

ALI JE VZROK UPADA POPULACIJE JREBICE *Perdix perdix* V SLOVENIJI PRIKRITA KOMPETICIJA S FAZANOM *Phasianus colchicus*?

Is the Grey Partridge *Perdix perdix* population decline in Slovenia the result of apparent competition with the Pheasant *Phasianus colchicus*?

AL VREZEC

Nacionalni inštitut za biologijo, Večna pot 111, SI-1000 Ljubljana, Slovenija, e-mail: al.vrezec@nib.si

Changes in agriculture are believed to be the main reason for the drastic decline in the Grey Partridge *Perdix perdix* population in Europe since 1950. Tompkins *et al.* (1999) suggested that apparent competition with the Pheasant *Phasianus colchicus* could also be responsible. This is an indirect interaction mediated by parasitic nematode *Heterakis gallinarum*. The parasite is transmitted from Pheasant to Grey Partridge, seriously affecting the latter species and, to a lesser extent, the reservoir host species, the Pheasant. The final effect is therefore competitive exclusion of Grey Partridge from the system. In Slovenia, the population of Pheasant increased, according to hunters' data, 11.5-fold in the 1949 - 1972 period, as a consequence of intensive input of reared birds. The author of the present paper tried to evaluate the critical point / year when the effect of competitive exclusion began to be expressed. This was done, arbitrarily, in two ways: as a temporal unit of growth at half growth (t_{50}) in the logistic growth curve of the Pheasant population, and as the year of population maximum in Grey Partridge. The critical point appeared to be between the years 1958 and 1959. Both Pheasant and Grey Partridge populations showed a positive population trend before that period, but that of the latter then became negative, while the Pheasant trend remained significantly positive. Apparent competition is suggested as the main reason, although other reasons (eg. habitat changes) could not be eliminated, since the degree of influence of parasite infection on the Grey Partridge population is not clear. For effective Grey Partridge conservation and population increase, the author suggests a systematic study of habitat selection, ecological densities and population size of both species in Slovenia. After that, the effectiveness of Grey Partridge artificial repopulation in areas with low or zero Pheasant populations should be measured, taking into consideration the breeding success, mortality and ecological densities of Grey Partridges. The results of such a study would provide the basis for preparing a management plan for the Grey Partridge population in Slovenia.

Key words: Grey Partridge, *Perdix perdix*, Pheasant, *Phasianus colchicus*, apparent competition, population dynamics, Slovenia

Ključne besede: jrebica, *Perdix perdix*, fazan, *Phasianus colchicus*, paraziti, prikrita kompeticija, populacijska dinamika, Slovenija

1. Uvod

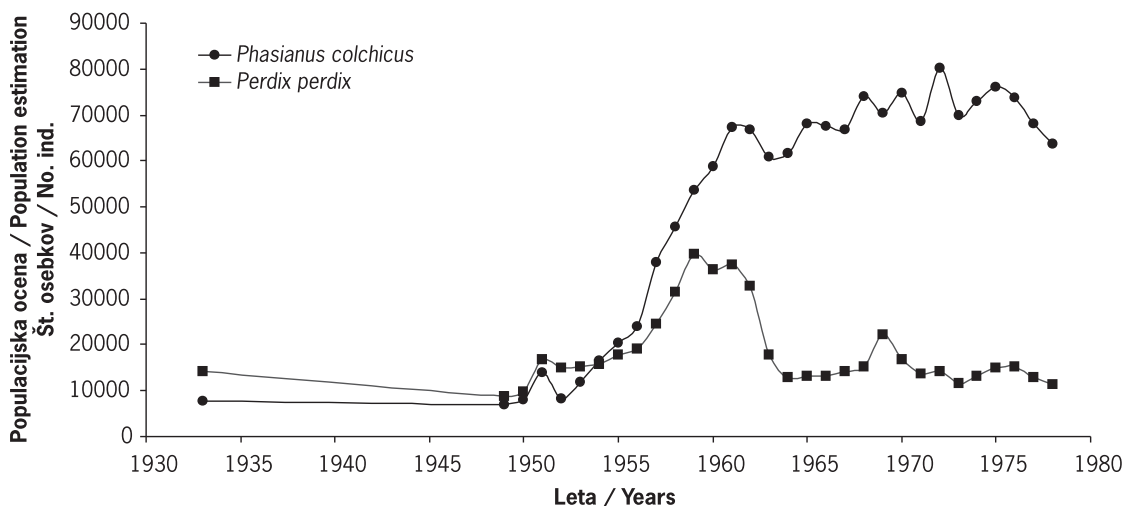
Medvrstni odnosi ali interakcije med vrstami so osnovno gibalno v oblikovanju združb, torej vrstne sestave in abundance posameznih vrst. Interakcije lahko potekajo med vrstami znotraj enega ali med vrstami različnih trofičnih nivojev, in sicer neposredno ali posredno. Čeprav se je večina ekoloških študij ukvarjala z neposrednimi interakcijami, vključno z eksploatacijsko ali izkoriščevalsko tekmovalnostjo (zbrano v ODUM 1971, PIANKA 1981, SCHOENER 1982, TARMAN 1992, NEWTON 1998), lahko z direktnimi razmerji le delno pojasnimo strukturo združb in ekosistemov. Nedavna spoznanja so namreč pokazala na velik pomen indirektnih oziroma posrednih razmerij za obstoj kompleksnih ekoloških sistemov (BEGON *et al.* 1996, WOOTTON 2002). Na obstoj vrst v naravnih združbah vpliva cela vrsta drugih vrst, ki delujejo nanje neposredno, tako pozitivno kot negativno (npr. MÜLLER & GODFRAY 1999), vendar je učinek posrednih interakcij lahko še veliko večji, posledica pa je v večini primerov celo popolna izključitev vrste iz sistema (npr. BONSALE & HASSELL 1997, HUDSON & GREENMAN 1998). S posrednimi interakcijami je bil pojasnjen tudi marsikateri naravovarstveni problem izumiranja vrst, še posebej na primerih uspešnih vnosov tujerodnih vrst ali eksotov v naravno okolje (KRYŠTUFEK 1999).

