



ZLATOROGOV ZBONIK
Lovska zveza *Slovenije*

ZLATOROGOV ZBONIK

Letnik/volume II, številka/number 2,
strani/pages 1–92, 2013, ISSN 2232-6499



Lovska zveza *Slovenije*

Impresum/*Impresum*

**ZLATOROGOV ZBORNIK/
GOLDHORN BULLETIN**

Znanstveno glasilo Lovske zveze Slovenije/*Collection of scientific papers of the Hunters Association of Slovenia*
ISSN 2232-6499

Izdajatelj/*Publisher*: Lovska zveza Slovenije in Strokovnoznanstveni svet pri Lovski zvezi Slovenije/*The Hunters Association of Slovenia and the Expert Scientific Council of the Hunters Association of Slovenia*

Glavni urednik/*Editor-in-Chief*: izr. prof. dr. Ivan KOS

Tehnični urednici/*Technical editors*:
dr. Ida Jelenko in Sabina Mrlak

Uredniški odbor/*Editorial board*: doc. dr. Boštjan Pokorný, doc. dr. Gorazd Vengušt, dr. Hubert Potočnik, dr. Ida Jelenko, doc. dr. Klemen Jerina, dr. Miran Čas, red. prof. dr. Rajko Bernik, dr. Romana Erhatič Širnik, dr. Krinoslav Pintur, mag. Srečko Felix Krope, Srečko Žerjav

Lektorica/*Language editor*: Marjetka Šivic

Prevajanje/*Translation*: Alkemist, prevajalske storitve, d. o. o.

Prelom/*Typesetting*: Medias kreativ d. o. o.

Tisk/*Print*: Orbis, d.o.o.

Naklada/*Circulation*: 1000 izvodov/copies

©Revija in vsi, v njej objavljeni prispevki, preglednice, grafikoni in skice so avtorsko zavarovani. Za uporabo, ki je zakon o avtorskih pravicah ne dopušča, je potrebno soglasje izdajatelja. To posebej velja za razmnoževanje (kopiranje), obdelavo podatkov, prevajanje, shranjevanje na mikrofilme in shranjevanje ter obdelavo v elektronskih sistemih. Dovoljeno je kopiranje za osebno rabo v raziskavah in študijah, kritiko in v preglednih delih.

Mnenje avtorjev ni nujno mnenje uredništva.

©The magazine and all the articles, tables, charts and sketches published in it are protected by copyright. For any use not permitted by the Copyright Act, an approval of the issuer must be obtained. This especially concerns reproduction (copying), data processing, translation, storing on microfilms and storing and processing within electronic systems. Copying for personal use for research and studies, critique and reviews is allowed.

The opinion of the authors is not necessarily the opinion of the Editorial Board.

Revija je v PDF-obliki objavljena na spletni strani Lovske zveze Slovenije/*The journal is in PDF format published on the website of the Hunters Association of Slovenia.*

Naslov/*Contact*:
Lovska zveza Slovenije – za Zlatorogov zbornik
Župančičeva 9
SI-1000 Ljubljana
Slovenia
Tel.: 00 386 1 24 10 910
E-naslov: lzs@lovska-zveza.si



ZLATOROGOV ZBORNIK



Ob izidu druge številke Zlatorogovega zbornika

Upon release of the second issue of the Zlatorogov zbornik/Goldhorn Bulletin

Za nami so četrti Slovenski lovski dnevi, ki jih organizira Strokovnoznanstveni svet pri LZS. Ne samo, da so ostali lepi spomini nanje, ponovno je nastalo nekaj več v naši bogati zakladnici znanja. Lahko rečem, da smo bogatejši za marsikatera znanstvena spoznanja, rezultate raziskav in tako bogatejši tudi za nove ideje ali nujno potrebne aktivnosti v našem lovstvu. V razpravi in različnih referatih so nam povedali drugi, kaj mislijo o nas, lovcih. Slišati je bilo, da smo lovci ušesa in oči gozda. Torej lovci vidimo, slišimo in tudi čutimo ne samo gozd, čutimo naravo, okolje, živa in neživa bitja.

Leto 2012 je leto, ki si ga velja zapomniti v zgodovini našega lovstva. Zagotovo se ga bomo spominjali kot tisto leto, v katerem so se začeli kazati pozitivni učinki lovčevih del v vsebini Navodil za usmerjanje populacij divjadi, javno predstavljenih rezultatih nekaterih raziskav, izšla sta prva številka Zlatorogovega zbornika in 37. knjiga Zlatorogove knjižnice z naslovom Divjad in lovstvo. Prišli smo do stopnje, ko sem dejal, da gre tudi za kakovostni preskok v izobraževanju lovcev.

V letu 2012 smo pregledali vizijo slovenske lovške organizacije, ki smo jo sestavili ob prvem mandatu leta 2008 in jo posodobili. Zavedati se moramo, da ima obstoječe stanje v lovski organizaciji svoje prednosti in slabosti. Naša naloga je, da stanje še naprej izboljšujemo in lovsko organizacijo ustrezno prilagajamo zahtevam časa. Zato sta posodabljanje vizije slovenske lovške organizacije in njena realizacija stalni nalogi.

Cilji so naslednji:

- ohranitev sonaravnega okolja in izboljšanje živiljenjskega prostora živalskih in rastlinskih vrst,

- ohranitev in izboljšanje zdravega živiljenjskega okolja ljudi,
- trajnostno upravljanje z divjadjo v pomenu razumne rabe le-te kot obnovljivega naravnega vira,
- intenzivno sodelovanje in partnerstvo s souporabniki prostora,
- učinkovito delovanje LZS in njenih članic
- itn.

Ob uresničitvi postavljenih ciljev mora slovenska lovška organizacija postati:

- enakovredna in spoštovana partnerica na področju lovskoupravljaljskega načrtovanja,
- organizacija, ki vse svoje odločitve sprejema na strokovno in znanstveno podprtih izhodiščih,
- bolj prepoznavna kot naravovarstvena organizacija,
- zaradi svoje dejavnosti še bolj spoštovana v očeh javnosti,
- bolj transparentna in učinkovitejša v svojem delovanju.

Vse to zmoremo, ker imamo znanje in hotenje. Hkrati pa se je treba zavedati, da dandanes delujemo v drugačnem, turbulentnem okolju, kot so delovali lovci pred petdesetimi leti in več. Marsikaj se je spremenilo. Če smo nekoč lahko rekli, da smo najboljši, potem moramo zdaj poleg teh besed povedati tudi razloge za to. Nekateri izmed njih so v naši drugi številki zbornika. Žejlim, da bi ga prebrala večina lovcev in da bi se znašel tudi v rokah nelovcev ter tistih, ki vidijo, slišijo in čutijo gozd ...

Dober pogled in lovski zdravo!

Mag. Srečko Felix Krope,
predsednik LZS

Ekosistemska vloga, pomen in vplivi divjega prašiča (*Sus scrofa* L.)

*Ecological importance and impacts of wild boar (*Sus scrofa* L.)*

Boštjan Pokorný^{1,2,3}, Ida Jelenko¹

¹ERICo Velenje, Inštitut za ekološke raziskave, d. o. o., Koroška 58, 3320 Velenje; bostjan.pokorny@erico.si

²Visoka šola za varstvo okolja, Trg mladosti 7, 3320 Velenje

³Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 Ljubljana

Izvleček

Divji prašič (*Sus scrofa* L.) je v srednjeevropskem prostoru domorodna živalska vrsta, ki se je skozi evolucijski proces razvijala in s svojo aktivnostjo opravljala številne pomembne ekosistemskie funkcije. Celovit pregled opravljenih raziskav in vplivov divjih prašičev na različne sestavne dele ekosistemov (tla, vode, rastlinstvo, glive in živalstvo) kaže, da ima vrsta veliko ekosistemsko vlogo in pomembno vpliva na stanje ter razvoj kopenskih (v manjši meri pa tudi vodnih) ekosistemov. V literaturi so najpogosteje omenjeni vplivi z (za ljudi) negativnim predznakom, npr. neželene spremembe kemijskih in fizikalnih lastnosti tal, oteženo pomlajevanje gozdov, zmanjševanje rastlinskega pokrova, širjenje tujerodnih vrst in patogenih organizmov, plenjenje redkih in ogroženih živalskih vrst, povzročanje medvrstne konkurence, hibridizacija z domorodnimi podvrstami, prenos bolezni na druge živalske vrste itn. Vendar divji prašič opravlja v okolju tudi številne pozitivne vloge, med katerimi so še zlasti pomembne: ustvarjanje pestrejših habitatnih razmer in dolgoročno večanje biotske raznolikosti, širjenje rastlinskih semen in podzemnih vrst gliv z zoohorijo, zmanjševanje številnosti nekaterih gospodarsko problematičnih vrst nevretenčarjev, odstranjevanje mrhovine in zagotavljanje pomembnega prehranskega vira za velike zveri. Vendar so naštete koristi praviloma spregledane, divji prašič pa je obravnavan skoraj izključno kot problematična/škodljiva vrsta. V prihodnje

je zato treba ekosistemsko vlogo divjega prašiča sistematično in objektivno obravnavati, vplive, ki jih ima vrsta, pa prepoznati, podrobno raziskati in tako vrsto objektivno predstavljati širši javnosti.

Ključne besede: divji prašič, ekosistemski vplivi vrste, medvrstni odnosi, zoohorija

Abstract

*In Central Europe, wild boar (*Sus scrofa* L.) is an indigenous animal species that has been evolving through an evolutionary process and has been performing a number of important ecosystem functions. A comprehensive review of studies and impacts of wild boar on the various components of the ecosystem (soil, water, plants, fungi and fauna) revealed that the species has very high ecological importance and significantly contributes to the characteristics as well as development of terrestrial (and to a lesser extent of aquatic) ecosystems. Impacts with a negative character (from a human perspective) are emphasised in the literature and include: adverse changes in the chemical and physical properties of the soil caused by rooting; negative influences on forest regeneration; reducing plant cover; the spread of non-native (invasive) species and pathogenic organisms; predation on rare and endangered animal species; higher inter-specific competition; hybridization with native species; the transmission of diseases to other wildlife; etc. However, wild boar also has many positive roles in the environment, and the*

Pregledni znanstveni članek

following are particularly important: creation of various habitat conditions, providing long-term increase in biodiversity; spread of plant seeds and hypogenous fungi by zochory; reducing the abundance of some pest (invertebrate) species; removal of carrion; and providing of important food source for large carnivores. However, these benefits are generally overlooked, and the wild boar is treated almost exclusively as a problematic/pest species. Therefore, in the future the ecological importance of wild boar has to be systematically and objectively reconsidered, and the influences of the species have to be identified but also more precisely and comprehensively studied. This will enable wild boar to be more objectively evaluated by the general public as well as by end-users.

Key words: wild boar, environmental impacts of the species, interspecific interactions, zochory

1 Uvod

Divji prašič (*Sus scrofa* L.) je ena najuspešnejših sinantropnih (na življenje z ljudmi prilagojenih) vrst prostozivečih živali in spada med sesalce z enim največjih arealov razširjenosti (Barrios-Garcia in Ballari, 2012). V zadnjih desetletjih, še zlasti po letu 1960, sta se številčnost in prostorska razširjenost divjega prašiča v Evropi in svetu občutno povečali, kar je posledica velike prilagodljivosti, vzdržljivosti in odpornosti vrste (Geisser in Reyer, 2005; Jerina, 2006; Acevedo in sod., 2006; Šprem, 2009; Bueno in sod., 2009; Barrios-Garcia in Ballari, 2012). Socialno življenje, izjemno velik razmnoževalni potencial, velika gibljivost, generalistična vsejeda prehranska strategija ob zmožnosti specializacije na energetsko bogate vire hrane in inteligenco so značilnosti, ki omogočajo izjemno uspešnost vrste (Arnold, 2005; Geisser in Reyer, 2005; Schley in sod., 2008; Pastick, 2012).

Poleg naštetih značilnosti na večanje prostorske razširjenosti, številčnosti in populacijskih gostot divjega prašiča vplivajo tudi številni okoljski in antropogeni dejavniki, še zlasti: (i)

bistveno izboljšanje habitatnih razmer zaradi sprememb življenjskega okolja, kot so opuščanje kmetijstva in zaraščanje krajine; (ii) spremembe v kmetijski praksi, predvsem v pridelavi poljščin (monokulture, ki hkrati s hrano nudijo tudi zavetje); (iii) divjim prašičem prijazna lovška zakonodaja, npr. pretirano varovanje rodnega dela populacije oz. odraslih svinj; (iv) čezmerno in nekritočno krmljenje vrste; (v) neposredni in posredni vplivi podnebnih sprememb – npr. toplejše zime z manj snega in toplejše pomlad, pogostejši in intenzivnejši obrodi plodonosnih listavcev; (vi) odsotnost oziroma bistveno zmanjšanje številčnosti plenilskih vrst; (vii) ponovna naselitev vrste na nekatera območja in izpuščanje živali iz obor v naravo (Arnold, 2005; Acevedo in sod., 2006; Šprem, 2009; Barrios-Garcia in Ballari, 2012).

Na ozemlju zdajšnje Slovenije so bili divji prašiči v prvi polovici 19. stoletja praktično iztrebljeni, in sicer zaradi: (i) odloka Marije Terezije (1770), ki je v nekdanjih avstrijskih deželah povzročil načrtno preganjanje vrste; (ii) Lovskega patentata iz leta 1849, ki je divjega prašiča uvrstil med nezavarovano divjad, ki jo je smel vsakdo v vsakem letnem času pobijati. Začetek zdajšnje populacije divjega prašiča v Sloveniji tako predstavlja leto 1913, ko so iz obore na Gorjancih ušli svinja in širje mladiči; v prihodnjih letih se je vrsta prostorsko širila, večala se je tudi njena številčnost (zbrano v Krže, 1982). Tako se je odstrel divjih prašičev (kot dober kazalnik številčnosti vrste) v Sloveniji v obdobju 1970–2002 večal s povprečno letno stopnjo 12,3 % (Jerina, 2006). V zadnjih štirih desetletjih se je višina odstrela te vrste povečala za 28-krat, s 472 uplenjenih živali v letu 1970 na 9.346 živali v letu 2008 (ZGS, 2011) oziroma rekordnih >13.300 osebkov v letu 2012; v tem letu, ko je bila številčnost divjih prašičev skoraj povsod po Sloveniji izjemno velika, je bilo samo v loviščih, s katerimi upravljajo lovške družine, odvzetih 11.707 divjih prašičev (podatki iz baze Lisjak).

Zaradi izjemnega povečanja številčnosti in lokalnih gostot ter oportunističnega načina prehranjevanja je vpliv divjega prašiča na okolje velik, in sicer tako na (so)naravne kot na agrarne ekosisteme, zaradi česar je pojmovan kot problematična oziroma konfliktna vrsta (npr. Herre, 1993; Seward in sod., 2004; Schley in sod., 2008; Barrios-Garcia in Ballari, 2012). Med negativnimi vplivi divjih prašičev so najpogosteje izpostavljeni naslednji: (i) spreminjanje kemijskih in fizikalnih lastnosti tal (npr. Bueno, 2011); (ii) škoda (ritine) na travinju (npr. Dardaillon, 1986; Seward in sod., 2004; Schley in sod., 2008; Bueno in sod., 2009, 2010, 2011a; Jelenko in sod., 2010); (iii) škoda na poljščinah (zlasti koruzi) zaradi uživanja hrane ali teptanja le-te (npr. Herre, 1993; Rao in sod., 2002; Calenge in sod., 2004; Herrero in sod., 2006; Jerina in sod., 2011); (iv) zmanjševanje regeneracijskih sposobnosti gozda (npr. Groot Bruinderink in Hazebroek, 1996; Piroznikow, 1998); (v) prehranjevanje z gozdnimi plodovi, npr. z ekonomsko pomembnimi podzemnimi glivami (Herrero in sod., 2004; Skewes in sod., 2007); (vi) plenjenje osebkov ogroženih živalskih vrst (zbrano v Massei in Genov, 2004; Ditchkoff in Mayer, 2009); (vii) plenjenje domačih živali in mladičev prostoživečih parkljarjev (zbrano v *ibid.*); (viii) prenos bolezni na domače živali in ljudi (npr. Slavica in sod., 2011); (ix) trki z vozili (npr. Cahill in sod., 2003; Rossel in sod., 2008).

Vendar je ne glede na naštete vplive divji prašič v srednjeevropskih gozdovih domorodna vrsta, ki ima kot ena ključnih vrst (t. i. okoljski inženir) pomembno ekosistemsko vlogo (Massei in Genov, 2004; Sims, 2005; Kos, 2011). Zato je bil na »*2. slovensko-hrvaškem posvetu z mednarodno udeležbo o upravljanju z divjadjo: divji prašič*« (Velenje, 2010) sprejet tudi naslednji sklep: »Divji prašič je v tem delu Evrope domorodna vrsta, ki se je skozi evolucijski proces razvijala in s svojo aktivnostjo opravljala številne pomembne ekosistemski funkcije ter ima tudi dandanes številne pozitivne vplive. Čeprav je le-teh veliko, so koristi divjega prašiča kot

vrste zaradi povzročanja prekomernih škod praviloma spregledane. Vlogo divjega prašiča in njegove koristi je zato potrebno v prihodnje sistematično prepozнатi, jih podrobno raziskati, aktualizirati in s tem vrsto promovirati. Slednje mora biti v interesu upravljavcev lovišč, načrtovalcev upravljanja s populacijami in tudi države kot lastnice divjadi. Pri prepoznavanju in aktualiziranju koristi divjega prašiča kot biološke vrste je potrebna aktivna vloga Lovske zveze Slovenije, Zavoda za gozdove Slovenije in resornega ministra; želimo si, da bi naštete institucije po svojih zmožnostih tudi v prihodnje spodbujale sistematične raziskave divjega prašiča, ki bodo lahko pripomogle k argumentirani razpravi z lastniki zemljišč in državo, tudi v smislu ovrednotenja dejanskega ekosistemskega in ekonomskega pomena vrste v kulturni krajini« (Pokorný in sod., 2011a). K temu naj bi doprinesel tudi pričajoči prispevek, ki temelji na celovitem pregledu dosedanjih doganj o ekosistemski vlogi in vplivih (tako pozitivnih kot negativnih) divjih prašičev v okolju.

2 Vloga, pomen in vplivi divjega prašiča v kopenskih ekosistemih

V Sloveniji doslej ni bila opravljena nobena raziskava, ki bi celovito proučila ekosistemski vloge in pomen divjih prašičev. Tudi v svetovnem prostoru so tovrstne raziskave redke; vendar obstajajo številne objave, ki kažejo, da (lahko) imajo divji prašiči velik vpliv in pomen na razvoj in značilnosti tal, seveda pa tudi na rastlinske in živalske vrste oz. združbe (zbrano v Massei in Genov, 2004; Ditchkoff in Mayer, 2009; Barrios-Garcia in Ballari, 2012; Pastick, 2012). V nadaljevanju tega poglavja je zaradi večje preglednosti ločeno obravnavan vpliv divjih prašičev na tla, rastlinstvo, gline in živalstvo; znotraj vsakega sklopa je poudarjen tudi antropocentrični vidik, tj. bodisi negativni bodisi pozitivni vplivi vrste, upoštevaje interes ljudi. Indikativno pa je, da je tudi znotraj znanstveno-raziskovalne sfere, ki naj bi bila neobremenjena s konfliktostjo vrste, v zadnjih letih velik

Pregledni znanstveni članek

poudarek na negativnih vplivih (škodi), pozitivni vplivi (koristi) divjega prašiča pa so praktično zanemarjeni/e. Slednje je razvidno tudi iz pregleda

vsebin prispevkov na zadnjih mednarodnih kongresih o divjem prašiču (*preglednica I*).

Preglednica 1: Število prispevkov po temah, predstavljenih na zadnjih mednarodnih kongresih o divjem prašiču (vir: Nahlik in Tari, 2008; Anonymous, 2010, 2012)

Table 1: Number of contributions per topics presented at the last three international conferences on wild boar (sources: Nahlik and Tari, 2008; Anonymous, 2010, 2012)

Kongres	SKUPAJ	Biologija vrste	Populacijska dinamika	Upravljanje, monitoring	Škoda	Koristi
Sopron (2008)	97	46	8	30	12	1
York (2010)	93	54	6	20	13	0
Hannover (2012)	58	29	7	10	12	0

2.1 Vpliv na značilnosti in razvoj tal

Ena najopaznejših in najbolj problematiziranih aktivnosti divjih prašičev v okolju je ritje na travnatih površinah (travnikih in pašnikih) ter v gozdovih; ritje neposredno vpliva na podzemno in nadzemno življenjsko združbo, so pa tudi številni posredni vplivi na organizme zaradi spremenjenih bivalnih razmer (Barrios-Garcia in Ballari, 2012). Ta aktivnost je povezana z iskanjem hrane (rastlinski deli, talne živali), ki je pod travno rušo. Biotska pestrost talnih živali (edafona), prekorenjenost talnih horizontov in vrstna pestrost ter gostota vegetacijskega pokrova travnih površin so zelo povezane s fizikalnimi, kemijskimi in biološkimi lastnostmi tal (Bueno in sod., 2009). Ker ritje pomembno vpliva na spremjanje (an)organske snovi in procese v tleh, povzroča tudi spremembo strukture in dinamike celotne življenske združbe ozziroma ekosistemov. Zlasti zaradi ritja so divji prašiči zelo pomembni »okoljski inženirji« in imajo kot takšni poudarjeno ekosistemsko vlogo (Sims, 2005).

Ritje divjih prašičev je praviloma vedno obravnavano kot izrazito negativno početje,

ki lastnikom zemljišč povzroča gospodarsko škodo zaradi izpada donosa travinja. Pokrovnost zeliščnega sloja (vključno s travami) se namreč na mestih ritin začasno zmanjša tudi za 80 % do 95 % (Howe in sod., 1981), zato se poleg manjše količine pokošene krme zlasti na gorskih pašnikih zmanjša tudi pašni potencial za živilo (Bueno in sod., 2010, 2011a). Zaradi ritja se zmanjša debelina zgornjega organskega horizonta (Singer in sod., 1984), povečajo se lahko talna erozija (Bratton, 1974), zbitost tal, zaglinjevanje in spiranje hranil (Bratton, 1975; Sims, 2005; Bueno, 2011). Kljub temu je ritje divjih prašičev z ekosistemskoga in tudi antropocentričnega vidika lahko tudi koristno. Ritje namreč pospešuje razgradnjo (dekompozicijo) organske snovi zaradi vnosa gozdnega opada v tla, zaradi česar se, npr., zmanjša nevarnost gozdnih požarov (Jezierski in Myrcha, 1975). Vnos opada v tla lahko bistveno prispeva k zadrževanju vlage (Singer in sod., 1984), kar zlasti na ilovnatih tleh pozitivno vpliva na kalitev semen, rast rastlin in na talno živalstvo (Sims, 2005). V takšnih razmerah se – kljub zmanjšanju količine semen (npr. Bueno in sod., 2011b) – zaradi

spremenjenih talnih lastnosti in povečane kalivosti po ritju povečata funkcionalnost in dolgoživost (viabilnost) »semenske banke« (Sims, 2005). Nasprotno lahko v tleh, revnih z organsko snovjo, ritje zmanjša talno vlažnost zaradi razbitja in izpostavitve talnih horizontov soncu, kar vpliva na povisano temperaturo tal (npr. Kotanen, 1994), podaljša dormanco semen oziroma prepreči njihovo kalitev ter zmanjša rast rastlin (Sims, 2005). Vpliv divjih prašičev na lastnosti tal torej ni enoznačen. Tako Risch in sod. (2010) v Švici v listnatem gozdu niso ugotovili vpliva ritja na temperaturo tal, je pa ritje povzročilo zmanjšanje vlažnosti tal in značilno povečanje biomase kratkih koreninic ter biomase mikroorganizmov. Nasprotno Wirthner in sod. (2011) v isti državi v mešanem gozdu niso ugotovili vplivov ritja na biomaso mikroorganizmov, strukturo in pestrost združbe talnih bakterij.

Divji prašiči z ritjem premešajo zgornje horizonte tal (O_1 , O_2 , A_1 , A_2) tako, da jih med sabo ni mogoče ločiti, njihova skupna debelina pa se zmanjša (Lacki in Lancia, 1983; Singer in sod., 1984). Ritje praviloma pospeši kroženje hranil v zgornjem talnem horizontu, zato so bile med razritimi tlemi in primerjalnimi nerazritimi ploskvami ugotovljene značilne razlike v vsebnosti kalcija, fosforja, magnezija, mangana, cinka, bakra in dušika; v razritih tleh so praviloma večje vsebnosti naštetih elementov, večja je tudi kationska izmenjevalna kapaciteta (Lacki in Lancia, 1986). Z mešanjem zgornjih talnih horizontov zaradi ritja divjih prašičev se povečajo razgradnja organske snovi, vsebnost anorganskega dušika in cikel hranil v tleh (Lacki in Lancia, 1983; Singer in sod., 1984; Sims, 2005), zmanjša se razmerje C : N (Siemann in sod., 2009). Vendar ritje

lahko vpliva tudi na povečanje kislosti tal in na zmanjšanje količine dostopnih hranil v tleh (Sims, 2005; Bueno, 2011). Nasprotno Groot Bruinderink in Hazebroek (1996) v gozdnih tleh nista ugotovila vpliva ritja na vsebnosti dušika in organske snovi, pa tudi ne na hitrost razgradnje organske snovi in na debelino talnih horizontov. Podobno tudi nekateri drugi avtorji (Moody in Jones, 2000; Cushman in sod., 2004; Tierney in Cushman, 2006; Mitchell in sod., 2007) za naseljene populacije divjih prašičev zunaj njihovega naravnega območja razširjenosti niso niti v gozdovih niti na travnikih ugotovili značilnih razlik v teksturi tal, talni vlagi, kislosti tal (pH) in vsebnosti anorganskega dušika med razritimi in nerazritimi ploskvami. Vendar se pri interpretaciji razlik v vsebnostih hranil postavlja vprašanje, ali so te razlike resnično posledica in ne vzrok; v tleh, bogatih s hranili, so namreč ugodnejše razmere za talno živalstvo, zato je v takšnih tleh večja verjetnost za nastanek ritin, kar smo ugotovili tudi pri nas (Jelenko in sod., 2010, 2011b).

Čeprav so ugotovitve o vplivih ritja divjih prašičev na lastnosti tal protislovne, je dejstvo, da majhne zaplate spremenjenih talnih razmer, ki nastanejo kot posledica lokalnih motenj, povzročijo nastanek in ohranitev heterogenosti v ekosistemu (Sims, 2005). V kopenskih ekosistemih intenzivno ritje divjih prašičev kot lokalizirana motnja, ki marsikje po svoji vlogi nadomešča naravne požare (Kotanen, 1995), ustvarja bolj heterogene in mozaične habitate (Milton in sod., 1997; Arrington in sod., 1999; Welander, 2000). Takšni habitati vsebujejo več različnih niš, zato ritje praviloma vpliva na večjo vrstno bogastvo rastlin in živali oziroma na večjo biotsko pestrost celotne krajine (Hunter, 1999).

Pregledni znanstveni članek

Preglednica 2: Pregled znanih vplivov divjih prašičev na lastnosti tal
 Table 2: Summary of the known impacts of wild boar on soil properties

Vpliv	Smer vpliva*	Reprezentativni viri
Naravno območje razširjenosti divjega prašiča (Evrazija): domorodna vrsta		
Spremenjena temperatura tal	0	Risch in sod. (2010)
Spremenjena vlažnost tal	–	Risch in sod. (2010)
Vpliv na kislost tal	–	Sims (2005)
Hitrejša razgradnja organske snovi	0 / +	Groot Bruinderink in Hazebroek (1996) / Sims (2005)
Večje vsebnosti hranil, zlasti dušika	0 / +	Groot Bruinderink in Hazebroek (1996) / Sims (2005)
Hitrejše spiranje hranil	–	Bueno (2011)
Spremenjena biomasa in pestrost mikrobov	+ / 0	Risch in sod. (2010) / Wirthner in sod. (2011)
Večja pestrost habitatov	+	Welander (2000)
Območja, kamor je bil divji prašič naseljen (Amerika, Oceanija): tujerodna (invazivna) vrsta		
Spremenjena temperatura tal	–	Kotanen (1994)
Spremenjena vlažnost tal	+ / – / 0	Singer in sod. (1984) / Kotanen (1994) / Moody in Jones (2000)
Vpliv na kislost tal	0	Moody in Jones (2000)
Hitrejša razgradnja organske snovi	+	Lacki in Lancia (1983)
Večje vsebnosti hranil, zlasti dušika	+ / 0	Singer in sod. (1984) / Moody in Jones (2000)
Spremenjeno razmerje C : N	?	Siemann in sod. (2009)
Zmanjšanje debeline organskih horizontov	–	Lacki in Lancia (1983), Singer in sod. (1984)
Povečanje erozije tal	–	Bratton (1974)
Povečano zaglinjevanje tal	–	Bratton (1975)
Večja pestrost habitatov	+	Arrington in sod. (1999)

* Ovrednotenje vpliva: pozitiven vpliv (+), negativen vpliv (–), brez vpliva (0), vpliv ni enoznačen (?)

2.2 Vpliv na rastlinstvo

Divji prašiči lahko pomembno vplivajo na dinamiko in vrstno raznolikost vegetacije ter na pogostnost posameznih rastlinskih vrst (Massee in Genov, 2004). Vpliv divjih prašičev na rastlinstvo je posledica njihove aktivnosti, še zlasti: (i) ritja oz. namenskega prehranjevanja s podzemnimi deli rastlin ter nenamenskih poškodb teh delov rastlin zaradi prehranjevanja s talnimi živalmi; (ii) prehranjevanja z nadzemnimi deli rastlin, še zlasti s plodovi in semen; (iii) prenašanja semen zaužitih rastlin

z iztrebki (endozoohorija) oziroma semen, ki so se oprijela zunanjih delov telesa, zlasti dlake in/ ali parkljev (epizoohorija).

2.2.1 Vpliv na rastlinstvo zaradi ritja

Številne študije navajajo, da je ritje glavni vzrok za negativne vplive divjih prašičev na rastlinske združbe (npr. Singer in sod., 1984; Piroznikow, 1998; Hone, 2002; Bueno, 2011; Bueno in sod., 2011b). Ritje poškoduje rastline, s katerimi se divji prašiči neposredno hranijo (zlasti s čebulicami in korenikami), pa tudi

tiste, ki jih sicer ne jedo, a je koreninski sistem teh rastlin ostal izpostavljen atmosferskim vplivom in drugim organizmom (Bratton, 1975). Zaradi ritja se lahko zelo zmanjša pokrovnost zeliščnega sloja v različnih ekosistemih (zbrano v Massei in Genov, 2004; Barrios-Garcia in Ballari, 2012). Na Poljskem, npr., je ritje divjih prašičev v listnatem (lipovo-gabrovem) gozdu (*Tilio-Carpinetum*) zmanjšalo gostoto mladih drevesc za 1,5-krat do 6-krat (Piroznikow, 1998). Ritje lahko zelo negativno vpliva na lokalno izginjanje nekaterih prehransko priljubljenih rastlinskih vrst. Tako se je pogostnost petih, v prehrani divjih prašičev priljubljenih rastlinskih vrst dvajset let po prihodu vrste v narodni park Great Smoky Mountains (ZDA) s 30 % zmanjšala na samo 1 % (Howe in sod., 1981). V naravnem rezervatu Delta de Llobregat (Španija) pa se je deset let po naselitvi prašičev številčnost različnih vrst orhidej zmanjšala za 80 % (Navas in sod., 2010). Ritje lahko zelo vpliva tudi na zmanjšanje podzemne mase rastlin v gozdnih in travniških ekosistemih, kar zelo negativno vpliva na produktivnost celotne združbe (Sims, 2005).

Čeprav ritje zmanjšuje številčnost pri posameznih rastlinskih vrstah (zbrano v Sims, 2005), v nekaterih primerih pa tudi vrstno raznolikost (Hone, 2002; Tierney in Cushman, 2006; Siemann in sod., 2009), pa praviloma vendarle povečuje vrstno bogastvo in pestrost, in sicer v gozdnih, travniških in tudi mokrotnih ekosistemih (Lacki in Lancia, 1986; Kotanen, 1994; Onipchenko in Golikov, 1996; Arrington in sod., 1999; Welander, 2000; Sims, 2005). Povečanje pestrosti je še zlasti izrazito v vrstno revnih združbah (Bueno in sod., 2011b). Tako se je, npr., na Švedskem število rastlinskih vrst po ritju divjih prašičev povečalo v široki paleti habitatnih tipov (Welander, 1995). Podobno se je v Kaliforniji vrstno bogastvo rastlin leto po ritju sicer zmanjšalo, a se je pozneje povečalo in je preseglo izvorno število prisotnih rastlinskih vrst (Kotanen, 1995). Leto po ritju začno bujno rasti zlasti enoletnice (Kotanen, 1994, 1995), ponovno naselitev (rekolonizacijo) pa začno predvsem vrste z majhnimi semenji, ki jih raznaša

veter (Welander, 2000). Zaradi spremenjenih ekoloških razmer se lahko na območje ritin ponovno naselijo nekatere ogrožene vrste, kot je primer kobulnice zdravilni silj (*Peucedanum officinale* L.) na Madžarskem (Biro in sod., 2010).

Eden pomembnejših negativnih vplivov ritja divjih prašičev je ustvarjanje razmer za naselitev tujerodnih, pogosto invazivnih vrst. Čeprav ritine kot malopovršinska motnja omogočajo možnosti za naselitev različnih domorodnih rastlinskih vrst (glej prej omenjeno), je bila mnogokrat ugotovljena tudi kolonizacija tujerodnih vrst (Singer in sod., 1984; Aplet in sod., 1991; Pavlov in sod., 1992; Cushman in sod., 2004; Tierney in Cushman, 2006; Siemann in sod., 2009). Širitev invazivnih rastlinskih vrst zaradi aktivnosti divjih prašičev je lahko posledica sprememb v svetlobnih razmerah, v količini razpoložljivih hranil in/ali v raznosu semen, kaže pa na pomembno ekosistemsko vlogo divjih prašičev. Eden najzanimivejših primerov je iz Argentine, kjer so invazivne vrste nekateri iglavci iz družine borov (*Pinaceae*); le-ti rabijo za rast in širjenje povezavo s simbiotskimi (za tisto okolje tujerodnimi) ektomikoriznimi glivami, ki jih najuspešneje raznašajo prav divji prašiči (Nunez in sod., 2012a, 2012b).

Ritje praviloma negativno vpliva na razmnoževalni potencial rastlin, saj zmanjšuje število razpoložljivih semen (npr. Lipscomb, 1989; Sweitzer in Van Vuren, 2002; Mitchell in sod., 2007; Siemann in sod., 2009). Vendar lahko zaradi sprememb talnih razmer pomembno vpliva tudi na vitalnost in kalivost semen. Čeprav je, npr., v Angliji ritje divjih prašičev in prehranjevanje s čebulicami zmanjšalo številčnost ogrožene kimaste neprave hijacinte (*Hyacinthoides non-scripta* L.), je imela na razritih tleh v primerjavi z nerazritimi več semen na posamezno rastlino; večja je bila tudi njihova vitalnost, posledica česar je bilo poznejše bistveno povečanje številčnosti te vrste tudi na razritih tleh (Sims, 2005). Nasprotno je bilo v gorskih travščnih ekosistemih Pirenejev ugotovljeno, da ritje zaradi mešanja talnih

Pregledni znanstveni članek

horizontov zmanjšuje dolgoživost semenske banke (tj. količino semena v globljih plasteh tal). Čeprav se zaradi dviga semen iz nižje ležečih plasti v višje poveča trenutna semenska banka (semena, ki bodo vzklila v naslednji vegetacijski dobi), se s tem poveča tveganje za propad semen v primeru neugodnih razmer (Bueno in sod., 2011b).

Ritje divjih prašičev lahko pomembno pozitivno vpliva na gospodarjenje z gozdovi. Hitrejše kroženje hranil po ritju lahko vpliva na hitrejšo rast rastlin; tako je bilo ugotovljeno, da imajo bukve (*Fagus* sp.) značilno daljše mlade poganjke na razritih tleh (Lacki in Lancia, 1986). Divji prašiči z ritjem odstranijo konkurenčno vegetacijo drevesnim sadikam, posledica česar sta boljše pomlajevanje in rast drevesnih sadik, npr. smreke (*Picea abies* Karst.) (Brownlow, 1994). Na Škotskem višavju (Dundreggan) so leta 2009 zaradi tovrstnega zaviravnega vpliva na konkurenčno vegetacijo divje prašiče začeli uporabljati kot ekoremediatorske organizme, ki skrbijo za odstranjevanje orlove praproti (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) oziroma za pospeševanje pomlajevanja dreves v degradiranih brezovih gozdovih (medmrežje 1).

Vendar lahko ritje oziroma prehranjevanje divjih prašičev s koreninicami mladih drevesc (sadik, mladič) tudi negativno vpliva na gozdne sestoje, vsaj upoštevaje interes ljudi. Zaradi prehranjevanja s koreninami drevesnih sadik, ki jih divji prašiči praviloma ne pojedo celih, temveč jih predvsem žvečijo, bistveno vplivajo na uspeh sajenja oz. propad sadik različnih drevesnih vrst (Wood in Roark, 1980). Tako je bil v ZDA ugotovljen močan negativen vpliv divjih prašičev na uspešnost sajenja listavcev in različnih vrst borov, še zlasti dolgoiglicastega bora (*Pinus palustris* Mill.); en sam divji prašič lahko v enem dnevu uniči od 200 do 1.000 sadik te vrste (zbrano v Ditchkoff in Mayer, 2009).

Negativen vpliv divjih prašičev na preživetje drevesnih sadik so ugotovili tudi v deževnem gozdu v Avstraliji (Mitchell in sod., 2007), medtem ko so Siemann in sod. (2009) ugotovili zaviralen vpliv ritja na višinsko rast različnih drevesnih vrst.

Prostorska in časovna dinamika ritja divjih prašičev sta odvisni od množice talnih in okoljskih razmer, med katerimi ima najpomembnejšo vlogo vegetacija (Groot Bruinderink in Hazebroek, 1996; Bueno in sod., 2009). Praviloma je ritje pogosteje v listnatih kot v iglastih gozdovih oziroma na vlažnih kot na suhih tleh (Welander, 2000) in na višjih nadmorskih višinah (Baubet in sod., 2003). Na gorskih pašnikih je ritje bistveno pogosteje tam, kjer pasejo govedo, kot na ovčjih pašnikih; slednje je predvsem posledica razlik v frekvenci in prostorskem vzorcu iztrebljanja obeh vrst in dejstva, da so iztrebki goveda privlačnejši za naselitev talnih (makro)nevretenčarjev (Bueno in sod., 2010). Nastanek ritin je sezonsko pogojen (Dardaillon, 1986; Focardi in sod., 2000; Welander, 2000). V zahodni Evropi je največji pritisk na travnike v času pomanjkanja beljakovin, tj. pozimi oz. med januarjem in marcem (Wilson, 2004; Schley in sod., 2008), ko samice najintenzivneje polegajo in dojijo mladiče (Gallo Orsi in sod., 1995; Pokorný in sod., 2011b). V tem času skušajo divji prašiči pridobiti beljakovinsko bogato hrano z iskanjem in uživanjem nevretenčarjev pod travno rušo (Herrero in sod., 2006). Na nastanek ritin izjemno pomembno vpliva tudi čezmerno krmljenje z žiti, zlasti s koruzo (glej Jelenko in sod., 2010), ki vsebuje malo beljakovin in je brez določenih aminokislin, a je bogata z ogljikovimi hidrati. Zaradi potreb po uravnoteženi prehrani intenzivno krmljenje s koruzo privede do povečevanja potreb po živalskih beljakovinah oziroma do intenzivnejšega ritja divjih prašičev (Baubet in sod., 2003).

2.2.2 Vpliv na rastlinstvo zaradi prehranjevanja z nadzemnimi deli rastlin

Poleg prehranjevanja s podzemnimi deli rastlin, npr. čebulicami in gomolji, divji prašiči lahko pomembno vplivajo na pogostnost posameznih vrst in vrstno pestrost rastlinstva tudi zaradi prehranjevanja z nadzemnimi deli rastlin (Masseei in Genov, 2004). Zlasti pomembno je prehranjevanje s plodovi in semen, ki lahko vpliva na zmanjševanje razmnoževalnega potenciala prehransko priljubljenih vrst zaradi plenjenja oz. »uničevanja« semen (zbrano v Ditchkoff in Mayer, 2009), vpliva pa tudi na prostorsko širjenje rastlinskih vrst zaradi raznosa semen s t. i. endozoohorijo (glej naslednje poglavje).

V povprečju rastline pomenijo od 80 % do 90 % (razpon od 57 % do 99 %) prehrane divjih prašičev, sezonsko pa lahko dosegajo celo 100 % delež (zbrano v Ditchkoff in Mayer, 2009). V nasprotju s prežvekovalci imajo divji prašiči le omejeno sposobnost presnove z vlakninami bogatih prehranskih virov, tj. celuloze in hemiceluloze, zato v njihovi prehrani prevladujejo s hrани bogati in lahko prebavljivi rastlinski deli; med nadzemnimi deli rastlin so to predvsem semena in plodovi. Semena plodonosnih listavcev (želod, žir, kostanj) so zato najpomembnejši naravnii prehranski vir divjih prašičev (Fournier-Chambrillon in sod., 1995; Durio in sod., 1995; Groot Bruinderink in Hazebroek, 1996; Schley in Roper, 2003). Zlasti želodi različnih vrst hrastov (*Quercus* sp.) lahko dosegajo tudi do 90 vol. % prehrane divjih prašičev (Irizar in sod., 2004) in so v prehrani te vrste zastopani v celotnem obdobju dostopnosti, od jeseni pa vse do prihodnje pomladi (Fournier-Chambrillon in sod., 1995).

S prehranjevanjem s semen oz. njihovim »plenjenjem« lahko divji prašiči pomembno vplivajo na vrstno sestavo rastlinstva in sukcesijo rastlinskih združb, saj praviloma uničijo večino zaužitih semen različnih rastlinskih vrst (Barrios-Garcia in Ballari, 2012).

Zaradi gospodarskega pomena so bile dosedanje raziskave, v katerih je bil proučevan tovrstni vpliv, opravljene predvsem v gozdovih. Tako je bil ugotovljen izrazit vpliv divjih prašičev na zmanjševanje regeneracijskih sposobnosti gozda, saj je gostota drevesnega mladja ob prisotnosti divjih prašičev lahko manjša do šestkrat, pojavljajo se tudi pogoste poškodbe mladih dreves (Piroznikow, 1998). Vendar je negativen vpliv divjih prašičev na pomlajevanje drevesnih vrst zelo vrstno specifičen (Groot Bruinderink in Hazebroek, 1996); prehranjevanje s plodovi/semeni in drevesnimi klicami lahko zlasti vpliva na razmnoževalni potencial ter prostorsko razporeditev različnih vrst hrastov (Sweitzer in Van Vuren, 2002; Nahlik in sod., 2012). Tako je bilo, npr., za črniko (*Quercus ilex* L.) ugotovljeno, da je bila gostota enoletnih mladič na neograjenih ploskvah za 50 % manjša kot na ograjenih (dostop divjim prašičem onemogočen); zunaj ograjenih površin so se klice in mladike črnikov pojavitajte predvsem pod borji, ne pa tudi pod hrasti, kjer so prašiči bistveno intenzivneje iskali želod (Gomez in Hodar, 2008). Divji prašiči vplivajo na prostorski vzorec pomlajevanja hrastov tudi zato, ker so – v nasprotju z iskanjem želoda na tleh – relativno neučinkoviti pri iskanju manjših skupin želoda, ki so ga stran od matičnih dreves pod zemljo skrili mali sesalci. Zato tudi ob zelo velikih populacijskih gostotah divji prašiči ne onemogočijo popolnoma pomlajevanja doba (*Quercus robur* L.), temveč predvsem vplivajo na prostorsko razporeditev dreves (Suselbeek in sod., 2012). Podobno so tudi Nahlik in sod. (2012) v raziskovalnem območju na Madžarskem ugotovili, da kljub izjemno veliki količini želoda, ki ga zaužijejo divji prašiči, le-ta še vedno pomeni samo 21 % vsega razpoložljivega želoda. Za težave v pomlajevanju različnih vrst hrastov torej niso krivi zgolj divji prašiči, temveč pomembno vplivajo tudi drugi sesalci, žuželke in neugodni abiotski dejavniki.

Pregledni znanstveni članek

Med manj pomembne, a zanimive vplive divjih prašičev na rastlinstvo lahko uvrstimo izgradnjo »gnezd«, v katerih svinja polega mladiče, za kar uporabi bližnje rastline iz zeliščnega in grmovnega sloja. Tako je bilo ugotovljeno, da posamezna samica za izgradnjo enega gnezda v povprečju uporabi 267 mladik dreves, pri čemer poškoduje 250 m² površine, kjer prispeva 29 % k smrtnosti mladih dreves s premerom 1–2 cm (Ickes in sod., 2005).

Med zelo izrazite vplive divjih prašičev na vegetacijo nedvomno sodi tudi prehranjevanje s plodovi in semenami gojenih oz. gospodarsko pomembnih rastlin, kar povzroča izpad donosov in dohodkov v poljedelstvu (npr. Schley in Roper, 2003; Calenge in sod., 2004; Seward in sod., 2004; Wilson, 2004; Herrero in sod., 2006; Schley in sod., 2008). V območju naravne prisotnosti divjih prašičev (Evrazija) predstavljajo kmetijske rastline od 37 % do 88 % prehrane divjih prašičev, najbolj prizadete pa so naslednje vrste: koruza, pšenica, ječmen, olive, sončnice, lucerna, slatkorni trs, vinska trta in krompir (zbrano v Barrios-Garcia in Ballari, 2012). Vendar gre v tem primeru predvsem za gospodarsko škodo, ki nima neposrednih ekosistemskih vplivov. Ker smo v preteklosti škodi na kmetijskih površinah v slovenskem prostoru že namenili precejšnjo pozornost (npr. Jelenko in sod., 2010, 2011b; Jerina in sod., 2011), jih v pričujočem prispevku ne obravnavamo podrobnejše.

