

GDK: 149.6 *Rupicapra rupicapra* L.:131.3(045)

Prispelo / Received: 10. 4. 2004
Sprejeto / Accepted: 10. 6. 2004

Izvirni znanstveni članek
Original scientific paper

ALI ASIMETRIJA DOLŽINE ROGLJEV GAMSA (*Rupicapra rupicapra* L.) ODRAŽA KVALITETO IN STAROST ŽIVALI

Miran HAFNER*

Izvleček:

Nihajočo asimetrijo (fluctuating asymmetry-FA) dolžine rogljev gamsa (*Rupicapra rupicapra*) smo proučevali v vzorcu 718 odstreljenih živali obeh spolov (425 samcev, 293 samic) v obdobju od 1985-2003 v populaciji gamsov v vzhodnih Karavankah v SZ delu Slovenije. Dolžina rogljev odraža FA tako pri samcih kot pri samicah. Absolutna FA dolžine rogljev s starostjo narašča pri obeh spolih. Med mladimi živalmi z večjo FA izstopajo dveletne. V absolutni FA v okviru posameznih starostnih razredov nismo odkrili razlik med spoloma. Odvisnost med FA in velikostjo znaka smo odkrili pri samicah, in sicer z velikostjo znaka asimetrija narašča. Nismo odkrili odvisnosti med absolutno FA in telesno maso. Nismo odkrili razlik v relativni FA pri samicah med posameznimi starostnimi razredi. Če domnevamo, da le kvalitetni osebki in osebki, ki niso pod stresom, lahko proizvedejo bolj simetrične roglje, ugotavljamo, da rezultati domneve, da FA v sekundarnih spolnih znakih odraža kvaliteto nosilca, ne potrjujejo. Roglji večjih osebkov niso bolj simetrični. Ocenjujemo, da je asimetrija dolžine rogljev lahko znak starosti njihovega nosilca, ni pa znak njegove kvalitete. Simetrija dolžine rogljev pri gamsu verjetno nima velikega pomena v medsebojnih interakcijah.

Ključne besede: *Rupicapra rupicapra*, gams, roglji, nihajoča asimetrija

DOES THE FLUCTUATING ASYMMETRY IN HORN LENGTH IN CHAMOIS (*Rupicapra rupicapra* L.) REFLECT THE QUALITY AND AGE OF THE ANIMAL

Abstract:

We have researched the fluctuating asymmetry (FA) in the horn length of chamois (*Rupicapra rupicapra* L.) on a sample of 718 animals of both sexes (425 males, 293 females) that were shot in chamois population in the eastern Karavanke mountain ridge in northwestern part of Slovenia in the period 1985 – 2003. Horn length reflects FA in male as well as in female population. Absolute FA in horn length increases with age in both sexes. Among young animals, twoyear olds stand out as the ones with higher FA. Within single age classes we have not detected any differences in absolute FA in-between sexes. We have, however, detected dependence between FA and the size of horns among females. Fluctuating asymmetry increases with an increase in horn length. No dependence has been found between absolute FA and carcass mass. We have not detected any differences in relative FA in females within single age classes. If we presume, that only individuals of good quality and individuals which are not under stress conditions are able to develop more symmetrical horns, we can ascertain that our results do not confirm the presumption that FA in secondary sexual characteristics reflects the quality of the individual. Horns of bigger individuals are not more symmetrical. We therefore assume that the asymmetry in horn length could be a characteristic feature of the age of an individual but could not be a characteristic feature of the quality of the individual. The symmetry in horn length in chamois probably does not have high significance in contacts between animals.

Key words: *Rupicapra rupicapra*, chamois, horns, fluctuating asymmetry

* spec., univ.dipl.inž.gozd., Zavod za gozdove Slovenije, OE Kranj, c. Staneta Žagarja 27b, 4000 Kranj

VSEBINA CONTENTS

1	UVOD.....	7
	INTRODUCTION	
2	NAMEN IN CILJ NALOGE.....	9
	PURPOSE AND GOAL OF RESEARCH	
3	METODE DELA.....	9
	WORKING METHODS	
4	REZULTATI ANALIZE.....	11
	RESULTS OF ANALYSIS	
5	RAZPRAVA IN ZAKLJUČKI.....	23
	DISCUSSION AND CONCLUSIONS	
6	SUMMARY.....	26
7	VIRI.....	27
	REFERENCES	
	ZAHVALA.....	29
	ACKNOWLEDGEMENT	

1 UVOD

INTRODUCTION

Nihajoča asimetrija (fluctuating asymmetry FA) 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, VAN DONGEN / LENS / MOLENBERGHS 1999). 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 $y = 0$. 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 šteje za kazalnika nestabilnosti okolja (PALMER 1994) ali nesposobnosti osebkov, da se v svojem razvoju upira dejavnikom okoljskega stresa (SWADDLE 1999). FA se uporablja tudi kot indikator stresa pri rastlinah, saj so imobilne in zato v veliki meri odražajo lokalne značilnosti okolja (HAGEN 2003). V nekaterih primerih je asimetrija povezana s parametri kvalitete, zato se lahko uporablja kot kriterij za presojo vitalnosti in zdravja med posameznimi osebki, kot tudi vpliva stresa življenjskega okolja, ki mu je bil osebek izpostavljen v razvoju (MOLLER 1980). Ker naj bi isti geni kontrolirali parne morfološke znake na obeh straneh organizma, se slučajni odkloni od bilateralne simetrije, ki proizvajajo FA, lahko uporabljajo kot indikator razvojne stabilnosti (HUME 2001). Asimetrija je močan napovednik zdravja (fitnessa) na področju rasti, plodnosti in preživetja, čeprav zajema le nekaj odstotkov variance (MOLLER 1999). Osebkovi z večjo sposobnostjo obvladovanja stresa naj bi imeli nižjo stopnjo asimetrije v primerjavi z drugimi osebki v populaciji. Simetrični osebki naj bi imeli določene kvantitativne prednosti pred svojimi nesimetričnimi partnerji. V procesu parjenja in izbire 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.

Rogovje jelenov (*Cervidae*) in rogovi rogarjev (*Bovidae*) so sekundarni spolni znaki in se uporabljajo v intraseksualnih interakcijah. Tako kot se večina roženih delov rogarjev razvija vse življenje, velja tudi za razvoj rogljev gamsa (*Rupicapra rupicapra*). Rast rogljev enoletnih živali je intenzivnejša kot pri mladičih, nato pa s starostjo do petega leta upada. Po petem

letu starosti se v približno enaki širini oblikujejo t. i. milimetrski prstani (KNAUS / SCHROEDER 1978). Letna rast rogljev je odvisna od periodike okolja, v zimskih mesecih večinoma zastane. Obnovi se spomladi, istočasno z menjavo dlake, in se konča v jeseni (KNAUS / SCHROEDER 1978). Zaradi vsakoletnega zimskega mirovanja nastajajo med deli roglja, ki zrastejo vsako leto, ločnice, na osnovi katerih je mogoče ugotavljati starost živali.

Različnost velikosti in oblik rogovja pri rogarjih kaže, da so zanje bolj pomembni, kot nam je danes znano. Kot pri večini zrastejo tudi pri gamsu pri obeh spolih. Moč rogljev, deloma pa tudi oblika, se med spoloma razlikujeta. V primerjavi s samicami so roglji samcev močnejši. Po dosedaj znanih raziskavah so roglji pomembni kot socialni organ v medsebojnih socialnih kontaktih (interakcijah) z nasprotniki za določanje socialnega ranga. Med sezono parjenja samci branijo območja, na katerih si prizadevajo zadržati različno število samic. V tem obdobju izražajo številne oblike medsebojnega agresivnega obnašanja. Pri tem igrata pomembno vlogo telesna masa in velikost rogljev (BASSANO / PER-RONE / VON HARDENBERG 2003). V nasprotju z znatno večjimi rogi kozorogov in nekaterih divjih ovc pa optični učinek na vrstnike pri gamsu ni vedno zjamčen (KNAUS / SCHROEDER 1978). Kljub temu pa načini obnašanja in socialna organiziranost gamsov kažeta na pomen rogljev kot sekundarnega spolnega znaka v medsebojnih kontaktih.

