

Εκτίμηση των επιδράσεων της βόσκησης στη *Phillyrea latifolia* L. με τις μεθόδους της αναπτυξιακής αστάθειας και της κλασματικής ανάλυσης

Δ. Σίρκου¹, Ι. Ισπικούδης¹, Β.Π. Παπαναστάσης¹ και C.L. Alados²

¹Εργαστήριο Λιβαδικής Οικολογίας, Α.Π.Θ., 541 24 Θεσσαλονίκη

²Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC) Avda. Montañana 177. P.O. Box 202.
(Campus Aula Dei) Zaragoza 50080 (Spain)

Περίληψη

Με τη χρήση της αναπτυξιακής αστάθειας (μεσογονάτια και κυμαινόμενη ασυμμετρία) και της κλασματικής διάστασης εκτιμήθηκε η επίδραση των διαφορετικών εντάσεων βόσκησης από αίγες σε ένα κυρίαρχο και επιθυμητό φυτικό είδος των μεσογειακών θαμνώνων, τη *Phillyrea latifolia* L. Οι χειρισμοί περιλάμβαναν ελαφριά, μέτρια, έντονη βόσκηση και το μάρτυρα. Η ανάλυση της κυμαινόμενης ασυμμετρίας έδειξε, ότι τα φύλλα των θάμνων των βοσκημένων περιοχών ήταν πιο ασύμμετρα από αυτά του μάρτυρα. Τα κατώτερα τμήματα των θάμνων, που βόσκονται από τις αίγες, παρουσίασαν μεγαλύτερες τιμές κυμαινόμενης ασυμμετρίας των φύλλων τους σε σχέση με τα ανώτερα τμήματα που δεν τα φτάνουν τα ζώα. Η κλασματική διάσταση των κλαδιών ήταν μικρότερη για τους θάμνους των χειρισμών της βόσκησης σε σχέση με το μάρτυρα, καθώς και στα κατώτερα τμήματα των θάμνων. Παρόλα αυτά, τα αποτελέσματα της μεσογονάτιας ασυμμετρίας έδειξαν ότι οι βοσκημένοι θάμνοι ήταν πιο σταθεροί αναπτυξιακά σε σχέση με τους αβόσκητους. Τα αποτελέσματα αυτά δείχνουν ότι η *Phillyrea* είναι πολύ ανθεκτική στη βόσκηση. Η αναπτυξιακή αστάθεια, που είναι αποτέλεσμα περιβαλλοντικών επιδράσεων και δεν έχει σημαντική κληρονομικότητα καθώς και η κλασματική διάσταση αποτελούν χρήσιμα εργαλεία για την εκτίμηση των αντιδράσεων κυρίαρχων μεσογειακών θαμνωδών ειδών στη βόσκηση.

Λέξεις κλειδιά: Βόσκηση, μεσογονάτια ασυμμετρία, κυμαινόμενη ασυμμετρία, κλασματική διάσταση, Μεσογειακοί θαμνώνες.

Εισαγωγή

Η αναπτυξιακή σταθερότητα είναι η ικανότητα ενός ατόμου να παράγει ένα σταθερό, αμετάβλητο φαινότυπο κάτω από συγκεκριμένες περιβαλλοντικές συνθήκες (Møller and Swaddle 1997). Επίσης, αντιπροσωπεύει την ικανότητα ενός οργανισμού να αντεπεξέρχεται στις τυχαίες περιβαλλοντικές διαταραχές και ενοχλήσεις κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης (Mather 1953). Η αναπτυξιακή σταθερότητα μπορεί να έχει γενετική βάση (Perfectti and Camacho 1999), γεγονός όμως που βρίσκεται ακόμη υπό συζήτηση στη βιβλιογραφία (Markow and Clarke 1997). Η αναπτυξιακή αστάθεια, αντίθετα, δεν έχει στατιστικώς σημαντική γενετική βάση και αντιπροσωπεύει το αποτέλεσμα τυχαίων περιβαλλοντικών επιδράσεων όπως η βόσκηση, ο ανταγωνισμός, η ρύπανση και το μεγάλο υψόμετρο, στην ανάπτυξη ενός οργανισμού (Martel et al. 1999). Έτσι, αντανακλάται στη διακύμανση των τιμών κάποιων μορφομετρικών χαρακτηριστικών ενός ατόμου. Διάφορες μέθοδοι έχουν χρησιμοποιηθεί προκειμένου να εκτιμηθεί η αναπτυξιακή αστάθεια με τη μέτρηση της διακύμανσης των τιμών των μορφομετρικών χαρακτηριστικών, όπως η συχνότητα των φαινοτυπικών αποκλίσεων, οι αποκλίσεις από την ακτινική, τη μεσογονάτια και τη

δίπλευρη συμμετρία (κυμαινόμενη ασυμμετρία) καθώς και οι κλασματικές διαστάσεις της αρχιτεκτονικής δομής των φυτών (Escós et al. 1997, Alados et al. 1998).