2.2.3 Divji prašič kot raznašalec semen rastlin

Divji prašiči zelo vplivajo na rastlinstvo tudi zaradi raznašanja semen, in sicer bodisi s prehranjevanjem in kasnejšim iztrebljanjem (endozoohorija) bodisi s prenosom semen na površini telesa, zlasti na dlaki in parkljih (epizoohorija). V kopenskih ekosistemih je divji prašič eden najpomembnejših raznašalcev rastlinskih semen (Heinken in sod., 2005), kar je posledica: (i) velikega števila vrst, ki jih uživa; (ii) velikih količin zaužite hrane; (iii) relativno velikih območij aktivnosti, disperzije

in sezonskih selitev; (iv) morfoloških značilnosti (npr. sorazmerno nizko telo, izjemno gosta, ščetinasta dlaka). V Nemčiji so, npr., ugotovili, da štirje prostoživeči parkljarji, tj. srnjad (*Capreolus capreolus* L.), jelenjad (*Cervus elaphus* L.), damjak (*Dama dama* L.) in divji prašič, skupaj prenašajo diaspose (semena in/ali sadeže) 208 rastlinskih vrst, med katerimi divji prašič prenaša kar 168 vrst (Oheimb in sod., 2009). V srednji Evropi se s pomočjo divjih prašičev (podobno velja tudi za prežekovalce) širijo predvsem negozdne vrste rastlin in tiste vrste, ki so značilne za gozdne in negozdne ekosisteme (tj. ruderalne in travnične vrste), medtem ko je število tipičnih gozdnih vrst, ki se širijo z zoohorijo, majhno. Vendar je ravno raznašanje diaspor različnih rastlinskih vrst z gozdnega roba na odprte površine velikega naravovarstvenega pomena, saj vpliva na sestavo in raznolikost vegetacije v sicer degradirani kulturni krajini (Heinken in sod., 2002, 2005). Zoohorija divjih prašičev je izjemno pomembna tudi za: (i) ohranjanje dolgoživih populacij rastlinskih vrst, ki so v sicer izoliranih fragmentih manjših gozdnih zaplat znotraj kmetijske krajine; (ii) ustrezno suksesijo na območju golosekov; (iii) premeno monokultur iglavcev v gozdove s sonaravnou sestavo rastlinskih vrst (Heinken in Raudnitschka, 2002); (iv) izboljšanje ekološkega stanja (povečanje biotske raznolikosti) degradiranih habitatov, npr. plantaž borov v Španiji (Matias in sod., 2010). A je treba upoštevati, da lahko imajo premalo premišljeni upravljavski ukrepi, kot je intenzivno krmljenje divjih prašičev, zelo močan negativen vpliv na širjenje semen rastlin, saj vplivajo na sestavo hrane in prostorsko obnašanje divjih prašičev; oboje bistveno zmanjšuje naravni proces zoohorije s pomočjo prašičev (Schmidt in sod., 2004).

Divji prašič med hranjenjem večino semen (ne glede na rastlinsko vrsto) poškoduje, zato je endozoohorija (tj. raznos semen z iztrebki) pri tej vrsti manj pomembna, kot velja za nekatere druge vrste prostoživečih parkljarjev; tako, npr., iztrebki divjih prašičev vsebujejo precej manj živih rastlinskih semen kot iztrebki

srnjadi (Schmidt in sod., 2004), damjakov in jelenjadi (Heinken in sod., 2005). Vendar lahko tudi endozooohorija divjih prašičev pomembno prispeva k širjenju določenih rastlinskih vrst, še zlasti tistih z mesnatimi plodovi, katerih semena tudi v prebavilih divjih prašičev pogosto ostanejo nepoškodovana (Masseei in Genov, 2004). Tako so, npr., semena enovratnega gloga (*Crataegus monogyna* L.) ali različnih vrst šipkov (*Rosa* sp.) v iztrebkih divjih prašičev skoraj popolnoma ohranjena, njihova kalivost pa lahko dosegá tudi 100 % (Matias in sod., 2010). Podobno so za sredozemske lesnate vrste ugotovili tudi Masseei in sod. (1996), zaradi česar menijo, da divji prašiči lahko pomembno prispevajo k ponovni širitvi teh vrst na degradirana sredozemska območja.

Zaradi strukture in značilnosti dlake, a tudi pogostega zadrževanja v goščavah je za divjega prašiča značilna izredno intenzivna epizooohorija, tj. prenašanje semen na površini telesa, ki je, npr., pri srnjadi bistveno manj pogosto (Heinken in Raudnitschka, 2002; Schmidt in sod., 2004; Heinken in sod., 2005). Pri prenašanju semen z dlako in parklji je zlasti pomembno specifično obnašanje divjih prašičev, tj. kalužanje v mlakah (kalužah) zaradi uravnavanja telesne temperature in zaščite pred zajedavci in insekti ter poznejše čiščenje kožuha na bližnjih drevesih (t. i. čohalnikih) zaradi odstranitve zajedavcev (Graves, 1984). V neposredni okolici takih dreves je semenska banka v tleh izjemno bogata; sestavlja jo predvsem semena tistih rastlinskih vrst, ki so jih tja zanesli divji prašiči. Ker so to zlasti semena vrst z odprtih (negozdnih) površin,

ob pomanjkanju svetlobe v gozdu (še) ne morejo vzkliti, zato so rezervoar za prihodnost; vzklila bodo namreč po vzpostavitvi svetlobnega jaška (npr. posek drevesa, vetrolom), ko bodo zaradi točkovno omejenega pojavljanja pomemben vir povečanja biotske raznolikosti v gozdnih ekosistemih. Slednje je še posebno pomembno, saj na takih mestih velik delež semen pripada vlagoljubnim ali celo mokriščnim vrstam, s katerimi so divji prašiči prišli v stik pri namakanju v drugih kalužah, s čimer skrbijo tudi za povezovanje in genski pretok med majhnimi izoliranimi delnimi populacijami vlagoljubnih rastlinskih vrst (Heinken in sod., 2006).

Divji prašiči so tudi vektor za širjenje semen tujerodnih rastlinskih vrst, ki so nadpovprečno pogoste ravno na območju ritin (Barrios-Garcia in Ballari, 2012). Tako je bilo, npr., v Avstraliji ugotovljeno, da divji prašiči uspešno raznašajo semena invazivne pionirske lesnate vrste *Prosopis pallida* L. (Lynes in Campbell, 2000). Podobno s širjenjem trosov tujerodnih ektomikoriznih gliv vplivajo na intenzivno širjenje tujerodnih iglavcev v Argentini (Nunez in sod., 2012a, 2012b). Na tem mestu velja omeniti še, da divji prašiči z endozooohorijo ob nenamenskem uživanju ob ritju in epizooohorijo (na parkljih) prispevajo k širjenju invazivne tujerodne talne glive (*Phytophthora cinnamomi* Rands), ki velja za enega najbolj agresivnih rastlinskih patogenov, saj lahko okuži in uniči več kot 1.000 vrst rastlin, največjo škodo pa povzroča na številnih gospodarsko pomembnih drevesnih vrstah (Li in sod., 2010).

Pregledni znanstveni članek

Preglednica 3: Pregled znanih vplivov divjih prašičev na rastlinstvo in glive

Table 3: Summary of the known impacts of wild boar on flora and fungi

Vpliv	Smer vpliva*	Reprezentativni viri
Naravno območje razširjenosti divjega prašiča (Evrazija): domorodna vrsta		
Zmanjšanje količine razpoložljivih semen	–	Irizar in sod. (2004), Bueno in sod. (2011b)
Vpliv na kalivost semen	+ / –	Sims (2005) / Bueno in sod. (2011b)
Vpliv na pomlajevanje dreves	+ / – / ?	Brownlow (1994) / Piroznikow (1998), Gomez in Hodar (2008) / Groot Bruinderink in Hazebroek (1996), Nahlik in sod. (2012), Suselbeek in sod. (2012)
Zmanjšanje številčnosti pri nekaterih vrstah	–	Piroznikow (1998), Sims (2005), Navas in sod. (2010)
Zmanjšanje biomase, upad produktivnosti	–	Sims (2005)
Povečanje vrstne raznolikosti rastlinstva	+	Onipchenko in Golikov (1996), Welander (1995, 2000), Sims (2005), Biro in sod. (2010), Bueno in sod. (2011b)
Širjenje semen z endo- in epizoohorijo	+	Massei in sod. (1996), Heinken in Raudnitschka (2002), Heinken in sod. (2002, 2005, 2006), Schmidt in sod. (2004), Oheimb in sod. (2009), Matias in sod. (2010)
Širjenje mikoriznih, zlasti podzemnih gliv	+	Genard in sod. (1988), Lawrynowicz in sod. (2006)
Območja, kamor je bil divji prašič naseljen (Amerika, Oceanija): tujerodna (invazivna) vrsta		
Zmanjšanje količine razpoložljivih semen	–	Lipscomb (1989), Sweitzer in Van Vuren (2002), Mitchell in sod. (2007)
Vpliv na pomlajevanje dreves	–	Wood in Roark (1980), Sweitzer in Van Vuren (2002), Ickes in sod. (2005), Mitchell in sod. (2007)
Vpliv na hitrost rasti rastlin (dreves)	+ / –	Lacki in Lancia (1986) / Siemann in sod. (2009)
Zmanjšanje pokrovnosti zeliščnega sloja	–	Howe in sod. (1981)
Zmanjšanje številčnosti posameznih vrst	–	Howe in sod. (1981)
Zmanjšanje vrstne raznolikosti rastlinstva	–	Hone (2002), Tierney in Cushman (2006), Siemann in sod. (2009)
Povečanje vrstne raznolikosti rastlinstva	+	Lacki in Lancia (1986), Kotanen (1994), Arrington in sod. (1999)
Pospeševanje naselitve tujerodnih vrst	–	Singer in sod. (1984), Aplet in sod. (1991), Pavlov in sod. (1992), Lynes in Campbell (2000), Tierney in Cushman (2006), Siemann in sod. (2009), Nunez in sod. (2012a, 2012b)
Širjenje fitopatogenih gliv	–	Li in sod. (2010)

* Ovrednotenje vpliva: pozitiven vpliv (+), negativen vpliv (–), brez vpliva (0), vpliv ni enoznačen (?)

2.3 Vpliv na gline

Divji prašiči redno uživajo trosnjake gliv; njihov delež v prehrani te vrste v povprečju znaša okoli 2 vol. %, z jesenskim viškom od 14 % do 19 % (zbrano v Ditchkoff in Mayer, 2009). Kljub temu je vpliv divjih prašičev na gline slabo raziskan (Barrios-Garcia in Ballari, 2012). Z izjemo redkih raziskav, ki kažejo na pomen divjih prašičev za širjenje ektomikoriznih gliv (Nunez in sod., 2012a, 2012b), se večina obstoječih podatkov nanaša na podzemne glive. Tako Genard in sod. (1988) navajajo, da divji prašiči lahko pomembno prispevajo k širjenju trosov podzemnih gliv in tako vplivajo na genski pretok med sicer izoliranimi populacijami te, za delovanje gozdnih ekosistemov zelo pomembne skupine gliv. Lawrynowicz in sod. (2006) so na Poljskem ugotovili, da divji prašiči z ritjem v gozdnih ekosistemih intenzivno iščejo trosnjake podzemnih košutnic (*Elaphomyces* sp.), še zlasti bradavičaste košutnice (*Elaphomyces asperulus* Vittad.), s čimer skrbijo za ustvarjanje ustreznih razmer (talne vlage) za razvoj micelija in širjenje spor te vrste. Intenzivnost in prostorska razporeditev ritja divjih prašičev v iglastih gozdovih sta odvisni tudi od mest pojavljanja trosnjakov različnih vrst košutnic (*ibid.*), kar smo ugotovili tudi na obrobju Šaleške doline (lastna, neobjavljena opazovanja). Divji prašiči se intenzivno prehranjujejo tudi z različnimi vrstami gomoljik, vključno z gospodarsko pomembnimi belimi tartufi (*Tuber magnatum* Pico) in črnimi tartufi (*Tuber melanosporum* Vittad.), vendar njihov dejanski pomen na gomoljike ni znan. Čeprav divji prašiči z ritjem morda omogočajo boljše možnosti za razvoj micelija in aktivno prenašajo trose različnih vrst gomoljik, pa lovci na tartufe menijo, da jim divji prašiči s tem povzročajo veliko gospodarsko škodo (Šavle, 2012, ustni vir).

2.4 Vpliv na živalstvo

Divji prašiči lahko na druge živali vplivajo neposredno in posredno, tj. prek različnih medvrstnih odnosov (npr. plenilstvo, medvrstna

konkurenca, sožitje) in spreminjanja živiljenjskih razmer (vpliv na primernost ter kakovost habitatov, spreminjanje dostopnosti prehranskih virov itn.). Podobno kot velja za vplive na rastlinstvo, so tudi dejanski ekosistemski vplivi divjih prašičev na živalske združbe skoraj neraziskani; vendar obstajajo številni podatki o vplivu divjih prašičev na posamezne vrste (zbrano v Massei in Genov, 2004; Barrios-Garcia in Ballari, 2012). Največ podatkov se nanaša na prehrano divjih prašičev oziroma na plenilski odnos; zaradi oportunističnega prehranjevanja in naključnega plenjenja pa je vpliv divjih prašičev na večino plenskih vrst praviloma majhen (Ditchkoff in Mayer, 2009).

2.4.1 Divji prašič kot plenilec

Živalska hrana obsega relativno majhen delež v prehrani divjih prašičev (praviloma <10 vol. %); vendar je zastopana vse leto, frekvenco pojavljanja v želodcih ali iztrebkih pa je velika (od 80 do 94 %), kar kaže, da se praktično vsi osebki te vrste prehranjujejo tudi z živalsko hrano, a jo uživajo v manjših količinah (zbrano v Massei in Genov, 2004; Ditchkoff in Mayer, 2009). Čeprav v sestavi hrane ni večjih razlik med spoloma in starostnimi kategorijami, je hrana živalskega izvora vendarle nekoliko pogosteje v prehrani mlajših divjih prašičev, ki za svojo rast in razvoj potrebujejo več beljakovin (Groot Bruinderink in sod., 1994). Seznam živalskih skupin, s katerimi se prehranjujejo divji prašiči, vključuje deževnike, ogorčice (nematode), stonoge, žuželke, pajkovce, rake, polže, ribe, dvoživke, plazilce, ptice in sesalce, in sicer praktično vse njihove razvojne oblike (zbrano v Ditchkoff in Mayer, 2009).

Vretenčarji so v prehrani divjih prašičev precej manj pogosti kot nevretenčarji, med katerimi se najpogosteje prehranjujejo z žuželkami, še zlasti ličinkami (Schley in Roper, 2003). S pregledi želodcev in iztrebkov divjih prašičev je bilo doslej potrjeno, da se le-ti prehranjujejo z množico različnih vrst žuželk iz najmanj šestih redov in 24 družin (zbrano v Ditchkoff in Mayer,

Pregledni znanstveni članek

2009). Nekatere študije (zbrano v Genov, 1981) so pokazale, da plenjenje ličink »škodljivih žuželk« (npr. različnih vrst nočnih metuljev in kožokrilcev) bistveno zmanjša škodljiv vpliv teh vrst v drevesnicah in gozdovih; tako je bilo, npr., zaradi vpliva divjih prašičev ugotovljeno zmanjšanje populacije smrekove prelke (*Cephalcia abietis* L.) za >35 % (Brownlow, 1994). Divji prašiči so tudi zelo pogosti plenilci ličink družine Scarabidae, npr. majskih hroščev (*Melolontha melolontha* L.) in junijskih hroščev (*Amphimallon solstitiale* L.). Divji prašiči plenijo tudi »koristne žuželke«; z ritjem lahko zelo vplivajo na številčnost tistih vrst, ki so velikega pomena za razgradnjo organske snovi ozziroma produktivnost celotne življenjske združbe (Sims, 2005). Tako je bila, npr., posledica popolnega odstrela divjih prašičev v deževnem gozdu na Havajih trikratno povečanje številčnosti skakačev (*Collembola* sp.), pomembnih razkrojevalcev gozdnega opada, biomasa majhnih talnih členonožcev pa se je po izločitvi prašičev povečala za 2,5-krat (Vtorov, 1993). Podobno (zmanjšanje številčnosti za 4,4-krat) so za večje talne nevretenčarje dvajset let po naselitvi divjih prašičev v narodni park Great Smoky Mountains ugotovili tudi Howe in sod. (1981). Vendar pa navedene časovne spremembe ne kažejo nujno na vpliv divjih prašičev, temveč so lahko tudi posledica številnih drugih okoljskih in populacijskih dejavnikov, katerih delovanje morda časovnosov pada z naselitvijo (ali odstranitvijo) divjih prašičev iz ekosistemov.

Izjemno pomemben in pogost prehranski vir za divje prašice so deževniki (npr. Fournier-Chambrillon in sod., 1995; Baubet in sod., 2003, 2004), kar zlasti velja za mladiče ozziroma še nedorasle osebke (Humbert in Henry, 1989). Za deževnike je namreč značilna visoka vsebnost beljakovin in za razvoj prašičev nujno potrebnih aminokislin (npr. lizina), zato njihova dostopnost in zastopanost v prehrani vplivata na rast in razvoj, pa tudi na smrtnost in spolno dozorevanje divjih prašičev (Baubet in sod., 2003). Zaradi intenzivnega prehranjevanja z deževniki divji prašiči zelo vplivajo nanje; tako je bilo v samo

enem želodcu divjega prašiča preštetih >300 deževnikov (Ditchkoff in Mayer, 2009). V francoskih Alpah so bili ostanki deževnikov najdeni v 92 % iztrebkov divjih prašičev, prehranjevanje z njimi je bilo ugotovljeno prek vsega leta (Baubet in sod., 2003). Pavlov in Edwards (1995) sta ocenila, da se število deževnikov v tleh zaradi ritja divjih prašičev zmanjša za 62 % do 93 %. Prehranjevanje divjih prašičev z deževniki pa lahko negativno vpliva tudi na druge vrste sesalcev. Deževniki so namreč vmesni gostitelji nekaterih pljučnih zajedavcev (nematod), zato lahko divji prašiči vplivajo na njihovo prostorsko širjenje (Humbert in Henry, 1989). Pri vrednotenju prehranjevanja divjih prašičev z deževniki kot vzroka za nastanek ritin pa je treba opozoriti, da je številčnost deževnikov (podobno, le da manj izrazito velja tudi za druge vrste talnih živali) na intenzivnih travnikih vsaj dvakrat večja kot na ekstenzivnih (Linderoth, 2012). Ritje je bistveno pogosteje tam, kjer je večja gostota talnega živalstva (*ibid.*), kar smo s parno-primerjalnimi ploskvami ugotovili tudi v Sloveniji (Jelenko in sod., 2010, 2011). To dejstvo je treba upoštevati tudi pri vrednotenju škode na travinju in njihovih trendov, seveda pa tudi pri izbiri ustreznih, čim manj konfliktnih praks v kmetovanju.

Divji prašiči so (zlasti med poletjem in zimo) aktivni plenilci manjših vretenčarjev, npr. odraslih dvoživk tistih vrst, ki so vsaj del življenja vezane na gozdne ekosisteme (zlasti različne vrste žab in krastač), ter gnezd/jajc plazilcev (Jolley in sod., 2010). Čeprav divji prašiči dvoživk in plazilcev praviloma ne plenijo v velikem številu (Schley in Roper, 2003; Wilcox in Van Vuren, 2009), pa nekatere raziskave vendarle kažejo, da lahko pomembno negativno vplivajo na lokalne populacije obeh taksonov. Največ podatkov je za območja, kamor so bili prašiči naseljeni; tako je bilo v Avstraliji ugotovljeno močno plenjenje želve kačevratke (*Chelodina rugosa* Ogilby) (Fordham in sod., 2006), na Galapaškem otočju različnih vrst želv in kuščarjev (Coblentz in Baber, 1987), v Tekساسu ogrožene vrste želve (*Gopherus*

berlandieri Agassiz) (Taylor in Hellgren, 1997), v Portoriku legvanov (*Cyclura stejnegeri* Barbour & Noble), v Alabami pa nekaterih vrst žab, kuščaric in kač (Jolley in sod., 2010). V naravnem območju razširjenosti divjih prašičev je dokumentirano plenjenje mavrske želve (*Testudo graeca* L.) na Sardiniji (Oliver in Brisbin, 1993), v želodcih uplenjenih prašičev na Kočevskem pa je bil pogosto najden slepec (*Anguis fragilis* L.) (Drenik, 2007). Vendar razen kvalitativnih podatkov o zastopanosti posameznih vrst dvoživk in plazilcev v prehrani divjih prašičev ter navedb, da nanje negativno vplivajo tudi zaradi uničevanja primernih habitatov (Barrios-Garcia in Ballari, 2012), v literaturi ni mogoče zaslediti nobenih kvantitativnih podatkov o dejanskem vplivu te vrste na herpetofavno.

Med vretenčarji je bil vpliv plenjenja divjih prašičev največkrat ugotovljen za ptice; zlasti plenjenje gnezd lahko pomembno negativno vpliva na zmanjševanje številčnosti nekaterih vrst (Ditchkoff in Mayer, 2009). Najpogosteje uničijo gnezda talnih gnezdilcev, pri čemer lahko uplenijo tudi odrasle ptice. Tako so, npr., v vampu enega prašiča Gimenez-Anaya in sod. (2008) našli ostanke odrasle zelenonoge tukalice (*Gallinula chloropus* L.), njenega gnezda in gnezda afriške sultanke (*Porphyrio porphyrio* L.). V Tekساسu so divji prašiči uničili do 28 % gnezd virginijске jerebice (*Colinus virginianus* L.) (Tolleson in sod., 1993). V Oceaniji so zaradi izjemnega negativnega vpliva na talne gnezdilke številčnost divjih prašičev začeli zmanjševati celo z zastrupljanjem, posledica česar je bila ponovno večanje številčnosti domorodnih vrst ptic. Tako so na Auklandskem otočju naseljeni divji prašiči v preteklosti zelo negativno vplivali na populacijsko dinamiko novozelandskega albatrosa (*Thalassarche steadi* Falla), po močnem zmanjšanju števila divjih prašičev pa se je številčnost albatrosov začela zopet povečevati (Flux, 2002). Podobno se je po iztrebitvi divjih prašičev na otoku Santiago številčnost endemičnega galapaškega mokoža (*Laterallus spilonotus* Gould) povečala za več kot desetkrat (Donlan in sod., 2007).

Poleg območij, kamor so bili divji prašiči naseljeni in je zato njihov vpliv na domorodno ornitofavno še toliko večji, obstajajo podatki o velikem negativnem vplivu vrste na talne gnezdilke tudi za območje njene naravne prisotnosti. Velik vpliv divjih prašičev na talne gnezdilce mokrotnih habitatov je bil v Italiji eksperimentalno potrjen z umetnimi gnezdi, saj so uničili >30 % postavljenih gnezd (Bertolino in sod., 2010). Obstajajo pa tudi podatki iz narave, in sicer o plenjenju in negativnem vplivu divjih prašičev na številčnost fazana (*Phasianus colchicus* L.) v Italiji (Marsan in sod., 1990; cit. v Massei in Genov, 2004), sloke (*Scolopax rusticola* L.) v Švici in Luksemburgu (Schley in Roper, 2003), španske kotorne (*Alectoris rufa* L.) (Calderon, 1977; cit. v Massei in Genov, 2004), afriške sultanke, velike bobnarice (*Botaurus stellaris* L.) in več vrst rac v Španiji (Navas in sod., 2010) ter mlakarice (*Anas platyrhynchos* L.; uničenih 18 % gnezd) v Italiji (Bertolino in sod., 2010). V srednji Evropi je z naravovarstvenega vidika najbolj problematiziran negativen vpliv divjih prašičev na koconoge (gozdne) kure, in sicer bodisi zaradi vznemirjanja, še zlasti pa plenjenja njihovih gnezd. Tako so v nekdanji vzhodni Nemčiji divji prašiči uničili kar od 31 % do 67 % gnezd divjega petelina (*Tetrao urugallus* L.) (Klaus in sod., 1997). Nasprotno so v Karpatih (Slovaška) pomembnejši plenilci gnezd divjega petelina kuna zlatica (*Martes martes* L.), kuna belica (*Martes foina* Erxl.), lisica (*Vulpes vulpes* L.), krokar (*Corvus corax* L.) in celo šoja (*Garrulus glandarius* L.), divji prašiči pa uničijo okoli 6 % gnezd (Saniga, 2003). Tudi v Sloveniji obstajajo nekateri podatki o negativnem vplivu divjega prašiča na populacijsko dinamiko divjega petelina; tako je Čas (2010) s primerjavami dolgoročnih trendov ugotovil negativno soodvisnost v višini letnega odstrela obeh vrst kot potencialnega kazalnika njune številčnosti. Vendar tovrstne časovne primerjave ne izključujejo vplivov drugih dejavnikov, zato ne odražajo nujno neposrednega vpliva divjega prašiča na številčnost divjega petelina.

Pregledni znanstveni članek

Divji prašiči občasno plenijo manjše vrste sesalcev (npr. Loggins in sod., 2002); med drugim je bilo v Evropi registrirano pljenje zajcev (*Lepus sp.*) in kuncev (*Oryctolagus cuniculus* L.) (Schley in Roper, 2003), pri nas pa tudi podleska (*Muscardinus avellanarius* L.) in navadnega polha (*Glis glis* L.) (Drenik, 2007). Čeprav namensko plenijo tudi glodavce, jih večino uplenijo naključno, tj. med ritjem tal zaradi iskanja drugih prehranskih virov (Wilcox in Van Vuren, 2009). Vpliv na male sesalce je precej bolj kot zaradi neposrednega pljenja izrazit zaradi spremnjanja kakovosti habitatov (zlasti talnih razmer in dostopnosti prehranskih virov, tj. nevretenčarjev), kar lahko zelo vpliva na zmanjšanje številčnosti in vrstne raznolikosti glodavcev (Bratton, 1975). Tako so, npr., Singer in sod. (1984) ugotovili, da sta ponekod v severnoameriških listnatih gozdovih zaradi ritja divjih prašičev skoraj izginili vrsta voluharice (*Myodes gapperi Vigor*) in kratkorepa rovka (*Blarina brevicauda Say*); v nasprotju s temo vrstama, ki sta habitatno vezani zlasti na listni opad, ritje divjih prašičev ni vplivalo na vrste, katerih habitat je vsaj delno vezan na stoeča drevesa. Divji prašiči lahko na razmnoževalni potencial oziroma številčnost malih sesalcev, npr. talnih glodavcev in navadne veverice (*Sciurus vulgaris* L.), vplivajo tudi zaradi medvrstne konkurence, tj. iskanja in uničevanja njihovih podzemnih prehranskih shramb (Focardi in sod., 2000).

Divji prašiči občasno plenijo tudi večje vrste sesalcev, npr. mladiče domačih in prostoživečih prežvekovalcev. V literaturi so podatki o pljenjenju jagnjet ovac (Pavlov in Hone, 1982), ki jih lahko uplenijo celo do 32 % (Choquenot in sod., 1996; cit. v Massei in Genov, 2004), a tudi odraslih ovc, koz in telet (Beach, 1993). V ZDA je bilo večkrat dokumentirano pljenje mladičev belorepih jelenov (*Odocoileus virginianus* Zimm.) (zbrano v Ditchkoff in Mayer, 2009), v Evropi pa mladičev srnjadi (npr. Hennig, 1981; Schley in Roper, 2003). Tudi nekateri upravljavci slovenskih lovišč domnevajo o negativnem vplivu divjih prašičev

na številčnost srnjadi zaradi pljenjenja njenih mladičev; vendar vpliv divjih prašičev na prirastek, populacijsko dinamiko in številčnost srnjadi ni bil nikoli ustrezno znanstveno potrjen.

2.4.2 Drugi vplivi divjih prašičev na živalstvo

Pomembna ekosistemski vloga divjega prašiča je mrhovinarstvo oz. prehranjevanje s kadavri različnih živalskih vrst, ki je najbolj intenzivno pozimi (npr. DeVault in Rhodes, 2002). Kadavri velikih vretenčarjev lahko znašajo do 12 % prehrane divjih prašičev (Thomson in Challies, 1988). Divji prašiči se pogosto prehranjujejo tudi s poginulimi ribami, za katerimi intenzivno stikajo po obalah ali blatu po usihanju voda (Schley in Roper, 2003). Znan in dramatičen je primer iz lovišča Braslovče, v katerem divji prašiči po jesenskih izpraznitvah akumulacijskega Žovneškega jezera redno zahajajo v njegove lagune, kjer v blatu iščejo kadavre rib (Urankar, 2010, ustno sporočilo), kar smo potrdili tudi z GPS-telemetrijo (Jelenko in sod., 2011a). Februarja 2012 se je pri iskanju poginulih rib v ribnikih v neposredni okolici tega jezera devet divjih prašičev celo utopilo (Šumak, 2012).

Z ekosistemskoga in naravovarstvenega (ohranitvenega) vidika je zelo pomembno, da je divji prašič pomembna plenska vrsta v prehrani volkov (*Canis lupus* L.), za kar obstajajo podatki iz Italije (Meriggi in sod., 1996; Gazzola in sod., 2008), Poljske (Okarma in sod., 1995; Jedrzejewski in sod., 2002) in tudi Slovenije (Krofel in Kos, 2010). Tako v pragozdu Białowieza volkovi na 100 km² uplenijo do 31 divjih prašičev (Jedrzejewski in sod., 2002), v Toskani (Italija) pa kar 115, kar je 7,7 % poletne številčnosti vrste oziroma 57 % biomase hrane volkov (Gazzola in sod., 2008). Za Slovenijo obstaja podatek, da so bili ostanki divjih prašičev najdeni v 7 % iztrebkov volkov (Krofel in Kos, 2010). Tudi zunaj Evrope so divji prašiči pomemben prehranski vir za zveri, še zlasti za velike mačke. Tako je v Avstraliji smrtnost divjih prašičev v

Pregledni znanstveni članek

soodvisnosti s številčnostjo dingov (*Canis lupus dingo* Meyer) (Woodall, 1983), v Nepalu so druga najpomembnejša vrsta v prehrani tigrov (*Panthera tigris* L.) (Stoen in Wegge, 1996), v Indiji predstavljajo do 28 % prehrane tigrov oziroma do 5,5 % prehrane leopardov (*Panthera pardus* L.) (Chauhan in Barwal, 2008), v ZDA pa so zelo pomemben prehranski vir ogroženih floridskih pum (*Puma concolor coryi* Bangs) in rdečerjavih risov (*Lynx rufus* Schreb.) (Barrios-Garcia in Ballari, 2012). Vendar je treba pri vrednotenju pomena divjih prašičev kot plenske vrste upoštevati tudi ekotoksikološki vidik. Zaradi pogostega prehranjevanja divjih prašičev z bazidiomicetnimi glivami, ki kot sekundarne metabolite tvorijo tudi strupene tetrakloridne spojine, lahko mišičnina (meso) divjih prašičev vsebuje visoke vsebnosti teh snovi (npr. tetrakloro-p-metoksifenol; Hiebl in sod., 2011), ki se nato kopijo po prehranjevalni verigi.

Vpliv medvrstne konkurence na druge živalske vrste je relativno slabo raziskan, vsi podatki pa izhajajo z območij, kjer divji prašič ni avtohtona vrsta. Tako je bil v Teksasu ugotovljen negativen vpliv divjih prašičev na domorodne pekarije (*Pecari tajacu* L.), in sicer se je po naselitvi divjih prašičev zelo zmanjšala velikost tropov pekarijev (Ilse in Hellgren, 1995). Na območjih, kjer ni divjih prašičev, so populacijske gostote pekarijev tudi do osemkrat večje, kar kaže na tekmovanlo izključitev te konkurenčno podrejene vrste (Gabor in Hellgren, 2000). Negativen vpliv na domorodne vrste zaradi naselitve divjih prašičev in posledično povzročene medvrstne konkurenco (t. i. *inducirane kompeticije*) zaradi delnega prekrivanja niš je bil ugotovljen še za kazuarja (*Casuarius* sp.) v Avstraliji, rakuna

(*Procyon lotor* L.), baribala (*Ursus americanus* Pall.) in različne vrste oposumov ter jelenov v ZDA (zbrano v Barrios-Garcia in Ballari, 2012).

V literaturi so zabeleženi tudi primeri neobveznega sožitja (protokooperacije) med divjimi prašiči in nekaterimi vrstami ptic. Tako je znano prehranjevanje vrst iz družine vranov, npr. srak (*Pica pica* L.), sivih vran (*Corvus cornix* L.), ameriških vran (*Corvus brachyrhynchos* L.) in floridskih šoj (*Aphelocoma coerulescens* Bosc.) z zunanjimi zajedavci na telesu divjih prašičev, s čimer čistijo njihovo kožo (Kilham, 1982; Massei in Genov, 1995).

Na območjih, kamor so bili divji prašiči naseljeni, lahko pomenijo grožnjo za avtohtone vrste zaradi hibridizacije z njimi. Tako je bila na Javi ugotovljena hibridizacija z javanskim bradavičastim prašičem (*Sus verrucosus* Müller), kar lahko ogrozi obstoj te endemične vrste (Blouch in Groves, 1990). Hibridizacija z avtohtonimi vrstami je bila ugotovljena tudi z izredno atraktivnim rdečim rečnim prašičem (*Potamochoerus porcus* L.) v Afriki in sulaveškim bradavičastim prašičem (*Sus celebensis* Muller & Schlegel) na Novi Gvineji (Long, 2003). Na območju naravne prisotnosti divjega prašiča ne more nastati ogrožanje avtohtonih vrst zaradi hibridizacije, saj sorodne vrste ne živijo na območju Evrazije. Vendar je v Evropi relativno pogosta hibridizacija z domačim prašičem (npr. Šprem, 2009). Čeprav slednja ne pomeni neposrednega ekosistemskega vpliva divjega prašiča, pa lahko zaradi spremenjenih ekoloških značilnosti križancev, npr. povečanja razmnoževalnega potenciala (*ibid.*), posredno vpliva na vse v tem prispevku omenjene ekosistemsko vlogo vrste.

Pregledni znanstveni članek

Preglednica 4: Pregled znanih vplivov divjih prašičev na živalstvo

Table 4: Summary of the known impacts of wild boar on fauna

Vpliv	Smer vpliva*	Reprezentativni viri
Naravno območje razširjenosti divjega prašiča (Evrazija): domorodna vrsta		
Plenjenje in zmanjšanje številčnosti nevretenčarjev	+ / –	Brownlow (1994) / Baubet in sod. (2003, 2004), Sims (2005)
Plenjenje plazilcev	– (0)	Oliver in Brisbin (1993)
Plenjenje in zmanjšanje številčnosti ptic, zlasti nekaterih vrst talnih gnezdlcev	–	Klaus in sod. (1997), Schley in Roper (2003), Gimenez-Anaya in sod. (2008), Bertolino in sod. (2010), Navas in sod. (2010)
Plenjenje manjših sesalcev, tudi mladičev srnjadi	– (0)	Hennig (1981), Schley in Roper (2003)
Odstranjevanje kadavrov (mrhovine)	+	DeVault in Rhodes (2002), Schley in Roper (2003)
Prehranski vir za velike zveri	+	Okarma in sod. (1995), Meriggi in sod. (1996), Jedrzejewski in sod. (2002), Gazzola in sod. (2008), Krofel in Kos (2010)
Spreminjanje habitatov za druge vrste	–	Focardi in sod. (2000)
Zmanjšanje pašnega potenciala za rastlinojedce	–	Bueno in sod. (2010, 2011a)
Reservoar in vektor bolezni ter zajedavcev	–	Humbert in Henry (1989), Briones in sod. (2000), Slavica in sod. (2011)
Območja, kamor je bil divji prašič naseljen (Amerika, Oceanija): tujerodna (invasivna) vrsta		
Plenjenje in zmanjšanje številčnosti nevretenčarjev	–	Howe in sod. (1981), Vtorov (1993), Pavlov in Edwards (1995)
Plenjenje dvoživk in plazilcev	–	Coblentz in Baber (1987), Taylor in Hellgren (1997), Fordham in sod. (2006), Jolley in sod. (2010)
Plenjenje in zmanjšanje številčnosti ptic, zlasti nekaterih vrst talnih gnezdlcev	–	Tolleson in sod. (1993), Flux (2002), Donlan in sod. (2007)
Plenjenje manjših sesalcev, tudi mladičev belorepih jelenov	– (0)	Loggins in sod. (2002), Ditchkoff in Mayer (2009)
Plenjenje domačih živali	– (0)	Pavlov in Hone (1982), Beach (1993)
Odstranjevanje kadavrov (mrhovine)	+	Thomson in Challies (1988)
Prehranski vir za zveri, zlasti velike mačke	+	Stoen in Wegge (1996), Chauhan in Barwal (2008)
Spreminjanje habitatov za druge vrste	–	Singer in sod. (1984)
Povzročanje medvrstne konkurenčnosti	–	Ilse in Hellgren (1995), Gabor in Hellgren (2000), Barrios-Garcia in Ballari (2012)
Hibridizacija z domorodnimi (pod) vrstami	–	Blouch in Groves (1990), Long (2003)
Kaskadni vplivi na več vrst	– (+, ?)	Roemer in sod. (2002)

* Ovrednotenje vpliva: pozitiven vpliv (+), negativen vpliv (–), brez vpliva (0), vpliv ni enoznačen (?)

Divji prašiči so lahko tudi rezervoar in vektor različnih virusnih in bakterijskih bolezni ter zajedavcev (glej Slavica in sod., 2011). Z antropocentričnega (higiensko-zdravstvenega in gospodarskega) vidika so najbolj problematične bolezni, ki se lahko prenašajo na ljudi (npr. trihineloza, bruceloza, leptospiroza, tuberkuloza, toksoplazmoza) in domače živali (npr. klasična in afriška prašičja kuga, bruceloza, tuberkuloza, Aujeszkijeva bolezen, slinavka in parkljevka) (zbrano v Barrios-Garcia in Ballari, 2012), kar pa nima neposrednega ekosistemskega vpliva. V nasprotju z navedenimi boleznimi je vloga divjega prašiča kot vira obolenj prostozivečih živali zelo slabo poznana. Izjema je goveja tuberkuloza, za katero je bil divji prašič kot vir okužbe drugih vrst potrjen na Novi Zelandiji, in sicer za oposuma dolgovhega lisičjega kuzuja (*Trichosurus vulpecula* Kerr). V Španiji se goveja tuberkuloza v istem območju pojavlja pri divjih prašičih, jelenjadi in iberskem risu (*Lynx pardina* Temminck), kar kaže na možnost prenosa bolezni med tremi vrstami (Briones in sod., 2000).

Iz primerov, navedenih v tem poglavju, je razvidno, da lahko najdemo v literaturi predvsem podatke o obstoju posameznih medvrstnih odnosov (npr. zastopanost določenih vrst v prehrani divjih prašičev), zgolj izjemoma pa je bil ugotovljen dejanski vpliv divjih prašičev na živalske vrste. Skoraj v celoti pa manjkajo podatki o celovitem vplivu in pomenu divjih prašičev za ekosisteme oziroma vsaj za prehranjevalni splet (t. i. kaskadni vpliv). Eden zelo redkih tovrstnih vplivov je bil ugotovljen na kalifornijskih Kanalskih otokih, kjer so po naselitvi divji prašiči postali pomemben prehranski vir za planinskega orla (*Aquila chrysaetos* L.). Posledica naraščajoče številčnosti orlov zaradi izboljšanja prehranskih razmer je bistveno večje plenjenje kritično ogrožene endemične otoške sive lisice (*Urocyon littoralis* Baird), zmanjšanje njene številčnosti pa je povzročilo sočasno večanje številčnosti

tekmovalno podrejenega zahodnega pegastega skunka (*Spilogale gracilis* Merr.) (Roemer in sod., 2002). Kot kaskadni vpliv velja omeniti tudi, da divji prašiči zaradi ritja lahko ustvarijo nove primerne habitate za komarje (*Culex* sp.); tako so Lease in sod. (1996; cit. v Barrios-Garcia in Ballari, 2012) ugotovili pozitivno soodvisnost med aktivnostjo divjih prašičev in številčnostjo ter prostorsko razporeditvijo komarjev, ki so vektor različnih, tudi zelo nevarnih bolezni drugih živalskih vrst (npr. ptičje osepnice).

3 Vpliv divjih prašičev na vodne ekosisteme

Ritje divjih prašičev lahko vpliva tudi na vodne ekosisteme, in sicer zaradi sprememb v kakovosti in kemijskih značilnostih voda, sprememb v sestavi življenjskih združb in širjenja organizmov v sicer izolirane ekosisteme (Barrios-Garcia in Ballari, 2012). Vendar je vpliv divjih prašičev na vodne združbe zelo slabo proučen, kar še zlasti velja za območje naravne razširjenosti vrste. Za Evrazijo so dostopni predvsem podatki o plenjenju posameznih živalskih vrst, vezanih na vodne ekosisteme (ribe, dvoživke in ptice – glej prejšnja poglavja). Znano je tudi, da divji prašiči lahko razširjajo nekatere vrste vodnih nevretenčarjev, kot so manjši rakci (*Copepodi*, *Ostracodi*) in vodne bolhe (*Cladocera*) (Vanschoenwinkel in sod., 2008).

Nekoliko več podatkov o vplivih divjih prašičev na vodno okolje je z območij, kamor je bila vrsta naseljena. Tako so Singer in sod. (1984) v ZDA ugotovili dvakratno povečanje vsebnosti nitratov v potokih v gravitacijskem območju razkritih površin, Doupe in sod. (2010) pa večjo motnost vode, povečano kislost in nastanek anaerobnih razmer v plitvinah, v katerih so bili aktivni divji prašiči. Nasprotno naj ritje ne bi vplivalo na vsebnosti hranil v vodotokih (Browning, 2008; Doupe in sod., 2010). Protislovne so ugotovitve o vplivu ritja divjih prašičev na hitrost odtekanja vode, ki naj bi se po raziskavah, opravljenih na Havajih, po ritju zmanjšala (Dunkell in sod., 2011) oziroma naj se ne bi spremenila (Browning, 2008).

Pregledni znanstveni članek

Preglednica 5: Pregled znanih vplivov divjih prasičev na vodne ekosisteme
Table 5: Summary of the known impacts of wild boar on aquatic ecosystems

Vpliv	Smer vpliva*	Reprezentativni viri
Naravno območje razširjenosti divjega prasiča (Evrazija): domorodna vrsta		
Pljenjenje živalskih vrst, vezanih na vodne ekosisteme	- (0)	Glej preglednico 4.
Območja, kamor je bil divji prasič naseljen (Amerika, Oceanija): tujerodna (invazivna) vrsta		
Spremembe kemijskih in fizikalnih lastnosti voda	-	Singer in sod. (1984), Doupe in sod. (2010)
Vpliv na vsebnosti hranil v vodotokih	0	Browning (2008), Doupe in sod. (2010)
Vpliv na hitrost odtekanja vode	+ / 0	Dunkell in sod. (2011) / Browning (2008)
Zmanjšanje številčnosti makrofitov	-	Doupe in sod. (2010)
Vpliv na vrstno raznolikost vodnih ekosistemov	+ / 0	Arrington in sod. (1999) / Doupe in sod. (2010)
Povečanje številčnosti patogenih organizmov v vodotokih	-	Kaller in Kelso (2006)
Širjenje tujerodnih invazivnih vrst	-	Setter in sod. (2002)

* Ovrednotenje vpliva: pozitiven vpliv (+), negativen vpliv (-), brez vpliva (0), vpliv ni enoznačen (?)

Podobno kot v kopenskih ekosistemih tudi v mokriščih divji prasiči vplivajo na zmanjšanje pokrovnosti rastlinstva oz. makrofitov (Doupe in sod., 2010) ob hkratnem povečanju bogastva vrst (Arrington in sod., 1999). Divji prasiči naj ne bi vplivali na vrstno sestavo rib in večjih vrst nevretenčarjev v lagunah (Doupe in sod., 2010), vplivajo pa na zmanjšanje številčnosti žuželk in povečanje številčnosti polžev ter patogenih organizmov v potokih (Kaller in Kelso, 2006). Tudi v mokriščih je bilo ugotovljeno širjenje invazivnih rastlinskih vrst, npr. vrste plevela *Annona glabra* L., s pomočjo divjih prasičev (Setter in sod., 2002).

4 Zaključek

Celovit pregled opravljenih raziskav in vplivov divjih prasičev na različne sestavne dele ekosistemov kaže, da ima vrsta nedvomno veliko ekosistemsko vlogo in pomembno

vpliva na stanje ter razvoj kopenskih (v manjši meri tudi vodnih) ekosistemov. V literaturi so najpogosteje omenjeni vplivi z (za ljudi) negativnim predznakom, npr. neželene spremembe kemijskih in fizikalnih lastnosti tal, oteženo pomlajevanje gozdov, zmanjševanje rastlinskega pokrova, širjenje tujerodnih vrst in patogenih organizmov, pljenjenje redkih in ogroženih živalskih vrst, povzročanje medvrstne konkurenčne, hibridizacija z domorodnimi vrstami, prenos bolezni na druge živalske vrste itn. Vendar je treba poudariti, da divji prasič opravlja v okolju tudi številne pozitivne vloge, med katerimi so še zlasti pomembne: ustvarjanje pestrejših habitatnih razmer in dolgoročno večanje biotske raznolikosti, širjenje rastlinskih semen in podzemnih vrst gliv z zoohorijo, zmanjševanje številčnosti nekaterih gospodarsko problematičnih vrst nevretenčarjev, odstranjevanje mrhovine in zagotavljanje pomembnega prehranskega vira za velike zveri.

Pri vrednotenju ekosistemske vloge divjega prašiča je pomembno spoznanje, da so bili vplivi v naravnem območju razširjenosti vrste (v Evraziji) le redko proučevani. Dobršen del informacij in podatkov, ki so predstavljene/i v pričajočem prispevku, torej izhaja z območij, kamor je bil divji prašič naseljen oziroma, kjer je tujerodna, pogosto tudi invazivna vrsta. V takih okoljih mehanizmi, ki bi zmanjševali vplive vrste, (še) niso vzpostavljeni, zato so negativni vplivi na ekosisteme bistveno izrazitejši. Pri korektnem vrednotenju vloge divjega prašiča je treba to dejstvo upoštevati; posledica zanemarjanja pozitivnih vlog in pretiranega poudarjanja negativnih vplivov, ki izhajajo zlasti z območij, kamor je bila vrsta naseljena, je, da so negativni vplivi divjega prašiča zelo pogosto stigmatizirani in upoštevani kot edini obstoječi tudi v naravnem območju razširjenosti vrste. Torej tudi tam, kjer je vrsta avtohtonata in opravlja vlogo pomembnega okoljskega inženirja.

