

KRÓLOWIE LASU, CZYLI WSZYSTKO O JELENIOWATYCH

Kiedy myślimy o jeleniach, gatunkiem, który jako pierwszy przychodzi nam do głowy jest prawdopodobnie jelen szlachetny (*Cervus elaphus*, ryc. 1). To bardzo charyzmatyczne zwierzę ma szczególne miejsce w kulturze. Jest symbolem gracji i dostojeństwa. W historii często pojawiał się w heraldyce. W Europie jest z pewnością jednym z symboli lasu – jego królem.



Ryc. 1. Jeleń szlachetny (*Cervus elaphus*), jak jego nazwa zwyczajowa wskazuje, jest w naszej kulturze kojarzony z dostojeństwem i gracją. Zwierzę jest członkiem licznej rodziny jeleniowatych (Cervidae).

[Zdj.](#) David Gibbon ([CC BY-NC-SA 2.0](#)).

Jeleń szlachetny jest członkiem sporej, szeroko rozpowszechnionej rodziny ssaków – jeleniowatych (Cervidae). Rodzina liczy sobie w tej chwili około 50 rozpoznanych gatunków, występujących licznie w Eurazji i obydwu Amerykach. Co charakteryzuje tę rodzinę? Skąd się wzięła i jaka jest jej historia ewolucyjna? Postaramy się odpowiedzieć na te pytania. W tekście będziemy się jednak posługiwać specyficzną terminologią, którą bardzo trudno wyjaśnić

w paru słowach. Stąd też zachęcamy Was do wcześniejszej lektury [artykułu](#), który tłumaczy te pojęcia.

Zacznijmy od tego, że jelenie są zwierzętami parzystokopytnymi (Artiodactyla), należącymi do dużej grupy roślinożernych ssaków zwanej przeżuwaczami (Ruminantia). Czym charakteryzują się zarówno parzystokopytne, jak i przeżuwacze, wyjaśniliśmy dokładnie w [artykule](#) poświęconym wołowatym. Tutaj jedynie streścimy te informacje.

Parzystokopytne to zwierzęta, które poruszają się na kończynach zaopatrzonych w parzystą liczbę palców (zakończonych kopytami – racicami), przy czym główna oś całej kończyny (na której opiera się ciężar zwierzęcia) przebiega pomiędzy dwoma palcami – ściślej pomiędzy trzecim a czwartym. Dla porównania, u zwierząt nieparzystokopytnych może paradoksalnie występować parzysta liczba palców, ale główna oś kończyny przebiega przez jeden z palców (palec trzeci).

Przeżuwacze są najliczniejszą grupą wśród parzystokopytnych, a jedną z wyróżniających je cech jest posiadanie dużego, czterokomorowego żołądka. W pierwszej, obszernej komorze żołądka – żwaczu – dochodzi do rozkładu złożonych cukrów, takich jak celuloza i hemiceluloza (wraz z ligniną tworzących tzw. włókno), które są budulcem ścian komórkowych roślin. Żaden ssak na Ziemi nie posiada zdolności do produkcji enzymów, które byłyby w stanie to zrobić i zwierzęta korzystają z pomocy symbiotycznych bakterii i grzybów zamieszkujących żwacz. Komora ta pełni też rolę zbiornika na żywność, gdyż zwierzęta pobierając pokarm przeżuwają go tylko pobieżnie. Dopiero po napełnieniu żwacza szukają spokojnego miejsca, gdzie mogą odpocząć. Tam dokładnie przeżuwają pokarm, który najpierw zwracają w postaci małych, kulistych porcji. Tej zdolności ponownego przeżuwania zwróconego pokarmu zawdzięczają właśnie swoją nazwę.

Dzięki dokładnemu przeżuciu pokarmu oraz dzięki budowie ich układu pokarmowego, przeżuwacze są w stanie pozyskać więcej składników odżywczych z każdej zjedzonej porcji roślin w porównaniu z innymi roślinożernymi ssakami. Taka strategia może dawać przewagę szczególnie w środowiskach, w których występuje pokarm dobrej jakości (o korzystnym stosunku składników odżywczych do włókna), ale jest on dostępny w ograniczonych ilościach. Lasy często należą do takich właśnie środowisk i prawdopodobnie większość pierwotnych przeżuwaczy żyła właśnie tam (dzisiaj sprawy mają się inaczej).

Po tym, jak przeżuwacze pojawiły się ok. 50-45 mln lat temu (eocen), podzieliły się one na szereg grup. Współcześnie tylko dwie są rzeczywiście szeroko rozpowszechnione i liczne. Są to rodziny wołowatych (Bovidae, ponad 140 gatunków) i jeleniowatych (Cervidae, ok. 50 gatunków). Te pierwsze są dominującymi roślinożercami na kontynencie afrykańskim, zdecydowanie przyćmiewając większość pozostałych. Dziko żyjący przedstawiciele występują też w Azji Południowo-Wschodniej, a mniej licznie również w innych częściach Eurazji i Ameryki Północnej. Za sprawą człowieka, w formie udomowionej występują niemal na całym świecie (bydło domowe, kozy i owce).

Jeleniowate nie odniosły aż tak spektakularnego sukcesu, tym niemniej również są bardzo liczne i stanowią główną grupę roślinożerców w nieco wyższych szerokościach geograficznych Eurazji, szczególnie w lasach. Pierwsze skrzypce grają też w obydwu Amerykach.

Pomimo bogatego zapisu kopalnego, jak i licznych badań nad współczesnymi jeleniami, ich wzajemne pokrewieństwa ewolucyjne, jak i pokrewieństwa z innymi przeżuwaczami, wciąż nie są do końca jasne. Prawdopodobnie jest to wynik stosunkowo młodego wieku tej grupy – ewolucja trwała zbyt krótko, by wyraźnie zróżnicować geny pomiędzy poszczególnymi kladami, wobec czego wyniki badań opartych na DNA nie zawsze są jednoznaczne. Z drugiej strony, jeleniowate cechują się dość dużym konserwatyzmem ewolucyjnym jeśli chodzi o ich plan budowy, tj. niechętnie go zmieniały w czasie swojej ewolucji. Jednocześnie cechy, które jednak podlegały zmianie, często są zbieżne pomiędzy różnymi gatunkami, ale nie koniecznie ze względu na ich bliskie wzajemne pokrewieństwo, ale raczej w wyniku przystosowywania się do podobnych warunków bytowania (konwergencja ewolucyjna).

Wydaje się, że jeleniowate (Cervidae) są najbliższym spokrewnionym z kladem obejmującym wołowate (Bovidae, ryc. 2) i piżmowcowate (Moschidae, ryc. 3). Wołowate łączą w sobie wszelkiej maści bydło (dzikie i udomowione), bawoły, antylopy, dzikie i udomowione owce, kozy i ich najbliższych krewnych. Jest to najbardziej zróżnicowana i najliczniejsza rodzina spośród współczesnych przeżuwaczy. Charakteryzuje się obecnością stałych, nierozgałęziających się rogów. Piżmowcowate stanowią dzisiaj relikty swojej dawnej różnorodności. Grupa obejmuje jeden rodzaj (*Moschus*) z siedmioma gatunkami. Są to w większości małe zwierzęta, które nie posiadają żadnych ozdób głowy (jak np. rogi). Samce są za to wyposażone w bardzo długie górne kły, które wystają im z pysków.



Ryc. 2. Wołowate (Bovidae) – łączące w sobie antylopy, owce, kozy i bydło – są najliczniejszą rodziną spośród przeżuwaczy i wraz z rodziną piżmowcowatych stanowią grupę siostrzaną dla jeleniowatych. [Zdj.](#) Mathias Appel (domena publiczna; zmieniono).



Ryc. 3. Piżmowcowate (Moschidae) nie noszą ani rogów, ani poroża. Samce wyposażone są za to w długie, wystające z pysków kły, których używają w walkach z konkurentami. Wraz z wołowatymi, piżmowcowate tworzą grupę siostrzaną dla jeleniowatych. [Zdj.](#) Nikolay Usik ([CC BY-SA 3.0](#)).

Przedstawiony schemat pokrewieństw jest częstym wynikiem nowszych badań, niemniej w przeszłości piżmowcowate bardzo często okazywały się kładem siostrzanym dla jeleniowatych, a nie dla wołowatych. Równie często, to wołowate i jeleniowate stanowiły najbliższą spokrewnioną grupę, tworzącą razem kład siostrzany w stosunku do piżmowcowatych. Okazyjnie w ten układ wtrącały się jeszcze żyrafowate (Giraffidae) i widłorogi (Antilocapridae).

Cechą fizyczną, która wyróżnia jeleniowate spośród innych przeżuwaczy jest ich poroże (ryc. 4, 5). Poroże jest tworem naprawdę niezwykłym. Należy je zdecydowanie odróżnić od rogów. Rogi wołowatych (ryc. 2, 6) nigdy się nie rozgałęziają i rosną przez całe ich życie, aczkolwiek tempo tego wzrostu stopniowo spada wraz z wiekiem zwierzęcia. Pojedynczy róg składa się z kostnego rdzenia (możdżenia) stanowiącego wyrostek kości czołowej oraz okrywającej go keratynowej pochwy rogowej.

Dojrzałe poroże jeleniowatych (ryc. 5) jest zbudowane z nagiej kości i podlega cyklicznemu zrzućaniu i odbudowywaniu od nowa. U wielu gatunków wielokrotnie się rozwidla.



Ryc. 4. Rosnące poroże jeleniowatych okryte jest scypułem – delikatną, dobrze unaczynioną skórą, pokrytą aksamitnym włosem.
[Zdj.](#) Yellowstone National Park (domena publiczna; zmieniono).



Ryc. 5. Dojrzałe poroże jeleniowatych zbudowane jest z nagiej, żywej kości. Jest ono cyklicznie zrzucane i wymieniane na nowe. U wielu gatunków poroże wielokrotnie się rozgałęzia. Te cechy odróżniają je od rogów wołowatych i widłorogów oraz od „różków” żyrafowatych. [Zdj.](#) Bill Ebbesen ([CC BY 3.0](#); zmieniono).

Należy je też odróżnić od „różków” żyrafowatych (żyrafy i okapi), które są stale okryte skórą i futrem (ryc. 8). Kościany trzon tworzący różki żyrafowatych rośnie w skórze w oderwaniu od kości czaszki, aż do osiągnięcia przez zwierzę dojrzałości płciowej i dopiero wówczas spaja się z kością czołową (u żyrafy na szwie pomiędzy kością czołową, a ciemieniową). Wreszcie rogi widłoroga amerykańskiego (*Antilocapra americana*) mają podobny schemat budowy do rogów wołowatych, ale w przeciwieństwie do nich, keratynowa pochwa rozgałęzia się oraz jest cyklicznie zrzucana i wymieniana na nową, podczas gdy na głowie stale pozostaje kościany trzon okryty skórą i futrem (ryc. 7).

Poroże jeleniowatych w normalnych okolicznościach występuje jedynie u samców. Z tego, co wiemy, wzrost (i zrzucanie) poroża jest na ogólnym poziomie sterowane hormonalnie i uwarunkowane fotoperiodycznie tj. zależy od ilości światła otrzymywanego przez organizm



Ryc. 6. W przeciwieństwie do poroża jeleniowatych, rogi wołowatych nigdy się nie rozgałęziają, ani nie są wymieniane. Składają się z kościanego trzonu, okrytego od zewnątrz keratynową pochwą rogową.
[Zdj.](#) Phil Myers ([CC BY-NC-SA 3.0](#)).



Ryc. 7. Rogi widłorogów są zbudowane podobnie, jak u wołowatych, ale ich keratynowe pochwy rogowe rozgałęziają się i są cyklicznie wymieniane na nowe. [Zdj.](#) California Department of Fish and Wildlife ([CC BY 2.0](#); zmieniono).



Ryc. 8. Krótkie „różki” żyrafowatych są pokryte skórą i futrem, a współtworzący je kościany trzon zrasta się z czaszką dopiero po osiągnięciu przez zwierzę dojrzałości płciowej. [Zdj.](#) Property#1 ([CC BY-NC-ND 2.0](#)).

w ciągu doby. U większości gatunków żyjących w średnich i wysokich szerokościach geograficznych, ruja u samic, a także wzrost i zrzucanie poroża u samców, są silnie skorelowane z porami roku. Nowe poroże zaczyna rosnąć zazwyczaj wkrótce po tym, jak stare zostało zrzucone. W polskiej nomenklaturze łowieckiej i w leśnictwie zwykło się mówić o „nakładaniu” poroża, a nie o jego wzroście. U różnych gatunków może się to dziać w różnym czasie. Poroże rośnie na kostnych wyrostkach kości czołowych, umiejscowionych u samców tuż nad oczodołami. Analogicznie do tych u wołowatych, nazywamy je moździeniami. Wyrostki te są zawsze pokryte skórą i futrem. Poroże zaczyna swój wzrost pod skórą w wierzchołkowej części moździeni. Występuje tam wówczas pole niezróżnicowanych komórek, które jednak zaczynają się w tym czasie przekształcać w chondroblasty. Są to komórki specjalizujące się w budowie chrząstki, która stanowi wstępny szkielet wewnętrznej części poroża. W miarę wzrostu poroża, powstające od strony moździeni osteoblasty (komórki kościotwórcze) przekształcają następnie ten chrzęstny szkielet w kość gąbczastą. Jednocześnie, na peryferiach, bezpośrednio przez tkanki skóry odkładana jest kość zbita, tworzącą twardy, solidny pierścień wokół gąbczastego rdzenia.

Rosnące poroże jest pokryte delikatną i owłosioną skórą – scypułem (ryc. 4). Scypuł jest silnie unaczyniony i unerwiony. Zaopatruje on chondro- i osteoblasty w tlen i substancje odżywcze. Umożliwia on szybki wzrost poroża. W istocie, poroże jest jednym z najszybciej rosnących



Ryc. 9. Byk północno-amerykańskiego wapiti (*Cervus canadensis*) w trakcie ścierania scypułu z poroża.

[Zdj.](#) Alan Vernon ([CC BY-NC-SA 2.0](#)).

organów, jakie występują u ssaków. Tempo wzrostu zmienia się w czasie, ale np. u jelenia szlachetnego może osiągać nawet 10 cm na dobę! Chronione scypułem poroże rośnie tak długo, jak długo w organizmie zwierzęcia utrzymuje się niski poziom testosteronu.

