

Molekularno-genetske raziskave divjega prašiča razkrile pojav večočetovstva in matrilinealnega učinka socialnih skupin

Molecular study of wild boar revealed the phenomenon of multiple paternity and matrilineal effect of social groups

Aja Bončina¹, Boštjan Pokorny^{2,3}, Laura Iacolina¹, Sandra Potušek¹, Elena Bužan^{1,2}

¹ Univerza na Primorskem, Fakulteta za matematiko, naravoslovje in informacijske tehnologije,

Glagoljaška 8, 6000 Koper

² Fakulteta za varstvo okolja, Trg mladosti 7, 3320 Velenje

³ Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 Ljubljana

Izvleček

Divji prašič (*Sus scrofa* L.) je eden najbolj razširjenih parkljarjev v Evropi, tudi v Sloveniji. Zaradi visoke stopnje preživetja in izjemnega razmnoževalnega potenciala se v zadnjih tridesetih letih njihova številčnost povečuje tako v Sloveniji kot na celotni evrazijski celini, kar povzroča številne konflikte med uporabniki prostora in zaradi škode v kmetijski krajini. Zato je nujno potrebno boljše razumevanje razmnoževalnih, prostorskih in socio-ekoloških značilnosti vrste, saj odločilno vplivajo na populacijsko dinamiko. V pričujoči študiji smo z združevanjem natančnih lokacij odvzema in genotipov 58 divjih prašičev, odvzetih od oktobra 2017 do septembra 2020 v tipičnem slovenskem lovišču centralne Slovenije (Oljka, Šmartno ob Paki; Savinjsko-Kozjansko lovskoupravljavsko območje), pridobili vpogled v genetsko strukturiranost, kompleksnost strukture socialne organizacije in prostorsko ter razmnoževalno vedenje divjih prašičev. Z uporabo molekularnih označevalcev ($n = 13$) smo določili ožja in daljna sorodstvena razmerja. Molekularna analiza je razkrila: (i) relativno veliko stopnjo sorodnosti med osebki; (ii) kompleksnost socialne organiziranosti divjega prašiča, pri čemer so tropi vključevali tudi nesorodne živali, kar je bilo doslej z genetskimi analizami le redko potrjeno; (iii) velik matrilinealni učinek z opazno prostorsko navezanostjo samic določenemu življenjskemu

okolju; (iv) težnjo krajših disperzijskih razdalj mladičev. Pridobili smo tudi prve dokaze o pogostem pojavu večočetovstva divjih prašičev pri nas, saj smo v analizirani populaciji prepoznali šest legel, v katerih so mladiči zagotovo imeli različne očete.

Ključne besede: divji prašič, molekularni označevalci, mikrosateliti, sorodstvena razmerja, večočetovstvo

Abstract

*Wild boar (*Sus scrofa* L.) is the most widespread wild ungulate in the entire Europe, including Slovenia. Due to high survival rate and exceptional reproductive potential, in the last 30 years species abundance has been increasing both in Slovenia and on the entire Eurasian continent, causing several conflicts among stakeholders as well as damages in agriculture. Therefore, a better understanding of reproductive, spatial and socio-ecological behaviour/characteristics of the species is urgently needed, as they all have an important influence on the population dynamics. By combining the harvest locations and genotypes of 58 wild boar harvested during regular hunting allocations from October 2017 to September 2020 in a typical hunting ground of central Slovenia (Oljka, Šmartno ob Paki; Savinjsko-Kozjansko*

hunting management district) we provided insight into the spatial and reproductive behaviour, genetic structure and complexity of social organization of wild boar. We determined close and distant kinship relationships based on neutral microsatellites (n = 13). Molecular analysis revealed: (i) relatively high degree of relatedness among the harvested individuals; (ii) complexity of the social organization of the species, including existence of groups of unrelated animals, which has been rarely detected in the previous studies; (iii) high matrilineal effect with pronounced side-fidelity of females; and (iv) prevalence of only short dispersals of piglets. Moreover, we detected frequent multi-paternity in the studied population, providing the first evidence of this phenomenon in our country, as we identified six litters with offspring having different fathers.

Keywords: wild boar, relatedness, molecular markers, microsatellites, multiple paternity

1 Uvod

Divji prašič je ena najštevilnejših in najbolj razširjenih vrst sesalcev na svetu (Keuling in sod., 2018). Vrsta izvira iz zgodnjega pleistocena z območja jugovzhodne Azije (Chen in sod., 2007), od koder je svoj naravni areal razširila od Japonske, Rusije in vzhodne Evrope pa vse do zahodne Evrope in Sredozemlja (Sjarmidi in Gerard, 1988). V zadnjih desetletjih (še zlasti po letu 1960) se številčnost in prostorska razširjenost divjega prašiča izjemno večata po vsem svetu, vključno z Evropo in Slovenijo (Apollonio in sod., 2010; Massei in sod. 2015; Johann in sod., 2020), kar je posledica njegove izjemne prilagodljivosti (Podgórski in sod., 2013; Johann in sod. 2020), odpornosti in vzdržljivosti (npr. Torres in sod., 2020), visoke stopnje plodnosti in razmnoževalnega potenciala, ki je največji med parkljarji (Servanty in sod., 2009; Frauendorf in sod., 2016), ter izjemno hitre populacijske rasti, ki ponekod znaša $r > 2$ (Bieber in Ruf, 2005; Keuling in sod., 2013). Slednje pomeni, da se lahko številčnost celo podvoji v primerjavi

z vrednostmi prejšnjega leta (Bieber in Ruf 2005; Keuling in sod. 2013).

Povečanje prostorske razširjenosti, številčnosti in populacijskih gostot divjega prašiča (Apollonio in sod., 2010; Barrios-Garcia in Ballari, 2012; Massei in sod., 2015) omogočajo njegove ekološko-biološke lastnosti, kot so kompleksno socialno življenje, oportunistična vsejeda prehranjevalna strategija z možnostjo specializacije na visoko energetske prehranjevalne vire, inteligentnost in izjemne disperzijske sposobnosti (Baubet in sod., 2004; Servanty in sod., 2011; Jerina in sod., 2014; Maselli in sod., 2014; Hartley in sod., 2015; Jánoska in sod., 2018; Johann in sod., 2020). Po drugi strani lahko izjemno povečanje številčnosti te najuspešnejše sinantropne vrste pripišemo tudi pretežno antropogeno pogojenim okoljskim spremembam, kot so: (i) opuščanje kmetijstva in zaraščanje kmetijskih površin, ki bistveno izboljšujejo habitatne razmere (Merli in Meriggi, 2006; Acevedo in sod., 2011); (ii) povečanje razpoložljivosti prehranskih virov in zatočišč kot posledica gojenja energetske bogatih monokultur, npr. koruze, sončnic in repe (Herrero in sod., 2006; Keuling in sod., 2009; Rosell in sod., 2012); (iii) odsotnost oz. majhne gostote naravnih plenilcev (Acevedo in sod., 2006; Segura in sod., 2014); (iv) neposredni in posredni vplivi podnebnih sprememb, ki zaradi vse milejših zim omogočajo visoko stopnjo preživetja vseh starostnih kategorij divjih prašičev (Focardi in sod., 2008; Servanty in sod., 2009; Vetter in sod., 2015); (v) neustrezen način upravljanja vrste (predvsem v Evropi), ki zajema vsaj v preteklosti pogosto divjim prašičem »prijazno« lovsko zakonodajo (npr. varovanje vodečih svinj), intenzivno dopolnilno oz. zimsko krmljenje (sicer ne v Sloveniji) ter občasni (pogosto nelegalni) izpusti osebkov v naravo (Jerina, 2006; Pokorny in Jelenko, 2013; Massei in sod., 2015).

Čeprav divji prašič velja za ekološkega inženirja (npr. Barrios-Garcia in Ballari, 2012; Sandom in sod., 2013) in opravlja številne pomembne ekološke funkcije v kopenskih ekosistemih, kot so ustvarjanje prestrejših habitatnih razmer, dolgoročno večanje

Izvirni znanstveni članek

biotske raznovrstnosti, zohorija (raznašanje spor in semen s pomočjo živali), odstranjevanje mrhovine, prehranski vir za velike zveri (Pokorny in Jelenko, 2013; Bongi in sod., 2017; Mori in sod., 2017, 2020), pa je zaradi velikih populacijskih gostot, ki ponekod presegajo ekonomsko nosilno zmogljivost okolja, njegov vpliv zelo velik, zaradi česar pogosto velja kot problematična oz. konfliktna vrsta. Najpogostejši negativni vplivi, ki jih povzročajo divji prašiči, so: gospodarska škoda na poljščinah in traviščih (npr. Herrero in sod., 2006; Jelenko in sod., 2010; Bueno in sod., 2011a, 2011b), trki z vozili (npr. Lagos in sod., 2012; Vrkljan in sod., 2020), motnje in škoda zaradi ritja (npr. Bueno in sod., 2011a, 2011b), spreminjanje kemijskih in fizikalnih lastnosti tal (npr. Bueno in sod., 2011a, 2011b) ter prenos bolezni na domače živali in ljudi (Ruiz-Fons in sod., 2008; Barrios-Garcia in Ballari, 2012; Acevedo in sod., 2014; Hrazdilová in sod., 2021).

Naraščajoč trend rasti populacije divjega prašiča je opaziti tudi v Sloveniji, saj se je višina odstrela, ki velja kot dober pokazatelj številčnosti te vrste, v obdobju 1965–2005 povečevala s povprečno letno stopnjo 12,3 % (Jerina, 2006) oz. se je v obdobju 1970–2021 povečala za 41-krat s 472 uplenjenih živali v letu 1970 na 19.377 osebkov v letu 2021 (Oslis, 2022). Skladno s tem lahko opazimo vedno večji vpliv divjega prašiča, zato je vse večja potreba po učinkovitejšem upravljanju (Jerina in sod., 2013). V Sloveniji sicer upravljanje z divjadjo (tudi z divjim prašičem) temelji na trajnostni rabi tega pomembnega obnovljivega naravnega vira in je že desetletja načrtno, urejeno, nadzorovano in sistematično; vendar so prisotne tudi številne dileme, ki so posledica preslabega poznavanja bioloških značilnosti vrste v lokalnem okolju, kot so genetska strukturiranost, razmnoževalni in prostorski vzorci (disperzije) ter sorodstvene vezi oz. struktura socialnih skupin. Številni atributni podatki o posameznih osebkih (vključno z natančnimi lokacijami odvzema), ki jih pri nas zbiramo za trajnostno adaptivno upravljanje populacij oz. za namene t. i. kontrolne metode (Stergar in sod., 2012), lahko pomembno prispevajo

k boljšemu poznavanju vrste, vključno z lastnostmi, ki so pomembne za premišljene upravljalvske odločitve. Med drugim lahko obstoj dragocenih podatkov ob hkratni dostopnosti različnih vzorcev (kar je posledica zelo dobrega sodelovanja med slovenskimi lovci in raziskovalci divjadi) in ob uporabi sodobnih raziskovalnih metod omogoča razumevanje vseh prej naštetih značilnosti vrste.

Pri spoznavanju populacijskih lastnosti imajo genetske raziskave pomembno vlogo, o čemer priča vse pogostejša uporaba molekularnih metod za raziskovanje in upravljanje divjadi (npr. Scandura in sod., 2011; Waits in sod., 2016; Safner in sod., 2019; Buzan in sod., 2020, 2022). Genetske raziskave na divjem prašiču omogočajo, npr., poznavanje in razumevanje pojava veččetovstva znotraj istih legel, razmnoževalnega potenciala samec in samic, prostorskih vzorcev (disperzij), socialne strukture in socialnega vedenja (Frantz in sod., 2012; Keller in sod., 2015; Waits in sod., 2016; Dellicour in sod., 2019; Lecis in sod., 2022). Poznavanje naštetih lastnosti je zelo pomembno, saj odločilno vplivajo na populacijsko dinamiko vrste oz. na najpomembnejše znake življenjskih strategij (angl. life-history traits), kot so prirastek, zgodnja smrtnost mladičev in prostorsko vedenje (npr. Bieber in Ruf, 2005; Jackson in Fahrig, 2011; Benton in sod., 2018). Dandanes upravljanje populacij še vedno praviloma temelji na grobih ocenah populacijskih parametrov, čeprav je za uspešno upravljanje nujno boljše razumevanje procesov, ki so pogosto vidni le na ravni genov, kot so genetska strukturiranost in raznolikost populacij, učinek ovir (barier) na možnost disperzije ter hibridizacija med sorodnimi vrstami oz. z domačimi živalmi (Scandura in sod., 2008; Poteaux in sod., 2009; Podgórski in sod., 2013; Iacolina in sod., 2018). Molekularno-genetske analize lahko zagotovijo hitre in učinkovite odgovore, ki omogočajo trajnostno upravljanje populacij in argumentirane odločitve. Same po sebi sicer ne morejo nadomestiti klasičnih oz. terenskih raziskovalnih metod (npr. opazovanje vedenja, telemetrija, spremljanje oplojenosti), lahko pa v kombinaciji z njimi prispevajo k boljšemu

razumevanju ekoloških, vedenjskih in prostorskih značilnosti ter prilagoditev vrst na spreminjajoče se okolje (Deyong in Honeycutt, 2005; Waits in sod., 2016; Skrbinšek in sod., 2019).

Za boljše poznavanje genetskih značilnosti divjega prašiča v lokalnem okolju smo v pričujoči raziskavi skušali prepoznati osnovne genetske značilnosti vrste v modelnem lovišču osrednje Slovenije (Oljka, Šmartno ob Paki). Osredotočili smo se tudi na ugotavljanje prisotnosti večočetovstva (tj. pojava, ko je samica v enem paritvenem obdobju oplojena s spermalnimi celicami več samcev), za obstoj katerega v Sloveniji nimamo nobenega podatka. Veočetovstvo je sicer pogost pojav pri mnogih vrstah vretenčarjev oz. sesalcev (Dugdale in sod., 2007; Glen in sod., 2009; Vanpe in sod., 2009; Falcón in sod., 2011; Meister in sod., 2012), vključno z nekaterimi vrstami parkljarjev (Carling in sod., 2003; Vanpe in sod., 2009; Markussen in sod., 2019). V preteklosti je sicer veljalo prepričanje, da v času paritve (buka) zgolj dominantni samci divjih prašičev monopolizirajo samice in jih tudi oplajajo, zato je bil pri tej vrsti pojav večočetovstva obravnavan kot redek fenomen. Nedavne raziskave (Costa in sod., 2012; Müller in sod., 2018, Gayet in sod., 2021) pa so pokazale, da je pojav večočetovstva zelo pogost in je lahko eden glavnih razlogov za uspešno razmnoževalno strategijo divjih prašičev. Le-ti so bili namreč zaradi lova pogosto izpostavljeni selektivnemu odvzemu večjih oz. starejših samcev (merjasecev), kar je povzročilo spremembe razmnoževalne strategije, ki je iz monogamne prešla v poligamno oz. poliandrijo, kar pa posledično povečuje genetsko variabilnost in velikost zaroda (Gayet in sod., 2021). Zaznati je bilo tudi večanje velikosti legel s povečano stopnjo večočetovstva, kar bi lahko pomembno prispevalo k rasti populacij divjih prašičev (Pearse in Anderson, 2009).

