

O domorodnosti alpskega kozoroga v Sloveniji

Alpine Ibex Nativeness in Slovenia

Andreja NÈVE REPE, Elena BUŽAN, Borut TOŠKAN, Jernej JAVORNIK, Boštjan POKORNY, Andrej ARIH, Lars ZVER, Maruša PROSTOR, Miha KROFEL, Matija STERGAR, Klemen JERINA, Hubert POTOČNIK, Rok ČERNE, Aleš POLJANEC

Izvleček:

Alpski kozorog (*Capra ibex*) je alpski endemit. Na območju Slovenije naj bi bila vrsta iztrebljena v drugi polovici 17. stoletja, globalno pa je bila zaradi prelova na robu izumrtja konec 19. stoletja. Preživel je le populacija na širšem območju parka Gran Paradiso na skrajnem zahodu Alp v Italiji. Zaradi naselitve in drugih varstvenih programov sedaj alpski kozorog živi v celotnih Alpah, vključno s Slovenijo. Vendar pri nas njegove populacije nazadujejo in so v zelo slabem stanju, kar je lahko rezultat več dejavnikov. Malo izvornih osebkov ob naselitvah, zgodovinska ozka grla in ločenost kolonij so povzročili parjenje v sorodstvu, kar je slabšalo genetsko stanje populacij in lahko negativno vpliva tudi na demografijo. K številčnemu zmanjševanju vrste so lahko prispevale tudi bolezni. Za dolgoročno ohranitev alpskega kozoroga v Sloveniji so nujni takojšnji aktivni ohranitveni ukrepi, pogoj pa je ustrezna opredelitev izvornosti vrste, saj je (bila) zaradi prejšnjih pomanjkljivih podatkov umeščena med tuje rodne. V prispevku na podlagi arheo-zooloških, genetskih in preliminarnih habitatnih analiz utemeljujemo, da je v Sloveniji kozorog domorodna vrsta. V raziskavah smo pokazali, da je vrsta živela na ozemlju zdajšnje Slovenije v poznoantičnem in zgodnje srednjeveškem obdobju. Preliminarno smo določili tudi primernost in povezanost habitata kozoroga v slovenskem alpskem svetu ter nakazali verjetne potrebne ukrepe za ohranitev vrste v Sloveniji.

Ključne besede: *Capra ibex*, izvornost vrste, programi varstva, Alpe, habitat, genetika

Abstract:

Alpine ibex (*Capra ibex*) is an Alpine endemic species. In the area of Slovenia, the species is supposed to have been eradicated in the second half of the 17th century, and globally, it was on the brink of extinction due to the overhunting at the end of the 19th century. Only the population in the wider area of the Gran Paradiso Park on the utmost west part of the Alps in Italy. Due to the reintroductions and other protection programs, alpine ibex now inhabits the entire Alps, including Slovenia. However, its populations in Slovenia are declining and are in a very poor condition, which can be a result of several factors. Inbreeding resulting from small founder populations, historical bottlenecks, and colony isolation has compromised genetic diversity, potentially impacting demographic outcomes as well. In addition, diseases could have added to the decline of the species. Immediate conservation measures are necessary for the long-term conservation of alpine ibex in Slovenia, with a prerequisite being the proper determination of the species' nativeness, as it was previously misclassified as non-native due to insufficient data. In our article, based on the archeozoological, genetic, and preliminary habitat analyses we explain that the alpine ibex is an autochthonous species in Slovenia. In our studies, we have shown that the species lived in the area of the present Slovenia in the late antiquity and early medieval era. We also preliminarily determined suitability and connectivity of the alpine ibex habitat in the Slovenian Alpine region and indicated the probable measures needed for the conservation of the species in Slovenia.

Key words: *Capra ibex*, species nativeness, protection programs, Alpes, habitat, genetics

1 UVOD

1 INTRUDUCTION

Alpski kozorog (*Capra ibex* L., v nadaljevanju kozorog) je alpski endemit. Vključen je v Bernsko konvencijo (Konvencija o varstvu prosto živečega evropskega rastlinstva in živalstva ter njihovih naravnih življenjskih prostorov, Dodatek III – zaščitene živalske vrste, 1979; Ur. l. RS 55/99, MP, št. 17) in na evropski Rdeči seznam ogroženih vrst IUCN (Toigo in sod., 2020). V slednjem ima sicer status "least concerned", kar pomeni, da sedaj ni v nevarnosti izumrtja, vendar to velja za vrsto kot celoto, upošteva je njeno globalno stanje. Kozorog

je umeščen tudi v Habitatno direktivo 92/43/EGS, Priloga V (posodobljena z Direktivo 97/62/CE, 27. oktober 1997). Za razliko od Slovenije, Švice in Avstrije je vrsta v Italiji in Franciji deležna strogega zakonskega varstva. V Sloveniji je kozorog opredeljen kot divjad in je torej lovna vrsta, s katero trajnostno upravljamo v skladu z Zakonom o divjadi in lovstvu (ZDLov; Ur. l. RS, št. 16/04).

Vrsta je bila v Alpah konec 19. stoletja zaradi prelova (krivolova) na robu izumrtja (Couturier, 1962, Toigo in sod., 2020). Že od rimskih časov so ljudje verjeli, da imajo deli kozoroga magične in zdravilne lastnosti. Posledično je bil kozorog izredno zaželen kot trofeja, kar je privedlo do

njegovega intenzivnega lova. Efektivna velikost populacije in genetska variabilnost kozoroga se od konca pleistocena do začetka 17. stoletja sicer še nista spremenili (Robin in sod. 2022). Zatem so se populacije kozoroga zelo zmanjšale, verjetno zaradi intenzivnega in učinkovitejšega lova s strelnim orožjem, ki ga prej ni bilo. Ta čas v Sloveniji sovpada tudi z večjim človekovim pritiskom na gorska območja. Človekov vpliv na visokogorsko okolje se je povečeval po 15. in 16. stoletju zaradi večjih potreb po energiji, hrani in surovinah, največji pritisk na tamkajšnja območja pa je bil v 16. in 17. stoletju (Zorn in sod., 2015).

Zaradi aktivnih programov varstva, vključno s ponovnimi naselitvami, je dandanes (ponovno) vrsta prisotna v celotnem alpskem loku: v Franciji, Italiji, Švici, Lihtenštajnu, Nemčiji, Avstriji in Sloveniji (Toigo in sod., 2020). Vse populacije, razen na območju narodnih parkov Gran Paradiso (Italija) in Vanoise (Francija), izvirajo iz naselitev. Izvorna populacija v Gran Paradisu se je edina izognila izumrtju in je bila osnova za vse ponovne naselitve v druge dele Alp. V Sloveniji je že konec 19. stoletja kozoroga v Karavanke (ponovno) naselil baron Julius Born. Sledila so naseljevanja v Julijske in Kamniško-Savinjske Alpe. Populacija v Karavankah je zaradi izbruhov garij izumrla, preostale populacije pa so se obdržale do danes (Kryštufek in sod., 1997, Hafner in Černe, 2012, Bužan in sod., 2023).

Nekateri avtorji navajajo, da je bil v Sloveniji kozorog iztrebljen sredi 17. stoletja (Umek, 1970, Galjot, 1997, Marenče, 1997). Do leta 1991 (Kryštufek, 1991) nihče ni dvomil v njegovo domorodnost. Trenutno v Sloveniji izvirnost kozoroga ni jasna, saj je v strokovnih delih neenotno opredeljena, uradnih seznamov tujerodnih ali domorodnih vrst pa slovenska zakonodaja ne pozna. V prilogi Neobiota Slovenije (Jogan in sod., 2012), pomembnem temeljnem raziskovalnem delu na področju tujerodnih vrst, je npr. vrsta uvrščena med tujerodne. Vendar je v poročilu Harmonizacija statusa alpskega kozoroga (*Capra ibex*) na obeh straneh meje (Bužan in sod. 2022) podano opozorilo glede nekonsistentnosti Neobiota Slovenije, saj je v istem delu v poglavju 5.6, ki govori o tujerodnih vrstah divjadi, kozorog obravnavan kot ponovno naseljena domorodna vrsta.

V Sloveniji za tujerodno (živalsko) vrsto po Zakonu o ohranjanju narave (ZON; Ur. l. RS, 56/1999, 96/2004 in kasnejši), 11. člen, velja: tujerodna (alohtona) živalska vrsta je tista, ki jo naseli človek in v biocenozi določenega ekosistema pred naselitvijo ni bila prisotna; od vrst, ki so bile iztrebljene, za tujerodne veljajo tiste, za katere v ekosistemu ni več približno enakih biotopskih in biotskih dejavnikov, kot so bili pred iztrebljenjem. Medtem ko je domorodna vrsta (IUCN 2000) tista vrsta, podvrsta ali nižji takson, ki živi na območju svoje običajne (prejšnje ali sedanje) naravne razširjenosti, tudi če se tam pojavlja le občasno.

Za odgovor na vprašanje, ali je pri nas kozorog domorodna ali tujerodna vrsta, je torej ključno, ali je na območju Slovenije živel tudi po pleistocenu oziroma v obdobju, ko so bile okoljske/habitatne razmere v alpskem prostoru primerljive z zdajšnjimi. V prispevku se zato opiramo na zgodovinske, arheozoološke in genetske podatke o prisotnosti kozoroga v holocenu v slovenskem alpskem prostoru. V prispevku predstavljamo rezultate preliminarne analize primernosti in povezljivosti življenjskega prostora kozoroga v Sloveniji in obmejnem alpskem prostoru Avstrije in Italije.

