

GDK: 149--013:181.45+120(045)

Prispelo / Received: 15. 1. 2004

Sprejeto / Accepted: 10. 5. 2004

Izvirni znanstveni članek

Original scientific paper

NIHAJOČA ASIMETRIJA ROGOVJA SRNJAKOV (*Capreolus capreolus* L.) KOT KAZALEC ONESNAŽENOSTI OKOLJA IN PRIPOMOČEK ZA UPRAVLJANJE S POPULACIJAMI

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

Izvleček:

Na 282 rogovjih srnjakov, uplenjenih v obdobju 1961 – 2002 v Šaleški dolini, smo določili nihajočo asimetrijo (FA; neusmerjene razlike med levo in desno stranjo) devetih bilateralnih morfoloških znakov. Ugotovili smo: (a) za analize FA je primernih pet znakov (dolžina veje, dolžina prednjega in zadnjega parožka, skupna dolžina veje, premer nastavka), ki ustrezajo potrebnim statističnim pogojem; (b) za vse znake obstaja pozitivna soodvisnost med velikostjo in asimetrijjo, zaradi česar FA rogovja ni primeren kazalec kakovosti posameznih osebkov; (c) lanščaki (zaradi nedokončanega telesnega razvoja asimetrija njihovega rogovja ni ustrezen kazalec onesnaženosti) imajo značilno večjo FA kot odrasli srnjaki; (d) FA je po letu 1980 upadala in je bila po izgradnji razžveplalne naprave na TEŠ manjša kot pred njo; (e) na ravni generacij obstaja značilna pozitivna soodvisnost med povprečnimi vsebnostmi Pb v rogovju in povprečno FA, kar kaže, da je onesnaženost okolja eden najpomembnejših dejavnikov stresa, ki vpliva na razvojno stabilnost procesa tvorbe rogovja.

Gljučne besede: nihajoča asimetrija, rogovje, srnjad, retrospektivni biomonitoring, onesnaženost okolja, svinec, Šaleška dolina, Termoelektrarna Šoštanj

FLUCTUATING ASYMMETRY OF ROE DEER (*Capreolus capreolus* L.) ANTLERS AS A BIOINDICATOR OF ENVIRONMENTAL POLLUTION AND TOOL FOR POPULATION MANAGEMENT

Abstract:

Fluctuating asymmetry (FA), which represents non-directional differences between the left and the right side, was measured for nine bilateral traits in the antlers of 282 roe deer, shot in the period 1961 – 2002 in the Šalek Valley. Our findings were as follows: (a) Five traits (antler length, length of both front and back tine, total beam length, and pedicle diameter) are suitable for FA analyses, since they fulfil the necessary statistical criteria. (b) A significant positive correlation between size and asymmetry exists for all traits; therefore, roe deer antler asymmetry does not reflect the quality of an individual. (c) Yearlings, whose antler asymmetry is not a suitable bioindicator of environmental pollution due to an incomplete ontogenetic development, have significantly higher FA in comparison with adults. (d) In the Šalek Valley, roe deer antler FA has been decreasing since 1980; after the construction of the desulphurization device in the Šoštanj Thermal Power Plant it is significantly lower in comparison with the period before construction. (e) On the generation level, there is a significant positive correlation between mean Pb levels in antlers and their mean FA, which identifies environmental pollution as one of the main stressors causing deviation from bilateral symmetry of deer antlers.

Key words: fluctuating asymmetry, antlers, roe deer, historical biomonitoring, environmental pollution, lead, Šalek Valley, Šoštanj Thermal Power Plant

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

** prof. dr., BF, 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.....	7
	INTRODUCTION	
2	MATERIAL IN METODE DELA.....	9
	MATERIAL AND METHODS	
3	REZULTATI IN RAZPRAVA.....	14
	RESULTS AND DISCUSSION	
4	ZAKLJUČKI.....	34
	CONCLUSIONS	
5	SUMMARY.....	35
6	VIRI.....	38
	REFERENCES	
	ZAHVALA.....	40
	ACKNOWLEDGEMENT	

1 UVOD

INTRODUCTION

Onesnaženost okolja lahko ugotavljamo s pomočjo bioindikatorjev – organizmov, ki s svojimi življenjskimi funkcijami, razširjenostjo, kemično sestavo, fiziološkimi odzivi in morfološko-anatomskimi značilnostmi odražajo razmere v okolju (ARNDT / NOBEL / SCHWEIZER 1987, BATIČ 1994, 1997). Bioindikator je organizem (oz. del organizma ali skupnost organizmov), ki daje informacije o kakovosti (dela) življenjskega okolja; njegova nadgradnja je biomonitor, s pomočjo katerega lahko količinsko opredelimo kakovost (dela) življenjskega okolja oz. ga uporabimo za kontinuirano spremljanje stanja okolja (WITTIG 1993). Glede na način dajanja informacij se bioindikatorji delijo v dve skupini – zbiralne (akumulacijske) in odzivne (reakcijske); pri prvih določamo onesnaženost okolja na osnovi vsebnosti strupenih snovi v njihovih ciljnih organih, pri drugih pa na podlagi določene-ga odziva (reakcije), ki ga povzroči izpostavljenost onesnažilom (BATIČ 1994). Prednost akumulacijskih bioindikatorjev je v relativni enostavnosti meritev, večji natančnosti in specifičnosti podatkov ter lažji interpretaciji rezultatov; nasprotno uporaba reakcijskih bioindikatorjev kaže na odziv organizmov in opozarja na pojav stresnih razmer že pri izpostavljenosti relativno majhnim dozam stresorja, kar je izjemnega pomena za pravočasno izvedbo ukrepov za zmanjšanje ogroženosti populacij, vrst in njihovih združb (CLARKE 1994).

Eden izmed najbolj uporabnih reakcijskih bioindikatorjev je velikost nihajoče asimetrije (ang. *fluctuating asymmetry*; FA); le-ta predstavlja neusmerjene razlike med levo in desno polovico bilateralnih znakov, ki se zaradi različnih dejavnikov stresa (med najpomembnejše spada onesnaženost okolja, še zlasti s težkimi kovinami) ne morejo razviti v sicer genetsko določeni popolni simetriji (podrobnejšo opredelitev FA in njene odvisnosti od različnih dejavnikov stresa smo podali v spremljajočem prispevku; POKORNY 2004). Za meritve nihajoče asimetrije so še posebej primerni sekundarni spolni znaki, kakršno je rogovje srnjadi. Le-to se je zaradi ekoloških in sociobioloških značilnosti vrste, velike sposobnosti kopičenja onesnažil, vsakoletne in časovno točno določene rasti (samo-standardizacija metode) ter enostavne dosegljivosti vzorcev že večkrat pokazalo kot odličen pripomoček za akumulacijsko bioindikacijo onesnaženosti okolja z onesnažili, ki se odlagajo v kosteh – npr. s svincem (zbrano v POKORNY / RIBARIČ-LASNIK 2003, POKORNY / RIBARIČ-LASNIK / GLINŠEK 2004).

V kopenskih ekosistemih je srnjad (*Capreolus capreolus* L.) zaradi svojih ekoloških in sociobioloških značilnosti ena najprimernejših vrst za bioindikacijo onesnaženosti okolja. Njene lastnosti so: velika sposobnost kopičenja strupenih snovi – posledica

prehrane z rastlinskimi vrstami, ki so znane kot zelo dobri bioakumulatorji; pozitivna povezava med vnosom strupenih snovi v ekosisteme in akumulacijo v tkivih srnjadi; standardizirane vzorčevalne in analitske metode lahko enostavno razvijemo; vrsta ni ogrožena in ima ekološki optimum skoraj povsod v Evropi; teritorialen način življenja z arealom aktivnosti, ki je praviloma bistveno manjši od 100 ha; ekološke in fiziološke značilnosti vrste so dobro poznane; relativno dolga življenjska doba in etično sprejemljivo vzorčenje v sklopu rednega odstrela živali (zbrano v POKORNY *et al.* 2001).

Čeprav so raziskovalci že v sedemdesetih letih prejšnjega stoletja ugotovili vpliv izpostavljenosti težkim kovinam na upad moči (trofejne vrednosti) rogovja srnjakov (JOP 1979, SAWICKA-KAPUSTA 1979), ni bil ta organ do sedaj še nikoli uporabljen kot reakcijski bioindikator. Z vidika določitve vpliva izpostavljenosti onesnažilom na odziv osebkov (*dose-response*) je zato smiselno poiskati povezavo med onesnaženostjo okolja (npr. emisijami), poznanimi vsebnostmi onesnažil v rogovju in njegovo morfologijo (izraženo z velikostjo FA). Morebitna soodvisnost bi omogočila določitev in spremljanje vpliva onesnaženosti okolja na populacije srnjadi oz. pravočasno zaznavanje stresnih razmer (rogovje kot *early-warning system*; glej CLARKE 1994).

Uporaba rogovja kot akumulacijskega in reakcijskega bioindikatorja je zaradi njegove trofejne vrednosti (obstoj dobro datiranih zgodovinskih zbirk) pomembna tudi za retrospektivno določitev onesnaženosti okolja in odziva organizmov na spremembe v onesnaženosti. Možnost opravljanja retrospektivnih analiz je ena največjih prednosti bioindikacije (PETERLE / SAWICKA-KAPUSTA 1991); zaradi pomanjkanja podatkov iz preteklosti je namreč zgolj s sedanjimi (novimi) meritvami emisij, imisij in vsebnosti onesnažil v različnih (a)biotskih medijih nemogoče zanesljivo ugotoviti pretekle trende. Njihovo poznavanje je nujno za spremljanje in vrednotenje uspešnosti različnih sanacijskih ukrepov, kot je npr. izgradnja čistilnih naprav na velikih virih emisij. Med njimi je v slovenskem prostoru zelo pomembna Termoelektrarna Šoštanj (TEŠ), iz katere so na prelomu tisočletja (po izgradnji naprav za razžveplanje dimnih plinov) emisije drastično upadle (ROTNIK / RIBARIČ-LASNIK 2002), vendar pozitiven vpliv na zmanjšanje obremenjenosti življenjske združbe do sedaj še ni bil v celoti potrjen.

Zaradi tega smo z meritvami asimetrije rogovja srnjakov, uplenjenih v zadnjih štiridesetih letih v Šaleški dolini, želeli preizkusiti, razviti in uvesti novo metodo reakcijske bioindikacije, ki bi hitro, učinkovito in poceni nudila informacije o stanju in trendih onesnaženosti okolja ter istočasno o vitalnosti populacije srnjadi (POKORNY 2003); kot taka naj bi metoda poleg pravočasnega odkrivanja stresnih razmer omogočila tudi boljše (strokovno močnejše podprto) upravljanje s to živalsko vrsto (FA rogovja kot nov, enostavno merljiv in vsebinsko

utemeljen pokazatelj v kontrolni metodi). Ker predstavlja določitev asimetrije rogovja srnjakov pionirsko raziskavo v slovenskem in eno prvih v evropskem prostoru, smo velik poudarek namenili tudi predhodni statistični analizi, potrebni za korektno interpretacijo rezultatov (glej PALMER / STROEBECK 1992, PALMER 1994, MERILÄ / BJÖRKLUND 1995).

Konkretni raziskovalni cilji so bili: (a) izbor ustreznih znakov (upoštevaje velikost napake meritev in prisotnost/odsotnost motečih oblik asimetrije) ter najprimernejših metod obdelave podatkov (odvisnost FA od velikosti znaka, izbor ustreznega indeksa FA); (b) določiti vpliv starosti živali na velikost FA rogovja; (c) ugotoviti možnost uporabe FA rogovja kot kazalca kakovosti osebkov; (d) narediti retrospektivno študijo spreminjanja asimetrije rogovja srnjakov iz Šaleške doline, ki naj bi pokazala na vpliv antropogenih emisij na FA rogovja (primerjava velikosti FA v petletnih obdobjih, primerjava pred in po izgradnji naprav za razžveplanje dimnih plinov na TEŠ); (e) ugotoviti povezavo med velikostjo FA in vsebnostjo svinca (Pb) v rogovju srnjakov.

Preizkusili smo naslednje raziskovalne hipoteze: (I) Zaradi manjše vitalnosti osebkov z večjo FA in selektivnega lova (poudarjeno izločanje mladih, telesno ter trofejno slabše razvitih srnjakov) se FA s starostjo živali zmanjšuje. (II) Simetrija rogovja je dober kazalec kakovosti posameznih osebkov, zato obstaja med velikostjo FA in nekaterimi že znanimi pokazatelji kakovosti (velikost in masa rogovja) negativna soodvisnost. (III) Onesnaženost okolja predstavlja pomemben dejavnik stresa in deluje moteče na proces tvorbe rogovja srnjakov (moteno encimatsko delovanje ter presnova, substitucija Ca^{2+} s Pb^{2+} med formacijo rogovja), kar se odraža v povečani asimetriji rogovja; zaradi manjših emisij je FA po izgradnji naprave za razžveplanje dimnih plinov na 4. bloku TEŠ upadla. (IV) Povprečna velikost FA rogovja srnjakov, uplenjenih v različnih časovnih obdobjih (generacije kot časovna analogija populacij), je v pozitivni soodvisnosti s povprečno vsebnostjo Pb v rogovju v istih obdobjih.

2 MATERIAL IN METODE DELA **MATERIAL AND METHODS**

2.1 RAZISKOVALNO OBMOČJE **RESEARCH AREA**

Meritve asimetrije smo opravili na rogovju 282 srnjakov (233 odraslih in 49 enoletnih – lanščakov), uplenjenih ali povoženih v obdobju 1961 – 2002 v lovskih družinah Velenje, Škale in Oljka – Šmartno ob Paki. Ker v predhodni statistični

obdelavi podatkov nismo ugotovili značilnih razlik v asimetriji rogovja niti med lovskimi družinami niti med posameznimi revirji (POKORNY 2003), smo vse rogovje obravnavali kot prostorsko enoten vzorec iz Šaleške doline. Geografske, klimatske, geološke, pedološke, vegetacijske in ekološke značilnosti Šaleške doline so bile že večkrat zelo podrobno predstavljene (npr. ŠALEJ 1999, POKORNY 2003), zato podajamo le nekatere podatke, ki so bistveni za razumevanje pričujočega prispevka.