Za številne vrste je značilno, da velikost sekundarnih spolnih znakov narašča s starostjo in velikostjo. Z velikostjo rogov je povezan samčev reprodukcijski uspeh (PRESTON *et al.* 2002). Pri tem je pomembna predvsem starost, saj je pomemben kriterij za preživetje, ki je povezan s sposobnostjo prilagajanja razmeram v okolju. Znak starosti naj bi bil za samca zelo pomemben, saj naj bi z njo vplival na privabljanje samic in se izogibal neposrednim spopadom z vrstniki (SOLBERG 1993), verjetno pa je pomemben tudi za samice pri medsebojnih kontaktih ob vzpostavljanju socialnega ranga. S starostjo osebka naraščajo tudi njegove izkušnje iz medsebojnih interakcij, kar vpliva na socialni rang in sposobnost zagotovitve ustreznih teritorijev. S tem je pri obeh spolih zagotovljen vpliv na reprodukcijski uspeh. Naraščanje velikosti rogov s starostjo živali nas navaja k domnevi, da rogi lahko odražajo s starostjo naraščajočo kvaliteto živali. Velikost rogov 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 2002). Težko pa je oceniti ločen prispevek velikosti rogov, saj je prav telesna velikost z njim v tesni pozitivni korelaciji in zelo pomembna v medsebojnih agresivnih kontaktih med samci (CLUTTON-BROCK *et al.* 1982). Osebki, ki so sposobni zagotavljati »stroške« spolnih znakov, so zato pomembni kandidati za indikatorje tako genetske kvalitete kot tudi stresa življenjskega okolja, ki so mu bili izpostavljeni v razvoju (MOLLER 1997). Veliko raziskovalcev se je pri raziskavah FA osredotočilo na lastnosti, ki so izražene s spolno selekcijo, saj naj bi bila asimetrija upo-

rabna kot znak za presojo kvalitete med spoloma ob izbiri partnerjev. Domnevajo, da naj bi bila asimetrija spolnih znakov bolj občutljiv indikator kvalitete kot njihova povprečna velikost ali kot asimetrija nespolnih telesnih značilnosti (THORNHILL / MOLLER 1998).

2 NAMEN IN CILJ NALOGE PURPOSE AND GOAL OF RESEARCH

V raziskavi asimetrije rogljev gamsa (*Rupicapra rupicapra*) smo proučevali značilnosti njihove dolžine pri obeh spolih na območju vzhodnih Karavank v SZ delu Slovenije. Roglji rastejo v vegetacijskem obdobju, živali jih uporabljajo v medsebojni kompeticiji za zagotovitev najboljših teritorijev, prehranskih območij, pristop do samic in določanje socialnega ranga v skupinah. Proizvodnja sekundarnih spolnih znakov je energetsko draga, zato praviloma osebk v dobri kondiciji nosijo daljše roglje. V primeru, da roglji odražajo tudi kvaliteto posamezne živali in njeno starost, pričakujemo, da bo stopnja asimetrije upadala tako z dolžino rogljev kot tudi s starostjo živali. Nekatere tovrstne raziskave pri jelenih v določenih primerih hipotezo potrjujejo, druge pa jo zavračajo. Dosedanje raziskave pri rogarjih hipotezo večinoma zavračajo. S pričujočo analizo v populaciji v Karavankah želimo prispevati k poznavanju problematike tudi pri gamsu.

3 METODE DELA WORKING METHODS

Značilnosti rogljev smo proučevali v vzorcu 718 odstreljenih živali obeh spolov (425 samcev in 293 samic, ki so bile uplenjene v obdobju 1985-2003. Večina podatkov je iz obdobja 1999-2003. Podatki so bili pridobljeni iz trofejnih listov in neposrednih izmer trofej. Vzorec je pripadal osrednjemu delu karavanške populacije jelenjadi na območju med Ljubeljem, Kranjem, Cerkljami in Jezerskim na SZ delu Slovenije. Meritve na rogljih so bile izvedene na mm natančno, na način, kot ga predvideva ocenjevanje trofej za določanje CIC točk (VARIČAK 1997). Podatkov o meritvah dolžine rogljev z odlomljenim posameznim ali obeh rogljev nismo upoštevali. Starost je bila ocenjena na osnovi števila obročkov. V starostih nad 3 leta smo oblikovali starostne razrede. Upoštevana je bila masa telesa z glavo in nogami (brez notranjih organov). Telesna masa je bila ugotovljena na 0,5 kg, starost pa 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 $y = 0$. Prisotnost simetrije smo ugotavljali na nasled-

nji način: s t-testom smo 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). Isti 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 dolžine levega oziroma desnega roglja. Razlike v srednjih vrednostih dolžine rogljev med posameznimi starostmi in med spoloma smo preverjali z analizo kovariance, kjer je kovariata mesec uplenitve. Z multiplo regresijo smo ugotavljali povezave med telesno maso, starostjo in mesecem uplenitve ter med dolžino rogljev in starostjo, telesno maso in mesecem uplenitve. Spearmanovo rang korelacijo smo uporabili za preizkus odvisnosti med asimetrijo in velikostjo posameznih znakov rogovja kot tudi za preizkus odvisnosti med asimetrijo in telesno maso. S Kruskal Wallisovim testom smo preverjali razlike v FA med posameznimi starostnimi razredi. S t-testom za neodvisne vzorce smo preverjali razlike v FA med spoloma. Variabilnost FA med nekaterimi starostnimi razredi smo preverjali z Levenovim testom. Normalnost porazdelitve smo preverjali s Shapiro Wilk's W testom. Osebk v starosti 9 let in starejše pri samcih ter 12 let in starejše pri samicah smo združili v enoten razred (razred starejših), da smo zagotovili zadostno velikost vzorca.

Napaka merjenja lahko vodi do precenitve nivojev FA (PALMER / STROBECK 1986, KRUK 2003). Glede na možnost vpliva napake merjenja na asimetrijo smo izvedli dvojna merjenja dolžine rogljev v vzorcu velikosti 30 živali in testirali razlike med asimetrijo in napako merjenja z dvosmerno analizo variance s ponovljenimi meritvami, tako kot navedena PALMER / STROBECK (1986) in priporočata BJOERKLUND / MERILAE (1997). Za proučevani znak 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 osebki smo določili z dvofaktorsko analizo variance (osebki x ponovitve). Zanesljivost posamezne meritve smo določili iz povprečne razlike med varianco med osebki in skupno varianco znotraj osebkov (KOTAR 1997):

$$r_k = (MS_I - MS_m) / (MS_I + (k-1) MS_m).$$

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

$$MS_{\text{znotraj}} = MS_m = \sigma_m^2,$$

varianco med stranema pa izraz:

$$\sigma_i^2 = (MS_{sj} - MS_m)/k.$$

Dejansko napako meritev smo podali z razmerjem:

$$\sigma_m^2 / \sigma_i^2.$$

Pri tem je moral biti 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_{sj} = povprečni kvadrat stran x osebek,

MS_i = povprečni kvadrat za osebek,

k = število ponovljenih meritev.

