

Znanstvena razprava

GDK: 149.6 *Cervus elaphus* : 156.42

Ali asimetrija rogovja navadnega jelena (*Cervus elaphus L.*) odraža kvaliteto in starost samcev

*Does the fluctuating asymmetry of antlers in red deer (*Cervus elaphus L.*) reflect the quality and age of the males*

Miran HAFNER*

Izvleček:

Hafner, M.: Ali asimetrija rogovja navadnega jelena (*Cervus elaphus L.*) odraža kvaliteto in starost samcev. Gozdarski vestnik, 61/2003, št. 10. V slovenščini, iz izvlečkom v angleščini, cit. lit. 36. Prevod v angleščino: Jana Oštir.

Nihajoča asimetrijo (fluctuating asymmetry) (FA) rogovja (dolžino vej, dolžino nadočnika, dolžino srednjika in obseg rož) navadnega jelena (*Cervus elaphus*) smo proučevali v vzorcu 397 odstreljenih jelenov v obdobju od 1985-2002 v populaciji jelenjadi v vzhodnih Karavankah v SZ delu Slovenije. FA dolžine vej se je razlikovala med enoletnimi in ostalimi jeleni, FA obsega rož med dveletnimi in triletnimi jeleni ter jeleni razredov 4-5 letnih in 6-9 letnih. V starostnem razredu 10 in večletnih se asimetrija obsega rož ponovno povečuje. Pri nadočniku in srednjiku razlik med starostnimi razredmi nismo odkrili. Nismo odkrili odvisnosti med FA in velikostjo znaka kot tudi ne med FA in telesno maso. Če predpostavljamo, da le kvalitetni osebki lahko proizvedejo bolj simetrična rogovja, ugotavljamo, da naši rezultati domnevate, da FA v sekundarnih spolnih znakih odraža kvaliteto nosilca, ne potrujejo. Večji osebki z večjim rogovjem ne nosijo bolj simetričnega rogovja. Ocenjujemo, da je pri navadnem jelenu simetrija rogovja šibek znak kakovosti in starosti njegovega nosilca, in verjetno nima velikega pomena v intraseksualnih kontaktih v sezoni razinnoževanja.

Ključne besede: *Cervus elaphus*, navadni jelen, rogovje, nihajoča asimetrija

Abstract:

Hafner, M.: Does the fluctuating asymmetry of antlers in red deer (*Cervus elaphus L.*) reflect the quality and age of the males. Gozdarski vestnik, Vol. 61/2003, No. 10. In Slovene, with abstract in English, lit. quot. 36. Translated into English by Jana Oštir.

We have researched the fluctuating asymmetry (FA) of antlers (beam length, brow tine length, middle tine length and basal circumference) in red deer (*Cervus elaphus*) on a sample of 397 males that were shot out of the population from eastern Karavanke in the northwestern part of Slovenia in the period from 1985 to 2002. FA of beam length has shown differences between one year old males and older males. FA of basal circumference has shown differences between males that were two and three years old on one side and between males aged 4-9 on the other. Another increase of FA has been noted in males that were 10 years of age or older. No difference in FA in brow tine length and middle tine length has been detected between age classes. No dependence has been detected between FA and trait size nor between FA and carcass mass. Taking into account the assumption that only quality males are capable of growing antlers of higher symmetry, it has been ascertained that the results of this research do not confirm the hypothesis that FA in secondary sexual traits reflects the quality of a particular male. Bigger males with bigger racks do not have antlers of higher symmetry. We believe that in the case of red deer symmetry of the rack is a weak characteristic of a male's quality and age and is probably not of great importance in intrasexual contacts in the rutting season.

Key words: *Cervus elaphus*, red deer, antlers, fluctuating asymmetry

1 UVOD

1 INTRODUCTION

Glede na porazdelitev razlik med desno in levo stranjo proučevanega znaka ločimo pri organizmih tri vrste bilateralne asimetrije (PALMER / STROBECK 1986, PALMER 1994).

Usmerjena asimetrija (DA): ta vrsta asimetrije je normalno stanje; med polovicama obstojajo značilne razlike v razvitosti znaka pri čemer je običajno močnejše razvita ista stran. Aritmetična sredina znaka je zato na eni polovici večja kot na drugi.

Antisimetrija (AS): tudi antisimetrija je normalno stanje. Med obema polovicama znaka obstajajo razlike vendar ne moremo predvideti, katera stran bo imela večjo vrednost določenega znaka. Večji znak se z enako verjetnostjo pojavlja tako na levi kot na desni polovici. Razlike med desno in levo stranjo se porazdeljujejo bimodalno z aritmetično sredino ($\bar{y} = 0$).

* M. H., spec., univ. dipl. inž gozd. Zavod za gozdove Slovenije, OE Kranj, 4000 Kranj

Nihajoča asimetrija (fluctuating asymmetry FA): Nihajoča asimetrija je mera slučajnih odklonov od popolne bilateralne simetrije v razvoju morfoloških znakov, ki naj bi bili navadno simetrični (VAN VALEN 1962, PALMER / STROBECK 1986, MOLLER 1996). Nastane, ko nobena od strani pri bilateralnih značilnostih ne teži, da bi bila večja kot nasprotna (PALMER / STROBECK 1986), oziroma ko v razvoju določenega znaka ni tendence, da bi imela ena polovica telesa njegovo večjo vrednost kot nasprotna. Znaka sta normalno simetrična, odkloni od idealne simetrije pa lahko nastopijo zaradi različnih motenj v razvoju znaka. Razlike D-L (desni – levi) se porazdeljujejo normalno in imajo aritmetično sredino $\bar{y} = 0$. FA je populacijska mera individualne simetrije (BJOERKLUND / MERILAE 1997).

Vrednosti FA so majhne in v večini primerov ne presegajo 5%, pogosto so celo manjše od 1% obsega merjene lastnosti (BORGES 2000). FA se pogosto smatra za kazalnika nestabilnosti okolja (PALMER 1994) ali nesposobnosti osebka, da se tekom svojega razvoja upira dejavnikom okoljskega stresa (SWADDLE 1999). V nekaterih primerih je povezana s parametri kvalitete, zato se lahko uporablja kot kriterij za presojo vitalnosti in zdravja med posameznimi osebkami, kot tudi vpliva stresa življenskega okolja, ki mu je bil osebek izpostavljen tekom razvoja (MOLLER 1980). Osebki z večjo sposobnostjo obvladovanja stresa naj bi imeli nižjo stopnjo asimetrije v primerjavi z drugimi osebkami v populaciji. Simetrični osebki naj bi imeli določene kvantitativne prednosti pred svojimi nesimetričnimi konkurenti. V procesu parjenja in izbiro potencialnih partnerjev naj bi imeli simetrični osebki večje možnosti za pristop do samic v primerjavi s konkurenti, ki so manj simetrični (SWADDLE 1996), kar posledično pomeni njihov večji reprodukcijski uspeh.

Za številne vrste je značilno, da velikost sekundarnih spolnih znakov pri samcih narašča s starostjo in velikostjo, kar velja tudi za jelene. Pri tem je pomembna predvsem starost, saj je pomemben kriterij za preživetje, ki je povezan s sposobnostjo prilaganja razmeram v okolju. Znak starost naj bi bil za samca zelo pomemben, saj naj bi z njim vplival na privabljanje samic in se izogibal neposrednim spopadom z vrstniki (SOLBERG 1993). S starostjo osebka naraščajo tudi njegove izkušnje z medsebojnih konfliktov med samci, kar

vpliva na sposobnost pristopa do samic, njihovo obrambo ali obrambo harema in s tem na reprodukcijski uspeh. Osebki, ki so sposobni zagotavljati »stroške dragih« spolnih znakov so pomembni kandidati za indikatorje tako genetske kvalitete kot tudi stresa življenskega okolja, ki so mu bili izpostavljeni tekom razvoja (MOLLER 1997). Veliko raziskovalcev se je pri raziskavah FA osredotočilo na lastnosti, ki so izražene s spolno selekcijo, saj naj bi bila asimetrija uporabna kot znak za presojo kvalitete med spoloma ob izbiri partnerjev. Predpostavlja se, da naj bi bila asimetrija spolnih znakov bolj občutljiv indikator kvalitete kot njihova povprečna velikost ali kot asimetrija nespolnih telesnih značilnosti (THORNHILL / MOLLER 1998).

