

MESTERSÉGES ERDŐFELÚJÍTÁS KISEMLŐS KÖZÖSSÉGÉNEK SZÜNBIOLÓGIAI VIZSGÁLATA

Dr. Kalmár Sándor Flóris

Nyugat-magyarországi Egyetem, Vadgazdálkodási és Gerinces Állattani Intézet
University of West Hungary, Institute of Wildlife Management and Vertebrate Zoology
H-9400 Sopron, Ady Endre u. 5., Hungary
e-mail: otislife@emk.nyme.hu

KULCSSZAVAK: kisemlősök, elevenfogó csapdázás, erdei élőhely, mesterséges erdőfelújítás, populációdinamika, ivararány, populációmodellezés, *Apodemus flavicollis*, *Microtus agrestis*, *Clethrionomys glareolus*;

KEY-WORDS: small mammals, live trapping, CMR-technic, forest habitat, reforestation, population dynamics, sex ratio, population models, *Apodemus flavicollis*, *Microtus agrestis*, *Clethrionomys glareolus*;

ABSTRACT

KALMÁR, S.: ECOLOGICAL STUDY OF SMALL MAMMAL COMMUNITIES IN A REFORESTATION AREA. The afforestation studied by the author is situated on one of the western points of the Sopron-mountains. In the course of the surveys applying the CMR technique the trapping animals received individual marking. During the 3 year observation period the research (12 000 trapping-nights) resulted in 3282 captures and 1673 recaptures. A total of 12 different small mammal species were recorded. The dissertation provides evidence for the fact that a stable stock of field vole (*Microtus agrestis*) lives in the Sopron-mountains. The author analyses the environmental factors affecting the individual populations, as well as the concrete impacts thereof on the dynamics of populations and on their patterns in space and time. The research surveys also the effects of the "live etiological factors", that play an important role in the regulation of populations, which has been so far an undiscovered subject in the field of the ecological surveying of small mammals.

1. BEVEZETÉS

Környezetünk védelme, természeti értékeink megőrzése napjainkban társadalmi-gazdasági életünk meghatározó részévé vált. A megvalósítható védelem alapkövetelménye ugyanakkor a körülöttünk zajló folyamatok minél teljesebb feltárása, ismerete. A globális környezeti változásoknak a közösségek összetételére és dinamikájára kifejtett hatását csak hosszú távú kutatásokkal tárhatjuk fel. Fontos tudnunk, hogy egy adott élőhelyen a populáció egyedei milyen térbeli eloszlást mutatnak, az aggregálódás, illetve az egyedek szegregációja hogyan függ az élőhelyek minőségétől, a populációk denzitásától. Az ökológiai elméletek alapigazságai közé tartozik, hogy a különböző állatfajok képesek megtalálni és kiválasztani a számukra legmegfelelőbb élőhelyet, ennek a helynek a kiválasztására pedig hatással lehet más, hasonló igényekkel rendelkező fajok jelenléte vagy épp hiánya az adott területen. Az élőhely választás folyamata ugyanakkor nehezen megfogható, de úgy tűnik, legalábbis a kisemlősök esetében, a megfelelő élőhely kiválasztásának képessége egyrészt örökölt másrésztől tapasztalat útján tanult képesség (WECKER 1963).

Erdeink degradáltságának mértéke folyamatosan nő, az eredeti élőhelyek kisebb területekre szabdálódnak, az erdő-fragmentumok között újabb és újabb élőhely szigetek jönnek létre, amely mozaikosság meghatározza az itt élő közösségek összetételét.

A Soproni-hegység kiterjedt fenyveseinek köszönhetően időről időre nagymértékű szükárosításokat szenvedett el, amely az 1980-as évek végétől nagy területű egészségügyi termelésekhez vezetett (LAKATOS 1997). A tarvágásokat követő mesterséges erdőfelújítások felújulási ideje hosszú, ma átlag 7 év (BARTHA 2000), amely időszak alatt átmenetileg jellegzetes nyílt élőhely-foltok jellemzik a területeket. Ezek a nyílt vágásterületek olyan közösségeknek teremthetnek időszakos életteret, amelyek az eredeti állományokban nem találhatóak meg a számukra optimális élőhelyet, így tehát az erdő szempontjából kifejezetten hátrányos, ilyen jellegű véghasználat (termőréteg elvesztése, erózió, lassú megújulás stb.) olyan életterek kialakulásához vezethet, mely sok növény és állatfaj számára kifejezetten optimálisnak nevezhető.

A konzervációbiológia és a biodiverzitás kutatása kapcsán az ilyen, egyes fajok, fajcsoportok szempontjából ökológiailag különösen optimális területek ("hot spot"-ok) fontosságára PRENDERGAST és EVERS HAM (1995) hívta fel a figyelmet. Regionális és lokális viszonylatban ezen területek kialakulása különleges felépítésüktől, készleteiktől valamint közösségeik, populációik interakcióitól függ.

A vizsgált mesterséges erdőfelújítás a Soproni-hegység egyik legnyugatibb pontján fekszik, s az egész hegységet átfogó előzetes transzekt-vizsgálataim alapján a térség – kisemlős közösségek számára – legoptimálisabb vágásterületének bizonyult. Jelen vizsgálattal képet kívánok alkotni az ilyen jellegű időszakos élőhelyek kisemlős-közösségeiről, azok faunisztikai jellemzőiről, rávilágítva ezen foltok ökológiai funkciójára, „zöld-folyosóként” értelmezhető szerepére.

Megvizsgálom az egyes populációkra ható környezeti faktorokat, azok konkrét hatását a populációk dinamikájára, illetve tér-idő mintázatára.

Többváltozós statisztikai módszerekkel modellezni kívánom a közösségek szabályozásában szerepet játszó tényezőket, melyek ismerete nagyban segítheti a fajok, és élőhelyek védelmét célzó törekvéseinket.

A populációk szabályozásában szerepet játszó „élő kóroki tényezők” vizsgálatával képet kívánok alkotni ezen faktorok létszámszabályozó hatásáról, amely a kisemlős-ökológiai vizsgálatok terén hiányterületnek számít. Eredményeim reményeim szerint egyrészt segítik a fent tárgyalt komplex folyamatok még teljesebb megismerését, másfelől hozzájárulnak a későbbi élvefogó-csapdázásos vizsgálatok okozta elhullások számának csökkenéséhez.



2. ANYAG ÉS MÓDSZER

2.1. A vizsgálati terület bemutatása

A vizsgálat mintaterülete a Soproni-hegység Ny-i határán, Soprontól légvonalban mintegy 10 km-re elhelyezkedő „Asztalfő” közelében fekszik, az osztrák-magyar határtól alig száz méterre (1. térkép). Erdészeti megnevezése **Sopron 180 erdőtag**. A terület legmagasabb tengerszint feletti magassága 554 m, lejtése 10°, fekvése északi. Az erdőterv szerinti rendeltetése *fokozottan védett természeti területen lévő erdő*. A termelési cél minőségi fatermelés, ugyanakkor a gazdasági korlátozás alapján a termelési technológia és a fatermesztés korlátozott. A távlati célállomány lucfenyőelegyes bükkös.

A terület 1996-ig lucfenyves állomány volt, azonban ezt szűkárósitás következtében letermelték. A vágásterület mérete 5,1 ha. A tarvágás évében az erdőrészt újra lett erdősítve bükk, vörösfenyő, illetve lucfenyő csemetével, majd 2001 márciusában a területen pótlást végeztek bükk (2000 db) és vörösfenyő (1000 db) csemetével. Az elegyarány 90% bükk, 5-5% vörösfenyő és lucfenyő, utóbbiak szálanként elegyítve. Jellemző talajtípusa agyagbemosódásos barna erdőtalaj, a termőréteg vastagsága mély, fizikai talajfélesége vályog.



1. térkép: A Soproni-hegység ortofotója (1999) az erdészeti területhatárok és az államhatár feltüntetésével

Map 1: Orthophoto of the Sopron-Hill, showing the study area (Sopron 180)

1. táblázat: Az asztalfői mintaterületen található növényfajok, és azok borítási értékei az erdősítés során ültetett fajok kivételével (+: szálankénti előfordulás)

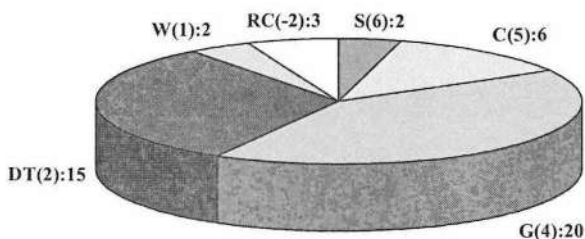
Table 1: Plant species and their dominance (%) in the study area in Asztalfő

Tudományos név	Borítási érték (%)	Szociális magatartás típus	Életforma
Fafajok			
<i>Betula pendula</i>	1	C(5)	MM-M
<i>Pinus sylvestris</i>	+	C(5)	MM
<i>Populus tremula</i>	+	G(4)	MM-M
<i>Salix caprea</i>	1	DT(2)	M
Cserjefajok			
<i>Sambucus nigra</i>	1	DT(2)	MM-M
<i>Sambucus racemosa</i>	+	G(4)	M(MM)
<i>Rubus fruticosus</i>	7	DT(2)	H-N
<i>Rubus ideaeus</i>	3	DT(2)	N
Lágyszárúak			
<i>Actaea spicata</i>	+	G(4)	H
<i>Aegopodium podagraria</i>	+	C(5)	H(G)
<i>Ajuga reptans</i>	+	DT(2)	H-Ch
<i>Asperula odorata</i>	1	C(5)	G
<i>Calamagrostis epigeios</i>	65	RC(-2)	H
<i>Cardamine impatiens</i>	+	G(4)	TH(Th)
<i>Carex digitata</i>	+	G(4)	G
<i>Carex divulsa</i>	+	G(4)	G
<i>Carex pilosa</i>	2	C(5)	H
<i>Carex sylvatica</i>	+	G(4)	H
<i>Cirsium arvense</i>	+	RC(-2)	G
<i>Cirsium vulgare</i>	+	W(-1)	TH
<i>Dentaria bulbifera</i>	+	G(4)	G
<i>Fragaria vesca</i>	+	G(4)	H
<i>Galeopsis pubescens</i>	+	G(4)	Th
<i>Galium aparine</i>	+	W(1)	Th
<i>Geranium robertianum</i>	1	DT(2)	Th
<i>Glechoma hederacea</i>	+	DT(2)	H(Ch-G)
<i>Hypericum perforatum</i>	+	DT(2)	H
<i>Juncus effusus</i>	2	DT(2)	H
<i>Laminum maculatum</i>	+	DT(2)	H(Ch)
<i>Lapsana communis</i>	+	DT(2)	Th(TH)
<i>Lathyrus vernus</i>	+	S(6)	H
<i>Lysimachia punctata</i>	+	G(4)	H
<i>Majanthemum bifolium</i>	+	G(4)	G
<i>Milium effusum</i>	+	G(4)	H
<i>Mycelis muralis</i>	+	G(4)	H
<i>Myosoton aquaticum</i>	+	DT(2)	Th-TH
<i>Oxalis acetosella</i>	+	C(5)	H(G)
<i>Polygonatum multiflorum</i>	+	G(4)	G
<i>Pteridium aquilinum</i>	5	DT(2)	G
<i>Pulmonaria officinalis</i>	+	G(4)	H
<i>Scrophularia nodosa</i>	+	G(4)	H
<i>Senecio nemorensis</i> ssp. <i>fuchsii</i>	+	G(4)	H
<i>Stachys sylvatica</i>	+	G(4)	H
<i>Stellaria nemorum</i>	+	S(6)	H
<i>Traxacum officinale</i>	+	RC(-2)	H
<i>Urtica dioica</i>	2	DT(2)	H
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	DT(2)	H-Ch
<i>Viola sylvestris</i>	+	G(4)	H

2.1.1. A mintaterület növényzeti jellemzői

A vágásterületen a csemeték növekedése lassú ütemben indult, amely többek közt a telepítést követő évek szárazságával is magyarázható. Az erdősités sikerének érdekében 2001 májusában, majd 2002 júliusában ápolást végeztek, amelyek átmenetileg jelentősen átforgalmazták a terület lágyszárú borítását.

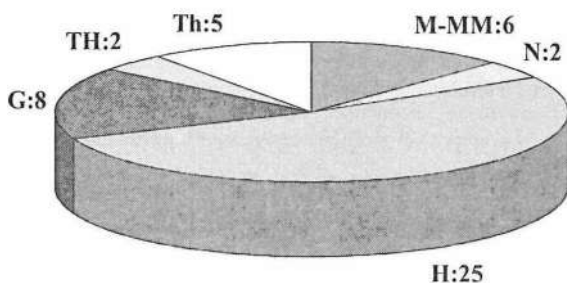
A minta-kvadrátban előforduló növényfajokat, azok borítási-, illetve egyéb cönológiai adatait az **1. táblázat** tartalmazza. A táblázatban szereplő értékek alapján az **1. ábra** a Borhidi-féle szociális magatartástípusok (BORHIDI 1993) alapján osztályozza a terület növényfajait. A kategória után zárójelben szereplő szám az adott magatartástípusba sorolható fajok természetességi értékét jelenti (HORVÁTH *et al.* 1995), míg a kategória után a mintaterületen előforduló fajok számát tüntettem fel.



1. ábra: A mintaterületen előforduló növényfajok szociális magatartás típusok szerinti csoportrészesedése

Figure 1: Social behaviour types of found plant species in the study area

- S(6): specialisták, szűk ökológiájú stressz-tűrők; C(5): természetes kompetitorok;
 G(4): generalisták, tág ökológiájú stressz-tűrők; DT(2): zavarástűrő növények;
 W(1): honos gyomfajok; RC(-2): a honos flóra ruderalis kompetitorai



2. ábra: A mintaterület növényfajainak megoszlása életforma alapján

Figure 2: Life forms of found plant species in the study area

- MM: mega-mesophanerophyta (fák), M: microphanerophyta (cserjék), N: nanophanerophyta (félcserjék, törpecserjék), H: hemikryptophyta (évelő lágyszárúak, törzszás, tősarjas vagy földbeli hajtásokkal), G: geophyta (évelő lágyszárúak, gumós, hagymás, gyöktörzses növények), TH: hemitherophyta (kétéves növények), Th: therophyta (egyéves növények)

2.1.1.1. Életforma-spektrum

Az 1996-ban letermelt vágásterület a csapdázások vizsgálatok megkezdésekor 5 éves volt. Az élő fajok aránya nőtt, így az egyéves fajok fokozatosan kiszorultak a vágásterületekről, helyüket élő lágyszárúak foglalták el. Egyre nagyobb számban fa- és cserjefajok is megjelentek. A fenti folyamatok a szukcesszió előrehaladott állapotára utalnak (2. ábra).

2.2.1.2. A szociális magatartás típusok megoszlása

Az erdei vágásterületekre általánosan jellemző a zavarástűrő fajok magas aránya. A mintaterületen azonban nem ez a fajcsoport dominált, hanem főként generalisták, ami szintén a szukcesszió előrehaladott állapotára utal, illetve a vágásterülettel határos erdők közelségét, és azok viszonylagos zavartalanságát jelzi. A honos flóra gyomjainak és ruderalis kompetitorainak fajszáma kevés, bár a vágásterületen egyelőre nagy borítással szerepeltek, különösen a siskanád tippán. A természetes pionírok csoportja már eltűnt a területről. Az egyes csoportok százalékos megoszlását az 1. ábra szemlélteti.

2.1.1.3. Természetesség

A természetes kompetitorok és generalisták nagy száma pozitív, emellett specialisták is megjelennek. A honos flóra gyomjainak és ruderalis kompetitorainak fajszáma kevés, a területen nem fordulnak elő agresszív tájidegen kompetitorok. Ilyen – a Soproni-hegység vágásterületeire jellemző – tájidegen faj pl. a keresztlapu (*Erechtites hieracifolia*), amely a csapdázási területen nem volt fellelhető. Sok bükkösre, gyertyános tölgyesre jellemző faj fordul elő, ezek a békabogyó, szagos müge, bükk sás, erdei sás, fűtös salamonpecsét, hagymás fogasír, és az árnyékvirág. A terület déli része nedvesebb, melyet a békaszittyó, a csalán és a sasharaszttal jelenléte jelez. A nyílt terület és az erdő találkozásánál kialakuló szegélyzóna fajgazdagabb, mivel a szukcesszió ezen stádiumában a minta-kvadrát közepén az élőlők többé-kevésbé homogén foltot alakítanak ki. A vágásterületek első és második évében megfigyelhető fajgazdagság, amely főleg a természetes zavarástűrő egyéves fajok tömeges jelenlétének köszönhető, a felvételezés időpontjában már nem tapasztalható. Természetességi értékszám: 148, ami utal a terület nagyfokú természetességére.

2.1.1.4. A területre jellemző foltosság

A csapdázási terület két összefüggő erdőrészlet között elhelyezkedő, tarvágást követő mesterséges erdőfelújítás. Keleti oldalról öreg bükkös szegélyezi, míg a nyugati szélén ugyancsak öreg elegyes állomány (bükk, lucfenyő, vörösfenyő) található. Északi oldalon egy fiatalabb állomány, elegyes bükkös húzódik. A nyugati oldal irányából megerősödött természetes újulat (bükk) jelenik meg, a szegélyterületekre jellemző, dominánsan szedres-foltokkal. (3. ábra). A csapdaháló D-K-i sarkában évről évre megújuló sasharaszttal tőri meg az egyébként homogénnek mondható jellemzően siskanádas lágyszárú társulást. A területre jellemző az erősen tagolt felszín, kifordult tuskók, ledöntött fák (1. kép), illetve a gyökérzetek helyét jelző, sok esetben több mint 1 m mély gödrök jelenléte. A hasonló jellegű

élőhely a kismilősök számára kifejezetten ideális, minden faj megtalálja a számára megfelelő étletteret, búvóhelyet, illetve táplálékokat.

A 3. ábra a területen általam elkülönített legjellegzetesebb élőhely-foltokat szemlélteti, amelyeket az egyes fajok területhasználatát vizsgáló fejezetben (3.5.1. fejezet), elkülönülő mikrohabitat foltokként tárgyalok. Az egyes foltok fajösszetételét az alábbi felsorolás részletezi.



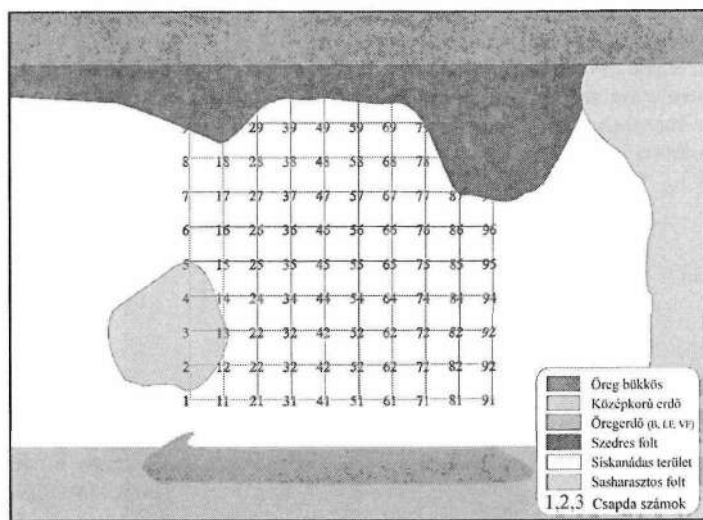
1. kép: A 83-as csapda környezete

Picture 1: Environment of the trap nr.83

Siskanád tippanos irtásrét: *Ajuga reptans*, *Betula pendula*, *Traxaacum officinale*, *Viola sylvestris*, *Calamagrostis epigeios*, *Laminum maculatum*, *Fragaria vesca*, *Galium aparine*, *Hypericum perforatum*, *Cirsium vulgare*, *Milium effusum*, *Majanthemum bifolium*, *Glechoma hederacea*, *Cirsium arvense*, *Lysimachia punctata*, *Rubus fruticosus*, *Rubus idaeus*, *Salix caprea*, *Sambucus nigra*, *Sambucus racemosa*, *Scrophularia nodosa*, *Veronica chamaedrys*, *Stellaria nemorum*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*;

Sasharasztos, nedves folt: *Juncus effusus*, *Myosoton aquaticum*, *Pteridium aquilinum*, *Urtica dioica*;

Szedres szegélyzóna: *Actaea spicata*, *Aegopodium podagraria*, *Asperula odorata*, *Cardamine impatiens*, *Carex digitata*, *Carex divulsa*, *Carex pilosa*, *Carex sylvatica*, *Dentaria bulbifera*, *Galeopsis pubescens*, *Geranium robertianum*, *Lapsana communis*, *Lathyrus vernus*, *Mycelis muralis*, *Oxalis acetosella*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria officinalis*, *Scrophularia nodosa*, *Senecio nemorensis* ssp. *fuchsii*, *Stachys sylvatica*, *Veronica chamaedrys*, *Viola sylvestris*;



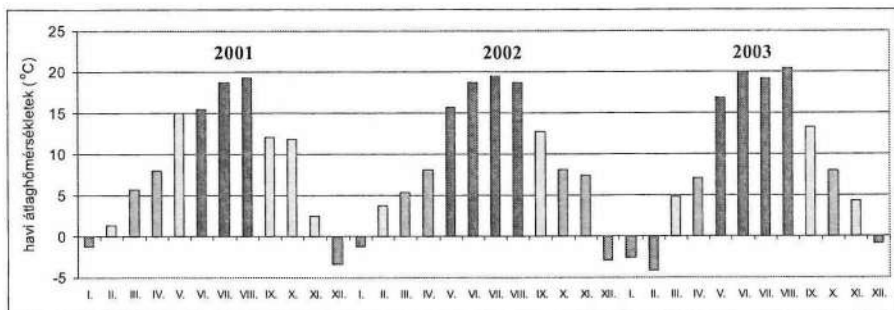
3. ábra: A terület légifelvétel segítségével készített foltterképe és a csapdaháló elhelyezkedése

Figure 3: Vegetation map of the study area showing the location of the trap-quadrat

2.1.2. A mintaterület éghajlati és hidrológiai jellemzői

Választott mintaterületünk, mint az Alpok keleti nyúlványának tekinthető Soproni-hegység legnyugatibb tája, mérsékelt hűvös, mérsékelt nedves éghajlatú. A hegység Ny-i oldalán való fekvése révén éghajlata szubalpin jelleget tükröz, döntően júliusban jelentkező csapadékmaximumot mutatva. Átlagos évi csapadékmennyiség 917 mm, évi középhőmérséklete 8,5 °C. Az erdészeti klímaosztályozás szerint az erdőrésztletet bükkös klíma jellemzi. A terület hidrológiája többlet vízhatástól független, így elsősorban a lehullott csapadékra utalt az erdőállomány.

A NYUGAT-MAGYARORSZÁGI EGYETEM ERDŐMÉRNÖKI KARÁNAK ERDŐFELTÁRÁSI ÉS VÍZGAZDÁLKODÁSI TANSZÉKE a Hidegvíz-völgy területén - mintaterületem közelében - meteorológiai állomást üzemeltet (KUCSARA 2003). Az állomás adatai alapján a vizsgált időszakra vonatkozóan az alábbi eredményeket kaptuk.



4. ábra: A terület havi középhőmérséklet adatai a vizsgált időszakban

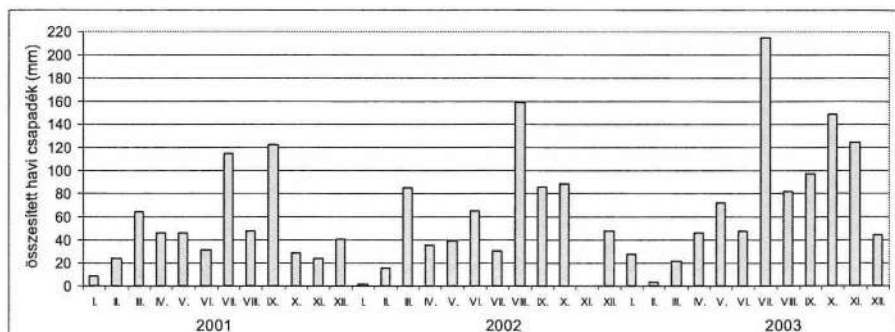
Figure 4: Mean temperature data of the study area during the observed period

A 4. ábra szemlélteti a terület havi középhőmérséklet adatait. Jól látható, hogy a 2003-as év mutatkozott a legmelegebbnek, ugyanakkor a 2002-2003-as tél volt a legkeményebb a hőmérsékleti adatok tekintetében.

A havi csapadékmennyiségek összegzett adatairól az 5. ábra számol be. A csapadék tekintetében is a 2003-as év mutatott különbséget az előző kettővel szemben. A legcsapadékosabb hónapnak ebben az évben a Soproni-hegységre jellemző július hónap bizonyult, míg 2001-ben szeptember, 2002-ben augusztus hozta a legtöbb esőt.

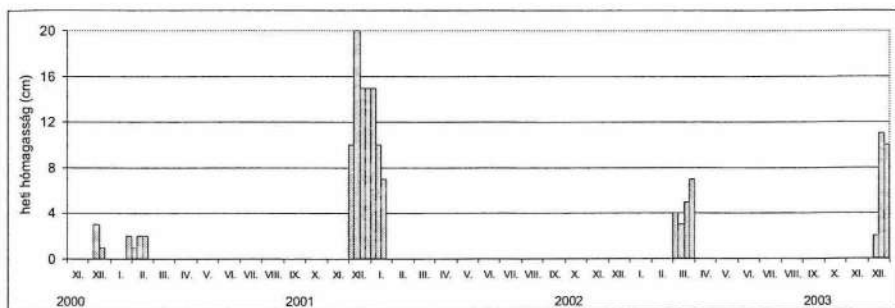
A kisémlős közösségek téli túlélése szempontjából fontos megvizsgálunk a terület hóborításának adatait. Nem csupán a hó abszolút mennyisége lehet meghatározó az egyedek túlélése szempontjából, hanem a hőmérséklet és hóborítás összefüggései (hótakaró maximális vastagsága, a hótakaró időperiódusának hossza, a hótakaró megolvadása és visszafagyása) is befolyásolhatják azt, ugyanakkor a hótakarónak a kritikusan hideg hónapokban védő szerep is tulajdonítható. A 6. ábra a vizsgált időszakban - heti rendszerességgel mért adatokat feldolgozva - mutatja a terület hóborítás értékeit.

A hómagasság tekintetében, a hőmérsékleti adatokkal szemben a 2001-2002-es tél bizonyult a legerősebbnek, míg a leghidegebbnek mutatkozó 2002-2003-as télen a hóval borított időszak jóval később, csak márciusban volt jellemző.



5. ábra: A terület havi összesített csapadékmennyiségei adatai a vizsgált időszakban

Figure 5: Monthly cumulative precipitation data of the study area during the observed period



6. ábra: A terület hóborítás értékei 2000-2003-ig

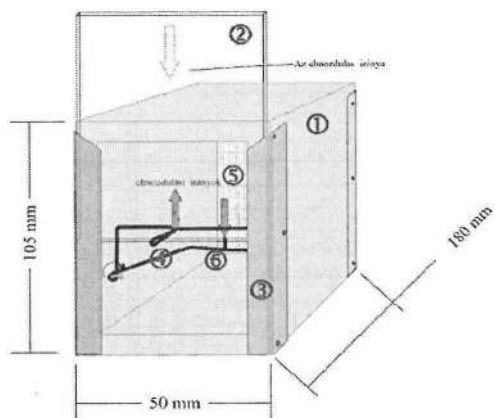
Figure 6: Monthly snow depth data of the study area between 2000 and 2003

2.2. Csapdázási metodika

2.2.1. Az élvefogó csapda felépítése

Az állatok befogásához fából készült élvefogó csapdákat használtam, amelyek használatát HORVÁTH *et al.* (1996) tesztelte. Az általam gyártott csapdák (7. ábra) ötvözték a korábban használt fa-, illetve műanyag csapdák (HORVÁTH 1996) előnyeit. A korábban felül elhelyezett üveglap a csapda hátsó végére került, így könnyebb kezelhetőséget (becsalizás, állatok kivétele), egyszerűbb gyártási technológiát eredményezett, másrészt az így kialakult alagút jellegű környezet az állatok által is jobban elfogadhatónak bizonyult, mint az üveglap alatt elhelyezett csalétek.

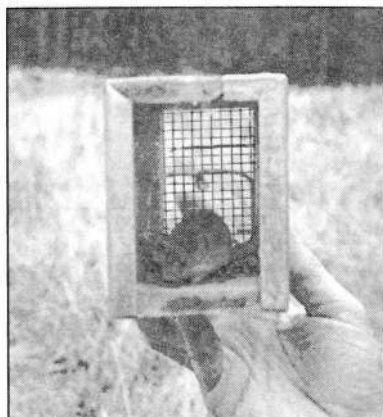
Az általánosan elterjedt, elől-hátul üveglapot alkalmazó csapdák használatakor a hajnali ellenőrzések során indokolatlanul magas mortalitást tapasztaltam, főként párás időben, mivel az üveglap és a vasalat találkozásánál kialakuló vékony vízréteg légmentesen elzárta a csapda szellőzését, így az állatok gyakran megfulladtak. A problémát a hátsó (tehát nem a lecsapódó) üveglap fémhálóra való kicserélésével (2. kép) oldottam meg, amely állandó szellőzést biztosított az állatok számára, így gyakorlatilag megszűntek a fulladásos elhullások.



7. ábra: Az általam használt fa-csapda felépítése

Figure 7: Drawing of the wood trap

- 1.) fa csapdatest, 2.) felhúzható üveglap, 3.) lemezszín vasalat 4.) drót billenőszervezet 5.) kivethető drótháló, 6.) csalitüske;



2. kép: Csapda a dróthálával

Picture 2: Trap with the wire-nest

2.2.2. A csapdaháló kihelyezése

A kijelölt mintaterületen 10 x 10-es, egymástól 10 m-re lerakott csapdákból álló 1 ha-os csapdahálót, kvadrát módszerrel csapdáztam. A csapdaháló pontos elhelyezkedését a 3. kép szemlélteti. Jól látható a légifelvétel, hogy a minta-kvadrát mindkét vége eléri a vágásterület széleit, így a csapdázás során nyert adatok jól szemléltetik az egyedek szétterjedésének folyamatait. A hároméves monitoring időszak alatt a csapdák helye állandó volt. Csalétekként szalonnát, répát, valamint növényi olajjal megkevert gabona magvakat

használtam. Napközben a csapdák élesre állított állapotban voltak, ennek köszönhetően napi kettő (7³⁰, ill. 18⁰⁰ órai kezdettel), periódusonként pedig kilenc ellenőrzést végeztem.

Mindhárom vizsgálati évben nyolc, egyenként 5 éjszakás (hétfő estétől szombat reggelig) periódusban csapdáztam áprilistól decemberig, így 100 csapdával számolva összesen 12 000 csapdaéjszaka adatait dolgozhattam fel.



3. kép: Az egyes csapdapontok pontos elhelyezkedése a mintaterületen

Picture 3: Orhophoto of the study area, showing the exact trap locations

2.2.3. A megfogott állatok adatfelvétele

A kézbe került állatok jelölésére az első lábujjperc eltávolítását alkalmaztam (BEGON 1979), ami egyedi jelölést biztosít és az állat a fogási története során mindig azonosítható. A csapdázások során feljegyzésre került az állat neme (nőstényeknél a graviditást ill. a laktálást is feltüntetve), kora, tömege, szükség esetén egyéb fontos testmértelei (farokhossz, talphossz) egyéni kódja, illetve a csapda száma. A kort testtömeg és küllemi bélyegek alapján különítettem el, amihez HAITLINGER (1962) és ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA (1973) munkáját használtam fel.

2.3. Az elhullott egyedek diagnosztikai vizsgálata

A csapdában talált tetemeket felboncoltuk. A boncolást megelőzően a tetemek külső vizsgálata történt, aminek során megvizsgáltuk a köztakarót, valamint a külső testnyílásokat. Ezt követően megnyitottuk a hasüreget és megvizsgáltuk a lépét, majd a teljes

emésztőkészülék vizsgálata következett. Az állatok kondícióját a vesekörüli zsírszövet mennyiségének megítélésével határoztuk meg, majd megvizsgáltuk a veséket, valamint a húgy-, és nemi szerveket. A légzőkészülékkel együtt távolítottuk el a mellüregből a szívet is, amelyeket szintén megvizsgáltunk.

A kisemlős tetemek elváltozást mutató szerveiből 8%-os neutrális formaldehid-oldatban mintákat rögzítettünk kórszövettani vizsgálat céljából. A mintákat megfelelő előkészítés után paraffinba ágyztuk, majd metszeteket készítettünk. A metszeteket hematoxin-eozin eljárással festettük meg. A mikroszkópos képekről felvételeket készítettünk a mikroszkópra szerelt kamera segítségével. Az állatok garat üregéből és lépéből véres agar és drigalski táptalajokon, 24 órán keresztül 37 °C-on baktériumtenyésztést végeztünk. Az izolált baktériumokat a telep morfológiája, a növekedés, illetve a festődés (Gram) alapján azonosítottuk be genus szintig.

2.4. A fogási adatok feldolgozásának módszerei

2.4.1. A terület kisemlős faunájának értékelése

A területen az összes megfogott kisemlős faj fogási paramétereit adatbázisba foglaltam, amelyhez a Windows Access programját használtam. Valamennyi mintavételi területen meghatároztam a rovarevők (*Insectivora*) és rágcsálók (*Rodentia*), valamint a két renden belül a genusok %-os arányát. A terület kisemlős-közösségének jellemzéséhez kiszámítottam a mintaterület évenkénti SHANNON-WEAVER (1949) diverzitását:

$$H(S) = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i,$$

ahol p_i az i -edik faj egyedszámának aránya a mintában, S pedig a fajok száma. A diverzitás számításával párhuzamosan az egyenletességet is meghatároztam a:

$$J = \frac{H}{\ln S}$$

képlet szerint, ahol H a minta diverzitása, S pedig a fajsza (PIELOU 1975). A diverzitások összehasonlítására t -tesztet, valamint a Rényi-féle képlet felhasználásával diverzitási rendezést alkalmaztam (TÓTHMÉRÉSZ 1997). A számításokhoz a NuCoSA 1.0 programcsomagot használtam (TÓTHMÉRÉSZ 1994).

2.4.2. A populációdinamika feldolgozásának módszerei

Az adatbázisban tárolt fogási adatokat a Manly-Parr-féle fogásnapár módszer szerint elemeztem. Az első megfogás alkalmával az állatok X , a visszafogott egyedek Y jelet kaptak. Ha az első fogás és a visszafogás között az állatot nem fogtuk meg, de feltételezhetően jelen volt a populációban, akkor Z jelet kapott. Ennek alapján megadtam a "minimum ismert egyedszám" ("minimum number alive" = MNA) havi értékeit. (PETRUSEWICZ és ANDRZEJEWSKI 1962, KREBS 1966, BOONSTRA és KREBS 1978, HALLE 1991). Az MNA-trendeket zárt populációs modellekkel pontosítottam.

2.4.3. A populációk térbeli mintázatának feldolgozása

A populáció egyes egyedei által használt csapdákat, mint mintavételi egységeket tekintve, a különböző csapdákból megfogott egyedek száma alapján havonta számoltam a Lloyd-féle "átlagos zsúfoltsági indexet" (Index of Mean Crowding"=IMC) (LLOYD 1967):

$$m^* = m + \left(\frac{s^2}{m} - 1\right)$$

ahol s^2 a minta varianciája és m a kvadrát valamennyi csapdáját tekintve az adott faj egyedeinek átlagos fogásszáma, vagyis

$$m = \frac{N}{n},$$

amely képletben N a faj adott csapdázási hónapban megfogásra kerülő egyedeinek száma és n a mintavételi kvadrát csapdászama. Ha az eloszlás megfelel a Poisson-eloszlásnak, akkor a s^2/m hányados értéke 1, azaz $m^* = m$. Az átlagos csoportosulás és az átlagos denzitás hányadosaként minden csapdázási hónapra megadtam a Lloyd-féle "foltosság" (patchiness) értékét is:

$$\frac{m^*}{m}$$

Ha a hányados értéke 1, az egyedek eloszlása véletlenszerű. Ha a foltosság értéke 1-nél nagyobb, akkor a populáció egyedei aggregátságot, ha 1-nél kisebb, szegregátságot mutatnak. A kapott értékeket a Spearman-féle rangkorreláció (ZARR 1996) segítségével hasonlítottam össze az MNA adatokkal.

2.4.4. A populációk fogási adatainak közösségszintű értékelése

Az egyes fajok tér-idő mintázatának egymásra gyakorolt hatását megvizsgáltam a nagyobb számban kézrekerült rovarevő, és rágcsáló fajok esetében. Kiszámítottam a kvadrát teljes területére vonatkozó csapdahasználati, azaz térbeli átfedési indexet.

Az indexet a valós és elméleti átfedés arányaként kaptuk meg (METZGAR és HILL 1971), ahol a valós átfedési érték két faj által közösen használt csapdák aránya a kvadrátban található összes csapdához viszonyítva. Az elméleti vagy számított átfedés egy fajpár esetében úgy számítható ki, hogy először meghatározzuk az egyes fajok által használt csapdák arányát a kvadrát teljes csapdaszámához képest, majd a kapott értékeket összeszorozzuk. Ez az elméleti érték az adott fajpár által potenciálisan közösen használt csapdák arányát adja meg. A valós és elméleti értékeket χ^2 -próbaival hasonlítottam össze. Az átfedési-index értéke az asszociátság fokát jelzi, azaz ha értéke <1 , akkor a fajok kerülnek egymást, szegregálódnak, ha >1 , a fajok között pozitív asszociátság van, vagyis tömörülnek. Az 1-es véletlenszerű elhelyezkedésre utal.

