

УДК 502.5:581.5:57.087

**ОЦЕНКА КОМФОРТНОСТИ СРЕДЫ ПО ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ
ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (*QUERCUS ROBUR* L.)****ASSESSMENT OF STATE FOR THE ENVIRONMENT FLUCTUATING ASYMMETRY
OF *QUERCUS ROBUR* L.****Л.А. Луговская¹, А.В. Землякова², Л.А. Межова¹, А.М. Луговской³
L.A. Lugovskaya¹, A.V. Zemlyakova², L.A. Mezhova¹, A.M. Lugovskoy³**¹ Воронежский государственный педагогический университет, Россия, 394043, г. Воронеж, ул. Ленина, 86² Белгородский государственный национальный исследовательский университет,
Россия, 308015, г. Белгород, ул. Победы, 85³ Московский городской педагогический университет, Россия, 105568, г. Москва, ул. Чечулина, 1¹ Voronezh State Pedagogical University, 86 Lenin St, Voronezh, 394043, Russia² Belgorod State National Research University, 85 Pobeda St, Belgorod, 308015, Russia³ Moscow City Pedagogical University, 1 Chechulina St, Moscow, 105568, Russia

E-mail: lla1986@yandex.ru, zemlyakova@bsu.edu.ru, lidiya09@rambler.ru, alug1961@yandex.ru

Аннотация. Проведена оценка комфортности среды методом биоиндикации по значению флуктуирующей асимметрии листовых пластин дуба черешчатого. Представлены результаты анализа динамики флуктуации выбранных признаков: внешнее расстояние между боковыми жилками, размеры боковых жилок, отрезок центральной жилки между боковыми жилками, ширина правой и левой частей листа. По данным статистического анализа определены диагностируемые признаки изменений условий среды произрастания дуба черешчатого. На основании проведенных исследований разработана шкала оценки комфортности среды обитания, рекомендованная при проведении мониторинга состояния геосистем.

Résumé. By the method of biological indication it was examined the environment fluctuating asymmetry of leaf plates *Quercus robur* L. The results of the analysis in dynamics of fluctuations in the following selected characteristics are: the external distance between the lateral veins, size of lateral veins, segment of midrib between the lateral veins, the width of the right and left parts of the sheet. According to the statistical analysis diagnosed signs of changes in the quality of the growing conditions *Quercus robur* L. On the basis of these studies was elaborated a rating scale of comfort for the living environment, recommended for monitoring of the geosystems state.

Ключевые слова: слова: биоиндикация, флуктуирующая асимметрия, *Quercus robur* L., мониторинг качества среды.

Key words: bioindication, fluctuating asymmetry, *Quercus robur* L., environmental monitoring.

Введение

Модификационная изменчивость и связанная с ней способность к адаптации, обеспечивающая гомеостаз, как конкретного организма, так и популяции в целом – важнейший процесс, обеспечивающий ответную реакцию организма на изменение факторов среды. Явление симметрии (асимметрии) у живых организмов является одной из ключевых характеристик во взаимосвязях с факторами окружающей среды – при равномерном воздействии наблюдается лучевая или билатеральная симметрия. Симметрия характерна для подавляющего большинства живых организмов [Вейль, 1968; Захаров, 1987; Марченко, 1999]. Однако реально наблюдаются лишь приблизительно симметричные объекты с определенным отклонением от нормы, так как структурная организация не является жесткой системой. К такому типу изменений относится флуктуирующая асимметрия, проявляющаяся в незначительных и случайных отклонениях от строгой билатеральной симметрии объектов [Захаров, 1987].

Выявление закономерностей геоэкологической дифференциации природных изменений и тенденции развития геосистем на основе биологического мониторинга в условиях глобальных изменений климата имеет актуальное значение.