Poudariti tudi velja, da so bili v preteklosti spremljani in potrjeni predvsem enostavni vplivi, tj. vplivi na posamezne elemente ekosistemov (npr. na posamezne lastnosti tal, na posamezne rastlinske in živalske vrste), medtem ko manjkajo celostni podatki o vplivu na življenske združbe in celotne ekosisteme. Ustrezno poznavanje in razumevanje celovitih ekosistemskih vplivov vrste pa terja dolgoročne, sistematično usmerjene raziskave divjih prašičev in medvrstnih odnosov, v katerih je vrsta udeležena. Takšne raziskave niso pomembne le za pridobitev novih znanstvenih spoznanj o vplivih in ekosistemski vlogi divjega prašiča, temveč so zelo pomembne tudi za določitev ustreznih upravljavskih ciljev, ustrezno vrednotenje pomena obstoja vrste v različnih območjih oziroma za izboljšanje upravljanja z vrsto v prihodnje.

5 Summary

In Central Europe, wild boar (*Sus scrofa L.*) is an indigenous animal species that has been evolving through an evolutionary

process and has been performing a number of important ecosystem functions. In this paper, a comprehensive review of studies and impacts of wild boar on the various components of the ecosystem (soil, water, plants, fungi and fauna) is presented. This review revealed that the species has very high ecological importance and significantly contributes to the characteristics as well as development of terrestrial (and to a lesser extent of aquatic) ecosystems. Impacts with a negative character are emphasised in the literature and include: adverse changes in the chemical and physical properties of the soil caused by rooting; negative influences on forest regeneration; reducing plant cover; the spread of non-native (invasive) species and pathogenic organisms; predation on rare and endangered animal species; higher inter-specific competition; hybridization with native species; the transmission of diseases to other wildlife; etc. However, wild boar also has many positive roles in the environment, and the following are particularly important: creation of various habitat conditions, providing long-term increase in biodiversity; spread of plant seeds and hypogeous fungi with zoochory; reducing the abundance of some pest (invertebrate) species; removal of carrion; and providing of important food source for large carnivores. However, these benefits are generally overlooked, and the wild boar is treated almost exclusively as a problematic/pest species.

When evaluating the importance of wild boar in different ecosystems, it should be emphasised that the impacts of the species have been rarely studied within the natural range of the species' presence (in Eurasia). Indeed, a large part of the information and data presented in this paper originated from areas where wild boar has been introduced, i.e. where it is a non-native and often invasive alien species. In these environments, mechanisms that may reduce severe impacts of the species have not yet been developed, therefore the negative impacts on ecosystems are significantly more pronounced. This fact must be considered for unbiased

understanding of wild boar importance and functions in ecosystems. Indeed, over-emphasis on the negative effects originated in particular from areas where the species was introduced, and this importantly contributes to the fact that the negative impacts of wild boar are often stigmatised and considered as existing also within the natural range of the species, where it acts as an important environmental engineer.

In the past, mainly simple effects, i.e. effects on the individual compartments of ecosystems (e.g. individual properties of the soil, individual plant and animal species), were monitored and validated, while comprehensive data on the effects of wild boar on biological communities and whole ecosystems are rather lacking. Adequate understanding of integrated ecosystem impacts of the species requires the implementation of long-term, systematic studies on wild boar and interspecific interactions in which the species is involved. Indeed, such studies are not only important for obtaining new scientific knowledge on the impacts and ecosystem importance of wild boar but would also be of great importance to determine appropriate management objectives and to improve the management of the species in the future. This will enable wild boar to be more objectively evaluated by the general public as well as by end-users.

6 Zahvala

Pričujoči prispevek je nastal v sklopu projektov CRP *Ocenjevanje vrednosti gozdnih zemljišč in ekosistemskih storitev ter škod po divjadi v gozdovih* (V4-1125) in *Določitev najbolj primernih kazalnikov za spremljanje stanja populacij divjadi in njihovega okolja pri adaptivnem upravljanju* (V4-1146), ki sta ju v obdobju 2011–2013 financirala Ministrstvo za kmetijstvo in okolje (oz. Ministrstvo za kmetijstvo, gozdarstvo in prehrano) ter Javna agencija za raziskovalno dejavnost RS. Nastanek obsežnega prispevka je omogočila tudi Lovska zveza Slovenije, in sicer z organizacijo Slovenskih lovskih dni ter financiranjem raziskav divjega prašiča v obdobju 2008–2012.

7 Viri

- Acevedo P., Escudero M. A., Muñoz R., Gortázar C., 2006. Factors affecting wild boar abundance across an environmental gradient in Spain. *Acta Theriol.*, 51: 327–336.
- Anonymous, 2010. 8th International symposium on wild boar and other *Suids*: Book of abstracts. The Food and Environment Research Agency, York, 85 str.
- Anonymous, 2012. 9th International symposium on wild boar and other *Suids*: Book of abstracts. Institute for Terrestrial and Aquatic Wildlife Research, University of Veterinary Medicine, Hanover, 60 str.
- Aplet G. H., Anderson S. J., Stone C. P., 1991. Association between feral pig disturbance and the composition of some alien plant assemblages in Hawaii Volcanoes National Park. *Vegetatio*, 95: 55–62.
- Arnold W., 2005. Schwarzwild: Hintergründe einer Explosion. *Weidwerk*, 1: 8–11.
- Arrington D. A., Toth L. A., Koebel J. W., 1999. Effects of rooting by feral hogs *Sus scrofa* L. on the structure of a floodplain vegetation assemblage. *Wetlands*, 19: 535–544.
- Barrios-Garcia M. N., Ballari S. A., 2012. Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: a review. *Biol. Invasions*, 14: 2283–2300.
- Baubet E., Ropert-Coudert Y., Brandt S., 2003. Seasonal and annual variations in earthworm consumption by wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.). *Wildl. Res.*, 30: 179–186.
- Baubet E., Bonenfant C., Brandt S., 2004. Diet of the wild boar in the French Alps. *Galemys*, 16: 99–111.
- Beach R., 1993. Depredation problems involving feral hogs. V: Hanselka C. W., Cadenhead J. F. (eds.). *Feral swine: a compendium for resource managers*. Texas Agricultural Extension Service, Kerrville, Texas, str. 67–75.
- Bertolino S., Angelici C., Scarfò F., Muratore S., D’Amato L., Monaco E., Capizzi D., Monaco A., 2010. Is the wild boar an important nest predator in wetland areas: an experiment with dummy nests. 8th International symposium on wild boar and other *Suids*: Book of abstracts. The Food and Environment Research Agency, York, str 54–55.
- Bíró Z., Szemethy L., Bleier N., Újváry D., Katona K., Lehoczki R., 2010. Impacts of fenced areas for wild boar on nature conservation. 8th International symposium on wild boar and other *Suids*: Book of abstracts. The Food and Environment Research Agency, York, str. 66.
- Blouch R., Groves C., 1990. Naturally occurring suid hybrid in Java. *Zeit. Saugetier.*, 55: 270–275.
- Bratton S. P., 1974. Effect of European wild boar (*Sus scrofa*) on high-elevation vernal flora in Great Smoky Mountains National Park. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 101: 198–206.
- Bratton S. P., 1975. The effect of the European wild boar, *Sus scrofa*, on grey beech forest in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, 56: 1356–1366.
- Briones V., de Juan L., Sanchez C., Vela A., Galka M., 2000. Bovine tuberculosis and the endangered Iberian lynx. *Emerg. Infect. Dis.*, 6: 189–192.
- Browning C. A., 2008. A preliminary examination of the effects of feral pigs (*Sus scrofa*) on water quality and soil loss within a Hawaiian watershed. University of Hawai’i at Manoa Honolulu, Hawaii.
- Brownlow M. J. C., 1994. Toward a framework of understanding for the integration of forestry with domestic pig (*Sus scrofa domestica*) and the European wild boar (*Sus scrofa scrofa*) husbandry in the United Kingdom. *Forestry*, 67: 189–218.
- Bueno C. G., 2011. Wild boar disturbance on alpine grasslands of the Central Pyrenees: a multi-scale approach. Doctoral thesis. Universidad Zaragoza, Zaragoza, 189 str.
- Bueno C. G., Alados C. L., Gómez-García D., Barrio I. C., García-González R., 2009. Understanding the main factors in the extent and distribution of wild boar rooting on alpine grasslands. *J. Zool.*, 279: 195–202.
- Bueno C. G., Barrio I. C., García-González R., Alados C. L., Gómez-García D., 2010. Is wild boar rooting affecting livestock grazing in alpine grasslands? *Eur. J. Wildl. Manag.*, 56: 765–770.
- Bueno C. G., Barrio I. C., García-González R., Gómez-García D., Alados C. L., 2011a. Assessment of wild boar rooting in Pyrenean alpine grasslands from pastoral and ecological points of view. *Pirineos*, 166: 51–67.

Pregledni znanstveni članek

Bueno C. G., Reine R., Aladoz C. L., Gómez-García D., 2011b. Effects of large wild boar disturbances on alpine soil seed banks. Basic Appl. Ecol., 12: 125–133.

Cahill S., Llimona F., Gràcia J., 2003. Spacing and nocturnal activity of wild boar *Sus scrofa* in a Mediterranean metropolitan park. Wildl. Biol., 9: 3–13.

Calenge C., Maillard D., Fournier P., Fouque C., 2004. Efficiency of spreading maize in the garrigues to reduce wild boar (*Sus scrofa*) damage to Mediterranean vineyards. Eur. J. Wildl. Res., 50: 11–120.

Chauhan N. P. S., Barwal K. S., 2008. Contribution of wild pigs in the diet of tiger and leopard in protected areas. V: Nahlik A., Tari T. (eds.). Abstracts of the 7th International symposium on wild boar (*Sus scrofa*) and on sub-order *Suiformes*. Faculty of Forestry, University of West Hungary, Sopron, str. 17.

Coblentz B. E., Baber D. W., 1987. Biology and control of feral pigs on Isla Santiago, Galapagos, Ecuador. J. Appl. Ecol., 24: 403–418.

Cushman J. H., Tierney T. A., Hinds J. M., 2004. Variable effects of feral pig disturbances on native and exotic plants in a California grassland. Ecol. Appl., 14: 1746–1756.

Čas M., 2010. Disturbances and predation on capercaillie at leks in Alps and Dinaric mountains. Šum. List, 134: 487–495.

Dardaillon M., 1986. Seasonal variations in habitat selection and spatial distribution of wild boar (*Sus scrofa*) in the Camargue, Southern France. Behav. Process., 13: 251–268.

DeVault T. L., Rhodes O. E., 2002. Identification of vertebrate scavengers of small mammal carcasses in a forested landscape. Acta Theriol., 47: 185–192.

Ditchkoff S. S., Mayer J. J., 2009. Wild pig food habits. V: Mayer J. J., Brisbin I. L. (eds.). Wild pigs: biology, damages, control techniques and management. Savannah River National Laboratory, Aiken, South Carolina, str. 105–143.

Donlan C. J., Campbell K., Cabrera W., Lavoie C., Carrion V., Cruz F., 2007. Recovery of the Galapagos rail (*Laterallus spilonotus*) following the removal of invasive mammals. Biol. Conserv., 138: 520–524.

Doupe R. G., Mitchell J., Knott M. J., Davis A. M., Lymbery A. J., 2010. Efficacy of exclusion fencing to protect ephemeral floodplain lagoon habitats from feral pigs (*Sus scrofa*). Wetlands Ecol. Manag., 18: 69–78.

Drenik, K., 2007. Prehrana divjega prašiča (*Sus scrofa*) na Kočevskem: diplomsko delo. Biotehniška fakulteta, Ljubljana, 53 str.

Dunkell D. O., Bruland G. L., Evensen C. I., Litton C. M., 2011. Runoff, sediment transport, and effects of feral pig (*Sus scrofa*) exclusion in a forested Hawaiian Watershed. Pac. Sci., 65: 175–194.

Durio P., Fogliato D., Perrone A., Tessarin N., 1995. The autumn diet of the wild boar (*Sus scrofa*) in an alpine valley. J. Mt. Ecol. (Ibex), 3: 180–183.

Flux I., 2002. New Zealand white-capped mollymawk (*Diomedea cauta steadi*) chicks eaten by pigs (*Sus scrofa*). Notornis, 49: 175–176.

Focardi S., Capizzi D., Monetti D., 2000. Competition for acorns among wild boar (*Sus scrofa*) and small mammals in a Mediterranean woodland. J. Zool., 250: 329–334.

Fordham D., Georges A., Corey B., Brook B. W., 2006. Feral pig predation threatens the indigenous harvest and local persistence of snake-necked turtles in northern Australia. Biol. Conserv., 133: 379–388.

Fournier Chambrillon C., Maillard D., Fournier P., 1995. Diet of the wild boar (*Sus scrofa* L.) inhabiting the Montpellier garrigue. J. Mt. Ecol. (Ibex), 3: 174–179.

Gabor T. M., Hellgren E. C., 2000. Variation in peccary populations: landscape composition or competition by an invader? Ecology, 81: 2509–2524.

Gallo Orsi U., Sicuro B., Durio P., Canalis L., Mazzoni G., Serzotti E., Chiariglione D., 1995. Where and when: the ecological parameters affecting wild boars choice while rooting in grasslands in an alpine valley. J. Mt. Ecol. (Ibex), 3: 160–164.

- Gazzola A., Bongi P., Capitani C., Viviani A., Mattiolo L., Appolonio M., 2008. The role of wolf predation and hunting harvest on population dynamic of wild boar. V: Nahlik A., Tari T. (eds.). Abstracts of the 7th International symposium on wild boar (*Sus scrofa*) and on sub-order *Suiformes*. Faculty of Forestry, University of West Hungary, Sopron, str. 83.
- Geisser H., Reyer H. U., 2005. The influence of food and temperature on population density of wild boar *Sus scrofa* in the Thurgau (Switzerland). *J. Zool.*, 267: 89–96.
- Genard M., Lescourret F., Durrieu G., 1988. Mycophagie chez le sanglier et hypothèses sur son rôle dans la dissemination des spores de champignons hypogees. *Can. J. Zool.*, 66: 2324–2327.
- Genov P., 1981. Food composition of wild boar in north-eastern and western Poland. *Acta Theriol.*, 26: 185–205.
- Gimenez-Anaya A., Herrero J., Rosell C., Couto S., García-Serrano A., 2008. Food habits of wild boars (*Sus scrofa*) in a Mediterranean coastal wetland. *Wetlands*, 28: 197–203.
- Gomez J. M., Hodar J. A., 2008. Wild boar (*Sus scrofa*) affect the recruitment rate and spatial distribution of holm oak (*Quercus ilex*). *For. Ecol. Manag.*, 256: 1384–1389.
- Graves H., 1984. Behaviour and ecology of wild and feral swine (*Sus scrofa*). *J. Anim. Sci.*, 58: 482–492.
- Groot Bruinderink G. W. T. A., Hazebroek E., 1996. Wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.) rooting and forest regeneration on podzolic soils in the Netherlands. *Forest. Ecol. Manag.*, 88: 71–80.
- Groot Bruinderink G. W. T. A., Hazebroek E., van der Voot H., 1994. Diet and condition of wild boar, *Sus scrofa scrofa*, without supplementary feeding. *J. Zool.*, 233: 631–648.
- Heinken T., Raudnitschka D., 2002. Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory: a case study in NE Germany. *Forstw. Cbl.*, 121: 179–194.
- Heinken T., Hanspach H., Raudnitschka D., Schaumann F., 2002. Dispersal of vascular plants by four species of wild mammals in a deciduous forest in NE Germany. *Phytocoenologia*, 32: 627–643.
- Heinken T., Von Oheimb G., Schmidt M., Kriebitzsch W. U., Ellenberg H., 2005. Schalenwild breite Gefäßpflanzen in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft aus – ein erster Überblick. *Nat. Landsch.*, 80: 141–147.
- Heinken T., Schmidt M., Von Oheimb G., Kriebitzsch W. U., Ellenberg H., 2006. Soil seed banks near rubbing trees indicate dispersal of plant species into forests by wild boar. *Basic Appl. Ecol.*, 7: 31–44.
- Hennig R., 1981. Schwarzwild: Biologie – Verhalten, Hege und Jagd. BVL Verlagsgesellschaft, München.
- Herre W., 1993. *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 – Wildschwein. V: Niethammer J., Krapp F. (eds). Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 2/II Paarhufer – Artiodactyla (Suidae, Cervidae, Bovidae). AULA-Verlag, Wiesbaden, str. 36–66.
- Herrero J., Irizar I., Laskurain N. A., García-Serrano A., García González R., 2004. Fruits and roots: the wild boar foods in South-western Pyrenees. *Ital. J. Zool.*, 72: 49–52.
- Herrero J., García Serrano A., Couto S., Ortuno V. M., García González R., 2006. Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *Eur. J. Wildl. Res.*, 52: 245–250.
- Hiebl J., Lehnert K., Vetter W., 2011. Identification of a fungi-derived terrestrial halogenated natural product in wild boar (*Sus scrofa*). *J. Agric. Food. Chem.*, 59: 6188–6192.
- Hone J., 2002. Feral pigs in Namadgi National Park, Australia: dynamics, impacts and management. *Biol. Conserv.*, 105: 231–242.
- Howe T. D., Singer F. J., Ackerman B. B., 1981. Forage relationships of European wild boar invading northern hardwood forest. *J. Wildl. Manag.*, 45: 748–754.
- Humbert J., Henry C., 1989. Studies on the prevalence and the transmission of lung and stomach nematodes of the wild boar (*Sus scrofa*) in France. *J. Wildl. Dis.*, 25: 335–341.
- Hunter M. L., 1999. Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ickes K., Paciorek C. J., Thomas S. C., 2005. Impacts of nest construction by native pigs (*Sus scrofa*) on lowland Malaysian rain forest saplings. *Ecology*, 86: 1540–1547.
- Ilse L. M., Hellgren E. C., 1995. Resource partitioning in sympatric populations of collared peccaries and feral hogs in southern Texas. *J. Mammal.*, 76: 784–799.

Pregledni znanstveni članek

- Irizar I., Laskurain N. A., Herrero J., 2004. Wild boar frugivory in the Atlantic Basque Country. *Galemys*, 16: 125–133.
- Jedrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jedrzejewska B., Selva N., Zub K., Szymura L., 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology*, 83: 1341–1356.
- Jelenko I., Kopušar N., Stergar M., Jerina K., Meterc G., Jurč M., Poličnik H., Pokorný B., 2010. Divji prašič in škoda na travinju (poročilo). ERICO, Velenje, 120 str.
- Jelenko I., Jerina K., Stergar M., Pokorný B., 2011a. Ugotavljanje prostorskih značilnosti divjega prašiča v Sloveniji (poročilo). ERICO, Velenje, 52 str.
- Jelenko I., Kopušar N., Poličnik H., Jerina K., Stergar M., Jurč M., Meterc G., Cajner M., Pokorný B., 2011b. Divji prašič in škoda v agrarni krajini: primer reševanja problematike v Sloveniji. V: Poličnik H., Pokorný B. (eds.). *Divji prašič: zbornik prispevkov 2. slovensko-hrvaškega posveta z mednarodno udeležbo o upravljanju z divjadjo*. ERICO, Velenje, str. 48–57.
- Jerina K., 2006. Vplivi okoljskih dejavnikov na prostorsko razporeditev divjega prašiča (*Sus scrofa* L.) v Sloveniji. *Zb. Gozd. Les.*, 81: 3–20.
- Jerina K., Jonožovič M., Pokorný B., 2011. Prostorska analiza populacijskih in habitatnih vplivnih dejavnikov nastanka škod po divjih prašičih na poljščinah in travinju v Sloveniji. V: Poličnik H., Pokorný B. (eds.). *Divji prašič: zbornik prispevkov 2. slovensko-hrvaškega posveta z mednarodno udeležbo o upravljanju z divjadjo*. ERICO, Velenje, str. 41–47.
- Ježierski W., Myrcha A., 1975. Food requirements of a wild boar population. *Pol. Ecol. Stud.*, 1: 61–83.
- Jolley D. B., Ditchkoff S. S., Sparklin B. D., Hanson L. B., Mitchell M. S., Grand J. B., 2010. Estimate of herpetofauna depredation by a population of wild pigs. *J. Mammal.*, 91: 519–524.
- Kaller M. D., Kelso W. E., 2006. Swine activity alters invertebrate and microbial communities in a coastal plain watershed. *Am. Midl. Nat.*, 156: 163–177.
- Kilham L., 1982. Cleaning/feeding symbioses of common crows with cattle and feral hogs. *J. Field. Ornithol.*, 53: 275–276.
- Klaus S., Berger D., Huhn J., 1997. Capercaillie *Tetrao urogallus* decline and emissions from the iron industry. *Wildl. Biol.*, 3: 131–136.
- Kos, I., 2011. Ekološka vloga divjega prašiča v zmernoklimatskih gozdovih. V: Poličnik H., Pokorný B. (eds.). *Divji prašič: zbornik prispevkov 2. slovensko-hrvaškega posveta z mednarodno udeležbo o upravljanju z divjadjo*. ERICO, Velenje, str. 92.
- Kotanen P. M., 1994. Effects of feral pigs on grasslands. *Fremontia*, 22: 14–17.
- Kotanen P. M., 1995. Responses of vegetation to a changing regime of disturbance: effects of feral pigs in a Californian coastal prairie. *Ecography*, 18: 190–199.
- Krofel M., Kos I., 2010. Analiza vsebine iztrebkov volka (*Canis lupus*) v Sloveniji. *Zb. Gozd. Lesar.*, 91: 85–88.
- Krže B., 1982. *Divji prašič: biologija in gospodarjenje*. Lovska zveza Slovenije, Ljubljana, 183 str.
- Lacki M. J., Lancia R. A., 1983. Changes in soil properties of forest rooted by wild boar. *Proc. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Fish Wildl. Agencies*, 37: 228–236.
- Lacki M. J., Lancia R. A., 1986. Effects of wild pigs on beech growth in Great Smoky Mountains National Park. *J. Wildl. Manag.*, 50: 655–659.
- Lawrynowicz M., Falinski J. B., Bober J., 2006. Interactions among hypogeous fungi and wild boars in the subcontinental pine forests. *Biodiv. Res. Conserv.* 1–2: 102–106.
- Li A., Williams N., Adams P., Fenwick S., Hardy G. E., 2010. The spread of *Phytophthora cinnamomi* by feral pigs. In: 5th IUFRO phytophthora diseases in forests and natural ecosystems. Auckland and Rotorua.
- Linderöth P., 2012. Biomass of macrofauna in grassland rooted by wild boar (*Sus scrofa*). V: 9th International symposium on wild boar and other *Suids*: Book of abstracts. Institute for Terrestrial and Aquatic Wildlife Research, University of Veterinary Medicine, Hanover, str 41.
- Lipscomb D. J., 1989. Impacts of feral hogs on longleaf pine regeneration. *South J. Appl. For.*, 13: 177–181.

Pregledni znanstveni članek

- Loggins R. E., Wilcox J. T., Van Vuren D. H., Sweitzer R. A., 2002. Seasonal diet of wild pigs in oak woodlands of the central coast region of California. *California Fish and Game*, 88: 28–34.
- Lynes B., Campbell S., 2000. Germination and viability of mesquite (*Prosopis pallida*) seed following ingestion and excretion by feral pigs (*Sus scrofa*). *Trop. Grasslands*, 34: 125–128.
- Massei G., Genov P., 1995. Observations of black-billed magpie (*Pica pica*) and carrion crow (*Corvus corone cornix*) grooming wild boar (*Sus scrofa*). *J. Zool. Lond.*, 236: 338–341.
- Massei G., Genov P., 2004. The environmental impact of wild boar. *Galemys*, 16: 135–145.
- Massei G., Genov P., Staines B. W., 1996. Diet, food availability and reproduction of wild boar in a Mediterranean coastal area. *Acta Theriol.*, 41: 307–320.
- Matias L., Zamora R., Mendoza I., Hodar J. A., 2010. Seed dispersal pattern by large frugivorous mammals in a degraded mosaic landscape. *Restor. Ecol.*, 18: 619–627.
- Medmrežje 1: http://news.bbc.co.uk/2/hi/uk_news/scotland/highlands_and_islands (30. 10. 2012).
- Meriggi A., Brangi A., Matteucci C., 1996. The feeding habits of wolves in relation to large prey availability in northern Italy. *Ecography*, 19: 287–295.
- Milton S. J., Dean W. R. J., Koltz S., 1997. Effects of small-scale animal disturbances on plant assemblages of set-aside land in central Germany. *J. Veget. Sci.*, 8: 45–54.
- Mitchell J., Dorney W., Mayer R., McIlroy J., 2007. Ecological impacts of feral pig diggings in north Queensland rainforests. *Wildl. Res.*, 34: 603–608.
- Moody A., Jones J. A., 2000. Soil response to canopy position and feral pig disturbance beneath *Quercus agrifolia* on Santa Cruz Island, California. *Appl. Soil Ecol.*, 14: 269–281.
- Náhlik A., Tari T., 2008. Abstracts of the 7th International symposium on wild boar (*Sus scrofa*) and on sub-order *Suidiformes*. Faculty of Forestry, University of West Hungary, Sopron, 124 str.
- Náhlik A., Gróf J. L., Tari T., Sándor G., 2012. The effect of feeding habits of wild boar on natural regeneration of oak forests. V: 9th International symposium on wild boar and other *Suids*: Book of abstracts. Institute for Terrestrial and Aquatic Wildlife Research, University of Veterinary Medicine, Hanover, str 46.
- Navas F., Rosell C., Romero S., Santaeufemia X., de Dalmases I., 2010. Does the presence of wild boar in protected wetlands affect sensitive species? V: 8th International symposium on wild boar and other *Suids*: Book of abstracts. The Food and Environment Research Agency, York, str 54.
- Nunez M. A., Horton T. R., Simberloff D., 2012a. Dispersal of ectomycorrhizal fungi by mammals and its implications for Pinaceae invasion: results from Isla Victoria, Argentina. <http://trace.tennessee.edu/masmc2012/2012/April14/16>.
- Nunez M. A., Hayward J., Horton T. R., Amico G. C., Dimarco R., Barrios-Garcia N., Simberloff D., 2012b. Non-native mammals disperse non-native fungi that promote invasion of non-native trees. <http://eco.confex.com/eco/2012/webprogram/Paper36275>
- Oheimb von G., Kriebitzsch W. U., Schmidt M., Heinken T., Ellenberg H., 2009. Why are only a few forest plant species dispersed by large wild ungulates? *Forstarchiv*, 80: 215–221.
- Okarma H., Jedrzejewska B., Jedrzejewski W., Krasinski Z., Milkowski L., 1995. The roles of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriol.*, 40: 197–217.
- Oliver W. L. R., Brisbin I. L., 1993. Introduced and feral pigs: problems, policy, and priorities. V: Oliver W. L. R. (ed.), *Pigs, peccaries and hippos: status survey and conservation action plan*. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland.
- Onipchenko V. G., Golikov K. A., 1996. Microscale revegetation of alpine lichen heath after wild boar digging: fifteen years of observations on permanent plots. *Oecologia*, 5: 35–39.
- Pastick, J., 2012. The biology of native and invasive Wild Boar (*Sus scrofa*) and the effect it is having in its invasive range. *Eukaryon*, 8: 60–63.

Pregledni znanstveni članek

Pavlov P., Edwards E., 1995. Feral pig ecology in Cape Tribulation National Park, North Queensland, Australia. *J. Mt. Ecol.* (Ibex), 3: 148–151.

Pavlov P., Hone J., 1982. The behaviour of feral pigs, *Sus scrofa*, in flocks of lambing ewes. *Wildl. Res.*, 9: 101–109.

Pavlov P., Crome F., Moore L., 1992. Feral pigs, rainforest conservation and exotic disease in north Queensland. *Wildl. Res.*, 19: 179–193.

Piroznikov E., 1998. The influence of natural and experimental disturbance on emergence and survival of seedlings in an oak-linden-hornbeam (*Tilio-Carpinetum*) forest. *Pol. J. Ecol.*, 46: 137–156.

Pokorný B., Jerina K., Kos I., Jonozovič M., Žerjav S., Janicki Z., Slavica A., Poličnik H., Konjević D., 2011a. Zaključki 2. slovensko-hrvaškega posvetu z mednarodno udeležbo o upravljanju z divjadjo: divji prašič. V: Poličnik H., Pokorný B. (eds.). Divji prašič: zbornik prispevkov 2. slovensko-hrvaškega posvetu z mednarodno udeležbo o upravljanju z divjadjo. ERICO, Velenje, str. 108–110.

Pokorný B., Savinek K., Zaluberšek M., Poličnik H., Kink C., Konjević D., Severin K., Slavica A., Jerina K., Jelenko I., 2011. Čeljusti divjih prašičev kot dragocen vir informacij o biologiji vrste. V: Poličnik H., Pokorný B. (eds.). Divji prašič: zbornik prispevkov 2. slovensko-hrvaškega posvetu z mednarodno udeležbo o upravljanju z divjadjo. ERICO, Velenje, str. 12–24.

Rao K. S., Maikhuri R. K., Nautiyal S., Saxena K. G., 2002. Crop damage and livestock depredation by wildlife: a case study from Nanda Devi Biosphere Reserve, India. *J. Environ. Manag.*, 66: 317–327.

Risch A. C., Wirthner S., Busse M. D., Page-Dumroese D. S., Schütz M., 2010. Grubbing by wild boars (*Sus scrofa* L.) and its impact on hardwood forest soil carbon dioxide emissions in Switzerland. *Oecol.*, 164: 773–784.

Roemer G. W., Donlan C. J., Courchamp F., 2002. Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: how exotic species turn native predators into prey. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 99: 791–796.

Rossel C., Navas F., Pou M. F., Carol J., 2008. Wild boar vehicle collisions: spatial and temporal patterns and measures for the mitigation of the conflict. V: Nahlik A., Tari T. (eds.). Abstracts of the 7th International symposium on wild boar (*Sus scrofa*) and on sub-order *Suiformes*. Faculty of Forestry, University of West Hungary, Sopron, str. 46.

Saniga M., 2003. Ecology of the capercaillie (*Tetrao urogallus*) and forest management in relation to its protection in the West Carpathians. *J. For. Sci.*, 49: 229–239.

Schley L., Roper T. J., 2003. Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mamm. Rev.*, 33: 45–56.

Schley L., Dufrêne M., Krier A., Frantz A. C., 2008. Patterns of crop damage by wild boar (*Sus scrofa*) in Luxembourg over a 10-year period. *Eur. J. Wildl. Res.*, 54: 589–599.

Schmidt M., Sommer K., Kriebitzsch W. U., Ellenberg H., Von Oheimb G., 2004. Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part I: Roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *Eur. J. For. Res.*, 123: 167–176.

Setter M., Bradford M., Dorney B., Lynes B., Mitchell J., Setter S., Westcott D., Jacob H., Dodd J., Moore J., 2002. Pond apple – are the endangered cassowary and feral pig helping this weed to invade Queensland's Wet Tropics? V: Jacob H. S., Dodd J., Moore J. H. (eds.). 13th Australian weeds conference: weeds “threats now and forever?”. Plant Protection Society of Western Australia Inc, Perth, str. 173–176.

Seward N. W., Vercauteren K. C., Witmer G. W., Engeman R. M., 2004. Feral swine impact on agriculture and the environment. *Sheep & Goat Res. J.*, 19: 34–40.

Siemann E., Carrillo J., Gabler C., Zipp R., Rogers W. E., 2009. Experimental test of the impacts of feral hogs on forest dynamics and processes in the southeastern US. *For. Ecol. Manag.*, 258: 546–553.

Sims N. K. E., 2005. The ecological impacts of wild boar rooting in East Sussex. Doctoral Thesis. School of Biology Science, University of Sussex, Sussex, 269 str.

Singer F. J., Swank W. T., Clebsch E. E. C., 1984. Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *J. Wildl. Manag.*, 48: 464–473.

Skewes O., Rodriguez R., Jaksic F. M., 2007. Trophic ecology of the wild boar (*Sus scrofa*) in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80: 295–307.

Pregledni znanstveni članek

- Slavica A., Konjević D., Janicki Z., Sindičić M., Severin K., Dežđek D., Pintur K., Mejdandžić D., Cvjetnić Ž., 2011. Divlja svinja (*Sus scrofa*) kao rezervoar opasnih zaraznih bolesti. V: Poličnik H., Pokorný B. (eds.). Divji prašič: zbornik 3prispevkov 2. slovensko-hrvaškega posvetna z mednarodno udeležbo o upravljanju z divjadjo. ERICo, Velenje, str. 25–34.
- Stoen O. G., Wegge P., 1996. Prey selection and prey removal by tiger (*Panthera tigris*) during the dry season in lowland Nepal. *Mammalia*, 60: 363–373.
- Suselbeek L., van Wieren S. E., Jansen P. A., Bongers F. J. J. M., Prins H. H. T., 2012. Is oak regeneration doomed after wild boar populations boomed? V: 9th International symposium on wild boar and other *Suids*: Book of abstracts. Institute for Terrestrial and Aquatic Wildlife Research, University of Veterinary Medicine, Hanover, str 3.
- Sweitzer R. A., Van Vuren D. H., 2002. Rooting and foraging effects of wild pigs on tree regeneration and acorn survival in California's oak woodlands ecosystems. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-184.
- Savle, V., 2012 (ustni vir). Predsednik Društva tartufarjev slovenske Istre. Sporočilo posredoval 8. 6. 2012.
- Šprem N., 2009. Morfološke i genetske osobine divljih svinja (*Sus scrofa* L.) u Republici Hrvatskoj. Doktorska disertacija. Poljoprivredni fakultet, Osijek, 153 str.
- Šumak, J., 2012. Smrt divjih prašičev v lagunah jezera Žovnek. Lovec, 95: 281.
- Taylor R. B., Hellgren E. C., 1997. Diet of feral hogs in the western South Texas Plains. *Southwest. Nat.*, 42: 33–39.
- Thomson C., Challies C. N., 1988. Diet of feral pigs in the podocarp-tawa forests of the Urewera Ranges. *New Zealand J. Ecol.*, 11: 73–78.
- Tierney T. A., Cushman J. H., 2006. Temporal changes in native and exotic vegetation and soil characteristics following disturbances by feral pigs in a California grassland. *Biol. Invasions*, 8: 1073–1089.
- Tolleson D., Rollins D., Pinchak W., Ivy M., Hierman A., 1993. Impact of feral hogs on groundnesting gamebirds. V: Hanselka C. W., Cadenhead J. F. (eds.). *Feral swine: a compendium for resource managers*. Texas Agricultural Extension Service, Kerrville, Texas, str. 76–83.
- Urankar, D., 2010 (ustni vir). Predsednik lovske družine Braslovče. Sporočilo posredoval 4. 2. 2010.
- Vanschoenwinkel B., Waterkeyn A., Vandecaetsbeek T., Pineau O., Grillas P., Brendonck L., 2008. Dispersal of freshwater invertebrates by large terrestrial mammals: a case study with wild boar (*Sus scrofa*) in Mediterranean wetlands. *Freshw. Biol.*, 53: 2264–2273.
- Vtorov I. P., 1993. Feral pig removal: effects on soil microarthropods in a Hawaiian rain forest. *J. Wildl. Manag.*, 57: 875–880.
- Welander J., 1995. Are wild boars a threat to the Swedish flora? *J. Mt. Ecol. (Ibex)*, 3: 165–167.
- Welander J., 2000. Spatial and temporal dynamics of wild boar (*Sus scrofa*) rooting in a mosaic landscape. *J. Zool.*, 252: 263–271.
- Wilcox J. T., Van Vuren D. H., 2009. Wild pigs as predators in oak woodlands of California. *J. Mammal.*, 90: 114–118.
- Wilson C. J., 2004. Rooting damage to farmland in Dorset, southern England, caused by feral wild boar *Sus scrofa*. *Mamm. Rev.*, 34: 331–335.
- Wirthner S., Frey B., Busse M. D., Schütz M., Risch A. C., 2011. Effects of wild boar (*Sus scrofa* L.) rooting on the bacterial community structure in mixed-hardwood forest soils in Switzerland. *Eur. J. Soil Biol.*, 47: 296–302.
- Wood G. W., Roark D. N., 1980. Food habits of feral hogs in coastal South Carolina. *J. Wildl. Manag.*, 44: 506–511.
- Woodall P. F., 1983. Distribution and population dynamics of dingoes (*Canis familiaris*) and feral pigs (*Sus scrofa*) in Queensland, 1945–1976. *J. Appl. Ecol.*, 20: 85–95.
- ZGS, 2011. Gozdnogospodarski in lovskoupravljavski načrti območij za obdobje 2011 – 2020: povzetek za Slovenijo. Ljubljana, Zavod za gozdove Slovenije, 106 str.

Vpliv velikih plenilcev na delovanje ekosistemov

The role of large predators in ecosystem functioning

Hubert Potočnik

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo, Večna pot 111, 1001 Ljubljana;
hubert.potocnik@bf.uni-lj.si

Izvleček

Do nedavnega smo razmeroma slabo razumeli, kako lahko izguba pomembnih plenilcev, kot so volk (*Canis lupus*) ali druge vrste plenilcev, vpliva na tako široko paletto drugih rastlinskih in živalskih vrst. Vendar pa vse več študij kaže, da plenilci ne vplivajo samo neposredno na velikost populacij prostoživečih rastlinojedov, pač pa učinkujejo tudi posredno na spremembo njihovega vedenja; iskanje hrane, gibanje v prostoru. Proučevanje in poznavanje teh učinkov pogosto imenujejo „ekologija strahu“. Čeprav ti vplivi pogosto niso tako očitni in jasni, kot se pogosto izpostavlja, je veliko primerov, ko se je izkazalo, da imajo lahko velike zveri dramatične kaskadne učinke (domino učinek) na ekosisteme, katerih del so. Ti vplivi se v glavnem kažejo kot vpliv na gostoto in porazdelitev njihovega naravnega plena, zlasti parkljarjev, za katere je znano, da pomembno učinkujejo na strukturo in obseg vegetacije. Leto pa vpliva na številne druge (vretenčarske in nevretenčarske) vrste, ki se odzivajo na takšne spremembe v okolju. Plenilci zagotavljajo tudi večjo razpoložljivost mrhovine, ki je tako dostopna mrhovinarjem kot stranski produkt plenilstva. Od-sotnost velikih zveri v ekosistemu ali njihova ponovna vključitev (rekolonizacija) v ekosistem nedvomno pomembno vpliva na druge vrste, in sicer prek neposrednih pa tudi gostotno in vedenjsko odvisnih posrednih interakcij. Poznavanje teh posledic je ključnega pomena za ustrezno upravljanje prostoživečih živali, zlasti v okoljih, v katerih prevladuje vpliv človekovega delovanja na populacije določenih vrst.

Ključne besede: veliki plenilci, vloga v ekosistemih, trofične kaskade

Abstract

Until recently, there was relatively poor understanding of how the loss of important predators such as wolves or lynx affects a wide range of other plant and animal species. However, a growing number of studies show that predators do not only have a direct impact on the size of populations of wild herbivores, but also have indirect effects on changes in their behavior, foraging and movement in space. Studying and understanding of these effects is often called “ecology of fear”. Although these effects are often not as universal and unequivocal as is often stressed, there are many cases where it has been shown that large carnivores can have dramatic cascading effects (domino effect) on the ecosystems of which they are part. These effects are generally shown as the impact on the density and the distribution of their natural prey, particularly ungulates, which are known to have significant effects on the structure and extent of the vegetation. But this affects many other (vertebrate and invertebrate) species that respond to such changes in the environment. Other effects include increased availability of carrion, which is also available to other scavengers as a byproduct of predation. Removal, recolonization or reintroduction of large carnivores from an ecosystem can have large effects on other species both through density- and behavioural-mediated indirect interactions. Knowledge of these effects is crucial for

the proper management of wildlife, especially in areas dominated by the impact of human activity.

Key words: large predators, role in ecosystems, trophic cascade

1 Uvod

Pred približno pol stoletja, ko smo začeli dobivati dobre posnetke zemeljskega površja s pomočjo visoko zmogljivih fotografskih kamer, nameščenih na letalih in satelitih, ki so obkrožali svet, se je jasno pokazalo, da je naš planet zelen. Torej so večinski del žive biomase na Zemlji rastline. Takrat so se začeli nekateri raziskovalci spraševati, kako dejansko deluje naš ekosistem. Do takrat je prevladovala hipoteza »trofičnih« (prehranskih) nivojev, za katero je veljalo, da se višji trofični nivoji energetsko (prehransko) napajajo iz nižjih. Torej rastline, ki proizvajajo biomaso (energijo) s pomočjo sončne svetlobe, vode in CO₂, določajo količino mase in energije, ki lahko prehaja na višje prehranske nivoje. Vse pogosteje pa so se pojavljale razprave, ali je delovanje ekosistemov uravnano s procesi od spodnjih prehranskih (trofičnih) nivojev navzgor (bottom-up) ali pa poteka regulacija od zgornjih trofičnih nivojev (višjih, kamor uvrščamo plenilce) na nižje (npr.: plenilci => rastlinojedci => rastline) (top-down). Hairston in sodelavci (1960) so tako predlagali hipotezo treh trofičnih nivojev (imenovano tudi HSS-hipoteza, po začetnicah priimkov avtorjev). Bili so prvi, ki so opozorili, da rastline nudijo – ustvarijo bistveno večjo količino potencialne hrane, kot jo rastlinojedci uspejo konzumirati. Tako so predpostavili, da če hrana ni dejavnik, ki omejuje rastlinojedce, bi to lahko bilo plenjenje. Tako so sklepali, da gostotno odvisni procesi uravnnavajo številčnost plenilcev na zgornjih trofičnih nivojih, prav tako pa tudi številčnost proizvajalcev (rastline) in razgrajevalcev na spodnjih trofičnih nivojih. Pomemben dejavnik, ki vpliva na uravnavanje številčnosti znotraj teh trofičnih nivojev, je tudi medvrstno tekmovanje (interspecifična kompeticija). Nasprotno od teh pa so od gostote neodvisni procesi, kot je plenilstvo, tisti, ki omejuje-

jo rastlinojedce na srednjem trofičnem nivoju. Po tej hipotezi torej tekmovanje za hrano med rastlinojedci ni pomemben dejavnik njihovega notranjega uravnavanja. Hairston in sodelavci (1960) so bili prepričani, da plenilci na vrhu prehranjevalnega spleta lahko posredno uravnnavajo tudi številčnost in razširjenost primarnih proizvajalcev (rastlin) na spodnjem trofičnem nivoju. Do takšnega modela delovanja ekosistemov je bil kritičen Murdoch (1966), ki je bil prepričan, da je svet »zelen« zato, ker velik del rastlinske biomase ni užiten, saj rastline uporabljajo različne načine (npr. tvorba strupenih ali neokusnih snovi, trnov, bodic), da se branijo pred rastlinojedci. Tako se je Paine (1966) osredotočil na proučevanje plenjenja kot gonične sile, ki naj bi ključno vplivala na strukturiranost in delovanje ekosistemov. Ugotovil je, da so ekosistemi brez ključnih plenilcev manj raznoliki kot ekosistemi, v katerih so plenilci prisotni, saj ključni plenilci (velike zveri) preprečujejo procese, ki bi vodili v prevladovanje ene vrste. Dandanes je znano, da uravnavanje delovanja ekosistemov lahko poteka »od zgoraj navzdol« pa tudi »od spodaj navzgor« (Oksanen in sod. 1981, Fretwell, 1987). Če plenilci uravnnavajo številčnost rastlinojedcev, potem rastlinojedci ne morejo neodvisno uravnnavati številčnosti ali biomase rastlin. Tako je obseg vegetacije v ekosistemih v prvi vrsti odvisen od količine hranil, vode in sončne svetlobe. Izraz „prehranjevalna (trofična) kaskada“ je prvi uporabil Paine (1980), pomeni pa interakcijo (odnos) med plenilcem in plenom, katerega posledice se kažejo več kot eno stopnjo navzdol po prehranskem spletu. Spremembe številčnosti plenilcev nedvomno vplivajo na količino rastlinske mase, ki poteka prek številnih vmesnih členov in povezav (Pace in sod., 1999, Schmitz in sod., 2000). Posledica odstranitve plenilcev z vrha prehranskega spleta se tako pokaže v povečani številčnosti potrošnikov (rastlinojedcev) in zmanjšanju številčnosti proizvajalcev (rastlin) (Slika 1). Trofične kaskadne učinke so večinoma opisali za vodne ekosisteme, kot so odprti oceani (Frank in sod., 2005), obalna območja (Estes et al., 1998), jezera (Jeppesen in

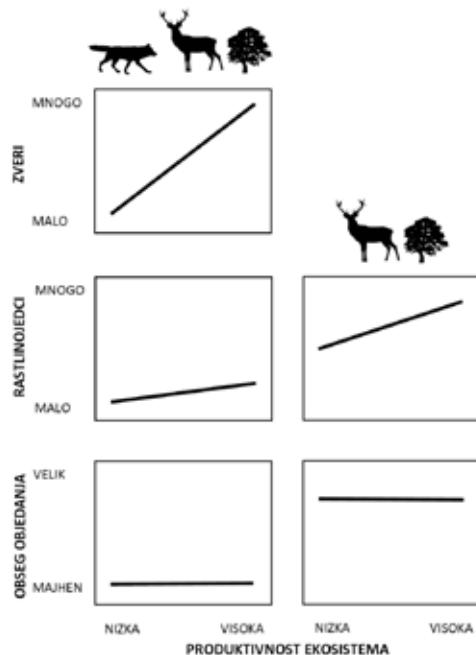
Pregledni znanstveni članek

sod., 1998) in tekoče vode (Huryn, 1998). Odnosti, pri katerih prihaja do trofičnih kaskad, so v kopenskih ekosistemih manj očitni, saj se lahko zadušijo v množici zapletenih medsebojnih vplivov, značilnih za kopensko okolje (Strong, 1992, Polis in Strong, 1996) ali pa zaradi velikega števila vsejedih (omnivorih) vrst, ki so prav tako značilnost številnih kopenskih prehranjevalnih spletov (Pace in sod., 1999). Kljub temu pa trofične kaskade poznamo tudi v kopenskih

ekosistemih (Schmitz in sod., 2000), a so v večini primerov opisani le kaskadni učinki, ki jih povzročajo nevretenčarski plenilci (Spiller in Schoener, 1994, Shurin in sod., 2002). Dejstvo je, da je delovanje kopenskih ekosistemov lahko precej bolj zapleteno od preprostih konceptov regulacije »od zgoraj navzdol« ali »od spodaj navzgor« (Dawes-Gromadzki, 2002).

