

ZMIENNOŚĆ WYMIARÓW CZASZEK JELENIA SZLACHETNEGO (*CERVUS ELAPHUS*, L.) W KARPATACH

Izabela Wierzbowska

Zakład Badań Łowieckich, Instytut Nauk o Środowisku, Kraków

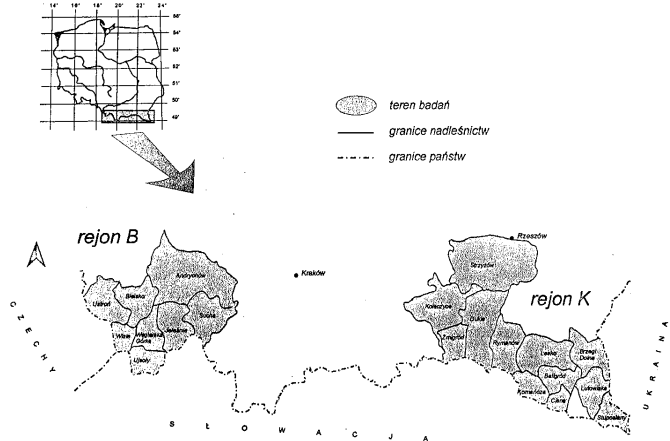
1 WSTĘP

Jeleń szlachetny (*Cervus elaphus*) jest gatunkiem zasiedlającym prawie wszystkie kontynenty. Szczególnie liczny jest na terenie Eurazji i Ameryki Północnej. Dlatego mając tak duży zasięg występowania jeleń szlachetny charakteryzuje się dużą zmiennością nie tylko masy i ubarwienia ciała, ale również budową wieńców [29]. Masa ciała jeleni w Europie wzrasta w kierunku z północnego zachodu na południowy wschód. Jelenie zamieszkujące tereny Węgier, Jugosławii i Bułgarii są około 2,5 raza cięższe niż osobniki pochodzące z obszarów północnej Szkocji, gdzie średni ciężar tuszy byków wynosi około 80 kg, a łań 60 kg [19]. Również na terenie Polski jelenie cechują się zróżnicowanymi rozmiarami ciała. Najcięższe jelenie zamieszkują tereny północno-wschodnie oraz obszar Karpat [4]. Wydaje się, że dane dotyczące ciężarów tusz niekoniecznie muszą stanowić dokładny materiał porównawczy dla wolnożyjących populacji jelenia szlachetnego. Na fakt ten wpływa wiele czynników takich jak ciężkie warunki przetrwania podczas okresu zimowego oraz behavior jelenia jako gatunku typowo stadnego. Prawie przez cały rok żyje on w dwóch ugrupowaniach socjalnych, tak zwanych chmarach żeńskich i męskich. Tylko podczas okresu rykowiska chmary rozpadają się. Powstają haremy składające się z kilku łań, którym przewodzi pojedynczy byk. Okazuje się, że podczas rykowiska byki czynnie biorące w nim udział mogą stracić nawet do 46% wagi ciała. Z wyżej wymienionych powodów ocena zmienności rozmiarów ciała jeleni powinna się opierać na parametrach, które nie ulegają sezonowym

wahaniom. Doskonałym materiałem do tego typu badań jest szkielet, a zwłaszcza czaszka, analiza której może dostarczyć wielu cennych informacji. Dlatego celem niniejszego opracowania było precyzyjne udokumentowanie różnic w rozmiarach ciała pomiędzy jeleniami pozyskanymi w wybranych rejonach Polski na podstawie analizy kraniometrycznej.

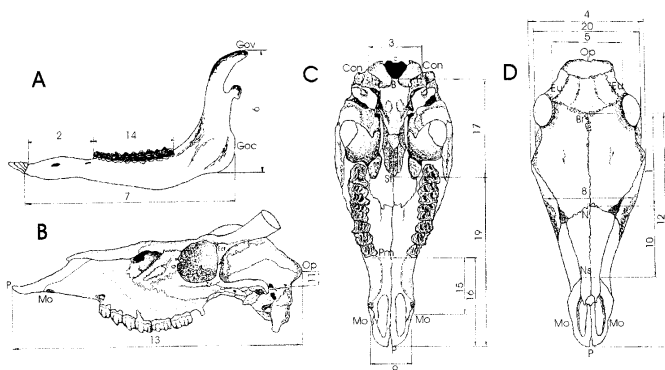
2 TEREN BADAŃ, MATERIAŁ I METODYKA

Materiał zebrano w dwóch rejonach Karpat obejmujących Bieszczady i Beskid Niski (rejon „K”, „bieszczadzki”) oraz Beskidy Zachodnie (rejon „B”, „bielsko-bialski”) (Rys. 1). Tereny badań wykazują zbliżone warunki klimatyczne i ukształtowanie terenu [18, 28]. Zagęszczenie jeleni w badanych rejonach jest podobne i wynosi około 2 szt./100 ha powierzchni leśnej. Natomiast czynnikiem silnie zróżnicowanym w obu terenach badań jest skład gatunkowy i piętrowa struktura szaty roślinnej [27].



Rys. 1. Teren Beskidów Zachodnich (rejon B) oraz Beskidów Wschodnich i Środkowych (rejon K) wraz z wchodzącymi w ich skład nadleśnictwami, z których pochodził badany materiał.

Pomiarów dokonano w latach 1993-1997 na 637 czaszkach byków jelenia, które uzyskano podczas wyceny trofeów myśliwskich organizowanych przez Polski Związek Łowiecki i Nadleśnictwa. Dla każdego osobnika określono wiek na podstawie starcia zębów trzonowych żuchwy [17]. Uzyskany materiał podzielono na trzy klasy wiekowe, zaliczając do pierwszej osobniki 2, 3 i 4 letnie, do drugiej osobniki w wieku od pięciu do ośmiu lat. Trzecią klasę stanowiły byki dziewięcioletnie i starsze. Na każdej czaszce wyznaczono 19 punktów kraniometrycznych [21], na podstawie których dokonano 20 pomiarów za pomocą suwmiarki z dokładnością do 0,1 mm [15] (Rys. 2). Cechy opisujące czaszkę zostały pogrupowane na tak zwane obszary czaszki mózgowej i trzewioczaszki.



Rys. 2. Czaszka jelenia szlachetnego (*Cervus elaphus*, L.); A – żuchwa widziana od strony lewej; B – czaszka widziana od strony lewej; C – czaszka widziana od strony podstawy; D – czaszka widziana od strony grzbietowej.