Najpomembnejši točkovni vir emisij v raziskovalnem območju je TEŠ, v kateri so v obdobju 1980 – 2001 za povprečno letno proizvodnjo 3.550.000 MWh električne energije sežgali skupaj prek 90 milijonov ton lignita; ob tem so bile v zrak izpuščene enormne količine plinastih onesnažil, poleg njih pa tudi približno 80.000 t prahu (ROTNIK / RIBARIČ-LASNIK 2002). Upošteva je razlike med poznanimi vsebnostmi težkih kovin v lignitu in pepelu smo ocenili, da je bilo v tem obdobju v zrak povprečno letno izpuščeno približno 22 t Pb, 61 t Cr, 43 t Ni, 15 t Cu, 298 t Zn, 0,2 t Cd, 0,3 t Hg in 4,5 t As (POKORNY 2003). Vendar je za obdobje po letu 1983 značilen kontinuiran upad emisij; le-ta je bil še zlasti izrazit po izgradnji naprav za razžveplanje dimnih plinov na četrtem (1995) in petem (2000) bloku TEŠ. Tako so letne količine v zrak izpuščenega SO₂ s približno 120.000 t v začetku osemdesetih let upadle na okrog 80.000 t v prvi polovici devetdesetih, nato pa na 50.000 t po letu 1995 in 18.000 t v letu 2001. Podobno so emisije prahu iz več kot 8.000 t v letu 1993 upadle na okrog 2.000 t po letu 1995 in 460 t po letu 2000 (ROTNIK / RIBARIČ-LASNIK 2002). Zmanjšanje emisij iz TEŠ je imelo za posledico sočasen in skladen upad vsebnosti Pb v rogovju srnjakov (POKORNY / RIBARIČ-LASNIK / GLINŠEK 2004), zato pričakujemo, da se manjša obremenjenost srnjakov odraža tudi na morfologiji rogovja, in sicer kot zmanjševanje njegove asimetrije od začetka proti koncu raziskovalnega obdobja.

2.2 IZBOR ROGOVJA ZA MERITVE ASIMETRIJE

SELECTION OF ANTLERS FOR FA MEASUREMENTS

Obliko rogovja srnjakov določa živčni center za tvorbo rogovja, ki se nahaja na obeh čelnih nastavkih in na čelni kosti; njegovo delovanje je podrejeno centru za rast okostja, zato se poškodbe na skeletu vedno odražajo na nepravilni rasti rogovja (SIMONIČ 1976). Deformirano (povsem asimetrično) rogovje je zato predvsem posledica fizičnih poškodb osebkov, ne pa okoljskega stresa. Da bi izločili vpliv telesnih poškodb na velikost nihajoče asimetrije, smo meritve omejili izključno na normalno razvito rogovje, medtem ko zaradi mehanskih poškodb (zlom veje, čelnih nastavkov ali dru-

gih delov okostja) nastalega deformiranega rogovja nismo vključili v meritve FA.

Srnjak odvrže obe veji rogovja praviloma na isti dan, zaradi česar mu rasteta in dorasteta časovno usklajeno (TOPINSKI 1975). APARICIO (2001) navaja, da ima stopnja doseženega razvoja določenega znaka velik vpliv na velikost nihajoče asimetrije; zaradi mehanizmov kompenzirajoče rasti, ki zagotavljajo večjo razvojno stabilnost, se FA proti koncu rasti praviloma zmanjša; zaradi tega so meritve dorašlih znakov bolj zanesljiv kazalec razvojne stabilnosti kot meritve nedorašlih znakov (*ibid.*). Meritve smo zato omejili samo na povsem doraslo (očiščeno) rogovje, medtem ko tistega, ki je bilo na dan smrti osebkas še v fazi rasti (v mahu), v raziskavo nismo vključili. S tem smo zmanjšali tudi napako meritev (rogovje v mahu je bistveno težje natančno meriti) in zagotovili primerljivost metode z edino do sedaj opravljeno raziskavo FA rogovja srnjakov (PELABON / VAN BREUKELEN 1998). Iz raziskave smo izpustili tudi rogovje zelo slabih enoletnih srnjakov (gumbarjev) in rogovje z zlomljenim vrhom vsaj ene izmed vej.

2.3 MERITVE ASIMETRIJE IN OCENA STAROSTI SRNJAKOV

ASYMMETRY MEASUREMENTS AND ESTIMATE OF BUCK'S AGE

Čeprav sodobna tehnologija omogoča zelo precizne tridimenzionalne meritve znakov (npr. FADDA / FAGIANI / CORTI 1997), so za intenzivno uporabo v bioindikativne namene uporabne predvsem enostavne, hitre in poceni enodimenzionalne meritve; samo te so bile do sedaj uporabljene za določitev nihajoče asimetrije rogovja prežvekovalcev, zato smo naše delo omejili zgolj nanje.

Na vsaki veji rogovja smo merili osem merskih znakov (slika 1): dolžino veje nad rožo (DV), dolžino prednjega parožka (DPP), dolžino zadnjega parožka (DZP), obseg veje 1 cm nad rožo (OV_1), obseg veje med prednjim in zadnjim parožkom (OV_2), frontalen premer veje tik nad rožo (PV), frontalen premer čelnega nastavka tik nad čelnico (PN) in višino rože na zunanji strani roga (VR). Oba obsega, dolžino veje (le-to smo zaradi večje natančnosti in ponovljivosti merili po zunanji strani od zgornjega roba rože do vrha roga, zato meritve niso primerljive z običajnimi meritvami v lovstvu (glej VARIČAK 1998)) in dolžino parožkov smo merili z merilno vrstico na 0,1 cm natančno, premer veje in čelnega nastavka ter višino rože pa s kljunatim merilom na 0,1 mm natančno. Za oceno napake meritev smo naključno izbrali 10 rogovij, katerim smo vse parametre izmerili trikrat, in sicer smo vsako ponovitev opravili po preteku enega dneva.



Slika 1: Prikaz merjenih znakov (od zgoraj navzdol: desna veja – DZP, DPP, PV in PN; leva veja – DV, OV₂, OV₁ in VR)

Figure 1: Measured antler traits (from the top: right beam – DZP, DPP, PV and PN; left beam – DV, OV₂, OV₁, and VR, respectively)

Starost srnjakov, katerim je pripadalo določeno rogovje, smo v primeru dostopnosti spodnje čeljusti ocenili z uporabo metode razvojne stopnje in obrabe zobovja (SIMONIČ 1976). V primeru, da spodnje čeljusti nismo imeli na razpolago (starejši vzorci), smo starost ocenili na podlagi okostenelosti lobanjskih šivov in nosnega pretina, ki zagotavlja 85 % zanesljivost razlikovanja med različno starimi živalmi (KRŽE 2000). Z nobeno izmed uporabljenih (v našem primeru edinih možnih) metod ni mogoče starosti povsem natančno določiti, zato smo opredelili samo tri starostne kategorije: enoletne (12 do 20 mesecev, t. j. lanščaki), mlade (2 – 4 leta) in stare (nad 5 let) živali.

2.4 STATISTIČNE METODE

STATISTICAL PROCEDURES

Celoten vzorec, uporabljen za iskanje povezav med velikostjo znakov, dejavniki okoljskega stresa in stopnjo FA, je zajemal 282 rogovij srnjakov. Med njimi smo v predhoden statističen izbor ustreznih znakov in primerjavo med starostnimi kategorijami vključili 130 rogovij, katerih asimetrijo smo merili že v preliminarni raziskavi (POKORNY 2001), medtem ko smo ve-

likost napake merjenja določili s trikratno ponovitvijo meritev 10 naključno izbranih rogovij. Relativno velikost napake merjenja v primerjavi z variabilnostjo med obema stranema (dejansko napako meritev asimetrije dveh bilateralnih strani) smo določili za vsak znak posebej z dvofaktorsko analizo variance (stran x osebek). V tem primeru predstavlja varianco napake 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 FA smo podali s kvocientom σ_m^2 / σ_i^2 . Ker je uporaba določenega znaka za oceno FA dopustna samo v primeru, če je varianca interakcije ($MS_{\text{interakcija}} = MS_{sj}$) značilno večja (F-test z ustreznimi stopinjami prostosti) od variance napake merjenja (MS_m) (PALMER 1994, SWADDLE / WITTER / CUTHILL 1994, MERILÄ / BJÖRKLUND 1995), smo v nadaljnje statistične analize vključili le tiste merske znake rogovja, pri katerih je bil dosežen zgornji pogoj. Pri tem smo poleg posameznih znakov kot novo variablo uporabili tudi skupno dolžino rogovja (SDV), ki predstavlja vsoto dolžine veje in obeh parožkov (glej MARKUSSON / FOLSTAD 1997).

Obstoj asimetrije smo za vsak znak posebej preizkušali s t-testom za odvisne vzorce po metodi parov, pri čemer smo kot prvo vrednost za vsak par vedno vzeli večjo in kot drugo manjšo vrednost (glej POMORY 1997); t-test za odvisne vzorce (par sta predstavljali meritvi določenega morfološkega znaka na levi oziroma desni veji istega rogovja) smo uporabili tudi za preizkus prisotnosti DA. Normalnost porazdelitve razlik med levo in desno stranjo ("L-D razlike") smo preizkusili s *Shapiro-Wilk's W-testom*; vzroke (asimetrija, bimodalnost, ozkoverhlost) odklona od normalne porazdelitve (prisotnost AS) smo ugotavljali z ustreznim t-testom asimetrije (*skewness*; $t = g_1/s_{g_1}$) in sploščenosti (*kurtosis*; $t = g_2/s_{g_2}$) (glej PALMER 1994, KOTAR 1997). Vse teste smo zaradi različne morfologije rogovja izvedli ločeno za enoletne in odrasle živali. Znaki, katerih "L-D razlike" se porazdeljujejo bimodalno ali širokovrhu (prisotnost AS) oziroma so na eni strani značilno večji kot na drugi (prisotnost DA), niso primerni kot kazalci stresa (PALMER / STROEBECK 1992), zato smo jih izpustili iz nadaljnjih analiz.

Odvisnost FA od velikosti znaka smo določali z izračunom korelacijskega koeficienta (r) linearne regresije med absolutno razliko |L-D| (odvisna spremenljivka) in večjo vrednostjo ustreznega znaka (glej SULLIVAN / ROBERTSON / AEBISCHER 1993). Za preizkus možnosti uporabe FA rogovja kot kazalca kakovosti posameznih osebkov smo računali tudi korelacijske koeficiente linearne regresije med velikostjo asimetrije znakov in maso rogovja. Slednjo smo tehtali s kuhinjsko tehtnico na 5 g natančno, pri čemer smo upoštevali korekcije za nepravilno odrezane trofeje (glej VARIČAK 1998).

Primerjavo asimetrije med dvema vzorcema (pred izgradnjo čistilne naprave na 4. bloku TEŠ in po njej oz. med mladimi in starimi srnjaki) smo opravili z F-testom varianc med

obema vzorcema; F-test je v tem primeru enostavno razmerje med večjo in manjšo vrednostjo z ustreznimi stopinjami prostosti (PALMER 1994). V primeru primerjave FA med več vzorci (med starostnimi kategorijami oz. med petletnimi obdobji) smo razlike preizkušali z *Levenovim testom* homogenosti varianc; le-ta je v primerjavi z ostalimi testi manj občutljiv na odklon od normalnosti porazdelitve, zelo enostaven za računanje (analiza variance absolutnih $|L-D|$ razlik) in je skoraj tako učinkovit kot *Bartlettov test*, zato predstavlja najbolj primeren preizkus za potrebe FA analiz (PALMER / STROBECK 1992). V primeru preizkusa večjega števila podobnih relacij smo napako prve vrste (ugotovitev statistično značilnih razlik v primeru, da te dejansko ne obstajajo) odpravili z *Bonferroni-jevo zaporedno korekcijo rezultatov* (glej PALMER 1994).

3 REZULTATI IN RAZPRAVA RESULTS AND DISCUSSION

3.1 NAPAKA MERITEV ZNAKOV ROGOVJA SRNJAKOV MEASUREMENT ERROR OF ROE DEER ANTLER TRAITS

Velikost bilateralne asimetrije je običajno majhna (v večini primerov $<5\%$ vrednosti izbranega znaka), zato so lahko rezultati močno obremenjeni z napako meritev; natančna ocena in izločitev tovrstne napake je pogoj za izvedbo korektnih FA analiz (PALMER / STROBECK 1992, PALMER 1994, MERILÄ / BJÖRKLUND 1995, VAN DONGEN / MOLENBERGHS / MATTHYSEN 1999). Preizkus natančnosti meritev smo opravili z dvofaktorsko analizo variance (osebek $\times$ stran) treh časovno neodvisnih ponovitev meritev vseh za raziskavo zanimivih morfoloških znakov leve in desne veje desetih naključno izbranih rogovij (Preglednica 1).

Velikost asimetrije ni merski znak, ampak predstavlja variabilnost med dvema odvisnima meritvama; dobro merilo natančnosti določitve FA predstavlja zato relativna velikost napake merjenja v primerjavi z variabilnostjo med obema polovicama. Uporaba določenega znaka za oceno FA je dopustna v primeru, če je varianca interakcije (MS_{sj}) značilno večja od variance napake merjenja (MS_m) (PALMER 1994). Značilnost interakcije v primerjavi z napako merjenja podaja p_{sj} v preglednici 1. Z izjemo višine rože (zaradi premajhne zanesljivosti meritev smo ta znak izpustili iz nadaljnjih analiz) vsi drugi merjeni znaki rogovja ustrezajo statistični zahtevi, torej jih lahko merimo z dovolj veliko natančnostjo, potrebno za izvedbo korektnih analiz FA. Za parametre dolžine rogovja (DV, DPP, DZP in SDV) je prispevek napake merjenja k variabilnosti med stranema zanemarljiv (kvocient $\sigma_m^2 / \sigma_i^2 < 0,04$). Za meritve obeh ob-

segov in premerov je prispevek napake merjenja k velikosti FA bistveno večji; predvsem za OV_1 in PN je potrebno nadaljnje rezultate upoštevati z določeno mero zadržkov.