Če smo si neposredna razmerja pojasnjevali kot interakcije med dvema vrstama, kjer zaradi delovanja ene vrste številčnost druge upada ali raste, imamo pri posrednih razmerjih opraviti s sistemom treh ali več vrst. Pravzaprav gre za splet različnih direktnih interakcij, v katerih dve vrsti, ki nista v neposrednem stiku, prek tretje posredniške vrste ali mediatorja vplivata druga na drugo. Mediatorjev je lahko celo več in celoten sistem se lahko razteza čez več trofičnih nivojev (npr. HARMON *et al.* 2000). Nekateri avtorji so mnenja, da izkoriščevalske tekmovalnosti ne moremo uvrščati med posredne interakcije, saj gre pri tem za neposredno tekmovalnost za isti vir in ne za posredni učinek vira hrane na oba odjemalca, pri čemer je vir hrane neka tretja vrsta (HUDSON & GREENMAN 1998). Vrsti, ki sta v posrednem razmerju, namreč kažeta določeno soodvisnost v populacijski dinamiki, ki pa jo je v večvrstnih sistemih zelo težko odkriti in prepoznati (VEECH 2000, WOOTTON 2002). Negativne posredne interakcije so opisali kot prikrito tekmovalnost (apparent competition), kjer se zaradi pojavljanja druge vrste populacija preučevane vrste zmanjšuje (BONSALE & HASSELL 1999, VEECH 2000, WOOTTON 2002). Obstoj prikrute tekmovalnosti so tudi eksperimentalno dokazali (BONSALE & HASSELL 1997).

Ker je pojav prikrute tekmovalnosti v slovenski ekološki znanosti manj znan, naj si ga dovolim poimenovati z izrazom prikrita kompeticija. Če bi prevedli angleški izraz *apparent competition*, bi bila to pravzaprav *navidezna kompeticija*, kar pa ni povsem ustrezen izraz. Navidezna bi namreč pomenilo, da je opaziti neke učinke kompeticije, čeprav ta v resnici med vrstama ne obstaja, torej je le navidezna. V našem primeru pa ta kompeticija dejansko obstaja, le da je zaradi posrednih razmerij prek mediatorja nevidna oziroma vsaj težje zaznavna. Torej obstaja, a je ne opazimo, to pa je značilnost prikritih pojavov.

Naravovarstveno odmevnejši primer prikrute kompeticije je bil nedavno odkrit med jerebico *Perdix perdix* in fazanom *Phasianus colchicus*, kjer ima vlogo posrednika glista *Heterakis gallinarum* kot parazitski mediator (TOMPKINS *et al.* 1999). Vrstno nespecifičen parazit je močno kompetitivno orožje (HALDANE 1949). Prikrita kompeticija prek patogenov in parazitov lahko znatno vpliva na strukturo združb in na spremembe v populacijski dinamiki gostiteljev (HUDSON & GREENMAN 1998). Učinek vrstno nespecifičnega parazita je večji na občutljivejšo gostiteljsko vrsto (vulnerable host species), v našem primeru jerebico, kot pa na rezervoarno gostiteljsko vrsto (reservoir host species), v našem primeru fazana. Prek prikrute kompeticije je namreč skoraj vedno iz sistema izključena občutljiva gostiteljska vrsta, kljub temu da je reprodukcijska uspešnost in rast parazita večja v rezervoarni gostiteljski vrsti (TOMPKINS *et al.* 2001). Gre preprosto za to, da odpornejši gostitelj, ki predstavlja dominantnega prikrutega kompetitorja, prenaša parazite na manj odpornega podrejenega prikrutega kompetitorja (TOMPKINS *et al.* 1999). Prikrita kompeticija med jerebico in fazanom povzroči popolno izključitev jerebice iz sistema (TOMPKINS *et al.* 1999, 2000A, 2000B & 2001). Odkritje je zanimivo zlasti v luči izrazitega vseevropskega upada populacije jerebice po letu 1950 (TUCKER & HEATH 1994, AEBISCHER & KAVANAGH 1997), ki smo ga zaznali tudi v Sloveniji (ČERNE 1980, GEISTER 1995).

Namen pričujočega dela je z analizo populacijskih podatkov o fazanu in jerebici ugotoviti, ali je prek učinkov prikrute kompeticije med vrstama tudi v Sloveniji mogoče pojasniti upadanje jerebice. Več avtorjev je namreč drastičen upad jerebice v Sloveniji po drugi svetovni vojni povezovalo predvsem z intenzifikacijo kmetijstva in izginjanjem ustreznega habitata (npr. ČERNE 1980 & 2000, GEISTER 1995 & 1998, UMEK 2003). Poleg tega so bili v Sloveniji opravljeni poskusi ponovne vzpostavitve populacije jerebice z umetnimi vlaganji, a brez vidnejšega uspeha (ČERNE 2000).