Метод определения флуктуирующей асимметрии занял прочное место в арсенале

современных подходов в анализе системы морфологических признаков и факторов среды с оперативным получением количественных результатов. Анализ литературы показал широкое использование данной методики с использованием животных [Захаров, 1987; Жданова, 2003; Гелашвили и др., 2004; Гилева и др., 2007] и растительных организмов [Kozlov, 1999; Захаров и др., 2000; Кузнецов, Гольшкин, 2008] различных видов. Подходы к статистическому анализу флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков обобщены в работах [Кожара, 1985; Захаров и др., 2000; Гелашвили и др., 2001; Palmer, Strobeck, 2003].

Объекты и методы исследования

Объектом исследования выступали нагорные дубравы из дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Воронежской области.

Степень отклонения от средней или нормы является важным показателем стабильности признака, посредством которого возможно получить достаточно достоверную интегрированную оценку всего комплекса условий. Анализ флуктуирующей асимметрии как метод оценки и прогноза изменений состояния геосистем под влиянием не только антропогенных воздействий, но и естественных местообитаний требует разработки специфических шкал для оценки каждого конкретного вида растительного организма, учитывающих диапазон нормы реакции конкретной популяции [Свиридова, 2006; Кузнецов, Гольшкин, 2008]. Уровень морфологических отклонений от нормы минимален при определенных оптимальных условиях среды и неспецифически возрастает при стрессовых воздействиях.

Мнения специалистов по вопросу использования методики флуктуирующей асимметрии листовых пластин под влиянием пессимальных факторов среды на сегодняшний день неоднозначны. Это связано с методологическими просчетами при определении точности параметров показателя асимметрии [Merila, Bjorklund, 1995; Van Dongen et al., 1999], а также в связи с отсутствием изменений асимметрии у ряда видов при очень высоких уровнях промышленного загрязнения [Zvereva et al., 1997; Anne, 1998; Valkama, Kozlov, 2001]. Одновременно многочисленные исследователи оценивают это направление как перспективное при условии тщательного сбора исходной информации и скрупулезного анализа полученных результатов [Kozlov, Niemela, 1999; Гелашвили, 2002; Землякова, 2010].

Исходная информация получена в ходе проведения полевых исследований, а также из фондовых материалов Хоперского государственного природного заповедника, литературных и картографических источников.

Нами было отобрано с каждого исследуемого участка по 300 листьев (30 листьев с 10 модельных деревьев). Отбор листьев производили со средневозрастных деревьев без повреждений, произрастающих в аналогичных экологических условиях освещенности, достигших генеративного возрастного состояния и занимающих равное положение в нижней части кроны. Измерения параметров проводили сразу после отбора. Были измерены следующие признаки: ширина левой и правой половины листа; длина второй от основания листа жилки второго порядка; расстояние между основаниями первой и второй жилок второго порядка; расстояние между концами этих жилок; угол между главной жилкой и второй от основания листа жилкой второго порядка. Измерения морфометрических линейных признаков проводили с использованием штангенциркуля и транспортира для угловых параметров с точностью до одного градуса.

Относительные величины асимметрии каждого признака вычисляли отдельно для каждого промеренного листа по формуле [Захаров и др., 2000]:

$$\frac{|L - R|}{(L + R)},$$

где L и R – различия значений слева и справа.

Величину флуктуирующей асимметрии оценивали с помощью интегрального показателя – величины среднего относительного различия между сторонами на признак (средняя арифметическая отношения разности к сумме промеров листа слева и справа, отнесенная к числу признаков). Чем выше уровень значений этого показателя, тем ниже уровень гомеостаза развития.

Результаты измерений обрабатывались в программах Excel 2007 и STATISTICA 2010.