2 METODE DELA

2 METHODS

2.1 Pregled zgodovinskih virov, arheološke najdbe in (dodatne) arheozoološke raziskave najdb kozorogov

Pregled zgodovinskih virov o obstoju kozoroga pred ponovnimi naselitvami v 19. stoletju je zahtevna naloga. Na splošno so zapisi o živalskih vrstah iz tistega obdobja redki. Na splošno je raba pisnih in drugih zgodovinskih virov težavna in rezultati negotovi. Bolj ko se v zgodovini odmikamo od sedanjosti, manj je virov, manj so zanesljivi in potrebna je bolj kakovostna potrditev. Zaradi nedostopnosti zapisov, predvsem pa zaradi omejitve glede pisave in jezika (pogosto so zapisi v gotski minuskuli bodisi v nemščini, latinščini, italijanščini, izjemno redko slovenščini), smo se zato lotili iskanja zapisov proučevalcev zgodovinskih dokumentov, kot so urbarji in računske knjige različnih gospodstev.

V drugem koraku smo se v literaturi o arheoloških najdbah lotili iskanja potencialnih najdb ostankov kozoroga na ozemlju zdajšnje Slovenije v obdobju holocena (od približno 10.000 let pr. n. št. naprej) do časa ponovne naselitve vrste na slovensko ozemlje konec 19. stoletja. Nato smo nadaljevali s fizičnim iskanjem (iz zbirk, arhiviranega materiala) arheoloških ostankov, navedenih v omenjenih najdbah. Zaradi podobnosti v morfologiji posameznih skeletnih elementov kozoroga, domače koze, ovce, evropske srne in gamsa (Fernandez, 2001) ter fragmentarne ohranjenosti živalskih kosti in zob iz arheoloških najdišč smo za potrditev domneve o prisotnosti kozoroga v Sloveniji v obdobju holocena oziroma pred znanimi (ponovnimi) naselitvami naredili analizo starodavne DNA. V ta namen je bila opravljena revizija morfološke opredelitve kozorogu pripisanih kostnih odlomkov iz poznoantičnih in zgodnjemednjeverških plasti višinske naselbine Tonovcov grad nad Kobaridom, kjer je bilo odkritih največ takšnih najdb izmed vseh arheoloških najdišč na Slovenskem ($N = 14$; Toškan in Dirjec, 2011). Na podlagi strokovno uveljavljenih smernic (Fernandez, 2001, in tam navedena literatura) je bilo za potrebe pričujoče raziskave izbranih pet odlomkov kosti, ki so izkazovali največjo morfološko skladnost s kozorogom.

2.2 Genetske analize starodavnih vzorcev

Odvzem tkiva in izolacija DNA sta bili izvedeni v posebej opremljenem laboratoriju za starodavno DNA na Univerzi na Primorskem. Za zmanjšanje možnosti kontaminacije smo vse vzorce pred odvzemom kostnega tkiva obdelali po protokolu Robin in sod. (2022). Z očiščenega dela vzorca smo z vrtalnikom Proxxon odvzeli kostno tkivo v obliki prahu. Izolacijo DNA smo izpeljali po metodi Rohland in sod. (2018) ter Robin in sod. (2022). Za izolacijo smo uporabili 50 mg materiala. Po lizi celic smo nadaljevali z inkubacijo in izpiranjem po protokolu. Izolirano DNA smo shranili pri temperaturi -20°C . Za verižno reakcijo s polimerazo (PCR) smo uporabili začetne oligonukleotide, opisane v Bužan in sod. (2022), ki smo jih na podlagi relevantne reference (Rai in sod., 2020) dizajnirali za naslednje odseke mitohondrijske

DNA: ribosomalni regiji 12S in 16S ter kodirajoče regije citokrom oksidaza, NADH nikotinamid adenin dinukleotid 2 in 4 ter citokrom b. Pogoji za verižno pomnoževanje DNA, priprava knjižnic in postopek sekvenciranja prihodnje generacije so navedeni v Bužan in sod. (2022).

Datoteke Fastaq za vsak posamezni barkodiran vzorec smo obdelali s programom SeqKit v0.16.1 (Shen in sod., 2016) in z uporabo Cutadapt v3.5 (Martin, 2011). Pridobljena nukleotidna zaporedja smo analizirali z lastno razvito skripto, ki je z uporabo programa DADA2 za vsak posamezni pomnožek izbral najpogostejše nukleotidno zaporedje. Le-te smo nato s pomočjo programskega paketa BWA v0.7.17 (Li in Durbin, 2009, 2010, Li 2013) naložili na referenčno sekvenco mitogenoma kozoroga (dostop na NCBI: NC_020623.1).

Nukleotidna zaporedja smo poravnali v programu MEGA 10.0.5 (Kumar in sod., 2018) ter jih nato primerjali z referenčnimi sekvencami kozoroga s pomočjo spletne različice programa BLAST (Basic Local Alignment Search Tool), ki teče na strežniku NCBI (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov>). Za izris filogenetskega drevesa smo uporabili program BEAST (Suchard in sod., 2018).

Za izris mreže haplotipov smo uporabili 179 baznih parov dolgo zaporedje gena za citokrom b, da smo lahko vključili že objavljena nukleotidna zaporedja starodavnih vzorcev kozoroga iz Francije (Ureña in sod., 2018). Poleg njih smo v izris mreže haplotipov vključili tudi nukleotidna zaporedja, prenesena iz javno dostopne baze GenBank ter zaporedja vzorcev iz Italije, Slovenije (Triglavski narodni park), Avstrije in Švice, ki smo jih predhodno analizirali sami (Bužan in sod., 2023).

Haplotipe kozorogov smo opredelili s spletnim programom FaBox (Villesen, 2007). Za izris mreže haplotipov smo uporabili program PopART (Leigh in Bryant 2015) in metodo Median-Joining Network, pri čemer smo za vrednost Epsilon privzeli 0 (Bandelt in sod., 1999).

2.3 Habitatno modeliranje in povezljivost življenjskega prostora

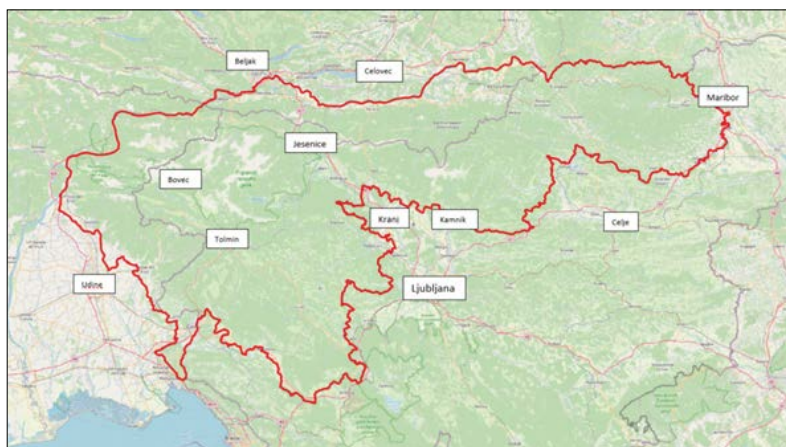
Nabor metod modeliranja habitatov prostoživečih živalskih vrst je zelo širok. Izbira primerne metode temelji zlasti na namenu modela (napovedovalni ali pojasnjevalni model) in podatkov o prisotnosti

oziroma neprisotnosti vrste (za pregled glej Stergar, 2017). V prejšnjih raziskavah so bile za habitatne modele najpogosteje uporabljene metode iz družine regresijskih analiz, zlasti posplošeni (mešani) linearni modeli (GLMM; Stergar, 2017), katerih prednost je med drugim, da v primerjavi z drugimi modeli vsebujejo manj predpostavk. Ena od pomanjkljivosti teh metod pa je, da so potrebni zanesljivi podatki o neprisotnosti (odsotnosti) vrste, ki pa jih je pogosto težko objektivno določiti (Radosavljevič in Anderson, 2014, Toigo in sod., 2020). Zato se vse pogosteje uporabljajo metode, kjer je mogoče modeliranje habitatne primernosti zgolj na osnovi podatkov o prisotnosti vrste. Ena bolj uporabljenih je analiza MaxEnt (maximum entropy modeling; Phillips in sod., 2017), ki je primerna predvsem za napovedovalne tipe modelov, ne pa tudi za pojasnjevalne modele. Ta metoda ne omogoča objektivnega nadzora nad zgradbo modela in preverjanja odziva neodvisne spremenljivke na odvisno.

Za potrebe habitatnega modeliranja v sklopu tega članka smo imeli na voljo le podatke (lokacije) o prisotnosti kozorogov, ne pa tudi podatke o neprisotnosti vrste (glej opis podatkov spodaj). Poleg tega je bil glavni namen analize odgovoriti

na vprašanje, koliko je potencialno primernega habitat za vrsto v Sloveniji (napovedovalni model). Iz teh razlogov smo se, kljub nekaterim pomanjkljivostim, odločili za uporabo analize MaxEnt. Poleg tega je bila analiza MaxEnt v Sloveniji že uporabljena za napovedovanje habitatne primernosti alpskega gamsa z uporabo zelo podobnih podatkov kot v našem primeru (Krofel in sod., 2013).

