

**Nyugat-Magyarországi Egyetem  
Erdőmérnöki Kar**

**Roth Gyula Erdészeti és Vadgazdálkodási Tudományok Doktori Iskola  
Erdei ökoszisztémák ökológiája és diverzitása program**

**Készítette:**

**Kalmár Sándor Flóris**

**MESTERSÉGES ERDŐFELÚJÍTÁS KISEMLŐS  
KÖZÖSSÉGÉNEK SZÜNBIOLÓGIAI VIZSGÁLATA**

**DOKTORI (Ph.D.) ÉRTEKEZÉS**

**Témavezető:**

**Prof. Dr. Faragó Sándor  
egyetemi tanár**

**Sopron  
2006**

# MESTERSÉGES ERDŐFELÚJÍTÁS KISEMLŐS KÖZÖSSÉGÉNEK SZÜNBIOLÓGIAI VIZSGÁLATA

Értekezés doktori (Ph.D.) fokozat elnyerése érdekében,  
a Nyugat-Magyarországi Egyetem Roth Gyula Erdészeti és Vadgazdálkodási Doktori Iskolája,  
Erdei ökoszisztémák ökológiája és diverzitása programjához tartozóan.

Írta:  
Kalmár Sándor Flóris

Témavezető: Prof. Dr. Faragó Sándor

Elfogadásra javaslom (igen / nem)

(aláírás)

A jelölt a doktori szigorlaton ..... % -ot ért el,

Sopron,

.....  
a Szigorlati Bizottság elnöke

Az értekezést bírálóként elfogadásra javaslom (igen /nem)

Első bíráló (Dr. ....) igen /nem

(aláírás)

Második bíráló (Dr. ....) igen /nem

(aláírás)

(Esetleg harmadik bíráló (Dr. ....) igen /nem

(aláírás)

A jelölt az értekezés nyilvános vitáján.....% - ot ért el

Sopron,

.....  
a Bírálóbizottság elnöke

A doktori (Ph.D.) oklevél minősítése.....

.....  
Az EDT elnöke

## Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	1
2. Irodalmi áttekintés	3
2.1. A téma nemzetközi irodalmának áttekintése	3
2.1.1. Az élőhelyek feldarabolódásának közösségekre gyakorolt hatása	4
2.1.2. Az <i>Apodemus flavicollis</i> és az <i>Apodemus sylvaticus</i> élőhelyválasztása	7
2.1.3. Kisemlős közösségek létszámdinamikai vizsgálatai Európában	8
2.2. A kisemlős közösségeket vizsgáló hazai munkák áttekintése	11
2.2.1. A csalitjáró pocok hazai előfordulása	13
2.3. A többváltozós adatfeltárás módszereinek irodalmi áttekintése	14
2.3.1. A Cormack-Jolly-Seber (CJS) modell	17
2.3.2. A modellválasztás kérdésköre	18
3. A vizsgált terület bemutatása	20
3.1. A Soproni-hegység élővilágának általános jellemzése	20
3.2. A mintaterület általános bemutatása	23
3.3. A mintaterület növényzeti jellemzői	24
3.3.1. Életforma-spektrum	27
3.3.2. A szociális magatartás típusok megoszlása	27
3.3.3. Természetesség	27
3.3.4. A területre jellemző foltosság	28
3.4. A mintaterület éghajlati és hidrológiai jellemzői	30
4. Anyag és módszer	32
4.1. Csapdázási metodika	32
4.1.1. Az élvefogó csapda felépítése	32
4.1.2. A csapdaháló kihelyezése	33
4.1.3. A megfogott állatok adatfelvétele	34
4.2. Az elhullott egyedek diagnosztikai vizsgálata	34
4.3. A fogási adatok feldolgozásának módszerei	35
4.3.1. A terület kisemlős faunájának értékelése	35
4.3.2. A populációdinamika feldolgozásának módszerei	36
4.3.3. A populációk térbeli mintázatának feldolgozása	36

4.3.4. A populációk fogási adatainak közösségszintű értékelése	37
4.3.5. A populációk létszámszabályozására ható faktorok vizsgálata a fogási adatok modellezése révén	38
4.4. A terület mozaikosságának feltárása kis magasságból készített légifotó segítségével	43
5. Eredmények bemutatása és értékelése	46
5.1. A vizsgált terület kisméltós közösségének faunisztikai jellemzése	46
5.1.1. A 2001-es év jellemzése	47
5.1.2. A 2002-es év jellemzése	49
5.1.3. A 2003-es év faunisztikai értékelése	51
5.1.4. A három vizsgált év faunisztikai összehasonlítása genus szinten	52
5.1.5. A vizsgált terület diverzitása	54
5.2. A populációk létszámváltozásainak vizsgálata	55
5.2.1. A karakterfajok populációdinamikai trendjei	56
5.2.1.1. A sárganyakú erdeieger populációdinamikai változásai	56
5.2.1.2. A vöröshátú erdeipocok állomány létszámdinamikai értékelése	58
5.2.1.3. A csaltíjáró pocok populációdinamikai változásainak értékelése	59
5.2.1.4. A közönséges földipocok populáció létszámának változásai 2001-ben	60
5.2.2. A négy karakterfaj egymásra gyakorolt hatásának vizsgálata	60
5.2.2.1. A 2001-es év jellemzése	61
5.2.2.2. A 2002-es év jellemzése	62
5.2.2.3. A 2003-as év jellemzése	62
5.2.3. Négy pocok-faj ( <i>Arvicolinae</i> ) együttes vizsgálata	63
5.2.4. A cickányfajok populációdinamikai trendjei	64
5.3. A populációk kor-, ivar-, és testtömeg eloszlása	66
5.3.1. A populációk ivari megoszlása	66
5.3.2. A sárganyakú erdeieger populáció korösszetételének vizsgálata	68
5.3.3. A testtömeg értékek szezonális változásai	69
5.4. A kisméltós közösség vizsgálata többváltozós statisztikai módszerekkel	72
5.4.1. A populációk létszámbecslése zárt populációs modellekkel	72

5.4.1.1. <i>Apodemus flavicollis</i>	73
5.4.1.2. <i>Microtus agrestis</i>	74
5.4.1.3. <i>Clethrionomys glareolus</i>	75
5.4.1.4. A zárt populációs modellek értékelése	76
5.4.2. A populációk létszámváltozásaira ható tényezők vizsgálata nyílt populációs modellekkel	80
5.4.2.1. Az <i>Apodemus flavicollis</i> populáció létszámváltozásainak hátterében álló faktorok vizsgálata	80
5.4.2.2. Az <i>Microtus agrestis</i> populáció létszámváltozásainak hátterében álló faktorok vizsgálata	86
5.4.2.3. A <i>Clethrionomys glareolus</i> populáció létszámdinamikai változásainak vizsgálata nyílt populációs modellekkel	88
5.4.2.4. A korcsoportok és a nemek túlélésének és fogási valószínűségének vizsgálata	91
5.5. A populációk egyedeinek térbeli elrendeződése	94
5.5.1. Az egyedek szétterjedésének vizsgálata a Lloyd-féle foltosság index használatával	94
5.5.1.1. A sárganyakú erdei egér szétterjedésének vizsgálata	94
5.5.1.2. A vöröshátú erdei pocok szétterjedésének vizsgálata	97
5.5.1.3. A csalitjáró pocok szétterjedésének vizsgálata	99
5.5.2. Az egyes a fajok egymásra gyakorolt hatása az egyedek térbeli elrendeződésében	101
5.5.2.1. <i>Apodemus flavicollis</i> vs. <i>Microtus agrestis</i>	102
5.5.2.2. <i>Apodemus flavicollis</i> vs. <i>Clethrionomys glareolus</i>	103
5.5.2.3. <i>Apodemus flavicollis</i> vs. <i>Sorex araneus</i>	104
5.5.2.4. <i>Apodemus flavicollis</i> vs. <i>Sorex minutus</i>	104
5.5.2.5. <i>Sorex araneus</i> vs. <i>Sorex minutus</i>	105
5.5.2.6. <i>Microtus agrestis</i> vs. <i>Clethrionomys glareolus</i>	106
5.5.3. A fajok területhasználatának összehasonlítása hierarchikus osztályozással	108
5.5.3.1. A 2001-es év jellemzése	108
5.5.3.2. A 2002-es év jellemzése	109

---

5.5.3.3. A 2003-as év jellemzése	110
5.5.3.4. A három vizsgálati év együttes értékelése	110
5.6. Élő kóroki tényezők hatása a populációk dinamikájára	113
5.6.1. A vizsgált egyedekben megfigyelt kórbonctani és kórszövettani elváltozások	113
5.6.2. A megvizsgált kismérsékű mikrobiológiai lelete	117
5.6.3. A kórbonctani leletekből levonható következtetések	119
6. Összefoglalás, diszkusszió	122
7. Tudományos eredmények	129
8. Köszönetnyilvánítás	131
9. Felhasznált irodalom	132
10. Függelék	148

*Dolgozatomat nagypapám, Dr. Heger Flóris emlékének ajánlom, kinek élete örök példa lesz számomra...*

## 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 szabdalódnak, az erdő-fragmentumok között újabb és újabb élőhelyszigetek jönnek létre, amely mozaikosság meghatározza az itt élő közösségek összetételét.

A Soproni-hegység kiterjedt fenyveseinek köszönhetően időről időre nagymértékű szűkárósításokat szenvedett el, mely 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), mely időszak alatt átmenetileg jellegzetes nyílt élőhely-foltok jellemzik a területeket. Ezek a nyílt vágásterületek olyan közösségeknek teremthetnek időszakos életteret, melyek az eredeti állományokban nem találhatják 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.

Az általam 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. Dolgozatommal képet kívánok alkotni az ilyen jellegű időszakos élőhelyek kisemlős-közösségeiről, azok faunisztikai jellemzőiről, rávilágítva ezen foltok ökológiai funkciójára, esetlegesen „zöld-folyosóként” értelmezhető szerepére.

Meg kívánom vizsgálni 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, mely 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. Irodalmi áttekintés

### 2.1. A téma nemzetközi irodalmának áttekintése

Kisemlős populációk és közösségek szünfenobiológiai vizsgálatai az 1960-as évektől az INTERNATIONAL BIOLOGICAL PROGRAMME (IBP) keretén belül szélesedtek ki, európai viszonylatban főként lengyel és a skandináv kutatási programok révén (PETRUSEWICZ 1983, GOLLEY *et al.* 1975).

Nagy produktivitásuknak köszönhetően a kisemlős populációk tanulmányozása jelentős szerepet kapott a különböző agrocönózisok, természetközeli, valamint természetes nyílt és erdei habitatok trofikus struktúráinak vizsgálatában. A közösségi ökológia megjelenésével a kisemlősök szünbiológiai kutatása mind az agrocönózisok, mind az egyéb természetközeli nyílt élőhelyek kisemlős-közösségeinek szerkezeti és dinamikai leírására is kiterjedt. A kisemlősök vonatkozásában közösségi szinten végzett ökológiai kutatások összefoglalását jelentette az 1984-ben Ausztráliában, az Amerikai és az Ausztrál Emlőstani Társaság által megtartott közös szimpózium (FOX és POWELL 1985). Minden kontinensen három biomban különböző habitatokon (sivatagban, mérsékelt övi erdőkben, trópusi esőerdőben stb.) vizsgálták az emlős közösségek átmeneti változásait, ezen keresztül a közösségek struktúráját. A kutatások legfőbb célja az volt, hogy a megszerzett adatok referenciaként szolgáljanak a globális felmelegedés hatására bekövetkező esetleges változások kimutatásához (FOX és MORRIS 1990).

Különböző kisemlős populációk elterjedését művelt és az azt körülvevő műveletlen, természetes területeken PELIKÁN és NESVADBOVÁ (1979) vizsgálta. Rágcsáló közösségek elemzését publikálta ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA *et al.* (1981), akik több művelt területen élvefogó csapdázással vizsgálták a közösségek populációinak éves ciklusát, a populációk egymáshoz való viszonyát.

HANSSON (1998) kiemeli, hogy az ökológiailag kiemelten optimális - általában már védelem alatt álló – területek vizsgálatára a gerincesek, különösen a kisemlősök igen alkalmasak, mivel szünbiológiai szempontból a kisemlős populációk részletesen kutatottak és ismertek. Sokkal több adat áll rendelkezésre az életmenet-stratégiájukról ("life-history" paraméterek), szétterjedési, habitatválasztási, populációdinamikai és viselkedésökológiai sajátyságaikról. A legtöbb kisemlős faj a habitatszelekció szempontjából generalistának tekinthető. Ez különösen igaz az európai mérsékelt övi erdők legtöbb közönséges kisemlős

fajára (HANNON 1998). Tipikus generalista fajnak tekinthető a *Clethrionomys glareolus*, (PETRUSEWICZ 1983), az *Apodemus sylvaticus* az *Apodemus flavicollis* (MONTGOMERY 1980, GURNELL 1985), valamint az *Apodemus agrarius*, amelyik különösen kedveli a sűrű vegetációjú nyílt területeket, azonban expanzív fajként, nagy denzitással jelenik meg erdőkben, erdősávokban (GLIWICZ 1981, SZACKI és LIRO 1991).

### 2.1.1. Az élőhelyek feldarabolódásának közösségekre gyakorolt hatása

Az erdős területek csökkenése és feldarabolódása nagyfokú aggodalomra ad okot, ha figyelembe vesszük az állatok valamint növények konzerválódási folyamatát, a mérsékeltövi és a forró égövi régiókban egyaránt (SAUNDERS *et al.* 1991). A fragmentált erdőségek állatközösségeinek összetétele és szerkezete, az élőhelyek fragmentációjával összefüggésben álló biotikus és abiotikus folyamatnak köszönhetően változik. Ilyen folyamatok pl. a zsákmányállatok és táplálékszerzési lehetőségek változása, mikroklimatikus hatások, a genetikai módosulások csökkenése, stb. (OPDAM, 1991, SAUNDERS *et al.* 1991).

A sárganyakú erdeieger és a vöröshátú erdeipocok térbeli mintázatát vizsgálta fragmentált erdei élőhelyeken RAJTSKA-JURGIEL (1992). A vizsgált populációk az összefüggő erdőtől elszigetelt kis erdőfoltokban fordultak elő. A fajok térbeli mintázata, denzitása, és populációdinamikai sajátosságai eltérőek voltak, mint az összefüggő erdőben élő közösségeké. A rágcsálók az egész területet, mint mozaikos élőhelyet használták, átjárva az egyes erdőfoltok között. A vöröshátú erdeipocok egyedeinél a szaporodási időszakban megfigyelhető nagyobb fokú mobilitás magasabb mortalitást okozott, különösen a hímek esetében, a faj ivararánya tehát nőstény többséget mutatott. A sárganyakú erdei eger esetében a nőstények túlsúlya tavasszal volt megfigyelhető, ugyanakkor az őszi időszakra a hímek számbeli fölénye volt jellemző. A korosztályok arányának évszakos változása is különbséget mutatott nemek szerinti bontásban. A hímek száma dominált az első tavaszi alom esetében mindkét fajnál. Szintén a hímek fölénye jellemezte a bevándorlások számát a sárganyakú erdeieger esetében, ugyanakkor a vöröshátú erdeipocok esetében ez a nőstények túlsúlyával volt jellemezhető. A demográfiai folyamatokat a két faj esetében az élőhelyek feldarabolódása és az eltérő életmenet stratégiák befolyásolták.

Az élőhely-fragmentumok közti átjárhatóság nem csupán a foltok térbeli elrendeződésétől függ az adott vidéken, hanem attól is, hogy az élőlények milyen kölcsönhatásban vannak a táj struktúrájával (MERRIAM 1984, GARDNER *et al.* 1989, NOSS

1991). Fragmentált területeken, ahol a magas minőségű élőhely szigetek időnként silányabb élőhely övezetekkel tarkítottak, azon fajok egyedei, melyek nagyobb távolságokban is szétszóródnak, egy adott élőhely jellegét átjárhatóbbnak fogják találni, mint azok melyek rövidebb távokat tesznek meg. Éppen ezért a táj struktúrája úgy viselkedik, mint egy mértékfüggő „szűrő”, különbözőképpen viselkedve a különböző mértékű mobilitással rendelkező fajok mozgása során (SHANNON és WEAVER 1949). Viszonylag folyamatos táj-mozaikok esetében, ahol az élőhely minősége egyenletesen változik, feltehetőleg a táj mintázatának szűrő hatása is egyenletes lesz, amely néhány faj mozgásának arányát csökkenteni, míg másokét növelni fogja (JONHSON *et al.* 1992 a,b). Erőteljesen fragmentált területeken ugyanakkor elképzelhető, hogy a szűrő-hatás sokkal markánsabb lesz, így azon fajok egyedei, amelyek az élőhely eloszlás mértékét egy kritikus szint alattinak érzékelik, ténylegesen elkülönülnek egy különálló élőhely-folton. Ebből kifolyóan a különösen fragmentált tájakon, a táj folytonosságának hirtelen változásaival jellemezhető kritikus mérték meghatározása rendkívül fontos szempont az élőhelyeknek a fajok szétterjedésére gyakorolt hatásának vizsgálatában.

A táj folytonossága nem csupán az eloszlás mértékétől függ, az élőhely alakja vagy térbeli elrendeződése szintén nagyon fontos meghatározója az átjárhatóságnak (FORMAN és BAUDRY 1984, GARDNER *et al.* 1992, HENEIN és MERRIAM 1990, TAYLOR *et al.* 1993). Az élőhely-minőség heterogenitása, a foltok mérete és alakja közötti eltérés, valamint a foltok izolációs változásai a táj folytonosságának térbeli váltakozását eredményezik (GUSTAFSON és GARDNER 1996).

Az ún. „stepping stone-ok”, vagy „ökológiai lépkedő-kövek” jelentősége tehát meghatározó, ugyanis ezek nélkül a táj átjárhatósága, folytonossága jelentősen csorbulna, amely negatívan érintené a fajok szétterjedési folyamatait (KEITT *et al.* 1997).

Általánosan elfogadott tény, hogy egy metapopuláció túlélésére hatással van a habitat feldarabolódása (MERRIAM 1984, GILPIN 1987, OPDAN 1988, SAUNDERS *et al.* 1991). A helyi populációk kihálásának esélye számuk csökkenésével nő, mindemellett az élőhely-fragmentumok izolációja csökkenti az újrakolonizálódás lehetőségét. Elméleti modellek szerint (FAHRING és MERRIAM 1985, HEINEN és MERRIAM 1990) a helyi populációk közti átjárhatóság csökkenti azok kihálási esélyeit, és növeli az egész rendszer stabilitását metapopulációs szinten. Az ember által kezelt területeken az erdei fajok számára kisebb területű, különálló élőhely-fragmentumok állnak rendelkezésre, ellentétben a korábbi kiterjedt

erdőterületekkel. Az erdőfoltokban élő erdei rágeszáló populációk tipikus példái az élőhelyek feldarabolódása által történő helyi populációk izolálódásának.

Néhány ezek közül a folyamatok közül gyakran függ az erdő-fragmentumok határaitól való távolságtól (MURCIA, 1995), éppen ezért sokszor mint „szegélyhatást” említik (SAUNDERS et al. 1991, MALCOLM 1994, LAURANCE és YENSEN 1991, MURICA 1995). Ez a kifejezés hangsúlyozza, hogy néhány folyamat – amelyek tönkreteszik az erdei élőhelyek minőségét – végül is annak köszönhetőek, hogy az erdő belterülete ki van téve a külső „élőhely-mátrix” időjárási és biológiai viszonyainak, melyekben az erdőtag elhelyezkedik (JANZEN, 1986). Ahogy a szegély relatív mennyisége fordítottan aránylik a fragmentum méretéhez (ha a fragmentum mérete konstans), úgy hajlamos az ilyen szegélyhatás felerősödni az erdő fragmentálódásának erősödésével.

Úgy tűnik, hogy a különböző állatközösségek szegélyhatásokra adott válaszaik faj-specifikusak, azaz nagymértékben függenek az adott faj biológiai jellemvonásaitól (MURCIA, 1995). Azok a fajok, melyek élőhelyválasztásuk szempontjából generalistának tekinthetők (mind az erdős területeket, mind az azt szegélyező habitátokat kiaknázzák), és amelyek képesek az egyes erdő-foltok között mozogni azáltal, hogy keresztezik a köztes területeket (STAMPS et al. 1987), a szegélyhatás előnyét élvezik abban az értelemben, hogy a jólétük fokozódik az erdők fragmentálódásával párhuzamosan. Ezek a szegélyzónákat kedvelő (*ecotonic*) fajok az erdők határvonalai mentén találják meg a legideálisabb feltételeket (MURCIA, 1995). A másik oldala a dolognak, hogy a jellegzetesen „erdei” fajok nem képesek kiaknázni a külső, szegélyező élőhelyeket, és gyakran nem is akarnak áthaladni a köztes területeken azért, hogy egy közeli erdő-foltba jussanak (STAMPS et al. 1987). Utóbbi fajokat tehát hátrányosan érinti az erdők fragmentálódása, az erdőtag méretének és szegélytől való távolságának csökkenésével az ő jólétük is csökken (MILLS 1995, MURCIA 1995).

A szegélyhatásnak, illetve az erdők szétDarabolódásának a fajok térbeli mintázatára gyakorolt hatásáról szóló tanulmányok többsége elhanyagolja szegélyzónákat kedvelő fajok vizsgálatát (MURCIA, 1995, HESKE, 1995, SEKGOROANE és DILWORTH 1995). Ez a szemlélet nem veszi számításba szegélyterületeket kedvelő fajok, erdei fajok jólétére (TELLERÍA és SANTOS 1992, SANTOS és TELLERÍA 1991, 1994), és az erdőfoltok közösségének hosszú távú dinamikájára gyakorolt potenciális hatását (CLAKSON és MILLS 1994, SANTOS és TELLERÍA 1994, 1995). Az *Apodemus sylvaticus* egy tipikus átmeneti fajnak tekinthető (TEW et al. 1992), mely megfigyelések szerint jelentős hatással bír nemcsak a vele egy területen élő kisemlősök, de számos erdei madár faj téli populációjára is a táplálékért folytatott küzdelem

révén (SMITH és BALDA 1979, SANTOS és TELLERÍA 1994), valamint befolyással van az erdők természetes megújulási potenciáljára a magvak begyűjtése, és elfogyasztása által (SANTOS és TELLERÍA 1991, 1994).

### 2.1.2. Az *Apodemus flavicollis* és az *Apodemus sylvaticus* élőhelyválasztása

Míg a fent tárgyalt *A. sylvaticus* mind erdős, mind a füves területeken egyaránt megfigyelhető, addig az *A. flavicollis* szinte kizárólagosan erdős élőhelyeken fordul elő. Ennél fogva jelentős átfedés van a két *Apodemus* faj elterjedése között, melynek mértéke térben és időben eltérő lehet (HOFFMEYER 1973).

Megállapítható, hogy az *A. flavicollis* kevésbé agresszív módon viselkedik fajtársaival szemben, mint az *A. sylvaticus*, az agresszivitásbeli különbség azonban minden bizonnyal összefüggésben áll a populációk méretével. Az *A. flavicollis* egyedei között meglehetősen nagyszámú nem-agresszív magatartást figyeltek meg, ugyanakkor ZIMMERMANN (1956) kutatásai, valamint ANDREZEJEWSKI és OLSZEWSKI (1963) által közölt adatok alapján BROWN (1966) és BOVET (1972) egyetértenek abban, hogy az *A. sylvaticus* egyedei meglehetősen agresszívek. Az agresszivitás tekintetében ezen felül megfigyelhetőek szezonális változások is (SADLEIR 1965, és BROWN 1966).