V pričujoči raziskavi smo želeli: (i) določiti sorodstvene vezi (starševstvo, (pol)sestrstvo, (pol)bratstvo) med divjimi prašiči, odvzetimi v modelnem lovišču; (ii) oceniti genski pretok in vpliv potencialnih ovir na prostorske premike osebkov;

(iii) ugotoviti morebitne razlike v vzorcu disperzije med spoloma in razlike v oddaljenosti lokacij odvzema potomcev od lokacij staršev; (iv) določiti socialne skupine, njihovo prostorsko porazdelitev in specifične lastnosti (npr. prisotnost nesorodnih osebkov v tropu); (v) ugotoviti, če je pri divjih prašičih v Sloveniji prisotno večočetovstvo, ki je pri tej vrsti evolucijska prilagoditev, npr. na območjih z intenzivnim lovom (npr. Müller in sod., 2018; Gayet in sod., 2021).

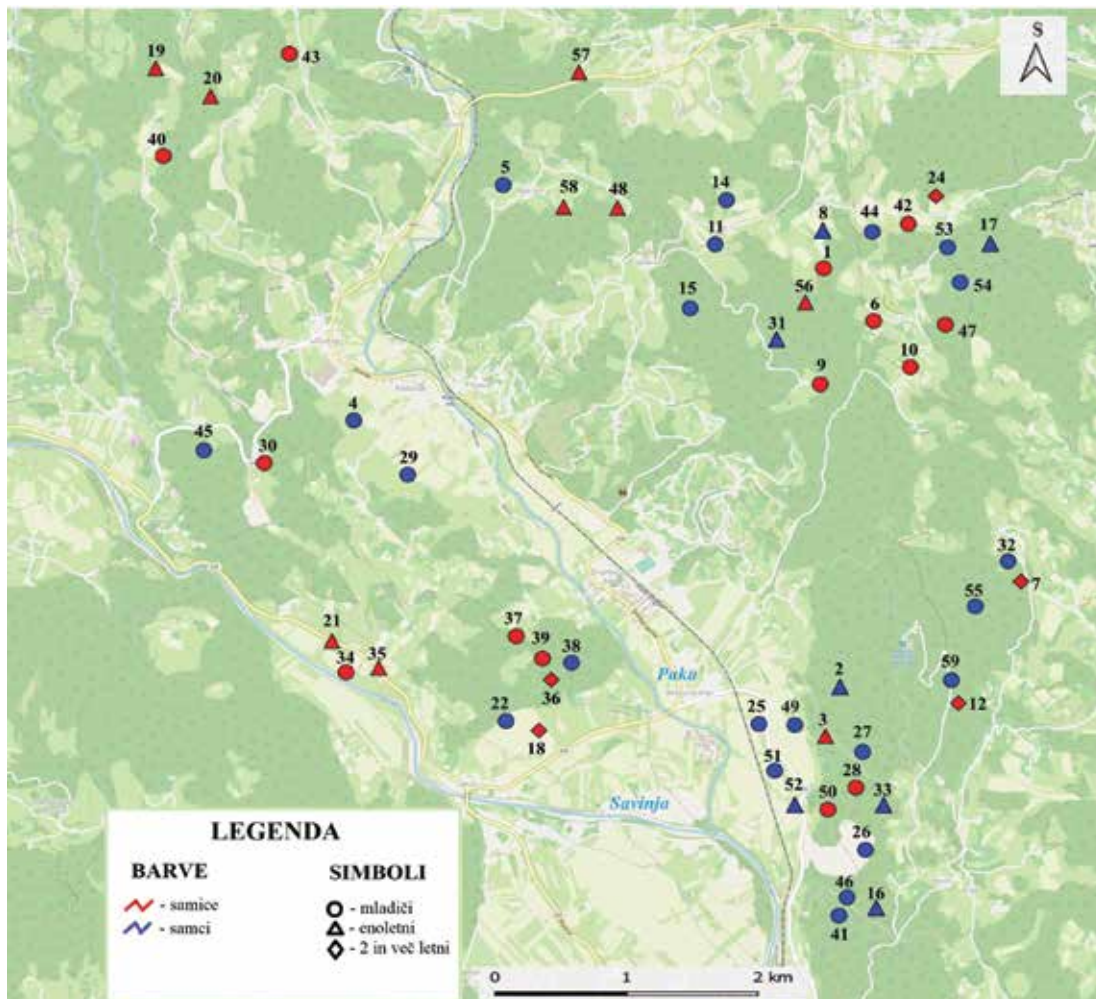
2 Metode dela

2.1 Območje raziskave

Vzorci divjih prašičev (mladičev obeh spolov, lanščakinj in lanščakov ter večletnih svinj) so bili odvzeti v sklopu rednega odvzema od oktobra 2017 do septembra 2020 v lovišču Oljka, Šmartno ob Paki, ki se nahaja v severno-osrednji Sloveniji in je del Savinjsko-Kozjanskega lovskoupravljavskega območju (LUO). Dva osebka sta bila sicer odvzeta v sosednjem lovišču (Smrekovec Šoštanj, Kamniško-Savinjsko LUO), a na sami meji lovišča Oljka, zato ju ne izpostavljam posebej (slika 1). Natančnejši podatki o vključenih osebkih so navedeni v prilogi P2. V obdobju desetih let (2011–2021) je bilo v lovišču Oljka odvzetih 152 divjih prašičev, od katerih je bilo odstreljenih 146, trije osebki so bili povoženi na cestah, dva sta bila žrtev krivolova, eden pa je izgubil življenje zaradi neznanih razlogov (Oslis, 2022).

Za lovišče sta značilni gozdnata in kmetijsko-polurbana krajina; 44 % površine pokrivajo gozdovi (prevladujejo mešani gozdovi, po naravi pa različne asociacije bukovih gozdov), 36 % pa kmetijske površine, predvsem travniki in pašniki ter njive; preostalo so razpršena in razvlečena naselja. Z izjemo osrednjega ravninskega sveta (nadmorska višina Šmartna ob Paki je 314 m) večino lovišča predstavlja gričevnat svet, ki ponekod prehaja v hribovje; najvišja točka je Gora Oljka (734 m), zato lovišče uvrščamo

Izvirni znanstveni članek



Slika 1: Lokacije odvzema divjih prašičev, ki so bili genotipizirani v obdobju od oktobra 2017 do septembra 2020, z ovirami v prostoru (reke, ceste, železnica) v lovišču Oljka, Šmartno ob Paki (vir: Bončina, 2021).

Fig. 1: Sampling locations of genotyped wild boar harvested in the period October 2017 – September 2020, and the most important barriers (rivers, roads, railway) in the hunting ground Oljka, Šmartno ob Paki.

med srednjegorska lovišča. V lovišču sta glavni vodni telesi reki Savinja in Paka. Večja Savinja je jugozahodna oz. južna meja lovišča in kot taka ne vpliva na rezultate naše raziskave, saj so bili vsi vzorci zbrani znotraj lovišča. Nasprotno Paka, ki ima hudourniški značaj, teče po sredini

lovišča in ga v dolžini 6 km deli na dva dela v smeri severozahod–jugovzhod (slika 1). Na premike večjih živali znotraj lovišča poleg reke Pake vpliva predvsem prometna infrastruktura; bolj ali manj vzporedno s Pako poteka železniška proga Velenje–Celje, skozi lovišče pa poteka tudi pomembna cestna povezava med Šaleško dolino in Koroško s Savinjsko dolino (Pokorny, 2002; Bončina in sod., 2019). Posledica razvejanega infrastrukturnega omrežja so velike izgube divjadi v prometu (predvsem srnjadi), vendar pa povozni pomenijo neznamenat delež (< 2 %) izgub divjih prašičev (ZGS, 2020).

2.2 Vzorčenje in ocenjevanje starosti analiziranih osebkov

Vzorce (2–3 g mišičnega tkiva) smo odvzeli takoj po odstrelu posameznega osebka in jih do laboratorijskih analiz shranili pri temperaturi $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ v 2,0 ml kriovialah, napoljenih z absolutnim etanolom. Ob odvzemu smo zabeležili najpomembnejše atributne podatke (spol, starost, telesna masa, datum in natančna lokacija odvzema). V analizo smo vključili 58 osebkov, tj. 89 % vseh, ki so bili v lovišču odvzeti v raziskovalnem obdobju, kar ob dokaj enakomerni prostorski razporejenosti (slika 1) zagotavlja veliko reprezentativnost rezultatov. Med genotipiziranimi osebki je bilo 21 mladičev moškega spola (36 %), 15 ženskega (26 %), devet lanščakinj (16 %), sedem lanščakov (12 %) in šest odraslih svinj (10 %), zajeli pa nismo nobenega odraslega samca (merjasca), ki tudi sicer v zadnjih letih v raziskovalnem lovišču ni bil odvzet. Demografska struktura v vzorec vključenih osebkov tako zelo dobro sovпада s strukturo odvzema divjih prašičev v lovišču.

Pri določanju starosti osebkov smo razlikovali med tremi osnovnimi starostnimi kategorijami, tj. mladiči (starost do 12 mesecev), enoletni (lanščaki oz. lanščakinje; starost od 13 do 24 mesecev) in odrasli osebki (svinje; starost nad 24 mesecev). Za mladiče in enoletne osebke smo natančnejšo starost (približno na mesec natančno) ocenili z okularnim pregledom razvojne stopnje in izraščeniosti zob v spodnji čeljustnici (po Pokorny in Jelenko Turinek, 2018).

2.3 Izolacija DNA in pomnoževanje molekularnih označevalcev

Laboratorijske analize smo izvedli v laboratoriju za molekularno ekologijo Fakultete za matematiko, naravoslovje in informacijske tehnologije Univerze na Primorskem. Celotno DNA smo izolirali iz svežega mišičnega tkiva

(2 x 2 mm) s kompletom reagentov PeqGold Tissue DNA Mini Kit, in sicer po navodilih proizvajalca (VWR Instruction Manual, 2018). Vsi osebki so bili genotipizirani na podlagi petnajstih mikrosatelitnih vrstno specifičnih lokusov (priloga P1), ki so se izkazali za uspešne pri molekularnih študijah divjega prašiča (npr. Scandura in sod., 2008, 2011; Iacolina in sod., 2009; Conyers in sod., 2012; Podgórski in sod., 2014a, 2014b). Lokuse smo razdelili v tri skupine (sete), z izjemo lokusov IGF1 in SW24, ki smo ju pomnoževali individualno. Alele smo uspešno pomnožili z verižno reakcijo s polimerazo (PCR) s pogoji, opredeljenimi v prilogi P1. Iz nadaljnjih analiz smo izključili dva monomorfna lokusa (S0355 in SW951), tako da vsi rezultati v nadaljevanju temeljijo na trinajstih polimorfnih lokusih (preglednica 1).

Za reakcijo PCR smo uporabili KAPA2G Fast Multiplex Mix kit (Kapa Biosystems). Vsaka reakcijska mešanica (končni reakcijski volumen 12,5 μl na vzorec) je vsebovala: 3,25 μl ddH₂O, 6,25 μl KAPA2G mastermiksa, 0,25 μl začetnega oligonukletida s koncentracijo 10 nM in 2,5 μl izolirane DNA vzorca. Dodatno smo za lokusa IGF1 in SW24 dodali 1 μl Q-Solution in zmanjšali volumen dodanega začetnega oligonukleotida na 0,2 μl . Pomnoževanje je potekalo po naslednjem temperaturnem profilu: začetna denaturacija ($95\text{ }^{\circ}\text{C}$ za 3 min), 35 ciklov izmenične denaturacije ($95\text{ }^{\circ}\text{C}$ za 15 s), 15 s prileganja začetnih oligonukleotidov (temperature za posamezne sete so opisane v prilogi P1), podaljševanje ($72\text{ }^{\circ}\text{C}$ za 30 s) in končno podaljševanje ($72\text{ }^{\circ}\text{C}$ za 10 min). Fragmentno analizo smo izvedli na SeqStudio (ThermoFischer Scientific) z uporabo GeneScan LIZ500 (-250) velikostnega standarda (Applied Biosystems).

Izvirni znanstveni članek

Preglednica 1: Genetska variabilnost raziskovane populacije divjega prašiča: število alelov na lokus; Ho – opažena heterozigotnost; He – pričakovana heterozigotnost; F – povprečne verjetnosti prisotnosti ničelnih alelov

Table 1: Genetic variability in studied population of wild boar: number of alleles per locus; Ho – observed heterozygosity; He – expected heterozygosity; F – average probabilities of null alleles.

Lokus	Število alelov	Ho	He	F (ničelni aleli)
S0090	7	0,638	0,758	0,056
SW2532	6	0,483	0,558	0,046
SW1492	4	0,345	0,515	0,115
SW122	5	0,707	0,645	0,000
IGF1	8	0,754	0,773	0,008
SW461	8	0,754	0,731	0,000
SW2021	8	0,719	0,774	0,035
SW2496	9	0,702	0,799	0,053
SW857	3	0,362	0,364	0,000
FH1733	6	0,707	0,695	0,005
SW24	6	0,621	0,788	0,090
FH2148	8	0,862	0,834	0,000
S0155	4	0,517	0,439	0,000
Vsota	82			

2.4 Analiza mikrosatelitnih lokusov in sorodstvenih razmerij

Rezultate fragmentne analize smo analizirali v programu GeneMapper 5.0 (Applied Biosystems), kjer smo odčitali dolžine mikrosatelitnih alelov. Za vsak lokus ($n = 13$) smo v programu Cervus 3.0 (Marshall in sod., 1998) izračunali število in bogastvo alelov, pričakovano (He) in opaženo heterozigotnost (Ho), odstopanje od Hardy-Weinbergovega ravnotežja, v programu Freena (Chapuis in Estoup, 2007) pa smo izračunali diverzitetno ničelnih alelov.