Iz preglednice 1 je tudi razvidno, da za noben morfološki znak nismo ugotovili statistično značilnih razlik med levo in desno vejo rogovja srnjakov (p_s v intervalu 0,32 do 0,98), kar pomeni, da za noben parameter nismo ugotovili moteče prisotnosti usmerjene asimetrije. Vendar je bila velikost vzorca majhna ($n = 10$), zato smo prisotnost te oblike asimetrije in normalnost porazdelitve "L–D razlik" preizkusili še z drugimi testi.

Preglednica 1: Test virov variabilnosti FA rogovja srnjakov (osebek x stran; $n = 10$)

Table 1: Test of variability sources for antlers FA (individual x side; $n = 10$)

Znak ^(a) Character ^(a)	Med osebk ^(b) Among individuals ^(b)		Med stranema – DA ^(c) Between sides – DA ^(c)		Interakcija ^(d) Interaction ^(d)		Napaka meritev ^(e) Measurement error ^(e)	
	MS_i	$p_i^{(f)}$	MS_s	p_s	MS_{sj}	$p_{sj}^{(f)}$	$MS_m(\sigma_m^2)$	σ_m^2/σ_i^2
DV	1041	<0,001	3,75	0,85	98,67	<0,001	1,133	0,035
DPP	1503	<0,001	432,0	0,32	392,2	<0,001	0,800	0,006
DZP	1455	<0,001	1460	0,38	1705	<0,001	1,417	0,003
SDV	6276	<0,001	375,0	0,66	1784	<0,001	3,517	0,006
OV_1	768,6	<0,001	1,07	0,73	8,474	<0,001	1,533	0,663
OV_2	783,2	<0,001	0,27	0,93	30,71	<0,001	0,966	0,097
PV	70,59	<0,001	0,00	0,98	1,535	<0,001	0,108	0,227
PN	48,57	<0,001	0,24	0,47	0,417	<0,001	0,098	0,922
VR	38,26	<0,001	1,07	0,23	0,638	0,08	0,333	3,275

Opombe / Notes:

- Kratice znakov so razložene v poglavju 2.3 / Abbreviations for traits are explained in Chapter 2.3.
- Osebk^(b) (MS_i ; $df=9$) imajo značaj slučajnostnega faktorja; v imenovalcu F-testa je MS_m ($df=40$) / Individuals (MS_i ; $df=9$) represent random factor, thus MS_m ($df=40$) acts as a denominator in the F-test.
- Test prisotnosti usmerjene asimetrije (DA); strani (MS_s ; $df=1$) imata značaj fiksnega faktorja; v imenovalcu F-testa je MS_{sj} ($df=9$) / Test of the presence of directional asymmetry (DA); sides (MS_s ; $df=1$) represent the fixed factor, thus MS_{sj} ($df=9$) acts as a denominator in the F-test.
- V imenovalcu F-testa značilnosti interakcije (MS_{sj} ; $df=9$) je MS_m ($df=40$) / MS_m ($df=40$) acts as a denominator in the F-test for significance of the interaction (MS_{sj} ; $df=9$).
- Kvocien σ_m^2/σ_i^2 podaja relativno velikost napake meritev v primerjavi z variabilnostjo med stranema / Quotient σ_m^2/σ_i^2 represents measurement error relative to variability between sides.
- Statistično tveganje po opravljeni Bonferronijevi zaporedni korekciji rezultatov (glej PALMER 1994) / Statistical p-level after the Bonferroni sequential correction of the results (see PALMER 1994).

3.2 OBSTOJ ASIMETRIJE ZNAKOV ROGOVJA SRNJAKOV

PRESENCE OF ASYMMETRY IN ROE DEER ANTLER TRAITS

Osnovni princip analiz FA je proučevanje razlik med stranema, pri čemer ni pomembno, katera polovica je večja; pomembne so le absolutne razlike. Čeprav raziskovalci indekse FA praviloma računajo, ne da bi dokazali obstoj variabilnosti med stranema,

POMORY (1997) ugotavlja, da večji znak ni nujno tudi značilno večji od manjšega. Zaradi tega smo pred nadaljnjo obdelavo podatkov skušali ugotoviti, ali so večje vrednosti za določen bilateralen znak v resnici značilno različne (večje) od manjših parnih vrednosti. Obstoje asimetrije smo za vsak znak posebej preizkusili s t-testom po metodi parov, pri čemer smo kot prvo vrednost za vsak par vedno vzeli večjo in kot drugo manjšo vrednost istega znaka. Obstoje asimetrije je bil za vse znake visoko značilen, zato so vsi primerni za nadaljnje analize (rezultati testov so podani v preglednici 2).

Preglednica 2: Preizkus obstoja asimetrije za morfološke znake rogovja srnjakov

Table 2: Test of asymmetry presence in roe deer antler traits

Znak ^(a) / Character ^(a)	n ^(b)	$\bar{a}_{\max}$ (mm) ^(c)	$\bar{a}_{\min}$ (mm) ^(c)	t-vrednost / t-value	p
Odrasle živali / Adults					
DV	92	197	189	11,8977	<0,001
DPP	81	42	31	9,2957	<0,001
DZP	89	38	30	6,5541	<0,001
SDV	77	272	253	8,5094	<0,001
OV ₁	94	67	64	8,7654	<0,001
OV ₂	94	53	50	10,0977	<0,001
PV	94	20,7	19,7	9,9842	<0,001
PN	94	20,3	19,7	11,0350	<0,001
Lanščaki ^(d) / Yearlings ^(d)					
DV	36	65	56	5,0712	<0,001
SDV	36	69	59	5,2869	<0,001
PV	36	12,8	12,7	5,1474	<0,001
PN	36	12,5	12,0	4,9344	<0,001

Opombe / Notes:

- Kratice znakov so razložene v poglavju 2.3 / Abbreviations for traits are explained in Chapter 2.3.
- Zaradi eliminacije rogovja z zlomljenimi paročki se n med znaki razlikuje (velja za celoten članek) / Due to the elimination of antlers with broken tines the n differs among traits (valid for the entire paper).
- $\bar{a}_{\max}$: povprečna velikost večje strani; $\bar{a}_{\min}$: povprečna velikost manjše strani / $\bar{a}_{\max}$: mean size of the larger side; $\bar{a}_{\min}$: mean size of the smaller side.
- V odstrelu lanščakov prevladujejo šiljarji, zato smo za to starostno kategorijo merili manjše število znakov / Spikes predominate in yearlings shot, therefore fewer traits were measured for this age class.

3.3 PRISOTNOST DA IN NORMALNOST PORAZDELITVE “L–D RAZLIK” PRESENCE OF DA AND NORMALITY OF “L–R DIFFERENCES”

Izmed treh poznanih oblik asimetrije samo FA odraža delovanje stresnih dejavnikov, medtem ko imata antisimetrija (AS) in usmerjena asimetrija (DA) genetsko ozadje (glej POKORNY 2004). Preizkus izpolnjevanja potrebnih statističnih kriterijev (normalnost porazdelitve, aritmetična sredina se ne sme razlikovati od 0), ki kažejo morebitno neželeno prisotnost DA in AS, je zato eden prvih korakov, ki jih moramo opraviti pri analizah FA (PALMER

/ STROBECK 1992, POMORY 1997). Preizkus prisotnosti DA smo za vsak znak posebej opravili s t-testom za odvisne vzorce (metoda parov, kjer sta par predstavljal meritvi istega morfološkega znaka na levi in desni veji rogovja). Test normalnosti porazdelitve smo opravili s *Shapiro-Wilk's W-testom* (STATSOFT 1999) in naknadno *Bonferronijevo korekcijo rezultatov*; vzroke odklona od normalne porazdelitve (morebitno prisotnost AS) smo ugotavljali z izračunom asimetrije (g_1) in sploščenosti (g_2) porazdelitve "L–D razlik" ter ustreznim z-testom ($z = g_{1(2)}/s_{g1(2)}$) z neskončno stopinjami prostosti (t-test v tem primeru preide v z-test; glej PALMER 1994). Statistični parametri testov so podani v preglednicah 3 in 4.

Preglednica 3: Preizkus prisotnosti DA (značilnost razlik med levo in desno vejjo)

Table 3: Test of the presence of DA (differences between left and right beams)

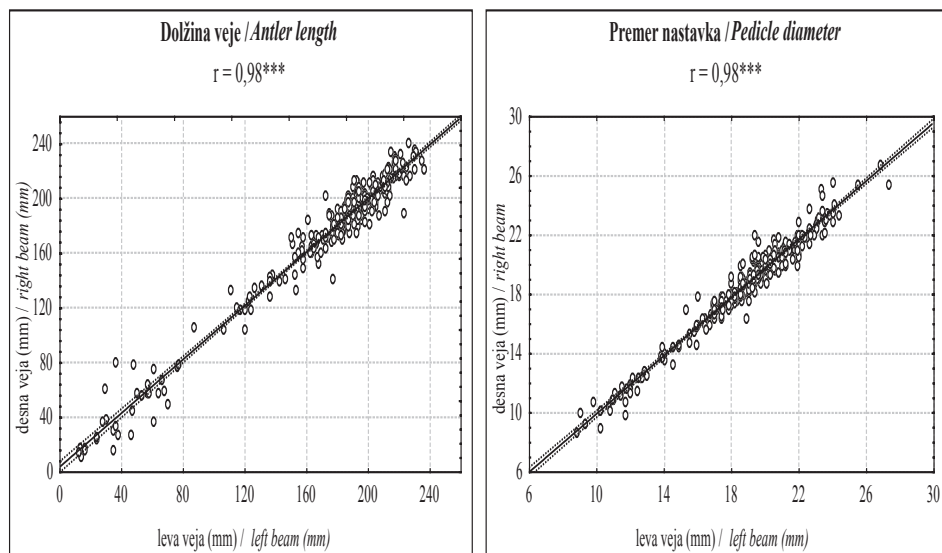
Znak ^(a) / Character ^(a)	n	$\bar{a}_L$ (mm) ^(b)	$\bar{a}_D$ (mm) ^(b)	t-vrednost / t-value	p
Odrasle živali / Adults					
DV	92	192	193	0,6919	0,49
DPP	81	38	36	1,0453	0,30
DZP	89	35	33	1,4181	0,16
SDV	77	264	260	1,2264	0,22
OV ₁	94	66	66	0,1635	0,87
OV ₂	94	52	52	0,8138	0,42
PV	94	20,2	20,1	0,3876	0,70
PN	94	20,1	19,9	1,7316	0,09
Lanščaki / Yearlings					
DV	36	60	61	0,3574	0,72
SDV	36	63	65	0,5590	0,58
PV	36	12,4	12,2	0,6616	0,51
PN	36	12,3	12,2	1,4639	0,15

Opombe / Notes:

(a) Kratice znakov so razložene v poglavju 2.3 / Abbreviations for traits are explained in Chapter 2.3.

(b) $\bar{a}_L$: povprečna velikost znaka na levi veji; $\bar{a}_D$: povprečna velikost znaka na desni veji / $\bar{a}_L$: mean trait size on the left beam; $\bar{a}_D$: mean trait size on the right beam.

Iz preglednice 3 je razvidno, da za noben morfološki znak rogovja srnjakov nismo ugotovili značilnih razlik v razvitosti leve in desne veje, kar pomeni, da moteče prisotnosti usmerjene asimetrije nismo odkrili. Rezultat je v protislovju z dognanji ALVAREZA (1995), ki je pri damjakah ugotovil močnejšo razvitost desne veje, kar pojasnjuje z intenzivnejšo rabo desne strani rogovja v spopadih samcev za hareme samic. Ker je srnjad teritorialna vrsta (areali aktivnosti samcev se v času razmnoževanja le delno prekrivajo), so spopadi za samice bistveno manj pogosti kot pri črednih vrstah, kakršna je damjak; spopadi srnjakov zato po vsej verjetnosti ne vplivajo na morfologijo rogovja. Enakomerna razvitost (v povprečju) obeh vej dopušča uporabo vseh morfoloških znakov rogovja srnjakov za analize nihajoče asimetrije. Soodvisnost med vejama v velikosti dveh znakov prikazuje slika 1.



Slika 2: Soodvisnost med vejama v velikosti dveh znakov rogovja ($n = 278$)

Figure 2: Correlation in the size of two traits between the two beams ($n = 278$)

V nasprotju s testom značilnosti razlik v razvitosti obeh vej (Preglednica 3), ki kaže na možnost uporabe vseh proučevanih morfoloških znakov rogovja za korektne analize FA, se za nekatere znake "L–D razlike" ne porazdeljujejo normalno (Preglednica 4). V kategoriji odraslih srnjakov smo z W-testom značilen odklon od normalnosti porazdelitve ugotovili za premer veje in oba obsega. PV in OV_1 sta v tesni korelacijski povezavi (leva veja: $n = 223$, $r = 0,88$, $p < 0,001$; desna veja: $n = 223$, $r = 0,89$, $p < 0,001$), saj sta bila oba znaka merjena na isti višini (tik nad rožo). Ker je na tem mestu rogovje navadno grbičavo, lahko neenakomerna prisotnost majhnih grbic pomembno vpliva na odstopanja med obsegom (premerom) obeh vej na določeni višini ter tudi na ponovljivost meritev. Velikost OV_2 (tega smo merili na polovici razdalje med prednjim in zadnjim parožkom, ne pa na vnaprej določeni višini) je odvisna predvsem od položaja obeh parožkov; že majhno odstopanje v višini mesta rasti enega izmed njiju lahko pomembno vpliva na povečane razlike obsegov med obema vejama. Za te tri znake so torej odstopanja od normalnosti porazdelitve "L–D razlik" predvsem posledica metodologije opravljanja meritev in same napake merjenja (za OV_1 in PV je relativna napaka meritev v primerjavi s celotno variabilnostjo med stranema relativno velika; glej preglednico 1).