Przedstawiono położenie punktów kraniometrycznych oraz zaznaczono wykonane pomiary czaszki: 1 – długość kości czołowej (Br-N), 2 – długość krawędzi bezzębnej żuchwy (C-P1), 3 – zewnętrzna szerokość kłykci potylicznych (Con-Con), 4 – ze-

wnętrzna szerokość oczodołowa (Ect-Ect), 5 – największa szerokość czaszki mózgowej (Eu-Eu), 6 – wysokość gałęzi żuchwy, 7 – największa długość żuchwy (Id-Goc), 8 – szerokość czaszki trzewiowej (M-M), 9 – szerokość odcinka siekaczowego (Mo-Mo), 10 – długość kości nosowej (N-Ns), 11 – wysokość potylicy (Op-O), 12 – długość czaszki z wyłączeniem odcinka potylicznego (P-Br), 13 – największa długość czaszki (P-Op), 14 – długość krawędzi zębowej żuchwy (P1-M3), 15 – długość bezzębnej podstawy trzewioczaszki w odcinku siekaczowym (Pm-Mo-Mo), 16 – długość bezzębnej podstawy trzewioczaszki (Pm-P), 17 – długość podstawy czaszki mózgowej (St-B), 18 – wysokość czaszki trzewiowej (St-N), 19 – długość podstawy czaszki trzewiowej (St-P), 20 – szerokość jarzmowa (Zy-Zy).

Hipotezę zerową H_0 mówiącą o braku różnic pomiędzy średnimi parametrów w danych rejonach we wszystkich klasach wiekowych weryfikowano z prawdopodobieństwem popełnienia błędu 0,05. Przy próbach zastosowania analizy wariancji dla kilku zmiennych jednocześnie w jednym modelu nie został spełniony warunek homogeniczności wariancji [25], dlatego nie mając alternatywnego testu nieparametrycznego każdą zmienną analizowano przy pomocy jednoczynnikowej analizy wariancji. W przypadku niespełnienia założeń tej analizy zastosowano test sumy rang Kruskala-Wallisa, który jest nieparametryczną alternatywą jednoczynnikowej analizy wariancji. Zarówno w analizie wariancji jak i jej nieparametrycznej alternatywie w większości badanych pomiarów hipoteza zerowa została odrzucona. Dlatego przystąpiono do dalszej obróbki statystycznej, którą była analiza dyskryminacyjna, nazywana również analizą podziału lub rozgraniczenia. Ta wielowymiarowa statystyka jest porównywalna z analizą wariancji. Ma jednak inne założenia. Dane ujęte w postaci zmiennych reprezentują próbę z wielowymiarowego rozkładu normalnego. Zakłada się także homogeniczność macierzy wariancji i kowariancji zmiennych. W przeciwieństwie do poprzedniej analizy, test ten pozwala różnicować wielowymiarowe grupy zmiennych. Dlatego do porównania między sobą badanych prób włączono cztery modele kraniometryczne. Analiza dyskryminacyjna posłużyła do potwierdzenia wyników analizy wariancji oraz do oszacowania z większą precyzją, które zmienne przyczyniają się do rozróżniania między sobą badane próby [11]. W badanym modelu statystycznym zastosowano analizę krokową wsteczną, która wprowadza wszystkie zmienne naraz, a następnie eliminuje zmienne cechujące się mniejszą wartością statystyki F niż

w oszacowanym przed przystąpieniem do obliczeń [3].

Analiza czynnikowa stanowiła następny etap, który pozwolił na wstępne określenie budowy czaszki w rozwoju ontogenetycznym jelenia szlachetnego pochodzącego z dwóch rejonów badań. Test ten umożliwia zredukowanie dużej liczby obserwowanych parametrów czaszki do mniejszego zbioru nieskorelowanych ze sobą zmiennych zwanych czynnikami. Suma czynników jest równa sumie ukośnych elementów macierz. Przy użyciu tej metody zastosowano rotację macierzy korelacyjnych varimax [20]. Każdy wyliczony czynnik wyodrębnia procent całkowitej wariancji (wartości własnej). Natomiast określone zmienne wyjaśniają (poprzez siłę związku korelacji) dany czynnik. Stosując kryterium Kaisera ograniczono liczbę wyodrębnionych czynników do trzech [11].

Przy obliczeniach do niniejszej pracy posłużono się programem statystycznym *STATISTICA*.

3 WYNIKI

3.1 Jednoczynnikowa analiza wariancji

Wyniki wskazywały, że w większości przypadków badane próby różniły się istotnie, a liczba cech różnicujących jelenie w rejonach „B” i „K” wzrastała wraz z wiekiem. W I klasie wiekowej takich cech zanotowano 14, a w dwóch kolejnych klasach wiekowych odpowiednio 15 i 16. W większości wyróżnionych istotnych różnic osobniki z rejonu „K” miały wyższe wartości parametrów kraniometrycznych niż byki z drugiego rejonu. Tylko w I i II klasie wiekowej osobniki pochodzące z rejonu „B” posiadały 1 cechę (szerokość odcinka siekaczowego Mo-Mo) charakteryzującą się większymi wymiarami niż osobniki pozyskane w rejonie „K”. 9 cech z obszaru trzewioczaszki i 2 z obszaru mózgowca różniły badane próby we wszystkich klasach wiekowych. Jedynie dwa pomiary, długość szeregu zębów żuchwy (P1-M3) i długość kości czołowej (Br-N) nie różniły badanych prób w ogóle (Tab. 1). Pomiary, które charakteryzowały się największymi wartościami statystyki w całym materiale wiekowym były: największa długość czaszki (P-Op - III klasa wiekowa $F(1,166)=112,90$; $p < 0,0001$), szerokość jarzmowa (Zy-Zy - II klasa wiekowa $F(1,202)=37,85$; $p < 0,0001$), długość trzewiocza-

szki (P-Br - II klasa wiekowa $F(1,166)=39,54$; $p < 0,0001$) i największa długość żuchwy (Id-Goc - III klasa wiekowa $H(1,166)=72,22$; $p < 0,0001$).

Tabela 1. Różnicowanie parametrów czaszki byków jeleni pomiędzy rejonami „B” i „K” w klasach wiekowych I-III na podstawie wyników z jednoczynnikowej analizy wariancji / testu Kruskala-Wallisa (JAW) oraz analizy dyskryminacji (AD). Opis pomiarów patrz Rys. 2.