Grobo analizo sorodstvenih razmerij (razlikovanje med socialnimi skupinami) smo izvedli z analizo parnih primerjav (angl. Pairwise analysis) v programu GenA1Ex 6.5 (Peakall in Smouse, 2012). Kot koeficient sorodnosti smo uporabili QGM (povprečna vrednost Queller in Goodnightove cenilke; Queller in Goodnight, 1989), katere vrednosti so od -1 do $+1$, pri čemer vrednosti nad 0 označuje obstoj sorodstvene povezanosti v naključno izbranih alelih iz populacije. Kot ožja sorodstvena razmerja (starš–potomec,

sestrstvo ali bratstvo) smo upoštevali vrednosti $QGM > 0,5$; vrednosti QGM od $0,25$ do $0,5$ pa smo privzeli za bolj oddaljena sorodstvena razmerja (npr. polbratstvo, polsestrstvo). Ta analiza, ki je bila narejena za celoten podatkovni set (58 genotipiziranih divjih prašičev), je služila kot grob oris sorodstvenih odnosov in določitev sorodstvenih (socialnih) skupin v proučevani populaciji.

Podrobnejšo in bolj informativno analizo sorodstvenih razmerij smo naredili v programu Colony 2.0.6.6 (Wang in sod., 2004), ki na podlagi metode največje verjetnosti (angl. maximum likelihood method) primerja genotipe kodominantnih ali dominantnih lokusov. Empirično kvantitativno analizo, ki temelji na Mendelejevih zakonih, smo generirali za 10.000 namišljenih potomcev z izbrano metodo full-likelihood (FL), ki se je v analizah sorodstvenih razmerij izkazala kot najbolj natančna (Wang in sod., 2012). Upoštevali smo le sorodstvena razmerja z visoko stopnjo verjetnosti ($> 0,90$ oz. $> 0,75$), medtem ko sorodstvenih razmerij z manjšo verjetnostjo ($< 0,75$) nismo obravnavali kot starševstvo, (pol)sestrstvo ali (pol)bratstvo.

Na obstoj sorodstvenih razmerij smo testirali vse potencialno mogoče kombinacije genotipiziranih osebkov, in sicer: (i) mlade, 2- do 4-letne svinje kot potencialne matere mladičem in enoletnim živalim; (ii) srednje stare, 5- do 7-letne svinje kot potencialne matere mladičem, enoletnim in mladim odraslim osebkom; (iii) stare, 8- in večletne svinje v kombinaciji z vsemi mlajšimi kategorijami kot njihovimi potencialnimi potomci; (iv) lanščake kot potencialne očete mladičev in enoletnih živali (samo tistih, ki so bili uplenjeni v poznejših letih od uplenitve potencialnega očeta); (v) starejše mladiče moškega spola (starejše od desetih mesecev) kot potencialne očete zelo mladim mladičem (do starosti dveh mesecev); (vi) osebkke istih kohort za potencialno sestrstvo/bratstvo; (vii) osebkke vseh starostnih kategorij za potencialno polsestrstvo/polbratstvo. V končni analizi starševstva smo testirali 39 potencialnih kandidatov staršev (16 lanščakov in vsaj deset mesecev starih mladičev ter 23 svinj in lanščakinj).

3 Rezultati

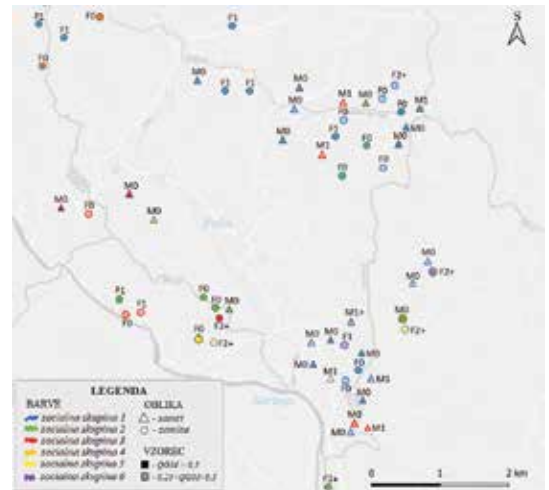
3.1 Genetska variabilnost

Podatki o variabilnosti alelov na posameznih mikrosatelitnih lokusih so navedeni v preglednici 1. V povprečju so lokusi vsebovali 6,3 alela (razpon 3–9), kar nakazuje na zmerno genetsko variabilnost v primerjavi z drugimi populacijami divjega prašiča (Veličković in sod., 2013; Mihalik in sod., 2020). To so potrdile tudi vrednosti opažene heterozigotnosti (H_o), ki so bile od 0,345 do 0,862 (povprečno 0,629) in niso značilno odstopale od pričakovane heterozigotnosti (H_e), ki je bila od 0,364 do 0,834 (povprečno 0,667). Za primerjavo: populacije divjega prašiča na območju Karpatov so imele v povprečju 7,62 alela na lokus s povprečno $H_o = 0,38$ in povprečno $H_e = 0,47$ (Mihalik in sod., 2020); populacije na območju Balkana pa so imele v povprečju 10,82 alela na lokus s povprečno $H_o = 0,69$ in povprečno $H_e = 0,77$ (Veličković in sod., 2013).

Vrednosti posameznih lokusov niso odstopale od Hardy-Weinbergovega ravnovesja (HW) pri stopnji $p < 0,05$, kar dokazuje, da so lokusi polimorfni in informativni za opravljene analize (Salanti in sod., 2005).

3.2 Prepoznane socialne skupine

Na podlagi parnih primerjav (Queller in Goodnight, 1989) oz. ugotovljenega koeficienta sorodnosti (QGM > 0,5) smo prepoznali 36 parov živali, ki so bile v ožjem sorodstvu (tj. starš–potomec, bratstvo ali sestrstvo). Prepoznali smo tudi 173 parov osebkov v daljnem sorodstvu (polbratstvo, polsestrstvo in drugi sorodstveni odnosi; $0,25 < QGM < 0,5$). Glede



Slika 2: Lokacije odvzema divjih prašičev v lovišču Oljka (2017–2020), za katere smo ugotovili sorodstvene povezave. Vsaka barva označuje skupino osebkov, ki so bili v ožjem (polno obarvano) ali daljnem sorodstvu (črtkano). Neobarvan je enoletni samec (lanščak), ki ni bil v sorodstvu z nobenim drugim osebkom ($QGM < 0,25$). Oznake prikazujejo spol (samci – M; samice – F) in starost (mladiči – 0; enoletni – 1; večletni – 2+).

Figure 2: Locations of harvested wild boar in hunting ground Oljka (2017–2020), showing socially related groups. Each colour represents a group of related individuals, either closely (fully coloured) or more distantly related (crossed out symbols). White symbol represents male yearling which was not related with any other individual ($QGM < 0,25$). Abbreviations represent sex (males – M; females – F) and age of individuals (piglets – 0; subadults – 1; adults – 2+).

Izvirni znanstveni članek

na vsa sorodstvena razmerja smo prepoznali šest socialnih skupin (slika 2), znotraj katerih so bili osebk bodisi v ožjem bodisi v daljnem sorodstvu. Zgolj en mladič moškega spola (M0) ni bil prepoznan v nobeni sorodstveni povezavi z drugimi osebki. Oznake na slikah v nadaljevanju prikazujejo spol (samci – M; samice – F) in starost (mladiči – 0; enoletni – 1; večletni – 2+) analiziranih divjih prašičev.

Največjo socialno skupino sestavlja t. i. modra skupina (32 osebkov; skupine so v nadaljevanju zaradi lažje berljivosti poimenovane po barvah, kot so prikazane na sliki 2), sledijo ji rdeča (11), zelena (9), rumena (3), oranžna (2) in vijolična (2). Prepoznali smo tudi tri mladiče (dva ženskega spola – F0; enega moškega spola), ki so imeli sorodstvene vezi z dvema socialnima skupinama (šrafirani dvobarvni simboli na sliki 2). Glede na starostno in spolno strukturo so skupine izmed odvzetih osebkov sestavljali: (i) modro skupino ena odrasla svinja (F2+), šest enoletnih samic oz. lanščakinj (F1), dva enoletna samca oz. lanščaka (M1), štirinajst mladičev moškega spola in devet mladičev ženskega; (ii) rdečo skupino ena večletna svinja, ena lanščakinja, trije lanščaki, dva mladiča ženskega spola in štirje mladiči moškega spola; (iii) zeleno skupino ena odrasla svinja, ena lanščakinja, štirje mladiči ženskega in trije mladiči moškega; (iv) rumeno skupino dve večletni svinji, ena lanščakinja in en mladič moškega spola; (v) oranžno skupino dva mladiča ženskega spola; (vi) vijolično skupino pa lanščakinja in lanščak.

Socialne skupine so prostorsko dokaj jasno ločene med seboj (slika 2). Najštevilčnejša modra skupina se je premikala predvsem na celotnem jugovzhodnem in severnem delu lovišča, tj. v revirjih Gora Oljka, Veliki Vrh in Skorno. Osebk te velike skupine so se po opažanjih lovcev redno zadrževali tudi v sosednjih loviščih Polzela, Velenje in Smrekovec Šoštanj. Osebk preostalih socialnih skupin so bili pretežno odvzeti v jugozahodnem delu

lovišča, tj. v revirju Slatine (manjše zelena, rdeča in rumena skupina: domnevno gre za prašiče, ki v južni del lovišča Oljka zahajajo zgolj občasno, in sicer prek Savinje iz sosednjega lovišča Braslovče, ki pa očitno niso sorodstveno povezani) ter delu revirja Skorno (oranžna skupina: verjetno gre za skupino, ki se pretežno nahaja v lovišču Mozirje). Vendar pa smo občasno zaznali tudi prepletanje socialnih skupin, npr.: (i) večletna svinja rdeče socialne skupine je bila uplenjena skupaj s tremi mladiči (F0, F0, M0) zelene skupine; (ii) večletna svinja zelene socialne skupine je bila uplenjena na skrajni južni točki lovišča (Podvin), dokaj daleč od njenih sorodnikov; (iii) mladič moškega spola zelene socialne skupine, ki je bil uplenjen na območju modre skupine (na Velikem Vrh); (iv) mladič moškega spola, ki si je delil sorodstvene vezi z rdečo in zeleno socialno skupino, in je bil uplenjen v bližini mesta uplenitve (a ne skupaj z njo) večletne svinje rumene socialne skupine v vzhodnem delu lovišča (Letuško polje).

3.3 Sorodstveni odnosi

A. Starševstvo

Prepoznali smo 21 možnih starševskih povezav, in sicer: (i) tri razmerja za dva potencialna očeta (lanščaka in starejšega mladiča), od tega je bilo eno razmerje s >95 % verjetnostjo (preglednica 2); (ii) 21 razmerij za devet potencialnih mater (večletnih svinj in lanščakinj), od katerih je bilo 17 povezav z osmimi materami s >95 % verjetnostjo (preglednica 3).

Za potencialna očeta (št. 17 – lanščak; št. 54 – starejši mladič, ki je bil kot mladič kategoriziran zaradi ocenjene starosti 11–12 mesecev, uplenjen pa je bil 1. 4. 2020, torej je nedvomno pripadal kohorti prejšnjega leta (2019) in je kot tak lahko sodeloval v buku v zimi pred smrtjo), ki sta oba pripadala modri socialni skupini, smo prepoznali tri potomce: z nekoliko manjšo verjetnostjo (>0,75) dva zelo mlada mladiča moškega spola, odvzeta v južnem delu lovišča, in enega mladiča

Izvirni znanstveni članek

Preglednica 2: Pregled potomcev divjih prašičev in njihovih potencialnih očetov; prikazana so le sorodstvena razmerja z verjetnostjo >95 % oz. >75 %*.

Table 2: Overview of wild boar offspring and their potential fathers; only relations with probability >95% and >75%* are presented.

Oče			Potomec				
Oznaka	Starost (let)	Datum odvzema	Oznaka	Starost (let)	Spol	Datum odvzema	Verjetnost povezave
17	1+	3. 7. 2019	53	0+	Ž	7. 3. 2020	0,997
54	0+	1. 4. 2020	51	0+	M	17. 7. 2020	0,765*
54	- -	- -	49	0+	M	16. 7. 2020	0,753*

Preglednica 3: Pregled potomcev divjih prašičev in njihovih potencialnih očetov; prikazana so le sorodstvena razmerja z verjetnostjo >95 % oz. >75 %*.

Table 3: Overview of wild boar offspring and their potential mothers. Only relations with probability >90% and >75%* are presented.

