

Variabilnost spodnje čeljustnice navadnega jelena (*Cervus elaphus*) v Sloveniji: ontogenetski razvoj in geografska raznolikost

Mandible variability of red deer (Cervus elaphus) in Slovenia: ontogenetic development, and geographic difference

Polona Rupnik¹, Tina Klenovšek², Boštjan Pokorny^{3,4}

¹ polona.rupnik@gmail.com, Geodetski zavod Celje d. o. o., Cesta XIV. divizije 10, 3000 Celje

² Fakulteta za naravoslovje in matematiko, Univerza v Mariboru, Koroška cesta 160, 2000 Maribor

³ Visoka šola za varstvo okolja, Trg mladosti 7, 3320 Velenje

⁴ Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 Ljubljana

Izvleček

Namen raziskave je bil analizirati morfološko variabilnost v velikosti in obliki leve polovice spodnje čeljustnice (leve spodnjočeljustne kosti) navadnega jelena (*Cervus elaphus*) z vidika postnatalnega ontogenetskega razvoja in morebitnih razlik med območji. V raziskavi smo uporabili metode geometrijske morfometrije, ki omogočajo ločeno analiziranje velikosti in oblike struktur. V analizo smo vključili 325 spodnjih čeljustnic mladičev (telet obeh spolov) in enoletnih živali (lanščakov in junic) iz devetih lovskoupravljavskih območij (LUO) v Sloveniji. Z analizo ontogenetske alometrije smo ugotovili, da je med rastjo variabilnost v obliki tesno povezana z velikostjo čeljustnic. Med starostnima skupinama smo največjo variabilnost oblike čeljustnice ugotovili na predelu, kjer izraščajo meljaki. Med teleti in enoletnimi živalmi je bila razlika v velikosti in obliki čeljustnic izrazita v vseh LUO-jih. Jelenjad iz Pomurskega LUO je imela največje čeljustnice. Ugotovili smo tudi variabilnost v obliki čeljustnic. Največja razlika v obliki čeljustnic telet je bila med Pomurskim in Notranjskim LUO, pri enoletnih živalih pa med Gorenjskim in Pomurskim oz. Gorenjskim in Primorskim LUO.

Gljučne besede: spodnje čeljustnice, jelenjad, geometrijska morfometrija, ontogenija, alometrija, geografska variabilnost.

Abstract

We aimed to analyze morphological variability in the shape and size of the left hemimandible of red deer (Cervus elaphus) in reference to post-natal ontogenetic development and geographical origin. We employed geometric morphometrics, a method which enables separate analysis of the structure's shape and size. The sample included 325 mandibles of calves and yearlings of both sexes harvested in nine hunting management districts (HMD) in Slovenia. Analysis of ontogenetic allometry revealed that variability in shape during growth is closely related to the size of the mandible. The largest difference in mandible shape between both age-groups occurred at the place where molars grow out. The difference in size and shape of the mandibles of calves and yearlings was present in all HMD. Analysis of geographic variability revealed that animals from Pomursko HMD had the largest mandibles. Red deer also display variability in mandible shape. The largest difference in mandibular shape in calves was found between Pomursko and Notranjsko HMD, while in yearlings, the largest difference was noted between Gorenjsko and Pomursko and Gorenjsko and Primorsko HMD respectively.

Keywords: mandible, red deer, geometric morphometrics, ontogenesis, allometry, geographic variability.

1 Uvod

V kopenskih ekosistemih so ena ključnih živalskih skupin prostoživeči parkljarji oz. sodoprsti kopitarji, ki so tudi lovskoupravljavsko najpomembnejša skupina divjadi (Apollonio in sod., 2017). Zaradi evidentiranja in spremljanja demografskih značilnosti odvzetih parkljarjev, torej za adaptivno upravljanje s populacijami, morajo lovci v Sloveniji vsako leto zbrati vse spodnje čeljustnice (oz. njihove leve polovice) odvzete parkljaste divjadi, razen gamsov (*Rupicapra rupicapra*), muflonov (*Ovis musimon*) in kozorogov (*Capra ibex*). Vsaka čeljustnica mora biti sledljivo označena z zaporedno številko odvzema, mnogi atributni podatki o posameznem osebkju pa so pod številko zbrani v Osrednjem slovenskem lovsko-informacijskem sistemu (Levanič, 2018). Zbrane in sledljivo evidentirane spodnje čeljustnice in zobovje v njih so vir dragocenih informacij o posameznih osebkih, biologiji vrst in njihovem življenjskem okolju. Podatke o velikosti čeljustnic in njeni variabilnosti je mogoče uporabiti tudi v lovskoupravljavske namene oz. kot kazalnik v kontrolni metodi upravljanja populacij (Pokorny in Jelenko Turinek, 2018).

V Sloveniji je bil v preteklosti raziskovalni potencial zbranih čeljustnic prostoživečih parkljarjev delno izkoriščen predvsem za evropsko srno/srnjad (*Capreolus capreolus*), npr. za izboljšanje ocenjevanja starosti osebkov (Črep, 2013) ter za pridobivanje informacij o onesnaženosti okolja in izpostavljenosti ter odzivih osebkov oz. populacij (Jelenko in Pokorny, 2010; Jelenko in sod., 2010; Jelenko, 2011; Hudej, 2013), vključno s pojavljanjem različnih nepravilnosti (npr. v številu zob) in obolenj, kot sta aktinomikoza in hipoplazija sklenine (Konjevič in sod., 2011, 2012; Đurić, 2014). Za to vrsto so raziskovalci ugotavljali tudi časovne in prostorske značilnosti rasti spodnjih čeljustnic mladičev (Jelenko in sod., 2012) in značilnosti njihovega ontogenetskega razvoja (Mikuž, 2015). Z uporabo geometrijske morfometrije je slednja ugotovila, da se v Sloveniji ontogenetske krivulje srnjadi med območji razlikujejo, jim je pa skupen strm začetek (pospešena rast v začetku življenja).

Čeljustnice te vrste intenzivno rastejo do četrtega meseca starosti, nato se rast upočasni. Taka dinamika je najverjetneje povezana z vremenskimi razmerami oz. z letnimi časi in temperaturami, življenjske razmere v prvih mesecih življenja srnjadi pa določajo končno velikost in fitnes osebkja.