Preglednica 4: Preizkus normalnosti porazdelitve "L–D razlik"

Table 4: Test of normality of the distribution of "L–R differences"

Znak ^(a) Trait ^(a)	n	Shapiro Wilk's W-test			Asimetrija / Skewness				Sploščenost / Kurtosis			
		W	p	p _B ^(b)	g ₁	s _{g1} ^(c)	t ^(d)	p ^(e)	g ₂ ^(f)	s _{g2} ^(c)	t ^(d)	p ^(e)
Odrasle živali / Adults												
DV	92	0,968	<0,025	<0,12	0,0846	0,2513	0,3366	NS	1,1805	0,4977	2,3719	*
DPP	81	0,966	<0,029	<0,11	-0,1987	0,2673	0,7434	NS	1,6583	0,5287	3,1365	**
DZP	88	0,988	<0,606	<0,61	-0,0540	0,2568	0,2103	NS	0,3049	0,5083	0,5998	NS
SDV	76	0,969	<0,057	<0,11	0,3352	0,2756	1,2163	NS	1,0025	0,5448	1,8401	NS
OV ₁	94	0,923	<0,000	<0,00	0,6758	0,2487	2,7173	**	3,1322	0,4926	6,3585	***
OV ₂	94	0,956	<0,003	<0,03	-0,2015	0,2487	0,8102	NS	1,1917	0,4926	2,4192	*
PV	94	0,946	<0,001	<0,01	0,0564	0,2487	0,2268	NS	3,9842	0,4926	8,0881	***
PN	94	0,974	<0,053	<0,16	-0,3697	0,2487	1,4865	NS	0,7514	0,4926	1,5254	NS
Lanščaki / Yearlings												
DV	36	0,901	<0,004	<0,03	-0,9978	0,3925	2,5422	*	2,5991	0,7681	3,3838	**
SDV	36	0,915	<0,009	<0,05	-0,9130	0,3925	2,3261	*	1,6598	0,7681	2,1609	*
PV	36	0,861	<0,000	<0,00	-1,2402	0,3925	3,1597	**	5,1019	0,7681	6,6422	***
PN	36	0,888	<0,002	<0,01	-0,1816	0,3925	0,1627	NS	3,2349	0,7681	4,2116	***

Opombe / Notes:

- (a) Kratice znakov so razložene v poglavju 2.3 / Abbreviations for traits are explained in Chapter 2.3.
- (b) Statistično tveganje po opravljeni Bonferronijevi zaporedni korekciji rezultatov (glej PALMER 1994) / Statistical p-level after the Bonferroni sequential correction of the results (see PALMER 1994).
- (c) $s_{g1} = \sqrt{[6n(n-1)/(n-2)(n+1)(n+3)]}$; $s_{g2} = \sqrt{[24n(n-1)^2/(n-3)(n-2)(n+3)(n+5)]}$ (KOTAR 1997).
- (d) $t = g_1/s_{g1}$ oz. g_2/s_{g2} .
- (e) ***: $p < 0,001$; **: $p < 0,01$; *: $p < 0,05$; NS: odstopanje od normalnosti ni značilno / NS: deviation from the normal distribution is not significant.
- (f) V primeru, da se sploščenost značilno razlikuje od normalne porazdelitve in je $g_2 < 0$, je antisimetrija prisotna z verjetnostjo, ki je manjša od danega tveganja / In the case that kurtosis significantly differs from normal distribution and $g_2 < 0$, the antisymmetry is present with a risk lower than a given p-level.

V kategoriji lanščakov se porazdelitve vseh "L–D razlik" morfoloških znakov rogovja značilno razlikujejo od normalne distribucije (Preglednica 4). Ker so enoletne živali še v fazi telesne rasti, center za tvorbo rogovja pa je podrejen centru za rast okostja (SIMONIČ 1976), je razvoj njihovega rogovja bistveno manj stabiliziran kot pri odraslih živalih. Enoletni srnjaki so tudi močno izpostavljeni socialnemu stresu, bodisi zaradi intenzivnega preganjanja s strani odraslih srnjakov (npr. WAHLSTRÖM 1994) ali izgube matere v svojem prvem letu življenja. V Šaleški dolini so lanščaki v nasprotju z odraslimi živalmi močno napadeni z nosnimi zolji; okuženost z zajedavci pa pomembno vpliva na asimetrijo rogovja pri nekaterih vrstah jelenov (FOLSTAD / ARNEBERG / KARTER 1996, MARKUSSON / FOLSTAD 1997, LAGESSEN / FOLSTAD 1998). Zaradi naštetih dejavnikov je variabilnost v razvitosti leve in desne veje lanščakov velika; asimetrija rogovja te starostne kategorije ni primeren indikator stresa zaradi onesnaženosti okolja. Značilen odklon od normalnosti porazdelitve (W-vrednost v preglednici 4) še ne pomeni nujno moteče prisotnosti AS. Le-to bolje pokaže odklon od normalnosti v smislu asi-

metrije in sploščenosti porazdelitve, ki opozarja na združeno prisotnost več oblik asimetrije (PALMER / STROBECK 1992). Asimetričnost porazdelitve (*skewness*) pomeni hkratno prisotnost AS in DA, zato znaki, za katere se g_1 značilno razlikuje od 0, niso primerni za FA analize; njihova asimetrija ima namreč zelo verjetno genetsko pogojeno ozadje. Možnost uporabe določenega znaka kot kazalca okoljskega stresa je v primeru od normalne porazdelitve značilno različne sploščenosti (*kurtosis*) manj jasna – negativna vrednost g_2 je namreč znak bimodalne oz. širokovršne porazdelitve, medtem ko je pozitivna vrednost g_2 znak ozkovršne porazdelitve (PALMER 1994). Prva je zanesljiv kazalec prisotnosti AS (večja velikost leve bodisi desne strani je genetsko določena), zato znaki z $g_2 < 0$ niso primerni za analize FA (PALMER / STROBECK 1992).

Ozkovršna porazdelitev razlik ($g_2 > 0$) lahko nastane v treh različnih primerih (*ibid.*):

- v vzorec sta vključeni dve skupini osebkov, od katerih ima ena za določen znak idealno FA, za drugo skupino (le-ta je v manjšini) pa je značilna prisotnost AS (*leptokurtic I tip*); stopnja FA v tem primeru ni zgolj kazalec razvojnih motenj;
- v vzorec sta vključeni dve skupini osebkov; za prvo je značilna velika idealna FA, za drugo pa majhna FA (*leptokurtic II tip*); v tem primeru "L–D razlike" nimajo genetskega ozadja, vendar se lahko razlike v variabilnosti med vzorci pojavijo zaradi različnih deležev osebkov z veliko oz. majhno FA;
- odklon določenega znaka od idealne simetrije nastane v zgodnji fazi ontogenetskega razvoja osebkov in pogojuje nadaljnjo rast znaka na eni strani (*leptokurtic III tip*); zaradi kompleksnega delovanja različnih faktorjev ni znano, ali imajo "L–D razlike" genetsko ozadje; korektnost FA analiz je v tem primeru vprašljiva.

Iz preglednice 4 je razvidno, da se morfološki znaki rogovja lanščakov od normalne porazdelitve razlikujejo tako po vrednosti asimetrije kot tudi sploščenosti, zato niso primerni za analize FA. Drugače je pri odraslih srnjakih, kjer smo odklon od normalnosti v smislu asimetrije porazdelitve ugotovili le za OV_1 , medtem ko se pri drugih znakih odklon od normalne porazdelitve pojavi zgolj zaradi njihove ozkovršnosti. Čeprav z W-testom za DV in DPP odklona od normalnosti nismo ugotovili, imata tudi ta znaka značilno ozkovršno porazdelitev.

Upoštevanje skladnosti s statističnimi zahtevami so neoporečni za analize FA naslednji znaki rogovja odraslih srnjakov: skupna dolžina veje (SDV), dolžina zadnjega paročka (DZP) in premer nastavka (PN) (pri tem poudarjamo, da se zaradi namena predstavljenih analiz – t. j. izbor ustreznih znakov – omejujemo zgolj na izpolnjevanje predpisanih statističnih zahtev, medtem ko se v vzroke za različne distribucije navidez podobnih znakov nismo poglobljali). Razlike v dolžini veje (DV) in dolžini prednjega paročka (DPP) od normal-

nosti odstopajo zgolj zaradi ozkoveršnosti, zato verjetno vseeno dobro odražajo delovanje razvojnih motenj; ker lahko g_2 že zaradi ene same ekstremne razlike (*statistical outlier*) dobi zelo veliko vrednost (PALMER 1994), smo tudi ta dva parametra vključili v nadaljnje analize; kot neprimerne smo iz njih izločili oba obsega in premer veje.

3.4 ODVISNOST FA OD VELIKOSTI ZNAKOV IN IZBOR INDEKSOV FA

FA IN DEPENDENCE OF TRAIT SIZE AND SELECTION OF FA INDICES

Odvisnost velikosti asimetrije od velikosti posameznega znaka lahko močno vpliva na razlago rezultatov, dobljenih z analizami FA. Pri tem lahko nastanejo naslednje vrste napak: (a) če je velikost asimetrije odvisna od velikosti znaka znotraj posameznih vzorcev, določeni vzorci pa imajo večji razpon velikosti znaka kot drugi, lahko s primerjavo med vzorci odkrijemo lažne (dejansko neobstoječe) razlike v velikosti FA; (b) če je FA odvisna od povprečne velikosti znaka in se le-ta razlikuje med vzorci, so lahko ugotovljene razlike posledica variabilnosti v velikosti znaka med vzorci (vzorci z večjo velikostjo znaka bodo imeli večjo FA); (c) če je FA odvisna od povprečne velikosti znaka in primerjamo med sabo različne znake, so lahko ugotovljene razlike med znaki artefakt razlik v velikosti znakov (*ibid.*).

Problem odvisnosti FA od velikosti znaka lahko rešimo s podajanjem velikosti relativne asimetrije glede na velikost znaka, pri čemer je korekcija dopustna samo v primeru, če dejansko obstaja soodvisnost med velikostjo znaka in velikostjo FA. Podajanje relativne asimetrije v primeru, da le-ta ni odvisna od velikosti znaka, lahko namreč pokaže lažne razlike med vzorci – vzorci z večjo povprečno velikostjo znaka bodo v tem primeru izkazovali manjšo FA. Proučitev odvisnosti asimetrije od velikosti znaka je zato pogoj za izbiro ustreznega indeksa FA (*ibid.*).

Omenjeno soodvisnost smo določili z izračunom korelacijskega koeficienta linearne regresije med "L–D razliko" in velikostjo vsakega posameznega znaka. Ker lahko na soodvisnost med razliko in povprečno velikostjo vpliva manjša vrednost sama po sebi (majhnost ene strani zmanjša aritmetično sredino obeh strani), smo v izračunu regresije kot odvisno spremenljivko privzeli absolutno razliko $|L-D|$, kot neodvisno pa večjo vrednost ustreznega znaka (po SULLIVAN / ROBERTSON / AEBISCHER 1993). Za vse ustrezne znake rogovja srnjakov so bile razlike med stranema v značilni pozitivni soodvisnosti z velikostjo znaka (DV: $n = 230$, $r = 0,17^*$; DPP: $n = 216$, $r = 0,36^{***}$; DZP: $n = 226$, $r = 0,16^*$; SDV: $n = 195$, $r = 0,16^*$; PN: $n = 229$, $r = 0,30^{***}$). Velikost FA lahko podamo z različnimi indeksi (glej PALMER 1994), ki se razlikujejo

po matematičnem prikazu variabilnosti med levo in desno stranjo bilateralnih znakov. Na podlagi ugotovljene soodvisnosti med velikostjo znaka in FA rogovja srnjakov smo za vsak morfološki parameter izbrali po dva najbolj primerna indeksa. Čeprav bi lahko zaradi obstoja značilne soodvisnosti za vseh pet znakov uporabili indekse, ki upoštevajo korekcijo za vpliv velikosti znaka, so za dolžino zadnjega parožka (DZP), dolžino veje (DV) in skupno dolžino veje (SDV) korelacijske povezave zelo šibke. Zaradi tega smo za te znake uporabili indeksa, ki temeljita na dejanskih (absolutnih) razlikah v velikosti znakov – FA_1 (aritmetična sredina $|L-D|$) in FA_4 (varianca $(L-D)$). Za dolžino prednjega parožka (DPP) in premer nastavka (PN) smo namesto FA_1 in FA_4 uporabili korekciji za vpliv velikosti znaka – FA_2 (aritmetična sredina $[|L-D|/((L+D)/2)]$) in FA_6 (varianca $[(L-D)/((L+D)/2)]$). Zaradi primerljivosti z edino do sedaj opravljeno raziskavo asimetrije rogovja srnjakov (PELABON / VAN BREUKELEN 1998) in možnosti predstavitve celokupne asimetrije rogovja ($FA_{11} = \sum |L-D|_{\text{vsi znaki}}$; PALMER 1994) smo tudi za DPP in PN poleg relativne mere asimetrije podali še velikost absolutne asimetrije.

Prednosti indeksov FA_1 in FA_2 , ki temeljita na aritmetičnih sredinah razlik v velikosti znakov, so enostavno računanje, lahka razumljivost in neobčutljivost na ekstreme; njuna poglobitna pomanjkljivost je občutljivost na prisotnost obeh motečih oblik asimetrije (DA in AS). Nasprotno imata indeksa FA_4 in FA_6 , ki sta varianci, veliko moč statističnih testov ter sta neobčutljiva na prisotnost usmerjene asimetrije, vendar sta zelo občutljiva na učinek ekstremov, prisotnost antisimetrije in odklone od normalnosti porazdelitve. Kljub nekaterim pomanjkljivostim posameznih indeksov lahko z istočasno uporabo več različnih indeksov bistveno izboljšamo zanesljivost rezultatov (*ibid.*).

3.5 FA ROGOVJA KOT KAZALEC KAKOVOSTI OSEBKOV ANTLER FA AS AN INDICATOR OF INDIVIDUAL QUALITY

Nihajoča asimetrija ni le koristen kazalec okoljskega in genetskega stresa, temveč se v zadnjem času zelo intenzivno uporablja tudi na področju etologije – FA spolnih ornamentov (perje, rogovje itd.) lahko namreč odraža kakovost posameznega osebkov oziroma njegovo uspešnost v razmnoževalnem ciklu (ptiči: MØLLER 1990, BADYAEV *et al.* 1998; prežvekovalci: MALYON / HEALY 1994, MØLLER *et al.* 1996; ljudje: THORNHILL / GANGESTAD / COMER 1995). Čeprav možnost uporabe FA kot kazalca kakovosti osebkov, ki zahteva proučevanje variabilnosti bilateralnih znakov znotraj določene populacije, ni med osnovnimi cilji prispevka (za spremljavo okoljskega stresa je pomembna predvsem variabilnost med populacijami; glej

SIMMONS / TOMKINS / MANNING 1995), je ugotovljena soodvisnost med velikostjo znakov in velikostjo FA (poglavje 3.4) zanimiva tudi z etološkega vidika.