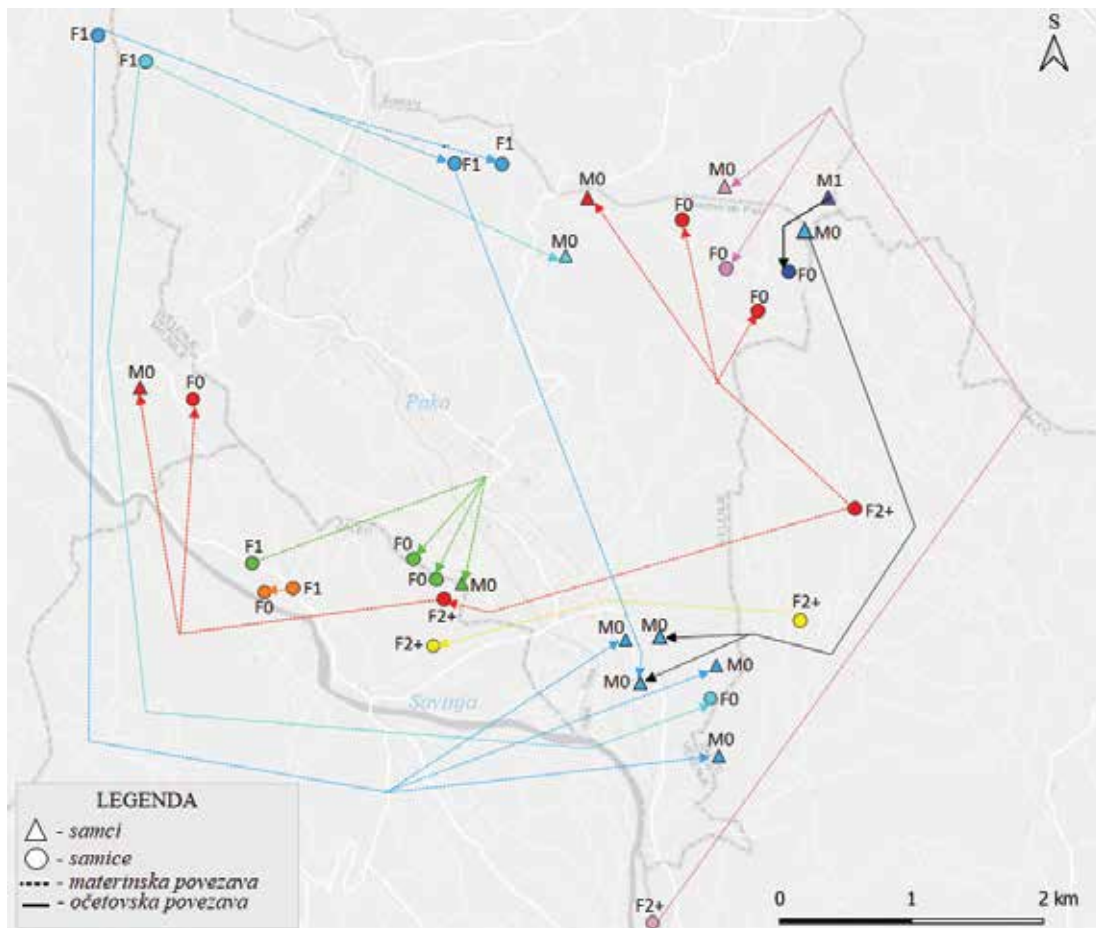
Mati			Potomec				
Oznaka	Starost (let)	Datum odvzema	Oznaka	Starost (let)	Spol	Datum odvzema	Verjetnost povezave
7	4-5	21. 10. 2018	8	0+	Ž	4. 11. 2018	0,997
7	- -	- -	10	0+	Ž	4. 11. 2018	0,997
7	- -	- -	11	0+	M	22. 12. 2018	0,997
7	- -	- -	36	2-3	Ž	17. 11. 2019	0,832*
12	8+	15. 10. 2017	18	4	Ž	12. 7. 2019	1,000
19	1+	18. 7. 2019	25	0+	M	10. 8. 2019	1,000
19	- -	- -	26	0+	M	16. 8. 2019	1,000
19	- -	- -	27	0+	M	16. 8. 2019	1,000
19	- -	- -	48	1+	Ž	3. 7. 2020	1,000
19	- -	- -	58	1+	Ž	6. 7. 2020	1,000
20	1+	19. 7. 2019	15	0+	M	22. 6. 2019	0,985
20	- -	- -	28	0+	Ž	16. 8. 2019	0,985
23	2	1. 8. 2019	6	0+	Ž	29. 9. 2018	1,000
23	- -	- -	44	0+	M	9. 12. 2019	1,000
35	1+	7. 11. 2019	34	0+	Ž	29. 10. 2019	0,999
36	2-3	17. 11. 2019	30	0+	Ž	4. 9. 2019	0,935
36	- -	- -	45	0+	M	25. 12. 2019	0,935
58	1+	6. 7. 2020	51	0+	M	17. 7. 2020	0,897*
21	2	25. 7. 2019	37	0+	Ž	17. 11. 2019	0,753*
21	- -	- -	38	0+	M	17. 11. 2019	0,753*
21	- -	- -	39	0+	Ž	17. 11. 2019	0,753*

ženskega spola (verjetnost povezave >0,95), ki je bil uplenjen v bližini lokacije odvzema očeta – lanščaka (preglednica 2, slika 3).

Kar šestnajst ugotovljenih povezav nakazuje na zanesljivo materinstvo (>0,95), za pet je bila zanesljivost povezave nekoliko manjša (>0,75) (preglednica 3). Ena lanščakinja (št. 19), ki je pripadala modri socialni skupini, je

bila mati petim potomcem (trem mladičem moškega spola in dvema lanščakinjama, ki sta bili odvzeti leto pozneje). Srednje stara svinja (št. 7) iz rdeče skupine je bila mati štirim potomcem (dvema mladičema ženskega spola, enemu mladiču moškega spola in mlajši odrasli svinji). Lanščakinja (št. 21) iz zelene skupine je bila prepoznana kot potencialna mati trem potomcem (dvema mladičema ženskega spola in

Izvirni znanstveni članek



Slika 3: Lokacije odvzema divjih prašičev v lovišču Oljka (2017–2020), za katere smo ugotovili starševske povezave. Barvne črte označujejo materinsko, črne pa očetovsko povezavo. Prikazani so vsi sorodstveni odnosi s >75 % verjetnostjo. Oznake prikazujejo spol (samci – M; samice – F) in starost (mladiči – 0; enoletni – 1; večletni – 2+).

Figure 3: Locations of harvested wild boar in hunting ground Oljka (2017–2020) for which parental relationships were determined. Colourful lines indicate maternal and black lines paternal relationships. All relationships with >75% probabilities are shown. Abbreviations represent sex (males – M; females – F) and age of individuals (piglets – 0; subadults – 1; adults – 2+).

enemu moškega). Ena lanščakinja (št. 20) in ena mlada odrasla svinja (št. 23), ki sta pripadali modri socialni skupini, sta imeli po dva potomca (mladiča moškega in ženskega spola). Prepoznali smo tudi tri potencialne matere s po enim potomcem: stara svinja (št. 12) iz rumene socialne skupine je bila mati srednje stari svinji, lanščakinja (št. 35) iz oranžne skupine mladiču ženskega spola, lanščakinja (št. 58) iz modre skupine pa mladiču moškega spola (preglednica 3, slika 3).

B. (Pol)bratske, (pol)sestrske vezi in veččetovstvo

Prepoznali smo štiri zelo verjetne sestrsk/bratske vezi (verjetnost >0,90), in sicer: (i) med mladičema ženskega (št. 10) in moškega spola (št. 11) iz rdeče socialne skupine; (ii) med lanščakinjo (št. 48), ki je bila uplenjena skoraj leto pozneje od brata (št. 26), tedaj še mladiča moškega spola iz modre socialne skupine; (iii) med lanščakinjama (št. 56 in 57) iz modre skupine; (iv) med

Molekularno-genetske raziskave divjega prašiča razkrile pojav veččetovstva in matrilinelnega učinka socialnih skupin

Izvirni znanstveni članek

Preglednica 4: Pregled bratskih in sestrskih vezi analiziranih divjih prašičev. Prikazana so le sorodstvena razmerja z verjetnostjo >90 %.
Table 4: Overview of analysed wild boar full sibling relations. Only relations with probability >90% are presented.

Bratje/sestre				Bratje/sestre				Verjetnost povezave
Oznaka	Starost (let)	Spol	Datum odvzema	Oznaka	Starost (let)	Spol	Datum odvzema	
10	0+	Ž	4. 11. 2018	11	0+	M	22. 12. 2018	1,000
26	0+	M	16. 8. 2019	48	1+	Ž	3. 7. 2020	1,000
56	1+	Ž	7. 5. 2020	57	1+	Ž	27. 4. 2020	0,963
22	0+	Ž	28. 7. 2019	29	0+	M	23. 8. 2019	0,915

Preglednica 5: Pregled polbratskih in polsestrskih vezi analiziranih divjih prašičev. Prikazana so le sorodstvena razmerja z verjetnostjo >90 %.

Table 5: Overview of wild boar half siblings, determined in the study. Only relations with probability >90% are presented.

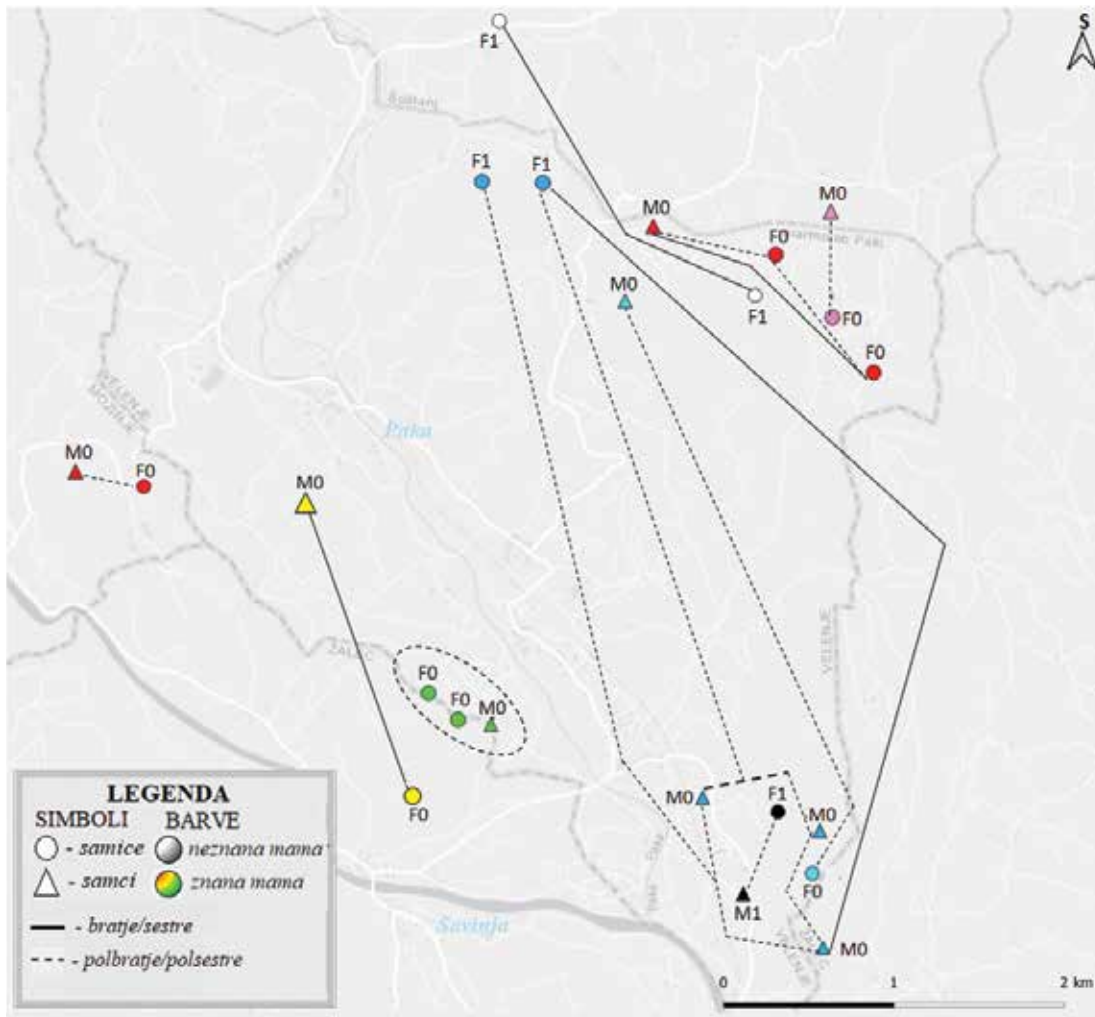
Bratje/sestre				Bratje/sestre				Verjetnost povezave	Identificirana mati št.
Oznaka	Starost (let)	Spol	Datum odvzema	Oznaka	Starost (let)	Spol	Datum odvzema		
8	0+	Ž	4. 11. 2018	10	0+	Ž	4. 11. 2018	1,000	7
8	- -	- -	- -	11	0+	M	22. 12. 2018	1,000	7
25	0+	M	10. 8. 2019	26	0+	M	16. 8. 2019	1,000	19
25	- -	- -	- -	27	0+	M	16. 8. 2019	1,000	19
26	0+	M	16. 8. 2019	27	- -	- -	- -	1,000	19
25	0+	M	10. 8. 2019	48	1+	Ž	3. 7. 2020	1,000	19
26	0+	M	16. 8. 2019	48	- -	- -	- -	1,000	19
27	0+	M	16. 8. 2019	48	- -	- -	- -	1,000	19
25	0+	M	10. 8. 2019	58	1+	Ž	6. 7. 2020	1,000	19
26	0+	M	16. 8. 2019	58	- -	- -	- -	1,000	19
27	0+	M	16. 8. 2019	58	- -	- -	- -	1,000	19
15	0+	M	22. 6. 2019	28	0+	Ž	16. 8. 2019	1,000	/
37	0+	Ž	17. 11. 2019	38	0+	M	17. 11. 2019	1,000	21
38	0+	M	17. 11. 2019	39	0+	Ž	17. 11. 2019	1,000	21
6	0+	Ž	29. 9. 2018	44	0+	M	9. 12. 2019	1,000	23
3	0+	Ž	25. 7. 2018	52	1+	M	8. 9. 2020	0,940	/
30	0+	Ž	4. 9. 2019	45	0+	M	25. 12. 2019	0,933	36

mladičema ženskega (št. 22) in moškega spola (št. 29) iz rumene skupine (preglednica 4, slika 4).

Prepoznali smo tudi 17 verjetnih polsestrskih/polbratskih vezi (verjetnost >0,90), od katerih je bilo 15 pravzaprav zanesljivih (≈1,0). Prepoznali smo tudi osem legel s polbrati oz. polsestrami; podatki o starosti, spolu, datumu odvzema in verjetnosti odnosa posameznih živali so navedeni v preglednici 5, polsestrske in polbratske vezi pa so prikazane na slikah 4 in 5.

Polsestrstvo/polbratstvo definiramo kot skupino živali, ki si deli zgolj enega starša. Od osmih prepoznanih legel s polbratskimi/polsestrskimi odnosi smo za šest ugotovili, da so mladiči zagotovo imeli isto mater (smo jo tudi neposredno prepoznali z molekularno-genetsko analizo), kar pomeni, da so bili znotraj istega legla zagotovo potomci različnih očetov oz. da je šlo za t. i. večočetovstvo (preglednica 5, slika 5). Kot polsestre/polbrati, ki so imeli isto mater in različne očete, so bili prepoznani: (i) leglo dveh mladičev ženskega (št. 8 in 10) in

Izvirni znanstveni članek



Slika 4: Lokacije odvzema divjih prašičev v lovišču Oljka (2017–2020), za katere smo ugotovili (pol)sestrske in (pol)bratske vezi. Polne črte označujejo sestrstvo/bratstvo, črtkane pa polsestrstvo/polbratstvo. Prikazani so vsi sorodstveni odnosi z >90 % verjetnostjo. Znana mati posameznih legel je prikazana na sliki 3 in v preglednici 3. Oznake prikazujejo spol (samci – M; samice – F) in starost (mladiči – 0; enoletni – 1; večletni – 2+).