A fentiek alapján a két faj ökológiai elkülönülését más szerzők is megfigyelték (MOHR 1931, HAMAR *et al.* 1966, CURRY-LINDHAL 1959). Vizsgálták a faj egyedeit bekerített mintaterületen, ahol mindkét faj viszonylag nagyobb egyedszámban fordult elő a füves élőhelyeken, ennél fogva egyfajta elmozdulás volt megfigyelhető a „faj-egyensúly” tekintetében, az erdős területekről a füves területek irányába. Mindezek alapján úgy tűnik, az erdei élőhely határozott előnyben részesítése ilyen bekerített területeken folytatott kísérletek esetében nehezen volt elérhető, még az erdei formák (GRANT 1970), illetve erdei „imprintált” formák (WECKER 1963) esetében is. Másrészt, a füves területek preferálása könnyen kimutatható a *Microtus* genusban (GRANT 1970) és a füves területeket kedvelő *Peromyscus maniculatus bairdi* esetében. A kutatások tehát rámutattak, hogy hasonló kísérleti körülmények között az „erdei” (un. „woodland”) típusok úgy tűnik szinte teljesen egyenletes mértékben hajlamosak eloszlan a füves és az erdős részeken, míg a nyílt élőhelyeket kedvelő (un. „grassland”) típusok többnyire csak a füves területeken fordulnak elő.

Ez a jelenség magában foglalja a füves területeken történő megjelenés általános növekedését, ezen kívül a legtöbb rágcsáló faj megfelelőbb bújóhelyeket talál a magasfűvű

területeken. Továbbá új környezet esetében a félnépségbeli különbségek a két *Apodemus* faj közt részben megmagyarázzák, hogy az *A. flavicolis* miért fordult elő viszonylag többet a füves terület búvóhely vegetációján kívül, mint az *A. sylvaticus*.

A fentiek mellett azonban több szerző is megállapítja, hogy az *A. sylvaticus* ritkán fordul elő olyan területeken, ahol az *A. flavicollis* nagyobb létszámú állománya él.

### 2.1.3. Kisemlős közösségek létszámdinamikai vizsgálatai Európában

A kisemlősök számbeli fluktuációja régóta ismert, mindazonáltal az elmúlt két évtized munkássága bebizonyította, hogy ezek a fluktuációs mintázatok mind térben mind időben eltérő képet mutatnak (HENTTONEN *et al.* 1985). Bizonyos földrajzilag körülhatárolt populációk meglepően nagy számbeli stabilitást mutatnak, míg más populációk körében - melyek az évek során erőteljes fluktuáción mentek keresztül - mérsékelt ingadozás figyelhető meg. Ez a változékonyság számos kisemlős faj esetében tapasztalható, de a jelenség kapcsán minden bizonnyal a vöröshátú erdeipocok (*Clethrionomys glareolus*) az egyik legkutatottabb faj. Ez, a vizsgálatok sorának alávetett faj akár mérőbázisként is szolgálhat, ha egymással kapcsolatban álló rágcsálópopulációk sűrűség-változásait szeretnénk összehasonlítani – mint tette azt HENTTONEN *et al.* (1985) egyéb *Clethrionomys* fajok vagy HANSSON és HENTTONEN (1985a) a csalitjáró pocok (*Microtus agrestis*) esetében.

A vöröshátú erdeipocok szinte egész Európában előfordul (kivéve néhány déli területet), valamint elterjedt Ázsia bizonyos területein és valószínűleg a legnagyobb számban előforduló európai kisemlősnek tekinthető. Egy rendkívül vonzó állat, melynek számos híve van, feltehetően sokkal több adat található róla, mint bármelyik más rágcsálóról, ám ezek az adatok elsősorban a földrajzi elterjedésére és demográfiára vonatkozóan rendelkeznek meglehetősen sok részlettel (BUJALSKA 2000). A populációdinamika regionális változásait éppen ezért először e sokat tanulmányozott faj szempontjából volt érdemes megvizsgálni.

Mind térbeli, mind időbeli mintázatának tekintetében tehát számbeli ingadozás mutatkozik, amely a különféle populációs összetevők – mint például az ivarérett nőstények – esetében is hasonlóan alakul. Míg bizonyos „stabil” populációk nagy mértékű sűrűséget érhetnek el (több mint 100 egyed és 15 ivarérett nőstény hektáronként, nyaranta, több éven keresztül) (BUJALSKA 1997), addig erőteljesen fluktuáló populációk esetén ez az arány mindössze 1 egyed, és kevesebb, mint 1 nemzőképes nőstény 10 hektáronként, 1-2 éven keresztül, a többéves fluktuációs minták során (HANSSON és HENTTONEN 1985a). A

variabilitás számos összetevőre bontható. Először is jellegzetes szezonális váltakozások figyelhetők meg a legtöbb populáció esetében, melynek értelmében tavasszal alacsony sűrűség, kora ősszel pedig nagy számbeli jelenlét figyelhető meg a szaporodási időszak befejeződésével. Másodsorban földrajzi változások is felfedezhetők a fluktuációs mintázatokban, bizonyos területeken vagy élőhelyeken különösen változékonny populációk dominánsak. Harmadszor pedig ciklikus, illetve hanyatlással jellemezhető területeken a csúcspopulációk többé-kevésbé sűrűk, vagy a növekedés a létszám-maximum értékekben fokozatosan jelentkezhet az évtizedek során. Továbbá e populációk szaporodási és demográfiai jellemzői szintén változnak, mind térben, mind időben. Ennek értelmében egy elméletben stabil demográfiai összetétel gyakorlatilag szinte soha nem valósul meg egyetlen populáció által sem.

A stabilitás tehát relatív fogalom, ha különböző vöröshátú erdeipocok populációk összehasonlítását kíséreljük meg. A legstabilabb populációk Közép és Nyugat-Európában találhatóak, melyek hasonló tavaszi és különösen őszi sűrűséggel jellemezhetők az évek hosszú során (HANSSON és HENTTONEN 1985a). Sokat tanulmányozott stabil populációk találhatóak Lengyelország (MAZURKIEWICZ 1991, BUJALSKA 1996), Nagy-Britannia (SOUTHERN és LOWE 1982, ALIBHAI és GIPPS 1985) valamint az Alpok (YOCCOZ és MESNAGER 1998) makktermést adó fákkal jellemezhető elegyes erdeiben. Mindazonáltal még ebben a közép-európai régióban is különböző dinamikai változások figyelhetők meg az eltérő élőhely típusok körében, különösen a tölgy- és bükkerdők vonatkozásában (ZEJDA 1961, JENSEN 1982, PUCEK *et. al.* 1993).

Az észak skandináviai (HANSSON és HENTTONEN 1985a), valamint bizonyos mértékig a kelet-európai, (pl. észak oroszországi) területeken (BASHENINA 1981, ZHIGALSKI 1994) a kora őszi nagy magtermést követően a pockok többé-kevésbé folyamatosan szaporodnak egészen a következő év nyarának végéig, így a populáció létszámsűrűsége hatalmas mértéket ölt a következő ősszel, amit aztán egy erős hanyatlás követ a rákövetkező tél során. A kiemelkedően magas létszám-értékkel jellemezhető évek közti intervallum általában hat-kilenc év, reagálva a makk-terméshozam hasonló periódusaira, ami pedig részben az előző nyári hőmérséklettől függ. A populációdinamika harmadik típusa a ciklikus fluktuáció, meglehetősen állandó, három-négyévente kialakuló csúcserkékek közti intervallumokkal jellemezhető.

A pocok populációk ciklikussága Skandináviában meglehetősen rendszeres és szabályos, 3-5 éves ciklus periódusokkal, valamint nagyfokú ciklus-amplitúdóval

jellemezhető. Az átlagos periódus és amplitúdó hosszúsága északtól déli irányba egyre csökken (HANSSON és HENTTONEN 1985, 1988, HENTTONEN *et al.* 1985, HANSKI *et al.* 1991). A ciklusok szabálytalansága is hasonló módon növekszik, ahogy egyre lejjebb haladunk a szélességi fokokon (HANSSON és HENTTONEN 1988, HANSKI *et al.* 1991). Az oszcilláció rendszeressége dél felé haladva fokozatosan szűnik meg, olyannyira, hogy a fluktuáció már Svédország déli részén nagyrészt szezonális (HANSSON és HENTTONEN 1985, 1988). HANSSON és HENTTONEN (1985) felfedezte, hogy a ciklikusság nagymértékben összefügg a földrajzi szélességgel, a hótakaró maximális vastagságával, valamint a hótakaró időperiódusának hosszával. Kivételt képez azonban ez alól például néhány ciklikus *Arvicolinae* faj populációja Közép-Európa alacsonyabb szélességi fokain, a viszonylag egyforma mezőgazdasági és füves területeken, ahol a biodiverzitás rendszerint kisebb, mint más hasonló szélességi fokon elterülő övezetben (RYSZKOWSKI *et al.* 1973, MACKIN-ROGALSKA és NABAGLO 1990).

Észak-Európában a szimpatrikus, rokon pocokfajok gyakran egyidejű fluktuációt mutatnak különböző éttrendjük ellenére, amely interspecifikus szinkronitás viszont északról dél felé haladva csökken (HENTTONEN *et al.* 1987, HANSSON és HENTTONEN 1988). Fajd fajok és rovarrevő cickányok szintén mutatnak egyidejű fluktuációt - legalábbis bizonyos mértékig - Skandinávia megannyi különböző területén élő rágcsálókkal (LINDÉN 1981, 1988, KAIKUSALO 1982, ANGELSTAM *et al.* 1984, 1985, SONERUD 1988). A pockokkal táplálkozó ragadozó madarak száma párhuzamosan változik a pockokéval (GALUSHIN 1974), és utód nemzésük sikere nagyban függ a kisemlősök jelenlététől (NEWTON 1979, MIKKOLA 1983, KORPIMAKI 1984, HÖRNFELDT *et al.* 1986).

Szembetűnő sajátossága az északi pocok populációk dinamikájának, hogy a populáció sűrűségcsökkenése általában tovább folytatódik a legkedvezőbb évszakban is. Efféle „nyári hanyatlások” a folyamatos utód nemzés idején kedvező körülmények ellenére is előfordulhatnak (HANSSON és HENTTONEN 1985), sőt számos pocokpopuláció a téli időszakban is szaporodik, ha a sűrűség alacsony, de a környezeti feltételek máskülönben megfelelnek. A téli időszakban történő nemzés különösen fontos szerepet játszik a norvégiai lemingek (*Lemmus lemmus*) tömeges előfordulásában (LARSSON 1975, HANSSON 1987, KAIKUSALO és TAST 1984, KREBS 1993).

A ciklikus kisemlős csoportosulások között É-Európában a legelterjedtebb és legnagyobb számban előforduló fajok a vöröshátú erdeipocok és a csalitjáró pocok (SIVONEN és SULKAVA 1994). A csalitjáró pocok gyakori jelenség a nyílt területeken, mezőkön, illetve magas lágyszárú borítással jellemezhető erdei vágásterületeken. A csalitjáró pockok nagyrészt



levelekkel, hajtásokkal táplálkoznak, míg az erdőlakó pocok főként magevők (HANSSON 1983). A csalitjáró pocok alacsony létszáma esetén, a vörös hátú erdeipocok általában kimerészkedik a nyitott területekre (HANSSON 1987), máskülönben kirekesztődnek a csalitjáró pocok által. Ez annak a törvényszerűségnek tudható be, miszerint a nagyobb fajok dominálnak a kisebbek felett a pocok esetében (HENTTONEN *et al.* 1987, HANSSON 1987). Skandinávia északi vidékein más fajok is jelen vannak a kisemlős közösségekben, sőt számos élőhelyen időnként a vöröshátú erdeipocok valamint a csalitjáró pocok helyébe lépnek, mint domináns faj. Az északi területeken élő fajok közül itt említhetjük a *Clethrionomys rufocanus*, *Microtus oeconomus*, *Clethrionomys rutilus* fajokat. Európa legészakibb részein és a hegyi tundra területeken számuk tekintetében a legdominánsabb fajnak talán a norvégiai leming számít (SIIVONEN és SULKAVA 1994). Az *Arvicola terrestris*, a *Microtus rossiaemerdionalis* és a *Myopus schisticolor* csupán helyenként, és ott is csak átmenetileg vannak jelen akkora létszámban, hogy jelentőségük számottevő legyen a rágcsáló közösségekben. Észak Európán belül a rágcsáló fajok száma észak felé haladva egyre nő, részben annak köszönhetően, hogy Lappföldön keverednek az északi és déli fajok, másrésztől valószínűleg északon a populáció-oszcilláció nagyobb amplitúdója megkönnyíti az egymással egyébként versenyző fajok együttélését (HENTTONEN és HANSSON 1984, HANSKI és HENTTONEN 1996).

A közép-európai területek domináns rágcsáló fajai minden bizonnyal az *Apodemus flavicollis*, illetve a *Clethrionomys glareolus* az erdei, illetve fragmentálódott élőhelyeken, míg a mezőgazdasági kultúrákban és kiterjedt nyílt területeken a *Microtus arvalis* fölénye állapítható meg. Ugyanakkor a természetközeli nedves rétek jellegzetes fajainak a térségben a *Microtus agrestis* és a *Neomys anomalus* tekinthető. (BRYJA és REHÁK 1998).

## 2.2. A kisemlős közösségeket vizsgáló hazai munkák áttekintése

Magyarországon a kisemlős közösségek indirekt vizsgálta az 1950-es években teljessé vált ki, elsősorban gyöngybagoly-, illetve erdei fülesbagoly köpetek vizsgálata révén. Ezek a köpet-vizsgálatok napjainkban is folynak, manapság elsősorban a NEMZETI BIODIVERZITÁS-MONITOROZÓ RENDSZER keretein belül. Történeti sorrendben a teljesség igénye nélkül elsősorban SCHMIDT (1962, 1964, 1968, 1974, 1985), KÁRPÁTI (1982), ANDRÉSI-SÓDOR (1987), JÁNOSKA (1993), illetve HORVÁTH (1994, 1996) vizsgálatait említem.

A közösségek csapdázásos vizsgálata Magyarországon az 1960-as években kezdődött, mezővédő erdősávokban KÖLÜS (1965, 1969) végzett populációdinamikai kutatásokat. A 80-as években már több kutatási program indult, melyek egyik része a kisemlős populációk méretének becslésével foglalkozott (DEMETER 1979, 1981), másik része a kisemlős közösségek és a vegetáció összetétele közötti kapcsolatokat vizsgálta (CSIZMAZIA 1980, PALOTÁS 1983, 1984, 1986).

A globális környezeti változásnak a közösségek összetételére és dinamikájára kifejtett hatását természetesen hosszabbtávú kutatások tudják kimutatni. Az élőhelyek fragmentációjából keletkező hátrányok, a fragmentumok, tehát a szigetszerűség kialakulása azonban már napjainkban fontos tényezőként jelentkezik az életközösségek fennmaradása szempontjából. A mezőgazdaság hasznosítja európai szinten a legkiterjedtebb területeket, mintegy 60%-ot (MARGÓCZI 1997), ami igen jelentős mértékű, ezért a fragmentumnak tekinthető természetközeli habitatok – így az általam vizsgált nyílt élőhelyfoltok is - fontosak lehetnek egy-egy populáció, illetve közösség fennmaradása szempontjából, különösen akkor, ha az adott területen a faj forrás-populációja alakul ki.

A LAJTA-Projekt keretében NÉMETH (1993, 1995, 1997, 2000, 2003) különböző vegetációszerkezetű erdősávok kisemlős faunáját hasonlította össze, különös tekintettel az erdősávok „zöld-folyosó” szerepére. Kiemelten a *Microtus arvalis* populációinak vizsgálatával, a gradációkkal, az ellene való védekezés lehetőségeivel PALOTÁS (1968, 1970, 1978) foglalkozott. Később ezek a kutatások hazánkban is a közösségek leírását tűzték ki célul (PALOTÁS 1981, 1983, 1984, 1986, PALOTÁS és DEMETER 1983). A Tisza hullámterén különböző vegetáció-borítottságú élőhelyek kisemlőseinek cönológiai vizsgálatait végezte MIKES és HABIJAN-MIKES (1985).

A "SÍKFÓKUTI-Projekt" keretében a populációdinamikai és táplálkozásökológia kutatások (NÉMECZKI 1984) mellett az egyedek mozgását, aktivitási centrumát és az un. home-range méreteket vizsgálták (LEHOCZKY és PATLÓK 1978, NÉMECZKI 1984).

A PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM ÖKOLÓGIA ÉS ÁLLATFÖLDRAJZI TANSZÉKÉNEK kutatási programján belül már az 1990-es évek elején elindult egy Vajszló mellett fekvő erdei mintaterület hosszútávú monitoring vizsgálata (HORVÁTH *et al.* 1996), emellett Baranya megye kisemlős faunájának leírását végezték (HORVÁTH és MAJER 1995). Az erdei élőhely vizsgálata mellett megművelt agrárterületen élő kisemlős közösségek felmérését kezdték meg (HORVÁTH *et al.* 1998), amelynek elsődleges célja a terület mellett fészkelő gyöngybagoly pár

táplálékkínálatának felmérése volt. A csapdázási adatokat a bagolyköpetekből származó abundancia adatokkal hasonlították össze (HORVÁTH és JENEY 1998).

A vizsgálatokba egy három és egy öt éves parlagterület csapdázásos vizsgálatait is bevonva az *Apodemus agrarius* összehasonlító vizsgálatát végezték el, különös tekintettel a faj tér-idő mintázatára, illetve élőhely-preferenciájára (HORVÁTH és KALMÁR 1999).

Egy somogyi és egy baranya-megyei gyertyános-tölgyes élőhely kisemlős közösségeinek összehasonlítását végzi HORVÁTH és LANSZKI (2000). Vizsgálataik eredményeként a vöröshátú erdeipocok hasonló jelenlétét tapasztalták mindkét mintaterületen, míg az *Apodemus* fajok közül előbbi területen az *A. sylvaticus*, míg utóbbi esetében az *A. flavicollis* dominanciáját tapasztalták.

A Somogy-megyei Lankóci erdőben a fenti szerzőpáros ragadozó emlősök táplálkozási kapcsolatait vizsgálja (LANSZKI és HORVÁTH 2005). A hulladék vizsgálatok kimutatták, hogy a vörösróka, a nyuszt, illetve a hermelin elsődleges táplálékát kisemlősök, főként a vöröshátú erdeipocok, illetve *Microtus* fajok adják.

### 2.2.1. A csalitjáró pocok hazai előfordulásainak áttekintése

Először MÉHELY (1908) említi Magyarországon a faj előfordulását a mai Szlovákia területén. A jelenlegi Magyarország területéről ÉHIK mutatta ki elsőként 1924-ben Ormándpuszta környékén, ahol VASVÁRI (1921) több példányt is gyűjtött. A madártani intézet 1959-ben bagoly köpetekből 15 további helyről bizonyította előfordulását (SCHMIDT, 1974).

A hazai populációt a kelet-ausztriai, burgenlandi populáció és az É-jugoszláv populációk organikus részeként jellemzi SCHMIDT (1974), aki említi BAUER közlését, miszerint a faj az Alpok és az Alpokalja területein mindenütt elterjedt, ahol megfelelő biotópot talál. A hazai populációt ezért az Alpokban élő állomány keleti kiterjeszkedésének tekinti.

MARCHES (1957) Erdélyben találta meg a fajt, később HAMAR (1962) Románia területén még 6 helyen bizonyította. Ezeknek a populációknak azonban a hazai populációkkal nincs kapcsolata. SCHMIDT (1974) állítása szerint a faj teljesen hiányzik a bécsi medencéből. A hazai köpetvizsgálatok alapján a faj elterjedését Vas-, Zala-, Veszprém-, Somogy-, és Baranya megyére korlátozva állapítja meg, hozzáfűzve, hogy hazai elterjedésének északi határa Egyházásrádóc környéke, ahol erdei fülesbagoly köpetből került elő. Ettől északra gyűjtött mintákból nem mutatta ki a faj jelenlétét.

TÓTH (1992) Csornán gyűjtött erdei fülesbagoly köpetekből 7 példányt mutatott ki, mely jól mutatja, hogy a Hanság területén jelen van a faj. Ezt az eredményt saját, a Barbacsi-tó mentén végzett elevenfogó csapdázásos vizsgálataimmal is megerősítettem.

Országos képet ad a faj elterjedéséről HORVÁTH *et. al* (2004) munkája, melyben összesíti az 1999-ig gyűjtött köpetvizsgálatok e fajra vonatkozó hazai eredményeit. A publikált adatokat két időszakra bontva (1974 előtt és után) értékeli. Az 1974 előtti időszakot a fent tárgyalt SCHMIDT (1974) publikáció alapján összegzi a munka. Az ezt követő évek jellemzése a faj hazai elterjedését továbbra is elsősorban a dél-dunántúli területre teszi.

### 2.3. A többváltozós adatfeltárás módszereinek irodalmi áttekintése

A megfelelő statisztikai modell kiválasztása fontos lépés a minta adatainak elemzése során. Ha a kiválasztott modell alulstrukturált (keves paraméterrel rendelkezik), akkor a paraméterek becslése során elfogulttá válhatunk, és a minta változatossága alábecsültté válhat. Ha a kiválasztott modell felülstrukturált, a paraméterek becslése pontatlanná válhat, és megeshet, hogy eredményeink nem lesznek adataink által alátámasztva. A valós szituációkban nem ismerjük az adataink alapjául szolgáló eloszlást, mely valószínűleg a „generatív modell”-nek tulajdonítható. Még ha paramétereit be is tudjuk azonosítani, megeshet, hogy végtelen számú paramétert kapunk. Ezért, ha adott egy véges számú paraméterrel rendelkező adatsor, úgy a modell kiválasztás célja nem a generatív modell megtalálása lesz, sokkal inkább egy olyan „takarékos modell” kiválasztása, mely egyensúlyt teremt a modell alul-, és felülstrukturáltsága között, mindazonáltal kielégítően alátámasztott adataink által. A „takarékosági elv” értelmében elvárható, hogy az adatok fejlődésének előrehaladtával (egyre több adat begyűjtésével), a modell strukturáltságának növekedését adataink is alátámasszák, így egyre komplexebb modellek választhatók, melyek még jobban megközelítik az adataink alapján számított eloszlást, melyet a minta elemzéséhez, illetve következtetéseinkhez használunk (BURNHAM és ANDERSON 1992, BURNHAM *et. al.* 1995).