V nasprotju s srnjadjo je pri nas za navadnega jelena/jelenjad (*Cervus elaphus*) raziskovalni potencial čeljustnic še domala neizkoriščen. Razen določitve najpogostejših nepravilnosti (Kelher, 2013; Pokorny in Jelenko Turinek, 2018) oz. zanesljivosti okularnega ocenjevanja starosti jelenjadi (Pokorny in sod., 2012) v preteklosti ni bilo raziskav na čeljustnicah te vrste, čeprav je vrsta zelo zanimiva tudi z ontogenetskega vidika. Osebkji te vrste namreč v prvem življenjskem letu (teleta) intenzivno rastejo; hitra dinamika rasti je vidna tudi v drugem letu starosti (tj. pri enoletnih živalih – lanščakih in junicah), pozneje se upočasni. Večina telesnih delov doseže končno velikost v razredu srednje starih (5- do 9-letnih) živali (Hafner, 2008). Azorit in sod. (2003) so ugotovili, da na končno velikost čeljustnic, ki je dober kazalnik razvoja skeleta jelenjadi, zelo vplivajo okoljske razmere, ki povzročajo geografsko raznolikost populacij, tj. razlike med posameznimi populacijami v morfoloških, ekoloških in genetskih lastnostih v območju razširjenosti vrste. V Evropi so, npr., telesno manjši osebkji jelenjadi značilni za Škotsko, Norveško in Korziko; pri nas je največja jelenjad iz nižinskih območij, v gorskih predelih pa je navadno manjša (Kryštufek, 1991). Razumevanje dejavnikov, ki vplivajo na geografske razlike med populacijami, pomaga razjasniti vzroke in posledice evolucije (Olvido in Mousseau, 2012).

Geometrijska morfometrija je sodobna metoda proučevanja variabilnosti velikosti in oblike organizmov v povezavi z različnimi spremenljivkami. Za razliko od tradicionalne morfometrije, ki uporablja enorazsežne meritve dolžin, geometrijska morfometrija opiše obliko objektov s točkami v dvo- ali trirazsežnem prostoru. Definicija oblike objektov s koordinatami točk (x, y ali x, y, z) ohranja podatke o relativnih prostorskih razmerjih med točkami skozi celotno analizo oblike,

kar omogoča vizualizacijo variabilnosti vzorca in individualnih ali skupinskih razlik ter drugih odnosov v prostoru (Slice, 2007; Klenovšek, 2014). Prednost geometrijske morfometrije je tudi ločena analiza velikosti in oblike objektov, kar omogoča raziskave alometrije, tj. spreminjanja oblike v odvisnosti od velikosti.

Namen pričujoče raziskave, ki je podrobneje predstavljena v Rupnik (2019), je bil ovrednotiti morfološko variabilnost čeljustnic jelenjadi na območju Slovenije z vidika postnatalnega ontogenetskega razvoja in geografske lege odvzema osebko. Zanimalo nas je spreminjanje velikosti in oblike čeljustnice do drugega leta starosti in primerjava ontogenetskega razvoja med izbranimi (lovskoupravljaljskimi) območji.

2 Materiali in metode

2.1 Pridobivanje in priprava podatkov

2.1.1 Pridobivanje vzorcev in podatkov o osebkih

Čeljustnice vse jelenjadi, ki je bila v Sloveniji odvzeta v letu 2008, so zbrali raziskovalci z Inštituta za ekološke raziskave ERICo Velenje ob pomoči članov lovske organizacije (lovcev), lovske inšpekcije in območnih komisij za pregled in ocenjevanje trofej divjadi (Pokorny in sod., 2011). Za vse zbrane čeljustnice oz. osebke so bili iz podatkovnih baz oz. Osrednjega slovenskega lovskoinformacijskega sistema dostopni naslednji podatki: spol,

Preglednica 1: Število analiziranih čeljustnic navadnega jelena glede na lovskoupravljaljsko območje (LUO), spol in starost. Osebki so bili razvrščeni v dve starostni skupini: (i) mladiči (teleta), stari do 12 mesecev; (ii) enoletni osebki, stari od 12 do 24 mesecev.

Table 1: Number of analysed red deer mandibles per area (hunting management district; LUO), sex and age. All individuals were grouped in two age classes: (i) calves, i.e. up to 12 months of age; yearlings, aged between 12 and 24 months.

LUO	Teleta			Enoletni osebki			Skupaj
	Samci	Samice	Skupaj	Samci	Samice	Skupaj	
Gorenjsko	10	10	20	10	10	20	40
Kočevsko-Belokranjsko	10	10	20	10	10	20	40
Notranjsko	10	10	20	10	8	18	38
Novomeško	10	10	20	5	5	10	30
Pohorsko	10	11	21	9	9	18	39
Pomursko	10	8	18	2	12	14	32
Primorsko	6	11	17	5	4	9	26
Triglavsko	10	10	20	10	10	20	40
Zahodnovisokokraško	10	10	20	10	10	20	40
Skupaj							325

ocenjena starost, telesna masa (po iztrebljanju oz. odstranitvi notranjih organov in prebavil), datum odvzema (odstrela oz. drugih izgub), lovišče in lokacija odvzema (z navedbo kvadranta v prostorski resoluciji 1 x 1 km). V analizo je bilo vključenih 325 nepoškodovanih čeljustnic iz devetih lovskoupravljaljskih območij, in sicer samo živali v prvem (mladiči – teleta) oz. drugem (enoletni osebk) letu življenja (preglednica 1). Za obe skupini je namreč mogoče ugotoviti starost povsem natančno, in sicer na podlagi razvojne stopnje zob (Pokorny in Jelenko Turinek, 2018). Ker v prejšnjih analizah, razen nekaj izjem, nismo zaznali izrazitega spolnega dimorfizma (Rupnik, 2019), smo v pričujočem prispevku združili podatke za oba spola.

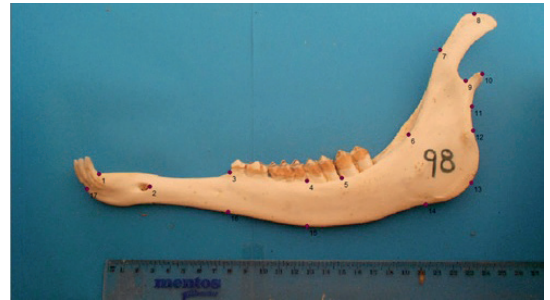
Kljub velikemu celotnemu vzorcu (325 čeljustnic) so bili posamezni podvzorci (upoštevaje območje in starost) relativno majhni (preglednica 1), kar bi lahko vplivalo na variabilnost rezultatov znotraj njih. Slednje velja še zlasti za teleta, ki v obdobju september–december intenzivno rastejo. Za zmanjšanje tovrstne napake smo v vseh območjih pri izbiri vzorcev skušali doseči primerljivo časovno razporeditev glede na obdobje odvzema osebkov, zato se nismo odločili za naknadne statistične prilagoditve izvornih podatkov.

2.1.2 Fotografiranje čeljustnic

Vse čeljustnice smo fotografirali s fotoaparatom Nikon Coolpix S3100. Uporabili smo stojalo v obliki škatle, na vrhu z odprtino za fotoaparata in na dnu s kontrastno podlago ter merilom. S stojalom smo zagotovili, da je bila razdalja med fotoaparatom in čeljustnicami vedno enaka. Fotografirali smo samo labialno (lično) stran čeljustnic.