4 REZULTATI ANALIZE **RESULTS OF ANALYSIS**

4.1 POVEZAVE MED TELESNO MASO, VELIKOSTJO ROGOVJA IN STAROSTJO

RELATIONSHIPS BETWEEN CARCASS MASS, HORN SIZE AND AGE

Analiza odvisnosti telesne mase in velikosti rogljev od starosti in meseca uplenitve je vključevala 556 živali (336 samcev in 220 samic). Telesna masa je pri samcih odvisna od starosti in meseca uplenitve. Pri samicah odvisnosti od meseca nismo odkrili (tveganje, da so parcialni regresijski koeficienti pri spremenljivki M in M^2 različni od nič, je bilo večje kot 5%). Proučevani znaki izraziteje naraščajo do 3 leta starosti, kasneje so spremembe manjše. V telesni masi (analiza kovariance, kovariata mesec uplenitve M in M^2) se pri samcih razlikujejo ($p < 0,05$) enoletni od vseh drugih, dveletni in triletni od vseh drugih do 10 leta starosti, medtem ko se štiriletni od starejših praktično ne razlikujejo. Pri samicah se v telesni masi razlikujejo enoletne od preostalih do 15 leta, dveletne in triletni pa se razlikujejo predvsem od srednjestarih koz. Odvisnost telesne mase od starosti je za samce in za samice razvidna iz slike 1 in 2. Iz teh dveh slik lahko razberemo, da imajo najvišjo telesno maso osebk pri starosti 7-8 let.

Telesna masa glede na starost in mesec uplenitve:

Samci: $n = 336$ $Y = 1,3948 + 2,3401 S - 0,1368 S^2 + 3,5279 M - 0,2181 M^2$ $R = 0,57, p < 0,0000$

Samice: $n = 220$ $Y = 14,3311 + 1,1256 S - 0,0539 S^2$ $R = 0,49, p < 0,0000$

n = število analiziranih osebkov (number of analyzed individuals), S = starost v letih (age in years), T = telesna masa (carcass mass), M = mesec v letu (month in Year), P = tveganje (risk)

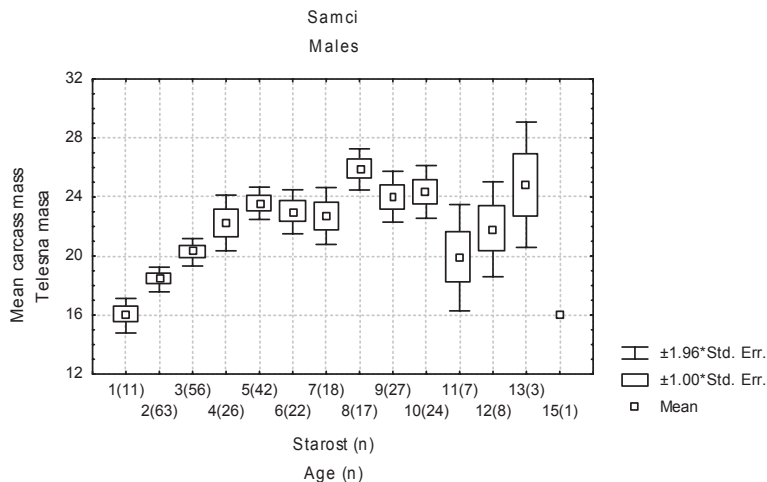
Dolžina rogljev glede na starost, telesno maso in mesec uplenitve:

Samci: $n = 335$ $Y = 11,1772 + 0,7502 S - 0,0384 S^2 + 0,5175 T - 0,0083 T^2 + 0,0093 M^2$ $R = 0,71, p < 0,0000$

Samice: $n = 220$ $Y = 12,5385 + 0,6097 S - 0,0162 S^2 + 0,1912 T$ $R = 0,75, p < 0,0000$

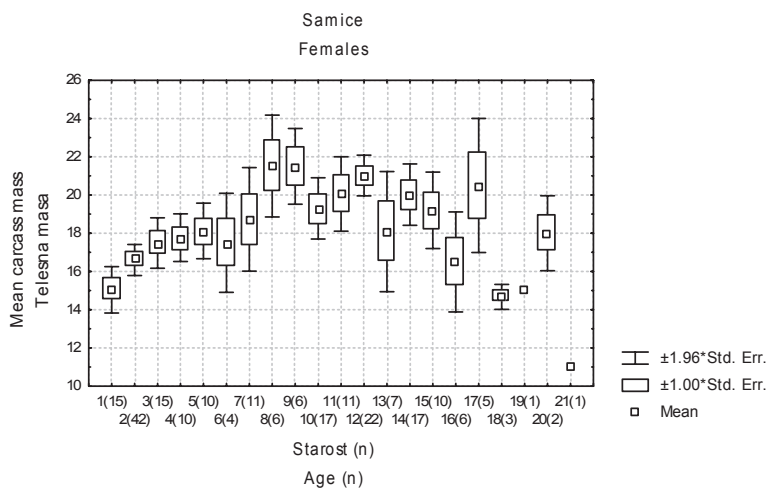
n = število analiziranih osebkov (number of analyzed individuals), S = starost v letih (age in years), T = telesna masa (carcass mass), M = mesec v letu (month in Year), P = tveganje (risk)

Velikost proučevanega znaka rogovja narašča s starostjo in telesno maso, pri samcih pa je odvisna tudi od meseca uplenitve. Na osnovi ugotovitev smo osebke grupirali v 5 razredov, in sicer pri samcih 1 letne, 2 letne, 3 letne, 4-8 letne in 9+ letne in pri samicah 1 letne, 2 letne, 3 letne, 4-11 letne in 12+ letne živali. Odvisnost dolžine rogljev od starosti je razvidna iz slike 3 in 4. Iz slik je razvidno, da se dolžina rogljev po petem letu starosti le neznatno povečuje.



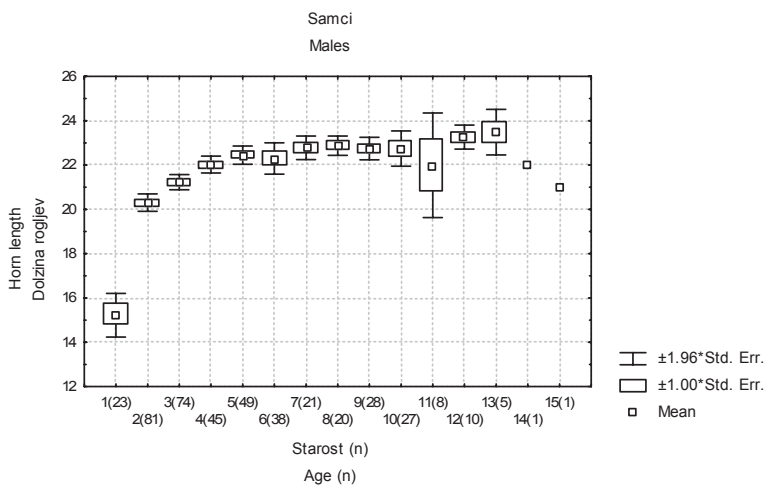
Slika 1: Odvisnost telesne mase od starosti - samci