Результаты и их обсуждение

Статистический анализ параметров флуктуации внешнего расстояния между двумя боковыми жилками дуба черешчатого, произрастающего в разных геосистемах (рис. 1) показал, что этот параметр имеет значительную вариабельность в связи с зависимостью от двух условий – длине самой боковой жилки и угла отхождения от центральной жилки. Используемый рядом исследователей подобный параметр для оценки условий произрастания у листьев березы и яблони связан, прежде всего, цельной формой листовой пластинки. Дуб же, имея лопастную форму листа, наделен в этом отношении некоторой долей свободы в формировании признака, что объясняется модификационной изменчивостью признака в зависимости от условий освещения и возрастной стадии. Исходя из выше изложенного, не считаем возможным рекомендовать этот признак для биодиагностических целей.

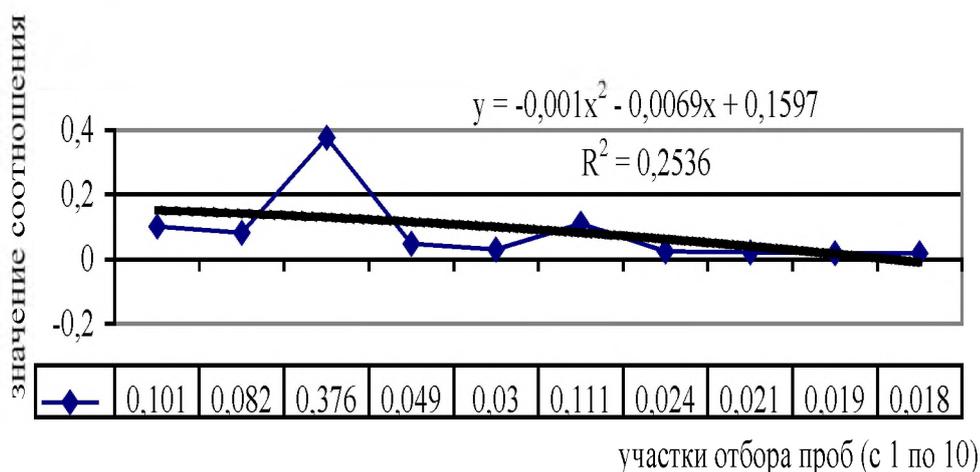


Рис. 1. Динамика флуктуации параметров внешнего расстояния между боковыми жилками листа дуба черешчатого, произрастающего в разных геосистемах
 Fig. 1. Dynamics of fluctuations of the external distance between the side veins of the leaf of *Quercus robur* L., grown in different geosystems

В отличие от предыдущего признака, флуктуация размеров боковых жилок листа дуба демонстрирует закономерность изменения с достаточно высокой степенью достоверности (рис. 2), что вполне объяснимо в связи с особенностями формирования проводящих пучков листовой пластинки.

Однако использование этого признака также не представляется возможным из-за высокой корреляции в формировании проводящей системы листа в целом, где наблюдается определенный компенсаторный эффект между ростовыми параметрами всего комплекса жилкования между боковыми жилками больших порядков и центральной жилкой листа. Сравнивая полученные трендовые кривые этого признака с параметрами флуктуации размеров отрезка центральной жилки между боковыми жилками листа (рис. 3), можно отчетливо это наблюдать, что подтверждается также данными статистического анализа. Различие этого признака на разных пробных площадях парадинамических комплексов отмечается достаточно выражено. Однако вариабельность вызвана, прежде всего, расстоянием заложения первой и второй боковых жилок не строго супротивно, а на некотором расстоянии друг от друга.