A vadbiológiai és ökológiai kutatások során a zárt populációkra vonatkozó CMR-modellek nagy és fontos csoportját képezik azon modelleknek, melyek a szabad elterjedésű állatpopulációk méretének (N) becslését célozzák (SEBER 1982, 1986, 1992). Hasonlóan a zárt modellek esetében, a becslések megközelítése sokféle lehet, és magába foglalja a hasonló logaritmusos (BISHOP *et. al.* 1975; CORMACK 1989, 1994; EVANS *et. al.* 1994) és lineáris

megközelítéseket éppúgy, mint a kevésbé hasonló minta-terjedelmen alapuló megközelítéseket (LEE és CHAO 1994) és a Lloyd-féle becslési eljárásokat (LLOYD and YIP 1991). A logaritmikus és logisztikus modellek esetében a modell választás folyamata jól kidolgozott, és noha nem készültek szigorú kiértékelések a zárt populációk fogás-visszafogás összefüggéseire, mégis használatosak ezen adatok elemzésénél (HUGGINS 1991, EVANS *et al.* 1994).

Valószínűleg a legszélesebb körben használt becslési megközelítés a zárt modellek esetében – legalábbis a vadbiológiai és ökológiai gyakorlatban – az OTIS *et al.* (1978), majd később a WHITE *et al.* (1982) féle „multi-nominális” megközelítés. OTIS *et al.* (1978) három változót határozott meg, melyek hatással lehetnek a fogási valószínűségekre. Ezek az idő ( $t$ ), a viselkedés ( $b$ ), illetve a heterogenitás ( $h$ ). Tekintettel a különböző változók forrásaira a fogási valószínűségek esetében, a fenti három változó kombinálásával nyolc modellt alakított ki. Ezeket a modelleket általában a következő módon jelölik:  $M_0$ ,  $M_t$ ,  $M_b$ ,  $M_h$ ,  $M_{tb}$ ,  $M_{th}$ ,  $M_{bh}$  és  $M_{tbh}$ . A legegyszerűbb modell az  $M_0$ , mely a fogási valószínűséget állandónak tekinti a különböző mintavételi alkalmak között. A legáltalánosabb modell az  $M_{tbh}$ , mely lehetőséget nyújt a fogási valószínűség változására az idő, a viselkedés és a heterogenitás függvényében. A fennmaradó modellek közepesen összetettek, az alsó indexben lévő betűk jelzik a változók forrását, melyet a modell számításba vesz (nem tekint állandónak).

A multi-nominális megközelítést a biológusok és ökológusok széles körben alkalmazzák, köszönhetően a CAPTURE programnak (OTIS *et al.*, WHITE *et al.*, REXSTAD és BURNHAM 1991), mely 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's) az  $M_0$ ,  $M_t$ ,  $M_b$  és az  $M_{bh}$  modelleket felhasználva (OTIS *et al.* 1978), egy másik MLE-t az  $M_{tb}$  modellt felhasználva, a Chao-féle becslőt az  $M_{th}$  modell alapján (CHAO *et al.* 1992), a Chao-féle becslőt az  $M_t$  modell alapján (CHAO 1989), az ún. Jackknife-ot a  $M_h$  modell alapján (BURNHAM és OVERTON 1978, 1979), Chao  $M_h$  alapján számított becslőjét (CHAO 1989), és a „generalized removal” becslőt az  $M_0$ ,  $M_b$ ,  $M_h$ ,  $M_{bh}$  modellek számításával (POLLOCK és OTTO 1983). A CAPTURE programban nincs kidolgozott becslő az  $M_{tbh}$  modellre. A program ezen felül rendelkezik egy lineáris diszkriminancia elemzővel, mely a minta adatai alapján kiválasztja a megfelelő modellt. Az adathalmaz alapján tehát összegző statisztikák készülnek, melyek a modell kiválasztás alapjául szolgálnak, majd a diszkriminancia analízis eredménye által kiválasztják a modellt, amelyből adataink származnak. A diszkriminációs funkciók eredetileg a nyolc zárt modell által

szimulált adatok alapján voltak kalibrálva. Erről a műveletről bővebben az OTIS *et al.* 1978-as munkájában olvashatunk, és általánosabb keretek között MCDONALD *et al.* (1981) ad leírást a témáról.

A modell választás folyamata a CAPTURE programban jó kísérlet egy nehéz probléma kezelésére. Mivel a CAPTURE programban a zárt modellek közül mindössze öt rendelkezik valószínűsíthetően beazonosítható paraméterekkel, egy egységes információ-elméleti megközelítés a modell választás esetében az AIC érték használatával – mely a nyílt modellek esetében egészen sikeresen alkalmazott (ANDERSON *et al.* 1994; BURNHAM *et al.* 1994, 1995a, 1995b) – nem lehetséges. Hasonló a helyzet a nem nested<sup>1</sup> modellek értékelésénél, melyek összehasonlítására a valószínűségi arány teszt (LR-teszt) nem alkalmas. Bizonyos modellek számára a CAPTURE többretű becslésekre ad lehetőséget, különböző becslők alkalmazása által. Ilyen lehet például az  $M_h$  modell esetében a jackknife becslő, a „generalized removal” becslő és a Chao-féle becslő. Következésképpen, ha már kiválasztottuk a modellt, gyakran szükségszerű, hogy önkényesen döntsünk arról, melyik becslőt kívánjuk használni.

Habár a CAPTURE programban, az osztályozón-alapuló modell választás folyamata ésszerű megközelítése a zárt modelleknek, bizonyíték mutatkozott arra, hogy az osztályozó gyakran a nem megfelelő, hibás modellt választja ki (a szimulált adatok számára) (MENKES és ANDERSON, 1988), mely abban az esetben nem jelent problémát, ha az adatok jók. Ha azonban a minták mérete kicsi, szegényes becslésekhez vezethet, így szükség mutatkozik az osztályozó korszerűsítésére. Fontos megemlíteni, hogy az osztályozó prediktív változókat használ, melyek teljes mértékben a „goodness-of-fit” tesztekben és speciális modellek közti tesztekben származó  $p$  értékeken alapulnak. Több mint húsz év elteltével az imént említett tesztek kigondolása és kialakítása óta azonban újabb és még hathatósabb tesztek kerültek napvilágra, melyek tulajdonképpen egyetlen korszerű osztályozóban egyesíthetők [LLOYD 1992]. Mindemellett az osztályozó nem használ fel közvetlen adatokat az összegző statisztikából, amely hasznos információkat tartalmazhat az osztályozó számára. Másodsorban, az osztályozót arra fejlesztették ki, hogy előre jelezze a kiválasztott modellt, amelyből az adatok származnak. Ahogy arról már korábban szó esett, ez kissé problematikus, mivel a CAPTURE ugyan többféle becslőt is kalkulál, a becslő kiválasztásához nem nyújt

---

<sup>1</sup> **nested modellek:** azon modellek, melyek egymásba közvetlenül átalakíthatók (nem rendelkeznek 1-nél több független változóval)

segítségét, valamint az  $M_{tbh}$  modell nem rendelkezik becslővel. Továbbá jól ismert tény, hogy a választott modell bizonyos esetekben szegényes alapot szolgáltat a következtetésre, és hogy egy csökkentett paraméterekkel rendelkező modell sok esetben jobban alkalmazható becslésre mint az ún. *generating modell* (SAKAMOTO *et al.* 1986; BURNHAM és ANDERSON 1992). Ennél fogva tehát ésszerűbb az a megközelítés, melynek célja egy olyan osztályozó kifejlesztése, mely előre jelzi a „legjobb becslőt” egy adott adathalmaz számára. Végezetül elmondható, hogy a CAPTURE programban jelenleg is alkalmazásban lévő osztályozót a lineáris diszkriminancia analízis által fejlesztették ki, melynek korlátozó paraméterei vannak, és melyeket valószínűleg nem vettek figyelembe a kialakítás során.

### 2.3.1. A Cormack-Jolly-Seber (CJS) modell

POLLOCK *et al.* (1990) foglalja össze a tudomány álláspontját az általános Jolly-Seber modellel kapcsolatban, mely magába foglalja a populációk méretére ( $N_i$ ) vonatkozó idő-specifikus paramétereket, fogási valószínűséget ( $p_i$ ), illetve az új tagok számát ( $B_{i-1}$ ) az  $i$  időben, ahol  $i=1, \dots, k$  és a túlélési valószínűséget ( $\Phi_i$ ) a  $i$  és az  $i + 1$  közötti intervallumban. ANDERSON *et al.* (1993) néhány általános trendet állapít meg a capture-recapture modellek használatakor a nyílt populációs modellek esetében. Különösen az utóbbi években egyre nagyobb figyelem fordult a Cormack-Jolly-Seber (CJS) modell felé, CORMACK (1964) JOLLY (1965) és SEBER (1965) tanulmányainak köszönhetően. A CJS modell egy olyan modell, mely kizárólag az idő-specifikus túlélést ( $\Phi_i$ ) és a fogási valószínűséget ( $p_i$ ) foglalja magába, és az 1980-as évek vége óta több nagymértékű kiteljesedésen ment keresztül. BURNHAM *et al.* (1987) általánosította a CJS modellt, annak érdekében, hogy lehetővé tegye az összetett adathalmazok elemzését, különösen az eljárás és a kontroll csoport kontrasztja esetében. LEBRETON *et al.* (1992) kiterjesztette a túlélési- és fogási valószínűség modellezését, az általános „variancia-analízis” filozófiájának keretei közt, kiemelt hangsúllyal az összetett adathalmazok elemzésére, valamint a külső változók log-lineáris modellezésére. BURNHAM (1991, 1993) egy jelentős összefoglalást és egységesítést nyújt, és egy általános elméletet kínál a fogás-visszafogás adatainak egyesített elemzésére.

Zárt-formájú paraméter becslők csupán néhány fogás-visszafogási modell esetében léteznek, és a létező modellek is számítógép-igényesek. A teszt statisztikák kiszámítása is tekintélyes mértékű számítás igényel, és kézzel végzett számítások esetében különösen hajlamos a hibára. Ennél fogva a számítógépes szoftver használata elengedhetetlen fontosságú

az adatok feldolgozása során, különösen az összetett adathalmazok esetében. Noha léteznek kifinomult programok, ezek használata nem mindig egyszerű.

### 2.3.2. A modellválasztás kérdésköre

Alapvető kérdés a fogás-visszafogás adatainak elemzése során a megfelelő modell kiválasztása (BURNHAM és ANDERSON 1992). Ez különösen fontos az összetett, összekapcsolódó adatsorok esetében (pl. ahol a hímek és nőstények mindegyike 2-3 korcsoportot alkot). Egy 10-20 éven át tartó tanulmány esetében az idő fontos tényezőt alkot, és módosító hatásáról nem szabad megfeledkezni. Ahogy JOLLY (1965) előrebocsátotta, a túlélési- és fogási paraméterek némelyike meglehet, hogy a megszokott értékeket mutatja az évek hosszú során a különböző nemek szerinti, vagy korcsoportok esetében is, míg más adatok esetében ez változást mutathat a nem-, a kor- vagy év specifikus voltuknak köszönhetően. Az efféle adatok elemzését sok esetben naiv módon statisztikailag úgy közelítik meg, hogy azt a legáltalánosabb modellt igyekeznek megtalálni, amely minden olyan elfogadható eredményt magában foglal, amely az adatokból kinyerhető. Ezt a fajta általános modellt nevezzük „globális modell”-nek (BURNHAM és ANDERSON 1992, LEBRETON *et al.* 1992).

Egy egyedülállóan nagy, sok-együtthatós adathalmaz esetében több földrajzi területet érintően a globális modell akár 1000 paramétert is tartalmazhat. Ez túl sok paraméter ahhoz, hogy könnyen értelmezhető legyen, és ezen paraméterek becslésének többsége nem reprezentál statisztikailag szignifikáns eredményt az adathalmazokban. Ezen és még egyéb oknál fogva a takarékos modell kiválasztása rendkívül fontos az adat elemzés során: véges számú adatsor csupán egy bizonyos mennyiségű paramétert és egy korlátozott szerkezetű modellt képes alátámasztani. Ezen felül nehéz kigondolni egy „igaz-modellt” a fogás-visszafogás esetében, annál is inkább, hogy a minták számának növekedésével még strukturáltabbá válik a modell, még több eredmény kerül beazonosításra. SHIBATA (1989) a valóságtól távol eső modellek visszautasítását javasolja, és olyan modell választásra ösztönöz, ahol a közelítési hiba aránya és a véletlenszerű fluktuációnak köszönhető hibák aránya egyensúlyban áll. BURNHAM és ANDERSON (1992) a téma további megvitatását kezdeményezi, és egy részletes fogás-visszafogás példát említ, melyben a modell 46 paramétert tartalmaz. Fontosnak tartom itt megjegyezni, hogy az előbbieken tárgyalt kérdések a modellekről, „takarékoságról”, modell választásról és így tovább, megszokottak a



legtöbb empirikus kísérleti ökológiai területen, és a fent említett adatsoron-alapuló modell választási módszereknek sokkal szélesebb alkalmazási területük van, mint a fogás-visszafogás.

HUGGINS (1991), BURNHAM és ANDERSON (1992), valamint LEBRETON *et al.* (1992) együttesen az AKAIKE-féle (1973, 1985) Információs Kritériumot (AIC) javasolják a modell választás alapjául a fogás-visszafogás adatok esetében. AKAIKE azt fejtegette, hogy ha adott egy objektív különbözőségi mérték, bármely közelítő modell és a „valós modell” között, azt a közelítő modellt kellene választani, amelyiknek ez a mértéke a legkisebb volt. Ezen felül, ahogy AKAIKE leírja, erős a készletés a KULLBACK-LEIBER-féle diszkrepancia (K-L) használatára két eloszlás között, mint az efféle modell választás alapja. Kifejezve az adathalmaz valós statisztikai mintavételi eloszlását az  $f(x)$ -el („valós”) és a modellét a  $g(x|\theta)$ -el, a Kullback-Leibler-féle diszkrepancia (azaz különbözőség) a következőképpen írható le:

$$I(f, g) = \int f(x) \log \left[ \frac{f(x)}{g(x|\theta)} \right] dx$$

A K-L különbözőség mélyen az információs elmélet alapjaiban gyökerezik (pl. KULLBACK 1959), és semmi esetre sem jelenti a mérték önkényes kiválasztását. KAPUR és KESAVAN (1992) általános áttekintést nyújtanak az információs-elméleti mértékekről, úgy mint az  $I(f,g)$ -ről, anélkül, hogy hivatkoznának a modell választás problémájára a statisztikai adatok elemzés során.

### 3. A vizsgálati terület bemutatása

#### 3.1. A Soproni-hegység élővilágának általános jellemzése

A Soproni-hegység növényföldrajzi szempontból az Alpok flóratartomány (*Alpicum*) kelet-alpesi flóraidékének (*Noricum*) Sopron-Kőszegi flórajárásába (*Celticum*) tartozik. Észak felől a Pannon flóratartomány (*Pannonicum*) alpokaljai flóraidékének (*Praenoricum*) lajtai (*Laitaicum*), déli irányból pedig vasi flórajárása (*Castriferreicum*) közelíti meg (KÁRPÁTI 1956). A Soproni-hegység így három flórajárás, illetve két flóratartomány közvetlen közelében fekszik, ami egyedülálló növényzeti viszonyokat eredményez. A növénytakaró fajösszetétele a keleti Alpokéhoz hasonló, de noricum fajokban szegényebb. A hegység növényfajai főleg az európai elemcsoport tagjai, kiegészülve néhány montán, alpin-kárpáti és atlanti-mediterrán elemmel (CSAPODY 1955).

CSAPODY (1961) vizsgálatai alapján a Soproni-hegységet nyolc természetes erdőtársulással jellemezhetjük, melyek a következők:

- 1.) Középhegységi (gyertyános-) bükkös, nyugat-dunántúli szubmontán bükkös (*Cyclamini purpurascenti-Fagetum*) - Területarány: 25,5%
- 2.) Mészkerülő (acidofil) bükkös (*Galio rotundifolio-Fagetum*) - Területarány: 6,6%
- 3.) Dunántúli gyertyános-kocsánytalan tölgyes (*Cyclamini purpurascenti-Carpinetum*) - Területarány: 31,7%
- 4.) Mészkerülő gyertyános-kocsánytalan tölgyes (*Luzulo-Carpinetum*) - Területarány: 31,7%
- 5.) Mészkerülő (szelídgesztenyés) kocsánytalan tölgyes (*Castaneo-Quercetum*) - Területarány: 3%
- 6.) Nyíres-fenyér - Területarány: 0,2 %
- 7.) Hegyvidéki kőrisliget: (*Carici remotae-Fraxinetum*) - Területarány: 0,1%
- 8.) Hegyvidéki égerliget (*Carici brizoidis-Alnetum*) - Területarány: 1,2%

A Soproni-hegység területén számos nyílt terület található, melyek főként az erdőirtás következtében alakultak ki, és sok közülük az állandó kaszálás következtében jellegzetes erdei rétként fennmaradt. Ezeken a területeken még az 1950-1960-as években is számos ritka növényfaj élt. A rétek, gyepek területe a felhagyott kaszálás és azt követő beerdősülés következtében az utóbbi évtizedekben jelentősen csökkent.

A Soproni-hegység területén az erdészet 7448 ha területen gazdálkodik, ebből 6786 ha erdőterület. Az erdők jelenleg a TAEG Rt. Soproni Erdészetének kezelésében vannak. Az elsődleges rendeltetés szerinti százalékos megoszlás alapján jelenleg az erdőterület 24%-án gazdasági, 70%-án védelmi, 4%-án pedig közjóléti erdők találhatóak. A fennmaradó egyéb rendeltetésű erdők (2%) elsősorban az oktatás, kutatás céljára szolgálnak (ÁESZ 2004).

A Soproni-hegység területén található lucfenyvesek őshonossága vitatott kérdés, az itteni állományok nagy része ugyanis a faj természetes elterjedési határain kívül esik. A lucfenyő biotikus kártevői közül a *Heterobasidion annosum* és az ennél is súlyosabb gondokat okozó szűbogarok okozta kártétel jelentős. A Soproni-hegységben a 20. század során többször is előfordult a szűbogarok tömeges elszaporodása, melyek közül a legjelentősebb az 1944-48-as gradáció volt. Hasonló mértékű szűkárosítás ezután csak az 1980-as évek közepétől jelentkezett. A legyengült lucosokban a legnagyobb kárt a betűzőszű (*Ips typographus*) okozta. Gyakran a betűzőszűvel együtt, de főként a fiatal állományokban fordul elő a rézmetszőszű (*Pityogenes chalcographus*), melynek károsítása szintén jelentős lehet.

Állatföldrajzi vonatkozásban a Soproni-hegység a *Noricum* faunakörzet *Scarbanticum* faunajárásába tartozik, jellegzetes alpesi és kelet-alpesi fajokkal. A terület puhatestű-faunáját elsőként DUDICH (1926) kutatta, mely kutatások bizonyították többek között a pagodacsiga (*Pagodulina pagodula*), mint tipikus alpesi faunaelem előfordulását a hegység területén. Az ízeltlábak köréből is számos érdekes példa említhető.

A tudományra nézve új ugróvillás (*Collembola*) fajt írt le TRASER *et al.* (1993) *Deutonura benzi* néven. A zöld acsa (*Aeschna viridis*) egyetlen hazai példánya Brennbergbánya térségéből került elő, de további 34 védett vagy veszélyeztetett szitakötő faj előfordulása bizonyította a hegység területén (AMBRUS *et al.* 1992). A bogarak rendjének képviselői között számos természetvédelmi jelentőségű fajt találunk, mint pl. az ácsincér (*Ergates faber*), vagy a szurkos cincér (*Saphanus piceus*), melynek hazai előfordulását elsőként a Soproni-hegység erdeiben bizonyították 1932-ben (MEDVEGY *et al.* 1981). A jellegzetes külsejű havasi cincér (*Rosalia alpina*) mintaterületem közvetlen közeléből, Asztalfő környékéről ismert. A fentiek mellett számos bogárcsalád kutatása folyt, illetve folyik napjainkban is a hegység területén. A legjelentősebbek ezek közül a futrinkafélék (GYÖRFI 1947), a levélbogarak (VIG 2000), illetve a hajnalbogarak (TRASER 1993) kutatása számos ritka fajjal gazdagítva a térség ismert faunáját.

A térség kételtűi (*Amphibia*) körül feltétlenül érdemes megemlíteni a jellegzetes foltos szalamandra (*Salamandra salamandra*), illetve a sárgahasú unka (*Bombina variegata*),

valamint a gyepi béka (*Rana temporaria*) előfordulását.

A Soproni-hegység területén 87 fészkelő (ebből 80 védett, 2 fokozottan védett), illetve számos átvonuló madárfaj fordul elő, melyek a térség legkutatottabb gerinces taxonjának számítanak. Az első összefoglaló munka FÁSZL (1883) nevéhez fűződik, mely még sok olyan madárfaj (pl. nyírfajd vagy kövirigó) előfordulását említi, melyek azóta már eltűntek a területről. A legérdekesebb faunisztikai adatokat a hegység területén előforduló siketfajd (BREUER 1926, GYÖRY 1962, KÁRPÁTI 1977), császármadár (VERTSE 1939, FARAGÓ 2002), uhu (JÁNOSKA 1993, KÁRPÁTI 1999), törpekuvík (URBANKOVICS ÉS VARGA 1978) illetve vízirigó (GYÖRY 1960, ZATYKÓ 1984) vizsgálatát végző munkák jelentik.

A Soproni-hegység kisemlős faunája sokáig alig volt ismert irodalmi munkák alapján. Az első faunisztikai adatokat a területről SZABÓ (1972) munkája adta, egyúttal megemlítve azt a sajnálatos tény, miszerint úgy a Soproni-hegység, mint az ország számos más területének kisemlős faunája egyáltalán nem ismert. A parazitológiai tanulmány 1971 tavaszán és őszén 5-5 nap csapdázását végezte a Hidegvíz-völgy különböző területein. A vizsgálat a következő fajok jelenlétét említi, nem részletezve azok egyedszámát, vagy fogásának körülményeit: sárganyakú erdeieger (*Apodemus flavicollis*), vöröshátú erdeipocok (*Clethrionomys glareolus*), Miller-vízicikány (*Neomys anomalus*), közönséges vízicikány (*Neomys fodiens*), erdei cickány (*Sorex araneus*).

Szintén az 1970-es években több, az előzőhöz hasonló parazitológiai tanulmány vizsgálta a Soproni hegység kisemlőseit (MÉSZÁROS 1972, 1977, 1978). A kutatások ezúttal beszámolnak a gyűjtött egyedek számáról is, de faunisztikai szinten a korábban ismert fajokon kívül csak a közönséges földipocok (*Microtus subterraneus*) említik.