Testosteron jest „męskim” hormonem produkowanym gł. w jądrach (ale w niewielkich ilościach jest też produkowany w jajnikach u samic), odpowiedzialnym za prawidłowy rozwój cech płciowych w czasie dojrzewania oraz za prawidłową produkcję spermy u osobników dorosłych. Jest też czasem zwany hormonem agresji, gdyż jego wysoki poziom często przejawia się właśnie większą pobudliwością i agresywnością zwierząt (również u ludzi). U jeleniowatych pełni też ważną funkcję w sterowaniu mechanizmami budowy poroża. Kiedy jesienią dni stają się krótsze, większa ilość godzin „ciemnych” owocuje zwiększoną ilością melatoniny we krwi. Ta z kolei zdaje się mieć wpływ na większą aktywność jąder i zwiększenie produkcji testosteronu. Dla poszczególnych gatunków próg ilości godzin „ciemnych” w ciągu doby jest różny. Istnieją też różnice pomiędzy poszczególnymi osobnikami, zależnie m.in. od ich wieku.



Ryc. 10. Byk daniela (*Dama dama*) z resztkami scypułu na głowie. Poroże jest wciąż zaczerwienione od krwi.

[Zdj.](#) Sharon Schneider ([CC BY-NC-SA 2.0](#)).

Ten stosunkowo nagły skok stężenia hormonu jest sygnałem, który powoduje obumarcie scypułu. Unerwienie i dopływ krwi zostają odcięte. Tkanka skórna umiera, wysycha i w końcu odpada, odsłaniając bielutką kość (ryc. 9, 10). W tym czasie zwierzęta mogą ocierać poroże o drzewa i zarośla, albo ryc nim w ściółce, żeby pozbyć się resztek skóry. Świeżo odsłonięta kość łatwo przesiąka garbnikami i innymi barwnikami zawartymi w ściółce i roślinności, które nadają porożu jego ostateczną, ciemniejszą barwę.

Dopływ krwi do samej kości zostaje silnie ograniczony, ale nie jest całkowicie odcięty. Krążenie zostaje utrzymane w stopniu umożliwiającym wystarczające nawilżenie tkanki

kostnej. Jak by nie patrzeć, jest to więc wyeksponowana żywa kość. Niegdyś uważano, że dojrzałe poroże jest martwe i w niektórych źródłach wciąż można się spotkać z takimi informacjami. Poroże jest jednak żywe – nie jest jednak unerwione, więc np. jego złamanie nie sprawia zwierzęciu bólu. Z drugiej strony, poziom unaczynienia nie pozwala na regenerację kości. Od tego momentu poroże nie rośnie już dalej, ani nie może zostać naprawione po uszkodzeniu.

Czas zrzucania scypułu przez samce poprzedza czas rui u samic, która rozpoczyna się niedługo później (i również jest podyktowana zmianami hormonalnymi zależnymi od fotoperiodyzmu). Wydaje się, że jedną z głównych funkcji poroża jest bycie „wizytówką” właściciela. Badania wskazują, że o ile ogólny wzór i średnie rozmiary poroża są podyktowane przez geny, to ostateczne rozmiary i złożoność wynikają też z czynników poza-genetycznych, takich jak wiek, stan zdrowia i kondycja zwierzęcia w czasie wzrostu poroża. Samce, które w danym sezonie lepiej się odżywiały, uniknęły chorób i urazów, będą miały z reguły większe poroże (względem masy ich ciała) niż ich rówieśnicy, którzy jedli gorzej i/lub przechodzili jakieś choroby. Stan zdrowia jelenia przekłada się też znacząco na jego płodność.



Ryc. 11. Byki jelenia szlachetnego (*Cervus elaphus*) w trakcie pojedynku. O ile rozmiary i złożoność poroża są wyznacznikami kondycji, to nie decydują one bezpośrednio o hierarchii pomiędzy bykami – decydujący jest wiek i masa ciała. Walka jest ostatecznością i dochodzi do niej głównie pomiędzy bykami o zbliżonym statusie społecznym.

[Zdj.](#) Christiaan Triebert ([CC BY-NC 2.0](#), zmieniono).

W związku z powyższym, jest bardzo prawdopodobne, że poroże służy jako „znak informacyjny”, zarówno dla samic, jak i dla konkurujących samców. Te pierwsze mogą łatwiej wybrać, który samiec jest odpowiedniejszym kandydatem na ojca ich dziecka, a te ostatnie mogą zdecydować, czy warto danemu konkurentowi rzucać wyzwanie. Tym niemniej, wielkość poroża nie wydaje się być decydującym wyznacznikiem hierarchicznej pozycji pomiędzy samcami. O dominacji w dużym stopniu decyduje wiek i masa ciała. Toteż gdy spotykają się samce w różnym wieku, zwykle młodszy ustępuje pola starszemu (a ściślej, mniejszy większemu), niezależnie od noszonych ozdób głowy. Warto jednak zauważyć, że poroże jeleni wzrasta i staje się coraz bardziej złożone z roku na rok, toteż młodszy konkurent najczęściej i tak będzie miał mniejsze poroże niż starszy osobnik. Młodziutkie samce zaczynają od dwóch sterczących szpiców. Maksymalny rozwój poroża zbiega się z osiągnięciem przez zwierzę największej wydajności seksualnej, a następnie zaczyna ponownie spadać. Niegdyś panował mit, że licząc ilość odrostków na porożu jelenia można ocenić jego dokładny wiek, ale jak już wspomnieliśmy, rozmiar i złożoność poroża zależą też od diety i kondycji zwierzęcia, toteż w ten sposób można dokonać tylko zgubnego szacunku.



Ryc. 12. Byk jelenia szlachetnego (*Cervus elaphus*) niedługo po zrzuceniu poroża. Rany na mózdzienkach już się zabiłżniły i rozpoczął się wzrost nowego poroża.

[Zdj.](#) Donar Reiskoffer ([CC BY-SA 3.0](#)).

Do prawdziwych walk (ryc. 11) dochodzi głównie pomiędzy samcami o podobnym statusie społecznym. Wówczas poroże zamienia się w broń. O ile często ma ono ostro zakończone odrostki, na ogół jest to „sport” bezkrwawy. Odrostki służą do zazębienia się z odpowiednikami na porożu przeciwnika, a starcie ma raczej charakter zapasów, a nie szermierki. Słabszy z samców zwykle w końcu się poddaje i jest przeganiany. Poroże zwycięzcy nie musi być jednak większe niż pokonanego osobnika.

Właściwy okres godowy trwa zwykle stosunkowo krótko – około miesiąca. Jednak samce wielu gatunków noszą poroże jeszcze długo potem – tak długo, jak długo utrzymuje się podwyższony poziom testosteronu w ich krwi. Kiedy dni stają się dłuższe i poziom melatoniny spada, spada również

aktywność jąder, a zatem i poziom testosteronu. Jest to kolejny sygnał dla organizmu zwierzęcia, który tym razem inicjuje całkowitą śmierć poroża. Kość staje się rzeczywiście martwa – wszelka cyrkulacja krwi zostaje całkowicie odcięta, a na powierzchni pomiędzy porożem a mózdzieniem zaczynają się różnicować osteoklasty – komórki niszczące kość. Proces postępuje od zewnątrz do wewnątrz – bardzo szybko. Wreszcie poroże odpada pod własnym ciężarem, przy czym rzadko prawe i lewe jednocześnie. Po odpadnięciu poroża pozostaje krwawiąca rana na mózdzieniu. Bardzo szybko się jednak zabiłżnia i rozpoczyna się proces budowy nowego poroża (ryc. 11), który (jak poprzednio) trwa tak długo, jak długo we krwi utrzymuje się niski poziom testosteronu. Co ciekawe, dopóki samce noszą poroże, tak jak wspomnieliśmy, o dominacji decyduje głównie masa ciała, ale kiedy tylko któryś poroże straci, natychmiast spada w dół hierarchii. Dopiero kiedy wszystkie samce zrzucą swoje poroża, hierarchia zostaje odbudowana na nowo.

Zważywszy na fenomenalne tempo wzrostu, a niekiedy i imponujące rozmiary, budowa poroża jest ogromnym wydatkiem energetycznym i materiałowym. Niezbędne są ogromne ilości wapnia i fosforu. Po części, źródłem są kości budujące szkielet zwierzęcia. W czasie trwania

wzrostu poroża, szczególnie w żebrach i kościach długich postępuje kontrolowana osteoporoza. Oczywiście ma ona wymiar ograniczony, tak, żeby zwierzęta mogły nadal sprawnie funkcjonować. Dostarczenie wszystkich wymaganych surowców w ten sposób nie jest możliwe. Normalna dieta roślinożerna również nie zapewnia wystarczających ilości wspomnianych minerałów. Okazuje się, że resztę potrzebnych surowców jelenie często pozyskują zjadając kości – w tym porzucane poroża. Potrafią je przeżuwać bardzo długo, tak że ostatecznie pozostaje tylko podstawa (tzw. róża). Nie tylko jelenie zjadają swoje poroża. Służą one również wielu innym zwierzętom, zwłaszcza gryzoniom. Stąd też znalezienie poroża w lesie wcale nie jest takie łatwe – większość zostaje zjedzona.

Skoro budowa poroża jest tak kosztowna, to dlaczego zwierzęta zrzucają je i odbudowują cyklicznie? Nie mogą posiadać jednej pary na całe życie, tak jak wołowate posiadają swoje rogi? Niestety poroże potrzebuje scypułu, by rosnąć. Z drugiej strony, pokryte scypułem i dobrze unaczynione nie nadaje się do walki w okresie godowym. Zwierzęta muszą pozbyć się scypułu, żeby ich poroże mogło być czymś więcej, niż tylko dziwną ozdobą. Samce jednak rosną i z wiekiem zwiększa się ich wydajność seksualna (do pewnego momentu – później spada). W związku z powyższym, aby dobrze to sygnalizować, z roku na rok potrzebują coraz większego poroża. Nie ma więc innego wyjścia, jak pozbyć się poprzedniego i zbudować nowe. Wołowate obeszły ten problem dzięki keratynowej pochwie rogowej, która chroni przed urazami skórę i żywą kość pod spodem. Wobec tego, ich rogi mogą stale rosnąć i jednocześnie służyć do walki.

Od schematu, który sobie przedstawiliśmy istnieją wyjątki. Wiele spośród jeleniowatych żyjących w strefie okołorównikowej doświadcza braku zmian w dostępności światła w ciągu roku. „Zimą” dni są tak samo długie, jak „latem”. W związku z tym, nie mają one precyzyjnie określonej pory godowej i mogą się rozmnażać przez okrągły rok. Mimo to, poroża samców są cyklicznie wymieniane. Zdarza się czasami, że cykl jest wydłużony i trwa więcej niż rok. Wydaje się też, że czasem wzrost nowego poroża jest opóźniony i nie zaczyna się zaraz po pozbyciu się poprzedniego. Wciąż nie rozumiemy, co steruje mechanizmem budowy i zrzucania poroża u takich jeleni, zważywszy, że ten mechanizm został dobrze rozpoznany u ich kuzynów z obszarów o wyraźnie zaznaczającej się sezonowości i jest tam uzależniony od fotoperiodycznych wahań poziomu testosteronu.



Ryc. 13. Renifer (*Rangifer tarandus*) jest jedynym współczesnym gatunkiem jeleniowatego, którego samice również noszą poroże.

[Zdj.](#) GRID-Arendal ([CC BY-NC-SA 2.0](#)).

Innym wyjątkiem od reguły są renifery (*Rangifer tarandus*), gdzie obydwie płcie noszą poroże (ryc. 13). Poroże samic nie jest tak imponujące jak to samców i przypuszcza się, że służy głównie jako broń do obrony młodych przed drapieżnikami i ewentualnie do rozwiązywania „dysput” pomiędzy paniami. U tego gatunku, w przeciwieństwie do pozostałych, młode od początku życia podążają za matką i polegają na jej ochronie. Cielęta innych gatunków początkowy okres życia spędzają w ukryciu, podczas gdy matka wędruje w poszukiwaniu pokarmu. Poza samicami renifera, dla których poroże jest normą, może ono występować u łań innych gatunków w sposób patologiczny, co zwykle ma związek z zaburzeniami hormonalnymi. Występuje gł. u starszych samic, aczkolwiek jeszcze w wieku rozrodczym. Jest to jednak zjawisko stosunkowo rzadkie. Takie poroże często pozostaje cały czas okryte scypułem i nie przestaje rosnąć.

Jelonkowiec błotny (*Hydropotes inermis*) nie posiada poroża w ogóle (ryc. 14), a konflikty rozwiązuje z pomocą długich kłów, podobnych do tych u piżmowcowatych. Ten stosunkowo mały jeleń (do ok. 65 cm w kłębie) prowadzi samotniczy tryb życia, a samce są mocno terytorialne. Żyje w różnych środowiskach, głównie jednak związanych z sąsiedztwem rzek. Występuje naturalnie w Chinach i Korei (ale został też introdukowany np. na Wyspach Brytyjskich). Istnieją też gatunki jeleni, których samce mają zarówno kły, jak i poroże.

To ostatnie jest zwykle małe i wydaje się, że pełni przede wszystkim rolę „wizytówki”, a główną bronią ofensywną są kły.