Figure 4: Locations of harvested wild boar in hunting ground Oljka (2017–2020) for which full sibling and half sibling relations were determined. Full lines indicate full siblings and dashed lines half siblings. All relationships with >90% probabilities are shown. Known mothers of the litters are shown on Figure 3 and Table 3. Abbreviations represent sex (males – M; females – F) and age of individuals (piglets – 0; subadults – 1; adults – 2+).

moškega spola (št. 11) rdeče socialne skupine s srednje staro svinjo kot materjo (št. 7); (ii) leglo modre socialne skupine, v katerem so bili trije mladiči moškega spola (št. 25, 26 in 27) in dve lanščakinji (št. 48 in 58; obe sta bili uplenjeni leto pozneje kot mladiči) s prepoznano lanščakinjo

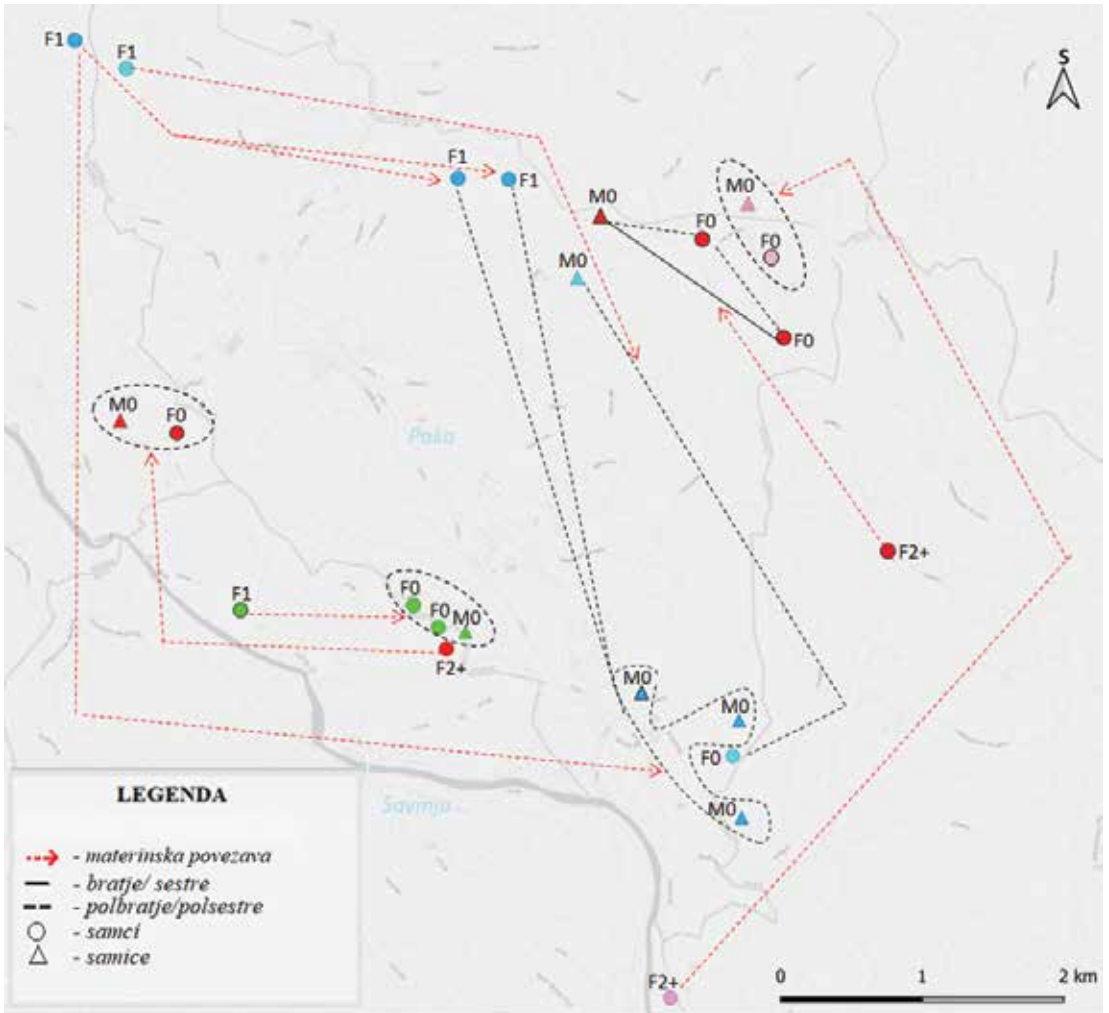
(št. 19) kot materjo; (iii) leglo dveh mladičev ženskega spola (št. 37 in 39) in mladiča moškega (št. 38) zelene socialne skupine, ki so imeli mater lanščakinjo (št. 21); (iv) leglo mladičev ženskega (št. 6) in moškega spola (št. 44) zelene socialne skupine (zaradi lažjega ločevanja na slikah 4 in

Molekularno-genetske raziskave divjega prašiča razkrile pojav veččetovstva in matrilinelnega učinka socialnih skupin

Izvirni znanstveni članek

5 prikazano v roza barvi) z mlado svinjo (št. 23) kot materjo, ki je bila odvzeta v skrajnem južnem delu lovišča; (v) leglo mladičev moškega (št.

45) in ženskega spola (št. 30) iz rdeče socialne skupine, ki sta bila potomca mlade svinje (št. 36).



Slika 5: Lokacije odvzema divjih prašičev v lovišču Oljka (2017–2020), za katere smo potrdili pojav večočetovstva. Vsaka barva predstavlja posamezno leglo. Barvne črtkane črte prikazujejo polsestrske/polbratske vezi, rdeča črtkana črta pa njihove prepoznane matere. Prikazani so vsi sorodstveni odnosi z >90 % verjetnostjo. Oznake prikazujejo spol (samci – M; samice – F) in starost (mladiči – 0; enoletni – 1; večletni – 2+).

Figure 5: Locations of harvested wild boar in hunting ground Oljka (2017–2020) for which multiple paternity was determined. Each colour represents one litter. Colourful dashed lines indicate half-siblings relationships and red dashed lines maternal relationships. All relationships with >90% probabilities are shown. Abbreviations represent sex (males – M; females – F) and age of individuals (piglets – 0; subadults – 1; adults – 2+).

4 Razprava

4.1 Prostorska navezanost in socialna organiziranost divjih prašičev

Divji prašič je dolgo veljal za neteritorialno vrsto (Keuling in sod., 2008; Allwin in sod., 2016), saj lahko velikost življenjskega okoliša samcev presega več sto hektarjev (npr. Hartley in sod., 2015), dnevni premiki (zlasti odraslih merjascev) pa lahko znašajo več 10 km na dan (Jánoska in sod., 2018). Vendar so nedavne molekularne in telemetrijske raziskave razkrile, da divji prašiči lahko odražajo tudi močno teritorialno vedenje in se življenjski okoliši različnih socialnih (tj. sorodstveno povezanih) skupin vedno ne prekrivajo. To velja predvsem za socialne skupine, ki jih vodijo dominantne večletne svinje ali lanščakinje (Podgórski in sod., 2014a, 2014b). Zato in praviloma kratkih premikov samic, ki se po navadi gibljejo znotraj prostora, velikega <33 ha (Russo in sod., 1997), lahko privzamemo, da lokacije odvzema v našo raziskavo vključenih osebkov dobro odražajo območje njihovega življenjskega okoliša.

Glede na genotipe analiziranih živali ($n = 58$) smo v raziskovalnem območju (lovišče Oljka) in obdobju (2017–2020) določili prisotnost šestih socialnih skupin, tj. skupin osebkov v ožjem in daljnem sorodstvu (slika 2). Divji prašiči so izjemno socialne živali, ki živijo v socialnih skupinah oz. tropih (angl. sounder). Osnovno socialno skupino sestavljajo svinje s potomci (tj. družinska skupina). Odrasli samci živijo praviloma ločeno od tropov, tj. solitarno (samotarsko), skupinam se pridružijo le med razmnoževalnim obdobjem (Hughes, 1985). Vendar poleg matrilinearno povezanih tropov (s kratkotrajno prisotnostjo odraslih samcev) kot osnovne socialne skupine (Allwin in sod., 2016) obstaja še več oblik socialnih skupin, ki jih lahko sestavljajo divji prašiči, npr.: skupine subadultnih osebkov (lanščakinj in/ali lanščakov); mešane skupine odraslih in subadultnih živali; družinska skupina z eno

odraslo svinjo in njenimi mladiči tekočega leta; razširjena skupina, ki zajema odrasle svinje z mladiči in subadultne osebkke; sami mladiči brez matere; mešane skupine lanščakov (obeh spolov) in mladičev.

Glede na prostorske in časovne podatke odvzema osebkov ter analize sorodnosti smo v analizirani populaciji kot daleč prevladujočo prepoznali razširjeno socialno skupino na jugovzhodnem in severnem delu lovišča (predvsem Gora Oljka in Veliki Vrh, tudi Skorno; modra skupina), ki so jo sestavljale odrasle svinje z mladiči in lanščaki/lanščakinjami. Prostorski prikaz sorodstveno povezanih osebkov (slika 2) sicer na prvi pogled nakazuje, da se socialne skupine v raziskovalnem lovišču v grobem ločujejo na jugovzhodni (Slatine; različne skupine) in preostali del lovišča (modra skupina), kot manjši prostorski oviri pa jih ločujejo reka Paka in polurbana krajina Šmartna ob Paki ter sosednjih naselij (sliki 1 in 2). Vendar je vpogled v oddaljene sorodstvene vezi (slika 2) in sočasni odvzem različnih osebkov pokazal, da so znotraj posameznih tropov tudi nesorodni osebki, torej so socialne skupine kompleksne in heterogene oz. jih ne sestavljajo zgolj sorodni osebki, kot je bilo dosedanje prepričanje. Temelj socialne organiziranosti divjih prašičev naj bi bile namreč filopatrične odrasle svinje s fakultativno kooperativno skrbjo za mladiče, za katere skrbijo vsi osebki v tropu, ne le mati; osnovna socialna skupina je torej matrilinealna skupina, ki jo sestavljajo ena ali več sorodstveno povezanih samic ter ena ali več kohort njihovih potomcev (npr. Briedermann, 1986). Po končanem dojenju večina potomk ostane z materami, okrog 20 % pa jih pri starosti med petimi in desetimi meseci zapusti rojstno skupino in skuša oblikovati novo socialno skupino oz. svoj trop (Kaminski in sod., 2005); veliko pogostejša in daljša je mladostna disperzija mladičev moškega spola (Truvé in Lemel, 2003). Ko mladiči ženskega spola dosežejo spolno zrelost, se torej začnejo razmnoževati in ostanejo znotraj materinske skupine ali v njeni bližini (Kaminski in sod., 2005; Tack, 2018). Zato samice odražajo

Izvirni znanstveni članek

dolgoročno zvestobo manjšemu življenjskemu okolišu in imajo pogosto prekrivajoče okoliše (Boitani in sod., 1994; Sparklin in sod., 2009; Podgórski in sod., 2014b).

Vendar pa molekularne raziskave kažejo, da je socialna organizacija divjih prašičev veliko kompleksnejša, saj so pogosto del neke socialne skupine tudi osebk, ki sorodstveno niso povezani z drugimi osebki znotraj tropa (Iacolina in sod., 2009; Podgórski in sod., 2014b). To smo zaznali tudi v naši raziskavi (sliki 2 in 3; priloga P2): (i) mladiči zelene socialne skupine (št. 37 in 39 – F0; št. 38 – M0) so bili 17. 11. 2019 uplenjeni skupaj z večletno svinjo rdeče skupine (št. 36) v Slatinah (obrobje Letuškega polja), medtem ko je bila njihova mati (lanščakinja; št. 21) nekaj mesecev prej (25. 7. 2019) povožena 2 km zahodno, v bližini reke Savinje (pri Hrašanu); (ii) mladič zelene socialne skupine (št. 44; M0) je bil 9. 12. 2019 uplenjen na krmišču (Poprask) v osrednjem delu prostorske razširjenosti modre skupine, njegova mati (št. 23; dveletna svinja) pa je bila uplenjena štiri mesece prej (1. 8. 2019) na skrajnem jugovzhodnem delu lovišča (Obu). Vključevanje nesrodnih osebkov (mladičev) v nove socialne skupine lahko pojasnimo tako, da so njihove matere predhodno izgubile življenje, zato so se mladiči pridružili drugim tropom, ki so jih tudi sprejeli. Pri divjih prašičih je v primeru smrti matere posvojitvev oz. skrb za mladiče drugih svinj sicer pogost in dobro znan pojav (npr. Andersson in sod., 2011).

Lokacije odvzema staršev (svinj/lanščakinj in lanščakov) in njihovih prepoznanih potomcev (mladičev obeh spolov, lanščakov/lanščakinj in večletnih svinj) so prikazane na sliki 3. Z nje je razvidno, da so bile lokacije odvzema potomcev praviloma oddaljene <3 km od lokacije smrti njihovih mater. Po skotitvi svinja ostane z mladiči v času dojenja in je izolirana od socialne skupine, kar po navadi traja do tretjega oz. četrtega meseca starosti mladičev. Po koncu dojenja se svinji pridružijo tudi druge svinje (lahko s potomci), ki so pogosto sorodstveno

povezane; oblikujejo matrilinelnalno skupino, ki ostane stabilna do naslednjega buka, ko se tropu za kratek čas pridružijo tudi samci (zbrano v Allwin in sod., 2016; Tack, 2018). Večina potomk ostane blizu svoje socialne skupine, približno 20 % pa gre v disperzijo (Kaminski in sod., 2005) oz. oblikujejo nove socialne skupine s sestrami, pogosto v bližini natalne skupine. To velja tudi za lanščakinji (št. 48 in 58), uplenjeni julija 2020 približno 3 km stran od lokacije smrti njune matere (št. 19), ki je glede na prepoznano starost lanščakinj življenje izgubila skoraj takoj po njuni skotitvi (18. 7. 2019). Slednje kaže na relativno majhen življenjski okoliš samic, ki je tudi do štirikrat manjši od okoliša samcev (Allwin in sod. 2016; Gaston in sod., 2008). Kljub temu je bilo nekaj mladičev odvzetih >6 km od lokacije odvzema mater (slika 3): (i) mladiča moškega (št. 44) in ženskega spola (št. 6) ter večletna svinja (št. 23); (ii) trije mladiči moškega spola (št. 25, 26 in 27) in mati lanščakinja (št. 19); (iii) mladiča moškega (št. 45) in ženskega spola (št. 30) ter večletna svinja (št. 7). Za večino kombinacij velja, da je bila mati uplenjena več mesecev pred mladiči, zato so poiskali novo socialno skupino, kateri so se pridružili. Izjema je mladič ženskega spola (št. 6), ki je bil uplenjen 29. 8. 2018, skoraj leto pred smrtjo (1. 8. 2019) matere – dveletne svinje (št. 23). To nakazuje, da je bil prvotni življenjski okoliš te samice (tedaj še lanščakinje) na območju Velikega Vrha v severnem delu lovišča, kjer je bil odvzet mladič.