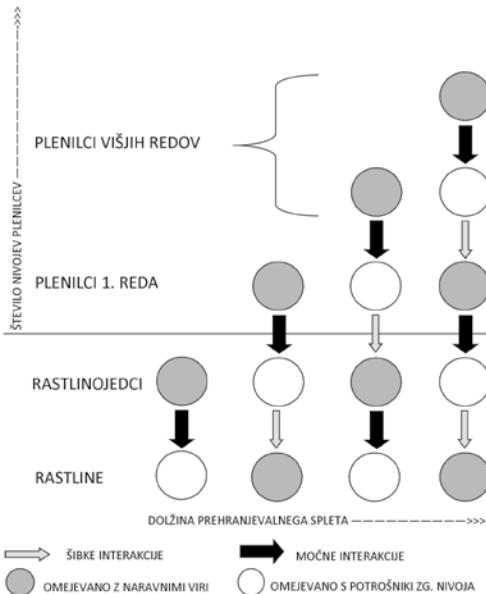
2 Število trofičnih nivojev

Hipotezo treh trofičnih nivojev, ki so jo predstavili Hairston in sodelavci (1960), so nadgradili tako, da so uvedli več nivojev plenilcev (Oksanen in sod., 1981, Fretwell 1987). Moč interakcij plenilec–rastlinojedec–rastlina se tako razlikuje glede na število nivojev plenilcev v ekosistemu (Fretwell, 1987). Ko je to število liho – na primer: en ali trije nivoji plenilcev – bodo interakcije rastlina–rastlinojedec šibke, nasprotno pa sodo število nivojev plenilcev zagotavlja močne interakcije rastlina–rastlinojedec (Slika 2). Estes in sodelavci (1998) so pokazali na zmanjševanje polj morskih alg, ki je sledilo po povečanju populacij rastlinojedih morskih ježkov (*Strongylocentrotus spp.*), ki so glavna hrana morskih vider (*Enhydra lutris*), potem, ko je v ekosistem vstopil nov nivo plenilcev, orke – kiti ubijalci (*Orcinus orca*), in povečali plenilski pritisk na morske vidre (Slika 3).



Slika 1: Koncept delovanja trofičnih kaskad v danih hipotetičnih gostotah plenilcev na parkljarje ter obseg objedenja rastlin v gradientu produktivnosti okolja (levo) in vpliv odsotnosti plenilcev na gostote parkljarjev in posredno na obseg objedenja rastlin (desno) (povzeto po Riple in Beschta, 2012; Oksanen, 1992; Oksanen in sod., 1981)

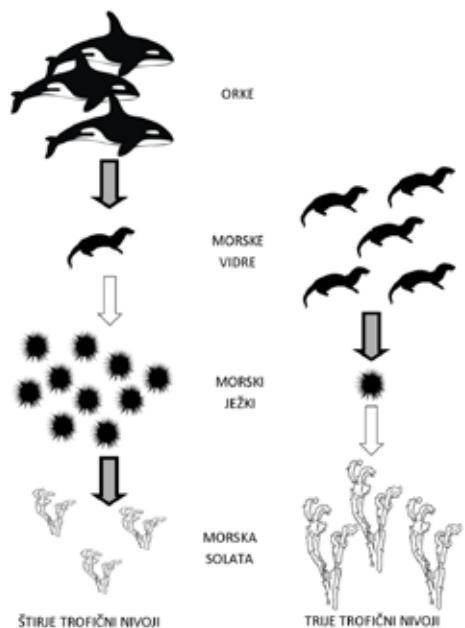
Figure 1: Conceptual diagram of trophic cascades showing hypothesized predator densities, herbivore densities and plant damage for populations across a productivity gradient in the presence (left column) and absence (right column) of large predators (based on Riple in Beschta 2012; Oksanen 1992; Oksanen et al. 1981)



Vpliv velikih plenilcev na delovanje ekosistemov

Slika 2: Grafični prikaz Fretwellove teorije vpliva dolžine prehranjevalne verige pri uravnavanju ekosistemov »od zgoraj navzdol«. Kogi predstavljajo vrste ali skupine vrst znatno posameznega trofičnega nivoja. Z večanjem števila nivojev plenilcev moč interakcij med rastlinojedci in rastlinami alternira med šibkimi (pri lihem številu nivojev) in močnimi interakcijami (pri sodem številu nivojev plenilcev) (Fretwell, 1987, povzeto po Estes in sod. 2001).

Figure 2: A graphical synopsis of Fretwell's theory of food chain length in systems under "top-down" control. The circles represent species or groups of species within particular trophic levels. As the food chain (number of levels of predators) becomes progressively longer, the plant-herbivore interactions alternate between being weak at even number of predator levels and strong at odd number of predator levels (Fretwell 1987, based on Estes et al. 2001).



Slika 3: Spremembe v ekosistemu, ki so nastale potem, ko je v ekosistem vstopil nov nivo plenilcev, orke (*Orca*), ki so povečali plenilski pritisk na morske vidre (*Enhydra lutris*). Temu je sledilo povečanje populacij rastlinojedih morskih ježkov (*Strongylocentrotus spp.*), ki so glavna hrana morskih vider, ter zmanjšanje polj morskih alg, s katerimi so se hranili morski ježki (povzeto po: Estes in sod., 1998).

Figure 3: Changes in the ecosystem indicated declines of marine kelp forests after an increase of herbivorous sea urchins (*Strongylocentrotus spp.*), the main food for the aquatic sea otter (*Enhydra lutris*), after a new top predator, the killer whale (*Orca*), entered the ecosystem and increased the predation on the sea otter (after Estes et al. 1998).

3 Gostotno ali vedenjsko pogojeni posredni vplivi plenilcev na rastlinstvo (posredne trofične kaskade)

Posredni učinki plenilcev na rastline so lahko: (1) zaradi sprememb v gostoti plena zaradi plenjenja, znane kot **gostotno pogojene posredne interakcije**, ali (2) zaradi izogibanja rastlinojedcev pred plenilci, znane kot **vedenjsko pogojene posredne interakcije** (Abrams, 1995).

4 Trofične kaskade, ki jih povzročajo velike zveri

Trofične kaskadne vplive velikih zveri v kopenskih ekosistemih, ki so posledica vpliva na gostote njihovega plena, je raziskovalcem uspelo dokazati le v nekaj študijah. V Narodnem parku Banff v Kanadi so Hebblewhite in sodelavci (2005) raziskovali vpliv plenjenja volka na: populacijsko gostoto jelenjadi (*Cervus canadensis*), rast ameriške trepetlike (*Populus tremuloides*) in vrbovij (*Salix spp.*), številčnost kanadskega bobra (*Castor canadensis*) ter gostoto in vrstno pestrost obvodnih vrst ptic pevk. Podobno kot pozneje v Yellowstonskem narodnem parku so našli dokaze, ki potrjujejo trofične kaskade, ki so posledica prisotnosti volkov. Ob odsotnosti volkov se je zmanjšalo priraščanje ameriške trepetlike, vrbovij, prav tako pa so se zmanjšale tudi gostota kanadskega bobra, vrstna pestrost in številčnost obrežnih vrst ptic pevk. Primerljive študije v Wyomingu v ZDA so pokazale, da je iztrebljenje grizlja (*Ursus arctos*) in volka vplivalo na povečanje populacijskih gostot losa (*Alces alces*), kar je posledično povzročilo spremembe v vegetacijski združbi (Berger in sod., 2001). Vrbovja so bila v povprečju višja in bolj razširjena na območjih, kjer so bile gostote losa omejene z lovom s strani človeka, v primerjavi z območji, kjer njihovih plenilcev in lova sploh ni bilo. Prav tako so ugotovili več vrst gnezdečih ptic in njihovih gostot na območjih z manjšo gostoto losa, kar je kazalo na uravnavanje tega ekosistema s procesi »od zgoraj navzdol« (Berger in sod., 2001). Podobni odnosi med rastlinojedci in ptiči obvodnih biotopov so se pokazali

tudi na območjih neograjenih pasišč domačih pašnih živali (Dobkin in sod., 1998). McLaren in Peterson (1994) sta menila, da populacijska nihanja volkov na otoku Isle Royale v ZDA uravnavajo številčnost losa, ki neposredno vplivajo na številčnost balzamovca (*Abies balsamea*). Vendar poznejše raziskave o Isle Royale niso podprle predpostavk o uravnavanju tega ekosistema s procesi »od zgoraj navzdol« prek vpliva volka na losa in naprej na gozdove balzamovca. Vucetich in sodelavci (2002) so menili, da na populacijsko dinamiko losa vplivajo procesi »od spodaj navzgor« pa tudi »od zgoraj navzdol«. Analize dinamike volk – los na otoku Isle Royale so pokazale, da lahko več populacijske dinamike losa pojasnimo s procesi »od spodaj navzgor« (številčnost balzamovca (hrana)) kot s procesi »od zgoraj navzdol« (plenjenje volkov). Še več vpliva na populacijsko dinamiko losa pa so lahko razložili z nihanjem abiotiskih dejavnikov (pomladne temperature in severnoatlantska oscilacija (NAO) (ciklično nihanje podnebja na omenjenem območju)) (Vucetich in Peterson, 2004). Kljub temu pa je velik del nihanja losovih populacij še vedno nepojasnen. Vucetich in Peterson (2004) menita, da bi bili lahko snežne razmere, zaparazitiranost ali kakovost prehrane dejavniki, s katerimi bi lahko pojasnili preostali del populacijske dinamike. Eden od morebitnih dejavnikov, ki bi lahko vplival na populacijsko dinamiko losa, bi bilo lahko tudi starostno selektivno plenjenje volkov na losa. Če bi se izkazal kot pomemben, bi to kazalo na uravnavanje »od zgoraj navzdol«. Vucetich in Peterson (2004) sta pojasnjevala nasprotujoče si rezultate študij ekosistema Isle Royale kot posledico prejšnjih analiz (McLaren in Peterson, 1994), v katerih so se osredotočili na to, kako povprečna številčnost volkov vpliva na povprečno številčnost losa. Slabo pa so bili proučeni učinki plenjenja v razmerah, ki odstopajo od teh povprečij. Torej je bil v posameznih obdobjih odnos med številčnostjo volka in losa drugačen od povprečnih korelacij dolgoletnih podatkov in teh odstopanj niso nikoli uspeli pojasniti. Podobno so raziskovali učinke odsotnosti (tam iztreb-

ljenih) jaguarja (*Felis onca*) in pume (*Felis concolor*) na otoku Barro Colorado v Panami in jih primerjali z območjem Cosha Cashu v Periju, kjer sta oba plenilca še vedno prisotna (Wright in sod., 1994). Vpliva teh velikih mačk na biomaso plenskih vrst jim ni uspelo dokazati, a to ne pomeni, da uravnavanje »od zgoraj navzdol« ni pomembno. Ena od razlag, zakaj te regulacije, to je učinka jaguarja in pume na plenske vrste ne zaznamo, je, da je prostor, kjer so iztrebili velike mačke, zelo degradiran, hkrati pa poteka intenziven krivolov na rastlinojede vrste (Wright in sod., 1994).

Posredni učinek zveri na rastline je lahko odvisen od rabe naravnih virov in prostora plenskih vrst, na katerega lahko vpliva prisotnost plenilcev, njihova raba prostora in način lova (Schmitz in sod., 2004). Različni plenilci lahko vplivajo na isti plen na različne načine, prav tako pa lahko imajo plenske vrste različno protiplenilsko vedenje pred različnimi plenilci. Vedenjsko pogojene trofične kaskade, ki jih povzročajo nevretenčarji v kopenskih ekosistemih, so prikazali v številnih študijah (glej: Schmitz in sod., 2004). Znanstveno raziskanih primerov vedenjsko pogojenih kaskadnih učinkov, ki jih povzročajo velike zveri v kopenskih ekosistemih, je razmeroma malo, a so jih v nekaterih študijah uspeli jasno pokazati (npr. Post in sod., 1999, Ripple in sod., 2001). Jelenjad (*Cervus elaphus canadensis*) v Narodnem parku Yellowstone se je po ponovni naselitvi volkov začela izogibati sestojev ameriške trepetlike na območjih, ki jih pogosto uporabljajo volkovi (Ripple in Larsen, 2000, Ripple in sod., 2001). Volkovi so tako vplivali na spremenjeno rabo prostora jelenjadi in posredno pospešili obnovo sestojev trepetlike. Na otoku Isle Royale se je velikost volčjih tropov spremenjala v odvisnosti od snežnih razmer, ki so posledica severnoatlantske oscilacije (Post in sod., 1999). Od velikosti volčjega tropa je bila odvisna njihova stopnja plenjenja losov, ki je v končni fazi določala stopnjo objedanja balzamovca (Post in sod., 1999). Na objedanje lahko vpliva tudi spremenjeno razmerje med iskanjem hrane in pozornostjo plena, ko se ob prisotnosti

plenilca zmanjša delež prehranjevalnih aktivnosti (Abrams, 1984). Ta učinek se je pokazal po ponovni naselitvi volkov v Yellowstone, ko se je stopnja pozornosti pri jelenjadi in bizonih (*Bison bison*) izrazito povečala (Laundré in sod., 2001). Menijo celo, da te vedenjske spremembe v večji meri vplivajo na njihovo ekologijo kot pa plenjenje volkov samo (Laundré in sod. 2001). Na intenzivnost pritiska plenilcev na plenske vrste lahko vpliva tudi razpoložljivost varnih zatočišč zanke (Skogland, 1991). Tako se lahko rastlinska biomasa poveča na območjih, kjer ni na voljo dovolj ustreznegra kritja za plenske vrste, ter zmanjša na območjih, kjer je kritja dovolj. Tveganje, da postane plen plenilca, lahko vpliva tudi na nekatere druge spremembe v obnašanju plenskih vrst, na primer: spremenjeno prehrano, spremenjene časovne vzorce prehranjevanja, rabe prostora ali izbire prostorskih krp (Lima in Dill, 1990). Na primer: volkovi se na robovih svojih teritorijev zadržujejo manj časa in tako zmanjšajo tveganje za usodna srečanja z volkovi iz sosednjih tropov (Mech, 1977). Tako lahko pojasnimo, zakaj so belorepi jeleni (*Odocoileus virginianus*) številčnejši na robnih volčjih teritorijev v primerjavi z osrednjimi deli njihovih teritorijev (Rogers in sod., 1980). Podobne učinke vedenjsko pogojenih posrednih (kaskadnih) učinkov volkov (spremenjeno vedenje parkljarjev) na vegetacijo so ugotovili v Narodnem parku Jasper v Kanadi, kjer so se po ponovni rekolonizaciji volka začeli v bližini pogosto uporabljenih volčjih stečin pojavljati novi sestoji mladja ameriške trepetlike.

Spremljanje in zadrževanje krokarjev (*Corvus corax*) v bližini volkov pozimi v severni Ameriki je prehranjevalna strategija krokarjev, ki jim omogoča zgodnje odkrivanje ostankov volčjega plena (Stahler in sod., 2002). Iztrebljenje velikih zveri je povzročilo tudi spremembe obnašanja pri losu. Na območjih, kjer ni volkov, se losi ne odzivajo na oglašanje krokarjev, ki je bilo prej povezano s tveganjem za plenjenje volkov (Berger, 1999). Ugotovili so, da so se parkljarji po »vrnitvi« plenilcev hitro naučili in prilagodili svoje vedenje, s čimer so zmanjšali tveganje za

plenjenje. Tako so zaznali spremenjeno vedenje pri losih, ki so tako zmanjšali grizljevo plenjenje (Berger in sod., 2001). Nasprotno pa v Skandinaviji niso zaznali vedenjskih sprememb pri losih po ponovni vrnitvi volka (Sand in sod., 2006). Odsotnost protiplenilskega vedenja so pojasnjevali z dejstvom, da je v Skandinaviji glavni dejavnik smrtnosti losa lov in ne plenjenje velikih zveri.

5 Intenzivnost procesov »od zgoraj navzdol«

Intenzivnost procesov, ki uravnavajo ekosisteme »od zgoraj navzdol«, je večja pri morskih in jezerskih ekosistemih v primerjavi s kopenskimi in ekosistemi tekočih voda (Shurin in sod., 2002, vendar glej: Schmitz in sod., 2000). Rastlinska biomasa se praviloma poveča v prisotnosti plenilcev, vendar je ta učinek na splošno manjši od predvidenega učinka plenilcev na rastlinojedce (Spiller in Schoener, 1994, Schmitz in sod. 2000). Šibkost regulacijskih procesov »od zgoraj navzdol« v kopenskih ekosistemih se je ohranila tudi, če je bila številčnost rastlinojedcev zmanjšana v enakem obsegu kot v vodnih ekosistemih (Shurin in sod., 2002). Razloge za močnejše uravnavanje »od zgoraj navzdol« v vodnih ekosistemih najpogosteje vidijo kot posledico razlik v velikosti organizmov, produktivnosti, hranilni vrednosti primarnih proizvajalcev in v deležu mase, ki je užitna za rastlinojedce v vodi in na kopnem. Kljub temu pa so lahko razlike znotraj ekosistemov večje kot med različnimi ekosistemi (Shurin in sod., 2002).

6 Kompenzatorni mehanizmi

Učinki trofičnih kaskad se lahko izničijo ali zmanjšajo s kompenzatornimi mehanizmi, ki preprečujejo širjenje učinkov navzdol po prehranskem spletu. Kompenzacija je odvisna od možnosti posameznika, da se odzove na plenjenje, ter od raznolikosti in kompleksnosti prehranjevalnih spletov (Polis in Strong, 1996).

Rastlinojedci imajo sposobnost zmanjševanja rastlinske biomase (Bond in Loffell, 2001). Vendar na globalnem nivoju relativno malo vplivajo na kopenske rastline; verjetno so vplivi pomembnejši na lokalnih nivojih (Polis, 1999). Procesi regulacije s plenilci »od zgoraj navzdol« se lahko preprečijo s sezonskim sprememjanjem v prostorski razporeditvi rastlinojedov, kot so selivske vrste parkljarjev (npr. karibu (*Rangifer tarandus*)) (Skogland, 1991, Mduma in sod., 1999). Messier (1995) je za losa, kot neselivskega rastlinojeda v tristopenjskem ekosistemu, katerega številčnost uravnavajo plenilci, ugotsvil, da letna dostopnost hrane le malo vpliva na njegovo številčnost. Nasprotno pa se karibu kot selivska vrsta izogiba plenjenju/regulaciji plenilcev in dosega visoke gostote ter tako pomebno vpliva na rastlinsko produkcijo na teh območjih (Messier, 1995). Po drugi strani pa sezonske selitve parkljarjev zagotavljajo sezone z manj pašnega pritiska, ki omogoči rastlinam, da si opomorejo od visoke intenzivnosti objedanja.

7 Odziv rastlin

Ko iz okolja odstranimo velike zveri, so lahko posredni vplivi na različne skupine rastlin različni. Največje spremembe v zmanjšanju biomase so značilne za rastlinske vrste, s katerimi se selektivno hranijo rastlinojedci, katerih populacije so bile prej izpostavljene plenilskemu pritisku in so posledično dosegale manjše populacijske gostote (Polis, 1999). Številni dejavniki, kot so obramba rastlin pred objedanjem (kemična, mehanska), pomanjkanje hrane, abiotski dejavniki, prostorska in časovna heterogenost razporejanja velikih zveri, znotrajvrstne in medvrstne interakcije (teritorialnost, znotrajcehovsko plenjenje), tudi plenjenje, zmanjšujejo stopnjo objedanja parkljarjev (Polis, 1999). Biomasa rastlin, ki jih rastlinojedi prednostno izbirajo pri prehranjevanju, se po navadi zmanjšuje, odstranitev velikih zveri pa lahko vodi do povečanja biomase neužitnih rastlin, kar je posledica zmanjšanega medvrstnega tekmovanja z rastlinami, užitnimi za rastlinojede (Schmitz in sod., 2000).

8 Mezopredatorji – srednje velike zveri

Populacijske gostote mezopredatorjev (male in srednjevelike zveri) se lahko povečajo, če iz okolja odstranimo velike zveri. Le-te lahko negativno vplivajo na manjši plen zaradi zmanjšane stopnje plenilskega pritiska velikih zveri na manjše (znotrajcehovsko plenjenje) (Palamares in sod., 1994). Ta učinek so dokazali v narodnem parku Yellowstone, kjer se je po ponovni naselitvi volka populacija kojota (*Canis latrans*) zmanjšala za 50–90 % (Smith in sod. 2003). Prisotnost volkov pa je pozitivno učinkovala na nekatere druge vrste mezopredatorjev, zlasti na tiste, ki lahko izkoriščajo mrhovino kot vir hrane. V Yellowstone so zime vse kraje, kar naj bi bila posledica podnebnih sprememb, in posledica česar je vse večje pomanjkanje virov hrane za mrhovinarje (Wilmers in Getz, 2005). Vendar pa volkovi v Yellowstone ne zagotavljajo le večje razpoložljivosti ostankov plena (vapiti) za mrhovinarje v primerjavi z drugimi okoljskimi dejavniki (npr. zimsko stradanje) (Wilmers in Getz, 2005), pač pa tudi njihovo enakomernejšo razporeditev prek vsega leta (Wilmers in sod., 2003).

9 Velike zveri – top predatorji

Izguba velikih zveri in posledično povečana številčnost vsejedov ter nadomestitev z drugimi manjšimi plenilci lahko pomembno omejijo ali zmanjšajo vpliv plenjenja in nastajanja trofičnih kaskad kot posledice njihove aktivnosti (Pace in sod., 1999). V borealnih ekosistemih, kjer lose pleni več plenilcev, se po navadi gostota losov zmanjšuje z vsako dodatno plenilsko vrsto, vključno s človekom - lovcom (Gasaway in sod., 1992, Peterson in Ciucci, 2003). Drugi dejavniki, ki vplivajo na pojav trofičnih kaskad, so lahko še kanibalizem znotraj posamezne vrste velikih plenilcev (Polis in Strong, 1996) ali pa plenjenje med vrstami velikih plenilcev (znotrajcehovsko) (Polis in Holt, 1992). Prav tako na pojavljanje in obseg trofičnih kaskad lahko vpliva tudi vrstno selektivno plenjenje s strani velikih zveri. Fretwell (1987) je v svoji razis-

kavi ugotovil, da odstranitev velikih plenilcev, ki se hranijo predvsem z velikimi rastlinojadi, za katere je velika verjetnost pogina zaradi stradanja ali drugih dejavnikov umrljivosti, ni povečala gostote plenskih vrst. Prav tako lahko spremembe v prehranjevanju ene od velikih zveri sprostijo omejitveni učinek drugega plenilca na rastlinojedce, kar lahko povzroči čezmerno pašo/objedanje rastlinstva (Estes in sod., 1998).

10 Razprava

Izraz „trofične kaskade“ je bil uporabljen z različnimi definicijami. Večinoma so trofične kaskade opredeljene kot niz posrednih učinkov plenilcev na rastline/vegetacijo prek vpliva na rastlinojede (Persson, 1999, Schmitz in sod., 2004), v nekaterih primerih pa izraz vključuje tudi horizontalne povezave med vrstami (Pace in sod., 1998). Proučevanja vpliva plenilcev na okolje so pripeljala do spoznanja, da trofične kaskade ne nastajajo le zaradi spremicanja razmerij v populacijskih gostotah med plenilci, rastlinojadi in rastlinami, temveč tudi zaradi sprememb v obnašanju rastlinojedov. Tako je izraz trofična kaskada dobil širšo opredelitev ne le klasično s tremi ravnimi, ki jo je predlagal Hairston sodelavci (1960), po kateri veliki plenilci uravnavajo ekosistem, pač pa na trofične kaskade vplivajo številni dejavniki, kot so podnebje (Post in sod., 1999), človekove dejavnosti (Steneck, 1998), onesnaževanje (Sala in sod., 1998), padavine in hrnila v tleh (Gutiérrez in sod., 1997), pa tudi bolezni (Lindström in sod., 1994).

Večina izmed majhnega števila študij širšega vpliva plenilcev na ekosisteme je potekala v krajskem časovnem odbodaju (Brett in Goldman, 1997). Za boljše poznavanje skupnih učinkov medletnega spremicanja abiotiskih procesov ter vpliva plenilcev na populacijsko dinamiko rastlinojedov pa bi bili nedvomno potrebni dolgorajni poskusi in študije. Vendar pa, kot se je izkazalo v dolgorajni študiji vpliva volkov na rast in razvoj jelke (balzamovca) prek plenjenja losov na otoku Isle Royale, poteka regulacija ekosistema v več procesih: »od zgoraj navzdol«, »od

spodaj navzgor« ter ob cikličnem spreminjanju podnebja (McLaren in Peterson, 1994, Post in sod., 1999, Vucetich in sod., 2002, Vucetich in Peterson, 2004). Kljub temu pa tudi po tej določeni raziskavi še vedno ne znajo pojasnitvi velekega dela sprememb v populacijskih gostotah losov (Vucetich in Peterson, 2004) kljub dejству, da ekosistem na Isle Royale ni tako kompleksen in je tam manjša vrstna pestrost v primerjavi z večino drugih kopenskih ekosistemov.

Za celovito ohranjanje in obnavljanje biotske pestrosti je treba poznavati vlogo velikih plenilcev in ekoloških interakcij, v katere le-ti vstopajo (Ripple in sod., 2001). Znano je, da sta pomorsko ribištvo in svetovno čezmerno izkoriščanje ribnih populacij povzročila velike spremembe in trofične kaskade, ki so povzročile hude posledice za prehranjevalne splete v obalnih ekosistemih (Steneck, 1998). Kaže, da antropogene okoljske spremembe vplivajo na nastajanje novih trofičnih kaskad. Odstranitev, rekolonizacija ali ponovne naselitve velikih zveri iz ekosistemov in vanje imajo lahko velike posledice za druge vrste, in sicer prek gostotno in tudi vedenjsko pogojenih posrednih interakcij. Poznavanje teh posledic je ključnega pomena za upravljanje prostoživečih živali. Razumevanje negativnih učinkov, ki jih povzročajo ljudje na okolje, je tako nujno potrebno za zagotavljanje ciljev trajnostnega upravljanja z okoljem.

11 Zaključek

S katerimi procesi so uravnavani ekosistemi (»od zgoraj navzdol« ali »od spodaj navzgor«), je odvisno od relativnega vpliva omejitvenih dejavnikov (plenilcev) in omejujočih virov (rastline) na strukturo in delovanje živiljenjskih združb (Choquenot in sod., 2001). Tudi svetloba in podnebje določata »zelenost« Zemlje, pri tem pa ima dandanes človek zelo pomembno vlogo pri oblikovanju ekosistemov (Polis, 1999). O trofičnih kaskadah so večinoma poročali pri manjših plenilcih, predvsem nevretenčarjih, in v preprostih ekosistemih. Tudi kadar velike zveri pomembno vplivajo na ekosistem (»od zgo-

raj navzdol«), pogosto ni jasno, ali se ta vpliv kaže v trofičnih kaskadah, ki vplivajo na nižje, nesosednje trofične nivoje. Kompenzatorni mehanizmi in interakcije znotraj in med sosednjimi prehranjevalnimi ravnimi lahko preprečijo njihovo širjenje navzdol po prehranjevalnem spletu. Zaradi zapletenosti ekosistemov pa je težko napovedati, kdaj bodo velike spremembe v ekosistemu (trofičnih kaskad) zares nastale.

12 Summary

It has been widely debated since the 1960's whether ecosystems are regulated by top-down or bottom-up processes. Hairston et al. (1960) proposed the three-trophic-level hypothesis (also called the HSS-hypothesis after the author's last names). They were the first to suggest that because "the world is green", it is obviously not overgrazed by herbivores. Therefore, if it is not food that limits herbivores, it must be predation. Consequently, they concluded that density dependent processes control predators at upper trophic levels as well as producers and decomposers at lower trophic levels. Also, interspecific competition does occur at those trophic levels. In turn, density independent processes like predation limit herbivores in the middle level. Following this, herbivores do not compete for food.

If predators regulate herbivores, herbivores can not regulate plants and the vegetation is therefore regulated by nutrients, water and sunlight. Paine (1980) was the first to use the term 'trophic cascade' but the concept is the same as proposed by Hairston et al. (1960). A trophic cascade is defined as a predator and prey interaction that has effects further down through more than one level in a food web. Plant biomass is ultimately affected by changes in predator abundance via a series of intermediate links (Pace et al. 1999, Schmitz et al. 2000). Removing a top predator will therefore result in a greater abundance of consumers and less abundance of producers.

The three-trophic-level hypothesis presented by Hairston et al. (1960) was extended by intro-

ducing several levels of carnivores by Oksanen et al. (1981) and Fretwell (1987). The strength of carnivore-herbivore-plant interactions will thus vary with the number of carnivore levels in an ecosystem (Fretwell 1987). Indirect effects of predators on plants may be due to changes in prey density because of predation, known as density-mediated indirect interactions, or evasive behaviour of herbivores known as behavioural-mediated indirect interactions (Abrams 1995). A few studies have been able to demonstrate density-mediated trophic cascades caused by large carnivores in terrestrial ecosystems. At Banff National Park, Canada, Hebblewhite et al. (2005) investigated effects of wolf (*Canis lupus*) predation on elk (*Cervus elaphus*) population density, aspen (*Populus tremuloides*) and willow (*Salix spp.*) recruitment and browse intensity, beaver (*Castor canadensis*) density as well as riparian songbird diversity (evenness and abundance). They found evidence that supported a trophic cascade caused by wolves' presence. Wolf exclusion decreased aspen recruitment and willow production as well as beaver density and riparian songbird diversity and abundance. A comparable study in Wyoming, USA showed that the extinction of grizzly bears (*Ursus arctos*) and wolves resulted in high densities of moose (*Alces alces*) that in turn caused changes in the vegetation community (Berger et al. 2001). Willows were taller and had a greater volume in areas where moose densities were limited by humans as compared to areas without predation. Also, species richness of breeding birds and nesting density were higher in areas with lower moose densities and Berger et al. (2001) concluded a regulation by top-down processes in their study area.

However, the latest research conducted on Isle Royale does not support a top-down regulation of wolves on moose and in turn balsam fir. Vucetich et al. (2002) argued that both bottom-up and top-down processes are important processes affecting moose population growth. Vucetich and Peterson's (2004) analysis of wolf-moose dynamics on Isle Royale demonstrated that more

variation in moose population growth rate is explained by bottom-up (balsam fir abundance) rather than top-down processes (wolf predation), but abiotic factors (spring temperature and North Atlantic Oscillation) explained more variation than bottom-up processes. However, most of the variation in moose population growth rate is still unexplained and Vucetich and Peterson (2004) suggested that snow condition, parasites or forage quality might be factors explaining some of this residual variation.

Indirect effect of carnivores on plants may depend on resource and habitat use by prey in relation to the presence of predators as well as predator habitat use and hunting mode (Schmitz et al. 2004). However, multiple predators may affect the same prey in different ways and prey may have different anti-predator behaviour against different predators. Behavioural-mediated indirect effects caused by invertebrates in terrestrial ecosystems have been shown in several studies (see: Schmitz et al. 2004). However, evidences of behavioural-mediated indirect interactions caused by large carnivores in terrestrial ecosystems are few but have been demonstrated by Post et al. (1999) and Ripple et al. (2001). Most of the few trophic cascade experiments that have been conducted have been carried out in a short term perspective (Brett and Goldman 1997). Long-term experiments are necessary to determine the total effects on the ecosystem after manipulation. Also, Polis et al. (1998) as well as Vucetich and Peterson (2004) point out the importance of studying the effects of annual variation in population dynamics due to annual variations in abiotic processes. However, as demonstrated during the long-term study on Isle Royale, USA regarding density-mediated indirect interactions of wolves on balsam fir production through predation on moose, both top-down, bottom-up and climate caused effects have been reported to control the ecosystem.

If ecosystems are regulated by top-down or bottom-up processes depend on the relative influence of limiting factors (predators) and limiting

Pregledni znanstveni članek

resources (producers) on community structure and function (Choquenot et al. 2001). Also, light and climate determines the greenness of the earth, and human activities play a major role in structuring ecosystems (Polis 1999). Trophic cascades are mostly reported from smaller predators, usually invertebrates, and in simple ecosystems. Even when large carnivores regulate

the ecosystem by top-down processes, it is not obvious that this results in trophic cascades and affects lower non-adjacent trophic levels. Compensatory mechanisms and interactions within and between adjacent trophic levels may prevent effects to propagate down the food web. The complexity of ecosystems makes it hard to predict when trophic cascades will occur.

13 Viri

- Abrams, P. A., 1984. Foraging time optimization and interactions in food webs. *The American Naturalist* 124: 80–96.
- Abrams, P. A., 1995. Implications of dynamically variable traits for identifying, classifying, and measuring direct and indirect effects in ecological communities. *The American Naturalist* 146: 112–134.
- Berger, J., 1999. Anthropogenic extinction of top carnivores and interspecific animal behaviour: implications of the rapid decoupling of a web involving wolves, bears, moose and ravens. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 266: 2261–2267.
- Berger, J., Stacey, P. B., Bellis, L. and Johnson, M. P., 2001. A mammalian predator-prey imbalance: Grizzly bear and wolf extinction affect avian neotropical migrants. *Ecological Applications* 11: 947–960.
- Berger, J., Swenson, J. E. and Persson, I. L., 2001. Recolonizing Carnivores and Naive Prey: Conservation Lessons from Pleistocene Extinctions. *Science* 291: 1036–1039.
- Bond, W. J. and Loffell, D., 2001. Introduction of giraffe changes acacia distribution in a South African savanna. *African Journal of Ecology* 39: 286–294.
- Brett, M. T. and Goldman, C. R., 1997. Consumer versus resource control in freshwater pelagic food webs. *Science* 275: 384–386.
- Choquenot, D., Krebs, C. J., Sinclair, A. R. E., Boonstra, R. and Boutin, S., 2001. Vertebrate community structure in the boreal forest. - In: Krebs, C. J., Boutin, S. and Boonstra, R. (eds.), *Ecosystem dynamics of the boreal forest: the Kluane project*. Oxford University Press, pp. 437–462.
- Dawes-Gromadzki, T. Z., 2002. Trophic trickles rather than cascades: Conditional top-down and bottom-up dynamics in an Australian chenopod shrubland. *Austral Ecology* 27: 490–508.
- Dobkin, D. S., Rich, A. C. and Pyle, W. H., 1998. Habitat and avifaunal recovery from livestock grazing in a riparian meadow system of the northwestern Great Basin. *Conservation Biology* 12: 209–221.
- Estes, J. A., Tinker, M. T., Williams, T. M. and Doak, D. F., 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282: 473–476.
- Frank, K. T., Petrie, B., Choi, J. S. and Leggett, W. C., 2005. Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science* 308: 1621–1623.
- Fretwell, S. D., 1987. Food-Chain Dynamics - the Central Theory of Ecology. *Oikos* 50: 291–301.
- Gasaway, W. C., Boertje, R. D., Grangaard, D. V., Kelleyhouse, D. G., Stephenson, R. O. and Larsen, D. G., 1992. The Role of Predation in Limiting Moose at Low-Densities in Alaska and Yukon and Implications for Conservation. *Wildlife Monographs*: 1–59.
- Gutierrez, J. R., Meserve, P. L., Herrera, S., Contreras, L. C. and Jaksic, F. M., 1997. Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semiarid zone. *Oecologia* 109: 398–406.
- Hirston, N. G., Smith, F. E. and Slobodkin, L. B., 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist* 94: 421–425.
- Hebblewhite, M., White, C. A., Nietvelt, C. G., McKenzie, J. A., Hurd, T. E., Fryxell, J. M., Bayley, S. E. and Paquet, P. C., 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology* 86: 2135–2144.
- Huryn, A. D., 1998. Ecosystem-level evidence for top-down and bottom-up control of production in a grassland stream system. *Oecologia* 115: 173–183.
- Jeppesen, E., Sondergaard, M., Jensen, J. P., Mortensen, E., Hansen, A. M. and Jorgensen, T., 1998. Cascading trophic interactions from fish to bacteria and nutrients after reduced sewage loading: An 18-year study of a shallow hypertrophic lake. *Ecosystems* 1: 250–267.
- Laundre, J. W., Hernandez, L. and Altendorf, K. B., 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the „landscape of fear“ in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1401–1409.
- Lima, S. L. and Dill, L. M., 1990. Behavioral Decisions Made Under the Risk of Predation - A Review and Prospective. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619–640.

Pregledni znanstveni članek

- Lindstrom, E. R., Andren, H., Angelstam, P., Cederlund, G., Hornfeldt, B., Jaderberg, L., Lemnell, P. A., Martinsson, B., Skold, K. and Swenson, J. E., 1994. Disease Reveals the Predator - Sarcoptic Mange, Red Fox Predation, and Prey Populations. *Ecology* 75: 1042–1049.
- McLaren, B. E. and Peterson, R. O., 1994. Wolves, Moose, and Tree-Rings on Isle Royale. *Science* 266: 1555–1558.
- Mduma, S. A. R., Sinclair, A. R. E. and Hilborn, R., 1999. Food regulates the Serengeti wildebeest: a 40-year record. *Journal of Animal Ecology* 68: 1101–1122.
- Mech, L. D., 1977. Wolf-Pack Buffer Zones as Prey Reservoirs. - *Science* 198: 320–321. Messier, F. 1995. Trophic Interactions in Two Northern Wolf-Ungulate Systems. *Wildlife Research* 22: 131–146.
- Murdoch, W. W., 1966. Community structure, population control, and competition: a critique. *The American Naturalist* 100: 219–226.
- Oksanen, L., Fretwell, S. D., Arruda, J. and Niemelä, P., 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist* 118: 240–261.
- Pace, M. L., Cole, J. J. and Carpenter, S. R., 1998. Trophic cascades and compensation: Differential responses of microzooplankton in whole-lake experiments. *Ecology* 79: 138–152.
- Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R. and Kitchell, J. F., 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 483–488.
- Paine, R. T., 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100: 65–75.
- Paine, R. T., 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49: 667–685.
- Palomares, F., Gaona, P., Ferreras, P. and Delibes, M., 1995. Positive Effects on Game Species of Top Predators by Controlling Smaller Predator Populations - An Example with Lynx, Mongooses, and Rabbits. *Conservation Biology* 9: 295–305.
- Persson, L., 1999. Trophic cascades: abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. *Oikos* 85: 385–397.
- Peterson, R. O. and Ciucci, P., 2003. The Wolf as a Carnivore. In: Mech, L. D. and Boitani, L. (eds.), *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, pp. 104–130.
- Polis, G. A. and Holt, R. D., 1992. Intraguild Predation - the Dynamics of Complex Trophic Interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 7: 151–154.
- Polis, G. A. and Strong, D. R., 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147: 813–846.
- Polis, G. A., 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. - *Oikos* 86: 3–15.
- Post, E., Peterson, R. O., Stenseth, N. C. and McLaren, B. E., 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature* 401: 905–907.
- Ripple, W. J. and Larsen, E. J., 2000. Historic aspen recruitment, elk, and wolves in northern Yellowstone National Park, USA. *Biological Conservation* 95: 361–370.
- Ripple, W. J., Larsen, E. J., Renkin, R. A. and Smith, D. W., 2001. Trophic cascades among wolves, elk and aspen on Yellowstone National Park's northern range. *Biological Conservation* 102: 227–234.
- Rogers, L. L., Mech, L. D., Dawson, D. K., Peek, J. M. and Korb, M., 1980. Deer distribution in relation to wolf pack territory edges. *Journal of Wildlife Management* 44: 253–258.
- Sala, E., Boudouresque, C. F. and Harmelin-Vivien, M., 1998. Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos* 82: 425–439.
- Sand, H., Wikner, C., Wabakken, P. and Liberg, O., 2006. Cross-continental differences in patterns of predation: will naive moose in Scandinavia ever learn? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273: 421–427.

Pregledni znanstveni članek

- Schmitz, O. J., Hamback, P. A. and Beckerman, A. P., 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants. *American Naturalist* 155: 141–153.
- Schmitz, O. J., Krivan, V. and Ovadia, O., 2004. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7: 153–163.
- Shurin, J. B., Borer, E. T., Seabloom, E. W., Anderson, K., Blanchette, C. A., Broitman, B., Cooper, S. D. and Halpern, B. S., 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* 5: 785–791.
- Skoglund, T., 1991. What Are the Effects of Predators on Large Ungulate Populations. *Oikos* 61: 401–411.
- Smith, D. W., Peterson, R. O. and Houston, D. B., 2003. Yellowstone after wolves. *Bioscience* 53: 330–340.
- Spiller, D. A. and Schoener, T. W., 1994. Effects of Top and Intermediate Predators in A Terrestrial Food-Web. *Ecology* 75: 182–196.
- Stahler, D., Heinrich, B. and Smith, D., 2002. Common ravens, *Corvus corax*, preferentially associate with grey wolves, *Canis lupus*, as a foraging strategy in winter. *Animal Behaviour* 64: 283–290.
- Steneck, R. S., 1998. Human influences on costal ecosystems: does overfishing create trophic cascades? *Trends in Ecology & Evolution* 13: 429–430.
- Strong, D. R., 1992. Are Trophic Cascades All Wet - Differentiation and Donor-Control in Speciose Ecosystems. *Ecology* 73: 747–754.
- Vucetich, J. A., Peterson, R. O. and Schaefer, C. L., 2002. The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology* 83: 3003–3013.
- Vucetich, J. A. and Peterson, R. O., 2004. The influence of top-down, bottom-up and abiotic factors on the moose (*Alces alces*) population of Isle Royale. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271: 183–189.
- Wilmers, C. C., Crabtree, R. L., Smith, D. W., Murphy, K. M. and Getz, W. M., 2003. Trophic facilitation by introduced top predators: grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology* 72: 909–916.
- Wilmers, C. C. and Getz, W. M., 2005. Gray wolves as climate change buffers in Yellowstone. *Plos Biology* 3: 571–576.
- Wright, S. J., Gompper, M. E. and Deleon, B., 1994. Are Large Predators Keystone Species in Neotropical Forests - the Evidence from Barro-Colorado Island. *Oikos* 71: 279–294.

Zoohorija - raznašanje semen s pomočjo živali

Zoochory - seed dispersal by animals

Matija Stergar

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire,
Večna pot 83, 1000 Ljubljana; matija.stergar@bf.uni-lj.si

Izvleček

Raznos semena vstran od starševske rastline pomeni za starševsko in hčerinske rastline večjo možnost preživetja in uspešnega razmnoževanja. Zoohorija – raznos semena s pomočjo živali – je poleg anemohorije (raznos z vetrom) najpogosteji način raznosa semena in ima tudi številne prednosti na nivoju rastlinskih populacij, vrst, združb in celotnih ekosistemov. V prispevku se bomo seznanili s pregledom glavnih oblik zoohorije in prilagoditvami rastlin nanjo, pomenom posameznih živalskih skupin in vrst za zoohorijo. Pri tem smo se omejili na tiste, pri nas živeče vrste, ki so med najpomembnejšimi za opravljanje zoohorije, hkrati pa prek upravljanja z njihovimi populacijami in/ali prek posegov v prostor najbolj podvržene človekovim vplivom; to so nekatere vrste ptičev, zveri in prostoživečih parkljarjev. Povzeti so nekateri najpomembnejši vplivi zoohorije v ekosistemih, med katerimi so tudi vplivi, ki prinašajo neposredne koristi za človeka (npr. v gozdarstvu). Na koncu so izpostavljeni nekateri človekovi vplivi v prostoru, ki lahko vplivajo na zmožnost živalskih vrst za opravljanje zoohorije, ter pomen prepoznavanja teh vplivov.

Ključne besede: raznos semen, zoohorija, epizoohorija, endozoohorija, sinzoohorija, lov, upravljanje s prostorom

Abstract

Seed dispersal increases the survival and reproductive success of parent plants and their offspring. Zoochory – dispersal of seeds by animals is, besides anemochory (seed dispersal by wind), the most common seed dispersal syndrome and has several benefits for plants on the population, species, association and ecosystem levels. This article reviews the main forms of zoochory, plant adaptations on zoochory and the importance of different animal species for zoochory. We focused on native animals of Slovenia that are most important vectors and are at the same time subjected to human influence via management of their populations and/or habitat changes. These are some bird species, carnivores and wild ungulates. Main impacts of zoochory for the ecosystems are summarized, including impacts that have several direct benefits for humans (e.g. in forestry). Finally, we discuss human impacts on the environment that can affect the ability of animal species to perform zoochory and the importance of recognizing these impacts.

Key words: seed dispersal, zoochory, epizoochory, endozoochory, synzoochory, hunting, land use management

1 Uvod

Rastline se razmnožujejo s pomočjo diaspor, t.j. delov rastline, ki se lahko razvijejo v novo rastlino (semena, plodovi, spore, deli korenin in vej). V prispevku bomo obravnavali predvsem raznos (disperzijo) semen in plodov, vendar bomo s pojmom ponekod zaobjeli tudi pojem *spor* pri praprotnicah. S proizvodnjo semen rastlina poskrbi za prenos dednine na potomstvo (Vander Wall in sod., 2005). Skozi evolucijo so rastline razvile semena, ki so zaradi velikosti, oblike, kemijske sestave in drugih značilnosti pretežno mobilna, hkrati pa so razvile mehanizme za raznos semena, t.j. prenos semen vstran od starševske rastline in njihovo prostorsko razpršitev (van der Pijl, 1972; Howe in Smallwood, 1982).

Prenos semena vstran od starševske rastline poteka s pomočjo lastnih mehanizmov rastline ali pa s pomočjo zunanjih biotskih ali abiotiskih dejavnikov, kar pogojujejo različne morfološke značilnosti semena (Howe in Smallwood, 1982; Du in sod., 2009). Glede na vektor (prenašalca) delimo raznos semen na avtohorijo (rastlina sama poskrbi za prenos semena), anemohorijo (raznos s pomočjo vetra), hidrohorijo (raznos s pomočjo vode) in zoohorijo (raznos s pomočjo živali). Pri avtohoriji oz. balističnem (tudi mehanskem) raznosu je seme obdano s plodom, v katerem je shranjena mehanska energija, ki se prenese na seme, da se le-to izstrelji vstran od starševske rastline (Niklas, 1992; Hayashi in sod., 2009). Prilagoditev rastlin na anemohorijo so semena, ki so lahka in posebnih oblik oz. opremljena s strukturami (krilci, laski ipd.), ki nudijo zračni upor in omogočajo prenos z vetrom (van der Pijl, 1972; Willson in Traveset, 2000). Semena, ki se raznašajo s pomočjo vode (hidrohorija), so lahka in odporna proti vodi (van der Pijl, 1972; Kubitzki in Ziburski, 1994). Živali raznašajo semena na različne načine. Epizoohorija je prenos semen na katerem koli zunanjem delu telesa, navadno na dlaki, perju ali med parkljini nog (Sorensen, 1986). Pri endozoohoriji živali namerno ali nenamerno zaužijejo seme in ga

kasneje iztrebijo ali izbljuvajo (Stiles, 2000). Oblika prenosa semena s pomočjo živali je tudi sinzoohorija. Živali zaradi ustvarjanja zalog hrane seme skrijejo, vendar ga iz različnih razlogov nikoli ne zaužijejo, zato lahko vzkali (Vander Wall, 1990).