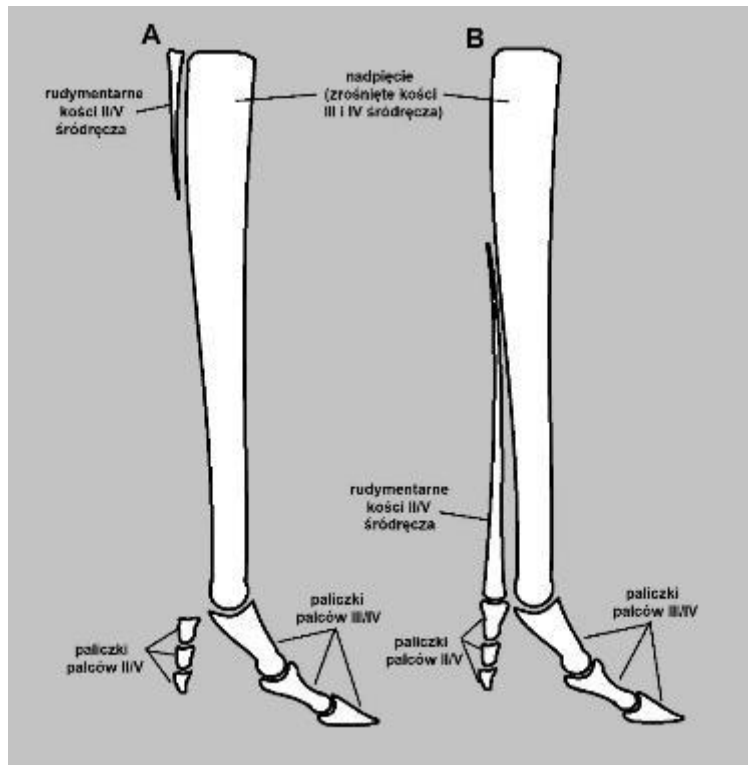
Podsumowując, wydaje się, że poroże pojawiło się, jako forma sygnalizacji kondycji i potencjału rozrodczego samców, umożliwiającego samicom wybór najlepszego kandydata, a samcom oceny konkurenta. Z czasem, w miarę wzrastania złożoności poroża, stało się też ono główną bronią służącą do walki z konkurentami, zastępując w tej roli długie kły, które stopniowo karłały, aż zanikły całkiem. Ewolucja poroża była więc prawdopodobnie dyktowana przede wszystkim preferencjami samic. Jakkolwiek panom może się wydawać inaczej, to jednak ostatecznie samice wybierają, którego z nich dopuszczają do siebie, a którego nie. Innymi słowy, różne jelenie mają współcześnie zróżnicowane poroża, bo właśnie taki wzór najbardziej „podoba” się ich partnerkom.

Wiemy zatem „po co” pojawiło się poroże, ale właściwie jak do tego doszło? Dlaczego jeleniowate nie skończyły np. z rogami, tak jak ich kuzyni? Byłoby to prawdopodobnie ekonomiczniejsze rozwiązanie. Nie znamy odpowiedzi na to pytanie, ale istnieje pewna ciekawa hipoteza. Otóż w tkankach zaangażowanych w budowę poroża wykryto wysoką aktywność genów, które u większości ssaków mogą być kancerogenne, tj. mogą wywoływać nowotwory, jeśli ich aktywność jest zbyt duża. Jednocześnie, w organizmach jeleni występuje



Ryc. 14. Jelonkowiec błotny (*Hydropotes inermis*) należy do jeleniowatych, ale nie nosi poroża. Samce posiadają w to miejsce długie, wystające z pyska kły, których używają do walk z konkurentami, podobnie jak robią to piżmowcowate.

[Zdj.](#) Nick Goodrum ([CC BY 2.0](#), zmieniono).



Ryc. 15. Jeleniowate dzielą się najogólniej na dwa duże kłady – Cervinae (A) i Capreolinae (B). Odróżnia je od siebie m.in. sposób redukcji II i V kości śródreżca. Ilustracja przedstawia schematyczny widok z boku na dalszą (dolną) część kończyny przedniej w obydwu grupach. Ryc. Michał Loba (PAN Muzeum Ziemi w Warszawie).

też duża aktywność genów odpowiedzialnych za zapobieganie nowotworom. Wyjaśniałoby to, dlaczego jeleniowate statystycznie dużo rzadziej cierpią na nowotwory niż większość innych ssaków (nawet pięć razy rzadziej). Z kolei wiele innych genów zaangażowanych w budowę poroża jest wspólnych z tymi, które uczestniczą w budowie rogów u wołowatych. Nie jest zatem wykluczone, że poroże jest w istocie kontrolowanym nowotworem kości. Zazwyczaj rak jest czymś szkodliwym dla organizmu, wobec czego niepożądanym. Być może jednak samicom praprzodka jeleni z jakiegoś powodu spodobali się panowie z nowotworami na głowie, co przełożyło się na ich większy sukces rozrodczy niż pozostałych pretendentów.

Niekontrolowany rozrost komórek rakowych rzeczywiście byłby dla zwierzęcia fatalny w skutkach, ale wzrost wielu nowotworów jest uzależniony od aktywności hormonów seksualnych. Ponieważ poziom tych hormonów jest u jeleni regulowany fotoperiodycznie, umożliwiło to wykształcenie sprytnego mechanizmu kontrolnego, okresowo powodującego śmierć i odrzucenie tkanki nowotworowej. Musimy jednak pamiętać, że to tylko hipoteza i nie wiemy, czy rzeczywiście tak doszło do wykształcenia się poroża. Hipoteza ma też dziury,

jak choćby wspomniane już jelenie tropikalne, które nie mogą liczyć na fotoperiodycznie sterowaną gospodarkę hormonalną, a i tak regularnie zrzucają swoje poroża.

Prócz poroża istnieje jeszcze parę detali anatomicznych, które wyróżniają jeleniowate spośród innych przeżuwaczy. Jedną z bardziej rzucających się w oczy cech jest obecność bruzdy łzowej i otworu przedczołowego w czaszce (ryc. 16, 17). Struktury te mogą być rozwinięte w różnym stopniu u różnych przedstawicieli grupy, ale zwykle są obecne i zapewne zostały odziedziczone po ostatnim wspólnym przodku koronnych jeleniowatych.

Wedle zegara molekularnego (tj. na podstawie zakładanego tempa mutacji DNA) można szacować, że koronne jeleniowate pojawiły się około 18 mln lat temu w miocenie. Podzieliły się one na dwie duże podrodziny – Cervinae i Capreolinae. Przedstawicieli każdej z tych grup da się rozpoznać nie tylko po genach, ale także po pewnych cechach anatomicznych (ryc. 15).

U wszystkich jeleni trzecia i czwarta kość śródreżca są zrośnięte ze sobą tworząc jeden element – nadpięcie (*cannon bone*, ang.). Pierwszy palec uległ całkowitej redukcji właściwie u wszystkich przeżuwaczy. Druga i piąta kość śródreżca są zwykle jednak zachowane u jeleniowatych w formie zredukowanej i występują razem wzdłuż tylnej krawędzi nadpięcia, jednak inaczej u Cervinae, a inaczej u Capreolinae. Cervinae (ryc. 15 A) mają te kości zachowane fragmentarycznie przy proksymalnej (początkowej, patrząc od góry) części nadpięcia. Zwierzęta posiadają też zredukowane paliczki palców II i V, ale nie łączą się one bezpośrednio z odpowiadającymi im kośćmi śródreżca. Capreolinae (ryc. 15 B) mają dłuższe listwy kostne zachowane przy dystalnej (końcowej, patrząc od góry) części nadpięcia, gdzie łączą się stawowo z paliczkami zredukowanych palców II i V.

Cervinae charakteryzuje ponadto niepodzielona wewnątrznie komora nosowa i obecność bezpośredniego kontaktu pomiędzy kośćmi przed-szczękowymi i nosowymi (ryc. 16). U samców pierwsze poroże zaczyna rosnąć w kolejnym roku po urodzeniu. W obrębie Capreolinae można wyróżnić jeszcze dwie grupy na podstawie cech fizycznych. Jedna z nich, podobnie jak u Cervinae, posiada niepodzieloną komorę nosową (plemię Capreolini). Druga natomiast (ryc. 17) ma komorę nosową podzieloną lemieszem (jedna z kości tworzących podniebienie), a kości przed-szczękowe nie mają bezpośredniego kontaktu z kośćmi nosowymi (plemię Odocoileini).

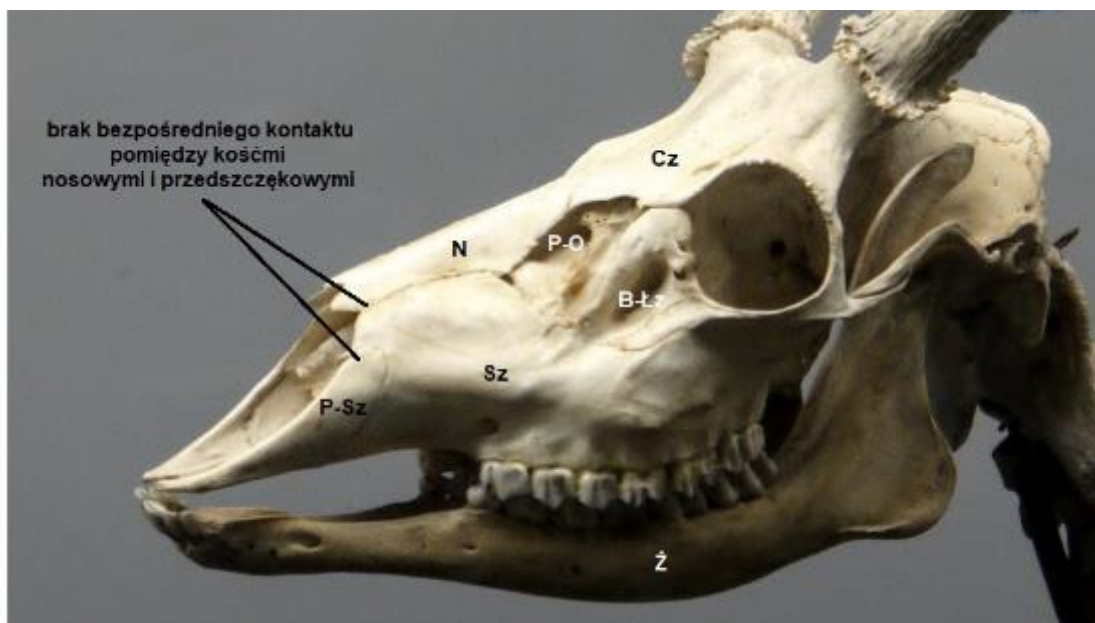


Ryc. 16. Czaszka łani jelenia szlachetnego (*Cervus elaphus*), jako reprezentanta podrodziny Cervinae. Nie wszystkie kości zostały podpisane. **B-Lz** – bruzda łzowa, **Cz** – kość czołowa, **N** – kość nosowa, **P-O** – otwór przedoczodołowy, **P-Sz** – kość przedszczękowa, **Sz** – kość szczękowa, **Ż** – żuchwa. [Zdj.](#) Klaus Rassinger i Gerhard Cammerer, Muzeum w Wiesbaden ([CC BY-SA 3.0](#)). Zmienne przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-SA 4.0](#)).

Dane molekularne, do których się odwołujemy w tym artykule (Heckeberg 2020) sugerują, że koronne Cervinae wyodrębniły się około 15,5 mln lat temu. Jednak koronne Capreolinae dopiero ok. 11 mln lat temu. Oznaczałoby to dla tej ostatniej rodziny istnienie dość długiej linii bazalnej. Jak wspomnieliśmy, podrodzina Capreolinae dzieli się na plemiona Capreolini oraz Odocoileini na podstawie cech fizycznych. Obraz wyłaniający się z badań łączących cechy fizyczne z danymi molekularnymi jest nieco bardziej złożony (ryc. 18). Rodzina dzieli się na dwa duże kłady. Jeden obejmuje plemiona Capreolini (sarny i jelenkowiec błotny) i Alceini (łoś).

Drugi z kładów jest obszerniejszy i obejmuje pudu (*Pudu mephistophiles*), które stanowi takson siostrzany dla wszystkich pozostałych członków kladu. Te dzielą się z kolei na plemię Rangiferini (obejmujące renifery) oraz siostrzane plemię Odocoileini łączące w sobie kłady Blastocerina (obejmujący większość jeleni południowo-amerykańskich) oraz Odocoileina (obejmujący jelenie północno-amerykańskie i część południowo-amerykańskich). Wydaje się, że część tradycyjnie wyróżnianych rodzajów w obrębie wymienionych kładów jest parafiletyczna. Np. większość gatunków rodzaju *Mazama* wydaje się być bliżej spokrewniona z przedstawicielami Odocoileina, ale część z przedstawicielami Blastocerina.

Podrodzina Cervinae podzieliła się na dwa plemiona – Cervini (jeleń szlachetny i jego najbliżsi krewniacy – „jelenie właściwe”) i Muntiacini (łącząca wszystkie mundzaki i jelenka czubatego;

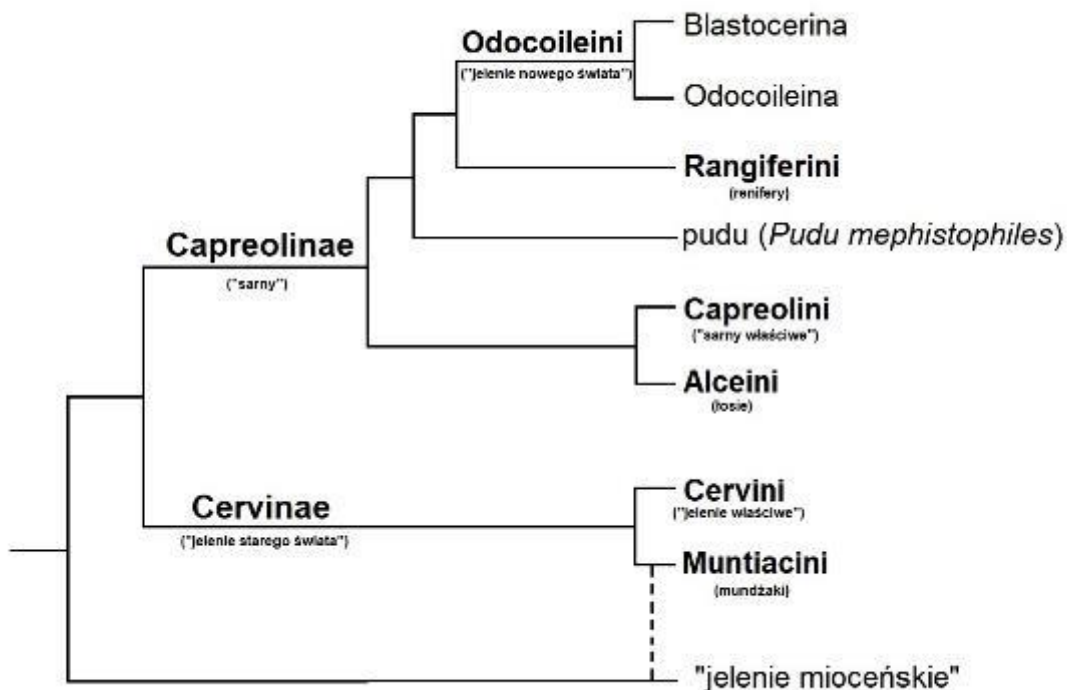


Ryc. 17. Czaszka byka mulaka (*Odocoileus hemionus*), jako reprezentanta podrodziny Capreolinae i plemienia Odocoileini. Nie wszystkie kości zostały podpisane. **B-Ł** – bruzda łzowa, **Cz** – kość czołowa, **N** – kość nosowa, **P-O** – otwór przedoczdolowy, **P-Sz** – kość przedszczękowa, **Sz** – kość szczękowa, **Ż** – żuchwa. [Zdj.](#) Janine i Jim Eden ([CC BY 2.0](#), zmieniono).

ryc. 22, 23). Niektóre z rodzajów w obrębie Cervini mogą być parafiletyczne, ale tym razem w obrębie własnego plemienia. Dla przykładu, niektóre z gatunków rodzaju *Rusa* mogą być bliżej spokrewnione z przedstawicielami rodzaju *Cervus*, niż z innymi gatunkami *Rusa*.