Veliko dosedanjih raziskav pri različnih živalskih vrstah se je osredotočilo na scenarij, kjer spolna selekcija poteka preko izbire samcev s strani samic. Rogovju cervidov je bilo v dosedanjih raziskavah posvečeno veliko pozornosti, postavljene so bile številne hipoteze, da bi se pojasnila njihova evolucija in pomen. V primeru navadnega jelena naj bi spolna selekcija delovala preko intraseksualnih konfliktov, saj ni dokazov, da bi velikost rogovja prispevala k izbiri samcev s strani samic tekom parjenja (CLUTTON-BROCK et al. 1982). Za poligamne cervide je značilno, da zraste novo in močnejše rogovje vsako leto po zaključenem prvem letu starosti. Samci ga uporabljajo v medsebojnih kontaktih za prikazovanje razvoja in moči. Velikost rogovja naj bi odražala borbeno sposobnost in preprečevala boje med samci različnih kvalitet in je v tesni korelaciji z uspehom parjenja (CLUTTON-BROCK et al. 1982, KRUUK 2003).

Naraščanje velikosti rogovja s starostjo živali nas navaja k domnevi, da rogovje lahko odraža s starostjo naraščajočo kvaliteto živali. Težko pa je oceniti ločen prispevek velikosti rogovja, saj je prav telesna velikost v tesni pozitivni korelaciji z velikostjo rogovja in zelo pomembna v medsebojnih spopadih med samci (CLUTTON-BROCK et al. 1982). V primeru, da rogovje resnično odraža kvaliteto živali, domnevamo, da bo stopnja asimetrije v rogovju upadala s starostjo in kvaliteto živali (SOLBERG / SAETHER 1993).

2 NAMEN IN CILJ NALOGE 2 PURPOSE AND GOAL OF RESEARCH

V raziskavi asimetrije rogova navadnega jelena (*Cervus elaphus*) smo proučevali značilnosti asimetrije dolžine vej (DV), dolžine nadočnika (DN), dolžine srednjika (DS) in obsega rož (OR) pri samcih na območju vzhodnih Karavank v SZ delu Slovenije. Rogovje je do lovne dobe doraslo in očiščeno, samci pa ga uporabljajo v medsebojni kompeticiji za pristop do samic. Proizvodnja sekundarnih spolnih znakov je energetsko draga, zato le osebki v dobri kondiciji lahko nosijo močno in razvijano rogovje. Ali se rogovje uporablja le kot orožje tekom medsebojnih kontaktov med samci ali pa lahko odraža tudi kvaliteto posamezne živali in njeno starost? V tem primeru pričakujemo, da bo stopnja asimetrije upadala tako z velikostjo rogovja kot tudi s starostjo živali. Nekatere tovrstne raziskave pri cervidih v določenih primerih hipotezo potrjujejo, druge pa jo zavračajo. S pričujočo analizo v populaciji v Karavankah želimo prispevati k poznovanju problematike tudi pri navadnem jelenu.

3 METODE DELA 3 WORKING METHODS

Značilnosti rogovja smo proučevali v vzorcu 397 živali, ki so bile uplenjene v obdobju 1985-2002. Večina podatkov je iz obdobja 1997-2002. Podatki so bili pridobljeni iz trofejnih listov in neposrednih izmer trofej. Vzorec je pripadal osrednjemu delu Karavanške populacije jelenjadi na območju med Ljubljanjem, Kranjem, Cerkljami in Jezerskim na SZ delu Slovenije. V obdobju iz katerega izvirajo podatki, je populacija jelenjadi živila na zgornji stopnji dopustne zmogljivosti okolja. Meritve na rogovju so bile izvedene na mm natančno, na način, kot ga predvideva ocenjevanje trofej za določanje CIC točk (VARIČAK 1997). Podatke o meritvah na rogovju, ki so bile posledica interakcij med samci (odlomljeni parožki), nismo upoštevali. Starost je bila ocenjena na osnovi menjave in obrabe zobovja. V starostih nad 3 leta smo oblikovali starostne razrede. Upoštevana je bila masa telesa z glavo in nogami (brez notranjih organov). Telesna masa jelenov je bila ugotovljena na 1,0 kg, starost pa je bila ocenjena na leto natančno. Podatki o telesnih masah in starosti so bili pridobljeni od lovskih

organizacij po zaključeni vsakoletni kategorizaciji uplenjene divjadi.

Razlike med desno in levo stranjo (D-L) določenih znakov se pri FA razporejajo normalno in imajo aritmetično sredino enako $\bar{y} = 0$. Prisotnost simetrije smo ugotavljali na naslednji način: s t-testom smo za vsak znak rogovja posebej v okviru posameznih letnikov (starostnih razredov) ugotavljali obstoj antisimetrije. Test smo izvajali po metodi parov in sicer smo kot prvo vrednost za vsak par vedno vzeli večjo in kot drugo manjšo vrednost (V-M to je večja – manjša vrednost). Iсти test smo uporabili tudi za preizkus prisotnosti direktne asimetrije (DA) v smeri morebitne bolj razvite značilnosti na eni strani telesa), pri čemer sta par predstavljali meritvi določenega znaka na levi oziroma desni strani. Razlike v velikosti posameznih znakov rogovja med posameznimi starostmi smo preverjali s Scheffejevim testom. Pearsonovo korelacijo smo uporabili za preizkus povezanosti med absolutnimi vrednostmi parametrov rogovja, povezave med merami absolutne FA pa smo testirali s Spearmanovo rang korelacijo. Spearmanovo rang korelacijo smo uporabili tudi za preizkus odvisnosti med asimetrijo in velikostjo posameznih znakov rogovja kot tudi za preizkus odvisnosti med asimetrijo in telesno maso. Linearno regresijo smo uporabili za ugotavljanje odvisnosti med telesno maso in velikostjo posameznih znakov rogovja. S Kruskal Wallisovim testom smo preverjali razlike v FA med posameznimi starostnimi razredi. Variabilnost FA med posameznimi starostnimi razredi smo preverjali z Levenovim testom. Normalnost porazdelitve smo preverjali s Shapiro Wilk's W testom. Osebke v starosti 10 let in starejše smo združili v enoten razred, da smo zagotovili zadostno velikost vzorca. Za prikaz odvisnosti telesne mase glede na starost smo uporabili parabolo 2. stopnje, ki se je izkazala kot primerna v nekaterih dosedanjih raziskavah.