Figure1: Relationship between age and mean carcass mass - males



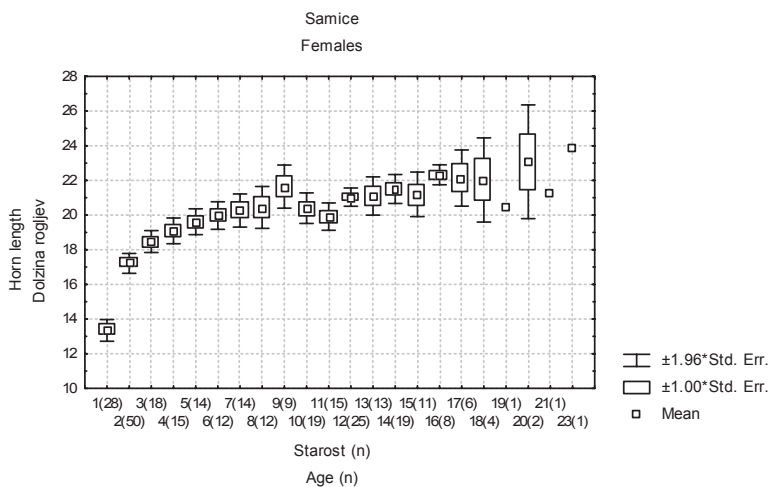
Slika 2: Odvisnost telesne mase od starosti - samice

Figure 2: Relationship between age and mean carcass mass - females



Slika 3: Odvisnost dolžine rogļev od starosti - samci

Figure 3: Relationship between horn length and age - males



Slika 4: Odvisnost dolžine rogljev od starosti - samice

Figure 4: Relationship between horn length and age - females

Znotraj starostnih razredov smo izvedli analizo multiple regresije med dolžino rogljev, telesno maso in mesecem uplenitve. Pri starostnih razredih smo v analizi upoštevali tudi starost.

Samci (Males)

enoletni:	n = 9	$Y = -56,5231 + 7,5841 T - 0,2038 T^2 + 0,0491 M^2$	$R = 0,93, p=0,012$
dveletni:	n = 66	$Y = 15,4643 + 0,2604 T$	$R = 0,49, p<0,000$
triletni:	n = 57	$Y = 12,3566 + 0,2836 T + 0,3086 M$	$R = 0,71, p<0,000$
4-8 letni	n = 133	$Y = 19,2725 + 0,1677 S + 0,0989 T$	$R = 0,40, p<0,000$
9+ letni	n = 70	odvisnosti nismo odkrili	

Samice (Females)

Enoletne:	n = 15	$Y = 8,2931 + 0,3470 T$	$R = 0,53, p=0,043$
Dveletne:	n = 43	$Y = 13,0256 + 0,4328 M$	$R = 0,31, p=0,045$
Triletni:	n = 16	odvisnosti nismo odkrili	
4-11 letne	n = 74	$Y = 18,3069 + 0,0047 T^2$	$R = 0,37, p=0,001$
12+ letne	n = 72	$Y = 13,1544 + 0,3209 S + 0,1922 T$	$R = 0,42, p=0,001$

n = število analiziranih osebkov (number of analysed individuals), S = starost v letih (age in years), T = telesna masa (carcass mass), M = mesec v letu (month in Year), P = tveganje (risk)

V večini starostnih razredov smo odkrili značilne odvisnosti med dolžino rogljev in telesno maso. Odvisnosti so bile tesnejše pri samcih. Poleg od telesne mase smo predvsem pri nekaterih mlajših starostih odkrili tudi odvisnost dolžine rogljev od meseca uplenitve.

4.2 NAPAKA MERJENJA MEASUREMENT ERROR

Napako merjenja dolžine rogljev smo prikazali z dvema indeksoma, in sicer velikost napake v primerjavi s celotno variabilnostjo med osebki in relativno velikost napake merjenja v primerjavi z variabilnostjo med obema stranema. Velikost napake merjenja višine, obsega in razkremenosti smo prikazali v primerjavi z variabilnostjo med osebki. Napaka ni velika in je razvidna iz preglednic 3 in 4.

Preglednica 1: Test virov variabilnosti dolžine rogljev gamsov (2-ANOVA: osebek x stran; n=30)

Table 1: Test of variability sources for horn length of chamois (two – way ANOVA: individual x side; n=30)

Znak (trait)	Med osebki ^(a) (Between individuals)		Med stranema (DA) ^(b) (Between sides)		Interakcija (neusmerjena asimetrija) (Interaction) ^(c)		Napaka meritev ^(d) (Measur. error)	
	MS _i	p _i	MS _s	p _s	MS _{si}	p _{si}	MS _m (σ^2_m)	Σ^2_m / σ^2_i
Dolžina rogljev (horn length)	53,5923	<0,001	0,0285	0,50	0,0608	<0,001	0,0039	0,137

Opombe:

(a) Osebki (MS_i; df=29) imajo značaj slučajnostnega faktorja, v imenovalcu F- testa je MS_m (df=120)

(b) Strani (MS_s; df=1) imata značaj fiksnega faktorja, v imenovalcu F- testa je MS_{si} (df=29)

(c) v imenovalcu F- testa interakcije (MS_{si}; df=29) je MS_m (df=120)

(d) kvocient σ^2_m / σ^2_i podaja relativno velikost napake meritev v primerjavi z variabilnostjo med stranema

Preglednica 2: Preizkus zanesljivosti meritev dolžine rogljev (2-ANOVA s ponovitvami meritev; n=60 (a) , k=2)

Table 2: Test of reliability of measurement of horn length (two-way ANOVA with the repetition of measurements; n=60, k=2)

Znak (trait)	MS _{med osebki} ^(b) MS _(between individuals)	MS _(znotraj osebkov) ^(b) MS _(inside individuals)	r ₁ ^(c)
Dolžina rogljev (horn length)	26,3437	0,0321	0,998

Opombe:

(a) Vsaka veja 30 rogovij predstavlja neodvisno meritev, zato je n=60

(b) MS: povprečen kvadrat odstopanj (med osebki: df=59; znotraj osebkov: df=120)

(c) $r_1 = (MS_{(med)} - MS_{(znotraj)}) / (MS_{(med)} + (k-1) * MS_{(znotraj)})$; r₁ = zanesljivost meritve; k = število ponovitev (Palmer 1994, Kotar 1997)

Kot je razvidno iz preglednice 2, je zanesljivost meritev izredno velika, saj znaša vrednost r₁ 0,998, kar dokazuje, da večkratno merjenje istega znaka ni potrebno.

4.3 NIHAJOČA ASIMETRIJA 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 3. Pri vseh znakih v okviru starostnih razredov smo odkrili obstoj asimetrije.

Preglednica 3: Preizkus obstoja asimetrije za dolžino rogljev gamsov
Table 3: Test of the presence of asymmetry in horn length in chamois

Starostni razred (age classe), znak (trait)	n	$\bar{a}_{\max}$ (mm) ^(a)	$\bar{a}_{\min}$ (mm) ^(a)	t-vrednost	p
Samci (Males)					
Enoletni (1 year old)	23	15,34	15,10	8,4358	0,0000
Dveletni (2 years old)	79	20,56	20,16	8,3950	0,0000
Triletni (3 years old)	73	21,38	21,07	4,9620	0,0000
4-8 letni (4-8 years old)	171	22,58	22,24	11,2183	0,0000
9+ letni (9+ years old)	79	22,96	22,53	8,2757	0,0000
Samice (Females)					
Enoletne (1 year old)	28	13,46	13,23	6,5954	0,0000
Dveletne (2 years old)	50	17,38	17,05	5,7692	0,0000
Triletni (3 years old)	18	18,62	18,34	4,8443	0,0001
4-11 letne (4-11 years old)	108	20,33	20,00	13,3261	0,0000
12+ letne (12+ years old)	89	21,71	21,29	8,2493	0,0000

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

4.3.1 Preizkus prisotnosti DA in normalnosti porazdelitve »D-L« razlik Test of DA presence and normality distribution of R-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 starostnih razredov nismo odkrili prisotnosti DA.