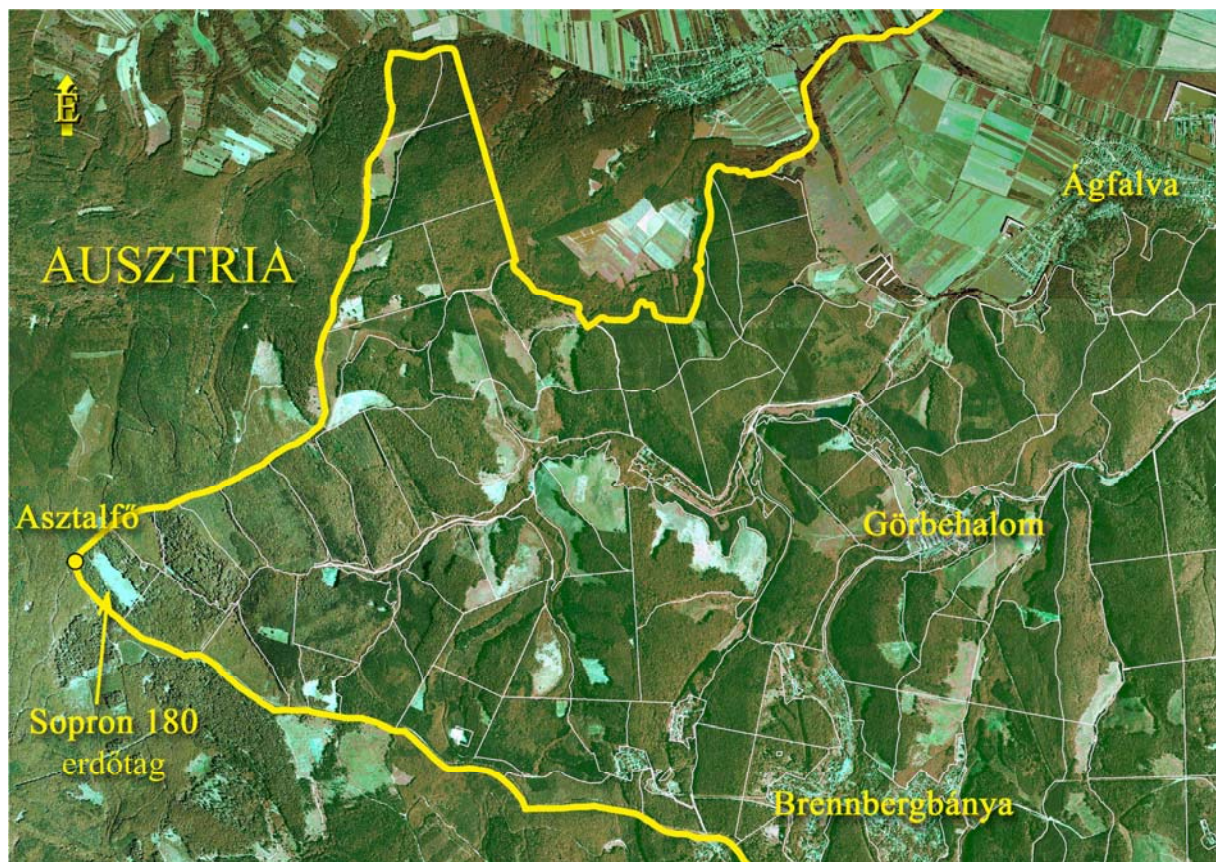
Részletesebb, kifejezetten kisemlős faunisztikai tanulmány ANDRÉSI és SÓDOR (1987) munkája. A szerzőpáros bagoly köpetvizsgálatok alapján több mint 4000 egyed meghatározásával jellemzi a környék faunáját, részletesebb képet adva az egyes fajok dominanciájáról, elterjedési területéről. A SZABÓ (1972) féle irodalmi adatokat kiegészítik a következő fajok előfordulásával: európai vakond (*Talpa europaea*), mezei pocok (*Microtus arvalis*), csaltitjárom pocok (*Microtus agrestis*).

JÁNOSKA (1993) uhu köpetek vizsgálatai alapján egészíti ki a Soproni-hegység addig ismert kisemlős fajait. Vizsgálatai kimutatták a mezei pocok, az ürge (*Cricetus cricetus*), a kőszapocok (*Arvicola terrestris*), illetve *Apodemus* fajok mellett a csaltitjárom pocok két példányát. Eredményeit a szakma kétkedve fogadja, akárcsak az ANDRÉSI-SÓDOR által csaltitjárom pocok koponyának határozott két egyedet.

A terület nagyvad állományát vizsgálta TARI (2005), a gímszarvas, az őz valamint a vaddisznó előfordulását említve, melyek közül a vaddisznó bír a legnagyobb gazdasági jelentőséggel, magas egyedszámának köszönhetően. Ugyanakkor a gímszarvas, illetve az őz gazdasági jelentőségét elhanyagolhatónak ítéli meg a kedvezőtlen élőhelyi adottságok révén gyengébb minőségű trófeájuk miatt.

### 3.2. A mintaterület általános bemutatása

Mintaterületem a Soproni-hegység Ny-i határán, Soprontól légvonalban mintegy 10 km-re elhelyezkedő „Asztalfő” közelében fekszik, az osztrák-magyar határtól alig száz méterre (1. kép). 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.



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



A terület 1996-ig lucfenyves állomány volt, azonban ezt szűkítés 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.

### 3.3. A mintaterület növényzeti jellemzői

A vágásterületen a csemeték növekedése lassú ütemben indult, mely többek közt a telepítést követő évek szárazságával is magyarázható. Az erdősítés sikerének érdekében 2001 májusában, majd 2002 júliusában ápolást végeztek, melyek átmenetileg jelentősen átformálták a terület lágyszárú borítását (2-3. kép).

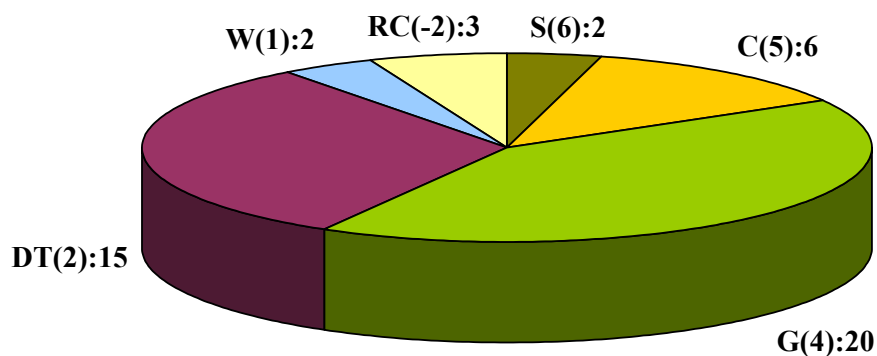


2. kép: A terület látképe ápolás után

Tudományos név	Borítási érték (%)	Szociális magatartás típus	Életforma
<b>Fajok</b>			
<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
<b>Cserjefajok</b>			
<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 idaeus</i>	3	DT(2)	N
<b>Lágyszárúak</b>			
<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 ssp. 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

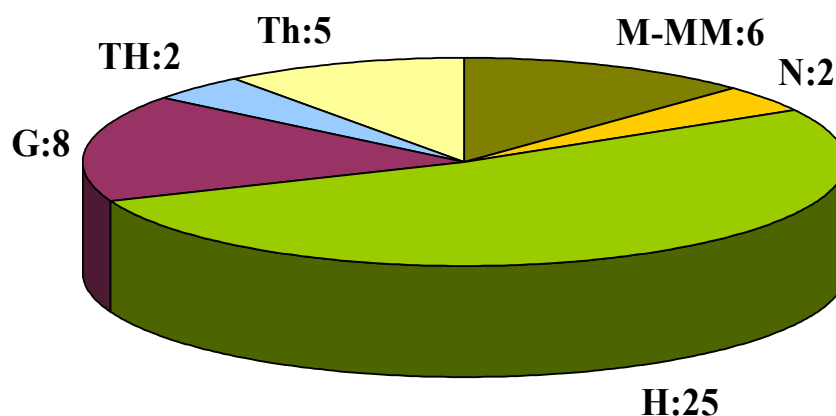
**1. táblázat:** Az asztalfői mintaterületen található növényfajok, és azok borítási értékei az erdősítés során ültetett fajok kivételével (+: szálsankénti előfordulás)

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

**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 ruderális kompetitorai



**2. ábra:** A mintaterület növényfajainak megoszlása életforma alapján

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



### 3.3.1. Életforma-spektrum

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

### 3.3.2. A szociális magatartás típusok megoszlása

Az erdei vágásterületekre általánosan jellemző a zavarástűrő fajok magas aránya. Mintaterületem esetében nem ez a fajcsoport dominált, hanem a generalisták csoportja: 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.

### 3.3.3. 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*), mely mintaterületemen nem volt fellelhető. Sok bükkösre, gyertyános tölgyesre jellemző faj fordul elő, ezek a békabogyó, szagos müge, bükk sás, erdei sás, fürtös salamonpecsét, hagymás fogasír, és az árnyékvirág. A terület déli része nedvesebb, melyet a békaszittyó, a csalán és a sasharaszt jelenléte jelez. A nyílt terület és az erdő találkozásánál kialakuló szegélyzóna fajgazdagabb, mivel a szukcesszió ezen stádiumában a minta-kvadrát közepén az évelők többé-kevésbé homogén foltot alakítanak ki. A vágásterületek első, 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.



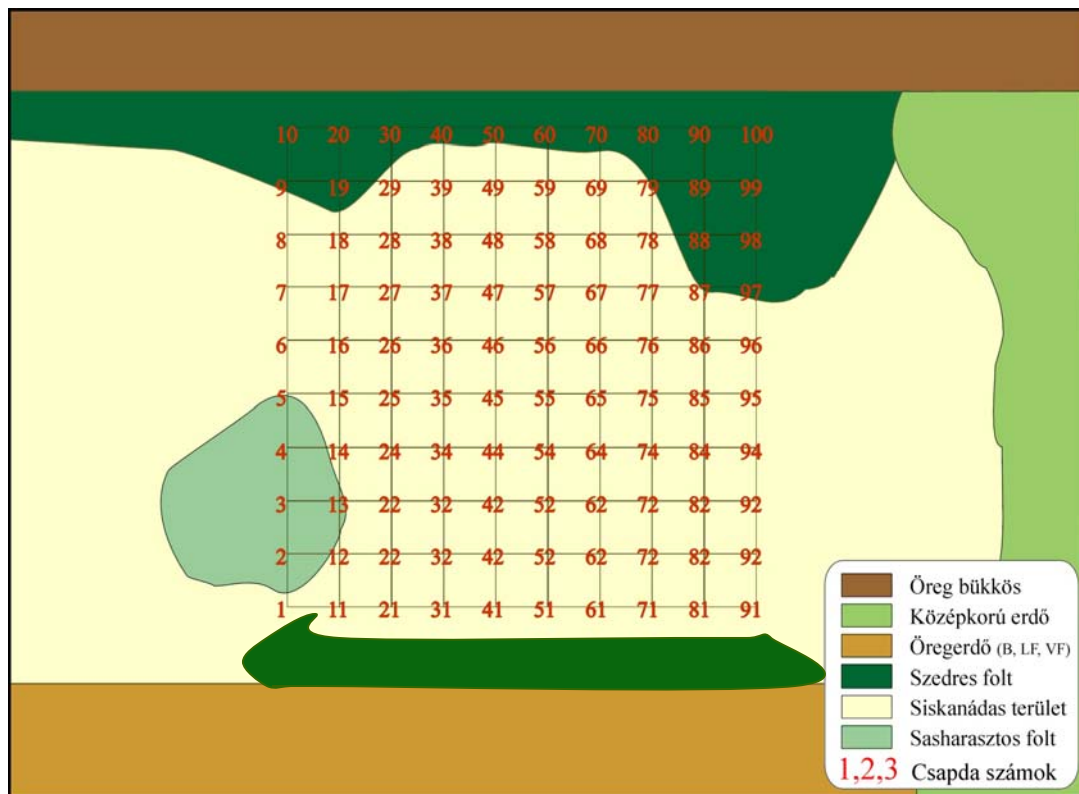
**3. kép:** A siskanád tippannel borított mintaterület jellegzetes látképe ősszel

#### 3.3.4. A területre jellemző foltosság

Csapdázási területem 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 sasharasztos folt törli meg az egyébként homogénnek mondható jellemzően siskanádas lágyszárú társulást. A területre jellemző az erősen tagolt felszín, kifordult tuskók, ledöntött fák (**4. kép**), illetve a gyökérzetek helyét jelző, sok esetben több mint 1 m mély gödrök jelenléte. A hasonló jellegű élőhely a kisemlősök számára kifejezetten ideális, minden faj megtalálja a számára megfelelő életteret, búvóhelyet, illetve táplálékokat. Az **3. ábra** a területen általam elkülönített legjellegzetesebb élőhely-foltokat szemlélteti, melyeket az egyes fajok területhasználatát vizsgáló fejezetben (5.5 fejezet), elkülönülő mikrohabitat foltokként tárgyalok. Az egyes foltok fajösszetételét az alábbi felsorolás részletezi.



**4. kép:** A 83-as csapda környezete



3. ábra: A terület légifelvétel segítségével készített foltterképe

**Siskánád 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*;

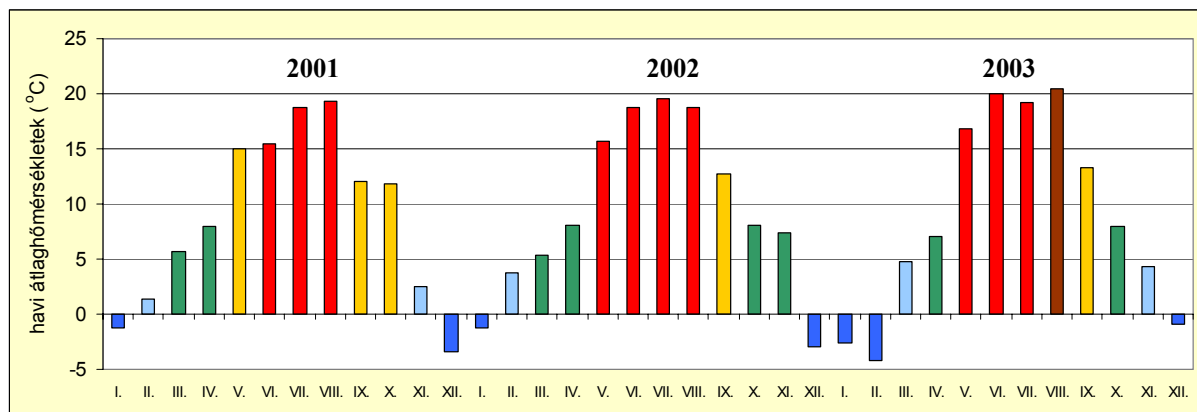
**Sasharasztos, nedves folt:** *Juncus effusus*, *Myosoton aquaticum*, *Pteridium aquilinum*, *Urtica dioica*;

**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*;

### 3.4. 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 erdőrésztet bükkös klíma jellemzi. A terület hidrológiája többlet vízhatástól független, így elsősorban a lehullott csapadéokra utalt az erdőállomány.

A NYUGAT-MAGYARORSZÁGI EGYETEM ERDŐMÉRŐNKI 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.

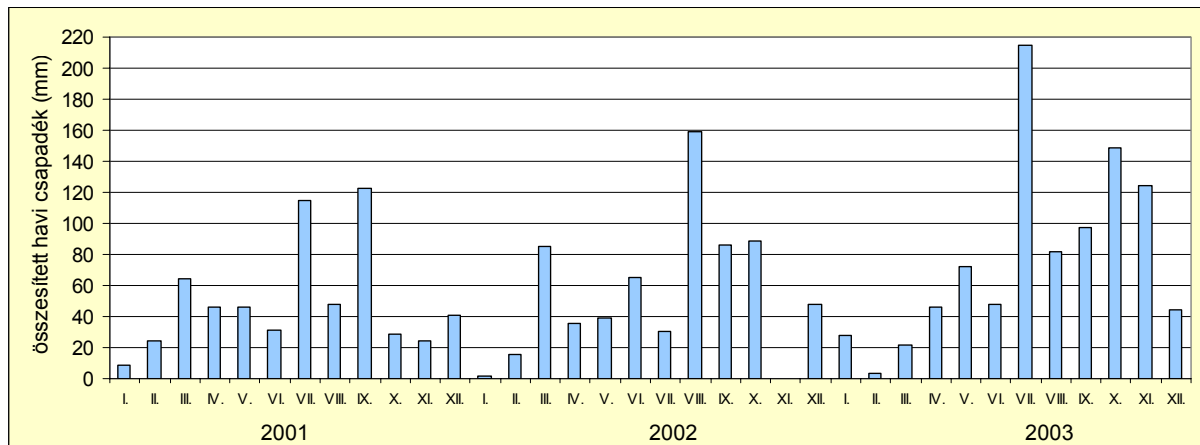


4. ábra: A terület havi középhőmérséklet adatai a vizsgálati időszakban

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.

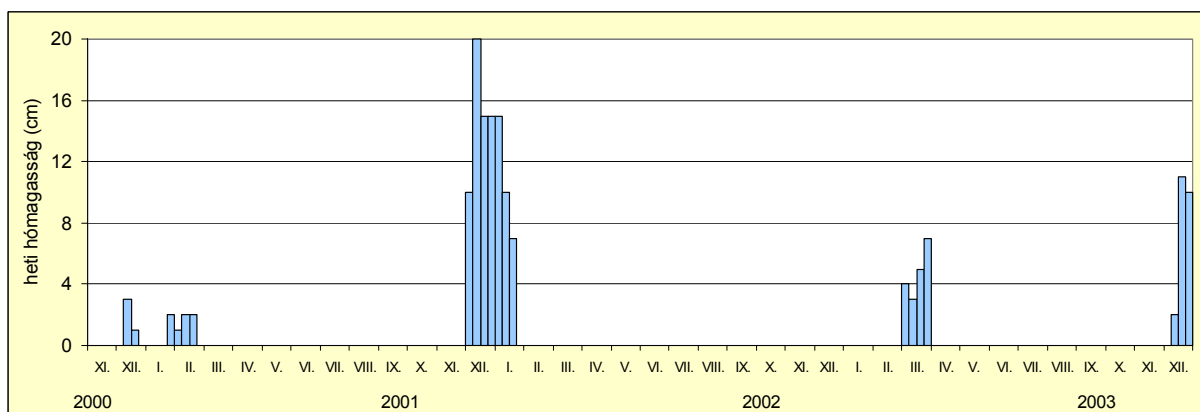
A havi csapadékmennyiségek összegzett adatairól az 5. ábra számol be. A csapadék tekintetében is a 2003-as év mutatott különbséget az előző kettővel. A legcsapadékosabb hónapnak ebben az évben a Soproni-hegységre jellemző július hónap bizonyult, míg 2001-ben szeptember, 2002-ben augusztus hozta a legtöbb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

A kisémlős közösségek téli túlélése szempontjából fontos megvizsgálunk a terület hóborításának adatait. Nem csupán a hó abszolút mennyisége lehet meghatározó az egyedek



**5. ábra:** A terület havi összesített csapadékmennyiségei a vizsgálati időszakban

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.



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

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

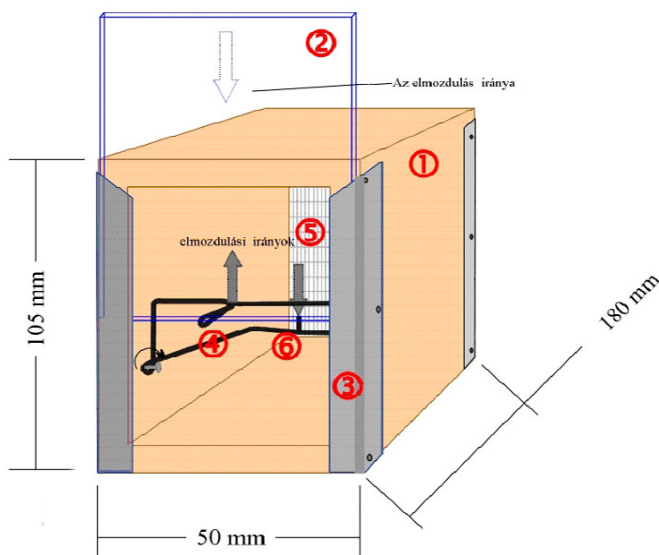
## 4. Anyag és módszer

### 4.1. Csapdázási metodika

#### 4.1.1. Az élvefogó csapda felépítése

Az állatok befogásához fából készült élvefogó csapdákat használtam, melyek 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 (5. kép) oldottam meg, mely állandó szellőzést biztosított az állatok számára, így gyakorlatilag megszűntek a fulladásos elhullások.



**7. ábra:** Az általam használt facsapda felépítése  
1.) fa csapdatest, 2.) felhúzható üveglap, 3.) lemezsin vasalat  
4.) drót billenőszerkezet 5.) kivehető drótháló, 6.) csalitüske;



**5. kép:** A drótháló alkalmazásával gyakorlatilag megszűntek a fulladás okozta elhullások



#### 4.1.2. A csapdaháló kihelyezése

A kijelölt mintaterületen 10x10-es, egymástól 10 m-re lerakott csapdákából álló 1 ha-os csapdahálóval, kvadrát módszerrel csapdáztam. A csapdaháló pontos elhelyezkedését a **6. kép** szemlélteti. Jól látható a légifelvételen, hogy a minta-kvadrát mindkét vége eléri a vágásterület széleit, így a csapdázás során nyert adataim 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 ( $7^{30}$ , ill.  $18^{00}$  órai kezdettel), periódusonként pedig kilenc ellenőrzést végeztem.

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



**6. kép:** Az egyes csapdapontok pontos elhelyezkedése a mintaterületen

#### 4.1.3. 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 (**7. kép**). A csapdázások során feljegyzésre került az állat neme (nőstényeknél a graviditást ill. a laktálást is feltüntetve), kora, tömege (**8-9. kép**), szükség esetén egyéb fontos testmértelei (farokhossz, talphossz) egyéni kódja, illetve a csapda száma. A kortesttömeg és küllemi bélyegek alapján különítettem el, amihez HAITLINGER (1962) és ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA (1973) munkáját használtam fel.



**7. kép:** Sárganyakú erdeieger jelölés közben



**8. kép:** Testtömeg mérés rugós erőmérővel

#### 4.2. Az elhullott egyedek diagnosztikai vizsgálata

A csapdában talált tetemeiket 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 lépet, majd a teljes emésztőrendszer vizsgálata következett. Az állatok kondícióját a vesekörüli zsírszövet mennyiségének megítélésével határoztuk meg, majd megvizsgáltuk a veséket, valamint a húgy-, és nemi szerveket. A légzőszűléssel együtt távolítottuk el a mellüregből a szívet is, melyeket szintén megvizsgáltunk.





**9. kép:** A *Rodentia* rend fajainál az ivar az elsődleges nemi jellegek alapján egyértelműen megállapítható (hím mezei pocok)

A kisméretű tetemek elváltozást mutató szerveiből 8%-os neutrális formaldehidoldatban mintákat rögzítettünk kórszöveti vizsgálat céljából. A mintákat megfelelő előkészítés után paraffinba ágyztuk, majd metszeteket készítettünk. A metszeteket hematoxilín-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.

### **4.3. A fogási adatok feldolgozásának módszerei**

#### **4.3.1. A terület kisméretű faunájának értékelése**

A területen az összes megfogott kisméretű faj fogási paramétereit adatbázisba foglaltam, melyhez 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 kisméretű-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 fajszáma (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).

#### 4.3.2. A populációdinamika feldolgozásának módszerei

Az adatbázisban tárolt fogási adatokat a Manly-Parr-féle fogásnaptár 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 egy későbbi fejezetben zárt populációs modellekkel pontosítottam.

#### 4.3.3. 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  $1 <$ , akkor a populáció egyedei aggregáltságot, ha  $<1$ -nél, szegregáltságot mutatnak. A kapott értékeket a Spearman-féle rangkorreláció (ZARR 1996) segítségével hasonlítottam össze az MNA adatokkal.