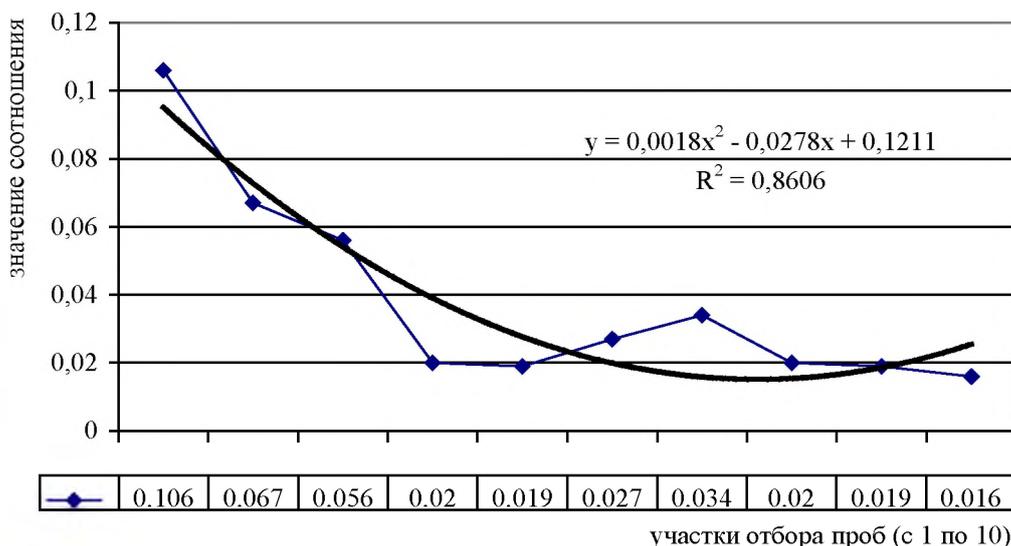


Рис. 2. Динамика флуктуации размеров боковых жилок листа дуба черешчатого
 Fig. 2. The dynamics of the fluctuations in size of the lateral leaf veins *Quercus robur* L.

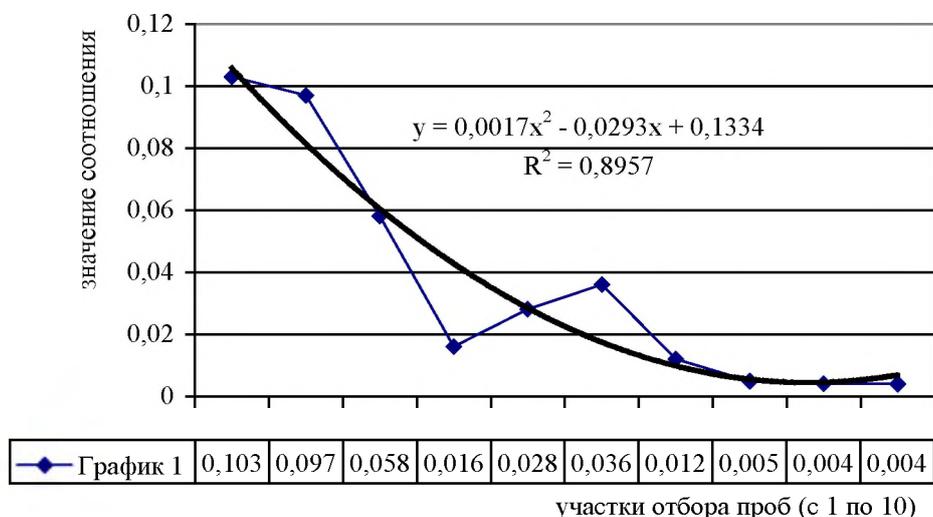


Рис.3. Динамика флуктуации отрезка центральной жилки между боковыми жилками листа дуба черешчатого
 Fig. 3. The dynamics of the fluctuations of the segment midrib between the lateral veins of the leaf *Quercus robur* L.

Наблюдается динамика флуктуации ширины правой и левой частей листа дуба черешчатого, что связано с функциональным значением поверхности листа, выполняющей функцию улавливания солнечной радиации для осуществления процесса фотосинтеза. Изменение этого признака по мере изменения условий в разных парадинамических комплексах идет плавно, а сами параметры флуктуации изменяются на значительную величину (рис. 4). В этой связи, данный признак может быть использован в качестве биоиндикационного индикатора для оценки состояния условий произрастания дуба. Постепенное уменьшение параметров на порядок позволяет выделить участки кривой распределения для выявления качества среды.