Preglednica 4: Preizkus prisotnosti DA (značilnosti razlik med dolžino desnega in levega gamsjega roglja)

Table 4: Test of the presence of directional asymmetry (significance of differences in length between the right and the left horn of a chamois)

Starostni razred (age class), znak (trait)	N	$\bar{a}_D$ (mm) ^(a)	$\bar{a}_L$ (mm) ^(a)	t-vrednost	p
Samci (Males)					
Enoletni (1 year old)	23	15,25	15,19	1,1294	0,27
Dveletni (2 years old)	79	20,40	20,32	1,2599	0,21
Triletni (3 years old)	73	21,24	21,31	1,9020	0,06
4-8 letni (4-8 years old)	171	22,41	22,39	0,4513	0,65
9+ letni (9+ years old)	79	22,75	22,81	0,9157	0,36
Samice (Females)					
Enoletne (1 year old)	28	13,36	13,33	0,6637	0,51
Dveletne (2 years old)	50	17,18	17,24	0,8543	0,40
Triletni (3 years old)	18	18,43	18,53	1,1754	0,26
4-11 letne (4-11 years old)	108	20,15	20,18	0,6618	0,51
12+ letne (12+ years old)	89	21,50	21,53	0,6007	0,55

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

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 4-8 letnih in 9+ letnih samcih ter pri dveletnih samicah in samicah razreda 12+ let. Poleg tega smo odkrili odstopanja od normalnosti tudi v asimetriji (skewness) in sploščenosti (kurtosis), ki lahko pomenijo prisotnost AS in DA. Asimetrijo (g_1) in sploščenost (g_2) smo ugotavljali s t testom ($t = g_1/s_{g1}$ oz. $t = g_2/s_{g2}$) (PALMER / STROBECK 1992, PALMER 1994). Pri tem smo s_{g1} in s_{g2} izračunali na osnovi sledečih formul (PALMER 1994):

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

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

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

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 dolžini rogljev 4-8 letnih in dveletnih samcev, 4-11 letnih in 12+ letnih samicah. Iz nadaljnje obdelave smo izključili tudi vse starostne razrede, kjer je $g_2 < 0$ (možna bimodalna porazdelitev), medtem ko smo znake v starostnih razredih, kjer so bile druge zahteve normalnosti izpolnjene, (ugotovljena pa je bila ozkoveršnost ($g_2 > 0$)) v nadaljnjih obdelavah upoštevali. Tako smo zaradi možne bimodalne porazdelitve iz nadaljnje obdelave izključili enoletne samce. V nadaljevanju raziskave smo za testiranje s parametričnimi testi v obdelavi upoštevali 2 in 3 letne samce ter 1 in 3 letne samice.

4.3.2 Odvisnost med asimetrijo in velikostjo znaka Relationship between asymmetry and trait size

Proučitev odvisnosti FA od velikosti znaka je pogoj za izbiro ustreznega indeksa. Odvisnost smo ugotavljali z izračunom Spearmanovega rang koeficienta med absolutno razliko ID-LI in velikostjo posameznega znaka. Ker lahko na soodvisnost med razliko in povprečno velikostjo vpliva manjša vrednost sama po sebi, smo v izračunu upoštevali večjo velikost znaka (dolžine rogljev). Značilno odvisnost ugotavljamo pri samicah, in sicer pozitivno, medtem ko pri samcih značilne odvisnosti nismo odkrili. V preglednici 5 so prikazani parametri odvisnosti med FA in velikostjo znaka v celotnem vzorcu, ki smo ga izbrali za nadaljnje analize z neparametričnimi testi.

Preglednica 5: Odvisnost (Spearman R) med velikostjo znaka in absolutno razliko ID-LI
Table 5: Relationship (Spearman R) between the trait size and the absolute difference IR-LI

Znak (trait)	N	R_s	P
Samci (Males)	425	-0,014	0,780
Samice (Females)	293	0,197	<0,001

Glede na to, da smo odkrili značilno odvisnost med FA in velikostjo znaka le pri samicah, je uporaba indeksov za prikaz relativne asimetrije dopustna le pri njih. Pri samcih 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 = aritmetična sredina ID-LI

FA_4 = varianca (D-L).

Pri samicah smo za prikaz asimetrije uporabili tudi dva indeksa za prikaz relativne asimetrije, in sicer:

FA_2 = aritmetična sredina $(ID-LI/((D+L)/2))$

FA_6 = varianca $(ID-LI/((D+L)/2))$.

4.3.3 Odvisnost med asimetrijjo in telesno maso Dependence between asymmetry and carcass mass

FA sekundarnih spolnih znakov naj bi odražala tudi kakovost osebkov. Kakovost posameznega gamsa je v tesni povezavi z njegovim reprodukcijskim uspehom. V primeru, da FA dejansko odraža kvaliteto, bi morala med njo in določenim morfološkim znakom, ki odraža kvaliteto, obstajati negativna odvisnost. Nekateri avtorji ugotavljajo, da uporaba velikosti proučevanega znaka ni primerna za ugotavljanje soodvisnosti z asimetrijjo in priporočajo uporabo znakov, ki s FA niso v neposredni odvisnosti. V našem primeru smo se odločili za ugotavljanje odvisnosti med FA in telesno maso. Izračunali smo Spearmanove koeficiente med maso telesa in FA dolžine rogljev. Odvisnosti pri absolutni FA v celotnem vzorcu nismo odkrili, značilna je bila le pri dvehletnih samcih, kjer z naraščajočo telesno maso stopnja asimetrije upada. Pri samicah smo ugotavljali odvisnost tudi med relativno FA in telesno maso in odkrili, da je tveganje nekoliko nad mejo značilnosti ($p=0,07$). Z naraščajočo telesno maso relativna asimetrija dolžine rogljev upada (preglednica 6). Znotraj starostnih razredov pri samicah značilnih odvisnosti nismo odkrili.

Preglednica 6: Parametri korelacije med telesno maso in FA dolžine rogljev gamsov (Spearman R)

Table 6: Parameters of correlation between carcass mass and fluctuating asymmetry of horn length of chamois (Spearman R)

Znak (trait)	Absolutna FA (FA_1)		
	N	Rs	P
Samci (Males)	338	-0,043	0,433
2 letni (two years old)	66	-0,288	0,019
Samice (Females)	220	-0,009	0,893
Samice (Females)	Relativna FA (FA_2)		
	220	-0,121	0,073

4.3.4 Razlike v FA med starostnimi razredi Variations in FA among age classes

Razlike v srednjih vrednostih znakov smo preizkusili z analizo kovariance, kjer je kovariata mesec uplenitve. Razlike so bile visoko značilne med starostnimi razredi tako pri samcih kot tudi pri samicah. Absolutne in relativne mere asimetrije smo prikazali pri samcih in pri samicah, s poudarjenim tiskom pa smo označili, katere so primernejše in smo le te uporabili pri ugotavljanju razlik in oblikovanju zaključkov (preglednica 7).

S Kruskal Wallisovim testom smo ugotovili značilne razlike v FA dolžine rogljev (FA_1) pri samcih ($H_{(4, N=425)} = 10,249, p=0,036$). Asimetrija dolžine rogljev se s starostjo povečuje. Asimetrija je podobna pri enoletnih in triletnih samcih, med katerimi razlik nismo odkrili, pri dveletnih in starejših je večja. Podobno ugotavljamo tudi z Levenovim testom, kjer pa smo upoštevali le dveletne in triletne samce (FA_4). Dveletni samci imajo večjo asimetrijo dolžine rogljev kot triletni (preglednica 7, slika 5). Ne glede na to, da navedena indeksa nista najbolj primerna za primere, kjer je bila ugotovljena odvisnost med velikostjo proučevanega znaka in asimetrijo, kar v našem primeru velja za samice, pa podobno ugotavljamo tudi za samice. Tudi pri samicah se asimetrija s starostjo povečuje ($H_{(4, N=293)} = 12,486, p=0,014$), podobno kot pri samcih pa med mladimi živalmi izstopajo dveletne koze z večjo asimetrijo (preglednica 7, slika 6).