Σύμφωνα με τους Alados et al. (1999a), κάθε φαινοτυπικό χαρακτηριστικό μπορεί να χρησιμοποιηθεί για να εκτιμηθεί η αναπτυξιακή αστάθεια, αρκεί να είναι γνωστός εκ των προτέρων ο φαινότυπος που παράγεται υπό ιδανικές συνθήκες. Η μεσογονάτια ασυμμετρία, που σχετίζεται με τη διάταξη των φύλλων κατά μήκος του βλαστού και η οποία αντανakλάται από το σφάλμα της σταθερής διακύμανσης του μήκους των μεσογονάτιων διαστημάτων με την τάξη των γονάτων (Freeman et al. 1993), έχει χρησιμοποιηθεί με μεγάλη επιτυχία σε ανάλογες ερευνητικές εργασίες. Η κυμαινόμενη ασυμμετρία έχει επίσης χρησιμοποιηθεί ευρέως για τη μέτρηση της αναπτυξιακής αστάθειας σε δίπλευρα και ακτινικά συμμετρικά χαρακτηριστικά. Κατά τον Palmer (1994), η κυμαινόμενη ασυμμετρία είναι ένα μοντέλο αμφίπλευρης διακύμανσης της διαφοράς της δεξιάς από την αριστερή πλευρά ενός δείγματος ατόμων που ο μέσος όρος είναι ίσος με μηδέν και η διακύμανση ακολουθεί κανονική κατανομή γύρω από αυτόν το μέσο όρο.

Τα φυτά, χάρη στη δομή τους που αποτελείται από παρόμοιες δομικές υπομονάδες, παρουσιάζουν αλλομετρικές σχέσεις μεταξύ των τμημάτων τους που ακολουθούν εκθετικούς νόμους, δηλαδή το ίδιο μοντέλο επαναλαμβάνεται σε διάφορες κλίμακες. Η κλιμάκωση αυτή είναι αποτέλεσμα της αυτό-ομοιότητας (Alados et al. 1998), η οποία αποτελεί τυπικό χαρακτηριστικό των κλασματικών δομών και είναι κοινή στα φυτά (Freeman et al. 1993).

Για την ανάλυση των αυτό-όμοιων δομών χρησιμοποιείται η κλασματική ανάλυση και ιδιαίτερα η κλασματική διάσταση. Η κλασματική διάσταση είναι μια μέτρηση του βαθμού στον οποίο καλύπτεται ο χώρος καθώς και της αποτελεσματικότητας με την οποία οι αυτό-όμοιες δομές αλληλεπιδρούν με το περιβάλλον τους. Τα φυτά που έχουν πολύπλοκη αρχιτεκτονική δομή παρουσιάζουν συνήθως υψηλότερη κλασματική διάσταση σε σχέση με τα φυτά που έχουν λιγότερο πολύπλοκη δομή (Alados et al. 1999b).

Στην παρούσα εργασία έγινε προσπάθεια καταγραφής και μελέτης των επιδράσεων της βόσκησης στη *Phillyrea latifolia*, έναν κυρίαρχο θάμνο, των θαμνώνων αιφύλλων πλατυφύλλων, με τις μεθόδους της αναπτυξιακής αστάθειας και της κλασματικής διάστασης, προκειμένου να βγουν συμπεράσματα σχετικά με τη διαχείριση των συγκεκριμένων λιβαδικών εκτάσεων.

Μέθοδοι και υλικά

Η έρευνα πραγματοποιήθηκε στη Χαλκιδική, στο Δημοτικό Διαμέρισμα Συκιάς του Δήμου Τορώνης (γεωγραφικό πλάτος $40^{\circ} 00'$ και μήκος $23^{\circ} 54'$). Το κλίμα της περιοχής είναι ημίξηρο μεσογειακό με ήπιους χειμώνες και μέση ετήσια βροχόπτωση 590 mm. Το γεωλογικό υπόθεμα της περιοχής αποτελείται κυρίως από μεταμορφωμένα πετρώματα της μεσοζωικής περιόδου, ενώ υπάρχουν θέσεις που καλύπτονται από ιζηματογενή πετρώματα. Η κύρια χρήση γης είναι τα λιβάδια και ιδιαίτερα οι θαμνώνες αιφύλλων πλατυφύλλων ειδών που κυριαρχούνται από τα είδη: *Cistus monspeliensis*, *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea latifolia*, *Olea europea*, *Quercus coccifera*, *Q. ilex*, *Erica* spp., *Arbutus unedo* κ. ά. Η περιοχή βόσκειται κυρίως από αίγες.