Za podatke o prisotnosti vrste smo uporabili lokacije zaznavanj kozorogov iz rednega monitoringa lovišča s posebnim namenom Kozorog Kamnik (N = 74) in monitoringa Triglavskega narodnega parka (N = 175). Nadalje smo za modeliranje habitata na čezmejnem delu območja vključili pojasnjevalne habitatne spremenljivke, ki so se izkazale kot najpomembnejši prediktorji kozorogovega življenjskega prostora v študijah iz tujine (Villaret in sod., 1997, Grignolio in sod., 2003, 2004, 2007a, 2007b), in sicer: pokrovnost tal oz. vegetacijski tip, nadmorska višina, naklon, lega ter indeks razgibanosti reliefa (TRI). Vse pojasnjevalne habitatne spremenljivke smo pripravili v rasterski obliki z resolucijo 100 m. Za pokrovnost tal smo uporabili sloj Corine Landcover 2018 (Corine Landcover, 2018). Za nadmorsko višino,



Slika 1: Območje analize primernosti in povezljivosti življenjskega prostora kozoroga, ki obsega ves slovenski alpski prostor, kot je določen v okviru Alpske konvencije; na severu in zahodu potekata meji analiziranega območja po strugah rek Drave in Tilmenta s pritoki, ki sta naravni pregradi za gibanje kozorogov.

Figure 1: The area of suitability and connectivity analysis of the alpine ibex habitat. Covering the entire Slovenian Alpine region as defined within the framework of the Alpine Convention. To the north and west, the boundaries of the analysed area follow the courses of the Drava and Timavo rivers with their tributaries, which serve as natural barriers for the movement of alpine ibex.

lego, naklon in indeks razgibanosti reliefa smo uporabili evropski digitalni model reliefa (EU DEM 2016). Vse priprave podatkov smo izvedli v R-programskem okolju (R core team 2023) ter programu QGIS (QGIS.org 2023). Habitatno modeliranje MaxEnt smo izvedli v programu MaxEnt (Phillips in sod., 2017).

Z metodo Least-Cost-Path (v nadaljevanju LCP; Etherington 2016) smo analizirali povezljivost med habitatnimi krpami, ki v skupni površini merijo vsaj 7 km², kar je glede na podatke iz literature zadostna površina, da lahko gosti vitalno kolonijo kozoroga (Brambilla in sod., 2020). Metoda LCP terja izdelavo sloja kakovosti povezljivosti prostora (angl. Cost surface). Za slednjega smo kot približek privzeli inverz habitatne primernosti, ki smo jo ugotovili z modeliranjem MaxEnt (Sawyer in sod., 2011). V vsaki habitatni krpi smo naključno izbrali po pet lokacij, ki so predstavljale začetne in končne točke v analizi LCP. Na podlagi poteka in stičišč dobljenih poti LCP smo opredelili potencialne povezovalne koridorje, ki niso bili daljši od 30 km, kar ustreza največji v literaturi zabeleženi disperzijski razdalji kozorogovih samcev (Garnier in sod., 2021) Vse analize smo izvedli v R-programskem okolju (R Core Team, 2023) ter programu QGIS (QGIS.org 2023).

3 REZULTATI

3 RESULTS

3.1 Pisni viri, arheološke najdbe in (dodatne) arheozoološke raziskave najdb kozorogov

V Slavi vojvodine Kranjske (1689) Valvasor omenja vrsto Douije kosen, kar naj bi pomenilo kozoroga (Vuga, 1972, Zwitter, 2015, Hrast in Torkar, 2017). Vugo (1972) sicer ne prepriča, ali beseda v resnici nujno pomeni kozoroga in ne morda gamsa. Dvom podkrepi tudi s pripombo, da Valvasor kot nelovec morda ni dobro poznal živali in tako ni mogoče z gotovostjo trditi, da je nujno navedel kozoroga. Obratno pa so Zwitter (2015) in Hrast ter Torkar (2017) prepričani, da je Valvasor v Slavi vojvodine Kranjske dejansko mislil kozoroga.

Na ozemlju zdajšnje Slovenije in obmejnem območju, ki je s slovenskim funkcionalno pove-

zano, so bile najdene arheološke najdbe, ki po morfoloških značilnostih pripadajo kozorogu tako v obdobju pleistocena (npr. Rakovec, 1958, Pohar, 1993) kot tudi v holocenu. Iz starejšega holocena so najdišče v sosednji Avstriji (Spitzenberger in Bauer, 2001) ter najdišča na Krasu v bližini italijansko-slovenske meje (Boschin, 2020), in sicer Grotta dell'Edera oziroma Stenašca ter Grotta Azzurra oziroma Pečina pri Leskovcu. Med najstarejše ostanke tistega obdobja na območju Slovenije sodi odlomek koželjnice z bakrenodobnega koliščarskega naselja na Starih gmajnah pri Verdu iz druge polovice 4. tisočletja pr. n. št. (Toškan, 2022).

Iz časa starejše železne dobe (okvirno prva polovica prvega tisočletja pr. n. št.) sta dva odlomka koželjnice (radius), ki so ju našli v naselbini na Mostu na Soči (Toškan in Bartosiewicz, 2018), delček stopalnice (metatarsus) iz Kranja (Toškan, 2022) in odlomek nenavedenega skeletnega elementa iz naselbine Vir pri Stični (Bökönyi, 1994).

Iz rimske dobe (okvirno 1. do 4. stoletje n. št.) izhaja najdba dveh kozorogovih ostankov iz Ljubljane (Emona), in sicer odlomka nadlahnice (humerus) in prstnice (phalanx) (Toškan, 2022).

Iz časa pozne antike (okvirno konec 4. do začetek 7. stoletja n. št.) je znana najdba odlomka koželjnice (radius) iz Kranja (Toškan, 2022). Iz tisteege obdobja izhajajo tudi obsežnejše najdbe iz Tonovcovega gradu nad Kobarido, kjer so našli skupaj štirinajst kostnih odlomkov in zob, ki so bili morfološko določeni kot kozorogovi (Toškan in Direjec, 2011). Izbrani vzorci omenjenih kostnih ostankov, preliminarno pripisanih kozorogu (preglednica 1), so bili v okviru pričujoče raziskave vključeni v revizijo morfoloških lastnosti in v genetske analize.

Iz zgodnjega srednjega veka, okvirno 7. do 10. stoletje n. št., so bile med ostanki pod ruševinami gradišča nad Pivko pri Naklem najdene tudi živalske kosti, med njimi kozorogovo okostje (Valič, 1968, Rakovec, 1973). Na podlagi Rakovčevega zapisa Kryštufek (1991) trdi, da ni nujno, da je kozorogov ostanek potrjen in tako meni, da ni nobenih trdnih dokazov, da bi bil pri nas kozorog domorodna vrsta.

Preglednica 1: Morfološko opredeljeni kozorogovi ostanki s Tonovcovega gradu, ki so bili izbrani za nadaljnje analize.

Table 1: Morphologically determined alpine ibex remains from Tonovcov Grad, which were selected for the further analyses.

Laboratorijska oznaka	Oznaka vzorca	Kost	Rezultat
LME3946	TON-IB-01	proksimalni konec desne koželjnice	Primerek je skladen z morfološkimi in metričnimi značilnostmi sodobnih kozorogov.
LME3947	TON-IB-02	odlomek prve prstnice	Na ohranjenem delu prstnice manjkajo vrstno specifični morfološki detajli; po svojih velikostih primerek uvrščamo znotraj variacijske širine za isti skeletni element pri sodobnih kozorogih in obenem znatno presega velikost poznoantičnih kozjih oziroma ovčjih prstnic s Tonovcovega gradu.
LME3948	TON-IB-03	proksimalni konec desne dlančnice	Primerek je morfološko skladen s sodobnimi kozorogi; metrično ga umeščamo med vrednosti za samce in samice iste vrste, vendar ne odstopa niti od vrednosti za ovco oziroma kozo.
LME3949	TON-IB-03	odlomek leve komolčnice	Velikostno sovпада s kozorogom, morfološko pa izkazuje podobnost tako s kozorogom kot s kozo.
LME3950	TON-IB-05	odlomek desne črevnice	V literaturi ta skeletni elementi ni obravnavan; vzporejanje s primerki kozje, ovčje in kozorogove črevnice iz primerjalne osteološke zbirke Inštituta za arheologijo ZRC SAZU je pokazalo na morfološko in metrično skladnost s kozorogom.

3.3 Genetske analize starodavnih vzorcev kozorogov

S pomočjo spletne različice programa BLAST smo z več kot 95 % verjetnostjo pokazali, da 1.462 bp dolgo nukleotidno zaporedje štirih uspešno analiziranih vzorcev pripada kozorogu (preglednica 2). V skladu s priporočili za ujemanje z algoritmom BLAST, za katerega verjetnost od 95 do 98 % šteje kot zanesljivo ujemanje za določeno vrsto, lahko za vse štiri uspešno analizirane vzorce potrdimo, da nukleotidna zaporedja ostankov kosti z najdišča Tonovcov grad nad Kobaridom, ki sodijo v poznoantično in zgodnjeseledneveško obdobje, dejansko pripadajo kozorogu.