Napaka merjenja lahko vodi do precenitve nivojev FA (PALMER / STROBECK 1986, KRUUK 2003). Glede na možnost vpliva napake merjenja na asimetrijo smo izvedli dvojna merjenja v vzorcu velikosti 37 živali, v katerem so bili enakomerno zastopani vsi starostni razredi od 2-10 let in testirali razlike med asimetrijo in napako merjenja z dvosmerno analizo variance, s ponovljenimi meritvami tako kot navajata PALMER / STROBECK (1986) in priporočata

BJOERKLUND / MERILAE (1997). Za vse proučevane znake rogovja je bila razlika v asimetriji značilno večja od napake merjenja. Napako merjenja smo prikazali z dvema indeksoma (PALMER / STROBECK 1994). Velikost napake v primerjavi s celotno variabilnostjo med osebkami smo določili z dvofaktorsko analizo variance (osebek x ponovitev). Zanesljivost posamezne meritve smo določili iz povprečne razlike med varianco med osebkami in skupno varianco znotraj osebkov (KOTAR 1997):

$$r_k = (MS_1 - MS_m) / (MS_1 + (k-1) MS_m)$$

Relativno velikost napake merjenja v primerjavi z variabilnostjo med obema stranema smo za vsak znak posebej določili z dvofaktorsko analizo variance (stran x osebek). Varianco napake predstavlja povprečen kvadrat odstopanj znotraj osebkov:

$$MS_{znotraj} = MS_m = \sigma^2_m$$

varianco med stranema pa izraz:

$$\sigma^2_i = (MS_{si} - MS_m)/k.$$

Slika 1: Odvisnost telesne mase od starosti

Figure 1: Relationship between age and mean carcass mass

Dejansko napako meritev smo podali z razmerjem:

$$\sigma^2_m / \sigma^2_i$$

Pri tem je moral biti za vsak znak izpolnjen pogoj, da je bila varianca interakcije značilno večja od variance napake merjenja.

Opombe

r = zanesljivost posamezne meritve (r = cenilka pridobljena iz vzorca in predstavlja točkovno vrednost za ρ , ki velja v populaciji)

MS_m = povprečni kvadrat napake merjenja,

MS_{si} = povprečni kvadrat stran x osebek,

MS_i = povprečni kvadrat osebek,

k = število ponovljenih meritev.

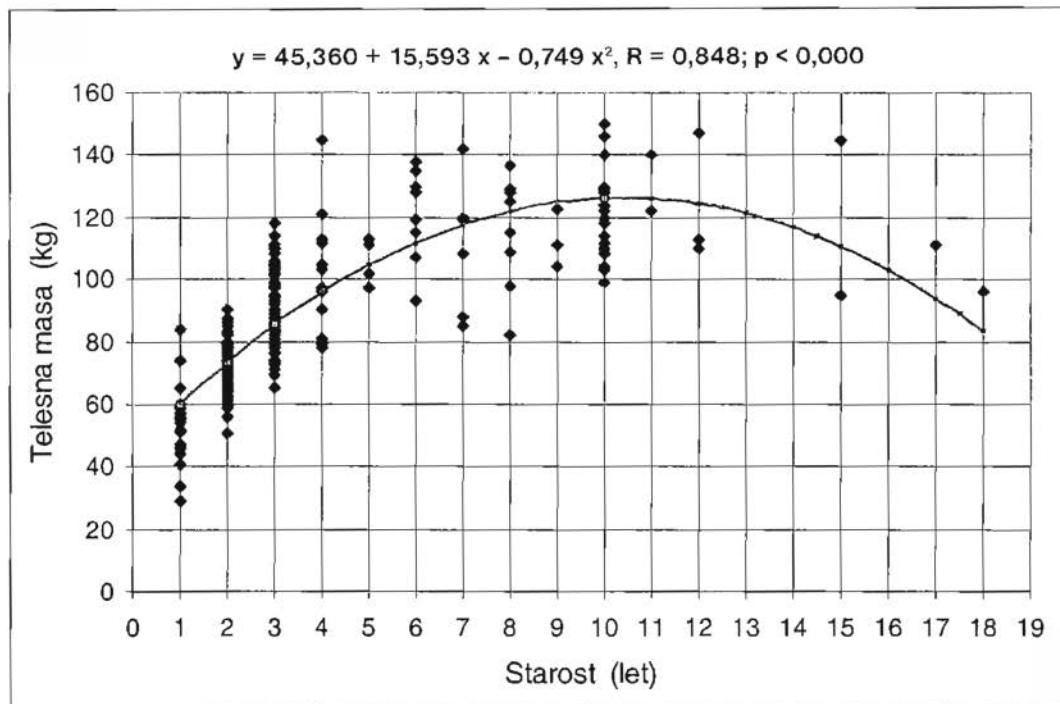
4 REZULTATI ANALIZE

4.1 Povezave med telesno maso,

velikostjo rogovja in starostjo

4.1 Relationships between carcass mass, antler size and age

Analiza odvisnosti telesne mase od starosti je vključevala 257 jelenov, velikosti rogovja od starosti pa 340 jelenov. Večinoma proučevani znaki



Preglednica 1: Korelacije med velikostjo znakov in FA med znaki. Korelacije med povprečno velikostjo znaka - nad diagonalo in med absolutno FA znakov - pod diagonalo.

Table 1: Correlations between characteristics' size and FA across characteristics. Correlations between average size of the characteristic - above diagonal and between absolute FA - below diagonal

Značilnost / Character	Telesna masa <i>Carcass mass (TM)</i>	Veje Beam length (DV)	Nadočnik Brow tine (DN)	Srednjik Middle tine (DS)	Obseg rož Basal circumference (OR)
Telesna masa / <i>Carcass mass</i>		0,80***	0,72***	0,70***	0,80***
Veje / Beam length	0,20*		0,86***	0,79***	0,85***
Nadočnik / Brow tine	-0,04	0,17*		0,78***	0,79***
Srednjik / Middle tine	-0,03	0,22**	0,23**		0,76***
Obseg rož / Basal circumference	-0,22	0,11	0,22*	0,13	

*** označuje $P<0,001$

** označuje $P<0,01$

* označuje $P<0,05$

P = tveganje

naraščajo do 5 leta starosti, kasneje ostanejo več ali manj konstantni. V telesni masi se 1 in 2 letni osebki razlikujejo od vseh ostalih. 3 letni se razlikujejo le od srednje starih jelenov, 4 letni in starejši se med seboj ne razlikujejo. V značilnostih rogovja se razlikujejo podobno in sicer v dolžini vej, se 1 letni jeleni razlikujejo od vseh ostalih, 2 letni in 3 letni se razlikujejo od vseh do starosti 12 let, 4 letni in starejši se med seboj ne razlikujejo. V nadočniku in srednjiku se 2 letni razlikujejo od vseh ostalih (razen ostarelih >15 let), 3 letni le od srednjestarih jelenov. 4 letni in starejši pa se med seboj praktično ne razlikujejo. V obsegu rož se razlikujejo 2 letni jeleni od vseh ostalih (razen ostarelih >17 let) 3 letni od vseh starosti do 12 leta, 4 letni in starejši pa se med seboj praktično več ne razlikujejo (Scheffe test $P<0,05$). Velikost proučevanih znakov rogovja narašča s starostjo in telesno maso. Odvisnost vseh proučevanih znakov v celotnem vzorcu je bila v tesni medsebojni povezavi in v povezavi s telesno maso ($r>0,70$,

$p<0,0001$) (preglednica 1). Vseh deset parnih korelacij je bilo značilnih na 1% stopnji tudi po Bonferronijevi korekciji za multiplo testiranje. Povezava med telesno maso in starostjo je tesna ($R_s=0,848$, $p<0,000$). Na osnovi ugotovitev smo osebke grupirali v 6 razredov in sicer 1 letne, 2 letne, 3 letne, 4-5 letne, 6-9 letne in 10+ letne jelenе.

Znotraj starostnih razredov smo izdelali analizo linearne regresije med telesno maso in velikostjo posameznih značilnosti rogovja. Pri nekaterih znakih smo odkrili značilne povezave ali povezave na meji značilnosti (preglednica 2) in sicer pozitivne odvisnosti. Večji del značilnih odvisnosti je bil ugotovljen med mladimi, medtem ko odvisnosti velikosti rogovja od telesne mase med jeleni razreda 4-5 letnih in 5-9 letnih praviloma nismo odkrili (telesna masa jelenov v starosti od 4-9 let je bila zelo izravnana in se ni razlikovala med posameznimi starostmi). Stopnja pojasnjenoosti odvisnosti znakov rogovja od telesne mase je bila nizka. Ugotavljamo, da v našem primeru velikost določenih znakov rogovja s telesno maso narašča predvsem pri mlajših jelenih.