V primeru, da FA sekundarnih spolnih znakov dejansko odraža kakovost posameznega osebk, bi morala med velikostjo določenega morfološkega znaka in FA istega znaka obstojati negativna soodvisnost; bolj kakovostni osebki namreč niso zgolj sposobni razviti večjega okrasja (npr. rogovja), temveč so se zaradi večje vitalnosti tudi bolj sposobni zoperstaviti dejavnikom stresa, kar se odraža v manjši FA (BADYAEV *et al.* 1998). V nasprotju s to teorijo smo za vse znake rogovja srnjakov ugotovili pozitivno soodvisnost med njihovo velikostjo in velikostjo FA, kar je v nasprotju z ugotovitvami PELABONA in VAN BREUKELENA (1998); vendar sta slednja upad asimetrije z naraščajočo dolžino rogovja srnjakov ugotovila z uporabo indeksa FA_2 , torej po predhodni korekciji na velikost znaka, zaradi česar so zaključki zavajajoči, saj sta v odvisno in neodvisno spremenljivko vključila isti izraz $((L+D)/2)$; glej SULLIVAN / ROBERTSON / AEBISCHER 1993). Podobno kot mi so pozitivno soodvisnost med absolutno asimetrij (FA₁) in velikostjo rogovja ugotovili pri losih (SOLBERG / SAETHER 1993) in navadnem jelenu (KRUUK *et al.* 2003); to kaže, da bodisi velikost določenih znakov rogovja bodisi njihova FA (lahko pa tudi oba parametra) nista primerna pokazatelja kakovosti osebkov. V primeru, da vitalnost (kakovost) ne vpliva na razvoj določenega morfološkega znaka, FA z naraščajočo velikostjo znaka narašča, saj tvorba večjega okrasja zahteva večji energetski vložek in zato že sama po sebi deluje stresno na organizem (SOLBERG / SAETHER 1993).

Zaradi neprimernosti uporabe velikosti znaka za ugotavljanje soodvisnosti z asimetrij istega znaka (glej zgornji odstavek) predlagata NACHMAN in HELLER (1999) izračun soodvisnosti med FA in z njo neodvisno mero velikosti. Tvorba rogovja je energetsko zelo potraten proces, zato lahko posamezen osebek razvije močno rogovje le v energetsko optimalnih razmerah; moč rogovja (zlasti njegova masa) se zato pri upravljanju s srnjadjo uporablja kot eden najprimernejših kazalcev kakovosti osebkov (SIMONIČ 1976). Z izračunom korelacijskih koeficientov linearne regresije med maso rogovja (le-ta je v pozitivni soodvisnosti s telesno maso – najbolj pogosto uporabljenim indikatorjem kakovosti osebkov (KRŽE 2000)) in njegovo asimetrij smo želeli potrditi, da FA rogovja ni ustrezen kazalec kakovosti posameznih srnjakov (tudi v tem primeru bi negativna soodvisnost lahko pomenila, da FA znaka odraža kakovost osebkov). Parametri linearne regresije med maso in FA rogovja odraslih srnjakov so podani v preglednici 5.

Preglednica 5: Parametri linearne regresije med maso in FA rogovja odraslih srnjakov, uplenjenih v Šaleški dolini v obdobju 1961 – 2002

Table 5: Parameters of linear regression between the weight and FA of antlers of adult roe deer, shot in the Šalek Valley in the period 1961 – 2002

Znak / Character	n	Relativna FA (FA ₂) Relative FA (FA ₂)		Absolutna FA (FA ₁) Absolute FA (FA ₁)	
		r	p	r	p
Dolžina veje / Antler length	153	-0,09	0,24	-0,02	0,79
Dolžina prednjega parožka / Length of front tine	137	-0,11	0,21	0,05	0,58
Dolžina zadnjega parožka / Length of back tine	140	-0,27	<0,001	0,03	0,68
Skupna dolžina veje / Total beam length	125	-0,10	0,25	-0,02	0,84
Premjer čelnega nastavka / Pedicle diameter	157	0,03	0,68	0,12	0,13

V nasprotju s pozitivno soodvisnostjo med FA in velikostjo znakov (poglavje 3.4) je ob uporabi relativne mere asimetrije (FA₂) korelacija z maso rogovja značilna le za dolžino zadnjega parožka; podobno kot za preostale dolžine je korelacijski koeficient negativen. Vendar obstaja statistično visoko značilna pozitivna soodvisnost med maso rogovja in povprečno velikostjo proučevanih znakov ($p < 0,001$ za vse znake: $r_{DV} = 0,55$; $r_{DPP} = 0,37$; $r_{DZV} = 0,50$; $r_{SDV} = 0,62$; $r_{PN} = 0,71$), zato lahko povprečna velikost določenega znaka (le-ta je v imenovalcu indeksa FA₂) vpliva na ugotovitve o povezavi med maso rogovja in relativnimi merami asimetrije. Zaradi tega je v primeru izračuna tovrstne korelacije primernejša uporaba absolutne asimetrije (FA₁); v tem primeru so vsi korelacijski koeficienti zelo blizu vrednosti 0, od katere se noben značilno ne razlikuje.

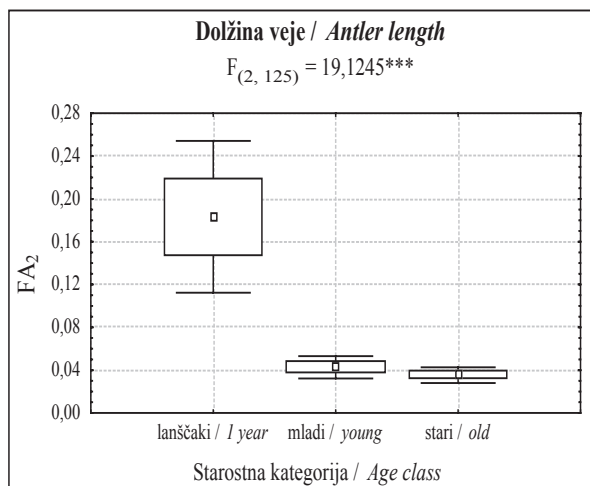
Čeprav so rezultati zaradi kompleksnih interkorelacijskih odnosov težko razložljivi, se vendarle zdi, da FA rogovja srnjakov ni primeren kazalec kakovosti osebkov. Vendar je dosežena moč rogovja močno odvisna od sinergističnega delovanja abiotičnih dejavnikov (višina in čas trajanja snežne odeje; svetlobne razmere, ki vplivajo na sproščanje in inhibicijo testosterona ter na endogeno nastajanje vitamina D), prehranske ponudbe in starosti živali (SIMONIČ 1976); masa rogovja zato ni vedno ustrezen kazalec vitalnosti (kakovosti) osebkov. Zaradi majhnih stroškov FA analiz je smiselno v prihodnje večjo pozornost posvetiti povezavi med asimetrij rogovja in nekaterimi drugimi kazalci kakovosti osebkov (npr. telesna masa, stopnja tolščavosti, dolžina spodnje čeljusti), ki bi lahko nudila dokončen odgovor o uporabnosti FA analiz rogovja srnjakov za ugotavljanje kakovosti osebkov, posledično pa tudi za izboljšanje upravljanja s populacijami (npr. asimetrija rogovja kot potencialen kriterij izbirnega odstrela in nov indikator v kontrolni metodi upravljanja s populacijami).

3.6 VPLIV STAROSTI SRNJAKOV NA FA ROGOVJA

INFLUENCE OF BUCK'S AGE ON ANTLER ASYMMETRY

Določitev vpliva starosti srnjakov na velikost FA rogovja je potrebna z dveh vidikov: (a) morebitna značilno večja FA lanščakov bi potrdila hipotezo, da je ta starostna kategorija pod močnim vplivom razvojnih motenj zaradi nedokončanega telesnega razvoja, zaradi česar ni primerna za FA analize; (b) analiza razlik med kategorijama odraslih srnjakov (mladi in stari) je nujna za odločitev o združenih oziroma ločenih interpretacijah rezultatov za obe starostni kategoriji; združitev (predpogoj zanjo je odsotnost razlik v indeksih FA) je zelo zaželen, saj omogoča bistveno lažje zbiranje dovolj velikega vzorca, hkrati pa z združitvijo odpade napaka zaradi nepravilne določitve starosti živali; le-ta je namreč relativno velika, ne glede na to, ali določamo starost prek okostenitve lobanjskih delov (glej KRŽE 2000) ali po metodi obrabe zobovja (HEWISON *et al.* 1999).

Razlike v velikosti asimetrije med tremi starostnimi razredi srnjakov (vključili smo tudi lanščake, saj so nas zanimale razlike v stopnji skupne asimetrije, ne glede na to, ali gre za prispevek FA, AS ali DA) smo ugotavljali z Levenovim testom (analiza variance absolutnih $|L-D|$ razlik; Slika 2), medtem ko smo razlike samo med mladimi in starimi srnjaki ugotavljali z F-testom (razmerje večjega proti manjšemu indeksu; Preglednica 6).



Slika 3: Starostno pogojene razlike v relativni asimetriji (FA₂) dolžine rogovja srnjakov (n – lanščaki: 36; mladi srnjaki: 53; stari srnjaki: 38)

Figure 3: Age-dependent differences in the degree of relative fluctuating asymmetry (FA₂) of antler length (n: 36, 53 and 38 for yearlings, young adults and elderly adults, respectively)

Asimetrija dolžine vej s starostjo značilno pada (Levenov test; DV: $F_{(2, 125)} = 19,1245^{***}$; SDV: $F_{(2, 110)} = 8,4853^{***}$), pri čemer je upad zlasti izrazit med lanščaki in odraslimi srnjaki (posteriori Spjotvoll-Stoline test: $p < 0,001$ z obema kategorijama odraslih srnjakov za oba znaka). Kasnejše zmanjšanje FA (med mladimi in starimi srnjaki) je značilno le za DV, ne pa tudi za SDV (Preglednica 6). Ugotovitev o zmanjšanju relativne FA dolžine rogovja s starostjo srnjakov, ki je predvsem izrazito na prehodu med enoletniki in spolno zreli srnjaki, je v skladu z že znanimi rezultati (PELABON / VAN BREUKELEN 1998). Podobno sta tudi SOLBERG in SAETHER (1993) za lose ugotovila, da imajo starejši biki pri enaki velikosti rogovja bolj simetrično rogovje kot mlajši. Za zmanjševanje asimetrije s starostjo obstajata dve razlagi: (a) večja smrtnost bolj asimetričnih osebkov, ki naj bi bili slabše vitalnosti; (b) starejši osebki namenjajo več energije v razmnoževalni uspeh, posledično pa tudi v razvoj sekundarnih spolnih znakov (PELABON / VAN BREUKELEN 1998).

Preglednica 6: Razlike v FA rogovja med dvema starostnima kategorijama odraslih srnjakov (podane so aritmetične sredine z odklonom zaupanja; indeksa FA4 in FA6 sta varianci)

Table 6: Differences in FA of roe deer antlers between two age classes of adult bucks (arithmetic means with the confidence limits are given; indices FA4 and FA6 present variances)

Znak ^(a) Trait ^(a)	Starost Age	n	(L+D)/2 ^(b) [mm]	FA ₁ ^(c) [mm]	FA ₄ ^(c)	FA ₂ ^(c) [mm]	FA ₆ ^(c)
DV	mladi / young	53	189,6 ± 4,0	8,0 ± 1,8	47,5835	0,046 ± 0,011	0,0015
	stari / old	38	197,3 ± 7,2	7,1 ± 1,6	24,2257	0,036 ± 0,007	0,0005
	razlike / differences ^(d)		t = 1,86; p = 0,07	/	F = 1,96*	/	F = 3,00**
DPP	mladi / young	47	38,7 ± 4,3	9,6 ± 2,4	66,7280	0,313 ± 0,109	0,1362
	stari / old	34	33,8 ± 5,7	14,0 ± 4,8	191,7870	0,559 ± 0,224	0,4117
	razlike / differences ^(d)		t = 1,45; p = 0,15	/	F = 2,87**	/	F = 3,02**
DZP	mladi / young	51	33,8 ± 4,5	7,0 ± 1,6	32,5200	0,326 ± 0,140	0,2388
	stari / old	37	33,4 ± 5,8	7,2 ± 2,0	35,7297	0,349 ± 0,184	0,2969
	razlike / differences ^(d)		t = 0,12; p = 0,90	/	F = 1,10 ^{NS}	/	F = 1,24 ^{NS}
SDV	mladi / young	45	262,4 ± 11,8	18,6 ± 5,6	347,3768	0,074 ± 0,054	0,0063
	stari / old	32	262,1 ± 17,1	18,6 ± 7,3	411,1452	0,071 ± 0,027	0,0055
	razlike / differences ^(d)		t = 0,00; p = 0,99	/	F = 1,18 ^{NS}	/	F = 1,15 ^{NS}
PN	mladi / young	55	19,35 ± 0,46	0,56 ± 0,13	0,2225	0,028 ± 0,006	0,0005
	stari / old	39	20,90 ± 0,75	0,51 ± 0,16	0,2322	0,024 ± 0,007	0,0005
	razlike / differences ^(d)		t = 3,65***	/	F = 1,04 ^{NS}	/	F = 1,00 ^{NS}

Opombe / Notes:

- Kratice znakov so razložene v poglavju 2.3 / Abbreviations for traits are explained in Chapter 2.3.
- Povprečna velikost levega in desnega znaka / Mean size of left and right character.
- Matematičen zapis indeksov je podan v poglavju 3.4 / Formulae of indices are presented in Chapter 3.4.
- Razlike v velikosti znakov smo preizkusili s t-testom, razlike v FA pa z F-testom (***: $p < 0,001$; **: $p < 0,01$; *: $p < 0,05$; NS: razlike niso značilne) / Differences in character size were tested by t-test and differences in FA by F-test (***: $p < 0,001$; **: $p < 0,01$; *: $p < 0,05$; NS: differences were not significant).
- Krepko so označeni indeksi, ki so primernejši (upoštevajo relacijo med asimetrijo in velikostjo znaka) / Indices which are more convenient regarding relation between asymmetry and character size are bolded.