Relativno asimetrijo smo z indeksoma FA_2 in FA_6 prikazali pri samicah. S Kruskal Wallisovim testom nismo ugotovili značilnih razlik v relativni asimetriji dolžine rogljev (FA_2) ($H_{(4, N=293)} = 1,097, p=0,895$). Glede na to, da absolutna asimetrija s starostjo narašča, se relativna asimetrija dolžine rogljev s starostjo ne spreminja. Nekoliko v relativni asimetriji izstopajo dveletne živali z večjo relativno asimetrijo, vendar razlike niso značilne. Tudi primerjava z Levenovim testom med enoletnimi in triletnimi samicami (FA_6) razlik ni odkrila (preglednica 7).

Ne glede na to, da je pri samcih bolj primerna uporaba indeksov FA_1 in FA_4 , pri samicah pa FA_2 in FA_6 smo izdelali tudi primerjavo asimetrije med spoloma v okviru istih starostnih razredov. Pri tem smo pri samcih kot srednji starostni razred upoštevali starost 4-8 let, pri samicah pa 4-11 let in razred starejših pri samcih 9+ in pri samicah 12+ let. Primerjava z indeksoma FA_1 in FA_2 pri nobenem od starostnih razredov razlik med spoloma ni odkrila. Podobno ugotavljamo tudi z indeksoma FA_4 in FA_6 , razlike med triletnimi samci in triletnimi samicami niso bile značilne (preglednica 7).

Preglednica 7: Razlike v FA dolžine rogljev gamsa med starostnimi razredi

Table 7: Differences in FA horn length of chamois between age classes

Znak (Characteristic)	Starost (Age)	n ^(c)	(D+L)/2 ^(a) (mm)	n ^(c)	FA ₁ (mm) ^(b)	FA ₄ ^(b)	FA ₂ (mm) ^(b)	FA ₆ ^(b)
Samci / Male	1	14	16,29 ± 1,92	23	0,24 ± 0,11		0,0162	
	2	75	20,34 ± 0,79	79	0,36 ± 0,14	0,0965	0,0183	0,0003
	3	70	21,17 ± 0,70	73	0,25 ± 0,09	0,0338	0,0117	0,0001
	4-8	146	22,51 ± 0,42	171	0,30 ± 0,08		0,0135	
	9+	72	22,97 ± 0,61	79	0,40 ± 0,16		0,0176	
			F _(4, 371) = 91,466 p<0,000		H _(4, N=425) =10,249, p=0,036	F _{1,150} = 12,0707 p<0,000	H _(4, N=425) =14,021, p=0,007	F _{1,150} = 16,4353 p<0,000
Samice / Female	1	21	13,74 ± 1,28	28	0,22 ± 0,13	0,0316	0,0169	0,0002
	2	46	17,22 ± 1,24	50	0,34 ± 0,23		0,0210	
	3	16	18,42 ± 1,40	18	0,28 ± 0,22	0,0592	0,0149	0,0002
	4-11	88	20,09 ± 0,76	108	0,33 ± 0,10		0,0165	
	12+	74	21,45 ± 0,82	89	0,38 ± 0,12		0,0176	
			F _(4, 239) = 94,433 p<0,000		H _(4, N=293) =12,486, p=0,014	F _{1,44} = 1,4875 p=0,229	H _(4, N=293) =1,097, p=0,895	F _{1,44} = 0,1042 p=0,748
Samci / Male	1	14	16,29 ± 1,92	23	0,24 ± 0,11		0,0162	
Samice / Female	1	21	13,74 ± 1,28	28	0,22 ± 0,13		0,0169	
			F _(1, 32) = 17,956 p<0,000		t=0,486, p=0,629		t=0,198 p=0,844	
Samci / Male	2	75	20,34 ± 0,79	79	0,36 ± 0,14		0,0183	
Samice / Female	2	46	17,22 ± 1,24	50	0,34 ± 0,23		0,0210	
			F _(1, 118) = 77,499 p<0,000		t=0,378, p=0,706		t=0,627 p=0,532	
Samci / Male	3	70	21,17 ± 0,70	73	0,25 ± 0,09	0,0338	0,0117	0,0001
Samice / Female	3	16	18,42 ± 1,40	18	0,28 ± 0,22	0,0592	0,0149	0,0002
			F _(1, 83) = 44,886 p<0,000		t=0,603, p=0,548	F _{1,89} = 1,7302 p=0,192	t=1,257 p=0,212	F _{1,89} = 2,5437 p=0,114
Samci / Male	4-8	146	22,51 ± 0,42	171	0,30 ± 0,08		0,0135	
Samice / Female	4-11	88	20,09 ± 0,76	108	0,33 ± 0,10		0,0165	
			F _(1, 231) = 140,808 p<0,000		t=0,896, p=0,371		t=1,972 p=0,050	
Samci / Male	9+	72	22,97 ± 0,61	79	0,40 ± 0,16		0,0176	
Samice / Female	12+	74	21,45 ± 0,82	89	0,38 ± 0,12		0,0176	
			F _(1, 143) = 33,520 p<0,000		t=0,440, p=0,661		t=0,005 p=0,996	

Opombe:

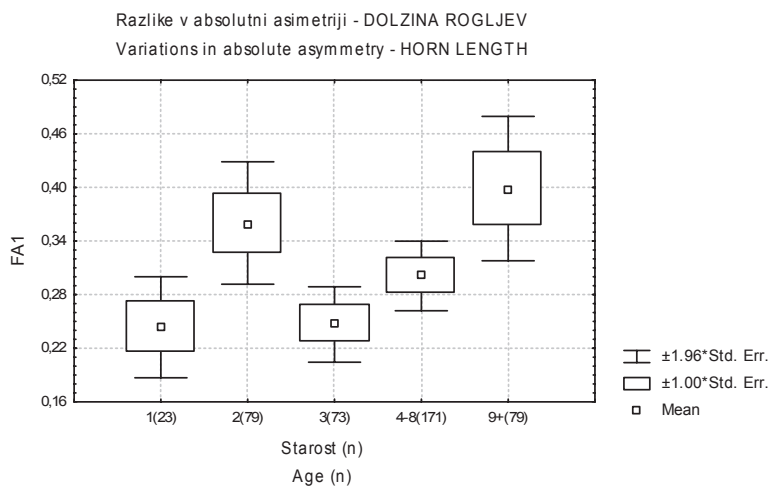
(a) povprečna velikost desnega in levega roglja

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

(c) n = različen, ker za vse podatke ni bil znan datum odstrela (analiza kovarianca pri izračunu razlik med aritmetičnimi sredinami)

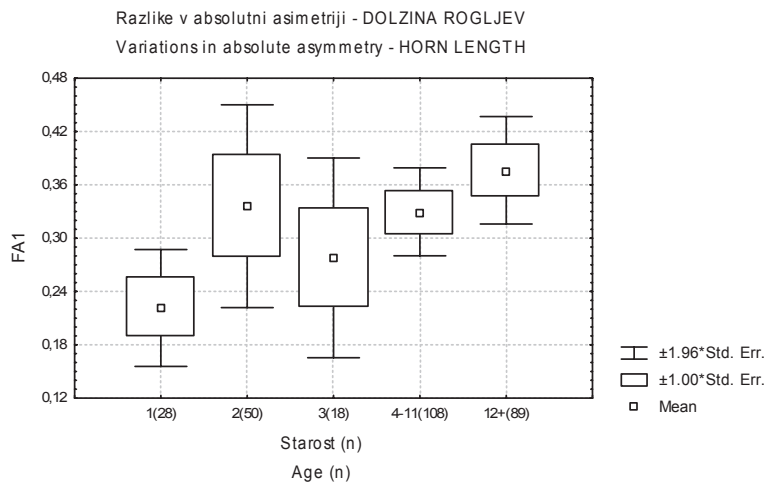
Poudarjeno so označeni indeksi, ki so bolj primerni.