Większość współcześnie istniejących gatunków jest dość młodych i ich wiek zwykle nie przekracza początku plejstocenu (ok. 2,6 mln lat). Niektóre są starsze, ale większość jest nawet wyraźnie młodsza, licząc sobie średnio około 1,5 mln lat. Generalizując, zwierzęta te są żywieniowymi oportunistami, jedzącymi pokarm roślinny różnorakiego pochodzenia, w zależności od jego dostępności. Mogą „przełączać” się pomiędzy trawą (i inną roślinnością zielną), a roślinami drzewiastymi.

W porównaniu np. z bydłem (z rodziny wołowatych), jelenie mają stosunkowo mały żwacz. Oznacza to, że procesy trawienne zachodzą u nich proporcjonalnie szybciej, ale mniej efektywnie. Pozwala to im jednak na przerwy w pozyskiwaniu pożywienia, dając czas na poszukiwania pokarmu dobrej jakości. W związku z tym, zazwyczaj starają się wybierać młode pędy i świeże liście, a także kwiaty i owoce - pokarm o większym udziale łatwo dostępnych składników pokarmowych w stosunku do ciężkostrawnego włókna. Zwierzęta z dużym żwaczem, takie jak krowy, muszą niemal cały czas jeść, gdyż długi proces trawienia,



Ryc. 18. Drzewo pokrewieństw ewolucyjnych jeleniowatych w oparciu o kombinację danych genetycznych i cech anatomicznych (na podstawie Heckeberg 2020). Przerywaną linią zaznaczono alternatywną hipotezę bliskiego pokrewieństwa miocenińskich jeleniowatych z mundzakami. Ryc. Michał Loba (PAN Muzeum Ziemi).

choć sumarycznie wydajniejszy, nie nadąża tak łatwo za bieżącymi potrzebami organizmu. Nie mają więc one czasu na szukanie pokarmu dobrej jakości i jedzą to, co po prostu jest dostępne – gł. trawę.

W razie potrzeby, jelenie będą jednak spożywać również pokarm niższej jakości, jak dojrzała trawa. Ta żywieniowa elastyczność ma jednak swoje granice. Skład gatunkowy mikroorganizmów zamieszkującej ich żwacz jest zależny od i wyspecjalizowany w rozkładaniu danego typu materii roślinnej. O ile więc zwierzęta mogą zmieniać dietę w ciągu roku, to nie mogą jej zmienić na zupełnie im nie znaną, gdyż nie będą w stanie strawić nowego typu pokarmu nie wyhodowawszy najpierw mikroflory bakteryjnej odpowiedzialnej za jego rozkład.

Chociaż wszystkie jelenie można potraktować jako oportunistów żywieniowych, preferencje pokarmowe mogą różnić się pomiędzy gatunkami, tak że niektóre w większym stopniu polegają na trawie i roślinach zielnych (np. daniel – *Dama dama*), a inne (np. sarna – *Capreolus capreolus*) na wyszukiwaniu pokarmu dobrej jakości pochodzącego z roślin drzewiastych (młode pąki, świeże liście, owoce i kwiaty).



Ryc. 19. Skamieniałości miocénskiego jelenia z rodzaju *Procervulus*. Między innymi do tego rodzaju zalicza się najwcześniejsze znane jeleniowate, których szczątki datuje się na ok. 19,5-17,2 mln lat. [Zdj.](#) Ghedo ([CC BY-SA 3.0](#)).

Co ciekawe, o ile jelenie są przede wszystkim roślinożercami, nie gardzą też [dieta pochodzenia zwierzęcego](#). Widywano przedstawicieli różnych gatunków okazjnie zabijających i zjadających ptasie pisklęta oraz gryzonie, czy też żerujące na padlinie. Lubią też podjadać ptasie jaja, jeśli mają do nich dostęp. Bardzo często tylko kości są częściami ofiary zjadanymi przez jelenie, niemniej widywano osobniki konsumujące swoje ofiary w całości. Przypuszcza się, że podobnie jak jedzenie zrzuconego poroża, zachowania takie pomagają im uzupełniać minerały, takie jak wapń i fosfor, w które ich normalna dieta może być uboga.

Najstarsze skamieniałości jeleni zalicza się do wyłącznie kopalnych rodzajów *Ligeromeryx*, *Procervulus* (ryc. 19) i *Acteocemas*. Datuje się je na 19,5-17,2 mln lat temu (wczesny miocen). Te najwcześniejsze jelenie były stosunkowo małe. Samce posiadały bardzo długie moździenie, podobnie jak współczesne mundzaki.

W przeciwieństwie do tych ostatnich, moździenie były ustawione jednak bardziej pionowo nad oczodołami, a nie pod skosem do tyłu. Poroże rozgałęziało się już u podstawy – widełkowato, bądź gwiazdźście, tworząc „koronę” na szczycie moździenia. W obydwu przypadkach było stosunkowo nieduże i wszyscy przedstawiciele posiadali też wydłużone górne kły (podobnie jak współczesne mundzaki i jelonkowiec błotny).

Ponieważ te wczesne zwierzęta nie posiadały róży w budowie ich poroża (charakterystycznego zgrubienia u podstawy), długo uważano, że nosiły one stałe ozdoby głowy, których nigdy nie zrzuciły. Zakładano bowiem, że róża jest warunkiem do właściwego zrzucenia poroża. W tej chwili wydaje się, że róża nie jest niezbędna. Nie występuje ona i tak w pierwszym porożu u współczesnych gatunków. Co więcej, wiele kopalnych poroży znalezionych luzem ma powierzchnię podstawy wykształconą tak, że sugeruje ona właśnie zrzucenie poroża,



Ryc. 20. Czaszka i poroża miocenijskich jeleni z rodzajów *Heteroprox* (wyżej) i *Euprox* (niżej). *Euprox* był jednym z pierwszych jeleniowatych w zapisie kopalnym, u którego potwierdzono występowanie róży w budowie poroża.

[Zdj.](#) Ghedo ([CC BY-SA 4.0](#)).



Ryc. 21. Skamieniałości miocenijskiego jeleniowatego z rodzaju *Euprox* lub *Heteroprox*.

[Zdj.](#) Ra'ike ([CC BY-SA 3.0](#)).

a nie odłamanie od mózgu. W związku z powyższym, *Ligeromeryx* i jego kuzyni byli już pełnoprawnymi jeleniami. Róża po raz pierwszy pojawiła się u rodzajów *Euprox* (ryc. 20) i *Palaeoplatyceros* ze środkowego miocenu (ok. 15-11 mln lat temu).

Pomimo istniejących różnic, współczesne mundzaki są prawdopodobnie najlepszym przybliżeniem tego, jak mogły wyglądać za życia miocenijskie jelenie. Można przypuszczać, że tak jak mundzaki, pozostawały one terytorialne przez okrągły rok i poza okresem rozrodczym prowadziły raczej samotniczy tryb życia, ewentualnie łącząc się w małe grupy „rodzinne”, np. obejmujące samca, samicę i ostatnie cielętko. Tak jak mundzakom, poroże służyło im jako dodatkowa broń w stosunku do długich kłów i być może chroniło też głowę przed atakami z użyciem tych ostatnich.

Cechy anatomiczne sugerują, że wszystkie miocenijskie jelenie (a przynajmniej większość) stanowią grupę bazalną dla wszystkich jeleniowatych, wobec czego nie pozostawiły po sobie żadnych żywych potomków. Alternatywna hipoteza uwzględnia możliwość ich bliskiego pokrewieństwa z mundzakami. Przyjęcie takiej hipotezy oznaczałoby, że plemię Muntiacini



Ryc. 22. Współczesne mundzaki (plemię Muntiacini) są prawdopodobnie najbliższym przybliżeniem tego, jak mogły wyglądać najwcześniejsze jeleniowate.
[Zdj.](#) Mark Denovich ([CC BY-NC-SA 2.0](#)).



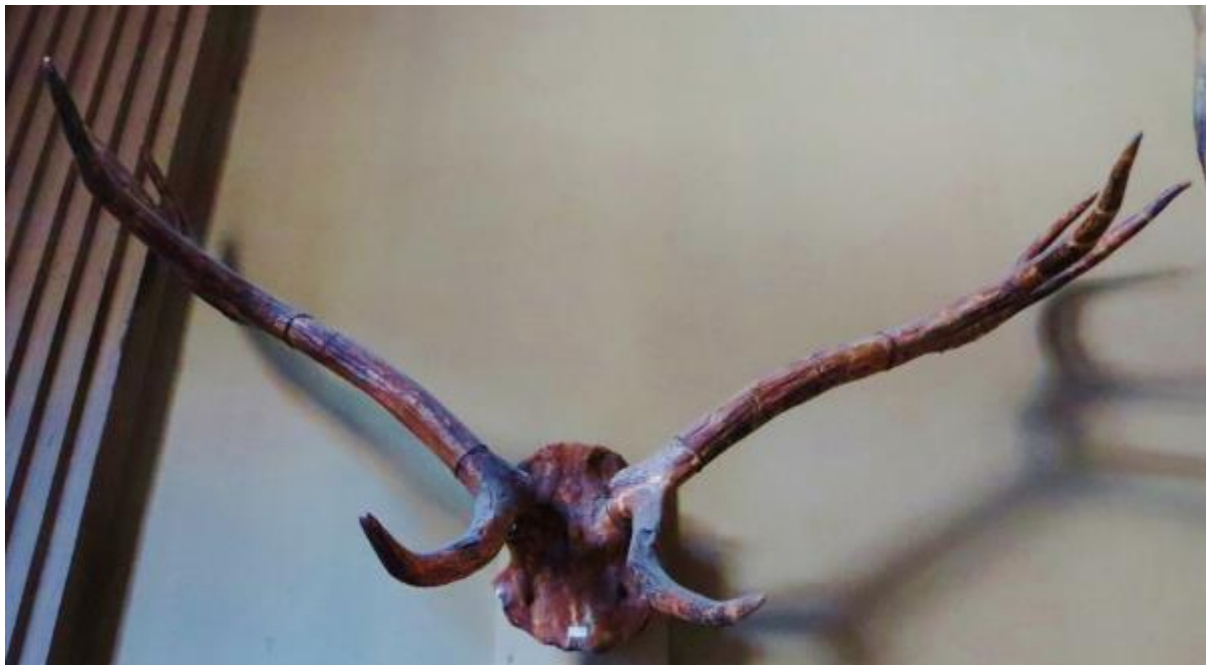
Ryc. 23. Współczesny mundżak indyjski (*Muntiacus muntjack*).
[Zdj.](#) Shrikant Rao ([CC BY 2.0](#), zmieniono).

pojawiło się już ok. 18 mln lat temu. DNA wskazuje jednak na młodszy wiek mundżaków – ok. 14,4 mln lat. Zegar molekularny nie jest nieomylny i grupa rzeczywiście mogła pojawić się wcześniej. Oznaczałoby to jednak, że w zapisie kopalnym nie zachowali się żadni bazalni przedstawiciele plemienia Cervini, które przecież stanowi grupę siostrzaną w stosunku do Muntiacini. Jeśli pierwotne mundzaki już w tym czasie istniały, musiały też istnieć „jelenie właściwe”. Przy takiej interpretacji brakowałoby też bazalnych przedstawicieli linii wiodącej do podrodziny „saren” (Capreolinae).

Jeśli z kolei przyjmujemy, że mioceneskie jelenie stanowią grupę bazalną dla wszystkich jeleniowatych, będzie to oznaczało, że ostatni wspólny przodek grupy koronnej albo pojawił się dopiero pod koniec miocenu (pomiędzy 7 a 5,5 mln lat temu), albo w zapisie kopalnym nie zachowali się żadni znani nam przedstawiciele grupy koronnej z czasu pomiędzy ok. 18 a 5,3 mln lat temu. Zegar molekularny sugeruje bowiem wyodrębnienie się grupy koronnej około 18 mln lat temu. Niemniej na podstawie drzewa rodowego opartego na kombinacji danych molekularnych i anatomicznych, Heckeberg (2020) otrzymała datę 6,72 mln lat temu. Obydwa warianty są więc możliwe, pomimo ogromnej różnicy w czasie.

Pozycja mioceneskich jeleni ma jednak dość słabe umocowanie na drzewie rodowym. Jest ono uzasadnione ich pierwotną anatomią i oczywiście nie ma żadnego uzasadnienia genetycznego – skamieniałości te są zbyt stare, by wydobyć z nich DNA. Bardzo możliwe, że w rzeczywistości mamy tu do czynienia z bardzo różnie ze sobą spokrewnionymi zwierzętami, które

reprezentują linie bazalne prowadzące zarówno do Capreolinae, jak i do Cervinae (a więc już w obrębie koronnych jeleniowatych). Jednak na tym wczesnym etapie ewolucji nie wykształciły się jeszcze cechy anatomiczne, które pozwoliłyby nam odróżnić obydwa kłady.



Ryc. 24. Fragment czaszki z porożem wczesno-plejstoceńskiego *Eucladoceros ctenoides*, reprezentującego „jelenie właściwe” (plemię Cervini).