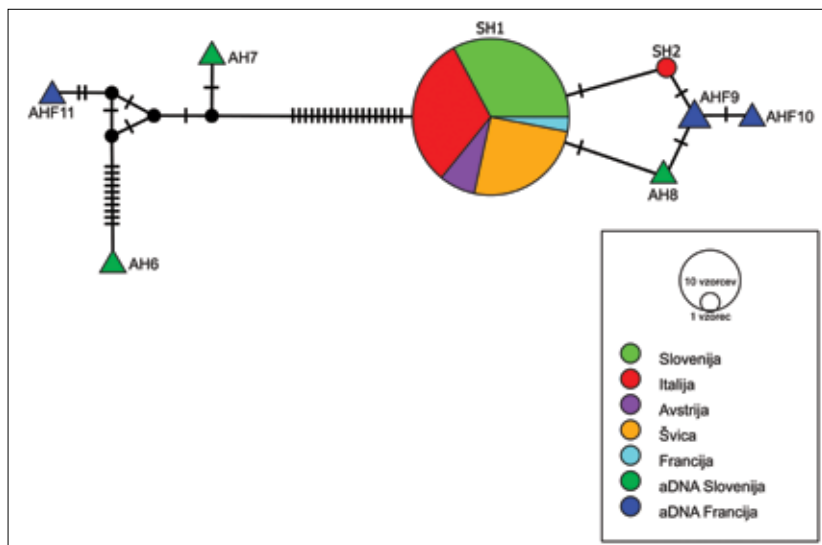
Podobno kot analiza BLAST tudi mreža haplotipov (slika 2) potrjuje, da analizirani vzorci kosti pripadajo kozorogu. Haplotip AH8 je namreč samo en mutacijski korak oddaljen od najpogostejšega sodobnega kozorogovega haplotipa SH1 in za en mutacijski korak od starodavnega haplotipa iz

Francije (AH10), kar izključuje pripadnost katerikoli drugi vrsti. Prav tako je haplotip AH7 v mreži med najpogostejšim sodobnim haplotipom SH1 in starodavnim haplotipom iz Francije (AH11), kar dodatno potrjuje ugotovitev, da analizirani vzorci pripadajo kozorogu.

Preglednica 2: Ujemanje starodavne mtDNA analiziranih ostankov kosti z nahajališča Tonovcov grad z vzorci kozoroga iz genske banke NCBI

Table 2: Ancient mtDNA of the analysed bone remains from the Tonovcov Grad site matching with the alpine ibex samples from the NCBI GenBank

Oznaka vzorca	Ujemanje z algoritmom BLAST
LME3946	95,9 %
LME3947	99,1 %
LME3948	99,1 %
LME3950	98,7 %



Slika 2: Mreža starodavnih in sodobnih haplotipov odseka gena za citokrom b kozoroga. Velikost krogov je v sorazmerju s številom osebkov, ki imajo enak haplotip. Obarvanost krogov označuje geografski izvor haplotipov (svetlo zelena: sodobni haplotipi, temno zelena: starodavni haplotipi, prisotni v Sloveniji; svetlo modra: sodobni haplotipi, temno modra: starodavni haplotipi, prisotni v Franciji (sekvence vzete iz GenBank); vijolična: sodobni haplotipi, prisotni v Avstriji; oranžna: haplotipi kozorogov iz Živalskega vrta Ljubljana, izvorno iz Švice). Mutacije, ki ločujejo vozlišča, so prikazane s črtami, ki prečkajo veje mreže.

Figure 2: The grid of the ancient and modern haplotypes of the genetic segment for the alpine ibex cytochrome b. The circle size is proportional to the number of specimens with the same haplotype. The colour of the circles denotes the geographic origin of the haplotypes (light green: modern haplotypes, dark green: ancient haplotypes, present in Slovenia; light blue: modern haplotypes, dark blue: ancient haplotypes, present in France (sequences from the GenBank); violet: modern haplotypes, present in Austria; orange: haplotypes of the alpine ibexes in Zoo Ljubljana, originally from Switzerland). Mutations separating the hubs are shown with lines crossing the lines of the grid.

Filogenetsko drevo rodu *Capra* (slika 3) prikazuje dve ločeni filogenetski liniji mtDNA, katerim pripada kozorog. Prva zajema vzorce sodobnega kozoroga, ki je v dihonomiji (oz. bližnji sorodstveni povezanosti) s pirenejskim kozorogom (*Capra pyrenaica*); druga pa vključuje starodavne vzorce kozoroga iz Slovenije s 73 % podporo evolucijske podobnosti med različnimi haplotipi. Naše filogenetsko drevo se sklada s prejšnjimi ugotovitvami za starodavnega kozoroga v Alpah (Grossen in sod., 2016, Robin in sod., 2022). Starodavni vzorci kozoroga torej pripadajo ločeni filogenetski kladi, in sicer zaradi večje genetske variabilnosti, kar so ugotovili že Robin in sod. (2022).

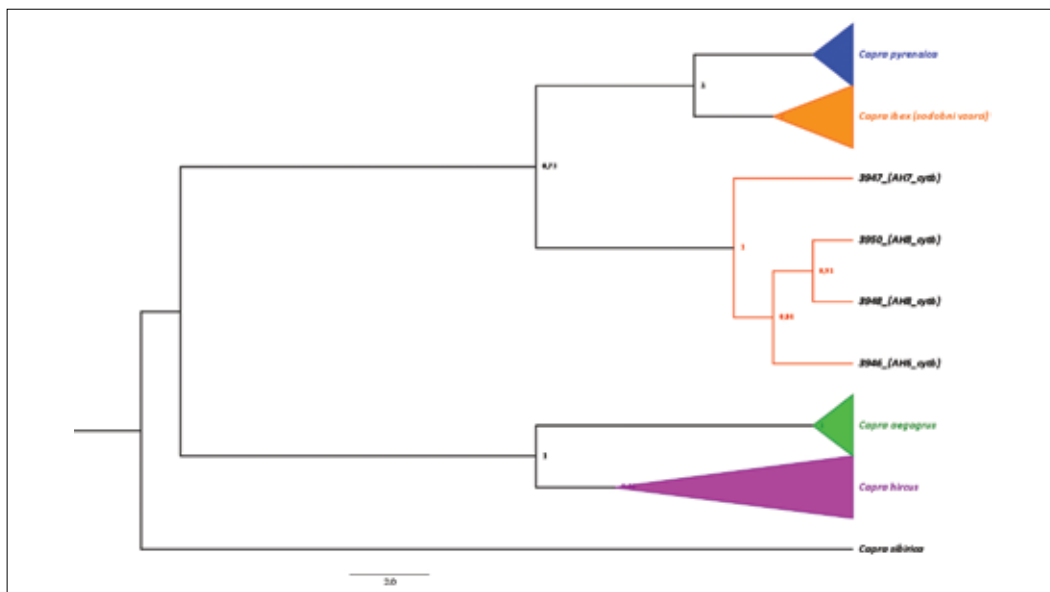
Tudi filogenetsko drevo z vključitvijo vzorcev kosti z najdišča Tonovcov grad potrjuje njihovo pripadnost kozorogu, saj: (i) pripadajo isti monofiletski kladi s sodobnimi vzorci alpskega in pirenejskega kozoroga;

(ii) klada, ki ji pripada kozorog, je sorodna kladi, ki združuje bezoarsko kozo (*Capra aegagrus*) in domačo kozo, pri čemer so starodavni in sedanji kozorogi sorodstveno precej bližje v primerjavi z oddaljenostjo do klade bezoarske oziroma domače koze, kar vrsto ustrezno umešča na drevo sorodnosti znotraj rodu *Capra*.

3.4 Primernost in povezljivost življenjskega prostora za kozoroga

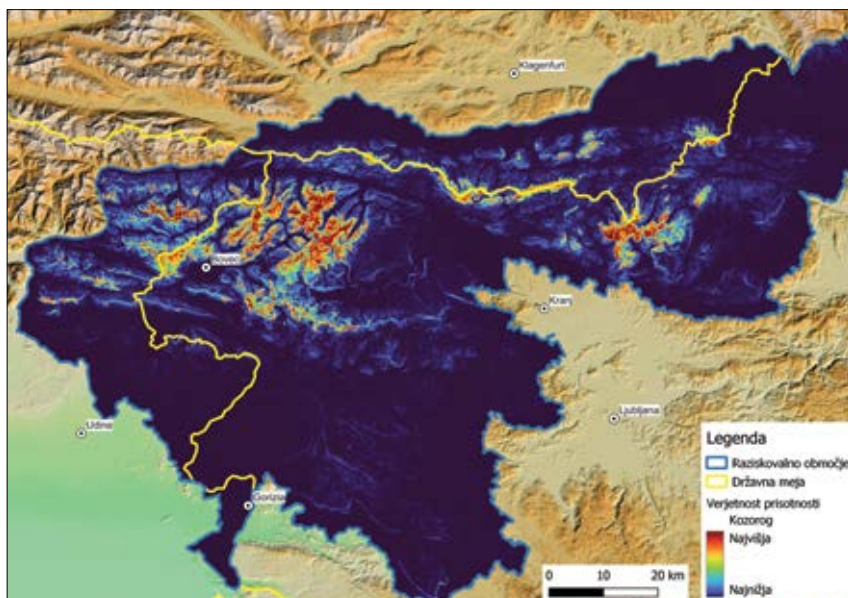
Primeren habitat za kozoroga glede na preliminarni napovedovalni habitatni model so najvišji gorski masivi, kjer prevladujejo (sub)alpski travniški vegetacijski tipi ob zgornji gozdni meji in nad njo (slika 4).