#### 4.3.4. 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  $\chi^2$ -próbával hasonlítottam össze. Az átfedési-index értéke az asszociáltság fokát jelzi, azaz ha értéke  $<1$ , akkor a fajok kerülnek egymást, szegregálódnak, ha  $>1$ , a fajok között pozitív asszociáltság van, vagyis tömörülnek. Az 1-es véletlenszerű elhelyezkedésre utal.

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

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

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.

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

A populációk modellezését a MARK programmal végeztem. A MARK egy rendkívül nagyméretű ugyanakkor rugalmas és átfogó adatfeldolgozó program, mely rengeteg különböző opcióval, technikai valamint elméleti kifinomultsággal rendelkezik. Gyakorlatilag átfogja a megjelölt egyedek elemzésére használatos összes módszert, beleértve számos új megközelítést melyek csak a legújabb irodalmakban 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 modellválasztás hipotézis-tesztelés valósul meg. Ennek publikálása óta eltelt idő alatt azonban néhány fontos paradigma-váltás ment végbe a hipotézis-tesztelés valamint a modellválasztás viszonylagos szerepét illetően, és ez mind a mai napig vita tárgyát képezi. A MARK bizonyos tekintetben azonban egy hibrid eszköz, amivel – tartozunk bármelyik „filozófiai-táborhoz” is - gyorsan és könnyedén választ kaphatunk kérdéseinkre, tekintet nélkül „filozófiai nézeteinkre”.

Mivel dolgozatomban számos probléma vizsgálatát a MARK program segítségével végeztem, fontosnak tartom, hogy néhány alapvető dolgot ismertessek a program működésével 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 (ld. 2.3.2. fejezet) tökéletes megértéséhez, mely tulajdonképpen „megbünteti” a sok-

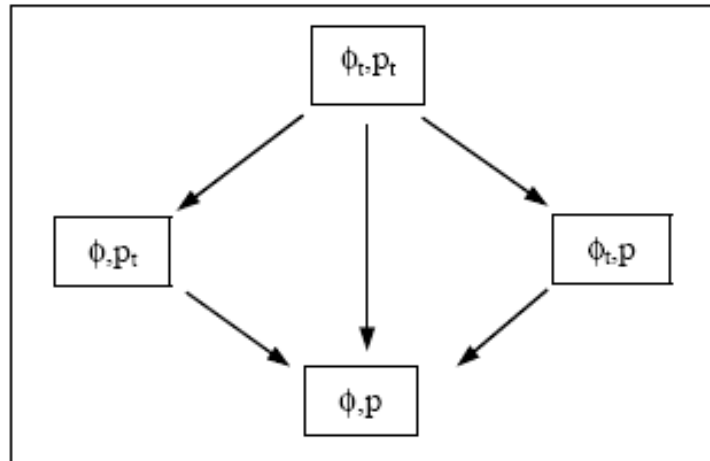
paraméteres modellek jobb illeszkedését, azáltal hogy csökkenti magának a becslőknek a pontosságát. A kérdés nem más mint az, hogy miként tudunk megfelelő kompromisszumot találni a kettő között. A válasz az AIC-értékben rejlik, mely kiváló eszköznek bizonyul arra, miként lehet optimális egyensúlyt teremteni 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 az AIC a következőképpen határozható meg:

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

Ahol  $L$  a modell valószínűsége,  $K$  pedig a paraméterek számát jelöli. Következésképpen, ha a modell illeszkedése nő, a valószínűség csökkeni fog, és adott mennyiségű paraméter esetében az AIC értéke is csökkeni 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 összegeként írhatjuk le:

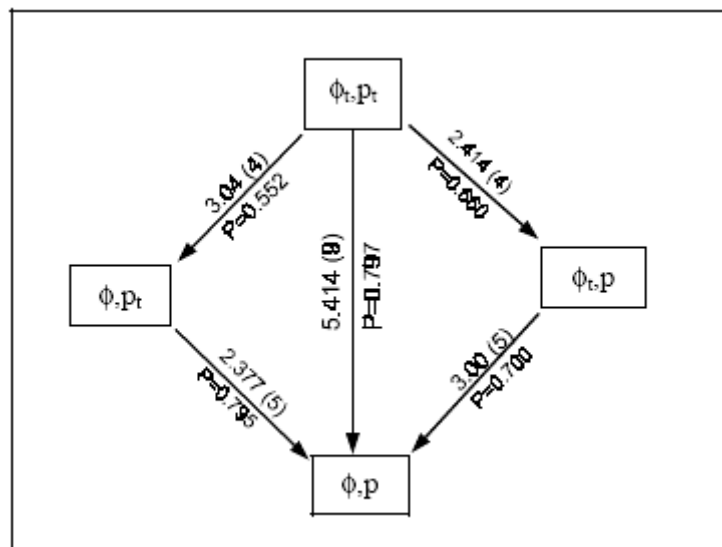
$$QAIC_c = \frac{-2\ln(L)}{c} + 2K + \frac{2K(K+1)}{M-K-1}$$

A MARK program eredményeinek megértéséhez az első lépés annak megállapítása, mely modellek nestedek. Az általam készített ábrákon (5.3. 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  $\chi^2$ -próba  $n$  szabadságfokon, ahol  $n$  a paraméterek számának különbsége a két modell között.



8 ábra: A populációs modellek ábrázolása a MARK program segítségével

A következő ábrán (9. ábra) a nested modellek deviancia béli különbségei, valamint a paraméterek mennyisége közti eltérés figyelhető meg. E különbség szignifikanciája megbecsülhető bármely standard  $\chi^2$  táblázat segítségével, azonban én a MARK programmal végeztem el a számításokat. 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.



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

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.

Dolgozatom 5.3.2.4. fejezetében a kor és ivar csoportok vizsgálatát végeztem. Az első kérdés melyre 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. Ha feltételezzük, hogy adott csoporthoz való tartozás nem befolyásolja a túlélést, de a túlélés változik az idő során, akkor a túlélés változhat a különböző intervallumok közt (oszlopok közt), de csak egy adott intervallumon túl (egy oszlopon belül), a túlélés azonban az összes csoport esetében azonos. A **10. ábra** árnyékolt oszlopai jelzik, hogy a túlélés állandó a különböző csoportok közt, de a változó alsó index, az  $\Phi_i$  esetében jelzi, hogy a túlélés az idő során eltérően alakulhat (LEBRETON *et al.* 1992).

cohort	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	$\Phi_4$	$\Phi_5$	$\Phi_6$
1	1 → 2	2 → 3	3 → 4	4 → 5	5 → 6	6 → 7
2		2 → 3	3 → 4	4 → 5	5 → 6	6 → 7
3			3 → 4	4 → 5	5 → 6	6 → 7
4				4 → 5	5 → 6	6 → 7
5					5 → 6	6 → 7
6						6 → 7

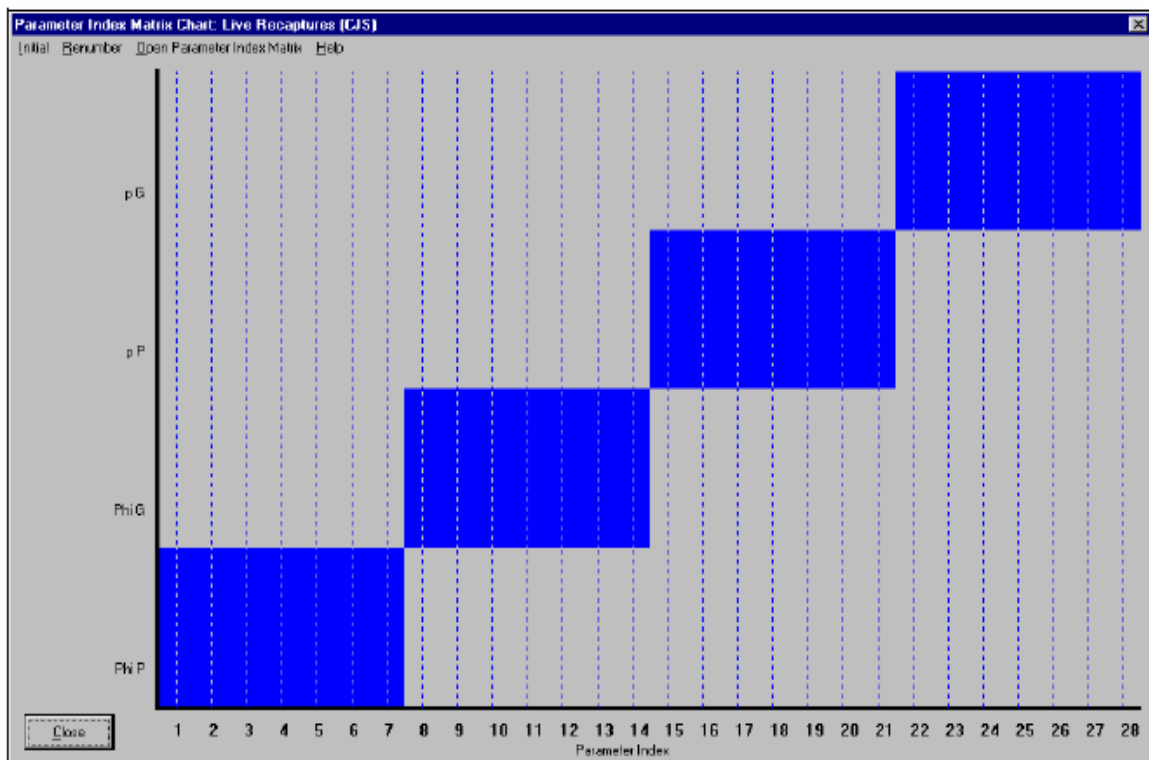
**10. ábra:** Korcsoportok túlélésének vizsgálata a MARK programmal

A MARK program a paraméter vagy modell struktúra-mátrix létrehozásának érdekében lemásolja a fenti ábra szerkezetét és a dimenzióit, majd behelyettesíti a  $\Phi_i$  értékeket egyszerű számtani index táblázattal;  $\Phi_1$  helyett egyszerűen 1,  $\Phi_2$  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

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).



**12. ábra:** Az egyes csoportokra ható tényezők vizsgálata a Paraméter-index táblázat segítségével történt



A PIM egyik rendkívül hasznos vizuális eszköze (**12. ábra**), 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 esetemben 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.

#### **4.4. A terület mozaikosságának feltárása kis magasságból készített légifotó segítségével**

Noha nem képezi szerves részét dolgozatomnak, mégis érdemesnek tartom néhány mondatban ismertetni azt a módszert, mely 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, melynek 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 foltjainak leírására (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 magas.

Kutatásaim támogatására kifejlesztettem egy segédmotoros vitorlázó modellrepülő és egy digitális fényképezőgép kombinációjaként egy olyan apparátust, melynek használatával alacsony magasságból (20-200 m) készíthetünk felvételeket mintaterületünkről.

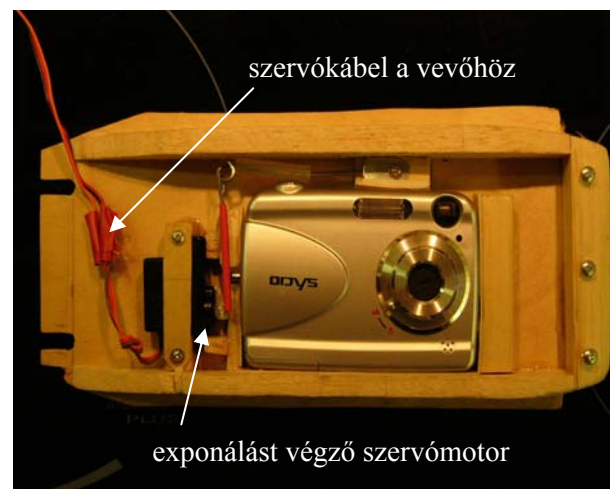
Természetesen a rádióirányítású modellrepülőgépekről való fényképezés több évtizede megoldott probléma, de esetemben fontos volt a modell kézből történő indításának, illetve magas fűvű területre való leszállásának megoldása, hisz a kutatóktól nem várható el, hogy mindig egy fel- és leszállásra alkalmas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



10. kép: Légifelvétel készítése az asztalfői mintaterületen

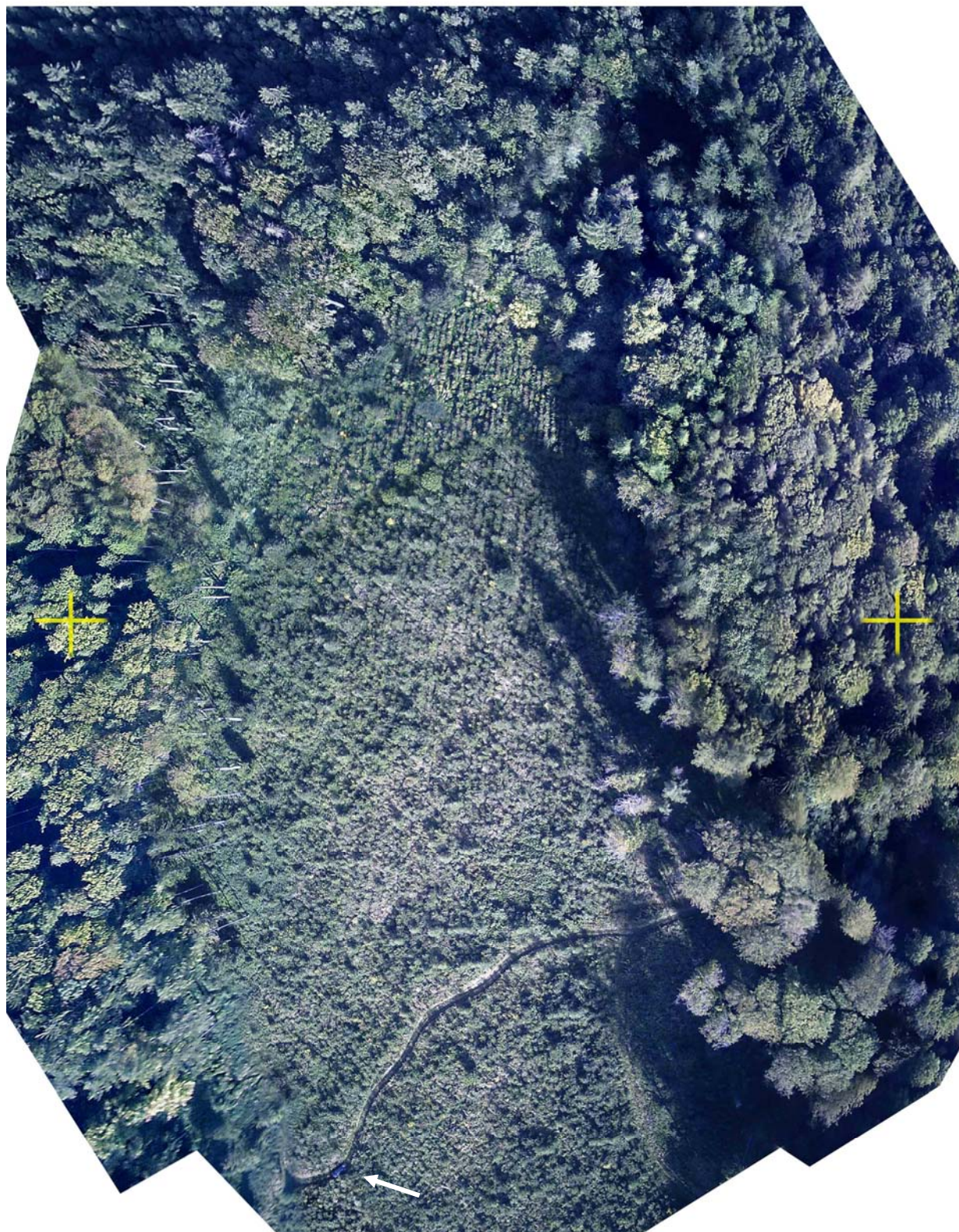
Az általam használt modellrepülő 2,2 m szárnyfeszítávolságú, kézből indítható, és akár magasfűvű, vagy bokros területre is képes nagyobb károsodás nélkül landolni. A kívánt exponálási magasság elérését követően a motort leállítva siklásba kezdetünk, így minimalizálhatjuk a motor rezgése okozta képminőség romlást (10. kép).

A fényképezőgép egy arra tervezett dobozban helyezkedik el (11. kép), melyet gumi rögzít a szárny tövében az alsó oldalon. Az exponálás távirányítással valósul meg, melyet a pilóta a földről vezérelhet. Parancsait egy szervómotor továbbítja a fényképezőgép felé. Az így nyert felvételeket szükség esetén grafikus szoftverek használatával egyesíthetjük (12. kép), még teljesebb képet kapva ezzel a vizsgált élőhelyről.



11. kép: A fényképezőgép működtetése





**12. kép:** A 11 felvételtől összevágott kép jó rálátást biztosít a mintaterületre (nyíl jelöli a felvételen a terepjárót, melyen állva a felvételeket készítettem)

## 5. Eredmények bemutatása és értékelése

### 5.1. 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, melynek 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 következők:

#### 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]



A rovarrevők rendjén belül a cickányfélék (*Soricidae*) családjának 4, míg a rágcsálók rendjének 7 fajtát mutattam ki a területen. A ragadozók (*Carnivora*) képviselőiben 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 46. oldalon szögletes zárójelben látható faj-kódokat használom.

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

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

### 5.1.1. A 2001-es év jellemzése

Az első vizsgálati év során legnagyobb egyedszámban a sárganyakú erdeiegér (*Apodemus flavicollis*), illetve a csaltíjáró pocok (*Microtus agrestis*) került kézre, így a 2001-es év karakterfajainak mindenképpen e két faj tekinthető. Mint az irodalmi áttekintésben is tárgyaltam, a csaltíjáró pocok Sopron környéki előfordulása vitatott téma volt korábban, ráadásul több kérdés is felvetődött a jelenséggel 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. Az ANDRÉSI-SÓDOR (1987) szerzőpáros által megfogalmazott kérdésre válaszolva vizsgálataim alapján a szubalpin populáció kelet felé terjeszkedő állományaként jellemzem a megfogott egyedeket, melyek az Alpokaljával közvetlenül érintkező Soproni hegység nyílt területeit szigetként használva terjeszkednek.

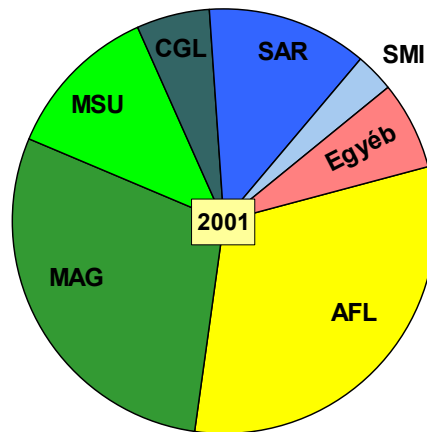
Érdekességnek számít, hogy a csalitjáró pocok mellett további három pocok faj (*M. arvalis*, *M. subterraneus* illetve *Clethrionoys glareolus*) stabil egyedszámmal képviseltetve fordult elő, amely a hazai irodalmi adatok alapján is figyelemreméltó, egy mindössze 1 hektár alapterületű mintaterület esetében. 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 lépkedőkövek – 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 erdeiegér (*Apodemus silvaticus*) 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 rovarévők 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 karcsú termete és életmódja miatt a menyét jelenlétét néhány alkalommal fogások révén is sikerült kimutatnunk 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, mely fontos szabályozója lehet a közösségeknek.



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

A különböző taxonok fogásszámának százalékos megoszlását a **13. ábra** szemlélteti. A **14-17.** ábrákon sárga szín jelöli az egérformák- (*Murinae*), zöld színek a pocokformák- (*Arvicolinae*), míg kék színek a cickányfélék (*Soricidae*) képviselőit.

#### 5.1.2. A 2002-es év jellemzése

A 2002-es év – részint a növényzet fokozatos változása, részint a 2001-2002-es téli enyhe jellege miatt – sokban különbözött a korábitól. A változások minden bizonnyal a sárganyakú erdeiegernek kedveztek leginkább, mely 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, melynek 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 5.3.2. 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 (5.1.5. fejezet).

Emellett a dominancia viszonyok jelentős átrendeződését tapasztalhattuk, melynek 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 évinek kevesebb mint 30%-a volt. A közönséges földipocok esetében még drasztikusabb létszámcsökkenést tapasztalhattunk, a faj állománya ötödre 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.

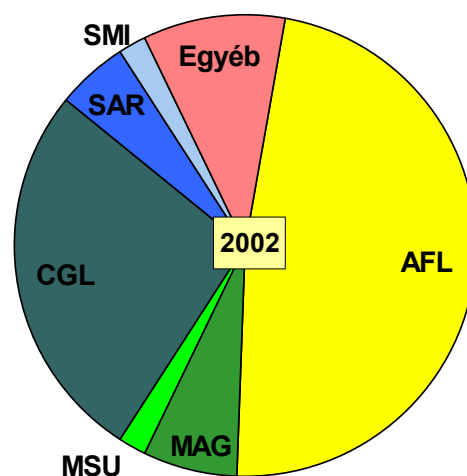
A *Murinae* alcsaládba tartozó törpeegér jellegzetes élőhelyének a magaskórós, nádas habitat tekinthető, így 2002-ben tapasztalt nagyszámú előfordulása bizonyítja, hogy eredeti élőhelyétől távol is képes stabil létszámú populációk kialakítására.

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

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

A kisragadozók képviselőjében 2002-ben is a menyét jelenlétét mutattuk ki, ezúttal két fogást regisztrálva.

Az év során megállapított dominanciaviszonyokat a **14. ábra** szemlélteti.



**14. ábra:** A 2002-ben megfogott fajok dominanciája százalékos megoszlásban



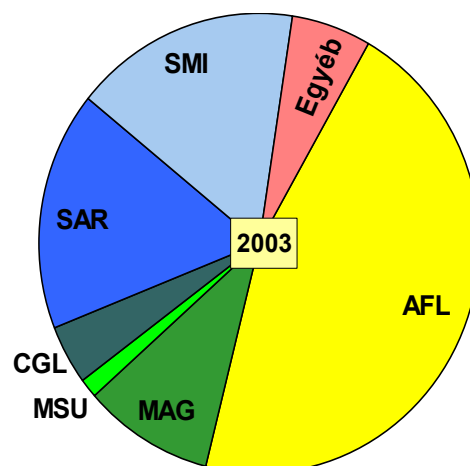
### 5.1.3. A 2003-as év faunisztikai értékelése

A 2003-as év a területen élő kisméretű közösség egészét nézve a legkedvezőtlenebbnek bizonyult. A tél jellege miatt a tavaszi állománynövekedés lassú ütemben és kis intenzitással indult, így a legtöbb faj populációja egész évben nem volt képes magasabb létszám elérésére. A megelőző évet meghatározó sárganyakú erdeiégér dominanciája egész évet tekintve megmaradt, a 2002-es évhez képest jelentősen különböző populációdinamikai trendet mutatva (5.2. fejezet).