[Zdj. Ghedo \(CC BY-SA 3.0\).](#)

Za kolebkę jeleniowatych tradycyjnie uważa się Azję Południowo-Wschodnią. W tamtejszych tropikalnych lasach żyje obecnie większość mundzaków – z wyjątkiem jednego, indyjskiego gatunku, który (jak nazwa wskazuje) bytuje również na subkontynencie indyjskim. Jednak najstarsze mioceńskie gatunki pochodzą z Hiszpanii i Francji. Również pozostali mioceńscy przedstawiciele są szeroko rozpowszechnieni po całej Eurazji. Z jednej strony sugeruje to, że po tym jak jelenie pojawiły się po raz pierwszy, bardzo szybko się różnicowały i rozprzestrzeniły po całym kontynencie. Z drugiej strony, możliwe, że pierwotnie wyodrębniły się raczej w Europie, a w każdym razie bliżej Europy niż Azji Południowo-Wschodniej. Być może jedynie grupa koronna wyodrębniła się w Azji – otwartym pozostaje pytanie, czy stało się to już ok. 18 mln lat temu, czy raczej ok. 6,72 mln lat temu. Ta ostatnia data oczywiście lepiej współgra z zapisem kopalnym, w którym nie ma oczywistych przedstawicieli grupy koronnej aż do końca miocenu. Oznaczałoby to, że jelenie (takie, jakimi je znamy obecnie) są bardzo młodą grupą. Być może wyjaśniałoby to również ich względnie mniejsze różnicowanie (ok. 50



Ryc. 25. Współczesny jeleni aksis (*Axis axis*) uchodzi za najpierwotniejszego anatomicznie przedstawiciela plemienia „jeleni właściwych” (Cervini). Kopalne gatunki z rodzajów *Metacervocerus* i *Praeelaphus* prawdopodobnie bardzo go przypominały.

[Zdj.](#) T. R. Shankar Raman ([CC BY-SA 4.0](#)).

współczesnych gatunków) w porównaniu z wołowatymi (ponad 140 gatunków), których grupa koronna wyodrębniła się najpewniej dużo wcześniej, bo ok. 16,2 mln lat temu.

Zapis kopalny plio-plejstocenijskich jeleniowatych (tj. z pliocenu i plejstocenu, od ok. 5,3 mln do 12 tys. lat temu) wydaje się być stroniczy, gdyż większość gatunków jawi się jako przedstawiciele plemienia Cervini. Są to m.in. takie formy jak [Arvernoceros ardei](#) (5,33 - 3,2 mln lat), [Eucladoceros ctenoides](#) (2,6 – 1,9 mln lat; ryc. 24), [Cervus philisi](#) (2,15 – 0,65 mln lat) i [Axis lydekkeri](#) (ok. 1,3 mln lat). Niektórzy badacze wysnuwają hipotezę, że mioceński rodzaj *Euprox* (ryc. 20, 21) był przedstawicielem pierwszych (bazalnych) Cervinae. Jednymi z pierwszych „jeleni starego świata” o bardziej złożonej budowie poroża (reprezentującymi grupę koronną Cervini), którzy zawędrowali do Europy z Azji byli przedstawiciele wczesno-pliocenijskich rodzajów [Metacervocerus](#) i [Praeelaphus](#). Pod względem ogólnej budowy poroża, przypominały one współczesnego jelenia aksis (*Axis axis*; ryc. 25), który w większości analiz okazuje się najpierwotniejszym spośród współczesnych przedstawicieli plemienia. W oparciu o badania DNA, wraz z barasingą (rodzaj *Rucervus*), tworzy on kład siostrzany wobec wszystkich pozostałych „jeleni właściwych”. Jednak to właśnie dzięki badaniom DNA współczesnych jeleniowatych wiemy, że budowa poroża często



Ryc. 26. Współczesna barasinga (rodzaj *Rucervus*) występuje wyłącznie w Azji, ale niektórzy badacze uważają, że kopalny, europejski rodzaj *Arvernoceros* był w istocie jedynie podrodzajem barasingi ponieważ jego przedstawiciele nosili podobne poroża.

[Zdj.](#) Sri Harsha ([CC BY-NC-SA 2.0](#)).

jest wynikiem konwergentnej ewolucji pomiędzy bardzo różnie ze sobą spokrewnionymi gatunkami. Stąd też pozycja systematyczna rodzajów *Metacervoceros* i *Praeclaphus* pozostaje niejasna i niewykluczone, że są one parafiletyczne. Obydwa rodzaje nie rozprzestrzeniły się mocno w Europie i wyginęły we wczesnym plejstocenie.

Barasinga (ryc. 26) występuje współcześnie tylko w Azji, niemniej część badaczy jest skłonna sądzić, że europejski, kopalny rodzaj *Arvernoceros* powinno się traktować jako podrodzaj barasingi (rodzaju *Rucervus*). Status rodzaju *Arvernoceros* pozostaje jednak nieustalony, podobnie jak paru innych przypominających barasingę taksonów, jak np. niektóre gatunki *Eucladoceros* (ryc. 24). W przeciwieństwie do poprzedników, zróżnicowały się one jednak mocno w Europie i przetrwały długo w plejstocenie.

Od dominacji plemienia Cervini w zapisie kopalnym są jednak wyjątki, jak [Procapreolus cusanus](#) (3,25 – 2,6 mln lat), będący być może krewniakiem współczesnych „saren właściwych” (plemię Capreolini). Istnieją jednak przesłanki, że zwierzę stanowiło bardziej bazalną formę podrodziny Capreolinae. Do form przypuszczalnie reprezentujących podrodziny Capreolinae w euroazjatyckim zapisie kopalnym zaliczyć można też późnomiocenские i pliocenские rodzaje *Cervavitus* (ryc. 27), [Pliocervus](#) i [Pavlodaria](#). Tym niemniej,



Ryc. 27. Czaszka *Cervavitus novorossiae*. Jeleń ten był prawdopodobnie wczesnym przedstawicielem podrodziny Capreolinae. Z pokrewnych mu form wyewoluowały przypuszczalnie łosie.

Oryginalne [zdjęcie](#): SSR2000 ([CC BY-SA 3.0](#)).

Zmienione przez: Michał Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-SA 4.0](#)).

przynajmniej w przypadku *Cervavitus* zakłada się, że zwierzę miało wciąż w pełni wykształcone kości śródreżca II i V, tj. reprezentowało ono stan pierwotny, poprzedzający redukcję tych kości, jaka wystąpiła tak u koronnych Capreolinae, jak i Cervinae. Cechą wiążącą ze sobą te pierwotne formy wydaje się być obecność tzw. fałdu *Palaeomeryx* w budowie zębów. Nazwa pochodzi od niespokrewnionego bezpośrednio z jeleniowatymi, kopalnego przeżuwacza, u którego po raz pierwszy opisano taką cechę uzębienia. Fałd ten uległ zanikowi u większości bardziej zaawansowanych form, jednak wciąż jest obecny u współczesnego łosia. Łoś (rodzaj *Alces*) wywodzi się przypuszczalnie z form pokrewnych [Cervavitus variabilis](#). *Cervavitus*, łosie i sarny łączą też podobny, „trzy-punktowy” plan budowy poroża (u współczesnego łosia mocno zmodyfikowany, oczywiście).

Europejski *Pliocervus* i azjatycka *Pavlodaria* cechują się podziałem przegrody nosowej blaszką kości lemieszowej podniebienia oraz bardziej złożonym, „cztero-punktowym” planem budowy poroża. Cechy te zdają się je zbliżać do współczesnych reniferów (plemię Rangiferini), które wyewoluowały być może z form im pokrewnych.



Ryc. 28. Współczesny mulak (*Odocoileus hemionus*) jest jednym z dwóch przedstawicieli rodzaju *Odocoileus* zamieszkujących Amerykę Północną.

[Zdj.](#) Chris Sgaraglino ([CC BY-NC-SA 2.0](#)).

Zapis kopalny amerykańskich jeleni jest bardzo niepełny. Jedne z najstarszych skamieniałości są zaliczane do rodzaju *Eocoileus*, który żył na przełomie miocenu i pliocenu (ok. 5,3 mln lat temu) na Florydzie. Był on prawdopodobnie wczesnym przedstawicielem plemienia Odocoileini. Jego poroże było jednak „trzy-punktowe”, podobnie do współczesnych, euroazjatyckich saren. Wiek *Eocoileus* wskazuje, że przodkowie plemienia Odocoileini musieli się przedostać do Ameryki Północnej odpowiednio wcześniej – zapewne pomiędzy 6 a 5,5 mln lat temu. Nie wiele więcej możemy jednak powiedzieć. Większość późniejszych,



Ryc. 29. Współczesny jelen w irginijski (*Odocoileus virginianus*), zwany też jeleniem białogonowym. Jest drugim i najpowszechniejszym z jeleni północno-amerykańskich.

[Zdj.](#) Ashley Tubbs ([CC BY-ND 2.0](#)).



Ryc. 30. Jeleniak błotny (*Blastocerus dichotomus*) jest jednym z wielu gatunków jeleni południowo-amerykańskich.

[Zdj.](#) Phillip Capper ([CC BY 2.0](#)).

gł. plejstocenijskich skamieniałości przypomina już współczesne gatunki z rodzaju *Odocoileus*, jak mulak (*O. hemionus*; ryc. 28) i jelen w irginijski (*O. virginianus*; ryc. 29). Jeszcze mniej wiemy o ewolucji jeleni południowo-amerykańskich (ryc. 30). Dane, które posiadamy sugerują, że jeleniowate pojawiły się w Ameryce Południowej dopiero z początkiem plejstocenu, około 2,5 mln lat temu. Docierały tam z Ameryki Północnej w kilku falach, za każdym razem dając początek nowym taksonom. Zaowocowało to pojawieniem się licznych, współcześnie żyjących gatunków o skomplikowanych pokrewieństwach ewolucyjnych. Odrębność tych gatunków



Ryc. 31. *Croizetoceros ramosus* był europejskim jeleniem, który łączył w sobie cechy zarówno podrodziny Cervinae, jak i Capreolinae – stąd jego pozycja systematyczna jest niejasna.

[Zdj.](#) Ghedo ([CC BY-SA 4.0](#)).



Ryc. 32. Byk jelenia szlachetnego (*Cervus elaphus*) w otoczeniu łań.
Oryginalne [zdjęcie](#): Caroline Granycome ([CC BY-SA 2.0](#)).
Zmienione przez: Michał Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie
([CC BY-SA 4.0](#)).

często da się stwierdzić dopiero w oparciu o geny, gdyż fizycznie potrafią być w zasadzie nieodróżnialne od siebie nawzajem. W gruncie rzeczy, jelenie te są bardzo młode ewolucyjnie i w praktyce jesteśmy obecnie świadkami ich różnicowania i rozprzestrzeniania w Ameryce Południowej. Swój sukces zawdzięczają być może po części temu, że są jedynymi przeżuwaczami występującymi na tym kontynencie.

Protoplasta współczesnego wapiti (ryc. 9), renifery (nazywane tam karibu, ryc. 13) oraz łosie przedostały się do Ameryki Północnej stosunkowo niedawno, pod koniec plejstocenu.

Pozycja systematyczna europejskiego *Croizetoceros ramosus* (4,2 – 1,8 mln lat; ryc. 30) jest niejasna. Z jednej strony, zwierzę posiadało anatomię kończyn przednich taką, jak w podrodzinie Cervinae i wydaje się, że było endemiczne dla Europy. Z drugiej strony, niektóre cechy morfologiczne zbliżają ten gatunek do podrodziny Capreolinae i w analizie Heckeberg (2020) zajął on pozycję na drzewie filogenetycznym w obrębie kladu Blastocerina. Nie wydaje się to prawdopodobne, ze względu na wyłącznie amerykański charakter tej grupy i jej dużo późniejsze wyodrębnienie się spośród innych jeleni nowego świata. Tym niemniej, *Croizetoceros* może stanowić specyficzne odgałęzienie drzewa rodowego Capreolinae,



Ryc. 33. Schemat budowy poroża jelenia szlachetnego (*Cervus elaphus*).

[Zdj.](#) Kev Chapman ([CC BY 2.0](#), zmieniono).

w którym doszło niezależnie do wykształcenia się budowy przednich kończyn takiej, jak w podrodzinie Cervinae.

Na obszarze Polski żyje współcześnie pięć gatunków jeleniowatych. Trzy reprezentują podrodzinę Cervinae i plemię Cervini: jeleni szlachetny (*Cervus elaphus*), daniel zwyczajny (*Dama dama*) i jeleni sika (*Cervus nippon*). Dwa pozostałe są reprezentantami podrodziny Capreolinae: sarna europejska (*Capreolus capreolus*) i łos (*Alces alces*).

Jeleni szlachetny (*Cervus elaphus*; ryc. 32) jest jednym z największych znanych jeleniowatych. Występuje niemal w całej Europie, a także w północnej części Azji Mniejszej i w regionie kaukaskim. Wyspowe populacje występują też w Azji Środkowej i Afryce Północnej. Jest to jedyny jeleniowaty występujący w Afryce, aczkolwiek jego zasięg jest ograniczony do górskich terenów Atlasu. Brakuje go obecnie w Rosji, a także w Grecji i większości Włoch. Populacje z Europy Zachodniej również mają charakter rozproszony. W Polsce jeleni szlachetny występuje dość powszechnie (270,5 tys. sztuk w 2019 r., według danych GUS), ale najliczniejszy jest w województwach zachodnio-pomorskim, kujawsko-pomorskim, warmińsko-mazurskim, wielkopolskim i podkarpackim. Na pozostałych obszarach jest mniej liczny, a populacje są bardziej rozproszone. W naszych warunkach byki osiągają do około 150 cm w kłębie i ważą pomiędzy 120 a 250 kg. Łanie ważą pomiędzy 60 a 100 kg.

Byki zrzucają poroże pomiędzy lutym a kwietniem – najwcześniej robią to osobniki najstarsze. Samce kończą nakładać nowe poroże pomiędzy lipcem a sierpniem. Najwcześniej scypułu pozbywają się ponownie zwierzęta najstarsze. U dojrzałego byka w sile wieku (10-15 lat)



Ryc. 34. Byk jelenia szlachetnego (*Cervus elaphus*) w czasie okresu godowego (rykowiska) ogłasza swoją dominację charakterystycznym, donośnym rykiem. Samiec stara się utrzymać „władzę” nad najlepszym żerowiskiem w okolicy, przyciągającym najwięcej łań, które tworzą jego harem.