Την άνοιξη του έτους 2000, επιλέχθηκε στην περιοχή μελέτης μία αντιπροσωπευτική στάνη με ζωικό κεφάλαιο 300 αιγών. Στη συνέχεια σχεδιάστηκαν τρεις νοητοί ομόκεντροι κύκλοι περιφερειακά της επιλεγμένης στάνης, οι οποίοι καθόρισαν και τα όρια των περιοχών των τριών χειρισμών της ελαφριάς, της μέτριας και της έντονης βόσκησης. Ο εσωτερικός κύκλος, ακτίνας 150 μέτρων, με βοσκοφόρτωση 8,23 αίγες/ ha/ χρόνο, αποτελούσε την έντονα βοσκημένη περιοχή. Ο μεσαίος δακτύλιος, ακτίνας 250 μέτρων είχε βοσκοφόρτωση 2,63 αίγες/ ha/ χρόνο, αποτελούσε τη μετρίως βοσκημένη περιοχή,

ενώ η περιοχή που καθοριζόταν από το τρίτο δακτύλιο και είχε ακτίνα 450 μέτρων και βοσκοφόρτωση 0,28 αίγες/ ha/ χρόνο, αποτελούσε την ελαφρά βοσκημένη περιοχή. Επιλέχθηκε μία τέταρτη, αβόσκητη περιοχή, μέσα στα όρια του Δήμου Τορώνης, η οποία χρησιμοποιήθηκε ως μάρτυρας.

Μεταξύ των κυρίαρχων ειδών, η *Phillyrea* ήταν ο πιο επιθυμητός θάμνος, από την οποία επιλέχθηκαν τυχαία τριάντα ενήλικα άτομα σε κάθε χειρισμό για μετρήσεις. Η πλειοψηφία των θάμνων της ξεπερνούσε σε ύψος το 1,5 m.

Μεσογονάτια ασυμμετρία

Για την εκτίμηση της μεσογονάτιας ασυμμετρίας επιλέχθηκαν τυχαία από κάθε επιλεγμένο θάμνο δύο αβόσκητοι βλαστοί που είχαν ολοκληρώσει την ανάπτυξή τους. Η επιλογή αυτή έγινε από το πάνω μέρος των θάμνων, σε ύψος μεγαλύτερο από 1,5 m, που είναι απρόσιτο στις αίγες. Βλαστοί δεν επιλέχθηκαν από το κάτω μέρος των θάμνων καθώς αυτοί βόσκονταν έντονα από τα ζώα, οπότε δε μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν για τις μετρήσεις.

Σε κάθε βλαστό μετρήθηκαν τα μεσογονάτια διαστήματα από τη βάση ως την κορυφή, το συνολικό μήκος, καθώς και η διάμετρος της βάσης των βλαστών με τη χρήση ενός ψηφιακού παχύμετρου (Kanon, EMS-6). Η σχέση μεταξύ των μεσογονάτιων διαστημάτων και της τάξης των γονάτων υπολογίστηκε από την εξίσωση: $L = kN^a e^{-bN}$ όπου L είναι το μεσογονάτιο διάστημα, N είναι η τάξη του γόνατος από τη βάση του βλαστού ως την κορυφή, ο συντελεστής e είναι ίσος με 2,718 και k , a , b , παράμετροι. Για την εκτίμηση της επίδρασης των διαφορετικών επιπέδων βόσκησης στην ακρίβεια προσαρμογής της εξίσωσης στα δεδομένα, χρησιμοποιήθηκε ένα μικτό μοντέλο συνδιακύμανσης με σταθερό παράγοντα τη βόσκηση, το βλαστό ένθετο μέσα στα άτομα και το νεπέριο λογάριθμο της διαμέτρου της βάσης των βλαστών ως συμμεταβλητή. Οι συγκρίσεις μεταξύ των μέσων όρων όλων των παραμέτρων για τους διάφορους χειρισμούς πραγματοποιήθηκαν με το κριτήριο Tukey's studentized range, σε επίπεδο σημαντικότητας 0,05.

Κυμαινόμενη ασυμμετρία

Για τη μέτρηση της κυμαινόμενης ασυμμετρίας συλλέχθηκαν πέντε φύλλα από το πάνω μέρος (σε ύψος μεγαλύτερο από 1,5 m) και πέντε από το κάτω μέρος (σε ύψος μικρότερο από 1,5 m) κάθε θάμνου. Για τη μείωση της διακύμανσης, τα φύλλα συλλέχθηκαν από το μέσο περίπου των βλαστών. Οι μετρήσεις των φύλλων πραγματοποιήθηκαν δύο φορές με τη χρήση του ειδικού λογισμικού OPTIMAS 6.2 που είναι ένα πρόγραμμα επεξεργασίας εικόνων. Μετρήθηκε το πλάτος της δεξιάς (R) και της αριστερής πλευράς (L) ακριβώς στο μέσο κάθε φύλλου.

Προκειμένου να χρησιμοποιηθεί η κυμαινόμενη ασυμμετρία στις μελέτες αναπτυξιακής αστάθειας πρέπει αρχικά να εξασφαλισθεί η απουσία της «αντισυμμετρίας» (αποκλίσεις της συχνότητας της κατανομής της διαφοράς (L-R) από την κανονική κατανομή) και της «κατευθυνόμενης ασυμμετρίας» (όταν κατά μέσο όρο το πλάτος της μίας πλευράς είναι στατιστικώς σημαντικά μεγαλύτερο από το πλάτος της άλλης) (Palmer and Strobeck 1986, 1992). Τα δύο αυτά είδη ασυμμετρίας υποδεικνύουν ότι κάποιο ποσοστό της μεταξύ των δύο πλευρών διακύμανσης μπορεί να έχει γενετική βάση (Palmer 1994). Για τον έλεγχο της αντισυμμετρίας πραγματοποιήθηκαν έλεγχοι κανονικότητας της κατανομής της διαφοράς (L-R) (Sokal and Rohlf 1995).