Pomiar	Klasa wiekowa I		Klasa wiekowa II		Klasa wiekowa III	
	JAW	AD	JAW	AD	JAW	AD
Obszar mózgowca						
Co-Con	*	*	***	NS	NS	NS
Eu-Eu	NS	NS	**	*	***	***
St-B	*	**	NS	NS	***	NS
Op-O	NS	NS	NS	NS	*	NS
Br-N	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Ect-Ect	NS	***	*	NS	***	NS
St-N	**	*	**	NS	***	***
Zy-Zy	***	***	***	**	***	NS
Obszar trzewioczaszki						
C-P1	***	NS	***	NS	***	NS
Gov-Cr	***	**	**	NS	***	NS
Id-Goc	**	NS	***	NS	***	**
M-M	*	NS	***	*	*	NS
Mo-Mo	***	**	**	**	NS	NS
N-Ns	NS	NS	NS	NS	**	NS
P-Br	**	NS	***	NS	***	NS
P-Op	***	***	***	***	***	***
P1-M3	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Pm-Mo-Mo	***	**	***	*	***	***
Pm-P	**	NS	***	NS	***	**
St-P	**	NS	***	NS	***	NS

NS krytyczny poziom istotności $p > 0,05$

* $0,05 \geq$ krytyczny poziom istotności $p > 0,01$

** $0,01 \geq$ krytyczny poziom istotności $p > 0,001$

*** krytyczny poziom istotności $p \leq 0,001$

3.2 Analiza dyskryminacji

W porównaniu z wynikami jednoczynnikowej analizy wariancji ilość istotnie rozróżniających cech badane próby jest wyraźnie mniejsza, wynosząc 9 cech u osobników najmłodszych i po 7 cech w obu starszych klasach wiekowych. Sześć cech (2 w obrębie mózgowca i 5 w obszarze trzewioczaszki) nie różniło badanych prób w całym materiale wiekowym (Tab. 1). Na uwagę zasługuje fakt, że pomiar istotnie większy dla osobników „bielisko-białskich”, wytypowany przez jednoczynnikową analizę wariancji (Mo-Mo szerokość odcinka siekaczowego trzewioczaszki) został potwierdzony przez wielowymiarowy test analizy dyskryminacji.

W tabelach 2 i 3 przedstawiono wybrane wyniki obu zastosowanych testów statystycznych: jednoczynnikowej analizy wariancji i analizy

rozdziálu, gdzie wytypowane parametry cechowały się wysokimi wartościami statystyk.

Tabela 2. Zestawienie wyników jednoczynnikowej analizy wariancji (F) / testu Kruskala-Wallisa (H) i wielowymiarowej analizy dyskryminacji (F_{wst}) w obrębie mózgowcazski. Podano zmienne, które istotnie rozróżniały badane próby w obu testach statystycznych.

Pomiar	Jednoczynnikowa analiza wariancji	Analiza dyskryminacji
I klasa wiekowa		
Con-Con	F(1,159)=5,31 p<0,023	$F_{wst}(1,94)=6,80$ p<0,01
St-B	H(1,178)=4,29 p<0,01	$F_{wst}(1,94)=12,36$ p<0,001
St-N	H(1,221)=8,68 p<0,003	$F_{wst}(1,216)=4,46$ p<0,04
Zy-Zy	F(1,262)=29,63 p<0,0001	$F_{wst}(1,216)=19,33$ p<0,0001
II klasa wiekowa		
Eu-Eu	F(1,151)=9,58 p<0,002	$F_{wst}(1,94)=4,9$ p<0,03
Zy-Zy	F(1,202)=37,85 p<0,0001	$F_{wst}(1,169)=12,40$ p<0,001
III klasa wiekowa		
Eu-Eu	H(1,112)=23,40 p<0,0001	$F_{wst}(1,84)=17,01$ p<0,0001
St-N	F(1,141)=25,94 p<0,0001	$F_{wst}(1,146)=1,91$ p<0,0001

Con-Con – zewnętrzna szerokość kłykci potylicznych, Eu-Eu – największa szerokość czaszki mózgowej, St-B – długość mózgowcazski, St-N – wysokość części trzewiowej czaszki w obrębie kości czołowej, Zy-Zy – szerokość jarzmowa.

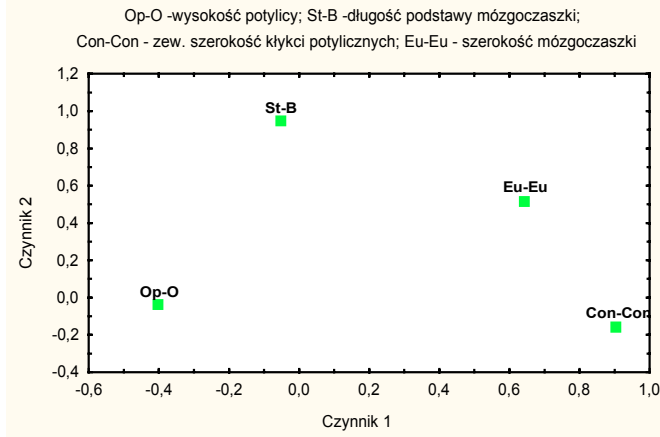
Tabela 3. Zestawienie wyników jednoczynnikowej analizy wariancji (F) / testu Kruskala-Wallisa (H) i wielowymiarowej analizy dyskryminacji (F_{wst}) w obrębie trzewiowcazski. Podano zmienne, które istotnie rozróżniały badane próby w obu testach statystycznych.

Pomiar	Jednoczynnikowa analiza wariancji	Analiza dyskryminacji
I klasa wiekowa		
Mo-Mo	H(1,262)=19,83 p<0,0001	$F_{wst}(1,216)=10,06$ p<0,002
P-Op	F(1,263)=21,55 p<0,0001	$F_{wst}(1,216)=17,08$ p<0,0001
Pm-Mo-Mo	F(1,258)=15,08 p<0,0001	$F_{wst}(1,216)=11,44$ p<0,001
II klasa wiekowa		
M-M	F(1,201)=18,73 p<0,0001	$F_{wst}(1,131)=4,47$ p<0,04
Mo-Mo	H(1,203)=6,86 p<0,002	$F_{wst}(1,131)=7,78$ p<0,006
P-Op	F(1,195)=25,42 p<0,0001	$F_{wst}(1,131)=23,57$ p<0,001
III klasa wiekowa		
Id-Goc	H(1,162)=72,22 p<0,0001	$F_{wst}(1,95)=9,44$ p<0,003
P-Op	F(1,166)=112,90 p<0,0001	$F_{wst}(1,95)=17,04$ p<0,0001
Pm-Mo-Mo	H(1,163)=19,73 p<0,0001	$F_{wst}(1,95)=15,07$ p<0,0001
Pm-P	H(1,166)=23,21 p<0,0001	$F_{wst}(1,95)=7,95$ p<0,006

Mo-Mo – szerokość odcinka siekaczowego, P-Op – największa długość czaszki, Pm-Mo-Mo – długość bezzębnej krawędzi trzewiowcazski, Id-Goc – największa długość żuchwy, M-M – szerokość trzewiowcazski.