Preglednica 2: Rezultati linearne regreseije med velikostjo rogovja in telesno maso po starostnih razredih

Table 2: Results of linear regression between antler size and carcass mass in each age class

Lastnost characteristic	Starostni razred age group	P	r^2	a Intercept	Nagib Slope SE
DV	2	0,038	0,072	345,59	2,35 (1,10)
DN	3	0,000	0,192	38,79	1,96 (0,49)
OR	2	0,012	0,101	83,08	0,73 (0,29)
	3	0,004	0,117	119,12	0,55 (0,19)
	6-9	0,007	0,258	140,25	0,52 (0,17)
	10+	0,011	0,169	148,14	0,53 (0,20)

Preglednica 3: Test virov variabilnosti znakov rogovja jelenov (2-ANOVA: osebek x stran; n=37)

Table 3: Test of variability sources for antler characteristics (two-way ANOVA: individual x side; n=37)

	Med osebkij ^(a) Between individuals			Med stranema (DA) ^(b) Between sides		Interakcija ^(c) (neusmerjena asimetrija) Interaction			Napaka meritev ^(d) Measur. Error	
	MS _i	p _j	P _{i(BK)} ^(e)	MS _s	p _k	MS _{sj}	p _{sj}	P _{sj(BK)} ^(e)	MS _m (σ^2_m)	σ^2_m / σ^2_i
Znak <i>characteristic</i>										
DV	126995	<0,001	<0,001	150,00	0,57	466,00	<0,001	<0,001	6,22	0,026
DN	23132	<0,001	<0,001	544,97	0,32	534,07	<0,001	<0,001	75,91	0,249
DS	15675	<0,001	<0,001	650,16	0,32	633,68	<0,001	<0,001	4,54	0,014
DR	10047	<0,001	<0,001	58,44	0,43	77,41	<0,001	<0,001	1,06	0,027

Opombe:

(a) Osebki (MS_i; df = 36) imajo značaj slučajnostnega faktorja, v imenovalcu F-testa je MS_i (df = 148)(b) Strani (MS_s; df = 1) imata značaj fiksnega faktorja, v imenovalcu F-testa je MS_s (df = 36)(c) v imenovalcu F-testa interakcije (MS_{sj}; df = 9) je MS_m (df = 148)(d) kvocient σ^2_m / σ^2_i podaja relativno velikost napake meritev v primerjavi z variabilnostjo med stranema

(e) statistično tveganje po opravljeni Bonferronijevi korekciji

Preglednica 4: Preizkus zanesljivosti meritev znakov rogovja (2-ANOVA s ponovitvami meritev; n=74 ^(a), k=2)

Table 4: Test of reliability of measurement of antler characteristics (two-way ANOVA with repetition of measurements; n=74, k=2)

Znak <i>characteristic</i>	MS _{med osebkij} ^(b) MS _(between individuals)	MS _(znotraj osebkov) ^(b) MS _(inside individuals)	r ₁ ^(c)
DV	62.859,71	6,22	0,999
DN	11.678,32	75,91	0,987
DS	8.051,53	4,54	0,999
OR	4.993,84	1,06	0,999

Opombe:

(a) Vsaka veja 37 rogovij predstavlja neodvisno meritev, zato je n = 74

(b) MS: povprečen kvadrat odstopanj (med osebkij: df = 73; znotraj osebkov: df = 148)

(c) $r_1 = (MS_{med} - MS_{znotraj}) / (MS_{med} + (k-1) \cdot MS_{znotraj})$; r₁ = zanesljivost meritve; k = število ponovitev

(Palmer 1994, Kotar 1997)

4.2 Napaka merjenja

4.2 Measurement error

Napako merjenja smo prikazali z dvema indeksoma in sicer velikost napake v primerjavi s celotno variabilnostjo med osebkji in relativno velikost napake merjenja v primerjavi z variabilnostjo med obema stranema. Napaka ni velika in je razvidna iz preglednic 3 in 4.

Kot je razvidno iz preglednice 4, je zanesljivost meritev izredno velika saj se vrednost r₁ giblje od 0,987 do 0,999, kar dokazuje, da večkratno merjenje istega znaka ni potrebno.

4.3 Nihajoča asimetrija

4.3. Fluctuating asymmetry

Pred nadaljnjo obdelavo podatkov smo poizkušali ugotoviti obstoj asimetrije. Primerjali smo razlike med stranema in ugotavljali, če so razlike med večjo in manjšo (V – M) vrednostjo znotraj para značilno različne (večje) od nič. Obstoj smo preizkušali s t-testom po metodi parov, pri čemer smo kot prvo vrednost za vsak par vzeli večjo in kot drugo manjšo vrednost. Rezultati testov so za proučevane znake po posameznih starostih (starostnih razredih) prikazani v preglednici 5. Pri vseh znakih v okviru starostnih razredov smo odkrili obstoj asimetrije.

Preglednica 5: Preizkus obstoja asimetrije za posamezne znake rogovja jelenov

Table 5: Test of the presence of asymmetry for individual characteristics of red deer antlers

Starostni razred/age classe znak/characteristic	N	\bar{a}_{\max} (mm) ^(a)	\bar{a}_{\min} (mm) ^(a)	t-vrednost	P	p_{hk} ^(b)
Enoletni						
DV	21	209	181	6,5024	0,0000	<0,001
Dveletni						
DV	60	521	502	11,8501	0,0000	<0,001
DN	55	163	142	10,4743	0,0000	<0,001
DS	53	152	125	8,8094	0,0000	<0,001
OR	32	144	138	7,6869	0,0000	<0,001
Triletni						
DV	68	670	648	5,0410	0,0000	<0,001
DN	56	240	216	6,4924	0,0000	<0,001
DS	53	196	171	10,9980	0,0000	<0,001
OR	34	178	173	5,8792	0,0000	<0,001
4-5 letni						
DV	39	823	801	8,4263	0,0000	<0,001
DN	37	266	245	8,1692	0,0000	<0,001
DS	39	243	218	6,8829	0,0000	<0,001
OR	33	195	191	5,0400	0,0000	<0,001
6-9 letni						
DV	62	914	892	10,0408	0,0000	<0,001
DN	56	319	301	5,9497	0,0000	<0,001
DS	59	281	258	10,1162	0,0000	<0,001
OR	43	219	215	8,6886	0,0000	<0,001
10+ letni						
DV	34	943	914	10,1556	0,0000	<0,001
DN	31	333	313	8,4061	0,0000	<0,001
DS	35	291	260	5,0839	0,0000	<0,001
OR	14	230	225	5,3582	0,0001	<0,001

a) \bar{a}_{\max} – povprečna velikost večjega znaka, \bar{a}_{\min} – povprečna velikost manjšega znaka

b) velikost statističnega tveganja po opravljeni Bonferonijevi korekciji

4.3.1. Preizkus prisotnosti DA in normalnosti porazdelitve »D-L« razlik

4.3.1. Test of DA presence and normality distribution of D-L differences

Preizkus prisotnosti DA je potrebno opraviti, ker imata tako usmerjena asimetrija kot tudi antisimetrija (AS) genetsko ozadje, medtem ko FA odraža delovanje stresnih dejavnikov. Prav tako je potrebno opraviti preizkus normalnosti porazdelitve. Aritmetična sredina mora biti 0, oziroma se od te vrednosti ne sme bistveno razlikovati. Preizkus prisotnosti DA smo opravili s t-testom za odvisne vzorce in sicer po metodi parov, kjer sta par predstavljali meritvi istega znaka na desni in levi strani (veji) istega rogovja. Pri nobenem od znakov v okviru starostnih razredov nismo

odkrili prisotnosti DA. Blizu meje značilnosti je bila prisotnost DA ugotovljena pri DS 4-5 letnih jelenov in pri OR 6-9 letnih jelenov.