Az együtt-előfordulási indexet ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA *et al.* (1989) munkája szerint:

$$S_{AB} = n_{AB} / \frac{n_A \cdot n_B}{N}$$

képlet alapján, amelyben n_{AB} azon mintahelyek (csapdák) száma, ahol A és B faj együtt fordult elő, n_A csak az A, n_B csak a B faj által használt csapdák száma, N pedig a minta teljes száma.

2.4.5. A populációk létszámszabályozására ható faktorok vizsgálata a fogási adatok modellezése révén

A populációk modellezését HORVÁTH és WAGNER (2000, 2003) nyomán a MARK programmal végeztem. A MARK egy rendkívül nagyméretű ugyanakkor rugalmas és átfogó adatfeldolgozó program, amely rengeteg különböző opcióval, technikai valamint elméleti kifinomultsággal rendelkezik. Gyakorlatilag átfogja a megjelölt egyedek elemzésére használatos összes módszert, beleértve számos új megközelítést amelyek csak az utóbbi évtizedekben jelentek meg. Ahogy LEBRETON *et al.* (1992) nagy részletességgel leírta, a MARK visszafogás adatainak elemzése túlnyomórészt a modellválasztáson alapszik. A különböző modellek közül való választás során gyakran két különálló, de egyformán fontos feladatot kell elvégeznünk. Először is az adatok számára legmegfelelőbb modell kiválasztásával hozzájuthatunk a legjobb becslőkhöz mind a túlélési-, mind a visszafogási arányok tekintetében. Másodsorban, vitathatóan ugyan, de a modell-választás hipotézis-tesztelés válósul meg. Ennek publikálása óta eltelt idő alatt azonban néhány fontos paradigma-váltás ment végbe a hipotézis-tesztelés valamint a modell-választás viszonylagos szerepét illetően, és ez mind a mai napig vita tárgyát képezi. A MARK bizonyos tekintetben azonban egy hibrid eszköz, amivel – tartozunk bármelyik „táborhoz” is – gyorsan és könnyedén választ kaphatunk kérdéseinkre, tekintet nélkül „filozófiai nézeteinkre”.

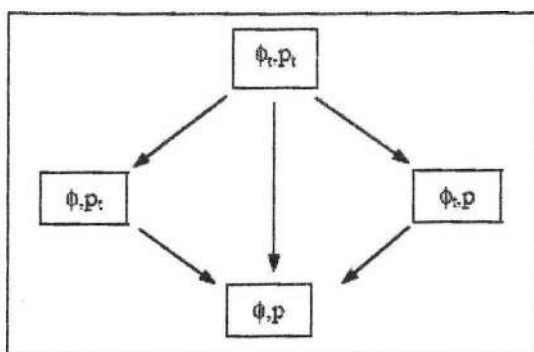
Mivel jelen tanulmányban számos probléma vizsgálatát a MARK program segítségével végeztem, fontosnak tartom, hogy néhány alapvető dolgot ismertessek a program működésével, populáció-modellekkel kapcsolatban. A legfontosabb megállapítás, amely a modellekre általánosan igaz, hogy a legtöbb paraméterrel bíró modell ($\Phi_t P_t$), rendelkezik a legkisebb devianciával. Továbbá minél több paraméterrel rendelkezik a modell, annál nagyobb lesz a modell rugalmassága, és annál jobban lesz képes illeszkedni az adatokhoz (minél jobban illeszkedik annál kisebb a modell devianciája). A sok-paraméteres modellnek azonban „ára” van, ami a paraméter becslők precizitásának csökkenésében mutatkozik meg. Ez az „ár” a kulcs az AIC-érték (*Akaike's Information Criterium*) tökéletes megértéséhez (AKAIKE, 1973, 1985), amely tulajdonképpen „megbünteti” a sok-paraméteres modellek jobb illeszkedését, azáltal hogy csökkenti magának a becslőknek a pontosságát. A kérdés tehát nem más mint az, hogy miként tudunk megfelelő kompromisszumot találni a kettő között. A válasz az AIC-értékben rejlik, amely kiváló eszköznek bizonyult arra, miként lehet optimális egyensúlyt teremteni az illeszkedés és a precizitás kettőssége között. A modell adatsorhoz történő illeszkedését a modell-valószínűség (*modell likelihood*) jelzi. Minél kisebb a valószínűség, annál jobb az illeszkedés. Minél szélesebb körű a paraméterek mennyisége, annál kisebb a modell pontossága. Ennek értelmében a modell AIC értéke a következőképpen határozható meg:

$$AIC = -2\ln(L) + 2K$$

Ahol L a modell-valószínűséget, K pedig a paraméterek számát jelöli. Következésképpen, ha a modell illeszkedése nő, a valószínűség csökkeni fog, és adott mennyiségű paraméter esetében az AIC értéke is csökkenni kezd. Ahogy K emelkedik, a valószínűség csökken, de ez kiegyensúlyozásra kerül azáltal, hogy hozzáadunk $2K$ -t „büntetés” gyanánt. A MARK által megadott AIC értékek valójában ennek a képletnek egy módosításán alapulnak – igazolva a különbségeket az effektív minta méretben (N) és az illeszkedés hiányában (c). Az AIC értéket a modell-valószínűség negatív logaritmusának kétszerese, valamint a paraméter mennyiség kétszeresének összegéként írhatjuk le:

$$QAIC_c = \frac{-2\ln(L)}{c} + 2K + \frac{2K(K+1)}{M-K-1}$$

A MARK program eredményeinek megértéséhez az első lépés annak megállapítása, amely modellek *nested*-ek*. Az általam készített ábrákon (3.4.2. fejezet) a *nested* modellek nyíllal vannak összekapcsolva (8. ábra). A nyilak iránya azt jelzi, hogy az adott modell melyik modellbe alakítható át. Bármely két *nested* modell összehasonlítható statisztikailag, a valószínűségi arány teszt (Likelihood Ratio Test, vagy LR-teszt) segítségével. Ahogy LEBRETON *et al.* (1992) leírta, ha feltesszük, hogy egy redukált (kevesebb paraméterrel ellátott) modell kielégítő, a deviancia béli különbség két *nested* modell között úgy oszlik el, mint χ^2 -próba n szabadságfokon, ahol n a paraméterek számának különbsége a két modell között.

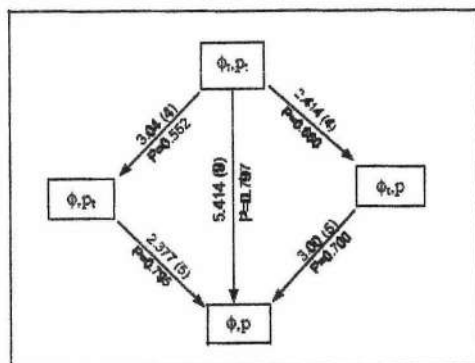


8 ábra: A populációs modellek ábrázolása a MARK program segítségével

Figure 8: Imagery of population models using the MARK software

A következő ábrán (9. ábra) a *nested* modellek deviancia különbségei, valamint a paraméterek mennyisége közti eltérés figyelhető meg. E különbség szignifikanciája megbecsülhető bármely standard χ^2 táblázat segítségével, amelyet én a MARK program segítségével kalkuláltam. Szignifikáns különbség modellek közt két dolgot jelent: (1) a paraméterek számának csökkenésével jelentős a deviancia növekedése, olyannyira hogy a csökkentett modell (kevesebb paraméterrel rendelkező modell) jelentősen rosszabbul illeszkedik, valamint, (2) hogy a számításba vett paraméterek szignifikáns variációt eredményeznek az adatsorban, más szóval, egy sajátos változó szignifikanciájának kipróbálása történik a modellben.

* *nested* modellek: azon modellek, amelyek egymásba közvetlenül átalakíthatók (nem rendelkeznek 1-nél több független változóval)



9. ábra: A *nested* modellek devianciája és paramétereinek száma közti összefüggések ábrázolása a MARK programmal

Figure 9: Deviance of the nested models and their connection with the number of parameters

Eredetileg, a fogás-visszafogás analízisét olyan paraméterek becslésének igénye motiválta, mint a **túlélési arány** vagy a **populáció méret**. Mindazonáltal a biológusok gyakran nem is annyira a paraméterek pontos számbeli értékeire kíváncsiak, hanem inkább különböző csoportok (pl.: hím vs. nőstény) egy vagy több paraméterére vonatkozó időben változó különbségeinek felmérésére. A MARK egyik erőssége, hogy könnyedén képes összehasonlításokat végezni különböző csoportösszetételek esetében is.

A 3.4.2.4. fejezetében a kor és ivar csoportok vizsgálatának példáját ismertetem. Az első kérdés amelyre választ kerestem, hogy változik-e a túlélés attól függően, hogy melyik csoporthoz tartozik az adott egyed, illetve változik-e ennek mértéke az idő függvényében (esetemben az egyes hónapok között), esetleg mindkettő hatással van-e a túlélésre. Az ezekre adott válaszok fogják meghatározni a túlélési és visszafogási paraméterek index értékeit. A **10. ábra** árnyékolt oszlopai azt jelzik, hogy a túlélésben a különböző csoportok közt, de a változó alsó index, a ϕ_{ij} esetében jelzi, hogy a túlélés az idő során eltérően alakulhat (LEBRETON *et al.* 1992).

cohort	ϕ_1	ϕ_2	ϕ_3	ϕ_4	ϕ_5	ϕ_6
1	1 → 2 → 3 → 4 → 5 → 6 → 7					
2		2 → 3 → 4 → 5 → 6 → 7				
3			3 → 4 → 5 → 6 → 7			
4				4 → 5 → 6 → 7		
5					5 → 6 → 7	
6						6 → 7

10. ábra: Korcsoportok túlélésének vizsgálata a MARK programmal

Figure 10: Analysis of survival of age-groups, using the MARK software

A MARK program a paraméter vagy modell struktúra-mátrix létrehozásának érdekében lemásolja a fenti ábra szerkezetét és a dimenzióit, majd behelyettesíti a Φ_i értékeket egyszerű számtani index táblázzal; Φ_1 helyett egyszerűen 1, Φ_2 helyett pedig 2 jelenik meg és így tovább. Így végül a korábbi (fenti) ábra egy 1-től 6-ig tartó háromszögű mátrix formájában válik láthatóvá (11. ábra).

1	2	3	4	5	6
	2	3	4	5	6
		3	4	5	6
			4	5	6
				5	6
					6

11. ábra: Egyszerűsített paraméter-mátrix

Figure 11: Simplified parameter-matrix

Ez a „háromszög-mátrix” (*Parameter Index Matrix* - PIM) mutatja meg, hogy a MARK miként tárolja a túlélés tekintetében fellépő idő változásának megfelelő modell struktúrát, „csoportthatás” nélkül (LEBRETON *et al.* 1992).

A PIM egyik rendkívül hasznos vizuális eszköze, a Parameter-index táblázat segítségével könnyen képet kaphatunk arról, hogy a MARK milyen paraméter indexet használ az aktuális modell esetében a különböző csoportok és paraméterek tekintetében. A program munkafelületét bemutató grafikonon látható, hogy mennyi és milyen paraméter csoportot vesz alapul az aktuális számítás. Az alsó index mentén maga a paraméter index látható, a vertikális tengely mentén pedig a paraméter és csoport címkék találhatók. A függőleges szaggatott vonalak az egyes mintavételi időszakokat jelölik, melyek esetében mindig az egyes hónapokat jelentették. A Paraméter Index Táblázat tehát lehetőséget nyújt a modell struktúrájának gyors meghatározására paraméter indexekben kifejezve, mindazon által számos egyéb funkcióval is rendelkezik.

A fent tárgyalt, nyílt modellek mellett a populácók egyedszámának (MNA) pontosítására OTIS-féle zárt modelleket alkalmaztam (3.4.1. fejezet). A multi-nominális megközelítést a biológusok és ökológusok széles körben alkalmazzák, köszönhetően a CAPTURE programnak (OTIS *et al.* 1978, WHITE *et al.* 1982, REXSTAD és BURNHAM 1991), amely zárt populációk elemzésével foglalkozik, fogás-visszafogás adatokat feldolgozva az OTIS-modell (1978) alapján. A CAPTURE program 10 becslőt foglal magába: a legnagyobb valószínűségű becslőket (MLE) az M_0 , M_i , M_b és az M_{bh} modelleket felhasználva, egy másik MLE-t az M_{th} modellel felhasználva, a Chao-féle becslőt az M_{th} modell alapján (CHAO *et al.* 1992), a Chao-féle becslőt az M_i modell alapján, az ún. Jackknife-ot a M_h modell alapján (BURNHAM és OVERTON 1979), Chao M_h alapján számított becslőjét, és a „generalized removal” becslőt az M_0 , M_b , M_h , M_{bh} modellek együttes számításával (POLLOCK és OTTO 1983). A CAPTURE programban nincs kidolgozott becslő az M_{bh} modellre. A program azonban rendelkezik egy lineáris diszkriminancia elemzővel, amely a minta adatai alapján kiválasztja a megfelelő modellt. Az adathalmaz alapján tehát összegző statisztikák készülnek, amelyek a modell kiválasztás alapjául szolgálnak, majd a diszkriminancia analízis eredménye által kiválaszthatjuk a modellt, amelyből adataink származnak. A diszkriminációs funkciók eredetileg a nyolc zárt modell által szimulált adatok alapján lettek kalibrálva. Erről a műveletről bővebben az OTIS *et al.* 1978-as munkájában olvashatunk, általánosabb keretek között MCDONALD *et al.* (1981) ad leírást a témáról.

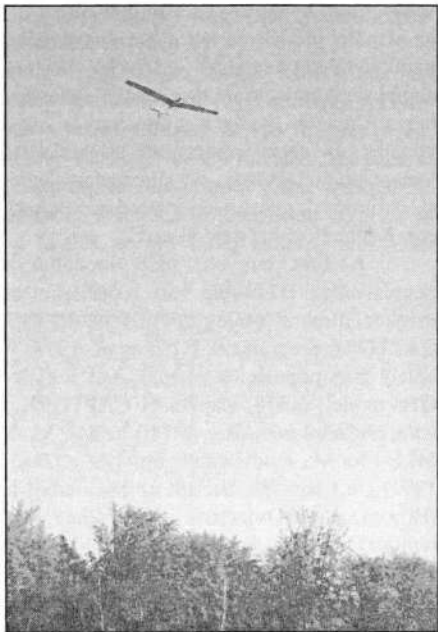
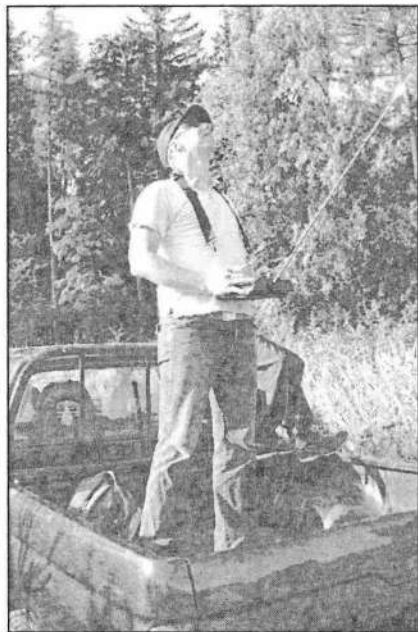
2.5. A terület mozaikosságának feltárása kis magasságból készített légifotó segítségével

Noha nem képezi szerves részét jelen vizsgálatnak, mégis érdekesnek tartom néhány mondatban ismertetni azt a módszert, amely segítségemre volt a területre jellemző mozaikosság minél teljesebb leírására. Az ökológiában tevékenykedő kutatók legtöbbször számára ugyanis nélkülözhetetlen, hogy minél teljesebb képet kapjon arról a területről, amelynek kutatását célul tűzte ki, legyen szó a legkülönbözőbb fajok vizsgálatáról.

Napjainkban a nagy magasságból (műholdakról, illetve repülőgépekről) készített ortofotók sok kutatás számára nyitnak új távlatokat, ám ezek a felvételek a terület mikrohabitat feltárására (pl. egy néhány méteres növényzeti folt, vagy egy kidőlt fa) általában nem alkalmasak. Lehetőség van ugyan kis magasságban közlekedő légi-járművek (motoros-siklóernyő, sárkányrepülő, helikopter, stb.) bevonására, ám sok terület ezen járművek számára nehezen megközelíthető, nem beszélve arról a tényről, hogy a legtöbb kutatás számára légi-járművek bevonásának költség vonzata túl magas.

Kutatásaim támogatására kifejlesztettem egy segédmotoros vitorlázó modellrepülő és egy digitális fényképezőgép kombinációjaként működő apparátust, amelynek használatával alacsony magasságból (20-500 m) készíthetünk felvételeket mintaterületünkről.

Maga a rádióirányítású modellrepülőgépekről való fényképezés természetesen több évtizede létező dolog, de esetemben fontos volt a modell kézből történő indításának, illetve magas fűvű területre való leszállásának megoldása, hisz a kutatóktól nem várható el, hogy mindig egy fel- és leszállásra alkalmas terület közelében végezzenek vizsgálatokat.

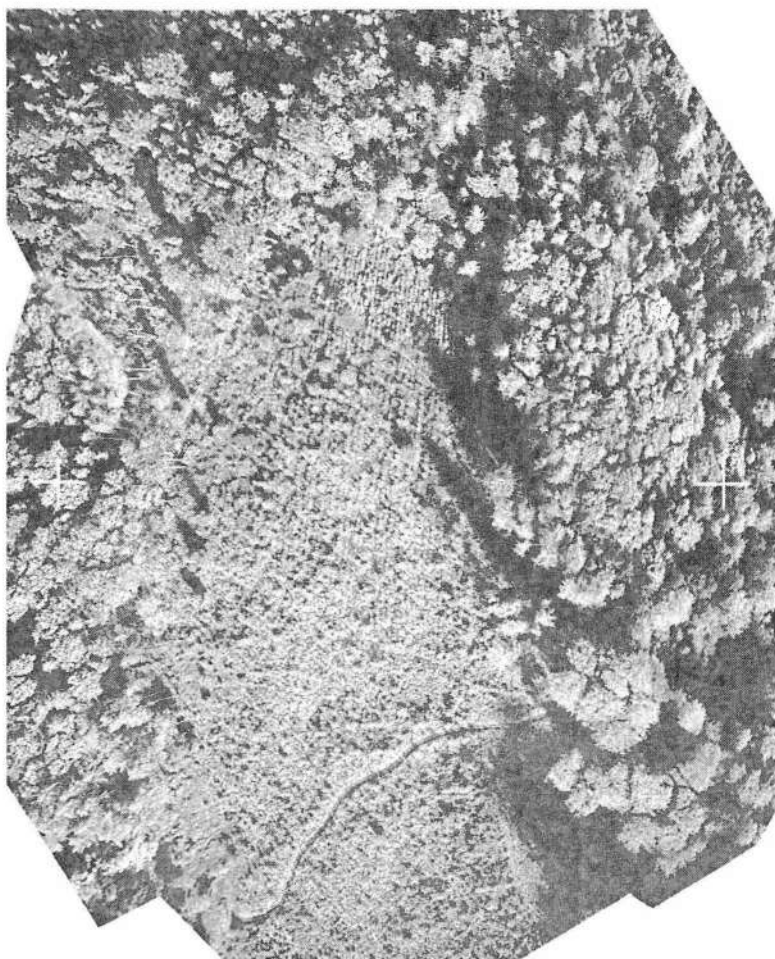


4-5. kép: Légifelvétel készítése az asztalfői mintaterületen

Picture 4-5: Airborne imaging on the study area using a radio-controlled (RC) model airplane

Az alkalmazott modellrepülő 2,2 m szárnyfesztávolságú, kézből indítható, és akár magasfűvű, vagy bokros területre is képes nagyobb károsodás nélkül landolni. A kívánt

exponálási magasság elérését követően a motort leállítva siklásba kezdhünk, így minimalizálhatjuk a motor rezgése okozta képminőség romlást (4-5. kép). A fényképezőgép a gép törzsében helyezkedik el, az exponálás távirányítással valósul meg, ezt a pilóta a földről vezérli. Parancsait egy szervomotor továbbítja a fényképezőgép felé. Egy kis méretű videokamera élő képet sugároz a földre, így folyamatosan nyomon követhetjük a gép által látott területet, megfelelően pozicionálva a készített fénykép helyzetét. Az így nyert felvételeket szükség esetén grafikus szoftverek használatával egyesíthetjük (6. kép), kalibrálhatjuk, georeferálhatjuk még teljesebb képet kapva ezzel a vizsgált élőhelyről.



6. kép: A 11 felvétélből összevágott kép jó rálátást biztosít a mintaterületre
Picture 6: The areal photo of the study area (fitted with 11 pieces)

3. EREDMÉNYEK BEMUTATÁSA ÉS ÉRTÉKELÉSE

3.1. A vizsgált terület kisemlős közösségének faunisztikai jellemzése

A három éves vizsgálati időszak alatt, 12 000 csapdaéjszaka fogási eredményeit felhasználva, 3282 alkalommal fogtam be sikeresen állatot, ennek során összesen 1609 példányt jelöltem meg, valamint 1673 alkalommal fogtam vissza általam korábban már megjelölt egyedet. A kézbe került állatok 3 rendbe (*Insectivora*, *Rodentia*, *Carnivora*) és 12 fajba tartoztak. A megfogott állatok faj-összetétele, rendszertani besorolása és [faj-kódjai] a **12. ábrán** láthatóak.

Insectivora

Soricidae

Soricinae

Sorex araneus (Linnaeus, 1758) – [SAR]

Sorex minutus (Linnaeus, 1766) – [SMI]

Neomys fodiens (Pennat, 1771) – [NFO]

Crocidurinae

Crocidura leucodon (Hermann, 1780) – [CLE]

Rodentia

Muridae

Arvicolinae

Microtus agrestis (Linnaeus, 1761) – [MAG]

Microtus arvalis (Pallas, 1779) – [MAR]

Microtus subterraneus (de Selys Longchamps, 1836) – [MSU]

Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780) – [CGL]

Murinae

Apodemus flavicollis (Melchior, 1834) – [AFL]

Apodemus sylvaticus (Linnaeus, 1758) – [AFL]

Micromys minutus (Pallas, 1771) – [MMI]

Carnivora

Mustelidae

Mustelinae

Mustela nivalis (Linnaeus, 1766) – [MNI]

12. ábra: A vizsgálat során kézre került fajok rendszertani besorolása és faj-kódjai (szögletes zárójelben)

Figure 12: Captured species and their taxonomy (with species-codes)

A rovarévők rendjén belül a cickányfélék (*Soricidae*) családjának 4, míg a rágcsálók rendjének 7 fajtát mutattam ki a területen. A ragadozók (*Carnivora*) képviseletében a kisemlősök jellegzetes predátora, a menyét került kézre 4 alkalommal.

Az egyes fajokhoz tartozó fogási adatokat a **2. táblázat** tartalmazza. A továbbiakban a könnyebb áttekinthetőség érdekében az egyes fajok tárgyalásánál a fenti, szögletes zárójelekben látható faj-kódokat használom.

2. táblázat: Az asztalfői mintaterület fogási paramétereit (2001-2003)

Table 2: Capturing data of the study area (2001-2003)

Fajok	Összes fogás				Jelölt egyedek száma				Visszafogás			
	2001	2002	2003	Σ	2001	2002	2003	Σ	2001	2002	2003	Σ
AFL	308	696	329	1333	164	335	185	684	144	361	144	649
ASY	5	18	4	27	5	11	3	19	0	7	1	8
CGL	50	596	26	672	33	134	14	181	17	462	12	491
CLE	27	69	37	133	9	28	15	52	18	41	22	81
MAG	318	96	81	495	134	41	36	211	184	55	45	284
MAR	27	13	2	42	13	10	2	25	14	3	0	17
MMI	9	41	1	51	8	21	1	30	1	20	0	21
MNI	1	3	1	5	1	3	1	5	0	0	0	0
NFO	1	0	1	2	1	0	1	2	0	0	0	0
PSU	135	23	8	166	53	16	8	77	82	7	0	89
SAR	90	51	88	229	71	48	81	200	19	3	7	29
SMI	22	19	86	127	22	19	82	123	0	0	4	4
ÖSSZ	993	1625	664	3282	514	666	429	1609	479	959	235	1673

3.1.1. A 2001-es év jellemzése

Az első vizsgálati év során legnagyobb egyedszámban a sárganyakú erdei egér (*Apodemus flavicollis*), illetve a csalitjáró pocok (*Microtus agrestis*) került kézre, így a 2001-es év karakterfajainak mindenképpen e két faj tekinthető. A csalitjáró pocok Sopron környéki előfordulása vitatott téma volt korábban, ráadásul több kérdés is felvetődött a jelenségkel kapcsolatban. Csapdázásos vizsgálatokkal alátámasztott domináns fajként értékelhető jelenléte minden kétséget kizáróan bizonyítja, hogy a fajnak stabil egyedszámmal jellemezhető (az év során 134 példányt jelöltem meg) állománya él a Soproni-hegység területén. Vizsgálataim alapján a szubalpin populáció kelet felé terjeszkedésével jellemezhető az állomány, amely az Alpokkal közvetlenül érintkező Soproni hegység nyílt területeit szigeteként (*stepping stone* elmélet) használva terjeszkedik kelet felé.

Érdekesnek számít, hogy a csalitjáró pocok mellett további három pocok-faj (mezei pocok, közönséges földipocok, vöröshátú erdei pocok) stabil egyedszámmal jellemezhető állományát bizonyítottam, amely a hazai irodalmi adatok alapján is figyelemreméltó, egy mindössze 1 hektár alapterületű mintaterület esetében. A jellemzően síkvidéki agrárterületeken élő mezei pocok előfordulása további kérdéseket vet fel, mindenekelőtt a faj szétterjedésének problematikáját. A mezei pocok összefüggő, zárt vegetációs területen nem fordul elő, így feltételezhető, hogy a mintaterületen való előfordulása, hasonlóan a csalitjáró pocokéhoz a hegység területén található nyílt foltok (tisztások, tarvágások) – mint ökológiai lépőkövek – szerepének tudható be. Fontos különbség azonban, hogy jelen esetben a jellemzően keletre fekvő síkvidéki agrárterületek irányából valószínűsíthető a faj terjedése.

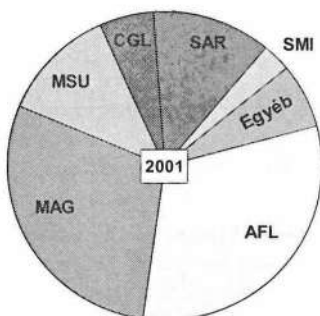
Sárganyakú rokonával ellentétben a közönséges erdei egér (*Apodemus sylvaticus*) a vártnál jóval kisebb egyedszámban fordult elő a területen, egész év során mindössze 5 példány került kézre. Hiányának hátterében minden bizonnyal az *A. flavicollis* magas egyedszáma állhat, mely megfelel a két faj előfordulását célzó irodalmi adatoknak (HOFFMEYER 1973). A szintén jellemzően nyílt területeken élő törpeegér az év során 9 alkalommal került kézre.

A rovarevők képviselőiben legmeghatározóbb az erdei cickány (*Sorex araneus*) jelenléte volt, ugyanakkor a hozzá hasonló ökológiai igényű, ám kisebb termetű törpe cickány (*Sorex minutus*) rokonánál jóval kisebb számban fordult elő a mintaterületen. A jellemzően

nyílt területeket kedvelő mezei cikány (*Crocidura leucodon*) számára ideális élőhelynek bizonyult a magasfüvű erdőfelújítás, így már a 2001-es évben is több alkalommal kerültek kézre a faj képviselői.

Vízhez kötött életmódját ismerve izgalmas faunisztikai adat a közönséges vízicikány (*Neomys fodiens*) felbukkanása. Minden bizonnyal egy kóborló példány előkerüléséről volt szó, amit a fogás egyedi volta is bizonyít. 2003-ban ismét kézre került a faj egy példánya.

Jókora szerencse kell ahhoz, hogy a zsákmányaiknál természetesebb kisragadozók is csapdába essenek a kis méretű dobozcsapdákbán, ám karsú termete és életmódja miatt a menyét jelenlétét néhány alkalommal fogások révén is sikerült kimutatnom a területen. A faj populáció méretének becslését a fent említett okok, illetve a jelölés hiánya miatt nem tartom indokoltnak, mégis előkerülése utal arra, hogy a terület kisemlős közössége, intenzív predációs nyomásnak van kitéve, amely fontos szabályozója lehet a közösségeknek.



13. ábra: A 2001-ben megfogott fajok és genus-ok dominanciája százalékos megoszlásban

Figure 13: Percental distribution of captured species in the year 2001

A különböző taxonok fogásszámának százalékos megoszlását a 13. ábra szemlélteti. A 14-17. ábrákon az egérformák- (*Murinae*), a pocokformák- (*Arvicolinae*), és a cickányfélék (*Soricidae*) képviselőinek aránya kerül bemutatásra.

3.1.2. A 2002-es év jellemzése

A 2002-es év – részint a növényzet fokozatos változása, részint a 2001-2002-es tél enyhe jellege miatt – sokban különbözött a korábbitól. A változások minden bizonnyal a sárganyakú erdeiegernek kedveztek leginkább, amely a téli időszakot relatíve magas, stabil egyedszámmal vészelte át, így a többi fajhoz képest nagy kompetíciós előnnyel kezdte az évet. Egyetlen faj, mely mellette meghatározó létszámot tudott elérni, a vöröshátú erdeipocok volt, amelynek előző évi létszáma több mint négyszeresére nőtt, így a késő őszi időszakban abszolút dominanciát ért el. Felvetődik a kérdés: vajon a sárganyakú erdeieger populáció július hónapban megkezdődött folyamatos létszámcsökkenése volt-e kiváltója a pocok faj állomány-növekedésének, esetleg annak folyamatosan növekvő abundanciája hatott negatívan az addig domináns faj létszámára, netán egyéb faktorok határozták meg a folyamatokat? Biztos feleletet a kérdésre nagyon nehezen adhatunk, de további vizsgálatok révén megfogalmazhatjuk a választ kérdésünkre, nemcsak a fenti fajpár, de sok más faj esetében is, melyet az 3.4.2. fejezetben, nyílt populációs modellek segítségével teszünk meg.

A fenti két karakterfaj mellett számottevő létszámot az év során egyik faj állománya sem ért el a területen, így a terület diverzitása is jelentősen visszaesett (3.1.5. fejezet).

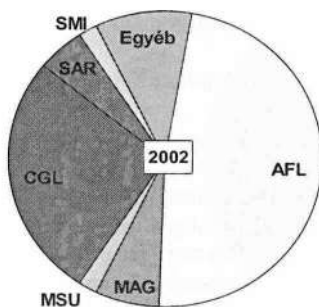
Emellett a dominancia viszonyok jelentős átrendeződését tapasztalhattuk, amelynek legmarkánsabb példája a 2001-ben számottevő fogást adó két pocokfaj (csalítjáró pocok, illetve közönséges földipocok) létszámának erős visszaesése volt. A 2001-ben a fogások egyharmadát adó csalítjáró pocok ebben az évben mindössze az összes fogás 1/16-od részét jelentette, és létszáma az előző évnek kevesebb mint 30%-a volt. A közönséges földipocok esetében még drasztikusabb létszámcsökkenést tapasztalhattunk, a faj állománya ötödére csökkent, majd az őszi évszakban teljesen el is tűnt a területről. A fenti eredmények esetében nagy szerepet tulajdonítok a két domináns faj minden eddiginél erősebb kompetíciós nyomásának.

A *Murinae* alcsaládba tartozó törpeegér jellegzetes élőhelyének a magaskórós, nádas habitat tekinthető, így 2002-ben tapasztalt nagyszámú előfordulása bizonyítja, hogy eredeti élőhelyétől távol is képes stabil létszámú populációk kialakítására.

Az előző évben kis számban csapdázott fajok közül egyedül a közönséges vízcikány nem került kézre, ugyanakkor a 2001-ben mindössze 9 alkalommal megfogott törpeegér esetében 2002-ben 41 fogását regisztrálhatam.

Az erdei cikány létszáma jelentősen visszaesett, de továbbra is stabil egyedszámmal jellegzetes tagja volt a közösségnek, míg a törpe cikány állományában nem mutatkozott számottevő különbség a 2001-es évhez viszonyítva.

A kisméltósok képviselésében 2002-ben is a menyét jelenlétét mutathattam ki, ezúttal két fogást regisztrálva. Az év során megállapított dominanciaviszonyokat a 14. ábra szemlélteti.



14. ábra: A 2002-ben megfogott fajok dominanciája százalékos megoszlásban
Figure 14: Percental distribution of captured species in the year 2002

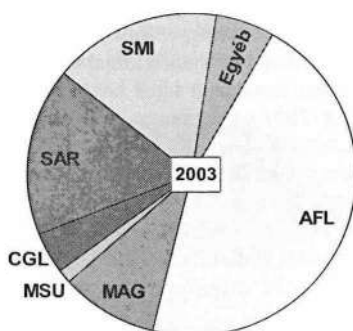
3.1.3. A 2003-as év faunisztikai értékelése

A 2003-as év a területen élő kisméltós közösség egészét nézve a legkedvezőtlenebbnek bizonyult. A tél jellege miatt a tavaszi állománynövekedés lassú ütemben, kis intenzitással indult, így a legtöbb faj populációja egész évben nem volt képes magasabb létszám elérésére. A megelőző évet meghatározó sárganyakú erdei egér dominanciája egész évet tekintve megmaradt, a 2002-es évhez képest jelentősen különböző populációdinamikai trendet mutatva (3.2.1. fejezet).

Az újszerű körülmények a cikányoknak kedveztek, amelyek a közösség egyedüli olyan csoportját jelentették, amely korábbi éveknél nagyobb populáció-létszámokat elérve a közösség meghatározó taxonjává vált. Ez elsősorban a két *Sorex* fajnak (*S. araneus*, *S. minutus*) köszönhető, melyek létszáma bizonyos hónapokban 4-5-szörös értéket mutatott a korábbi évekhez képest. A pocok fajok létszáma emellett jelentősen visszaesett, az előző

évben erőteljes gradációt mutató vöröshátú erdeipocok állomány szinte teljesen összeomlott a tél végére, s egész év során nem volt képes magasabb létszámot elérni. A drasztikus állománycsökkenést érzékeltetik a következő adatok. A 2002-ben 596 fogást adó faj 2003-ban mindössze 26 alkalommal került kézre. A *Microtus* genus mindhárom korábban kimutatott faja (*M. agrestis*, *M. subterraneus*, és *M. arvalis*) előkerült az év során, de egyedszámuk egyik faj esetében sem volt számottevő.

Mindössze egy példány előfordulását mutattuk ki a 2001-ben már megfogott közönséges vízcikány, illetve a menyét esetében. A fajok százalékos megoszlását a 15. ábra szemlélteti.



15. ábra: A 2003-ban megfogott fajok egyedszáma százalékos megoszlásban
Figure 15: Percental distribution of captured species in the year 2003

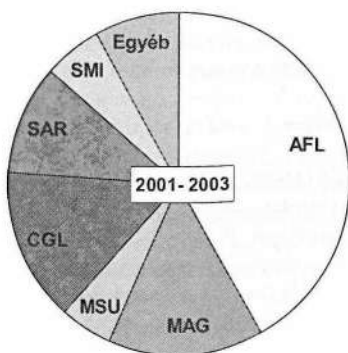
3.1.4. A három vizsgált év faunisztikai összehasonlítása genus szinten

Az egyes évek dominanciaviszonyait érdemes megvizsgálni genus szinten is. Sok esetben ugyanis a körülményekhez való adaptálódás sikere nem csak egy adott faj ökológiai előnyéből (pl. magasabb gradációs hajlam, jobb hidegtűrés, stb.), vagy tavaszi magas létszámából adódik, hanem a hasonló ökológia igényű genusok, alcsaládok (a *Clethrionomys* genus az *Arvicolinae* alcsaládba tartozása miatt a *Microtus* genussal együtt és attól elkülönítve is vizsgálom) egy-egy környezeti faktor hatására más-más sikerrel reagálnak. Természetesen az adott fajcsoporton belül mindig kialakul egy újabb versenyhelyzet, így az egyik faj általában dominánssá válik a genuson, alcsaládon belül.

Jól példázza ezt a jelenséget a 2002-es év ősze, amely a pocok fajok dominanciája mellett a vöröshátú erdeipocok abszolút fölényét mutatta. Ugyanebben a kontextusban 2001 tavasz-nyári időszakában a pocok dominanciája mellett a csalitjáró pocok adta az *Arvicolinae* fogások 60%-át.

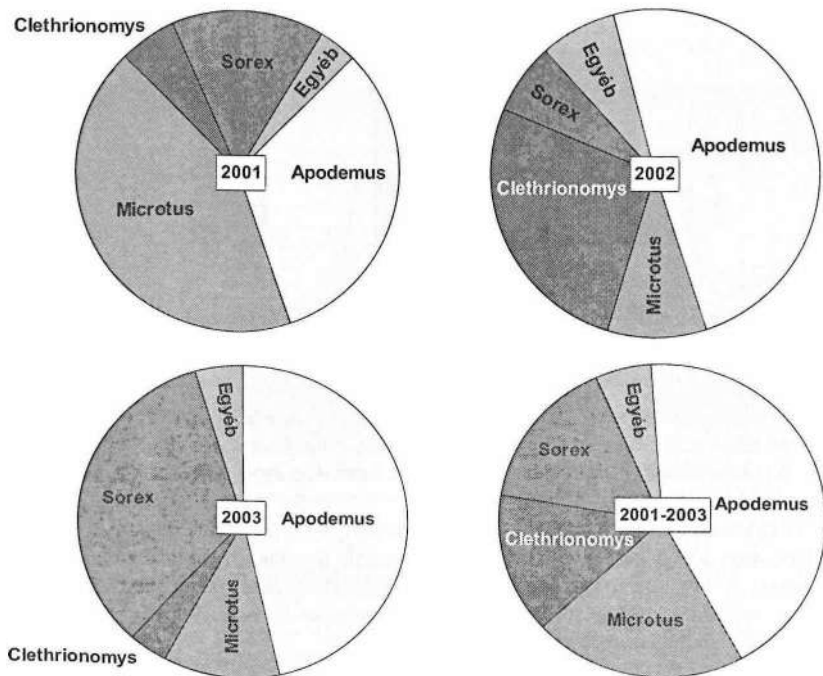
Az *Apodemus* genus ennél jelentősen kisebb változatosságot mutatott, hiszen a területen előforduló 2 faja közül az *A. sylvaticus* állomány egyik évben sem volt képes magas létszámot elérni, noha az élőhely adottságai mindkét faj (*A. sylvaticus* és *A. flavicollis*) számára ideálisnak látszanak. A szintén egérformák közé tartozó törpeegér, a közönséges erdeiegermél jelentősebb állománnyal volt jelen a területen, a sárganyakú erdeieger számára kompetíciós hatást mégsem gyakorolt.