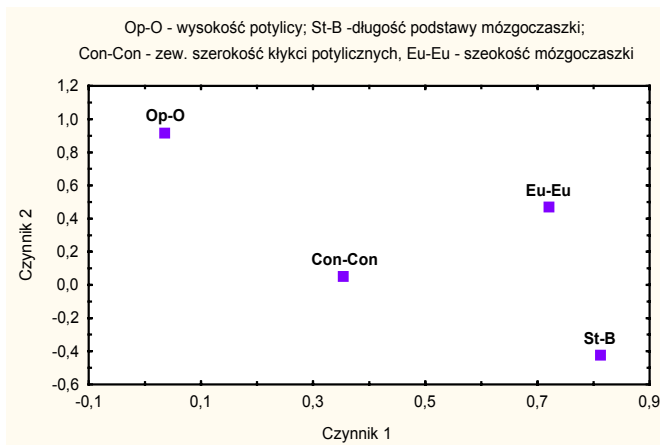
3.3 Analiza czynnikowa

W badaniu modeli anatomicznych czaszki wykazano, że czaszka mózgowa osobników z rejonu „B” rosła w poszczególnych klasach wiekowych w sposób nierównomierny. Tłumaczy się to wytypowaniem różnej liczby czynników. W I klasie wiekowej puszcza mózgowa rosła głównie na szerokość o czym świadczy dodatni współczynnik korelacji pomiarów szerokości kłykci potylicznych (Con-Con $r=0,91$) i szerokości mózgowcazski (Eu-Eu $r=0,64$) z jednym czynnikiem oraz na długość (St-B $r=0,94$). Pozostałe zmienne wprowadzone do modelu charakteryzowały się niskimi wartościami współczynnika korelacji (Rys. 3).



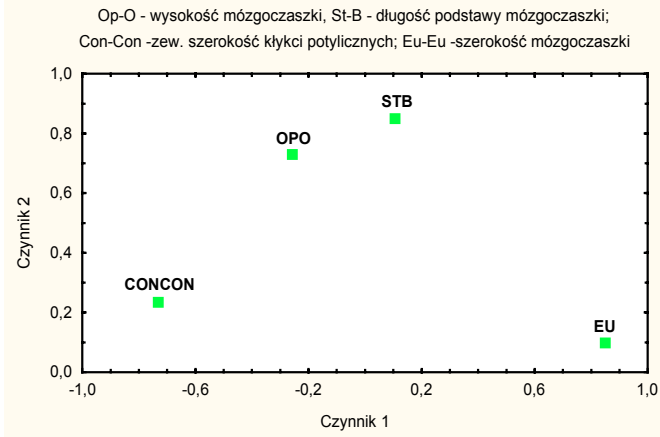
Rys. 3. Wyniki analizy czynnikowej w obrębie mózgowcaszki. I klasa wiekowa (n=43) rejon „B”.

W II klasie wiekowej czaszka mózgowa rosła jak gdyby we wszystkich kierunkach: na szerokość (Eu-Eu szerokość mózgowcaszki $r=0,72$), na wysokość (Op-O wysokość potylicy $r=0,92$) i na długość (St-B długość podstawy mózgowcaszki $r=0,81$) (Rys. 4).



Rys. 4. Wyniki analizy czynnikowej w obrębie mózgowcaszki. II klasa wiekowa (n=41) rejon „B”.

Podobna sytuacja zaszła w najstarszej klasie wiekowej (Rys. 5).



Rys. 5. Wyniki analizy czynnikowej w obrębie mózgowcaszki. II klasa wiekowa (n=24) rejon „B”.

Interesującym jest, że pomiar zewnętrznej szerokości kłykci potylicznych nie wykazywał istotnie silnie dodatniego związku korelacji z żadnym czynnikiem w starszych klasach wiekowych. Fakt ten świadczyłby o zakończeniu wzrostu tego parametru pod koniec I klasy wiekowej. Natomiast w rejonie „bieszczadzkim” mózgowcaszka rośnie harmonijnie we wszystkich kierunkach naraz. Wnioskuje się to na podstawie wytypowania jednego czynnika, który jest dodatnio skorelowany ze wszystkimi zmiennymi (Tab. 4).

Tabela 4. Zestawienie wyników analizy czynnikowej w obrębie mózgowcaszki (obszar podstawy mózgowcaszki) byków jeleni w badanych rejonie „K”. W tabeli zaznaczono tłustym drukiem wyniki korelacji zmiennej z czynnikiem większe od wartości bezwzględnej 0,50.

Zmienna	Klasa wiekowa I (2 - 4 lat)	Klasa wiekowa II (5 - 8 lat)	Klasa wiekowa III (9 ≥ lat)
	czynnik 1	czynnik 1	czynnik 1
Eu - Eu	0,59	0,77	0,78
St - B	0,74	0,68	0,57
Con - Con	0,74	0,64	0,72
Op - O	0,70	0,54	0,81
% całkowitej wariacji	48,83	43,67	52,69
Liczebność N	54	69	63

% całkowitej wariacji - wartość całkowitej wariacji w modelu jaką wyjaśnia wyodrębniony czynnik, Eu - Eu - największa szerokość czaszki mózgowcaszki, St - B - długość podstawy mózgowcaszki, Con - Con - zewnętrzna szerokość kłykci potylicznych, Op - O - wysokość potylicy.

Model dotyczący trzewioczaszki charakteryzował się dużym zróżnicowaniem rozwoju poszczególnych parametrów kraniometrycznych. W rejonie „B” u osobników najmłodszych wyróżniono jeden czynnik dodatnio skorelowany z wszystkimi zmiennymi wprowadzonymi do modelu. Czynnik ten wyjaśniał prawie 60 %