Slika 1: Populacijska dinamika fazana *Phasianus colchicus* in jerebice *Perdix perdix* v Sloveniji glede na ocene staleža (statistika Lovske zveze Slovenije; ČERNE 1980)

Figure 1: Population dynamics of Pheasant *Phasianus colchicus* and Grey Partridge *Perdix perdix* in Slovenia according to the population estimates (data from hunters collected in ČERNE 1980)

2. Metode

2.1. Parazitološki in populacijski podatki iz Slovenije

Parazitološke podatke iz Slovenije sem povzel po pregledni študiji zajedavcev pri pticah v Sloveniji (BRGLEZ 1977 & 1981). Iz podatkov sem izbral tiste parazitske vrste sesačev (Trematoda), trakulj (Cestoda), glist (Nematoda) in ježerilcev (Acanthocephala), ki zajedajo v fazanu ali jerebici. Pojavljanje parazitskih vrst pri obeh kurah sem dopolnil s podatki iz NEIMANIS & LEIGHTON (2004) in MARTINEZ (1999). Paraziti, ki zajedajo tako fazana kot jerebico, so potencialni mediatorji v parazitsko uravnani prikriti kompeticiji med gostiteljema.

Populacijsko dinamiko jerebice in fazana sem povzel po lovski statistiki, in sicer glede na odstrel za obdobje od 1877 do 1997 in glede na oceno staleža za obdobje od 1933 do 1978 (ČERNE 1980 & 2000).

2.2. Statistična analiza

V statistični analizi sem obdelal podatke o oceni staleža, ki domnevno odsevajo dejansko število osebkov v okolju (ČERNE 1980). Za analizo sem uporabil zgolj obdobje med letoma 1949 in 1978, za

katero so na voljo zvezni podatki o populacijski oceni obeh vrst (ČERNE 1980). Ker sta jerebica in fazan vrsti z razmeroma podobnimi ekološkimi zahtevami (npr. SNOW & PERRINS 1998), domnevam, da razmere v okolju podobno vplivajo na rast populacij obeh vrst. Po drugi strani pa po hipotezi o prikriti kompeticiji med fazanom in jerebico prihaja do izključevanja jerebice šele ob določeni stopnji stika med vrstama (TOMPKINS *et al.* 2000B), kar je povezano z ekološko gostoto. Iz razpoložljivih lovskih podatkov ni mogoče oceniti natančne kritične meje fazanje populacije, pri kateri bi se začel izražati učinek prikrite kompeticije, zato sem kritično točko skušal arbitrarno oceniti na dva načina. Po prvem načinu sem kritično leto določil kot točko prevoja (t_{50}) v logističnem modelu rastne krivulje (RICKLEFS 1967) fazanje populacije. Z drugim načinom sem določil kritično mejo empirično z letom najvišjega populacijskega viška jerebice v Sloveniji. Pri obeh metodah sem se izognil vplivu dolžine časovne serije, ki je posledica obdobja, v katerem so bili zbrani podatki. Tako točka prevoja v rastni krivulji kot populacijski višek jerebice sta določena na podlagi dogajanja v populacijski dinamiki obeh obravnavanih vrst. S Spearmannovim korelacijskim koeficientom sem opisal populacijske trende rasti populacije jerebice in fazana ter njuno soodvisnost.

3. Rezultati in diskusija

3.1. Paraziti fazana in jerebice v Sloveniji

V Sloveniji je bilo ugotovljenih 20 vrst sesačev, trakulj in glist, ki parazitirajo na jerebici ali fazanu (tabela 1). Med temi je bilo devet parazitskih vrst potrjenih pri obeh pticah (ena vrsta sesača, ena vrsta trakulje in sedem vrst glist). Te vrste so potencialni mediatorji v prikriti kompeticiji med kurama. Med njimi je bila v

Sloveniji najdena tudi glista *Heterakis gallinarum*, ki je potrjen mediator v prikriti kompeticiji med fazanom in jerebico (TOMPKINS *et al.* 1999). Glista *H. gallinarum* je vrstno nespecifični parazit, ki parazitira pretežno kure (Galliformes), v manjši meri tudi plojkokljune (Anseriformes). V Sloveniji so jo našli pri domači kokoši *Gallus gallus* in puranu *Meleagris gallopavo*, med prostoživečimi vrstami pa pri divjem petelinu *Tetrao urogallus* in gozdnem jerebu *Bonasa bonasia* (BRGLEZ 1981). Sicer pa BRGLEZ (1981), TOMPKINS *et*

Tabela 1: Seznam v Sloveniji registriranih notranjih parazitov (Trematoda, Cestoda, Nematoda), ki parazitirajo v jerebici *Perdix perdix* ali fazanu *Phasianus colchicus*. Podatki za Slovenijo so povzeti po BRGLEZ (1977 & 1981), pojavljanje parazitskih vrst pri obeh gostiteljih pa je bilo dopolnjeno po MARTINEZ (1999) in NEIMANIS & LEIGHTON (2004). Vrste, ki parazitirajo oba gostitelja, so označene s krepkim tiskom, saj gre za potencialne ali dejanske mediatorje v prikriti kompeticiji med fazanom in jerebico. S + so označena tista pojavljanja, ki so bila potrjena v Sloveniji, s (+) pa preostale, ugotovljene zunaj Slovenije.

Table 1: List of endoparasites (Trematoda, Cestoda, Nematoda) found in birds from Slovenia, which infect Grey Partridge *Perdix perdix* or Pheasant *Phasianus colchicus*. Data for Slovenia are from BRGLEZ (1977 & 1981), and the occurrence of parasites in each host species was supplemented after MARTINEZ (1999) and NEIMANIS & LEIGHTON (2004). Parasite species found in both hosts are in bold as they constitute potential or actual mediators in apparent competition between Pheasant and Grey Partridge. Occurrence of the parasite confirmed in Slovenia is marked +, but if the occurrence was confirmed only in other regions it is marked (+).