Στην περίπτωση που επιβεβαιώνεται η εξάρτηση της κυμαινόμενης ασυμμετρίας από το μέσο πλάτος των φύλλων, πρέπει να χρησιμοποιηθούν ειδικοί τύποι υπολογισμού της, οι οποίοι δεν επηρεάζονται από αυτή την εξάρτηση. Οι τύποι αυτοί είναι η Box-Cox

μετατροπή του $\log(L/R)$ ($CTFA = (|L-R| + 0,00005)^{0,33}$) (Swaddle et al. 1994), η σχετική κυμαινόμενη ασυμμετρία (RFA) ως η απόλυτη τιμή της διαφοράς της δεξιάς από την αριστερή πλευρά, διαιρημένη δια του μέσου πλάτους φύλλου (Palmer and Strobeck 1986) και τέλος ο δείκτης FA10 του Palmer (1994) ($FA10 = MSsj - MSm / M$, όπου MSsj είναι το μέσο τετράγωνο της αλληλεπίδρασης των πλευρών με τα φύλλα, MSm είναι το σφάλμα μέτρησης και M είναι ο αριθμός των επαναλήψεων της μέτρησης κάθε φύλλου δηλαδή 2 για τη συγκεκριμένη περίπτωση). Ο FA10 είναι ο μοναδικός δείκτης ο οποίος παρέχει μια εκτίμηση της μεταξύ των δύο πλευρών διακύμανσης μετά την εξαίρεση των επιδράσεων των σφαλμάτων μέτρησης Η εκτίμηση των επιδράσεων της βόσκησης πάνω στους δείκτες της κυμαινόμενης ασυμμετρίας, ανεξάρτητα από τη θέση των φύλλων στους θάμνους, πραγματοποιήθηκε με ένα μικτό μοντέλο ανάλυσης της διακύμανσης (model III GLM, SAS).

Κλασματική διάσταση

Συλλέχθηκαν κλαδιά ηλικίας 5 ετών από κάθε επιλεγμένο θάμνο τόσο από το επάνω αβόσκητο, όσο και από το κάτω και βοσκημένο από τις αίγες τμήμα και φωτογραφήθηκαν από την ίδια απόσταση εστιάζοντας στο κέντρο των κλαδιών. Οι φωτογραφίες επεξεργάστηκαν με το πρόγραμμα Adobe Photoshop 5.5 με ανάλυση 3072 x 2048 pixels. Μετά από την εφαρμογή συγκεκριμένων εντολών του λογισμικού κάθε εικόνα αποθηκεύτηκε με τελικές διαστάσεις 1024 x 1024 pixels και με σταθερή και συγκεκριμένη ένταση χρωμάτων. Στη συνέχεια χρησιμοποιήθηκε ένα ειδικό λογισμικό που έχει δημιουργηθεί από τον Juan Escós (προσωπική επικοινωνία) και που βασίζεται στη μέθοδο του κανάβου (Alados et al. 1998) για τον υπολογισμό της κλασματικής διάστασης της αρχιτεκτονικής δομής των κλαδιών με τον τύπο: $D_i = \lim_{\epsilon \rightarrow 0} [I_{(\epsilon)} / \ln(1/\epsilon)]$

όπου: $I_{(\epsilon)} = \sum_{i=1}^{N(\epsilon)} p_i \ln p_i$, όπου $p_i = x_i / \Sigma x_i$ και $x_i =$ ο αριθμός των κατειλημμένων

εικονοστοιχείων σε κάθε τετράγωνο του κανάβου πλευράς i

Επίσης, εκτιμήθηκε ο δείκτης ετερογένειας με τον τύπο: $\overline{L}_{(3)} = \sum_{i=1}^{N(\epsilon)} p_i \ln p_i / \ln N_{(\epsilon)}$

όπου: $\sum_{i=1}^{N(\epsilon)} p_i \ln p_i = I_{(\epsilon)}$, $p_i = x_i / \Sigma x_i$, και $x_i =$ ο αριθμός των κατειλημμένων

εικονοστοιχείων σε κάθε τετράγωνο του κανάβου πλευράς i και $N_{(\epsilon)}$: τετράγωνα πλευράς ϵ .

Τέλος, υπολογίστηκε ο συντελεστής διακύμανσης του δείκτη ετερογένειας που μετρά την κενότητα (J_{CV}) η οποία αποτελεί επίσης έναν τρόπο μέτρησης της ετερογένειας της αρχιτεκτονικής δομής, ή του βαθμού δομικής διακύμανσης ενός αντικειμένου.

