

GDK: 135:151/3+136.0(497.12)(045)

Prispelo / *Received*: 15. 1. 2004
Sprejeto / *Accepted*: 10. 6. 2004

Pregledni znanstveni članek
Review scientific paper

NIHAJOČA ASIMETRIJA (S Poudarkom na asimetriji Rogovja Cervidov) kot zgodnji kazalec stresa: Principi, doseganja dognanja in možnosti uporabe

Boštjan POKORNY*, Miha ADAMIČ**, Cvetka RIBARIČ - LASNIK***

Izvleček:

Nihajoča asimetrija (FA; le-ta predstavlja neusmerjene razlike med levo in desno polovico bilateralnih znakov, ki se zaradi različnih dejavnikov stresa ne morejo razviti v sicer genetsko določeni popolni simetriji) je lahko zelo dober odzivni bioindikator izpostavljenosti populacij različnim vrstam okoljskega oz. genetskega stresa. Kljub velikemu potencialu predstavljajo meritve FA v slovenskem prostoru domala neznano področje okoljskih raziskav. Zato so v prispevku podrobno predstavljeni: (a) najpomembnejši principi, prednosti in slabosti meritve FA; (b) novejša ugotovitve o vplivu dejavnikov stresa na velikost FA bilateralnih znakov različnih živalskih in rastlinskih vrst; (c) vpliv izpostavljenosti težkim kovinam na velikost FA izbranih znakov živalskih vrst; (d) doseganje ugotovitve o asimetriji rogovja prostoživečih prežvekovalcev. Kot tak je prispevek pomemben za korektno, celovito in z dosedanjimi dognanji podprto predstavitev rezultatov lastnega dela na rogovju srnjakov, še zlasti za razumevanje uporabe FA rogovja kot odličnega pripomočka za bioindikacijo onesnaženosti okolja z anorganskimi onesnažili (spremljajoči prispevek).

Ključne besede: nihajoča asimetrija, okoljski stres, bioindikacija, rogovje, jeleni, srnjad, prostoživeči prežvekovalci

FLUCTUATING ASYMMETRY (WITH EMPHASIS ON DEER ANTLER ASYMMETRY) AS AN EARLY WARNING SYSTEM: PRINCIPLES, FINDINGS AND OPTIONS FOR IMPLICATION

Abstract:

Fluctuating asymmetry (FA), which reflects non-directional and stress-induced differences between the left and the right side of otherwise perfect symmetrical bilateral traits, may be a useful sensitive bioindicator of stressful conditions in many wildlife species. However, in spite of their great potential, FA analyses present an almost unknown research field in Slovenia. Therefore, the following issues are discussed at greater length in the paper: (a) the most important principles, advantages and drawbacks of FA analyses; (b) a review of recent findings on the influence of some stressors on FA of bilateral traits in different wildlife species; (c) influence of heavy metals on FA of selected animal traits/organs; (d) a review of existing findings on asymmetry of antlers/horns in wild-living ungulates. As such, this review paper is important for a well-grounded presentation of our own work on roe deer antlers, and particularly for understanding the employability of roe deer antlers as an excellent tool for bioindication of environmental pollution with inorganic pollutants (companion paper).

Key words: fluctuating asymmetry, environmental stress, bioindication, antlers, deer, roe deer, wild-living ungulates

* dr., ERICo Velenje, Inštitut za ekološke raziskave, Koroška 58, 3320 Velenje, SLO; bostjan.pokorny@erico.si

** prof. dr., Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Večna pot 83, 1000 Ljubljana, SLO

*** doc. dr., ERICo Velenje, Inštitut za ekološke raziskave, Koroška 58, 3320 Velenje, SLO

VSEBINA
CONTENTS

1	UVOD.....	139
	INTRODUCTION AND PURPOSE OF INVESTIGATION	
2	OPREDELITEV NIHAJOČE ASIMETRIJE.....	140
	DEFINITION OF FLUCTUATING ASYMMETRY	
3	PREDNOSTI IN SLABOSTI FA ANALIZ.....	142
	ADVANTAGES AND DRAWBACKS OF FA ANALYSES	
4	NIHAJOČA ASIMETRIJA IN IZPOSTAVLJENOST	
	STRESU.....	143
	FLUCTUATING ASYMMETRY AND	
	EXPOSURE TO STRESS	
5	ZAKLJUČEK.....	151
	CONCLUSION	
6	SUMMARY.....	152
7	VIRI.....	153
	REFERENCES	
	ZAHVALA.....	159
	ACKNOWLEDGEMENTS	

1 UVOD

INTRODUCTION

Vsaka sprememba v okolju, ki poruši ravnovesje v celicah živih organizmov, povzroči stres. Stres je značilno odstopanje od optimalnih razmer za življenje, ki vodi v spremembe na vseh ravneh organizma. O stresu govorimo, kadar jakost (trajanje) kateregakoli dejavnika presega prilagoditveno normo posameznega organizma. Dejavniki stresa (stresorji) so lahko abiotskega (npr. mehansko delovanje vetra ali snega, povišana radiacija, temperaturni in vlažnostni ekstremi, pomanjkanje kisika, pomanjkanje ali presežek hranil, slanost, kislost, bazičnost, izpostavljenost težkim kovinam) ter biotskega izvora (različni znotrajvrstni in medvrstni odnosi, antropogeno povzročeni stres). Delovanju stresa sledi reakcija izpostavljenih organizmov, ki je lahko na različnih ravneh (npr. biokemijsko-fiziološki, anatomsko-morfološki, proizvodni ali horološki). Odzivi niso vedno specifični za vsak posamezen stresor, zato je zaželeno, da hkrati merimo jakost stresa in način ter velikost odziva; pri tem je pomembno, da so odzivi čim bolj enostavni in lahko merljivi (zbrano v BATIČ 1997).

Pri številnih rastlinskih (npr. MIDGLEY / WAND / MUSIL 1998) in živalskih vrstah (npr. žuželke: CLARKE 1993a; ptice: CUSTER *et al.* 1997; mali sesalci: PANKAKOSKI / KOIVISTO / HYVÄRINEN 1992; prežvekovalci: FOLSTAD / ARNEBERG / KARTER 1996) se je nihajoča asimetrija (ang. fluctuating asymmetry; FA) – le-ta predstavlja ne-usmerjene razlike med levo in desno polovico bilateralnih znakov, ki se zaradi različnih dejavnikov stresa ne morejo razviti v sicer genetsko določeni popolni simetriji (CLARKE 1995) – pokazala kot zelo dober odzivni bioindikator izpostavljenosti populacij (glej preglednico 1). Za proučevanje FA so še posebej primerni bilateralni spolni znaki, kot je npr. rogovje različnih vrst jelenov (cervidov). Njihova tvorba zahteva zelo velike energetske vložke, zato lahko dobro razviti in simetrični znaki nastanejo le v optimalnih življenjskih razmerah in so odraz vitalnosti posameznega osebka, predvsem pa celotne populacije (PELABON / VAN BREUKELLEN 1998). Nihajoča asimetrija kot kazalec okoljskega stresa pri nas v kopenskih ekosistemih še ni bila uporabljena (izjema so laboratorijski poskusi vpliva natrijevega benzoata (RAČNIK 2000) in formaldehida (PERMOZER 2002) na vinske mušice), zato v prispevku nekoliko obširneje predstavljamo principe, dosedanja dognanja in možnosti uporabe FA v okoljskih raziskavah.

2 OPREDELITEV NIHAJOČE ASIMETRIJE DEFINITION OF FLUCTUATING ASYMMETRY

Pravočasna identifikacija okoljskih in genetskih motenj je pogoj za ohranitev biotske raznolikosti v prizadetih območjih; za izvedbo ustreznih omilitvenih ukrepov moramo namreč izpostavljeno stresu zaznati, še preden se poslabša zdravstveno stanje posameznih osebkov in dolgoživost populacij. Eden najpogosteje uporabljenih pristopov pravočasne identifikacije stresnih razmer je ocena razvojne stabilnosti (ang. development stability); dobro merilo zanjo je variabilnost (asimetrija) bilateralnih znakov v vzorcu iz izbrane populacije (LEARY / ALLENDORF 1989, GRAHAM / EMLER / FREMAN 1993, CLARKE 1994, 1995).

Razvojna stabilnost je sposobnost organizma, da v določenih razmerah ustvari vnaprej določen fenotip oziroma dedno pogojeno "idealno" obliko; okoljske in genetske motnje povzročajo odklon od te oblike, saj zmanjšujejo razvojno stabilnost. Idealne oblike so sicer le redko a priori poznane; pri bilateralnih simetričnih znakih lahko odklon od "idealne" oblike določimo posredno z odklonom od popolne simetrije. Bilateralni znaki zato omogočajo oceno odstopanj od določenih norm in proučevanje dejavnikov, ki povzročajo ta odstopanja (PALMER 1994). Asimetrija bilateralnih znakov (izražena z različnimi indeksi razlike med levo in desno stranjo tkiv oz. organov v vzorcu osebkov iz izbrane populacije) je zato najpogosteje uporabljeno merilo razvojne stabilnosti (npr. PALMER / STROBECK 1992).

Upošteva se porazdelitev razlik med levo in desno polovico ("L–D razlike") v celotnem vzorcu ločimo tri vrste bilateralne asimetrije (glej PARSONS 1990, PALMER 1994):

- usmerjeno asimetrijo (DA): asimetrija je normalno stanje; med polovicama obstajajo 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 (npr. desni rog damjakov je zaradi uporabe v spopadih večji kot levi; ALVAREZ 1995);
- antisimetrijo (AS): asimetrija je normalno stanje; med obema polovicama obstajajo razlike, vendar ne moremo predvideti, katera stran ima večjo vrednost določenega znaka (večji znak se z enako verjetnostjo pojavlja na levi in desni polovici – primer so klešče številnih vrst rakov; GRAHAM / EMLER / FREMAN 1993); "L–D razlike" se porazdeljujejo bimodalno in imajo aritmetično sredino $\bar{a} = 0$;
- nihajočo asimetrijo (FA): za razliko od DA in AS sta v tem primeru znaka normalno simetrična, odkloni od idealne simetrije pa nastopijo zaradi različnih motenj v razvoju znaka; ker ni težnje, da bi imela ena polovica večjo vrednost določenega znaka kot druga, se "L–D razlike" porazdeljujejo normalno in imajo aritmetično sredino $\bar{a} = 0$.