| Parazitska vrsta / Parasite species | Red / Ordo | Fazan / Pheasant <i>Phasianus colchicus</i> | Jerebica / Grey Partridge <i>Perdix perdix</i> |
|--|------------|--|---|
| <i>Echinoparyphium cinctum</i> (Rudolphi, 1802) | Trematoda | (+) | |
| <i>Brachylaemus fuscatus</i> (Rudolphi, 1819) | Trematoda | (+) | |
| <i>Postbarmostomum gallinum</i> (Witenberg, 1923) | Trematoda | (+) | (+) |
| <i>Davainea proglottina</i> (Davaine, 1860) | Cestoda | | + |
| <i>Raillietina echinobothrida</i> (Megnin, 1881) | Cestoda | + | |
| <i>Choanotaenia infundibulum</i> (Bloch, 1779) | Cestoda | (+) | + |
| <i>Rhabdometra nigropunctata</i> (Crety, 1890) | Cestoda | | + |
| <i>Drepanidolepis anatina</i> (Krabbe, 1869) | Cestoda | | (+) |
| <i>Paseripelis crenata</i> (Goeze, 1782) | Cestoda | (+) | |
| <i>Capillaria columbae</i> (Rudolphi, 1819) | Nematoda | + | + |
| <i>Capillaria picorum</i> (Rudolphi, 1819) | Nematoda | (+) | |
| <i>Thominx contorta</i> (Creplin, 1839) | Nematoda | (+) | (+) |
| <i>Trichostrongylus tenuis</i> (Mehlis, 1846) | Nematoda | (+) | (+) |
| <i>Syngamus trachea</i> (Montagu, 1811) | Nematoda | + | + |
| <i>Ascaridia galli</i> (Schränk, 1788) | Nematoda | + | |
| <i>Heterakis gallinarum</i> (Schränk, 1788) | Nematoda | (+) | (+) |
| <i>Ganguleterakis isolonche</i> (Linstow, 1906) | Nematoda | + | (+) |
| <i>Cyrnea spinosa</i> (Gendre, 1922) | Nematoda | (+) | |
| <i>Acuaria hamulosa</i> (Diesing, 1851) | Nematoda | + | |
| <i>Dispharynx nasuta</i> (Rudolphi, 1819) | Nematoda | + | (+) |

al. (2002) in NEIMANIS & LEIGHTON (2004) navajajo, da je bila omenjena glista najdena še pri nekaterih drugih vrstah, ki se vsaj potencialno pojavljajo tudi v Sloveniji: pri domači gosi *Anser anser*, pegatki *Numida meleagris*, kotorni *Alectoris graeca*, turški kotorni *A. chukar*, španski kotorni *A. rufa* in virginijskem kolinu *Colinus virginianus*. V Sloveniji glista *Heterakis gallinarum* še ni bila potrjena pri fazanu in jerebici (BRGLEZ 1981), kar verjetno bolj kaže na nezadostno parazitološko raziskanost obeh vrst pri nas kot pa na to, da gliste dejansko ni.

Populacija fazana se je v Sloveniji po drugi svetovni vojni izrazito povečala, saj je zrasla iz prvotnih 6.938 osebkov v letu 1949 na največ 80.277 osebkov v letu 1972 (slika 1), kar pomeni več kot 11,5-kratno povečanje. Obdobje največje populacijske rasti je bilo med letoma 1952 in 1961 ($r = 1,0$; $p < 0,001$), ko se je populacija povečala za več kot 7,25-krat s povprečnim letnim prirastkom 6.578 osebkov. Od leta 1961 do 1978 se je intenziteta rasti zmanjšala z opaznimi medletnimi nihanji populacije (slika 1), vendar je bila rast še vedno statistično značilno pozitivna ($r = 0,5$; $p < 0,05$). Rast fazanje populacije lahko pripišemo predvsem intenzivnim vlaganjem in ugodnim življenjskim razmeram, ki zlasti v zimskem obdobju niso povzročile prevelike smrtnosti ptic (ČERNE 1980).

Podobno kot populacija fazana je v 50-tih letih naraščala tudi populacija jerebice, vendar je kasneje jerebica izrazito upadla, čeprav je fazanja populacija še vedno naraščala (slika 1). Večina študij in razprav povezuje upad s poslabšanjem življenjskih razmer v habitatu jerebice (npr. ČERNE 1980, TUCKER & HEATH 1994, AEBISCHER & KAVANAGH 1997, GEISTER 1998, UMEK 2003, KAISER *et al.* 2005). Verjetno ta domneva drži le deloma, saj podobnega drastičnega upada denimo ni bilo opaziti pri fazanu in poljskem zajcu *Lepus europaeus*, ki naseljujeta podoben življenjski prostor kot jerebica, temu v prid pa govorijo tudi neuspeli poskusi vlaganja jerebice (ČERNE 1980). Kot drugo možnost upada lahko zato navedem kompetitivni odnos med jerebico in fazanom, zlasti v smislu prikrite kompeticije (TOMPKINS *et al.* 1999). Na možnost kompeticijskega izključevanja kaže predvsem neenak razvoj populacije fazana in jerebice v Sloveniji (slika 1), ki sem ga skušal opisati s populacijskimi trendi rasti obeh vrst glede na kritično mejo oziroma leto, ki naj bi pomenila začetek kompeticijskega izključevanja jerebice iz sistema ob pojavljajočem se fazanu. Čeprav sta fazan in jerebica ekološko podobni vrsti, so manjše razlike v njunem izboru habitata dovolj, da se ob ustrezno velikih populacijah vrsti prostorsko ločita tudi na območjih sobivanja, kar preprečuje uspešen