Na sliki 5 smo prikazali prepoznane sestrške in bratske ter polsestrske in polbratske vezi. Večina sorodstveno povezanih mladičev je bila odvzetih na manjšem območju (<2 km²), kar sovpada z opisanimi lastnostmi socialne organizacije divjega prašiča. Pri tem izstopata lanščakinji modre socialne skupine (št. 48 in 58), ki sta bili uplenjeni leto pozneje (julija 2019) od svojih sorojencev (št. 25, 26 in 27; M0) v severnem delu lovišča (Veliki Vrh) oz. tik ob meji v sosednjem lovišču Smrekovec. Po vsej verjetnosti sta še kot mladiča po odstrelu sorojencev (avgust, 2019) oz. njihove skupne matere lanščakinje (št. 19; julij

Izvirni znanstveni članek

2019) zaradi izgube natalne socialne skupine, nadaljevali življenje z drugimi osebkami razširjene (modre) socialne skupine (sliki 3 in 4).

4.2 Pojav veččetovstva pri divjih prašičih v Sloveniji

Čeprav v naš vzorec nismo zajeli nobenega odraslega merjasca, niti ne veliko enoletnih samcev (12 % vseh analiziranih), kar bi lahko bila – poleg zahtevnejšega lova – tudi posledica večjih življenjskih okolišev, disperzij in dnevnih premikov enoletnih ter odraslih samcev (Singer in sod., 1981; Sterner in sod., 1990; Choquenot in sod., 1997; Gaston in sod., 2008; Hartley in sod., 2015), smo vseeno pridobili prve dokaze za (pogost) pojav veččetovstva pri divjih prašičih v Sloveniji. Za šest od osmih prepoznanih legel s polbratskimi oz. polsestrskimi vezmi smo namreč z >95 % zanesljivostjo določili njihove matere (preglednica 5; sliki 4 in 5), kar pomeni, da so mladiči znotraj legel imeli različne očete.

Pojav veččetovstva ima za vrsto mnoge evoliucijske prednosti, saj lahko samci zaplodijo več potomcev, samicam pa je omogočena t. i. spermalna kompeticija, ko sproščene jajčne celice oplodijo le najbolj viabilni spermiji (Parker, 1970). Poleg tega lahko zaporedno parjenje (v enem ovulacijskem ciklu) z več samci povečuje genetsko variabilnost (Bergeron in sod., 2011), genetsko zasnovano (Jennions in Petrie, 2000) in fenotipsko variabilnost potomcev (Gamelon in sod., 2018). Pojav veččetovstva kot pogoste razmnoževalne strategije je bil pri divjih prašičih potrjen šele nedavno (Delgado in sod., 2008; Gayet in sod. 2016, 2021; Müller in sod., 2018). Zato so dejavniki, ki vplivajo na pojavnost, še domala neraziskani. Najnovejša raziskava (Gayet in sod., 2021) pa potrjuje, da je veččetovstvo zelo pogosto pri divjih prašičih v Evropi in je delno odvisno od lovskega pritiska oz. je povezano s selektivnim lovljenjem večjih in večletnih samcev. Pogosto veččetovstvo lahko zelo vpliva na populacijsko dinamiko

divjega prašiča, in sicer tako zaradi prej naštetih prednosti kot tudi evoliucijsko pogojene težnje za ohranjanje velikega razmnoževalnega potenciala samcev, ki naj bi kompenziral porušeno demografsko strukturo zaradi intenzivnejšega lova odraslih samcev (merjascev) v preteklosti. Razmnoževalni potencial vrste se torej povečuje tudi zaradi povečane stopnje veččetovstva, posledica česar je večanje legel divjega prašiča (Gayet in sod., 2016). Zato bi bilo treba temu pojavu v Sloveniji nameniti večjo pozornost in ga še bolj zanesljivo potrditi ter ugotoviti njegovo frekvenco tudi neposredno, tj. z genetskimi analizami zarodkov, ki bi jih pozimi pridobili od odvzetih brejih svinj oz. lanščakinj.

5 Zaključek

Pričujoča študija je ena prvih genetskih raziskav divjega prašičev v Sloveniji. Vzorčenje je bilo zelo intenzivno (v analize smo vključili 89 % vseh odvzetih osebkov v obdobju od oktobra 2017 do septembra 2020 v raziskovalnem lovišču Oljka Šmartno ob Paki). Zato smo lahko prepoznali visoko stopnjo ožjih sorodstvenih povezav (62 % vseh analiziranih živali) v proučevani populaciji. Združevanje sodobnih molekularnih analiz z natančnimi lokacijami odvzema posameznih osebkov nam je omogočilo vpogled v pomembne socialne in razmnoževalne značilnosti vrste, kot so struktura socialne organizacije, prostorska razporeditev posameznih živali in socialnih skupin ter specifične razmnoževalne značilnosti vrste, npr. pojav veččetovstva znotraj istih legel. V relativno majhnem raziskovalnem območju smo zaznali veliko sorodstveno povezanost osebkov, kar kaže na obstoj manj socialnih matriarhalnih skupin, velik matrilinealni učinek z izrazito prostorsko navezanostjo samic ter odsotnost mladostne disperzije mladičev, ki so bili praviloma uplenjeni v neposredni bližini lokacij smrti njihovih mater. Poleg osnovnega tipa socialne skupine, tj. družinske skupine (dominantna svinja s potomci in drugimi sorodstveno povezanimi svinjami), smo potrdili tudi obstoj drugačnih skupin/tropov, ki jih

lahko sestavljajo tudi nesorodne živali, kar so v preteklosti zaznale le maloštevilne študije (Iacolina in sod., 2009; Podgórski in sod., 2014b). Pridobili smo tudi prvi dokaz o obstoju veččetovstva divjih prašičev v Sloveniji, kar terja nadaljnje raziskave tega pojava, saj lahko veččetovstvo pomembno vpliva na populacijsko dinamiko vrste in povečuje že tako velik razmnoževalni potencial divjih prašičev. Tudi zato so genetske analize, s katerimi smo začeli v modelnem lovišču, zelo pomembne za smotrno, trajnostno upravljanje populacij, saj omogočajo razumevanje skritih odnosov in zakonitosti, ki so vidne le na nivoju genov in so ključne za spodbujanje čim uspešnejšega, na znanju temelječega upravljanja te ekološko in ekonomsko zelo pomembne vrste.

6 Zahvala

Raziskava je potekala v sklopu ciljnih raziskovalnih projektov (CRP) Divjad v naseljih, na cestah in drugih nelovnih površinah: težave, izzivi in rešitve (V4–1825) in Vpliv zveri na parkljarje: določitev vrstno specifične stopnje plenjenja in pomena za upravljanje prostoživečih velikih sesalcev v Sloveniji (V1–2031), ki sta ju financirala Ministrstvo za kmetijstvo, gozdarstvo in prehrano ter Javna agencija za raziskovalno dejavnost RS. Izvedbo raziskave so omogočila tudi finančna sredstva projekta STEPCHANGE, ki je financiran iz programa Evropske unije za raziskave in inovacije Obzorje 2020 v okviru sporazuma o nepovratnih sredstvih, št. 101006386, ter namenjenega pospeševanju sodelovanja z lovci kot ljubiteljskimi znanstveniki pri spremljanju in raziskovanju prostoživečih živali in biotske raznovrstnosti; ter sredstva programske skupine P1–0386 (Varstvena biologija od molekul do ekosistema). Iskreno se zahvaljujemo vsem lovcem lovske družine Oljka, Šmartno ob Paki, ki so pomagali zbirati vzorce odvzetih divjih prašičev.

7 Viri

- Acevedo, P., Farfán, M. A., Márquez, A. L., Delibes-Mateos, M., Real, R., Vargas, J. M. 2011. Past, present and future of wild ungulates in relation to changes in land use. *Landscape Ecology* 26(1): 19–31.
- Acevedo, P., Escudero, M. A., Muñoz, R., Gortázar, C. 2006. Factors affecting wild boar abundance across an environmental gradient in Spain. *Acta Theriologica* 51(3): 327–336.
- Acevedo, P., Quirós-Fernández, F., Casal, J., Vicente, J. 2014. Spatial distribution of wild boar population abundance: Basic information for spatial epidemiology and wildlife management. *Ecological Indicators* 36: 594–600.
- Allwin, B., Gokarn, N. S., Vedamanickam, S., Gopal, S. 2016. The wild pig (*Sus scrofa*) behavior - a retrospective study. *Journal of Dairy, Veterinary & Animal Research* 3(3): 115–125.
- Andersson, A., Valros, A., Rombin, J., Jensen, P. 2011. Extensive infanticide in enclosed European wild boars (*Sus scrofa*). *Applied Animal Behaviour Science* 134(4): 184–192.
- Apollonio, M., Andersen, R., Putman, R. J. 2010. European ungulates and their management in the 21st century. Cambridge, Cambridge University Press: 604 str.
- Barrios-Garcia, M., Ballari, N. S. A. 2012. Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: A review. *Biological Invasions* 14(11): 2283–2300.
- Baubet, E., Bonenfant, C., Brandt, S. 2004. Diet of the wild boar in the French Alps. *Galemys: Boletín informativo de la Sociedad Española para la conservación y estudio de los mamíferos* 16(1): 101–113.
- Benton, C. H., Delahay, R. J., Smith, F. A. P., Robertson, A., McDonald, R. A., Young, A. J., ... Hodgson, D. 2018. Inbreeding intensifies sex- and age-dependent disease in a wild mammal. *Journal of Animal Ecology* 87(6): 1500–1511.
- Bergeron, P., Réale, D., Humphries, M. M., Garant, D. 2011. Evidence of multiple paternity and mate selection for inbreeding avoidance in wild eastern chipmunks. *Journal of Evolutionary Biology* 24(8): 1685–1694.
- Bieber, C., Ruf, T. 2005. Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: Ecology, elasticity of growth rate and

Izvirni znanstveni članek

- implications for the management of pulsed resource consumers. *Journal of Applied Ecology* 42(6): 1203–1213.
- Boitani, L., Mattei, L., Nonis, D., Corsi, F., Boitani, L., Mattei L., ... Corsi, F. 1994. Spatial and activity patterns of wild boars in Tuscany, Italy. *American Society of Mammalogists* 75(3): 600–612.
- Bončina, A. 2021. Določitev sorodstvenih, razmnoževalnih in prostorskih značilnosti evropske srne in divjega prašiča v modelnem lovišču z analizo genetske povezanosti osebkov: magistrsko delo. Koper, Univerza na Primorskem, Fakulteta za matematiko, naravoslovje in informacijske tehnologije.
- Bončina, A., Pokorny, B., Sternad, M., Bužan, E. 2019. Genetska povezanost in sorodstvena razmerja evropske srne v modelnem lovišču osrednje Slovenije. *Zlatorogov zbornik* 6: 10–28.
- Bongi, P., Tomaselli, M., Petraglia, A., Tintori, D., Carboognani, M. 2017. Wild boar impact on forest regeneration in the northern Apennines (Italy). *Forest Ecology and Management* 391: 230–238.
- Briedermann, L. 1986. Schwartzwild. Berlin, Germany: Neumann-Neudamm Verlag.
- Bueno, C. G., Barrio, I. C., García-González, R., Alados, C. L., Gómez-García, D. 2011a. Assessment of wild boar rooting on ecological and pastoral values of alpine pyrenean grasslands. *Pirineos* 166: 51–67.
- Bueno, C. G., Reiné, R., Alados, C. L., Gómez-García, D. 2011b. Effects of large wild boar disturbances on alpine soil seed banks. *Basic and Applied Ecology* 12(2): 125–133.
- Buzan, E., Gerič, U., Potušek, S., Flajšman, K., Pokorny, B. 2020. First insights into the population genetic structure and heterozygosity–fitness relationship in roe deer inhabiting the area between the alps and dinaric mountains. *Animals* 10(12): 1–25.
- Buzan, E., Potušek, S., Duniš, L., Pokorny, B. 2022. Neutral and selective processes shape MHC diversity in roe deer in Slovenia. *Animals* 12(6): 723.
- Carling, M. D., Wiseman, P. A., Byers, J. A. 2003. Microsatellite analysis reveals multiple paternity in a population of wild pronghorn antelopes (*Antilocapra americana*). *Journal of Mammalogy* 84(4): 1237–1243.
- Chapuis, M. P., Estoup, A. 2007. Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution* 24(3): 621–631.
- Chen, K., Baxter, T., Muir, W. M., Groenen, M. A., Schook, L. B. 2007. Genetic resources, genome mapping and evolutionary genomics of the pig (*Sus scrofa*). *International Journal of Biological Sciences* 3(3): 153–165.
- Conyers, C. M., Allnutt, T. R., Hird, H. J., Kaye, J., Chisholm, J. 2012. Development of a microsatellite-based method for the differentiation of European wild boar (*Sus scrofa scrofa*) from domestic pig breeds (*Sus scrofa domestica*) in food. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 60(13): 3341–3347.
- Costa, V., Pérez-González, J., Santos, P., Fernández-Llario, P., Carranza, J., Zsolnai, A., ... Beja-Pereira, A. 2012. Microsatellite markers for identification and parentage analysis in the European wild boar (*Sus scrofa*). *BMC Research Notes* 5: 479.
- Delgado, R., Fernández-Llario, P., Azevedo, M., Beja-Pereira, A., Santos, P. 2008. Paternity assessment in free-ranging wild boar (*Sus scrofa*) - are littermates full-sibs? *Mammalian Biology* 73(3): 169–176.
- Dellicour, S., Prunier, J. G., Piry, S., Eloy, M. C., Bertouille, S., Licoppe, A., Flaman, M. C. 2019. Landscape genetic analyses of *Cervus elaphus* and *Sus scrofa*: comparative study and analytical developments. *Heredity* 123(2): 228–241.
- Deyong, R. W., Honeycutt, R. L. 2005. The Molecular Toolbox: Genetic Techniques Ecology Methods. *The Journal of wildlife management* 69(4): 1362–1384.
- Dugdale, H. L., Macdonald, D. W., Pope, L. C., Burke, T. 2007. Polygynandry, extra-group paternity and multiple-paternity litters in European badger (*Meles meles*) social groups. *Molecular Ecology* 16(24): 5294–5306.
- Falcón, W., Goldberg, C. S., Waits, L. P., Estes-Zumpf, W. A., Rachlow, J. L. 2011. First record of multiple paternity in the pygmy rabbit (*Brachylagus idahoensis*): Evidence from analysis of 16 microsatellite loci. *Western North American Naturalist* 71(2): 271–275.
- Focardi, S., Gaillard, J. M., Ronchi, F., Rossi, S. 2008. Survival of wild boars in a variable environment: unexpected life-history variation in an unusual ungulate. *Journal of Mammalogy* 89(5): 1113–1123.