Pogoj za uporabo asimetrije kot merila razvojne stabilnosti je, da odstopanja od idealne simetrije niso dedna (PALMER 1994). Do nedavnega je FA veljala za edino vrsto asimetrije, ki jo lahko uporabimo za bioindikacijo stresnih razmer; samo v primeru FA je namreč asimetrija posledica motenj v razvoju določenega znaka in nima prav nobene dednostne osnove (LEARY / ALLENDORF 1989). FA je posledica dveh nasprotujočih si sil, in sicer tistih, ki skušajo stabilizirati razvoj v genetsko določeni smeri (razvojna stabilnost), in tistih, ki delujejo na razvojni proces moteče (razvojne motnje). Ker delujejo razvojne motnje slučajnostno in neodvisno na levo oz. desno polovico bilateralnih znakov, se "L–D razlike" razporejajo normalno in imajo aritmetično sredino enako $\bar{a} = 0$. Statistična opredelitev porazdelitve razlik med obema stranema je zato nujna, saj lahko le tako izločimo motečo prisotnost DA in AS, s čimer zagotovimo, da velikost asimetrije določenega znaka dejansko odraža delovanje stresnih dejavnikov (SWADDLE / WITTER / CUTHILL 1994, PALMER 1996). Nekatere novejšje raziskave so sicer pokazale, da bi bilo mogoče tudi DA uporabiti kot kazalec stresnih razmer, saj: (a) je dednost DA zelo majhna (LEAMY 1999); (b) lahko FA v ekstremno stresnih razmerah preide v DA (vpliv fragmentacije krajine na ptice; LENS / VAN DONGEN 2000). Za dejansko uporabo DA v bioindikativne namene je potrebno njeno odvisnost od dejavnikov stresa natančno preučiti za vsak posamezen primer posebej (LEAMY 1999).

Tesnost povezave med velikostjo FA in okoljskim stresom je odvisna od primernosti izbranega znaka. V primeru znakov, pri katerih je simetrija življenjskega pomena za organizem (npr. okončine), je razvoj tako močno stabiliziran, da se asimetrija pojavi le izjemoma. FA teh znakov ni primerna kot pravočasen bioindikator stresa, saj asimetrija sama po sebi zmanjša vitalnost osebkov. Za analizo asimetrije so primerni zlasti tisti znaki, ki imajo genetsko določeno simetrijo, manjši odkloni od nje pa ne vplivajo na zmanjšanje vitalnosti (CLARKE 1994, 1995). Še posebej primerni so sekundarni spolni znaki (npr. MŘLLER 1990, BADIYAEV 1998); le-ti za življenje posameznega osebka niso nujno potrebni, določajo pa njegov socialni položaj oziroma možnost razmnoževanja (MŘLLER 1990, 2002, MALYON / HEALY 1994). Zlasti primerni so sekundarni spolni znaki samcev, saj so le-ti v istih populacijah praviloma bistveno bolj podvrženi nastanku asimetrije, kot so organi samic (npr. BADIYAEV 1998, MPHÖ / HOLLOWAY / CALLAGHAN 2001). Z vidika razmnoževanja in ohranitve vrste je namreč za seksualno selekcijo pomemben zunanji odraz kakovosti (oz. paritvenega potenciala) posameznega samca; le-ta se pri številnih vrstah izraža ravno prek dosežene simetrije sekundarnih spolnih znakov (npr. MŘLLER 1990, 2002, THORNHILL / GANGESTAD / COMER 1995, THORNHILL / MŘLLER 1998).

Rogovje različnih vrst jelenov je sekundarni spolni znak, ki je lahko zelo primeren za določitev okoljskega stresa z meritvami FA, saj: (a) je njegova tvorba energetsko potratna, zato lahko močno in pravilno oblikovano rogovje razvijejo le osebk, ki so v dobrem zdravstvenem stanju (PELABON / VAN BREUKELEN 1998); (b) okoljski dejavniki zelo izrazito vplivajo na dolžino in obseg vej (npr. LUKEFAHR / JACOBSON 1998, SCHMIDT *et al.* 2001). Zaradi svoje morfologije in trofejne vrednosti omogoča rogovje zgodovinske raziskave in enostavne sočasne meritve večjega števila znakov, ki dajejo bistveno boljše informacije o izpostavljenosti stresnim dejavnikom kot asimetrija enega samega znaka (LEARY / ALLENDORF 1989, HOFFMANN / WOODS 2001, KNOPPER / MINEAU 2002).

3 PREDNOSTI IN SLABOSTI FA ANALIZ **ADVANTAGES AND DRAWBACKS OF FA ANALYSES**

V primerjavi z drugimi tehnikami biomonitoringa imajo analize FA številne prednosti: (a) univerzalna možnost uporabe, ki je neodvisna od izbrane ciljne vrste; (b) odražajo multipli okoljski stres; (c) na pojav stresnih razmer opozarjajo že pred upadom vitalnosti osebkov in dolgoživosti populacij, kar je izjemnega pomena za pravočasno izvedbo ukrepov, potrebnih za ohranitev vrst; (d) meritve lahko opravljamo na živih organizmih; (e) vzorca ne uničimo; (f) muzejske zbirke omogočajo retrospektivne raziskave; (g) uporabljamo jih lahko tako v laboratorijskih kot tudi v naravnih razmerah; (h) analize so hitre, enostavne in poceni, zaradi česar jih lahko izvajamo praktično povsod ter ne zahtevajo velikih finančnih vložkov (GRAHAM / EMLEN / FREMAN 1993, CLARKE 1994, 1995, SIMMONS / TOMKINS / MANNING 1995).

Enostavnost meritev je hkrati tudi ena izmed večjih pomanjkljivosti FA analiz, saj omogoča hiperprodukcijo tovrstnih raziskav, ki marsikdaj še zdaleč niso vsebinsko in statistično dovolj podprte (npr. ne upoštevajo prisotnosti motečih oblik asimetrije, vpliva velikosti znakov in napake meritev; KNOPPER / MINEAU 2002).

Druge pomanjkljivosti so: (a) časovni zamik med izpostavljenostjo stresu in meritvami – asimetrija določenega znaka odraža stresne razmere v času razvoja in oblikovanja znaka, praviloma v mladostnem obdobju (pri meritvah rogovja cervidov zaradi njegove vsakoletne rasti tovrstnega problema ni); (b) neselektiven odziv na različne dejavnike stresa; (c) asimetrija odkriva predvsem razlike v izpostavljenosti med populacijami, ne pa tudi razlik med osebki znotraj iste populacije (toda glej MÖLLER 1990, 1999b); (d) potreba

po zbiranju relativno velikega vzorca, ki mora za posamezne populacije zajemati vsaj 30 – 50 primerkov (GRAHAM / EMLEN / FREMAN 1993, CLARKE 1994, 1995); (e) ugotovitve raziskav veljajo le za izbrano vrsto in jih ni mogoče prenašati na pre-ostale organizme, ki so prisotni v določenem ekosistemu (LENS *et al.* 2002); (f) v izrazito stresnih razmerah lahko na velikost FA vpliva adaptacija osebkov (WARD / HOFFMANN / PETTIGROVE 2002); (g) velikost FA je lahko odvisna od večje smrtnosti asimetričnih osebkov kot neprimerne fenotipa (POLAK / OPOKA / CARTWRIGHT 2002), starostno pogojenih razlik v energetskih vložkih za razvoj sekundarnih spolnih znakov (PELABON / VAN BREUKELLEN 1998) in dosežene stopnje ontogenetskega razvoja, zato se lahko s starostjo osebkov zmanjšuje (APARICIO 2001); (h) potencialno velika napaka meritev (MERILÄ / BJÖRKLUND 1995) in majhna moč statističnih testov (PALMER 1996), ki pa ju lahko odpravimo s ponovitvami meritev in izbiro ustreznega protokola obdelave podatkov (npr. PALMER / STROEBECK 1992, PALMER 1994, POMORY 1997, VAN DONGEN / MOLENBERGHS / MATHYSEN 1999, WINDIG / NYLIN 2000).

Kljub nekaterim pomislekom (npr. PALMER 1996, NACHMAN / HELLER 1999) se večina raziskovalcev strinja, da je velikost nihajoče asimetrije zelo koristen, zanesljiv, poceni in za organizme neškodljiv indikator okoljskega stresa (zbrano v LEARY / ALLENDORF 1989, PARSONS 1990, CLARKE 1994). Analize FA zaradi svoje občutljivosti omogočajo zaznavanje zmanjšanja vitalnosti populacij precej preden se le-ta odrazi v spremenjeni populacijski dinamiki, kar omogoča pravočasno izvedbo ukrepov za ohranitev vrst, združb in ekosistemov (CLARKE 1995).

4 NIHAJOČA ASIMETRIJA IN IZPOSTAVLJENOST STRESU FLUCTUATING ASYMMETRY AND EXPOSURE TO STRESS

Številne raziskave, opravljene v naravnih in laboratorijskih razmerah, so pokazale pozitivno soodvisnost med jakostjo stresa ter velikostjo FA organov različnih rastlinskih in živalskih vrst. Dejavnike stresa, ki vplivajo na FA, lahko razdelimo v dve skupini: (a) notranji (genetski) stres, (b) zunanji (okoljski) stres. V prvo skupino sodijo zmanjšanje genetske pestrosti zaradi parjenja znotraj sorodstva, hibridizacija in kromosomske aberacije; v drugo skupino pa spadajo temperaturni ekstremi, pomanjkanje hrane, socialni stres zaradi prevelike populacijske gostote, okuženost z zajedavci, udomačitev živali ter onesnaženost okolja (PARSONS 1990, PALMER 1996). Pregled ugotovljenih soodvisnosti (upoštevane so le novejšje raziskave) med različnimi dejavniki stresa in velikostjo FA je podan v preglednici 1.