[Zdj.](#) The Wasp Factory ([CC BY-NC-SA 2.0](#)).

poroże (ryc. 33) składa się z głównej tyki, na której znajdują się dwie lub trzy skierowane do przodu odnogi – kolejno są to: oczniak, nadoczniak (opcjonalnie) i opierak. Szczyt tyki wieńczy korona, która może być zbudowana z wielu odnóg skierowanych bardziej pionowo ku górze.

Okres godowy, zwany rykowiskiem, przypada na czas od drugiej dekady września do połowy października, aczkolwiek może się przeciągać do pierwszych dni listopada. W tym okresie dorosłe byki obejmują pieczę nad najlepszymi żerowiskami w swojej okolicy, na których zbierają się stada łań, zwane chmarami. Chmary przyciąga w pierwszej kolejności jakoś żerowiska, a nie sam byk. Pojedynczy byk (zwany wówczas bykiem stadnym) może skupiać na swoim terytorium jedną lub wiele chmar, razem tworzących jego harem. W przeszłości panowało przekonanie, że byk zagania łanie do swojego haremu i nie pozwala im go opuścić. W rzeczywistości rykowiskiem rządzą raczej łanie. Byk może się starać zatrzymać samice w swoim haremie, jeśli jednak te postanowią ruszyć gdzie indziej, samiec nie wiele może na to poradzić. Na szczęście dla dominującego byka, łanie na ogół wolą pozostawać w haremie.



Ryc. 35. Poza okresem godowym, byki jeleni szlachetnych (*Cervus elaphus*), podobnie jak łanie, żyją w małych jedнопłciowych grupach zwanych chmarami.

[Zdj.](#) Donald Hobern ([CC BY 2.0](#)).

Z jednej strony unikają dzięki temu natarczywości innych samców, a jednocześnie mogą być pewne, że ojcem ich dzieci będzie dominujący osobnik.

Byk chroni swoje terytorium, jak i harem. Swoją dominację ogłasza donośnym rykiem. Ryk, podobnie jak poroże, jest szczerą wizytówką kondycji samca. Jest tak, ponieważ nikt nie może pozwolić sobie na wydobycie z siebie głębszego, donośniejszego dźwięku, niż pozwala mu na to jego anatomia. Tylko najsilniejsze byki w populacji utrzymują jednak swoje haremy wystarczająco długo. Młodziki i osobniki słabsze ustępują im zwykle bez walki. Do potyczek z użyciem poroża dochodzi jedynie pomiędzy bykami o zbliżonym statusie społecznym, a więc w podobnym wieku i o zbliżonej wadze. Nie jest to jednak zjawisko aż tak częste, jak mogłoby się wydawać. Walka oznacza ryzyko zranienia bądź kontuzji i każdy z konkurentów wolałby tego uniknąć.

Dominujący byk kryje poszczególne łanie w haremie w miarę, jak stają się one rujne. Okres ten trwa u danej samicy jedynie 24 godziny. Jeśli w tym czasie łania nie zostanie pokryta, staje się rujna ponownie po upływie około 18 dni i cykl ten może się powtarzać nawet do marca, kiedy następuje seksualne wyciszenie organizmu. Wydaje się jednak, że większość łań zostaje z sukcesem pokryta w czasie rykowiska, co nie oznacza, że wszystkie donoszą swoją ciężę do



Ryc. 36. *Cervus elaphus acoronatus* był wczesnym, plejstoceniowym podgatunkiem jelenia szlachetnego pozbawionym korony w budowie poroża – w jej miejsce występowała prosta widlica.
[Zdj.](#) Ghedo ([CC BY-SA 3.0](#)).

końca. Jeśli się to uda, młode przychodzą na świat w maju i czerwcu – zwykle pojedynczo, rzadziej jako bliźnięta.

Poza okresem rozrodczym nie tylko łanie, ale także byki żyją w chmarach, jednak obydwie płcie osobno. Wielkość chmar może się bardzo różnić, zależnie od zamieszkiwanego obszaru, rozmiarów populacji i jakości żerowisk. Żeńska chmara może liczyć od kilku do kilkudziesięciu łan, najczęściej spokrewnionych ze sobą nawzajem. Stada mają wyraźną, niemal linearną hierarchię. Przewodzi im zwykle najstarsza, najbardziej doświadczona łania – licówka. Za nią w hierarchii ustawione są kolejne łanie, tak że obowiązuje „kolejność dziobania”. Łanie wyżej w hierarchii mają dostęp do lepszej jakości pożywienia, niż te na jej dnie. Spory rozwiązywane są poprzez „boks” z pomocą przednich racic.

Łanie odłączają się od swoich chmar na czas porodu i w początkowym okresie życia cielęcia. Małe cielętko jest pozostawiane samo w ukryciu, podczas gdy jego matka żeruje w okolicy i wraca by nakarmić je mlekiem bądź zaalarmowana jego krzykiem. Kiedy małe nabierze już sił i jest w stanie nadążyć za rodzicem, oboje wracają do chmary. W okresie zimowym różne stada mogą tworzyć duże skupiska na wspólnie uczęszczanych żerowiskach.

Chmary męskie (ryc. 35) są zwykle mniejsze (do kilku osobników), a ich członkowie zwykle nie są ze sobą blisko spokrewnieni. Byki wolą przebywać w towarzystwie kolegów o zbliżonym statusie społecznym, czyli wśród swoich rówieśników. Im starsze zwierzęta, tym chmary mniejsze. Najstarsze byki często żyją samotnie. Skład męskiej chmary jest bardzo dynamiczny i poszczególne byki często odłączają się od grupy, by potem do niej wrócić, bądź przyłączyć się do innej.



Ryc. 37. Daniele (*Dama dama*) nie występowały naturalnie w Europie Środkowej i Zachodniej. Zostały tam introdukowane przez człowieka – jako zwierzęta łowne lub parkowe. Niektóre populacje zostały założone jeszcze w starożytności. [Zdj.](#) Joe M. Devereux ([CC BY 2.0](#)).

Jeleń szlachetny jest oportunistą żywieniowym z preferencją przesuniętą w kierunku roślin drzewiastych. O ile w pierwszej kolejności będzie on preferował pokarm wysokiej jakości, to skład jego diety jest uzależniony od danego siedliska. W większości przypadków, w środowiskach leśnych, w pokarmie dominują rośliny drzewiaste, jednak trawy i inne rośliny zielne również stanowią istotną część diety (od 15 do 50%, w zależności od obszaru bytowania). Zimą zwiększa się udział bardziej włóknistego pokarmu, jak gałązki drzew i krzewów (a maleje udział traw).

Jeleń szlachetny nie wywodzi się z żadnego z pliocenów, jakie zamieszkiwały Europę. Jego przodkowie przybyli do nas z Azji. Jednym z pierwszych europejskich reprezentantów rodzaju *Cervus* był [C. nestii](#) z wczesnego plejstocenu Włoch i Grecji. U tego stosunkowo małego jelenia występowały już pewne szczególne cechy budowy czaszki typowe dla współczesnego gatunku. Ten pojawił się niedługo później. Jego archaiczną formę określa się, jako podgatunek *C. elaphus acoronatus* (ryc. 36). Nazwa wzięta się stąd, że w budowie poroża tej wczesnej formy nigdy nie występowała wielodzielna korona, a jedynie prosta widlica.

Daniel zwyczajny (*Dama dama*; ryc. 37) jest gatunkiem, którego pierwotny, rodzimy zasięg występowania ograniczony był do wschodniej części obszaru śródziemnomorskiego.



Ryc. 38. Schemat budowy poroża daniela (*Dama dama*). Zdj. Ian Preston (CC BY 2.0, zmieniono).

Paradoksalnie, obecnie daniela występują najliczniej w Europie Zachodniej, a to za sprawą licznych introdukcji dokonanych przez człowieka. Niektóre z tych introdukcji są bardzo stare, sięgające czasów świetności Cesarstwa Rzymskiego, a inne średniowiecza. Na obszarach obecnej Polski zwierzę pojawiło się stosunkowo późno. Po raz pierwszy wprowadzono je prawdopodobnie pomiędzy XVII i XVIII wiekiem. Obecnie występuje w rozproszonych populacjach w całym kraju, ale głównie na Śląsku, a także w województwach kujawsko-pomorskim i wielkopolskim. We wschodniej i południowo-wschodniej Polsce populacje są lokalne i małe. Według danych statystycznych GUS, w 2019 roku w naszym kraju żyło 29 681 osobników.

Daniel jest mniejszy od jelenia szlachetnego i ma bardziej krępą, przysadziłą sylwetkę. W naszych warunkach zwierzęta osiągają pomiędzy 75 a 90 cm wysokości w kłębie. Byki ważą 42 – 82 kg, łanie 37 – 50 kg. Dorosłe osobniki w sukni letniej noszą charakterystyczne jasne cętki na grzbiecie i bokach ciała, występujące na rdzawo-brunatnym tle. Szata zimowa jest ciemniejsza, szarobrunatna, tak że cętki stają się słabo widoczne. U tego gatunku szczególnie często występują nietypowe warianty kolorystyczne, jak np. białe i czarne. Daniel może prosperować w bardzo różnych środowiskach, ale preferuje stare lasy liściaste z bogatym runem, z mieszanką terenów gęsto zarośniętych (gdzie może się ukryć) i bardziej otwartych terenów zielonych (gdzie żeruje).

Byki zrzucają poroże pomiędzy marcem a czerwcem (najczęściej w kwietniu), a nakładać nowe kończą w sierpniu i wrześniu, kiedy ścierany jest scypuł. Podobnie jak u jeleni szlachetnych, scypuł najwcześniej ścierają osobniki najstarsze i one również najwcześniej zrzucają poroże.

U byka w kwiecie wieku (ok. 10 lat), początkowa część poroża (ryc. 37) zbudowana jest podobnie, jak u jelenia szlachetnego: na głównej tyce występują dwie, czasem trzy odnogi (oczniak, opcjonalny nadoczniak i opierak). Ponad opierakiem, w miejscu korony, daniel posiada jednak prostokątną w kształcie łopatę, od góry, z tyłu i z dołu obrzeżoną palczastymi wyrostkami, które u tego gatunku nazywa się sękami.

Okres godowy, bekowisko, przypada zwykle na październik i trwa około trzech tygodni. Zależnie od warunków środowiskowych i liczebności populacji, byki stosują dwie odmienne strategie. Mogą się zbierać razem w określonych rejonach (najlepszych żerowiskach), gdzie wspólnie tokują. Każdy z byków ma swój mały rewir na tokowisku, ale wszyscy pozostają w zasięgu wzroku i słuchu kolegów. W celu zwabienia samic wydają krótkie, chrapliwe dźwięki przypominającego bekanie. Becząc, wydzielając intensywne zapachy, ryjąc porożem podłoże samce starają się przekonać do siebie jak najwięcej z przybyłych samic. Samce konkurują między sobą o haremy i o najlepsze „miejscówki” na tokowisku, przyciągające najwięcej łań. Druga ze strategii odpowiada tej stosowanej przez jelenie szlachetne, gdzie pojedynczy dominujący byk obejmuje pieczę nad najlepszym żerowiskiem i stara się tam zwabić, a potem utrzymać harem łań, nie tolerując obecności w pobliżu żadnych innych samców.

Do cielenia się dochodzi pomiędzy majem a czerwcem (najczęściej w czerwcu). Poza okresem rozrodczym zwierzęta żyją stadnie. Podobnie jak jelenie szlachetne, daniele tworzą chmary jednopłciowe. Żeńskie stada liczą zwykle kilka spokrewnionych ze sobą łań wraz z cielętami. W zasobnym środowisku grupy mogą być jednak większe, a na szczególnie obfitych żerowiskach mogą się tworzyć stada przekraczające 100 sztuk. Byki tworzą grupy rówieśnicze, tym mniejsze, im starsze są zwierzęta. O ile, jak to jeleni, daniel wykazuje znaczną elastyczność pokarmową, to w przeciwieństwie do większości pozostałych gatunków występujących w Polsce, przejawia preferencje przesunięte w stronę traw i roślin zielnych. W okresie wiosenno-letnim stanowią one główną bazę pokarmową danieli. Zimą, kiedy trawy nie są dostępne, jak inne jelenie, żywi się gałązkami drzew i krzewów zimozielonych.

Nie wiemy skąd wziął się rodzaj *Dama*. Oddzielenie się jego linii ewolucyjnej od innych „jeleni właściwych” (plemię Cervini) musiało nastąpić gdzieś pomiędzy 3 a 2,5 mln lat temu. Daniele charakteryzują się najbardziej zaawansowaną (zmienioną w stosunku do przodków) budową czaszki spośród wszystkich „jeleni starego świata” (podrodzina Cervinae). Najstarsze znane skamieniałości pochodzą z wczesnego plejstocenu Włoch i Mołdawii i są zaliczane do



Ryc. 39. Jeleń sika (*Cervus nippon*) jest gatunkiem introdukowanym w Europie aż ze wschodniej Azji. W Polsce żyją dwie małe populacje tego zwierzęcia.

[Zdj.](#) Quartl ([CC BY-SA 3.0](#)).

kopalnego gatunku [Dama eurygonos](#). Te wczesne formy nie miały jeszcze łopat w budowie poroża. Współczesny gatunek pojawił się ok. 400 tys. lat temu i występował wówczas w Europie – w szczególności we Włoszech, ale też we Francji i Anglii. W holocenie jego zasięg ograniczył się jednak do rodzimych Włoch i Bałkanów. Inna populacja dotarła do Azji Mniejszej, dając początek współczesnemu danielowi mezopotamskiemu (*Dama mesopotamica*).

Jeleń sika (*Cervus nippon*; ryc. 39) jest kolejnym introdukowanym gatunkiem – tym razem z bardzo daleka, bo jego naturalne rejony występowania to Chiny, Korea i Japonia. Introdukcja nastąpiła na przełomie XIX i XX wieku. Nie zrobił u nas jednak aż takiej „kariery”, jak daniel. W Polsce występuje głównie w dwóch izolowanych populacjach: w nadleśnictwie Elbląg (woj. warmińsko-mazurskie) i w nadleśnictwie Pszczyna (woj. śląskie). Łącznie żyje u nas około 300 - 350 sztuk zwierząt.