Pri nekaterih znakih smo za posamezne starostne razrede ugotovili, da se razlike D-L ne porazdeljujejo normalno. Z W testom smo značilen odklon od normalnosti porazdelitve ugotovili pri nadočniku dveletnih jelenov in dolžini vej, nadočniku ter srednjiku triletih jelenov. Poleg tega smo odkrili določena odstopanja od normalnosti tudi v smislu asimetrije (*skewness*) in sploščenosti (*kurtosis*), ki lahko pomenijo prisotnost AS in DA. Asimetrijo (g_1) in sploščenost (g_2) smo ugotavljali z Z testom ($z = g_1/s_{g_1}$ oz. $z = g_2/s_{g_2}$) (PALMER / STROBECK 1992, PALMER 1994). Pri tem smo s_{g_1} in s_{g_2} izračunali na osnovi sledečih formul (PALMER 1994):

Preglednica 6: Preizkus prisotnosti DA (značilnosti razlik med desno in levo vejo rogovja jelenov)

Table 6: Test of the presence of directional asymmetry (significance of differences between right and left beam of red deer antlers)

Starostni razred/age classe znak/characteristic	N	\bar{a}_D (mm) ^(a)	\bar{a}_L (mm) ^(a)	t-vrednost	P
Enoletni					
DV	21	190	200	1,2727	0,22
Dveletni					
DV	60	513	510	1,0086	0,32
DN	55	152	153	0,2285	0,82
DS	53	138	139	0,1463	0,88
OR	32	141	141	0,1150	0,91
Triletni					
DV	68	656	662	1,0892	0,28
DN	56	227	229	0,4903	0,63
DS	53	182	185	0,5119	0,61
OR	34	175	176	0,9556	0,35
4-5 letni					
DV	39	812	812	0,0257	0,98
DN	37	254	256	0,4162	0,68
DS	39	236	226	1,9709	0,056
OR	33	193	194	0,2817	0,78
6-9 letni					
DV	62	901	905	1,1302	0,26
DN	56	309	312	0,8055	0,42
DS	59	269	271	0,5877	0,56
OR	43	216	218	1,9751	0,055
10+ letni					
DV	34	931	925	1,0434	0,30
DN	31	322	324	0,4265	0,67
DS	35	275	276	0,0947	0,92
OR	14	226	228	1,2467	0,23

(a) \bar{a}_D – povprečna velikost znaka na desni veji, \bar{a}_L – povprečna velikost znaka na levi veji

$$s_{g1} = \sqrt{\frac{6n(n-1)}{(n-2)(n+1)(n+3)}} = \sqrt{\frac{6}{n}} ; \quad g_1 = \frac{m_3}{\sigma^3} ; \quad m_3 = \frac{\sum (x_i - \bar{x})^3}{N}$$

$$s_{g2} = \sqrt{\frac{24n(n-1)^2}{(n-3)(n-2)(n+3)(n+5)}} = \sqrt{\frac{24}{n}} ; \quad g_2 = \frac{m_4}{\sigma^4} - 3 ; \quad m_4 = \frac{\sum (x_i - \bar{x})^4}{N}$$

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{N}}$$

s_{g1} = standardna napaka za g_1 pri normalni porazdelitvi, s_{g2} = standardna napaka za g_2 pri normalni porazdelitvi (Kotar 1977)

Za testiranje razlik med starostnimi razredi s parametričnimi testi smo znake v starostnih razredih, kjer se g_1 značilno razlikuje od 0 izločili iz nadaljnje obdelave. Odkrili smo jih pri vejah

triletnih jelenov in pri nadočniku 4-5 ter 6-9 letnih jelenov. Iz nadaljnje obdelave smo izključili tudi vse znake v starostnih razredih, kjer je $g_2 < 0$ (možna bimodalna porazdelitev), medtem ko smo znake v

starostnih razredih, kjer so bile ostale zahteve normalnosti izpolnjene, ugotovljena pa je bila ozkovršnost ($g, >0$) v nadaljnjih obdelavah upoštevali. Tako smo zaradi možne bimodalne porazdelitve iz nadaljnje obdelave izločili dolžino vej pri jelenih 10+, nadočnik pri dveletnih letnih jelenih in srednjik pri 10+ jelenih. V nadaljevanju raziskave smo za testiranje s parametričnimi testi v obdelavi upoštevali:

- dolžino vej (DV) pri 1, 2, 4-5 in 6-9 letnih jelenih;
- dolžino nadočnika (DN) pri 3 in 10+ letnih jelenih;
- dolžino srednjika (DS) pri 2, 4-5 in 6-9 letnih jelenih;
- obseg rož (OR) pri 2, 3, 6-9 in 10+ letnih jelenih.

4.3.2. Povezave med asimetrijo različnih znakov

4.3.2. Correlations between FA of different characteristics

Povezave med asimetrijo različnih lastnosti so razvidne v preglednici 1 (pod diagonalo). Po Bonferronijevem popravku prikazanih rezultatov ugotavljamo značilne odvisnosti FA med DS in DN na stopnji tveganja $p=0,016$, med DS in DV prav tako na stopnji tveganja 0,016 medtem ko je bila odvisnost med OR in DN nekoliko nad mejo značilnosti ($p=0,088$). Ugotavljamo, da asimetrija rogovja poimeni praviloma asimetrijo večjega števila znakov na rogovju.

4.3.3. Odvisnost med asimetrijo in velikostjo znaka

4.3.3. Relationship between asymmetry and characteristic size

Proučitev odvisnosti FA od velikosti znaka je predpogoj za izbiro ustreznega indeksa. Odvisnost smo ugotavljali iz izračunom Spearmanovega rang koeficiente med absolutno razliko ID-LI in

Preglednica 7: Odvisnost (Spearman R) med velikostjo znaka in absolutno razliko ID-LI

Table 7: Relationship (Spearman R) between the characteristic's size and the absolute difference IR-LI

Znak characteristic	N	R _s	P
DV	284	0,057	0,340
DN	235	-0,004	0,947
DS	239	0,075	0,253
OR	156	-0,062	0,410

velikostjo posameznega znaka. Pri nobenem od proučevanih znakov v celotnem izbranem vzorcu nismo odkrili značilnih odvisnosti. Znotraj starostnih razredov smo odkrili povezave med asimetrijo in velikostjo posameznega znaka pri nadočniku dveletnih jelenov na meji značilnosti ($n=55$, $R_s=-0,23$, $p=0,085$) in srednjiku 6-9 letnih jelenov ($n=59$, $R_s=0,23$, $p=0,080$). V preglednici 7 so prikazani parametri odvisnosti med FA in velikostjo znaka v celotnem vzorcu, ki smo ga izbrali za nadaljnje analize z neparametričnimi testi.