Na analiziranem območju smo določili strnjene habitatne krpe, ki so večje kot 7 km² in so zato primerne za vzdrževanje vitalnih kolonij kozoroga.



Slika 3: Filogenetsko drevo rodu *Capra*, ki vključuje starodavna in sodobna zaporedja mtDNA, dolga 1.462 bp. Vzorci starodavnih kozorogov iz Slovenije so označeni z rdečo barvo. Podatki za sodobnega kozoroga in druge vrste so pridobljeni iz objavljenih nukleotidnih zaporedij celotnega mitohondrijskega genoma vrst.

Figure 3: Phylogenetic tree of the *Capra* genus including the ancient and modern mtDNA sequences, 1.462 bp long. The samples of the ancient ibexes from Slovenia are marked red. The data for the modern ibex and other species are acquired from the published nucleotide sequences of the entire mitochondrial genome of the species



Slika 4: Model primernosti prostora za kozoroga za JV Alpe po metodi MaxEnt. Karta prikazuje verjetnost rabe življenjskega prostora za kozoroga v Sloveniji in obmejnem prostoru z Avstrijo ter Italijo.

Figure 4: Model of the space adequacy for alpine ibex for the SE Alps by the MaxEnt method. The map shows the probability of habitat use for alpine ibex in Slovenia and areas bordering with Austria and Italy.

Preglednica 3: Strnjene habitatne krpe, večje od 7 km², ki so primeren habitat za kolonije kozoroga, njihova površina glede na rezultate habitatnega modeliranja, trenutna številčnost kozorogov in populacijski trend kolonij
Table 3: Compact habitat patches, exceeding 7 km², provide optimal conditions for alpine ibex colonies. The determination of their area is based on habitat modelling results, the existing alpine ibex population, and the population trends of these colonies.

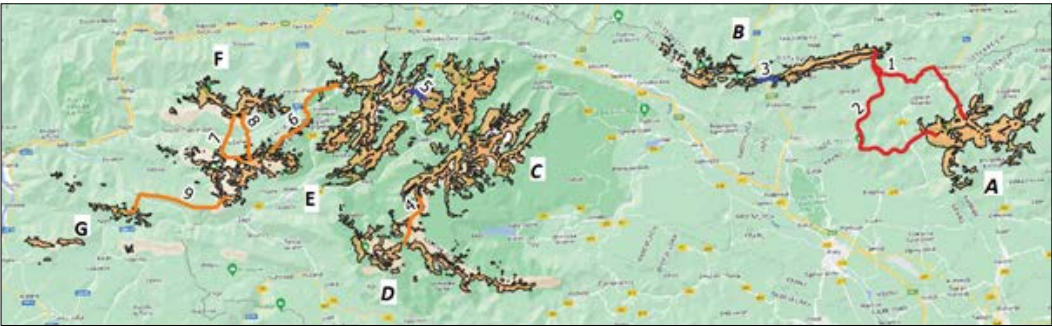
Habitatna krpa	Velikost (km ²)	Številčnost kozorogov v koloniji*	Trend
Julijske Alpe (TNP in lovišče Bovec)	167	230-240	Stabilen do upadajoč
Karavanke	27	-	-
Kamniško-Savinjske Alpe	42	30-35	Upadajoč
Kanin (ITA-SLO)	19	170-190	Naraščajoč
Montaž (ITA)	21	700-750	Naraščajoč

*Trenutna številčnost je povzeta po Nève Repe in sod. (2023).

gov. To so Kamniško-Savinjske Alpe, Karavanke (greben Košute in Stola), Julijske Alpe in Kanin v Sloveniji ter Montaž in pogorje vrha Lopiča v Italiji (slika 5). Te habitatne krpe skupno zajemajo 282 km² površine (preglednica 3).

Največja za kozoroga primerna habitatna krpa so Julijske Alpe, kjer je 167 km² primerne habitatne krpe. Pomembno je poudariti, da so primerne habitatne krpe na italijanski strani raziskovalnega območja znatno manjše kot v Sloveniji, so pa tam trenutno znatno večje populacijske gostote kozorogov (preglednica 3).

Poleg primernosti habitata je za dolgoročno zagotavljanje stabilnih kozorogovih populacij pomembna tudi povezljivost med posameznimi habitatnimi krpami. Z analizo povezljivosti smo opredelili devet potencialnih koridorjev (preglednica 4 in slika 5). Na območju Julijskih Alp, Kanina, Montaža in Lopiča so potencialni koridorji funkcionalni (Favali 2022), zato sklepamo, da bi bile lahko vse omenjene habitatne krpe potencialno povezane v funkcionalno metapopulacijo – Julijske Alpe (Nève Repe in sod., 2023). Območje celotnih Julijskih Alp je tako eno največjih območij



Slika 5: Strnjene habitatne krpe, večje od 7 km², ki so potencialni habitat za kolonije kozoroga in potencialni povezovalni koridorji med njimi (1–9). A: Kamniško-Savinjske Alpe, B: Karavanke, C in D: Julijske Alpe; E: Kanin (SLO-ITA), F: Montaž (ITA), G: Lopič (ITA).
Figure 5: Compact habitat patches larger than 7 km², representing a potential habitat for the alpine ibex colonies and potential connectivity corridors among them (1-9). A: Kamnik-Savinja Alps, B: Karavanks, C and D: Julian Alps; E: Kanin (SI-I), F: Jôf di Montasio (I), G: Monte Plauris (I).

povezanega habitata za kozoroga v jugovzhodnih Alpah. Na tem območju trenutno živijo štiri kolonije kozorogov, in sicer na Montažu in Višu, Kaninu, Lopiču in preostalem delu Julijskih Alp (lovišče Bovec in TNP) (preglednica 4). Obratno pa Kamniško-Savinjske Alpe in Karavanke niso povezane z Julijskimi Alpami. Habitatna krpa v Karavankah je neposeljena s kozorogi, kolonije v Kamniško-Savinjskih Alpah pa so premajhne in premalo vitalne, da bi omogočale prehajanje osebkov v Karavanke. Zaradi izumrtja populacije kozorogov v Karavankah je tudi potencialni koridor na Ljubelju (slika 5, koridor 3), ki bi morda povezoval habitatni krpi Košuta in Stol, nefunkcionalen.

4 RAZPRAVA

4 DISCUSSION

Kozorog je pomemben predstavnik kopitarjev in edina prostoživeča vrsta iz rodu *Capra* pri nas. Strokovna javnost doslej ni bila enotnega mnenja o domorodnosti kozoroga v Sloveniji, čeprav so bili arheološki ostanki kosti, ki naj bi na podlagi morfoloških značilnosti pripadali kozorogu, najdeni tudi na ozemlju Slovenije (Valič, 1968, Rakovec, 1973, Bökönyi, 1994, Toškan in Dirjec, 2011, Toškan in Bartosiewicz, 2018, Toškan, 2022). Na podlagi tedaj še izjemno skopih podatkov o arheoloških ostankih kosti, ki naj bi na podlagi morfoloških značilnosti pripadali kozorogu, najdenih na ozemlju Slovenije, je Kryštufek (1991) zaradi pomanjkanja trdnih dokazov prvi podvomil o domorodnosti vrste, kasneje pa sta Kos in Potočnik (2012) kozoroga uvrstila na seznam tujerodnih vrst.

Odkritje sicer redkih arheoloških najdb kozoroga v Sloveniji in prisotnost njegovih ostankov tudi na obmejnih območjih Avstrije in Italije (Spitzenberger in Bauer, 2001, Boschin, 2020) zelo podpira domnevo o prisotnosti te vrste na slovenskem ozemlju v holocenu. Prav tako je bil zabeležen zapis o obstoju kozoroga v 17. stoletju (Zwitter, 2015, Hrast in Torkar, 2017). Pomembno je poudariti, da je kozorog endemična vrsta v Alpah, pri čemer med vsemi alpskimi državami statusa domorodnosti trenutno nima le v Sloveniji, medtem ko ga vse druge države že od nekdaj opredeljujejo kot domorodnega.

Preglednica 4: Pregled potencialno primernih koridorjev za zagotavljanje ekološke povezlivosti kozoroga v slovenskem alpskem prostoru in gorskih masivih v obmejnem pasu z Italijo in Avstrijo

Table 4: Overview of the potentially suitable corridors for ensuring ecological connectivity of alpine ibex in the Slovenian Alpine region and mountain massifs in the areas bordering with Italy and Austria.