Preglednica 1: Pregled novejših¹ dognanj o vplivu dejavnikov stresa na velikost FA
 Table 1: Review of recent¹ findings on the influence of different stressors on FA

Vrsta Species	Kraj Place	Dejavnik stresa Stressor	Ciljni organ Target organ	Odziv ² Response ²	Vir ⁶ Reference ⁶
a) Stres zaradi upada genetske variabilnosti (inbreeding = parjenje znotraj sorodstva) a) Stress due to the decrease of genetic variability (inbreeding depression)					
kopepodni rak (<i>Tisbe holothuriae</i>)	Benetke Venice	inbreeding	5 znakov 5 traits	+	1, 2
čebela (<i>Apis mellifera</i>)	Avstralija Australia	inbreeding	žile na krilih wing veins	+	1
ameriška postrv (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	Montana	inbreeding	5 znakov 5 traits	+	3
južnoafriška gazela (<i>Antidorcas marsupialis</i>)	Južna Afrika South Africa	inbreeding	dolžina rogov antler length	-	4
navadni jelen (<i>Cervus elaphus</i>)	otok Rum Isle of Rum	inbreeding	dolžina rogovja antler length	-	5
b) Klimatski in ostali abiotiski ekstremi b) Climatic and other abiotic extremes					
gorški brest (<i>Ulmus glabra</i>)	Francija France	velika slanost high salinity	oblika listov leaf shape	+	6
vinska mušica (<i>Drosophila melanogaster</i>)	Oregon	T ekstrem (vroče) T extreme (hot)	poprsnica sternopleurus	+	7
komar (<i>Culex quinquefasciatus</i>)	laboratorij laboratory	T ekstrem (vroče) T extreme (hot)	krila wings	-	8
ostrž (<i>Perca fluviatilis</i>)	laboratorij laboratory	T ekstrem (vroče) T extreme (hot)	10 znakov 10 traits	+	9
morska ščuka (<i>Merluccius productus</i>)	Pacifik Pacific	El Nino	oblika otolitov shape of otoliths	+	10
pečinska lastovka (<i>Hirundo pyrrhonota</i>)	Nebraska	T ekstrem (mrzlo) T extreme (cold)	krila, repno pero wing, tail feather	+	11
c) Negativne spremembe v habitatih c) Negative alterations of habitats					
navadna smolnica (<i>Viscaria vulgaris</i>)	ni podatka no data	marginalizacija marginalization	oblika cvetov shape of flowers	+	12
mušica (<i>Cyrtodopsis dalmanni</i>)	laboratorij laboratory	premalo hrane food deficiency	krila, peceļ oči wings, eyestalks	-	13
hrošč rogač (<i>Onthopagus taurus</i>)	Avstralija Australia	premalo hrane food deficiency	rogova horns	+	14
črnoglavka (<i>Sylvia atricapilla</i>)	Španija Spain	marginalizacija marginalization	dolžina gležnja tarsus length	+	15
vrsta drozga (<i>Turdus helleri</i>)	Kenja Kenya	drobitev habitata fragmentation	dolžina gležnja tarsus length	+	16
ptice pevke (6 vrst) <i>songbirds (6 species)</i>	Brazilija Brazil	drobitev habitata fragmentation	krila, gleženj wings, tarsus	+	17
plavček (<i>Parus caeruleus</i>)	Nizozemska Netherlands	vpliv krmjenja suppl. feeding	dolžina gležnja tarsus length	+	18
voluhar (<i>Clethrionomys glareolus</i>)	Francija France	drobitev habitata fragmentation	lobanjski znaki skull characters	+	19
rovka (<i>Sorex cinereus</i>)	Montana	odstranitev rastlin plant elimination	spodnja čeljust lower jaw	+	20
pižmovka (<i>Ondatra zibethicus</i>)	Finska Finland	menjava habitata habitat alteration	lobanjski znaki skull characters	+	21
grizli (<i>Ursus arctos horribilis</i>)	Yellowstone	zaptje smetišč closure of dumps	zobovje set of teeth	- (+) ³	22
d) Rast številčnosti populacije (socialni stres, omejenost virov) d) Increase in population size (social stress, limitation of living resources)					
gozdna rovka (<i>Sorex araneus</i>)	Sibirija Siberia	velika številčnost high density	lobanjski znaki skull characters	-	23
jazbec (<i>Meles meles</i>)	Danska Denmark	rast številčnosti increase in density	zobovje set of teeth	+	24
srnjad (<i>Capreolus capreolus</i>)	Nizozemska Netherlands	velika številčnost high density	dolžina rogovja antler length	+	25
navadni jelen (<i>Cervus elaphus</i>)	otok Rum Isle of Rum	velika številčnost high density	dolžina rogovja antler length	-	5
e) Okuženost z zajedavci in glivami e) Infection with parasites or fungi					
gorški brest (<i>Ulmus glabra</i>)	ni podatka no data	holandska bolezen Holland disease	oblika listov leaf shape	+	26
breza (<i>Betula</i> sp.)	Finska Finland	gosenice metuljev geometrid larvae	oblika listov leaf shape	+	27
skalni golob (<i>Columba livia</i>)	Singapur Singapore	zajedavci parasites	krila, repno pero wing, tail feather	-	28
črnoglavka (<i>Sylvia atricapilla</i>)	Španija Spain	pršice mites	repno perje tail feathers	+	29

Preglednica 1: (nadaljevanje)

Table 1: (continuation)

Vrsta Species	Kraj Place	Dejavnik stresa Stressor	Ciljni organ Target organ	Odziv ² Response ²	Vir ⁶ Reference ⁶
kmečka lastovka (<i>Hirundo rustica</i>)	Danska Denmark	pršice mites	repno perje tail feathers	+	30
severni jelen (<i>Rangifer tarandus</i>)	Norveška Norway	zajedavci parasites	rogovje, čeljust antlers, jaw	+ (-) ⁴	31, 32
f) Onesnaženost okolja					
f) Pollution of the environment					
puščavska enoletnica (<i>Dimorphotheca sinuata</i>)	Južna Afrika South Africa	UV-B sevanje UV-B radiation	oblika listov leaf shape	+	33
jerebika (<i>Sorbus aucuparia</i>)	Černobil Chernobyl	radioaktivni cesij radioactive Cs	oblika listov leaf shape	+	34
vrba (<i>Salix borealis</i>)	Rusija Russia	težke kovine, SO ₂ heavy metals, SO ₂	oblika listov leaf shape	-	35
nevretenčar (<i>Chrysoa perla</i>)	ni podatka no data	agrokemija agro-chemistry	okenca na krilih wing windows	-	36
morski rak (<i>Palaemon elegans</i>)	Ukrajina Ukraine	nitriti, fosfati nitrate, phosphate	členki na antenah thibia knuckles	+	37
štirirogi morski škorpion (<i>Myoxocephalus quadricornis</i>)	laboratorij laboratory	težke kovine heavy metals	masa otolitov mass of otoliths	+	38
grmovna muha (<i>Musca vetustissima</i>)	Avstralija Australia	insekticid insecticide	žile v krilih wing veins length	+	39
mušica (<i>Chironomus riparius</i>)	Belgijum Belgium	težke kovine heavy metals	zobci na larvah prongs on larvae	+	40
vinska mušica (<i>Drosophila melanogaster</i>)	laboratorij laboratory	svinec, benzen lead, benzene	poprsne ščetine bristles	+	41
vinska mušica (<i>Drosophila melanogaster</i>)	laboratorij laboratory	arzenit arsenate	poprsne ščetine bristles	(-) ³	42
vinska mušica (<i>Drosophila melanogaster</i>)	laboratorij laboratory	svinec lead	poprsne ščetine bristles	-	43
komar (<i>Culex quinquefasciatus</i>)	laboratorij laboratory	insekticid insecticide	znaki na krilih wing characters	+	8
krešič (<i>Poecilus cupreus</i>)	laboratorij laboratory	kadmij, cink cadmium, zinc	dolžina nog length of legs	-	44
rogač (<i>Lucanus cervus</i>)	Černobil Chernobyl	radioaktivnost radioactivity	dolžina rogov horn length	+	45
mravlja (<i>Formica pratensis</i>)	Avstrija Austria	težke kovine heavy metals	telesne okončine body extremities	-	46
ostriz (<i>Perca fluviatilis</i>)	ni podatka no data	zakisanost vode water acidity	spodnja čeljust lower jaw	+	47
potočna postrv (<i>Salmo trutta</i>)	Španija Spain	onesnaženost vod water pollution	znaki na telesu body characters	+	48
lipan (<i>Thymallus thymallus</i>)	ni podatka no data	metil-Hg methyl-Hg	znaki na telesu body characters	-	49
ameriška siva čaplja (<i>Ardea herodias</i>)	ZDA, Kanada USA, Canada	PCB, dioksin PCB, dioxin	možgani zarodka embryo brains	+	50, 51, 52
zlatogri kormoran (<i>Phalacrocorax auritus</i>)	ZDA USA	PCB, dioksin PCB, dioxin	možgani zarodka embryo brains	+	53, 54
velika sinica (<i>Parus major</i>)	Finska Finland	težke kovine heavy metals	dolžina gležnja tarsus length	+	55
ledni galeb (<i>Larus hyperboreus</i>)	Norveška Norway	PCB, DDE, HCB	letalno perje wing feathers	+	56
sivi tjulenj (<i>Halichoerus grypus</i>)	Baltik Baltic	DDT, PCB	lobanjski znaki skull characters	+	57
vrsta kritce (<i>Microtus rossiaemeridionalis</i>)	Ukrajina Ukraine	radioaktivnost radioactivity	lobanjski znaki skull characters	+	58
hišna miš (<i>Mus musculus</i>)	Rusija (Ural) Russia	onesnaženost pollution	lobanjske kosti skull bones	-	59
gozdna rovk (<i>Sorex araneus</i>)	Finska Finland	težke kovine heavy metals	lobanjski znaki skull characters	+	60, 61
domači prašič (<i>Sus scrofa f. domestica</i>)	Avstrija Austria	onesnažen zrak polluted air	16 znakov skeleta 16 skeleton traits	-	62

Opombe / Notes:

- 1 Podroben pregled starejših raziskav je podan v PARSONS (1990) / Detailed review of earlier papers was given by PARSONS (1990).
- 2 Vpliv izpostavljenosti različnim dejavnikom stresa na velikost nihajoče asimetrije: (+) stresor je vplival na povečano FA; (–) soodvisnost ni bila ugotovljena / Influence of exposure to different stressors on the fluctuating asymmetry: (+) exposure caused an increase in FA; (–) influence on FA was not found.
- 3 Po izpostavitvi stresu se je FA povečala le pri podočnikih samcev (sekundarni spolni znak), ne pa tudi pri podočnikih samic in predmeljakih obeh spolov (le-ti nimajo vloge sekundarnega spolnega znaka) / After exposure FA rose only in the case of male canines (secondary sexual trait), while the influence was not found in the cases of female canines or premolars of both sexes, which do not act as secondary sexual traits.
- 4 Povečana asimetrija je bila ugotovljena na rogovju (sekundarni spolni znak), ne pa tudi na spodnji čeljusti (ni spolni znak) / Higher FA was found in antlers (secondary sexual trait); however, no influence was found on the lower jaw, which is not a secondary sexual trait.
- 5 Povečana FA ni bila ugotovljena zaradi predhodne večje smrtnosti asimetričnih osebkov (delovanje razvojne stabilnosti proti neprimernemu fenotipu) / Higher FA was not found due to previous higher mortality of asymmetric individuals (action of developing stability against unfit phenotype).
- 6 Viri / References: 1 – CLARKE / BRAND / WHITTEN (1986); 2 – CLARKE (1992); 3 – LEARY / ALLENDORF (1989); 4 – GROBLER *et al.* (1999); 5 – KRUUK *et al.* (2003); 6 – Mfller / VAN DONGEN (2003); 7 – PARSONS (1990); 8 – MPH0 / HOLLOWAY / CALAGHAN (2001); 9 – LUCENTINI *et al.* (2002); 10 – ALADOS / ESCOS / EMLLEN (1993); 11 – BROWN / BROWN (1998); 12 – Siikamäki / Lammi (1998); 13 – Bjorksten *et al.* (2000); 14 – Hunt / Simmons (1997); 15 – Carbonell / Telleria (1998); 16 – Lens / van dongen / matthysen (2002); 17 – Anciaes / Marini (2000); 18 – GRIECO (2003); 19 – MARCHAND *et al.* (2003); 20 – Badyaev / foresman / fernandes (2000); 21 – Pankakoski (1985); 22 – Badyaev (1998); 23 – Zakharov *et al.* (1991); 24 – PERTOLDI *et al.* (2003); 25 – Pelabon / Van Breukelen (1998); 26 – Mfller (1999a); 27 – Lempa (2000); 28 – Quek / sodhi / kara (1999); 29 – PEREZ-TRIS / CARBONELL / TELLERIA (2002); 30 – Mfller (1992); 31 – Folstad / arneberg / karter (1996); 32 – Markusson / Folstad (1997); 33 – Midgley / Wand / Musil (1998); 34 – Mfller (1998); 35 – Zvereva / Kozlov / Haukioja (1997); 36 – Clarke (1993b); 37 – Clarke (1993a); 38 – Bengtsson / Larson (1986); 39 – Clarke (1992); 40 – Groenendijk / Zeinstra / Postma (1998); 41 – Graham / Roe / West (1993); 42 – Polak / Opoka / Cartwright (2002); 43 – POLAK *et al.* (2004); 44 – Maryanski *et al.* (2002); 45 – Mfller (2002); 46 – Rabitsch (1997); 47 – Oestbye / Oexnevad / Voellestad (1997); 48 – Sanchez-Galan *et al.* (1998); 49 – Voellestad *et al.* (1998); 50 – Custer *et al.* (1997); 51 – Henshel *et al.* (1995); 52 – Henshel (1998); 53 – Henshel *et al.* (1997); 54 – Custer *et al.* (2001); 55 – Eeva *et al.* (2000); 56 – BUSTNES *et al.* (2002); 57 – Zakharov / Yablokov (1990); 58 – Gileva / Nokhrin (2001); 59 – Gileva / Kosarev (1994); 60 – Pankakoski / Koivisto / Hyvärinen (1992); 61 – Pankakoski *et al.* (1994); 62 – WEISSENGRUBER *et al.* (2003).

PALMER (1996, 1999) opozarja, da velik delež objav, v katerih je bila ugotovljena pozitivna soodvisnost med dejavniki stresa in FA, ne kaže dejanske slike soodvisnosti med stresom ter odzivom organizmov, saj avtorji negativnih rezultatov praviloma ne objavljajo. Kljub temu je bil vpliv stresa na velikost nihajoče asimetrije ugotovljen tolikokrat, da lahko FA privzamemo kot zelo uporaben bioindikator okoljskega stresa, zlasti onesnaženosti okolja. Med najpomembnejše stresorje, ki vplivajo na povečano asimetrijo bilateralnih znakov, spadajo težke kovine (npr. ZAKHAROV / YABLOKOV 1990, CLARKE 1993b, 1994, PANKAKOSKI *et al.* 1994, CUSTER *et al.* 1997, EEVA *et al.* 2000). Zaradi tega v nadaljevanju nekoliko podrobneje predstavljamo: (a) najpomembnejše ugotovitve o vplivu težkih kovin na FA različnih živalskih vrst; (b) dosedanja spoznanja o asimetri-

ji rogovja prostoživečih prežvekovalcev. Oboje je pomembno za razumevanje uporabe rogovja srnjakov kot odzivnega bioindikatorja onesnaženosti okolja s težkimi kovinami (zlasti Pb), ki smo jo v sklopu doktorske disertacije (POKORNY 2003) izvedli v Šaleški dolini; rezultate predstavljamo v spremljajočem prispevku (POKORNY / ADAMIČ / RIBARIČ-LASNIK 2004).

4.1 VPLIV TEŽKIH KOVIN NA VELIKOST FA ŽIVALI INFLUENCE OF HEAVY METALS ON ANIMAL FA

Povezavo med velikostjo FA in izpostavljenostjo težkim kovinam so raziskovalci do sedaj proučevali predvsem v vodnih ekosistemih. BENGTTSSON in LARSON (1986) sta naredila eksperiment, v katerem sta morske škorpijone za eno leto izpostavila dotoku odpadne vode z 0,1% in 1% vsebnostjo težkih kovin. FA v masi med levimi in desnimi otoliti je bila večja pri živalih, ki so bile izpostavljene večji koncentraciji kovin. Do podobnih zaključkov so prišli tudi GROENENDIJK / ZEINSTRAN / POSTMA (1998) v raziskavi FA larv dvokrilcev vrste *Chironomus riparius* – FA larv, ki so živele v reki, onesnaženi s težkimi kovinami v Belgiji (vpliv topilnice Zn), je bila bistveno večja kot pri larvah, vzgojenih v kontrolnih laboratorijskih razmerah. Isti avtorji so ugotovili pozitivno soodvisnost med vsebnostmi Zn in Cd v vodi oziroma sedimentu ter velikostjo FA larv. Večjo FA v primerjavi s čistimi rekami so raziskovalci ugotovili tudi pri nekaterih vrstah sladkovodnih rib, ki so živele v vodah, onesnaženih s kovinami – npr. pri potočni postrvi (SANCHEZ-GALAN *et al.* 1998) in ostrizu (OESTBY / OEXNEVAD / VOELLESTAD 1997), ne pa tudi pri lipanu (VOELLESTAD *et al.* 1998).

V kopenskih ekosistemih so povezavo med onesnaženostjo okolja s težkimi kovinami in velikostjo FA živali po nam znanih podatkih do sedaj proučevali na žuželkah, ptičih in malih sesalcih. RABITSCH (1997) ni ugotovil povezave med vsebnostmi Pb, Cd in Zn v telesih ter velikostjo FA bilateralnih znakov mravlje *Formica pratensis* Retz. v bližini topilnice svinca in cinka v Arnoldsteinu (Avstrija); odsotnost soodvisnosti je pojasnil z napako meritev, premajhno velikostjo vzorca, izbiro neustreznih znakov (lokomotorni organi, katerih razvoj je zelo dobro stabiliziran) in prilagoditvijo vrste na kronično izpostavljenost težkim kovinam. Podobno v laboratorijskih eksperimentih raziskovalci niso potrdili vpliva Cd in Zn na velikost asimetrije kril pri krešiču *Poecilus cupreus* L. (MARYANSKI *et al.* 2002) oziroma As na velikost FA pri vinski mušici, kar pojasnjujejo s povečano smrtnostjo neprimerne (bolj asimetričnega) fenotipa (POLAK / OPOKA / CARTWRIGHT 2002).

Nasprotno so raziskave vretenčarjev v kopenskih ekosistemih pokazale vpliv težkih kovin na velikost asimetrije izbranih znakov. EEVA *et al.* (2000) so ugotovili upad FA v dolžini letalnih peres in dolžini gležnja velike sinice ter črnoglavega muharja z oddaljenostjo od topilnice bakra na Finskem. Podobno so v isti državi Pankakoski / Koivisto / Hyvärinen (1992) v bližini topilnice svinca ugotovili značilno večjo FA spodnje čeljusti gozdnih rovk v primerjavi s kontrolnim območjem; povprečna velikost FA rovk je bila v pozitivni soodvisnosti s povprečnimi vsebnostmi kovin v notranjih organih populacij (PANKAKOSKI *et al.* 1994). Te ugotovitve kažejo, da lahko izpostavljenost težkim kovinam resnično vpliva na simetrijo znakov živalskih vrst.