A cikányfélék esetében két genus - a *Sorex* és *Crocidura* - fajai fordultak elő jelentős egyedszámmal a területen. A *Sorex* fajok fölénye, azon belül is *S. araneus* (erdei cikány), túlsúlyja jellemezte a dominancia viszonyokat.



16. ábra: A megfogott fajok egyedszámának %-os megoszlása a hároméves vizsgálati időszakban

Figure 16: Percental distribution of captured species between 2001 and 2003



17. ábra: Az egyes genuskok százalékos megoszlás a három vizsgálati évben, éves bontásban, illetve összegezve

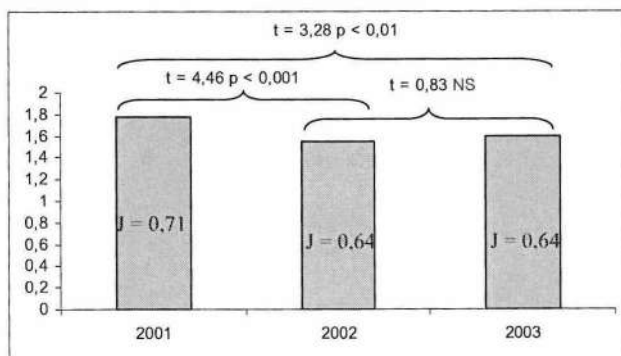
Figure 17: Percental distribution of captured genuses between 2001 and 2003

A 17. ábra szemlélteti a fent említett jelenségeket: az egyes évek során változó a különböző taxonok (fajok, genusok, alcsaládok) sikere, dominanciája. Ha azonban hosszabb időszakot tekintünk (jelen esetben a 3 éves vizsgálati intervallum egészét), a dominanciaviszonyok kiegyenlítettebbé válnak.

3.1.5. A vizsgált terület diverzitása

Mindhárom év esetében kiszámítottam a mintaterület Shannon-Weaver diverzitását, mely adatokat egymással is összehasonlítottam. A vizsgálat eredményeit a 18. ábra szemlélteti.

Legmagasabb diverzitást 2001-ben tapasztalhattunk, ennek értéke szignifikánsan különbözött mind a 2002-es, mind pedig a 2003-as évben tapasztalható adatoktól. A legnagyobb fogásszámmal jellemezhető (összesen 1625 példány) 2002-es év ugyanakkor a legkevésbé diverznek bizonyult, amely a két faj erős kompetíciós nyomásával magyarázható. A harmadik vizsgálati év elhanyagolható mértékű diverzitás növekedést eredményezett. A számított egyenletesség (J) értékeket, illetve az egyes évek statisztikai összehasonlítását szintén a 18. ábrán tüntettem fel (NS = nem szignifikáns).



18. ábra: A vizsgált mintaterület éves diverzitásai, feltüntetve az egyes évek összehasonlításának eredményeit, illetve a számított egyenletesség értékeket (J)

Figure 18: Annual diversity data of the study area

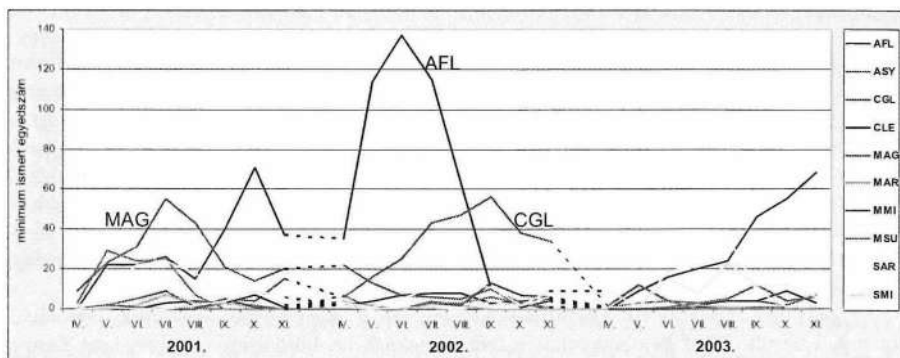
Feltétlenül érdemesnek tartom megjegyezni, hogy mindhárom év diverzitás értéke kifejezetten magasnak mondható egy hasonló méretű mintaterület esetében, amely adat jól mutatja a vágásterület ökológiai jelentőségét az általam vizsgálat kisméltós-fajok szempontjából.

Az egyenletesség tekintetében a 2001-ben kapott, $J=0,71$ -es érték magasnak mondható és utal arra, hogy a vágásterületen több faj, közel hasonló dominanciával találta meg ökológiai szükségleteit. A következő két évben a minta egyenletessége csökken, ami elsősorban a sárganyakú erdeiegér-, másodsorban a vöröshátú erdeipocok populáció hirtelen kialakult létszámförlényével magyarázható.

3.2. A populációk létszámváltozásainak vizsgálata

Mint a korábbi fejezetekben is utaltam rá, az időjárási körülmények, a táplálékkínálat, illetve egyéb faktorok hatására (pl. élő kóroki tényezők, predációs nyomás, stb.), a közösség fajösszetételének viszonylagos állandósága mellett, az egyes fajok, taxonok dominanciája, illetve populációdinamikai trendje jelentős különbségeket mutatott az évek során. Ennek egyik mozgatórugója a táplálék-kínálat, valamint az, hogy egy-egy faj, fajcsoport hogyan tudott alkalmazkodni környezetének változásaihoz. Noha táplálékhasznosítás tekintetében a rovarevők (*Insectivora*) nem tekinthetők a rágcsálók (*Rodentia*) riválisainak, mégis megfigyelhető egyfajta korreláció ezen fajcsoportok populációdinamikai trendjei között. Ez a hasonlóság azonban a fenti ok miatt nem tudható be a kompetíciós viszonyok változásainak, sokkal inkább a hasonló terület nyújtotta körülmények szabályozó ereje okozza. Ugyanakkor bizonyos kórokozók mindkét rend fajain előfordulnak, így valószínűsíthető pl., hogy az egyik faj magas létszáma közvetett módon hat egy vele nem azonos táplálkozású (*Insectivora* vs. *Rodentia*) faj egyedszámára a kórokozók felgyorsult terjedése révén (ilyen kórokozók pl. a *Pastuerellák*, *Streptococcusok*, *Sphylococcusok*, és több vírus is). Ezzel a kérdéssel bővebben az 3.6. fejezet foglalkozik.

A hasonló táplálkozású rágcsáló fajok egymásra gyakorolt hatása nagyon jól megfigyelhető az ún. „minimum ismert egyedszámok” (MNA – minimum number alive) adatsorainak összehasonlítása révén. Hasonlóképpen a terület rovarevő kisemlőseinek dinamikai trendjében is gyakran fedezhetünk fel pozitív vagy negatív korrelációt egymás, illetve a közösség rágcsáló fajaival szemben. Jelen fejezet ezeket az összefüggéseket egyekszik feltárni.



19. ábra: A megfogott fajok populációdinamikai trendjei (2001-2003)
Figure 19: Population-dynamic trends of captured species between 2001 and 2003

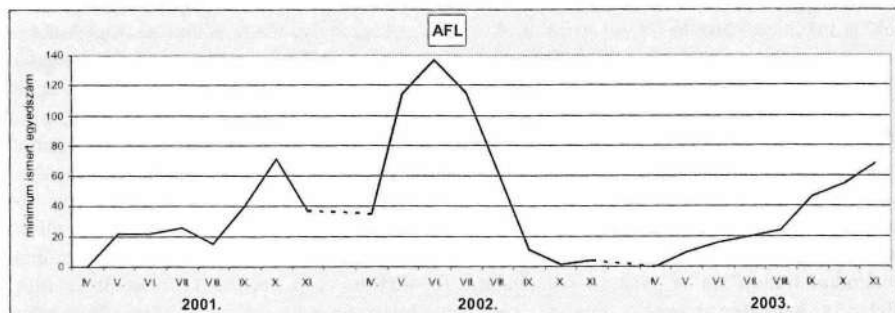
3.2.1. A karakterfajok populációdinamikai trendjei

A hároméves vizsgálat során egyértelműen kirajzolódott, hogy a tanulmányozott kisemlős közösség domináns fajainak a vizsgálati időszakban a sárganyakú erdeieger, a csalitjáró pocok, illetve a vöröshátú erdeipocok tekinthetők (19. ábra). A 2001-es évben a közösséges földipocokok létszáma is megközelítette az említett három fajt, sőt május hónapban a legnagyobb egyedszámú populációt adó fajnak bizonyult. A következő két

vizsgálati évben azonban létszámuk olyan mértékben visszaesett, hogy míg 2001-ben igen, addig a vizsgálati időszak egészét véve nem tekinthetjük karakterfajnak.

3.2.1.1. A sárganyakú erdeiegér populációdinamikai változásai

A 20. ábra szemlélteti a sárganyakú erdeiegér populációdinamikai változásait a minimum ismert egyedszám értékek alapján. Az ábrán jól látszik, hogy a 2002-es év mennyire különbözött a faj számára korábbi, majd későbbi évek jellegétől. A grafikonon szaggatott vonal jelöli az egyes évek közti nem csapdázott időszakot.



20. ábra. Az *Apodemus flavicollis* havi MNA értékei (2001-2003)
Figure 20: MNA (minimum number alive) data of *Apodemus agrarius* (2001-2003)

A 2001-es év dinamikai trendje a szakirodalmi adatok alapján várható mintázatot mutatta, amely a legtöbb rágcsáló fajra jellemző. A telet átvészelő egyedek a tavaszi időszakban megkezdik szaporodásukat, majd a közösség fokozatos növekedésbe kezd. Ez a kezdetben lineáris létszámnövekedés a nyár végi - őszi eleji hónapokban aztán robbanásszerű mértéket ölt, amelynek hatására a populáció létszáma szeptember és november közti időszakban maximum értéket ér el, amely többszöröse a korábbi hónapokban tapasztalhatónak. Ez a létszám általában magasabb, mint a terület hosszú távú eltartóképessége, másfelől az egyre zordabb időjárási viszonyok révén is az állomány nagysága a következő hónapok alatt töredékére esik vissza.

Egyetlen számottevő különbség kivételével a sárganyakú erdeiegér populáció dinamikai trendje 2001-ben megfelelt a fent leírtaknak. A különbség azonban igen fontos szerepet töltött be a következő év változásaiban, így érdemes alaposabban is megvizsgálnunk a faj téli túlélésének körülményeit. Megfigyelhetjük ugyanis, hogy noha októbertől novemberre jelentősen visszaesett az állomány létszáma, ez a 40 egyed közeli létszám nem csökkent jelentősen a tél során, így a faj kiemelkedő helyzeti előnnyel kezdte meg a kompetíciót a közösség egyéb rágcsáló fajaival szemben. Az állandósult létszám ugyanakkor nem azt jelentette, hogy a közel 40 példány túlélte a téli időszakot, sokkal inkább azt, hogy a közösség megőrizte szaporodóképességét a tél során is, így az elkerülhetetlen pusztulásokat kompenzálta az állomány fiatal egyedekkel. Ezt a teóriát több adat is alátámasztja. A jelenség magyarázata céljából december hónap hóval nem borított hetében végeztem kisszámú csapdával teszt-fogásokat, és ebben az időszakban is fogtam gravid és laktáló nőstényeket, ami bizonyítja, az őszi szaporodási időszak kitolódását. Zárt erdei területen megeshet, hogy ez az időszak összeolvad a tavaszi szaporodási időszak megkezdésével, mintaterületünkhez

hasonló nyílt területen azonban ez kevésbé valószínű, ugyanakkor sok esetben már február-március hónapban megkezdődik a nőstények vemhesülése.

A másik közelítés a megfogott egyedek CMR-technikából adódó adatai. Az általam jelölt egyedek mindössze 23%-a volt jelen a tavasszal regisztrált állományban, a többi egyed új fogásnak bizonyult. Ezen fogások 27%-a pedig fiatal egyed volt április hónapban, ami a fenti teóriát igazolja. A tavasszal született fiatal egyedek száma minden bizonnyal ennél magasabb volt, de a már önállóan táplálkozó 3-4 hetes fiatalok további 3-4 hét eltelte után (7-8 hetesen) már ivarérettek és küllemi bélyegek alapján nem különíthetők el az idős példányoktól.

A 2002-es év a fent tárgyalt okokból kifolyólag rendhagyó dinamikai trendet hozott a faj esetében. A közösség robbanásszerű létszámnövekedése már május hónapban megkezdődött. Ebben az időszakban (május-június) a terület kisemlős közösségének többi faja, a vöröshátú erdeipocok kivételével még igen alacsony létszámot mutatott (19. ábra), de utóbbi egyedszáma is mindössze 14-18%-a volt sárganyakú erdeiegér létszámának. Igen érdekes jelenség, hogy a két faj éves dominanciája mellett, (a csaltjáró pocok áprilisi, 22 példányos létszámától eltekintve) egyetlen faj sem volt az év során, melynek havi MNA értéke 13 példány fölé emelkedett volna, ami tekintve a sárganyakú erdeiegér 110-140 példányos egyedszám értékeit, megdöbbentően alacsony.

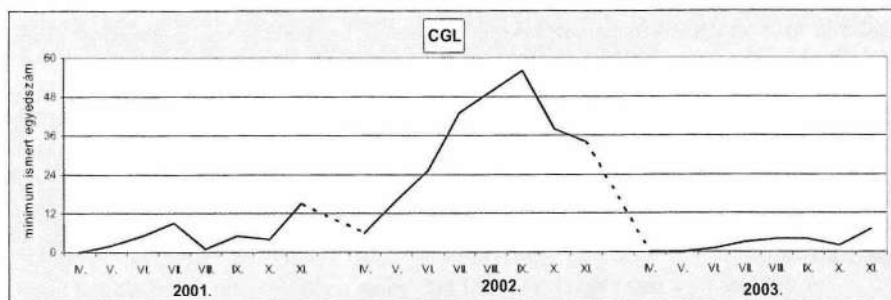
A tárgyalt faj létszámdinamikai maximumát (amely előző évi maximumának közel kétszerese volt) már a nyár derekán, június hónapban elérte, melyet azonban erős degradáció követett. Augusztusban már kevesebb mint felére zsugorodott az állomány, míg októberben mindössze 1 példányt regisztráltunk. Az erős visszaesés kihatott a következő év egészére, 2003 tavaszán az állomány lassú növekedését tapasztalhattuk, mely június hónapban még nem érte el a 20 példányt. Az őszi időszakban aztán erőteljes létszámnövekedés kezdődött, melynek hatására novemberben ismét közel 70 példány jelenlétét regisztráltuk.

A kalkulált MNA értékek szakirodalmi adatok (HILBORN *et al.* 1976), és saját számításaim alapján is a valós populáció mérethez képest alulkalkuláltak, általában mintegy 10-20%-al, de a valós dinamikai folyamatok mégis jól követhetőek az MNA értékek használatával. A valós populációméretet statisztikai meghatározásával az 3.4.1. fejezet foglalkozik.

3.2.1.2. A vöröshátú erdeipocok állomány létszámdinamikai értékelése

A vöröshátú erdeipocok jellegzetesen erdei előfordulású faj, elsősorban az erdősávok, erdőszegélyek lakója. A 2001-es év során a faj alacsony populáció létszámmal ugyan, de állandó tagja volt a közösségnek. Létszám-görbéje két csúcst mutatott, júliusban és novemberben. A következő év azonban jelentős változást hozott. A sárganyakú erdeiegér robbanásszerű létszámnövekedése ellenére (vagy talán éppen azzal együtt), a faj egyedszáma hónapról hónapra nőtt, míg az őszi hónapokat egyértelműen ezen faj dominanciája jellemezte. Elképzelhető tehát, hogy a közösség fajaira elsöprő nyomást gyakorló sárganyakú erdeiegér populáció hatása kedvezően hatott, az így tulajdonképpen egyetlen riválissal találkozó faj túlélésére az őszi hónapokban.

A 2002-2003-as téli időszak azonban az egész közösség számára drasztikusnak bizonyult, melyet a faj állománya erőteljesen megszenvedett, így a 2003-as év tavaszán egyáltalán nem kerültek kézre a faj egyedei. A nyári-őszi hónapokban néhány egyed regisztráltunk, de egész évben nem érte el havi ismert egyedszáma a 10 példányt. A faj létszámdinamikai változásait a 21. ábra szemlélteti.

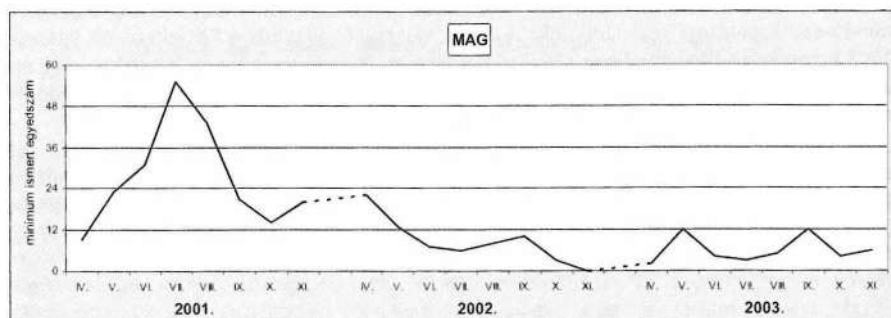


21. ábra: A vöröshátú erdeipocok számított havi MNA értékei (2001-2003)

Figure 21: MNA (minimum number alive) data of *Bank Vole* (2001-2003)

3.2.1.3. A csalitjáró pocok populációdinamikai változásainak értékelése

A 2001-es év egyik domináns faja mintaterületünkön kétségtelenül a csalitjáró pocok volt, sőt az év során a legtöbb fogást (318) adó fajnak bizonyult. A havi egyedszámok változásait a 22. ábra mutatja.



22. ábra: A csalitjáró pocok számított havi MNA értékei (2001-2003)

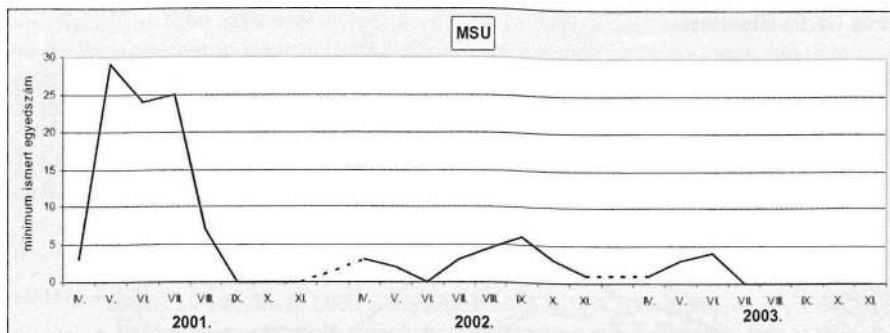
Figure 22: MNA (minimum number alive) data of *Field Vole* (2001-2003)

A 2001-es év maximuma július hónapra esett, mely után a létszám fokozatosan visszaesett. A téli időszakot viszonylagosan magas létszámmal vészelte át a populáció, melynek köszönhetően 2002 áprilisának második legmeghatározóbb faja volt. Számos oka lehet a faj ezt követő jelentős visszaszorulásának, legvalószínűbb azonban a hasonló ökológiai igényű vöröshátú erdeipocok állomány drasztikus állománynövekedése. 2003-ban a faj ugyan jelen volt a közösségben, de dominanciája továbbra sem közelítette meg a 2001-es szintet.

3.2.1.4. A közönséges földipocok populáció létszámának változásai 2001-ben

Mint azt már a fejezet bevezetésében is említettem, a közönséges földipocok meghatározó fajként való tárgyalását csak az első vizsgálati év elemzése során tartom indokoltnak. A következő 2 évben létszámuk olyan mértékben visszaesett, hogy a 2001-ben az összes fogás 14 %-át adó faj 2002-ben már csak másfél-, míg 2003-ban mindössze 1,2 %-át

jelentette a megfogott egyedeknek. A degradációt jól szemlélteti a faj populációdinamikai grafikonja (23. ábra).



23. ábra: A közönséges földipocok populációdinamikai változásai (2001-2003)

Figure 23: MNA (minimum number alive) data of European Pine Vole (2001-2003)

A 2001-es év tavaszán a populáció létszáma korán elérte maximumát, majd szeptemberig viszonylagos állandóságot mutatott. Őszi létszámcsökkenésére legnagyobb hatást valószínűsíthetően a kompetitor fajok gyakorolta nyomás jelentette. Ezt vizsgálja részletesebben a következő fejezet.

3.2.2. A négy karakterfaj egymásra gyakorolt hatásának vizsgálata

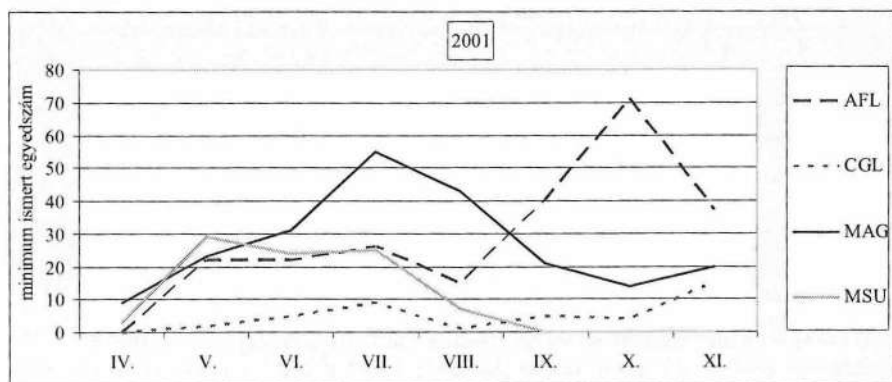
Ahhoz, hogy megbizonyosodhassunk milyen faktorok állnak egyes fajok egyedszám változásainak háttérében mindenre kiterjedő vizsgálatok szükségesek. Ilyen például a terület táplálékkínálatának, a fajok táplálékválasztásának, időjárás viszonyoknak, predációs nyomásnak, élő kóroki tényezőknek, és sok hasonló, ható tényezőnek vizsgálata. Ezen faktorok hatásaival – a teljesség igénye nélkül – későbbi fejezetek foglalkoznak. Mindezek mellett az egyik legfontosabb faktor a kompetitor fajok adott faj állományára gyakorolt hatása, melyet az alábbiakban tárgyalok.

3.2.2.1. A 2001-es év jellemzése

A 2001-es év folyamán volt a legkiegyenlítettebb a négy leggyakoribb faj közti viszony. A 24. ábrán jól megfigyelhető, hogy áprilisban mind a négy faj létszáma közel azonos, majd május hónapban három faj erőteljes létszámnövekedésbe kezd. A vörshátú erdeipocok (CGL) állomány számára túl erősnek bizonyult a másik három faj megnövekedett létszáma jelentette nyomás, így nem volt képes lépést tartani azok egyedszám-növekedésével. Ez meghatározta egész éves létszámát, melynek maximuma mindössze 15 példány (novemberben).

A másik három faj között körvonalazódó versengés az év első felében a csalitjáró pocok (MAG) dominanciáját eredményezte. Kivételt képez május hónap, amely a 3 éves mintavételi időszak alatt az egyetlen olyan hónapnak bizonyult, amelyben a közönséges földipocok (MSU) minimum ismert egyedszáma volt legmagasabb a közösségben. Míg a csalitjáró pocokok létszáma hónapról-hónapra emelkedett, addig sárganyakú erdeieger és a

földipocok állomány közel azonos dinamikai trendet mutatott. Július hónapban a csalitjáró pockok populáció egyedszáma több mint duplája a másik két faj létszámának. Jól megfigyelhető, hogy ez a nyomás a következő hónapra negatív változásokat eredményez a másik két faj állományában.

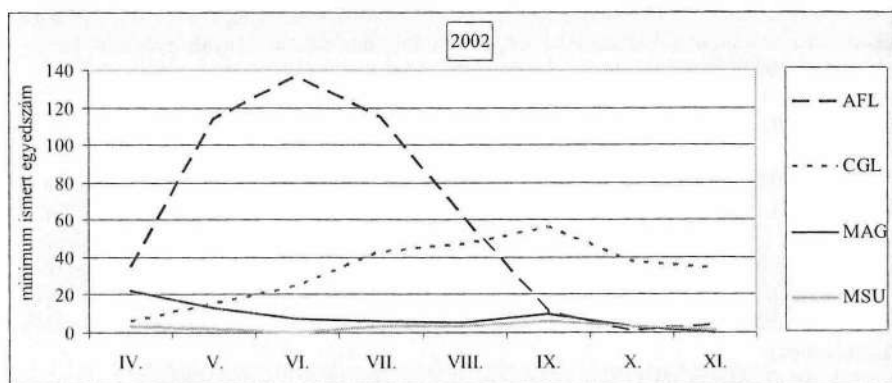


24. ábra: A négy karakterfaj állomány nagyságának alakulása 2001-ben

Figure 24: Population dynamic trends of the dominant species in the year 2001

Augusztustól azonban változnak a dominanciaviszonyok, és a csalitjáró pockok létszáma csökkenni, a sárganyakú erdeiegerék létszáma pedig nőni kezd. Hogy melyik hatás volt kiváltója a másiknak, azt modellezhetjük populáció-modellekkel, mindenesetre valószínűsíthető, hogy a két jelenség egymással szoros összefüggésben áll.

Mindezek mellett a földipocok állomány teljesen összeomlott, és az őszi hónapokban egyáltalán nem került kézre a faj. A sárganyakú erdeiegerék létszáma az év második felében történelmi dominanciát ér el, októberi csúcsot mutatva.



25. ábra: A 2002-es év domináns fajainak létszámváltozásai

Figure 25: Population dynamic trends of the dominant species in the year 2002

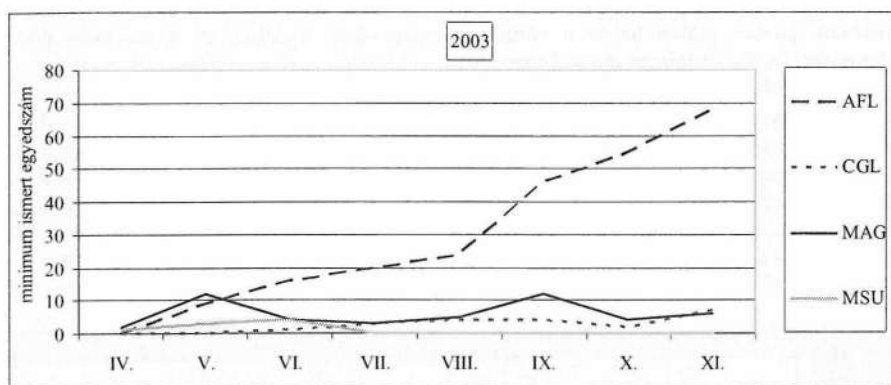
3.2.2.2. A 2002-es év jellemzése

2002-ben az előző évi négy faj helyett gyakorlatilag két faj között dőlt el a dominanciaharc. Mint azt korábban is tárgyaltam, a sárganyakú erdeiegér dominanciája az év első felében elsöprőnek bizonyult. Meglepő módon azonban az előző évben igen alacsony MNA értékeket adó vöröshátú erdeipocok állomány ezalatt fokozatos létszámnövekedésbe kezdett (25. ábra).

Az erdeipocok állomány megerősödésének kiváltója minden bizonnyal a sárganyakú erdeiegér állomány hirtelen visszaesése lehetett. A két meghatározó faj erős nyomása révén a csalitjáró pocok havi egyedszáma éves átlagban nem érte el a 9 egyedet.

3.2.2.3. A 2003-es év jellemzése

A 2003-as év jelentősen eltért a korábbiaktól. A sárganyakú erdeiegér egyeduralkodó fajjává vált a területen, rá a közösség egyik faja sem tudott nyomást gyakorolni. A faj előző évekhez képest lassú üteműnek mondható létszámgyarapodása, illetve az éves fogások alacsony száma azonban rámutat, hogy az egész közösség számára kedvezőtlen körülmények jellemezték az évet.

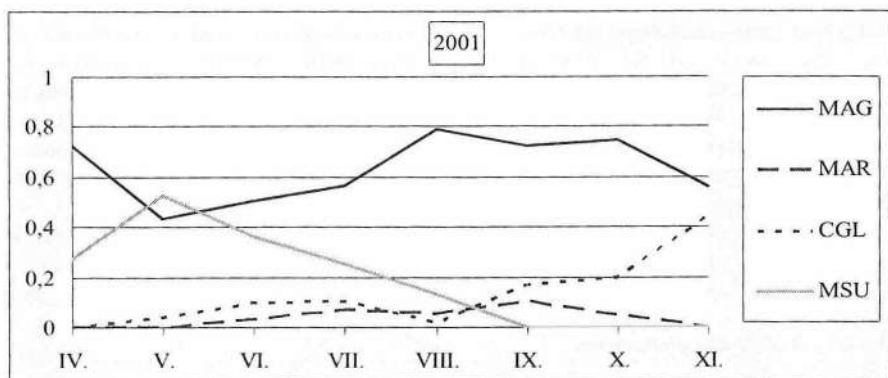


26. ábra: A 2003-as év karakterfajainak létszámváltozási trendjei
Figure 26: Population dynamic trends of the dominant species in the year 2003

3.2.3. Négy pocok-faj (*Arvicolinae*) együttes vizsgálata

Nemcsak a hazai, de a nemzetközi irodalmi adatok alapján is figyelemreméltó jelenség a négy pocok-faj (*Microtus agrestis*, *M. arvalis*, *M. subterraneus* és *Clethrionomys glareolus*) együttes előfordulása mintaterületünkön. A 2001-es év során mind a négy faj számottevő létszámban fordult elő, így az alábbi fejezetben ezt a példát elemzem.

A fajok közti relatív gyakoriság vizsgálata sok esetben félrevezető lehet, mert két faj viszonylatában az egyik faj értékeinek növekedése magában hordozza a másik faj értékeinek azonos mértékű növekedését. Ha azonban több faj esetében vizsgáljuk az összefüggéseket, akkor eredményeink rávilágítanak az egyes fajok populációdinamikai trendjeire a többi faj tükrében. (27. ábra).

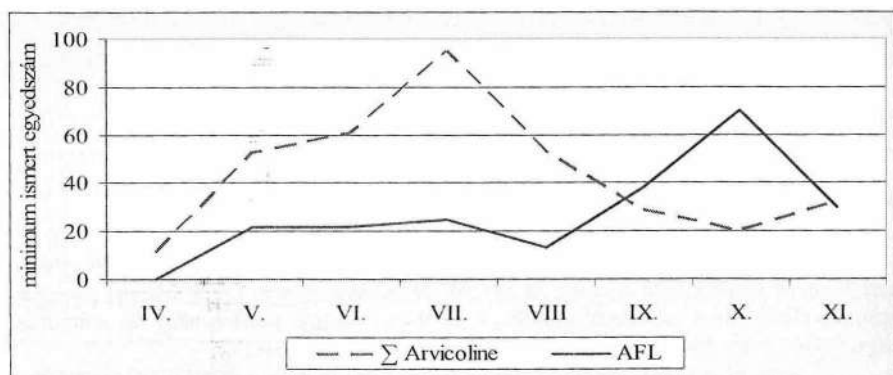


27. ábra: A négy pocokfaj relatív gyakorisága 2001-ben

Figure 27: Relative frequencies of the captured vole species in the year 2001

A tanulmány jól példázza azt a jelenséget, hogy az egyes fajok tér-idő mintázatában az idő tényező mennyire karakteresen jelentkezik. Megfigyelhető, hogy az év tavaszán a csaltitjárom pocok- és a közönséges földipocok dominál a közösségben, míg az év második felében utóbbi helyét a vöröshátú erdeipocok foglalják el. A csaltitjárom pocok dominanciája mindvégig megmarad a területen.

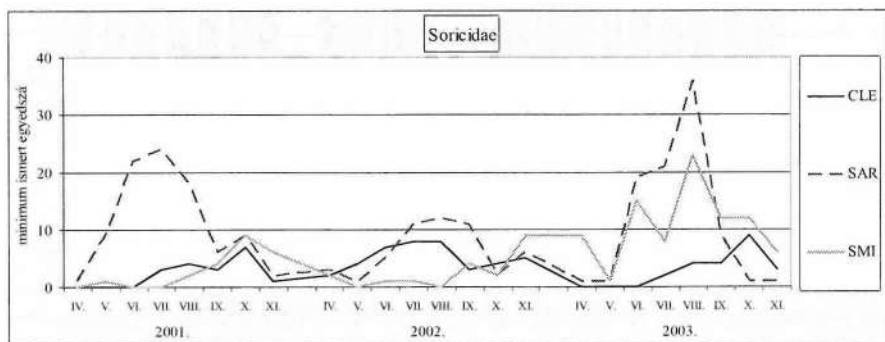
Végül pedig érdemes a négy pocok faj együttes hatását szembeállítani a terület másik domináns taxonjának (*Murinae*) egyetlen képviselőjével, a sárganyakú erdeieggel. A 28. ábra rávilágít arra az összefüggésre, ami a sárganyakú erdeieggér populáció szemszögéből nézve legközelebb áll a valósághoz: a négy pocokfaj együttes hatása befolyásolja leginkább (a kompetitor fajokat tekintve) annak létszámdinamikai változásait, így a 2001-es év kompetíciós viszonyainak leírásakor leginkább az *Arvicolinae* vs. *Apodemus flavicollis* megállapítás helytálló.

28. ábra: MNA-értékek alakulása az *Arvicolinae* alcsohad és az *Apodemus flavicollis* viszonylatában, 2001-benFigure 28: MNA (minimum number alive) data of the vole species (*Arvicolinae*) and the Yellow-necked Mouse (AFL) in the year 2001

3.2.4. A cickányfajok populációdinamikai trendjei

A vizsgált kisméltós közösség jellegzetes fajai közt a rovarevők néhány képviselője is stabil egyedszámú populációkkal volt jelen mintaterületünkön. Az *Insectivora* rend képviselőiben négy cickányfajt regisztrálhattunk. A mindössze két alkalommal megfogott közönséges vízcikányt nem számolva azonban három cickányfaj állandó jelenléte jellemezte a közösséget. A három populáció egyedszám változásait a 29. ábra mutatja.

A legnagyobb létszámban előforduló cickányfaj az erdei cickány (SAR) volt, amelynek havi MNA értéke több hónapban is meghaladta a 20 példányt. Ellentétben a közösség rágcsáló fajaira jellemző populációdinamikai trenddel, az erdei cickány esetében mindhárom év hasonló karakterű dinamikai mintázatot mutat. Mindhárom év esetében július hónapra tehető a faj létszámmaximuma, melyet szimmetrikusnak mondható gradáció és degradáció előz meg, illetve követ. További különbség, hogy míg a rágcsálók számára legkedvezőbb évnak 2002 bizonyult, illetve a 2003-as évet tekinthették a legkedvezőtlenebbnek, addig az erdei cickány esetében ez éppen fordítva alakult.



29. ábra: A három cickányfaj havi MNA-értékei (2001-2003)

Figure 29: MNA (minimum number alive) data of the three captured shrew species (2001-2003)

3.3. A populációk kor-, ivar-, és testtömeg eloszlása

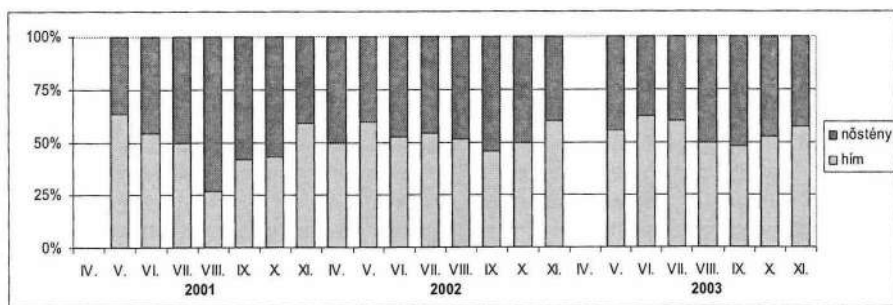
A fajok létszámváltozási trendjeinek jellemzése mellett érdemes megvizsgálni az egyes populációk esetében a korcsoportok megoszlását, annak alakulását az egyes hónapok esetében, illetve az ivararány változásait az idő függvényében. Míg a nemek elkülönítése a rágcsáló fajok esetében küllemi bélyegek alapján terepi körülmények között elvégezhető, addig a rovarevő cickányok esetében csak a gravid vagy laktáló nőstények esetében állapíthatjuk meg biztosan a példány nemét, így az ivararány számítására csak a rágcsáló fajok esetében van mód. Az alábbiakban a közösség nagyobb számban megfogott fajainak ivari és korösszetételét vizsgálom meg az idő függvényében.

Nem kötődik szervesen a fejezethez, mégis ezek mellett tárgyalom az állatok testtömegének szezonális alakulását, amely fontos mutatója az egyedek jólétének, rámutatva az aktuális időszakban a környezet nyújtotta körülményekre. Az egyes egyedek esetében mért adatokat havonta átlagoltam, kiküszöbölve ezzel a kisebb távú tömeg-ingadozást, illetve a mérés esetleges hibáját. A havi tömegértékek számításánál csak az adult, nem gravid egyedek adatait vettem figyelembe, így kor- és ivararány változásai nem befolyásolták a testtömeg értékek szezonális változásáról kapott képet.