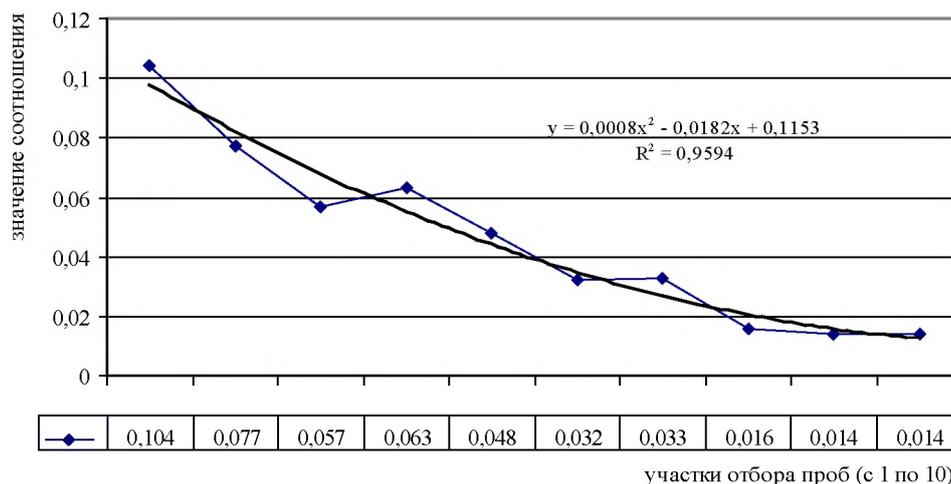


Рис. 4. Динамика флуктуации ширины правой и левой частей листа дуба черешчатого
 Fig. 4. The dynamics of the fluctuations of the width of the right and left sides of the leaf *Quercus robur* L.

Предложенный нами диапазон значений флуктуирующей асимметрии для биодиагностики состояния среды подтверждается реакцией модельных деревьев в выбранных нами пробных площадях на разных парадинамических комплексах (табл.). Разработанная нами экологическая шкала использована для ранжирования парадинамических комплексов с разным набором абиотических факторов по степени комфортности среды для дуба черешчатого.

Таблица
Table

Шкала оценки комфортности среды обитания по значению флуктуирующей асимметрии дуба черешчатого
Rating scale of comfort for the living environment fluctuating asymmetry of *Quercus robur* L.

Параметры условий	Оптимальные условия	Субоптимальные условия	Субпессимальные условия	Пессимальные условия
Значение флуктуации ширины листа	ниже 0.033	0.033 до 0.048	0.048 до 0.063	выше 0.063

В связи с дискуссионностью использования методики флуктуирующей асимметрии листовых пластин [Bjorksten et al., 2000; Valkama, Kozlov, 2001; Гелашвили, 2002] сравнительный анализ результатов, полученных с использованием исследований анатомической структуры осевых побегов [Луговской и др., 2007; Луговская, 2009] и исследуемой методики позволил проверить диапазон колебания признаков различных органов растения и рекомендовать методику флуктуирующей асимметрии листовых пластин для оценки комплекса параметров состояния окружающей среды.

Заключение

Требуется разработка специфических шкал флуктуирующей асимметрии листовых пластин для оценки каждого конкретного вида растительного организма и методики флуктуирующей асимметрии листовых пластин. Ключевым методическим вопросом любого исследования является обеспечение репрезентативности результатов и оценка достоверности наблюдаемых закономерностей. Любое измерение признака даже организма с идеальной симметрией объективно влечет за собой некоторую ошибку, которая должна быть учтена в расчетах [Palmer, Strobeck, 1986]. Достоверность отличия от нуля значения флуктуирующей асимметрии листовых пластин было достигнуто нами посредством трехкратного проведения замеров, при этом данные измерений не усреднялись и использовались в дисперсионном анализе. Для устранения относительной

ошибки измерения асимметрии листа в связи с изменением общего размера листовых пластин в разных биотопах выполнено не менее двух независимых повторностей для каждого из сравниваемых факторов среды с точностью 0,5 мм, а сравнение выборочных оценок флуктуирующей асимметрии проведено с применением дисперсионного анализа.