4.2 ASIMETRIJA ROGOVJA PROSTOŽIVEČIH PREŽVEKOVALCEV ANTLER/HORN ASYMMETRY IN WILD-LIVING UNGULATES

Predstavniki prostoživečih prežvekovalcev nosijo na glavi bilateralno simetričen sekundarni spolni znak – rogovje, ki se je že večkrat pokazalo kot dober akumulacijski bioindikator onesnaženosti okolja (za pregled glej POKORNY 2003). Kljub temu da so na Poljskem že v sedemdesetih letih prejšnjega stoletja ugotovili vpliv okoljskega stresa na povečano asimetrijo rogovja srnjakov (TOPINSKI 1975) in vpliv izpostavljenosti težkim kovinam na upad moči (trofejne vrednosti) rogovja (JOP 1979, SAWICKA-KAPUSTA 1979), so raziskovalci do sedaj le izjemoma (izključno na Poljskem) iskali povezavo med onesnaženostjo okolja in velikostjo FA rogovja prežvekovalcev. LORENZ *et al.* (1991) so skušali potrditi vpliv težkih kovin na pojav nenormalnih oblik rogovja srnjakov; vendar je pojav deformiranega rogovja predvsem posledica mehanskih poškodb lobanjskih kosti (čelnice, temenice in čelnih nastavkov) oziroma vej(e) med procesom rasti (BUBENIK / HUNDERTMARK 2000), zato niso odkrili razlik v vsebnostih kovin med normalno razvitim in deformiranim rogovjem (LORENZ *et al.* 1991). Soodvisnost med vsebnostmi težkih kovin v rogovju in velikostjo njegove FA je za navadnega jelena skušala poiskati DOBROWOLSKA (2002), vendar je njen vzorec izviral le iz enega leta; ker ni upoštevala osnovne značilnosti in pomanjkljivosti FA analiz (razlike v velikosti asimetrije odražajo predvsem vpliv stresa na različne populacije oz. generacije, ne pa na posamezne osebk), je bilo njeno delo že a priori obsojeno na neuspeh.

Raziskovalci so asimetrijo rogovja do sedaj proučevali predvsem v povezavi s stresom zaradi znotrajvrstnih in medvrstnih odnosov. V edini raziskavi FA rogovja srnjakov sta PELABON / VAN BREUKELEN (1998) na Nizozemskem ugotovila, da FA značilno upada s starostjo živali (vpliv izločevanja manj kakovostnih osebkov, večji vložek v sekundarne spolne znake pri spolno zrelih živalih), znotraj iste starostne

kategorije pa tudi z dolžino rogovja (eden najboljših kazalcev vitalnosti osebkov) – asimetrija rogovja je torej lahko indikator kakovosti posamezne živali. Skoraj 30% osebkov je imelo asimetrijo večjo od 10% povprečne dolžine rogovja, kar kaže na izredno občutljivost rogovja srnjakov na motnje v razvojnem procesu. Avtorja sta tudi ugotovila, da velikost FA (zlasti pri lanščakih) narašča z naraščajočo številčnostjo populacije, zato je zelo uporaben pripomoček za spremljanje populacijske dinamike.

Nasprotno KRUUK *et al.* (2003) na Škotskem niso ugotovili vpliva populacijske gostote na velikost nihajoče asimetrije različnih znakov rogovja navadnih jelenov. Na časovno variabilnost FA rogovja niso vplivali niti nekateri abiotski dejavniki (poletne padavine, oscilacije v gibanju zračnih mas) niti parjenje znotraj sorodstva, zato so avtorji zaključili, da FA rogovja navadnih jelenov ne odraža izpostavljenosti dejavnikom stresa. Podobno tudi niso ugotovili, da bi FA rogovja odražala kakovost posameznih osebkov (velikost FA je z velikostjo rogovja celo značilno naraščala). Kljub temu so imeli jeleni z večjo simetrijo rogovja večji paritveni uspeh, izražen s številom potomcev v letu oz. celotnem življenjskem obdobju; to kaže, da so samci z večjo simetrijo rogovja kot sekundarnega spolnega znaka paritveno dominantni in pomembnejši za obstoj populacij.

Tudi za damjaka so nekateri avtorji ugotovili, da simetrija njihovega rogovja odraža kakovost oziroma dominantno razvrstitev samcev in ima kot taka pomembno vlogo za paritveni izbor košut. MALYON in HEALY (1994) sta ugotovila, da predstavlja še posebej dobro merilo hierarhije razlika v dolžini leve in desne veje. BARTOŠ *et al.* (2002) so ugotovili, da je bila z izjemo asimetrije v spodnjem obsegu veje FA vseh drugih merjenih znakov rogovja (dolžina nadočnika, širina, dolžina in površina lopate, dolžina ter zgornji obseg veje) v značilni negativni korelaciji z rangom petnajstih radiotelemetrijsko spremljanih samcev na Češkem. V nasprotju z njimi PELABON in JOLY (2000) nista ugotovila soodvisnosti med velikostjo asimetrije ter rangom dominance damjakov iz živalskega vrta. Vendar velja omeniti, da je ALVAREZ (1995) pri damjakih v Španiji odkril usmerjeno asimetrijo (zaradi intenzivnejše uporabe desne veje v spopadih med samci je le-ta močnejše razvita kot leva), kar lahko pri tej vrsti vpliva na korektnost analiz, posledično pa tudi na protislovnost ugotovitev različnih raziskav.

Da simetrija rogovja pogojuje paritveni uspeh posameznih živali, so ugotovili tudi v Namibiji, kjer so MÖLLER *et al.* (1996) ugotovili, da so tako samci kot samice oriksov (*Oryx gazella* L.) z večjo FA v dolžini rogovja v slabši kondiciji kot osebki, ki imajo simetrično rogovje. Tudi pri tej vrsti je bil razmnoževalni uspeh v obratni povezavi z velikostjo FA, saj so samice s simetričnim rogovjem pogosteje vodile mladiče, samci s simetričnim rogovjem pa so bili praviloma teritorialne živali in so imeli možnost

dostopa do samic. Tudi pri nekaterih drugih živalskih vrstah (npr. kmečka lastovka; MŘLLER 1990) in celo pri ljudeh (THORNHILL / GANGESTAD / COMER 1995) so raziskovalci ugotovili, da samice za parjenje raje izberejo partnerja, ki ima večjo simetrijo sekundarnih spolnih znakov, kar kaže, da le-ta odraža kakovost posameznih osebkov.

Kot merilo kakovosti osebkov se pri upravljanju populacijami prostoživečih prežvekovalcev pogosto uporablja velikost (dolžina, masa) njihovega rogovja. Zaradi tega je zelo zanimiva soodvisnost med velikostjo rogovja in njegovo asimetrijo, pri čemer velja poudariti, da so ugotovitve tako med vrstami kot tudi znotraj njih protislovne. Negativno soodvisnost med dolžino rogovja in velikostjo FA (t.j. skladnost s hipotezo, da imajo kakovostnejši osebki večje in bolj simetrično rogovje) so poleg že omenjene raziskave srnjadi (PELABON / VAN BREUKELEN 1998) ugotovili tudi pri losih z Aljaske (BOWYER *et al.* 2001) in severnih jelenih z Norveške (MARKUSSON / FOLSTAD 1997). Nasprotno so značilno pozitivno soodvisnost med obema parametroma ugotovili pri navadnem jelenu (KRUUK *et al.* 2003), evropskih losih (SOLBERG / SAETHER 1993; avtorja domnevata, da je tvorba močnega rogovja energetsko bolj zahtevna in za žival bolj stresna, zato je naraščanje asimetrije z velikostjo rogovja razumljivo) in pri drugi populaciji severnih jelenov z Norveške (LAGESEN / FOLSTAD 1998). V nobeni izmed raziskav severnih jelenov ni bila ugotovljena soodvisnost FA rogovja z dvema posrednima kazalcemama kakovosti osebkov (telesna masa, toščavost ledvic), kar kaže, da simetrija rogovja te vrste ne odraža kakovosti osebkov (MARKUSSON / FOLSTAD 1997, LAGESEN / FOLSTAD 1998). Podobno je za jelenjad iz vzhodnih Karavank ugotovil tudi HAFNER (2003), za gorsko kozo (*Oreamnos americanus* L.) pa COTE in FESTA-BIANCHET (2001). Vendar obstoj soodvisnosti med asimetrijo znakov in kakovostjo posameznih osebkov za bioindikacijo stresnih razmer ni predpogoj, saj temelji določitev stresa s pomočjo FA na značilnostih celotne populacije in ne zgolj na vitalnosti posameznih živali.

Eden najpomembnejših dejavnikov stresa, ki vpliva na asimetrijo različnih telesnih znakov, so zajedavci (glej preglednico 1). Tako so na Norveškem ugotovili značilen vpliv pljučno-črevesnih zajedavcev na velikost FA (v dolžini, prostornini in masi) rogovja severnih jelenov – tako samcev (MARKUSSON / FOLSTAD 1997, LAGESEN / FOLSTAD 1998) kot tudi samic (FOLSTAD / ARNEBERG / KARTER 1996). Za druge vrste prežvekovalcev tovrsten vpliv ni bil proučevan.

Poleg okoljskega stresa bi lahko na asimetrijo rogovja prostoživečih parkljarjev vplival tudi notranji (genetski) stres (glej PARSON 1990), ki je posledica upada genetske variabilnosti zaradi izoliranosti populacij. Vendar KRUUK *et al.* (2003) pri navadnem jelenu niso ugotovili vpliva parjenja znotraj sorodstva (t. j. zmanjšanja heterozigotnosti

na številnih genskih mestih) na povečanje asimetrije rogovja. Podobno tudi GROBLER *et al.* (1999) pri večini morfoloških parametrov rogovja izolirane populacije južnoafriške gazele (*Antidorcas marsupialis* Zimm.) niso odkrili povečane FA v primerjavi s kontrolno populacijo. Ker genetski stres nastopa praviloma pri malo številčnih in izoliranih populacijah, je izpostavljenost genetskemu stresu pri zelo številčni populaciji srnjadi (naše ciljne vrste), za katero so značilne socialno pogojene emigracije mladih samcev (npr. WAHLSTRÖM 1994), malo verjetna. Zato domnevamo, da velikost asimetrije rogovja srnjakov ni odvisna od genetskih dejavnikov, temveč odraža predvsem izpostavljenost okoljskemu stresu.