2.1.3 Izbira in določanje oslonilnih točk

Z oslonilnimi točkami smo opisali obliko spodnje čeljustnice. Na vsaki fotografiji smo na homologna mesta postavili 17 oslonilnih točk (slika 1). Za določanje oslonilnih točk smo uporabili program TpsDig2 (Rohlf, 2010).



Slika 1: 17 izbranih oslonilnih točk na levi polovici spodnje čeljustnice jelenjadi; identične točke smo uporabili za vsako čeljustnico (za podroben opis lege oslonilnih točk glejte Rupnik, 2019): 1 – zunanji rob na jamici podočnika; 2 – desni del bradne odprtine; 3 – zunanji del jamice drugega predmeljaka; 4 – jamica med četrtim predmeljakom in prvim meljakom; 5 – jamica za prvim meljakom; 6 – sredina vbočene strukture; 7 – sredina izbočene strukture na kavljasti kosti; 8 – najvišja točka kavljaste kosti; 9 – najnižji del med kavljasto kostjo in spodnječeljustnično glavo; 10 – vrh spodnječeljustnične glave; 11 – sredina med oslonilnima točkama 10 in 12; 12 – začetek kostnega podaljška (sedla); 13 – sredina sedla; 14 – konec sedla; 15 – spodnji skrajni del čeljustnice, pravokotno na oslonilno točko 4; 16 – spodnji skrajni del čeljustnice, pravokotno na oslonilno točko 3; 17 – zunanji rob zobne jamice prvega sekalca.

Figure 1: 17 selected landmarks on left hemimandible of red deer; identical points were used per each mandible (for description of exact position of those points, see Rupnik, 2019).

2.1.4 Poravnava koordinat

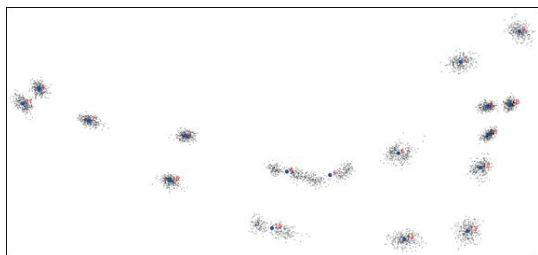
Vse razporeditve oslonilnih točk, ki smo jih določili na posameznih čeljustnicah, smo poravnali s posplošeno Procrustovo analizo (angl. GPA – Generalized Procrustes Analysis), ki izloči razlike med objekti, ki nastanejo med procesom digitalizacije. Razporeditve točk premakne v skupno izhodišče, zavrti in nato skalira (slika 2), tako, da je vsota kvadratov razlik med točkami v vzorcu na koncu zelo majhna (Rohlf in Slice,

1990). S Procrustovo analizo ugotovimo podatke o obliki (oblikovne spremenljivke ali Procrustove koordinate) in velikosti (centroidna velikost, angl. centroid size, CS) spodnjih čeljustnic. Izračunali smo tudi Procrustove razdalje. Definicije Procrustovih koordinat, centroidne velikosti in Procrustovih razdalj so navedene v Klenovšek (2014).

2.2 Statistične analize

Obliko in velikost čeljustnic smo v vseh analizah obravnavali ločeno. Testirali smo razlike med starostnima skupinama in lovskoupravljavskimi območji. Variabilnost v obliki spodnje čeljustnice smo predstavili z analizo glavnih komponent (PCA). Z analizo variance ((M)ANOVA) smo testirali statistično značilnost razlik med vnaprej določenimi skupinami čeljustnic glede na starost in geografski položaj. Rezultate smo preverili z nepar metričnim permutacijskim testom. Z multivariatno regresijo oblikovnih spremenljivk (Procrustovih koordinat) na velikost (CS) smo ugotavljali ontogenetsko alometrijo, tj. razmerje med obliko in velikostjo spodnje čeljustnice po starostnih skupinah in geografskih območjih.

Za analize geometrijske morfometrije, statistične analize in druge obdelave podatkov smo uporabili programe IBM SPSS Statistics 20 (2008) in MorphoJ (Klingenberg, 2011).



Slika 2: Poravnane razporeditve 325 spodnjih čeljustnic navadnega jelena za 17 oslonilnih točk.

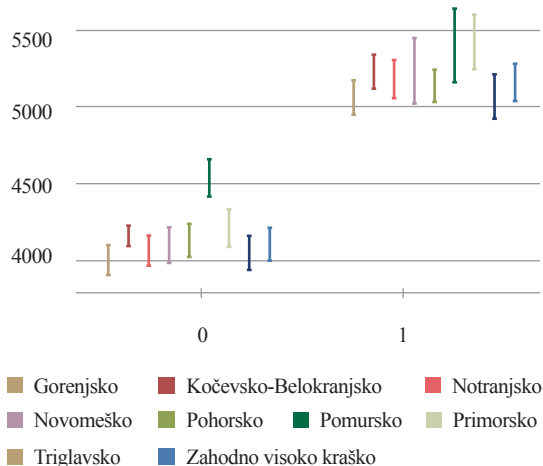
Figure 2: Adjusted configuration for 325 red deer mandibles for 17 landmarks.

3 Rezultati

3.1 Ontogenetski razvoj

3.1.1 Velikost čeljustnic

Starostni skupini telet in enoletnih osebkov sta se glede na povprečno velikost spodnje čeljustnice (aritmetične sredine) statistično značilno razlikovali v vseh obravnavanih območjih. Teleta so imela izrazito največje čeljustnice v Pomurskem LUO, enoletni osebki pa v Primorskem in Pomurskem LUO. Najmanjša razlika v povprečni velikosti čeljustnic telet in enoletnih živali je bila v Pomurskem LUO, največja pa v Primorskem LUO (slika 3).



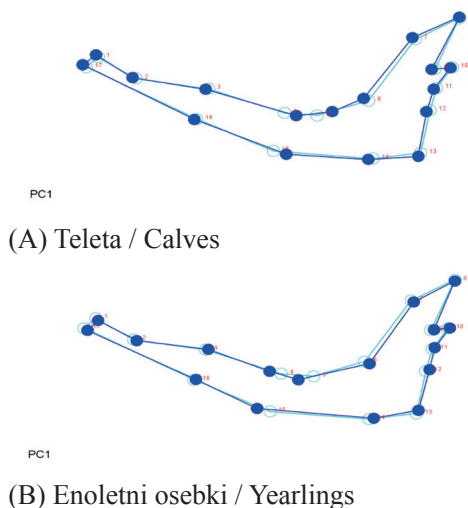
Slika 3: Povprečne velikosti čeljustnic navadnega jelena v lovskoupravljavskih območjih glede na starost. Levo so teleta (0), desno enoletni (1) osebki. Prikazane so aritmetične sredine (krogci) s standardno napako ocene (ročajji).