Glede na to, da nismo odkrili odvisnosti med FA in velikostjo znaka, uporaba indeksov za prikaz relativne asimetrije ni dopustna, saj lahko pokaže lažne razlike med vzorci, saj zaradi velikosti vpliva znaka vzorci z večjo velikostjo znaka izkazujejo manjšo FA. Razlike v velikosti absolutne asimetrije smo preverjali na dva načina. V celotnem vzorcu smo razlike med sredinami ugotavljali s Kruskal Wallisovim testom, v vzorcu, kjer so podatki ustrezali kriterijem normalne porazdelitve pa smo razlike v variabilnosti preverjali z Levenovim testom (enofaktorska ANOVA absolutnih razlik ID-LI) in sicer smo za prikaz podatkov uporabili dva indeksa.

$$FA_1 = \text{aritmetična sredina ID-LI}$$

$$FA_2 = \text{varianca (D-L)}$$

4.3.4. Odvisnost med asimetrijo in telesno maso

4.3.4. Dependence between asymmetry and carcass mass

FA sekundarnih spolnih znakov naj bi odražala tudi kakovost osebkov. Kakovost posameznega jelena je v tesni povezavi z njegovim reproducijskim uspehom. V primeru, da FA dejansko odraža kvaliteto, bi morala med njo in določenim morfološkim znakom, ki odraža kvaliteto, obstojati negativna odvisnost. Nekateri avtorji ugotavljajo, da uporaba velikosti proučevanega znaka ni primerna za ugotavljanje soodvisnosti z asimetrijo in priporočajo uporabo znakov, ki z FA niso v neposredni odvisnosti. Kot kvaliteta posameznih osebkov se običajno uporablja masa rogovja ali masa telesa. V našem primeru smo se odločili za ugotavljanje odvisnosti med FA in telesno maso. Izračunali smo Spearmanove koeficiente med maso telesa in FA posameznih znakov rogovja. Odvisnosti smo odkrili le pri telesni masi in asimetriji dolžine vej in sicer pozitivno odvisnost ($R_s=0,20$, $n=144$, $p=0,019$). Pri ostalih znakah odvisnosti s

Preglednica 8: Parametri korelacije med telesno maso in FA znakov rogovja jelenov (Spearman R)

Table 8: Parameters of correlation between body weight and fluctuating asymmetry of red deer antlers (Spearman R)

Znak characteristic	Absolutna FA (FA _A)		
	N	R _s	P
DV	144	0,196	0,019
DN	120	-0,044	0,636
DS	125	-0,026	0,775
OR	43	-0,222	0,152

telesno maso nismo odkrili (preglednica 8). Tudi znotraj starostnih razredov odvisnosti nismo odkrili. V starostnih razredih, katerih podatki so ustrezali značilnostim normalne porazdelitve nismo ugotovili odvisnosti med telesno maso in FA posameznih znakov niti po kontroli z velikostjo rogovja.

4.3.5. Razlike v FA med starostnimi razredi

4.3.5. Variations in FA among age classes

Razlike v srednjih vrednostih znakov smo preizkusili s Kruskal – Wallisovim testom. Razlike so bile visoko značilne pri vseh znakih. Relativne mere asimetrije bi lahko uporabili le za zname, katerih FA ni odvisna od njihove velikosti, če se povprečne velikosti izbranega znaka med primerjanimi vzorci ne bi razlikovali, kar pa v našem primeru ni veljalo.

DV	$H_{(5, N=284)} = 232,630, p < 0,000$
DN	$H_{(4, N=235)} = 157,970, p < 0,000$
DS	$H_{(4, N=239)} = 140,220, p < 0,000$
OR	$H_{(4, N=156)} = 114,736, p < 0,000$

S Kruskal Wallisovim testom smo ugotovili značilne razlike v FA dolžine vej (DV)

Preglednica 9: Razlike v FA DV rogovja navadnega jelena med starostnimi razredi

Table 9: Differences in FA DV of red deer antlers between age classes

Znak / characteristic	Starost	N	(D+L)/2 ^(a) (mm)	FA _A (mm) ^(b)	FA _A ^(b)
DV	1	21	194,9	$28,1 \pm 8,5$	392,04
	2	60	507,3	$19,2 \pm 3,1$	157,10
	3	68	658,9		
	4-5	39	812,0	$21,3 \pm 4,9$	241,67
	6-9	62	902,9	$21,5 \pm 4,2$	282,03
	10+	34	928,2		
			$H(5, N=284)=232,630, p < 0,000$		$F_{(1, 178)} = 2,8257, p = 0,040$

Opombe:

(a) povprečna velikost desnega in levega znaka

(b) matematični zapis indeksov je podan v poglavju »odvisnost med asimetrijo in velikostjo znaka«.

Preglednica 10: Razlike v FA OR rogovja navadnega jelena med starostnimi razredmi

Table 10: Differences in FA OR of red deer antlers between age classes

Znak / characteristic	Starost	N	(D+L)/2 ^(a) (mm)	FA ₁ (mm) ^(b)	FA ₄ ^(b)
OR	2	32	138,4	5,5± 1,4	16,47
	3	34	175,2	5,0± 1,7	24,59
	4-5	33	193,6	2,8± 0,8	5,66
	6-9	43	217,0	3,5± 0,8	6,64
	10+	14	227,0	5,7± 1,7	11,14
			H(4, N=156)=114,736 p<0,000		F _{4,151} = 4,0171 p=0,004v

Opombe:

(a) povprečna velikost desnega in levega znaka

(a) matematični zapis indeksov je podan v poglavju »odvisnost med asimetrijo in velikostjo znaka«.

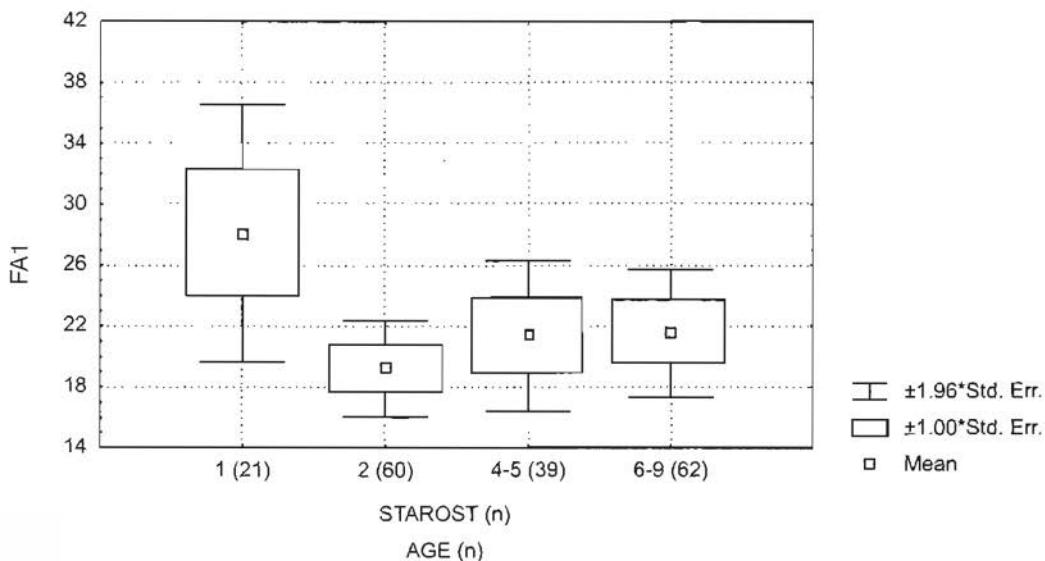
Podobne ugotovitve smo odkrili z Levenovim testom za iste proučevane razrede ($F_{4,151} = 4,0171$, $p=0,004$). Razlike nastopajo predvsem med dve in triletnimi jeleni na eni strani in razredoma 4-5 letnih ter 6-9 letnih jelenv. V razredu 10+ letnih se stopnja asimetrije ponovno povečuje. Razlik med razredoma 4-5 letnih in 6-9 letnih nismo odkrili, odkrili pa smo razlike med razredom 4-5 letnih in 10+ letnih. Nekoliko nad mejo značilnosti ($p=0,07$) so razlike tudi med razredoma 6-9 letnih in 10+ letnih.