całkowitej wariancji (Tab. 5). Natomiast w drugim rejonie w I klasie wiekowej zostały wytypowane 2 czynniki, z których jeden wyjaśniał 50,57 % całkowitej wariancji, a czynnik 2 tylko 13,28%. Czynnik 1 był dodatnio skorelowany ze wszystkimi cechami wprowadzonymi do modelu. Czynnik 2 był dodatnio silnie skorelowany z pomiarem krawędzi zębowej żuchwy (P1-M3 $r=0,60$) (Tab. 6). W starszych klasach wiekowych w obu badanych rejonach zostały wytypowane 3 czynniki. W rejonie „bielskobialskim” w II klasie wiekowej czynnik 1 wyjaśnia 42,08% całkowitej wariancji i jest dodatnio skorelowany ze wszystkimi zmiennymi. Natomiast czynnik 2 związany jest z dwoma zmiennymi, z których jedna jest skorelowana dodatnio z tym czynnikiem (Mo-Mo szerokość odcinka siekaczowego $r=0,84$), a druga ujemnie (N-Ns długość kości nosowej $r= -0,61$). Czynnik 3 wyjaśnia 18,05 % całkowitej wariancji i jest silnie dodatnio skorelowany z 2 zmiennymi: szerokością trzewioczaszki M-M ($r=0,69$) i długością krawędzi zębowej żuchwy P1-M3 ($r=0,82$). Oba pomiary są zlokalizowane obok siebie i dotyczą czynnika związanego z obszarem zębów bocznych przystosowanych do przeżuwania pokarmu roślinnego (Tab. 5). W rejonie „bieszczadzkiem” w II klasie wiekowej czynnik 1 podobnie jak w rejonie „B” jest dodatnio skorelowany z wszystkimi zmiennymi, a współczynnik korelacji r przekracza w większości przypadków wartość 0,50. Czynnik 2 jest dodatnio skorelowany z długością kości nosowej (N-Ns $r=0,59$) i ujemnie skorelowany z parametrem opisującym długość krawędzi bezzębnej trzewioczaszki (Pm-Mo-Mo $r= -0,81$). Czynnik 3 został wyodrębniony tylko przez jedną zmienną: długość odcinka zębowego żuchwy (P1-M3 $r=0,75$) (tab. 6). Natomiast u osobników najstarszych w rejonie „B” czynnik 1 jest dodatnio skorelowany z większością zmiennych wprowadzonych do modelu. Czynnik 2 wyjaśniają już tylko 2 zmienne, które są z nim dodat-

nio skorelowane. Są to: szerokość odcinka siekaczowego (Mo-Mo $r=0,74$) oraz długość krawędzi zębowej żuchwy P1-M3 ($r=0,51$). Tylko jedna zmienna (długość trzewioczaszki P-Br $r=0,78$) jest silnie dodatnio skorelowana z ostatnim trzecim czynnikiem. Dwa największe pomiary długości czaszki (P-Op i P-Br) zostały w III klasie wiekowej skorelowane z różnymi z czynnikami. Zróznicowanie to świadczyłoby o różnicy we wzroście czaszki trzewiowej i mózgowej (różnica pomiędzy tymi dwoma pomiarami daje pomiar długości mózgowiczaszki). Taki wynik potwierdza dodatkowo wytypowanie w modelu puszeki mózgowej (III klasa wieku) w rejonie „B” różnej liczby czynników skorelowanych dodatnio z wszystkimi pomiarami za wyjątkiem parametru opisującego zewnętrzną szerokość kłykci potylicznych (Rys. 5, Tab. 5). W najstarszej grupie wiekowej w rejonie „bieszczadzkiem” również zostały wytypowane 3 czynniki. Pierwszy z nich wyjaśnia 35,34% całkowitej wariancji, a pozostałe dwa odpowiednio 19,09% i 11,24%. Czynnik 1 jest skorelowany istotnie dodatnio ze wszystkimi zmiennymi, które dotyczą pomiarów długości. Z kolei czynnik 2 skorelowany jest silnie dodatnio z 2 pomiarami szerokości i 2 pomiarami długości. Natomiast ostatni wytypowany czynnik wyjaśniają dwa pomiary długości, a współczynniki korelacji tych związków mają wartości dodatnie. Należy podkreślić, że ponownie jednym z tych parametrów jest długość krawędzi zębowej żuchwy P1-M3. W całym materiale wiekowym pomiar ten był silnie dodatnio skorelowany z wyodrębnionym czynnikiem 2 w I klasie wiekowej i czynnikiem 3 w II i III grupie wiekowej. Taki stan świadczyłby o istnieniu zróżnicowanego rozwoju tego parametru w porównaniu z innymi cechami kraniometrycznymi. Druga cecha dodatnio skorelowana z czynnikiem 3 to pomiar długości kości nosowej (N-Ns $r=0,80$) (Tab. 6).

Tabela 5. Zestawienie wyników analizy czynnikowej w obrębie trzewioczaszki (obszar kości nosowej i szczękowej) byków jeleni w badanym rejonie „K”. W tabeli zaznaczono tłustym drukiem wyniki korelacji zmiennej z czynnikiem większe od wartości bezwzględnej 0,50.

Rejon „K”	Klasa wiekowa I (2 - 4 lat)		Klasa wiekowa II (5 - 8 lat)			Klasa wiekowa III (9 ≥ lat)		
	czynnik 1	czynnik 2	czynnik 1	czynnik 2	czynnik 3	czynnik 1	czynnik 2	czynnik 3
Zmienna								
P - Op	0,87	0,27	0,86	0,27	0,02	0,75	- 0,13	0,26
P - Br	0,86	0,24	0,77	0,39	0,06	0,87	0,06	0,16
N- Ns	0,62	0,15	0,30	0,59	- 0,42	0,22	- 0,02	0,80
M - M	0,78	- 0,07	0,70	- 0,02	- 0,19	0,02	0,61	- 0,10
St - P	0,85	0,12	0,86	- 0,01	0,12	0,74	0,12	0,24
Pm - P	0,58	- 0,30	0,87	- 0,23	- 0,05	0,67	0,53	0,08
Pm - Mo - Mo	0,37	- 0,75	0,28	- 0,81	- 0,27	0,33	0,76	- 0,16
Mo - Mo	0,68	- 0,04	0,77	- 0,26	- 0,13	0,05	0,75	0,25
Id - Goc	0,80	- 0,11	0,62	0,23	- 0,23	0,90	0,16	0,08
C - P1	0,68	- 0,51	0,60	- 0,44	0,25	0,79	0,23	- 0,30
P1 - M3	0,54	0,60	0,40	0,15	0,75	- 0,01	0,44	0,50
% całkowitej wariancji	50,57	13,28	45,24	14,64	9,18	35,34	19,09	11,24
Liczebność N	52		63			61		

% całkowitej wariancji - wartość całkowitej wariancji w modelu jaką wyjaśnia wyodrębniony czynnik, P-Op - największa długość czaszki, P-Br - długość trzewioczaszki, N-Ns - długość kości nosowej, M-M - szerokość czaszki trzewiowej, St-P - długość podstawy czaszki trzewiowej, Pm-P - długość bezzębnej podstawy trzewioczaszki, Pm-Mo-Mo - długość bezzębnej podstawy trzewioczaszki w odcinku siekaczowym, Mo-Mo - szerokość odcinka siekaczowego, Id-Goc - największa długość żuchwy, C-P1 - długość diastemy w żuchwie, P1- M3 - długość krawędzi zębowej żuchwy.