Разработанная шкала оценки комфортности среды обитания по значению флуктуирующей асимметрии дуба черешчатого входит в состав диагностических параметров и может быть использована для экспресс-анализа качества среды с использованием ГИС-технологий [Свиридова, 2006; Свиридова, 2007; Лисецкий и др., 2007].

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, проект №16-35-50076.

Список литературы References

1. Вейль Г. 1968. Симметрия. М., Наука, 191.
Veyl' G. 1968. Simmetriya [Symmetry]. Moscow, Nauka, 191. (in Russian)
2. Гелашвили Д.Б. 2002. Еще раз о стабильности развития (по поводу статьи М. Козлова, "Заповедники и Национальные парки", №36). Заповедники и Национальные парки, 37–38: 45.
Gelashvili D.B. 2002. Eshche raz o stabil'nosti razvitiya (po povodu stat'i M. Kozlova, "Zapovedniki i Natsional'nye parki", №36) [On the development of stability (article M. Kozlov, "Nature Reserves and National Parks", N 36)]. Zapovedniki i Natsional'nye parki, 37–38: 45. (in Russian)
3. Гелашвили Д.Б., Краснов А.К., Логинов В.В., Мокров И.В., Радаев А.А., Силкин А.А., Слепов А.В., Чупрунов Е.В. 2001. Методологические и методические аспекты мониторинга здоровья среды государственного природного заповедника "Керженский". В кн.: Труды ГПЗ "Керженский". Т. 1. Н. Новгород: 287–325.
Gelashvili D.B., Krasnov A.K., Loginov V.V., Mokrov I.V., Radaev A.A., Silkin A.A., Slepov A.V., Chuprunov E.V. 2001. Metodologicheskie i metodicheskie aspekty monitoringa zdorov'ya sredy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Kerzhenskiy" [Methodology and methods of monitoring the environmental health State nature reserve "Kerzhenskiy"]. In: Trudy GPZ "Kerzhenskiy". T. 1 [Proceedings of State nature reserve "Kerzhenskiy". Vol. 1]. N. Novgorod.: 287–325. (in Russian)
4. Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В. 2004. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta*. В кн.: Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Сборник научных трудов. Вып. 7. Тольятти: 45–59.
Gelashvili D.B., Yakimov V.N., Loginov V.V., Eplanova G.V. 2004. Statisticheskiy analiz fluktuiruyushchey asimmetrii bilateral'nykh priznakov raznotsvetnoy yashchurki *Eremias arguta* [Fluctuating asymmetry of bilateral features of statistical analysis *Eremias arguta*]. In: Aktual'nye problemy gerpetologii i toksinologii. Sbornik nauchnykh trudov. Вып. 7 [Actual problems of herpetology and toxicology. Collection of scientific papers. Vol. 7.]. Tol'yatti: 45–59. (in Russian)
5. Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Зыков С.В., Кшнясев И.А. 2007. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (Mammalia: Rodentia): межвидовые и межпопуляционные сравнения. Журнал общей биологии, 68 (3): 221–230.
Gileva E.A., Yalkovskaya L.E., Borodin A.V., Zykov S.V., Kshnyasev I.A. 2007. Fluctuating asymmetry of craniometric characters in rodents (Mammalia: Rodentia): interspecific and interpopulational comparisons. Zhurnal obshchey biologii [Biology Bulletin Reviews], 68 (3): 221–230. (in Russian)
6. Жданова Н.П. 2003. Анализ фенотипической изменчивости при оптимальных и неоптимальных условиях развития в эксперименте и в природных условиях на примере прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., ИБР РАН, 23.
Zhdanova N.P. 2003. Analiz fenotipicheskoy izmenchivosti pri optimal'nykh i neoptimal'nykh usloviyakh razvitiya v eksperimente i v prirodnykh usloviyakh na primere prytkoy yashcheritsy (*Lacerta agilis* L.) [Analysis of phenotypic variability in optimal and sub-optimal conditions of time and the environmental conditions of the experiment on the example *Lacerta agilis* L.]: Avtoref. dis. ... cand. biol. sciences. Moscow., IBR RAN, 23. (in Russian)
7. Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных. М., Наука, 216.
Zakharov V.M. 1987. Asimmetriya zhivotnykh [The asymmetry of animals]. Moscow, Nauka, 216. (in Russian)
8. Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т. 2000. Здоровье среды: методика оценки. Оценка состояния природных популяций по стабильности развития: методическое руководство для заповедников. М., 318.