Izvirni znanstveni članek

- Frantz, A. C., Bertouille, S., Eloy, M. C., Licoppe, A., Chaumont, F., Flamand, M. C. 2012. Comparative landscape genetic analyses show a Belgian motorway to be a gene flow barrier for red deer (*Cervus elaphus*), but not wild boars (*Sus scrofa*). *Molecular Ecology* 21(14): 3445–3457.
- Frauendorf, M., Gethöffer, F., Siebert, U., Keuling, O. 2016. The influence of environmental and physiological factors on the litter size of wild boar (*Sus scrofa*) in an agriculture dominated area in Germany. *Science of the Total Environment* 541: 877–882.
- Gamelon, M., Gayet, T., Baubet, E., Devillard, S., Say, L., Brandt, S., ... Sæther, B. E. 2018. Does multiple paternity explain phenotypic variation among offspring in wild boar? *Behavioral Ecology* 29(4): 904–909.
- Gaston, W., Armstrong, J., Arjo, W., Stribling, H. 2011. Home range and habitat use of feral hogs (*Sus scrofa*) on Lowndes County WMA, Alabama. V: National Conference on Feral Hogs, St. Louis Missouri: 1–18.
- Gayet, T., Ludovic, S., Baubet, E., Devillard, S. 2021. Consistently high multiple paternity rates in five wild boar populations despite varying hunting pressures. *Mammalian Biology* 101: 321–327.
- Gayet, Thibault, Devillard, S., Gamelon, M., Brandt, S., Say, L., Baubet, E. 2016. On the evolutionary consequences of increasing litter size with multiple paternity in wild boar (*Sus scrofa scrofa*). *Evolution, international journal of organic evolution* 70(6): 1386–1397.
- Glen, A. S., Cardoso, M. J., Dickman, C. R., Firestone, K. B. 2009. Who's your daddy? Paternity testing reveals promiscuity and multiple paternity in the carnivorous marsupial *Dasyurus maculatus* (Marsupialia: Dasyuridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 96(1): 1–7.
- Hartley, S. B., Goatcher, B. L., Sapkota, S. K. 2015. Movements of wild pigs in Louisiana and Mississippi: report 2011-2013. Virginia, U.S. Geological survey: <http://dx.doi.org/10.3133/ofr20141241>; 1–10.
- Herrero, J., García-Serrano, A., Couto, S., Ortuño, V. M., García-González, R. 2006. Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *European Journal of Wildlife Research* 52(4): 245–250.
- Hrazdilová, K., Lesiczka, P. M., Bardoň, J., Vyroubalová, Š., Šimek, B., Zurek, L., Modrý, D. 2021. Wild boar as a potential reservoir of zoonotic tick-borne pathogens. *Ticks and Tick-borne Diseases* 12(1): 101558.
- Hughes, T.W. 1985. Home range, habitat utilization, and pig survival of feral swine on the Savannah River Plant. Clemson, South Carolina, USA.
- Iacolina, L., Pertoldi, C., Amills, M., Kusza, S., Megens, H. J., Bâlteanu, V. A., ... Stronen, A. V. 2018. Hotspots of recent hybridization between pigs and wild boars in Europe. *Scientific Reports* 8(1): 1–11.
- Iacolina, L., Scandura, M., Bonghi, P., Apollonio, M. 2009. Nonkin associations in wild boar social units. *Journal of Mammalogy* 90(3): 666–674.
- Jackson, N. D., Fahrig, L. 2011. Relative effects of road mortality and decreased connectivity on population genetic diversity. *Biological Conservation* 144(12): 3143–3148.
- Jánoska, F., Farkas, A., Marosán, M., Fodor, J. T. 2018. Wild boar (*Sus scrofa*) home range and habitat use in two Romanian habitats. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 14(1): 51–63.
- Jelenko, I., Kopušar, N., Stergar, M., Jerina, K., Meterc, G., Jurc, M., ... Pokorny, B. 2010. Divjji prašič in škode na travinju: zaključno poročilo. Velenje, ERiCo, Inštitut za ekološke raziskave: 240 str.
- Jennions, M. D., Petrie, M. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews* 75(1): 21–64.
- Jerina, K., Stergar, M., Pokorny, B., Jelenko, I., Miklavčič, V., Bartol, M., Marolt, J. 2013. Določitev najbolj primernih kazalnikov za spremljanje stanja populacij divjadi in njihovega okolja pri adaptivnem upravljanju: Zaključno poročilo o rezultatih opravljenega raziskovalnega dela na projektu v okviru Ciljnega raziskovalnega programa (CRP; V4-1146). Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire; ERiCo Velenje, Inštitut za ekološke raziskave: str. 6–50.
- Jerina, K. 2006. Vplivi okoljskih dejavnikov na prostorsko razporeditev divjega prašiča (*Sus scrofa* L.) v Sloveniji. *Zbornik gozdarstva in lesarstva* 81: 3–20.
- Jerina, K., Pokorny, B., Stergar, M. 2014. First evidence of long-distance dispersal of adult female wild boar (*Sus scrofa*) with piglets. *European Journal of Wildlife Research* 60(2): 367–370.
- Johann, F., Handschuh, M., Linderoth, P., Dormann, C. F., Arnold, J. 2020. Adaptation of wild boar (*Sus scrofa*) activity in a human-dominated landscape. *BMC Ecology* 20(1): 1–14.

Izvirni znanstveni članek

- Kaminski, G., Brandt, S., Baubet, E., Baudoin, C. 2005. Life-history patterns in female wild boars (*Sus scrofa*): Mother-daughter postweaning associations. Canadian Journal of Zoology 83(3): 474–480.
- Keller, D., Holderegger, R., van Strien, M. J., Bolliger, J. 2015. How to make landscape genetics beneficial for conservation management? Conservation Genetics 16(3): 503–512.
- Keuling, O., Baubet, E., Duscher, A., Ebert, C., Fischer, C., Monaco, A., ... Thurfjell, H. 2013. Mortality rates of wild boar *Sus scrofa* L. in central Europe. European Journal of Wildlife Research 59(6): 805–814.
- Keuling, O., Podgórski, T., Monaco, A., Melletti, M., Merta, D., Albrycht, M., ... Vetter, F., Jori, R., Scalera, J. G. 2018. Eurasian wild boar *Sus scrofa* (Linnaeus, 1758). V: Ecology, conservation and management of wild pigs and peccaries. Melletti, M., Meijaard, E. (ur.). Cambridge, Cambridge University Press: str. 202–233.
- Keuling, O., Stier, N., Roth, M. 2008. Annual and seasonal space use of different age classes of female wild boar *Sus scrofa* L. European Journal of Wildlife Research 54(3): 403–412.
- Keuling, O., Stier, N., Roth, M. 2009. Commuting, shifting or remaining?. Different spatial utilisation patterns of wild boar *Sus scrofa* L. in forest and field crops during summer. Mammalian Biology 74(2): 145–152.
- Lagos, L., Picos, J., Valero, E. 2012. Temporal pattern of wild ungulate-related traffic accidents in northwest Spain. European Journal of Wildlife Research 58(4): 661–668.
- Lecis, R., Dondina, O., Valerio Orioli, J., Biosa, D., Canu, A., Fabbri, G., ... Scandura, M. 2022. Main roads and land cover shaped the genetic structure of a Mediterranean island wild boar population. Ecology and Evolution 12(4): e8804.
- Markussen, S. S., Herfindal, I., Loison, A., Solberg, E. J., Haanes, H., Roed, K. H., ... Sæther, B. E. 2019. Determinants of age at first reproduction and lifetime breeding success revealed by full paternity assignment in a male ungulate. Oikos 128(3): 328–337.
- Marshall, T. C., Slate, J., Kruuk, L. E. B., Pemberton, J. M. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. Molecular Ecology 7(5): 639–655.
- Maselli, V., Ripa, D., Russo, G., Ligrone, R., Soppelsa, O., D'Aniello, B., ... Fulgione, D. 2014. Wild boars' social structure in the Mediterranean habitat. Italian Journal of Zoology 81(4): 610–617.
- Massei, G., Kindberg, J., Licoppe, A., Gačić, D., Šprem, N., Kamler, J., ... Náhlik, A. 2015. Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe. Pest Management Science 71(4): 492–500.
- Meister, B., Ursenbacher, S., Baur, B. 2012. Frequency of multiple paternity in the grass snake (*Natrix natrix*). Amphibia Reptilia 33(2): 308–312.
- Merli, E., Meriggi, A. 2006. Using harvest data to predict habitat-population relationship of the wild boar *Sus scrofa* in Northern Italy. Acta Theriologica 2006 51:4 51(4): 383–394.
- Mihalik, B., Frank, K., Astuti, P. K., Szemethy, D., Szendrei, L., Szemethy, L., ... Stéger, V. 2020. Population genetic structure of the wild boar (*Sus scrofa*) in the Carpathian basin. Genes 11(10): 1–9.
- Mori, E., Benatti, L., Lovari, S., Ferretti, F. 2017. What does the wild boar mean to the wolf? European Journal of Wildlife Research 63(1): 1–5.
- Mori, E., Ferretti, F., Lagrotteria, A., La Greca, L., Solano, E., Fattorini, N. 2020. Impact of wild boar rooting on small forest-dwelling rodents. Ecological Research 35(4): 675–681.
- Müller, B., Keuling, O., Glensk, C., Brün, J. 2018. Mother's baby, father's maybe: the occurrence and frequency of multiple paternity in the European wild boar. Evolutionary Ecology Research 19(5): 547–560.
- Parker, G. A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society 45: 525–567.
- Peakall, R., Smouse, P. E. 2012. GenALEX 6.5: Genetic analysis in excel: population genetic software for teaching and research-an update. Bioinformatics 28(19): 2537–2539.
- Pearse, D. E., Anderson, E. C. 2009. Multiple paternity increases effective population size. Molecular Ecology 18(15): 3124–3127.

Izvirni znanstveni članek

- Podgórski, T., Baš, G., Jędrzejewska, B., Sönnichsen, L., Śniezko, S., Jędrzejewski, W., Okarma, H. 2013. Spatiotemporal behavioral plasticity of wild boar (*Sus scrofa*) under contrasting conditions of human pressure: primeval forest and metropolitan area. *Journal of Mammalogy* 94(1): 109–119.
- Podgórski, T., Lusseau, D., Scandura, M., Sönnichsen, L., Jędrzejewska, B. 2014a. Long-lasting, kin-directed female interactions in a spatially structured wild boar social network. *PLoS ONE* 9(6): 1–11.
- Podgórski, T., Scandura, M., Jędrzejewska, B. 2014b. Next of kin next door - philopatry and socio-genetic population structure in wild boar. *Journal of Zoology* 294(3): 190–197.
- Pokorny B. 2002. Lovskogospodarski načrt za lovišče Oljka, Šmartno ob Paki, za obdobje 2002–2006. Velenje, Lovska družina Oljka.
- Pokorny, B., Jelenko, I. 2013. Ekosistemska vloga, pomen in vplivi divjega prašiča (*Sus scrofa* L.). *Zlatorogov zbornik* 2: 2–30.
- Pokorny, B., Jelenko Turinek, I. 2018. Čeljustnice prostoživečih parkljarjev. Ljubljana, Lovska zveza Slovenije: 137 str.
- Poteaux, C., Baubet, E., Kaminski, G., Brandt, S., Dobson, F. S., Baudoin, C. 2009. Socio-genetic structure and mating system of a wild boar population. *Journal of Zoology* 278(2): 116–125.
- Queller, D. C., Goodnight, K. F. 1989. Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* 43(2): 258.
- Rosell, C., Navàs, F., Romero, S. 2012. Reproduction of wild boar in a cropland and coastal wetland area: implications for management. *Animal Biodiversity and Conservation* 35(2): 209–217.
- Ruiz-Fons, F., Segalés, J., Gortázar, C. 2008. A review of viral diseases of the European wild boar: effects of population dynamics and reservoir rôle. *The Veterinary Journal* 176(2): 158–169.
- Russo, L., Massei, G., Genov, P. V. 1997. Daily home range and activity of wild boar in a Mediterranean area free from hunting. *Ethology Ecology & Evolution* 9: 287–294.
- Safner, T., Bužan, E., Režic, A., Šprem, N. 2019. Small-scale spatial genetic structure of Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) in Northern Dinarides. *European Journal of Wildlife Research* 65(2): 10.1007/s10344-019-1259-5.
- Salanti, G., Amountza, G., Ntzani, E. E., Ioannidis, J. P. A. 2005. Hardy-Weinberg equilibrium in genetic association studies: an empirical evaluation of reporting, deviations, and power. *European Journal of Human Genetics* 13(7): 840–848.
- Sandom, C. J., Hughes, J., Macdonald, D. W. 2013. Rewilding the Scottish highlands: do wild boar, *Sus scrofa*, use a suitable foraging strategy to be effective ecosystem engineers? *Restoration Ecology* 21(3): 336–343.
- Scandura, M., Iacolina, L., Crestanello, B., Pecchioli, E., Di Benedetto, M. F., Russo, V., ... Bertorelle, G. 2008. Ancient vs. recent processes as factors shaping the genetic variation of the European wild boar: Are the effects of the last glaciation still detectable? *Molecular Ecology* 17(7): 1745–1762.
- Scandura, M., Iacolina, L., Apollonio, M. 2011. Genetic diversity in the European wild boar *Sus scrofa*: Phylogeography, population structure and wild x domestic hybridization. *Mammal Review* 41(2): 125–137.
- Segura, A., Acevedo, P., Rodríguez, O., Naves, J., Obeso, J. R. 2014. Biotic and abiotic factors modulating wild boar relative abundance in Atlantic Spain. *European Journal of Wildlife Research* 60(3): 469–476.
- Servanty, S., Gaillard, J. M., Toigo, C., Brandt, S., Baubet, E. 2009. Pulsed resources and climate-induced variation in the reproductive traits of wild boar under high hunting pressure. *Journal of Animal Ecology* 78(6): 1278–1290.
- Servanty, S., Gaillard, J. M., Ronchi, F., Focardi, S., Baubet, E., Gimenez, O. 2011. Influence of harvesting pressure on demographic tactics: implications for wildlife management. *Journal of Applied Ecology* 48(4): 835–843.
- Sjarmidi, A., Gerard, J. F. 1988. Autour De La Systématique Et La Distribution Des Suidés. *Italian Journal of Zoology* 22(4): 415–448.
- Skrbinšek, T., Luštrik, R., Majič-Skrbinšek, A., Potočnik, H., Kljun, F., Jelenčič, M., ... Trontelj, P. 2019. From science to practice: genetic estimate of brown bear population size in Slovenia and how it influenced bear management. *European Journal of Wildlife Research* 65(2): 29.
- Sparklin, B. D., Mitchell, M. S., Hanson, L. B., Jolley, D., Ditchkoff, S. S. 2009. Territoriality of feral pigs in a highly persecuted population on Fort Benning, Georgia. *Journal of Wildlife Management* 73(4): 497–502. Osliš, Osrednji Slovenski lovsko informacijski sistem. 2022. <http://oslis.govdis.si/divjadPoStrukturi> (datum dostopa: 7.7.2022).