Tabela 6. Zestawienie wyników analizy czynnikowej w obrębie trzewioczaszki (obszar kości nosowej i szczękowej) byków jeleni w badanym rejonie „B”. W tabeli zaznaczono tłustym drukiem wyniki korelacji zmiennej z czynnikiem większe od wartości bezwzględnej 0,50.

Rejon „B”	Klasa wiekowa I (2 - 4 lat)		Klasa wiekowa II (5 - 8 lat)			Klasa wiekowa III (9 ≥ lat)		
	czynnik 1	czynnik 2	czynnik 1	czynnik 2	czynnik 3	czynnik 1	czynnik 2	czynnik 3
Zmienna								
P - Op	0,87	0,49	0,09	0,43	0,79	- 0,02	- 0,15	
P - Br	0,89	0,75	0,21	0,49	0,39	- 0,30	0,78	
N- Ns	0,53	0,57	- 0,61	0,32	0,55	- 0,23	- 0,004	
M - M	0,77	0,26	0,29	0,69	0,52	0,39	0,08	
St - P	0,82	0,82	0,12	0,37	0,80	- 0,13	0,06	
Pm - P	0,88	0,86	0,12	0,22	0,75	- 0,31	- 0,09	
Pm - Mo - Mo	0,64	0,65	- 0,02	0,001	0,41	- 0,39	- 0,07	
Mo - Mo	0,76	0,39	0,84	0,16	0,38	0,74	0,41	
Id - Goc	0,81	0,81	0,12	0,33	0,64	0,44	- 0,39	
C - P1	0,86	0,89	0,10	- 0,10	0,71	0,03	- 0,26	
P1 - M3	0,54	0,004	- 0,19	0,82	- 0,30	0,51	- 0,36	
% całkowitej wariancji	59,99	42,08	11,87	18,05	35,13	13,42	10,62	
Liczebność N	140		73			39		

% całkowitej wariancji - wartość całkowitej wariancji w modelu jaką wyjaśnia wyodrębniony czynnik, P-Op - największa długość czaszki, P-Br - długość trzewioczaszki, N-Ns - długość kości nosowej, M-M - szerokość czaszki trzewiowej, St-P - długość podstawy czaszki trzewiowej, Pm-P - długość bezzębnej podstawy trzewioczaszki, Pm-Mo-Mo - długość bezzębnej podstawy trzewioczaszki w odcinku siekaczowym, Mo-Mo - szerokość odcinka siekaczowego, Id-Goc - największa długość żuchwy, C-P1 - długość diastemy w żuchwie, P1- M3 - długość krawędzi zębowej żuchwy.

4 WNIOSKI

1. Przy pomocy jednoczynnikowej analizy wariancji wykazano, że obie badane populacje jelenia różnią się między sobą statystycznie istotnie. Jedynym parametrem, którego wartości były większe dla byków z rejonu „B” był pomiar Mo-Mo (szerokość odcinka siekaczowego trzewioczaszki). W pozostałych wyróżnionych parametrach czaszki byki z rejonu „K” posiadały wyższe średnie wartości
2. W wyniku analizy dyskryminacji wyliczono mniejszą ilość cech rozróżniających statystycznie istotnie badane próby w porównaniu do wcześniejszej analizy wariancji. Potwierdzony został pomiar Mo-Mo jako istotnie większy w próbie z rejonu „B”.
3. Wyniki analizy czynnikowej wykazały istnienie zróżnicowanych modeli rozwoju ontogenetycznego czaszek dla badanych populacji. U osobników z rejonu „K” stwierdzono bardziej równomierny w porównaniu z bykami z drugiego rejonu wzrost mózgo-czaszki. Obie badane populacje charakteryzują się zróżnicowanym rozwojem trzewioczaszki, zwłaszcza obszarów kości siekaczowej i zębowej.
4. Na podstawie jednoczynnikowej analizy wariancji oraz wielowymiarowej analizy dyskryminacji wytypowano następujące pomiary rozróżniające istotnie badane próby w dwóch rejonach polskich Karpat:

1 w obrębie mózgo-czaszki

I klasa wiekowa

Con-Con

St-B

St-N

Zy-Zy

II klasa wiekowa

Eu-Eu

Zy-Zy

III klasa wiekowa

Eu-Eu

St-N

2 w obrębie trzewioczaszki

I klasa wiekowa

Gov-Cr

Mo-Mo

P-Op

Pm-Mo-Mo

II klasa wiekowa

M-M

Mo-Mo

P-Op

Pm-Mo-Mo

III klasa wiekowa

Id-Goc

P-Op

Pm-Mo-Mo

Pm-P

5 DYSKUSJA

Jeleń szlachetny jest klasyfikowany jako oportunistyczny pokarmowy, a struktura jego przewodu pokarmowego jest przystosowana do tworzenia i wchłaniania pokarmu roślinnego o dużym zróżnicowaniu jakościowym [12]. W stosunku do masy ciała jelenie posiada znacznie większą żwacz, co pozwala temu gatunkowi pobierać i jednorazowo poddawać fermentacji większą porcję pokarmu niż mogą to czynić inne gatunki należące do tej grupy systematycznej. W trawieniu różnych rodzajów pokarmu pomagają także wyjątkowo bogata mikroflora żwacza [24]. Dlatego dieta jelenia jest niesłychanie zróżnicowana. Z badań przeprowadzonych przez Dzieciółowskiego [10] wynika, że zasadniczą częścią naturalnego pokarmu tego gatunku jest liściasty żer pędowy i to niezależnie od pory roku. Według tego autora w siedliskach uboższych wiosną i latem jelenie zjadają duże ilości traw i ziół, natomiast zimą podstawą wyżywienia staje się żer pędowy gatunków iglastych oraz krzewinki. W skrajnie ubogich siedliskach na bezleśnych wrzosowiskach Szkocji jelenie oprócz wrzosu wykorzystują głównie zespoły traw [26]. Możliwości wykorzystania przez jelenie tak szerokich nisz pokarmowych są główną przyczyną rozległego występowania tego gatunku.