3.3.1. A populációk ivari megoszlása

A csapdákból regisztrált egyedek ivari megoszlását alapvetően két tényező befolyásolja. Az egyik a populáció aktuális ivaráránya, a másik az adott időszakban a nemekre jellemző etológiai bélyegek. Előfordulhatnak ugyanis szezonális különbségek a nemek csapdázhatóságában (a kölykeit nevelő nőstények vagy a kóborló hímek pl. eltérő valószínűséggel keresik fel a csapdákat), emellett az el- és bevándorlások is különböző mértékűt ölhetnek a hímek és nőstények esetében, amely különbség évszakosan is változhat.

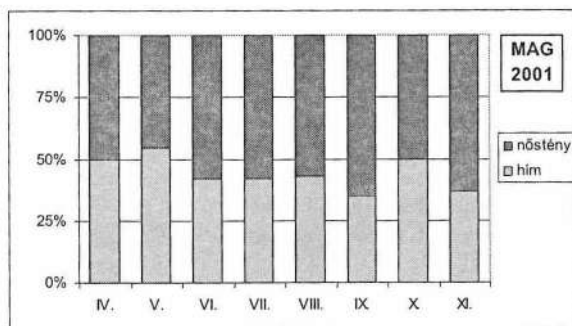
A legnagyobb számban kézrekerült sárganyakú erdeieger esetében az ivarárány kiegyenlítettnek volt mondható. (Természetesen minél kisebb az adott hónapban megfogott egyedek száma, annál nagyobb a minta hibája.) A 30. ábra is alátámasztja a fentieket, látható, hogy az alacsony egyedszámmal jellemezhető hónapok kivételével a nemek aránya a faj esetében 50% közelében mozog.



30. ábra: A sárganyakú erdeieger ivarárány változása a 3 éves vizsgálati időszakban

Figure 30: Sex-ratio of the Yellow-necked Mouse between 2001 and 2003

A pocokformák fajainak esetében csak 1-1 év adatai alapján végeztem el az ivarárány számítását, mivel a többi év olyan kis egyedszám értékeket mutatott, hogy néhány egyed is markánsan befolyásolhatta az ivarárány alakulását.

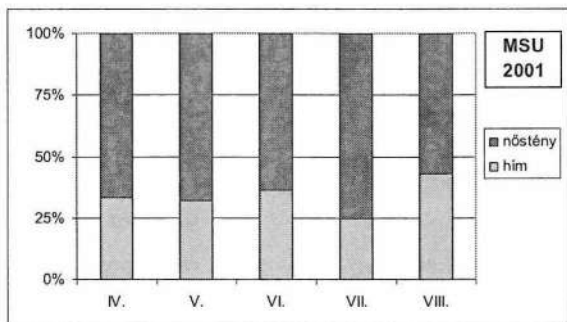


31. ábra: A csalitjáró pocok ivarárány változásai 2001-ben

Figure 31: Sex-ratio of the Field Vole in the year 2001

Az alábbiakban tehát a csalitjáró pocok (MAG), illetve a közönséges földipocok (MSU) 2001-es évi eredményeit, míg a vöröshátú erdeipocok esetében a 2002-es év fogási adatait ábrázoltam az aktuális hónapok bontásában (31-32-33. ábrák).

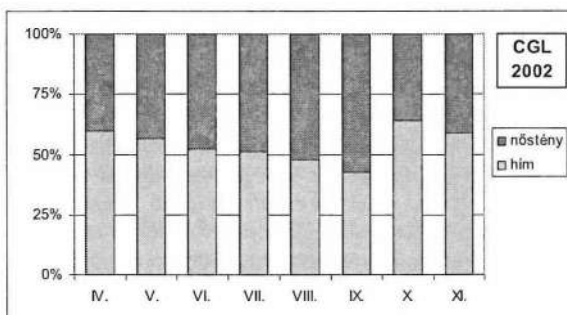
Míg a csalitjáró pocok esetében kiegyenlített ivararányt tapasztalhattam, addig a közönséges erdeipocok fogási adataiban egyértelműen a nőstények száma volt túlsúlyban. Mivel azonban a faj még az ábrázolt négy hónapban is mindössze 20 körüli havi fogást adott, a kapott eredmény alapján nem vonhatunk le hosszú távú következtetést a faj ivararány-változásaira vonatkozóan.



32. ábra: A közönséges földipocok ivararány változásai 2001-ben

Figure 32: Sex-ratio of the European Pine Vole in the year 2001

A vöröshátú erdeipocok 2002-ben kellő számban fordult elő mintaterületemen, így a kapott eredmény (33. ábra) alapján kijelenthető, hogy e faj esetében sem állapítható meg az ivararány szezonális eltolódása, a nemek aránya egész évben kiegyenlítettnek volt mondható.



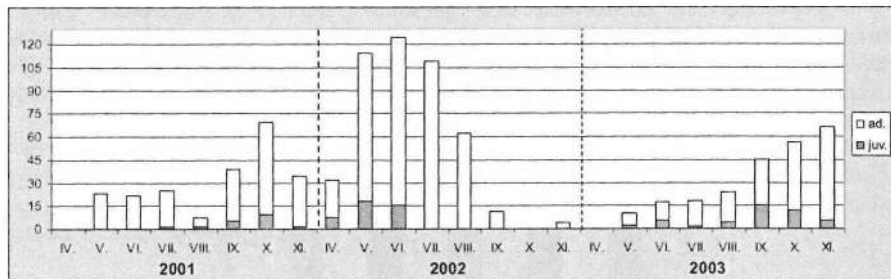
33. ábra: A vöröshátú erdeipocok ivararány változásai 2002-ben

Figure 33: Sex-ratio of the Bank Vole in the year 2002

3.3.2. A sárganyakú erdeiegér populáció korösszetételének vizsgálata

A kisemlős fajok esetében csapdázásos vizsgálatok alapján két korcsoport különíthető el. A már önállóan táplálkozó fiatal (subadult) példányok rövid idő alatt elérik a felnőtt (adult) állatok méretét, így mindössze néhány hetes az az időszak, míg testméret és szőrzet alapján elkülöníthető a két korcsoport. A fenti okok miatt csak a nagyszámban megfogott fajok

(esetemben csak a sárganyakú erdeieger) esetében érdemes megvizsgálni a populáció korösszetételének időbeli változásait. A 34. ábra az egyes hónapokban regisztrált összes fogás egyedszám értékeit szemlélteti, feltüntetve az egyes korcsoportok arányát a mintában.



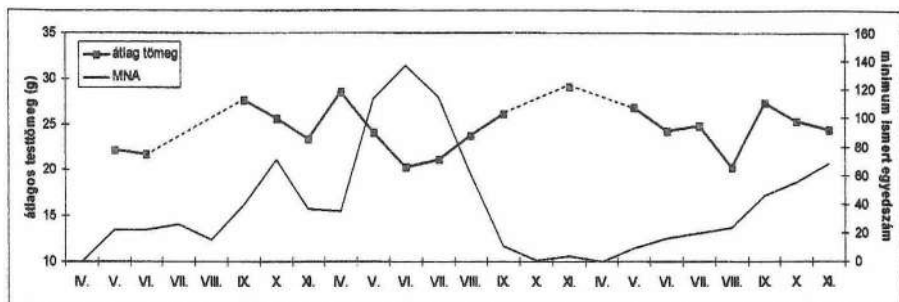
34. ábra: A sárganyakú erdeieger havi fogásszámait a két korcsoport megoszlása szerint
Figure 34: Age-group distribution in the number of captured individuals of Yellow-necked Mouse

A grafikonon jól látható, hogy a három év eltérő populációdinamikai trendje a korcsoportok arányában is megmutatkozott. A sárganyakú erdeieger dinamikájára legjellemzőbb robbanásszerű őszi létszámmaximumot mutató 2001-es év során a fiatal egyedek szeptember-október hónapban érték el a legnagyobb arányt, ugyanez a következő évben – köszönhetően főként a magas számban áttelelő populációnak – már május hónapban bekövetkezett. A 2003-as év lassú, egyenletesnek mondható létszámnövekedést hozott, a fiatal (subadult) egyedek aránya szeptemberben mutatott maximumot. Általánosan elmondható tehát a faj korcsoport-eloszlásáról, hogy az erőteljes létszámnövekedéssel jellemezhető időszak első felében a legmagasabb a fiatal (3-6 hetes) egyedek aránya, mely példányok hamar elérik a felnőtt kort (6-8 hetes korban már szaporodóképesek), így robbanásszerű létszámnövekedést okoznak a populációban. A fiatalok ivari megoszlása mindemellett kiegészítettnak mutatkozott.

3.3.3. A testtömeg értékek szezonális változásai

Vizsgálataim alapján az egyedek testtömegének szezonális alakulása két fő tényező befolyása alatt áll. Az egyik ilyen tényező a környezet szezonális változása révén a táplálék abszolút mennyisége a területen, amely tavasztól ősziig nő, majd az év második felében fokozatosan csökken. A másik faktor a populáció mérete, illetve természetesen a kompetitor fajok egyedszámait. A két tényező közül az adott faj saját populációjának egyedszáma bizonyult a testtömeget legmarkánsabban befolyásoló faktornak. A sárganyakú erdeieger havi átlagos testtömeg értékeit ábrázoltam az idő függvényében (35. ábra).

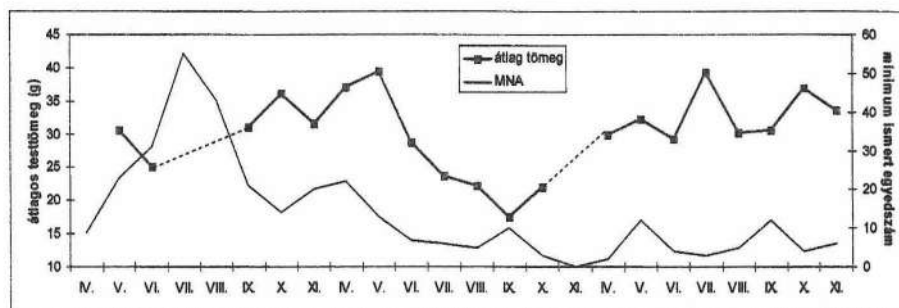
Megfigyelhető a faj esetében, hogy a populáció létszámnövekedése az egyedek testtömegének csökkenését vonja maga után, amely magyarázható a táplálék mennyiség csökkenésével, a fokozott stresszel, illetve azzal, hogy az egyes egyedeknek nagyobb területet kell bejárnia táplálkozás közben. Összefüggés vonható le továbbá azzal a megfigyeléssel, miszerint a magas egyedszámmal jellemezhető hónapokban az egyedek aggregálódása csökken (3.5.1. fejezet), így a kevésbé optimális élettereket is elfoglalják, amelyek kisebb táplálékkinálatot jelentenek.



35. ábra: A sárganyakú erdeieger havi testtömeg értékei az MNA értékek függvényében

Figure 35: Connection between the MNA data and body weight data of Yellow-necked Mouse

Hasonló megállapítások vonhatók le a csalitjáromocok esetében, melynek testtömeg értékeit a 36. ábrán tüntettem fel. Fontos különbség azonban, hogy a kompetitor fajok egyedszám változása markánsabban megmutatkozik az egyedek testtömegének alakulásában, mint a sárganyakú erdeieger esetében.



36. ábra: A csalitjáromocok testtömeg értékei a minimum ismert egyedszámok tükrében

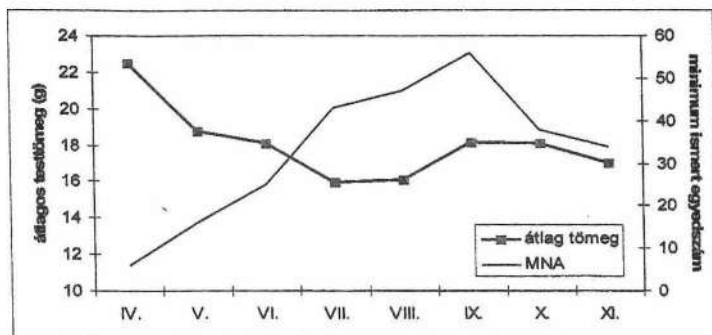
Figure 36: Connection between the MNA data and body weight data of Field Vole

Jól látható, hogy a 2002-es év során az egyedek testtömege az év során fokozatosan csökkent, noha a populáció egyedszáma nem mutatott növekedést. Ez minden bizonnyal a sárganyakú erdeieger és vöröshátú erdeipocok populációk magas létszámával (ld. 24-25. ábrák) magyarázható.

A vöröshátú erdeipocok esetében a 2002-es év testtömeg értékeit ábrázoltam az idő függvényében (37. ábra). Noha a tavaszi hónapokban a sárganyakú erdeieger magas (>100) létszáma igen erős kompetíciós nyomást jelentett a közösség számára, a vöröshátú erdeipocok testtömeg értékeiben ez a faktor nem mutatkozott meg. Sokkal szorosabb összefüggés mutatkozott meg ugyanakkor a faj saját létszámdinamikájával, amely fordított arányban állt az egyedek testtömegével. Az év végén aztán a környezet eltartóképességének korlátai miatt ismételtlen csökkenés volt tapasztalható a testtömeg értékek alakulásában.

Általánosságban levonható következtetés tehát, hogy a közösség kompetíciós nyomására érzékeny fajok esetében a domináns fajok nyomása kihat az egyedek testtömegének alakulására is. A domináns fajoknál azonban sokkal inkább a saját populáció létszáma a meghatározó faktor a tömeg értékek szempontjából. Mindemellett a táplálék mennyisége is felléphet korlátozó tényezőként, de ez általában csak a késő őszi, téli

hónapokban jelentkeznek. Meg kell említeni mindezek mellett, hogy a környezet nyújtotta táplálékforrások változási periódusai (pl. makktermés-hozam) hosszabbak az általam vizsgált időszaknál (HANSSON és HENTTONEN 1985), így a fenti eredmények hosszabb távon módosulhatnak, amelyek vizsgálata további kutatómunkát igényel a jövőben.



37. ábra: A vöröshátú erdeipocok testtömeg értékeinek havi változásai
Figure 37: Connection between the MNA data and body weight data of Bank Vole

3.4. A kisméltós közösség vizsgálata többváltozós statisztikai módszerekkel

A hagyományos faunisztikai és populációdinamikai vizsgálatok mellett a CMR-technikát (fogás-jelölés-visszafogás) alkalmazó kutatások adatai napjainkban már a széles körben használatos többváltozós statisztikai módszerekkel is értékelhetők. Az újabb és újabb kutatási eredményeket hasznosító különféle statisztikai, szünbiológiai programok (NuCoSa, Syntax, Statistika, Capture, Mark, Estimate, Brownie, stb.) használatával olyan összefüggéseket tárhatunk fel, amelyek ezek használata nélkül aligha kerülhetnének felszínre. A populációk mennyiségi sémáinak/mintáinak pontos becslése, különösképpen a populációk közötti korreláció és távolság kapcsolata rendkívüli érdeklődésre tart számot, azáltal hogy képes rávilágítani a populációk dinamika változásai mögött húzódó mechanizmusokra.

Az alábbi fejezetekben többváltozós statisztikai módszereket alkalmazva igyekeztem - fogási eredményeim nyújtotta korlátok közt - korábbi eredményeimet újabb aspektusokból megvizsgálni, esetenként pontosítani. Másrészt célom volt új összefüggések feltárása, a vizsgált kisméltós közösség szabályozásának háttérében álló tényezők meghatározása, jellemzése.

3.4.1. A populációk létszámbecslése zárt populációs modellekkel

A populációk létszámának jellemzéséhez az ún. „minimum ismert egyedszámot” (MNA) használtam (3.2. fejezet), amely a populációban adott hónapban biztosan jelenlévő (fogási adatokkal kimutatott) egyedek számát jelenti. Az MNA-értékek noha jól mutatják a populációk dinamikai változásainak trendjeit, mégis értékük a legtöbb esetben alulreprezentált a valós populációméretéhez képest.

Az OTIS *et al.* (1978) féle zárt populációs modellek „zártsága” abban rejlik, hogy az egyes mintavételi időszakok alatt (esetemben pl. a havi becslést egyedszám számításakor a hónap egyes csapdázási napjai között) zártnak tekintik a populációt, azaz feltételezi, hogy ezen időszak alatt be-, illetve elvándorlások nem történnek. Noha az utóbbi évtizedekben több

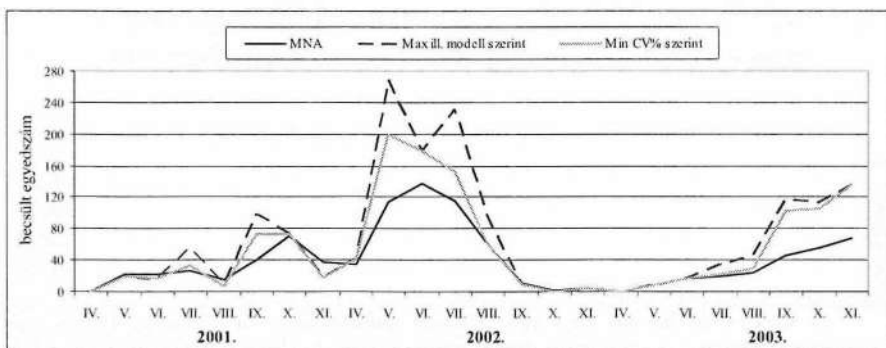
bírálat is érte a zárt populációs modellek különböző téren való alkalmazását, esetünkben ezek a modellek jól alkalmazhatók a valós populációméretnek becslésére, számítására.

A jó közelítésű eredmények eléréséhez elengedhetetlen, hogy a mintában elegendő arányú legyen a visszafogások száma, hiszen a modellek a fogási-visszafogási mintázat alapján számolják a becsült egyedszámot. Így tehát csak azok a populációk alkalmasak hasonló statisztikai elemzésekre, melyek havi fogásszámai, illetve visszafogási aránya megfelelően magasak voltak ehhez.

A fentiek tükrében az alábbiakban a közösség karakterfajainak létszámbecslését végeztem el a sárganyakú erdeieger és a csalitjáró pocok esetében mindhárom év-, a csak időszakos dominanciát mutató vöröshátú erdeipocok vizsgálatakor pedig csak egy év adatai alapján.

3.4.1.1. *Apodemus flavicollis*

Az alábbi grafikon (38. ábra) jól szemlélteti, hogy zárt modellek segítségével kalkulált havi egyedszám értékek az általunk korábban megállapítottnál magasabb létszámot becslünk. Modellválasztásunk a kilenc rendelkezésre álló modelltől két irányelv alapján valósult meg. A fogási eredményeinkkel legszorosabb illeszkedést mutató modellek értékeit szaggatott vonallal jelöltem. Szürke vonal mutatja az esetenként alternatív modellel korrigált értéksort.



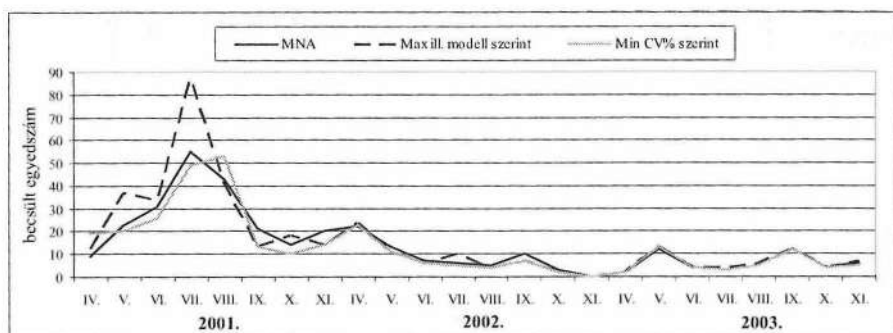
38. ábra: Az *Apodemus flavicollis* populáció havi modellezett egyedszám értékei a minimum ismert egyedszámokhoz viszonyítva

Figure 38: Connection between the monthly modelled population numbers and the MNA numbers of the Yellow-necked Mouse

A sárganyakú erdeieger volt a legtöbb fogást és legösszetettebb fogási mintázatot adó fajunk, így ezek az adatok értékelhetők legrelevánsabban a modellek teszteléskor. Vizsgálataim alapján a legtöbb esetben az $M(0)$, $M(h)$ – jackknife modellek voltak legalkalmasabbak a fogási mintázat alapján való pontos becslések elvégzésére (ld. még a 2.4.5. fejezetet). A legjobban illeszkedő modellek alapján 40-, míg a legkisebb hibaszázalékú eredményt adó (min. CV%) modellek alapján 36%-ban voltak korábban számított MNA értékeim alulkalkuláltak a valós populációméretre képest a három év egészét tekintve. Ez némiképp magasabb, mint HILBORN *et al.* (1976) által megállapított 10-20%-os átlagos alulbecslési érték. Ugyanakkor az eredmény rámutat, hogy valószínűsíthetően a területen élő sárganyakú erdeieger populáció havi egyedszámai a gradációs időszakok csúcsán akár duplájára is nőhettek, mint azt korábban sejtettük.

3.4.1.2. *Microtus agrestis*

Mivel a faj elterjedése vitatott, és az É-dunántúli régióban korábban egyáltalán nem voltak populációméret becslésre alkalmas adataink, ezért kiemelten fontos, hogy pontos becslést adhassunk a vizsgált állomány egység számára vonatkozóan. A faj 2002-es degradációja ellenére is olyan állománya élt mintaterületünkön, amelynek adatai mindhárom vizsgálati évben alkalmasnak bizonyultak a zárt populációs modellekkel történő létszámbecslések elvégzésére. Eredményünket a 39. ábra mutatja be.



39. ábra: Az *Microtus agrestis* populáció havi modellezett egyedszám értékei az MNA-értékek függvényében

Figure 39: Connection between the monthly modelled population numbers and the MNA numbers of the Field Vole

Megállapítható, hogy a populáció alacsony havi egyedszám értékei esetében a modellek azonos, vagy közeli értéket becsültek a minimum ismert egyedszámhoz képest, a létszám növekedésével azonban nőtt a becslések és számított MNA-értékek közti különbség. A modell alapján tehát 2001 nyarán a mintaterületen élő csalitjáró pockok egyedszáma megközelítette a 90 példányt.

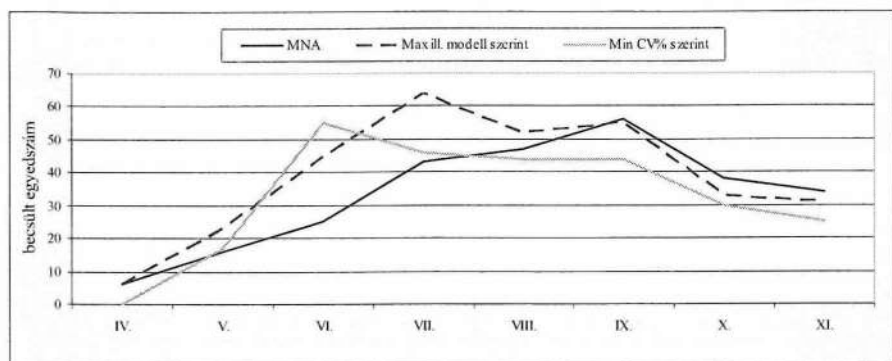
A számolt és becsült havi egyedszámok különbsége a faj esetében, három éves periódussal kalkulálva a maximum illeszkedésű modellek alkalmazásával 12%-os MNA alulkalkulációt állapított meg. Érdekes módon a minimális CV% alapján szelektált modellek esetében az MNA értékek felülreprezentálnak bizonyultak 7%-al, amely eredmény feltételezhetően a 2002-2003-as tartósan alacsony populáció-létszámnak tudható be.

3.4.1.3. *Clethrionomys glareolus*

A hároméves vizsgálati időszakot tekintve a vöröshátú erdeipocok összesített fogásszámában megelőzte a csalitjáró pockot, így a közösség második legtöbbet fogott fájának bizonyult. A 2001-es és 2003-as év bizonyos hónapjaiban azonban olyan alacsony létszámot mutatott (köztük három hónapban egyáltalán nem került kézre), hogy ezekben az években a becsülő-modellek alkalmazása nem lett volna megalapozott, így az alábbiakban csak a 2002-es év egyedszám értékeit vizsgálom.

A 40. ábra mutatja a modellezett populáció-létszámok alakulását. Hasonlóan a korábbiakhoz, a vöröshátú erdeipocok esetében is magasabb populáció-létszámokat kaptunk, mint a minimum ismert egyedszám adataink. A maximális illeszkedésű modell esetében éves átlagban 7-, míg a legkisebb *standard error* által szelektált modell alapján mindössze 1%-al

magasabb értéket mutatva az MNA értékeknél. Amennyiben tehát elfogadjuk a legjobban illeszkedő modellek eredményét, megállapítható, hogy a vöröshátú erdeipocok populáció létszáma nem szeptemberben, hanem már júliusban elérte maximumát.



40. ábra: A *Clethrionomys glareolus* populáció havi modellezett egyedszám értékei az MNA-értékek függvényében 2002-ben

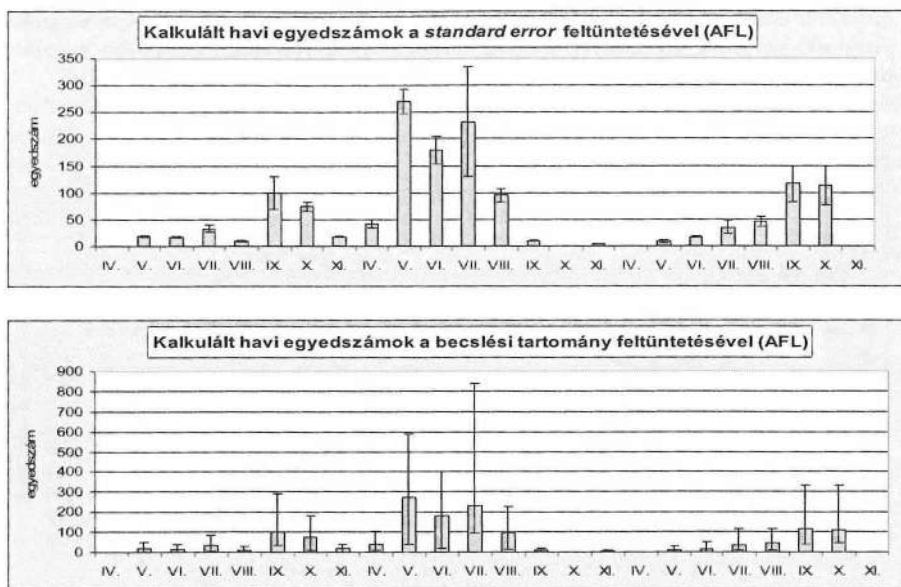
Figure 40: Connection between the monthly modelled population numbers and the MNA numbers of the Bank Vole in the year of 2002

3.4.1.4. A zárt populációs modellek értékelése

A többváltozós adatfeltáró módszerek a legkülönbözőbb kutatási területeken alkalmazhatóak, de a feltárt eredmény valóságossága a vizsgált adatok jellegétől függően igen eltérő lehet. Fontos tehát megvizsgálnunk, hogy a választott módszer, illetve esetünkben a módszeren (zárt populációs modellek alkalmazásán) belül használt modellszelekció mennyire használható a kívánt eredmények számításához. Az általam használt modellválasztás két tényező alapján valósult meg, a legjobb illeszkedés, illetve a legkisebb hibaszázalék szelekciója szerint.

A 41. ábra jól szemlélteti, hogy sok esetben a legjobb illeszkedésű modellek igen magas hibaszázalékkal (*standard error*) kalkulálnak. A modell, a kalkulált érték feltüntetése mellett megjelöli azt a tartományt, mely 95%-os konfidencia intervallum esetén érvényes. Számos esetben a legjobb illeszkedés alapján választott modellek eredményeiben is irreálisan magasnak bizonyult ez az intervallum. Az előbbi két hiányosság miatt kerestem olyan alternatív modelleket az adott havi egyedszám értékek becslésére, melyek illeszkedése nem volt kisebb 0,5-nél (a legjobban illeszkedő modellhez (1,00) viszonyítva), ugyanakkor a *standard error* és a létszámtartomány tekintetében pontosabb eredményt mutattak (42. ábra).

Kapott eredményeim azt mutatják, hogy a minimalizált *standard error* alapján választott modellek becsült eredményei alig különböztek a biztosan alulkalkulált MNA értékektől, sőt sok esetben annál alacsonyabb értéket mutattak, ami rámutat arra, hogy a modellszelekció ezen kritériuma kevésbé alkalmas valóságghú adatok nyerésére, mint a legjobb illeszkedés módszere.



41. ábra: A legjobb illeszkedésű modellek által kalkulált havi egyedszámok az *Apodemus flavicollis* esetében

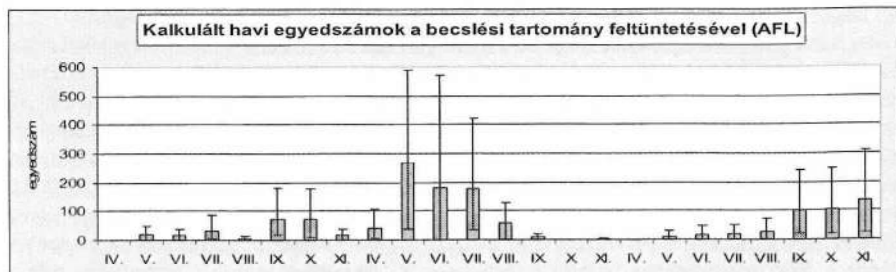
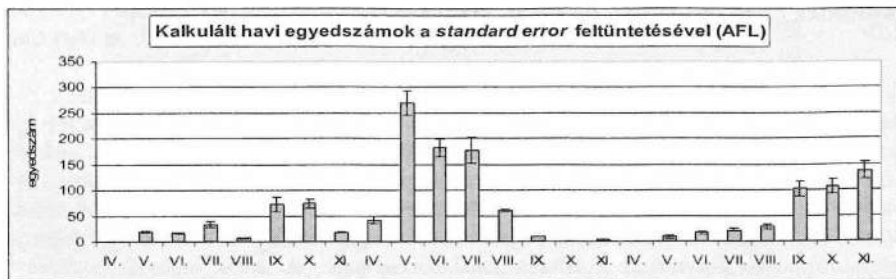
Figure 41: Monthly population sizes of *Apodemus flavicollis* calculated by the best fitted model

A kisemlős populációk csapdázásos vizsgálatának létszámbecslése egy másik problémát is felvet a zárt modellek alkalmazásában. Azokban a fogási mintázatokban, amelyek nagyobb számban tartalmaztak csapdában elhullva talált jelölt egyedeket alulbecsülte a populáció létszámát a modell, mert ezeket az adatokat nem tekintette visszafogásnak.

A probléma kiküszöbölésére azt a módszert alkalmaztam, hogy ezeket az egyedeket úgy tüntettem fel az adatmátrixban, mint olyan példányt, amely az elhullás napján került utoljára kézbe, mégis élve elhagyta a csapdát. Ebben az esetben az érintett egyed az adott hónapban jelenlévő populáció részének tekinti a becslő, és pontosabb értéket kapunk. A módszernek elméleti létjogosultsága is van, hiszen egy adott hónapban megfogott egyed még akkor is az állomány részének kell tekinteni, ha nem éli meg a következő hónapot. Az elmélet igazolására bemutatok egy példát az alábbiakban.

A közönséges földipocok 2001 májustól augusztusig tartó időszakában elegendő létszámban került kézre a létszámbecslés elvégzéséhez. A becslés azonban irreális populáció létszám értékeket mutatott, amelyek alacsonyabbak voltak az általam megjelölt állatok számánál (3. táblázat), így világosan mutatja az eredmény alulreprezentáltságát.

A kalkulált MNA-értékek és a becslött populációméretek viszonyát a 43. ábra szemlélteti. A grafikon szemlélteti a modell által kalkulált populációméretet alulbecsült mivoltát. A fent tárgyalt korrekció elvégzése után kapott eredmények az irodalmi adatoknak megfelelő értékeket adnak (4. táblázat), amelyek esetében a minimum ismert egyedszám értékénél 35%-nál bizonyultak magasabbnak (44. ábra).



42. ábra: A legkisebb standard error alapján szelektált modellek által számított havi egyedszám értékek az *Apodemus flavicollis* esetében

Figure 42: Monthly population sizes of *Apodemus flavicollis* calculated by the minimal standard error models

3. táblázat: A *Microtus subterraneus* becsült egyedszámjai a legjobb illeszkedésű modellek alapján

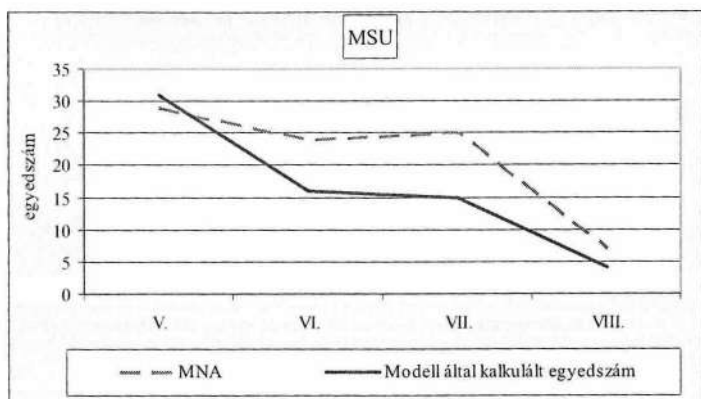
Table 3: Estimated population sizes of the European Pine Vole by the best fitted models

2001	V.	VI.	VII.	VIII.
legjobb illeszkedésű modell	M(o)	M(o)	M(o)	M(h)
illeszkedés	1,00	0,77	1,00	1,00
becsült pop. létszám	31	16	15	4
min. egyedszám	23	15	14	4
max. egyedszám	58	24	23	19
standard error (95%-on)	8,08	1,95	1,90	2,29
CV%	26%	12%	13%	57%

4. táblázat: A *Microtus subterraneus* becsült populáció létszámjai a legjobb illeszkedésű modellek alapján, a korrigált adatmátrix használatával

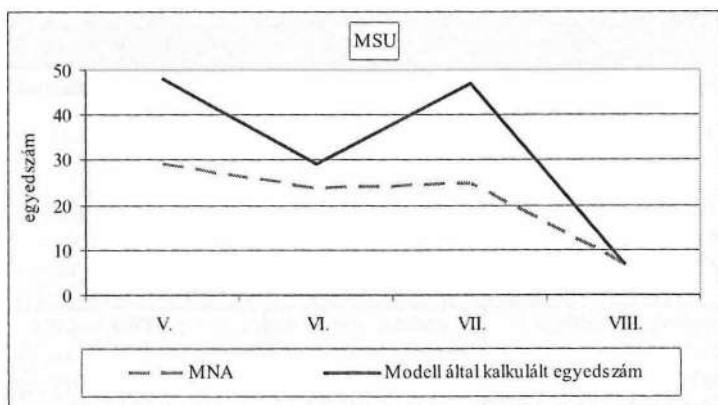
Table 4: Estimated population sizes of the European Pine Vole by the best fitted models in the year 2001

2001	V.	VI.	VII.	VIII.
legjobb illeszkedésű modell	M(o)	M(h)	M(h)	M(bh)
illeszkedés	1,00	1,00	1,00	1,00
becsült pop. létszám	48	29	47	7
min. egyedszám	36	23	35	7
max. egyedszám	80	46	72	7
standard error (95%-on)	10,56	5,63	9,21	0,23
CV%	22%	19%	20%	3%



43. ábra: *A Microtus subterraneus* becsült- és számított egyedszám értékei 2001-ben

Figure 43: Estimated and calculated population sizes of the European Pine Vole in the year 2001



44. ábra: *A Microtus subterraneus* korrigált egyedszámbebecslése és számított MNA-értékei (2001)

Figure 44: Figure 43: Corrigated estimation of population sizes of the European Pine Vole in the year 2001

Összefoglalva tehát a fejezet eredményeit, megállapítható, hogy a fogás-jelölés-visszafogás módszerrel történő kísérleti csapdázás adatainak értékelésekor az OTIS-modellek jól alkalmazhatóak a populáció méretek becsülésére, kellő mennyiségű visszafogási adat esetén. A valóságnak legmegfelelőbb egyedszám értéket úgy kapunk, ha az egyes hónapok esetében mindig a legjobb illeszkedésű modellt választjuk, így az OTIS *et al.* (1978) által javasolt, ún. vegyes sorozatokkal jellemezhetjük a populációk havi egyedszámait.

3.4.2. A populációk létszámváltozásaira ható tényezők vizsgálata nyílt populációs modellekkel

Az alkalmas modell megtalálása, mint a statisztikai következtetés alapja az egyik legkritikusabb pontja vizsgálatainknak. Ez különösképpen igaz a nyílt populációs modellek esetében, ahol még összetettebb, egymásba kapcsolódó adatsokaság vizsgálatát célozzuk meg. Nyílt modellek alkalmazásakor nem „csupán” a korábban kidolgozott modellek közül való sikeres választás a célunk, hanem a fogási eredményeket legteljesebben felhasználva olyan egymásból kialakított modellek megalkotása, amelyet kifejezetten a vizsgált adathalmaz értékelésére hoztunk létre, és összehasonlításuk rámutat a populációk szabályozásában szerepet játszó hatások, folyamatok fontosságára.