Zaharov V.M., Baranov A.S., Borisov V.I., Valeckij A.V., Krjazheva N.G., Chistjakova E.K., Chubinishvili A.T. 2000. Zdorov'e sredy: metodika ocenki [Environmental Health: assessment methodology]. Moscow, 318. (in Russian)

9. Землякова А.В. 2010. Система оценки качества городских земель посредством морфогенетических изменений в растениях (по показателю флуктуирующей асимметрии). В кн.: Проблемы природопользования и экологическая ситуация в Европейской России и сопредельных странах. Материалы IV Международной научной конференции. Белгород, КОНСТАНТА: 461–466.

Zemlyakova A.V. 2010. Sistema otsenki kachestva gorodskikh zemel' posredstvom morfogeneticheskikh izmeneniy v rasteniyakh (po pokazatelyu fluktuiruyushchey asimmetrii) [Assessment of the state urban land on the morphogenetic changes in plants (on the fluctuating asymmetry)]. In: Problemy prirodopol'zovaniya i ekologicheskaya situatsiya v Evropeyskoy Rossii i sopredel'nykh stranakh. Materialy IV Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii [Problems of nature management and environmental situation in European Russia and neighboring countries. Proceedings of the IV International Conference]. Belgorod, KONSTANTA: 461–466. (in Russian)

10. Кожара А.В. 1985. Структура показателя флуктуирующей асимметрии и его пригодность для популяционных исследований. Биологические науки, 6: 100–103.

Kozhara A.V. 1985. Fluctuating asymmetry and its use for researches of populations. Biologicheskie nauki, 6: 100–103. (in Russian)

11. Кузнецов М.Н., Голышкин Л.В. 2008. Сравнительная характеристика особенностей флуктуирующей асимметрии листьев яблони в разных экологических условиях. Сельскохозяйственная биология, 3: 72–77.

Kuznetsov M.N., Golyshkin L.V. 2008. Comparison characteristic of features of fluctuating asymmetry in apple leaves in different ecological conditions. Sel'skokhozyaystvennaya biologiya, 3: 72–77. (in Russian)

12. Лисецкий Ф.Н., Свиридова А.В., Соловьев В.И. 2007. Использование геоинформационных технологий для экологического мониторинга городских земель. Экологические системы и приборы, 8: 12–17.

Lisetskiy F.N., Sviridova A.V., Solov'ev V.I. 2007. Use of geoinformation technologies for ecological monitoring city territories. Ekologicheskie sistemy i pribory, 8: 12–17. (in Russian)

13. Луговская Л.А. 2009. Дендроиндикация с использованием параметров анатомического строения дуба черешчатого. Проблемы региональной экологии, 5: 137–140.

Lugovskaya L.A. 2009. The use of anatomical structure of the *Quercus robur* L. tree for indication. Problemy regional'noy ekologii [Regional Environmental Issues], 5: 137–140.