Αποτελέσματα και συζήτηση

Μεσογονάτια ασυμμετρία

Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι το μήκος των βλαστών διέφερε στατιστικώς σημαντικά μεταξύ των χειρισμών. Όλοι οι χειρισμοί βόσκησης είχαν σημαντικά μεγαλύτερους βλαστούς σε σχέση με το μάρτυρα. Αντίθετα, ο αριθμός των γονάτων δε διέφερε σημαντικά και ήταν κατά μέσο όρο περίπου ίσος με 5. Η διάταξη των φύλλων στους βλαστούς ακολούθησε την εξίσωση $L = 12.64 N^{1.97} e^{-0.8N}$, κατά μέσο όρο για 238 δείγματα βλαστών. Το πρώτο μεσογονάτιο διάστημα μεταξύ της βάσης και του πρώτου γονάτου των βλαστών ήταν κατά μέσο όρο μικρότερο στα αβόσκητα φυτά. Τα αβόσκητα και ελαφρώς

βοσκημένα φυτά παρουσίασαν έναν εντονότερο ρυθμό μείωσης των μεσογονάτιων διαστημάτων με την αύξηση της τάξης του γονάτου. Οι διαφορές αυτές όμως δεν ήταν στατιστικώς σημαντικές.

Η *Phillyrea* ήταν περισσότερο αναπτυξιακά ασταθής στους χειρισμούς της βόσκησης και πιο σταθερή στο μάρτυρα, δηλαδή στην αβόσκητη περιοχή. Αυτό φάνηκε από τα υψηλότερα επίπεδα ασυμμετρίας, αλλά και από τη μικρότερη κλασματική διάσταση που επέδειξαν τα φύλλα και τα κλαδιά των βοσκημένων περιοχών. Τα αποτελέσματα αυτά γίνονται φανερά με την ταυτόχρονη παρατήρηση του ανώτερου και του κατώτερου τμήματος των θάμνων. Ξεχωριστή ανάλυση για το ανώτερο και το κατώτερο τμήμα των θάμνων αποκάλυψε ότι η *Phillyrea* μπορεί να ανταπεξέλθει στην καταπόνηση που προκαλεί η βόσκηση από αγροτικά ζώα στο κατώτερο τμήμα, παρουσιάζοντας εντονότερη ανάπτυξη των βλαστών και διατηρώντας την αναπτυξιακή σταθερότητα των αβόσκητων βλαστών του ανώτερου τμήματος. Η έντονη αυτή αύξηση του μήκους των βλαστών των βοσκημένων φυτών ήταν πιθανότατα ένας τρόπος αντίδρασης στην καταπόνηση που προκλήθηκε από τη βόσκηση προκειμένου να αντισταθμιστεί η απώλεια της βιομάζας. Τα πολυετή φυτά, ιδιαίτερα των ξηρών και θερμών περιοχών της Μεσογείου, επιδεικνύουν συνήθως μια στρατηγική αντοχής στην καταπόνηση κατά τη διάρκεια της ανάπτυξής τους (Charpin et al. 1993), δηλαδή παρουσιάζουν έναν πιο αργό ρυθμό ανάπτυξης. Η *Phillyrea* σε συνθήκες καταπόνησης που οφείλονταν στη βόσκηση επέδειξε μια στρατηγική αποφυγής της καταπόνησης, δηλαδή παρουσίασε έναν σχετικά γρήγορο ρυθμό ανάπτυξης, φαινόμενο περισσότερο συνηθισμένο στα ετήσια φυτά (Βραχνάκης 2000, Alados et al. 2001). Το γεγονός, ότι όλοι οι χειρισμοί βόσκησης προκάλεσαν την ίδια αντίδραση στους θάμνους *Phillyrea*, δείχνει ότι το συγκεκριμένο είδος είναι πολύ καλά προσαρμοσμένο στη βόσκηση, άρα οι διάφορες εντάσεις της δεν επηρεάζουν τελικά τον τρόπο ανάπτυξης του είδους.

Κυμαινόμενη ασυμμετρία

Ο έλεγχος κανονικότητας έδειξε ότι τα στοιχεία της κυμαινόμενης ασυμμετρίας δεν παρουσίασαν αντισυμμετρία. Συγκεκριμένα το t-κριτήριο απέδειξε ότι η διαφορά μεταξύ του πλάτους της δεξιάς και της αριστερής πλευράς των φύλλων της *Phillyrea*, για το μέσο όρο των 1189 φύλλων, δε διέφερε σημαντικά από το μηδέν (-0,80, P=0,420). Η κατανομή της διαφοράς L-R δεν απέκλινε σημαντικά από την κανονικότητα, καθώς ο στατιστικός δείκτης Wilk-Shapiro (Shapiro et al. 1968) ήταν 0,99 με P=0,6. Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι στα δείγματα των φύλλων της *Phillyrea* παρατηρείται κυμαινόμενη ασυμμετρία η οποία δεν έχει γενετική βάση.