Raznos semen pomeni številne prednosti za rastlino: (i) povečuje vitalnost starševske rastline zaradi zmanjšane konkurence s potomstvom (Howe in Smallwood, 1982), (ii) odmaknjeno od starševske rastline in prostorska razpršenost semen iz več razlogov pomenita boljše možnosti preživetja in uspešnega razmnoževanja hčerinskih rastlin: a) manjša izpostavljenost patogenim organizmom, parazitom, plenilcem semen in rastlinojedcem, ki svoje aktivnosti navadno osredotočijo tja, kjer sta večji dostopnost in gostota semen ali rastlin (npr. Howe in Smallwood, 1982; Peres in sod., 1997; Hulme in Borelli, 1999), b) zmanjševanje konkurence s sestrskimi rastlinami (potomci istih staršev; zaradi enakega vzorca rabe virov je medsestrska konkurenca praviloma izrazitejša kot med nesorodnimi rastlinami; Ellstrand in Antonovics, 1985; McCall in sod., 1989), c) zmanjševanje možnosti križanja v sorodstvu (Ghiselin, 1974), d) prostorska razpršitev semen omogoča, da vsaj del semen doseže ugodne mikrorastiščne razmere za vzklitje in rast rastline (Platt in Weis, 1985; Reid, 1989).

Hkrati je raznos semen eden ključnih procesov na nivoju populacij rastlin, rastlinskih vrst in rastlinskih združb: (i) predstavlja možnost prostorskega širjenja populacij (Willson in Traveset, 2000), (ii) omogoča nastanek novih populacij (Fenner, 1992; Venable in Brown, 1993; Schupp in Fuentes, 1995), (iii) omogoča prenos genov med populacijami in s tem vpliva na genetsko pestrost populacij (Loveless in Hamrick, 1984; Hamrick in sod., 1993; Herrera in Pellmyr, 2002; Jordano in sod., 2007), (iv) vpliva na dinamiko populacij rastlinskih vrst (Eriksson, 1996; Nathan in Muller-Landau, 2000), (v) vpliva na vrstno sestavo in s tem vrstno pestrost rastlinskih združb (Janzen, 1988; Gill in Beardall,

Pregledni znanstveni članek

2001; Jordano in sod., 2007), (vi) vpliva na prostorsko razporeditev rastlinskih vrst in združb (Cain in sod., 2000; Levin in sod., 2003).

Med navedenimi načini raznosa semena je iz več razlogov verjetno najpomembnejše poznavanje značilnosti zoohorije: (i) navedeni vplivi na nivoju rastlinskih populacij, vrst in združb so bili največkrat izpostavljeni ravno pri zoohoriji (npr. Fenner, 1992; Willson in Traveset, 2000; Jordano in sod., 2007), (ii) poleg anemohorije je zoohorija v svetu prevladajoč način raznosa semen (Howe in Smallwood, 1982), (iii) zaradi številnih rastlinskih in živalskih vrst ter njihovih odnosov je zoohorija najkompleksnejši način raznosa semen, (iv) posledično je zoohorija z vidika sprememb v okolju tudi najbolj občutljiv način prenosa semena, (v) predvsem pa je zoohorija najbolj podvržena človekovim vplivom (npr. Farwig in Berens, 2012; človekovi vplivi pogosteje in močneje zadevajo živali kot pa veter in vodo, predvsem z vidika zmožnosti opravljanja prenosa semena).

Pričujoči prispevek skuša predstaviti temeljne značilnosti zoohorije z vidika rastlin, pomen nekaterih živalskih skupin in vrst, ki so pri nas najpomembnejše za zoohorijo in hkrati najbolj izpostavljene človekovim posegom v prostor, osvetliti nekatere vplive zoohorije v okolju in opozoriti, na katere načine ljudje lahko vplivamo na značilnosti zoohorije in kakšne so lahko posledice teh vplivov.

2 Prisotnost zoohorije v različnih okoljih

Velika večina rastlinskih vrst povsod po svetu je prilagojenih bodisi na raznos semen s pomočjo živali (zoohorija) ali z vetrom (anemohorija), medtem ko sta avtohorija in hidrohorija bistveno redkejša načina raznosa (van der Pijl, 1972). Prevłada zoohorija oz. anemohorije je v različnih prostorskih merilih pogojena z različnimi dejavniki, v najbolj grobem merilu je odvisna od geografske širine, v najbolj finem pa od mikrohabitativnih razmer (Howe in Smallwood,

1982; Wunderle, 1997). V tropskem podnebnem pasu izrazito prevladuje zoohorija, saj je približno 75 % (v različnih območjih od 50 % do 90 %) rastlinskih vrst prilagojenih na to obliko prenosa semen (Howe in Smallwood, 1982). V zmernem podnebnem pasu (Evropa, Severna Amerika, Avstralija) pa je delež zoohornih rastlin 33 % (Howe in Smallwood, 1982) oz. od 0 % do 60 % v različnih območjih (Willson in sod., 1990). Prisotnost zoohorije oz. anemohorije je odvisna tudi od podnebnih razmer v različnih območjih, predvsem od količine padavin oz. vlage. V vlažnejših območjih prevladuje prenos semena s pomočjo vretenčarjev, medtem ko je v bolj sušnih območjih prisotna pretežno anemohorija (Howe in Smallwood, 1982). V puščavah Izraela živali prenašajo semena zgolj 3 % rastlinskih vrst (Ellner in Shmida, 1981). Močni vetrovi, ki so značilni za sušnejša območja, spodbujajo prilagoditev na anemohorijo, medtem ko je v zmerno vlažnih območjih manj vetra in na splošno večje število ter večje gostote živalskih vrst, kar spodbuja prilagoditev rastlin na zoohorijo (Howe in Smallwood, 1982). Prilagojenost rastlin na zoohorijo oz. anemohorijo je pogojena tudi z njihovo pripadnostjo različnim višinskim slojem. V gozdovih zmernega pasu so drevesa zgornjega sloja, ki so bolj izpostavljena vetru, večinoma prilagojena na anemohorijo, medtem ko so vrste podstojne vegetacije pogosteje prilagojene na zoohorijo. Tako je v južni Španiji od 44 % do 62 % (Herrera, 1984) in na vzhodu Severne Amerike 48 % do 90 % (Willson, 1986) podstojnih grmovnih vrst prilagojenih na zoohorijo. Prisotnost zoohorije je lahko odvisna tudi od razvojne stopnje gozdov. Med zgodnjimi in srednjimi sukcesijskimi drevesnimi vrstami (vrste razvijajočih se gozdov, ki še nimajo končne podobe) zmernih gozdov prevladuje raznašanje semen s pomočjo živali, medtem ko je v odraslejših gozdovih zoohorija manj prisotna (Howe in Smallwood, 1982; Willson, 1986; Robinson in Handel, 1993).

3 Oblike zoohorije in prilagoditve rastlin

3.1 Epizoohorija

Epizoohorija ali zunanjega zoohorija je z vidika živali pasivna oblika zoohorije. Medtem ko se živali gibajo skozi vegetacijo, se jim ob stiku z rastlinami plodovi ali semena oprimejo na površino telesa, navadno na dlako, perje ali med parklje nog. Oprijeti plod čez čas samodejno odpade s telesa živali ali pa ga žival zazna in odstrani z gobcem ali drgnjenjem ob trše strukture, po navadi drevesa (Mrotzek in sod., 1999; Stiles, 2000). Različne značilnosti semen oz. plodov ali rastlin omogočajo lažje oprijemanje plodov na telo živali. Najpogostejša prilagoditev rastlin na epizoohorijo je opremljenost plodov s kaveljci, bodicami, laski in podobnimi izrastki ali lepljiva zunanja površina plodov (Sorensen, 1986). Tako prilagojeni plodovi se v primerjavi z gladkimi bistveno bolje oprimejo površine in imajo večjo verjetnost daljšega prenosa (Stiles, 2000; Graae, 2002). Vendar pa se z epizoohorijo lahko prenašajo tudi plodovi brez očitnih morfoloških prilagoditev. Taki gladki plodovi so praviloma manjši (Mrotzek in sod., 1999; Heinken in Raudnitschka, 2002). Njihova prednost je, da – za razliko od plodov z izrastki – niso moteči za žival in je zato manjša verjetnost, da jih žival zazna in odstrani (Sorensen, 1986; Kiviniemi, 1996). Taki plodovi večinoma pripadajo višjim rastlinam, pri katerih je verjetnejše, da se plod oprime hrbtnega kot pa bočnega dela telesa, s čimer se prav tako poveča možnost, da dlje obstane na živali (Graae, 2002). Podobno je uspešen prenos semena pogojen s položajem semen na rastlini. Med epizoohornimi rastlinami so pogostejše take, pri katerih so semena višje vzdolž rastline (Bullock in Primack, 1977; Fischer in sod., 1996). Pomembna je tudi dolžina obdobja, ko so semena na rastlini pripravljena na prenos; rastline z daljšim obdobjem pripravljenosti imajo večjo možnost uspešnega prenosa (Fischer in sod., 1996). Posebne vrste prilagoditev so razvile rastline, katerih plodovi morajo biti najprej prebavljeni in šele nato

postanejo lepljivi, da se lahko oprimejo dlake ali perja. Tak primer so nekateri predstavniki družine *Loranthaceae*, npr. bela omela (Docters van Leuwen, 1954; Sorensen, 1986).

3.2 Endozoohorija

Pri endozoohoriji ali notranji zoohoriji živali semena prenašajo v prebavnih organih. Navadno žival seme ali plod namerno zaužije (aktivna zoohorija) in ga kasneje iztrebi ali izblijuva. Gre za mutualistični odnos oz. vzajemno korist rastline in živali, kjer rastlina pridobi prenos semena, žival pa hrano (Bascompte in Jordano, 2007). Z vidika rastline je prenos semena uspešen, kadar: (i) rastlina uspešno pritegne žival, ki zaužije seme, (ii) žival prenese čim več semen in (iii) sta zagotovljena čim večje preživetje in čim večja kalivost semen (sposobnost semen, da vzkljejo; Stiles, 2000). V ta namen so rastline skozi koevolucijo z živalmi razvile vrsto morfoloških in fizioloških prilagoditev (van der Pijl, 1972; Herrera in Jordano, 1981; Lorts in sod., 2008).

Najočitnejša prilagoditev rastlin, ki služi privabljanju živali, je plod (sadež), ki obdaja seme. Tak plod je bogat z ogljikovimi hidrati, beljakovinami, maščobami, drugimi hranilnimi snovmi in vodo in je zato pomemben prehranski vir številnih živalskih vrst, predvsem iz razreda sesalcev in ptičev pa tudi plazilcev (Howe in Smallwood, 1982). Opozorilni znaki, po katerih živali prepoznajo take plodove, so: barva, barvni kontrasti, vonj, velikost, številnost ali zgoščenost plodov na rastlini in celo zvok, ki nastane ob padcu ploda na tla (van der Pijl, 1972; Iluz, 2011). Plodovi živih barv oz. barv, ki so kontrastne glede na okolico (rdeča, črna), večinoma pritegnejo ptiče, ki za prepoznavanje hrane uporabljajo predvsem vid. Tudi čas obarvanja plodov ob njihovi zrelosti kaže na signalni pomen obarvanosti, saj s pravočasnim obarvanjem rastline zmanjšajo možnost, da bi živali plod zaznale pred njegovo zrelostjo in s tem pripravljenostjo za prenos semena (Wheelwright in Janson, 1985; Schmidt in

Pregledni znanstveni članek

Schaefer, 2004; Osorio in Vorobyev, 2008; Oliveira Barcelos in sod., 2012). Sesalci, ki imajo razmeroma slabo razvit vid in dobro razvit voh ter so pogosto tudi nočno aktivni, plodove prepoznavajo predvsem po vonju. Plodovi, s katerimi se prehranjujejo sesalci, so pogosto tudi večji od plodov, s katerimi se hranijo ptiči (Janson, 1983; Lomascolo in sod., 2008). Odpadanje plodov je prilagoditev, s katero rastline dosežejo boljšo dostopnost plodov živalim in tako večjo možnost prenosa semena. Ta vrsta prilagoditve je namenjena predvsem prenosu s pomočjo sesalcev (Herrera, 1989b).

Tudi za zagotovitev raznosa čim več semen so rastline razvile številne prilagoditve: nekatere so razvile podolgovate (ovalne) plodove, ki imajo ob relativno veliki masi manjši premer in je zato večja verjetnost, da jih zaužijejo tudi manjše živali, s čimer se poveča spekter morebitnih raznašalcev semena (Mazer in Wheelwright, 1993). Po drugi strani so nekatere rastline razvile manjše plodove, ki nosijo več semen, npr. rastline iz rodov jagoda (*Fragaria*) ali robida (*Rubus*). Poleg večjega količinskega prenosa je prednost plodov s številnimi majhnimi semeni tudi večja možnost, da živali semena prebavijo namesto izbljuvajo, kar praviloma pomeni daljšo razdaljo raznosa (Stiles, 2000). Posebna prilagoditev rastline je tudi čas zorenja plodov. Pri nekaterih rastlinskih vrstah na nekaterih območjih zrelost plodov časovno sovpada z gnezdenjem nekaterih ptic (Herrera, 1984; Bas in sod., 2006).

Preživetje semen in njihova kalivost sta odvisna od dejavnikov, ki vplivajo na seme v procesu prehranjevanja in prebavljanja ter od začetnih rastnih razmer, ki jim je seme podvrženo po iztrebljanju. Čas od zaužitja do iztrebljanja živali je za seme ena najbolj kritičnih faz v procesu prenosa, saj so semena takrat podvržena mehanskim poškodbam (pri žvečenju in prebavljanju) ter prebavnim sokovom, ki lahko uničijo seme ali pa podaljšajo čas do vzklitja semena in s tem čas izpostavljenosti plenilcem semena (Lieberman in Lieberman, 1986; Stiles,

2000). Rastline in semena imajo vrsto obrambnih mehanizmov za zmanjšanje negativnih učinkov prehajanja skozi prebavni trakt. Pri rastlinah, ki proizvedejo veliko količino semen (po možnosti na enem plodu), je velika verjetnost, da bo vsaj del semen preživel prebavljanje in kasneje uspešno vzklil. Seme pred uničenjem lahko ščitijo tudi njegove morfološke in fiziološke značilnosti: a) trdota semenske ovojnice in lignin v semenu, ki seme ščitita pred mehanskimi in kemičnimi poškodbami (Bodmer, 1991), b) majhnost semena, ki zmanjšuje možnost poškodb pri žvečenju (Gardener in sod., 1993a, 1993b), c) toksini v semenu, ki pospešujejo prebavo živali in tako zmanjšajo čas izpostavljenosti semena prebavnim sokovom (Bodmer, 1991). Skozi koevolucijo z živalmi pa rastline niso samo razvile mehanizmov za zmanjšanje negativnih vplivov endozoohorije, temveč prehod skozi prebavni trakt za nekatere rastline oz. njihova semena pomeni celo prednosti: a) zmehanjanje ali natrganje semenske ovojnice pri nekaterih rastlinah pospeši klitje (Fleming in Heithaus, 1981; Razanamandranto in sod., 2004), v nekaterih primerih semena celo zgnijejo, če niso prebavljena (Howe in Kerckhove, 1981), b) pregrevanje v prebavnem traktu je pri nekaterih rastlinah nujno potrebno za prekinitev dormance in vzklitje semena (Rick in Bowman, 1961; Lieberman in sod., 1979), c) živalski iztrebek služi semenu kot začetna zaloga hranil in vlage (Gill in Beardall, 2001; Razanamandranto in sod., 2004). Raziskave o vplivu prebavljanja na klitje semen (delež semen, ki so po iztrebljanju vzklila v primerjavi z deležem vzklitja neprebaavljenih semen) so pokazale zelo različne vplive – od negativnih do nevtralnih in pozitivnih –, vendar je ocenjeno, da se pozitiven vpliv na klitje pojavlja približno dvakrat pogosteje kot negativen (za pregled glej Traveset, 1998).

Rastline za »oglaševanje« oz. privabljanje prenašalcev semena ne uporabljajo nujno pisanih, sočnih ali hranilnih plodov oz. sadežev. Nekatere rastline, predvsem trave in zelišča, so za živali privlačne zaradi zelenih delov rastline,

predvsem listov. Take rastline imajo majhna ter za prehrano živali nezanimiva semena, vendar je njihov položaj praviloma v bližini privlačnih listov. Rastlinojede živali pri prehranjevanju z zelenimi deli rastline hkrati zaužijejo še semena. V ekološkem pomenu torej zeleni deli rastline opravljamjo nalogu sadeža, zato je ta oblika endozoohorije znana tudi pod imenom »zeleni deli so sadež« (angl. »foliage is the fruit theory«; Janzen, 1984; Middleton in Mason, 1992).

3.3 Sinzoohorija

Sinzoohorija je posebna oblika zoohorije, ko živali nabirajo plodove in jih v ustih oz. golši prenašajo na lokacije, kjer jih navadno zakopljajo in tako skrijejo pred morebitnimi tekmeци iste ali sorodnih vrst. Glavna funkcija skrivanja je kopiranje zalog hrane v obdobju obilice hrane za obdobje, ko je primanjkuje. Zakopana semena nemalokrat vzkljijo, saj jih živali iz različnih razlogov (žival pogine, se preseli, pozabi lokacijo, shrani več, kot lahko porabi) nikoli ne izkopljajo. Največ živalskih vrst, predstavnikov »skrivališčarjev«, najdemo med ptiči in glodavci, npr. šoje, miši, veverice (van der Pijl, 1972; Vander Wall, 1990). Tudi na sinzoohorijo so se rastline prilagodile na različne načine. Uspešnost sinzoohorije je povezana s čim večjo verjetnostjo, da bodo semena pritegnila živali in da bodo le-te seme shranile oz. zakopale, in čim manjšo verjetnostjo, da bo zakopano seme odstranljeno. V ta namen so rastline razvile vsaj štiri prilagoditve: (i) proizvodnja razmeroma velikih plodov z veliko hranično vrednostjo, (ii) značilnosti plodov, ki živalim onemogočajo, da bi jih hitro zaužile (trd ovoj ali velika vsebnost taninov), (iii) množični ciklični semenski obrodi, ko živali zaradi prenasičenja ne zaužijejo vseh skritih plodov (prilagoditev je namenjena tudi prenasičenju plenilcev semena), (iv) plodovi nimajo izrazitega vonja in jih zakopane plenilci težko zaznajo (Vander Wall, 2010).

4 Pomen in prednosti nekaterih živalskih skupin za zoohorijo

Velika večina živalskih vrst, ki opravljajo zoohorijo, je iz poddebla vretenčarjev. Med njimi glede na pogostnost in količino prenosa semen prevladujejo ptiči, izredno pomembna skupina so tudi sesalci (Stiles, 2000). Manj pogosto semena prenašajo ribe (Galetti in sod., 2008), plazilci (Traveset in Riera, 2005) in dvoživke (da Silva in de Britto-Pereira, 2006). Med nevretenčarji so daleč najpomembnejši raznašalci semena mravlje (Stiles, 2000). Sicer je bila endozoohorija potrjena še pri predstavnikih mehkužcev (Türke in sod., 2010), kolobarnikov (Eisenhauer in Scheu, 2008), hroščev (de Vega in sod., 2011) in kobilic (Duthie in sod., 2006).

Živalske skupine in živalske vrste znotraj skupin se razlikujejo po uspešnosti zoohorije, t.j. po prispevku prenašalca k razmnoževalnemu uspehu rastline, ki je odvisen od količine in kakovosti prenosa semena. Količina prenosa je odvisna od tega, kako pogosto žival pride v stik z rastlino in koliko semen lahko prenese z enim obiskom. Kakovost prenosa je odvisna od procesov med prenosom (pri endozoohoriji) in od kakovosti habitata, kjer je seme odloženo; oboje pogojuje verjetnost vzklitja in kasnejše preživetje rastline (Schupp, 1993). Glede pomena za ohranjanje ali širjenje rastlinske vrste sta pomembni tudi razdalja prenosa (Nathan in sod., 2008) in možnost prenosa semena med različnimi okolji (Levin in sod., 2003). V nadaljevanju z vidika omenjenih komponent uspešnosti zoohorije obravnavamo nekatere vrste pri nas živečih sesalcev in ptičev. Osredotočili smo se na vrste in skupine, ki so med najpomembnejšimi prenašalci semena in so hkrati najbolj podvržene človekovim vplivom, in sicer tako prek upravljanja s populacijami oz. lova kot tudi prek posegov v njihove habitate.

4.1 Ptiči

V svetu so ptiči najpomembnejša skupina prenašalcev semen (Herrera, 1995; Stiles, 2000). Zoohorija, ki jo opravljajo ptiči, ima

Pregledni znanstveni članek

številne prednosti z vidika količine, kakovosti in razdalje prenosa semena: (i) ptiči so vrstno najštevilčnejši razred poddebla vretenčarjev (več kot 10.000 vrst; del Hoyo in sod., 1992), (ii) velika večina vrst se prehranjuje s semenami in prenaša semena (čeprav so nekateri zgolj plenilci semena; Stiles, 2000), kot sekundarni raznašalci sodelujejo celo plenilske vrste, ki semena zaužijejo skupaj s plenom (Nogales in sod., 2002; Padilla in Nogales, 2009); (iii) znane so vse oblike zoohorije, prevladuje endozooohoren prenos (Herrera, 1984), pomembni pa sta tudi epizoohorija (Viviansmith in Stiles, 1994) in sinzoohorija (Vander Wall, 1990; Stimm in Boswold, 1994); (iv) prehranjujejo se z izredno širokim spektrom semen različnih velikosti, nekateri ptiči so posebno prilagojeni na uživanje večjih plodov, tako da seme izbljuvajo, potem ko zaužijejo plod (Schupp, 1993); (v) pri večini frugivornih (»plodojedih«) vrst je preživetje semen praviloma veliko, k čemur pripomore kratek čas prebavljanja (od nekaj minut do nekaj ur; Howe, 1986); (vi) pri ptičih selivcih se seme lahko prenaša na izjemno dolge razdalje (Mueller in van der Valk, 2002). Med pri nas živečimi lovnimi in potencialno lovnimi vrstami velja kot pomembne prenašalce semena izpostaviti predvsem različne vrste rac in šojo.

Številne raziskave so opozorile na pomen vodne perjadi za prenos semena vodnih in kopenskih rastlinskih vrst. Največkrat je bil poudarjen pomen različnih vrst rac, med katerimi so tudi pri nas živeče vrste: raca mlakarica, kreheljc, navadna žvižgavka, dolgorepa raca (Mueller in van der Valk, 2002; Charalambidou in sod., 2003; Pollux in sod., 2005; Brochet in sod., 2009, 2012; van Leeuwen in sod., 2012). Najpomembnejša prednost rac je možnost daljinskega prenosa. Vse navedene vrste so selivke ali delne selivke oz. potepuhi (selijo se v iskanju ugodnih razmer) in se lahko selijo tudi do nekaj tisoč kilometrov (del Hoyo in sod., 1992). Večino semen prenašajo endozoohorni (Brochet in sod., 2012), zato je možnost prenosa na velike razdalje odvisna predvsem od časa prebavljanja, ki omejuje največjo mogočo razdaljo prenosa,

in vitalnost semen po prebavljanju. Dejavnika sta tudi medsebojno povezana, saj krajše prebavljanje pomeni večjo možnost za kasnejše vzklikite semena (Charalambidou in sod., 2003). Glede na časovni razpon trajanja prebavljanja pri racah, zmanjševanje vitalnosti semen s podaljševanjem časa prebavljanja in hitrosti letenja rac je pri racah mlakaricah ob selitvah najverjetnejša razdalja prenosa semena od 20 do 30 km, največja mogoča pa celo 1.400 km (Mueller in van der Valk, 2002), medtem, ko je pri dolgorepi raci verjetna razdalja prenosa 250 do 300 km, izjemoma do 600 km (Charalambidou in sod., 2003). Poleg tega lahko race semena raznašajo tudi z blatom, ki se jim oprime nog (Stiles, 2000), kar še poveča največje mogočo razdalje prenosa semena. Race so tako lahko pomembne prenašalke semen na selitvenih poteh med severno in južno Evropo. Večina rastlinskih vrst v prehrani rac se pojavlja vzdolž celotne dolžine selitvenih poti. Od 141 rastlinskih vrst, ki se v severni Evropi pojavljajo v prehrani race mlakarice, dolgorepe race in navadne žvižgavke, jih 137 (97 %) živi tudi v južni Evropi (Brochet in sod., 2009), kar nakazuje velik potencial rac pri daljinskem prenosu semena.

Šoje so poleg miši najpomembnejše raznašalke semen različnih vrst hrastov v Evropi (Bossema, 1979; Gomez, 2003). Pomemben delež dreves vznikne iz semen, ki jih šoje zaradi kopičenja zalog zakopljejo v zemljo (Crawley in Long, 1995; Kollmann in Schill, 1996). Šoje želode odstranjujejo z dreves od septembra pa vse dokler jih ne zmanjka. V tem času želode nabirajo zelo intenzivno. Ugotovljeno je bilo, da posamezna šoja pri nabiranju želodov črničevja (*Quercus ilex*; sredozemska vrsta hrasta) lahko v eni uri opravi trinajst transportnih letov in pri tem navadno prenese več želodov naenkrat (Bossema, 1979; Gomez, 2003). V eni sezoni šoja lahko prenese tudi od 2.200 do 5.500 želodov (Chettleburgh, 1952; den Ouden in sod., 2005). Šoje so teritorialni ptiči, njihovi teritoriji pa praviloma obsegajo od 10 do 100 ha (Andren, 1990; Rolando, 1998). Kljub temu želode

velikokrat nabirajo tudi zunaj svojega teritorija in jih odlagajo na območju lastnega (Chettleburgh, 1952; Bossema, 1979), zaradi česar so odloženi želodi razmeroma enakomerno razporejeni na območju (den Ouden in sod., 2005). Siceršnja razdalja med nabiranjem in odlaganjem želoda je nekaj sto metrov (Bossema, 1979; Kollmann in Schill, 1996; Gomez, 2003), lahko pa tudi do nekaj kilometrov (Iluz, 2011). Šoje za odlaganje želoda praviloma izbirajo bolj odprte habitate in se izogibajo gostih gozdnih sestojev, grmič in visoke trave (Chettleburgh, 1952; Bossema, 1979; Kollmann in Schill, 1996; Gomez, 2003). Glede na svetloljubno naravo hrastov (npr. Bakker in sod., 2004) to pomeni, da želode odlagajo na lokacijah, ki so ugodne za vzklitje in zgodnje preživetje drevesc (den Ouden in sod., 2005). Navadno želode zakopljejo v jamice, ki so v povprečju globoke 1,5 cm (Gomez, 2003) in jih prekrijejo z 1 do 3 cm zemlje in mahu (Kollmann in Schill, 1996), s čimer ustvarijo ugodne razmere za klitje (Shaw, 1968; Crawley in Long, 1995). Dodatna prednost pri klitju je, da vsak želod zakopljejo v svojo jamico, le-te pa so na primerni razdalji (navadno 0,5 m do 1 m), da se rastline v zgodnji fazi medsebojno ne ovirajo (den Ouden in sod., 2005). Zaradi vseh naštetih prednosti je šoja verjetno najpomembnejša prenašalka semena hrastov. Mosandl in Kleinert (1998) na primer poročata, da je v vzhodni Nemčiji šoja odigrala ključno vlogo pri premeni monokultur rdečega bora v bolj naravne mešane gozdove hrasta gradna in rdečega bora. Hougner in sod. (2006) so celo izračunali, kolikšni bi bili stroški obnove hrastovega gozda v parku v bližini Stockholma, če bi namesto trenutne obnove, ki poteka skoraj izključno s pomočjo šoj, morali uvesti umetno obnovo (sajenje hrasta). Ugotovili so, da bi, odvisno od tehnike obnove, stroški znašali od 1.600 do 7.200 evrov /ha gozda oz. od 3.800 do 17.300 evrov na en par šoj.

4.2 Zveri

Predstavniki reda zveri so kot prenašalci semena pomembni iz več razlogov: (i) prehranski spekter večine vrst obsega tudi rastlinske plodove številnih vrst (Willson, 1993; Koike in sod., 2008), (ii) zaradi razmeroma velike telesne mase nekatere vrste zaužijejo in prenesejo velike količine plodov (Herrera, 1989b), (iii) zaradi velikih območij aktivnosti, dolgih selitvenih razdalj, velike mobilnosti in razmeroma dolgo trajajočega prebavljanja lahko semena prenašajo na izjemno dolge razdalje (Willson, 1993; Willson in Gende, 2004; Jordano in sod., 2007; Koike in sod., 2008; Nathan in sod., 2008), (iv) semena lahko prenašajo tudi na zunanjih delih telesa, kar še podaljša največje mogoče razdalje prenosa semena (Sorensen, 1986), (v) zaradi oblike zob in načina grizenja so mehanske poškodbe pri grizenu zelo majhne (Koike in sod., 2008), (vi) prebavljanje lahko pozitivno vpliva na klitje semen (Bustamante in sod., 1992; Schaumann in Heinken, 2002; Traba in sod., 2006; Rosalino in sod., 2010; Nowak in Crone, 2012).

Zaradi večine navedenih značilnosti so za prenos semena na splošno najpomembnejši največji predstavniki zveri; pri nas je to rjav medved. Območja aktivnosti rjavih medvedov so velika do nekaj sto kvadratnih kilometrov (Dahle in Swenson, 2003; Krofel in sod., 2010). Če upoštevamo, da je pri medvedu čas prebavljanja lahko izjemoma tudi več dni (Pritchard in Robbins, 1990) in da medvedi v tem času lahko prepotujejo nekaj deset kilometrov (Jerina in sod., 2011), semena prenašajo kjer koli znotraj svojih območij aktivnosti, ob daljših premikih (npr. zaradi mladostnega odseljevanja ali v obdobju parjenja (Krofel in sod., 2010)) pa celo na nekaj deset kilometrov dolge razdalje. Zaradi telesne velikosti lahko medvedi posebno v času kopicanja tolše zaužijejo izjemne količine plodov; grizli lahko na dan zaužije tudi do 200.000 borovnic (Hamer in Herrera, 1983). Pri različnih vrstah medvedov prebavljanje bistveno ne poškoduje semen, lahko pa tudi ugodno

Pregledni znanstveni članek

vpliva na kalivost. Koike in sod. (2008) so pri azijskem črnem medvedu ugotovili, da je bilo 95 % vseh semen v iztrebkih nepoškodovanih, Willson (1993), Nowak in Crone (2012) pa sta ugotovila, da je prebavljanje pri grizlju pozitivno vplivalo na klitje semen zaradi odstranjevanja mesnatega ovoja.

Lokalno pomembni prenašalci semena so lahko tudi manjše zveri; od vrst, ki živijo pri nas, predvsem lisica, jazbec, kuna zlatica in kuna belica. V jugovzhodni Španiji so jazbec, lisica in kuna belica skupno prenašali kar 27 od 56 prisotnih plodonosnih vrst, od katerih je po prebavljanju pri petindvajsetih vrstah uspešno vzklil vsaj delež semen (Herrera, 1989a). Raziskava v Španiji je pokazala, da je bilo preživetje semen navadnega koprivovca (*Celtis australis*; plodonosno drevo), ki jih je prebavila lisica, večje, čas klitja pa krajši v primerjavi z neprebavljenimi semeni (Traba in sod., 2006). Tudi raziskava v Belgiji je potrdila, da je lisica izjemno pomembna prenašalka semena. V njenih iztrebkih so našli kar 72 rastlinskih taksonov (vrst ali skupin vrst), od katerih je bilo 82 % lesnatih vrst, med katerimi so prevladovale vrste iz rodu malina (*Rubus*). Vendar pa je treba poudariti, da lisica (podobno kot druge živalske vrste) ni nujno učinkovita prenašalka semena za vsako vrsto, ki je v njeni prehrani. Silva in sod. (2005) so v raziskavi v Avstraliji na primer ugotovili, da je lisica za nekatere vrste neučinkovita prenašalka, kar je posledica poškodovanja semen pri prebavljanju in odlaganja v neugodne mikrohabitatre. V raziskavi v severovzhodni Nemčiji (Schaumann in Heinken, 2002) so ugotovili, da sta kuna belica in kuna zlatica pomembni prenašalki semena nekaterih vrst. Od dvanajstih vrst, ki so jih našli v njunih iztrebkih, jih je uspešno vzklilo deset. Pri nekaterih rastlinskih vrstah je bila kalivost prebavljenih semen večja kot pri tistih, ki niso bila prebavljena. Prednost obeh vrst kun je tudi, da pogosto iztrebljata na sprhnele panje, kjer so posebno ugodne mikrohabitatre razmere za klitje nekaterih vrst, na primer borovnice. Za jazbeca je bilo ugotovljeno, da je količinsko

pomemben prenašalec semena, kar sta potrdili raziskavi iz Italije (Pigozzi, 1992) in Japonske (Koike in sod., 2008). Vendar so v obeh primerih avtorji omenili, da je delež semen, ki uspešno vzklijejo, razmeroma majhen, saj se jazbec vselej iztreblja na kup, kjer je zaradi velike gostote in zato medsebojne konkurence tudi velika smrtnost semen.

4.3 Prostoživeči parkljarji

Z vidika opravljanja zoohorije zaradi številnih značilnosti so prostoživeči parkljarji ena od ključnih živalskih skupin: (i) raznašanje semen trav in zelišč je v veliki meri (pri nekaterih vrstah celo izključno) odvisno od prostoživečih parkljarjev, saj te rastline nimajo prilagoditev na druge načine prenosa in so v prehrani drugih živalskih vrst precej bolj skromno prisotne (Cosyns, 2004; Couvreur, 2005), (ii) poleg tega se prehranjujejo tudi s sočnimi plodovi in prispevajo k raznašanju semena teh rastlin (Gill in Beardall, 2001; Jordano in sod., 2007), (iii) nekatere vrste parkljarjev, pri nas predvsem divji prašič, so zaradi strukture dlake pomembne tudi za epizoohorijo (Heinken in sod., 2001b; Schmidt in sod., 2004), (iv) zaradi razmeroma velikega telesa z endozoohorijo prenašajo velike količine semen (Malo in Suarez, 1995, 1998), (v) preživetje semen pri prebavljanju in njihova kasnejša kalivost sta razmeroma velika, tudi do 60 % (Pakeman, 2001), (vi) zaradi razmeroma velikih območij aktivnosti in morebitnih dolgih selitvenih razdalj lahko prenašajo semena na izjemno dolge razdalje (Pakeman, 2001; Myers in sod., 2004; Jordano in sod., 2007), (vii) zaradi razmeroma enakomerne rabe prostora je razporeditev prenesenih semen heterogena (v primerjavi z npr. bolj gručasto razporeditvijo pri ptičih; Malo in Suarez, 1998). Od prostoživečih parkljarjev, ki živijo pri nas, je zoohorija najbolj raziskana in izpostavljena pri divjem prašiču, jelenjadi, srnjadi in damjaku.

Ena od pomembnejših ekosistemskih vlog divjega prašiča je opravljanje zoohorije (glej Pokorný, ta številka). V raziskavi v južni

Španiji je bilo ugotovljeno, da je divji prašič izjemno pomemben raznašalec semen nekaterih plodonosnih vrst, npr. šipka in gloga. Poleg količinskega prenosa je bil pomemben tudi pozitiven vpliv na kalivost semen (Matias in sod., 2010). Raziskava v severni Nemčiji je pokazala, da je divji prašič prenašal manjšo količino semen kot srnjad in damjak, vendar pa so v njegovih iztrebkih našli več rastlinskih vrst, predvsem pa je bilo prisotno bistveno več gozdnih vrst (Heinken in sod., 2001a). Tudi razdalja prenosa semena z endozooohorijo je pri divjem prašiču praviloma daljša kot pri prežvekovalcih, saj prebavlja dlje (Schmidt in sod., 2004). Največ pa prašiči prispevajo k zoohoriji zaradi epizoohorije. Njihova dlaka je namreč zelo groba (ščetine), zato bistveno bolj dovzetna za oprijemanje različnih semen kot npr. dlaka srnjadi in jelenjadi. Poleg tega se zaradi specifične anatomije divji prašič težje neguje (ne doseže vseh delov telesa) kot drugi parkljarji in zato težje odstrani semena. Lahko pa semena uspešno prenaša tudi z blatom, ki se mu med kalužanjem oprime telesa (Heinken in Raudnitschka, 2002; Schmidt in sod., 2004). V raziskavi v severni Nemčiji so ugotovili, da je divji prašič na dlaki prenašal 19-krat več semen kot srna, med parklji pa dvakrat več (Heinken in Raudnitschka, 2002). Zaradi močnega sprijemanja semen s ščetinami divjega prašiča (Heinken in Raudnitschka, 2002) in zaradi razmeroma velikih območij aktivnosti lahko divji prašiči prenašajo semena tudi nekaj kilometrov daleč (Schmidt in sod., 2004).

Predstavniki družine jelenov (Cervidae) so skladno s teorijo »zeleni deli so sadež« (Janzen, 1984) pomembni predvsem za prenašanje semen rastlin, ki nimajo hranljivih plodov za privabljanje prenašalcev. Najpogosteje se v njihovih iztrebkih pojavljajo semena rastlinskih vrst odprte krajine, predvsem trave, zelišča in pionirske vrste (Heinken in Raudnitschka, 2002; Oheimb in sod., 2005). Malo in Suarez (1995) navajata, da se je v Španiji v damjakovih iztrebkih pojavljalo (potencialni prenos) 67

rastlinskih vrst, pri jelenu pa 66 oz. do 20 vrst v posameznem kupčku iztrebkov pri obeh jelenih. Skupaj z govedom in kuncem so štiri živalske vrste uspešno raznašale semena 40 % vseh rastlinskih vrst v okolju. Eycott in sod. (2007) so v raziskavi v Veliki Britaniji ugotovili, da je iz damjakovih iztrebkov vzklilo (efektivni prenos) 96 rastlinskih vrst, iz iztrebkov srnjadi pa 40 od 247 rastlinskih vrst, ki so rasle v tamkajšnjem gozdu. Skupaj z muntjakom, kuncem in zajcem, ki so bili manj uspešni prenašalci semena, so vrste uspešno prenašale 34 % vseh rastlinskih vrst v okolju. Na visokogorskih pašnikih v Švici pa so v iztrebkih jelenjadi našli 47 rastlinskih vrst, kar je bilo 40 % vseh vrst v okolini (Iravani in sod., 2011). Glede na količino prenesenih semen je najpomembnejši predstavnik družine navadni jelen, ki na dan lahko prenese do 24.000 semen (Malo in Suarez, 1995, 1998), do 20.000 semen pa na dan lahko prenese tudi damjak (Malo in Suarez, 1995). Razmeroma velik količinski prenos semen jelenjadi je posledica njene telesne velikosti in posledično velikih prehranskih potreb pa tudi prehranske strategije, saj ima kot vmesni tip prežvekovalca širši prehranski spekter kot na primer bolj specializirana srnjad (Gill in Beardall, 2001; Eycott in sod., 2007). Pomembna prednost jelenjadi pri zoohoriji je tudi možnost prenosa na dolge razdalje, kar je pogojeno z velikimi območji aktivnosti, razmeroma velikimi vsakodnevнимi premiki in sezonskimi selitvami jelenjadi (Oheimb in sod., 2005; Eycott in sod., 2007). Jelenjad se od zaužitja semena do iztrebljanja lahko premakne do 10 km (Malo in Suarez, 1998). Zaradi zmožnosti prenosa semen na dolge razdalje so bili predstavniki jelenov verjetno glavni vzvod za ponovno širjenje vegetacije po ledenih dobah (Pakeman, 2001; Myers in sod., 2004; Couvreur, 2005; Vellend in sod., 2006). Čeprav se srna v literaturi navadno omenja kot manj pomembna prenašalka semen v primerjavi z jelenom, lahko sklepamo, da je pri nas pomembna že zaradi vseprisotnosti in pogostosti.

5 Vplivi zoohorije v ekosistemih

Prek različnih vzvodov (vpliv na vrstno sestavo, vpliv na dinamiko populacij, možnost prenosa na dolge razdalje; glej prejšnja poglavja)

zoohorija lahko pomembno vpliva na delovanje ekosistemov. V preglednici 1 je pregled nekaterih ekosistemskih vplivov zoohorije.

Preglednica 1: Primeri vplivov zoohorije v ekosistemih
Table 1: Ecosystem impacts of zoothory

Vpliv	Vir
Prenos rastlin med različnimi habitatnimi tipi (npr. med odprto in zaprto krajino)	Heinken in Raudnitschka, 2002; Cosyns in sod., 2005; Oheimb in sod., 2005; Eycott in sod., 2007
Ohranjanje izoliranih habitatnih zaplat (npr. gozdnih otokov v kulturni krajini)	Heinken in Raudnitschka, 2002; Schmidt in sod., 2004; Couvreur, 2005
Pospeševanje obnove degradiranih habitatov	Wunderle, 1997; Pakeman in sod., 1998
Pospeševanje obnove gozdnih sestojev	Hougnier in sod., 2006
Vzdrževanje odprte krajine s pospeševanjem zgodnjesukcesijskih oz. svetloljubnih vrst	Vera, 2000; Iravani in sod., 2011
Spreminjanje antropogeno spremenjenih združb ali gozdnih sestojev v bolj (so)naravne	Mosandl in Kleinert, 1998; Heinken in Raudnitschka, 2002
Vnos tujerodnih rastlinskih vrst iz kulturne krajine v naravno	Vellend, 2002; Williams in sod., 2008; Dovrat in sod., 2012
Vpliv na potencial habitatov za skladiščenje ogljika in s tem na prihodnje podnebne spremembe	Laurance in sod., 2006; Brodie in Gibbs, 2009
Oblikanje arhitektуре krajine (prek ustvarjanja semenske banke v tleh ter vpliva na razširjenost, prostorsko razporeditev in vrstno pestrost semenske banke)	Herrera, 1985; Fenner, 1992
Zmanjševanje možnosti izumrtja rastlinskih vrst zaradi podnebnih sprememb (zaradi pravočasnega premikanja vrst proti poloma s pomočjo prenosa semena na dolge razdalje)	Vellend in sod., 2006; Brooker in sod., 2007
Velika večina navedenih vplivov izrazito pozitivno vpliva na stabilnost ekosistemov. V tem pogledu je edini negativni vpliv vnos tujerodnih vrst iz kulturne v naravno krajino, posledica česar je spremjanje vrstne sestave v manj naravno, kar poveča občutljivost	ekosistema (Vellend, 2002; Dovrat in sod., 2012). Vendar je treba izpostaviti, da je ta vpliv posledica človekove aktivnosti. V bolj naravnih okoljih zoohorija ne more povzročiti negativnih vplivov na ekosistem.

Navedene vplive lahko razumemo tudi kot pomembne ekosystemske usluge (Farwig in Berens, 2012). Nekateri vplivi pomenijo neposredno zmanjšanje človekovih naporov in stroškov pri upravljanju s prostorom, v gozdarstvu na primer pospeševanje obnove sestojev (Hougner in sod., 2006) in premene gozdov v bolj sonaravne (Mosandl in Kleinert, 1998; Heinzen in Raudnitschka, 2002). Vendar nekateri vplivi lahko delujejo tudi v nasprotju s človekovimi prizadevanji. Pospeševanje zgodnjesukcesijskih vrst z zoohorijo (Vera, 2000; Iravani in sod., 2011) na primer lahko pomeni zaviranje obnove gozda. Hkrati lahko take procese razumemo tudi v smislu opozarjanja, kakšno je naravno stanje ekosistemov, brez človekovih vplivov.

6 Človekovi vplivi na zoohorijo

Človek lahko na zoohorijo vpliva predvsem posredno prek vplivanja na živalstvo. Najpogostejša načina, prek katerih človek vpliva na živali in katerih posledica je lahko zmanjšana sposobnost živali za opravljanje zoohorije, sta: (i) zmanjševanje gostot populacij živalskih vrst zaradi čezmernega lova in (ii) posegi v prostor, ki zmanjšujejo primernost oziroma kakovost habitatov za posamezne živalske vrste, kar vpliva na zmanjševanje gostot ali prostorsko prerazporejanje njihovih populacij (Jordano in sod., 2011; Farwig in Berens, 2012; McConkey in sod., 2012).

Številne raziskave iz tropskih gozdov so pokazale neposredno povezavo med intenzivnostjo (pretežno nelegalnega) lova, gostotami živalskih vrst in intenzivnostjo zoohorije (Wright in sod., 2000; Wright in Duber, 2001; Howe in Miriti, 2004; McConkey in Drake, 2006; Peres in Palacios, 2007; Wang in sod., 2007; Terborgh in sod., 2008; Vanthomme in sod., 2010). Glede na priljubljenost pri lovju so najbolj izpostavljeni večji kopenski sesalci (Wright, 2003; Corlett, 2007; Crowley, 2010) pa tudi ptiči (Sodhi in sod., 2004), torej vrste, ki so v večini okolij med najpomembnejši prenašalci semen. Posledice

zmanjšane intenzivnosti ali odsotnosti zoohorije zaradi čezmernega lova so: drastično zmanjšanje gostot rastlinskih vrst, genetsko siromašenje vrst, fragmentacija (drobljenje) populacij ter posledično zmanjšanje pestrosti in stabilnosti ekosistemov (Peres in Palacios, 2007; Terborgh in sod., 2008; Jordano in sod., 2011). Povezava med gostotami živalskih vrst in intenzivnostjo zoohorije ni linearна. Ko se gostota živalske vrste zmanjša pod določen prag, se živali navadno manj premikajo, kar pomeni, da so manj uspešne prenašalke semena (McConkey in Drake, 2006), predvsem pa se pri živalih zmanjša pojavljanje selitev na dolge razdalje in s tem verjetnost za daljinski prenos semena (Wright, 2003; Jordano in sod., 2011). Težava je tudi v tem, da nekaterih živalskih vrst zaradi posebnih prednosti pri zoohoriji (npr. možnost daljinskega prenosa, prenosa med različnimi habitatimi) ne more nadomestiti nobena druga prisotna vrsta (Brodie in sod., 2009). Ponekod je v preteklosti izumrtje nekaterih vrst celo privedlo do izumrtja rastlinskih vrst, ki so bile ozko vezane na enega prenašalca semena. Tak primer je izumrtje nekaterih drevesnih vrst kot posledica izumrtja ptiča dodo na otoku Mauritius (Levey in sod., 2002). Raziskave o vplivu zmanjšanih gostot živalskih vrst na zoohorijo v zmerinem podnebnem pasu so izjemno redke, ugotovitev raziskav iz tropskega pasu pa ne moremo neposredno prenašati v naše razmere. Kljub temu bi morebitno drastično zmanjšanje katere od živalskih vrst, ki so pomembne prenašalke semen, verjetno privedlo do podobnih posledic kot v tropskem podnebnem pasu.