samci (Males), samice (Females)



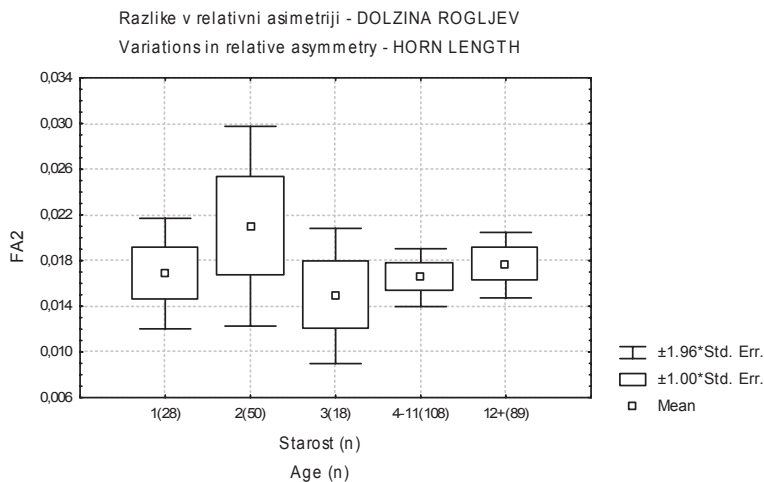
Slika 5: Razlike v absolutni asimetriji dolžine rogljev – samci

Figure 5: Variations in horn length absolute asymmetry - males



Slika 6: Razlike v absolutni asimetriji dolžine rogljev – samice

Figure 6: Variations in horn length absolute asymmetry – females



Slika 7: Razlike v relativni asimetriji dolžine rogljev – samice

Figure 7: Variations in horn length relative asymmetry – females

5 RAZPRAVA IN ZAKLJUČKI DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Ugotovljene starostno pogojene razlike v FA dolžine rogljev pri gamsih obeh spolov v določeni meri potrjujejo hipotezo, da asimetrija odraža variabilnost osebkov. V nasprotju z rezultati nekaterih raziskav pri jelenih, katerim vsako leto zraste novo rogovje in stopnja asimetrije s starostjo upada, pa pri gamsih stopnja asimetrije s starostjo narašča. Če naj bi bila stopnja asimetrije odvisna od energije, namenjene za razvoj bilateralnih lastnosti (ALEKSEEVA *et al.* 1992, NILSSON 1994 – citirata PELABON / BREUKELLEN 1998), potem naj bi naraščanje energije, ki se usmerja v spolne znake, s starostjo lahko povzročilo starostno specifično upadanje v stopnji asimetrije, kar navaja k potrditvi hipoteze, da so živali z večjim rogovjem bolj sposobne obvladovati okoljski stres med razvojem rogovja v primerjavi s samci, ki nosijo manjše rogovje. Pri gamsih te hipoteze ne moremo potrditi, saj imajo mlajše živali tako pri samcih kot pri samicah manjšo stopnjo asimetrije od starejših. Tudi pri gorski kozi (*Oreamnos americanus*) (COTE / BIANCHET 2001) je dolžina rogljev v pozitivni korelaciji z absolutno asimetrijo pri obeh spolih. Pri rogarjih bi naraščanje asimetrije s starostjo lahko navajalo k potrditvi hipoteze, da večji rogovi izražajo večjo stopnjo asimetrije zaradi večjih stroškov njihove proizvodnje (SOLBERG / SAETHER 1993), MOLLER / HÖGLUND 1991 – citirata COTE / BIANCHET (2001). Pri gamsu je verjetno selekcija na dolžino rogljev omejena, saj večina dolžine rogljev

zraste že v prvih treh letih, medtem ko se druge morfološke značilnosti živali s starostjo še spreminjajo. Verjetno imajo tako telesna masa kot tudi druge opazne morfološke značilnosti pri gamsu večji vpliv na reprodukcijski uspeh kot dolžina rogljev in z njo povezana asimetrija. Podobno kot v nekaterih raziskavah pri jelenih bi lahko pričakovali, da asimetrija upada s starostjo zaradi selektivne smrtnosti, saj naj bi bili nekateri mlajši osebki v slabši kondiciji, ki naj bi imeli rogove manj simetrične, že izločeni. Pri gamsu teh značilnosti nismo odkrili, podobno tudi ni bila ugotovljena pri gorski kozi (*Oreamnos americanus*) (COTE / BIANCHET 2001).

Mnenja o tem, ali 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 -fitnes relacije šibke in zelo heterogene. LENS *et al.* (2002) ugotavlja, da narašča število študij, katerih avtorji ugotavljajo, da FA ne odraža stresa ali zdravja organizmov. Podobno ugotavlja tudi SIMMONS *et al.* (1999). 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 dosedanja teorijo o evlucijski pomembnosti simetrije signalnih znakov v pogledu večje reprodukcijske uspešnosti. SWADDLE (1996) npr. ugotavlja pri zebrah da so simetrično obarvani samci proizvedli več potomcev, ki so preživeli obdobje starševske nege, kot samci z asimetrično obarvanostjo. PELABON / BREUKELLEN (1998) ugotavljata 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 maso 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 *et al.* (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 ugotavljata negativno relacijo med FA in telesno maso osebkov, kar pomeni, da imajo relativno večji samci bolj simetrično rogovje v primerjavi z manjšimi. Tudi regresijska analiza med FA in velikostjo rogovja v različnih starostnih skupinah je odkrila značilno upadanje regresijskih koeficientov v odvisnosti od starosti samcev. KRUKOVA *et al.* (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. Tudi HAFNER (2003) pri navadnem jelenu (*Cervus elaphus*) v Sloveniji ni odkril odvisnosti med FA in velikostjo znaka kot tudi ne med FA in telesno maso. Le pri eni od 4 proučevanih lastnosti (obseg rož) ugotavlja, da je večje rogovje bolj simetrično. Pri rogarjih so nekatere ugotovitve podobne, druge se razlikujejo od ugotovitev pri jelenih. MOLLER *et al.* (1996) ugotavlja pri Oryx g. gazella, da tako dolžina rogljev kot obseg izkazujeta FA, tako samci kot samice z asimetričnimi roglji so bili v slabši kondiciji kot osebki z bolj simetričnimi roglji. Samice z bolj simetričnimi roglji so imele mladiče pogostejše kot manj simetrične. COTE / BIANCHET (2001) za gorsko kozo (*Oreamnos americanus*) ugotavljata, da dolžina rogljev odraža FA in je v pozitivni povezavi z absolutno FA pri obeh spolih. Relativna asimetrija se ni spreminjala ne s starostjo in ne v odvisnosti od spola. FA ni bila odvisna od telesne kondicije, razen pri odraslih samicah. Samice z bolj simetričnimi roglji so bile v boljši kondiciji v primerjavi z manj simetričnimi. Le pri teh samicah je bila tudi FA v negativni povezavi s telesno maso. Ocenjujeta, da je FA v dolžini rogljev fenotipični kazalnik kvalitete osebkov pri samicah, ne pa pri samcih.