5 RAZPRAVA IN ZAKLJUČKI

5 DISCUSSION AND CONCLUSIONS

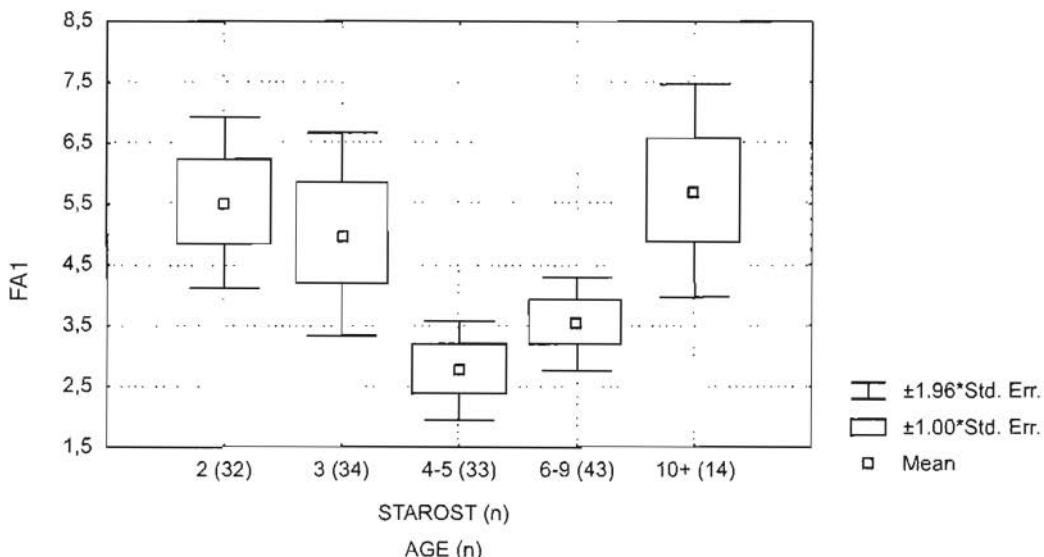
Ugotovljene starostno pogojene razlike v FA dolžine vej ter obsegom rož rogovja jelenv v določeni meri potrjujejo hipotezo, da asimetrija odraža variabilnost osebkov. Večja stopnja asimetrije rogovja (DV, OR) med mladimi osebkami je lahko posledica večje občutljivosti na procese v okolju v času hitre rasti rogovja. Če je stopnja asimetrije odvisna od energije namenjene za razvoj bilateralnih lastnosti (ALEKSEEEVA et al. 1992, NILSSON 1994 – citirata PELABON / BREUKELEN 1998) potem naraščanje energije, ki se

Slika 2: Razlike v absolutni asimetriji dolžine vej
Figure 2. Variations in absolute asymmetry – beam length



Slika 3: Razlike v absolutni asimetriji obsega rož

Figure 3: Variations in basal circumference absolute asymmetry



usmerja v spolne znake s starostjo lahko povzroči starostno specifično upadanje v stopnji asimetrije in navaja k potrditvi hipoteze, da so samci z večjim rogovjem bolj sposobni obvladovati okoljski stres tekom razvoja rogovja v primerjavi s samci, ki nosijo manjše rogovje.

Mnenja o tem, če so razlike v asimetriji zadostne, da v medsebojnem soočenju lahko odražajo kvaliteto nosilca so deljena. BJORKSTEN / FOWLER / POMIANKOWSKI (2000) ugotavljajo, da ne obstajajo trdni dokazi, da se spolni znaki sploh odzivajo na stres, LEUNG / FORBES (1996) pa navajata, da so FA -stres in FA - fitness relacije šibke in zelo heterogene. THORNHILL / MOLLER (1998) ugotavljata, da simetrija igra pomembno splošno vlogo v spolni selekciji še posebno simetrija sekundarnih spolnih znakov.

Nekateri avtorji ugotavljajo razlike v asimetriji določenih spolnih znakov med različnimi skupinami osebkov kot tudi povezave med FA in okoljskim stresom, drugi pa poleg tega potrjujejo tudi dosedanjo teorijo o evolucijski pomembnosti simetrije signalnih znakov v pogledu večje reproduksijske uspešnosti. SWADDLE (1996) npr. ugotavlja pri zebrah da so simetrično obarvanii samci proizvedli več potomcev, ki so preživeli obdobje starševske nege kot samci z asimetrično obarvanostjo. PELABON / BREUKELEN (1998)

ugotavlja upadanje FA in RFA s starostjo pri srnjadi (*Capreolus capreolus*) na Norveškem. POKORNY (2003) pri srnjadi (*Capreolus capreolus*) v Sloveniji ne ugotavlja odvisnosti med FA in težo rogovja. Ugotavlja starostno pogojene razlike v vrednosti stopnje asimetrije za dolžino vej in dolžino prednjega parožka. Upadanje RFA z naraščanjem velikosti rogovja pri belorepem jelenu (*Odocoileus virginianus*) ugotavlja DITCHKOFF s sod. (2001). SOLBERG / SAETHER (1993) za rogovje losa (*Alces alces*) nista ugotovila, da bi FA v sekundarnih spolnih znakih odražala kvaliteto osebkov. Ob upoštevanju velikosti rogovja pa ugotavlja negativno relacijo med FA in telesno maso osebkov, kar pomeni, da imajo relativno večji samci bolj simetrično rogovje v primerjavi z manjšimi samci. Tudi regresijska analiza med FA in velikostjo rogovja v različnih starostnih skupinah je odkrila značilno upadanje regresijskih koeficientov v odvisnosti od starosti samcev. KRUUK s sod. (2003) pri navadnem jelenu (*Cervus elaphus*) ni odkrila povezav med lastnostmi rogovja in FA. Absolutna FA je naraščala z velikostjo treh znakov rogovja. Le pri eni od 4 proučevanih lastnosti (nadočniku) ugotavlja, da je večje rogovje, (po korekciji starosti) bolj simetrično.

Na velikost rogovja imata znaten vpliv starost in telesna masa. Telesne mase jelenjadi v pro-

ucevani populaciji so v primerjavi s sosednjimi populacijami nizke in zelo izravnane v starosti nad 4 leta, v teh letih pa je tudi večji del mase rogovja pojasnjen s starostjo kot s telesno maso. Šibko odvisnost nekaterih parametrov rogovja od telesne mase za proučevano populacijo ugotavlja tudi POLANC (2001), HAFNER (2003) pa ugotavlja v razredu 6-10 letnih značilno odvisnost mase rogovja le od starosti. Vse vrednosti znakov rogovja naraščajo s starostjo. Asimetrija na rogovju pomeni praviloma sočasno asimetrijo večjega števila znakov rogovja. FA v proučevani populaciji ni odvisna od velikosti rogovja. Razlike v FA dolžine vej nastopajo med enoletnimi ter ostalimi razredi, pri obsegu rož razlike med starostnimi razredi hipotezo o starostno pogojeni variabilnosti FA potrjujejo. FA ostalih znakov rogovja hipoteze ne potrjuje. Odvisnosti absolutne asimetrije od telesne mase v celotnem vzorcu, kot tudi ne v okviru starostnih razredov nismo odkrili, kar ne potrjuje hipoteze o FA kot kazalniku kvalitete osebkov. Relativna asimetrija v našem primeru ni primeren kazalnik variabilnosti. Kljub temu, da se absolutna asimetrija DV, DN in DS med jeleni starejšimi od enega leta bistveno ne spreminja pa je z naraščajočo velikostjo rogovja zato relativna asimetrija manjša oziroma je absolutna asimetrija med samci z velikim rogovjem manj opazna. To pa so večinoma samci srednjega razreda in starejši samci, ki razvijejo močno rogovje, aktivno sodelujejo v procesu parjenja in imajo največji reproduksijski uspeh.