Izvirni znanstveni članek

- Stergar, M., Pokorny, B., Jelenko, I., Jerina, K. 2012. Možnosti izpopolnitve kontrolne metode v Sloveniji za še boljše upravljanje z divjadjo. *Lovec* 95: 125–128.
- Tack, J. 2018. Wild boar (*Sus scrofa*) populations in Europe: a scientific review of population trends and implications for management. Brussels, European Landowners' Organization: 56 str.
- Torres, R. T., Fernandes, J., Carvalho, J., Cunha, M. V., Caetano, T., Mendo, S., ... Fonseca, C. 2020. Wild boar as a reservoir of antimicrobial resistance. *Science of the Total Environment* 717: 135001.
- Truvé, J., Lemel, J. 2003. Timing and distance of natal dispersal for wild boar *Sus scrofa* in Sweden. *Wildlife Biology* 9(1): 51–57.
- Vanpe, C., Kjellander, P., Gaillard, J. M., Cosson, J. F., Galan, M., Hewison, A. J. M. 2009. Multiple paternity occurs with low frequency in the territorial roe deer, *Capreolus capreolus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 97(1): 128–139.
- Veličković, N., Đan, M., Ferreira, E., Obreht, D., Beuković, M., Fonseca, C. 2013. Estimation of genetic variability of wild boar populations in Vojvodina based on microsatellites. V: Beuković, M. (ur). 2nd International symposium on hunting - modern aspects of sustainable management of game populations. Novi Sad, University of Novi Sad: str 204.
- Vetter, S. G., Ruf, T., Bieber, C., Arnold, W. 2015. What is a mild winter? Regional differences in within-species responses to climate change. *Plos One* 10(7): 321–327.
- Vrkljan, J., Hozjan, D., Barić, D., Ugarković, D., Krapinec, K. 2020. Temporal patterns of vehicle collisions with roe deer and wild boar in the Dinaric area. *Croatian Journal of Forest Engineering* 41(2): 1–12.
- Waits, L. P., Cushman, S. A., Spear, S. F. 2016. Applications of landscape genetics to connectivity research in terrestrial animals. V: Balkenhol, N., Cushman, S.A., Storfer, A.T., Waits, L.P. (ur). *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications*, First Edition. London, Wiley Blackwell: str. 199–219.
- Wang, J. 2004. Sibship reconstruction from genetic data with typing errors. *Genetics* 166(4): 1963–1979.
- Wang, J. 2012. Computationally efficient sibship and parentage assignment from multilocus marker data. *Genetics* 191(1): 183–194.

Priloge

Priloga 1

Preglednica P1: Podroben opis petnajstih mikrosatelitnih lokusov, uporabljenih v molekularnih analizah divjih prašičev. Za vsak lokus je navedeno barvilo, temperatura prileganja (°C), razpon alelov (bp), motiv, set in referenca. Simbol (*) označuje lokusa, ki nista bila narejena v sklopu setov.

Table P1: Detailed description of 15 microsatellite loci used for molecular analysis of wild boar. For each locus, microsatellite dye, annealing temperature (°C), allele range (bp), motif, set and reference are provided. Symbol () shows loci that were not amplified in the primer set.*

Lokus	Barvilo	T prileganja (°C)	Razpon alelov (bp)	Motiv (5'- 3')	Set	Referenca
S0355	NED	55	230-270	F: TCT GGC TCC TAC ACT CCT TCT TGA TG R: TTG GGT GGG TGC TGA AAA ATA GGA	1	Robic in sod., 1994
SW1492	FAM	52	110-128	F: CAG ACA ATG CAA AAG CTT TCC R: TAA CCA GGA TTT CAG TGG ATT C	1	Alexander in sod., 1996
SW2532	HEX	58	174-214	F: TTC GAC ACA CAG GTT TTA GGG R: GTG GAG GCT TCT GAA ATG TAC C	1	Alexander in sod., 1996
S0090	FAM	55-62	226-250	F: CCA AGA CTG CCT TGT AGG TGA ATA R: GCT ATC AAG TAT TGT ACC ATT AGG	1	Rohrer in sod., 1994
SW122	NED	58	111-127	F: TTG TCT TTT TAT TTT GCT TTT GG R: CAA AAA AGG CAA AAG ATT GAC A	1	Rohrer in sod., 1994
SW2021	NED	65	94-142	F: GCG ACA CAT GAG ATA AAA CTG C R: AAT CCA CAG GCT TAC TCA GAT G	2	Alexander in sod., 1996
SW2496	NED	52	182-232	F: TAT AGC ATT TGG ATG TTC CAC G R: GCC CAA ATA AAG TGG TCT ATG C	2	Alexander in sod., 1996
SW461	FAM	62	118-154	F: GTC CAG GGC AGT CTT GAG AG R: GTC TCT CTC CCT CTC CTC CC	2	Alexander in sod., 1996
SW951	PET	58	106-133	F: TTT CAC AAC TCT GGC ACC AG R: GAT CGT GCC CAA ATG GAC	2	Rohrer in sod., 1994
SW857	FAM	58	123-157	F: TGA GAG GTC AGT TAC AGA AGA CC R: GAT CCT CCT CCA AAT CCC AT	3	Rohrer in sod., 1994
S0155	PET	55	145-162	F: TGT TCT CTG TTT CTC CTC TGT TTG R: AAA GTG GAA AGA GTC AAT GGC TAT	3	Ellengren in sod., 1994
FH1733	FAM	62-47	274-314	F:AAGCCTCAAACCTCATCTCA R:ACCAAAGGCATACTAGGGCTAA	3	Cherel in sod., 2011
FH2148	NED	62-47	236-376	F:TCTGGTTCTGTCCCTAGCC R:GGGCTTCTCTCCTCTCTACA	3	Cherel in sod., 2011
IGF1	FAM	55-58	185-211	F: GCT TGG ATG GAC CAT GTT G R: CAT ATT TTT CTG CAT AAC TTG AAC CT	*	Rohrer in sod., 1994
SW24	NED	55-63	75-117	F: CTT TGG GTG GAG TGT GTG C	*	Rohrer in sod., 1994

Izvirni znanstveni članek

Priloga 2

Preglednica P2: Podatki o divjih prašičih, ki so bili vključeni v raziskavo

Table P2: Data on wild boar which were included in the study.

Oznaka vzorca	Oznaka članka	Sorodstveno povezan s/z ****	Datum odvzema	Vzrok odvzema	Starost*Spol	Telesna masa**	Lokacija odvzema	Kvadrant
LME-1491	1	-	17.6.2018	odstrel	1+ M	61,0	Veliki Vrh (Sambor)	N4K3
LME-1492	2	-	21.7.2018	odstrel	1+ M	55,0	Gora Oljka (Podgora)	N4K0
LME-1493	3	52	25.7.2018	odstrel	1+ Ž	40,0	Gora Oljka (Podgora)	N4K0
LME-1494	4	-	3.8.2018	odstrel	0+ M	12,0	Slatine (Paško polje)	N1K2
LME-1495	5	-	17.9.2018	odstrel	0+ M	21,0	Veliki Vrh (Cigler)	N2K4
LME-1496	6	23, 44	29.9.2018	odstrel	0+ Ž	15,0	Veliki Vrh (Zajc)	N4K3
LME-1497	7	8, 10, 11, 36	21.10.2018	odstrel	4-5 Ž	108,0	Gora Oljka (vzhod)	N5K1
LME-1498	8	7, 10, 11	4.11.2018	odstrel	0+ Ž	27,0	Veliki Vrh (Sambor)	N4K3
LME-1499	9	-	4.11.2018	odstrel	0+ Ž	24,5	Veliki Vrh (Sambor)	N4K3
LME-1500	10	7, 8, 11	4.11.2018	odstrel	0+ Ž	27,5	Veliki Vrh (potok)	N4K3
LME-1503	11	7, 8, 10	22.12.2018	odstrel	0+ M	42,0	Veliki Vrh (Bizovčnik)	N3K3
LME-1504	12	18	15.10.2017	odstrel	8+ Ž	125,0	Gora Oljka (zahod)	N4K0
LME-1505	13	-	15.10.2017	odstrel	0+ M	17,5	Gora Oljka (zahod)	N4K0
LME-1506	14	-	4.6.2018	odstrel	0+ M	5,5	Veliki Vrh (Bizovčnik)	N3K3
LME-1558	15	20, 28	22.6.2019	odstrel	0+ M	9,5	Veliki Vrh (Bezgovca)	N3K3
LME-1559	16	-	1.7.2019	odstrel	1+ M	56,5	Gora Oljka (Vinca)	N4J9
LME-1560	17	53	3.7.2019	odstrel	1+ M	76,5	Veliki Vrh (Poprask)	N4K4
LME-1561	18	12	12.7.2019	odstrel	2-4 Ž	82,0	Slatine (Letuško polje)	N2K0
LME-1562	19	25, 26, 27, 48, 58	18.7.2019	odstrel	1+ Ž	45,0	Skorno (Višnje)	N0K5
LME-1563	20	15, 28	19.7.2019	odstrel	1+ Ž	50,0	Skorno (Višnje)	N0K5
LME-1564	21	37, 38, 39	25.7.2019	povoz	1+ Ž	-	Slatine (Hrašan)	N1K1
LME-1565	22	29	28.7.2019	odstrel	0+ Ž	15,0	Slatine (Paško polje)	N2K0
LME-1566	23	6, 44	1.8.2019	odstrel	2-4 Ž	61,5	Gora Oljka (Obu)	N4J8
LME-1567	24	-	4.8.2019	odstrel	2-4 Ž	75,0	Veliki Vrh (Stanovšek)	N5K4
LME-1568	25	19, 26, 27, 48, 58	10.8.2019	odstrel	0+ M	10,5	Gora Oljka (rezerve)	N4K0
LME-1569	26	19, 25, 27, 48, 58	16.8.2019	odstrel	0+ M	11,5	Gora Oljka (rezerve)	N4K0
LME-1570	27	19, 25, 26, 48, 58	16.8.2019	odstrel	0+ M	13,0	Gora Oljka (rezerve)	N4K0
LME-1571	28	15, 20	16.8.2019	odstrel	0+ Ž	12,0	Gora Oljka (rezerve)	N4K0
LME-1573	29	22	23.8.2019	odstrel	0+ M	17,0	Slatine (Paško polje)	N1K2
LME-1574	30	36, 45	4.9.2019	odstrel	0+ Ž	24,0	Slatine (Gorenje)	N0K2
LME-1845	31	-	15.9.2019	odstrel	1+ M	70,0	Veliki Vrh (Sambor)	N4K3
LME-1846	32	-	8.10.2019	odstrel	0+ M	9,0	Gora Oljka (Greibenšek)	N5K1
LME-1847	33	-	19.10.2019	odstrel	1+ M	92,0	Gora Oljka (rezerve)	N4K0
LME-1848	34	35	29.10.2019	odstrel	0+ Ž	18,0	Slatine (Hrašan)	N1K1
LME-1849	35	34	7.11.2019	odstrel	1+ Ž	62,0	Slatine (Hrašan)	N1K1
LME-1850	36	7, 30, 45	17.11.2019	odstrel	2-4 Ž	112,0	Slatine (Foršt)	N2K1
LME-1851	37	21, 38, (39)	17.11.2019	odstrel	0+ Ž	21,5	Slatine (Foršt)	N2K1
LME-1852	38	21, 37, 39	17.11.2019	odstrel	0+ M	31,0	Slatine (Foršt)	N2K1
LME-1853	39	21, 38, (39)	17.11.2019	odstrel	0+ Ž	26,0	Slatine (Foršt)	N2K1
LME-1854	40	-	24.11.2019	odstrel	0+ Ž	20,0	Skorno (Graharije)	N0K4
LME-1855	41	-	1.12.2019	odstrel	0+ M	37,0	Gora Oljka (Vinca)	N4J9
LME-1856	42	-	4.12.2019	odstrel	0+ Ž	29,0	Veliki Vrh (Poprask)	N4K4
LME-1857	43	-	5.12.2019	odstrel	0+ Ž	22,0	Skorno (smučišče)	N0K5
LME-1858	44	6, 23	9.12.2019	odstrel	0+ M	34,0	Veliki Vrh (Poprask)	N4K4
LME-1859	45	30, 36	25.12.2019	odstrel	0+ M	31,0	Slatine (Goričarjevi)	N0K2
LME-1860	46	-	27.12.2019	odstrel	0+ M	33,0	Gora Oljka (Vinca)	N4J9

Izvirni znanstveni članek

LME-1861	47	-	2.01.2020	odstrel	0+	M	19,0	Veliki Vrh (Poprask)	N4K4
LME-2676	48	19, 25, 26, 27	3.7.2020	odstrel	1+	Ž	47,0	Veliki Vrh (Slave)	N2K4
LME-2677	49	54	16.7.2020	odstrel	0+	M	5,0	Gora Oljka (rezerve)	N4K0
LME-2678	50	-	16.7.2020	odstrel	0+	Ž	4,0	Gora Oljka (rezerve)	N4K0
LME-2679	51	54, 58	17.7.2020	odstrel	0+	M	9,5	Gora Oljka (rezerve)	N4K0
LME-2680	52	3	8.9.2020	odstrel	1+	M	77,0	Gora Oljka (silosi)	N4K0
LME-2701	53	17	7.3.2020	odstrel	0+	Ž	19,5	Veliki Vrh (Poprask)	N4K4
LME-2702	54	49, 51	1.4.2020	odstrel	0+	M	30,0	Veliki Vrh (Poprask)	N4K3
LME-2703	55	-	22.04.2020	odstrel	0+	M	26,0	Gora Oljka (vzhod)	N5K1
LME-2704	56	57	7.05.2020	odstrel	1+	Ž	32,0	Veliki Vrh (Sambor)	N4K3
LME-2705	57	56	27.04.2020	odstrel	1+	Ž	41,0	Lokovica (Požarnica)	N2K5***
LME-2706	58	19, 25, 26, 27, 51	6.07.2020	odstrel	1+	Ž	34,0	Veliki Vrh (Šumlak)	N2K4***

- * Starostne kategorije (0+: mladič; 1+: enoletna žival; 2–4, 4–5, 8+: ocenjena starost v letih).
- ** Telesna masa osebkov brez notranjih organov, a z glavo in nogami – t. i. biološka masa (v kg).
- *** Odvzem v sosednjem lovišču (Smrekovec Šoštanj), a na sami meji z loviščem Oljka, zato ta osebka obravnavamo skupaj z drugimi.
- **** Prepoznano sorodstveno razmerje (starševstvo, (pol)sestrstvo ali (pol)bratstvo) med analiziranimi divjimi prašiči na podlagi analize sorodstvenih razmerij v programu Colony 2.0.6.6