Zap. št.	Koridor	Dolžina (km)
1	Karavanke 1	17,5
2	Karavanke 2	23,5
3	Ljubelj	2,1
4	Krn	5,9
5	Vršič	2,2
6	Kanin	12
7	Montaž 1	7
8	Montaž 2	5,8
9	Lopič	13,3

Pri presoji, ali je vrsta domorodna ali tujerodna, je treba upoštevati tudi njeno naravno (zgodovinsko) prisotnost v širšem alpskem prostoru. Bužan in sod. (2022) poudarjajo, da je treba pravilno razumeti pojmovanje »določen ekosistem« (ZON; Ur. l. RS, 56/1999, 96/2004 in kasnejši) v enotnem alpskem prostoru. Torej da se, v primeru kozoroga, opredelitev nanaša na visokogorski ekosistem Alp, v katerega brez dvoma spadajo tudi slovenske Alpe. To je podkrepljeno tudi s preliminarno študijo primernosti in povezljivosti življenjskega prostora kozoroga za slovenski alpski prostor in neposredno okolico. Model se sklada s podobnimi habitatnimi modeli, izdelanimi za širše pogorje Julijskih Alp (Laner in Favilli, 2022), ki kažejo na relativno enotno primernost habitata za kozoroga na celotnem območju Julijskih Alp, ki sega tudi v sosednjo Italijo, kjer kozoroga obravnavajo kot domorodno vrsto (Laner in Favilli, 2022).

Kljub obstoju potencialno primernih koridorjev pa se upravljanje kozorogov na analiziranem območju srečuje s številnimi izzivi, kot so majhna genetska variabilnost, človekov vpliv na habitat in populacije, omejene zmožnosti prilagajanja na

hitre globalne podnebne in družbene spremembe ter razlike v statusu (dojemanju izvornosti) vrste in načinu upravljanja na obeh straneh meje (Nève Repe in sod., 2023).

Ključni argument, ki je v prid domorodnosti kozoroga v Sloveniji, izhaja iz arheoloških najdb ostankov kozorogov z ozemlja zdajšnje Slovenije, ki so potrjene z metričnimi podatki in sedaj tudi z uporabo analiz starodavne DNA. Za izbrane vzorce ostankov starodavnih kozorogovih kosti iz Tonovcovega gradu pri Kobaridu iz časa pozne antike oziroma zgodnjega srednjega veka smo z analizo mtDNA in primerjavo rezultatov z vzorci iz genskih bank potrdili, da se štirje analizirani vzorci ujemajo z objavljenimi genomi kozorogov alpskega prostora. Posebno pomembno je, da so kosti pripadale različnim osebkom in da gre za kosti okončin in ne lobanjske kosti. To zelo zmanjšuje možnost, da bi bile kosti prinesene od drugod, na primer kot okras ali kot trofeja, in kažejo, da so bili kozorogi najverjetneje uplenjeni za hrano v lokalnem okolju. S takimi dognanji lahko nedvoumno potrdimo prisotnost vrste v Sloveniji v obdobju pozne antike oz. zgodnjega srednjega veka (tj. v zdajšnjih primerljivih ekosistemskih razmerah v visokogorskem prostoru). Skladno z definicijo domorodnosti vrste (IUCN 2000) – da gre za vrsto, ki živi na območju svoje običajne (prejšnje ali sedanje) naravne razširjenosti – in upoštevajoč opredelitev tujerodnosti vrste, ki jo podaja ZON (Ur. l. RS, 56/1999, 96/2004 in kasnejši) menimo, da lahko s tem potrdimo tudi domorodnost kozoroga v Sloveniji.

Analiza primernosti življenjskega prostora je potrdila, da sta zdajšnji slovenski alpski prostor in okolica primerna za kozoroga, ki je vrsta strmih, odprtih in polodprtih habitatov, kjer prevladujejo montanska in (sub)alpinska travišča ter skalna vegetacija v najširšem pomenu. Takšen habitat je zlasti v višjih nadmorskih višinah, ni pa izključno pogojen z nadmorsko višino, saj so v Alpah takšni habitatni tipi pogosto orografsko pogojeni (Grignolio in sod., 2003, 2004, Javornik in sod., 2022). V visokogorskih ekosistemih Alp se v zadnjih 1.500 letih, kar je približna starost najdenih kosti, biotopski in biotski dejavniki niso bistveno spremenili. Pojavljale in menjavale pa so se sukcesije zooantropogenega izvora (Šercelj,

1996). Torej je na zdajšnjo podobo vegetacije v alpskem svetu vsaj delno vplival človek (Zorn in sod., 2015). S preliminarno analizo primernosti in povezljivosti življenjskega prostora kozoroga smo ugotovili obseg in razporeditev ustreznega življenjskega okolja za kozoroga v Sloveniji. Hkrati smo tudi opredelili podobnost s kozorogovimi habitatmi v obmejnih območjih Italije in Avstrije, kjer je kozorog opredeljen kot domorodna vrsta. Ekološka povezava z obmejnimi območji v omejenih državah dodatno utemeljuje domorodnost kozoroga v Sloveniji, saj pri opredeljevanju domorodnosti vrst zakonodaja prostorsko izhaja iz ekosistemskega in ne nacionalnega nivoja (ZON; Ur. l. RS, 56/1999, 96/2004 in kasnejši).

Zakaj pa je pravilna opredelitev izvornosti kozoroga v Sloveniji sploh pomembna? Prvič: tako prispevamo k enotnemu razumevanju in skupnemu čezmejnemu upravljanju vrste v celotnem alpskem prostoru (Nève Repe in sod., 2023). Čeprav trenutno, kot so ocenili Toigo in sod. (2020), vrsta v Alpah ni prepoznana kot ogrožena, pa bo v prihodnosti lahko njen obstoj ponovno ogrožen zaradi različnih razlogov. Nekatere ponovno naseljene populacije so zaradi negativnega vpliva parjenja v ožjem sorodstvu (posledica učinka osnovatelja) že dodatno oslabele ali celo izumrle (Bozzuto in sod., 2019). Zato je nujno sprejeti varstvene ukrepe, kot je krepitev genske raznovrstnosti in povezanosti med populacijami, ki pa večinoma niso mogoči, če je vrsta opredeljena kot tujerodna.

V Sloveniji je kozorog sicer lovna vrsta oz. divjad, vendar je zaradi njegove ogroženosti upravljanje z njo izrazito ohranitveno. Marenče (2004) poudarja, da je iz dinamike z naselitvijo osnovane populacije kozorogov v Julijskih Alpah razvidno, da je le-ta, kljub naglemu začetnemu razvoju, ranljiva in da je njena prihodnost negotova kljub zagotovljenemu zakonskemu varstvu habitatov in omejitvah pri odstreli. Zato je trenutno (očitno napačno) dojemanje vrste kot tujerodne v Sloveniji problematično, saj med drugim onemogoča doselitve, ki so ključen in pogosto edini ukrep za preprečevanje negativnih posledic parjenja znotraj ožjega sorodstva. Odsotnost aktivnega varstva, vključno s ponovnimi naselitvami in doselitvami osebkov, je v nasprotju s prizadevanji drugih držav

alpskega območja, ki izvajajo varstvene akcije in projekte za ohranitev kozoroga in je resnična grožnja za dolgoročno preživetje kozoroga pri nas.

Toigo in sod. (2020) izpostavljajo, da najnovejša priporočila za ohranitev kozoroga zelo poudarjajo potrebo po okrepitvi genetske raznolikosti obstoječih populacij s preselitvijo osebkov iz drugih populacij in izboljšanje povezljivosti med populacijami s ponovno naselitvijo osebkov na območjih, ki bi lahko povezala dve populaciji. Poseben poudarek je treba nameniti genetskim značilnostim translociranih osebkov, da bi se povečala genska raznolikost v tarčni populaciji. V Sloveniji takšni ukrepi trenutno niso mogoči, saj so doselitve tujerodnih vrst na območja Natura 2000 (Uredba o posebnih varstvenih območjih Ur. l. RS, št. 49/04 in kasnejši) prepovedane (18. člen ZON; Ur. l. RS, 56/1999, 96/2004 in kasnejši). Območja Natura 2000 pa obsegajo večino območji, na katerih se dandanes nahajajo kolonije kozoroga v Sloveniji.

Populacije kozoroga v Sloveniji kažejo negativen trend (ZGS, 2021, Hrovat in Marolt, 2022, Veternik in Vesel, 2022, Razpet, 2022). Za upad populacij je verjetno več vzrokov, podobno kot pri drugih populacijah v Alpah (Bozzuto in sod., 2019) pa je poglavitna težava parjenje v ožjem sorodstvu. To je verjetno posledica več dejavnikov, in sicer prostorsko ločene populacije kozoroga v Sloveniji, zgodovinska ozka grla, majhna velikost osnovanih skupin kozorogov pri ponovnih naselitvah. Dodatni dejavnik so tudi bolezni, še zlasti garje (Marenče, 2004, Pérez in sod., 2022), pri čemer so lahko negativni vplivi še dodatno ojačani zaradi majhne genetske variabilnosti osebkov.