Vizsgálataimat a CJS-modell számításával kezdem, amely a túlélési- (Φ), és fogási (p) valószínűség változásait vizsgálja az idő függvényében, így a modell jó kiindulópontot jelent a hatásvizsgálat számára. Ezt követően a változók értékelésévé, illetve a fogási eredmények alapján feltételezhetően ható egyéb tényezők hozzáadásával újabb modelleket hozunk létre, amelyek összehasonlító vizsgálata rámutat a jelenség háttérében álló, azokat befolyásoló faktorok fontosságára. Még a legáltalánosabb ilyen modellek is akár 1000 túlélési-, és fogási valószínűségi paramétert tartalmazhatnak, ezért szükség van egy olyan kifejezés használatára, amely rámutat arra, hogy egy adott modell, mennyire reprezentálja az általa vizsgált jelenséget. A különböző modelleket az *Akaike-féle információs kritérium*, azaz AIC értékük alapján értékeltem (ld. 2.4.5. fejezet). A modellek a túlélési valószínűség (Φ), a fogási valószínűség (p), és a kompetitor fajok hatását (AFL, MAG, CGL, MSU) vizsgálják, különös tekintettel azok időben való változására, vagy éppen állandó mivoltára.

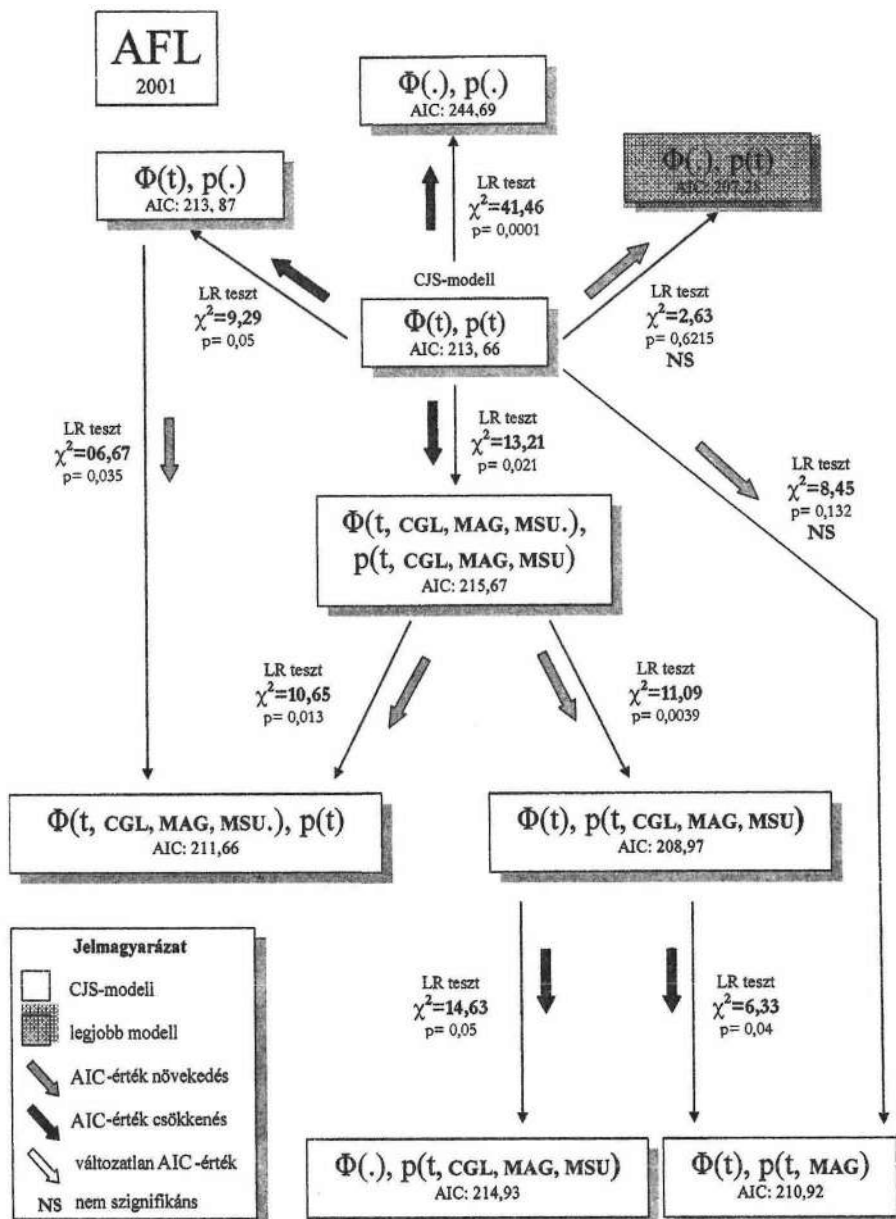
3.4.2.1. Az *Apodemus flavicollis* populáció létszámváltozásainak háttérében álló faktorok vizsgálata

Vizsgálataimat a sárganyakú erdeieger populáció modelljével kezdem. Mielőtt általános következtetéseket vonnánk le, érdemes elsőként éves periódusokat vizsgálni, mert a ténylegesen ható tényezők az egyes évek (sőt, akár hónapok) alatt változhatnak, veszíthetnek súlyukból, vagy éppen felerősödhetnek. A vizsgált faj közösségen belül elfoglalt pozíciója átértékelődhet, az ellenétes irányú változások kioltathatják egymást, így nehezen értelmezhetővé válnak a folyamatok. A sárganyakú erdeieger 2001-es évének nyílt populációs modell-vizsgálatait a 45. ábra ismerteti.

A modell eredménye alapján levonható legfontosabb következtetés, hogy a 2001-es év során a sárganyakú erdeieger egyedeinek túlélésére nem volt kimutatható hatással a közösség többi faja, illetve ezen fajok populációinak egyedszáma. Ezt egyértelműen jelzi, hogy a túlélést (Φ) a kompetitor fajok hatásával jellemző modellek AIC-értéke mind magasabb, mint azon modelleké, melyek a túlélési faktor kalkulálásánál nem veszik figyelembe a három másik karakterfaj egyedeinek populációs nyomását.

Ezzel szemben a fogási valószínűség (p) éves változásairól megállapítható, hogy alakulását befolyásolta a másik három vizsgált faj egyedszáma. Ezt bizonyítja azon modellek alacsony AIC-értéke, amelyek a fogási valószínűség változásait ezzel a faktorial modellezik.

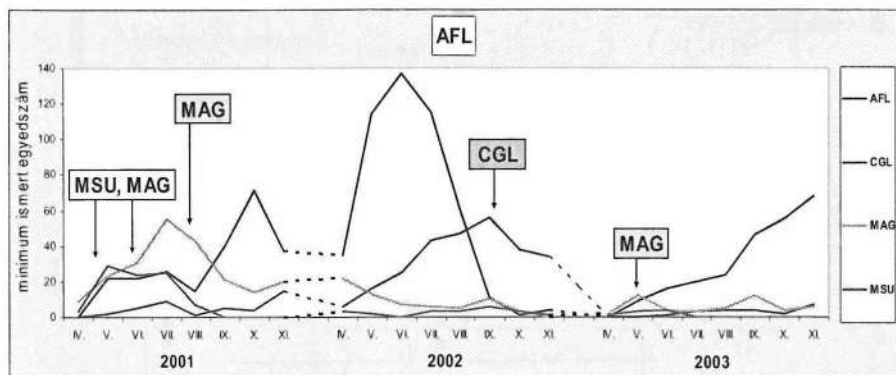
A modellek összehasonlítása alapján a faj egyedeinek éves túlélése állandónak tekinthető, amelyre a CJS-modell és a $\Phi(\cdot)$, $p(t)$ modell közti AIC-érték különbség mutat rá. Mivel azonban a két modell összehasonlítását végző LR-teszt nem mutatott szignifikáns különbséget, utóbbi eredményt nem tekinthetjük statisztikailag igazoltnak.



45. ábra: Az *Apodemus flavicollis*ra 2001-ben ható létszámszabályozó faktorok vizsgálata nyílt populációs modellekkel

Figure 45: Analysis of the population size regulator factors with open population models (*Apodemus flavicollis*, 2001)

A sárganyakú erdeiegerre ható, a modellek szempontjából releváns kompetíciós hatásokat a 46. ábra mutatja be. Az ábra közepén található CJS-modell tekinthető a kiindulópontnak, amelyből *nested* modellek láncolata révén juthatunk el a legkisebb AIC értékű, tehát adatainknak legjobban megfelelő modellhez, amelyet szürke színnel jelöltem. Az egyes modelleket összekötő nyilak színe jelöli az AIC érték változását. Fekete nyíl csökkenést, szürke nyíl növekedést, míg fehér nyíl változatlan értéket jelöl.



46. ábra: Az *Apodemus flavicollis* populációra ható erős kompetíciós hatások (2001-2003)

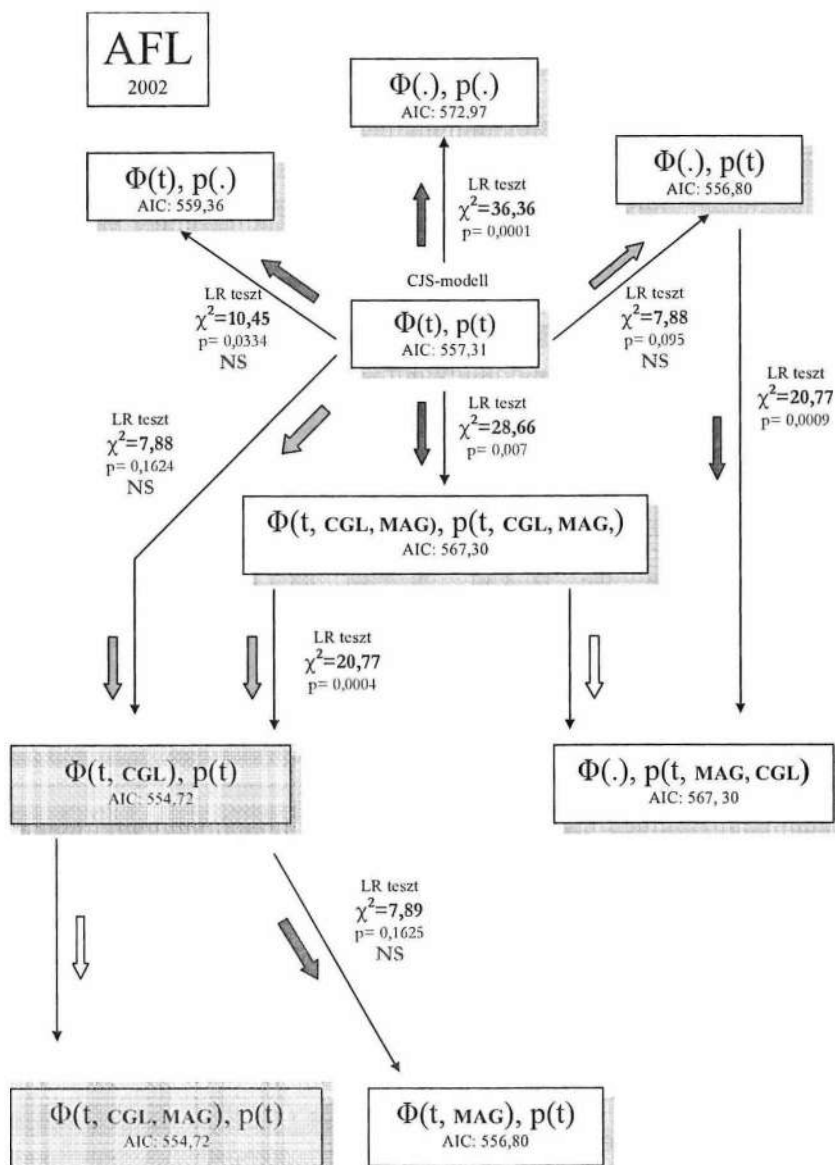
Figure 46: Effective regulator factors of the Yellow-necked Mouse population (2001-2003)

A következő vizsgálati évben 2001-es fölényét tovább növelve, a faj egyedszáma több mint duplájára emelkedett, az év első felében gyakorlatilag egyedüli meghatározó fajt adva a közösségnek. A nyár végén aztán a populáció szoros összefüggésben a vöröshátú erdeipocok egyedszámának növekedésével összeomlott. Vajon mely faktorok okozták a fenti folyamatokat, mennyiben okolható a vöröshátú erdeipocok egyedszám-növekedése a faj hirtelen degradációjáért. Erre ad választ a 2002-es év viszonyai vizsgáló nyílt populációs modell, melyet a 47. ábra ismertet.

A CJS modellből kiinduló vizsgálatok során világossá vált, hogy a fogási valószínűséget (p) állandónak tekintő modellek mindegyike elvethető, amelyre a magas AIC-értékekből következtethetünk. Kis mértékű AIC növekedés figyelhető meg a túlélést éves szinten állandónak tekintő modell ($\Phi(\cdot), p(t)$) esetében, bár a két modell összehasonlítása nem mutat szignifikáns különbséget. Ezt követően a modellekbe belekalkuláltam a két pocokfaj (CGL, MAG) hatását, mégpedig mind a fogási valószínűség, mind pedig a túlélés esetében. A modell AIC-értéke drasztikusan megemelkedett, tehát a modell nem felelt meg a valóságnak. Amikor azonban a kompetitor fajok hatását csak a túlélési valószínűség esetében kalkuláltam, a modell AIC-értéke jelentősen csökkent. Az LR-teszt ugyan nem mutatott szignifikáns különbséget a két modell között, az AIC érték csökkenése mégis rámutat arra, hogy a sárganyakú erdeiegernek 2002-es túlélésére hatással volt a két pocok faj egyedszáma. Érdekes módon az egy pocok fajjal kalkuláló modellek közül a csak CGL hatást számító esetében az AIC érték változatlan maradt, míg a csalitjáró pocok kizárólagos hatásával számoló modell értéke megemelkedett, azonban még így is alacsonyabbnak bizonyult a CJS modellnél.

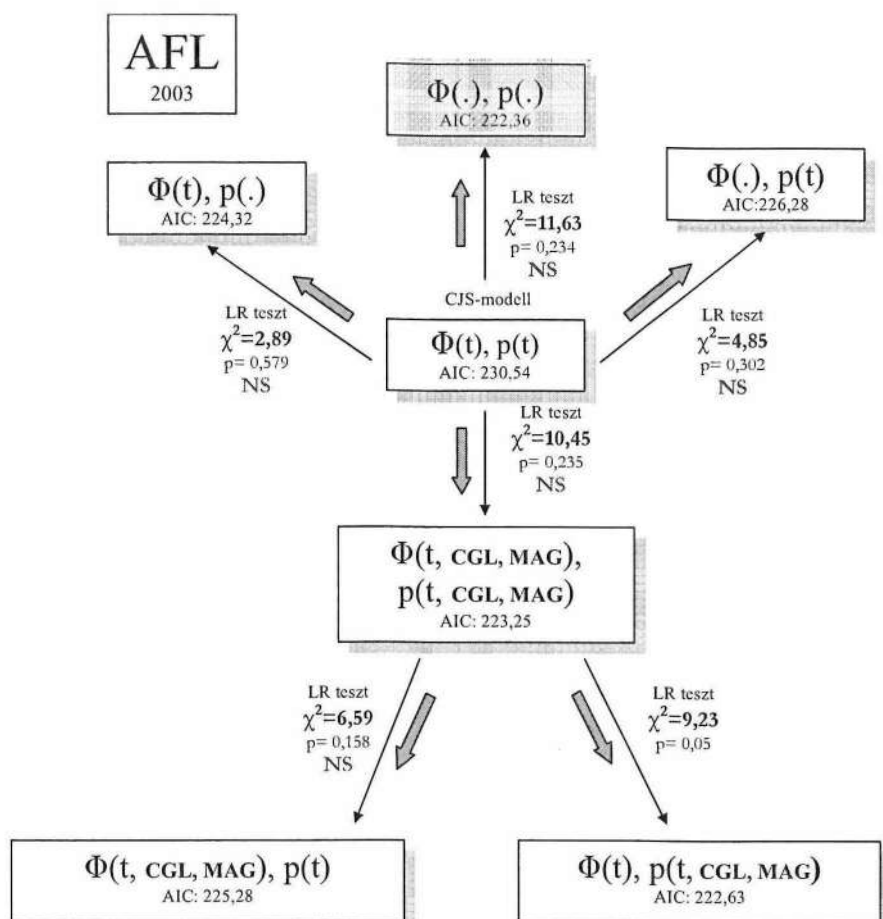
A 2003-as év esetében is elvégeztem a nyílt populációs modellek segítségével számított kalkulációkat a környezeti faktorok vizsgálatára. A számítások során egyetlen modell sem különbözött szignifikánsan a másiktól (48. ábra), ezért statisztikailag igazolt elmélet felállítását nem tehetem meg. Az AIC-érték alapján ugyanakkor megállapítható, hogy a 2003-as év során mind a fogási valószínűség, mind pedig a túlélési valószínűség állandónak

bizonyult. A kompetitor fajok elsősorban a fogási valószínűségekre voltak hatással, amit a $\Phi(t)$, $p(t, CGL, MAG, MSU)$ modell AIC értéke jelez.



47. ábra: Az *Apodemus flavicollis* 2002-ben ható létszámszabályozó faktorok vizsgálata nyílt populációs modellekkel (jelmagyarázat a 45. ábrán)

Figure 47: Analysis of the population size regulator factors with open population models (*Apodemus flavicollis*, 2002)



48. ábra: Az *Apodemus flavicollis*ra 2003-ban ható létszámszabályozó faktorok vizsgálata nyílt populációs modellekkel (jelmagyarázat a 45. ábrán)

Figure 48: Analysis of the population size regulator factors with open population models (*Apodemus flavicollis*, 2003)

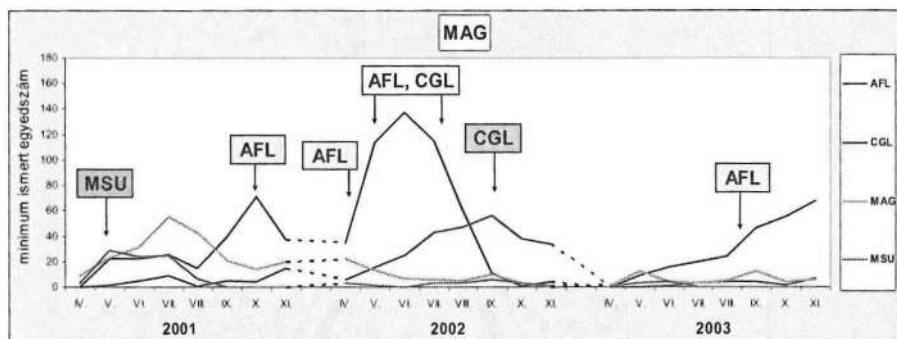
A legrosszabb (legmagasabb) AIC-értékű modellnek ugyanakkor a CJS-modell bizonyult, amely szintén arra utal, hogy a sárganyakú erdeieger Φ és p értékei közel nem változtak jelentősen a 2003-as év során.

A fentiek mellett érdemes elkészíteni a három év összesített modelljét. Mint a fejezet elején említettem, a különböző évek eltérő helyzeteket hozhatnak egy-egy fajra ható faktorok fontosságában, mégis minél hosszabb a vizsgált periódus, annál inkább letisztul az egyes hatások valós befolyása. A három év összes fogási adatának vizsgálata alapján a legjobb modellnek a CJS-modell bizonyult, amely jelzi, hogy mind a fogási- mind pedig a túlélési valószínűség időben változik, a 3 éves időszakra általánosan jellemző szabályozó faktor

azonban egyik változó esetében sem határozható meg, az egyes évek más-más tényező dominanciáját mutatják.

3.4.2.2. Az *Microtus agrestis* populáció létszámváltozásainak háttérben álló faktorkok vizsgálata

A csalitjáró pocokra ható faktorkok vizsgálata esetében is elkészítettem a nyílt populációs modelleket. Vizsgálataimat éves bontásban, illetve a három év összesítésében is elkészítettem. A modellekbe beépített populációs hatásokat a 49. ábrán szereplő értékek alapján állapítottam meg.



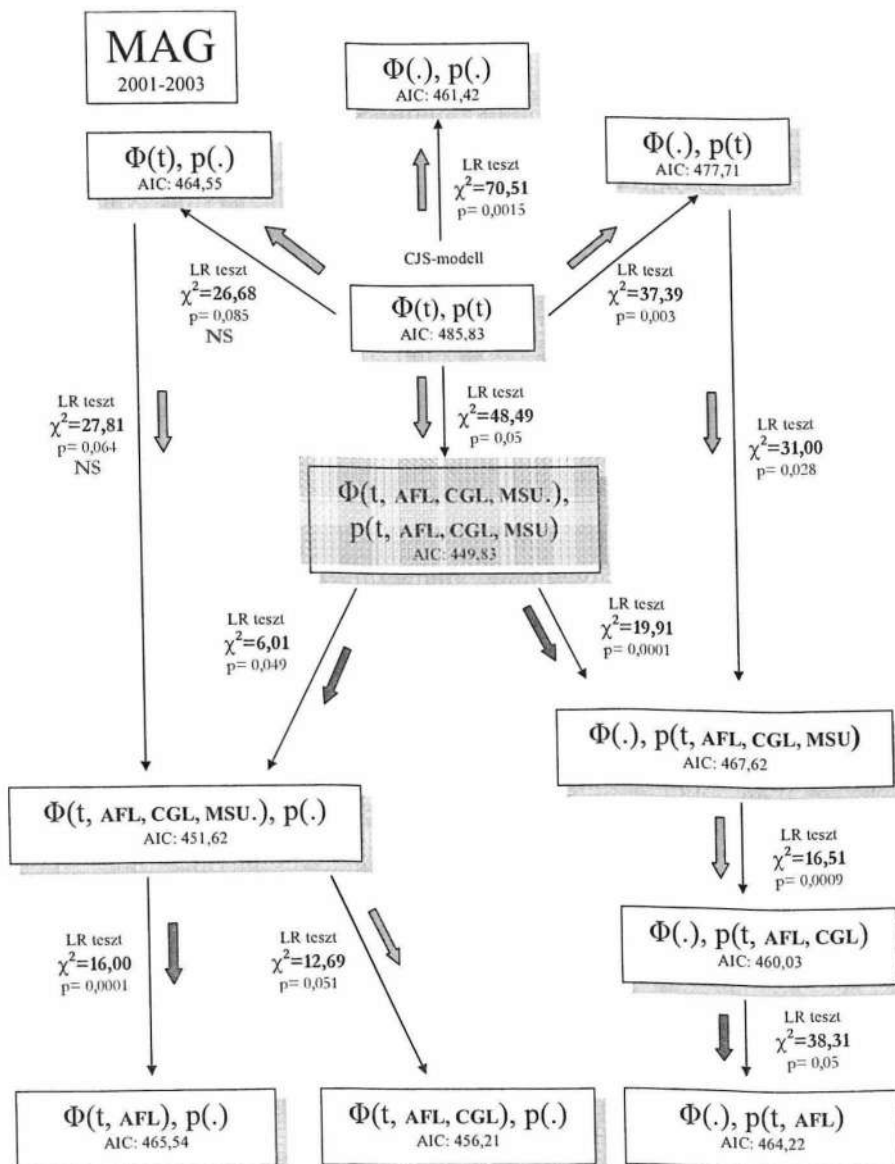
49. ábra: A *Microtus agrestis* populációra ható erős kompetíciós hatások (2001-2003)

Figure 49: Effective regulator factors of the Field Vole population (2001-2003)

Mivel mindhárom év vizsgálata, illetve az összesített három éves időszak modelljei is hasonló eredményt hoztak, ezért jelen fejezetben a teljes vizsgálati intervallum eredményeit feldolgozó modellt ismertetem, mely jól reprezentálja mindhárom év viszonyait. Az egyes évek alapján kalkulált modellek részletes adatait a függelék 2.1. fejezetének táblázatai tartalmazzák.

A CJS-modellből kiinduló vizsgálatok ezúttal arra világítottak rá, hogy a csalitjáró pocok túlélésére és fogási valószínűségére egyaránt jelentős hatással voltak a közösség egyéb fajai (50. ábra). A három éves időszakot legjobban leíró modell mind a fogási valószínűséget, mind pedig a túléli valószínűséget az AFL, CGL, MSU fajok hatásától függő faktorként jellemzi. Létrehoztam olyan alternatív modelleket, amelyek a három faj közül kiemelnek egyet-egyét.

A vizsgálatok eredménye azt mutatta, hogy a csalitjáró pocok túlélését mindhárom faj együttes hatása jellemzi, míg a fogási valószínűségre legmarkánsabban a CGL, AFL fajok hatnak. A nyílt populációs modellek tehát statisztikailag igazolt választ adtak a korábbi fejezetekben megfogalmazott kérdésre és rámutattak a kompetitor fajok létszámszabályozó hatásaira.

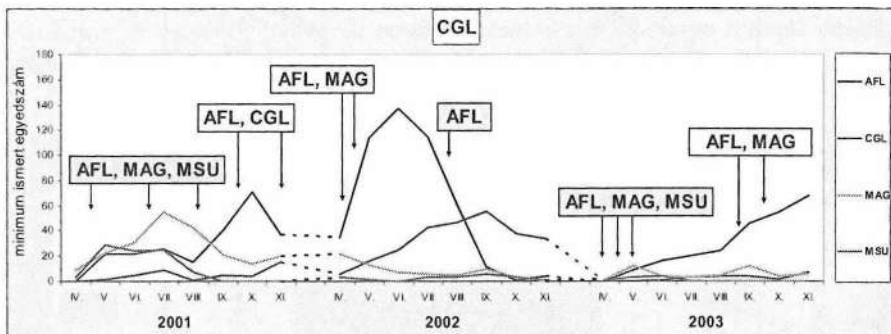


50. ábra: A *Microtus agrestis*re ható létszámszabályozó faktorok vizsgálata nyílt populációs modellekkel 2001-2003-ig (jelmagyarázat a 45. ábrán)

Figure 50: Analysis of the population size regulator factors with open population models (*Microtus agrestis*, 2001-2003)

3.4.2.3. A *Clethrionomys glareolus* populáció létszámdinamikai változásainak vizsgálata nyílt populációs modellekkel

A csalitjáró pocokkal ellentétben a vöröshátú erdeipocok esetében jelentős különbség mutatkozott a három év nyílt populációs modellekkel való vizsgálatában. Mint a fajra ható versenytársak jelentette hatásokat ábrázoló 51. ábra is jól mutatja, a 2001-es és 2003-as évek esetében erős kompetíciós nyomás nehezedett az állományra, míg a 2002-es évben gyakorlatilag az AFL jelentette a faj egyetlen versenytársát, utóbbi is csak az év első felében.



51. ábra: A *Clethrionomys glareolus* populációra ható erős kompetíciós hatások (2001-2003)

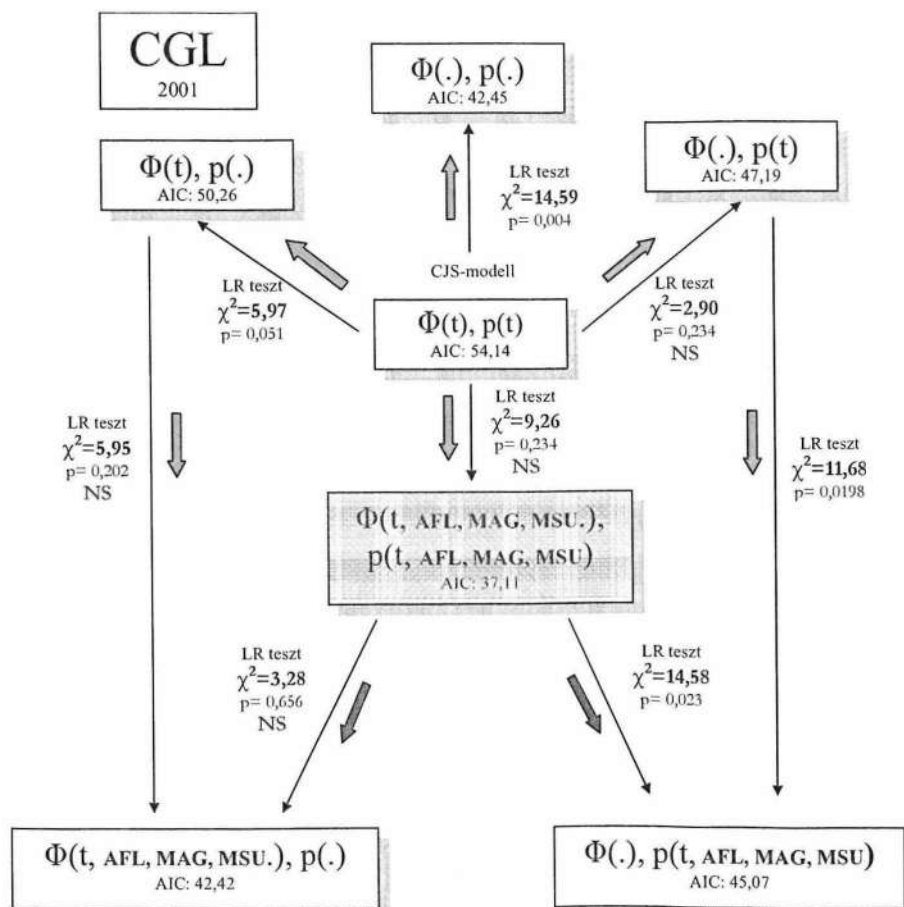
Figure 51: Effective regulator factors of the Bank Vole population (2001-2003)

Elsőként megvizsgáltam tehát a 2001-es és 2003-as év szabályozásában szerepet játszó faktorokat, amelyek vizsgálata hasonló eredményt hozott. Elsőként a 2001-es év modelljét ismertetem.

A vonatkozó modellek elemzése során a fajra ható tényezők közül a három kompetitor faj (AFL, MAG, MSU) hatása bizonyult a legmeghatározóbbnak (52. ábra), amelyre a legkisebb AIC-értékű $\Phi(t, AFL, MAG, MSU)$, $p(t, AFL, MAG, MSU)$ modell világított rá. Hasonló eredményt hozott a 2003-as év adatainak feldolgozása is.

Ha megvizsgáljuk a fenti modellek egymáshoz viszonyított értékrendjét (AIC-értékeit), kivétel nélkül a *Microtus agrestis*re jellemző hierarchiát tapasztalhatunk. Megállapíthatjuk tehát, hogy a közösség másik pocokfajához hasonlóan a vöröshátú erdeipocokra ható faktorok megegyeznek abban az esetben, ha létszám tekintetében nem különül el jelentősen a közösség többi fajától.

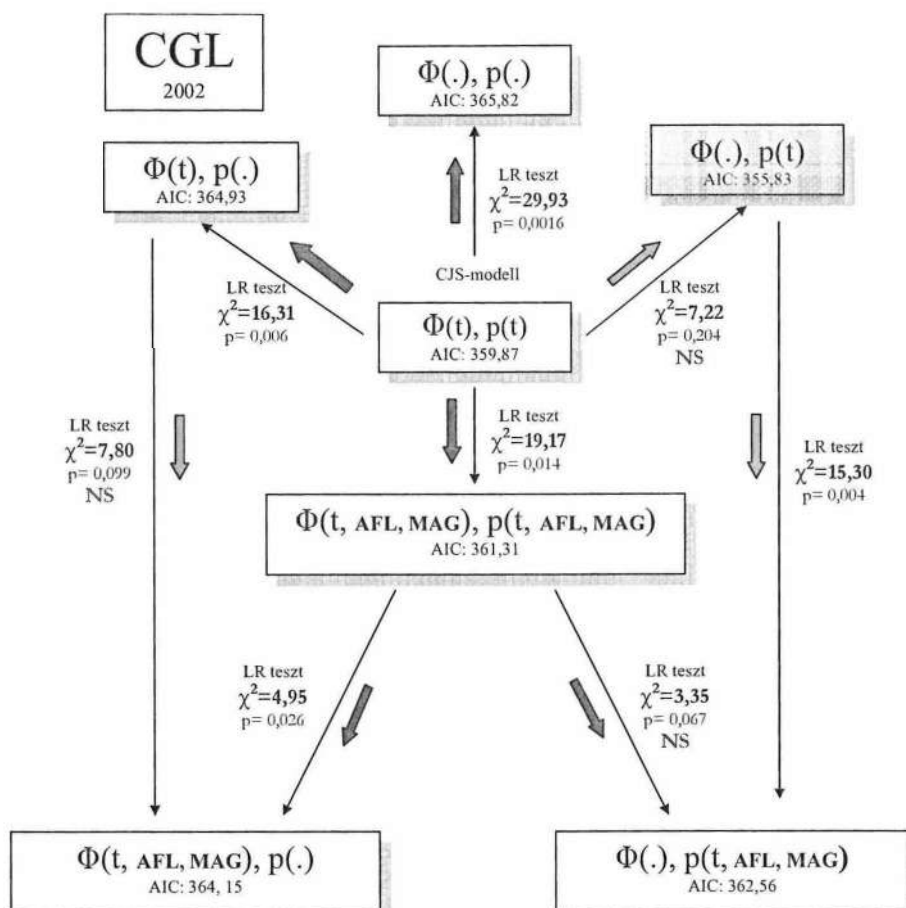
A 2002-es évben azonban a faj egyedszámának jelentős emelkedését tapasztalhattam, a vöröshátú erdeipocok populáció az előző évi létszámhoz képest közel tízszeresére emelkedett, az őszi időszakban maga mögé utasítva a közösség összes fajának egyedszámát. Érthető módon, ebben az évben már nem jelentkezett erős kompetítorként a többi faj, sem az egyedek túlélésére, sem pedig fogási valószínűségeikre (53. ábra). Noha a legjobb (legalacsonyabb) AIC-értékű modell nem különbözött szignifikánsan a CJS-modelltől, a faji hatásokat tartalmazó modellek szignifikáns különbsége statisztikailag is igazolja a fenti állítás valóságát.



52. ábra: A *Clethrionomys glareolus*ra ható létszámszabályozó faktorok vizsgálata nyílt populációs modellekkel 2001-ben (jelmagyarázat a 45. ábrán)

Figure 52: Analysis of the population size regulator factors with open population models (*Clethrionomys glareolus*, 2001)





53. ábra: A *Clethrionomys glareolusra* ható létszám szabályozó faktorok vizsgálata nyílt populációs modellekkel 2002-ben (jelmagyarázat a 45. ábrán)

Figure 53: Analysis of the population size regulator factors with open population models (*Clethrionomys glareolus*, 2002)

3.4.2.4. A korcsoportok és a nemek túlélésének és fogási valószínűségének vizsgálata

A nyílt populációs modellek lehetőséget nyújtanak az egyes korcsoportok, illetve a nemek esetében tapasztalható túlélési és fogási valószínűségek közti különbségek modellezésére. A kisméltósok terepen történő adat-felvételezése két korcsoport elkülönítését teszi lehetővé, így esetemben 4 csoport vonatkozásában vizsgáltam a fenti változókat, úgy mint öreg hím (ad1), öreg nőstény (ad2), fiatal hím (juv1), illetve fiatal nőstény (juv2).

A vizsgálatok feltétele azonban, hogy a vizsgált faj egyedei mind a négy csoportból reprezentatív számban kerüljenek kézre, különben a teszt eredményét a véletlen eloszlás fogja kialakítani. Ilyen számú, minden korcsoportot érintő minta azonban csak a sárganyakú erdeieger esetében állt rendelkezésemre, ezért a fajt modellorganizmusnak tekintve annak

fogási adatain keresztül vizsgáltam meg az egyes csoportok túlélési esélyeit és fogási valószínűségét.

A fent említett négy kor-ivar csoport illetve a fogási és túlélési valószínűség kombinálásával több mint 60 modellt hozhatunk létre. A túlélési és fogási valószínűség egyaránt lehet:

- időben állandó, kortól és nemtől független (\cdot),
- időben állandó, de korfüggő (\cdot, A),
- időben állandó de ivar-függő (\cdot, S),
- időben állandó, de kor és ivar-függő (\cdot, A, S),
- időben változó, kortól és nemtől független (t),
- időben változó, korfüggő (t, A),
- időben változó, ivarfüggő (t, S),
- időben változó, kortól és nemtől is függő (t, A, S).

A MARK program lehetőséget nyújt ezen faktorok egyszerű kombinálására az un. *Design Matrix*, valamint *Parameter Index Matrix* segítségével (ld. 2.4.5. fejezet). Az így létrehozott modellek AIC-értékük alapján szelektálva rámutatnak, hogy a vizsgált időszak alatt az egyes egyedek túlélése vagy fogási valószínűsége az év hónapjai során állandónak vagy változónak tekinthetők, illetve összefüggésben áll-e korukkal, nemükkel.

A kompetíciós vizsgálatoktól eltérően az ivar-, és korcsoportok vizsgálatának eredménye mindhárom év, illetve ezek összesített vizsgálata esetén is hasonló eredményt mutatott, ezért az alábbiakban a teljes vizsgálati periódusra vonatkozó modellt ismertetem.