Z vidika človekovih vplivov, katerih posledica je zmanjšana sposobnost opravljanja zoohorije, so problematični tudi nekateri posegi v prostor. Pogosto je izpostavljeno drobljenje habitatov živalskih vrst, npr. zaradi izsekavanja gozda ali gradnje avtocest (Wright in Duber, 2001; Heinzen in Raudnitschka, 2002; Sekercioglu in Sodhi, 2007; Pereira in sod., 2010; Jordano in sod., 2011). To lahko povzroči zmanjševanje gostot nekaterih živalskih vrst ali omejevanje njihovega gibanja, oboje pa negativno vpliva

Pregledni znanstveni članek

na zoohorijo. Podobno negativno vpliva intenziviranje kmetijstva in širjenje urbanih površin (Sekercioglu in Sodhi, 2007; Farwig in Berens, 2012).

Pogosto imajo za zoohorijo negativne posledice tudi manj očitni človekovi posegi, na primer v okviru gozdarskih ukrepov. Umetno osnovane monokulture iglavcev so zaradi odsotnosti plodonosnih dreves in pomanjkanja druge prehransko zanimive vegetacije neprivlačne za potencialne raznašalce semena, predvsem ptiče. Posledica tega je zaviranje razvoja vegetacije v takih sestojih in njihovi okolici (Cruz, 1988). Pomemben je tudi način sečnje. Gorchov in sod. (1993) so ugotovili, da se je v Amazonskem gozdu, kjer je bila opravljena sečnja v 25 m širokih pasovih, z oddaljevanjem od gozdnega roba v smeri širine posekanega pasu drastično zmanjšala prisotnost drevesnih vrst, ki so jih raznašali ptiči.

Tudi strukturiranost odprtih površin, ki jih pogosto oblikuje človek (praviloma tako, da zmanjšuje strukturno pestrost površin), lahko prek privlačnosti prostora za ptice vpliva na razvoj lokalne vegetacije. Guevara in sod. (1992) so ugotovili, da osamela drevesa na pašnikih v Mehiki privlačijo ptice, posledica česar je bila bistveno večja pestrost vegetacije pod drevesi v primerjavi z odprtimi površinami, kjer ni bilo dreves. Na istem območju so Guevara in sod. (1986) ugotovili, da je bilo pod plodonosnimi drevesi povprečno znatno več rastlinskih vrst kot pod drevesi brez privlačnih plodov. Podobno sta McDonnell in Stiles (1983) ugotovila, da je bilo na polju, kamor so namestili umetne strukture, ki so spominjale na drevesa, več semen rastlinskih vrst v primerjavi s sosednjim poljem brez struktur.

Celo biotehnični ukrepi v sklopu lovstva lahko vplivajo na zoohorijo. Schmidt in sod. (2004) so izpostavili, da krmljenje parkljarjev lahko zmanjša delež naravne gozdne vegetacije v njihovi prehrani in tako zmanjša možnost uspešne endozoochorije rastlin. Poleg tega krmljenje zelo vpliva na razporeditev živali v

prostoru in zmanjša njihovo mobilnost (Jerina, 2006a, 2006b), kar prav tako lahko zmanjšuje intenzivnost zoohorije.

7 Zaključek

Zoohorija je eno od najpomembnejših gonil evolucije in pomembno vpliva na značilnosti rastlinskih in živalskih vrst. Zoohorija prek številnih vzvodov vpliva na delovanje ekosistemov. Prispevki posameznih živalskih vrst k stabilnosti in dinamiki ekosistemov so nenadomestljivi tudi zaradi kompleksnih vplivov zoohorije. Človek prek različnih aktivnosti posega v odnose med živalstvom in rastlinstvom, ki potekajo tudi prek zoohorije. Posledice takih vplivov so večinoma negativne. Zaradi koristi, ki jih zoohorija pomeni za ekosisteme pa tudi neposredno za človeka ter zaradi možnosti človekovih vplivov na zoohorijo, je pomembno prepoznavanje mehanizmov zoohorije. To je tudi pogoj za upoštevanje zakonitosti zoohorije pri naših upravljaljskih odločitvah v gozdarstvu, lovstvu in kmetijstvu ter drugih posegih v prostor. Za ohranjanje sposobnosti ekosistemov za opravljanje zoohorije bi morali ne glede na področje dejavnosti upoštevati načelo sonaravnosti. V gozdarstvu bi to na primer pomenilo vzdrževanje kolikor mogoče naravne drevesne sestave gozdov in malopovršinsko gospodarjenje, v lovstvu pa vzdrževanje primernih gostot populacij živali in zmanjševanje intenzivnosti krmljenja. V prihodnosti bo v luči obetajočih se podnebnih sprememb, ko bodo živalske vrste prek prenosa semena na dolge razdalje morale odigrati ključno vlogo pri umikanju rastlinskih vrst proti severnemu in južnemu polu, izredno pomembno tudi zmanjševanje oz. preprečevanje nadaljnega drobljenja habitatov. Tak primer je gradnja avtocest, ki lahko brez upoštevanja ustrezne umeščenosti v prostor in premostitvenih objektov za živali pomeni (pre)veliko oviro za mobilnost zveri in prostoživečih parkljarjev, torej vrst, ki spadajo med najpomembnejše daljinske prenašalce.

8 Summary

Plants disperse seeds in several ways. Seed dispersal increases the survival and reproductive success of parent plant and offspring, germinating from the seeds. At the same time, seed dispersal benefits plants on the population, species and association levels. Seed dispersal can be attained by the plant's own means (autochory or ballistic/mechanical dispersal), wind (anemochory), water (hydrochory) or animals (zoochory). The importance of different dispersal syndromes vary locally. Due to its high frequency in various environments, numerous positive impacts for ecosystems and high sensitivity to human interventions, zoochory is generally the most important seed dispersal syndrome. In tropical climate zones, seeds are mostly dispersed by animals, while in temperate climate zones anemochory is more widespread, although zoochory can be a locally prevalent syndrome.

Animals can disperse seeds in several ways: on the body surface (epizoochory), inside the digestive tract (endozoochory) or by plucking the seeds and carrying them inside their mouth or crop to a different location where they are buried as food storage (synzoochory). During coevolution with animals, plants have adapted to each of the manners of dispersal. The most evident adaptation in epizoochory is seeds with hooks, spines, barbs or adhesive mucus designed to enhance the chance of adhering to the animal surface. The most obvious adaptation of endozoochory is surrounding the seeds with edible fruits that attract animals with their smell or colour.

Zoochory is most frequently performed by birds, mammals and ants. The importance and benefits of animal species that are relevant seed dispersers in our environment, but are at the same time also affected by human management and environmental interventions, like birds, carnivores and wild ungulates are presented in the paper. Among birds, ducks are exposed, mostly because of their long distance dispersal, and jays, which are the most important seed dispersing agents for several oak species across Europe. Carnivores are important because of the large quantities of ingested seeds of fruitful species as a consequence of their large body size, and moreover they have large home ranges and sometimes a migratory way of life, consequently dispersing seeds over large distances. The most important seed disperser is the brown bear, and the red fox, badger, stone marten and pine marten are also noteworthy. Wild ungulates also have relatively large home ranges and can disperse large quantities of weed, herb and other vegetation seeds over long distances. In this regard, wild boar (mostly epizoochory) and red deer (mostly endozoochory) are the most important species in our environment, as well as roe deer due to its ubiquity and abundance.

Zoochory has several positive ecosystem impacts, many of which can be comprehended as ecosystem services, which have raised people's interest in recognizing environmental impacts of zoochory. On the other hand, different environmental interventions (in the form of agriculture, forestry and hunting) influence the ability of animals to conduct seed dispersal. These impacts have to be recognized and considered in our management decisions.

9 Viri

- Andren, H., 1990. Despotic distribution, unequal reproductive success, and population regulation in the jay *garrulus-glandarius* L. *Ecology*, 71, 5: 1796–1803.
- Bakker, E. S., Olff, H., Vandenbergh, C., De Maeyer, K., Smit R. in sod., 2004. Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology*, 41, 3: 571–582.
- Bas, J. M., Pons, P., Gomez, C., 2006. Exclusive frugivory and seed dispersal of *Rhamnus alaternus* in the bird breeding season. *Plant Ecology*, 183, 1: 7–89.
- Bascompte, J., Jordano, P., 2007. Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. V: Annual Review of Ecology Evolution and Systematics (Annual Review of Ecology Evolution and Systematics). 567–593 str.
- Bodmer, R. E., 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in amazonian ungulates. *Biotropica*, 23, 3: 255–261.
- Bossema, I., 1979. Jays and Oaks: An Eco-Ethological Study of a Symbiosis. *Behaviour*, 70, 1/2: 1–117.
- Brochet, A. L., Guillemain, M., Fritz, H., Gauthier-Clerc, M., Green, A. J., 2009. The role of migratory ducks in the long-distance dispersal of native plants and the spread of exotic plants in Europe. *Ecography*, 32, 6: 919–928.
- Brochet, A. L., Guillemain, M., Fritz, H., Gauthier-Clerc, M., Green, A. J., 2012. Plant dispersal by teal (*Anas crecca*) in the Camargue: duck guts are more important than their feet. *Freshwater Biology*, 55, 6: 1262–1273.
- Brodie, J. F., Gibbs, H. K., 2009. Bushmeat Hunting As Climate Threat. *Science*, 326, 5951: 364–365.
- Brodie J. F., Helmy O. E., Brockelman W. Y., Maron J. L., 2009. Functional differences within a guild of tropical mammalian frugivores. *Ecology*, 90, 3: 688–698.
- Brooker, R. W., Travis, J. M. J., Clark, E. J., Dytham, C., 2007. Modelling species' range shifts in a changing climate: The impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology*, 245, 1: 59–65.
- Bullock, S. H., Primack, R. B., 1977. Comparative experimental-study of seed dispersal on animals. *Ecology*, 58, 3: 681–686.
- Bustamante, R. O., Simonetti, J. A., Mella, J. E., 1992. Are foxes legitimate and efficient seed dispersers - a field-test. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 13, 2: 20–208.
- Cain, M. L., Milligan, B. G., Strand, A. E., 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87, 9: 1217–1227.
- Charalambidou, I., Santamaría, L., Figuerola, J., 2003. How far can the freshwater bryozoan *Cristatella mucedo* disperse in duck guts? *Archiv Fur Hydrobiologie*, 157, 4: 547–554.
- Chettleburgh, M. R., 1952. Observations on the collection and burial of acorns by jays in Hainault Forest. *British Birds*, 45, 359–364.
- Corlett, R. T., 2007. The impact of hunting on the mammalian fauna of tropical Asian forests. *Biotropica*, 39, 3: 292–303.
- Cosyns, E., 2004. Ungulate Seed dispersal. Aspect of endozoochory in a semi-natural landscape. Brussels, Institute of Nature Conservation: 178 str.
- Cosyns, E., Claerbout, S., Lamoot, I., Hoffmann, M., 2005. Endozoochorous seed dispersal by cattle and horse in a spatially heterogeneous landscape. *Plant Ecology*, 178, 2: 149–162.
- Couvreur, M., 2005. Epizoochorus seed dispersal by large herbivores. Ghent, Ghent University: 152 str.
- Crawley, M. J., Long, C. R., 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus-robur* L. *Journal of Ecology*, 83, 4: 683–696.
- Crowley, B. E., 2010. A refined chronology of prehistoric Madagascar and the demise of the megafauna. *Quaternary Science Reviews*, 29, 19–20: 2591–2603.
- Cruz, A., 1988. Avian resource use in a caribbean pine plantation. *Journal of Wildlife Management*, 52, 2: 274–279.

Pregledni znanstveni članek

- da Silva, H. R., de Britto-Pereira, M. C., 2006. How much fruit do fruit-eating frogs eat? An investigation on the diet of *Xenohyla truncata* (Lissamphibia : Anura : Hylidae). *Journal of Zoology*, 270, 4: 692–698.
- Dahle, B., Swenson, J. E., 2003. Home ranges in adult Scandinavian brown bears (*Ursus arctos*): effect of mass, sex, reproductive category, population density and habitat type. *Journal of Zoology*, 260, 329–335.
- de Vega, C., Arista, M., Ortiz, P. L., Herrera, C. M., Talavera, S., 2011. Endozoochory by beetles: a novel seed dispersal mechanism. *Annals of Botany*, 107, 4: 629–637.
- del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., 1992. *Handbook of Birds of the World, Volume 1: Ostrich to Ducks*. Barcelona, Lynx Edicions: 696 str.
- Ouden, den J., Jansen, P. A., Smit, R., 2005. Jays, Mice and Oaks: Predation and Dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in North-western Europe. V: Seed fate. *Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. Forget P.-M. e. a. (ur.). Wallingford, Oxon, CAB Publishing: 426 str.
- Docters van Leeuwen, W. H., 1954. On the biology of some Loranthaceae and the role birds play in their life history. *Beaufortia*, 4, 105–208.
- Dovrat, G., Perevolotsky, A., Ne'eman, G., 2012. Wild boars as seed dispersal agents of exotic plants from agricultural lands to conservation areas. *Journal of Arid Environments*, 78, 49–54.
- Du, Y. J., Mi, X. C., Liu, X. J., Chen, L., Ma, K. P., 2009. Seed dispersal phenology and dispersal syndromes in a subtropical broad-leaved forest of China. *Forest Ecology and Management*, 258, 7: 1147–1152.
- Duthie, C., Gibbs, G., Burns, K. C., 2006. Seed dispersal by weta. *Science*, 311, 5767: 1575–1575.
- Eisenhauer, N., Scheu, S., 2008. Invasibility of experimental grassland communities: the role of earthworms, plant functional group identity and seed size. *Oikos*, 117, 7: 1026–1036.
- Ellner, S., Shmida, A., 1981. Why Are Adaptations for Long-Range Seed Dispersal Rare in Desert Plants? *Oecologia*, 51, 1: 133–144.
- Ellstrand, N. C., Antonovics, J., 1985. Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction .2. A test of the density-dependent selection hypothesis. *Evolution*, 39, 3: 657–666.
- Eriksson, O., 1996. Regional dynamics of plants: A review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos*, 77, 2: 248–258.
- Eycott, A. E., Watkinson, A. R., Hemami, M. R., Dolman, P. M., 2007. The dispersal of vascular plants in a forest mosaic by a guild of mammalian herbivores. *Oecologia*, 154, 1: 107–118.
- Farwig, N., Berens, D. G., 2012. Imagine a world without seed dispersers: A review of threats, consequences and future directions. *Basic and Applied Ecology*, 13, 2: 109–115.
- Fenner, M., 1992. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, United Kingdom, CAB International: 410 str.
- Fischer, S. F., Poschlod, P., Beinlich, B., 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 33, 5: 1206–1222.
- Fleming, T. H., Heithaus, E. R., 1981. Frugivorous Bats, Seed Shadows, and the Structure of Tropical Forests. *Biotropica*, 13, 2: 45–53.
- Galetti, M., Donatti, C. I., Pizo, M. A., Giacomini, H. C., 2008. Big fish are the best: Seed dispersal of *Bactris glaucescens* by the pacu fish (*Piaractus mesopotamicus*) in the Pantanal, Brazil. *Biotropica*, 40, 3: 386–389.
- Gardener, C. J., McIvor, J. G., Jansen, A., 1993a. Passage of legume and grass seeds through the digestive-tract of cattle and their survival in feces. *Journal of Applied Ecology*, 30, 1: 63–74.
- Gardener, C. J., McIvor, J. G., Jansen, A., 1993b. Survival of seeds of tropical grassland species subjected to bovine digestion. *Journal of Applied Ecology*, 30, 1: 75–85.
- Ghiselin, M., 1974. *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. Berkeley, California, University of California Press: 346 str.

Pregledni znanstveni članek

- Gill, R. M. A., Beardall, V., 2001. The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry*, 74, 3: 209–218.
- Gomez, J. M., 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography*, 26, 5: 573–584.
- Gorchov, D. L., Cornejo, F., Ascorra, C., Jaramillo, M., 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain-forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio*, 108, 339–349.
- Graae, B. J., 2002. The role of epizoochorous seed dispersal of forest plant species in a fragmented landscape. *Seed Science Research*, 12, 2: 113–120.
- Guevara, S., Meave, J., Morenecasasola, P., Laborde, J., 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science*, 3, 5: 655–664.
- Guevara, S., Purata, S. E., Vandermaarel, E., 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio*, 66, 2: 77–84.
- Hamrick, J. L., Murawski, D. A., Nason, J. D., 1993. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic-structure of tropical tree populations. *Vegetatio*, 108, 281–297.
- Hayashi, M., Feilich, K. L., Ellerby, D. J., 2009. The mechanics of explosive seed dispersal in orange jewelweed (*Impatiens capensis*). *Journal of Experimental Botany*, 60, 7: 2045–2053.
- Heinken, T., Hanspach, H., Schaumann, F., 2001a. Welche Rolle spielt die endozoochore Ausbreitung von Pflanzen durch wildlebende Säugetiere? Untersuchungen in zwei brandenburgischen Waldgebieten. *Hercynia N.F.*, 34, 237–259.
- Heinken, T., Lees, R., Raudnitschka, D., Runge, S., 2001b. Epizoochorous dispersal of bryophyte stem fragments by roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *Journal of Bryology*, 23, 293–300.
- Heinken, T., Raudnitschka, D., 2002. Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 121, 4: 179–194.
- Herrera, C. M., 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54, 1: 1–23.
- Herrera, C. M., 1985. Determinants of Plant-Animal Coevolution: The Case of Mutualistic Dispersal of Seeds by Vertebrates. *Oikos*, 44, 1: 132–141.
- Herrera, C. M., 1989a. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos*, 55, 2: 250–262.
- Herrera, C. M., 1989b. Seed Dispersal by Animals: A Role in Angiosperm Diversification? *The American Naturalist*, 133, 3: 309–322.
- Herrera, C. M., 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the mediterranean - ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 705–727.
- Herrera, C. M., Jordano, P., 1981. Prunus-mahaleb and birds - the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs*, 51, 2: 203–218.
- Herrera, C. M., Pellmyr, O., 2002. *Plant Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Malden, Blackwell Publishing: 328 str.
- Hougnér, C., Colding, J., Soderqvist, T., 2006. Economic valuation of a seed dispersal service in the Stockholm National Urban Park, Sweden. *Ecological Economics*, 59, 3: 364–374.
- Howe, H. F., 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. V: Seed dispersal. Murray D. (ur.). New York, Academic Press: 324 str.
- Howe, H. F., Kerckhove, G. A. V., 1981. Removal of Wild Nutmeg (*Virola Surinamensis*) Crops by Birds. *Ecology*, 62, 4: 1093–1106.
- Howe, H. F., Miriti, M. N., 2004. When seed dispersal matters. *Bioscience*, 54, 7: 651–660.

Pregledni znanstveni članek

- Howe, H. F., Smallwood, J., 1982. Ecology of Seed Dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics, 13, 1: 201–228.
- Hulme, P. E., Borelli, T., 1999. Variability in post-dispersal seed predation in deciduous woodland: relative importance of location, seed species, burial and density. Plant Ecology, 145, 1: 149–156.
- Iluz, D., 2011. Zoochory: The Dispersal Of Plants By Animals. V: All Flesh Is Grass. Seckbach J. in sod. (ur.). (Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology). Springer Netherlands: 199–214 str.
- Iravani, M., Schutz, M., Edwards, P. J., Risch, A. C., Scheidegger, C. in sod., 2011. Seed dispersal in red deer (*Cervus elaphus* L.) dung and its potential importance for vegetation dynamics in subalpine grasslands. Basic and Applied Ecology, 12, 6: 505–515.
- Janson, C. H., 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. Science, 219, 4581: 187–189.
- Janzen, D. H., 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores - foliage is the fruit. American Naturalist, 123, 3: 338–353.
- Janzen, D. H., 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest - growth. Annals of the Missouri Botanical Garden, 75, 1: 105–116.
- Jerina, K., 2006a. Prostorska razporeditev, območja aktivnosti in telesna masa jelenjadi (*Cervus elaphus* L.) glede na okoljske dejavnike. Doktorska disertacija. Ljubljana, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta: 137 str.
- Jerina, K., 2006b. Vplivi okoljskih dejavnikov na prostorsko razporeditev divjega prasiča (*Sus scrofa* L.) v Sloveniji. Zbornik gozdarstva in lesarstva, 81, 3–20.
- Jordano, P., Forget, P. M., Lambert, J. E., Bohning-Gaese, K., Traveset, A. in sod., 2011. Frugivores and seed dispersal: mechanisms and consequences for biodiversity of a key ecological interaction. Biology Letters, 7, 3: 321–323.
- Jordano, P., Garcia, C., Godoy, J. A., Garcia-Castano, J. L., 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104, 9: 3278–3282.
- Kiviniemi, K., 1996. A study of adhesive seed dispersal of three species under natural conditions. Acta Botanica Nederlandica, 45, 1: 73–83.
- Koike, S., Morimoto, H., Goto, Y., Kozakai, C., Yamazaki, K., 2008. Frugivory of carnivores and seed dispersal of fleshy fruits in cool-temperate deciduous forests. Journal of Forest Research, 13, 4: 215–222.
- Kollmann, J., Schill, H. P., 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. Vegetatio, 125, 2: 193–205.
- Krofel, M., Filacorda, S., Jerina, K., 2010. Mating-related movements of male brown bears on the periphery of an expanding population. Ursus, 21, 1: 23–29.
- Kubitzki, K., Ziburski, A., 1994. Seed Dispersal in Flood Plain Forests of Amazonia. Biotropica, 26, 1: 30–43.
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ribeiro, J. in sod., 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 103, 50: 19010–19014.
- Levey, D., Silva, W., Galetti, M., 2002. Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects. Wallingford, Oxon, CAB International: 513 str.
- Levin, S. A., Muller-Landau, H. C., Nathan, R., Chave, J., 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: A theoretical perspective. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 34, 575–604.
- Lieberman, D., Hall, J. B., Swaine, M. D., Milton, L., 1979. Seed Dispersal by Baboons in the Shai Hills, Ghana. Ecology, 60, 1: 65–75.
- Lieberman, M., Lieberman, D., 1986. An Experimental Study of Seed Ingestion and Germination in a Plant-Animal Assemblage in Ghana. Journal of Tropical Ecology, 2, 2: 113–126.
- Lomascolo, S. B., Speranza, P., Kimball, R. T., 2008. Correlated evolution of fig size and color supports the dispersal syndromes hypothesis. Oecologia, 156, 4: 783–796.

Pregledni znanstveni članek

- Lorts, C. M., Briggeman, T., Sang, T., 2008. Evolution of fruit types and seed dispersal: A phylogenetic and ecological snapshot. *Journal of Systematics and Evolution*, 46, 3: 396–404.
- Loveless, M. D., Hamrick, J. L., 1984. Ecological determinants of genetic-structure in plant-populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 65–95.
- Malo, J. E., Suarez, F., 1995. Herbivorous mammals as seed dispersers in a mediterranean dehesa. *Oecologia*, 104, 2: 246–255.
- Malo, J. E., Suarez, F., 1998. The dispersal of a dry-fruited shrub by red deer in a Mediterranean ecosystem. *Ecography*, 21, 2: 204–211.
- Matias, L., Zamora, R., Mendoza, I., Hodar, J. A., 2010. Seed Dispersal Patterns by Large Frugivorous Mammals in a Degraded Mosaic Landscape. *Restoration Ecology*, 18, 5: 619–627.
- Mazer, S. J., Wheelwright N. T., 1993. Fruit size and shape - allometry at different taxonomic levels in bird-dispersed plants. *Evolutionary Ecology*, 7, 6: 556–575.
- McCall C., Mitchellolds, T., Waller, D. M., 1989. Fitness consequences of outcrossing in *impatiens-capensis* - tests of the frequency-dependent and sib-competition models. *Evolution*, 43, 5: 1075–1084.
- McConkey, K. R., Drake, D. R., 2006. Flying foxes cease to function as seed dispersers long before they become rare. *Ecology*, 87, 2: 271–276.
- McConkey, K. R., Prasad, S., Corlett, R. T., Campos-Arceiz, A., Brodie, J. F. in sod., 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation*, 146, 1: 1–13.
- McDonnell, M. J., Stiles, E. W., 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant-species. *Oecologia*, 56, 1: 109–116.
- Middleton, B. A., Mason, D. H., 1992. Seed herbivory by nilgai, feral cattle, and wild boar in the keoladeo-national-park, india. *Biotropica*, 24, 4: 538–543.
- Mosandl, R., Kleinert, A., 1998. Development of oaks (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) emerged from bird-dispersed seeds under old-growth pine (*Pinus silvestris* L.) stands. *Forest Ecology and Management*, 106, 1: 35–44.
- Mrotzek, R., Halder, M., Schmidt, W., 1999. Die Bedeutung von Wildschweinen für die Diasporenausbreitung von Phanerogamen. *Verh. Ges. Ökologie*, 29, 437–443.
- Mueller, M. H., van der Valk, A. G., 2002. The potential role of ducks in wetland seed dispersal. *Wetlands*, 22, 1: 170–178.
- Myers, J. A., Vellend, M., Gardescu, S., Marks, P. L., 2004. Seed dispersal by white-tailed deer: implications for long-distance dispersal, invasion, and migration of plants in eastern North America. *Oecologia*, 139, 1: 35–44.
- Nathan, R., Muller-Landau, H. C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 7: 278–285.
- Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. in sod., 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 11: 638–647.
- Niklas, K. J., 1992. Plant Biomechanics: An Engineering Approach to Plant Form and Function. Chicago, University Of Chicago Press: 607 str.
- Nogales, M., Quilis, V., Medina, F. M., Mora, J. L., Trigo, L. S., 2002. Are predatory birds effective secondary seed dispersers? *Biological Journal of the Linnean Society*, 75, 3: 345–352.
- Nowak, J., Crone, E. E., 2012. It is Good to be Eaten by a Bear: Effects of Ingestion on Seed Germination. *American Midland Naturalist*, 167, 1: 205–209.
- Oheimb, v. G., Schmidt, M., Kriebitzsch, W. U., Ellenberg, H., 2005. Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part II: Red deer (*Cervus elaphus*). *European Journal of Forest Research*, 124, 1: 55–65.
- Oliveira Barcelos, A., PerÃ'nico, C., EutrÃ'lpio, F. J., 2012. Color and odor of artificial fruit used to signal potential dispersers in the Atlantic forest in Brazil. *Revista de BiologÃ'a Tropical*, 60, 295–931.

Pregledni znanstveni članek

- Osorio, D., Vorobyev, M., 2008. A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Research*, 48, 20: 2042–2051.
- Padilla, D. P., Nogales, M., 2009. Behavior of kestrels feeding on frugivorous lizards: implications for secondary seed dispersal. *Behavioral Ecology*, 20, 4: 872–877.
- Pakeman, R. J., 2001. Plant migration rates and seed dispersal mechanisms. *Journal of Biogeography*, 28, 6: 795–800.
- Pakeman, R. J., Attwood, J. P., Engelen, J., 1998. Sources of plants colonizing experimentally disturbed patches in an acidic grassland, in eastern England. *Journal of Ecology*, 86, 6: 1032–1041.
- Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proenca, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P. W. in sod., 2010. Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science*, 330, 6010: 1496–1501.
- Peres, C. A., Palacios, E., 2007. Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: Implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica*, 39, 3: 304–315.
- Peres, C. A., Schiesari, L. C., DiasLeme, C. L., 1997. Vertebrate predation of Brazil-nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), an agouti-dispersed Amazonian seed crop: A test of the escape hypothesis. *Journal of Tropical Ecology*, 13, 69–79.
- Pigozzi, G., 1992. Frugivory and seed dispersal by the european badger in a Mediterranean habitat. *Journal of Mammalogy*, 73, 3: 630–639.
- Platt, W. J., Weis, I. M., 1985. An experimental-study of competition among fugitive prairie plants. *Ecology*, 66, 3: 708–720.
- Pollux, B. J. A., Santamaria, L., Ouborg, N. J., 2005. Differences in endozoochorous dispersal between aquatic plant species, with reference to plant population persistence in rivers. *Freshwater Biology*, 50, 2: 232–242.
- Pritchard, G. T., Robbins, C. T., 1990. Digestive and metabolic efficiencies of grizzly and black bears. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 68, 8: 1645–1651.
- Razanamandranto, S., Tigabu, M., Neya, S., Oden, P. C., 2004. Effects of gut treatment on recovery and germinability of bovine and ovine ingested seeds of four woody species from the Sudanian savanna in West Africa. *Flora*, 199, 5: 389–397.
- Reid, N., 1989. Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers - components of seed dispersal quality. *Ecology*, 70, 1: 137–145.
- Rick, C. M., Bowman, R. I., 1961. Galapagos Tomatoes and Tortoises. *Evolution*, 15, 4: 407–417.
- Robinson, G. R., Handel, S. N., 1993. Forest restoration on a closed landfill - rapid addition of new species by bird dispersal. *Conservation Biology*, 7, 2: 271–278.
- Rolando, A., 1998. Factors affecting movements and home ranges in the jay (*Garrulus glandarius*). *Journal of Zoology*, 246, 249–257.
- Rosalino, L. M., Rosa, S., Santos-Reis, M., 2010. The role of carnivores as Mediterranean seed dispersers. *Annales Zoologici Fennici*, 47, 3: 195–205.
- Schaumann, F., Heinken, T., 2002. Endozoochorous seed dispersal by martens (*Martes foina*, M-martes) in two woodland habitats. *Flora*, 197, 5: 370–378.
- Schmidt, M., Sommer, K., Kriebitzsch, W. U., Ellenberg, H., von Oheimb, G., 2004. Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part I: Roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *European Journal of Forest Research*, 123, 2: 167–176.
- Schmidt, V., Schaefer, H. M., 2004. Unlearned preference for red may facilitate recognition of palatable food in young omnivorous birds. *Evolutionary Ecology Research*, 6, 6: 919–925.
- Schupp, E. W., 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 108, 15–29.
- Schupp E. W., Fuentes M., 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant-population ecology. *Ecoscience*, 2, 3: 267–275.

Pregledni znanstveni članek

- Sekercioglu, C. H., Sodhi, N. S., 2007. Conservation biology: Predicting birds' responses to forest fragmentation. *Current Biology*, 17, 19: R838–R840.
- Shaw, M. W., 1968. Factors Affecting the Natural Regeneration of Sessile Oak (*Quercus Petraea*) in North Wales: II. Acorn Losses and Germination Under Field Conditions. *Journal of Ecology*, 56, 3: 647–660.
- Silva, S. I., Bozinovic, F., Jaksic, F. M., 2005. Frugivory and seed dispersal by foxes in relation to mammalian prey abundance in a semiarid thornscrub. *Austral Ecology*, 30, 7: 739–746.
- Sodhi, N. S., Liow, L. H., Bazzaz, F. A., 2004. Avian extinctions from tropical and subtropical forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35, 323–345.
- Sorensen, A. E., 1986. Seed dispersal by adhesion. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 443–463.
- Stiles, E., 2000. Animals as seed dispersers. V: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd edition. Fenner M. (ur.). Wallingford, Oxon, CAB International: 422 str.
- Stimm, B., Boswald, K., 1994. Taking sight of the jays on the ecology and silvicultural significance of seed dispersal by birds. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 113, 3–4: 204–223.
- Terborgh, J., Nunez-Iturri, G., Pitman, N. C. A., Valverde, F. H. C., Alvarez, P. i n sod., 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology*, 89, 6: 1757–1768.
- Traba, J., Arrieta, S., Herranz, J., Clamagirand, M. C., 2006. Red fox (*Vulpes vulpes* L.) favour seed dispersal, germination and seedling survival of Mediterranean Hackberry (*Celtis australis* L.). *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 30, 1: 39–45.
- Traveset, A., 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1, 2: 151–190.
- Traveset, A., Riera, N., 2005. Disruption of a plant-lizard seed dispersal system and its ecological effects on a threatened endemic plant in the Balearic Islands. *Conservation Biology*, 19, 2: 421–431.
- Türke, M., Heinze, E., Andreas, K., Svendsen, S. M., Gossner, M. M. in sod., 2010. Seed consumption and dispersal of ant-dispersed plants by slugs. *Oecologia*, 163, 3: 681–693.
- van der Pijl, L., 1972. Principles of dispersal in higher plants. 2nd Edition. Berlin, Springer: 162 str.
- van Leeuwen, C. H. A., van der Velde, G., van Groenendaal, J. M., Klaassen, M., 2012. Gut travellers: internal dispersal of aquatic organisms by waterfowl. *Journal of Biogeography*, 39, 11: 2031–2040.
- Vander Wall, S. B., 1990. Food hoarding in animals. Chicago, Chicago University Press: 453 str.
- Vander Wall, S. B., 2010. How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 365, 1542: 989–997.
- Vander Wall, S. B., Forget, P.-M., Lambert, J. E., Hulme, P. E., 2005. Seed Fate Pathways: Filling the Gap between Parent and Offspring. V: *Seed fate. Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. Forget P.-M. e. a. (ur.). Wallingford, Oxon, CABI Publishing: 426 str.
- Vanhomme, H., Belle, B., Forget, P. M., 2010. Bushmeat Hunting Alters Recruitment of Large-seeded Plant Species in Central Africa. *Biotropica*, 42, 6: 672–679.
- Vellend, M., 2002. A pest and an invader: White-tailed deer (*Odocoileus virginianus* Zimm.) as a seed dispersal agent for honeysuckle shrubs (*Lonicera* L.). *Natural Areas Journal*, 22, 3: 230–234.
- Vellend, M., Knight, T. M., Drake, J. M., 2006. Antagonistic effects of seed dispersal and herbivory on plant migration. *Ecology Letters*, 9, 3: 316–323.
- Venable, D. L., Brown, J. S., 1993. The population-dynamic functions of seed dispersal. *Vegetatio*, 108, 31–55.
- Vera, F. W. M., 2000. Grazing ecology and forest history. Wallingford, Oxon, CABI Publishing: 506 str.
- Viviansmith, G., Stiles, E. W., 1994. Dispersal of salt-marsh seeds on the feet and feathers of waterfowl. *Wetlands*, 14, 4: 316–319.

Pregledni znanstveni članek

- Wang, B. C., Sork, V. L., Leong, M. T., Smith, T. B., 2007. Hunting of mammals reduces seed removal and dispersal of the afrotropical tree *Antrocaryon klaineanum* (Anacardiaceae). *Biotropica*, 39, 3: 340–347.
- Wheelwright, N. T., Janson, C. H., 1985. Colors of Fruit Displays of Bird-Dispersed Plants in Two Tropical Forests. *The American Naturalist*, 126, 6: 777–799.
- Williams, S. C., Ward, J. S., Ramakrishnan, U., 2008. Endozoochory by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) across a suburban/woodland interface. *Forest Ecology and Management*, 255, 3–4: 940–947.
- Willson, M. F., 1986. Avian Frugivory and Seed Dispersal in Eastern North America. V: *Current Ornithology*. (ur.). Springer US: 223–279 str.
- Willson, M. F., 1993. Mammals as Seed-Dispersal Mutualists in North America. *Oikos*, 67, 1: 159–176.
- Willson, M. F., Gende, S. M., 2004. Seed dispersal by Brown Bears, *Ursus arctos*, in southeastern Alaska. *Canadian Field-Naturalist*, 118, 4: 499–503.
- Willson, M. F., Rice, B. L., Westoby, M., 1990. Seed dispersal spectra - a comparison of temperate plant-communities. *Journal of Vegetation Science*, 1, 4: 547–562.
- Willson, M. F., Traveset, A., 2000. The Ecology of Seed Dispersal. V: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd edition. Fenner M. (ur.). Wallingford, Oxon, CAB International: 422 str.
- Wright, S. J., 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 6, 1–2: 73–86.
- Wright, S. J., Duber, H. C., 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyracea*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica*, 33, 4: 583–595.
- Wright, S. J., Zeballos, H., Dominguez, I., Gallardo, M. M., Moreno, M. C. in sod., 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. *Conservation Biology*, 14, 1: 227–239.
- Wunderle, J. M., 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*, 99, 1–2: 223–235.

Vpliv lastnosti tal na ritje divjih prašičev na travinju

The impact of Soil Properties on Wild Boar Rooting on Grassland

Ida Jelenko, Nataša Kopušar, Boštjan Pokorný

ERICo Velenje, Inštitut za ekološke raziskave, d.o.o., Koroška cesta 58, 3320 Velenje; ida.jelenko@erico.si

Izvleček

Z vidika trajnostnega in ekonomsko sprejemljivega upravljanja z divjim prašičem in njegovim živiljenjskim okoljem je zelo pomembno sistematično reševanje konfliktnih situacij divji prašič vs. človek, ki jih poleg škode na kmetijskih kulturnah povzroča tudi pojav ritja na travinju. Zato smo želeli ugotoviti potencialen vpliv pedoloških lastnosti tal na ritje divjih prašičev na travinju, in sicer z analizami tal znotraj ustrezno izbranih parno-primerjalnih razkritih in nerazkritih ploskev znotraj istih travniških kompleksov. Vzorčili smo v Savinjski dolini jeseni 2009 (n = 24) in na Cerkljansko-Idrijskem hribovju poleti 2010 (n = 12). Na ritje divjih prašičev vplivajo predvsem tiste lastnosti tal, ki pomenijo ugodnejše razmere za rast rastlin (več hrani) in prisotnost živali v tleh (večje vsebnosti organskega ogljika, večji delež celotnega dušika, založenost tal z rastlinam lahko dostopnim kalijem in fosforjem). Bogato živalstvo in podzemni deli rastlin v travniških tleh vplivajo na večjo privlačnost takšnih površin za divje prašiče, saj je zanje pomemben vir hrane. Drugi pedološki parametri, kot so struktura in reakcija tal, založenost tal z rastlinam lahko dostopnim magnezijem in kalcijem, ne vplivajo na pojavnost ritja divjih prašičev na travnikih.

Ključne besede: divji prašič, ritine, tla, lastnosti tal, živali v tleh, podzemni deli rastlin, travniki

Abstract

In terms of sustainable and economically acceptable management of wild boar and its habitat, it is very important to solve conflict situations between humans and wild boar, such as damage to agricultural crops and especially rooting on grassland. For this reason, the potential impact of soil properties on rooting by wild boar on meadows was assessed, i.e. by chemical analyses of soil properties within the appropriately chosen comparative rooted and non-rooted plots, sampled in the same meadow complexes. Sampling was carried out at the Savinja Valley in autumn 2009 (n = 24) and at the Cerkljansko-Idrijsko Mountains in summer 2010 (n = 12). Wild boar rooting on grassland is influenced by different soil properties that represent favorable conditions for plant growth (more nutrients) and the presence of soil fauna (higher level of organic carbon and total nitrogen, content of easily soluble potassium and easily soluble phosphorus). The rich grassland flora and fauna of the soil affects the attractiveness of such areas for wild boar, as they are an important food source. Other soil characteristics, such as soil structure and soil reaction and content of easily soluble magnesium and calcium, do not affect the incidence of wild boar rooting on meadows.

Key words: wild boar, rooting, soil, soil properties, soil fauna and flora, meadows

1 Uvod

Tla so substrat, v katerem živijo živali in se ukoreninjajo rastline, zato pomembno vplivajo na sestavo živega sveta, ta pa pomembno na njihovo genezo in s tem na tip tal; gre za močno soodvisno razmerje. Biotska pestrost talnih živali (edafona), prekorenjenost talnih horizontov in vrstna pestrost ter gostota vegetacijskega pokrova travnih površin so zelo odvisne od fizikalnih, kemijskih in bioloških lastnosti tal (Mršić, 1997). Lastnosti tal torej pogojujejo pestrost talnega živalstva in tudi pestrost ter gostoto vegetacije. Prisotnost določenih talnih živalskih taksonomskeh skupin – kot so npr. deževniki (Lumbricidae), polži (Gastropoda), hrošči (Coleoptera), predvsem ličinke majskih hroščev (*Melolontha melolontha* L.) (Baubet in sod., 2003; Coccia in sod., 2007; Drenik, 2007; Bueno, 2011) oz. zelo pogosto tudi čebulice pomladanskega žafrana (*Crocus vernus*) (Veternik in Mehle, 2010) – pomeni izjemno pomemben vir hrane za divjega prašiča (*Sus scrofa* L.), ki je po svoji prehranski strategiji oportunistični omnivor (vsejed) z afiniteto do lahko dosegljivih, a tudi energetsko bogatih virov hrane (Massei in sod., 1996; Schley in Roper, 2003; Herrero in sod., 2004). Pri intenzivnem prehranjevanju z viri hrane v tleh divji prašiči poškodujejo travno rušo, tj. povzročajo ritine, kar je pomemben dejavnik vplivanja na naravne in antropogeno spremenjene ekosisteme (Massei in Genov, 2004; Siemann in sod., 2009), v kmetijski krajini pa to pomeni predvsem ekonomsko škodo (Seward in sod., 2004; Frackowiak in Swiderski, 2008; Schley in sod., 2008).

Vpliv lastnosti tal na pojavljanje ritja divjih prašičev in tudi obratno vpliv ritja divjih prašičev na spremembe lastnosti tal sta še precej neraziskani področji, še zlasti v slovenskem prostoru. V preglednem članku *Ekosistemski vloga in pomem divjega prašiča* (*Sus scrofa* L.) (Pokorný in Jelenko, 2012) so o obravnavani tematiki zbrane ugotovitve predvsem tujih raziskav, v katerih so dognali, da divji prašiči z ritjem: (i) premešajo površinske horizonte tal in v njih pospešijo

kroženje hranil; (ii) povečajo naravno razgradnjo organskih delcev v tleh (zmanjševanje nevarnosti požara); (iii) povečajo kislost tal; (iv) pospešujejo spiranje prsti in povečujejo talno erozijo; (v) zaradi spiranja zmanjšujejo količino rastlinam dostopnih hranil v tleh; (vi) povečajo kompaktnost (zbitost) in zaglinjevanje tal.

Določeni avtorji poročajo tudi o razlikah v kroženju hranil, vsebnosti različnih elementov v tleh ter razlikah v C/N razmerju med primerjalnimi razitim in nerazitim travniškimi ploskvami (npr. Singer in sod., 1984; Sims, 2005; Siemann in sod., 2009). Vendar pa se poraja vprašanje, ali morebiti razlike v lastnostih tal niso dejansko vzrok za nastanek ritin zaradi divjih prašičev in ne njihova posledica (Tierney in Cushman, 2006). Lastnosti tal se namreč spreminjajo zaradi biotskih in abiotiskih dejavnikov in posledično ustvarjajo različno ugodne razmere za talno živalstvo ter rastlinstvo. Zrnavost tal je pomembna lastnost, ki se spreminja skozi dolgo časovno obdobje in neposredno vpliva na številčnost ter vrstno sestavo edafskih živali; v glinastih tleh primanjkuje kisika, zato je v njih manj živali kot v ilovnatih in peščenoilovnatih tleh. Med organsko snov štejemo žive organizme, različno razgrajene rastlinske in živalske ostanke ter stabilizirane kompleksne organske spojine (humus). Skoraj 95 % vsega dušika v tleh je vezanega v razne organske kemijske spojine v rastlinski ali živalski biomasi, ki je potencialen vir hrane za divje prašiče. Reakcija tal zelo vpliva na dostopnost hranil; optimalni pH tal za talne živali je od 6 do 7,5; s povečevanjem kislosti tal se število živalskih vrst zmanjšuje. Kalcij v tleh izboljšuje fizikalne lastnosti tal: vpliva na boljšo prepustnost in zračnost ter izboljšuje strukturo tal. Kalcij in kalcijev karbonat sta pomembna v genezi tal in zelo vplivata na prisotnost nekaterih pomembnih edafskih živalskih skupin (polžev, stonog, žuželk, deževnikov itn.) (zbrano v Mršić, 1997).

Z vidika trajnostnega in ekonomsko sprejemljivega upravljanja z divjim prašičem in njegovimi habitatimi je zelo pomembno sistematično reševanje konfliktnih situacij divji prašič vs. človek, ki jih poleg škode na kmetijskih kulturah povzro-

Izvirni znanstveni članek

ča tudi pojav ritja na travinju. Zato smo želeli določiti povezavo med pedološkimi lastnostmi tal in pojavom ritja divjih prašičev na travinju (travnikih in pašnikih), in sicer z analizami tal znotraj ustrezno izbranih parno-primerjalnih razkritih in nerazkritih ploskev znotraj istih travniških kompleksov.

2 Material in metode

Talne vzorce za analizo tal smo vzorčili na dveh lokacijah v dveh terminih. Jeseni leta 2009 smo tla vzorčili na območju Zgornjesavinjske in Šaleške doline (lovišča Mozirje, Gornji Grad, Smrekovec Šoštanj, Velenje in Oljka, Šmartno ob Paki; skupaj 12 travnikov oz. 24 parno-primerjalnih ploskev) – v nadaljevanju Savinjska dolina. Poleti leta 2010 smo tla vzorčili še na območju Cerkljansko-Idrijskega hribovja (lovišči Idrija in Jelenk; skupaj šest travnikov oz. 12 ploskev).