Figure 3: Red deer mandible size per hunting management district, with respect to the age of animals. Left part: calves (0); right part: yearlings (1). Arithmetic means (circles) with standard errors (lines) are presented.

3.1.2 Oblika čeljustnic

Testirali smo tudi razlike v obliki spodnjih čeljustnic med teleti in enoletnimi osebki za posamezna LUO. V šestih LUO (tj. v vseh, razen v Novomeškem, Primorskem in Pomurskem) so bile razlike v obliki med obema starostnima kategorijama statistično značilne. Prva glavna komponenta (PC1) je pojasnila 59,8 % variabilnosti v obliki spodnje čeljustnice v celotnem vzorcu; uporabili smo jo za prikaz razlike v obliki med starostnima skupinama (slika 4).

V prvem letu starosti nastane največja razlika v obliki čeljustnice na mestu, kjer izraščajo meljaki. Jamica med četrtim predmeljakom in prvim meljakom (LM4) ter točka, ki je pravokotno na jamico (LM15), sta mesti, pri katerih sta opazni pospešena rast in podaljšanje čeljustnice. Pri enoletnih živalih se dolžina med jamico za prvim meljakom in vbočeno strukturo na začetku kavljaste kosti (LM6) podaljša. Sprememba je vidna tudi na spodnjem delu izbočene strukture na



Slika 4: Razlika v obliki spodnje čeljustnice med teleti (A) in enoletnimi osebki (B) navadnega jelena.

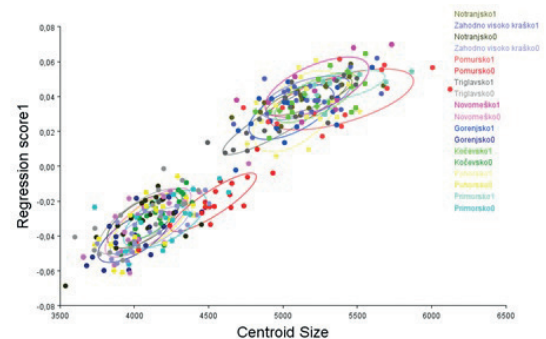
Figure 4: Difference in mandible shape between red deer calves (A) and yearlings (B).

kavljasti kosti (med LM6 in LM7). V času rasti se ta kost zoži. Zunanja robova zobne jamice prvega sekalca (LM17) in podočnika (LM1) sta pri teletih daljša kot pri enoletnih osebkih.

3.1.3 Ontogenetska alometrija

Pri ontogenetski analizi nas je zanimalo, ali se oblika spodnje čeljustnice spreminja v odvisnosti od njene velikosti in starosti. Razmerje med velikostjo in obliko čeljustnic smo prikazali v razsevnem diagramu, v katerega smo zajeli vsa LUO in obe obravnavani starostni skupini (slika 5).

Z regresijo oblikovnih spremenljivk na centroidno velikost smo ugotovili, da velikost pojasni 22,4 % variabilnosti v obliki spodnjih čeljustnic. Oblika in velikost čeljustnic sta bili značilno soodvisni ($p < 0,001$), kar je potrdilo alometrično rast spodnje čeljustnice navadnega jelena. Odnos med obliko in velikostjo je bil linearen, kar pomeni, da se s starostjo in rastjo oblika spreminja bolj ali manj enakomerno. Pri teletih je bil manjši razpon variabilnosti oblike kot pri enoletnih osebkih, pri čemer je bila izjema Pomursko LUO.



Slika 5: Spreminjanje oblike spodnje čeljustnice navadnega jelena v odvisnosti od velikosti in starosti. Elipse obkrožajo 50 % osebkov, ki pripadajo določenemu LUO in starostni skupini (levo spodaj: teleta, 0; desno zgoraj: enoletni osebki, 1).

Figure 5: Modification of red deer mandible shape in relation to its size and age. Ellipses surround 50% of individuals in each hunting management district and age class (left down: calves, 0; right up: yearlings, 1).

Izvirni znanstveni članek

Preglednica 2: Značilnost razlik (p-vrednosti) v velikosti spodnjih čeljustnic navadnega jelena med LUO: post-hoc test za teleta (pod diagonalo) oz. enoletne živali (nad diagonalo); statistično značilne razlike ($p < 0,05$) so prikazane odebeljeno.

Table 2: Statistical significance (p-values) of differences in red deer mandible size between hunting management districts: post-hoc test for calves (below diagonal) and yearlings (above diagonal); significant differences ($p < 0.05$) are bolded.

	Gorenjsko	Kočevo- Belokranjsko	Notranjsko	Novomeško	Pohorsko	Pomursko	Primorsko	Triglavsko	Zahodno- visokokraško
Gorenjsko		0,059	0,189	0,111	0,650	0,001	0,001	0,969	0,271
Kočevo- Belokranjsko	0,022		0,595	0,961	0,156	0,089	0,083	0,064	0,424
Notranjsko	0,372	0,159		0,627	0,390	0,032	0,034	0,201	0,805
Novomeško	0,162	0,368	0,610		0,225	0,165	0,140	0,118	0,483
Pohorsko	0,120	0,457	0,506	0,876		0,003	0,005	0,678	0,526
Pomursko	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,809	0,001	0,016
Primorsko	0,004	0,501	0,044	0,126	0,167	0,000		0,002	0,019
Triglavsko	0,501	0,104	0,826	0,466	0,376	0,000	0,026		0,289
Zahodno- visokokraško	0,130	0,434	0,531	0,906	0,969	0,000	0,156	0,397	