prenos parazita. V tem primeru se prikrita kompeticija ne izrazi in vrsti lahko uspešno sobivata, če je vsaj 43% populacije jerebic prostorsko ločene od fazanov (TOMPKINS *et al.* 2000B). Z umetnim povečevanjem populacije fazana (vlaganja) pa se gostota fazanov lahko poveča do te mere, da fazan zasede tudi zanj manj ugodna okolja, s čimer se prostorska ločenost med vrstama zmanjšuje. Kdaj je do tega v Sloveniji prišlo, je iz danih lovskih podatkov težko natančno določiti, zato sem kritično leto ocenil arbitrarno kot prevoj (t_{50} ; asimptotična vrednost: 80.300 osebkov) v logistični rasti krivulji populacije fazana (leto 1958) in kot leto populacijskega viška jerebice (leto 1959; populacijski višek: 39.800 osebkov). Po obeh metodah sem dobil kritično leto v bolj ali manj istem obdobju, torej leto 1958 oziroma 1959, zato so si populacijski trendi obeh vrst glede na obe oceni podobni (tabela 2). Tako fazan kot jerebica namreč kažeta močan pozitiven populacijski trend pred kritičnim letom. Po tem letu pa se je fazanja populacija še vedno povečevala, čeprav z manjšim trendom rasti, medtem ko je populacija jerebice izrazito upadla (tabela 2). Podatki iz Slovenije torej nakazujejo negativno soodvisnost populacij obeh vrst, čeprav v medsebojni primerjavi tega statistično ne izkazujejo (tabela 2). Slednje je lahko posledica različnih dejavnikov, ki potencialno vplivajo na populacijsko dinamiko obeh vrst, denimo kmetijstvo, umetno gospodarjenje s populacijami lovnih vrst, vremenske razmere, ipd. Ti dejavniki lahko zabišejo populacijske učinke procesa kompeticijskega izključevanja.

Zakaj jerebica v Sloveniji ni ob visoki rasti fazanje populacije že izumrla? Še v letu 1997 je bilo v Sloveniji denimo odstreljenih 1.820 jerebic (ČERNE 2000), čeprav ni jasno, kolikšen delež od tega je sestavljal komercialni lov, ki ga v ugotavljanju populacijskih gibanj ne moremo upoštevati. Deloma so populacijo jerebice v Sloveniji vzdrževali lovci sami z umetnimi vlaganji, deloma pa lahko predpostavimo, da je prostorska ločenost med jerebico in fazanom ob sedanji majhni jerebični populaciji, ki po ornitoloških ocenah znaša 800 do 1.200 parov (GEISTER 1995), zadosti majhna, da ne omogoča ustreznih velikih prenosov parazitov s fazana na jerebico in s tem nadaljnega kompeticijskega izključevanja jerebice. Ključni dejavnik preprečevanja prikrite kompeticije je torej omejitev infekcije jerebic oziroma prenosa gliste *Heterakis gallinarum* s fazana na jerebice, saj je prenos parazita z drugih vrst na jerebico glede na redke stike v naravi nepomemben (TOMPKINS *et al.* 2000B). Pri omejevanju infekcij so pomembna mesta okužbe, t.i. vroče točke, kjer so gostejše agregacije parazitov (SAUNDERS *et al.* 1999).

Tabela 2: Trendi rasti populacije fazana *Phasianus colchicus* in jerebice *Perdix perdix* ter njuna soodvisnost glede na arbitrarno določeno kritično mejo glede na logistično rastno krivuljo populacije fazana (leto prevoja $t_{50} = 1958$) in glede na populacijski višek pri jerebici (leto 1959) v Sloveniji (Spearmanov korelacijski koeficient)

Table 2: Population trends of Pheasant *Phasianus colchicus* and Grey Partridge *Perdix perdix* and their intercorrelation before and after the critical point/year, which was arbitrary defined as the temporal unit of growth at half growth (t_{50}) in the logistic growth curve of the Pheasant population (year 1958) and as the year of population maximum in Grey Partridge (year 1959) in Slovenia (Spearman correlation coefficient).

| Trend populacijske rasti glede na kritično leto po logistični rastni krivulji populacije fazana (t_{50}) / Population trend according to the critical year after logistic growth curve of Pheasant population (t_{50}) | | |
|--|-----------------------|------------------------|
| Obdobje / Period | 1949 – 1958 | 1958 – 1978 |
| <i>Phasianus colchicus</i> | $r = 0,96; p < 0,001$ | $r = 0,69; p < 0,001$ |
| <i>Perdix perdix</i> | $r = 0,93; p < 0,001$ | $r = -0,66; p < 0,001$ |
| <i>Ph. colchicus</i> : <i>P. perdix</i> | $r = 0,99; p < 0,001$ | $r = -0,26; NS$ |
| Trend populacijske rasti glede na kritično leto maksimalnega populacijskega viška jerebice / Population trend according to the critical year of maximal population peak in Grey Partridge population | | |
| Obdobje / Period | 1949 – 1959 | 1959 – 1978 |
| <i>Phasianus colchicus</i> | $r = 0,97; p < 0,001$ | $r = 0,64; p < 0,01$ |
| <i>Perdix perdix</i> | $r = 0,94; p < 0,001$ | $r = -0,62; p < 0,01$ |
| <i>Ph. colchicus</i> : <i>P. perdix</i> | $r = 0,99; p < 0,001$ | $r = -0,17; NS$ |

To so zlasti skupna prehranjevališča, denimo krmišča, ali počivališča obeh vrst. Slabšanje življenjskih razmer v habitatu jerebice v smislu intenzivnega kmetijstva in spreminjanja strukturiranosti kmetijskih površin z zmanjševanjem deleža mejic in grmovnih zarasti med polju, t.i. remiz (ČERNE 2000, UMEK 2003), pa domnevno še dodatno prispeva k zmanjševanju ustreznih prehranskih in gnezditvenih razmer in posledično tudi k povečevanju intenzitete kompeticije med fazanom in jerebico. Prikrita parazitsko uravnavana kompeticija je morda glavni razlog, da si populacija jerebic ne opomore (TOMPKINS *et al.* 2002) po večjih številčnih padcih, kakršen je bil v Sloveniji denimo v zimi 1962/63 (ČERNE 1980).