Za spremembo negativnih trendov večine populacij kozoroga v Sloveniji so potrebni učinkoviti ukrepi, in sicer:

- **jasno in formalno prepoznana domorodnost kozoroga v Sloveniji**, ki bi omogočila izvajanje vseh ohranitvenih ukrepov in aktivno čezmejno upravljanje vrste;
- **okrepitev genetske variabilnosti**, ki jo lahko dosežemo s prenosom osebkov med populacijami in z zagotavljanjem ustreznih pogojev za vključevanje teh osebkov vanje, bodisi z doselitvijo kozorogov iz drugih predelov Alp in/ali z vzpostavitvijo funkcionalne povezljivosti med posameznimi habitatnimi krpmi, ki bo

omogočala prehajanje osebkov med različnimi kolonijami;

- **omilitev človeškega vpliva z vzpostavitvijo** mirnih con, omejitev ali usmerjanje rekreativnih aktivnosti in paše domačih živali;
- **čim enotnejše ohranitveno upravljanje vrste in njenega habitata** na čezmejnih območjih po vzoru upravljanja drugih prostoživečih živali čezmejnega območja Julijskih Alp (Nève Repe in sod., 2023);
- **okrepitev sistematičnih raziskav vrste v Sloveniji**, ki bi pomagale bolje razumeti potrebe in značilnosti vrste (npr. ekologija, genetska opredelitev stanja, demografsko-populacijske značilnosti, raba prostora in modeliranje primernosti habitata) ter izzive in bi omogočile načrtovanje ustreznih ukrepov za varstvo kozoroga.

Kozorogova ključna ekološka vloga v gorskih ekosistemih, aktivnost v dnevnem času, življenje v preglednem visokogorskem okolju nad gozdno mejo in velika toleranca do bližine ljudi poudarjajo njegovo ekološko in kulturno vrednost, zaradi česar je smiselno z vrsto aktivno upravljati in jo varovati. Ohranjanje kozoroga v Sloveniji je tesno povezano s priznanjem njegove domorodnosti, kar bi omogočilo učinkovitejše upravljanje in izvedbo usmerjenih ohranitvenih ukrepov.

5 ZAHVALA

5 ACKNOWLEDGEMENT

Članek je nastal kot rezultat več projektov: Alp-bionet2030 (Interreg Alpine Space), DINALP-CONNECT (Interreg Adrion), CIBioGo (Interreg Europe). Javna agencija za znanstvenoraziskovalno in inovacijsko dejavnost Republike Slovenije (ARIS) je financirala delo M.K. (P4-0059), B.P. (P4-0107) in E.B. (P1-0386).

6 VIRI

6 REFERENCES

- Bandelt H. J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16(1): 37–48.
- Bökönyi S. 1994. Analiza živalskih kosti. V: Stična I. Naselbinska izkopavanja. – Kat. in monogr, Gabrovec, S. 28: 190–213.

- Boschin F. 2020. Holocene macromammal remains from Grotta dell'Edera/Stenašca, Trieste Karst (excavations in 1990–2001). Ostanke velikih sesalcev holocenske starosti iz jame Stenašca/Grotta dell'Edera na Tržaškem Krasu (izkopavanja v letih 1990–2001). *Arheološki vestnik* 71: 321–357; doi: <https://doi.org/10.3986/AV.71.11>.
- Bozzuto C., Biebach I., Muff S., Ives A. R., Keller L. F. 2019. Inbreeding reduces long-term growth of Alpine ibex populations. *Nature Ecology & Evolution*, 3(9): 1359–1364.
- Brambilla A., Von Hardenberg A., Nelli L., Bassano B. 2020. Distribution, status, and recent population dynamics of Alpine ibex *Capra ibex* in Europe. *Mammal Review*. 50, 3: 267–277. doi: 10.1111/mam.12194.
- Bužan E., Duniš L., Bončina A., Horvat S., Pogorevc N., Brambilla A., Sölkner J., Burger P. A., Medugorac I., Pokorný B. 2023. First insight into genetic diversity of introduced Alpine ibex in Slovenia. *Slovenian Veterinary Research*, 60(3): v tisku.
- Bužan E., Toškan B., Zver L., Duniš L., Pokorný B. 2022. Harmonizacija statusa alpskega kozoroga (*Capra ibex*) na obeh straneh meje. Projekt Dinalpconnect, Interreg Adrion. Poročilo. Fakulteta za varstvo okolja. Velenje. 47 str.
- Corine land cover. 2018. European Union, Copernicus Land Monitoring Service 2023, European Environment Agency (EEA), Version 20
- Couturier M. A. J. 1962. *Le Bouquetin des Alpes* (Grenoble, édité par l'auteur, samozaložba): 1564 str.
- Direktiva Sveta 92/43/EGS z dne 21. maja 1992 o ohranjanju naravnih habitatov ter prosto živečih živalskih in rastlinskih vrst. (The Council Directive 92/43/EEC on the Conservation of Natural Habitats and of Wild Fauna and Flora - »The Habitat Directive«).
- Etherington T. R. 2016. Least-Cost Modelling and Landscape Ecology: Concepts, Application and Opportunities. *Current Landscape Ecology Reports* 1: 40–53. <https://doi.org/10.1007/s40823-016-0006-9>
- EU-DEM v.1.1. 2016. European Union, Copernicus Land Monitoring Service 2023, European Environment Agency (EEA). Version 1.1.
- Fernandez H. 2001. *Ostéologie comparée des petits ruminants eurasiatiques sauvages et domestiques (genres Rupicapra, Ovis, Capra et Capreolus): diagnose différentielle du squelette appendiculaire*. Doktorska disertacija. Genève: Université de Genève. 465 str.
- Galjot B. 1997. O kolonijah Alpskih kozorogov na Ljubelju. V: *Alpski kozorog v Triglavskem narodnem parku in drugod po Sloveniji*. Marenče M. (ur.). Razprave in raziskave št. 5. Triglavski narodni park. Bled: 46–53.
- Garnier A., Besnard A., Crampe J. P., Estébe J., Aulagnier S., Gonzales G. 2021. Intrinsic factors, release conditions and presence of conspecifics affect post-release dispersal after translocation of iberian ibex. *Animal Conservation* 24: 626–636
- Grignolio S., Parrini F., Bassano B., Luccarini S., Apollonio M. 2003. Habitat selection in adult males of Alpine ibex, *Capra ibex*. *Folia Zoologica Praha*, 52, 2: 113–120.
- Grignolio S., Rossi I., Bassano B., Parrini F., Apollonio M. 2004. Seasonal variations of spatial behaviour in female Alpine ibex (*Capra ibex*) in relation to climatic conditions and age. *Ethology Ecology & Evolution*, 16, 3: 255–264.
- Grignolio S., Rossi I., Bertolotto E., Bassano B., Apollonio M. 2007a. Influence of the kid on space use and habitat selection of female Alpine ibex. *The Journal of Wildlife Management* 71, 3: 713–719.
- Grignolio S., Rossi I., Bassano B., Apollonio M. 2007b. Predation Risk as a Factor Affecting Sexual Segregation in Alpine Ibex. *Journal of Mammalogy*, 88, 6: 1488–1497.
- Grossen C., Seneviratne S. S., Croll D., Irwin D. E. 2016. Strong reproductive isolation and narrow genomic tracts of differentiation among three woodpecker species in secondary contact. *Molecular Ecology* 25, 17: 4247–4266.
- Hafner M., Černe B. 2012. Letni načrt za II. Gorenjsko lovsko upravljavsko območje za leto 2012. Kranj, Bled: Zavod za gozdove Slovenije, OE Kranj, OE Bled. http://www.zgs.gov.si/fileadmin/zgs/main/img/CE/lovstvo/Letni_nacrti_2012/II._Gorenjsko_LUO_2012.pdf.
- Hrast Š., Torkar G. 2017. Gozd v Valvasorjevi Slavi vojvodine kranjske. *Acta Silvae et Ligni* 2017. No. 113: 41–54. Doi: 10.20315/ASetL.113.4. <https://doi.org/10.20315/ASetL.113.4>.
- Hrovat S., Marolt M. 2022. Alpski kozorog in upravljanje z njim v Triglavskem narodnem parku (LPN Triglav – Bled). Predavanje na strokovnem posvetu Alpski kozorog v Sloveniji včeraj, danes, jutri. Bled, 19. 10. 2022.
- IUCN (2000) IUCN Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. Prepared by the SSC Invasive Species Specialist Group. Approved by the 51st Meeting of the IUCN Council, Gland Switzerland, Februar 2000. 21 str.
- Javornik J., Nève Repe A., Rot A., Prostor M., Bartol M., Stergar M., Krofel M., Černe R. 2022. Alpine ibex management in Slovenia: from habitat studies to needed population reinforcements. V: 8th World Conference on Mountain Ungulates. Cogne, Aosta Valley, 27.–30. september 2022. Italija: Gran Paradiso National Park: 20–21.