Το μέσο πλάτος της πλευράς του φύλλου ((L+R)/2) διέφερε σημαντικά μεταξύ των χειρισμών. Η κλίση της συμμεταβολής μεταξύ του $|L-R|$ και του (L+R)/2 έδειξε, ότι υπάρχει εξάρτηση της κυμαινόμενης ασυμμετρίας από το μέσο πλάτος πλευράς σε όλους τους χειρισμούς, εκτός από αυτόν της μέτριας βόσκησης. Οι δείκτες της κυμαινόμενης ασυμμετρίας καθώς και τα αποτελέσματα της ανάλυσής τους, δηλ. οι δείκτες RFA και CTFA, διέφεραν σημαντικά μεταξύ των χειρισμών. Το ίδιο αποδείχθηκε και για το δείκτη FA₁₀, σύμφωνα με τα αποτελέσματα του ελέγχου του Bartlett (Sokal and Rohlf 1981). Ο μάρτυρας παρουσίασε τις χαμηλότερες τιμές όσον αφορά τους παραπάνω δείκτες σε σχέση με τους υπόλοιπους χειρισμούς, δηλαδή τα φύλλα του ήταν τα πιο συμμετρικά.

Η σύγκριση μεταξύ του ανώτερου τμήματος των φυτών, που είναι απρόσιτο στις αίγες και του κατώτερου, που βόσκειται από τα ζώα, αποκάλυψε ότι το κατώτερο τμήμα των θάμνων είχε μικρότερο μέσο πλάτος πλευράς φύλλου αλλά υψηλότερες τιμές κυμαινόμενης ασυμμετρίας από το μέσο όρο όλων των χειρισμών. Στο μάρτυρα δε βρέθηκαν στατιστικώς σημαντικές διαφορές μεταξύ του ανώτερου και του κατώτερου

τιμήματος των θάμνων για τους δείκτες RFA και CTFA, όπως αναμενόταν. Διαφορές δεν παρατηρήθηκαν μεταξύ του ανώτερου και του κατώτερου τμήματος των θάμνων και της υπερβοσκημένης περιοχής. Αυτό σημαίνει ότι τα φύλλα και των δύο τμημάτων των θάμνων είχαν εξίσου υψηλά επίπεδα ασυμμετρίας.

Η διακύμανση που παρουσιάστηκε μεταξύ του πλάτους των δύο πλευρών των φύλλων της *Phillyrea* δεν είχε σημαντική γενετική βάση, αλλά ήταν αποτέλεσμα κυρίως της αναπτυξιακής αστάθειας, δηλαδή της επίδρασης της περιβαλλοντικής καταπόνησης στην ανάπτυξη του φυτού. Η απουσία κατευθυνόμενης ασυμμετρίας καθώς και αντισυμμετρίας στα φύλλα της *Phillyrea* δεν αποτελούν τη μοναδική απόδειξη αυτού του γεγονότος. Τα αποτελέσματα αποκάλυψαν ότι υπήρχαν στατιστικώς σημαντικές διαφορές της κυμαινόμενης ασυμμετρίας μεταξύ των φύλλων των ανώτερων και των κατώτερων τμημάτων των θάμνων της *Phillyrea*, τα οποία έχουν τον ίδιο γενότυπο. Εντούτοις, τα φύλλα του κατώτερου τμήματος των θάμνων, που καταπονούνταν λόγω βόσκησης, ήταν πιο ασύμμετρα. Επίσης, δεν υπήρχαν σημαντικές διαφορές μεταξύ των δύο τμημάτων των θάμνων του μάρτυρα, καθώς τόσο το ανώτερο όσο και το κατώτερο τμήμα δε βόσκονταν από αγροτικά ζώα.

Κλασματική διάσταση

Η κλασματική ανάλυση της αρχιτεκτονικής δομής των κλαδιών των θάμνων της *Phillyrea*, ανεξάρτητα από τη θέση τους και για όλους τους χειρισμούς, αποκάλυψε ότι τα αβόσκητα φυτά είχαν σημαντικά μεγαλύτερη κλασματική διάσταση (D_1), δηλαδή παρουσίαζαν έντονη κλαδοβρίθεια με πολλά πλευρικά τελικά κλαδιά σε σχέση με τα βοσκημένα. Παρόμοια αποτελέσματα έδωσε και ο δείκτης ομοιογένειας ($J_{(e)}$), ο οποίος πήρε τη μεγαλύτερη τιμή του στο μάρτυρα. Αυτό σημαίνει ότι στο μάρτυρα τα κλαδιά ήταν πιο ομοιόμορφα κατανομημένα στους θάμνους. Ο συντελεστής διακύμανσης του δείκτη ομοιογένειας (J_{cv}) ήταν μικρότερος για τα αβόσκητα φυτά, δηλαδή αυτά παρουσίασαν μικρότερη κενότητα, άρα και πιο ομοιογενή κατανομή των κλαδιών στην κόμη τους.