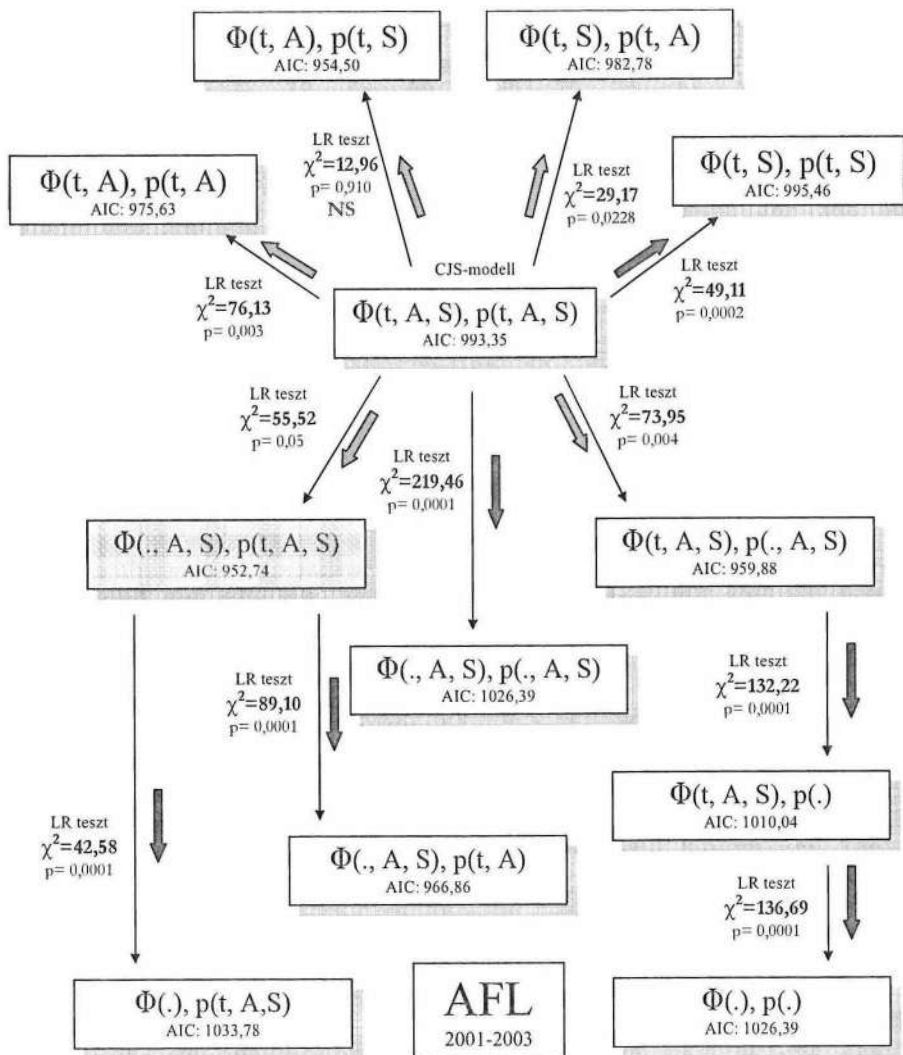
Az **54. ábra** az áttekinthetőség kedvéért csak a legáltalánosabb, illetve legjobbnak bizonyult modelleket tartalmazza, a 2001-es év fogási eredményeit feldolgozva. A CJS-modellt ebben az esetben a $\Phi(t, A, S)$, $p(t, A, S)$ modell jelenti.

Legjobb AIC-értéket a $\Phi(\cdot, A, S)$, $p(t, A, S)$ modell esetében kaptunk, hasonló eredményt hozott az egyes évek önálló vizsgálata is.

Megállapíthatjuk tehát, hogy a vizsgált sárganyakú erdeigér populáció esetében az egyedek túlélése időben állandónak tekinthető, ugyanakkor függ az egyed nemétől, és korától is. A fogási valószínűség ezzel szemben időben változó (feltételezhetően függ a populáció aktuális egyedszámától), illetve különbözik mind kor, mind pedig ivari megoszlás szerint.

3.5. A populációk egyedeinek térbeli elrendeződése

A korábbi fejezetekben tárgyalt, a populációk létszámváltozásait, illetve az arra ható faktorokat kutató vizsgálatok mellett fontos szót ejteni az egyes populációk egyedeinek térbeli mintázatáról. A különböző fajokhoz tartozó egyedek térbeli eloszlása, illetve a populációk területhasználati stratégiái ugyanis fontos ismertetői a közösségeknek, mindazonáltal jól jellemzik a terület adottságait, az élőhely jellegét, illetve a területen zajló szukcessziós folyamatokat. A kvadrát-módszerrel történt adatgyűjtés jó alapot szolgál a vizsgált területen zajló szétterjedési folyamatok vizsgálatára, ugyanakkor az egyes - főként kis számban megfogott - fajok fogási adatai korlátok közé szoríthatják a különböző módszereknek, statisztikai elemzéseknek közösség-szintű elvégzését.



54. ábra: Az *Apodemus flavicollis* ivar- és korszoportjainak vizsgálata nyílt populációs modellekkel (jelmagyarázat a 45. ábrán)

Figure 54: Analysis of the age- and sex-groups of *Apodemus flavicollis* with open population models (2001-2003)

3.5.1. Az egyedek szétterjedésének vizsgálata a Lloyd-féle foltossági index használatával

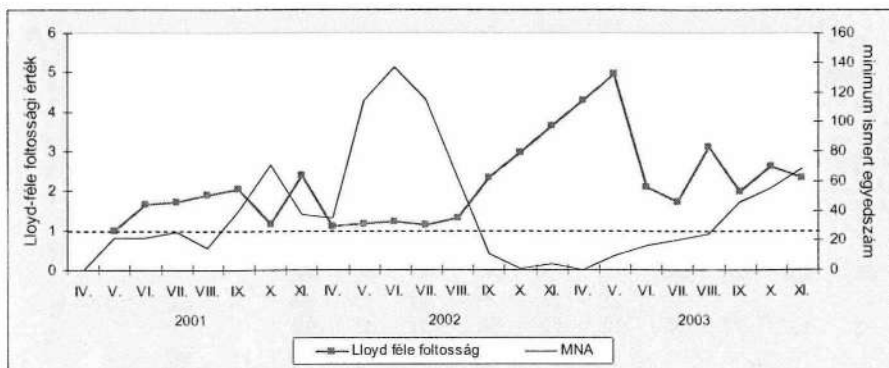
A kisemlős-ökológiai vizsgálatok során jól alkalmazható Lloyd-féle foltossági index az egyes fajok egyedeinek aggregátságát jellemzi. Ha értéke 1-nél nagyobb, a populáció egyedei aggregátságot mutatnak, az 1-nél kisebb érték szegregátságra utal. Ha az érték 1, vagy egyhez közeli, az egyedek eloszlása véletlenszerűnek tekinthető.

Az index számításához elengedhetetlen a kellő mennyiségű fogási adat, így annak kalkulálását csak a legnagyobb számban kézre került fajok esetében végeztem el. A sárganyakú erdeieger esetében mindhárom-, míg a csalitjáró pocok és a vöröshátú erdeipocok esetében egy-egy év adatai kerültek feldolgozásra.

3.5.1.1. A sárganyakú erdeieger szétterjedésének vizsgálata

A sárganyakú erdeieger a közösség egyetlen olyan fajának bizonyult, amely mindhárom vizsgálati év alatt magas létszámban fordult elő a területen. Részben magas egyedszáma, részben pedig szétterjedési stratégiája alapján a faj jól modellezi a rágcslálókra általánosan jellemző térbeli eloszlást.

A foltossági értékek legszorosabb összefüggést az egyedszám értékekkel mutattak, ezért az alábbiakban a számított Lloyd-féle foltossági értékeket grafikus ábrázolása során feltüntettem az adott hónap MNA-értékeit is. Az 55. ábra egyértelműen jelzi, hogy a faj alacsony egyedszám értékei esetén az egyedek aggregátsága figyelhető meg.

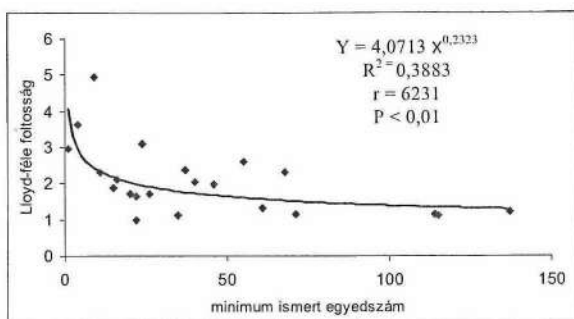


55. ábra: Az *Apodemus flavicollis* Lloyd-féle foltossági értékeinek alakulása az egyedszám függvényében

Figure 55: Lloyd's index of patchiness of *Apodemus flavicollis* connection with the MNA numbers

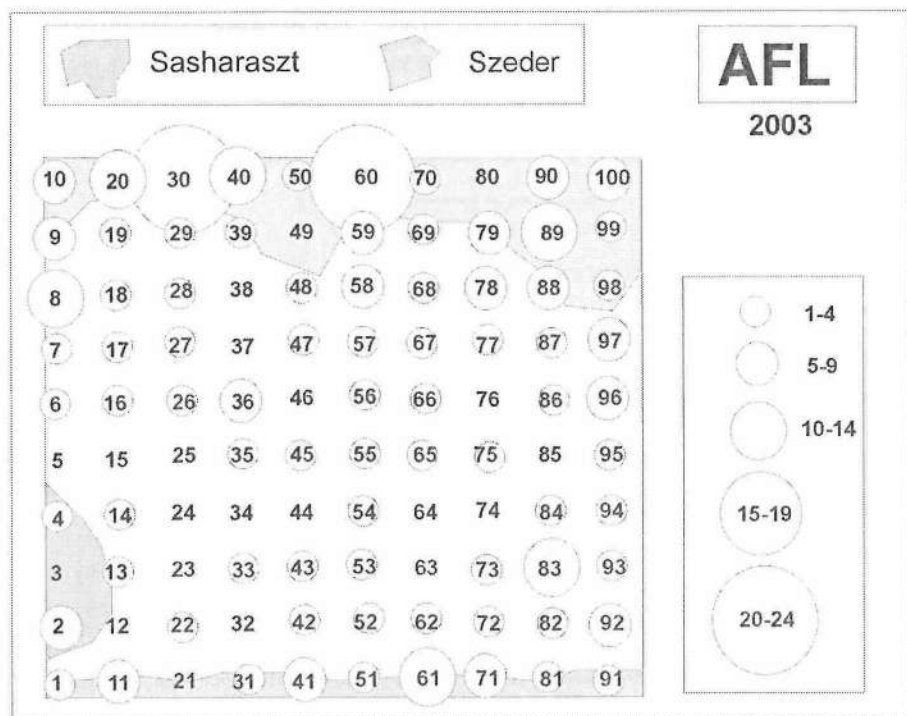
A tömörülési trend egyértelműen jelzi, hogy alacsony populáció-létszám esetén az egyedek keresik egymás társágát, illetve a táplálék és búvóhely tekintetében legmegfelelőbb pontok közelében fordulnak elő. A létszám növekedésével párhuzamosan, fokozatosan foglalják el az ökológiailag kevésbé optimális területeket, így csoportosulásuk mértéke csökken. Fontos azonban megemlíteni, hogy a foltossági index értéke sem magas sem alacsony populáció-létszám esetén nem csökkent 1 alá, azaz az egyedek szegregálódása nem jellemző a fajra.

A két adatsort (MNA vs. Lloyd-index) a Spearmann-féle rangkorreláció használatával hasonlítottam össze, ennek eredményét az 56. ábra szemlélteti. Jól látható, hogy a két adatsor között negatív korreláció, és exponenciális összefüggés található.



56. ábra: A sárganyakú erdeieger egyedszáma és foltossági értékei közötti összefüggés vizsgálata (R^2 = determinációs együttható, r = korrelációs együttható, P = szignifikancia szint)

Figure 56: Analysis of the connection between the population number and patchiness of *Apodemus flavicollis*



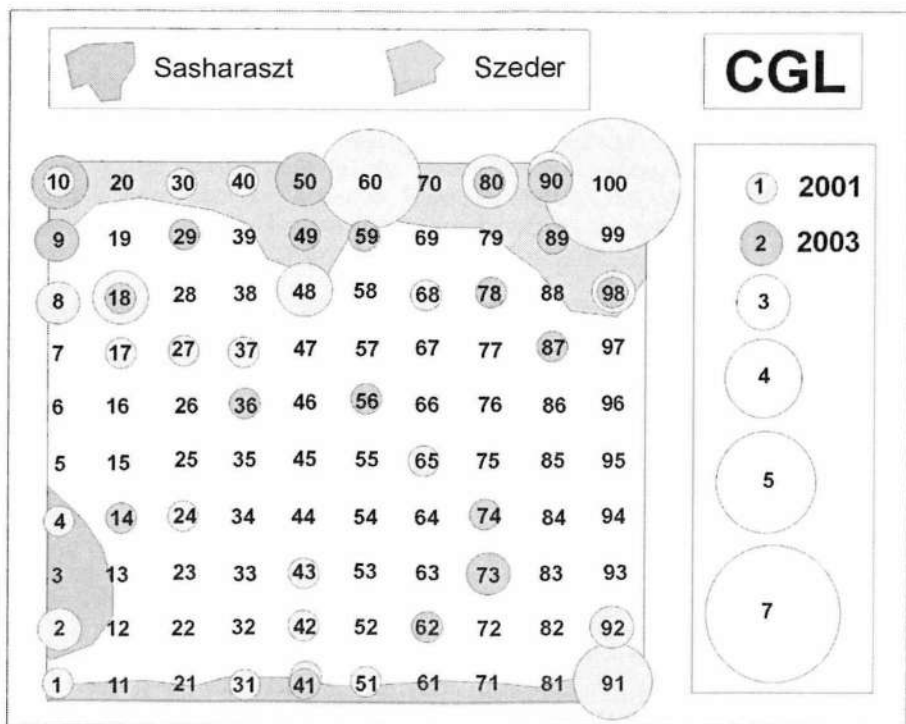
57. ábra: Az egyes csapdáknban regisztrált sárganyakú erdeieger fogások száma 2003-ban

Figure 57: Number of captured Yellow-necked Mouse individuals in the different traps (2003)

3.5.1.2. A vöröshátú erdeipocok szétterjedésének vizsgálata

Mint a Lloyd-féle foltosság értékek mutatják, a 2001-es, illetve a 2002-es évek során a populáció magas egyedszáma, ezen keresztül pedig az egyedek egyenletes eloszlása (1-körű Lloyd-index értékek) jellemezték a faj területhasználatát. A 2003-as évben azonban az egyedszám csak az év végén ért el relatíve magas értékeket, így túlnyomó többségben magas (2-5) foltossági értékek, azaz aggregálódás jellemezte a sárganyakú erdeipocok szétterjedését. Érdekes tehát megvizsgálni, illetve grafikusán ábrázolni az egyes csapdáknál regisztrált fogásokat, rávilágítva ezzel a faj élőhely-preferenciájára (57. ábra). (Ne felejtjük el, gradációs időszakban a populáció olyan területeket is elfoglal, amelyek nem kifejezetten optimálisak számára, ha tehát egy faj optimális élőhelyét keressük érdemes az alacsony egyedszámmal jellemezhető, az egyedek aggregálódását mutató időszakot vizsgálnunk.)

Az ábra jól jelzi, hogy noha a faj a mintaterület egészén előfordult, a legpreferáltabb élőhelynek a nyílt terület és az erdő találkozásánál lévő szegély bizonyult, azaz a sárganyakú erdeipocok számára a szegélyhatás kifejezetten pozitív faktorként jelentkezik.

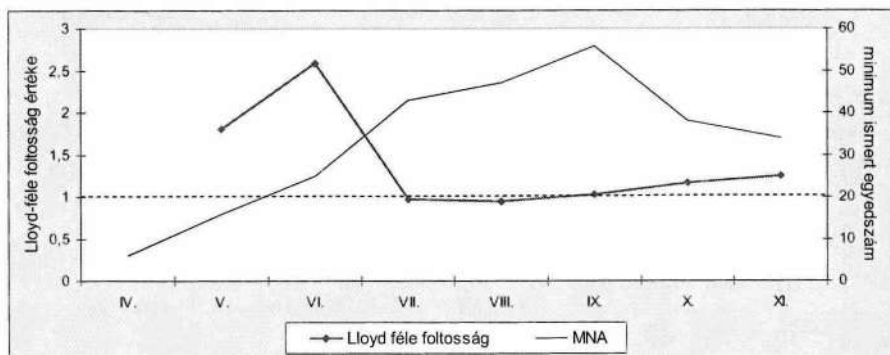


58. ábra: A vöröshátú erdeipocok fogások megoszlása a mintaterület csapdái között (2001 és 2003)

Figure 58: Number of captured Bank Vole individuals in the different traps (2001 and 2003)

A vöröshátú erdeipocok szétterjedés tekintetében hasonlóságot mutat az előző fajjal. E faj jellegzetes élőhelye irodalmi adatok alapján is az összefüggő erdők és nyílt területek szegélyén található átmeneti zóna, amelyet mintaterületemen az erdőfelújítás és öreg erdő között húzódó jellemzően szedres élőhely jelentett. Az alacsony egyedszámmal jellemezhető 2001-es és 2003-as évekre az egyedek aggregálódása volt jellemző, amely az említett évek esetében az alacsony fogásszám miatt nem igazolható a Lloyd-féle foltosság értékek számításával, a fogások térbeli elrendeződése azonban e faj esetében is jól jellemzi a faj optimális élőhelyét. Az **58. ábra** a vöröshátú erdeipocok 2001-es, illetve 2003-as fogásait mutatja az egyes csapdák esetében. Jól látható, hogy a csapdaháló NY-i oldalán (a kép felső részén) található szedres folt, illetve a keleti oldalán (az ábra alján) található szegélyterület a legmegfelelőbb élőhely a faj számára. A kvadrát belsejében ezekben az években mindössze néhány előfordulást regisztrálhattunk.

A 2002-es évben a faj egyedszáma jelentősen megemelkedett, majd az év második felében a vöröshátú erdeipocok a közösség domináns fajává vált. A több mint tízszeresére duzzadó állomány immár az egész mintaterületet elfoglalta, a fent tárgyalt terület-szelekció ebben az időszakban nem volt jellemző az egyedek szétterjedésére. A megemelkedett MNA-értékek hatását az egyedek aggregálódására az **59. ábrán** bemutatott Lloyd-féle foltosság értékek szemléltetik.

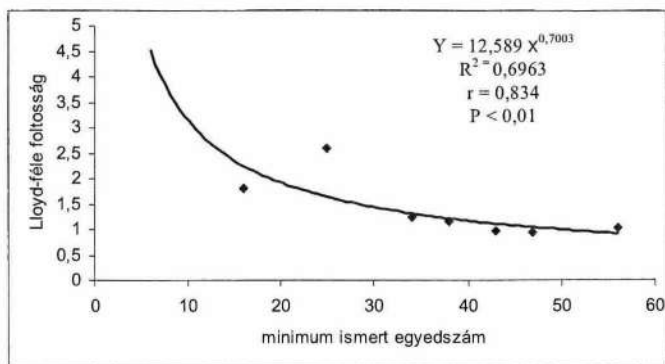


59. ábra: A vöröshátú erdeipocok foltossági értékei 2002-ben

Figure 59: Lloyd's index of patchiness of Bank Vole connection with the MNA numbers by

Hasonlóan a sárganyakú erdeiegérhez, a magas egyedszám értékek az aggregálódás eltűnését vonták maguk után. Jól látható, hogy az év tavaszán, alacsony populáció-létszám esetén, a 2001-es évhez hasonlóan, az egyedek magas fokú tömörülése volt tapasztalható, amely a létszám növekedésével július hónaptól véletlenszerű, egyenletes eloszlásra (stabil, 1 körüli értékre) változott. Az év végén, a létszám fokozatos visszaesése révén az aggregálódás mértéke ismételen emelkedni kezdett, mely az egyedek 2003-ban tapasztalható szegélyterületekre való visszatorzulását eredményezte.

A 2002-es év adatait ezúttal is a Spearman-féle rangkorreláció használatával hasonlítottam össze, melynek eredményét a **60. ábra** szemlélteti. A számítások eredményeire ezúttal is az exponenciális trendvonal illeszkedett legszorosabban, ami rámutat arra, hogy a mintaterületünkön élő mindhárom domináns rágcsáló faj esetében exponenciális összefüggés állapítható meg a populáció létszáma és az egyedek tömörülésének mértéke között. Kis létszámú állományokban az állatok nagyfokú aggregálódása figyelhető meg, amely a létszám növekedésével exponenciálisan csökken.



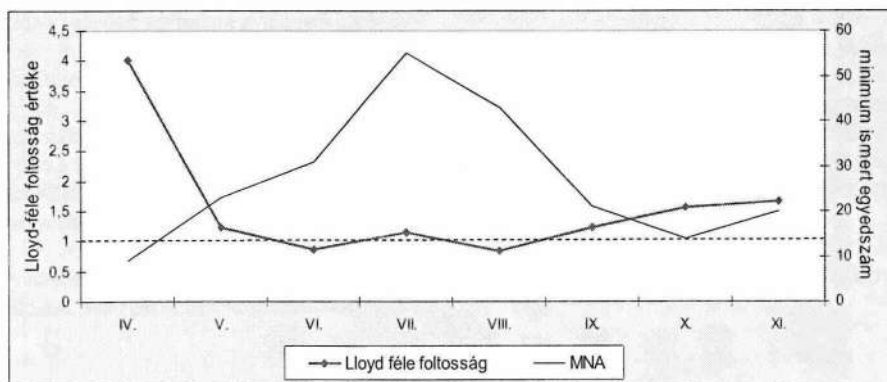
60. ábra: A vöröshátú erdei pocok havi egyedszáma és foltossági értékei közötti összefüggés vizsgálata

(R^2 = determinációs együttható, r = korrelációs együttható, P = szignifikancia szint)

Figure 60: Analysis of the connection between the population number and patchiness of Bank Vole

3.5.1.3. A csalitjáró pocok szétterjedésének vizsgálata

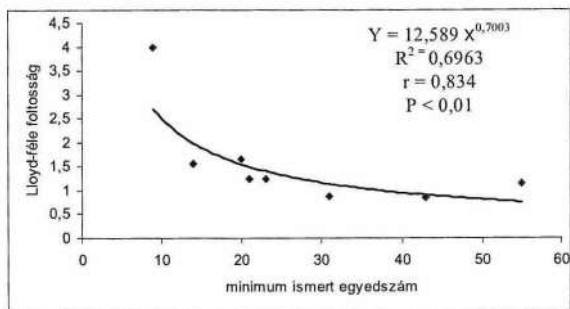
A 2001-es évben legtöbb fogást adó faj a következő két vizsgálati évben jelentősen visszaszorult a mintaterületről, így ezen évek adatai csak néhány esetben tették lehetővé a foltossági index számítását. A fenti okok miatt a csalitjáró pocok aggregációjának vizsgálatát csak az első vizsgálati év adatai alapján számítottam. A foltossági-index minimum ismert egyedszám értékekkel való összehasonlítását a 61. ábra adja.



61. ábra: A *Microtus agrestis* Lloyd-féle foltossági értékeinek alakulása az egyedszám függvényében (2001)

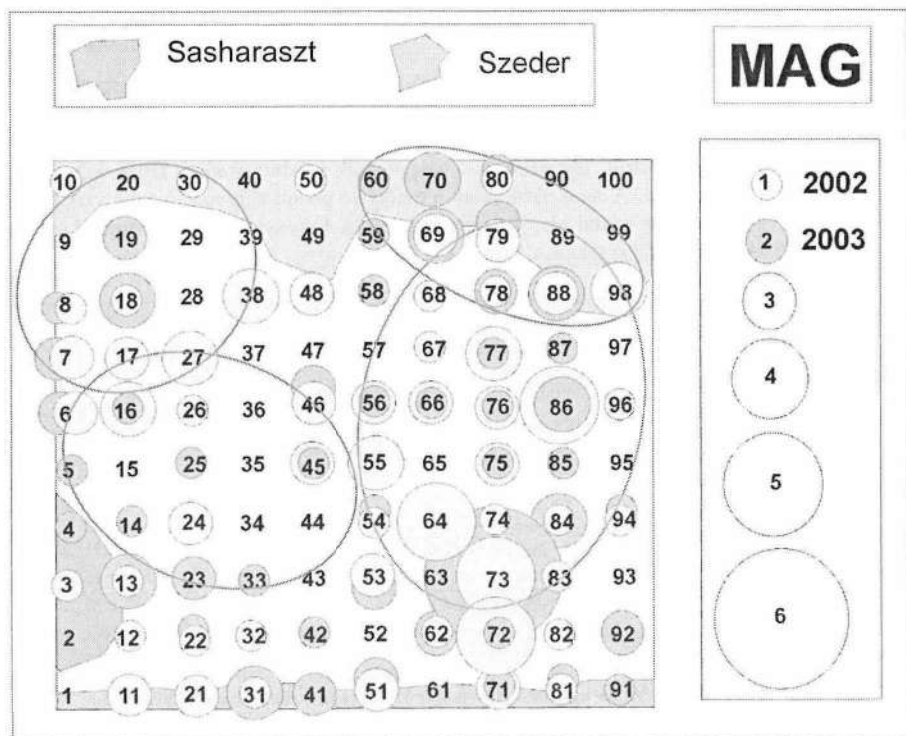
Figure 61: Lloyd's index of patchiness of *Microtus agrestis* connection with the MNA numbers

A faj esetében az előző két rágcsáló fajhoz hasonló stratégiát figyelhetünk meg, ami az aggregálódás és egyedszám kapcsolatát illeti. Jól látható, hogy a foltossági értékek fordítottan arányosak az egyedszámmal, a kis egyedszámmal jellemezhető hónapokban tehát az egyedek tömörülése figyelhető meg, mely a magas létszámú nyári hónapokra már nem jellemző. Ebben az időszakban a foltossági értékek 1 körüli értéket vesznek fel, amely véletlenszerű eloszlásra utal.



62. ábra: A csalitjáró pocok havi egyedszáma és foltossági értékei közötti összefüggés vizsgálata (R^2 = determinációs együttható, r = korrelációs együttható, P = szignifikancia szint)

Figure 62: Analysis of the connection between the population number and patchiness of Field Vole



63. ábra: Az egyes csapdákbán regisztrált csalitjáró pocok fogások száma 2002-2003-ban

Figure 63: Number of captured Field Vole individuals in the different traps (2002 and 2003)

A létszám csökkenésével az állomány egyedei visszaszorulnak a kedvezőbb területekre, ugyanakkor az is elképzelhető, hogy a visszaszorulás irányára az erősen domináló sárganyakú erdeiegek térbeli mintázata is hatással van. Utóbbi kérdéssel foglalkozik jelen

témakör 3.5.2. fejezete, amely fajok egyedeinek térbeli elrendeződésén túl megvizsgálja a különböző fajok egymáshoz viszonyított területhasználatát, egymásra gyakorolt hatását is.

A foltossági- és az egyedszám értékek kapcsolatát ebben az esetben is exponenciális trendvonalal leírható, negatív korrelációval jellemezhetjük (62. ábra), amely rámutat, hogy a létszám növekedésével párhuzamosan exponenciálisan csökken az egyedek tömörülése. A csalitjáró pocok esetében is elvégeztem az egyedek aggregálódásával jellemezhető évek (2002, 2003) esetében az egyes csapdáknak regisztrált fogások grafikus ábrázolását. Az 63. ábra jól szemlélteti, hogy a sárganyakú erdei gégerrel, illetve a vöröshátú erdeipocokkal (amelyek a szegélyterületeket részesítik előnyben) ellentétben a csalitjáró pocok a nyílt területeket kedveli, ahol jól körülhatárolható területeken tömörül. Az ábrán ezeket a pontokat piros vonallal jelöltem. Ezek a hot-spotok összefüggésbe hozhatóak a mozaikos élőhely növényzeti, és környezeti elemeivel (pl. a 83-as csapda mellett található kidőlt fa gyökere által alkotott barlangszerű üreg, – 4. kép), illetve feltételezhetően az állatok járatainak elhelyezkedésével is.

A populációk térbeli mintázatának kialakulásáért nem csupán az adott faj egyedszáma, illetve a környezet mozaikossága felelős, a közösség meghatározó fajai nagyban befolyásolják a kompetitor fajok tér-idő mintázatait. Ezeket a hatásokat vizsgálom meg a következő fejezetben.

3.5.2. Az egyes a fajok egymásra gyakorolt hatása az egyedek térbeli elrendeződésében

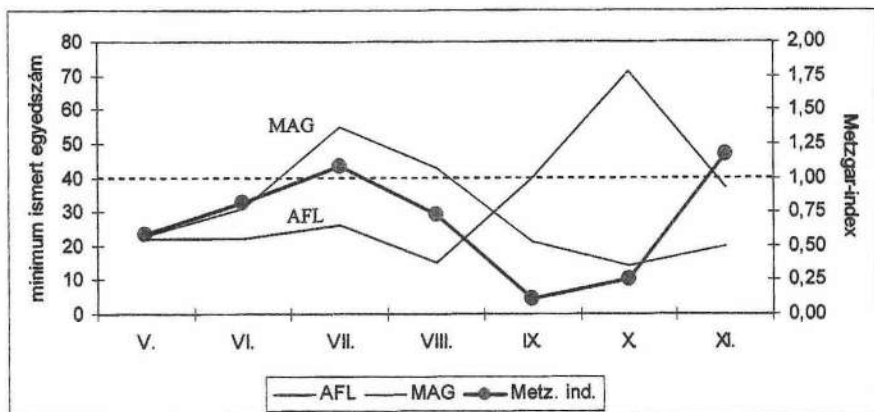
Az előző fejezet alapján több esetben is felvetődhet a kérdés, hogy egy populáció egyedeinek tér-idő mintázatának kialakítása mennyiben köszönhető a konkurens fajoknak, illetve mennyiben függ az egyéb környezeti faktoroktól. A kvadrát-módszerrel lerakott csapdaháló egyes csapdáit potenciális előfordulási pontoknak tekintve érdemes tehát megvizsgálni a fajok által használt élőhely-foltok átfedését, illetve a különböző fajokhoz tartozó egyedek egymásra gyakorolt hatását.

A kvadrát területére vonatkoztatott csapdahasználati-, azaz térbeli átfedési index számítása jól jelzi a különböző fajok egymásra gyakorolt hatását, egymáshoz való viszonyát. Az ún. Metzgar-index, hasonlóképpen a Lloyd-féle foltossági indexhez, az egyedek asszociáltságának mértékét jelzi, de ez esetben két faj egyedei között. Ha az index értéke 1-nél kisebb a két faj kerüli egymást, ha 1-nél nagyobb, akkor a két faj között pozitív asszociáltság állapítható meg. 1-hez közeli érték METZGAR ÉS HILL (1971) értelmezésében véletlenszerű elhelyezkedésre utal.

Az alábbiakban a közösség legmeghatározóbb, illetve a vizsgált év alatt kellő egyedszámban kézzekerült fajainak együtt-előfordulását vizsgálom meg a faj-páronként kalkulált Metzgar-index számításával.

5.5.2.1. *Apodemus flavicollis* vs. *Microtus agrestis*

A fejezetcímbe szereplő két faj térbeli mintázatának kapcsolatát a 2001-es év adatai alapján vizsgáltam. Ennek egyik oka, hogy az év során mindkét faj magas egyedszámban fordult elő, másfelől pedig ebben az évben jól nyomon követhető dominanciaharc alakult ki a két rágszálófaj között.



64. ábra: A Metzgar-index és az MNA-értékek összehasonlítása 2001-ben (AFL vs. MAG)
 Figure 64: Comparison of Metzgar's index and MNA data in 2001 (Yellow-necked Mouse vs. Field Vole)

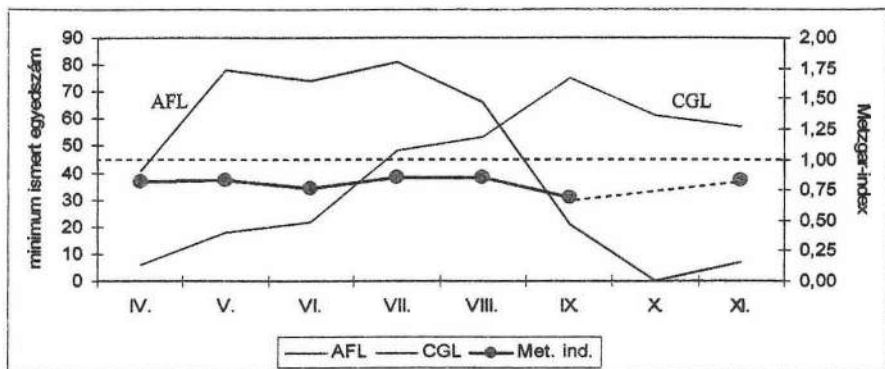
Mint a 64. ábra is mutatja alapvetően a két faj szegregálódása figyelhető meg, szoros korrelációban a csalitjárom pocok (amely kevésbé erős kompetitornak bizonyult) egyedyszámával. Utóbbi faj magas egyedyszáma esetén a két faj egyedeinek elhelyezkedése véletlenszerűnek mondható, ám a sárganyakú erdeiegek létszámfölnye esetén a csalitjárom pocok kerül a domináns faj által elfoglalt területeket. (A grafikonokon fekete szaggatott vonal jelöli a véletlen elosztásra utaló 1-es Metzgar-index értékét.)

Az 5.5.1.3 fejezetben megfogalmazott kérdésre válaszolva tehát megállapítható, hogy a visszaszoruló csalitjárom pocok (az év második felében) térbeli mintázatára kifejezett hatással volt a sárganyakú erdeiegr példányok térbeli elrendeződése. Előző faj egyedei kerültek azokat a területfoltokat, amelyen az erdeiegek nagyobb létszámban előfordultak, ugyanakkor a csalitjárom pocok létszámcúcsának idején hasonló szegregáció nem volt megfigyelhető a két faj között.

3.5.2.2. *Apodemus flavicollis* vs. *Clethrionomys glareolus*

A 2002-es év során két faj egyértelmű dominanciája jellemezte a közösséget, a vörshátú erdeipocok a sárganyakú erdeiegr mellett domináns fajjává vált a területen. A két populáció szétterjedésében megmutatózó egymásra gyakorolt hatás tehát az év adatainak feldolgozásával jól modellezhető.

A 65. ábra jól szemlélteti, hogy a két faj együtt előfordulási indexe az év során állandónak tekinthető 0,8 körüli értéket vett fel (október hónapban nem került kézre *A. flavicollis*, így abban a hónapban nem tudtuk számítani az index értékét). Az eredmény jelzi, hogy a két faj egyedei kerülnek egymás társaságát, mely eredmény egyfelől az évre jellemző erős versenyhelyzetnek-, másfelől a két faj jellegzetes élőhelye közti különbségnek tulajdonítható.

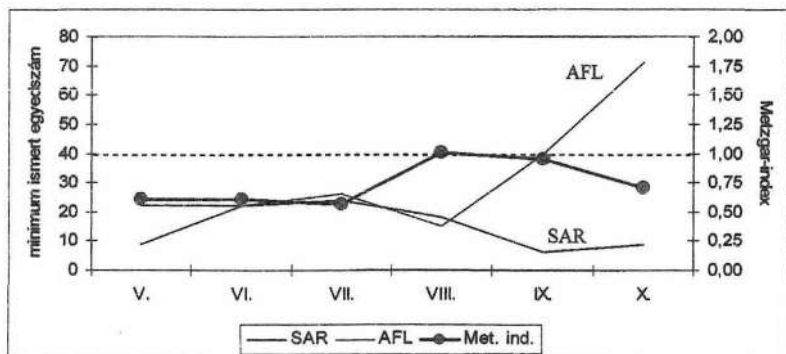


65. ábra: A Metzgar index és az MNA-értékek összehasonlítása 2002-ben (AFL vs. CGL)

Figure 65: Comparison of Metzgar's index and MNA data in 2002 (Yellow-necked Mouse vs. Bank Vole)

3.5.2.3. *Apodemus flavicollis* vs. *Sorex araneus*

A rovarrevő cickányok táplálkozás tekintetében nem tekinthetők a rágcsáló fajok kompetitorainak, mégis érdemes megvizsgálni, van-e összefüggés a két taxon képviselőinek egyedei között térbeli szétterjedés tekintetében. Az erdei cickány és a sárganyakú erdeieger összehasonlítását 2001-es év adatai alapján végeztem el. Egyértelműen a két faj közötti szegregálódás jelei figyelhetők meg a grafikonon (66. ábra), amely azonban véleményem szerint nem kompetíciónak tudható be, sokkal inkább a két faj eltérő ökológiai igényével magyarázható.



66. ábra: A Metzgar index és az MNA-értékek összehasonlítása 2001-ben (AFL vs. SAR)

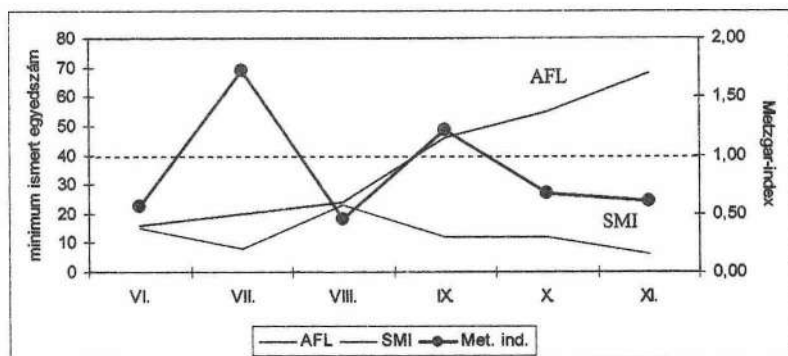
Figure 66: Comparison of Metzgar's index and MNA data in 2001 (Yellow-necked Mouse vs. Common Shrew)

A cickányok tér-idő mintázata jelentősen eltér a rágcsáló fajokétól, a nap más időszakára esik aktivitásuk csúcspontja, táplálékkereső magatartásuk, így csapdába esésük is más motivációs folyamatok révén valósul meg.

3.5.2.4. *Apodemus flavicollis* vs. *Sorex minutus*

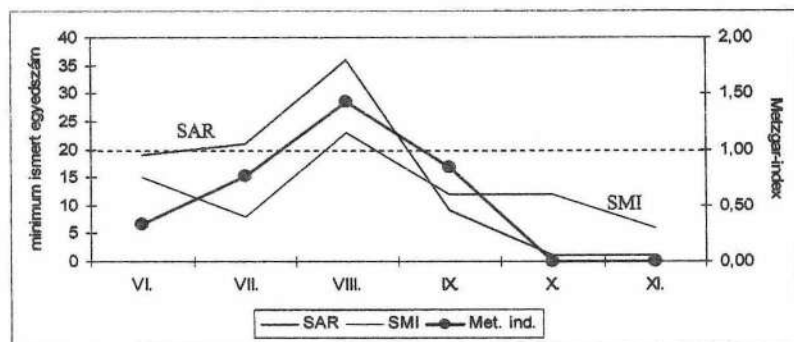
A fentiekhez hasonlóan a törpe cickány és sárganyakú erdeieger összehasonlítása is főként szegregálódás jeleit mutatta, de a 2003-as év adatai alapján (67. ábra) két hónapban is 1-nél jelentősen magasabb értéket tapasztalhattuk. Mivel ezekben a hónapokban kellően magas volt a minta elemszáma, az eredmény feltétlenül jelzi, hogy a törpe cickány populációra nincs negatív hatással a közösség domináns faja, a szegregálódással jellemezhető hónapok háttérében pedig sokkal inkább az eltérő életmód állhat.