3.2 Geografska variabilnost

3.2.1 Velikost čeljustnic

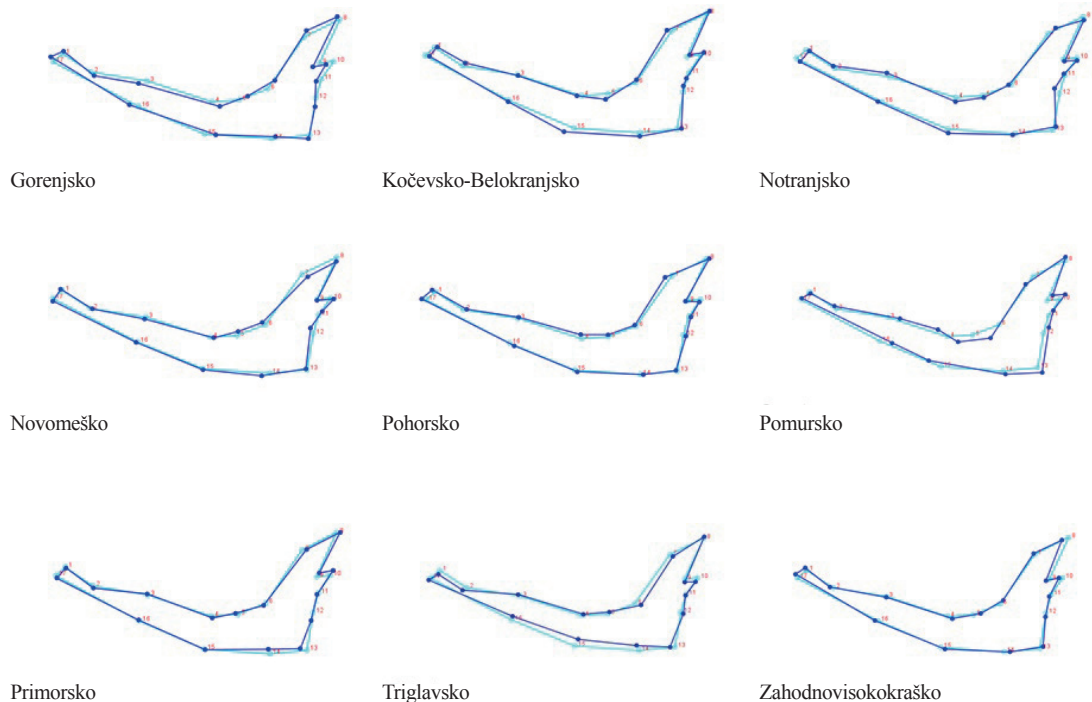
Aritmetične sredine velikosti čeljustnic s posameznih območij smo primerjali z enostavno analizo variance (ANOVA). Post-hoc primerjava velikosti spodnjih čeljustnic med pari LUO za teleta je pokazala, da se Pomursko LUO (območje, kjer je jelenjad največja oz. ima največje čeljustnice) statistično značilno razlikuje od vseh preostalih območij. Prav tako se je Gorenjsko LUO

(najmanjše čeljustnice) značilno razlikovalo od Primorskega in Kočevo-Belokranjskega LUO ter Primorsko LUO (večje čeljustnice) od Notranjskega in Triglavskega LUO. Primerjava povprečnih velikosti spodnjih čeljustnic enoletnih osebkov je pokazala, da se jelenjad te starostne kategorije iz Pomurskega in Primorskega LUO med sabo po velikosti ne razlikuje statistično značilno, so pa bile v obeh območjih čeljustnice značilno večje kot v Gorenjskem, Notranjskem, Pohorskem, Triglavskem in Zahodnovisokokraškem LUO (preglednica 2).

3.2.2 Oblika čeljustnic

Za določitev razlik v obliki spodnjih čeljustnic juvenilne jelenjadi smo za vse osebkke izračunali Procrustove razdalje in jih 10.000-krat permutirali. V primeru telet je bila Procrustova razdalja najdaljša med Pomurskim in Notranjskim LUO ($d = 0,035$). To pomeni, da sta si obe skupini v oblikovnem prostoru najbolj narazen, čeljustnice telet s teh območij se najbolj razlikujejo. Druga najdaljša razdalja je bila med Pomurskim in Gorenjskim LUO ($d = 0,034$). Najbolj sta si v obliki čeljustnic jelenjadi podobni Novomeško in Notranjsko LUO ($d = 0,009$). Največje razlike so opazne v obliki kavljaste kosti, sicer pa je oblika čeljustnic telet, razen manjših odstopanj, med območji precej podobna (slika 6).

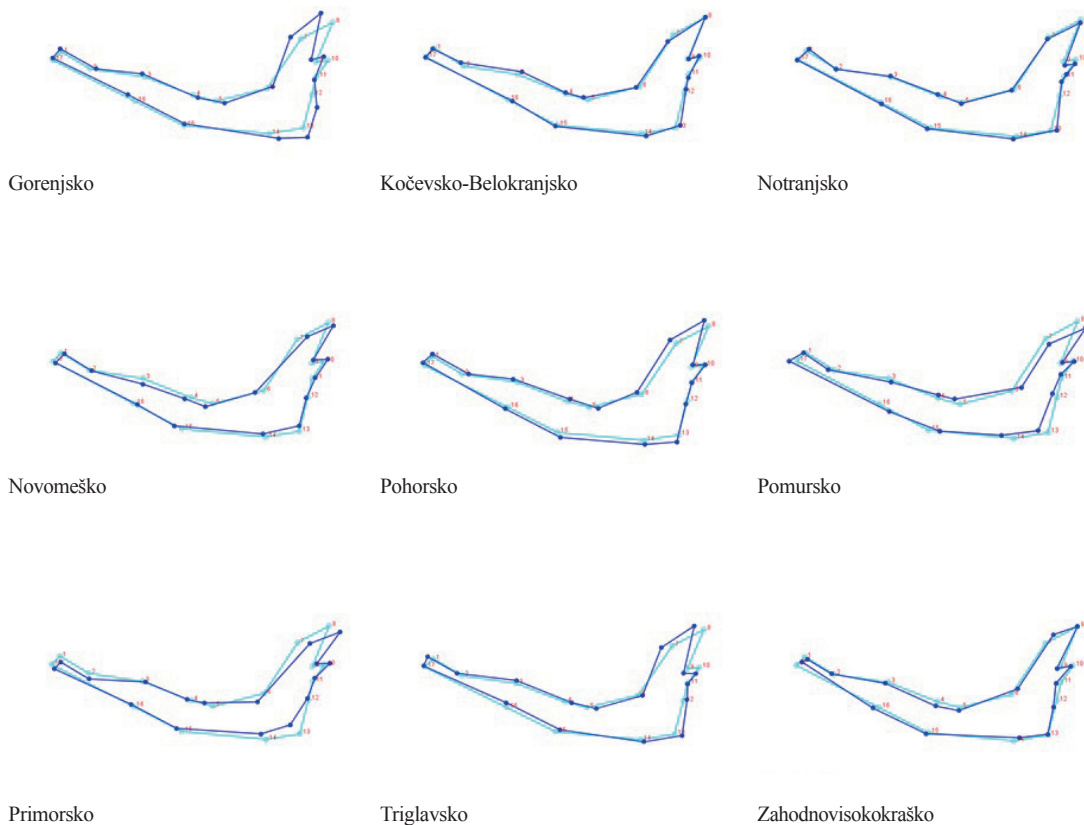
Enoletne živali so imele krajše Procrustove razdalje med LUO kot teleta. Najdaljša razdalja ($d = 0,029$) je bila med Gorenjskim in Pomurskim ter Gorenjskim in Primorskim LUO, najkrajša ($d = 0,010$) je bila med Notranjskim in Kočevsko-Belokranjskim ter Primorskim in Novomeškim LUO. Razlika v obliki nekaterih delov čeljustnic pa je bila pri enoletnih živalih izrazitejša kot pri teletih; razlog je večja variabilnost v obliki pri starejših živalih. Največje razlike so bile v obliki kavljaste kosti in kostnega podaljška (sedla). Od povprečne oblike celotnega vzorca so najbolj odstopala Primorsko, Gorenjsko in Pomursko LUO (slika 7).