Σημαντικές διαφορές βρέθηκαν επίσης μεταξύ του ανώτερου (αβόσκητου) και του κατώτερου (βοσκημένου) τμήματος των θάμνων της *Phillyrea* και για τους τρεις προαναφερόμενους δείκτες. Τα ανώτερα κλαδιά κάλυπταν περισσότερο χώρο, ενώ ταυτόχρονα παρουσίασαν πιο ομοιογενή κατανομή των βλαστών τους. Ο J_{cv} ήταν μεγαλύτερος για τα κατώτερα κλαδιά δείχνοντας την ετερογενή κατανομή τους.

Η κλασματική ανάλυση των κλαδιών της *Phillyrea* έδειξε ότι η κλασματική διάσταση των κλαδιών μειώθηκε εξαιτίας της καταπόνησης (βόσκηση). Η αρνητική αυτή σχέση μεταξύ της D_1 και της καταπόνησης έχει αποδειχτεί σε αρκετές έρευνες (Escós et al. 2000). Οι υψηλές τιμές του J_{cv} σε αυτά, υποδηλώνουν μεγαλύτερη κενότητα άρα και μειωμένη πολυπλοκότητα της αρχιτεκτονικής δομής των κλαδιών. Αυτή η χαμηλή πολυπλοκότητα και ομοιογένεια των βοσκημένων φυτών της *Phillyrea* συνδυάστηκε με αυξημένη κυμαινόμενη ασυμμετρία.

Στους χειρισμούς της βόσκησης παρατηρήθηκε μείωση της κλασματικής διάστασης, της πολυπλοκότητας της αρχιτεκτονικής δομής των κλαδιών, καθώς και αύξηση της ασυμμετρίας των φύλλων, αλλά παρόλα αυτά διατηρήθηκε σταθερή η αλλομετρική σχέση των βλαστών. Τα αποτελέσματα της παρούσας έρευνας συμφωνούν με αυτά των Escós et al. (2000) οι οποίοι διαπίστωσαν, ότι οι θάμνοι που είχαν μεγαλύτερη κλασματική διάσταση, παρουσίασαν αυξημένη μεσογονάτια ασυμμετρία, δηλαδή αστάθεια και αντίστροφα. Σύμφωνα με τον Chapin (1991), με τη μείωση της κλασματικής διάστασης, τα φυτά μειώνουν την εξάρτησή τους από το περιβάλλον.

Συμπεράσματα

Η κυμαινόμενη ασυμμετρία στα φύλλα, τόσο του ανώτερου, όσο και του κατώτερου τμήματος των θάμνων της *Phillyrea*, είναι αποτέλεσμα περιβαλλοντικών επιδράσεων και δεν παρουσιάζει στατιστικώς σημαντική κληρονομικότητα. Η μειωμένη κλασματική διάσταση των βοσκημένων θάμνων της *Phillyrea*, ιδιαίτερα των κατώτερων τμημάτων τους, δείχνει ότι η βόσκηση είναι ένας πολύ σημαντικός παράγοντας καταπόνησης, ο οποίος επηρεάζει αρνητικά την ανάπτυξη και την παραγωγικότητά της. Από την άλλη πλευρά, το γεγονός ότι τα ανώτερα τμήματα του συγκεκριμένου θάμνου διατηρούν την αναπτυξιακή τους σταθερότητα όταν βόσκονται και ανεξάρτητα από την ένταση της βόσκησης, δείχνει ότι η *Phillyrea* είναι ιδιαίτερα ανθεκτική στη βόσκηση ακόμη και όταν αυτή είναι έντονη. Η αναπτυξιακή αστάθεια και η κλασματική διάσταση είναι καλοί δείκτες των αντιδράσεων των φυτών στη βόσκηση. Μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την εκτίμηση της επίδρασης των εφαρμοζόμενων συστημάτων βόσκησης στους θαμνώνες.

Το τελικό συμπέρασμα είναι, ότι θα πρέπει να αποφευχθεί τόσο η υπερβόσκηση, όσο και η υποβόσκηση στη διαχείριση αυτών των οικοσυστημάτων, όπου εμφανίζεται και κυριαρχεί το συγκεκριμένο είδος. Αντίθετα κρίνεται απαραίτητη η εφαρμογή κανονικής (μέτριας) βόσκησης προκειμένου να εξασφαλιστεί η ισορροπία και σταθερότητα των θαμνώνων αειφύλλων πλατυφύλλων.

Αναγνώριση βοήθειας

Η έρευνα για την παρούσα εργασία χρηματοδοτήθηκε από το ερευνητικό πρόγραμμα της Ευρωπαϊκής Ένωσης, Desertification risk assessment in silvopastoral Mediterranean ecosystems (DRASME) (contract IC18-CT98-039).