Teoretično bi se lahko prikrita kompeticija med fazanom in jerebico izrazila tudi v primeru, ko bi imel vlogo mediatorja skupni plenilec. Prikrito kompeticijo s plenilskim mediatorjem so razlagali zlasti na primerih herbivorije (RAND 1999, VEECH 2000), vendar lahko princip prenesemo tudi na višje trofične nivoje. Plenilci poljskih kur namreč lahko vplivajo na populacijsko dinamiko v negativnem ali celo pozitivnem smislu (npr. BOBEK *et al.* 2005). Vsekakor pa lahko povečevanje populacijske gostote ene izmed vrst plena, v našem primeru fazana, teoretično vpliva na povečevanje populacije plenilca, s čimer se povečuje predacijski pritisk tudi na kompetitivno

podrejeno vrsto, v našem primeru jerebico. Tovrstna oblika prikrita kompeticije v praksi še ni bila potrjena. Ugotavljanje vpliva nekaterih pomembnejših plenilcev fazana in jerebice, denimo lisice *Vulpes vulpes* in ujed (ČERNE 2000), na populacijsko dinamiko obeh vrst je namreč zelo kompleksno, saj so poljske kure zgolj alternativni plen omenjenih plenilcev, zato je lahko vpliv nanje omejen.

4. Zaključek

Hipoteza o prikriti kompeticiji kot vzroku za drastičen upad jerebice po Evropi ob koncu 20. stoletja v ničemer ne izpodbija predhodnih stališč, da je upad jerebice povezan z intenzifikacijo kmetijstva in spremembami v kulturni krajini, pač pa jih zgolj nadgrajuje. Še vedno namreč ni povsem jasno, v kolikšni meri lahko prenos parazita s fazana na jerebico dejansko vpliva na velikost populacije jerebice. Hipoteza, ki so jo postavili TOMPKINS *et al.* (1999), ima lahko tudi velike gospodarske posledice, zato je bila izpostavljena tudi kasnejšim eksperimentalnim preverjanjem. SAGE *et al.* (2002) so na primer ponovili poskus umetne okužbe jerebic z glisto *Heterakis gallinarum*, pri čemer se je izkazalo, da učinek parazita na jerebico ni bil takšen kot v poskusu, ki so ga napravili TOMPKINS *et al.* (2001). Razlike med raziskavama lahko pripišemo predvsem

nekaterim bistvenim metodološkim razlikam v izvedbi poskusa (SAGE *et al.* 2002), vsekakor pa takšen razkorak kaže na druge fenomene pojava. Velikost vpliva parazita se namreč lahko bistveno razlikuje v različnih ekoloških razmerah, kot so kvaliteta habitata, prehrane, stres ipd., ki vplivajo na fiziološko stanje jerebic. Ključno je torej razumevanje dogajanja pri prostoživečih pticah, kjer so razmere nekoliko drugačne kot v voljerah. Raziskava smrtnosti jerebic v naravi je pokazala, da je bil pri 15% najdenih in z radijskimi oddajniki označenih mrtvih jerebic vzrok smrti okuženost s paraziti in da so jerebice v naravi dejansko izpostavljene parazitskim okužbam (BROWNE *et al.* 2006). V omenjeni študiji opozarjajo, da je letalno delovanje parazitov v tesni povezavi s prehranjenostjo jerebic, ki so v s hrano revnih in degradiranih okoljih manj odporne na bolezni. Vidik na upadanje populacije jerebice v Evropi je torej večplasten in zajema tako vplive degradiranega okolja kot vplive bolezni, kot ena od hipotetičnih možnosti pa je izpostavljena tudi kompeticija jerebice s fazanom. Tudi s populacijskimi podatki iz Slovenije ni mogoče nedvoumno dokazati, da je populacijska rast fazana vplivala na populacijski upad jerebice, čeprav tega glede na rezultate te študije ni mogoče povsem izključiti. Na kompeticijo med vrstama bi bilo treba pogledati iz več zornih kotov. Prvi so učinki neposrednih interakcij, kjer lahko fazan in jerebica neposredno tekmujeta za vire okolja, tako za hrano, skrivališča kot za gnezditveni prostor. Drugi vidik so posredne interakcije, prikrita kompeticija, kjer lahko številčnejši fazan iz okolja izključuje jerebico prek mediatorja, ki je lahko skupni parazit ali plenilec. Vsekakor bi morali kompeticijo med vrstama upoštevati pri nadaljnjih naporih ponovnega vzpostavljanja populacije jerebice z umetnimi vlaganji. V Sloveniji bi bila nujno potrebna natančna raziskava populacijskega stanja jerebice in fazana, s posebnim poudarkom na ugotavljanju ekoloških gostot, izbora habitata in gnezditvenega uspeha obeh vrst. Glede na dosedanje hipoteze o vplivu prikrite kompeticije na jerebice domnevam, da bi vlaganja na območja z nizko fazanjo populacijo ali celo brez nje lahko dala pozitivne rezultate. Ukrep bi bilo zato treba uresničiti postopoma s predhodnim testiranjem uspešnosti vložitve jerebic na izbrano območje, kjer bi predhodno odstranili morebitno populacijo fazanov. Ob tem bi bilo treba spremljati različne populacijske parametre, kot so smrtnost, gnezditveni uspeh in ekološka gostota. Pri takšnem projektu bi bilo nujno sodelovanje strokovnjakov različnih strok, lovcev, biologov, agronomov in veterinarjev. Šele uspešno testiranje bi bila lahko podlaga za pripravo načrta ponovne vzpostavitve populacije jerebic na širšem območju Slovenije.