Slika 6: Razlike v obliki spodnjih čeljustnic telet jelenjadi med povprečno obliko vseh čeljustnic (svetlo modra barva) in povprečno obliko čeljustnic v posameznem LUO (temno modra barva).

Figure 6: Differences in mandible shape of red deer calves between mean shape of all studied mandibles (light blue colour) and mean shape in respective hunting management district (dark blue).

Izvirni znanstveni članek



Slika 7: Razlike v obliki spodnjih čeljustnic enoletne jelenjadi med povprečno obliko vseh čeljustnic (svetlo modra barva) in povprečno obliko čeljustnic v posameznem LUO (temno modra barva).

Figure 7: Differences in mandible shape of red deer yearlings between mean shape of all studied mandibles (light blue colour) and mean shape in respective hunting management district (dark blue).

4 Razprava

Namen naše raziskave je bil ovrednotiti morfološko variabilnost čeljustnic jelenjadi na območju Slovenije z vidika postnatalnega ontogenetskega razvoja in geografskega izvora. Zanimalo nas je spreminjanje velikosti in oblike spodnje čeljustnice do drugega leta starosti in primerjava ontogenetskega razvoja med (lovskoupravljaljskimi) območji. Za analizo levih polovic spodnjih čeljustnic smo uporabili metode geometrijske morfometrije.

4.1 Ontogenetski razvoj

Med teleti je v velikosti čeljustnic izrazito izstopalo Pomursko LUO. Živali s tega območja so imele značilno večje čeljustnice kot iz drugih LUO, torej lahko sklepamo, da je tam jelenjad večja, z večjim skeletom. Najmanjše čeljustnice so imela teleta iz Gorenjskega LUO. Tudi pri enoletnih živalih so bile v povprečju največje čeljustnice pri jelenjadi iz Pomurskega (in tudi Primorskega) LUO, vsi največji osebki (tj. z največjimi čeljustnicami) pa so bili iz Pomurskega LUO. Podobno ima tudi srnjad iz

Pomurskega LUO večje čeljustnice oz. je večja kot srnjad iz drugih delov Slovenije (Jelenko, 2011; Mikuž, 2015). Razlike v obliki spodnje čeljustnice med starostnima kategorijama so bile največje na mestu, kjer poteka rast meljakov. Tod je najintenzivnejši predel rasti čeljustnice, zato je opazna največja razlika med starostnima skupinama.

Razlike v velikosti med čeljustnicami telet in enoletnih živali so bile izrazite v vseh LUO, v obliki pa so nastale značilne spremembe med obema kategorijama pri šestih LUO od devetih, vključenih v raziskavo. Ta ugotovitev ne preseneča, saj jelenjad raste do starejše starosti (tj. nekaj let), a se zobovje v celoti razvije in izraste v drugem letu (Hafner, 2008).

Ontogenetski razvoj v velikosti in obliki čeljustnice je v prvih dveh letih življenja jelenjadi pri obeh spolih zelo podoben. V predhodnih analizah, razen nekaj izjem, nismo zaznali izrazitega spolnega dimorfizma (Rupnik, 2019), zato smo v pričujočem prispevku združili podatke za oba spola. Čeprav je odrasla jelenjad izrazito velikostno dimorfna (Hafner, 2008), kar je lahko tudi posledica različne življenjske strategije v zgodnjem razvoju med samci in samicami (npr. Clutton-Brock in sod., 1982), so absolutne razlike v velikosti med spoloma, npr. upošteva telesno maso, znotraj telet in enoletnih živali vendarle precej manjše, kot so med odraslimi, tj. dve- in večletnimi osebki (Oslis, 2021). To se odraža tudi pri čeljustnicah, ki se po velikosti in obliki ne pri teletih in ne pri enoletnih živalih med spoloma (še) ne razlikujejo bistveno.

Multivariatna regresija oblikovnih spremenljivk na centroidno velikost vzorcev starostnih skupin je pokazala statistično značilno odvisnost oblike od velikosti pri obeh starostih. To pomeni, da je rast spodnje čeljustnice alometrična. Odnos med obliko in velikostjo je bil linearen: s starostjo in rastjo se oblika enakomerno spreminja, vendar različni deli čeljustnice ne rastejo enako

hitro. Delež pojasnjene variabilnosti v obliki čeljustnice zaradi alometrične rasti je bil 22,5 %, torej alometrična rast pri jelenjadi pomembno vpliva na razvoj oblike spodnje čeljustnice. Pri teletih je bil manjši razpon variabilnosti v obliki čeljustnice. Vzorec alometrije je v vseh LUO zelo podoben, izjema je bilo Pomursko LUO. Glede na to, da pri starosti osebkov, ki so bili vključeni v analizo (teleta in osebki v drugem letu starosti, tj. do dopolnjenih 18–19 mesecev) rast zob jelenjadi še ni končana (Hafner, 2008; Pokorny in Jelenko Turinek, 2018), predvidevamo, da se s starostjo oblika čeljustnice spreminja še naprej.

4.1.2 Geografska variabilnost

Slovenija je geografsko raznolika, zato se jelenjad vzdolž gradienta prisotnosti srečuje s pestrimi življenjskimi razmerami. Zaradi specifične zgodovine vrste pri nas, tj. popolnega izumrtja in kasnejših ponovnih naselitev osebkov iz različnih izvornih populacij na zgolj nekaj lokacij (Hafner, 2008), ter prisotnosti naravnih in antropogenih preprek, ki lahko pomembno vplivajo na pretok genov in genetsko variabilnost jelenjadi (npr. Niedziałkowska in sod., 2012), je v Sloveniji za jelenjad značilna velika prostorska variabilnost telesnih mas (Oslis, 2021). Zato smo med območji pričakovali tudi značilne razlike v velikosti in obliki čeljustnic, kar smo z našimi analizami tudi potrdili. Na podlagi velikosti čeljustnic prostoživečih parkljarjev lahko sklepamo na razlike med posameznimi populacijami oz. deli populacije, ki so posledica različnih vplivov okolja in specifičnih socialnih interakcij (Jelenko, 2011). Izrazite in enoznačne razlike v velikosti čeljustnic jelenjadi med območji zato potrjujejo, da so čeljustnice pomemben kazalnik življenjskih razmer, ki jim je bil izpostavljen neki osebek.