Pri vzorčenju tal smo upoštevali, da je bilo mesto vzorčenja na nerazritem delu travne površine enako oddaljeno od gozdnega roba kot razkriti del; vzorčili smo linijsko glede na gozdni rob. Kmetijska raba travnika je bila na obeh ploskvah enaka; razdalja med njima je bila najmanj 30 m. Kot nerazrita ploskev smo vzeli lokacijo, ki po poročanju upravljavcev z loviščem praviloma ni bila še nikoli razrita.

Travniška tla na nerazritem delu smo vzorčili na 5 do 10 mestih (podvzorci); izsekali smo kvadre, velikosti 20 x 20 x 10 cm, iz katerih smo z lopatko odvzeli del tal (globina 0 do 6 cm). Na razkritih ploskvah smo tla vzorčili najmanj na desetih razkritih delih. Polovica talnega vzorca na vsaki razkriti ploskvi je bila odvzeta z odgrnjene površine travne ruše (2 do 3 cm globine), polovica pa iz razkritih tal (3 do 6 cm globine). Podvzorce smo združili v plastičnih vedrih in jih ročno razdrobili ter premešali.

Priprava talnih vzorcev za analize je bila izpeljana po mednarodnem standardu ISO 11464 (ročno drobljenje, homogenizacija, sušenje pri 26 °C, trenje v keramični terilnici in sejanje skozi dvomilimetrsko sito). Posamezne analize lastnosti tal (reakcija tal, tekstura tal, organska snov, rastlinam dostopna fosfor in kalij, celotni dušik, kalcij, magnezij) smo opravili v laboratoriju ERICo Velenje, Inštitutu za ekološke raziskave, in sicer po zahtevah slovenskih normativov (Ur. 1. RS, št. 55/97) in usklajeno z mednarodnimi standardi (SIST EN ISO, 2005).

Statistične analize smo izvedli s pomočjo programskega paketa *Statistica for Windows 7.1* (StatSoft, 2006). Za ugotavljanje obstoja statistično značilnih razlik smo uporabili t-test za odvisne vzorce. Kot statistično značilne smo privzeli rezultate, če je bila velikost statističnega tveganja $p < 0,05$. V nadaljevanju so vsebnosti



Slika 1: Razrita in nerazrita ploskev v lovišču Mozirje z lokacijo vzorčenja (rumeno: ne razrito, rdeče: razrito) (foto: I. Jelenko).

Figure 1: Rooted vs. non-rooted plots in hunting ground Mozirje with sampling locations (yellow: non-rooted, red: rooted) (photo: I. Jelenko).



Slika 2: Vzorčenje tal (foto: I. Jelenko)
Figure 2: Taking soil samples (photo: I. Jelenko)

celotnega dušika podane v odstotkih kalcija v odstotkih na suho snov (% s.s.), rastlinam lahko dostopnega kalija v mg K₂O na 100 g tal (mg K₂O/100 g), lahko dostopnega fosforja v mg P₂O₅ na 100 g tal (mg P₂O₅/100 g), magnezija v mg/kg s.s. in organskega ogljika v g/kg s.s.

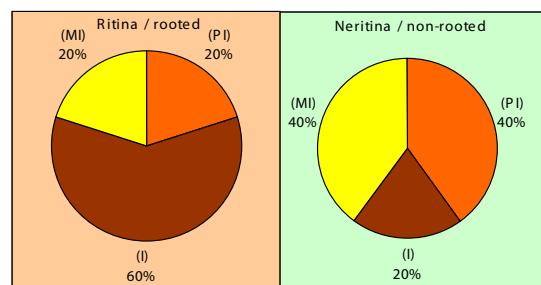
3 Rezultati in razprava

3.1 Jesensko vzorčenje (Savinjska dolina; leto 2009)

Trdna faza tal je sestavljena iz mineralnih delcev in trdnih organskih snovi. Relativno razmerje posameznih mineralnih frakcij v tleh določa teksturo tal, ki je zelo pomembna lastnost tal, saj vpliva na rodovitnost prsti (zračnost, prepustnost tal za vodo in kapacitetu tal za zadrževanje vode) ter na prostor, primeren za naseljevanje talnih organizmov. V glinastih tleh primanjkuje kisika, zato je v njih manj živali kot v ilovnatih in peščeno-ilovnatih tleh (Mršić, 1997). Tekstura tal neposredno vpliva na številnost in vrstno sestavo edafskih živali (*ibid.*); posledično zaradi večje prisotnosti teh organizmov pogojuje tudi ritje divjih prašičev (Vtorov, 1993; Linderoth, 2012). Različne edafske živali v talnem profilu najdemo na različnih globinah, medtem ko je globina ritja divjih prašičev odvisna od možnosti, ki jih dopuščajo anatomske lastnosti rilca divjih prašičev, trdote podlage (teksture in strukture tal) in zadovoljevanja potreb divjih prašičev po ritju zaradi iskanja hrane (Cocca in sod., 2007; Drenik, 2007; Bueno, 2011). Določanje teksture in drugih lastnosti tal je zato smiselno do globine,

kjer se je ritje še pojavljalo, tj. do globine 6 cm. Rezultati so pokazali, da so bila tla razkritih ploskev glede teksture za talne organizme ugodnejša. Na razkritih delih travnikov so bila tla v večini primerov ilovnata (srednje težka tla), medtem ko so na nerazkritih ploskvah prevladovala meljasto-ilovnata (srednje težka tla) in peščeno-ilovnata (lahka) tla (*slika 3*). Glede na to, da divji prašiči z ritjem spreminjajo predvsem fizikalne lastnosti tal (Lacki in Lancia, 1983; Singer in sod., 1984; Sims, 2005), pa ostaja vprašanje, ali je razlika v teksturi tal dejansko vzrok ali je morebiti posledica ritja divjih prašičev.

Med organsko snov tal štejemo žive organizme, različno razgrajene rastlinske in živalske ostanke ter stabilizirane kompleksne organske spojine



Slika 3: Teksturni razredi za razrite (ritina) in nerazrite (neritina) parno primerjalne ploskve; vzorčenje v Savinjski dolini leta 2009 (MI: meljasto-ilovnata tla; PI: peščeno-ilovnata tla, I: ilovnata tla; n = 24)

Figure 3: Soil texture classes for rooted (rooted) and non-rooted (non-rooted) comparative plots, sampled in the Savinja Valley in 2009 (MI: silt loam soils, PI: sandy loam soils, I: loam soils; n = 24)

(humus) (Mršić, 1997). Vsebnost organske snovi smo izračunali iz deleža organskega ogljika (% org. snovi = % C_{org} * 1,724; Mihelič s sod., 2010). Deleži organskih snovi v razkritih tleh so bili od 6,9 % do 16,6 %, v nerazkritih tleh pa od 5,9 % do 14,0 %. Tla so bila v obeh primerih močno do zelo močno humusna. Povprečne vsebnosti organskega ogljika so bile v talnih vzorcih ritin statistično značilno večje kot v vzorcih ne razkritih tal (*preglednica 1*).

Izvirni znanstveni članek

Skoraj 95 % vsega dušika v tleh je vezanega v razne organske spojine v rastlinski ali živalski biomasi (Mršić, 1997). Na razritih ploskvah smo določili povprečno več celotnega dušika v tleh kot v nerazritih. Razlike so bile sicer na meji statistične značilnosti (*preglednica 1*), kljub temu pa se zdi, da ritine dejansko vsebujejo večji delež dušika kot nerazrita tla (v 8 od 12 primerov). V proučevanih tleh nismo posebej

določili dušika, vezanega v razne organske spojine in anorgansko vezanega dušika, zato je v tej raziskavi nemogoče sklepati o razlikah med nerazritimi in razritimi tlemi glede na obliko vezave dušika. Domnevamo pa lahko, da ima dušik, vezan v rastlinski in živalski biomasi, večji vpliv na pojavnost ritin kot anorgansko vezan dušik.

Preglednica 1: Rezultati analiz meritev vsebnosti celotnega dušika (%), organskega ogljika (%), pH tal in razmerja med ogljikom in dušikom (C/N) v talnih vzorcih razritih (R) in nerazritih (NR) tal, vzorčenih v Savinjski dolini leta 2009
Table 1: The results of analyses of the level of total nitrogen (%), organic carbon (%), pH of the soil and the carbon:nitrogen ratio (C/N) respectively, in soil samples of rooted (R) and non-rooted plots (NR), sampled in the Savinja Valley in 2009

Parameter tal / Soil parameter	Celotni dušik / Total nitrogen (%)		Organski ogljik / Organic carbon (%)		pH-KCl		C/N	
Ritina / rooted (R) Neritina / non-rooted (NR)	R	NR	R	NR	R	NR	R	NR
Velikost vzorca / Sample size	12	12	12	12	12	12	12	12
Mediana / Median	0,47	0,46	5,04	4,56	4,78	4,42	10,5	10,0
Minimum / Minimum	0,42	0,36	3,98	3,44	3,94	3,80	9,4	8,8
Maksimum / Maximum	0,87	0,76	9,65	8,10	5,38	6,71	17,9	12,3
Povprečje / Average	0,53	0,48	5,84	4,74	4,74	4,73	11,1	10,0
Std. odklon / St. deviation	0,13	0,11	1,86	1,21	0,44	0,87	2,2	10,0
t-test za odvisne vzorce / t-test for dependent samples	2,01		2,37		0,03		1,58	
Stopnja tveganja (p) / Statistical significance (p)	0,07		0,04*		0,98		0,14	

Razmerje med organskim ogljikom (metoda po Walkley Blacku) in organskim dušikom (metoda po Kjeldahlu) je opredeljeno kot C/N razmerje in ga podajamo s celim številom (Mihelič s sod., 2010). Talni vzorci razritih in tudi nerazritih ploskev so imeli v povprečju C/N razmerje manjše od 25 : 1 (*preglednica 1*), kar v obeh primerih pomeni ugodne razmere za razgradnjo organske snovi (sproščanje dušika) ter za razvoj talnih živali in rast rastlin.

Od kislosti oz. bazičnosti tal (pH tal) je v veliki meri odvisna dostopnost hranil za rastline. Večina hranil je rastlinam najbolje dostopna v območju od 5 do 7 pH (Mihelič s sod., 2010). Kislost neposredno vpliva na številčnost in vrstno sestavo talnega živalstva. Tla z nizkimi pH vrednostmi poseljuje zelo malo edafskih živali, večina jih živi na območjih z nevtralno reakcijo (Mršić, 1997). V talnih vzorcih razritih in nerazritih ploskev smo v povprečju določili precej

podobne (neznačilno različne) pH vrednosti, tla so v večini primerov močno kisla do kisla (*preglednica 1*); lahko sklepamo, da se vrstna sestava talnih živali zaradi pH tal ne razlikuje med razritimi in nerazritimi deli travnih površin. Glede na rezultate reakcije tal sklepamo, da pH tal na proučevanem območju (večinoma kisla tla) ne vpliva na pojavnost ritja divjih prašičev na travinju.

Lahko dostopni fosfor in kalij v tleh spadata med najpomembnejša rastlinska hranila (Suhadolc in sod., 2005). Povprečno smo izmerili precej več lahko dostopnega kalija v vzorcih razritih tal v primerjavi z vzorci nerazritih; razlike so bile statistično visoko značilne (*preglednica 2*).

Vsebnosti lahko dostopnega fosforja na razritih ploskvah so bile v povprečju nekoliko večje kot na ne razritih, razlike pa niso bile značilne (*preglednica 2*). Variabilnost meritev (standardni odklon) je pri obeh elementih zelo velika.

Založenost tal s fosforjem in kalijem za lahka in srednje težka tla po metodi AL (Mihelič s sod., 2010) se razlikuje med lokacijami in tudi med razritimi in nerazritimi ploskvami. V talnih vzorcih razritih ploskev smo določili ekstremno založenost (E) tal s kalijem na 33 %, čezmerno založenost (D) na 17 %, dobro založenost (C) na 25 %, srednje preskrbljenost (B) na 25 % in siromašno založenost (A) na 0 % lokacij. V talnih vzorcih ne razritih ploskev smo določili slabšo založenost tal s kalijem (E: 25 %, D: 8 %, C: 17 %, B: 25 % A: 25 % lo-

Preglednica 2: Rezultati analiz meritev vsebnosti rastlinam lahko dostopnega fosforja ($\text{mg P}_2\text{O}_5/100 \text{ g}$), magnezija (mg/kg s.s.), kalija ($\text{mg K}_2\text{O}/100\text{g}$) in kalcija (% s.s.) v talnih vzorcih razritih (R) in nerazritih (NR) tal, vzorčenih v Savinjski dolini leta 2009

Table 2: The results of analyses of the level of easily soluble phosphorus ($\text{mg P}_2\text{O}_5/100 \text{ g}$), magnesium (mg/kg d. w.), potassium ($\text{mg K}_2\text{O}/100\text{g}$) and calcium (% d. w.) respectively, in soil samples of rooted (R) and non-rooted plots (NR), sampled in the Savinja Valley in 2009

Parameter tal / Soil parameter	Lahko dostopni fosfor / Easily soluble phosphorus ($\text{mg P}_2\text{O}_5/100 \text{ g}$)		Lahko dostopni kalij / Easily soluble potassium ($\text{mg K}_2\text{O}/100\text{g}$)		Magnezij / Magnesium (Mg)		Kalcij / Calcium (Ca) (% s.s.)	
Ritina / rooted (R) Neritina / non-rooted (NR)	R	NR	R	NR	R	NR	R	NR
Velikost vzorca / Sample size	12	10	12	12	12	12	12	12
Mediana / Median	7,72	6,92	30,6	19,2	365	305	1,4	1,2
Minimum / Minimum	3,03	4,36	13,6	4,1	238	178	0,8	0,7
Maksimum / Maximum	33,3	16,5	94,9	48,3	527	825	2,7	15,0
Povprečje / Average	10,34	7,86	34,8	23,3	355	377	1,5	2,5
Std. odklon / St. deviation	8,03	3,48	22,7	16,0	86,8	191	0,6	4,0
t-test za odvisne vzorce / t-test for dependent samples	1,15		2,97		-0,49		-0,86	
Stopnja tveganja (p) / Statistical significance (p)	0,28		0,01*		0,63		0,41	

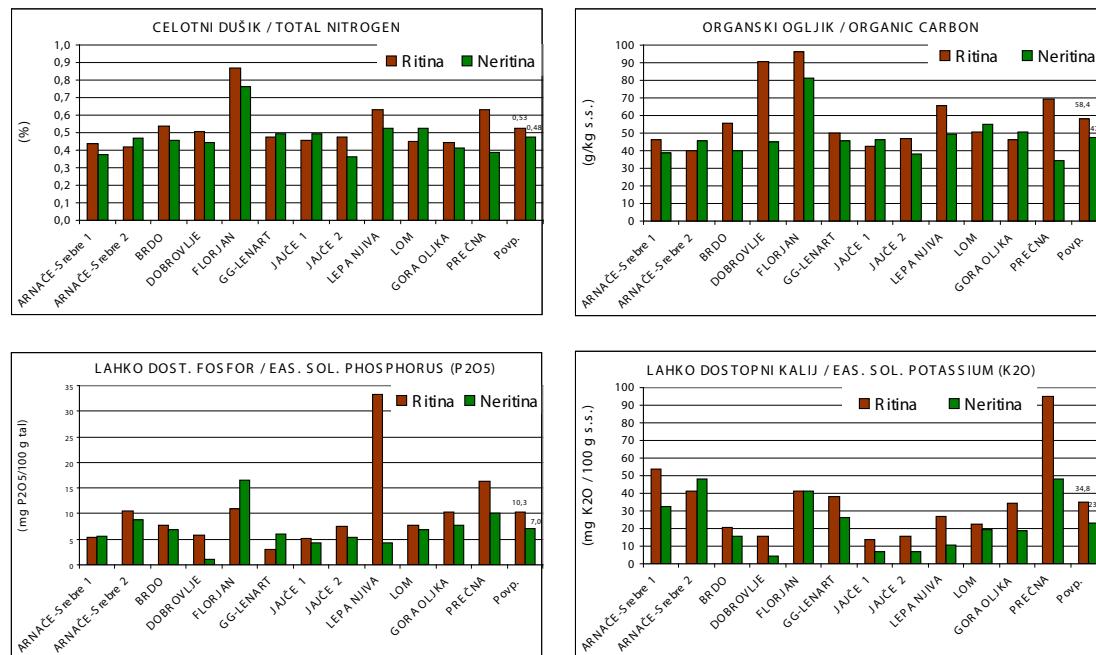
Izvirni znanstveni članek

kacij). Vse vzorčne lokacije so z lahko dostopnim fosforjem precej slabše založene. V talnih vzorcih ritin smo kljub temu določili nekoliko boljšo zaščitost tal z lahko dostopnim fosforjem (E: 0 %, D: 8 %, C: 8 %, B: 51 %, A: 33 % lokacij) kot na nerazritih lokacijah (E: 0 %, D: 0 %, C: 8 %, B: 50 %, A: 42 % lokacij). Tla na nerazritih delih travnikov so bolj siromašno založena z rastlinam lahko dostopnim kalijem (50 % vzorcev) in fosforjem (92 % vzorcev) kot tla, kjer je bila travna ruša razkrita zaradi divjih prašičev (25 % oziroma 84 % vzorcev).

Magnezij (Mg) je pomembno rastlinsko hranilo, ki ga je v tleh navadno dovolj. Za lahka in srednje težka tla (takšna smo določili na vseh dvanajstih parnih ploskvah) je značilno, da je stopnja preskrbljenosti z magnezijem dobra (C), če tla vsebujejo 10 do 20 mg Mg/100 g tal (Mi-

helič s sod., 2010). Med razritimi in nerazritimi ploskvami ni značilnih razlik v vsebnosti Mg v tleh (*preglednica 2*).

V tleh kalcij izboljšuje fizikalne lastnosti tal: vpliva na boljšo prepustnost in zračnost ter izboljšuje strukturo tal. Prisotnost kalcija v tleh je pomembna tudi zaradi vpliva na kislost tal in s tem na dostopnost rastlinskih hranil (Muršec in sod., 2004). Navedeno vpliva na življenje mikroorganizmov v tleh in pospešuje mineralizacijo organske snovi ter sprejem hranil v rastline. V talnih vzorcih ritin so bile manjše vsebnosti kalcija kot pri vzorcih z nerazritih delov travnikov (*preglednica 2*), a je variabilnost podatkov zelo velika; med vzorci razritih in nerazritih tal nismo ugotovili statistično značilnih razlik v vsebnosti lahko dostopnega kalcija.



Slika 4: Primerjava nekaterih pedoloških značilnosti tal med posameznimi lokacijami Savinjske doline (razrite in nerazrte površine)

Figure 4: Comparison of some soil properties among sampling plots in the Savinja Valley (rooted vs. non-rooted plots)

3.2 Poletno vzorčenje (Cerkljansko-Idrijsko hribovje; leto 2010)

Tekstura vzorčenih tal Cerkljansk-Idrijskega hribovja se razlikuje od tekture vzorčenih tal Savinjske doline. V nasprotju s slednjo, kjer so v tleh ritin prevladovala ilovnata tla, na nerazritih ploskvah pa meljasto-ilovnata in peščeno-ilovnata tla, je bila tekstura tal na območju Cerkljansk-Idrijskega hribovja v večini lokacij med parnima ploskvama enaka, in sicer so prevladovala

ilovnata tla, razen na eni lokaciji, kjer sta bila oba vzorca peščeno-ilovnate tekture.

Kislost tal tudi tukaj ni bila značilno različna; v obeh primerih so bila tla v večini kisla. Največja razlika v reakciji tal razrite (pH 3,62) in nerazrite ploskve (pH 6,85) je bila na eni lokaciji v lovišču Jelenk. Tudi na drugem obravnavanem območju lahko potrdimo, da pH tal na proučevanih travnikih ne vpliva na ritje divjih prašičev.

Preglednica 3: Rezultati analiz meritev vsebnosti celotnega dušika (%), organskega ogljika (%), pH tal, razmerja med ogljikom in dušikom (C/N), vsebnosti lahko rastlinam dostopnega fosforja (mg P₂O₅/100 g) in kalija (mg K₂O/100g) v talnih vzorcih razritih (R) in nerazritih (NR) tal, vzorčenih na Cerkljansk-Idrijskem hribovju leta 2010

Table 3: The results of analyses of the level of total nitrogen (%) and organic carbon (%), pH of the soil, the carbon : nitrogen ratio (C/N), the level of easily soluble phosphorus (mg P₂O₅/100 g) and potassium (mg K₂O/100g) respectively, in soil samples of rooted (R) and non-rooted plots (NR), sampled at Cerkljansko-Idrijsko mountains in 2010

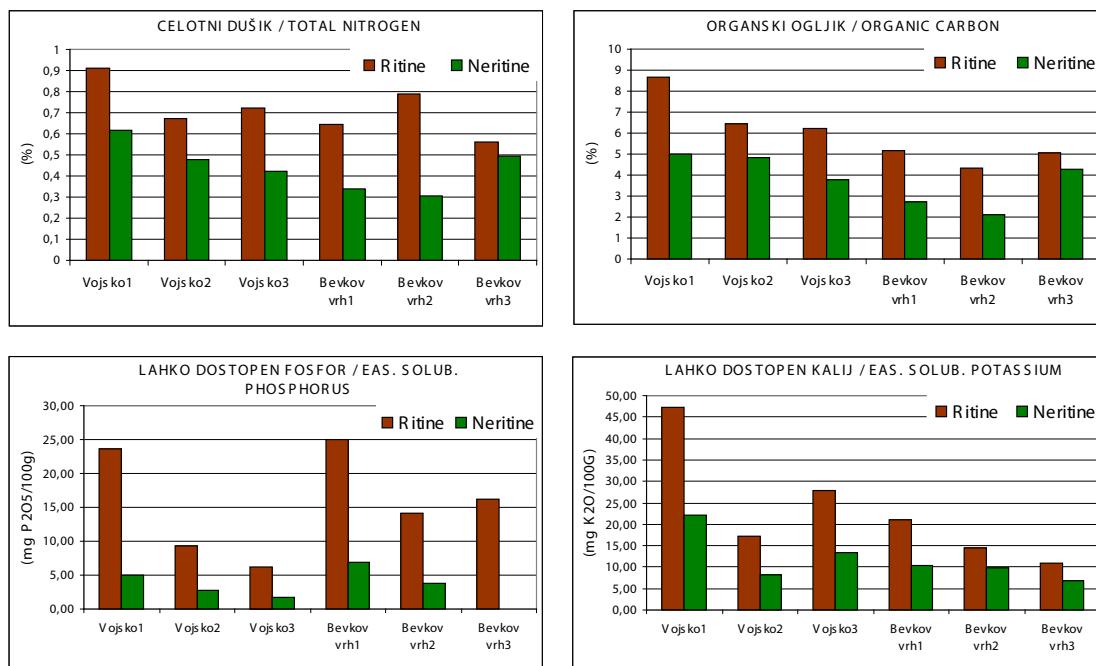
Parameter tal / Soil parameter	pH-KCl		Celotni dušik / Total nitrogen (%)		Organski ogljk / Organic carbon (%)		C/N		Lahko dostopni fosfor / Easily soluble phosphorus (mg P ₂ O ₅ /100 g)		Lahko dost. Kalij / Easily soluble potassium (mg K ₂ O/100g)	
Ritina / rooted (R) Neritina / non-rooted (NR)	R	NR	R	NR	R	NR	R	NR	R	NR	R	NR
Velikost vzorca / Sample size	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
Mediana / Median	4,36	4,10	0,70	0,45	5,71	4,02	8,8	8,4	15,2	3,28	19,2	10,1
Minimum / Minimum	3,62	3,89	0,56	0,31	4,35	2,13	5,5	7,0	6,27	< 1,0	11,0	6,91
Maksimum / Maksimum	5,10	6,85	0,91	0,62	8,67	5,02	9,6	10	25,0	6,95	47,3	22,2
Povprečje / Average	4,36	4,60	0,72	0,44	5,99	3,79	8,4	8,5	15,8	3,37	23,2	11,8
Std. odklon / St. deviation	0,52	1,14	0,12	0,11	1,53	1,16	1,5	1,1	7,5	2,43	13,2	5,54
t-test za odvisne vzorce / t-test for dependent samples	-0,46		4,02		2,81		-0,09		3,83		1,95	
Stopnja tveganja (p) / Statistical significance (p)	0,65		< 0,01		< 0,01		0,93		< 0,01		0,08	

Izvirni znanstveni članek

Delež celotnega dušika in organskega ogljika je bil na vseh šestih parno-primerjalnih ploskvah, vzorčenih poleti 2010, statistično značilno večji (*preglednica 3*) pri vzorcih travniških tal, vzeti na razritih ploskvah, v primerjavi z vzorci neražritih tal. Rezultati so primerljivi z rezultati vzročenja v Savinjski dolini, kjer pa je bila ta razlika le nakazana. Bolj humusna tla oziroma večje vsebnosti organskega ogljika in tudi večji delež celotnega dušika v tleh pomeni več rastlinstva in talnih živali, kar neposredno vpliva na večjo privlačnost razritih ploskev za divje prašiče (Vtorov, 1993; Herrero in sod., 2004; Linderöth, 2012). To smo predhodno dokazali tudi z analizami pestrosti vrst živali v tleh na istih vzorčnih lokacijah (Jelenko in sod., 2011). Po drugi strani

pa tako kot v prvem obravnavanem območju tudi v Cerkljansko-Idrijskem hribovju C/N razmerje ni bilo značilno različno med vzorci razritih in neražritih tal (*preglednica 3*).

Izjemno velike razlike v vsebnostih rastlinam lahko dostopnega fosforja in rastlinam lahko dostopnega kalija smo zabeležili na vseh parno primerjalnih ploskvah Cerkljansko-Idrijskega hribovja. Vzoreci tal ritin so v povprečju vsebovali za več kot štirikrat večje vsebnosti rastlinam dostopnega fosforja in za dvakrat večje vsebnosti rastlinam dostopnega kalija, kot ju je bilo v vzorcih neražritih tal (*preglednica 3*); razlike so bile značilno različne oz. na meji statistične značilnosti.



Slika 5: Primerjava nekaterih pedoloških značilnosti tal med posameznimi vzorčnimi lokacijami Cerkljansko-Idrijskega hribovja (razrite in neražrite površine)

Figure 5: Comparison of some soil properties among sampling plots at Cerkljansko-Idrijsko Mountains (rooted vs. non-rooted plots)

4 Zaključek

Divji prašiči s svojim načinom življenja vplivajo na agrarne ekosisteme in zaradi ritja na travinju kmetovalcem povzročajo ekonomsko škodo, saj se zaradi poškodovane travne ruše zmanjša do nos. Dejavniki, ki vplivajo na nastanek ritin in posledično na nastanek škode, se skrivajo tudi v lastnostih tal. Rezultati analiz so pokazali, da na ritje divjih prašičev vplivajo predvsem dejavniki, ki pomenijo ugodnejše pogoje glede hranil, pomembnih za rast rastlin, ter dejavniki, ki vplivajo na prisotnost in pestrost edafiske favne.

Bolj humusna tla oziroma večje vsebnosti organskega ogljika in tudi večji delež celotnega dušika v tleh pomenijo več organskih hranil za rast rastlin in torej večjo pestrost rastlinstva, po drugi strani pa neposredno pomenijo tudi več talnih živali. Tla, bogata z rastlinskimi in živalskimi organizmi, so za divje prašiče privlačnejša, saj so pomemben dodaten vir hrane.

Podobno večja založenost z rastlinam lahko dostopnim kalijem in lahko dostopnim fosforjem vpliva na pojav ritin zaradi divjih prašičev, in sicer posredno, saj sta oba elementa izmed najpomembnejših rastlinskih hranil ter pogojujeta boljše možnosti za rast različnih rastlinskih vrst. Razlike smo opazili med razritimi in nerazritimi deli travnikov predvsem spomladji oz. poleti po cvetenju pomladanskega žafrana, katerega čebulice so izjemno zanimive za prehrano divjega prašiča in ki smo jih v izjemnem številu našli na vseh lokacijah razritih tal v času poletnega vzročenja.

Preostali pedološki parametri, kot so struktura in reakcija tal, založenost tal z lahko dostopnim magnezijem ter lahko dostopnim kalcijem ne vplivajo na pojavnost ritja divjih prašičev na travinju.

5 Summary

In terms of sustainable and economically acceptable management of wild boar and its habitat, it is very important to solve conflict situations between humans and wild boar such as damage to agricultural crops and especially rooting on grassland. For this reason, the potential impact of soil properties on rooting by wild boar on grassland was assessed, i.e. by chemical analyses of soil properties within the appropriately chosen comparative rooted and non-rooted plots, sampled in the same meadows.

Sampling was carried out at the Savinja Valley in autumn 2009 ($n = 24$) and at Cerkljansko-Idrijsko Mountains in summer 2010 ($n = 12$). Soils samples on non-rooted plots were sampled at 5 to 10 sub-samples. Meadow ground was dug in smaller rectangles, from which we took the soil with a spatula. On rooted plots, soil was sampled at 10 sub-samples; part of the soil was taken from the damaged grass cover and a part from the rooted soil. Sub-samples were combined in plastic buckets, hand fragmented and homogenized. Preparation of soil samples for analyses was carried out by international standard ISO 11464. Individual analysis of soil properties was performed in the laboratory ERICO Velenje, Ecological Research and Industrial Cooperation. Statistical analyses were performed using the software package Statistica for Windows 7.1.

There were statistically important differences between rooted and non-rooted plots at some soil properties. Rooted plots had higher levels of organic carbon and total nitrogen in both regions. The same was found for the content of easily soluble potassium, while the content of easily soluble phosphorus was statistically higher only at the Cerkljansko-Idrijsko Mountains. Other soil characteristics (soil structure and soil reaction, content of magnesium and calcium) showed no statistically important differences.

Izvirni znanstveni članek

Wild boar rooting on grassland is influenced by different soil properties that represent favourable conditions for plant growth (more nutrients) and the presence of soil fauna (higher level of organic carbon and total nitrogen, content of easily soluble potassium and easily soluble phosphorus). The rich flora and fauna of the soil affects the attractiveness of such areas for wild boar, as they are an important food source. Other soil characteristics, such as soil structure and soil reaction and content of easily soluble magnesium and calcium, do not affect the incidence of wild boar rooting on grassland.

6 Zahvala

Objavljena raziskava je bila opravljena v sklopu CRP projekta *Divji prašič in škode v agrarni krajini*, ki so ga v obdobju 2008–2010 financirali tedanje *Ministrstvo za kmetijstvo, gozdarstvo in prehrano, Javna agencija za raziskovalno dejavnost RS in Lomska zveza Slovenije*. Zahvaljujemo se tudi posameznim predstavnikom LD Gornji Grad, LD Mozirje, LD Velenje, LD Smrekovec Šoštanj, LD Oljka, Šmartno ob Paki, LD Idrija in LD Jelenk, ki so nam omogočili vzorčenje.

7 Viri

- Baubet, E., R., Ropert Coudert Y., Brandt, S., 2003. Seasonal and annual variations in earthworm consumption by wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.). *Wildlife Research*, 30: 179–186
- Bueno, C. G., 2011. Las perturbaciones de jabalí en los pastos alpinos del pirineo central: una aproximación multiescalar. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza, Facultad de Veterinaria, Departamento de Agricultural y Economía Agraria. Zaragoza, 189 str.
- Cocca, G., Sturaro, E., Dal Compare, L., Ramanzin, M., 2007. Wild boar (*Sus scrofa*) damage to mountain grassland. A case study in the Belluno province, eastern Italia Alps. *Ital. J. Anim. Sci.*, 6: 845–847
- Drenik, K., 2007. Prehrana divjega prašiča (*Sus scrofa*) na Kočevskem: diplomsko delo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za Biologijo, 106 str.
- Frackowiak, W., Swiderski, M., 2008. Damage to agricultural crops caused by wild boar in Niepolomice forest area, Southern Poland. The 7th international symposium on wild boar (*Sus scrofa*) and on sub-order suiformes. Book of Abstracts, Sopron, str. 81.
- Herrero, J., Irizar, I., Laskurain, N. A., García-Serrano, A., García González, R., 2004. Fruits and roots: the wild boar foods in South-western Pyrenees. *Ital J Zool*, 72: 49–52.
- Jelenko, I., Kopušar, N., Poličnik, H., Jerina, K., Stergar, M., Jurc, M., Meterc, G., Cajner, M., Pokorný, B., 2011. Divji prašič in škode v agrarni krajini: primer reševanja problematike v Sloveniji. V: Poličnik, H. (ur.), Pokorný, B. (ur.). *Divji prašič : zbornik prispevkov 2. slovensko-hrvaškega posvetu z mednarodno udeležbo o upravljanju z divjadjo*, ERICo Velenje, 17. in 18. september 2010. Velenje, ERICo, 2011, str. 48–57
- Lacki, M. J., Lancia, R. A., 1983. Changes in soil properties of forest rooted by wild boar. *Proc. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Fish Wildl. Agencies*, 37: 228–236.
- Linderoth, P., 2012. Biomass of macrofauna in grassland rooted by wild boar (*Sus scrofa*). V: 9th International symposium on wild boar and other Suids: Book of abstracts. Institute for Terrestrial and Aquatic Wildlife Research, Hanover, University of Veterinary Medicine, str 41.
- Massei, G., Genov, P., 2004. The environmental impact of wild boar. *Galemys*, 16: 135–145.
- Massei, G., Genov, P., Staines, B. W., 1996. Diet, Food Availability and Reproduction of Wild Boar in a Mediterranean Coastal Area. *Acta Theriologica*, 41, 3, str. 307–320. Merta D., Albrycht M., Kolecki M. 2008. Winter habitat selection by wild boar (*Sus scrofa*) in Borecka Forest, north-eastern Poland. The 7th international symposium on wild boar (*Sus scrofa*) and on sub-order suiformes. Book of Abstracts, Sopron, str. 93.
- Mihelič, R., Čop, J., Jakše, M., Štampar, F., Majer, D., Tojniko, S., Vršič, S., 2010. Smernice za strokovno uteviljenje gnojenje. Ljubljana, Ministrstvo za kmetijstvo, gozdarstvo in prehrano, 182 str.
- Mršić, N., 1997. Živali naših tal: uvod v pedozoologijo - sistematika in ekologija s splošnim pregledom talnih živali. Ljubljana, Tehniška založba Slovenije, 416 str.
- Muršec, M., Štampar, F., Lobnik, F., 2004. Vpliv tal in foliarnega gnojenja s kalcijem na kakovost plodov jablane (*Malus domestica* Borkh.) 'Jonagold' = The impact of soil and foliar spraying with calcium and quality of apple fruits (*Malus domestica*) 'Jonagold'. *Acta agric. Slov.*, vol. 83, št. 2, str. 353–363.
- Pokorný, B., Jelenko, I., 2013. Ekosistemska vloga, pomen in vplivi divjega prašiča (*Sus scrofa* L.). Zlatorogov zbornik, 2: 2–30
- Schley, L., Roper, T. J., 2003. Diet of wild boar Sus scrofa in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Review*, 33: 45–56
- Schley, L., Dufrêne, M., Krier, A., Frantz, A. C., 2008. Patterns of crop damage by wild boar (*Sus scrofa*) in Luxembourg over a 10-year period. *Eur J Wildl Res*, 54: 589–599
- Seward, N. W., VerCauteren, K. C., Witmer, G. W., Engeman, R. M., 2004. Feral swine impact on agriculture and the environment. *Sheep & Goat research Journal*, 19: 34–40.
- Siemann, E., Carrillo, J., Gabler, C., Zipp, R., Rogers, W. E., 2009. Experimental test of the impacts of feral hogs on forest dynamics and processes in the southeastern US. *For. Ecol. Manag.*, 258: 546–553.

Izvirni znanstveni članek

Sims, N. K. E., 2005. The ecological impacts of wild boar rooting in East Sussex. Doctoral Thesis. School of Biology Science, University of Sussex, Sussex, 269 str.

Singer, F. J., Swank, W. T., Clebsch, E. E. C., 1984. Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *J. Wildl. Manag.*, 48: 464–473.

SIST EN ISO/IEC 17025, 2005. Splošne zahteve za usposobljenost preskuševalnih in kalibracijskih laboratorijev.

StatSoft, 2006. Statistica for Windows 7.0. Tulsa, statSoft, CD-ROM.

Suhadolc, M., Rupreht, J., Zupan, M., 2006. Študijsko gradivo za vaje iz pedologije: za strokovni študij agronomije: za interno rabo. Ljubljana: Biotehniška fakulteta Oddelek za agronomijo, 54 str.

Tierney, T. A., Cushman, J. H., 2006. Temporal changes in native and exotic vegetation and soil characteristics following disturbances by feral pigs in a California grassland. *Biol. Invasions*, 8: 1073–1089.

Veternik, D., Mehle, J., 2010. Ritje divjih prašičev na visokogorskih pašnikih in nižinskih travnikih. V: Poličnik, Helena (ur.), Pokorný, Boštjan (ur.). *Divji prašič : zbornik prispevkov 2. slovensko-hrvaškega posvetu z mednarodno udeležbo o upravljanju z divjadjo*, ERICo Velenje, 17. in 18. september 2010. Velenje: ERICo, 2011, 2011, str. 77–85

Vtorov, I. P., 1993. Feral pig removal: effects on soil microarthropods in a Hawaiian rain forest. *J. Wildl. Manag.*, 57: 875–880.

Prehranjevanje srnjadi (*Capreolus capreolus*) z navadnim bršljanom (*Hedera helix*) pozimi

English ivy (*Hedera helix*) in roe deer's (*Capreolus capreolus*) winter diet

Petra Hladnik¹, Ivan Kos²

¹ Verd 20, 1360 Vrhnik; petra.hladnik@gmail.com

² Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo, Večna pot 111, 1001 Ljubljana

Izvleček

Navadni bršljan (*Hedera helix*) je zimzelena vzpenjavka, ki pozimi velja za priljubljeno hrano srnjadi (*Capreolus capreolus*). Bršljan se plazi po gozdnih tleh, se vzpenja na debla, v krošnjah dreves pa se zelo razrašča in plodi. Ob padcu drevesa, poraslega z bršljanom, ga je srnjadi na voljo v velikih količinah. Srnjad v svojo prehrano vključuje bršljanove liste in tudi plodove. Bršljan ima pozimi, v primerjavi z večino rastlin, ki so tedaj na voljo, veliko prehrambno vrednost. V raziskavi smo ugotavljali, kako poteka prehranjevanje z bršljanom pri srnjadi skozi celotno zimo. Na območjih, ki so se med seboj razlikovala po dostopnosti različnih prehranskih virov, smo polagali bršljan in ugotavljali, koliko ga je srnjad pojedla in kako so snežne razmere vplivale na prehranjevanje z njim. Ugotovili smo, da se je srnjad z bršljanom raje prehranjevala v času snežne odeje. Količine pojedenega bršljana so se razlikovale med posameznimi lokacijami. Na tistih, kjer je bilo malo prehranskih virov, je srnjad objedala bršljan vso zimo, kjer pa je bilo na voljo več druge hrane, ga je ob hkratni prisotnosti snežne odeje objedala le v drugi polovici zime. Bršljan je pomemben zimski prehranski vir za srnjad, zato bi ustrezno gospodarjenje s to rastlinsko vrsto lahko pripomočlo k izboljšanju prehranskih razmer zanj.

Ključne besede: srnjad, *Capreolus capreolus*, zimska prehrana, navadni bršljan, *Hedera helix*

Abstract

English ivy (*Hedera helix*) is an evergreen climbing vine that is known to be among roe deer's (*Capreolus capreolus*) favourite forage in winter. Ivy grows as ground cover, climbs tree trunks and breeds in the treetops. With the fall of a tree covered with ivy, it is thus available for roe deer's forage in large quantities. Roe deer eat leaves and also fruits of ivy. Compared to most of the winter-time available plants, ivy has a high nutritional value. In this study, we attempted to determine the relative consummation of offered ivy by roe deer throughout the winter. We offered ivy in habitat types that are distinguished from each other by availability of food resources and determined the amount of eaten ivy by roe deer. We wanted to find out if snow cover and location influence the intake of ivy. Roe deer preferred to browse ivy when snow cover was present. Amounts of eaten ivy differentiated among locations. On locations where there were few food sources, roe deer browsed ivy throughout the whole winter. At locations where there were other available favourite foods of roe deer, roe deer browsed ivy during the presence of snow cover in the second half of the winter. Ivy is an important winter food source for roe deer, therefore the proper management of this plant species would contribute to the improvement of nutritional conditions for roe deer.

Key words: roe deer, *Capreolus capreolus*, winter diet, English ivy, *Hedera helix*

1 Uvod

Srnjad (*Capreolus capreolus*) je visoko specializirana rastlinojeda vrsta, ki pri dani ponudbi hrane izbira predvsem s hranili bogate rastline oz. dele rastlin. Da zadosti energijskim potrebam organizma, se prehranjuje s kakovostno in lažje prebavljivo hrano (Hofmann, 1989). V vegetacijskem obdobju ima srnjad na voljo številne prehransko bogate vire, v hladnem delu leta pa se pestrost prehrane in njena hranljivost zelo zmanjšata, na dostopnost prehranskih virov pa vpliva tudi sneg (Holand in sod., 1998). Rastlinske vrste, ki pozimi ostanejo zelene, vsebujejo večji delež surovih beljakovin in vode ter so tudi lažje prebavljive kot lesnate rastline, ki sestavlja večji del zimske prehrane srnjadi (Adamič, 1990).

Ena izmed vrst, ki ostane zelena tudi pozimi, je navadni bršljan (*Hedera helix*). Čeprav vsebuje strupene snovi, za srnjad ni strupen (Metcalfe, 2005). Bršljan zaradi velike energetske vrednosti spada med vodilne vrste, ki so v prehrani srnjadi skoraj povsod v Evropi (Duncan in sod., 1998; Krže, 2000).

V Sloveniji je bršljan samonikel in razširjen od nižine do gorskega pasu (Martinčič in sod., 2007). Na njegovo pojavnost je v veliki meri vplival tudi človek, saj ga je marsikje načrtno uničeval (Metcalfe, 2005). Bršljan je vrsta, ki gozdu povečuje njegovo estetsko vrednost in je lahko pomembna hrana za živali. Po drugi strani je lahko bršljan za rast dreves in človekove interese neželena vrsta. Čeprav ni niti polzajedavska rastlina, saj ima svoje korenine in liste in drevo potrebuje samo za oporo, ki mu pomaga do svetlobe, z oprijemalnimi koreninami pa se samo oprijemlje podlage, lahko škoduje drevesu. To se zgodi, kadar se tako zelo razraste, da mu v krošnji jemlje svetlobo in povečuje površino, na katero se obesi sneg (Brus, 2008). Drevesa, porasla z bršljanom, ki se podrejo zaradi teže snega, v kratkem času zelo povečajo razpoložljivost in dostopnost bršljana za srnjad (Widmer in sod., 2004).

Namen raziskave je bil ugotoviti pomen bršljana v zimski prehrani srnjadi v izbranih dinarskih buko-

vih gozdovih Slovenije, in sicer še zlasti, kakšen je: (i) potek prehrane z bršljanom skozi celotno zimo; (ii) vpliv snežnih razmer na prehranjevanje z bršljanom; (iii) vpliv lokacije oz. habitatnega tipa na prehranjevanje z bršljanom.

2 Material in metode

Raziskava je potekala na območju lovišča Velike Poljane (slika 1), in sicer je obsegala vzhodni del lovišča, ki se razprostira na skrajnem severozahodnu prisojnih zahodnih pobočij pogorja Male gore. Zahodna pobočja Male gore se spuščajo v Visokolačansko in Ribniško polje. Zaradi manjše strmine in prisojne lege so nižinski deli poseljeni. Tod ležijo naselja Velike Poljane, Škranjeck in Žlebič (Perko in Orožen Adamič, 1998). Na prisojnih pobočjih Male gore se pojavljajo predvsem bukovni gozdovi z največjim deležem združbe gozda bukve in spomladanske torilnice (*Omphalodo-Fagetum*), v manjši meri pa se pojavlja gozd bukve in velike mrtve koprive (*Lamio orvalae-Fagetum*) (ZRC SAZU, 2011).

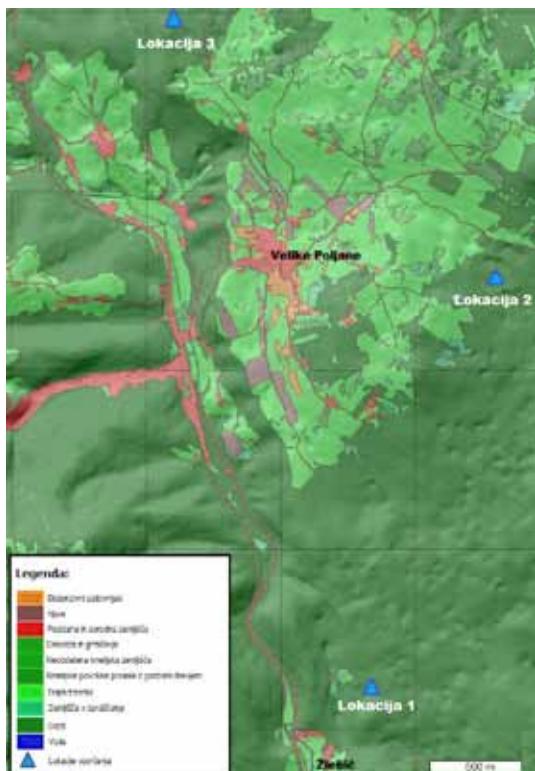
Na območju raziskave smo izbrali tri lokacije oz. habitatne tipe. Lokacije so se med seboj razlikovale na podlagi abiotiskih (naklon, nadmorska višina itn.) in biotskih (rastlinske vrste, razvojna stopnja gozda itn.) lastnosti. Na izbranih lokacijah smo z namenom, da bi ugotovili, katere vrste so na voljo za prehrano srnjadi pozimi, opravili fitocenološki popis po Braun-Blanquetovi metodi (1964). Na lokaciji 1 je bilo zaradi večletnega steljarjenja v preteklosti, katerega posledica so izprana tla, v podrasti malo rastlinskih vrst. Prevlaudovalo je mladje bukve (*Fagus sylvatica*), smreke (*Picea abies*) in gorskega javorja (*Acer pseudoplatanus*). Maloštevilne so bile tudi grmovne vrste; faza gozda je iz mešanega sestoja debeljaka prehajala v bukov drogovnjak. V bližini lokacije 2 se je razprostiral obsežen gozdni rob s številnimi grmovnimi vrstami in vrtačami, poraslimi z robido (*Rubus* sp.). V podrasti sta prevlaudovali bukev in borovnica (*Vaccinium myrtillus*), gozd pa je sestavljal mešan debeljak. Lokacija 3 je bila na območju poseke, ki je nastala zaradi udara lubadarja. V podrasti so uspevale števil-

ne vrste; prevladovale so trave, bršljan, robida, mladje gorskega javorja in smreke. V grmovni plasti je prevladovala leska (*Corylus avellana*).