5 ZAKLJUČEK CONCLUSION

Meritve nihajoče asimetrije bilateralnih znakov različnih živalskih in rastlinskih vrst so v zadnjem desetletju v svetovnem merilu postale eno najbolj intenzivno razvijajočih se področij okoljskih raziskav. Tako je bilo po letu 2000 v vrhunskih znanstvenih revijah (indeksiranih v bazah SCI, SSCI ali A&HCI) objavljenih prek 460 prispevkov, ki med ključnimi besedami vsebujejo tudi termin fluctuating asymmetry (ISI Web of Science 2003). V splošnem lahko uporabnost FA analiz razdelimo v tri skupine, in sicer: (a) spoznavanje, določitev in opredelitev dejavnikov okoljskega stresa ter njihovega vpliva na izbrane populacije; (b) določitev kakovosti posameznih osebkov, predvsem z vidika njihove reproduktivne uspešnosti; (c) prostorska diferenciacija med posameznimi populacijami (npr. MARKOWSKI 1993, JANŽEKOVIČ 1996). Zlasti zanimiva je možnost uporabe FA v bioindikativne namene, saj se je FA že večkrat izkazala kot zelo uporaben kazalec stresnih razmer. V primeru redkih in ogroženih vrst lahko nihajočo asimetrijo uporabimo kot zgodnji kazalec izpostavljenosti tistim dejavnikom, ki lahko ogrozijo obstoj vrst (negativne spremembe v habitatih, parjenje znotraj sorodstva, izpostavljenost onesnažilom itd.). V primeru pogostih in splošno razširjenih vrst, kakršnih je večina v Srednji Evropi živečih prežvekovalcev, lahko asimetrijo ciljnih organov uporabimo za bioindikacijo onesnaženosti okolja, potencialno pa tudi za izboljšanje upravljanja s populacijami (nov, enostavno merljiv in vsebinsko utemeljen kazalec v kontrolni metodi). Zaradi svoje vloge (sekundarni spolni znak), vsakoletne, časovno točno določene (standardizirane) in energetske potratne rasti ter velike dosegljivosti vzorcev je kot ciljni organ pri teh vrstah še posebej zanimivo rogovje.

V zadnjih letih smo s spremljanjem asimetrije rogovja nekaterih vrst iz družine jelenov pričeli tudi v Sloveniji. Rezultati so bili gozdarski srenji – žal brez daljšega uvoda, nujno potrebnega za boljše razumevanje v slovenskem prostoru skoraj neznane tematike – že

predstavljeni (HAFNER 2003) oz. ji bodo predstavljeni v prihajajočem prispevku (POKORNY / ADAMIČ / RIBARIČ-LASNIK 2004). Za lažje razumevanje principov in možnosti uporabe FA smo pripravili pričujoči pregledni članek. Menimo, da je le-ta bistven za korektno, celovito in z dosedanjimi dognanji podprto predstavitev rezultatov našega dela, še zlasti za razumevanje uporabe asimetrije rogovja srnjakov kot odličnega pripomočka za bioindikacijo onesnaženosti okolja z anorganskimi onesnažili (glej *ibid.*).

6 SUMMARY

Fluctuating asymmetry (FA), which reflects non-directional and stress-induced differences between the left and the right side of otherwise perfect symmetrical bilateral traits, may be a useful sensitive bioindicator of stressful conditions in many wildlife species. Secondary sexual traits which are not essential for life but whose formation requires a high energetic input are particularly suitable for FA analyses. Antlers of different deer species act as a secondary sexual trait; well-developed (symmetrical) antlers can only appear in optimal living conditions, hence they reflect the ecological suitability of the habitat and probably also the quality of their owners.

In spite of their great potential, FA analyses present an almost unknown research field in Slovenia. Therefore, the following issues are discussed at greater length in the paper: (a) the most important principles, advantages and drawbacks of FA analyses; (b) a review of recent findings on the influence of some stressors (e.g. inbreeding depression, climatic extremes, negative alterations of habitats, increase in population size, infection with parasites, and pollution of the environment) on the FA of bilateral traits of different wildlife species; (c) influence of heavy metals on the FA of selected animal's traits/organs; (d) a review of existing findings on the asymmetry inf antlers/horns of wild-living ungulates.

Worldwide, FA analyses of different wildlife species have recently become one of the most intensively developing research fields, particularly those discovering the influence of different stress-inducing factors. For example, over 460 papers containing the phrase "fluctuating asymmetry" in the key-words section have been published in topmost scientific journals (indexing in SCI, SSCI or A&HCI bases) since 2000. Recently, some measurements of (both roe and red) deer antler asymmetry have also been made in Slovenia; the results have either just been published (HAFNER 2003) or will be published as a companion paper to this article (see POKORNY / ADAMIČ / RIBARIČ-LASNIK 2004). However, since the principles and usefulness of FA analyses have so far not been adequately presented in our literature, we see this review paper as essential for

a well-grounded presentation of our own work, and particularly for understanding the employability of roe deer antlers as an excellent tool for bioindication of environmental pollution with inorganic pollutants (see companion paper).

7 VIRI REFERENCES

- ALADOS, C. L. / ESCOS, J. / EMLÉN, J. M., 1993. Developmental instability as an indicator of environmental stress in the Pacific hake (*Merluccius productus*).- *Fish. Bull.* 91: 587-593.
- ALVAREZ, F., 1995. Functional directional asymmetry in fallow deer (*Dama dama*) antlers.- *J. Zool.* 236: 563-569.
- ANCIAS, M. / MARINI, M. A., 2000. The effects of fragmentation on fluctuating asymmetry in passerine birds of Brazilian tropical forests.- *J. Appl. Ecol.* 37: 1013-1028.
- APARICIO, J. M., 2001. Patterns of growth and fluctuating asymmetry: the effects of asymmetrical investment in traits with determine growth.- *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 273-282.
- BADYAEV, A. V. / ETGES, W. J. / FAUST, J. D. / MARTIN, T. E., 1998. Fitness correlates of spur length and spur asymmetry in male wild turkeys.- *J. Anim. Ecol.* 67: 845-852.
- BADYAEV, A. V. / FORESMAN, K. R. / FERNANDES, M. V., 2000. Stress and developmental stability: vegetation removal causes increased fluctuating asymmetry in shrews.- *Ecology* 81: 336-345.
- BARTOŠ, L. / ŠUSTR, P. / PANAMA, J. / KŠADA, V. / JANOVSKY, P. / VICHOVA, J. / MILLER, K. V., 2002. Dominance during the period of antler growth and fluctuating asymmetry in fallow deer (*Dama dama*) bucks.- V: 5th International Deer Biology Congress (abstract book). Quebec City, s. 31.
- BATIČ, F., 1997. Bioindikacija in stresna fiziologija – princip pri ekosistemskih raziskavah gozdnih ekosistemov.- V: Znanje za gozd (zbornik ob 50. obletnici Gozdarskega inštituta Slovenije). Ljubljana, Gozdarski inštitut Slovenije, s. 93-102.
- BENGTSSON, B. E. / LARSON, A., 1986. Vertebral deformities and physiological effects in fourhorn sculpin (*Myoxocephalus quadricornis*) after long-term exposure to a simulated heavy metal-containing effluent.- *Aquat. Toxicol.* 9: 215-229.
- 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. Evolut. Biol.* 13: 89-97.
- BOWYER, R. T. / STEWART, K. M. / KIE, J. G. / GASAWAY, W. C., 2001. Fluctuating asymmetry in antlers of Alaskan moose: size mater.- *J. Mammal.* 82: 814-824.
- BROWN, C. R. / BROWN, M. B., 1998. Intense natural selection on body size and wing and tail asymmetry in cliff swallows during severe weather.- *Evolution* 52: 1461-1475.
- BUBENIK, G. A. / HUNDERTMARK, K. J., 2002. Accessory antlers in male Cervidae.- *Z. Jagdwiss.* 48: 10-21.
- BUSTNES, J. O. / FOLSTAD, I. / ERIKSTAD, K. E. / FJELD, M. / MILAND, O. O. / SKAARE, J. U., 2002. Blood concentration of organochlorine pollutants and wing feather asymmetry in *Glaucous Gulls*.- *Function. Ecol.* 16: 617-622.
- CARBONELL, R. / TELLERIA, J. L., 1998. Increased asymmetry of tarsus-length in three populations of Blackcaps *Sylvia atricapilla* as related to proximity to range boundary.- *Ibis* 140: 331-333.
- CLARKE, G. M., 1992. Fluctuating asymmetry: a technique for measuring developmental stress of genetic and