Na dolžino gamsjih rogljev imata znaten vpliv starost in telesna masa. Glede na to, da roglji rastejo do zimske prekinitve rasti, je njihova dolžina odvisna tudi od meseca uplenitve. Podobne odvisnosti moči gamsjih rogljev od telesne mase, starosti in meseca uplenitve ugotavljata tudi BIDOVEC / KOTAR (1998). Dolžina rogljev narašča s starostjo in telesno maso pri obeh spolih. Pri samcih ugotavljamo tudi odvisnost od meseca uplenitve, in sicer dolžina s koledarskim mesecem narašča. Odvisnosti FA dolžine rogljev od velikosti rogljev v proučevani populaciji pri samcih nismo ugotovili, medtem ko je pri samicah ta odvisnost značilna. Z dolžino rogljev narašča tudi absolutna FA. Razlike v FA dolžine rogljev so med starostnimi razredi značilne pri obeh spolih, in sicer absolutna FA s starostjo narašča. Relativna FA, ki smo jo ugotavljali le pri samicah, ne izkazuje razlik med posameznimi starostnimi razredi. Absolutna FA je v okviru posameznih starostnih razredov med samci in samicami podobna. Odvisnosti absolutne asimetrije od telesne mase v celotnem vzorcu tako pri samcih kot pri samicah nismo odkrili, značilna je bila le pri dvehletnih samcih, kar ne potrjuje hipoteze o FA kot kazalniku kvalitete osebkov. Relativna asimetrija je bila v našem primeru primeren kazalnik variabilnosti le pri samicah. Ugotavljamo odvisnost med telesno maso in relativno FA pri samicah nekoliko nad mejo 5% tveganja, in sicer se relativna FA z naraščajočo telesno maso znižuje.

Opazno naraščanje dolžine rogljev s starostjo podpira hipotezo, da je njihova velikost lahko uporabljena kot kazalnik kvalitete proti vrstnikom v medsebojnih kontaktih v sezoni parjenja, kot tudi kriterij za uveljavljanje ustreznega socialnega ranga pri samicah. Osebki, ki so sposobni razviti daljše roglje, izkazujejo praviloma tudi boljšo razvitost telesa. Glede na to, da je večina dolžine rogljev dosežena že s tremi leti starosti, so verjeten krite-

rij za določanje socialnega ranga tudi druge morfološke značilnosti, saj se spreminjajo tudi po tretjem letu starosti. Starejši osebki z daljšimi rogji izkazujejo večjo stopnjo absolutne asimetrije od mlajših, kar velja za oba spola. V relativni asimetriji se posamezni starostni razredi samic bistveno ne razlikujejo. Ne glede na to, da stopnja relativne asimetrije pri samicah nakazuje negativno povezavo s telesno maso, v absolutni asimetriji pa je bila odvisnost značilna le pri dveletnih samcih, za proučevano populacijo ugotavljamo, da je asimetrija lahko kazalnik starosti, kar velja tako za samce kot za samice, ne moremo pa je uporabiti kot kazalnik kakovosti posameznih osebkov.

6 SUMMARY

Chamois horn length depends on the age and carcass mass of an animal. Considering that horns grow until the winter growth interruption, their length also depends on the month the animal is shot. Horn length increases with age and body weight in both sexes. In males we have also observed a correlation between horn length and the month of kill, as the length of horns increases by the month. In the males of the studied population, there was no evidence of a correlation between the FA in horn length and horn size. In female chamois, on the other hand, dependence between FA in horn length and horn size is typical. Absolute FA increases as the length of horns grows. With regard to the horn length FA, differences between age classes are evident in both sexes, and absolute FA increases with age. However, there is no difference between age classes in relative FA, which was only studied in female chamois. Absolute FA shows similar values for single age classes in both male and female animals. No signs of dependence were observed between absolute asymmetry and carcass mass in neither males nor females of the sampled population. This type of dependence was only characteristic in two-year-old males, and as such does not support the hypothesis of FA as a parameter of individual quality. In the studied case, relative asymmetry was an indicator of variability in females only.

Significant age-dependent increase in horn length confirms the hypothesis that horn size can be used as an indicator of the quality of an individual in comparison with its peers in their contacts during mating season, and as a criterion of whether a female will be able to attain appropriate social rank. As a rule, individuals which are able to develop longer horns also have better developed bodies. Taking into consideration that in most animals horns reach their full length at the age of 3 years, other morphological traits can be used as parameters to determine the social rank of an animal, as they also change after that age. Age dependent variations in the horn length FA in both sexes partly confirm the hypothesis that

asymmetry is an indicator of the variability of an individual. In both sexes, older animals with longer horns show a higher rate of absolute asymmetry than younger animals. As for relative asymmetry, no marked differences were noted in females of different age classes. Regardless of the fact that the level of relative asymmetry in females shows a negative correlation with carcass mass and that this correlation only exists in two-year-old males, we can conclude that in the studied population asymmetry can be used as an indicator of age in both males and females but cannot be used as an indicator of the quality of an individual.

7 VIRI REFERENCES

- BASSANO, B., PERRONE, A., VON HARDENBERG, A., 2003. Body weight and horn development in Alpine chamois, *Rupicapra rupicapra* (Bovidae, Caprinae). Mammalia, 67, 1, 65-73.
- BIDOVEC, A., KOTAR, M. 1998. Morfološki kazalci rasti in razvoja gamsov v dveh različnih biotopih v Sloveniji. Zbornik gozdarstva in lesarstva 55. Ljubljana, s 29-62.
- BJORKKLUND, 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.
- COTE, S. D., / BIANCHET, M. F., 2001. Life-history correlates of horn asymmetry in mountain goats. Journal of Mammalogy. 82, 2, 389-400.
- 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. Ali asimetrija rogovja navadnega jelena (*Cervus elaphus* L.) odraža kvaliteto in starost samcev. Gozdarski vestnik, 61 (2003), 10, 422-435.
- 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.
- HUME, D., 2001. Environmental monitoring and fluctuating asymmetry. Study design. DOC science Internal Series 4. Department of Conservation, Wellington. 20 p.
- KNAUS, W., SCHROEDER, W. 1978. Gams. Prirodoslovje-Obnašanje-Ekologija-Gojitev in lov-Bolezni – (prevod Blaž Krže). Ljubljana, Lovska zveza Slovenije, 261 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 gospodar-

- jenja z obnovljivimi gozdnimi viri. Neobjavljeno.
- KRUUK L. E. B., SLATE, J., PEMBERTON, J. M., BROTHERSTONE, S., GUINESS, 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 p. 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. *Ekosience* 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., CUERVO, J. J., SOLLER, J. J., ZAMORA-MUNOZ, C., 1996. Horn asymmetry and fitness in gemsbok, *Oryx g. gazella*. *Behavioral Ecology*, 7 (3) p.247-253.
- 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.
- MOLLER, A. P. 1999. Asymmetry as a predictor of growth, fecundity and survival. *Ecology Letters*, Volume 2, Issue 3, Page 149.
- 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, In: 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* 10:39-49
- 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.
- PRESTON, B. T., STEVENSON, I. R., PEMBERTON, J. M., COLTMAN, D. W., WILSON, K. 2003. Overt and covert competition in a promiscuous mammal: the importance of weaponry and testes size to male reproductive success. *Proc. R. Soc. Lond. B*, DOI10.1098/rspb.2002.2268
- 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. *Magnolija*, Ljubljana, 191 s.

ZAHVALA

ACKNOWLEDGEMENT

Za pomoč pri zbiranju podatkov se zahvaljujemo direktorju lovišča Kozorog Darku Veterniku, Francu Tišlarju in Francu Primožiču, ki so prispevali večino potrebnih podatkov. Za nasvete pri statistični obdelavi podatkov se zahvaljujemo prof. dr. Marijanu Kotarju.