Na izbranih lokacijah smo spremljali objedenost ponujenih bršljanovih butaric. Bršljan, ki smo ga ponujali za prehrano srnjadi, smo predhodno nabrali, zvezali v butarice in stehtali. Nabirali smo sončne poganjke s plodovi. Večje butarice so bile namenjene za prehrano srnjadi, manjše pa za kontrolo, s katero smo ugotavljali, kako hitro se bršljan suši na zraku. Na vzorčnih lokacijah smo večje butarice navezali okrog drevesnih debel na višini do 1 m, kontrolne butarice pa na višini nad 1,7 m (slika 2).

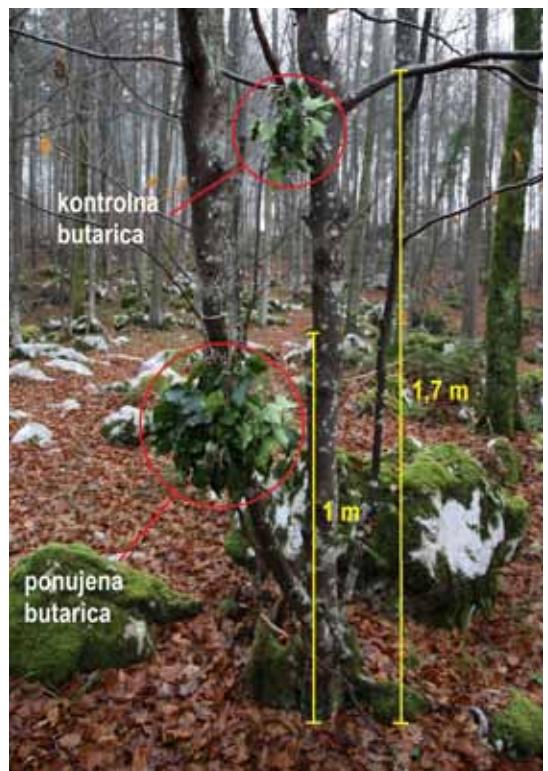
Količino ponujenega bršljana za prehrano srnjadi smo določili po občutku. Če je srnjad pojedla ves zeleni del bršljana, ki je bil na voljo, smo količino povečali. Po petih (izjemoma štirih) dneh smo butarice pobrali in nastavili sveže. Stare, objedene butarice smo ponovno stehtali. Nato smo za dočlanje suhe mase bršljana poganjke iz kontrolne butarice sušili še v sušilniku pri temperaturi 65 °C do konstantne mase, nato pa izračunali povprečno dnevno porabo suhe snovi (ss) bršljana.

Poleg ponujenega smo na vzorčnih lokacijah spremljali tudi objedenost rastočega bršljana, ki se vzpenja na debla. Izbrana debla smo fotografirali v časovnem razmiku 5 (4) dni. Nastala je



Slika 1: Karta rabe prostora z lokacijami raziskovanja v lovišču Velike Poljane (www.geopedia.si, 2012)

Figure 1: Map of the land use and research locations at the Velike Poljane hunting ground (www.geopedia.si, 2012)



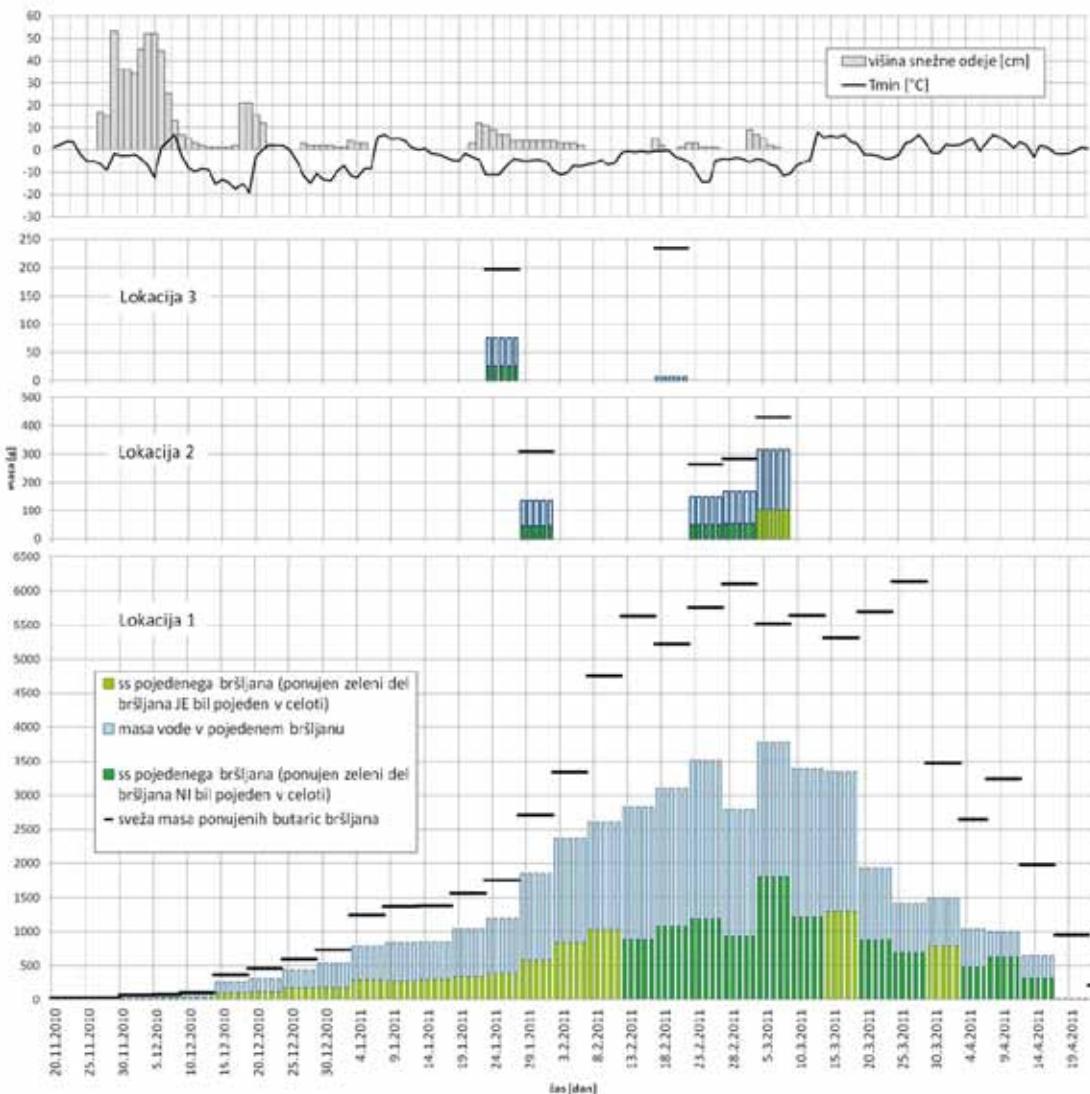
Slika 2: Polaganje navadnega bršljana: ponujena butarica je na deblo navezana na višini do 1 m, kontrolna pa zunaj dosega srnjadi na višini 1,7 m (foto: P. Hladnik)

Figure 2: Offering English ivy: offered bunch is attached to the tree trunk up to 1 m, control bunch is out of the reach of roe deer, height above 1.7 m (photo: P. Hladnik)

Izvirni znanstveni članek

serija fotografij, s pomočjo katerih smo določili, če in kdaj je bil bršljan objeden. Merili smo tudi najnižjo temperaturo in višino snežne odeje, manjkajoče podatke smo pridobili na Agenciji RS za okolje. Za statistično analizo razlik med

objedenostjo bršljana v času s snežno odejo in v času brez nje smo uporabili hi-kvadrat (χ^2) test s pomočjo programskega paketa Microsoft Excel. Raziskava je potekala v obdobju od 20. novembra 2010 do 22. aprila 2011.



Slika 3: Poraba ponujenega navadnega bršljana (v g suhe snovi na dan) v odvisnosti od lokacije, višine snežne odeje in T_{min} v lovišču Velike Poljane

Figure 3: Consumption of offered English ivy (gram dry weight per day), depending on the location, the snow depth and T_{min} in the Velike Poljane hunting area

3 Rezultati

Pozimi 2010/2011 je bilo 66 dni s snežno odejo. Največ snežnih padavin je padlo v decembru. V tem mesecu je bila izmerjena tudi najnižja dnevna temperatura ($-19,1^{\circ}\text{C}$). Najvišjo višino snežne odeje v tej zimi (54 cm) smo izmerili konec novembra. V decembru je višina snežne odeje še presegla 50 cm, v preostalih mesecih pa je bila nižja od 15 cm (slika 3).

Na lokaciji 1 je srnjad ponujeni bršljan objedala od tretje do zadnje serije polaganja bršljana ne glede na prisotnost snežne odeje. Na lokaciji 2 je srnjad jedla bršljan v obdobju štirih serij, na lokaciji 3 pa v dveh serijah. Na lokacijah 2 in 3 je srnjad jedla ponujeni bršljan le v času snežne odeje, v obeh primerih pa je prvič posegla po njem šele konec januarja (slika 3). Razlika med količino pojedenega ponujenega bršljana v času s snežno odejo in v času brez nje je statistično značilna ($\chi^2 = 12,6$; $p < 0,01$).

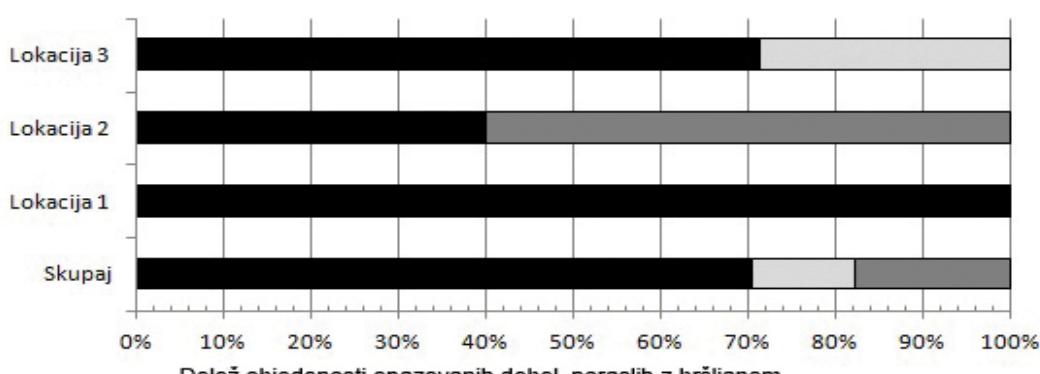
Količina ponujenega bršljana ni bila konstantna (slika 3). Če je srnjad pojedla ves razpoložljivi zeleni del bršljana, smo ga naslednji seriji ponudili večjo količino. Količino ponujenega bršljana smo povečevali do 11. februarja, nato pa smo do-

segli, da srnjad ni pojedla vsega razpoložljivega zelenega dela. Od 12. februarja naprej je opazen trend povečanja porabe bršljana v času prisotnosti snežne odeje in zmanjšanje porabe v času brez snega. Največja povprečna dnevna poraba bršljana je bila dosežena v seriji od 4. do 8. marca in je znašala 1809 g ss. Nato se je poraba začela zmanjševati in se končala 22. aprila, ko srnjad ni več jedla ponujenega bršljana (slika 3). Srnjad je v celotnem obdobju raziskovanja največ ponujenega bršljana objedla na lokaciji 1 (83.721 g ss), manj na lokaciji 2 (1.280 g ss) in najmanj na lokaciji 3 (139 g ss) (preglednica 1).

Preglednica 1: Količina pojedenega ponujenega navadnega bršljana na posamezni lokaciji

Table 1: Quantity of eaten English ivy offered at each location

	$\mu \pm SD$ [g ss/dan]	poraba v celotni zimi [g ss]
Lokacija 1	585,5 ± 461,5	83.721
Lokacija 2	8,3 ± 23,1	1.280
Lokacija 3	0,2 ± 0,9	139



Slika 4: Deleži objedenosti navadnega bršljana na opazovanih debelih v lovišču Velike Poljane ($n = 17$)

Figure 4: Proportions of browsed English ivy on the observed tree trunks in the Velike Poljane hunting area ($n = 17$)

Izvirni znanstveni članek

Objedenost bršljana, ki se vzpenja, smo spremljali na petnajstih deblih. Ker sta bili na lokaciji 3 dve debli, porasli z bršljanom, v celotnem obdobju opazovanja objedeni dvakrat, smo obe šteli dvakrat. Srnjad je od skupno 17 debel objedla 14 debel, poraslih z bršljanom, kar pomeni 82 % objedenost (slika 4).

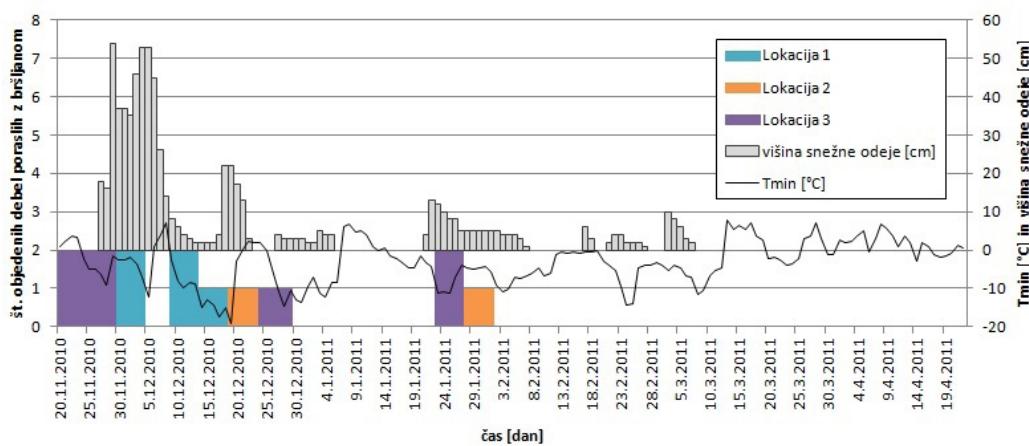
Na lokacijah 1 in 2 je srnjad objedala bršljan le v času snežne odeje, medtem ko ga je na lokaciji 3 jedla tudi v času, ko ni bilo snega. Na lokacijah 1 in 3 je bila objedenost opazovanih debel, poraslih z bršljanom, 100 %, na lokaciji 2 pa 40 % (slika 4). Kar devet od opazovanih sedemnajstih debel, poraslih z bršljanom, je bilo objedenih v prvem mesecu pojava snežne odeje (slika 5). Razlika med bršljanom, objedenim v času snežne odeje in v času brez nje, je statistično značilna ($\chi^2 = 5,4$; $p < 0,05$).

4 Razprava

Srnjad se je s ponujenim bršljanom največkrat prehranjevala na lokaciji 1, manj na lokaciji 2 in najmanj na lokaciji 3. Različno je bilo tudi obdobje prehranjevanja, saj se je na lokaciji 1 srnjad prehranjevala od 30. novembra do 22.

aprila, na lokaciji 2 med 23. januarjem in 21. februarjem ter na lokaciji 3 med 28. januarjem in 8. marcem. Za srnjad velja, da zelo rada je bršljan pozimi (Gaillard in sod., 2003; Tixer in Duncan, 1996) in tudi jeseni (Jackson, 1980), ko je le-ta lahko pomemben delež v njeni prehrani. Priljubljenost bršljana lahko razlagamo z višino njegove prebavljivosti. Za razliko od poganjkov lesnih rastlin, katerih povprečna prebavljivost znaša 40 % (Adamič, 1990 cit. po Drodz in sod., 1975), in robide, katere prebavljivost je 31 %, bršljan dosega veliko, 63 % prebavljivost (Gonzalez-Hernandez in Silva-Pando, 1999).

Količina bršljana, ki ga je srnjad vključila v prehranjevanje, je bila odvisna od preostalih, za srnjad priljubljenih prehranskih virov, ki so bili na posamezni lokaciji. Tako je srnjad največ bršljana pojedla na lokaciji 1, kjer je bilo malo podrasti in grmičevja za objedanje, manj pa ga je objedla na lokacijah 2 in 3, kjer je na obsežnem gozdnom robu dobila dovolj virov hrane. Menimo, da so k manjši porabi ponujenega bršljana na lokaciji 2 in 3 prispevale večje površine, porasle z robido v bližini lokacij raziskovanja. Kot poudarja Adamič (1990), daje robidi posebno vrednost



Slika 5: Število objedenih debel, poraslih z bršljanom, na posamezni lokaciji v odvisnosti od višine snežne odeje in najnižje dnevne temperaturi (T_{\min})

Figure 5: The number of tree trunks covered with English ivy at each location, browsed by roe deer depending on snow depth and daily minimum temperatures (T_{\min})

visoka toleranca do poznojesenskega mraza. Če sneg zapade dovolj zgodaj, ostanejo robidini listi, zavarovani pod snegom, zeleni vso zimo. Robida pozimi vsebuje v povprečju 13,45 g surovih beljakovin, 19,31 g celuloze in 6,74 g lignina na 100 g suhe snovi (Moser in sod., 2006). Visoka prehranska vrednost in lahka dostopnost tega vira sta razlog, da se v veliki meri pojavlja v zimski prehrani srnjadi. Barančeková (2004) navaja možnost, da lahko velika gostota robide v okolju posredno povzroči zmanjšan vpliv srnjadi na listavce. Drozdz (1979) trdi, da srnjad v listopadnih gozdovih potrebuje zimzelene rastline v podrasti, da preživi zimo.

Na lokacijah 2 in 3 je srnjad objedala ponujeni bršljan v drugi polovici zime in ob sočasni prisotnosti snežne odeje. Pozno pozimi oziroma v zgodnji pomladi je že opazna izčrpanost posameznih virov hrane (Danilkin in Hewison, 1996), kar je verjetno vplivalo na količino pojedenega ponujenega bršljana. Tako lahko razložimo tudi količino pojedenega bršljana na lokaciji 1, ki je bila največja tik pred začetkom rasti gozdne vegetacije. Tixier in Duncan (1996) sta ugotovila, da se prehrana srnjadi razlikuje glede na tip gozda, v katerem se prehranjuje. V gozdnih krajini v prehrani prevladujejo robida in poganjki drevesnega mladja in grmovja, se pa vrstna sestava prehrane razlikuje v posameznem okolju. V iglastem gozdu so pozimi glavni iglavci in jesenska vresa, v toplejšem delu leta pa zelišča in lesne rastline. V listopadnem gozdu je poleg robide in listavcev ena izmed glavnih vrst tudi bršljan. V vseh habitatnih tipih se poraba bršljana pozimi poveča, zmanjša pa se zopet spomladi. Poleti se srnjad bršljana izogiba ali pa ga pojde v zelo majhnih količinah (Jackson, 1980; Tixier in sod., 1997).

Na lokaciji 1 se je srnjad s ponujenim bršljanom prehranjevala neprestano celotno zimo. Količina zaužitega bršljana je dosegljiva vrh v začetku marca, nato pa se je postopoma zmanjševala in se končala konec aprila. Na tej lokaciji ga je srnjad jedla v času snežne odeje in v času brez nje, je pa bilo opazno povečanje porabe bršljana v času, ko

je ponovno zapadel sneg. V prvih dneh sneženja v tej zimi (27.–29. 11. 2010) (slika 3), ki je bilo v drugi seriji polaganja bršljana, se srnjad ni prehranjevala na ponujenem. Znano je, da srnjad v času močnih snežnih padavin pogosto miruje dan ali dva (Best Practice Guidance, 2008). V tretji seriji polaganja bršljana, ko je za nekaj dni prenehalo snežiti, pa je srnjad prvič objedla bršljan. V tem obdobju je tudi prvič posegla po opazovanem bršljantu na drevesnih deblih (slika 5). Srnjad v tretji in četrtri seriji ni objedla vsega razpoložljivega zelenega dela bršljana. V tem času je zopet snežilo in višina snega je presegla 50 cm. Parker s sod. (1984) poudarja, da debelina snežne odeje zelo ovira gibljivost in zmanjšuje aktivnost parkljaste divjadi. V peti seriji in vse do osemnajstje je srnjad objedla ves razpoložljivi bršljan, čeprav smo količino le-tega vztrajno povečevali. Pri srnjadi je lahko nastalo t.i. asociativno učenje (Rosenzweig in sod., 1996) oz. ponavljanje pozitivne izkušnje. Srnjad se je vračala na mesto polaganja bršljana, saj je vedela, da jo tam vedno znova čaka lahko dostopen vir hrane. Podobno se srnjad vede, če se prehranjuje na posekani jelki (Adamič, 1990). Šele v osemnajsti seriji, po dveh mesecih ponujanja bršljana, smo dosegli, da je ostal presežek zelenega dela bršljana. V tej seriji ni bilo snežne odeje, kar je verjetno vplivalo, da je srnjad iskala hrano tudi drugje. Glede na to, da na drugih dveh lokacijah ni bilo velike porabe bršljana, smo le po občutku lahko določali količino ponujenega in šele po dveh mesecih dosegli presežek. Zato za obdobje prvih dveh mesecev polaganja bršljana ne moremo sklepati, ali se je poraba res povečevala in če je snežna odeja vplivala na njegovo porabo. Slednje lahko sklepamo za obdobje od 12. februarja do 13. marca, ko je srnjadi ostal presežek ponujenega bršljana. V tem obdobju se je poraba bršljana povečala v času, ko je zapadel sneg, in se zmanjšala, če je sneg skopnel.

Primerjava med količino pojedenega bršljana v času snežne odeje in v času brez snega je pokazala, da ga je srnjad raje objedala v času snežne odeje. Danilkin in Hewison (1996) navajata, da je višina snega pomemben dejavnik, ki vpliva na to,

Izvirni znanstveni članek



Slika 6: Ležišči srnjadi na lokaciji 1 (foto: P. Hladnik)

Figure 6: Two roe deer's resting places at location 1 (photo: P. Hladnik)

katere rastlinske vrste srnjad pozimi izkorišča v gozdnem habitatu in v kolikšnem obsegu. Velik pritisk na bršljan je bil v prvem mesecu snega, saj je takrat objedenost opazovanih debel znašala kar 64 % celotne objedenosti v času snežne odeje. V tistem času je višina snega v nekaj dneh presegla 50 cm (slika 3). Na splošno snežna odeja pozimi drastično zmanjša raznolikost razpoložljive hrane in prispeva k postopnemu izčrpavanju virov hrane (Danilkin in Hewison, 1996). Zimzelene vrste pomenijo velik delež razpoložljive hrane pozimi, zato so privlačne za prehrano srnjadi. Posledica tega je zmanjšanje višine in pokrovnosti vzpenjavk (Putman in sod., 1989).

Na podlagi opazovanja drevesnih debel, po katerih se vzpenja bršljan, smo ugotovili, da je srnjad pozimi objedla 82 % vzpenjajočih se poganjkov bršljana (slika 4). Cibien in sod. (1988) so ugotovili, da gostota 20 osebkov srnjadi/km² vodi do zmanjšanja številčnosti bršljana. Gaillard in sod. (2003) so opazili zmanjšanje v številčnosti bršljana v času, ko je velikost populacije srnjadi dosegla vrh. Van Uytvanck in Hoffmann (2009)

navajata, da celoletno objedanje bršljana, ki traja več zaporednih let, povzroči popolno izginote te vzpenjavke.

Predvidevamo, da so se na lokaciji 1 prehranjevali 2 do 3 osebki srnjadi. V času raziskovanja smo v bližini mesta polaganja bršljana opazili dve enako starci ležišči (slika 6), ki naj bi pripadali dvema različnima osebkoma srnjadi. Predvidevamo tudi, da se je srnjad v začetku marca prehranjevala pretežno s ponujenim bršljanom, kar pomeni, da so povprečne dnevne količine pojedenega bršljana zadostovale za potrebe 2 do 3 osebkov srnjadi. Le-ta je teritorialna vrsta, ki pa to obliko vedenja pozimi opusti; združuje se v družinske skupnosti, ki jih najpogosteje sestavljajo srna z mladičem(a) in srnica iz lanskega leta (Simonič, 1976). Pozimi visoko kakovostna prehrana zadosti energijskim potrebam in vpliva na vitalnost srnjadi. To se kaže v večji telesni masi osebkov (Pettorelli in sod., 2001), vpliva pa tudi na preživetje mladičev, ki so v prvi zimi še posebno občutljivi za spremembe v razpoložljivosti prehranskih virov (Nilsen in sod., 2004).

V habitatnih tipih, kjer pozimi ni veliko razpoložljive hrane, bi bilo smiselno, vsaj v obdobjih z visoko snežno odejo, srnjadi za izboljšanje prehranske ponudbe polagati bršljan oz. obsekavati drevesa, porasla z bršljanom. Tak način pomoči srnjadi je zapisan tudi v nekaterih lovskoupravljavskih načrtih, npr. letnem načrtu za Notranjsko lovskoupravljavsko območje (ZGS, 2012). Še posebno bi bilo polaganje bršljana oz. obsekavanje dreves priporočljivo v drugi polovici zime in na začetku pomlad, ko so že izčrpane maščobne zaloge srnjadi (Sempere in sod., 1996).

5 Zaključek

Navadni bršljan je pomemben vir hrane za srnjad pozimi, pa tudi za prehrano drugih živali. S plodovi se prehranjujo ptice, opraševalci pa na cvetočem bršljantu dobijo eno izmed zadnjih paš v letu. Srnjad objeda vzpenjajoče se poganske bršljana, prav tako se prehranjuje s poganki plodeče rastline in njenimi polodovi. V gozdu je bršljan za srnjad v večjih količinah dostopen na kamnitih škarbah ali drevesih, ki so se pod težo snega ali zaradi močnega vetra podrla na tla. Dostopnost bršljana za prehrano srnjadi lahko z obsekavanjem poveča tudi človek. V okoljih, kjer je dovolj za srnjad priljubljene hrane, srnjad bršljan objeda v času snežne odeje v drugi polovici zime. Kjer pa prehranskih virov primanjkuje, ga srnjad objeda že v začetku zime, z njim pa se prehranjuje ne glede na snežne razmere. Bršljan je pomemben prehranski vir, zato bi ustrezno gospodarjenje s to rastlinsko vrsto pripomoglo k izboljšanju zimskih prehranskih razmer za srnjad.

6 Summary

English ivy is one of the favourite foods of roe deer in the winter. In this study, which took place from 20 November 2010 to 22 April 2011, we monitored the amount of eaten offered ivy and ivy ascending the tree trunks. The aims of the work were to find out if snow cover and habitat type influence the intake of ivy and what is the relative consummation of ivy offered throughout the winter. We found that roe deer frequently browsed ivy during the presence of snow cover. The percentage of eaten ivy that climbs on tree trunks was 82%. Most of the ivy was eaten in the first month of the occurrence of snow. Most of the offered ivy was eaten in habitat type, where there was a lack of other favourite foods of roe deer. Throughout the winter, roe deer ate 83,721 g (dw) of ivy at this site. At this location, roe deer fed with ivy irrespective of the snow conditions; however, the top consummation was reached in early March, and then the consumption of ivy declined. In a clearing where there were a lot of other food sources, roe deer ate only 139 g of ivy. In an area with an extensive forest edge, roe deer ate 1,280 g of ivy throughout the winter. At these two locations, roe deer ate ivy only in the presence of snow cover in the second half of the winter.

7 Viri

- Adamič, M., 1990. Prehranske značilnosti kot element načrtovanja varstva, gojitve in lova parkljaste divjadi s poudarkom na jelenjadi (*Cervus elaphus L.*). Ljubljana, Inštitut za gozdno in lesno gospodarstvo pri Biotehniški fakulteti v Ljubljani: 203 str.
- Barančeková, M., 2004. The roe deer diet: Is floodplain forest optimal habitat? *Folia Zoology*, 53, 3: 285–292.
- Braun-Blanquet, J., 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Auflage. Wien, New York, Springer: 865 str.
- Brus, R., 2008. Sto grmovnih vrst na Slovenskem. Ljubljana, Tehniška založba Slovenije: 215 str.
- Cibien, C., Josas, J. E., Boutin, J. M., Niort, B. S., Maizeret, C., 1988. Impact of roe deer on vegetation in relation to population density and type of woodland. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 34, 232–241.
- Danilkin, A., Hewison, A. J. M., 1996. Behavioural ecology of Siberian and European roe deer. London, Chapman and Hall: 277 str.
- Drozd, A., 1979. Seasonal intake and digestibility of natural foods by roe deer. *Acta Theriologica*, 24, 13: 137–170.
- Duncan, P., Tixier, H., Hoffman, R. R., Lechner-Doll, M., 1998. Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer. V: The European roe deer: the biology of success. Andersen R., Duncan P., Linnell J.D.C. (eds.). Oslo, Scandinavian University Press: 91–117.
- Gaillard, J. M., Duncan, P., Delorme, D., van Laere, G., Pettorelli, N., Maillard, D., Renaud, G., 2003. Effects of hurricane Lothar on the population dynamics of European roe deer. *Journal of Wildlife Management*, 67: 767–773.
- Gonzalez-Hernandez, M. P., Silva-Pando F.J., 1999. Nutritional attributes of understory plants known as components of deer diets. *Journal of Range Management*, 50, 2: 132–138.
- Hofmann, R. R., 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78: 443–457.
- Holand, Ø., Mysterud, A., Wannag, A., Linnell, J. D. C., 1998. Roe deer in northern environments: physiology and behaviour. V: The European roe deer: the biology of success. Andersen R., Duncan P., Linnell J.D.C. (eds.). Oslo, Scandinavian University Press: 117–137.
- Jackson, J., 1980. The annual diet of the Roe deer (*Capreolus capreolus*) in the New Forest, Hampshire, as determined by rumen content analysis. *Journal of Zoology*, 192, 1: 71–83.
- Krže, B., 2000. Srnjad: biologija, gojitev in ekologija. Ljubljana, Lovska zveza Slovenije: 271 str.
- Martinčič, A., Wraber, T., Jogan, N., Podobnik, J., Ravnik, V., Turk, B., Vres, B., Frajman, B., Strgulc-Krajšek, S., Trčak, B., Bačič, T., Fischer, M. A., Eler, K., Surina, B., 2007. Mala flora Slovenije: ključ za določanje praprotnic in semenek. 4. izdaja. Ljubljana, Tehniška založba Slovenije: 967 str.
- Metcalf, D. J., 2005. Biological flora of the British Isles: *Hedera helix*. *Journal of Ecology*, 93, 3: 632–648.
- Moser, B., Schütz, M., Hindenlang, K. E., 2006. Importance of alternative food resources for browsing by roe deer on deciduous trees: The role of food availability and species quality. *Forest Ecology and Management*, 226, 1-3: 248–255.
- Nilsen, E. B., Linnell, J. D. C., Andersen R., 2004. Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer *Capreolus capreolus*. *Journal of Animal Ecology*, 73: 44–50.
- Parker, K. L., Robbins, C. T., Hanley, T. A., 1984. Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. *Journal of Wildlife Management*, 48: 474–488.
- Perko, D., Orožen Adamič, M. (ur.), 1998. Slovenija: pokrajine in ljudje. Ljubljana, Mladinska knjiga: 735 str.
- Pettorelli, N., Gaillard, J. M., Duncan, P., Ouellet, J. P., van Laere, G., 2001. Population density and small-scale variation in habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. *Oecologia*, 128: 400–405.
- Putman, R. J., Edwards, P. J., Mann, J. C. E., How, R. C., Hill, S. D., 1989. Vegetational and faunal changes in an area of heavily grazed woodland following relief of grazing. *Biological Conservation*, 47, 1: 13–32.

Hladnik, P., Kos, I., 2013. Prehranjevanje srnjadi (*Capreolus capreolus*) z navadnim bršljanom (*Hedera helix*) v zimskem času. Zlatorogov zbornik, 2: 80–90.

Izvirni znanstveni članek

- Rosenzweig, M. R., Leiman, A. L., Breedlove S.M., 1996. Biological psychology. Sunderland (Massachusetts), Sinauer associates: 622 str.
- Sempere, A. J., Sokolov, V. E., Danilkin, A. A., 1996. *Capreolus capreolus*. Mammalian species, 538: 1–9.
- Simonič, A., 1976. Srnjad: biologija in gospodarjenje. Ljubljana, Lovska zveza Slovenije: 606 str.
- Tixer, H., Duncan, P., 1996. Are European roe deer browsers? A review of variations in the composition of their diets. *Revue Ecologie (Terre Vie)* 51: 3–17.
- Tixer, H., Duncan, P., Scehovic, J., Yani, A., Gleizes, M., Lila, M., 1997. Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *Journal of Zoology*, 242, 2: 229–245.
- Van Uytvanck, J., Hoffmann, M., 2009. Impact of grazing management with large herbivores on forest ground flora and bramble understory. *Acta Oecologica*, 35, 4: 523–532.
- Widmer, O., Said, S., Miroir, J., Duncan, P., Gaillard, J. M., Klein, F., 2004. The effects of hurricane Lothar on habitat use of roe deer. *Forest Ecology and Management*, 195: 237–242.
- Best Practice Guidance. Ecology: Roe deer., 2008. The Deer Commission for Scotland (DCS).
http://www.bestpracticeguides.org.uk/ecology_roe.aspx (26. okt. 2011).
- ZGS. 2012. Letni načrt za IV. Notranjsko lovskoupravljavsko območje za leto 2012.
http://www.zgs.gov.si/fileadmin/zgs/main/img/CE/lovstvo/Letni_nacrti_2012/IV._Notranjsko_LUO_2012.pdf
(5. maj. 2012)
- ZRC SAZU, 2011. Vegetacijska karta gozdnih združb Slovenije.
<http://bijh.zrc-sazu.si/bio/SI/Zbirke/400/400.asp> (3. okt. 2011)

BOŠTJAN POKORNY

Boštjan Pokorný je doktoriral na Oddelku za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani; v doktorski disertaciji je proučeval obremenjenost srnjadi s težkimi kovinami in pomen te vrste kot kazalnika kakovosti življenjskega okolja. Zaposlen je na Inštitutu za ekološke raziskave ERICo Velenje, d. o. o., kjer je pomočnik direktorja in vodja področja ekoloških in okoljskih raziskav, in na Visoki šoli za varstvo okolja Velenje, kjer je dekan. Dopolnilno je zaposlen tudi na Gozdarskem inštitutu Slovenije, kot nosilec več predmetov s področja ekologije pa sodeluje še s Fakulteto za matematiko, naravoslovje in informacijske tehnologije Univerze na Primorskem. V zadnjih letih je vodil več raziskovalnih projektov s področja ekologije divjadi in upravljanja s populacijami prostoživečih živali, bil je tudi vodja programskih odborov šestih mednarodnih posvetovanj in konferenc o divjadi. Je (so)avtor številnih znanstvenih in strokovnih člankov o divjadi, soavtor in recenzent monografije *Divjad in lovstvo*, svoje raziskovalne izkušnje pa prek predavanj prenaša na lovce ter študente različnih študijskih programov. Je član Lovske družine Oljka, Šmartno ob Paki, predsednik Izpitne komisije pri Savinjsko-Kozjanski zvezi lovskih družin Celje, član Strokovnoznanstvenega sveta in Uredniškega odbora LZS ter predsednik Komisije za upravljanje z divjadom LZS.

IVAN KOS

Ivan Kos je doktoriral na Univerzi v Ljubljani na Biotehniški fakulteti na Oddelku za biologijo pod mentorstvom prof. dr. Kazimirja Tarmana s področja ekologije živali na temo o vlogi strig – plenilske živalske skupine, ki so pogoste in ključne živali v naših gozdovih. Na ljubljanski univerzi je izvoljen za izrednega profesorja za ekologijo in predava na dodiplomskem in podiplomskem študiju različne predmete s področja ekologije, varstvene biologije ter biogeografije. Je predstojnik Katedre za ekologijo ter vodja raziskovalne skupine za ekologijo živali na Biotehniški fakulteti na Oddelku za biologijo. Kot raziskovalec in vodja sodeluje pri različnih raziskovalnih projektih s področja ekologije in varstva živali, pa tudi kot sodelavec pri različnih strokovnih komisijah doma in v tujini.

V lovstvu je od otroštva; član Lovske družine Velike Poljane je z vmesno prekinitvijo že od leta 1978, od leta 2006 je njen starešina. V ZLD Kočevje je od leta 2006 član Izvršnega odbora ter predsednik Komisije za izobraževanje, vodja izobraževanja za lovskie pripravnike ter predsednik Izpitne komisije. Je tudi član UO LZS, član Komisije za upravljanje z divjadom ter predsednik Strokovnoznanstvenega sveta LZS. Od leta 2011 je predsednik Območnega združenja upravljavcev lovišč tretjega Kočevsko-Belokranjskega lovskoupravljavaškega območja.

IDA JELENKO

Ida Jelenko je diplomirala na Filozofski fakulteti, Oddelek za geografijo. Doktorirala je na Biotehniški fakulteti Univerze v Ljubljani, smer varstvo naravne dediščine z doktorskim delom na temo Čeljusti srnjadi kot bioindikator onesnaženosti okolja s fluoridi in pripomoček za upravljanje z vrsto. Kot raziskovalka je zaposlena na Inštitutu za ekološke raziskave ERICo Velenje na področju za ekološke in okoljske raziskave. V zadnjih šestih letih je sodelovala pri različnih raziskovalnih projektih s področja ekologije divjadi in upravljanja s populacijami. Je soavtorica monografije *Divjad in lovstvo* in avtorica kar nekaj znanstvenih in strokovnih člankov o divjadi; na to tematiko tudi večkrat predava lovcem in študentom različnih študijskih programov. Je članica Lovske družine Smrekovec Šoštanj, članica Strokovnoznanstvenega sveta LZS, članica UO OZUL Kamniško-Savinjskega LUO in članica Sveta ZGS, Območna enota Nazarje.

HUBERT POTOČNIK

Hubert Potočnik je diplomiral na Biotehniški fakulteti v Ljubljani na Oddelku za biologijo. Magistriral in doktoriral je na temo ekoloških značilnosti in ogroženosti divje mačke v Sloveniji. Zaposlen je v Raziskovalni skupini za ekologijo živali na Katedri za ekologijo in varstvo okolja na Oddelku za biologijo. Osrednja tema njegovega dosedanjega raziskovalnega dela je proučevanje velikih sesalcev, zlasti velikih zveri. Pri svojem delu sodeluje tudi pri razvoju in optimizaciji spremeljanja in upravljanja s prostoživečimi populacijami živali doma in v tujini. Je član mednarodne skupine strokovnjakov za spremeljanje in proučevanje populacij volkov v alpskem prostoru (Wolf Alpine Group) ter član delovne skupine za habitatno modeliranje pri platformi Velike zveri in prostoživeči parkljarji ter družba (WISO) pri Alpski konvenciji. Je član Lovske družine Gornji Grad in član Strokovnoznanstvenega sveta pri Lovski zvezi Slovenije.

MATIJA STERGAR

Matija Stergar je diplomiral na Oddelku za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani. Na Zavodu za gozdove Slovenije je bil zaposlen kot revirni gozdar, zadnja leta pa dela kot raziskovalec in asistent na Oddelku za gozdarstvo v skupini za ekologijo prostoživečih živali. Sodeloval je pri številnih projektih s področja ekologije in upravljanja s prostoživečimi živalmi, predvsem parkljarji in velikimi zvermi. Je tudi avtor ali soavtor nekaterih znanstvenih, strokovnih in poljudnih člankov ter predavanj na to temo. Član Lovske družine Mačečnik - Košaki je že od leta 1997, zadnja leta pa je tudi član predavateljskega aktiva na Lovski zvezi Maribor.

PETRA HLADNIK

Petra Hladnik je diplomirala na Biotehniški fakulteti v Ljubljani, Oddelek za biologijo pod mentorstvom prof. dr. Ivana Kosa na temo Zimska prehrana srnjadi (*Capreolus capreolus*) s poudarkom na prehranjevanju z navadnim bršljanom (*Hedera helix*). Po končanem študiju je prostovoljno delala v Notranjskem muzeju Postojna, kjer je pod mentorstvom mag. Slavka Polaka urejala osteološke in entomološke muzejske zbirke. Trenutno je kot projektna sodelavka zaposlena na Inštitutu Lutra. Sodeluje pri projektih ozaveščanja in izobraževanja, povezanih z varstvom narave in ohranjanjem biotske raznovrstnosti.

NATAŠA KOPUŠAR

Nataša Kopušar je diplomirala na Biotehniški fakulteti, Oddelek za agronomijo. Doktorirala je prav tako na Biotehniški fakulteti Univerze v Ljubljani, smer agronomija, z doktorskim delom na temo bioindikacije ozona ter drugih fotooksidantov in vplivih zračnih onesnažil na kmetijske rastline na morfološki, fiziološki in biokemijski ravni, vključno z oceno ekonomske škode v kmetijstvu. Kot raziskovalka je zaposlena na Inštitutu za ekološke raziskave ERICo Velenje na Oddelku za ekološke in okoljske raziskave. Sodelovala je pri različnih raziskovalnih projektih s področja ekologije rastlin, rodovitnosti tal in razvoja podeželja.

RAZPIS ZA OBJAVO V ZLATOROGOVEM ZBORNIKU

Zlatorogov zbornik je znanstvenostrokovno glasilo Lovske zveze Slovenije, ki izhaja periodično. V glasilu sta objavljeni dve vrsti prispevkov: izvirni znanstvenostrokovni prispevki ter pregledni znanstvenostrokovni prispevki. Objavljeni so prispevki, ki se nanašajo na lovsko tematiko ozziroma obravnavajo teme, ki jih obravnavajo tudi komisije Lovske zveze Slovenije.

Odgovorni urednik

Odgovorni urednik glasila je dr. Ivan Kos.

Sestava izvirnega znanstveno-strokovnega prispevka

Izvirni znanstvenostrokovni prispevek ima obliko standardnega formata tovrstnih del in praviloma vsebuje naslednja poglavja:

- naslov (slo, ang)
- podnaslov (slo, ang)
- izvleček (slo, ang) s ključnimi besedami
- uvod
- materiali in metode
- rezultati
- razprava
- zaključki
- povzetek (slo, ang)
- viri

Struktura preglednega znanstveno-strokovnega prispevka

Članek naj sledi strukturi preglednega znanstvenega članka in naj praviloma obsega naslednja poglavja:

- naslov (slo, ang)
- podnaslov (slo, ang)
- izvleček (slo, ang)
- uvod
- podpoglavlja
- zaključki
- povzetek (slo, ang)
- viri

Naslov

Naslov naj bo v slovenščini in angleščini.

Podnaslov

Podnaslov naj vsebuje podatke o avtorju prispevka ter naslov (naslov pošte in e-naslov).

Izvleček

Izvleček naj bo v slovenščini in angleščini; predlagana dolžina je 1500 znakov s presledki.

Prispevek

Prispevek naj bo napisan v pisavi Times New Roman, velikosti črk 12, z razmikom 1,5 in naj ne bo daljši od osem strani.

Oddaja prispevkov

Prispevke je treba oddati po pošti na naslov Lovska zveza Slovenije, Župančičeva 9, 1000 Ljubljana ali na e-naslov sabina.mrlak@lovska-zveza.si.

Dr. Ivan Kos,
odgovorni urednik Zlatorogovega zbornika



INVITATION TO PUBLISH IN THE GOLDHORN BULLETIN

The Goldhorn Bulletin is a scientific expert periodical bulletin of the Hunters Association of Slovenia. Two types of articles are published in the bulletin: original scientific expert articles and scientific expert reviews. Articles to be published should refer to the subject of hunting or topics of concern discussed by the committees of the Hunters Association.

Editor-in-Chief

The Editor-in-Chief of the bulletin is dr. Ivan Kos.

The composition of an original scientific expert article

An original scientific expert article follows the standard form of such articles and generally contains the following sections:

- Title (Slo, Eng)
- Subtitle (Slo, Eng)
- Abstract (Slo, Eng) with key words
- Introduction
- Materials and methods
- Results
- Discussion
- Conclusions
- Summary (Slo, Eng)
- Sources

The structure of a scientific expert review

An article should follow the structure of a scientific review and should generally contain the following sections:

- Title (Slo, Eng)
- Subtitle (Slo, Eng)
- Abstract (Slo, Eng)
- Introduction
- Subsections
- Conclusions
- Summary (Slo, Eng)
- Sources

Title

The title should be in Slovene and English.

Subtitle

The subtitle should contain data on the author of the article and their contact details (postal address and e-mail address).

Abstract

The abstract should be in Slovene and English; the proposed length is 1,500 characters including spacing.

Article

The article should be written in Timer New Roman, font size 12 and with 1.5 line spacing; the article should not be longer than 8 pages.

Submission of articles

The articles must be sent by post to the address: Lovska zveza Slovenije, Župančičeva 9, 1000 Ljubljana, or by e-mail to the address: sabina.mrlak@lovska-zveza.si.

Dr. Ivan Kos,
Editor-in-chief of the Goldhorn Bulletin



Vsebina/Contents

Uvodnik/Editorial

Ob izidu druge številke Zlatorogovega zbornika/
*Upon the release of the second issue of the
Zlatorogov zbornik/Goldhorn Bulletin*
Mag. Srečko Felix KROPE

Pregledni znanstveni članek

2 Ekosistemska vloga, pomen in vplivi divjega
prašiča (*Sus scrofa L.*)/
*Ecological importance and impacts of wild
boar (Sus scrofa L.)*
Dr. Boštjan POKORNY, dr. Ida JELENKO

31 Vpliv velikih plenilcev na delovanje
ekosistemov/
*The role of large predators in ecosystem
functioning*
Dr. Hubert POTOČNIK

45 Zoohorija – raznašanje semen s pomočjo
živali/
Zoochory – seed dispersal by animals
Matija STERGAR

Izvirni znanstveni članek

67 Vpliv lastnosti tal na ritje divjih prašičev na
travnjku/
*The impact of Soil Properties on Wild Boar
Rooting on Grassland*
Dr. Ida JELENKO, dr. Nataša KOPUŠAR, dr.
Boštjan POKORNY

80 Prehranjevanje srnjadi (*Capreolus
capreolus*) z navadnim bršljanom (*Hedera
helix*)/
*English ivy (Hedera helix) in the roe deer's
(Capreolus capreolus) winter diet*
Petra HLADNIK, dr. Ivan KOS