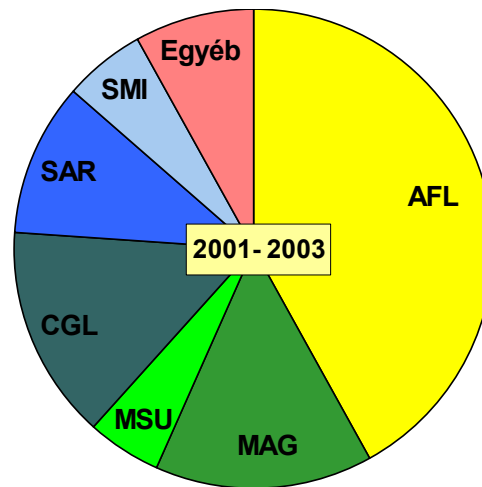
Az újszerű körülmények a cickányoknak kedveztek, melyek a közösség egyedüli olyan csoportját jelentették, melyek korábbi éveknél nagyobb populáció-létszámokat elérve a közösség meghatározó taxonjává váltak. Ez elsősorban a két *Sorex* fajnak (*S. araneus*, *S. minutus*) köszönhető, melyek létszáma bizonyos hónapokban 4-5-szörös értéket mutatott a korábbi évekhez képest.

A pocok fajok mellett jelentősen visszaszorultak, az előző évben erőteljes gradációt mutató vöröshátú erdeipocok állomány szinte teljesen összeomlott a tél során, 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 vízicikány, illetve a menyét esetében. A fajok százalékos megoszlását a **15. ábra** szemlélteti.



**15. ábra:** A 2003-ban megfogott fajok egyedszáma százalékos megoszlásában



16. ábra: A megfogott fajok egyedszámának százalékos megoszlása a hároméves vizsgálati időszakban

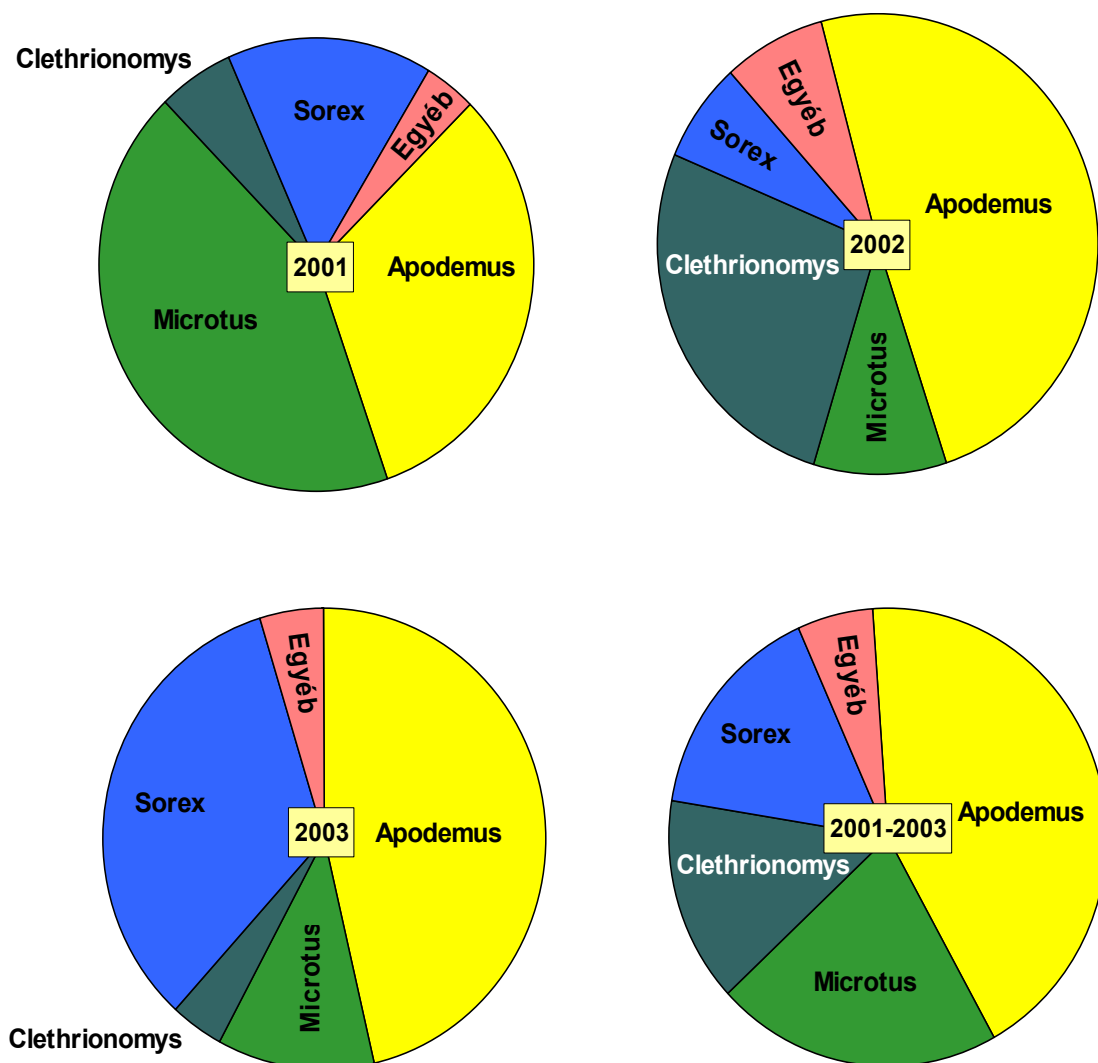
#### 5.1.4. A három vizsgált év faunisztikai összehasonlítása genus szinten

Az egyes évek dominanciaviszonyait érdemes megvizsgálni genus szinten is. Sok esetben ugyanis a körülményekhez való adaptálódás sikere nem csak egy adott faj helyzeti 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, mely a pocok fajok dominanciája mellett a vöröshátú erdeipocok abszolút fölényét mutatta. Ugyanebben a kontextusban 2001 tavasz-nyári időszakában a pockok dominanciája mellett a csaltíjáró pocok adta az *Arvicolinae* fogások 60%-át.

Az *Apodemus* genus ennél jelentősen kisebb változatosságot mutatott, hiszen a területen előforduló 2 faj 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. Noha a szintén egerformák közé tartozó törpeegér, a közönséges erdeiegnél jelentősebb állománnyal volt jelen a területen, a sárganyakú erdeieger számára kompetíciós hatást nem gyakorolt.

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

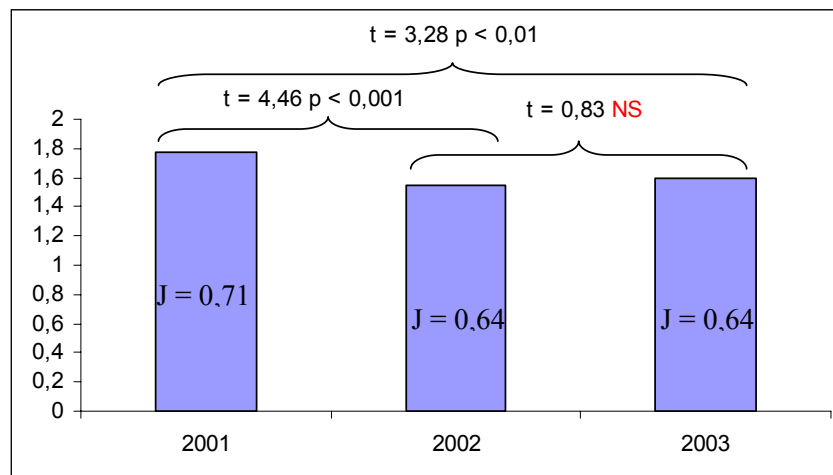
A 17. ábra jól szemlélteti a fent említett jelenségeket: az egyes évek során változó a különböző taxonok (fajok, genusok, alcsaládok) sikere, dominanciája. Ha azonban hosszabb időszakot tekintünk (jelen esetben a 3 éves vizsgálati intervallum egészét), a dominanciaviszonyok kiegyenlítettebbé válnak.



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

## 5.1 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.



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

Legmagasabb diverzitást 2001-ben tapasztalhattunk, melynek értéke szignifikánsan különbözött mind a 2002-es, mind pedig a 2003-as évben tapasztalható értéktől. A legnagyobb fogásszámmal jellemezhető (összesen 1625 példány) 2002-es év ugyanakkor a legkevésbé diverznek bizonyult, mely 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).

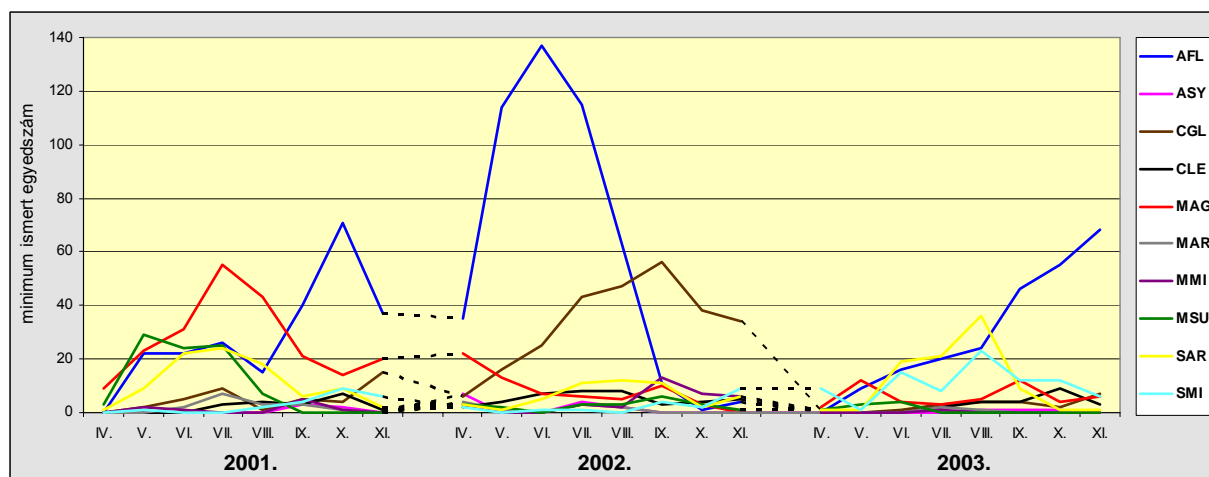
Feltétlenül érdemesnek tartom megjegyezni, hogy mindhárom év diverzitás értéke kifejezetten magasnak mondható egy hasonló méretű mintaterület esetében, mely adat jól mutatja a vágásterület ökológiai jelentőségét az általam vizsgálat kisemlős-fajok szempontjából.

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 létszámfölnyével magyarázható.

## 5.2. 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 táplálékért folytatott harc állása, nevezetesen, hogy az adott 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*, *Stphylococcusok*, és több vírus is). Ezzel a kérdéssel bővebben az 5.6. fejezet foglalkozik.

A hasonló táplálkozású rágcsáló fajok egymásra gyakorolt hatása nagyon jól megfigyelhető az un. „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 igyekszik feltárni.



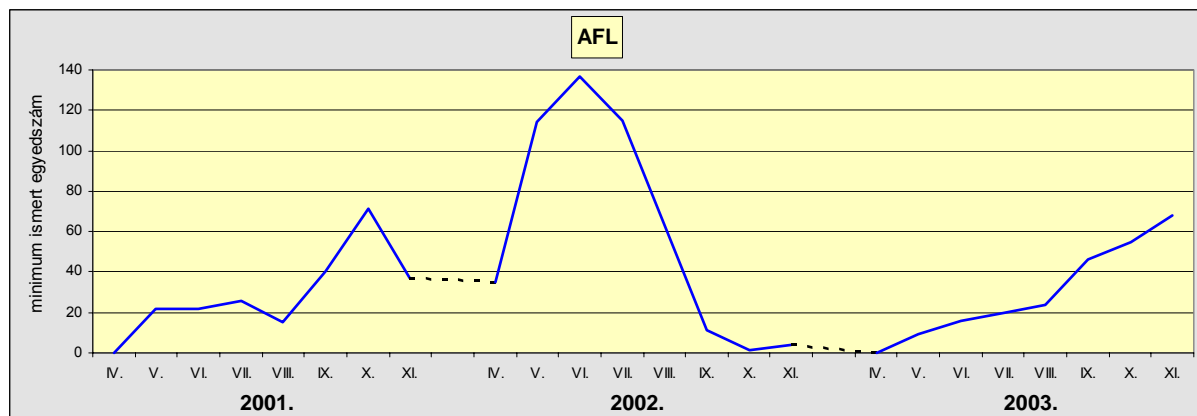
19. ábra: A megfogott fajok populációdinamikai trendjei (2001-2003)

### 5.2.1. A karakterfajok populációdinamikai trendjei

A három éves vizsgálat során egyértelműen kirajzolódott, hogy a tanulmányozott kisémlős közösség domináns fajainak a vizsgálati időszakban a sárganyakú erdeieger, a csalitjáró pocok, illetve a vöröshátú erdeipocok tekinthetők (**19. ábra**). A 2001-es évben a közönséges 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.

#### 5.2.1.1. A sárganyakú erdeieger populációdinamikai változásai

A **20. ábra** szemlélteti a sárganyakú erdeieger 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)

A 2001-es év dinamikai trendje a szakirodalmi adatok alapján várható mintázatot mutatta, mely a legtöbb rágcsáló fajra jellemző. A telet átvészelő egyedek a tavaszi időszakban megkezdik szaporodásukat, melynek hatására a közösség fokozatos növekedésbe kezd. Ez, a kezdetben lineárisként jellemezhető létszámnövekedés a nyár végi - ősz eleji hónapokban aztán robbanásszerű mértéket ölt, melynek hatására a populáció létszáma szeptember és november közti időszakban maximum értéket ér el, amely jellegzetesen többszöröse a korábbi hónapokban tapasztalhatónak. Ez a létszám általában magasabb, mint a

terület hosszú távú eltartóképesége, 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 állandósult a tél során, így a faj kiemelkedő helyzeti előnnyel kezdte meg a harcot a közösség egyéb rágcsáló fajjaival szemben. Az állandósult létszám ugyanakkor nem azt jelentette, hogy a közel 40 példány túlélte a téli időszakot, sokkal inkább azt, hogy a közösség megőrizte szaporodóképeségét 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, mintaterületünkhöz 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-techikából 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 eltelté 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 csalityáró 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.

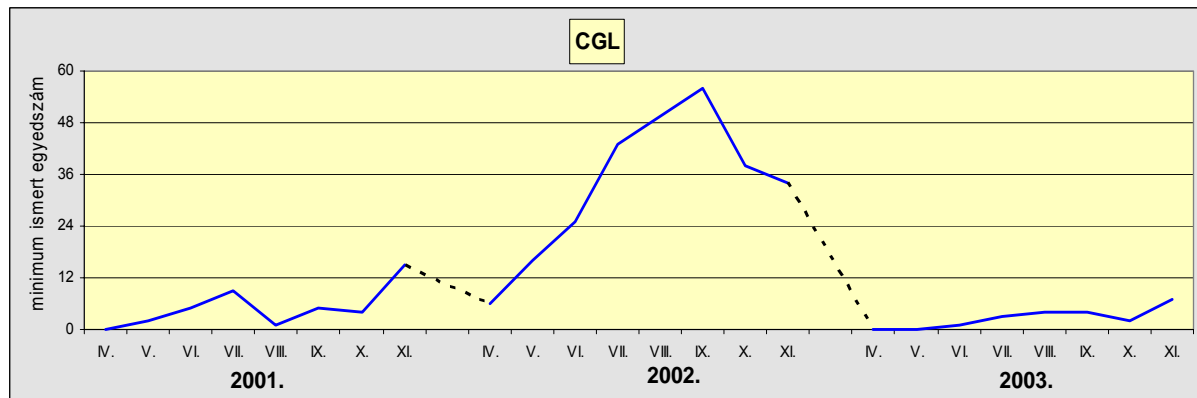
A kalkulált MNA értékek szakirodalmi adatok (HILBORN *et al.* 1976), és saját számításaim alapján is a valós populáció mérethez képest alulkalkuláltak, általában mintegy 10-20%-al, de a valós dinamikai folyamatok mégis jól követhetőek az MNA értékek használatával. A valós populációméretet statisztikai meghatározásával az 5.4.1. fejezet foglalkozik.

#### 5.2.1.2. A vöröshátú erdeipocok állomány létszámdinamikai értékelése

A vöröshátú erdeipocok jellegzetesen erdei előfordulású faj, elsősorban az erdősávok, erdőszegélyek lakója. Sem az erdők belsejében, sem a teljesen nyílt élőhelyeken nem fordul elő jellemzően. A 2001-es év során a faj alacsony populáció létszámmal ugyan, de állandó tagja volt a közösségnek. Létszám-görbéje két csúcsot 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 e faj állománya erőteljesen megszenvedett, így a 2003-as év tavaszán egyáltalán nem kerültek kézre a faj egyedei. A nyári-őszi hónapokban néhány egyedet regisztráltunk, de egész évben nem érte el havi ismert egyedszáma a 10 példányt. A faj dinamikai változásait a **21. ábra** szemlélteti.

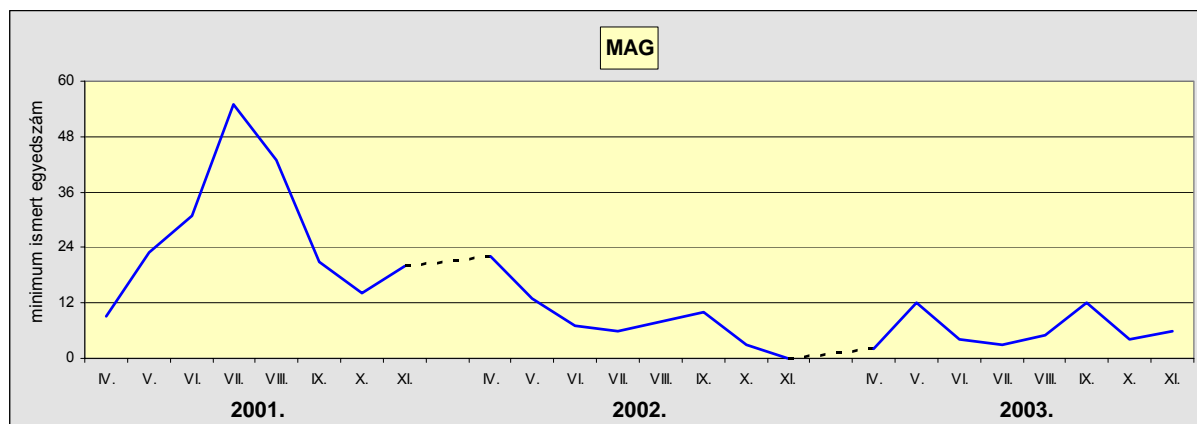




21. ábra: A vöröshátú erdeipocok számított havi MNA értékei (2001-2003)

### 5.2.1.3. 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.

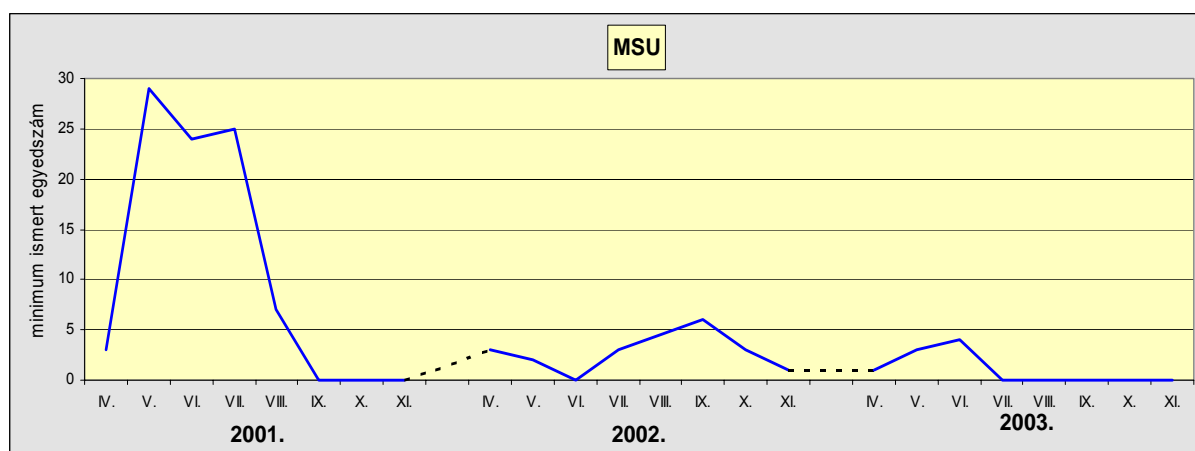


22. ábra: A csalitjáró pocok számított havi MNA értékei (2001-2003)

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.

#### 5.2.1.4. 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)

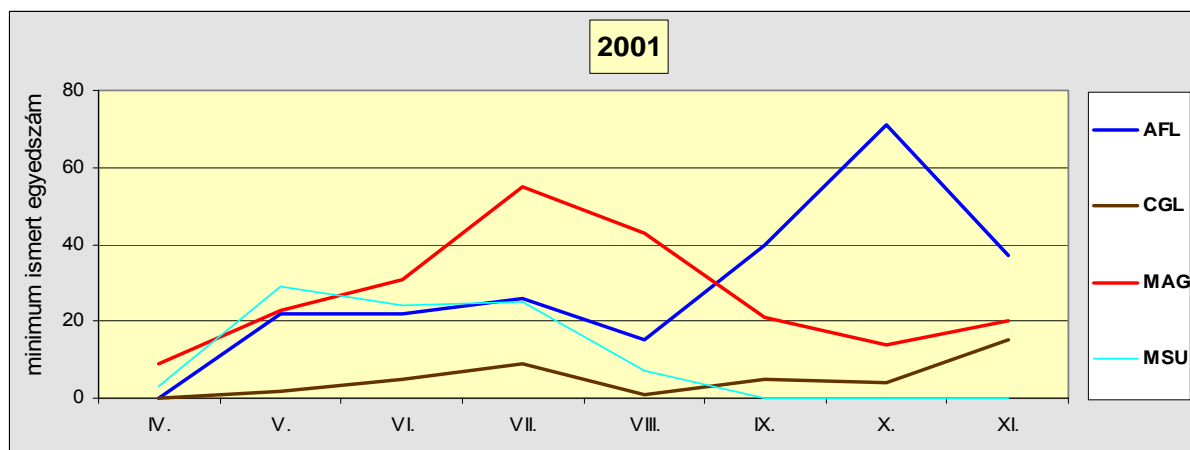
A 2001-es év tavaszán a populáció létszáma korán elérte maximumát, majd szeptemberig viszonylagos állandóságot mutatott. Őszi létszámcsökkenésére legnagyobb hatást valószínűsíthetően a kompetitor fajok gyakorolta nyomás jelentette. Ezt vizsgálja részletesebben a következő fejezet.

#### 5.2.2. 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, időjárási 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.

## 5.2.2.1. 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 vöröshátú 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).



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

A másik három faj közt azonban éles harc kezdődik a dominanciáért, melyet az év első felében a csalitjáró pocok (MAG) dominanciája jellemzett. Kivételt képez május hónap, amely a 3 éves mintavételi időszak alatt az egyetlen olyan hónapnak bizonyult, melyben a közönséges földipocok (MSU) minimum ismert egyedszáma volt legmagasabb a közösségben. Míg a csalitjáró pockok létszáma hónapról-hónapra emelkedik, addig sárganyakú erdeieger és a földipocok állomány fej, fej mellett szinte azonos dinamikai trendet mutat. Július hónapban a csalitjáró pocok 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.