V Sloveniji je oblika spodnje čeljustnice jelenjadi geografsko dokaj variabilna. Razlike v obliki so se statistično razlikovale med območji tako pri teletih kot pri enoletnih živalih. Na podlagi

Izvirni znanstveni članek

našega vzorca (samo juvenilni osebki) sicer ne moremo trditi, da se jelenjad z različnih območij Slovenije razlikuje v velikosti in obliki čeljustnice ter v ontogenetskem razvoju tudi pri kasnejših starostih oz. v kategoriji odraslih osebkov. Rast čeljustnic je namreč povezana z rastjo treh meljakov, od katerih zadnji izraste od 19. do 28. meseca starosti (Hafner, 2008). V naš vzorec pa so bile kot najstarejše vključene živali v drugem letu starosti (junice in lanščaki), odvzeti najkasneje konec decembra, tj., ko so bile stare največ 18–19 mesecev. Kljub temu pa izrazite oz. značilne razlike v velikosti in obliki čeljustnic ter ontogenetskemu razvoju juvenilne jelenjadi iz različnih območij Slovenije nakazujejo, da lahko podobne razlike pričakujemo tudi pri višjih starostih, kar potrjujejo tudi razlike v povprečnih telesnih masah odraslih osebkov te vrste med lovskoupravljavskimi območji oz. geografskimi regijami, npr. med subpanonsko, (pred)alpsko in dinarsko (podatki v Apollonio in sod., 2020).

5 Povzetek

V Sloveniji zakonodaja določa obvezno zbiranje levih polovic spodnjih čeljustnic večine vrst odvzetih prostoživečih parkljarjev, in sicer zaradi kontroliranega upravljanja populacij. Zaradi sledljivega označevanja so čeljustnice pomemben vir podatkov o starosti in telesnih lastnostih prostoživečih parkljarjev. Vzorce tako zbranih čeljustnic že vrsto let zbirajo slovenski raziskovalci divjadi. Podatki za vsako čeljustnico so sledljivo vneseni v nacionalne lovskoinformacijske sisteme, zato so zbrane čeljustnice izjemen potencial za različne populacijske, evolucijske in okoljske raziskave. Namen pričujoče študije je bil analizirati morfološko variabilnost v velikosti in obliki leve polovice spodnje čeljustnice navadnega jelena z vidika postnatalnega ontogenetskega razvoja in med geografskimi območji. V raziskavi smo uporabili metode geometrijske morfometrije, s katerimi je mogoče ločeno obravnavati velikost in obliko. V analizo smo vključili 325

čeljustnic telet in enoletnih živali, odvzetih v letu 2008 v devetih lovskoupravljavskih območjih v Sloveniji (Gorenjsko, Kočevsko-Belokranjsko, Notranjsko, Novomeško, Pohorsko, Pomursko, Primorsko, Triglavsko in Zahodnovisokokraško). Pri analizi ontogenetske alometrije smo ugotovili, da je med rastjo variabilnost v obliki tesno povezana z velikostjo čeljustnic. Odnos med njima je linearen, kar pomeni, da se s starostjo in rastjo velikost ter oblika enakomerno spreminjata, vendar različni deli čeljustnice rastejo različno hitro, zato je rast alometrična. Razlika med teleti in enoletnimi živalmi je v velikosti in obliki čeljustnice izrazita v vseh lovskoupravljavskih območjih. Razlike v velikosti so verjetno v veliki meri odvisne od ekoloških dejavnikov oziroma selekcijskih pritiskov. Največje razlike med starostnima skupinama so bile na mestu, kjer izraščajo meljaki. Analiza geografske variabilnosti je pokazala, da so juvenilne živali iz Pomurskega LUO večje od jelenjadi iz drugih območij Slovenije. Ugotovili smo tudi variabilnost v obliki, ki se spreminja s starostjo. Čeljustnice telet iz Pomurskega in Notranjskega LUO so si bile po obliki najmanj podobne, medtem ko je bila razlika v obliki pri enoletnih osebkih največja med Gorenjskim in Pomurskim ter Gorenjskim in Primorskim LUO. Nobena izmed čeljustnic, ki so bile vključene v analizo, še ni imela izračenega tretjega meljaka, ki je prisoten pri odrasli jelenjadi po končani rasti zobovja. Ta proces zelo vpliva na velikost in obliko čeljustnice, zato je mogoče pričakovati, da se čeljustnice živali v tretjem življenjskem letu, tj. do končane rasti zobovja, še spremenijo tako v velikosti kot po obliki.

6 Summary

Slovenian legislation determines a mandatory collection of left hemimandibles of harvested wild ungulates for controlled population management. Because of the traceable labeling, the mandibles are a valuable source of information about the

age and body characteristics of wild ungulates; therefore, they have been stored by Slovenian wildlife researchers for the last two decades. As information on each mandible is traceably entered into the national hunting-information systems, archived mandibles represent great potential for different population, evolutionary and environmental studies. In this study, we aimed to analyze morphological variability in size and shape of the left hemimandibles of red deer in reference to postnatal ontogenetic development and geographic origin. We employed geometric morphometrics, a method that enables separate analysis of the structure's shape and size. The sample included 325 mandibles from calves and yearlings harvested in 2008 from nine hunting management districts (HMD) in Slovenia (Gorenjsko, Kočevsko-Belokranjsko, Notranjsko, Novomeško, Pohorsko, Pomursko, Primorsko, Triglavsko, and Zahodnovisokokraško). The analysis of ontogenetic allometry revealed that the variability in shape during growth is closely related to the size of the mandible. Their relationship is linear, meaning that their size and shape change evenly with growth and age. Allometric growth in red deer has an important effect on the development of the mandible's shape. The difference between calves and yearlings was observed in all hunting management districts. The differences in size occur largely due to ecological factors or selection pressure. The largest difference between both age-groups occurred in the

place where molars grow out. The analysis of geographic variability showed that the animals from the Pomursko HMD are larger than those from other parts of Slovenia. We also noted variability in shape that changes with age. The mandibles of calves from Pomursko and Notranjsko HMDs were the least similar in shape, while the difference between yearlings was the highest between Gorenjsko and Pomursko and Gorenjsko and Primorsko HMDs. None of the mandibles included in the study had their third molar grown out, which is present in adult red deer after their teeth stop growing. As the process of teeth growth has a significant impact on the shape and size of the mandible, it can be assumed that the mandibles of animals in their third year of life change further in both shape and size.

7 Zahvala

Zahvaljujemo se mnogim slovenskim lovcem za zgledno pripravo čeljustnic, odvzetih prostoživečih parkljarjev, kar omogoča njihovo uporabo v raziskovalne namene, ter dr. Idi Jelenko Turinek in drugim kolegom z nekdanjega Inštituta za ekološke raziskave ERICo Velenje, ki so ustvarili v svetu edinstveno zbirko čeljustnic ter nam omogočili dostop do njih. Zahvaljujemo se tudi prof. dr. Francu Janžekoviču za ideje in podporo pri izvajanju morfometričnih raziskav čeljustnic prostoživečih parkljarjev.