Jeleń sika ma sylwetkę zbliżoną do jelenia szlachetnego, ale rozmiary daniela. Jak u tego ostatniego, w letniej okrywie włosowej występują białe cętki, które zanikają w ciemniejszej sukni zimowej. Poroże zrzuca się od późnego marca do późnego maja, a nakładanie nowego kończy się ścieraniem scyputu w sierpniu. Budowa poroża byka w kwiecie wieku jest oparta na schemacie z grubsza zbliżonym do jelenia szlachetnego, z tym że brakuje korony.



Ryc. 40. Sarna europejska (*Capreolus capreolus*) jest najliczniejszym w Polsce gatunkiem jeleniowatych. [Zdj.](#) Arend Vermazeren ([CC BY 2.0](#)).

Całkowita liczba odnóg zwykle nie przekracza czterech po każdej stronie (oczniak, nadoczniak, opierak i widlica). Pora godowa, zwana gwizdowiskiem, ma podobny przebieg, jak u jelenia szlachetnego i ma miejsce od początku października do początku listopada. Jeleń szlachetny ryczy, daniel beka, za to jeleń sika gwizdże. Młode przychodzą na świat w maju i czerwcu. Jeleń sika preferuje lasy liściaste i mieszane z dostępem do wody i terenów podmokłych. Podobnie jak daniel, wykazuje preferencje żywieniowe w kierunków traw i roślin zielnych. Poza sezonem rozrodczym, łanie żyją w niewielkich grupach rodzinnych, aczkolwiek u tego gatunku często żyją też samotnie. Samce tworzą małe grupy rówieśnicze lub żyją samotnie.

Sarna europejska (*Capreolus capreolus*; ryc. 40) jest jednym z trzech współczesnych przedstawicieli plemienia Capreolini. Pozostałe dwa gatunki, to sarna syberyjska (*Capreolus pygargus*) i jelonkowiec błotny (*Hydropotes inermis*). Sarna jest niedużym jeleniem, osiągającym około 75 cm wysokości w kłębie i ważącym pomiędzy 15 a 35 kg (w zależności od wieku i płci). Okres godowy i cykl zrzucania i nakładania poroża wyglądają u tego gatunku odmiennie niż u większości naszych jeleniowatych. Samce (zwane kozłami) zrzucają poroże w październiku i na początku listopada. Nowe poroże (zwane parostkami) jest nakładane do kwietnia. W tym miesiącu odbywa się ścieranie scypułu. Czasami już w drugim roku życia parostki składają się z centralnej tyki i dwóch odnóg – przedniej (niżej) i tylnej (wyżej). Ten układ utrzymuje się w kolejnych latach, a wzrasta długość całych parostków,

długość odnóg, stopień uperlenia głównej tyki (pokrycia charakterystycznymi guzkami) i rozmiary róz. Rekordowe parostki osiągają około 35 cm długości.

Okres godowy przypada na drugą połowę lipca i początek sierpnia. Kozły są w tym czasie terytorialne i przepędzają konkurentów ze swojego rewiru. Szukając samic (kóz) kierują się węchem i słuchem. Kiedy kozioł odnajdzie samicę, ta często przed nim ucieka, co często przeradza się w swojego rodzaju gonitwę. Dopiero po takiej „grze wstępnej” koza dopuszcza do siebie samca. Co ciekawe, po zapłodnieniu, rozwój zarodka zatrzymuje się do grudnia na etapie blastuli. Dopiero potem następuje zagnieżdzenie zarodka w ścianie macicy i normalna ciąża. Dzięki temu młode nie przychodzą na świat zimą. Samica rodzi w maju lub czerwcu zwykle jedno koźle (rzadziej dwa lub trzy). Sarny są samotniczkami. Kozom towarzyszą na ogół jedynie ich tegoroczne młode. Sytuacja zmienia się nieco w okresie jesienno-zimowym, kiedy na żerowiskach mogą zbierać się całe stada (tzw. rudle), czasem liczące nawet 100 sztuk. Są to jednak zbiorowiska okolicznościowe – związane ze wspólnym żerowaniem na jednym żerowisku. Przestraszone, każde zwierzę ucieknie we własnym kierunku.

Sarna ma dość selektywną dietę. Preferuje pokarm dobrej jakości, na który w większości składają się świeże pędy, młode pąki, młode liście, a także kwiaty i owoce roślin drzewiastych. Trawy stanowią najwyżej kilka procent jej diety. Na obszarach centralnej Europy, w tym w Polsce, wiele populacji przystosowało się do życia w otwartym terenie, przez okrągły rok bytując w pobliżu pól uprawnych. W okresie letnim żywią się one podjadając zboża, zimą zaś uprawy okopowe. Te populacje stanowią niejako oddzielny ekotyp w stosunku do saren zamieszkujących lasy.

Będąc prawdopodobnie najbliższym żyjącym krewnym małych saren (rozumianych jako plemię *Capreolini*), łos (*Alces alces*; ryc. 41) jest największym żyjącym obecnie jeleniowatym. Może osiągać nawet 210 cm w kłębie. W Europie byki ważą pomiędzy 380 a 500 kg, kłepy (zwane też łoszami) 250 – 350 kg. W populacjach azjatyckich i amerykańskich zwierzęta są nawet większe. Jest to gatunek silnie związany z lasami klimatu arktycznego i subarktycznego (tajga i lasotundra). Tam występuje najpowszechniej. W naszej części świata gatunek niemal wyginął i obecnie brakuje go w Europie Zachodniej. Skandynawia, Polska i Czechy są najbardziej na zachód wysuniętymi ostojami tego zwierzęcia. W Polsce jego liczba obecnie rośnie (26 178 sztuk w 2019 roku, według danych GUS), ale duże populacje są ograniczone tylko do północno-wschodnich rejonów kraju.



Ryc. 41. Łoś (*Alces alces*) jest największym współczesnym jeleniowatym. Aż trudno uwierzyć, że jego najbliższymi wciąż żyjącymi krewniakami są małe sarny.

[Zdj.](#) USFWS Mountain Prairie ([CC BY 2.0](#)).

Byki zrzucają poroże w październiku i listopadzie. Wzrost nowego odbywa się do przełomu lipca i sierpnia, kiedy następuje ścieranie scypułu. Łoś jest obecnie jedynym jeleniowatym, którego moździenie skierowane są na boki. Poroże wykształcone jest w postaci szerokich łopat, które są obrzeżone palczastymi odrostkami (pasynkami). Rozpiętość łopat może dochodzić do 140 cm, a waga do 20 kg (ponownie, w populacjach azjatyckich i amerykańskich poroża mogą być większe). Ciekawostka – wykazano, że kształt i umiejscowienie łopat sprawiają, że są one dobrymi instrumentami skupiającymi dźwięk i odbijającymi go w kierunku uszu. Nie jest to z pewnością podstawowa rola poroża, ale być może pomaga bykom lokalizować rujne klępy w okresie godowym. Poroże nie zawsze jednak ma taką formę i czasem jest wykształcone w postaci tzw. badyli – rozgałęziających się pni zakończonych pasynkami. Występują też formy pośrednie między łopatami, a badydami.

Ruja, zwana bukowiskiem, przypada na wrzesień i październik. Byki zarówno szukają samic, jak i starają się je wabić z pomocą nawoływań przypominających pojękiwania. Klępy również nawołują. Dużą rolę odgrywają też sygnały zapachowe. Klępy potrafią być czasem zaborcze i konkurować między sobą o względy danego byka. Ten z kolei stara się przepędzać rywali ze swojego terytorium. Podobnie jak u sarny, byk pozostaje zwykle z jedną łoszą do czasu, kiedy będzie mogła być pokryta. Potem oddala się szukając nowej partnerki. Do cielenia się dochodzi

zwykle w maju i czerwcu. Na świat przychodzi jedno młode, rzadziej dwa lub trzy. Zarówno kłepy, jak i dorosłe byki prowadzą samotniczy tryb życia. W okresie jesienno-zimowym łosze mogą łączyć się w grupy liczące kilka sztuk.

Podobnie jak sarna, łos preferuje pokarm dobrej jakości pochodzący z roślin drzewiastych. Ze względu na swoje rozmiary, żeruje on jednak chętniej na wyższych roślinach. Mimo swoich „ciągot” do arktycznego klimatu, tam gdzie to możliwe preferuje lasy liściaste i tereny podmokłe. Jest wielkim amatorem wierzby. Szczególnie w okresie letnim żywi się też chętnie roślinnością wodną. Trawy mają bardzo niewielki udział w jego diecie. W naszych warunkach, zdominowanych przez monokultury sosnowe, gałązki sosny mogą stanowić zdecydowaną większość zimowej diety. Zwierzęta szczególnie chętnie odwiedzają w tym celu młodniki. Gałązki młodych drzew są miększe i łatwiejsze do strawienia.

W niedawnej przeszłości geologicznej, w późnym plejstocenie (złodowacenie Wisły, ok. 115 – 12 tys. lat temu) na terenach obecnej Polski występowały też dwa inne gatunki jeleniowatych, których skamieniałości znajdują się w kolekcji PAN Muzeum Ziemi w Warszawie. Jeden z tych gatunków istnieje do dzisiaj, aczkolwiek nie bytuje już w Polsce, a jest mieszkańcem obszarów klimatu arktycznego i subarktycznego – jest to renifer (*Rangifer tarandus*). Drugi z gatunków całkowicie już wymarł, a był to jelen olbrzymi, w literaturze anglojęzycznej zwany też jeleniem/łosiem irlandzkim (*Megaloceros giganteus*).

Renifery (ryc. 42) są unikatowe pod wieloma względami. Jest to jeden z największych gatunków wśród współczesnych jeleniowatych. Byki osiągają 130-150 cm w kłębie i wagę do około 250 kg. Rekordziści ważyli nawet 318 kg. Samice są mniejsze i ważą do ok. 150 kg. Istnieją jednak duże różnice pomiędzy wyróżnianymi podgatunkami, zamieszkującymi różne rejony świata. Renifer jest jedynym gatunkiem jelenia częściowo udomowionym przez człowieka i proces ten odbija się najwyraźniej negatywnie na rozmiarach zwierząt, dotykając najsilniej byki. Udamawiane osiągają o około 20 do 40% mniejsze rozmiary niż zwierzęta żyjące na wolności.

Renifery cechują się szeregiem przystosowań do mroźnego klimatu. Potrafią np. utrzymywać temperaturę kończyn znacznie niższą od tułowia. Zapobiega to utracie ciepła, które jest skoncentrowane w tułowiu, chroniąc najważniejsze organy przed wychłodzeniem. Renifery mają krótkie uszy, aby nie tracić przez nie ciepła oraz duże, wewnątrz silnie pofałdowane



Ryc. 42. Byk renifera (*Rangifer tarandus*) z porożem wciąż jeszcze okrytym scypułem. Renifery noszą największe poroże względem ich masy ciała wśród wszystkich współczesnych jeleniowatych.

[Zdj.](#) Jacob W. Frank, Denali National Park and Preserve (domena publiczna).

komory nosowe, w których powietrze jest ogrzewane zanim trafi do płuc. Z kolei z wydychanego powietrza jest odyskiwana większość wody, w związku z czym zobaczenie renifera, który puszcza chmury pary na mrozie jest prawie niemożliwe. Ich włosy, zwłaszcza w sukni zimowej, są puste w środku, tworząc doskonałą izolację cieplną. Duże, szerokie, księżycowato zagięte do wewnątrz racice ułatwiają przemieszczanie się po zaśnieżonych obszarach. Ciekawostką jest, że stawy kończyn wydają charakterystyczne kliknięcia w czasie poruszania się. Przypuszcza się, że może to ułatwiać zwierzętom zlokalizowanie się nawzajem w warunkach ograniczonej widzialności, np. w trakcie zamieci śnieżnej.

Dojrzałe byki posiadają najokazalsze poroże w stosunku do masy ciała wśród wszystkich współczesnych jeleniowatych. Absolutnymi rozmiarami ich poroże ustępuje z kolei tylko łosiom. Istnieją jednak spore różnice w wykształceniu odnóg pomiędzy różnymi podgatunkami. Dość charakterystyczne są łopatowate oczniaki wystające do przodu nad podłużną ośią czaszki. W związku z takim położeniem, oczniaki na lewym i prawym porożu często są asymetryczne, tak że jeden jest mocno zredukowany. Nad nimi znajdują się opieraki, ale w pozycji odpowiadającej raczej nadoczniakom u jelenia szlachetnego. Tak oczniak, jak i opierak mogą się palczasto i wielokrotnie rozwidlać na końcach. Powyżej opieraka, główna tyka odchyła się do tyłu, a potem zagina się łukowato ku przodowi. Skierowana do przodu część tyki może posiadać liczne odnogi na swojej tylnej krawędzi i jako taka często ma

częściowo łopatowaty charakter – nie jest to jednak regułą, zróżnicowanie liczby i sposobu wykształcenia odnóg jest znaczne.

W pierwszej części tekstu, dotyczącej poroża u jeleniowatych, wspominaliśmy, że renifery są jedynymi jeleniami, których samice również noszą poroże. Żeńskie poroże oparte jest na podobnym ogólnym wzorze, co męskie, ale zwykle wyraźnie mniejsze i słabiej rozbudowane. Najstarsze byki zrzucają poroże nawet już w listopadzie i są go pozbawione aż do lutego, kiedy zaczynają nakładać nowe. Ścieranie scypułu następuje w sierpniu. Młode byki oraz samice zrzucają poroże później – późną zimą lub na początku marca, a nawet w kwietniu. Z kolei ciężarne samice nie pozbywają się starego poroża dopóki nie urodzą, co następuje zwykle w maju. Żeńskie poroże może służyć jako broń przeciwko drapieżnikom i do rozwiązywania sporów wewnątrz stada. Niemniej jego obecność głównie zimą jest też prawdopodobnie związana z wykorzystywaniem go jako narzędzia do odkopywania roślin spod śniegu. Szczególnie ciężarne i karmiące samice mają wysokie zapotrzebowanie energetyczne, a poroże ułatwia im znalezienie wystarczających ilości pokarmu. Wygląda więc na to, że w zaprzęgu Świętego Mikołaja pracują głównie dziewczyny i może pojedyncze, młode byczki, ponieważ wyrosnięte samce są zimą pozbawione poroża.