14. Луговской А.М., Межова Л.А., Луговская Л.А. 2007. Оценка комфортности среды с использованием морфолого-анатомических показателей сосны. В кн.: Доклад о государственном надзоре и контроле за использованием природных ресурсов и состоянием окружающей среды Воронежской области в 2006 году. Воронеж, ГУП ВО«ВОТ-Изд-во», 6671.

Lugovskoy A.M., Mezhova L.A., Lugovskaya L.A. 2007. The application morphological and anatomical indicators for evaluating pine comfortable environment. In: Doklad o gosudarstvennom nadzore i kontrole za ispol'zovaniem prirodnykh resursov i sostoyaniem okruzhayushchey sredy Voronezhskoy oblasti v 2006 godu [Report on state supervision and control over the use of natural resources and the environment of the Voronezh region in 2006]. Voronezh, GUP VO«VOT-Izd-vo», 6671.

15. Марченко А.О. 1999. Реализация морфогенетического потенциала растительных организмов: калибровочный подход. Журнал общей биологии, 60 (6): 654–666.

Marchenko A.O. 1999. Realization of Morphogenetic Potential of Plants: calibration approach. Biology bulletin reviews, 60 (6): 654–666.

16. Свиридова А.В. 2007. Совершенствование кадастровой оценки городских земель с учетом экологических факторов. Проблемы региональной экологии, 6: 80–87.

Sviridova A.V. 2007. Improvement of the cadastral assessment of urban territories taking into account ecological factors. Problemy regional'noy ekologii [Regional Environmental Issues], 6: 80–87.

17. Свиридова А.В. 2006. Эколого-картографическое сопровождение процедуры оценки городских земель. В кн.: Опыт и проблемы природопользования при реализации президентских программ в Центральном Черноземье России. Воронеж: 270–275.

Sviridova A.V. 2006. Ekologo-kartograficheskoe soprovozhdenie protsedury otsenki gorodskikh zemel' [Ecological mapping support urban land evaluation procedures]. In: Opyt i problemy prirodopol'zovaniya pri realizatsii prezidentskikh programm v Tsentral'nom Chernozem'e Rossii [Experience and Environmental problems in the implementation of the presidential program in the Central Black Earth Russia]. Voronezh: 270–275.

18. Anne P., Mawri F., Gladstone S., Freeman C.D. 1998. Is fluctuating asymmetry a reliable biomonitor of stress? A test using life history parameters in soybean. Int. J. of Plant Sci., 159: 559–565.

19. Bjorksten T.A., Fowler K., Pomiakowski A. 2000. What does sexual trait FA tell us about stress? Trends Ecol. Evol., 15: 163–166.



20. Kozlov M.V., Niemela P. 1999. Difference in needle length — a new and objective indicator of pollution impact on Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Water, Air, and Soil Pollution*, 116: 365–370.
21. Merila J., Bjorklund M. 1995. Fluctuating asymmetry and measurement error. *Systematic Biol.*, 44: 97–101.
22. Moller A.P., Swaddle J.P. 1997. *Asymmetry, developmental stability, and evolution*. Oxford, Oxford Univ. Press, 291.
23. Palmer A.R., Strobeck C. 2003. Fluctuating asymmetry analysis revisited. *In: Developmental instability: causes and consequences*. Oxford, Oxford University Press: 279–319.
24. Palmer A.R., Strobeck C. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Ann. Rev. of Ecol. and Systematics*, 17: 391–421.
25. Valkama J., Kozlov M.V. 2001. Impact of climatic factors on the developmental stability of mountain birch growing in a contaminated area. *J. of Appl. Ecol.*, 38: 665–673.
26. Van Dongen S., Molenberghs G., Matthysen E. 1999. The statistical analysis of fluctuating asymmetry: REML estimation of a mixed regression model. *J. of Evol. Biol.*, 12: 94–102.
27. Zvereva E.L., Kozlov M.V., Haukioja E. 1997. Stress responses of *Salix borealis* to pollution and defoliation. *J. of Appl. Ecol.*, 34: 1387–1396.