Opazno naraščanje velikosti rogovja s starostjo podpira hipotezo, da je velikost rogovja lahko uporabljena kot kazalnik kvalitete proti vrstnikom v medsebojnih kontaktih v sezoni parjenja. Osebki, ki so sposobni razviti večje rogovje izkazujejo praviloma tudi boljšo razvitost telesa. Močnejši osebki z večjim rogovjem, ki so bili sposobni zagotoviti zadostno količino potrebnih snovi, tako za razvoj telesa kot tudi sekundarnih spolnih znakov, pa se pri dolžini vej z izjemo enoletnih jelenov, pri obsegu rož pa tudi dve in triletnih jelenov, v absolutni asimetriji ne razlikujejo od ostalih osebkov. Za proučevano populacijo ugotavljamo, da je stopnja asimetrije lahko kazalnik starosti le pri obsegu rož, asimetrije pa ne moremo uporabiti kot kazalnik kakovosti osebkov. Ne glede na to, da je pri jelenih v starosti nad dve leti asimetrija najbolj vidnih znakov (DV, DN, DS) s starostjo in naraščajočo velikostjo rogovja manj

opazna pa smatramo, da je asimetrija znakov rogovja šibek kazalnik starosti posameznega osebka.

6 ZAHVALA

6 ACKNOWLEDGEMENT

Za pomoč pri zbiranju podatkov se zahvaljujemo direktorju lovišča »Kozorog« Darku Veterniku, Francu Tišlarju, Igorju Nahtigalu, Francu Primiču in Nikolaju Bernardu, ki so prispevali večino potrebnih podatkov. Za nasvete pri statistični obdelavi se zahvaljujemo prof. dr. Marijanu Kotarju.

7 VIRI

7 REFERENCES

- BJOERKLUND, M./ MERILAE J., 1997. Why some measures of fluctuating asymmetry are so sensitive to measurement error. *Ann. Zool. Fennici* 34: 133-137
- BJORKSTEN, T., DAVID, P., POMIANKOWSKI, A., FOWLER, K., 2000. Fluctuating asymmetry of sexual and nonsexual traits in stalk-eyed flies: a poor indicator of developmental stress and genetic quality. *J. Evol. Biol.* 13, 89-97.
- BJORKSTEN, T. A., FOWLER, K., POMIANKOWSKI, A., 2000. What does sexual trait FA tell us about stress? *Trends Ecol. Evol.* 15: 163-166.
- BORGES, R. M., 2000. How asymmetrical before it is asymmetrical. *J. Biosci.* 25, 2, 121-124.
- CLUTTON-BROCK, T. H. / GUINES, F. E. / ALBON, S. D., 1982. Red deer. behavior and ecology of two sexes. The university of Chicago, Edinburgh University Press, 333 s.
- DAVID, P., HINGLE, A., FOWLER, K., POMIANKOWSKI, A., 1999. Measurement bias and fluctuating asymmetry estimates. *Animal behaviour*, 57, 251-253.
- DITCHKOFF, S. S., LOCHMILLER, R. L., MASTERS, R. E., STARRY, W. R., LESLIE JR. D. M., 2001. Does fluctuating asymmetry of antlers in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) follow patterns predicted for sexually selected traits. *Proc. R. Soc. Lond., B.* 268, 891-898.
- HAFNER, M., 2003. Nekatere značilnosti mase rogovja jelenjadi na Gorenjskem (manuskript).
- HAGEN, S. B., IMS, R. A., 2003. Fluctuating asymmetry as an indicator of climatically induced stress in mountain birch (*Betula pubescens*). Report in an ACIA-funded project.
- JANŽEKOVIC, F., 1996. Ekomorfološka variabilnost in nihajoča asimetrija pri gozdni voluharici (*Clethriognathus glareolus* /Schreber, 1780/). Magistrsko delo. Ljubljana, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo, 76 s.

- KOTAR, M., 1977. Statistične metode: izbrana poglavja za študij gozdarstva (1. in 2. zvezek). Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo, 378 s.
- KOTAR, M., 1997. Kvantitativne metode raziskovanja: interno gradivo za podiplomski študij gozdarstva in gospodarjenja z obnovljivimi gozdnimi viri. Neobjavljeno.
- KRUUK L. E. B., SLATE, J., PEMBERTON, J. M., BROTHERSTONE, S., GUINNESS, F., CLUTTON-BROCK, T. H., 2002. Antler size in red deer: Heritability and selection but no evolution. *Evolution*, 56 (8), pp. 1683-1695.
- KRUUK, L. E. B., SLATE, J., PEMBERTON, M., CLUTTON-BROCK, T. H., 2003. Fluctuating asymmetry in a secondary sexual trait: no associations with individual fitness, environmental stress or inbreeding, and no heritability. *Journal of Evolutionary Biology* 2003 16. 1 s. 101
- LENS, L., VAN DONGEN, S., KARK, S., MATTHYSEN, E., 2002. Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies? *Biol. Rev.*, 77, pp. 27-38.
- LEUNG, B., FORBES, M. R., 1996. Fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness: Effects of trait type as revealed by meta-analyses. *Ekoscience* 3. 400-413.
- MOLLER, A. P. 1980. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. *Anim. Behav.* 40, 1185-1187.
- MOLLER, A. P. 1996. Development of fluctuating asymmetry in tail feathers of the barn swallow *Hirundo rustica*. *Journal of Evolutionary Biology* 9 (6), 677-694.
- MOLLER, A. P. 1997. Developmental stability and fitness: A review. *American Naturalist* 149, 916-932.
- PALMER A. R., STROBECK C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. of Ecol. and Systematics. - 1986. - Vol. 17. - P. 391-421.
- PALMER, A.R., 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer. Markow A. T. (ed.). *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*. Kluwer, Dordrecht, Netherlands.
- PALMER, A. R. / STROBECK, C., 1997. Fluctuating asymmetry and developmental stability: Heritability of observable variation vs. Heritability of inferred cause. *Journal of Evolutionary Biology* 10. 39-4
- PELABON, C., and L. VAN BREUKELEN. 1998. Asymmetry in antler size in roe deer, *Capreolus capreolus*: an index of individual and population conditions. *Oecologia*. 116(1-2). 1-8.
- POKORNY, B.. 2003. Notranji organi in rogovje srnjadi (*Capreolus capreolus* L.) kot bioindikatorji onesnaženosti okolja z ioni težkih kovin. Doktorska disertacija. Ljubljana, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, 193 s.
- POLANC, J.. 2001. Karavanška jelenjad in proučevanje njenega širjenja, diplomska naloga, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire. 85 s.
- RICE, W. R., 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43. 223-225.
- SIMMONS, L. W., TOMKINS, J. L., KOTIAHO, J. S., HUNT, J., 1999. Fluctuating paradigm. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266, 593-595.
- SOLBERG, E. J. / SAETHER, B. E., 1993. Fluctuating asymmetry in the antlers of moose (*Alces alces*): does it signal male quality? *Proc. R. Soc. Lond. B* 254, 251-255.
- SWADDLE, J. P., 1996. Reproductive success and symmetry in zebra finches. *Animal Behaviour* 51 (1): p 203-210.
- SWADDLE, J. P., 1999. Limits to length asymmetry detection in starlings: implications for biological signalling. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266, 1299-1303.
- THORNHILL, R., MOLLER, A. P., 1998. The relative importance of size and asymmetry in sexual selection. *Behav. Ecol.* 9. 546-551.
- VAN DONGEN, S., SPRENGERS, E., LOEFSTEDT, C., MATTHYSEN, E., 1999. Heritability of tibia fluctuating asymmetry and developmental instability in the winter moth (*Operophtera brumata* L.) (*Lepidoptera, Geometridae*). *Heredity*. 82, 5, 535.
- VAN DONGEN, S., LENS, L., MOLENBERGS, G., 1999. Mixture analysis of asymmetry: modeling directional asymmetry, antisymmetry and heterogeneity in fluctuating asymmetry. *Ecology Letters*, 2. 387-396.
- VAN DONGEN, S., SPRENGERS, E., LOEFSTEDT, C., 1999. Correlated development, organism-wide asymmetry and patterns of asymmetry in two moth species. *Genetica* 105. 91-91.
- VAN VALEN, L., 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16. 125-142.
- VARIČAK, V., 1997. Ocenjevanje lovskih trofej. Magnoliija, Ljubljana. 191 s.