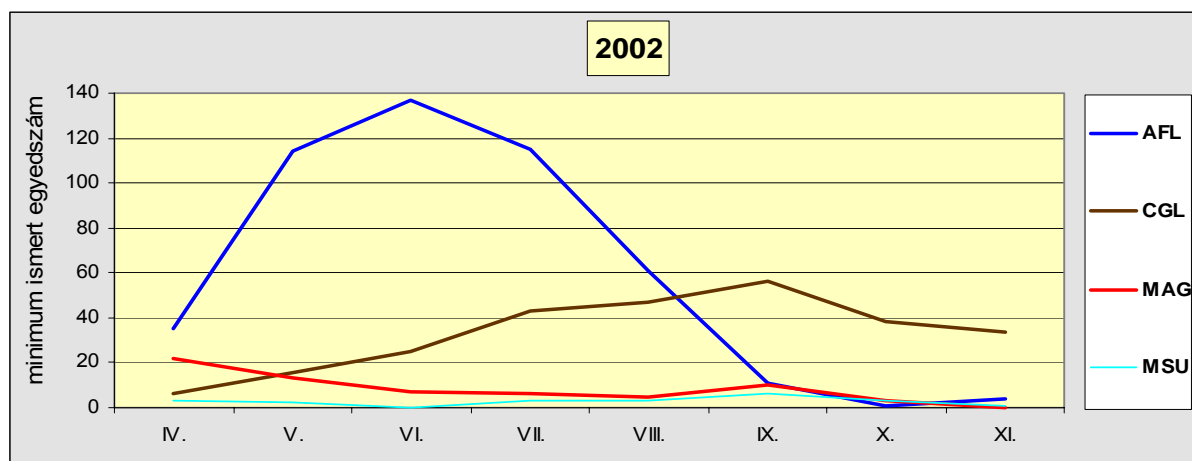
Augusztustól azonban fordul a kocka, és a csalitjáró pockok létszáma csökkenni, a sárganyakú erdeieger létszáma pedig nőni kezd. Hogy melyik volt kiváltója a másiknak, azt

nehéz lenne megmondani, 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 erdeiegek létszáma az év második felében töretlen dominanciát ér el, októberi csúcsot mutatva.

#### 5.2.2.2. A 2002-es év jellemzése

2002-ben az előző évi négy faj helyett gyakorlatilag két faj között dőlt el a dominanciaharc. Mint az 5.2.1.1. fejezetben is tárgyaltam, a sárganyakú erdeieger fölénye 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**).



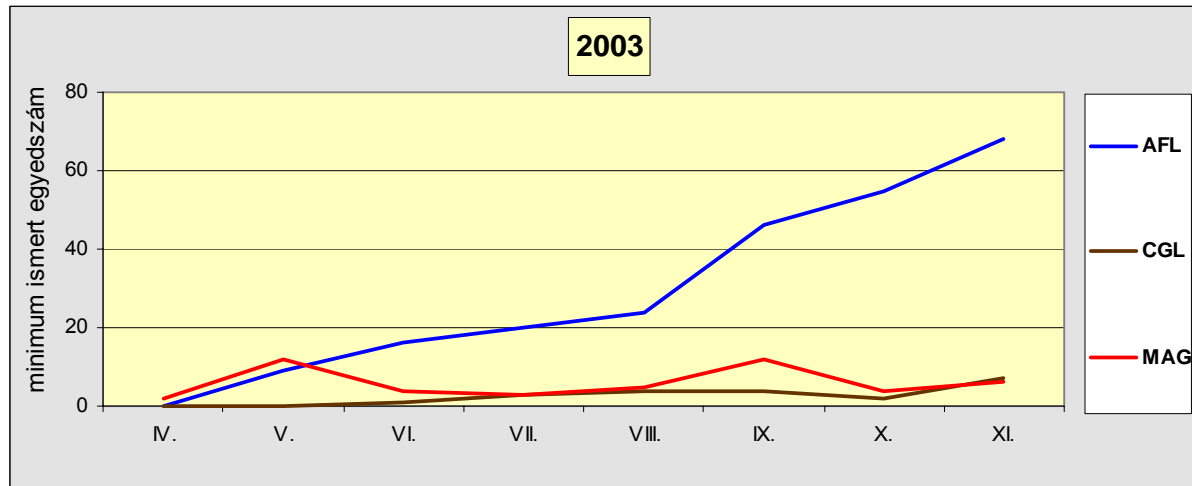
**25. ábra:** A 2002-es év domináns fajainak létszámváltozásai

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

#### 5.2.2.3. A 2003-es év jellemzése

Mint a **26. ábra** is mutatja a 2003-as év jelentősen eltért az előző kettőtől. A sárganyakú erdeieger egyeduralgó fajjá vált a területen, rá a közösség egyik faja sem tudott nyomást gyakorolni. A faj előző évekhez képest lassú üteműnek mondható

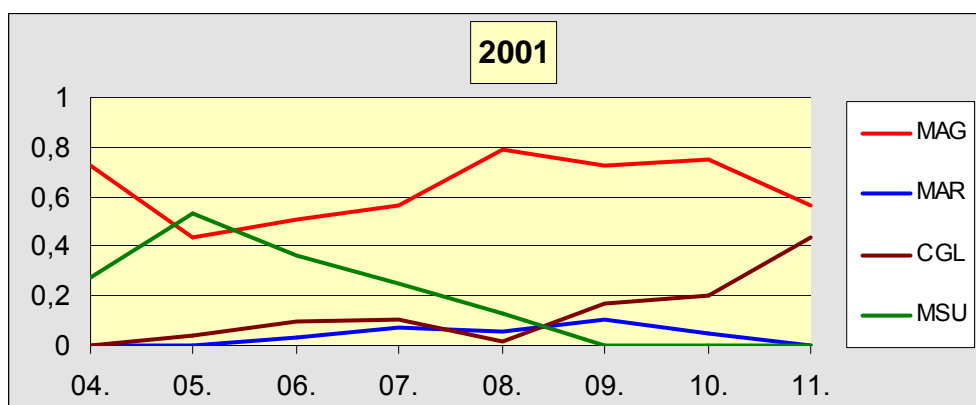
létszámgyarapodása, illetve az éves fogások alacsony száma azonban rámutat, hogy az egész közösség számára kedvezőtlen körülmények jellemezték az évet.



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

### 5.2.3. 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 a következő fejezet ezt az évet elemzi.



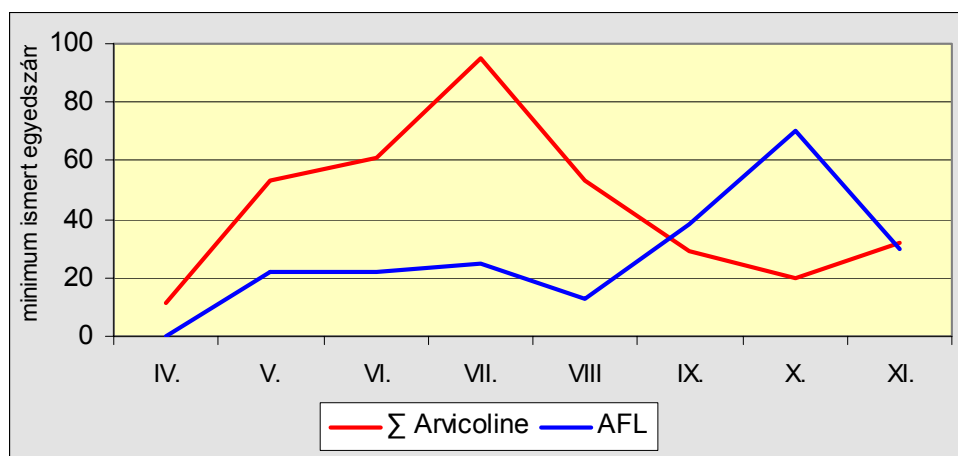
27. ábra: A négy pocokfaj relatív gyakorisága 2001-ben

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).

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 csalitjáró pocok- és a közönséges földipocok populáció uralja a területet, míg az év második felében utóbbi helyét a vöröshátú erdepocok foglalják el. A csalitjáró pocok dominanciája mindeközben megmarad a területen.

Végül pedig érdemes a négy pocok faj együttes hatását szembeállítani a terület másik domináns taxonjának (*Murinae*) egyetlen képviselőjével, a sárganyakú erdeiegerrel. A 28. ábra rávilágít arra az összefüggésre, ami a sárganyakú erdeieger populáció szemszögéből nézve legközelebb áll a valósághoz: a négy pocok faj 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.

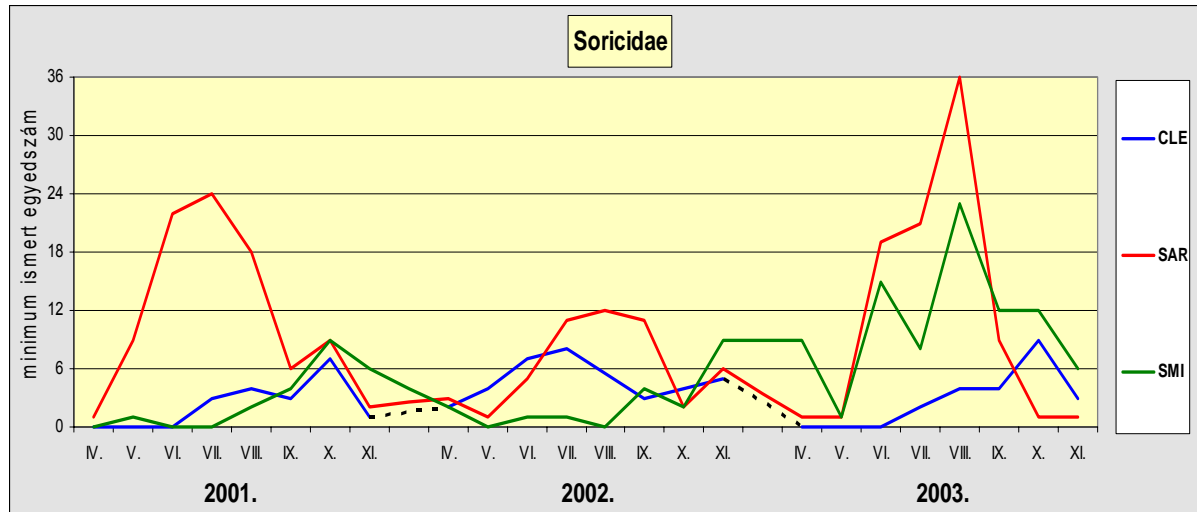


28. ábra: MNA-értékek alakulása az *Arvicolinae* alcsalád és az *Apodemus flavicollis* viszonylatában, 2001-ben

#### 5.2.4. A cickányfajok populációdinamikai trendjei

A vizsgált kisemlős közösség jellegzetes fajai közt a rovarévők néhány képviselője is stabil egyedszámú populációkkal volt jelen mintaterületünkön. Az *Insectivora* rend képviselőjében négy cickányfajt regisztrálhattunk. A mindössze két alkalommal megfogott

közösséges vízcikányt nem számolva azonban három cickányfaj állandó jelenléte jellemezte a közösséget. A három populáció egyedszám változásait a **29. ábra** mutatja.



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

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 évnek 2002 bizonyult, illetve a 2003-as évet tekinthettük a legkedvezőtlenebbnek, addig az erdei cickány esetében ez éppen fordítva alakult.

### 5.3. 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 rovarévó cickányok esetében csak a gravid vagy laktáló nőtények 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.

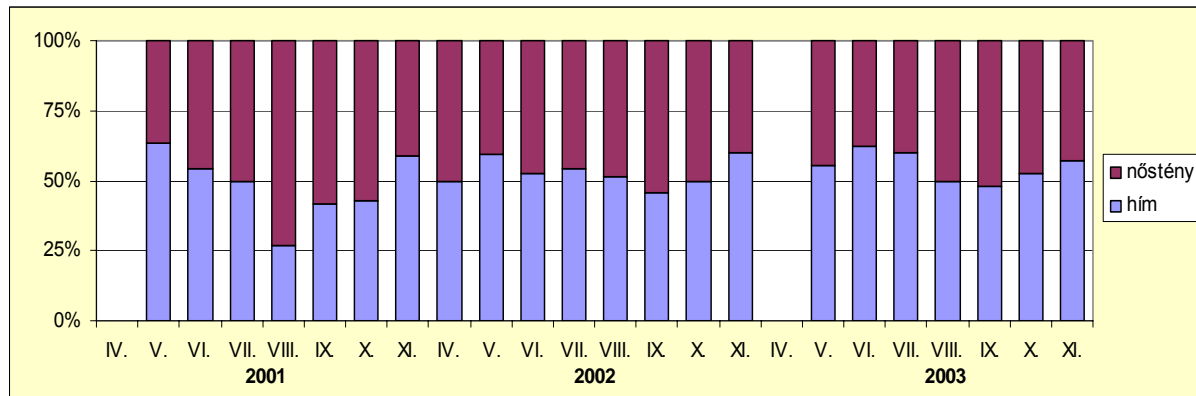
Nem kötődik szervesen a fejezethez, mégis ezek mellett tárgyalom az állatok testtömegének szezonális alakulását, mely fontos mutatója az egyedek jólétének, rámutatva az aktuális időszakban a környezet nyújtotta körülményekre. Az egyes egyedek esetében mért adatokat havonta átlagoltam, kiküszöbölve ezzel 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.

#### 5.3.1. A populációk ivari megoszlása

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

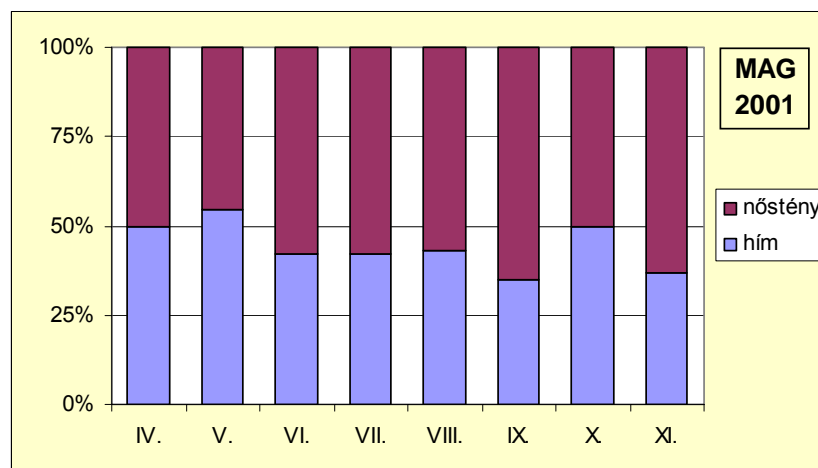
A legnagyobb számban kézrekerült sárganyakú erdei egér esetében az ivararány kiegyenlítettnek volt mondható. (Természetesen minél kisebb az adott hónapban megfogott egyedek száma, annál nagyobb a minta hibája.) A **30. ábra** is alátámasztja a fentieket, látható, hogy az alacsony egyedszámmal jellemezhető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





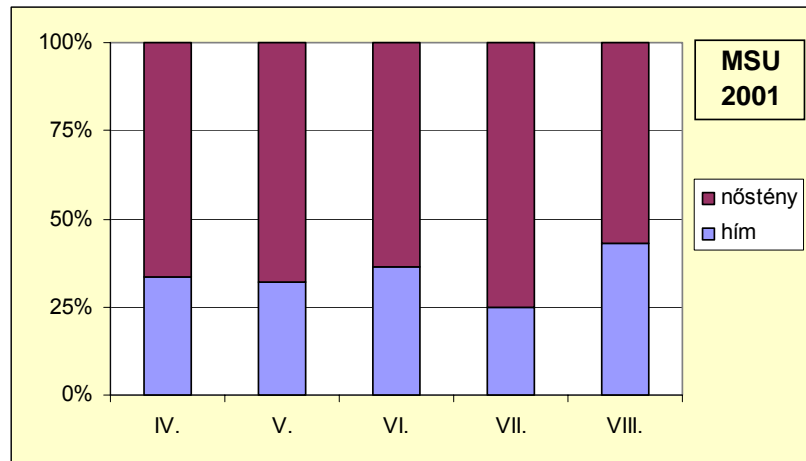
30. ábra: A sárganyakú erdeiegér ivararány változása a 3 éves vizsgálati időszakban

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



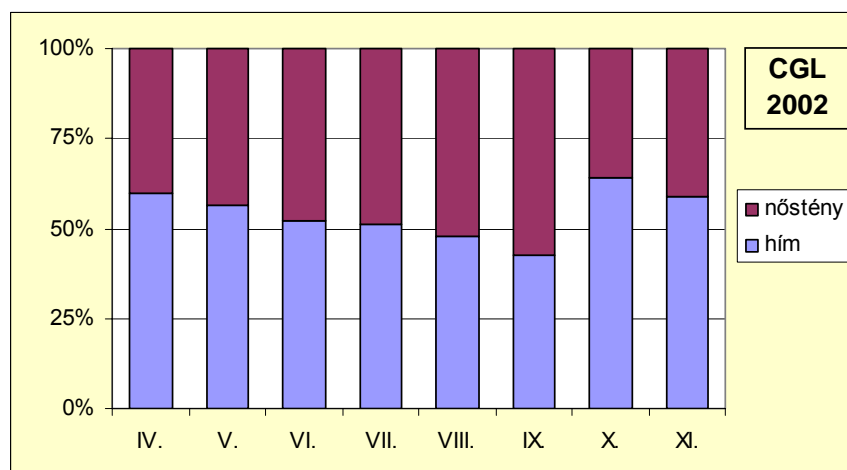
31. ábra: A csalitjáró pocok ivararány változásai 2001-ben

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

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.

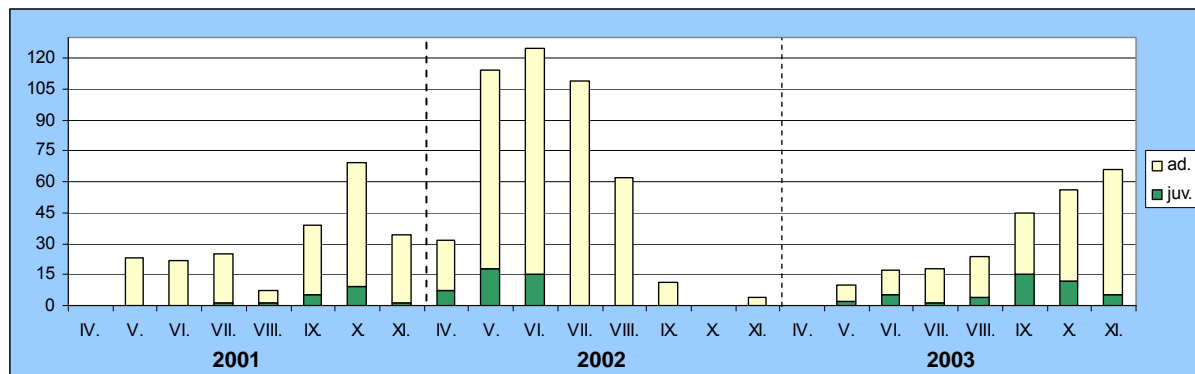


**33. ábra:** A vöröshátú erdeipocok ivararány változásai 2002-ben

### 5.3.2. A sárganyakú erdeieger populáció korösszetételének vizsgálata

A kisemlős fajok esetében csapdázásos vizsgálatok alapján két korcsoport különíthető el. A már önállóan táplálkozó fiatal (subadult) példányok rövid idő alatt eléri 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.



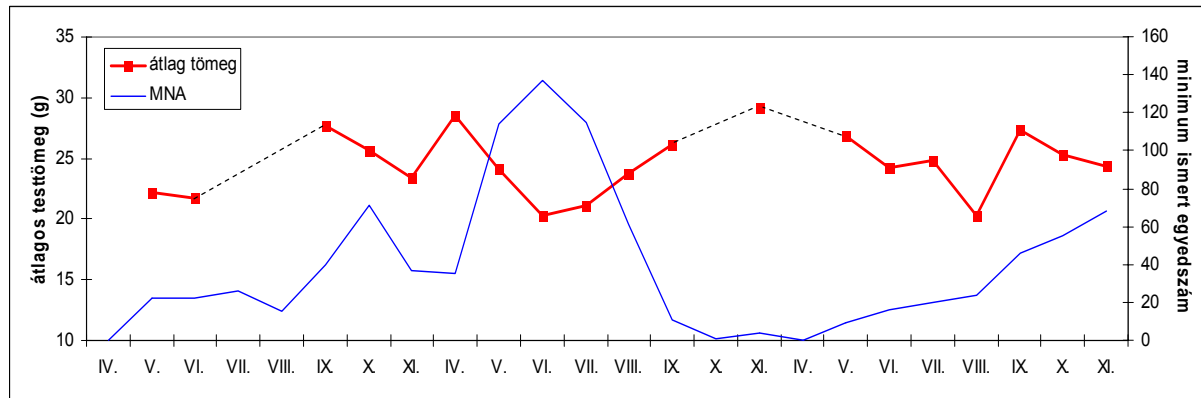
**34. ábra:** A sárganyakú erdeiegyér havi fogásszámai a két korcsoport megoszlása szerint

A grafikonon jól látható, hogy a három év eltérő populációdinamikai trendje a korcsoportok arányában is megmutatkozott. A sárganyakú erdeiegyér 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 kiegyenlítettnek mutatkozott.

### 5.3.3. 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, mely tavasztól őszig nő, majd az év második felében fokozatosan csökken. A másik faktor a populáció mérete, illetve természetesen a kompetitor fajok egyedszámai. A két tényező közül az adott faj saját populációjának egyedszáma

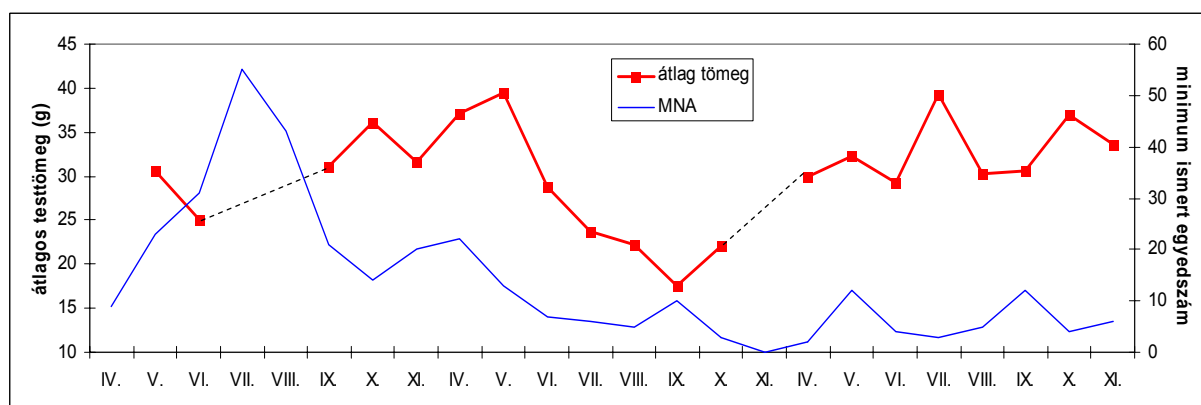
bizonyult a testtömeget legmarkánsabban befolyásoló faktornak. A sárganyakú erdeiegér havi átlagos testtömeg értékeit ábrázoltam az idő függvényében (35. ábra).