- environmental origin.- Acta Zool. Fenn. 191: 31-35.
- CLARKE, G. M., 1993a. Fluctuating asymmetry of invertebrate populations as a biological indicator of environmental quality.- Environ. Pollut. 82: 207-211.
- CLARKE, G. M., 1993b. Patterns of developmental stability of *Chrysopa perla* L. (Neuroptera, Chrysopidae) in response to environmental pollution.- Environ. Entomol. 22: 1362-1366.
- CLARKE, G. M., 1994. Developmental stability analysis: an early-warning system for biological monitoring of water quality.- Austral. Biol. 7: 94-104.
- CLARKE, G. M., 1995. Relationship between developmental stability and fitness: application for conservation biology.- Conserv. Biol. 9: 18-24.
- CLARKE, G. M. / BRAND, G. W. / WHITTEN, M. J., 1986. Fluctuating asymmetry: a technique for measuring developmental stress caused by inbreeding.- Australian J. Biol. Sci. 39: 145-153.
- COTE, S. D. / FESTA-BIANCHET, M., 2001. Life-history correlates of horn asymmetry in mountain goats.- J. Mammal. 82: 389-400.
- CUSTER, T. W. / HINES, R. K. / MELANCON, M. J. / HOFFMAN, D. J. / WICKLIFFE, J. K. / BICKHAM, J. W. / MARTIN, J. W. / HENSEL, D. S., 1997. Contaminant concentrations and biomarker response in great blue heron eggs from 10 colonies on the upper Mississippi River, USA.- Environ. Toxicol. Chem. 16: 260-271.
- CUSTER, T. W. / CUSTER, C. M. / HINES, R. K. / STROMBORG, K. L. / ALLEN, P. D. / MELANCON, M. J. / HENSEL, D. S., 2001. Organochlorine contaminants and biomarker response in double-crested cormorants nesting in Green Bay and Lake Michigan, Wisconsin, USA.- Arch. Environ. Contam. Toxicol. 40: 89-100.
- DOBROWOLSKA, A., 2002. Red deer antler asymmetry vs. contents of toxic metals.- V: 5th International Deer Biology Congress (abstract book). Quebec City, s. 43-44.
- EEVA, T. / TANHUANPÄÄ, S. / RÄLBERGH, C. / AIRAKSINEN, S. / NIKINMAA, M. / LEHIKONEN, E., 2000. Biomarkers and fluctuating asymmetry as indicators of pollution-induced stress in two hole-nesting passerines.- Function. Ecol. 14: 235-243.
- FOLSTAD, I. / ARNEBERG, P. / KARTER, A. J., 1996. Antlers and parasites.- Oecologia 105: 556-558.
- GILEVA, E. A. / KOSAREVA, N. L., 1994. Decrease in fluctuating asymmetry among house mice in territories polluted with chemical and radioactive mutagens.- Russ. J. Ecol. 25: 225-228.
- GILEVA, E. A. / NOKHRIN, D. Y., 2001. Fluctuating asymmetry in cranial measurements of East European vole (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924) from the zone of radioactive contamination.- Russ. J. Ecol. 32: 39-44.
- GRAHAM, J. H. / EMLÉN, J. M. / FREEMAN, D. C., 1993. Developmental stability and its application in ecotoxicology.- Ecotoxicology 2: 175-184.
- GRAHAM, J. H. / ROE, K. E. / WEST, T. B., 1993. Effects of lead on the developmental stability of *Drosophila melanogaster*.- Ecotoxicology 2: 185-195.
- GRIECO, F., 2003. Greater food availability reduces tarsus asymmetry in nestling Blue Tit.- Condor 105: 599-603.
- GROBLER, P. J. / TAYLOR, P. J. / PRETORIUS, M. D. / ANDERSON, C. P., 1999. Fluctuating asymmetry and allozyme variability in an isolated springbok *Antidorcas marsupialis* population from the Chelmsford Nature Reserve.- Acta Theriol. 44: 183-194.
- GROENENDIJK, D. / ZEINSTRÄ, L. W. M. / POSTMA, J. F., 1998. Fluctuating asymmetry and mentum gaps in populations of the midge *Chironomus riparius* (Diptera: Chironomidae) from a metal-contaminated river.- Environ. Toxicol. Chem. 17: 1999-2005.
- HAFNER, M., 2003. Ali asimetrija rogovja navadnega jelena (*Cervus elaphus* L.) odraža kvaliteto in starost

- samec.- *Gozd. V.* 61: 422-435.
- HENSHEL, D. S., 1998. Developmental neurotoxic effects of dioxin and dioxin-like compounds on domestic and wild avian species.- *Environ. Toxicol. Chem.*- 17: 88-98.
- HENSHEL, D. S. / MARTIN, J. W. / NORSTROM, R. J. / ELLIOTT, J. / CHENG, K. M. / DeWITT, J. C., 1997. Morphometric brain abnormalities in double-crested cormorant chicks exposed to polychlorinated dibenzop-dioxins, dibenzofurans and biphenyls.- *J. Great Lakes Res.* 23: 11-26.
- HENSHEL, D. S. / MARTIN, J. W. / NORSTROM, R. J. / WHITEHEAD, P. / STEEVES, J. D. / CHENG, K. M., 1995. Morphometric abnormalities in brains of great blue heron hatchlings exposed in the wild to PCDDs.- *Environ. Health Perspect. (Supp.)* 103.
- HOFFMANN, A. A. / WOODS, R., 2001. Trait variability and stress: canalization, developmental stability and the need for a broad approach.- *Ecol. Lett.* 4: 97-101.
- HUNT, J. / SIMMONS, L. W., 1997. Patterns of fluctuating asymmetry in beetle horns: an examination of the hornest signalling hypothesis.- *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 109-114.
- ISI Web of Science, 2004. Citation informations.- <http://wos.izum.si/CIW.cgi> (10.12.2004).
- JANŽEKOVIČ, F., 1996. Ekomorfološka variabilnost in nihajoča asimetrija pri gozdnih voluharici (*Clethrionomys glareolus* /Schreiber, 1780).- Magistrsko delo, Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo, 76 s.
- JOP, K., 1979. Quality evaluation of roe-deer antlers from an industrial region in southern Poland.- *Acta Theriol.* 24: 23-34.
- KNOPPER, L. D. / MINEAU, P., 2002. Ease in measuring fluctuating asymmetry can also be its failing as a biomarker.- *SETAC Globe* 3, 6: 45-46.
- KRUK, L. E. B. / SLATE, J. / PEMBERTON, J. 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.- *J. Evolution Biol.* 16: 101-113.
- LAGESEN, K. / FOLSTAD, I., 1998. Antler asymmetry and immunity in reindeer.- *Behav. Ecol. Sociobiol.* 44: 135-142.
- LEAMY, L., 1999. Heritability of directional and fluctuating asymmetry for mandibular characters in random-bred mice.- *J. Evolut. Biol.* 12: 146-155.
- LEARY, R. F. / ALLENDORF, F. W., 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology.- *Trends Ecol. Evol.* 4: 214-217.
- LEMPA, K. / MARTEL, J. / KORICHEVA, J. / HAUKIOJA, E. / OSSIPOV, V. / OSSIPOVA, S. / PIHLAJA, K., 2000. Covariation of fluctuating asymmetry, herbivory and chemistry during birch leaf expansion.- *Oecologia* 122: 354-360.
- LENS, L. / VAN DONGEN, S., 2000. Fluctuating and directional asymmetry in natural bird populations exposed to different levels of habitat disturbance, as revealed by mixture analysis.- *Ecol. Lett.* 3: 516-522.
- LENS, L. / VAN DONGEN, S. / MATTHYSEN, E., 2002. Fluctuating asymmetry as an early warning system in the critically endangered Taita thrush.- *Conserv. Biol.* 16: 479-487.
- 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: 27-38.
- LORENZ, K. / CHYLA, A. / GORSKI, J., 1991. Impacts of environmental pollution on creation of anomalous roe deer antlers.- V: Bobek, B. / Perzanowski, K. / Regelin, W. (eds.), *Global trends in wildlife management*. 18th IUGB Congress, Krakow, Swiat Press, s. 399-400.
- LUCENTINI, L. / LORENZONI, M. / PANARA, F. / MEARELLI, M., 2002. Effects of short- and long-term thermal stress in perch (*Perca fluviatilis*) determined through fluctuating asymmetry and HSP70 expression.-

- Ital. J. Zool. 69: 13-17.
- LUKEFAHR, S. D. / JACOBSON, H. A., 1998. Variance component analysis and heritability of antler traits in white-tailed deer.- J. Wildl. Manage. 62: 262-268.
- MALYON, C. / HEALY, S., 1994. Fluctuating asymmetry in antlers of fallow deer, *Dama dama*, indicates dominance.- Anim. Behav. 48: 248-250.
- MARCHAND, H. L. / PAILLAT, G. / MONTUIRE, S. / BUTET, A., 2003. Fluctuating asymmetry in bank vole populations (*Rodentia, Arvicolinae*) reflects stress caused by landscape fragmentation in the Mont-Saint-Michel Bay.- Biol. J. Linn. Soc. 80: 37-44.
- MARKOWSKI, J., 1993. Fluctuating asymmetry as an indicator for differentiation among roe deer *Capreolus capreolus* populations.- Acta Theriol. 38, Suppl. 2: 19-31.
- MARKUSSON, E. / FOLSTAD, I., 1997. Reindeer antlers: Visual indicators of individual quality?- Oecologia 110: 501-507.
- MARYANSKI, M. / KRAMARZ, P. / LASKOWSKI, R. / NIKLINSKA, M., 2002. Decreased energetic reserves, morphological changes and accumulation of metals in carabid beetles (*Poecilus cupreus* L.) exposed to zinc and cadmium-contaminated food.- Ecotoxicology 11: 127-139.
- MERILÄ, J. / BJÖRKLUND, M., 1995. Fluctuating asymmetry and measurement error.- Syst. Biol. 44: 97-101.
- MIDGLEY, G. F. / WAND, S. J. E. / MUSIL, C. F., 1998. Repeated exposure to enhanced UV-B radiation in successive generations increases developmental instability (leaf fluctuating asymmetry) in a desert annual.- Plant Cell Environ. 21: 437-442.
- MŘLLER, A. P., 1990. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality.- Anim. Behav. 40: 1185-1187.
- MŘLLER, A. P., 1992. Parasites differentially increase the degree of fluctuating asymmetry in secondary sexual characters.- J. Evol. Biol. 5: 691-699.
- MŘLLER, A. P., 1998. Developmental instability of plants and radiation from Chernobyl.- Oikos 81: 444-448.
- MŘLLER, A. P., 1999a. Elm, *Ulmus glabra*, leaf asymmetry and Dutch elm disease.- Oikos 85: 109-116.
- MŘLLER, A. P., 1999b. Asymmetry as a predictor of growth, fecundity and survival.- Ecol. Lett. 2: 149-156.
- MŘLLER, A. P., 2002. Developmental instability and sexual selection in stag beetles from Chernobyl and a control area.- Ethology 108: 193-204.
- MŘLLER, A. P. / VAN DONGEN, S., 2003. Ontogeny of asymmetry and compensational growth in elm *Ulmus glabra* leaves under different environmental conditions.- Intern. J. Plant Sci. 164: 519-526.
- MŘLLER, A. P. / CUERVO, J. J. / SOLER, J. J. / ZAMORA-MUNOZ, C., 1996. Horn asymmetry and fitness in gemsbok, *Oryx g. gazella*.- Behav. Ecol. 7: 247-253.
- MPHO, M. / HOLLOWAY, G. J. / CALLAGHAN, A., 2001. A comparison of the effects of organophosphate insecticide exposure and temperature stress on fluctuating asymmetry and life history traits in *Culex quinquefasciatus*.- Chemosphere 45: 713-720.
- NACHMAN, G. / HELLER, K. E., 1999. Fluctuating asymmetry as an index of fitness: causality or statistical artifact?- Oikos 86: 357-365.
- OESTBYE, K. / OEXNEVAD, S. A. / VOELLESTAD, L. A., 1997. Developmental stability in perch (*Perca fluviatilis*) in acidic aluminium-rich lakes.- Can. J. Zool. 75: 919-928.
- PALMER, A., 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer.- V: Markow, T. A. (ed.), Developmental instability: its origin and evolutionary implications. Dordrecht, Kluwert Academic Pub., s. 335-364.
- PALMER, A. R., 1996. Waltzing with asymmetry: is fluctuating asymmetry a powerful new tool for biologists or just an alluring new step?- Bioscience 46: 518-532.