V prejšnjem poglavju podani rezultati niso pokazali, da bi bila asimetrija rogovja kazalec kakovosti osebkov, zaradi česar je večja naravna smrtnost srnjakov z bolj asimetričnim rogovjem malo verjetna; vendar lahko ta skupina osebkov trpi večjo smrtnost zaradi lova (bolj asimetrično rogovje je za lovce bolj atraktivno). Posebno med lanščaki prevladujejo v odstrelu osebki z asimetričnim rogovjem, kar lahko posledično povzroči razhajanje med velikostjo asimetrije vzorca in populacije. Subjektivna usmerjenost ljudi k zbiranju (a)simetričnih predmetov je v splošnem ena izmed največjih pomanjkljivosti FA analiz muzejskih zbirk, saj je skladnost ujemanja vzorca z dejansko populacijo vprašljiva (SWADDLE / WITTER / CUTHILL 1994).

Ne glede na to, ali vpliva na starostno pogojeno zmanjšanje asimetrije selektivna smrtnost ali translokacija energije v sekundarne spolne znake starejših srnjakov, ki imajo neznačilno težje ($\bar{a}_{2-4} = 247$ g, $\bar{a}_{5+} = 264$ g, $t = 1,2789$, $p = 0,20$) in tudi daljše rogovje (preglednico 6), je dejstvo, da se asimetrija s starostjo spreminja. Bistveno povečana asimetrija rogovja lanščakov potrjuje domnevo, da je ta starostna kategorija, ki je v obdobju intenzivne telesne rasti, podvržena večjim razvojnim motnjam in močnejšemu socialnemu stresu kot odrasli osebki, zato ni primerna za izvedbo korektnih FA analiz.

Z vidika razvoja nove metode bioindikacije je že v začetni fazi potrebna zadostna standardizacija postopka. Pri tem je pomembno, da se FA med dvema kategorijama odraslih srnjakov značilno razlikuje v dveh znakih – dolžini veje in dolžini prednjega parožka (Preglednica 6). Medtem ko je za dolžino veje ugotovitev v skladu z dosedanjimi dognanji (PELABON / VAN BREUKELEN 1998), je porast FA dolžine prednjega parožka s starostjo presenetljiv. Vendar je znano, da imajo mladi srnjaki prednje parožke bistveno bolj razvite kot stari (SIMONIČ 1976, glej tudi preglednico 6); le-tim eden izmed prednjih parožkov dokaj pogosto manjka, zaradi česar je povečana asimetrija DPP s starostjo lažje razumljiva. Značilne razlike med mladimi in starimi srnjaki v velikosti asimetrije DV in DPP pojasnjujejo odklon od normalnosti porazdelitve obeh znakov (Preglednica 4) – očitno je, da vzorec sestavljata dve skupini, od katerih ima ena večjo in druga manjšo idealno FA (*leptokurtic II tip*). Čeprav je v tem primeru asimetrija odraz razvojnih motenj in jo je dopustno uporabiti za indikacijo stresnih razmer, lahko razlike v starostni strukturi vplivajo na ugotovljene razlike v velikosti FA med vzorci (glej PALMER / STROBECK 1992). Ker je starost srnjakov tudi po uplenitvi nemoogoče natančno določiti, smo DV in DPP izpustili iz nadaljnjih analiz; že napačna določitev starosti manjšega števila živali bi namreč lahko pomembno vplivala na rezultate.

V nasprotju z dolžino rogovja asimetrija čelnega nastavka s starostjo ne upada značilno (Levenov test za vse tri starostne kategorije: $F_{(2, 127)} = 1,1974$, $p = 0,31$). Vendar nastavki s starostjo

značilno rastejo (ANOVA: $F_{(2, 126)} = 196,94^{***}$), kar lahko vpliva na korektnost primerjave med vzorci (glej PALMER 1994); zaradi tega smo tudi ta znak izpustili iz nadaljnjih analiz. V primeru obsežnejše raziskave asimetrije rogovja srnjakov, ki bi omogočala korektno obdelavo podatkov znotraj starostnih kategorij, pa imajo vsi trije izpuščeni znaki (DV, DPP in PN) zaradi enostavnosti meritev in izpolnjevanja potrebnih statističnih pogojev dobro perspektivo v FA analizah.

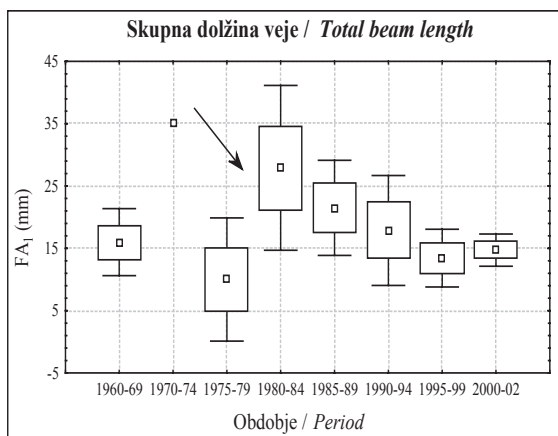
3.7 FA ROGOVJA KOT BIOINDIKATOR ONESNAŽENOSTI OKOLJA

ANTLER FA AS A BIOINDICATOR OF ENVIRONMENTAL POLLUTION

3.7.1 Spreminjanje FA rogovja srnjakov iz Šaleške doline v obdobju 1961 – 2002

Temporal variability of antler asymmetry in the Šalek Valley (period 1961 – 2002)

Časovno spreminjanje asimetrije rogovja srnjakov, uplenjenih v zadnjih štiridesetih letih v Šaleški dolini, je prikazano na sliki 3. Med petletnimi obdobji (v krajšem obdobju analiza sprememb v FA ni smiselna, saj izpostavljenost stresu ne povzroči takojšnjih odzivov v populacijah prostoživečih živali) obstajajo značilne razlike v asimetriji SDV (Levenov test: $F_{(7, 177)} = 2,0638^*$, z značilno večjo vrednostjo FA_1 v obdobju 1980/84 v primerjavi z obdobji 1975/79, 1995/99 in 2000/02), medtem ko so razlike v DZP na meji značilnosti ($F_{(7, 207)} = 1,8774$, $p = 0,07$).



Slika 4: Časovno spreminjanje FA rogovja srnjakov, uplenjenih v obdobju 1961 – 2002 v Šaleški dolini ($n_1 = 4$, $n_2 = 1$, $n_3 = 6$, $n_4 = 12$, $n_5 = 20$, $n_6 = 14$, $n_7 = 16$, $n_8 = 112$; puščica prikazuje začetek obdobja z dovolj velikim n)

Figure 4: Temporal changes in the FA of antlers of roe deer, shot in the Šalek Valley in the period 1961 – 2002 (for n , see Slovene title of this figure; arrow indicates start of the period with a sufficient sample size)

FA pred letom 1980 je zaradi majhnega vzorca ($n < 10$ za vsa obdobja) zelo nezanesljivo določena, zato domnevamo, da je bila asimetrija rogovja največja v začetku osemdesetih let, kasneje pa je upadla. To potrjuje tudi izračun korelacijskih koeficientov linearne regresije med letom uplenitve po letu 1980 ($x_{1980} = 0$, $x_{1981} = 1$ itd.) in absolutno "L–D razliko" znaka (DZP: $n = 201$, $r = -0,06$, $p = 0,42$; SDV: $n = 174$, $r = -0,25^{***}$). Za obdobje po letu 1980 je trend upada asimetrije za SDV skladen z upadom vsebnosti Pb v rogovju srnjakov (POKORNY 2003, POKORNY / RIBARIČ-LASNIK / GLINŠEK 2004), kar bi lahko pomenilo, da spremembe v onesnaženosti okolja vplivajo na spremembe v asimetriji rogovja srnjakov.

Zgornjo domnevo potrjuje primerjava med dvema obdobjema, ki se bistveno razlikujeta po emisijah onesnažil (le-te so podane v ROTNIK / RIBARIČ-LASNIK 2002) – pred izgradnjo naprave za razžveplanje dimnih plinov na 4. bloku TEŠ in po njej. Asimetrija skupne dolžine veje, ki je izmed vseh proučevanih znakov verjetno najprimernejši indikator okoljskega stresa (v primeru meritev enodimenzionalnih znakov SDV najbolje odraža energetski vložek v tvorbo rogovja, kar potrjuje tudi najmočnejša soodvisnost z maso rogovja; npr. $r_{SDV} = 0,62^{***}$ vs. $r_{DZP} = 0,50^{***}$), je bila v obdobju po izgradnji razžveplalne naprave značilno manjša kot pred letom 1995 (Preglednica 7). Ker se povprečne velikosti nobenega izmed proučevanih znakov med obdobjema ne razlikujejo (zmanjšana FA ni posledica večje velikosti znaka), je očitno, da so se med obema obdobjema zgodili pomembni dogodki, ki so vplivali na manjšo izpostavljenost populacije srnjadi stresnim razmeram.

Ugotovitev potrjuje tudi značilno zmanjšanje celokupne asimetrije vseh ustreznih znakov rogovja odraslih srnjakov ($FA_{11} = \sum_{\text{razlik}} [|DV| + |DPP| + |DZP| + |SDV| + |PN|]$). Pri izračunu slednje je sicer potrebno upoštevati moteč vpliv starosti (za DV in DPP; glej poglavje 3.6), saj se starostna struktura odraslih srnjakov med obema obdobjema značilno razlikuje (delež mladih srnjakov pred izgradnjo naprave za razžveplanje dimnih plinov: $d_{\text{mladih}} = 47,2\%$; po izgradnji: $d_{\text{mladih}} = 67,2\%$; χ^2 -test: $p < 0,05$). Kljub potencialnemu vplivu starosti pa skladnost sprememb obeh indeksov po izgradnji razžveplalne naprave nakazuje, da spremembe v onesnaženosti okolja lahko vplivajo na spremembe v velikosti asimetrije rogovja srnjakov.

Preglednica 7: Razlike v velikosti asimetrije rogovja odraslih srnjakov, uplenjenih pred izgradnjo razžveplalne naprave (RŽN) na 4. bloku TEŠ in po njej (podane so aritmetične sredine z odklonom zaupanja; indeks FA_4 predstavlja varianco, indeks FA_{11} pa celokupno asimetrijo)

Table 7: Differences in FA of antlers of adult roe deer, shot before and after the construction of the desulphurization device (RŽN) at the fourth unit of the ŠTPP (arithmetic means with confidence limits are given; FA_4 presents variance, while FA_{11} presents total asymmetry)

Znak ^(a) Trait ^(a)	Obdobje (RŽN) Period (RŽN)	n	(L+D)/2 ^(a) [mm]	FA_4 ^(a) [mm]	FA_4 ^(a)	FA_{11} ^(b) [mm]	Var (FA_{11})
DPP	pred / before	65	$31,9 \pm 3,8$	$8,0 \pm 1,7$	44,3438	/	/
	po / after	149	$32,0 \pm 2,5$	$7,4 \pm 1,1$	41,7716	/	/
	razlike / differences ^(a)		$t = 0,04$; $p = 0,97$	$t = 0,60^{NS}$	$F = 1,06^{NS}$	/	/
SDV	pred / before	56	$261,5 \pm 10,7$	$20,6 \pm 4,9$	327,7610	/	/
	po / after	128	$261,3 \pm 7,1$	$14,6 \pm 2,3$	179,7923	/	/
	razlike / differences ^(a)		$t = 0,04$; $p = 0,97$	$t = 2,54^{**}$	$F = 1,82^{**}$	/	/
FA_{11}	pred / before	53	/	/	/	$47,9 \pm 9,1$	1080,12
	po / after	128	/	/	/	$39,2 \pm 4,5$	652,43
	razlike / differences ^(a)		/	/	/	$t = 1,91^*$	$F = 1,66^*$

Opombe / Notes:

(a) Glej opombe pod preglednico 6 / See notes below Table 6.

(b) $FA_{11} = \sum_{\text{razlik/differences}} [|DV| + |DPP| + |DZP| + |SDV| + |PN|]$.

Seveda upad asimetrije rogovja, ki kaže na manjšo izpostavljenost osebkov razvojnim motnjam od začetka osemdesetih let proti koncu raziskovalnega obdobja, ni nujno posledica manjše onesnaženosti okolja. Na upad FA bi lahko vplivale tudi spremembe v velikosti populacije (PELABON / VAN BREUKELEN 1998) oziroma upad številčnosti srnjadi v drugi polovici devetdesetih let v primerjavi z obdobjem kulminacije med leti 1990 in 1994. Vendar je po letu 1999 številčnost vrste zopet v porastu, v celotnem obdobju po letu 1990 pa je bila bistveno večja kot v osemdesetih letih (lastni podatki o dinamiki odstrela srnjadi v Šaleški dolini), zato je le malo verjetno, da bi spremembe v populacijski gostoti vplivale na trend upada asimetrije rogovja v tem obdobju. Kljub malo verjetnemu vplivu sprememb številčnosti srnjadi na zmanjšanje FA pa predstavljen trend upada asimetrije zgolj nakazuje možnost vpliva onesnaženosti okolja nanjo, ne potrjuje pa ga direktno. Za neposredno potrditev vpliva obremenjenosti s težkimi kovinami na velikost FA rogovja predstavljamo v nadaljevanju povezavo med vsebnostmi Pb in asimetrijo rogovja srnjakov, uplenjenih v Šaleški dolini.