8 Viri

Apollonio, M., Belkin, V. V., Borkowski, J., Borodin, O. I., Borowik, T., Cagnacci, F., Danilkin, A. A., Danilov, P. I., Faybich, A., Ferretti, F., Pokorny, B., et al. 2017. Challenges and science-based implications for modern management and conservation of European ungulate populations. *Mamm. Res.*, 62, 209–217.

Apollonio, M., Merli, E., Chirichella, R., Pokorny, B., Alagić, A., Flajšman, K., Stephens, P. A., 2020. Capital-income breeding in male ungulates: causes and consequences of strategy differences among species. *Front. Ecol. Evol.*, 8, a521767, 12 str.

Izvirni znanstveni članek

Azorit, C., Analla, M., Muqoz-Cobo, J., 2003. Variation of mandible size in red deer *Cervus elaphus hispanicus* from southern Spain. *Acta Theriol.*, 48, 221–228.

Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E., Albon, S. D., 1982. Red deer: Behaviour and ecology of two sexes. Chicago: University of Chicago Press.

Črep, M., 2013. Pregled metod za ocenjevanje starosti srnjadi z oceno učinkovitosti metode meritve višine prvega meljaka. Diplomsko delo. Velenje: Visoka šola za varstvo okolja.

Đurić, A., 2014. Anomalije in obolenja zob in čeljustnic srnjadi v Savinjsko-Kozjanskem lovskoupravljavskem območju. Diplomsko delo. Velenje: Visoka šola za varstvo okolja.

Hafner, M., 2008. Jelenjad: zgodovina na Slovenskem, ekologija, upravljanje. Zlatorogova knjižnica, 34. Ljubljana: Lovska zveza Slovenije.

Hudej, M., 2013. Čeljusti srnjadi (*Capreolus capreolus* L.) kot bioindikator onesnaženosti okolja s fluoridi na primeru treh območij Slovenije. Diplomsko delo. Velenje: Visoka šola za varstvo okolja.

Jelenko, I., 2011. Čeljusti srnjadi (*Capreolus capreolus* L.) kot bioindikator onesnaženosti okolja in pripomoček za trajnostno upravljanje s srnjadjo in njenimi habitati. Doktorska disertacija. Ljubljana: Univerza v Ljubljani.

Jelenko, I., Jerina, K., Jonozovič, M., Pokorny, B., 2012. Časovne in prostorske značilnosti rasti spodnjih čeljustnic mladičev srnjadi (*Capreolus capreolus* L.) v Sloveniji. *Zlatorogov zb.*, 1, 53–64.

Jelenko, I., Jerina, K., Pokorny, B., 2010. Vplivi okoljskih dejavnikov na pojavljanje in prostorsko razporeditev zobne fluoroze pri srnjadi (*Capreolus capreolus* L.) v vzhodni Sloveniji. *Zb. Gozd. Les.*, 92, 21–32.

Jelenko, I., Pokorny, B., 2010. Historical biomonitoring of fluoride pollution by determining fluoride contents in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) antlers and mandibles in the vicinity of the largest Slovene thermal power plant. *Sci. Total Environ.*, 409, str. 430–438.

Kelher, B., 2013. Anomalije, poškodbe in obolenja spodnjih čeljustnic jelenjadi v Sloveniji v letu 2009. Diplomsko delo. Velenje: Visoka šola za varstvo okolja.

Klenovšek, T., 2014. Variabilnost lobanje dinarske voluharice *Dinaromys bogdanovi* (Rodentia: Cricetidae): spolni dimorfizem, alometrija in filogenija. Doktorska disertacija. Maribor: Fakulteta za naravoslovje in matematiko.

Klingenberg, C. P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Res.*, 11, 353–357.

Konjević, D., Jelenko, I., Severin, K., Poličnik, H., Janicki, Z., Slavica, A., Njemirovskij, V., Stanin, D., Pokorny, B., 2011. Prevalence of mandibular osteomyelitis in roe deer (*Capreolus capreolus*) in Slovenia. *J. Wildl. Dis.*, 47, 393–400.

Konjević, D., Jelenko, I., Severin, K., Njemirovskij, V., Poličnik, H., Pokorny, B., Barić, J., Slavica, A., 2012. Toward a reduction in tooth number: the case of P₁ in roe deer from Slovenia. Ital. J. Zool., 79, 395–401.

Kryštufek, B., 1991. Sesalci Slovenije. Ljubljana: Prirodoslovni muzej Slovenije.

Levanič, T., 2018. Informacijska podpora upravljanju z divjadjo v Sloveniji. Gozd. vestnik, 76, 339–348.

Mikuž, M., 2016. Ontogenetski razvoj spodnje čeljustnice pri srnjadi (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758). Maribor: Univerza v Mariboru.

Niedziałkowska, M., Fontaine, M. C., Jędrzejewska, B., 2012. Factors shaping gene flow in red deer (*Cervus elaphus*) in seminatural landscapes of central Europe. Can. J. Zool., 90, 150–162.

Olvido, A. E., Mousseau, T. A., 2012. Geographical variation. Chichester: John Wiley & Sons Ltd.

Oslis. 2021. <http://oslis.gozdis.si/> (dostop: 31. 8. 2021).

Pokorny, B., Jelenko Turinek, I., 2018. Čeljustnice prostoživečih parkljarjev: dragocen vir informacij o osebkih, vrstah in okolju. Ljubljana: Lovska zveza Slovenije.

Pokorny, B., Jerina, K., Jelenko, I., 2012. Zanesljivost makroskopskega (okularnega) ocenjevanja starosti jelenjadi (*Cervus elaphus* L.) v Sloveniji: preizkus s štetjem letnih prirastkih plasti zobnega cementa. Zb. Gozd. Les., 97, 3–18.

Pokorny, B., Savinek, K., Mazej Grudnik, Z., Jelenko, I., 2011. Spodnje čeljustnice kot dragocen vir informacij o nekaterih bioloških značilnostih jelenjadi (*Cervus elaphus* L.) in pripomoček za upravljanje s populacijami. V: Pokorny, B., Poličnik, H. (ur.), Jelenjad: zbornik prispevkov 3. Slovenskega posveta z mednarodno udeležbo o upravljanju z divjadjo. Velenje: ERICo Velenje, str. 1–11.

Rohlf, F. J., 2010. TpsDig, version 2.16. New York: State University of New York, Department of Ecology and Evolution.

Rohlf, F. J., Slice, D. E., 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. Syst. Zool., 39, 40–59.

Rupnik, P., 2019. Variabilnost spodnje čeljustnice navadnega jelena *Cervus elaphus* v Sloveniji; ontogenetski razvoj, spolni dimorfizem in geografska raznolikost. Maribor: Univerza v Mariboru.

Slice, D. E., 2007. Geometric morphometrics. Ann. Rev. Anthropol., 36, 261–281.

SPSS Statistics. 2008. Version 20. IBM corporation.