- PALMER, A. R., 1999. Detecting publication bias in meta-analyses: a case study of fluctuating asymmetry and sexual selection.- *Amer. Natural.* 154: 220-233.
- PALMER, A. R. / STROBECK, C., 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.
- PANKAKOSKI, E., 1985. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in muskrats.- *J. Mamm.* 66: 52-57.
- PANKAKOSKI, E. / KOIVISTO, I. / HYVÄRINEN, H., 1992. Reduced developmental stability as an indicator of heavy metal pollution in the common shrew *Sorex araneus*.- *Acta Zool. Fenn.* 191: 137-144.
- PANKAKOSKI, E. / KOIVISTO, I. / HYVÄRINEN, H. / TERHIVUO, J., 1994. Shrews as indicators of heavy metal pollution.- V: Meritt, J. F. / Kirkland, G. L. / Rose, R. K. (eds.), *Advances in the biology of shrews.* Carnegie Museum of Natural History Special Publication, 18: 137-149.
- PARSONS, P. A., 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress.- *Biol. Rev.* 65: 131-145.
- PELABON, C. / JOLY, P., 2000. What, if anything, does visual asymmetry in fallow deer antlers reveal.- *Anim. Behav.* 59: 193-199.
- PELABON, C. / VAN BREUKELEN, L., 1998. Asymmetry in antler size in roe deer (*Capreolus capreolus*): an index of individual and population conditions.- *Oecologia* 116: 1-8.
- PEREZ-TRIS, J. / CARBONELL, R. / TELLERIA, J. L., 2002. Parasites and the blackcap's tail: implications for the evolution of feather ornaments.- *Biol. J. Linn. Soc.* 76: 481-492.
- PERMOZER, P., 2002. Vpliv formaldehida na nihajočo asimetrijo pri vinski mušici vrste *Drosophila melanogaster*.- Diplomsko delo, Maribor, Pedagoška fakulteta, 55 s.
- PERTOLDI, C. / BACH, L. A. / MADSEN, A. B. / RANDI, E. / LOESCHCKE, V., 2003. Morphological variability and developmental instability in subpopulations of the Eurasian badger (*Meles meles*) in Denmark.- *J. Biogeograp.* 30: 949-958.
- POLAK, M. / OPOKA, R. / CARTWRIGHT, I. L., 2002. Response of fluctuating asymmetry to arsenic toxicity: support for the developmental selection hypothesis.- *Environ. Pollut.* 118: 19-28.
- POLAK, M. / KROEGER, D. E. / CARTWRIGHT, I. L. / DELEON, C. P., 2004. Genotype-specific responses of fluctuating asymmetry and of preadult survival to the effects of lead and temperature stress in *Drosophila melanogaster*.- *Environ. Pollut.* 127: 145-155.
- POKORNY, B., 2003. Notranji organi in rogovje srnjadi (*Capreolus capreolus* L.) kot bioindikatorji onesnaženosti okolja z ioni težkih kovin.- Doktorska disertacija, Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, 193 s.
- POKORNY, B. / ADAMIČ, M. / RIBARIČ-LASNIK, C., 2004. Nihajoča asimetrija rogovja srnjakov (*Capreolus capreolus* L.) kot kazalec onesnaženosti okolja in pripomoček za upravljanje s populacijami.- *Zb. Gozd. Les.* 74: v tisku.
- POMORY, C. M., 1997. Fluctuating asymmetry: biological relevance or statistical noise?- *Anim. Behav.* 53: 225-227.
- QUEK, K. C. / SODHI, N. S. / KARA, A. U., 1999. Absence of positive correlation between fluctuating asymmetry and parasitism in the Rock Pigeon.- *J. Avian Biol.* 30: 225-229.
- RABITSCH, W. B., 1997. Levels of asymmetry in *Formica pratensis* Retz. (*Hymenoptera, Insecta*) from a chronic metal-contaminated site.- *Environ. Toxicol. Chem.* 16: 1433-1440.
- RAČNIK, P., 2000. Vpliv natrijevega benzoata na nihajočo asimetrijo pri vinski mušici (*Drosophila melanogaster*).- Diplomsko delo, Maribor, Pedagoška fakulteta, 79 s.
- SANCHEZ-GALAN, S. / LINDE, A. R. / IZQUIERDO, J. I. / GARCIA-VAZQUEZ, E., 1998. Micronuclei and fluctuating asymmetry in brown trout (*Salmo trutta*): complementary methods to biomonitor freshwater ecosystems.- *Mutat. Res. Genet. Toxicol. Environ. Mutag.* 412: 219-225.

- SAWICKA-KAPUSTA, K., 1979. Roe deer antlers as bioindicators of environmental pollution in southern Poland.- Environ. Pollut. 19: 283-293.
- SCHMIDT, K. T. / STIEN, A. / ALBON, S. D. / GUINNESS, F. E., 2001. Antler length of yearling red deer is determined by population density, weather and early life-history.- Oecologia 127: 191-197.
- SIIKAMÄKI, P. / LAMMI, A., 1998. Fluctuating asymmetry in central and marginal populations of *Lychnis viscaria* in relation to genetic and environmental factors.- Evolution 52: 1285-1292.
- SIMMONS, L. W. / TOMKINS, J. L. / MANNING, J. T., 1995. Sampling bias and fluctuating asymmetry.- Anim. Behav. 49: 1697-1699.
- SOLBERG, E. J. / SAETHER, B. E., 1993. Fluctuating asymmetry in the antlers of moose (*Alces alces*): does its signal male quality?- Proc. R. Soc. Lond. (B). 254: 251-255.
- SWADDLE, J. P. / WITTER, M. S. / CUTHILL, I. C., 1994. The analysis of fluctuating asymmetry.- Anim. Behav. 48: 986-989.
- THORNHILL, R. / MÖLLER, A. P., 1998. The relative importance of size and asymmetry in sexual selection.- Behav. Ecol. 9: 546-551.
- THORNHILL, R. / GANGESTAD, S. W. / COMER, R., 1995. Human female orgasm and male fluctuating asymmetry.- Anim. Behav. 50: 1601-1615.
- TOPINSKI, P., 1975. Abnormal antler cycles in deer as a result of stress inducing factors.- Acta Theriol. 20: 267-279.
- VAN DONGEN, S. / MOLENBERGHS, G. / MATTHYSEN, E., 1999. The statistical analysis of fluctuating asymmetry: REML estimation of a mixed regression model.- J. Evol. Biol. 12: 94-102.
- VOELLESTAD, L. A. / FJELD, E. / HAUGEN, T. / OXNEVAD, S. A., 1998. Developmental instability in grayling (*Thymallus thymallus*) exposed to methylmercury during embryogenesis.- Environ. Pollut. 101: 349-354.
- ZAKHAROV, V. M. / YABLOKOV, A. V., 1990. Skull asymmetry in the Baltic grey seal: effects of environmental pollution.- Ambio 5: 166-169.
- ZAKHAROV, V. M. / PANKAKOSKI, E. / SHEFTEL, B. I. / PELTONEN, A. / HANSKI, I., 1991. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus*.- Am. Nat. 138: 797-810.
- ZVEREVA, E. L. / KOZLOV, M. V. / HAUKIOJA, E., 1997. Stress responses of *Salix borealis* to pollution and defoliation.- J. Appl. Ecol. 34: 1387-1396.
- WARD, J. / HOFFMANN, A. / PETTIGROVE, V., 2002. Local adaptation to polluted sediments by *Chironomus februarius* and implications for the use of fluctuating asymmetry as a biomonitoring tool.- V: 12th Annual meeting of SETAC Europe, Vienna, Society of Environmental Toxicology and Chemistry, s. 251.
- WAHLSTRÖM, L. K., 1994. The significance of male-male aggression for yearling dispersal in roe deer (*Capreolus capreolus*).- Behav. Ecol. Sociobiol. 35: 409-412.
- WEISSENGRUBER, G. E. / FORSTENPOINTNER, G. / GABLER, C. / BARTUSSEK, H., 2003. Effects of air quality on fluctuating asymmetry in domestic pigs – a preliminary study.- Wien. Tierarzt. Monats. 90: 155-159.
- WINDIG, J. J. / NYLIN, S., 2000. How to compare fluctuating asymmetry of different traits.- J. Evolut. Biol. 13: 29-37.

ZAHVALA**ACKNOWLEDGEMENTS**

Pričujoči pregledni članek je nastal v sklopu raziskovalnega projekta “Rogovje srnjadi kot akumulacijski in odzivni bioindikator onesnaženosti okolja” (L1-3427-1007-01) in doktorske disertacije “Notranji organi in rogovje srnjadi (*Capreolus capreolus* L.) kot bioindikatorji onesnaženosti okolja z ioni težkih kovin”, katerih izvedbo sta s svojimi sredstvi omogočila Termoelektrarna Šoštanj ter Ministrstvo za šolstvo, znanost in šport. Ob tej priložnosti se zahvaljujem vsem, ki so s svojimi nasveti in idejami pripomogli k večji kakovosti obeh del, s tem pa tudi k večji kakovosti tega prispevka – prof. dr. Mihiu Adamiču (mentorju), prof. dr. Darinki Z. Doganoc (somentorici), prof. dr. Marijanu Kotarju (predsedniku komisije), prof. dr. Francu Batiču (članu komisije) in doc. dr. Cvetki Ribarič-Lasnik (mentorici na Inštitutu za ekološke raziskave ERICo Velenje).