3.7.2 Vsebnosti Pb in nihajoča asimetrija rogovja srnjakov iz Šaleške doline Pb levels and fluctuating asymmetry of roe deer antlers from the Šalek Valley

Odvisnost nihajoče asimetrije rogovja od vsebnosti Pb v njem smo skušali določiti z izračunom korelacijskega koeficienta linearne regresije, in sicer na treh ravneh (Preglednica 8): (a) individualni (za vsako posamezno rogovje, ne glede na leto uplenitve); (b) letni (za povprečne vrednosti v posameznih letih); (c) generacijski (za povprečne vrednosti v daljših časovnih obdobjih). Upošteva se znano dejstvo, da FA kot indikator stresa odkriva predvsem razlike v izpostavljenosti med populacijami in ne med posameznimi osebki znotraj iste populacije (CLARKE 1994), lahko morebiten vpliv izpostavljenosti Pb pričakujemo predvsem na generacijski ravni (t. j. med posameznimi generacijami srnjadi, ki so v časovnih primerjavah analogne populacijam v prostorskih primerjavah), medtem ko na individualni ravni ni verjeten. Podobno je malo verjeten tudi vpliv na letni ravni, in sicer zaradi: (I) majhne velikosti vzorca v posameznih letih, kar lahko vpliva predvsem na ugotovitve o FA (individualni vpliv je zanj bistveno večji kot za vsebnosti Pb v rogovju, za katere je znotraj posameznih let značilna relativno majhna variabilnost); (II) časovnega zamika med spremembami v onesnaženosti okolja (zaradi zelo majhne mobilnosti Pb iz tal v rastline je srnjad izpostavljena predvsem Pb na površini nadzemnih delov rastlin, ki izvira iz zračnega depozita v relativno kratkem časovnem obdobju; vsebnosti Pb v rogovju so zato močno odvisne od emisij v istem letu (POKORNY 2003)) in v odzivnosti srnjadi (emisije ne vplivajo takoj oz. neposredno na spremembe razvojne stabilnosti, temveč le-to spremenijo posredno, t. j. prek vpliva na kakovost hrane in na spremenjeno encimatsko ravnovesje v organizmu).

Preglednica 8: Parametri linearne regresije med vsebnostmi Pb v rogovju in njegovo asimetrijo na individualni, letni ter generacijski ravni

Table 8: Parameters of linear regression between Pb level in roe deer antlers and their FA on the individual, annual and generation level

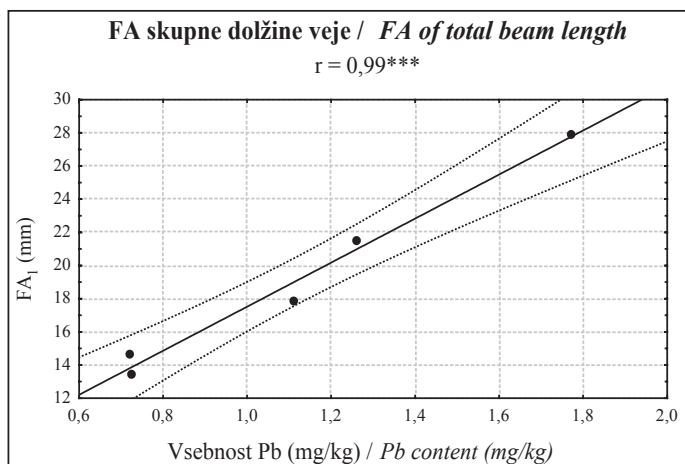
	Individualna raven ^(a) / Individual level			Letna raven / Annual level			Generacijska raven ^(b) / Generation level		
	n	r	p	n	r	p	n	r	p
DZP	56	0,29	<0,05	22	0,29	0,20	5	0,54	0,34
SDV	54	0,15	0,27	22	0,32	0,15	5	0,99	<0,001

Opombe / Notes:

- (a) Po opravljeni log-transformaciji Pb vsebnosti / Log-transformation of Pb levels was employed.
 (b) Zaradi majhnega vzorca pred letom 1980 je upoštevanih le pet obdobji (1980/84, 1985/89, 1990/94, 1995/99 in 2000/02) / Due to small sample size before 1980 only five periods (see above) were considered.

Korelacijski koeficienti so za oba znaka rogovja pozitivni; v dveh primerih (DZP na individualni, SDV na generacijski ravni) se ς (cenilka zanj je r) značilno razlikuje od 0

(Preglednica 8). Zlasti zelo močna soodvisnost med povprečnimi vsebnostmi Pb v rogovju srnjakov in povprečno vrednostjo indeksa FA_1 za SDV v petletnih obdobjih (Slika 4) kaže, da izpostavljenost svincu dejansko vpliva na asimetrijo rogovja. Podobno so pozitivno soodvisnost med vsebnostmi Pb v notranjih organih gozdnih rovk (*Sorex araneus* L.) in velikostjo asimetrije njihovih spodnjih čeljusti (na ravni populacij) ugotovili v bližini velike topilnice svinca na Finskem (PANKAKOSKI *et al.* 1994). Skladnost obeh raziskav kaže, da je potrebno v kopenskih ekosistemih upoštevati Pb kot zelo pomemben dejavnik, ki lahko vpliva na razvojno stabilnost različnih živalskih vrst, in da lahko to soodvisnost ugotovimo z uporabo sorazmerno enostavne metode, t. j. z meritvami nihajoče asimetrije pravilno izbranih bilateralnih znakov.



Slika 5: Soodvisnost med povprečnimi vsebnostmi Pb v rogovju in asimetrijo (FA_1) skupne dolžine rogovja srnjakov, uplenjenih v petletnih obdobjih (1980/84, 1985/89, 1990/94, 1995/99, 2000/02) v Šaleški dolini

Figure 5: Correlation between mean Pb level and asymmetry (FA_1) of the total length of antlers of roe deer, shot in the Šalek Valley in five-year intervals (1980/84, 1985/89, 1990/94, 1995/99 and 2000/02, respectively)

Čeprav med FA rogovja srnjakov in onesnaženostjo okolja na pogled ni neposredne povezave, lahko slednja vendarle vpliva na razvojno stabilnost populacij, in sicer s spremenjenimi energetskimi tokovi v združbi ter tudi znotraj posameznega osebka. Domnevamo, da predstavlja izpostavljenost Pb razvojno motnjo za tvorbo rogovja srnjakov bodisi: (a) neposredno v samem procesu rasti rogovja (substitucija kalcijevih s svinčevimi ioni, vpliv na živčevje oz. na center za tvorbo rogovja); (b) posredno v organizmu prek vpliva na encimatsko delovanje in presnovo, kar lahko ima za posledico spremenjeno energetsko ravnovesje osebka; (c) posredno prek spremenjene kakovosti hrane in zmanjšane primarne produktiv-

nosti življenjskih združb (potencialen vpliv na energetsko vrednost in vrstno sestavo rastlin). Seveda ob prikazani soodvisnosti med povprečnimi vsebnostmi Pb v rogovju in velikostjo FA v petletnih obdobjih (le-ta je lahko kljub značilni korelaciji tudi artefakt enakega časovnega trenda obeh spremenljivk) ne moremo izključiti nekaterih drugih dejavnikov stresa, ki bi lahko v proučevanem obdobju vplivali na razvojno stabilnost procesa tvorbe rogovja srnjakov. Čeprav so številni raziskovalci ugotovili vpliv onesnaženosti okolja na povečano FA (zbrano v POKORNY 2004), nihajoča asimetrija ni specifičen, temveč je univerzalen bioindikator multiplega okoljskega in genetskega stresa. Vendar je populacija srnjadi v Šaleški dolini izpostavljena le nekaterim izmed stresnih dejavnikov, ki jih PALMER (1996) navaja kot najpogostejše povzročitelje povečane asimetrije – (a) notranji dejavniki: hibridizacija, kromosomske aberacije in parjenje znotraj sorodstva; (b) zunanji dejavniki: klimatski ekstremi, pomanjkanje hrane, prevelika populacijska gostota, inducirana kompeticija zaradi naseljevanja neavtohtonih vrst, izpostavljenost zajedavcem in onesnaženost okolja.

Parjenje znotraj ožjega sorodstva je za zelo številčno populacijo srnjadi v Sloveniji malo verjetno, saj je dosedanja struktura odzema juvenilnih osebkov moškega spola spodbujala za izmenjavo genov nujno potrebne migracije mladih samcev (glej POKORNY 2000); zaradi tega je genetska variabilnost srnjadi pri nas večja kot v drugih državah srednje Evrope in v porečju Donave (MILOŠEVIČ-ZLATANOVIČ *et al.* 1997). Hibridizacija se pri populacijah prostoživečih živali ne pojavlja, zato lahko izmed genetskih (notranjih) dejavnikov stresa na FA rogovja srnjadi potencialno vplivajo zgolj kromosomske aberacije, ki pa so same po sebi v večini primerov posledica onesnaženosti okolja (GLASENČNIK *et al.* 2002).

Tudi iz skupine zunanjih dejavnikov stresa jih lahko večino *a priori* izločimo. Kljub naselitvi damjakov v letu 1973 ni ta vrsta svojega areala nikoli razširila zunaj zanjo habitatno optimalnega ugrezninskega območja velenjskega premogovnika (POKORNY 1999), zato inducirano povzročeno medvrstno tekmovanje ne more vplivati na asimetrijo rogovja srnjakov v širšem območju Šaleške doline. Mozaična gozdnato-agrarna krajina proučevanega območja predstavlja za srnjad optimalen habitat, zato je verjetnost stresa zaradi klimatskih ekstremov ali pomanjkanja hrane *per se* malo verjetna. Na slednjo bi potencialno lahko vplivala morebitna prevelika številčnost populacije, ki lahko povzroči tudi socialni stres zaradi intenzivnih znotrajvrstnih odnosov; ker pa poteka proces tvorbe rogovja v zimskem času, ko živi srnjad v večjih družinskih skupnostih, srnjaki pa zaradi majhne količine testosterona v krvi niso agresivni do sovrstnikov (SIMONIČ 1976), je vpliv socialnega stresa na FA rogovja srnjakov malo verjeten (toda glej PELABON / VAN BREUKELEN 1998). Velika populacijska gostota pa lahko ima za posledico bistveno večjo okuženost z zajedavci – enim najpomembnejših dejavnikov povečane asimetrije rogovja nekaterih vrst jelenov (npr. FOLSTAD / ARNEBERG / KARTER 1996). Najpomembnejši stresorji,

ki lahko vplivajo na velikost asimetrije rogovja srnjakov v Šaleški dolini, so torej predvsem zajedavci in onesnaženost okolja, potencialno pa tudi velika populacijska gostota.

Kljub temu da ne moremo povsem izključiti motečega vpliva ostalih dejavnikov, predstavljeni rezultati vendarle kažejo, da je nihajoča asimetrija rogovja srnjakov lahko (na ravni generacij oz. populacij) zelo dober odzivni bioindikator onesnaženosti okolja (vsaj s Pb). Ob nekaterih spremljajočih raziskavah (opredelitev vpliva zajedavcev in populacijske gostote na velikost FA; iskanje inherentnih mehanizmov, ki povzročajo odklon od idealne simetrije) je nihajoči asimetriji smiselno v prihodnje posvetiti večjo pozornost. Lahko je namreč odličen bioindikacijski pripomoček, ki omogoča zgodnje (pravočasno), enostavno in racionalno spremljanje odziva prostoživečih živali na izpostavljenost onesnažilom v prostoru in času.

4 ZAKLJUČKI **CONCLUSIONS**

Na začetku enaindvajsetega stoletja, ko z naraščajočo urbanizacijo, industrializacijo in globalizacijo narašča pritisk na (so)naravne ekosisteme, postajajo vedno dragocenejšje informacije o onesnaženosti okolja ter o bioloških vplivih onesnažil na življenjsko združbo in njene sestavne dele. Istočasno se zaradi vedno strožjih okoljevarstvenih predpisov, predvsem pa večje okoljske ozaveščenosti in pritiskov javnosti na velikih točkovnih virih pospešeno izvajajo ukrepi za zmanjšanje emisij strupenih snovi v okolje; posledično postajajo vedno pomembnejše metode, ki omogočajo spremljanje trendov v onesnaženosti okolja in uspešnosti izvedenih sanacijskih ukrepov. Za pridobitev naštetih informacij je potrebna uporaba (sicer neobveznih) bioindikatorskih metod, organizmov in vrst; med slednjimi je v kopenskih ekosistemih še posebno primerna srnjad. Le-ta ustreza številnim kriterijem, ki jih mora izpolnjevati vrsta, ki jo želimo uporabiti v bioindikativne namene (npr. vseevropska razširjenost in pogostnost; teritorialen način življenja z majhnim arealom aktivnosti; relativno dolga življenjska doba; znatna stopnja akumulacije; možnost retrospektivnega pristopa; dostopnost številnih temeljnih informacij o vrsti; enostavno ter etično sprejemljivo vzorčenje).

Rogovje srnjakov je – zaradi svoje morfologije, velike sposobnosti kopičenja anorganskih onesnažil, vsakoletne intenzivne rasti v točno določenem obdobju leta (naravna standardizacija metode) in trofejne vrednosti (dostopnost vzorcev skozi čas) – zelo primeren ciljni organ za določitev prostorske ter časovne variabilnosti onesnaženosti okolja, in sicer tako v smislu akumulacijske kot tudi reakcijske bioindikacije. Z zbirko rogovja srnjakov,

uplenjenih v obdobju 1961 – 2002 v Šaleški dolini, smo že ugotovili izrazit in kontinuiran upad vsebnost Pb s časom, kar kaže, da se je onesnaženost okolja s tem elementom v območju stalno zmanjševala (POKORNY / RIBARIČ-LASNIK 2003). Zaradi specifične morfologije, energetske potratne rasti in njegove osnovne funkcije (sekundarni spolni znak) omogoča rogovje srnjakov tudi reakcijsko bioindikacijo (meritve nihajoče asimetrije kot kazalec onesnaženosti okolja oz. drugih vrst okoljskega stresa). Za uporabo FA kot pravočasnega indikatorja ogroženosti populacij, združb in ekosistemov je predvsem pomembno dejstvo, da se spremembe v razvojni stabilnosti (in posledično v velikosti FA) pokažejo bistveno pred upadom zdravstvenega stanja osebkov oz. dolgoživosti populacij.

Čeprav med FA rogovja in onesnaženostjo okolja na pogled ni neposredne povezave, lahko slednja vendarle predstavlja razvojno motnjo za populacije, in sicer s spremenjenimi snovnimi in energetskimi tokovi v združbi ter tudi znotraj posameznega osebk. Upad asimetrije rogovja po izgradnji razžveplalne naprave na TEŠ in zelo močna soodvisnost med povprečnimi vsebnostmi Pb v rogovju ter njegovo asimetrijo v petletnih obdobjih kažeta, da je onesnaženost okolja eden izmed pglavitnih dejavnikov stresa, ki vpliva na odklon od idealne simetrije tega bilateralnega organa. Vendar lahko na velikost FA, ki ni le specifičen, temveč je univerzalen kazalec stresnih razmer, vplivajo še številni drugi moteči faktorji (npr. gostota populacije in okuženost z zajedavci); le-tem je potrebno v prihodnje posvetiti večjo pozornost, saj bomo lahko tako dejansko ugotovili, kateri je tisti dejavnik, ki odločujoče vpliva na asimetrijo rogovja srnjakov.