A három éves adatok feldolgozása ugyanakkor világossá tette számomra, hogy a rovarévrő fajok, illetve a rágcsálók ugyan egy élőhelyet használnak, létszámdinamikai szempontból függetlennek tekinthetők egymástól.



67. ábra: A törpe cickány és a sárganyakú erdeieger együtt-előfordulási értékei (2003)

Figure 67: Comparison of Metzgar's index and MNA data in 2003 (Yellow-necked Mouse vs. Pygmy Shrew)



68. ábra: A törpe- és az erdei cickány együtt-előfordulási értékei (2003)

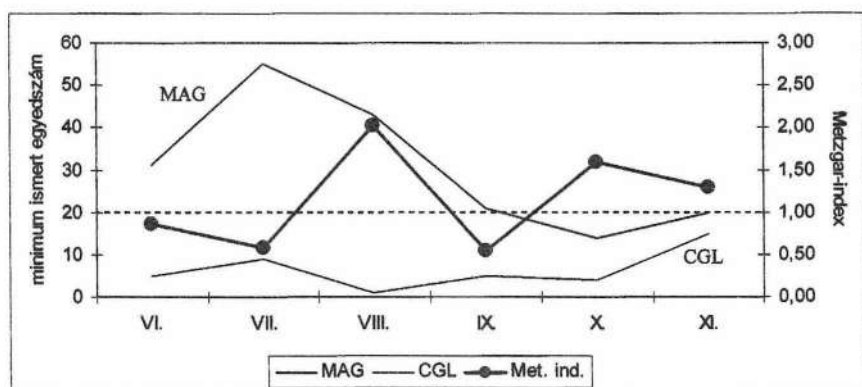
Figure 68: Comparison of Metzgar's index and MNA data in 2003 (Common Shrew vs. Pygmy Shrew)

3.5.2.5. *Sorex araneus* vs. *Sorex minutus*

A 2003-as évben mindkét *Sorex* faj (*S. araneus* és *S. minutus*) nagy számú fogást adott, így feltétlenül érdemes megvizsgálni a cickányok egymáshoz viszonyított területfoglalását. Az összehasonlítást a 68. ábra mutatja, amelyről leolvasható, hogy a két cickány faj alacsony populáció létszám esetén kerül ki egymás társaságát, míg a létszám emelkedése az egyedek aggregálódását vonja maga után. Ezt a jelenséget azonban részben a folyamat önmagában hordozza, hiszen az állományok növekedésével csökken a szegregálódás esélye is. Ahhoz azonban, hogy biztos következtetést vonhassunk le a két faj stratégiájáról nagyobb számú fogási adatok szükségesek.

3.5.2.6. *Microtus agrestis* vs. *Clethrionomys glareolus*

A fejezet végén talán az egyik legizgalmasabb kérdés vizsgálatát végeztem el, a két pocokfaj együtt-előfordulási indexének számításával. Mint a korábbi fejezetekből is kiderült, a csalitjáró pocok a 2001-es, míg a vöröshátú erdeipocok a 2002-es évben bizonyult domináns fajnak. Vajon mi állhat a folyamatok háttérében, mennyire kompetitorai e fajok egymásnak?

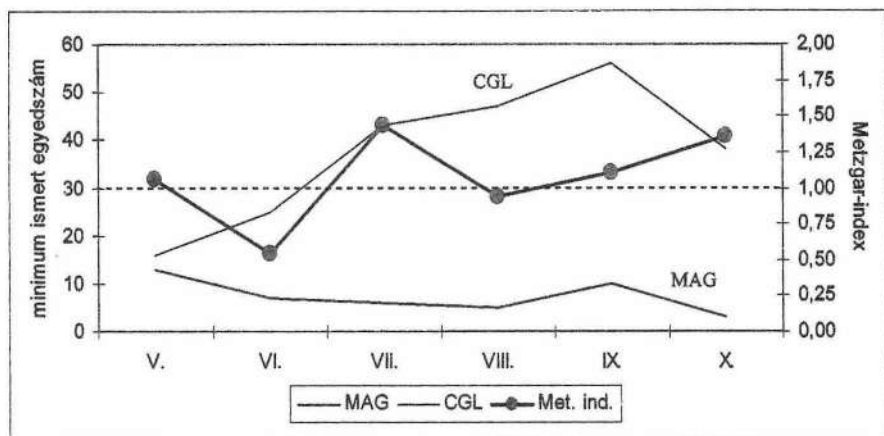


69. ábra: A csalitjáró pocok és a vöröshátú erdeipocok együtt-előfordulásának vizsgálata (2001)
Figure 69: Comparison of Metzgar's index and MNA data in 2003 (Field Vole vs. Bank Vole)

A kérdés megválaszolására 3 különböző módon hasonlítottam össze a két faj által közösen használt csapdákat: a 2001-es és 2002-es év adatai mellett egy vegyes összehasonlítást is végeztem, a *M. agrestis* 2001-es adatait összevetve a *C. glareolus* 2002-es évének adataival. Noha ez utóbbi már nem nevezhető Metzgar-indexnek (hiszen nem azonos időszakban vizsgálja a közösen használt csapdákat), mégis rámutat arra, vajon a kompetitor pocok fajok abundanciája határozza meg szétterjedésük irányát, vagy a terület adottságai az elsődleges szabályozó faktorok. A számítások eredményeit az 69-71. ábrák szemléltetik.

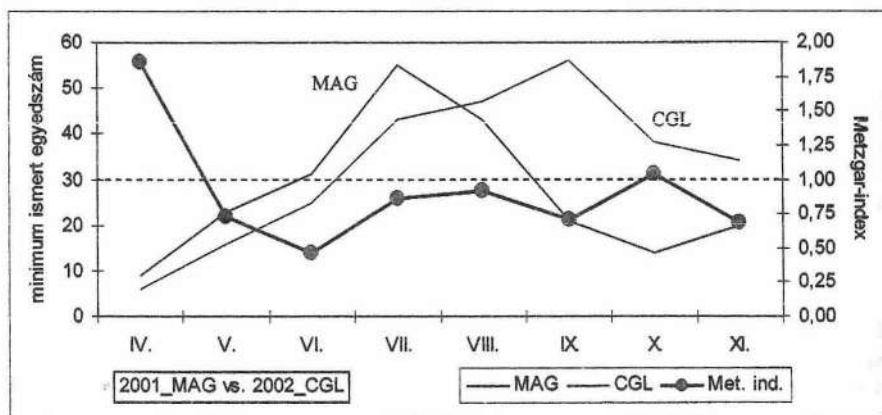
Megfigyelhető, hogy az azonos évek összehasonlítása esetén a Metzgar-index értéke váltakozva ugyan, de 1 körül mozog, ami jelzi, hogy a két faj egyedei nincsenek kifejezett hatással egymásra, ugyanakkor, az éppen domináns faj magasabb egyedszáma az aggregálódás irányába tolja el az index értékét.

A különböző évek (2001 vs. 2002) adott fajra vonatkozó csapdahasználati értékeinek összevetése (amely mindkét faj esetében reprezentatív mennyiségű adatot tartalmaz) az egyes egyedek által használt csapdapontok tekintetében kifejezett szegregálódást mutatott. Az eredmény egyértelműen jelzi, hogy a két faj élőhelye eltér egymásától, kis létszámú populációk esetében jól elkülöníthető mindkét faj optimális élőhelye.



70. ábra: A csalitjáró pocok és a vöröshátú erdeipocok együtt-előfordulásának vizsgálata, a 2002-es év adatai alapján

Figure 70: Metzgar's dispersion index and it's connection on MNA numbers between Field Vole and Bank Vole (2002)

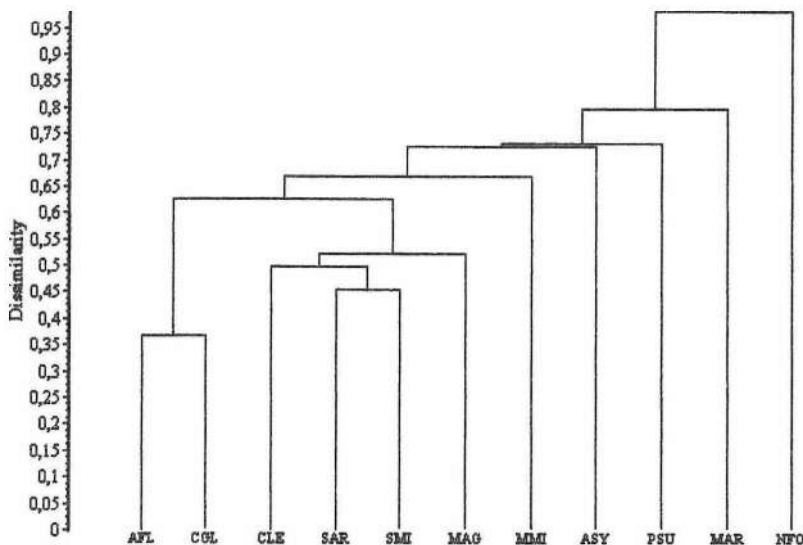


71. ábra: A csalitjáró pocok és a vöröshátú erdeipocok által közösen használt csapdák összehasonlítása a *M. agrestis* 2001-es, illetve a *C. glareolus* 2002-es éve alapján

Figure 71: Aggregation on trap selection and they connection on MNA numbers between Field Vole in 2001 and Bank Vole in 2002

3.5.3. A fajok területhasználatának összehasonlítása hierarchikus osztályozással

Az egyes csapdákból megfogott egyedek faji megoszlása alapján elkészítettem a közösség fajainak hierarchikus osztályozását (klaszter-analízisét). Az eddigi gyakorlatnak megfelelően a számításokat mindhárom év esetében, majd a három évet együtt vizsgálva is elvégeztem. A dendrogramok jól szemléltetik, hogy az adott időszakban az egyes fajok mennyire bizonyultak hasonlóknak vagy éppen különbözőnek a mintaterületen való térbeli mintázatuk alapján, illetve milyen hierarchia figyelhető meg a különböző fajok szétterjedésében.



72. ábra: Az egyes fajok hierarchikus osztályozása a területen való szétterjedés mintázata alapján (2001)

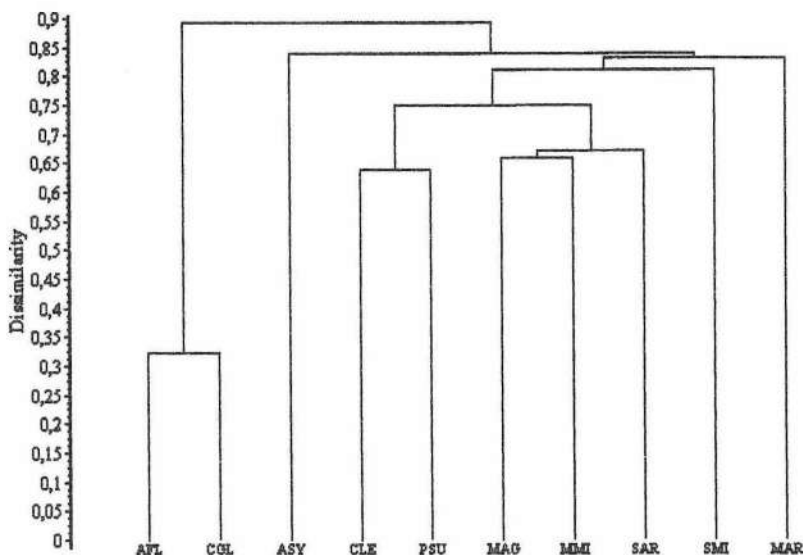
Figure 72: Hierarchical clustering of captured species by their distribution on the study area (2001)

3.5.3.1. A 2001-es év jellemzése

Az év adatai alapján készített dendrogramot a 72. ábra szemlélteti. Egyértelműen megállapítható, hogy míg az év két domináns faja a sárganyakú erdeieger, és a csalitjáró pocok volt, addig a területen való elrendeződés tekintetében e két faj mintázata nem mutatott hasonlóságot. Az erdő, és a nyílt terület szegélyét kedvelő két – nevében is – erdei faj (AFL, CGL) mutatta a legszorosabb hasonlóságot. A nyíltabb területeket kedvelő csalitjáró pocok, mezei cickány, illetve a két *Sorex* faj egy újabb csoportot alkotnak, mindemellett a csalitjáró pocok jól láthatóan elkülönül a három cickány fajtól. A törpeeger és a kis számban kézre került közönséges erdeieger önálló osztályt alkotnak, hasonlóan a szintén csupán néhány alkalommal megfogott mezei pocoktól, illetve közönséges vizi cickánytól. Érdekes adat, hogy noha ebben az évben a közönséges földipocok nagy számban került kézre, mégis markánsan elkülönül területhasználat tekintetében a másik három pocokfajtól.

3.5.3.2. A 2002-es év jellemzése

A 2002-es évet vizsgálva még szorosabb összefüggés állapítható meg az *A. flavicollis* és a *C. glareolus* között. A csalitjáró pocok ezúttal legszorosabb hasonlóságot a törpeegérrel mutatott, ami ismerve a két faj optimális életterét egyáltalán nem meglepő. Érdekes azonban, a két *Sorex* faj térbeli elkülönülése, illetve a mezei cikány és a közönséges földipocok hasonló területhasználata. A mezei pocok, és a közönséges erdeieger térbeli mintázata 2002-ben is jelentősen különbözött a közösség többi fajtától (73. ábra).



73. ábra: Az egyes fajok hierarchikus osztályozása a területen való szétterjedés mintázata alapján (2002)

Figure 73: Hierarchical clustering of captured species by their distribution on the study area (2002)

3.5.3.3. A 2003-as év jellemzése

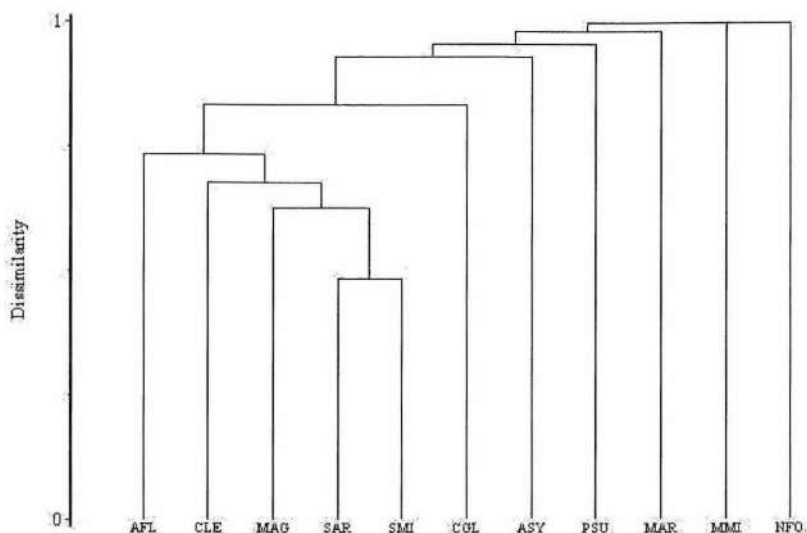
A harmadik vizsgálati évben a közösség fajainak térbeli mintázata jelentősen megváltozott (74. ábra). A változás háttérben valószínűsíthetően a kedvezőtlen környezeti (elsősorban időjárásbeli) faktorok állhatnak, melyek elsősorban a rágcsáló fajokra voltak kedvezőtlen hatással. A legnagyobb hasonlóságú osztályt az AFL, CLE, MAG, SAR, SMI csoport alkotja, ugyanakkor a sárganyakú erdeieger elkülönül a másik négy fajtól. A 2001-es évhez hasonlóan a csalitjáró pocok területhasználata leginkább a két *Sorex* fajéhoz hasonlított, melyek a közösség leghasonlóbb térbeli elrendeződést mutató fajainak bizonyultak. A kis számban előforduló fajok a több fajtól jelentősen különböző, önálló osztályokat alkottak, hasonlóan a vöröshátú erdeipocokhoz.

3.5.3.4. A három vizsgálati év együttes értékelése

A három évet egyben vizsgáló dendrogram (75. ábra) az egyes évek szélsőséges értékeit kiegyenlítve, realisabb képet ad a közösség fajainak területhasználatára vonatkozóan.

A két meghatározó pocokfaj (CGL, MAG) egy osztályt alkotva a közösség két leghasonlóbb területhasználatát mutató fajnak bizonyult, míg velük egy nagy klaszterben foglal helyet a sárganyakú erdeieger, rávilágítva a faj előző kettőhöz hasonló területhasználati mintázatára.

A cickányfajok jól elkülönülnek a közösség többi fájától, a közönséges földipocok azonban kiegészíti a három *Soricidae*-faj alkotta osztályt.

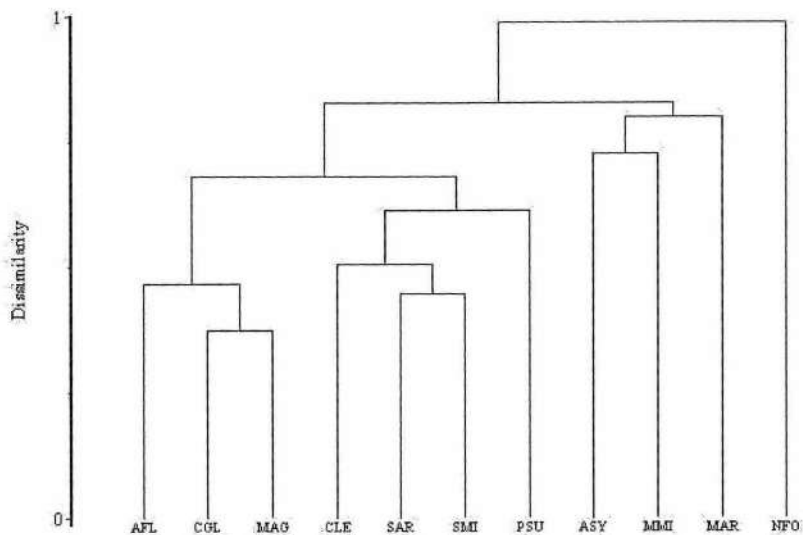


74. ábra: Az egyes fajok hierarchikus osztályozása a területen való szétterjedés mintázata alapján (2003)

Figure 74: Hierarchical clustering of captured species by their distribution on the study area (2003)

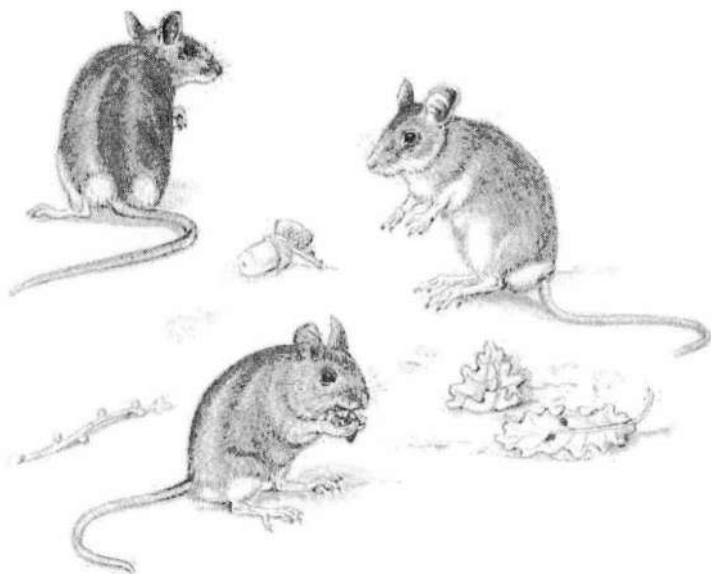
A mindössze 2 példányban kézrekerült közönséges vízicikány a közösség többi fájától legkülönbözőbb térbeli mintázatot mutatva, utóbbi adat háttérében minden bizonnyal a fent említett alacsony fogásszám állhat. A mezei pocok hierarchikus helyzetéből is leolvasható, hogy nem optimális számára a vizsgált élőhely.

A két kisebb számban előforduló egérfaj (MMI, ASY) egy klasztert alkot. Jól lehet e két faj optimális élőhelye némiképp különbözik egymástól, mintaterületünkön azonban hasonló élőhelyeket foglaltak el.



75. ábra: Az egyes fajok hierarchikus osztályozása a területen való szétterjedés mintázata alapján (2001-2003)

Figure 75: Hierarchical clustering of captured species by their distribution on the study area (2001-2003)



3.6. Élő kóroki tényezők hatása a populációk dinamikájára

A közösségi ökológia a jelenségek magyarázatára igyekszik minél teljesebb spektrumon megvizsgálni az egyes egyedekre, populációkra, közösségekre ható környezeti faktorokat. Az élvefogó csapdázással történő adatfelvételezéssel, kifejezetten a kisemlős közösségek vizsgálatát célul tűző vizsgálatok ugyanakkor a legkritikább esetben foglalkoznak a közösségekben jelenlévő parazitákkal, bakteriális vagy vírusos kórokozókkal. Jelen dolgozatban ezeket az általunk „élő kóroki tényezőknek” nevezett (KALMÁR és GÁL 2003) hatásokat is igyekeztem megvizsgálni a csapdákból véletlenszerűen elhullva talált egyedek vizsgálata révén. Igyekeztem továbbá betekinteni ezen faktoroknak a populációk létszámszabályozásában betöltött szerepébe, továbbá javaslatokat tenni a minél kisebb számú elhullást követelő csapdázásos vizsgálatok érdekében.

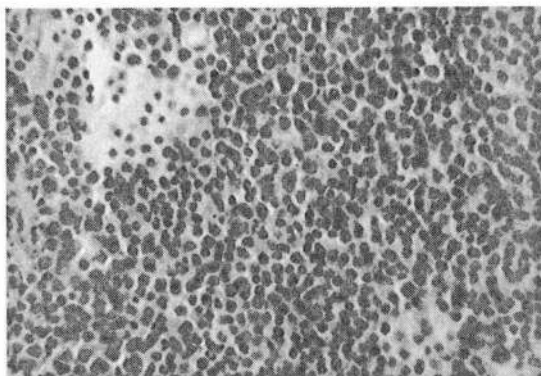
3.6.1. A vizsgált egyedekben megfigyelt kórbonctani és kórszövettani elváltozások

Vizsgálataink során 9 kisemlős faj 49 tetemét vizsgáltuk meg, amelyek a következők voltak:

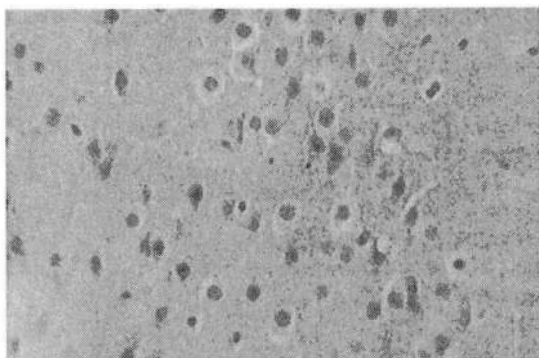
- Erdei cickány (*Sorex araneus*) [SAR],
- Törpe cickány (*Sorex minutus*) [SMI],
- Közönséges vízicickány (*Neomys fodiens*) [NFO],
- Mezei cickány (*Crocidura leucodon*) [CLE],
- Vöröshátú erdeipocok (*Clethrionomys glareolus*) [CGL],
- Mezei pocok (*Microtus arvalis*) [MAR],
- Csalityáró pocok (*Microtus agrestis*) [MAG],
- Közönséges földipocok (*Microtus subterraneus*) [MSU],
- Törpeegér (*Micromys minutus*) [MMI]

Vizsgálatainkban a *Sorex araneus* 11 példányából 7 hím, 4 nőstény volt. Az összes egyed, amelyeket a csapdákból elhullva találtunk, inaktív ivari állapotban volt. A cickányok vizsgálata során minden példány gyomra üres volt. Két egyedben súlyos fokú kiszáradást (*excicosis*) figyeltünk meg. A szemek beesettek voltak, a bőralatti kötőszövet nedvességtartalma jelentősen csökkent. Egy hím egyed hasüregében nagyszámú, hántolt rizsszem méretű és alakú, szürkésfehér színű metelyt találtunk. Ennek az állatnak a kondíciója feltűnően gyenge volt, a vesekőrüli zsírszövet teljes egészében hiányzott. A tetemek szerveinek kórszövettani vizsgálata során egy egyedben *lymphoid depletio*-ra utaló képet láttunk a lép malphigi testecskéiben (7. kép). Itt a lymphoid centrumokból a lymphocyták kiürültek, helyenként a sejtek magja zsugorodott. Egy egyed szívizom szövetében található vérerek körül félheveny vérerek körüli gyulladást (*perivasculitist*) állapítottunk meg, a vérerek körül nagyszámú lymphocyták voltak láthatóak.

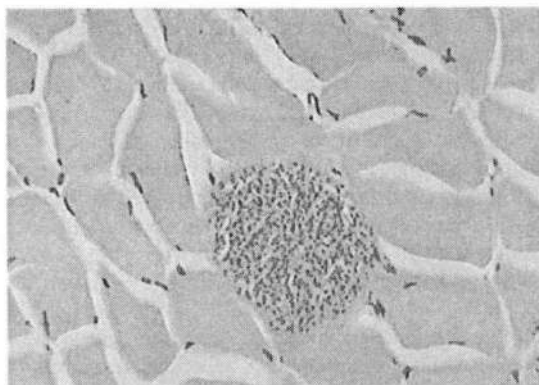
A megvizsgált 14 *Sorex minutus* példányból csupán egy volt nőstény, a többi mind hímnek bizonyult. A hímek 38,4%-a mutatott ivari aktivitást. Ezeknek a példányoknak a heréi megnagyobbodtak, feszes tapintatúak voltak. A szövettani vizsgálat során nagy számban figyelhetünk meg érésben levő spermiumokat a here tubulusaiban, a dajkasejtek széles alappal ültek az alaphártyán.



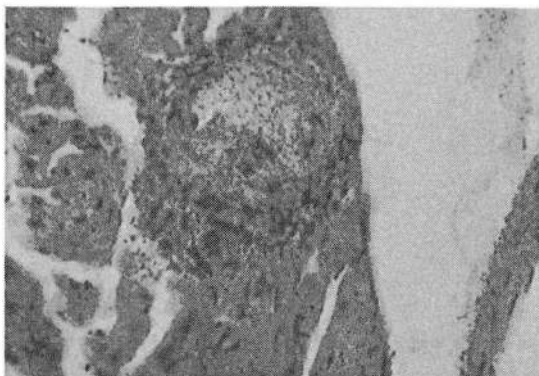
7. kép: *Lymphoid depletio, Sorex araneus* lépben (Fotó: Kalmár S.)
Picture 7: Lymphoid depletio on the spleen of *Sorex araneus* (Photo: Kalmár S.)



8. kép: Perifokális agyödéma *Sorex minutus*-ban (Fotó: Kalmár S.)
Picture 8: Perifocal brain edema on *Sorex araneus* (Photo: Kalmár S.)



9. kép: *Sarcocystis* fertőzés szívizomban, *Sorex minutus*-ban (Fotó: Kalmár S.)
Picture 9: *Sarcocystis* in cardiac muscle in *Sorex minutus* (Photo: Kalmár S.)



10. kép: *Perivasculitis Sorex minutus* szívben (Fotó: Kalmár S.)

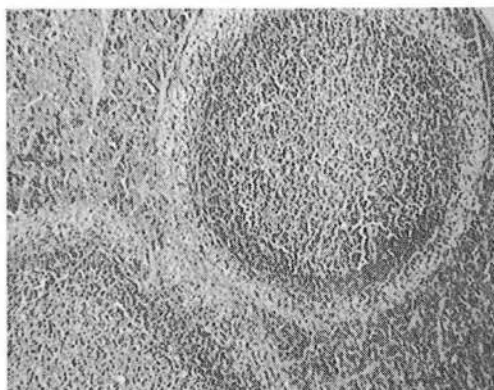
Picture10: Perivasculitis in cardiac of *Sorex minutus* (Photo: Kalmár S.)

Kilenc egyedben a gyomorban nem találtunk tartalmat és a vékonybélben is csak kevés pépszerű tartalom volt fellelhető. A tetemek között 5 állatban találtunk a vérkeringés heveny összeomlására, sokkra utaló kórbonctani elváltozásokat. Ezekben az állatokban a kórszövettani vizsgálatok során tüdő ödémát és bővérűséget állapítottunk meg. Két egyedben félheveny *perivasculitis*ra utaló elváltozások jelentkeztek a szívizomban és a májban (10. kép). Az agy vizsgálata során két esetben perifokális (idegsejteket körülölelő) agyvelő ödémát diagnosztizáltunk (8. kép). A faj egyedei egy kivételtől eltekintve jó tápláltsági állapotban voltak, a vese körül masszív zsírszövetet figyelhetünk meg. Egy egyed szívizomában egy elősködő egysejtűt (*Sarcocystis sp.*) találtunk (9. kép).

Egyéb cickány fajok közül csupán egy *Neomys fodiens* és két *Crociodura leucodon* tetemet vizsgáltunk. A cickányok halál oka a közönséges vízicickány esetében elékezésre utalóan üres gyomor és bélcsatorna, míg a mezei cickány esetében a vérkeringés heveny összeomlására utaló bővérűség volt megfigyelhető a parenchymás szervekben (májban és tüdőben).

A rágcsálók közül legtöbb minta *Clethrionomys glareolus*ból került vizsgálatra. A vöröshátú erdeipocokok 38,4%-a volt nőstény és 61,6%-a bizonyult hímnek. A faj minden általunk vizsgált egyede inaktív szaporodásbiológiai állapotú volt a nemiszervek vizsgálata alapján. A hímek heréi vagy a hasüregben vagy a lágyék csatornában voltak, melyeknek tapintata petyhüdt volt. A nőstények petefészkében nem találtunk sárgatestet vagy preovulációs petetüszőt és a megnyitott méhben sem volt magzat. 7 egyedben a vesekörüli zsírszövet teljes egészében hiányzott. 3 esetben a vérkeringés heveny összeomlását találtuk. Egy egyedben a lép malpighi testjeiben *lymphoid depletio* (11. kép) jeleit figyeltük meg a szövettani vizsgálat során. Egy hím példány májában *Capillaria hepatica* fonalférget találtunk, mely kötőszövetes tokkal volt elhatárolva.

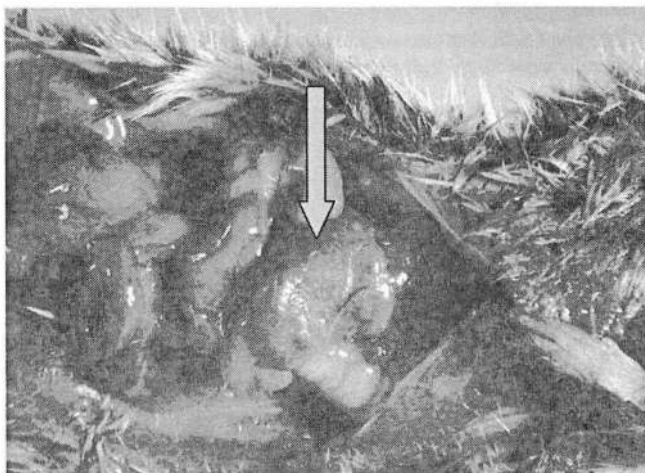
Egyéb rágcsáló fajok közül egy *Microtus arvalis* és egy *Microtus agrestis* esetében senyveség kórbonctani jeleit láttuk. Utóbbi esetben a gyomor teljesen üres volt (12. kép). Két mezei pocok és egy földi pocok tetemben a vérkeringés heveny összeomlását diagnosztizáltuk. Csak egy esetben, egy *Micromys minutus* példányban találtuk a folyadékhiányra utaló *excicosis* jeleit.



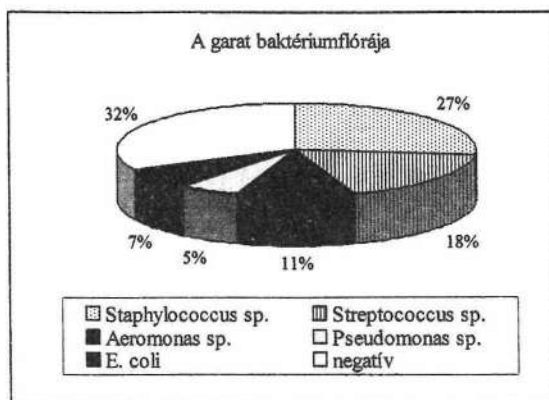
11. kép: *Lymphoid depletio Clethrionomys glareolus* lépben (Fotó: Kalmár S.)
 Picture 11: Lymphoid depletio on the spleen of *Clethrionomys glareolus* (Photo: Kalmár S.)

3.6.2. A megvizsgált kisméltősök mikrobiológiai lelete

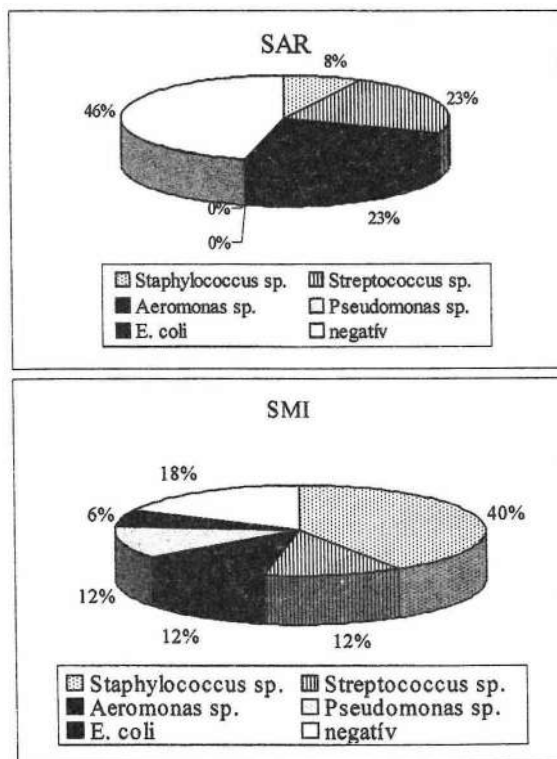
A kisméltősök lépéből végzett bakteriológiai vizsgálat során nem tudunk baktériumokat izolálni. A garatból végzett bakteriológiai vizsgálat során a vizsgált kisméltős közösségben több fakultatív patogén baktériumot is ki tudunk tenyészteni (76. ábra). A baktériumok megoszlását a nagyobb számban vizsgált három faj esetében az alábbi diagramok szemléltetik (77-79. ábrák).



12. kép: Üres gyomor, *Microtus agrestis*-ben (Fotó: Kalmár S.)
 Picture 12: Empty stomach in *Microtus agrestis* (Photo: Kalmár S.)



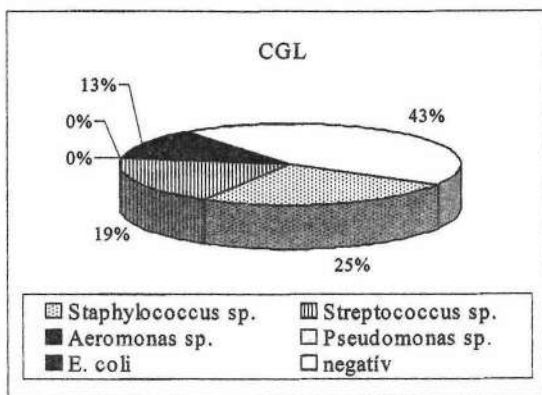
76. ábra: A vizsgált teteméből izolált garatbaktérium fajok százalékos megoszlása
Figure 76: Percental distribution of isolated pharynx bacterial species



77-78. ábra: *Sorex* fajok garatfaunájának százalékos fajok megoszlása

Figure 77-78: Percental distribution of isolated pharynx bacterial species of *Sorex Araneus* and *Sorex minutus*

A leggyakrabban izolált baktérium a Gram pozitívan festődő *Staphylococcus sp.* volt. A kismélsök 32 %-ának garat üregéből végzett bakteriológiai vizsgálat negatív eredményre vezetett. Az egyes kisméls fajok garatüregéből izolált baktériumok megoszlását az alábbi ábrák szemléltetik.