Okres godowy przypada na późny wrzesień i październik. W tym czasie byki starają się tworzyć swoje haremy, których bronią przed konkurentami. Poza okresem rozrodczym, wszystkie zwierzęta żyją stadnie, przy czym skład grupy może być bardzo zróżnicowany, zależnie od podgatunku i zamieszkiwanego obszaru. Występują zarówno stada jedнопłciowe, jak i mieszane. Jedнопłciowe stada żeńskie osiągają największe rozmiary. Rekordowe stada z azjatyckiej tundry liczyły nawet około 1 mln sztuk. Zależnie od podgatunku i rejonu świata, jedne stada trzymają się swoich stałych obszarów bytowania, inne z kolei należą do najdalej migrujących gatunków wśród ssaków. W okresie wiosenno-letnim renifery żywią się roślinnością zielną, trawą i zielonymi częściami roślin drzewiastych (głównie krzewinek). Zarówno latem, ale przede wszystkim zimą, bardzo istotnym składnikiem ich diety są również porosty, które w warunkach zimowych zachowują swoje właściwości odżywcze. Renifery są pod tym względem wyjątkowe. Jako jedyne ssaki są przystosowane do regularnego spożywania porostów. Ich ulubiony gatunek nosi nawet nazwę zwyczajową chrobotka reniferowego.



Ryc. 43. Czaszka jelenia olbrzymiego (*Megaloceros giganteus*) w Muzeum Ziemi.
Zdj. Michał Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/)).

Jeleń olbrzymi (*Megaloceros giganteus*; ryc. 43, 44) jest gatunkiem wyłącznie kopalnym. W Polsce jego szczątki występują stosunkowo nielicznie, są fragmentaryczne i pochodzą gł. z utworów ostatniego zlodowacenia (zlodowacenia Wisły, 115 – 12 tys. lat temu). Zwierzę jest najlepiej znane z wysp Brytyjskich, szczególnie z późno plejstocenijskich (ok. 12 tys. lat) osadów Irlandii. Z utworów tych pochodzą liczne czaszki zachowane wraz z porożem, a nawet kompletne szkielety. Jako takie, jelenie olbrzymie pojawiły się jednak już około 400 tys. lat temu i do końca plejstocenu występowały na terenach odpowiadających obecnej strefie klimatu umiarkowanego Europy i zachodniej części Azji. Zależnie od zmian klimatycznych, zasięg gatunku przesunął się to na północ, to na południe. Tym niemniej, zwierzę jest znane zarówno z interglacjałów (cieplejszych okresów o klimacie zbliżonym do współczesnego), jak i z glacjałów (okresów zimnych).

Jeleń olbrzymi, jak nazwa wskazuje, był duży. W całym okresie istnienia gatunku, jego rozmiary ulegały wahaniom, ale późno-plejstocenijskie osobniki z Irlandii osiągały rozmiary zbliżone do łosia. Jak ten ostatni, jelenie olbrzymie miały mały garb nad barkami, tworzony przez wydłużone wyrostki kolczyste kręgow. Swoją sławę zwierzę zawdzięcza jednak imponującemu porożu. Zarówno pod względem stosunku do masy ciała, jak i pod względem absolutnych rozmiarów, jelenie olbrzymie nosiły największe poroże wśród znanych jeleniowatych – tak kopalnych, jak i współczesnych (przebijając łosie i renifery). Miało ono formę ogromnych, rozrastających się na boki łopat, obrzeżonych długimi odnogami. U rekordowych byków mogło ono osiągać

nawet 3,5 m rozpiętości. Jak u większości jeleniowatych, tylko byki posiadały poroże. Nie wiemy, jak przebiegał cykl jego wymiany i wobec tego, jak długo poroże roste, i jak długo byk je potem nosił.

Poroże było tak wielkie, że naukowcy mają wątpliwości, czy w ogóle nadawało się ono do walki. Ostatnie badania (Klinkhamer i wsp. 2019) sugerują, że zwierzęta były w stanie znieść pewne obciążenia związane z walką, tym niemniej walki były prawdopodobnie bardziej ograniczone i przewidywalne w porównaniu ze współczesnymi gatunkami. Niewykluczone zatem, że poroże pełniło przede wszystkim rolę „wizytówki” byka, a rola broni była bardzo akcesoryczna. Konfrontacje z innymi bykami były zapewne mocno rytualizowane, obejmujące długie „spacery”, w trakcie których zwierzęta kroczyły obok siebie, prezentując sobie nawzajem swoje poroża, wokalizując, ryjąc w ziemi, oddając mocz itp. W wielu przypadkach taki pokaz z pewnością wystarczał do ustalenia dominacji. Tylko byki o najbardziej zbliżonych parametrach fizycznych wdawały się w walki, które jednak pewnie nie były tak zaciekle i gwałtowne, jak u niektórych współczesnych gatunków.



Ryc. 44. Artystyczna rekonstrukcja wyglądu jelenia olbrzymiego (*Megaloceros giganteus*).
[Ryc. Pavel Riha \(CC BY-SA 3.0\).](#)

Szczególnie późno-plejstoceny szczątki jeleni olbrzymich są na tyle młode, że możliwym było pozyskanie z nich DNA. Oparte na nim badania pokrewieństw sugerują, że najbliższymi współczesnymi krewniakami jelenia olbrzymiego są daniela. Wraz z kilkoma innymi, dużymi plejstoceny jeleniami, jelen olbrzymi bywa łączony w plemię Megalocerini. Tak naprawdę nie wiadomo jednak, jakie są realne pokrewieństwa pomiędzy zaliczanymi tu rodzajami (m.in. *Eucladoceros*).

Ponieważ szczątki jeleni olbrzymich znajdowano zarówno w utworach interglacjalnych, jak i glacialnych, ich dieta prawdopodobnie zmieniała się w zależności od czasu i miejsca. Na podstawie fragmentów roślinnych zachowanych w szczelinach zęba sprzed oko 40 tys. lat wykazano (van Geel i wsp. 2018), że zwierzę żywiło się głównie roślinnością zielną, szczególnie

lubiąc bylice (rodzaj *Artemisia*). Kolejne badania (van Geel i wsp. 2019) osobników z tego okresu i rejonu (Holandia i Morze Północne, które stanowiło wówczas suchy ląd) potwierdzają właśnie taką dietę. Inne badania osobników z różnych okresów wskazują na preferencje w kierunku traw i roślin zielnych, ale generalnie zwierzę posiadało dietę mieszaną – zależnie od czasu i środowiska udział roślin drzewiastych również był duży.

Zwierzęta znajdujące w Polsce często pochodzą z tego samego okresu, co wspomniane osobniki holenderskie (ok. 40 tys. lat temu). Było to w czasie trwania zlodowacenia Wisły (115-12 tys. lat temu), ale w okresie zwanym interstadią (ten konkretny trwał pomiędzy 57 a 29 tys. lat temu). Był to nieco cieplejszy okres, w trakcie którego lądolód skandynawski wycofał się nieco na północ. W tym czasie lasy częściowo powróciły w północne rejony Azji. W Europie wciąż dominującym ekosystemem tego okresu był step mamuci, opanowany przez otwarte zbiorowiska trawiaste. Łagodniejszy klimat pozwolił jednak na większy udział roślin ciepłolubnych, w tym drobnych krzewinek i karłowatych drzewek. Miejscami rosły bory sosnowe o charakterze współczesnej tajgi. W tym czasie dochodziło też do zazębienia się obszarów bytowania typowej megafauny okresów zimnych (mamuty, konie, bizona, nosorożce włochate) z fauną bardziej ciepłolubną, jak nasz jelen. Ten ostatni, chociaż wyraźnie rzadziej, występował też później, w czasie ostatniego maksimum zlodowacenia (pomiędzy ok. 27 a 23 tys. lat temu), kiedy klimat stał się wyjątkowo srogi.

W ten sposób prześledziliśmy historię ewolucyjną jeleniowatych, od wczesnych mioceńskich form, przypominających współczesne mundzaki, poprzez majestatycznego jelenia olbrzymiego z plejstocenu (którego skamieniałości mogą Państwo zobaczyć w PAN Muzeum Ziemi w Warszawie), aż po zwierzęta współcześnie zamieszkujące terytorium Polski. Po drodze dowiedzieliśmy się, co wyróżnia te zwierzęta na tle innych przeżuwaczy i czyni je tak fascynującymi i wyjątkowymi zwierzętami.

Dr Michał Loba

Źródła ilustracji i cytowana literatura:

Strony internetowe:

[Creative Commons Search](#),

[Flickr](#),

<https://animaldiversity.org>

<https://www.wildlifeonline.me.uk>,

[Wikipedia](#).

Publikacje:

Breda M. i Lister A., M., 2013. Dama roberti, a new species of deer from the early Middle Pleistocene of Europe, and the origins of modern fallow deer. *Quaternary Science Reviews*, tom 69, str. 155-167.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.01.029>

Chritz K. L., Dyke G. J., Zazzo A., Lister A. M., Monaghan N. T. i Sigwart J. D., 2009. Palaeobiology of an extinct Ice Age mammal: Stable isotope and cementum analysis of giant deer teeth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, tom 282, str. 133-144. <https://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.08.018>

Colombero S., Alba D. M., D'Amico C., Delfino M., Esu D., Giuntelli P., Harzhauser M., Mazza P. P. A., Mosca M., Neubauer T. A., Pavia G., Pavia M., Villa A. i Carnevale G., 2017. Late Messinian mollusks and vertebrates from Moncucco Torinese, north-western Italy. Paleoeological and paleoclimatological implications. *Palaeontologia Electronica*, tom 20.1.10A, str. 1-66. <http://palaeo-electronica.org/content/2017/1749-moncucco-torinese-paleoecology>

Croitor R., 2017. Description of a new deer species (Cervidae, Mammalia) from the Early Pliocene of Eastern Europe, with a review of early dispersals and palaeobiogeography of the subfamily Cervinae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, tom 283 (1), str. 85-108.

Croitor R., 2018. *Plio-Pleistocene Deer of Western Palearctic: Taxonomy, Systematics, Phylogeny*. Ion Toderaş. Institute of Zoology of the Academy of Sciences of Moldova, 978-9975-66-609-1. hal-01737207

Croitor, R., 2018. A Description of Two New Species of the Genus *Rucervus* (Cervidae, Mammalia) from the Early Pleistocene of Southeast Europe, with Comments on Hominin and South Asian Ruminants Dispersals. *Quaternary*, tom 1 (17), str. 1-32. <https://dx.doi.org/10.3390/quat1020017>

Gilbert C., Ropiquet A. i Hassanin A., 2006. Mitochondrial and nuclear phylogenies of Cervidae (Mammalia, Ruminantia): Systematics, morphology, and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, tom 40, str. 101-117. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.02.017>

Gould S. J., 1974. The Origin and Function of 'Bizarre' Structures: Antler Size and Skull Size in the 'Irish Elk,' *Megaloceros giganteus*. *Evolution*, tom 28 (2), str. 191-220. <https://www.jstor.org/stable/2407322?seq=1>

Heckeberg N. S., 2020. The systematics of the Cervidae: a total evidence approach. *PeerJ*, tom 8 (e8114), str. 1-76. <https://doi.org/10.7717/peerj.8114>

Klinkhamer A. J., Woodley N., Neenan J. M., Parr W. C. H., Clausen P., Sánchez-Kuznetsova M. V., Kholodova M. V. i Danilkin A. A., 2005. Molecular Phylogeny of Deer (Cervidae: Artiodactyla). *Russian Journal of Genetics*, tom 41 (7), str. 742-749. Tekst przetłumaczony z: *Genetika*, tom 41 (7), 2005, str. 910-918. <https://link.springer.com/article/10.1007/s11177-005-0154-1#Bib1>

Lister A. M., 1994. The evolution of the giant deer, *Megaloceros giganteus* (Blumenbach). *Zoological Journal of the Linnean Society*, tom 112, str. 65-100. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1096-3642.1994.tb00312.x>

Pawłowska K., Stefaniak K. i Nowakowski D., 2014. Healed antler fracture from a giant deer (*Megaloceros giganteus*) from the Pleistocene in Poland. *Palaeontologia Electronica*, tom 17, nr 1 (23A), str. 1-9. <http://palaeo-electronica.org/content/2014/732-antler-fracture-in-giant-deer>

Pfeiffer-Deml T., 2020. Distinction of *Arvernoceros ardei* and *Cervus perrieri* (Cervidae, Mammalia) from the late Pliocene site of Perrier (France) based on the postcranial skeleton: taxonomic and phylogenetic conclusions. *PalZ*, tom 94, str. 377-408. <https://doi.org/10.1007/s12542-019-00473-y>

- Samejima Y. i Matsuoka H., 2020. A new viewpoint on antlers reveals the evolutionary history of deer (Cervidae, Mammalia). *Scientific Reports*, tom 10 (8910), str. 1-15. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64555-7>
- Shpansky A. V., 2014. Skeleton of the giant deer *Megaloceros giganteus giganteus* (Blumenbach, 1803) (Mammalia, Artiodactyla) from the Irtys Region near Pavlodar. *Paleontological Journal*, tom 48 (5), str. 534-550. <https://doi.org/10.1134/S0031030114050104>
- Valli A. M. F., 2010. Dispersion of the genus *Procapreolus* and the relationships between *Procapreolus cusanus* and the roe deer (*Capreolus*). *Quaternary International*, tom 212, str. 80–85. <https://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2008.11.002>
- van Geel B., Langeveld B. W., Mol D., van der Knaap P. W. O. i van Leeuwen J. F. N., 2019. Pollen and spores from molar folds reflect food choice of late Pleistocene and Early Holocene herbivores in The Netherlands and the adjacent North Sea area. *Quaternary Science Reviews*, tom 225 (106030), str. 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106030>
- Villagra M. R., Sansalone G., Lister A. M., Wroe S., 2019. Head to head: the case for fighting behaviour in *Megaloceros giganteus* using finite-element analysis. *Proceedings of the Royal Society B*, tom B 286 (20191873), str. 1-10. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.1873>
- Zhang W. –Q. i Zhang M. –H., 2012. Phylogeny and evolution of Cervidae based on complete mitochondrial genomes. *Genetics and Molecular Research*, tom 11 (1), str. 628-635. <http://dx.doi.org/10.4238/2012.March.14.6>