Primer kompeticijskega izključevanja avtohtone jerebice s strani alohtonega fazana pa odpira še drug problem, problem vnosa tujerodnih vrst v okolje. Ta se kaže kot pereč vir ogrožanja pri različnih rastlinskih in živalskih vrstah tudi v Sloveniji (npr. POVŽ & SKET 1990, KRYŠTUFEK 1999, JOGAN 2000). Gre torej za obliko degradacije okolja, ki po svoji razsežnosti tudi pri pticah v Sloveniji ni več tako majhna (npr. VREZEC 2001, CIGLIČ & ŠERE 2004). Zadeva je seveda povsem v rokah človeka in odvisna od njegovih želja in znanja, kakšno okolje in ekosistem naj ga obkroža.

Zahvala: Za vzpodbudo in nasvete ob pisanju članka se zahvaljujem dr. Davorinu Tometu, za dodatne sugestije v zvezi z drugimi vidiki na prikrito kompeticijo med fazanom in jerebico pa Tomažu Jančarju.

5. Povzetek

Kot vzrok za drastični upad populacije jerebice *Perdix perdix* v Evropi po letu 1950 večina avtorjev navaja velike spremembe v kmetijstvu in kulturni krajini. Kot alternativno hipotezo so TOMPKINS *et al.* (1999) kot vzrok upada predstavili prikrito kompeticijo jerebice s fazanom *Phasianus colchicus*. Pri tej obliki kompeticije gre za posredno interakcijo med vrstama prek parazita, gliste *Heterakis gallinarum*, ki se prenaša s fazana na jerebico. Fazan, kot rezervoarni gostitelj, je ob infekciji prizadet precej manj kot jerebica. Končni učinek je zato kompeticijska izključitev jerebice iz sistema. Glede na statistične podatke Lovski zveze se je v Sloveniji populacija fazana med letoma 1949 in 1972 povečala za 11,5-krat, kar je verjetno predvsem posledica intenzivnega umetnega vlaganja. Avtor je v članku arbitrarno določil kritično leto, ko naj bi se v Sloveniji pričel izražati učinek prikrite kompeticije. Po dveh metodah (točka prevoja v logističnem modelu rastne krivulje fazanje populacije in točka populacijskega viška jerebice) se je to zgodilo med letoma 1958 in 1959. Pred tem obdobjem sta tako fazan kot jerebica imela statistično značilen pozitiven populacijski trend. Po tem obdobju pa je jerebica izkazovala značilno negativen populacijski trend, medtem ko se je populacija fazana še vedno značilno povečevala. Kot najverjetnejši vzrok za to avtor navaja prikrito kompeticijo, čeprav ne izključuje drugih negativnih vplivov na populacijo jerebice, denimo sprememb v habitatu, saj še vedno ni jasen vpliv parazitov na velikost jerebičje populacije. Kot ukrep za dvig populacije jerebice avtor predlaga sistematično raziskavo izbora habitata, ekoloških gostot in velikosti populacij fazana in jerebice v Sloveniji. Glede na to bi

bilo treba testirati uspešnost umetne naselitve jerebic na območju z zelo nizko fazanjo populacijo ali celo brez nje, s posebnim poudarkom na spremljanju gnezditvenega uspeha, smrtnosti in ekoloških gostot jerebice na območju. Šele rezultati takšnega testiranja bi dali podlage za oblikovanje nadaljnjih ukrepov za upravljanje s populacijo jerebice na območju Slovenije.