79. ábra: Vöröshátú erdeipecok garatfaunájának százalékos fajok megoszlása

Figure 79: Percental distribution of isolated pharynx bacterial species in Bank Vole

3.6.3. A kórbonctani leletekből levonható következtetések

Az általunk vizsgált kisméls közösség csapdázása során, a csapdában elhullottan talált egyedekben nem fertőző eredetű halálokokat állapítottunk meg. Ezek a következők voltak:

- senyvedés
- eléhezés
- a vérkeringés heveny összeomlása
- kiszáradás

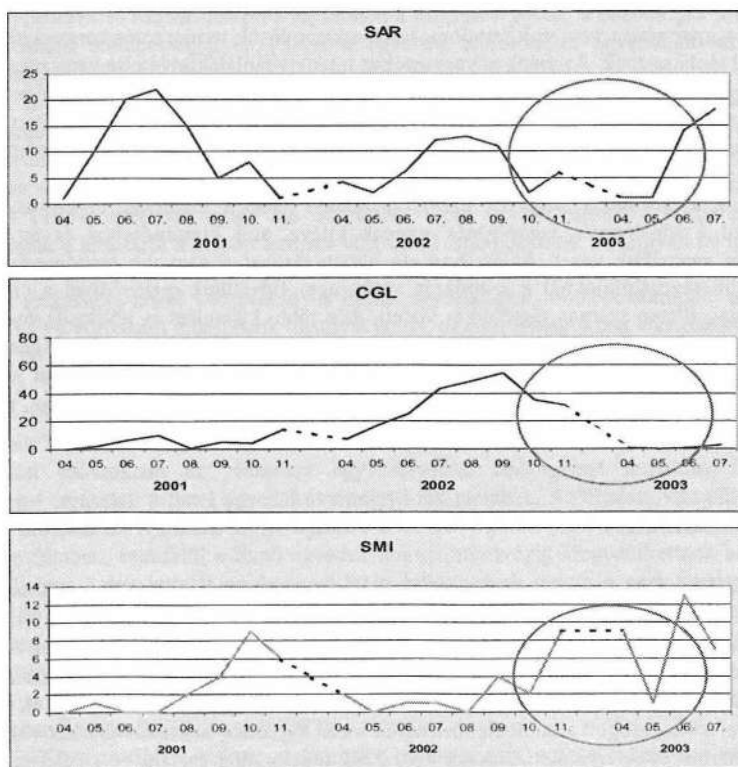
Az egyes fajok állományainak csökkenése összefüggésben állhat a garatban jelen levő baktériumok aktiválódásával, amelyek jó kondícióban és megfelelő egészségi állapotban, a „K-eltartási szint” alatti állománysűrűségű populáció egyedeiben nem okoznak megbetegedést. Előfordulhat azonban, hogy a létszám hirtelen megnövekedése esetén a többnyire fakultatív patogén baktériumok betörnek a véráramba és heveny vérfertőzést, gyors elhullást okoznak. Az ilyen fakultatív patogén kórokozók csak a túlszaporodott populációkban, valamint egyéb stressz hatások fellépése esetén (pl. befogás) okozhatnak jelentős mortalitást. A túlszaporodó kisméls populációban jelentősen csökken a táplálék mennyisége, a búvóhely. Ezek stressz tényezőként érvényesülnek és a kondíció romlását, és az ellenálló-képesség megtörését okozhatják, így a fakultatív patogén kóroki tényezők már betegségokozóként lépnek fel és nagy számú elhullásokat okozhatnak.

Az alábbi grafikonok (80-82. ábrák) a három legtöbb mintát adó faj hosszútávú populációdinamikai trendjét mutatják, kiemelve jelen munka által vizsgált időszakot. (A szaggatott vonal a téli, nem csapdázott hónapokat szimbolizálja.) Jól megfigyelhető, hogy a *Sorex araneus* illetve a *Clethrionomys glareolus* fajok esetében ezen időszakban a populáció egy csökkenő létszámdinamikai változásban van, aminek hatására a garatbaktérium

tenyésztések közel 50 %-a negatív eredményt adott, míg az éppen populációs létszámcúcsot mutató *Sorex minutus* esetében ez az érték nem éri el a 20 %-ot sem.

A *Clethrionomys glareolus* májban talált *Capillaria hepatica* fejlődésenetéből kifolyólag csupán indikátora a populáció méret változásának. A parazita alacsony populációsűrűség esetén ritkán található meg és a fertőzöttség is alacsony. Azonban, ha nő a populáció mérete, gyakoribbá válik a parazita, mert nagyobb az esélye a fertőzőanyag felvételének. A parazita fejlődésenetében lényeges az elhullott és fertőzött egyed májrézletének elfogyasztása, így feltételezhető a faj egyedei között, bizonyos körülmények mellett fellépő kannibalizmus.

A *Sorex minutus* szívizomból két esetben is előkerült *Sarcocystis* egysejtű paraziták kis számban nem okoznak sem az egyed sem a populáció szintjén változást. A parazita köztigazdái a kisméltősök, míg végleges gazdái a húsevők. A *Sarcocystis* csupán indirekt módon jelzi a területen a gazdaállatok populáció méretének növekedését.



80-82. ábra: A három vizsgált faj populációdinamikait trendje (körrel jelölve a vizsgált időszakot)

Figure 80-82: Population dynamic trends of the three observed species showing the relating period

Más a helyzet az *obligát* patogén kóroki tényezőkkel, pl.: vírusos betegségek. Ezek a populációba bekerülve a jó kondíciójú, megfelelő ellenálló képességű egyedek elhullását is okozhatják, ha azok a fertőző anyagot felveszik. Ahhoz, hogy a populáció összeomljon egy

ilyen kóroki tényező hatására, elégséges, ha a populáció sűrűség eléri azt a szintet, ahol a fertőző anyag felvétele még annak inaktíválódása előtt megtörténik. Ez sok esetben már a „K-eltartó” szint alatt is kialakulhat. Ezeknek a kóroki tényezőknek a vizsgálata nehezebb, mert a vírusok izolálása, esetleges vírusfertőzés lezajlásának a vizsgálata költségesebb laboratóriumi módszereket igényel (ELISA, PCR).

Az egyes kisméltós fajoknál megfigyelt kiszáradás a csapdázás során lépett fel. Itt különösen a cickány fajok vannak kitéve a kiszáradás veszélyének, mert a csapdába helyezett sárgarépát nem tekintik táplálékforrásnak, így szemben a rágcsálókkal, a cickányok ebből nem fogyasztanak. A kiszáradáshoz vezethet még az is, hogy a csalinak használt állati fehérje (füstölt szalonna) magas sótartalmú. Ilyenkor a vérpályában keringő vérplazma víztartalma csökken. Az ilyen állatokban olyan életveszélyes elváltozások alakulhatnak ki, mint az általunk az agyvelőben tapasztalt sejt körüli (pericellularis), véretek körüli (perivascularis) vízenyő.

A *Sorex minutus* és a *Sorex araneus* vizsgálata során gyakran találtunk olyan egyedeket, amelyek a gyomrában nem volt tartalom. Ezek a kisméltósok természetes környezetben csak rovarokkal táplálkoznak. Az élénk anyagcseréhez intenzív táplálékfelvételre van szükségük. A csapdában alkalmazott csali anyagból nem mindig vesz fel elegendő táplálékot az állat az intenzív anyagcsere fedezésére. Ennek oka lehet a zárt térbe kerülés által kiváltott stressz. Ezekben az állatokban feltételezhetően a vércukor háztartás borul fel és emiatt hamar elpusztulnak.

Azok a cickányok, amelyek ezzel ellentétben jelentős mennyiséget fogyasztanak a szalonnából a sómérgezés veszélyének vannak kitéve, ami kiszáradáshoz és az agyvelő vízforgalmi zavarához vezet. Ehhez hasonló elváltozásokat a nagyobb testtömegű és más anyagcseréjű rágcsálófajoknál a csapdázás során nem figyeltünk meg. Mivel a cickányok minden faja-, illetve számos rágcsáló is védett, és a többi kisméltóst is igyekszik megóvni a pusztulástól a kutató, ezért a magas sótartalmú szalonna csalétekként való felhasználását mindenképpen kerülendőnek tartom. Ezen túl fokozott figyelmet kell fordítani a csapda megfelelő szellőzésére (2. fejezet, 2. kép), rendszeres tisztítására, illetve az időjárási viszonyoknak megfelelő gyakorisággal történő ellenőrzésekre.

4. ÖSSZEFOGLALÁS

A 2001-2003-ig tartó vizsgálatokra Soproni-hegység asztalfői területén egy mesterséges erdőfelújítás élőhelyen került sor. A szárazföldi kisméltós közösség vizsgálatát célzó kutatás során 100 db élvefogó dobozcsapdát alkalmazva, kvadrát módszerrel, évi nyolc hónap során gyűjtöttem adatokat, így a három év alatt összesen 12 000 csapdaéjszaka adatai álltak rendelkezésre. Az állatokat CMR-technikát alkalmazva egyéni kóddal láttam el, amelyek segítségével a visszafogott állatok élettörténetük során egyedileg beazonosíthatóak voltak.

A három éves vizsgálati időszak alatt 3282 alkalommal fogtam be sikeresen állatot, amelynek során összesen 1609 példányt jelöltem meg, valamint 1673 alkalommal fogtam vissza általam korábban már megjelölt egyedeket. A kézbe került állatok 3 rendbe (*Insectivora*, *Rodentia*, *Carniora*) és 12 fajba tartoztak.

A közösség karakterfajainak a sárganyakú erdei egér, a csalitjáró pocok, illetve a vöröshátú erdeipocok bizonyult. Szubdomináns fajok továbbá a közönséges földipocok, az erdei cickány, a törpecickány, illetve a mezei cickány. Számos alkalommal, de rendszeretlenül kerültek kézre a törpeegér, a közönséges erdei egér, valamint a mezei pocok

példányai. Mindössze néhány alkalommal mutattam ki a közönséges vízcikány és a menyét egy-egy példányát a területen.

Fontos faunisztikai adat a csalitjáró pocok magas létszámú állományának megfigyelése a mintaterületen, lévén a faj Soproni-hegységben (illetve É-Ny-Dunántúlon) való előfordulása irodalmi adatok szerint erősen vitatott volt korábban, eddig csak bagolyköpetekből mutatták ki, mindössze néhány alkalommal (ANDRÉSI és SÓDOR 1987, JÁNOSKA 1993).

A három vizsgálati év eltérő eredményt hozott az egyes fajok létszámdinamikai változásaiban. A 2001-es év 3 faj váltott dominanciáját mutatta. Ebben a kompetícióban a csalitjáró pocok és a sárganyakú erdeiegér fölénye bontakozott ki, előbbi a fogásszám (318), utóbbi a maximális havi egyedszám (71) tekintetében mutatott maximumot. Az év második fele a sárganyakú erdeiegér abszolút dominanciáját hozta. Noha egyéb európai vizsgálatok is kimutatták fragmentált, nyílt területeken a sárganyakú erdeiegek magas denzitással jellemezhető előfordulását (ZIMMERMANN 1956, HOFFMEYER 1973, GLIWICZ 1981, SZACKI és LIRO 1991, BRYJA és REHÁK 1998), a faj mellett a csalitjáró pocok, a közönséges földipocok, és a vöröshátú erdeipocok ilyen létszámú együttes előfordulása egyedülálló az európai irodalmi adatok alapján.

A 2002-es év változást hozott a fajok dominanciája tekintetében: a két, előző évben dominánsnak tekinthető pocokfaj (csalitjáró pocok, és közönséges földipocok) jelentősen visszaszorult a területen, ezzel párhuzamosan a 2001-ben mindössze 50 fogást adó vöröshátú erdeipocok 2002-ben közel 600 alkalommal került kézre. A megfigyelés harmonizál HANSSON (1987) eredményeivel, aki kimutatta, hogy a természetesebb csalitjáró pocokok kiszoríthatják a területről a kisebb termetű vöröshátú erdeipocokokat. A tárgyalt év így két faj kompetíciójával jellemezhető, melyben az év első felében a sárganyakú erdeiegér minden addiginál magasabb, közel 140 példányos júliusi egyedszámot mutatva dominált, míg az év második fele a vöröshátú erdeipocok túlsúlyát hozta, az őszi hónapokban visszaszorítva ezzel az előbbi faj állományát.

Az ivar-és korcsoportok tekintetében azonban eltérő eredményt kaptam, mint RAJTSKA-JURGIEL (1992), aki a vöröshátú erdeipocok és a sárganyakú erdeiegér hasonló fragmentált erdei élőhelyen történt kutatását végezte Lengyelországban. Eredményei a szaporodási időszakban az ivararány egyensúlyának felborulását mutatták, ugyancsak különbséget tapasztalt a fiatal egyedek ivararánya tekintetében. Az általam vizsgált közösség esetében azonban az ivararány az év egészében 50-50% körüli eredményt mutatott, mindkét faj viszonylatában, ezenfelül a fiatal egyedek aránya mindvégig kiegyenlítettnek bizonyult a mintaterületen. A két kutatás eredményei közti különbségek azonban nem meglepőek, már ZEJDA (1961), JENSEN (1982), valamint PUCEK *et. al.* (1993) is rávilágított, hogy a közép-európai régióban különböző dinamikai változások figyelhetők meg az eltérő élőhely típusok körében, különösen a tölgy- és bükkerdők vonatkozásában. Ugyanakkor a vöröshátú erdeipocok általam megfigyelt hirtelen, nagymértékű gradációja megfelel az észak-európai kutatásokban leírtaknak (BUJALSKA 1997).

2003-ban tovább csökkent a domináns fajok száma, ezúttal egyedül a sárganyakú erdeiegér volt képes magas létszámú állományt létrehozni, de ennek mértéke is messze elmaradt a korábbi években tapasztalhatóhoz képest. Ennek hátterében elsősorban a terület táplálékkinálata, és az időjárás okozta faktorok állhatnak. BASHENINA (1981), és ZHIGALSKI (1994) vizsgálatai is a makk-terméshozam hasonló periódusaira vezeti vissza fajok hirtelen gradációs ciklusait, ami pedig részben az előző nyári hőmérséklettől függ. A teóriát látszik igazolni az a tény, hogy a rovarevő kisméltós fajok (cickányok) létszámdinamikájában, pont a 2003-as év bizonyult a legjobbnak mintaterületemen.

A populációk méretét a „minimum ismert egyedszám” ismertetésén kívül az OTIS-féle (1978) nyílt populációs modellekkel is kalkuláltam, melyek alkalmasak az MNA értéknél pontosabb havi egyedszám-értékek számítására. Számításaim alapján az irodalomban leírt 10-20%-os MNA alulkalkulációval szemben (HILLBORN *et al.* 1976) magasabb, sok esetben 20-40%-os különbséget tapasztaltam az MNA és az általam becsült egyedszám érték között. A modellek választását havonként végeztem, amely esetben un. vegyes sorozatokat alkotva, az adott hónap fogási adataira legjobban illeszkedő modell értékét tekintettem helyesnek. Legtöbb esetben az $M(o)$, illetve az $M(h)$ modellek mutatták a legjobb illeszkedést.

Kimutatható volt, hogy azon fogási mintázatokban, amelyek nagyobb számban tartalmaztak csapdában elhullva talált jelölt egyedeket, a modell alulbecsülte a populáció létszámát, mert ezeket az adatokat nem tekintette visszafogásnak. Kiküszöbölendő tehát a modell hibáját ezen egyedeket úgy tüntettem fel az adatmátrixban, mint olyan példányokat, amelyek az elhullás napján kerültek utójára kézbe, mégis élve elhagyták a csapdát, így az érintett egyedeket az adott hónapban jelenlévő populáció részének tekintette a becsülő, és pontosabb értéket kapunk. Az elmélet létjogosultságát gyakorlati példával is igazoltam.

Az egyedek túlélési- és fogási valószínűségét, illetve az ezekre ható faktorokat nyílt populációs modellekkel vizsgáltam. Számításaimat a MARK program segítségével végeztem. Megállapítottam, hogy a populációkra ható faktorok éves szinten és fajonként egyaránt különböztek egymástól. A sárganyakú erdeieger esetében a 2002-es év adatainak vizsgálata egyértelműen rámutatott, hogy az egyedek túlélése a vöröshátú erdeipocok populáció létszámával van összefüggésben, míg a 2001-es és 2003-as év során ez a hatás épp fordított volt, a sárganyakú erdeieger (és a csalitjáró pocok) szorította vissza a vöröshátú erdeipocok populáció létszámát. Noha számos európai kutatás jellemezte a fenti fajok egymásra gyakorolt hatását (pl. BASHENINA 1981, HENTTONEN és HANSSON 1984, SIIVONEN és SULKAVA 1994), hasonló élőhelyen előforduló közösségének populációs modellekkel történő vizsgálata hiánypótlónak tekinthető.

A csalitjáró pocok túlélésének vizsgálata rámutatott, hogy a hároméves vizsgálat egészét tekintve mind az egyedek túlélési valószínűsége, mind pedig fogási valószínűsége a három másik karakterfaj hatásának szabályozó szerepétől függött. Hasonló eredményt hozott a vöröshátú erdeipocok vizsgálata is, azzal a különbséggel, hogy a faj dominanciáját hozó 2002-es évben a kompetitor fajok hatása nem volt kimutatható a létszámdinamikai folyamatok szabályozásában. Ugyanakkor fontos megemlíteni HANSSON (1987) fent tárgyalt eredményeit, amelynek tükrében valószínűsíthető, hogy a csalitjáró pocok 2002-es visszaszorulása engedett teret az erdeipocokok létszám-növekedésének, mely hatás a populációs modell 2002-es adataiban már nem volt mérhető, hiszen az ekkor már nem lépett fel korlátozó faktorként.

Az ivar- és korcsoportok tekintetében is megvizsgáltam a fogási valószínűség és túlélés változásait, melyet a sárganyakú erdeieger példáján keresztül értékeltem. Mindhárom év adatai alapján hasonló eredményre jutottam. A legkisebb AIC-értékű modellnek a $\Phi(., A, S)$, $p(t, A, S)$ modell bizonyult, ami rámutatott arra, hogy a túlélés időben állandónak tekinthető az év során, de függ a kortól és ivartól. A fogási valószínűség ezzel szemben nem tekinthető állandónak az év során, viszont szintén függ az egyed nemétől és korától.

A populációk egyedeinek térbeli mintázatát elsőként a Lloyd-féle foltosság index számításával jellemeztem fajonként vizsgálva. A rágcsáló fajok esetében egyértelműen az az összefüggés bizonyult helyesnek, miszerint az egyedszám és az egyedek közti aggregáció egymással fordítottan arányos, azaz létszám növekedésével párhuzamosan, az állatok fokozatosan foglalják el az ökológiailag kevésbé optimális területeket, így csoportosulásuk mértéke csökken. A vöröshátú erdeipocok esetében csak 2002-ben tudtam elvégezni a foltossági index számítását, de a használt csapdapontokat megvizsgálva megállapítható volt,

hogy a faj a mintaterület szegélyén található szedres foltot részesítette előnyben, a kis egyedszámmal jellemezhető 2001-es és 2003-as években. 2002-ben az egyedszám drasztikus emelkedése következtében a mintaterületen a faj egyedeinek egyenletes eloszlása volt megfigyelhető.

Mindhárom faj esetében elvégeztem a kapott értékek egyedszámmal való összehasonlítását a Spearmann-féle rangkorrelációval. A vizsgálatok egyértelműen rámutattak, hogy mindhárom ráncsaló faj esetében a létszám növekedésével exponenciálisan csökken az egyedek közti aggregáció mértéke. Ez az eredmény megegyezik egyéb hasonló tárgyú, azonban mintaterületemtől eltérő élőhelyeken végzett vizsgálatok eredményeivel, amelyek szintén exponenciális összefüggést állapítottak meg a két tényező között (ADAMCZEWSKA-ANDREJEWSKA *et al.* 1981).

A Metzgar-index számításával megvizsgáltam az egyes fajok együttes előfordulását, arra keresve a választ, hogy az egyedek térbeli elrendeződése miként hat a közösség többi fajának tér-idő mintázatára. A számításokat fajpáronként végeztem el. A csalityáró pocok és sárganyakú erdeiegér egymásra gyakorolt hatását vizsgálva a két faj szegregálódása figyelhető meg, szoros korrelációban a csalityáró egyedszámmal. Utóbbi faj magas egyedszáma esetén a két faj egyedeinek elhelyezkedése véletlenszerűnek mondható, ám a sárganyakú erdeiegerek létszámfölénye esetén a csalityáró pocok kerüli a domináns faj által elfoglalt területeket. A sárganyakú erdeiegér illetve vöröshátú erdeipocok egymásra gyakorolt hatását is megvizsgáltam. A két faj együtt előfordulási indexe az év során állandónak tekinthető 0,8 körüli értéket vett fel, amely rámutat a két faj egyedeinek szegregálódására.

A rovarevő-fogások 2003-as magas száma lehetővé tette a törpe-, és az erdei cickány sárganyakú erdeiegérré gyakorolt hatásának vizsgálatát is. Ezek eredménye egyértelműen a szegregálódás jeleit mutatta, melynek hátterében minden bizonnyal két taxon képviselőinek eltérő környezeti igénye állhat. A két cickányfaj egymással való összehasonlítása rámutatott, hogy alacsony populáció-létszám esetén az egyedek aggregálódása figyelhető meg, ez azonban a létszám növekedésével szegregálódássá alakul. PINTÉR és KALMÁR (1998) három, eltérő adottságokkal jellemezhető nyílt élőhely esetében végezte az egyedek szegregálódásának vizsgálatát, eredményeik jelen tanulmányhoz hasonlóan évszakos különbséget mutattak az egyes fajpárok együttes csapdahasználatában, amely függ az adott populációk aktuális egyedszámától.

A két magas számban csapdázott pocok-faj (csalityáró pocok, és vöröshátú erdeipocok) területhasználatának vizsgálata rámutatott, hogy a két faj optimális élőhelye eltér egymástól, illetve az egyes fajok egyedei között szegregálódás figyelhető meg. Kis létszámú populációk esetében azonban ez a térbeli elkülönülés nem figyelhető meg.

Éves bontásban elvégeztem az egyes fajok hierarchikus osztályozását az egyedek által használt csapdapontok térbeli mintázata alapján. Az egyes évek során egy-egy faj területhasználatát eltért egymástól. A négy faj magas létszámával jellemezhető 2001-es évben leghasonlóbbnak a sárganyakú erdeiegér és vöröshátú erdeipocok bizonyult, rávilágítva ezzel arra, hogy mindkét faj a szegélyterületeket részesíti előnyben. Az év során legnagyobb számban kézrekerült csalityáró pocok ezzel szemben a három cickányfajjal mutatott hasonlóságot az egyedek térbeli mintázatát tekintve. A következő év is a két szegélyterületeket kedvelő faj hasonlóságát mutatta, de a csalityáró pocok területhasználatát ezúttal a törpeegérhez volt leginkább hasonlatos. HANSSON és HENTTONEN (1985), valamint BASHENINA (1981) és ZHIGALSKI (1994) eredményei is rámutatnak, hogy a közösségek területhasználatát az egyes fajok eltérő ciklusokban jelentkező létszámmaximumának köszönhetően eltérő lehet az egyes évek viszonylatában.

A 2003-as év, illetve a három év együttes vizsgálata hasonló eredményt mutatott. Kirajzolódott a három domináns faj (csalityáró pocok, sárganyakú erdeiegér, vöröshátú

erdeipocok) hasonlósága az egyedek által használt csapdapontok tekintetében. A rovarevő cickányok jól elkülöníthető klasztert alkottak, azonban velük mutatott hasonlóságot a közönséges földipocok is. A kis számban előforduló fajok közül a törpeeger és a közönséges erdeieger mintázata bizonyult hasonlóknak.

A legnagyobb körülményekkel végzett csapdázásos vizsgálatok is okoznak bizonyos százalékban nem kívánt elhullást. A 2002-es év második felében, a csapdában véletlenszerűen elhullott egyedeket felboncoltuk, majd megvizsgáltuk az elhullott egyedek belső szerveit. A tetemek elváltozást mutató szerveiből mintákat rögzítettünk, azokat paraffinba ágyztuk, majd metszeteket készítettünk, melyeket mikroszkóppal vizsgáltunk meg. Az állatok garat üregéből és lépéből baktériumtenyésztést végeztünk. Az izolált baktériumokat a telep morfológiája, a növekedés, illetve a festődés alapján azonosítottuk be genus szintig.

Vizsgálatainkat két fő kérdés megválaszolása köré csoportosítottuk. Választ kívántunk kapni arra a kérdésre, hogy az általunk „élő kóroki tényezőknek” nevezett faktorok (ekto- és endoparaziták, vírusok, baktériumok) milyen hatást fejtenek ki a populációk létszámszabályozásában, másfelől javaslatokat kívántunk tenni a minél kevesebb veszteséggel járó élvefogó csapdázás körülményeire vonatkozóan.

A tetemek kórbontani leleteit, az adott faj populációdinamikai változásaival összehasonlító vizsgálat igazolta azt az elképzelést, miszerint a egyes fajok állományainak csökkenése összefüggésben állhat a garatban jelen levő baktériumok aktiválódásával, melyek jó kondícióban és megfelelő egészségi állapotban, a „K-eltartási szint” alatti állománysűrűségű populáció egyedeiben nem okoznak megbetegedést. A létszám hirtelen megnövekedése esetén azonban a többnyire *fakultatív pathogén* baktériumok betörnek a véráramba és heveny vérfertőzést, gyors elhullást okoznak. Ilyen fakultatív pathogén kórokozók csak a túlszaporodott populációkban, valamint egyéb stressz hatások fellépése esetén (pl. befogás) okozhatnak jelentős mortalitást.

Ezzel szemben az *obligát pathogén* kóroki tényezők (pl.: vírusok) a populációba bekerülve a jó kondíciójú, megfelelő ellenálló képességű egyedek elhullását is okozhatják, ha azok a fertőző anyagot felveszik, így a populáció összeomlása következhet be, ha a populáció sűrűség eléri azt a szintet, ahol a fertőző anyag felvétele még annak inaktiválódása előtt megtörténik.

A tehát vizsgálatok rámutattak továbbá arra, hogy a kisméltóság közösségek populációdinamikai változásaiban a koegzisztens fajok kompetitív hatása, a predációs nyomás, valamint a környezeti faktorok mellett fontos állományszabályozó szerepe van az ún. *élő kóroki tényezőknek*. A populációkban ugyanis jelen vannak olyan *fakultatív kórokozók*, amelyek az egészséges állatok szervezetében csak akkor okoznak betegséget, ha a populáció eléri a K-stratégista fajokra jellemző egyensúlyi létszámot (K). Az *obligát patogén kórokozók* ezekkel szemben be kell hurcolni a populációba, hogy hatást fejtsenek ki, a behurcolás után azonban minden esetben megbetegedés lép fel, ha a populáció sűrűsége azt lehetővé teszi.

A kisméltóság-ökológiai vizsgálatok nemzetközi irodalmainak áttekintése során nem találtam hasonló jellegű vizsgálatokat, így eredményeim reményeim szerint iránymutatóak a közösségek dinamikai változásait befolyásoló tényezők minél sokoldalúbb tanulmányozása irányába.

A csapdázásos vizsgálatok sok esetben érintik, vagy éppen célozzák meg védett fajok vizsgálatát. Ezekben az esetekben elengedhetetlen a mortalitás minimalizálása. Vizsgálataink rámutattak, hogy a cickány fajok gyors elpusztulását több tényező okozhatja. Gyakran találtunk olyan egyedeket, amelynek a gyomrában nem volt tartalom. Az élénk anyagcseréjű, intenzív táplálék-felvételű fajok a csapdában alkalmazott csali anyagból nem mindig vesznek

fel elegendő táplálékot. Ennek egyik oka lehet pl. a zárt térbe kerülés által kiváltott stressz. Ezekben az állatokban feltételezhetően a vércukor háztartás borul fel és emiatt hamar elpusztulnak. Ezzel szemben másik jellegzetes példa, hogy a cickányok fogyasztanak a csalétekből (esetünkben szalonnából), mely sómérgezést okozva az állat kiszáradáshoz és az agyvelő vízforgalmi zavarához vezet. Ehhez hasonló elváltozásokat a nagyobb testtömegű és más anyagcseréjű rágcsálófajoknál a csapdázás során nem figyeltünk meg. Ezen fajok legnagyobb számban megfulladtak a csapdában (a 2001-es év első felében volt jellemző halálok, melynek kiküszöbölésére a csapda egyik üveglapját jó szellőzést biztosító fémrácsra cseréltem), illetve a stressz körülmények között, a hordozott – vagy éppen a csapdában felvett – kóroki tényezők felerősödött hatása okozta pusztulásukat. Az általam végzett vizsgálatok eredményeit az évek során természetesen igyekeztem alkalmazni saját csapdázásos vizsgálataim alkalmával is, melyek hatására átlagosan jelentősen csökkent a csapdában elhullva talált egyedek száma. A hátsó üveglap fémhálóra való cserélése, és a sózott szalonna alternatív csalétekre való cserélése vizsgálataim alapján 30-50%-al csökkentették a nem kívánt elhullások számát.

A fentiek – illetve korábbi eredményeink (KALMÁR és HORVÁTH 2002) – tükrében kerülendőnek tartom a magas sótartalmú szalonna csalétekként való felhasználását, valamint fokozott figyelmet kell fordítani a csapda megfelelő szellőzésére (pl. fémrács használatával), rendszeres tisztítására (az állatok ugyanis a csapdában is felvehetik a kórokozókat és elengedés után fertőzhetik a fajtársakat), illetve az időjárási viszonyoknak megfelelő gyakorisággal történő ellenőrzésekre.

FELHASZNÁLT IRODALOM

- ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA, K. (1973): The lens weight as indicator of age in the wild *Microtus arvalis* population. *Ecology* Vol. XXI, No. 5.
- ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA, K. (1981): Population Structure of *Microtus arvalis* (Pall.) against the background of a community of rodents in crop fields. *Pol.ecol.Stud.* 7(2), 193-211.
- ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA K. A., MACKIN-ROGLASKA R., MYSTKOWSKA E. T. & NABAGŁO L., (1989): Karyotype of the Common Vole from the Warsaw Suburbs. *Acta Theriol.*, 34, 163-165.
- AKAIKE, H. (1973): Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. Pages 267-281 in B. N. Petrov and F. Csaki, editors. Second International Symposium on Information Theory. Akadémiai Kiadó, Budapest, Hungary.
- AKAIKE, H. (1985): Prediction and entropy. Pages 1-24 in A. C. Atkinson and S. E. Fienberg, editors. A celebration of statistics. Springer, New York, USA.
- ANDRÉSI, P. & SÓDOR, M. (1987): Sopron és környékének kisemlős faunája. I-II. rész. *Soproni Szemle*, XLI.évf. 3-4.sz. pp. 10.
- BARTHA, D. (2000): Erdeink egyre csak szegényednek? A természet romlása, a romlás természete, Bp. Föld Napja Alpítvány 2. fejezet.
- BASHENINA, N. V. (ED.) (1981): Evropejskaja ryzaj polevka – *Nauka, Moskva*.
- BEGON, M. (1979): Investigating Animal Abundance: Capture-Recapture for Biologists. Edward Arnold, London, 97 p.
- BORHIDI A. (1993): A magyar flóra szociális magatartástípusai, természetességi és relatív ökológiai értékszámai. Janus Pannonius Tudomány Egyetem, Pécs. 1-95.
- BOONSTRA, R. & KREBS, C. J. (1978): Pitfall trapping of *Microtus townsendii*. *J. of Mamm.* 59(1), 136-148.

- BRYJA & REHÁK (1998): Community of small terrestrial mammals (Insectivora, Rodentia) in dominant habitats of the Protected Landscape Area of Poodoí (Czech Republic)
- BUJALSKA, G. (1997): Factors affecting breeding succes in female bank voles – *Pol. ecol Stud.* 21, 377-385.
- BURNHAM, K.P., & OVERTON, W. S. (1979): „Robust Estimation of Population Size When Capture Probabilities Vary Among Animals,” *Ecology*, 60, 927-936.
- CHAO, A., LEE, S.M., & JENG, S. L. (1992): „Estimating Population Size for Capture-Recapture Data When Capture Probabilities Vary by Tme and Individual Animal,” *Biometrics*, 48, 201-216.
- GLIWIC, J. (1981): Competitive interactions within a forest rodent community in a forest-floor small mammal fauna. *Oikos* 37, 353-362.
- HAITINGER, R. (1962): Morphological variability in number and distribution of *Apodemus flavicollis* (Melch.) and *A. sylvaticus* (L.) in South Sweden. *Z. Säugetierkunde* 39, 15-23.
- HALLE, S. (1991): Populationsdynamik von *Apodemus sylvaticus* in Rekultivierungsl. *Populationsökologie von Kleinsäugerarten* (1991): 371-382.
- HANSSON, L. (1987): An interpretation of rodent dynamics ad due to trophic interactions – *Oikos*, 50, 308-318.
- HANSSON L. & HENTTONEN H. (1985): Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia (Berl.)* 67, 394-402.
- HENTTONEN, H. & HANSSON L. (1984): Interspecific relations between small rodents in European boreal and subarctic environments – *Acta Zool. Fenn.*, 172, 61-66.
- HILBORN, R., REDFIELD, J. A. & KREBS, C. J. (1976): On the relibility of enumeration for mark and recapture census of voles. – *Can. J. Zool.* 54, 1019-1024.
- HOFFMEYER, I. (1973): Interaction and habitat selection in the mice *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus*. *Oikos* 24,108-116.
- HORVÁTH F., DOBOLYI Z. K., MORSCHHAUSER T., LÖKÖS K., KARAS L. & SZERDAHELYI T. (1995): Flóra adatbázis. – FLÓRA munkacsoport, MTM Növénytára, Vácrátót, pp: 141-196.
- HORVÁTH GY. (1996): Kismérszők faunisztikai és ökológiai vizsgálata gyöngybagoly köpetvizsgálatok és élvefogó csapdázás alapján. Doktori értekezés JPTE Pécs. 177 pp.
- HORVÁTH GY., TÖLGYESI M., MÁTICS R. & TRÓCSÁNYI B. 1996: Kismérszők cönológiai vizsgálata egy erdei vegetációban a Dráva-menti síkság területén. *Vadbiológia*, 5, 122-132.
- HORVÁTH, GY., WAGNER, Z. (2000): Density estimation of two rodent populations using trapping web and distance sampling method on the Dráva lowlands. In: Gallé, L., Körmöczy, L. (eds.): Ecology of River Valleys. *Tiscia* (monograph series): 53-59. Szeged.
- HORVÁTH, GY., WAGNER, Z. (2003): Age- and density dependent survival in a yellow-necked wood mouse *Apodemus flavicollis* (Melch.) population of a foresthabitat. *Tiscia* 34: 33-39
- JÁNOSKA, F. (1993): Adatok az uhu (*Bubo bubo*) táplálkozásához. *Szélkiáltó* 7, 19-20.
- JENSEN, T. S. (1982): Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests – *Oecologia*, 54, 184-192.
- KALMÁR, S. & GÁL, J. (2003): Élő kóroki tényezők hatása a kismérsző-populációk dinamikájára. Magyar Ökológus Kongresszus, Sopron. *Poszter*
- KALMÁR, S. & HORVÁTH, GY. (2002): Tarra vágott erdőrészet kismérsző közösségének szűnbiológiai vizsgálata. I. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, Sopron. *Poszter*

- KREBS, C. J. (1966): Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecol. Monogr.* 36, 239-273.
- KUCSARA, M. (2003): A hidegvíz-völgyi erdészeti hidrológiai kutatóhely. *Hidrológiai Tájékoztató a Magyar Hidrológiai Társaság Lapja*, 21-23.
- LAKATOS, F. (1997): Szűkárósítások alakulása a Soproni-hegyvidéken. *Erdészeti Lapok CXXXII* 7-8: 325-326.
- LEBRETON, J.-D., BURNHAM, K.P., CLOBERT, J. & ANDERSON, D. R. (1992): Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monograph* 62, 67-118.
- LLOYD, M. (1967): Mean crowding. – *J. anim. Ecol.* 35: 1-30.
- MCDONALD, L. L., ANDERSON, D. R., & WHITE, G. C. (1981): „Robust Procedure for Determination of Underlying Model Structure,” *ISEM Journal*, 3, 103-112.
- METZGAR, L. H. & HILL, R. (1971): The measurement of dispersion in small mammal populations. *J. Mamm.* 52(1), 12-20.
- OTIS, D. L., BURNHAM, K. P., WHITE, G. C., & ANDERSON, D. R. (1978): „Statistical Inference From Capture Data on Closed Populations,” *Wildlife Monographs*, 62.
- PETRUSEWICZ, K. & ANDRZEJEWSKI, R. (1962): Natural history of a free-living population of house mice (*Mus musculus*) with particular reference to groupings within the population. *Ekol. Polska. A* , 85-122.
- PIELOU, E. C. (1975): *Ecological diversity*. Wiley New York, 159+VIII.
- PINTÉR, V. & KALMÁR, S. (1998): Megművelt és művelés alatt nem álló természetközeli nyílt habitatok kisméltós közösségeinek szűnbiológiai vizsgálata. OTDK dolgozat.
- POLLOCK, K. H. & OTTO, M. C. (1983): „Robust Estimation of Population Size in Closed Animal Populations From Capture-Recapture Experiments,” *Biometrics*, 39, 1035-1049.
- PUCEK, M., JEDRZEJEWSKI, W., JEDRZEJEWSKI, B. & PUCEK, M. (1993), Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Białowieża National Park) in relation to weather, seed crop, and predation. *Acta Theriologica*, 38, 199-232.
- PRENDERGAST, J. R. – EVERSHAM, B.C. (1995): Butterfly diversity in southern Britain: hotspot losses since 1930. *Biological Conservation* 72, 109-114.
- RAJSKA-JURGIEL, E. (1992): Demography of woodland rodents in fragmented habitat. *Acta Theriologica* 37 (1-2), 7-90.
- SHANNON, C. E. & WEAVER, W. (1949): *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois. USA.
- SIIVONEN, L. & SULKAVA, S. (1994): Pohjolan nisäkkäät. – *Otava, Helsinki*. 224 s.
- SZACKI, J. & LIRO, A. (1991): Movements of small mammal in the heterogeneous landscape. *Lansc. Ecol.*, 5, 219-224.
- TÓTHMÉRÉSZ, B. (1994): NuCoSA. Programcsomag közösségi szintű botanikai, zoológiai és ökológiai vizsgálatokhoz. KLTE, Debrecen (105).
- TÓTHMÉRÉSZ, B. (1997): Wwighted dissimilarity measures for binary data (in press).
- WECKER, S. (1963): The role of early experience in habitat selection by the prairie deer mouse, *Peromyscus maniculatus brirdi*. *Ecol. Monogr.* 33: 307-325.
- ZARR, J.H. (1996): *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall International, Inc. 662 pp.
- ZEJDA, J. (1961): Age structure in populations of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780. *Zool. Listy* 10, 249-264.
- ZHIGALSKI, D. A. (1994): Zonal and biotopic peculiarities of bank vole population abundance and its variability level. *Oikos* 19, 499-503.
- ZIMMERMANN, K. (1956): Gattungstypische Verhaltensformen von Gelbhals-, Wald- und Brandmaus. – *D. Zoolog. Garten* 22, 162-171.

A kötet megjelenését támogatta:
The volume was sponsored by:

STIHL®

Andreas Stihl Kereskedelmi Kft.

**VIKING**®