V prispevku prikazani rezultati in soodvisnosti kažejo, da je nihajoča asimetrijo rogovja smiselno spremljati tudi v bodoče – bodisi kot indikator onesnaženosti ali kazalec usklajenosti številčnosti srnjadi z nosilno zmogljivostjo okolja. V primeru, da bi nadaljnje raziskave (v Šaleški dolini bomo vsakoletne meritve FA rogovja v treh lovskih družinah tudi v bodoče z veliko intenziteto opravljali takoj po bazenskem pregledu trofej) potrdile soodvisnost med populacijsko gostoto in asimetrijo rogovja srnjadi, bi slednja lahko postala enostavno in splošno uporabljn kazalec v kontrolni metodi, kar bi lahko bistveno izboljšalo upravljanje s populacijami te vrste.

5 SUMMARY

Insight into the spatial as well as the temporal effects of environmental pollution on the biocenosis can only be achieved by employing appropriate bioindicative methods, organisms or species. In terrestrial ecosystems, roe deer is one of the most sui-

table species for bioindication of environmental pollution since it fulfils the following required criteria: a suitable accumulation rate; some tissues (e.g. antlers) enable reliable retrospective studies; the species is not endangered and has an ecological optimum almost all over Europe; the species exhibits territorial behaviour with an average home range of far less than 100 ha; the ecological and physiological characteristics of the species are well known; it has a relatively long lifetime; and offers the possibility of ethically unquestionable sampling within the regular culling quota.

On account of their morphology, high accumulation rate, intensive annual growth in a well-defined period (self-standardisation of the method) and wide availability of historical samples, roe deer antlers represent a very suitable biomonitoring tool for different spatial as well as temporal comparisons. Beside accumulative bioindication (i.e. determination of pollutant contents) they also enable reactive bioindication through measurements of fluctuating asymmetry (FA). 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 and early-warning indicator of stressful conditions. Since antlers act as a secondary sexual character, which are particularly suitable for FA analysis, their asymmetry may perfectly reflect the ecological suitability of the habitat and probably also the quality of their owners.

Therefore, we measured FA of nine bilateral traits (antler length, length of both front and back tine, total beam length, two circumferences of beam, beam and pedicle diameter, coronet height) in the antlers of 282 roe deer, shot in the period 1961 – 2002 in the Šalek Valley. There, the largest Slovene Thermal Power Plant of Šoštanj, which has been emitting a huge amount of inorganic pollutants, is located. However, its emissions have dramatically decreased after the construction of desulphurisation devices in the late nineties. This requires an assessment of the influence of pollutants and the efficiency of rehabilitation measures on the biocenosis, which may also be done by FA measurements.

Determination of roe deer antler asymmetry is, for Slovenia, the spade-work in the field of FA studies, hence a great effort was put into obtaining some methodological and statistical backgrounds required for the development and correct employment of the new bioindicative method. Therefore, our aims were as follows: (a) selection of suitable traits, regarding the measurement error and presence/absence of directional asymmetry or antisymmetry as two interrupting forms of asymmetry; (b) selection of the most appropriate FA indices; (c) determination of the influence of animal age on FA; (d) assessment of the suitability of antler FA as an indicator of individual quality; (e) retrospective study of temporal variability in antler asymmetry, which should indicate

the influence of anthropogenic emissions on FA (comparison of five-year intervals as well as comparison of the situation before and after the construction of desulphurisation devices on the power plant); and (f) determination of correlation between Pb levels in antlers and their asymmetry on the individual, annual and generation level.

Our findings were as follows: (1) Five traits (antler length, length of both front and back tine, total beam length, and pedicle diameter) are suitable for FA analyses, since they fulfil the necessary statistical criteria; on the contrary, four traits are not adequate due to high measurement error (coronet height) or presence of antisymmetry (beam diameter and both beam circumferences, respectively). (2) A significant positive correlation between size and asymmetry exists in all traits; since there is a consensus that the size of roe deer antlers adequately reflects the quality of their owners, it seems that antler asymmetry does not reflect the quality of an individual. (3) FA of roe deer antlers significantly decreases with the age of the animal analysed; yearlings, whose antler asymmetry is not a suitable bioindicator of environmental pollution due to an incomplete ontogenetic development, have significantly higher FA in comparison with adults. (4) In the Šalek Valley, roe deer antler asymmetry has been decreasing since 1980; after the construction of desulphurization devices in the Šoštanj Thermal Power Plant it is significantly lower in comparison with the period before construction. (5) On the generation level, there is a significant positive correlation between mean Pb levels in antlers and their mean FA, which identifies environmental pollution as one of the main stressors causing deviation from perfect bilateral symmetry of roe deer antlers.

Although the principle of the influence of environmental pollution on the process of antler formation is less clear, it may represent developmental noise in terms of changed mass and energy drifts in the biocenosis (i.e. influence on the quality and species composition of ingested plants) as well as in an individual (i.e. substitution of Ca^{2+} with Pb^{2+} in the process of antler formation, influence on the nervous system or on enzymatic activity). However, it should be noted that FA, which is a universal indicator of stress rather than a specific bioindicator of environmental pollution, may also be influenced by some other stress-inducing factors (i.e. parasites or high population density). Nevertheless, our results indicated that FA analyses should be continued in the future – either as an early-warning system of environmental pollution or as an indicator of relation between the carrying capacity of habitats and the population density. In the case that future studies (measurements of roe deer antler's FA is ongoing project in the Šalek Valley) confirm the relation between population density and antler asymmetry, the latter may become a useful (simple as well as generally applicable) population management tool.

6 VIRI REFERENCES

- ALVAREZ, F., 1995. Functional directional asymmetry in fallow deer (*Dama dama*) antlers.- J. Zool. 236: 563-569.
- 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.
- ARNDT, U. / NOBEL, W. / SCHWEIZER, B., 1987. Bioindikatoren: Möglichkeiten, Grenzen und neue Erkenntnisse.- Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer, 388 s.
- 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.
- BATIČ, F., 1994. Bioindikacija onesnaženosti zraka in njen pomen pri vzpostavitvi integralnega monitoringa.- V: Batič, F. (ed.), Varstvo zraka – stanje in ukrepi za izboljšanje stanja v Sloveniji. Ljubljana, Zavod za tehnično izobraževanje, s. 12/1-12/10.
- 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.
- CLARKE, G. M., 1994. Developmental stability analysis: an early-warning system for biological monitoring of water quality.- Austral. Biol. 7: 94-104.
- FADDA, C. / FAGGIANI, F. / CORTI, M., 1997. A portable device for the three dimensional landmark collection of skeletal elements of small mammals.- Mammalia 61: 622-627.
- FOLSTAD, I. / ARNEBERG, P. / KARTER, A. J., 1996. Antlers and parasites.- Oecologia 105: 556-558.
- GLASENČNIK, E. / RIBARIČ-LASNIK, C. / MÜLLER, M. / GRILL, D. / BATIČ, F., 2002. Impact of air pollution on genetic material of the shallot (*Allium cepa* L. var. *ascalonicum*) exposed in the vicinity of major Slovene local emission sources in 1999.- Phytol. (Horn) 42: 237-250.
- HEWISON, A. J. M. / VINCENT, J. P. / ANGIBAUT, J. M. / DELORME, D. / VAN LAERE, G. / GAILLARD, J. M., 1999. Tests of estimation of age from tooth wear on roe deer of known age: variation within and among populations.- Can. J. Zool. 77: 58-67.
- JOP, K., 1979. Quality evaluation of roe-deer antlers from an industrial region in southern Poland.- Acta Theriol. 24: 23-34.
- KOTAR, M., 1997. Kvantitativne metode raziskovanja: interno gradivo za podiplomski študij gozdarstva in gospodarjenja z obnovljivimi gozdnimi viri.- Neobjavljeno.
- KRUUK, L. E. B. / SLATE, J. / PEMBERTON, J. M. / 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.
- KRŽE, B., 2000. Srnjad: biologija, gojitev, ekologija.- Ljubljana, Zlatorogova knjižica, Lovska zveza Slovenije, 271 s.
- LAGESEN, K. / FOLSTAD, I., 1998. Antler asymmetry and immunity in reindeer.- Behav. Ecol. Sociobiol. 44: 135-142.
- MALYON, C. / HEALY, S., 1994. Fluctuating asymmetry in antlers of fallow deer, *Dama dama*, indicates dominance.- Anim. Behav. 48: 248-250.
- MARKUSSON, E. / FOLSTAD, I., 1997. Reindeer antlers: visual indicators of individual quality?- Oecologia 110: 501-507.
- MERILÄ, J. / BJÖRKLUND, M., 1995. Fluctuating asymmetry and measurement error.- Syst. Biol. 44: 97-101.

- MILOŠEVIĆ-ZLATANOVIĆ, S. / CRNOBRNJA-ISAILOVIĆ, J. / SAVIĆ, I. R. / STAMENKOVIĆ, S., 1997. Genetic variability of roe deer populations (*Capreolus capreolus* L.) from northeast Yugoslavia.- Z. Säugetierkunde 62: 339-349.
- MØLLER, A. P., 1990. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality.- Anim. Behav. 40: 1185-1187.
- MØLLER, 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.
- NACHMAN, G. / HELLER, K. E., 1999. Fluctuating asymmetry as an index of fitness: causality or statistical artifact?- Oikos 86: 357-365.
- 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. / 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. / 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.
- 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.
- PETERLE, T. J. / SAWICKA-KAPUSTA, K., 1991. Pollution effects on wildlife: conveners' report.- V: Bobek, B. / Perzanowski, K. / Regelin, W. (eds.), Global trends in wildlife management. Trans. 18th IUGB Congress, Krakow, Swiat Press, s. 441-443.
- POKORNY, B., 1999. Vrednotenje prisotnosti damjaka (*Dama dama*) na ugrezninskem območju velenjskega premogovnika.- Zb. Gozd. Les. 60: 53-83.
- POKORNY, B., 2000. Je povečan odstrel mladičev smjadi smiseln?- Lovec 83: 322-325.
- POKORNY, B., 2001. Asimetrija rogovja smjadi kot odzivni bioindikator na vplivnem območju TEŠ.- DP-5/02/01, Velenje, ERICo Velenje, 63 s.
- POKORNY, B., 2003. Notranji organi in rogovje smjadi (*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 (s poudarkom na asimetriji rogovja cervidov) kot zgodnji pokazatelj stresa: principi, dosedanja dognanja in možnosti uporabe.- Zb. Gozd. Les. 73: 137 - 159.
- POKORNY, B. / RIBARIČ-LASNIK, C., 2003. Svinec v rogovju smjakov.- Lovec 86: 229-234.
- POKORNY, B. / RIBARIČ-LASNIK, C. / GLINŠEK, A., 2004. Roe deer antlers as a historical bioindicator of lead pollution in the Šalek Valley, Slovenia.- J. Atmosf. Chem., v tisku.
- POKORNY, B. / RIBARIČ-LASNIK, C. / DOGANOC, D. Z. / ADAMIČ, M., 2001. Ledvice smjadi (*Capreolus capreolus* L.) kot bioindikator onesnaženosti okolja s težkimi kovinami.- Zb. Gozd. Les. 64: 143-186.
- POMORY, C. M., 1997. Fluctuating asymmetry: biological relevance or statistical noise?- Anim. Behav. 53: 225-227.
- ROTNIK, U. / RIBARIČ-LASNIK, C., 2002. Termoelektrama Šoštanj: letno poročilo 2001.- Šoštanj, Termoelektrama Šoštanj, 154 s.
- SAWICKA-KAPUSTA, K., 1979. Roe deer antlers as bioindicators of environmental pollution in southern Poland.- Environ. Pollut. 19: 283-293.

- SIMMONS, L. W. / TOMKINS, J. L. / MANNING, J. T., 1995. Sampling bias and fluctuating asymmetry.- Anim. Behav. 49: 1697-1699.
- SIMONIČ, A., 1976. Srnjad – biologija in gospodarjenje.- Ljubljana, Lovska zveza Slovenije, Zlatorogova knjižica, 606 s.
- 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.
- STATSOFT, Inc., 1999. Statistica for Windows 5.5 ('99 Edition).- Tulsa, StatSoft, CD-ROM.
- SULLIVAN, M. S. / ROBERTSON, P. A. / AEBISCHER, N. A., 1993. Fluctuating asymmetry measurement.- Nature 361: 409-410.
- SWADDLE, J. P. / WITTER, M. S. / CUTHILL, I. C., 1994. The analysis of fluctuating asymmetry.- Anim. Behav. 48: 986-989.
- ŠALEJ, M., 1999. Historično-geografski oris Šaleške doline in njenega obrobja.- V: Ravnikar, T. / Brišnik, D. (eds.), Velenje: razprave o zgodovini mesta in okolice. Velenje, Mestna občina Velenje, s. 10-19.
- 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.
- VARIČAK, V., 1998. Ocenjevanje lovskih trofej.- Ljubljana, Magnolija, s. 91-100.
- WAHLSTRÖM, L. K., 1994. The significance of male-male aggression for yearling dispersal in roe deer (*Capreolus capreolus*).- Behav. Ecol. Sociobiol. 35: 409-412.
- WITTIG, R., 1993. General aspects of biomonitoring heavy metals by plants.- V: Markert, B. (ed.), Plants as biomonitors: indicators for heavy metals in the terrestrial environment. Weinheim, VCH Verlagsgesellschaft, s. 1-27.

ZAHVALA

ACKNOWLEDGEMENTS

Delo je nastalo 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 omogočila Termoelektrarna Šoštanj ter Ministrstvo za šolstvo, znanost in šport. Zahvaljujemo se prof. dr. Marijanu Kotarju in prof. dr. Francu Batiču, ki sta s svojimi nasveti in idejami pripomogla k večji kakovosti prispevka. Za pomoč pri opravljanju meritev smo hvaležni Meti Zaluberšek, sodelavki z Inštituta za ekološke raziskave ERICo Velenje.