Silne zróżnicowanie masy ciała jeleni jest prawdopodobnie głównie związane z zasobnością i wartością odżywczą letniej bazy pokarmowej oraz zagęszczeniem populacji. Bobek i Kosobucka [6] wykazali, że dla terenów Polski południowo-wschodniej masa ciała jeleni wzrastała proporcjonalnie do wskaźnika obliczonego na podstawie letniego zapasu liściastego żeru pędowego i ziół oraz zagęszczenia populacji. Wpływ wartości odżywczej potencjalnej bazy pokarmowej jeleni na ich ciężar ciała udowod-

niły badania norwesko-brytyjskie przeprowadzone na kilku populacjach jeleni zamieszkujących tereny położone w ponad 1000 km gradientie geograficznym [16]. W rejonach geograficznych gdzie sezon wegetacyjny jest krótki wartość odżywcza pokarmu (zawartość białka, makro i mikroelementów) jest wyższa niż na obszarach gdzie sezon wegetacyjny jest dłuższy. Prawdopodobnie jest to jedna z dodatkowych przyczyn wyjaśniających występowanie ciężkich osobników jeleni w Karpatach oraz na terenie Polski Północno-Wschodniej.

Jednakże wykazane w niniejszej pracy zróżnicowanie wymiarów kraniometrycznych jeleni zamieszkujących wschodnią i zachodnią część polskich Karpat (rejon „K” i „B”) nie może być tłumaczone zagęszczeniem populacji czy wpływem długości sezonu wegetacyjnego, gdyż w badanych rejonach obydwa te parametry są do siebie bardzo podobne. Dlatego wyjaśnienia różnic należałoby szukać poprzez porównanie i charakterystykę letniej bazy pokarmowej obydwu rejonów, gdyż dostęp do zasobów pokarmowych w okresie sezonu wegetacyjnego decyduje o przyrostach masy ciała jeleni.

Obszary wschodnie polskiej części Karpat („K”) charakteryzują się występowaniem buczyny karpackiej (*Fagetum carpaticum*), a udział gatunków panujących w drzewostanach, które dostarczają liściastego żeru pędowego jest wysoki i sięga 53,2%. Prace jakie wykonano nad oceną zasobności pokarmowej buczyny karpackiej dla jeleniowatych wykazały, że w sezonie wegetacyjnym zapas wysokojakościowego pokarmu jakim jest liściasty żer pędowy i zioła wynosi 94,6 g sm/m² [23]. W Karpatach Zachodnich (rejon „B”) obszary leśne są porośnięte w dużej części sztucznymi drzewostanami, w skład których wchodzi duże połacie monokultur świerkowych. W drzewostanach dominują gatunki drzew iglastych stanowiące łącznie 76,8% udziałów gatunków panujących, przy czym udział świerka sięga aż 65,7%. Brak jest analogicznych prac nad zasobami pokarmowymi dla jeleniowatych na tym terenie. Jednakże struktura gatunkowa drzewostanu jest zbliżona do drzewostanów występujących w Gorcach i niższych partiach Tatr, gdzie zapas liściastego żeru pędowego i ziół oszacowanego w sezonie wegetacyjnym wynosi tylko 39,8 g sm/m² [22]. W związku ze zróżnicowaniem letniej bazy pokarmowej w obydwu rejonach badań można przypuszczać, że dieta jeleni w rejonie „K” bę-

dzie posiadała wyższą wartość odżywcza niż pokarm konsumowany przez jelenie w rejonie „B”. Liściasty żer pędowy wykazuje wyższą zawartość białka (średnio 10,3%) niż żer pędowy iglasty, gdzie udział procentowy tego składnika sięga średnio tylko 7,4% [5]. Ponieważ pasze wysokobiałkowe posiadają przeważnie wyższą strawność od pasz niskobiałkowych [9] z dużą dozą prawdopodobieństwa można założyć, że dzienna konsumpcja pokarmu przez jelenia w rejonie „K” dostarcza organizmowi więcej energii strawnej niż dobową konsumpcję pokarmu w rejonie „B”. Dodatkowym ograniczeniem dopływu energii strawnej do organizmu jeleni zamieszkujących rejon „B” jest zależność pomiędzy wartością współczynnika strawności pokarmu a poziomem dobowej konsumpcji paszy przez jelenie. Niski współczynnik strawności pokarmu pociąga za sobą małą jego konsumpcję w ciągu doby [14].

Czynnikami ograniczającymi przepływ paszy przez przewód pokarmowy jest struktura żołądka oraz mikroorganizmy żwacza. Interesującym jest fakt, że szerokość odcinka siekaczowego (Mo-Mo) wykazała wyższą wartość dla populacji zamieszkującej rejon „B”. Prawdopodobnie jest to adaptacja do przyjmowania większej ilości niskobiałkowego pokarmu. Nie należy także wykluczyć, że jelenie zamieszkujące teren obydwu rejonów, tak istotnie różniących się pod względem jakości bazy pokarmowej wykształciły w strukturze przewodu pokarmowego specyficzne adaptacje pozwalające na efektywne wykorzystanie diametralnie różnych jakościowo zasobów pokarmowych. Według Wolf [30] i Cewe [7] różnice w strukturze czterokomorowego żołądka dwóch populacji jeleni zamieszkujących teren Bieszczad (dieta wysokobiałkowa) i bory województwa zielonogórskiego (dieta niskobiałkowa) uwidoczniły się zwłaszcza w budowie trawieńca i ksiąg. Jelenie zamieszkujące bory województwa zielonogórskiego charakteryzują się mniejszymi księgami i większym trawieńcem. Przypuszczalnie podobne adaptacje przewodu pokarmowego mają miejsce w populacji jeleni na terenie Zachodnich Karpat (rejon „B”).

Jelenie są zwierzętami stadnymi i poza okresem rykowiska podstawowymi jednostkami socjalnymi w populacji są grupy żeńskie złożone z łań i cieląt i młodych samców oraz grupy męskie [8]. Grupy męskie żerują wspólnie, jednak wśród poszczególnych osobników wchodzących

do grupy istniejącej widoczna konkurencja pokarmowa. Pozycja socjalna byków w grupie zależy od masy ciała i poroża, a samce dominujące posiadają obydwie te parametry znacznie wyższe niż osobniki podporządkowane [2]. Uwidocznia się to zwłaszcza w młodych klasach wieku w których byki intensywnie przybierają na masie ciała. Samce dominanty żerują w najlepszych mikrosiedliskach, utrzymując na dystans około kilkudziesięciu metrów osobniki stojące niżej w hierarchii socjalnej grupy. Udowodniono, że budżet aktywności czasowej dominanta i subdominanta różni się istotnie. Utrzymujący wysoką pozycję socjalną byk głównie żeruje, a stosunkowo mało przemieszcza się, natomiast osobniki stojące nisko w hierarchii socjalnej są przede wszystkim zajęte wyszukiwaniem odpowiednich miejsc do żerowania, zużywając na to wiele czasu i energii w ciągu dnia. Taka sytuacja odbija się negatywnie na ogólnym rozwoju somatycznym zwierząt, w tym ich masy ciała. Stosunki antagonistyczne pomiędzy osobnikami nasilają się zwłaszcza kiedy zasoby pokarmowe są ograniczone [1]. Należy pamiętać, że wzrost osobniczy samców jelenia, jak również gromadzenie na okres rykowiska rezerw tłuszczowo-białkowych odbywa się w okresie sezonu wegetacyjnego, kiedy to metabolizm podstawowy jest bardzo wysoki i nastawiony na realizowanie procesów produkcyjnych [13].