Βιβλιογραφία

- Alados, C.L., J.M., Emlen, B. Wachochi and D.C. Freeman. 1998. Instability of development and fractal architecture in dryland plants as an index of grazing pressure. *Journal of Arid Environments* 38: 63–76.
- Alados, C.L., T. Navarro and B. Cabezudo. 1999a. Tolerance assessment of *Cistus ladanifer* to serpentine soils by developmental stability analysis. *Plant Ecology* 143: 51–66.
- Alados, C.L., J. Escós, J.M. Emlen and D.C. Freeman. 1999b. Characterization of branching patterns by fractal analyses to detect plant adaptive strategies. *International Journal of Plant Science*, Suppl. 160: S147 – S155.
- Alados, C.L., M.L. Giner, L. Dehesa, J. Escós, F.G. Barroso, J.M. Emlen and D.C. Freeman. 2001 (submitted). Comparisons among Developmental Instability (leaf fluctuating asymmetry, shoot translational asymmetry, and floral radial asymmetry) and fitness components (growth and fecundity) as a means to explore grazing disturbance in *Periploca laevigata*. *International Journal of Plant Science*.
- Βραχνάκης, Μ.Σ. 2000. Μαθηματικά μοντέλα στη μελέτη της δυναμικής των λιβαδικών φυτών. Διδακτορική διατριβή. Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης. Θεσσαλονίκη.
- Chapin, F.S. 1991. Integrated responses of plants to stress. *BioScience* 41: 29-36.
- Chapin, F.S., K. Autumn and F. Pugnaire. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* 141 (suppl): S78-S92.
- Escós, J. Box-counting software. (προσωπική επικοινωνία)

- Escós, J.M., C.L. Alados and J.M. Emlen. 1997. Grazing impact on plant fractal architecture and fitness of a Mediterranean shrub (*Anthyllis cytisoides*). *Functional Ecology* 11:66–78.
- Escós, J.M., C.L. Alados, F.I. Pugnaire, J. Puigdefabregas and J.M. Emlen. 2000. Stress resistance strategy in an arid land shrub: interactions between developmental instability and fractal dimension. *Journal of Arid Environments* 45: 325 – 336.
- Freeman, D.C., J.H. Graham and J.M. Emlen. 1993. Developmental stability in plants: symmetries, stress and epigenesis. *Genetica* 89: 97-119.
- Markow, T.A. and G.M. Clarke. 1997. Meta- analysis of the heritability of Developmental stability – a giant step backward. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 31-37.
- Martel, J., K. Lempa and E. Haukioja. 1999. Effects of stress and rapid growth on fluctuating asymmetry and insect damage on birch leaves. *Oikos* 86: 208–216.
- Mather, K. 1953. Genetic control of stability in development. *Heredity* 7:297-336.
- Møller, A.P. and J.P. Swaddle. 1997. *Asymmetry, developmental stability and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Palmer, A.R. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: *Developmental instability: its origins and evolutionary implications*. (T.A. Markow ed.), pp. 335–364. Kluwer, Dordrecht, Netherlands.
- Palmer, A.R. and C. Strobeck. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 391–421.
- Palmer, A.R. and C. Strobeck. 1992. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zool. Fennica* 191: 57-72.
- Perfectti, F. and J.P.M. Camacho. 1999. Analysis of genotypic differences in developmental stability in *Annona cherimola*. *Evolution* 53: 1396-1405.
- Shapiro, S.S., M.B. Wilk and H.J. Chen. 1968. A comparative study of various tests for normality. *Journal of American Statistical Association* 63: 1342-1372.
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman, New York.
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. W.H. Freeman, New York.
- Swaddle, J.P., M.S. Witter and I.C. Cuthill. 1994. The analysis of fluctuating asymmetry. *Animal Behavior*. 48: 986-989.

Assessment of grazing effects on the Mediterranean shrub *Phillyrea latifolia* L. with developmental instability and fractal analysis

D. Sirkou¹, I. Ispikoudis¹, V.P. Papanastasis¹ and C.L. Alados²

¹Laboratory of Rangeland Ecology Science, Aristotle University, 541 24 Thessaloniki, Greece

²Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC) Avda. Montañana 177. P.O. Box 202. (Campus Aula Dei). Zaragoza 50080 (Spain)

Summary

Developmental instability was used in this study and was expressed as translational and fluctuating asymmetries as well as fractal dimension in order to assess the effects of different levels of grazing pressure by goats on a dominant and palatable species of Mediterranean shrublands, i.e. *Phillyrea latifolia* L. Treatments included lightly, moderately and heavily grazed areas as well as an ungrazed area as a control. Measurements were carried out in thirty shrubs in each treatment. The fluctuating asymmetry analysis revealed higher asymmetry of leaves in the grazed treatments than in the control. The lower parts (below 1.5m height), reached by goats, also attained larger values of asymmetry in comparison to the upper parts (above 1.5m height) of the shrubs, not reached by goats. Moreover, fractal dimension of branches was lower in the grazed treatments in comparison to the ungrazed ones, as well as in the lower parts compared to the upper parts of the shrubs. However, the results of translational asymmetry analysis showed that grazed shrubs were developmentally more stable than the ungrazed ones. These results suggest that *Phillyrea* is very tolerant to grazing. It is concluded that developmental instability and fractal dimension are useful tools in assessing the differential response of Mediterranean key species to grazing impact. In addition, evidence is provided of the manifestation of developmental instability as a result of environmental disturbance under the same genetic basis.

Key words: Grazing, translational asymmetry, fluctuating asymmetry, fractal dimension, Mediterranean shrublands.