6. Literatura

- AEBISCHER, N. & KAVANAGH, B. (1997): Grey Partridge *Perdix perdix*. pp. 212–213 In: HAGEMEIJER, W.J.M. & BLAIR, M.J. (eds.): The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. – T & AD Poyser, London.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C. R. (1996): Ecology – individuals, populations and communities, 3rd ed. – Blackwell Science, London.
- BROWNE, S.J., AEBISCHER, N.J., MOREBY, S.J. & TEAGUE, L. (2006): The diet and disease susceptibility of grey partridges *Perdix perdix* on arable farmland in East Anglia, England. – *Wildlife Biology* 12 (1): 3–10.
- BOBEK, B., ZAJAC, R., SZMYD-GOLBA, K. & WASILEWSKI, R. (2005): Population dynamics of brown hare (*Lepus europaeus*) and grey partridge (*Perdix perdix*) in the Bottom Valley of Vistula River. pp. 293–294 In: POHLMAYER, K. (ed.): Extended Abstracts of the XXVIIth Congress of the International Union of Game Biologists. – DSV-Verlag Hamburg, Hannover.
- BONSALL, M.B. & HASSELL, M.P. (1997): Apparent competition structures ecological assemblages. – *Nature* 388: 371–373.
- BONSALL, M.B. & HASSELL, M.P. (1999): Parasitoid-mediated effects: apparent competition and the persistence of host-parasitoid assemblages. – *Res. Popul. Ecol.* 41: 59–68.
- BRGLEZ, J. (1977): Zajedavci pri pticah v Sloveniji – Trematoda. – Zbornik Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani, Veterinarstvo, Supplement 3, Ljubljana.
- BRGLEZ, J. (1981): Zajedavci pri pticah v Sloveniji – Cestoda, Nematoda, Acanthocephala. – Zbornik Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani, Veterinarstvo, Supplement 5, Ljubljana.
- CIGLIČ, H. & ŠERE, D. (2004): Pregled pojavljanja tujerodnih rac v Sloveniji. – *Acrocephalus* 25 (121): 79–83.
- ČERNE, A. (1980): Mala divjad. – Zlatorogova knjižnica 10, Lovska zveza Slovenije, Ljubljana.
- ČERNE, L. (2000): Ureditvev lovišč in gospodarjenje z malo divjadjo. – Zlatorogova knjižnica 26, Lovska zveza Slovenije, Ljubljana.
- GEISTER, I. (1995): Ornitološki atlas Slovenije. – DZS, Ljubljana.
- GEISTER, I. (1998): Ali ptice res izginjajo? – Tehniška založba Slovenije, Ljubljana.
- HALDANE, J.B.S. (1949): Disease and evolution. – *Ric. Sci. (Suppl.)* 19: 68–76.
- HARMON, J.P., IVES, A.R., LOSEY, J.E., OLSON, A.C. & RAUWALD, K.S. (2000): *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) predation on pea aphids promoted by proximity to dandelions. – *Oecologia* 125: 543–548.
- HUDSON, P. & GREENMAN, J. (1998): Competition mediated by parasites: biological and theoretical progress. – *TREE* 13 (10): 387–390.
- JOGAN, N. (2000): Neofiti – rastline pritepenke. – *Proteus* 63 (1): 31–36.
- KAISER, W., STORCH, I. & CARROLL, J.P. (2005): Link between habitat use and survival in grey partridge (*Perdix perdix*) pairs in Bavaria, Germany. pp. 360–361 In: POHLMAYER, K. (ed.): Extended Abstracts of the XXVIIth Congress of the International Union of Game Biologists. – DSV-Verlag Hamburg, Hannover.
- KRYŠTUFEK, B. (1999): Osnove varstvene biologije. – Tehniška založba Slovenije, Ljubljana.
- MARTINEZ, A.M.Q. (1999): Parasitologia. Anexo II., III., IV. – Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, <<http://www.uniovi.es/bos/Asignaturas/Parasit/>>, (Downloaded on: 15 Sep 2005).
- MÜLLER, C.B. & GODFRAY, H.C.J. (1999): Predators and mutualists influence the exclusion of aphid species from natural communities. – *Oecologia* 119: 120–125.
- NEIMANIS, A.S. & LEIGHTON, F.A. (2004): Health risk assessment for the introduction of Eastern wild turkeys (*Meleagris gallopavo silvestris*) into Nova Scotia. – Canadian Cooperative Wildlife Health Centre, University of Saskatchewan, Saskatoon.
- NEWTON, I. (1998): Population Limitation in Birds. – Academic Press, London.
- ODUM, E.P. (1971): Fundamentals of Ecology. – W.B. Saunders Company, Philadelphia.
- PIANKA, E.R. (1981): Competition and Niche Theory. In MAY, R.M. (ed.): Theoretical ecology. Principles and applications. – Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- POVŽ, M. & SKET, B. (1990): Naše sladkovodne ribe. – Mladinska knjiga, Ljubljana.
- RAND, T.A. (1999): Effects of environmental context on the susceptibility of *Atriplex patula* to attack by herbivorous beetles. – *Oecologia* 121: 39–46.
- RICKLEFS, R.E. (1967): A graphical method of fitting equations to growth curves. – *Ecology* 48 (6): 978–983.
- SAGE, R.B., WOODBURN, M.I.A., DAVIS, C. & AEBISCHER, N.J. (2002): The effect of an experimental infection of the nematode *Heterakis gallinarum* on hand-reared grey partridges *Perdix perdix*. – *Parasitology* 124: 529–535.
- SAUNDERS, L.M., TOMPKINS, D.M. & HUDSON, P.J. (1999): Investigating the dynamics of nematode transmission to the red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*): studies on the recovery of *Trichostrongylus tenuis* larvae from vegetation. – *Journal of Helminthology* 73: 171–175.
- SCHOENER, T.W. (1982): The Controversy over Interspecific Competition. – *American Scientist* 70: 586–595.

- SNOW, D.W. & PERRINS, C.M. (1998): The Birds of the Western Palearctic. Vol. 1, Non-Passerines. – Oxford University Press, Oxford, New York.
- TARMAN, K. (1992): Osnove ekologije in ekologija živali. – DZS, Ljubljana.
- TOMPKINS, D.M., DICKSON, G. & HUDSON, P.J. (1999): Parasite-mediated competition between pheasant and grey partridge: a preliminary investigation. – *Oecologia* 119: 378–382.
- TOMPKINS, D.M., DRAYCOTT, R.A.H. & HUDSON, P.J. (2000A): Field evidence for apparent competition mediated via the shared parasites of two gamebird species. – *Ecology Letters* 3: 10–14.
- TOMPKINS, D.M., GREENMAN, J.V. ROBERTSON, P.A. & HUDSON, P.J. (2000B): The role of shared parasites in the exclusion of wildlife hosts: *Heterakis gallinarum* in the ring-necked pheasant and the grey partridge. – *Journal of Animal Ecology* 69: 829–840.
- TOMPKINS, D.M., GREENMAN, J.V. & HUDSON, P.J. (2001): Differential impact of a shared nematode parasite on two gamebird hosts: implications for apparent competition. – *Parasitology* 122: 187–193.
- TOMPKINS, D.M., PARISH, D.M.B. & HUDSON, P.J. (2002): Parasite-mediated competition among Red-legged Partridges and other lowland gamebirds. – *J. Wildl. Manage.* 66 (2): 445–450.
- TUCKER, G.M. & HEATH, M.F. (1994): Birds in Europe: their conservation status. – BirdLife Conservation Series no. 3, BirdLife International, Cambridge.
- UMEK, M. (2003): Možnosti ponovne naselitve poljske jerebice (*Perdix perdix* L.) na Krško-Brežiško polje. – Diplomsko delo, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Biotehniška fakulteta, Univerza v Ljubljani, Ljubljana.
- VEECH, J. (2000): Predator-mediated interactions among the seeds of desert plants. – *Oecologia* 124: 402–407.
- VREZEC, A. (2001): Položaj alohtonih vrst v slovenski avifavni. – *Acrocephalus* 22 (106/107): 69–71.
- WOOTTON, J.T. (2002): Indirect effects in complex ecosystems: recent progress and future challenges. – *Journal of Sea Research* 48: 157–172.

Arrived / Prispelo: 12.9.2005

Accepted / Sprejeto: 5.10.2006