Dlatego wykazane różnice w zmienności wymiarów czaszek pomiędzy rejonami „B” i „K” są dodatkowo odzwierciedleniem różnego stopnia konkurencji pokarmowej byków w obydwu rejonach. Wydaje się, że konkurencja pokarmowa pomiędzy bykami w rejonie „K” jest słabsza niż w rejonie „B”, co wynika z większej zasobności letniej bazy pokarmowej w tym rejonie.

LITERATURA

- 1) Appleby M. C. 1980. Social rank and food access in red deer stags, Behaviour 74: 294 - 309.
- 2) Appleby M. C. 1982. The consequences and causes of high social rank in red deer stags, Behaviour 80: 259-273.
- 3) Balicki A., B. Jurkiewicz. 1985. Metody statystyczne w biologii, Skrypty Uczelniane Uniwersytetu Gdańskiego, Gdańsk. 303 pp.
- 4) Bobek B., K. Morow, K. Perzanowski, M. Kosobucka. 1992. Jeleń - Monografia przyrodniczo - łowiecka. Wydawnictwo „Świat”, Warszawa. 200 pp.
- 5) Bobek B., K. Perzanowski, G. Sajdak, G. Szulakowska. 1974. Seasonal changes in quality and quantity of deer
- 6) Game Biologists, Stockholm 1973: 545-552
- 7) Bobek B., M. Kosobucka. 1985. Modelling of the population dynamics and structure in red deer (*Cervus elaphus*) in southeastern Poland, Proc. 17 th IUGB Congress. Brussels, Belgium: 173 - 180.
- 8) Cewe R. 1992 Porównanie struktury żołądka jelenia szlachetnego (*Cervus elaphus* L.) z dwóch siedlisk. Praca magisterska, Zakład Badań Łowieckich UJ, Kraków. 27 pp.
- 9) Clutton-Brock T. H., F. E. Guinness, S. D. Albon. 1982. Red deer, behaviour and ecology of two sexes. Univ. Chicago Press, Chicago 378 pp.
- 10) Drożdż A. 1979. Seasonal intake and digestibility natural feeds by roe deer, Acta theriol. 18, 3: 81-91
- 11) Dzieciółowski R. 1969. The quantity, quality and seasonal variation of food resources available to red deer in various environmental conditions of forest management, For. Res. Inst. Warszawa 295 pp.
- 12) Hair J. F., R. Anderson, R. Tatham, W. Black. 1992. Multivariate Data Analysis, Macmillan Publishing Company, USA. 544 pp.
- 13) Hofmann R. R. 1985. Digestive physiology of the deer - Their morphophysiological specialisation and adaptation. In: P. F. Fennessy and K. R. Drew (eds.). Biology of deer production, The Royal Society of New Zealand, Bulletin 22: 393 - 407
- 14) Hudson R. J., W. G. Watkins and R. Pauls. 1985. Seasonal bioenergetics of Wapiti in Western Canada. In: P. F. Fennessy and K. R. Drew (eds.), Biology of Deer Production, The Royal Society of New Zealand, Bulletin 22: 447 - 452.
- 15) Kay R. N. B., E. D. Goodall. 1976. The intake, digestibility and retention time of roughage diets by red deer (*Cervus elaphus*) and sheep, Proc. Nutr. Soc. 35, 98 A.
- 16) Krysiak K. 1987. Anatomia zwierząt. II: Aparat ruchowy, PWN, Warszawa. 638 pp.
- 17) Langvatn R., S. D. Albon. 1986. Geographic declines in body weight of Norwegian red deer a novel explanation of Bergmann's rule, Holarctic Ecology 9: 285 - 293.
- 18) Lochman J. 1987. Określanie wieku zwierzyny, PWRiL, Warszawa. 269 pp.
- 19) Michna E. i Paczos S. 1972. Zarys klimatu Bieszczad Zachodnich, Ossolineum, Wrocław. 72 pp.
- 20) Mitchell B., J. M. Crisp. 1981. Some properties of red deer (*Cervus elaphus*) at exceptionally high population - density in Scotland, J. Zool. Lond 194: 157 - 169
- 21) Morrison D. F. 1990. Wielowymiarowa analiza statystyczna, PWN, Warszawa. 589 pp.
- 22) Nietkammer J. and F. Krapp. 1986. Handbuch der Säugetiere Europas Herausgegeben. AULA- verlag GmbH, Wiesbaden. 560 pp.
- 23) Padoł I. 1980. Ocena zasobności runa leśnego dla jeleniowatych w lasach górskich. Praca magisterska, UJ, Kraków, 25 pp.
- 24) Perzanowski K., T. Pucek, W. Podyma. 1986. Browse supply and its utilization by deer in Carpathian beechwood (*Fagetum carpaticum*), Acta theriol. 31, 8: 107 - 118.
- 25) Prins R., M. J. Gleelen. 1971. Rumen characteristics of red deer, fallow deer and roe deer, J. Wildl. Manage. 35, 4: 673 - 680.
- 26) Sokal R. R. and J. Rohlf. 1995. Biometry, W. H. Freeman and Company, New York. 887 pp.
- 27) Staines B. W., J. M. Crisp, T. Parish. 1982. Differences in the quality of food eaten by red deer (*Cervus elaphus*) stags and hinds in winter, J. Appl. Ecol. 19:65-77

- 27) Szafer W., K. Zarzycki (eds). 1972. Szata roślinna Polski, PWN, Warszawa. 962 pp.
- 28) Tomanek J. 1972. Meteorologia i podstawy hodowli lasu, PWRiL Warszawa,
- 29) Whitehead G.K. 1972. Deer of the world, London, Constance
- 30) Wolf R. 1990. Charakterystyka żołądka jelenia szlachetnego (*Cervus elaphus* L.) w Bieszczadach. Praca magisterska, U J, Kraków. 22 pp.