- Jogan N., Bačič M., Strgulc Krajšek S. (uredniki). 2012. Neobiota Slovenije, končno poročilo projekta. Oddelek za biologijo BF UL, Ljubljana. 272 str.
- Kos I., Potočnik H. 2012. Tujerodne vrste sesalcev (Mammalia) v Sloveniji. V: CRP Neobiota Slovenije, končno poročilo, Oddelek za biologijo, Biotehniška fakulteta: 253–257.
- Konvencija o varstvu prosto živečega evropskega rastlinstva in živalstva ter njihovih naravnih življenjskih prostorov, Dodatek III – Zaščitene živalske vrste, 1979, (Ur. l. RS 55/99, MP, št. 17)
- Krofel M., Luštrik R., Stergar M., Marenče M., Hrovat S., Marolt M., Jerina K. 2013. Monitoring vpliva klimatskih in drugih okoljskih dejavnikov na populacijo gamsa (*Rupicapra rupicapra*) v Triglavskem narodnem parku. Tehnično poročilo. 55 str.
- Kryštufek B. 1991. Sesalci Slovenije. Prirodoslovni muzej Slovenije: 252–255.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35, 1547–1549.
- Laner P., Favilli F. 2022. Report on ecological connectivity assessment. Evaluations for the project area and transboundary pilot regions. EU Interreg Adriatic; DINALPCONNECT project. 89 str.
- Leigh J. W., Bryant D. 2015. POPART: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution* 6(9): 1110–1116.
- Li H. 2013. Aligning sequence reads, clone sequences and assembly contigs with BWA-MEM. *arXiv: Genomics* 1–3.
- Li H., Durbin R. 2009. Fast and accurate short-read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics* 25(14): 1754–1760.
- Li H., Durbin R. 2010. Fast and accurate long-read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics* 26(5): 589–595.
- Marenče M. 1997. Kratek zgodovinski pregled. V: Alpski kozorog v Triglavskem narodnem parku in drugod po Sloveniji. Marenče M. (ur.). Razprave in raziskave št. 5. Triglavski narodni park. Bled: 13–14.
- Marenče M. 2004. Stanje gamsov in kozorogov v Triglavskem narodnem parku. *Lovca*, 87 (3): 124–126.
- Martin M. 2011. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet J.* 17(1): 10.
- Nève Repe A., Arih A., Favilli M., Bertonecelj I., Poljanec A. 2023. Upravljanje prostoživečih živali čezmejnega območja Julijskih Alp na primeru alpskega kozoroga in severnega (alpskega) gamsa. *Gozdarski vestnik: slovenska strokovna revija za gozdarstvo*, 81, 1: 21–33.
- QGIS.org, 2023. QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- Pérez J. M., López-Montoya A. J., Cano-Manuel F. J., Soriguer R.C., Fandos P., Granados J.E. 2022. Development of resistance to sarcoptic mange in ibex. *Journal of Wildlife Management*, 86 (5): 1–16.
- Pohar, V. 1993 Fosilni alpski kozorog iz Prodne jame pri Trbonjah blizu Dravograda (Slovenija). *Razprave*, 34: 117–127
- R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Radosavljevič A., Anderson R. P. 2014. Making better MAXENT models of species distribution: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41, 4: 626–643.
- Rakovec I. 1958. Pleistocenski sesalci iz jame pri Črnem Kalu. *Razprave*, 4: 365–433
- Rakovec I. 1973. Razvoj kvartarne sesalske favne v Sloveniji. *Arheološki Vestnik*, 24: 225–270.
- Rai N., Verma S. K., Gaur A., Iliescu F. M., Thakur M., Golla T. R., Jacobs G. S. 2020. Ancient mtDNA from the extinct Indian cheetah supports unexpectedly deep divergence from African cheetahs. *Scientific Reports* 10(1), 4618: 1–11.
- Razpet P. 2022. Alpski kozorog v zahodnih Julijskih Alpah. Predavanje na strokovnem posvetu Alpski kozorog v Sloveniji včeraj, danes, jutri. Bled, 19. 10. 2022.
- Robin M., Ferrari G., Akgül G., Münger X., von Seth J., Schuenemann V. J., Grossen C. 2022. Ancient mitochondrial and modern whole genomes unravel massive genetic diversity loss during near extinction of Alpine ibex. *Molecular Ecology* 31, 13: 3548–3565.
- Rohland N., Glocke I., Aximu-Petri A. in Meyer M. 2018. Extraction of highly degraded DNA from ancient bones, teeth and sediments for high-throughput sequencing. *Nature Protocols* 13(11): 2447–2461.
- Sawyer S. C., Epps C. W., Brashares J. S. 2011. Placing linkages among fragmented habitats: do least-cost model reflect how animals use landscapes. *Journal of Applied Ecology* 48(3): 668–678.
- Shen W., Le S., Li Y., Hu F. 2016. SeqKit: A cross-platform and ultrafast toolkit for FASTA/Q file manipulation. *PLoS One* 11(10): e0163962.
- Spitzenberger F., Bauer K. 2001. Die Säugetierfauna Österreichs (Let. 13). Bundesministerium für Land-und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft. 895 str.
- Phillips S. J., Dudík M., Schapire R. E. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning*: 655–662.

- Phillips S. J., Anderson R. P., Dudík M., Schapire R. E., Blair M. 2017. Opening the black box: an open-source release of MaxEnt. In *Ecography*, 40(7) 887–893.
- Stergar M. (2017) Modeliranje habitatov prostoživečih parkljarjev v Sloveniji: doktorska disertacija = Habitat modelling of wild ungulates in Slovenia: doctoral dissertation. Ljubljana: [M. Stergar], 2017. XII, 132 str.
- Suchard M. A., Lemey P., Baele G., Ayres D. L., Drummond A. J., Rambaut A. 2018. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution* 4, vey016.
- Šerclj A. (1996) Začetki in razvoj gozdov v Sloveniji. Slovenska akademija znanosti in umetnosti. Razred za naravoslovne vede. Dela 35, Ljubljana, 1996:142 str.
- Toigo C., Brambilla A., Grignolio S., Pedrotti L. 2020. *Capra ibex*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T42397A161916377. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T42397A161916377.en>
- Toškan B. 2022. Zgodovinska prisotnost alpskega kozoroga v Alpah in Sloveniji. Predavanje na strokovnem posvetu Alpski kozorog v Sloveniji včeraj, danes, jutri. Bled, 19. 10. 2022
- Toškan B., Bartosiewicz L. 2018. Živalski ostanki iz naselbine na Mostu na Soči: vpogled v družbeno kompleksnost železnodobne skupnosti v jugovzhodnoalpskem prostoru. V: *Železnodobno naselje Most na Soči*. J. Dular in S. Tecco Hvala (ur.). Ljubljana: ZRC SAZU, Inštitut za arheologijo, Založba ZRC: 467–510.
- Toškan B., Dirjec J. 2011. Sesalska makrofavna. V: *Poznoantična utrjena naselbina Tonovcov grad pri Kobaridu. Najdbe = Late antique fortified settlement Tonovcov grad near Kobarid. Finds*. Modrijan Z., Milavec T. (ur.). Ljubljana: Inštitut za arheologijo ZRC SAZU, Založba ZRC: 303–388.
- Umek E. 1970. Lov in lovstvo, Ribištvo in ribolov. V: *Gospodarska in družbena zgodovina Slovencev I*: 469–520.
- Uredba o posebnih varstvenih območjih (območjih Natura 2000) (Uradni list RS, št. 49/04, 110/04, 59/07, 43/08, 8/12, 33/13, 35/13 – popr., 39/13 – odl. US, 3/14, 21/16 in 47/18)
- Ureña I., Ersmark E., Samaniego J. A., Galindo-Pellicena M. A., Crégut-Bonnoure E., Bolívar H., Valdiosera C. E. 2018. Unraveling the genetic history of the European wild goats. *Quaternary Science Reviews* 185: 189–198.
- Valič A. 1968. Gradišče nad Pivko pri Naklem. *Arheološki Vestnik*, 19(1).
- Veternik D., Vesel Š. 2022. Alpski kozorog v Kamniško-Savinjskih Alpah. Predavanje na strokovnem posvetu Alpski kozorog v Sloveniji včeraj, danes, jutri. Bled, 19. 10. 2022.
- Villaret J. C., Bon R., Rivet A. 1997. Sexual Segregation of Habitat by the Alpine Ibex in the French Alps. *Journal of Mammalogy*, 78(4): 1273–1281.
- Villesen P. 2007. FaBox: an online toolbox for fasta sequences. *Molecular Ecology Notes* 7(6): 965–968.
- Vuga S. 1972. Lovske trofeje na slovenskem. V: Vuga S. (ur.) *Lovske trofeje na slovenskem*, Lovska zveza Slovenije, Ljubljana: 368 str.
- Zakon o divjadi in lovstvu (ZDLov; Uradni list RS, št. 16/04, 120/06 – odl. US, 17/08, 46/14 – ZON-C, 31/18, 65/20, 97/20 – popr., 44/22 in 158/22).
- Zakon o ohranjanju narave (ZON). 1999. Uradni list RS, št. 96/04 – uradno prečiščeno besedilo, 61/06 – ZDru-1, 8/10 – ZSKZ-B, 46/14, 21/18 – ZNOrg, 31/18, 82/20, 3/22 – ZDeb, 105/22 – ZZNŠPP in 18/23 – ZDU-10
- ZGS. 2021. Smernice za upravljanje divjadi v Sloveniji v obdobju 2021–2030, ZGS, Ljubljana: 42 str.
- Zorn M., Smrekar A., Skoberne P., Šmuc A., Brancelj A., Dakskobler I., Poljanec A., Peršolja B., Erhartič B., Ferk M., Hrvatina M., Komac B., Ribeiro D., Rožič B., Volk Bahun M., Kladnik D., Kunaver J., Pavšek M., Ravnik J., Skoberne G., Strgar P., Zdešar A., Gabrovec M., Goričan Š., Juvan N., Mori N. 2015. Dolina Triglavskih jezer. URN:NBN:SI:DOC-RIVLTCML from <http://www.dlib.si>
- Zwitter Ž. 2015. Okolje na Kranjskem v 17. stoletju po Slavi vojvodine Kranjske. V: *Studia Valvasoriana*. Zbornik spreminjiv študij ob prvem integralnem prevodu Die Ehre Deß Hertzogthums Crain v slovenski jezik: 611–703.