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

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 (5.6. fejezet), így a kevésbé optimális élettereket is elfoglalják, amelyek kisebb táplálékkinálatot jelentenek.

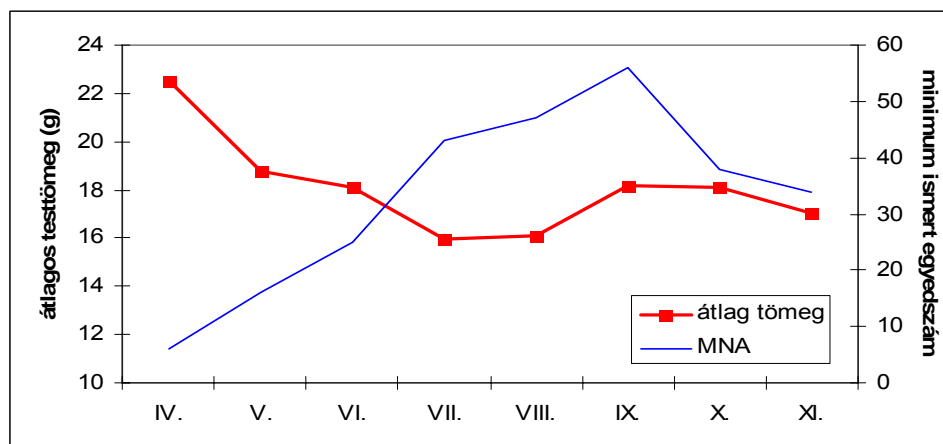
Hasonló megállapítások vonhatók le a csalitjáromocok esetében, melynek testtömeg értékeit a 36. ábrán tüntettem fel. Fontos különbség azonban, hogy a kompetitor fajok egyedszám változása markánsabban megmutatkozik az egyedek testtömegének alakulásában, mint a sárganyakú erdeiegér esetében.



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

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 erdeiegér 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 erdeiegek 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, mely fordított arányban állt az egyedek testtömegével. Az év végén aztán a környezet eltartóképességének korlátai miatt ismételen csökkenés volt tapasztalható a testtömeg értékek alakulásában.



**37. ábra:** A vöröshátú erdeipocok testtömeg értékeinek havi változásai

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 alakulására. Mindemellett a táplálék mennyisége is felléphet korlátozó tényezőként, de ez általában csak a késő őszi, téli hónapokban jelentkezik.

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, melyek vizsgálata további kutatómunkát igényel a jövőben.

#### 5.4. A kisméltóság 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, Statisztika, Capture, Mark, Estimate, Brownie, stb.) használatával olyan összefüggéseket tárhatunk fel, melyek 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 kisméltóság szabályozásának háttérben álló tényezők meghatározása, jellemzése.

##### 5.4.1. A populációk létszámbecslése zárt populációs modellekkel

A populációk létszámának jellemzéséhez az ún. „minimum ismert egyedszámot” (MNA) használtam (5.2. fejezet), mely 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 populációmérethez képest.

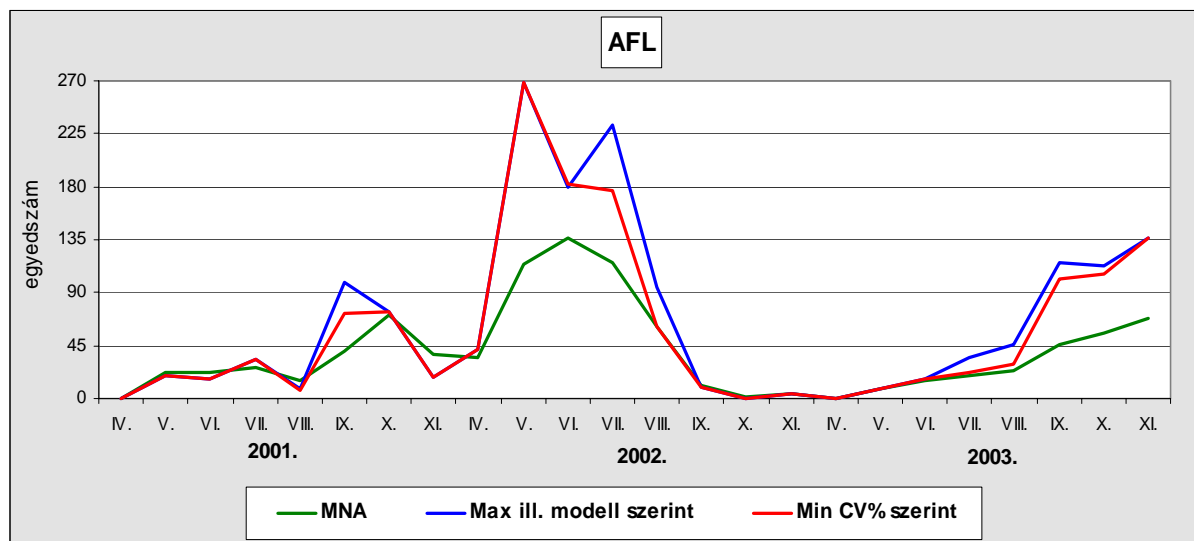
Az OTIS *et al.*(1978) féle zárt populációs modellek „zártasága” abban rejlik, hogy az egyes mintavételi időszakok alatt (esetemben pl. a havi becsült egyedszám számításakor a hónap egyes csapdázási napjai között) zártnak tekintik a populációt, azaz feltételezi, hogy ezen időszak alatt be-, illetve elvándorlások 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 populációméretek 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 fogásszámait, illetve visszafogási aránya megfelelően magasak voltak ehhez.

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

#### 5.4.1.1. *Apodemus flavicollis*



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

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

A sárganyakú erdeiegér 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. A modellszelekció részletes adatait a függelék **1. táblázata** mutatja be.

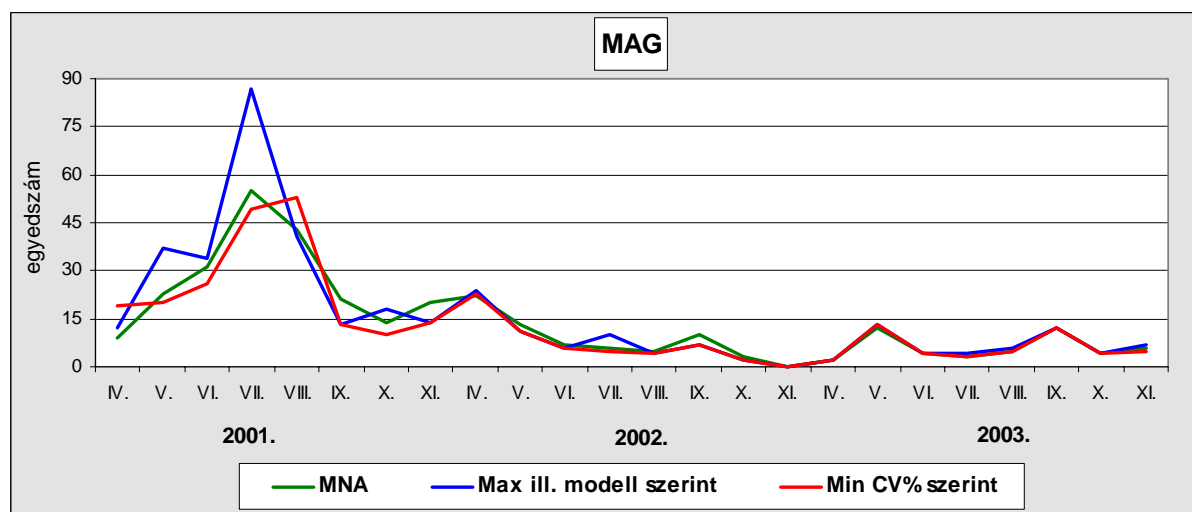
A legjobban illeszkedő modellek alapján 40-, míg a legkisebb hibaszázalékú eredményt adó (min. CV%) modellek alapján 36%-ban voltak korábban számított MNA

értékeim alulkalkuláltak a valós populációméretkezh 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.

#### 5.4.1.2. *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 egyedszámára vonatkozóan. A faj 2002-es degradációja ellenére is olyan állománya élt mintaterületünkön, melynek adatai mindhárom vizsgálati évben alkalmasnak bizonyultak a zárt populációs modellekkel történő létszámbecslések elvégzésére. Eredményünket a **39. ábra** mutatja be.



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

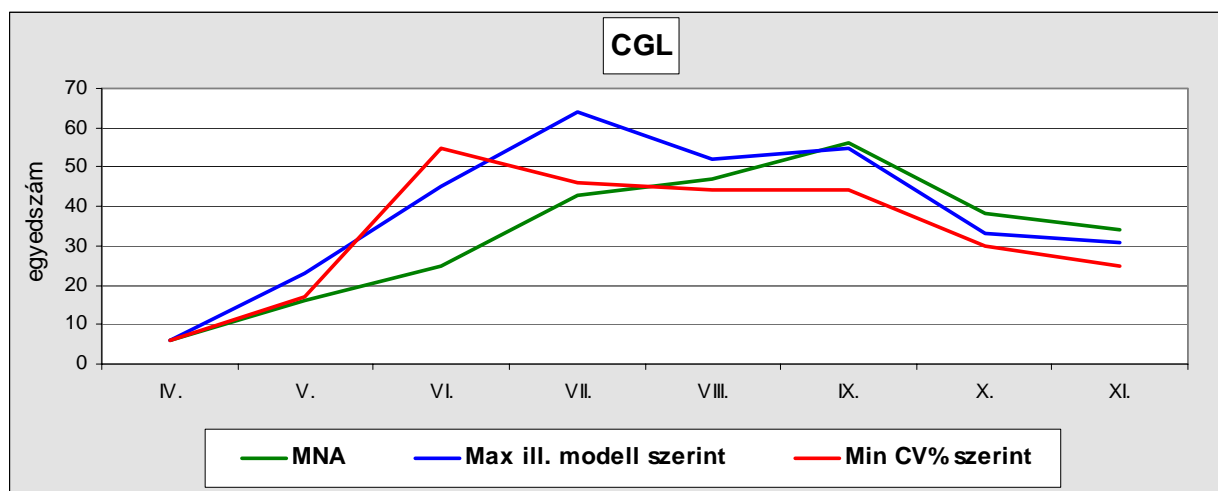
Megállapítható, hogy a populáció alacsony havi egyedszám értékei esetében a modellek azonos, vagy közeli értéket becsültek a minimum ismert egyedszámhoz képest, a létszám növekedésével azonban nőtt a becslések és számított MNA-értékek közti különbség. A modell alapján tehát 2001 nyarán a mintaterületen élő csaltjáró 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 felülreprezentáltak bizonyultak 7%-al, amely eredmény feltételezhetően a 2002-2003-as tartósan alacsony populáció-létszámnak tudható be. A modellszelekció részletes eredményeit a függelék **2. táblázata** ismerteti.

#### 5.4.1.3. *Clethrionomys glareolus*

A hároméves vizsgálati időszakot tekintve a vöröshátú erdeipocok össz-fogásszámában megelőzte a csaltíjáró pockot, így a közösség második legtöbbet fogott fajának 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 becslő-modellek alkalmazását adataim nem tették lehetővé, így az alábbiakban csak a 2002-es év egyedszám értékeit vizsgálom.



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

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 (a modellszelekció részletes eredményeit a

függelék **3. táblázata** ismerteti). Amennyiben tehát elfogadjuk a legjobban illeszkedő modellek eredményét, megállapítható, hogy a vöröshátú erdei pocok populáció létszáma nem szeptemberben, hanem már júliusban elérte maximumát.

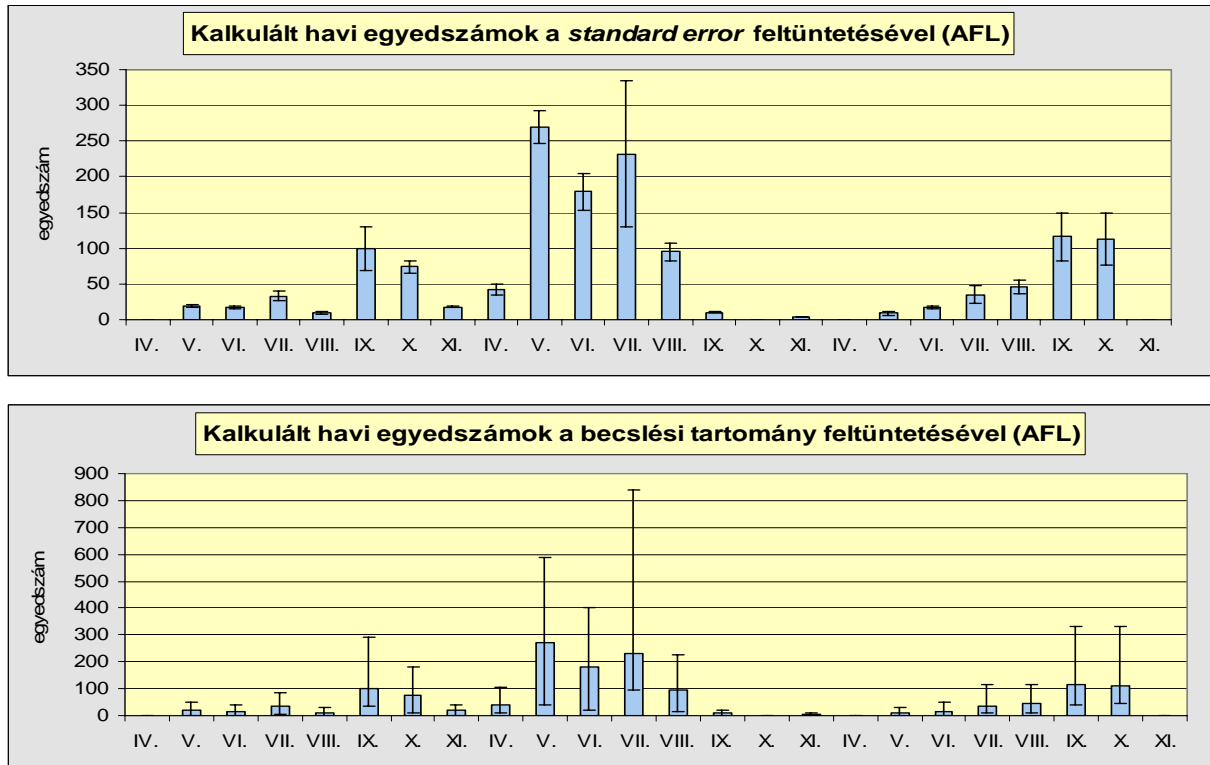
#### 5.4.1.4. A zárt populációs modellek értékelése

A többváltozós adatfeltáró módszerek a legkülönbözőbb kutatási területeken alkalmazhatóak, de a feltárt eredmény valóságúsége a vizsgált adatok jellegétől függően igen eltérő lehet. Fontos tehát megvizsgálunk, 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.

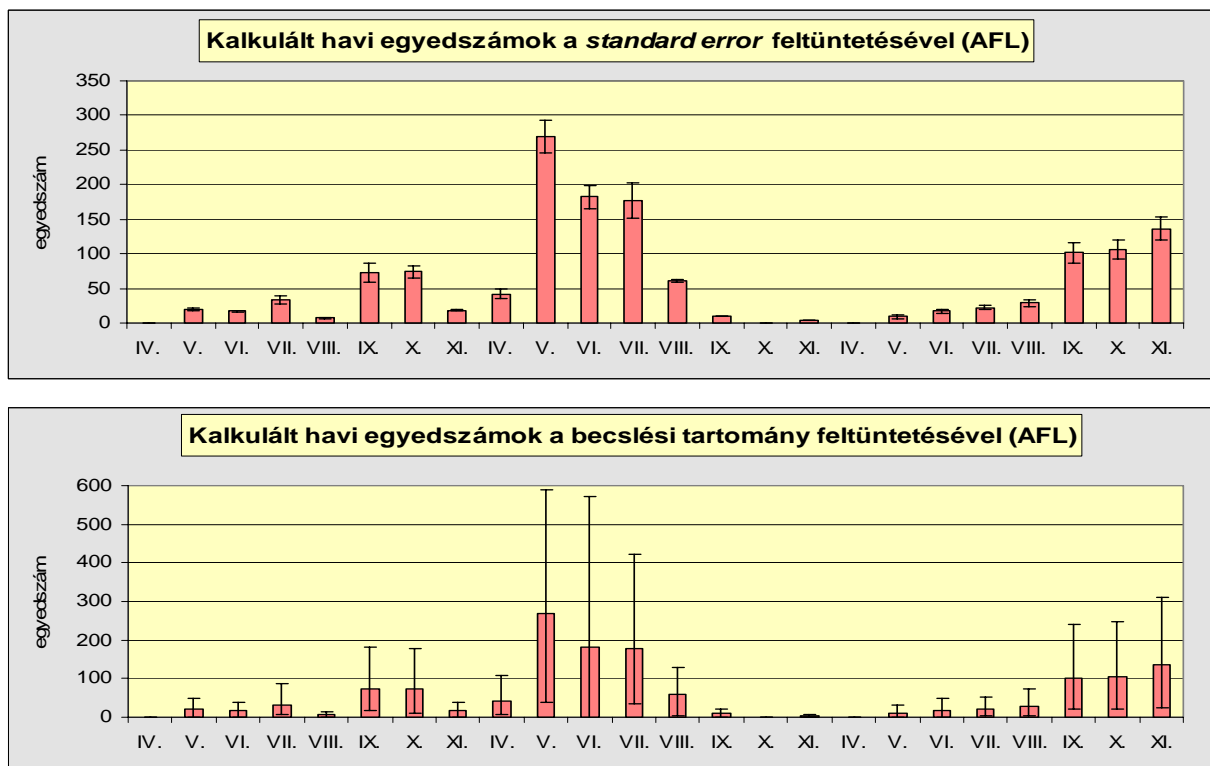
A **41. ábra** jól szemlélteti, hogy sok esetben a legjobb illeszkedésű modellek igen magas hibaszázalékkal (*standard error*) kalkulálnak. A modell, a kalkulált érték feltüntetése mellett megjelöli azt a tartományt, mely 95%-os konfidencia intervallum esetén érvényes. Számos esetben a legjobb illeszkedés 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 valóságú adatok nyerésére, mint a legjobb illeszkedés módszere.

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



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



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

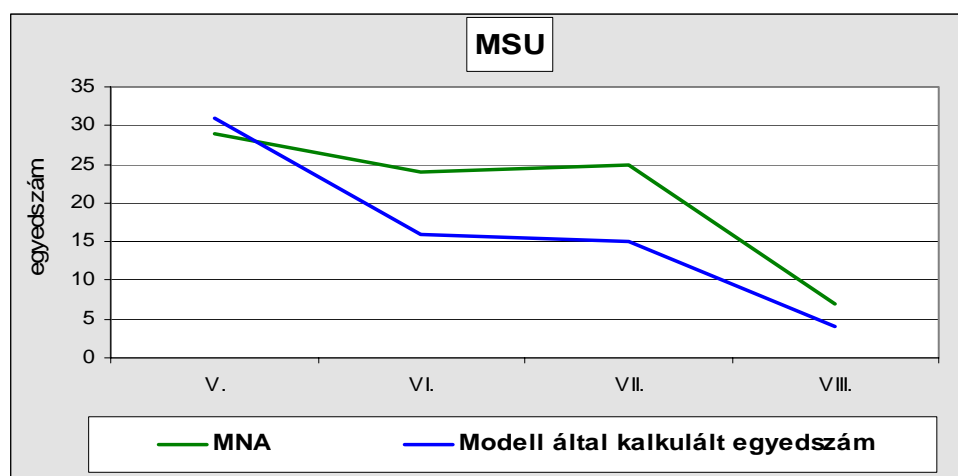
A probléma kiküszöbölésére azt a módszert alkalmaztam, hogy ezeket az egyedeket úgy tüntetem fel az adatmátrixban, mint olyan példányt, amely az elhullás napján került utoljára kézbe, mégis élve elhagyta a csapdát. Ebben az esetben az érintett egyedeket az adott hónapban jelenlévő populáció részének tekintem a becslő, és pontosabb értéket kapunk. A módszernek elméleti létjogosultsága is van, hiszen egy adott hónapban megfogott egyedeket 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, melyek alacsonyabbak voltak az általam megjelölt állatok számánál (**3. táblázat**), amely világosan mutatja az eredmény alulreprezentáltságát.

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
<b>becsült pop. létszám</b>	<b>31</b>	<b>16</b>	<b>15</b>	<b>4</b>
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%

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

A kalkulált MNA-értékek és a becsült populációméret viszonyát a **43. ábra** szemlélteti. A grafikon jól mutatja a modell által kalkulált populációméret alulbecsült mivoltát.

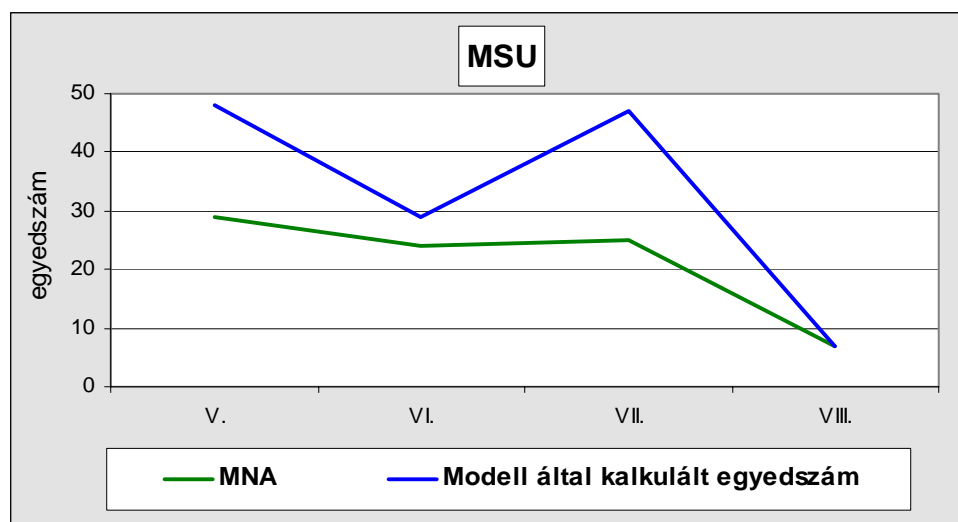


**43. ábra:** A *Microtus subterraneus* becsült- és számított egyedszám értékei 2001-ben

A fent tárgyalt korrekció elvégzése után kapott eredmények az irodalmi adatoknak megfelelő értékeket adnak (**4. táblázat**), melyek esetében a minimum ismert egyedszám értékénél 35%-nál bizonyultak magasabbnak (**44. ábra**).

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
<b>becsült pop. létszám</b>	<b>48</b>	<b>29</b>	<b>47</b>	<b>7</b>
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%

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



**44. ábra:** A *Microtus subterraneus* korrigált egyedszámbeclése- és számított MNA-értékei 2001-ben

Összefoglalva tehát a fejezet eredményeit, megállapítható, hogy a fogás-jelölés-visszafogás módszerrel történő kisemlős-csapdázás adatainak értékelésekor az OTIS-modellek jól alkalmazhatóak a populáció méretek beclésére, 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, un. vegyes sorozatokkal jellemezzük a populációk havi egyedszámait.

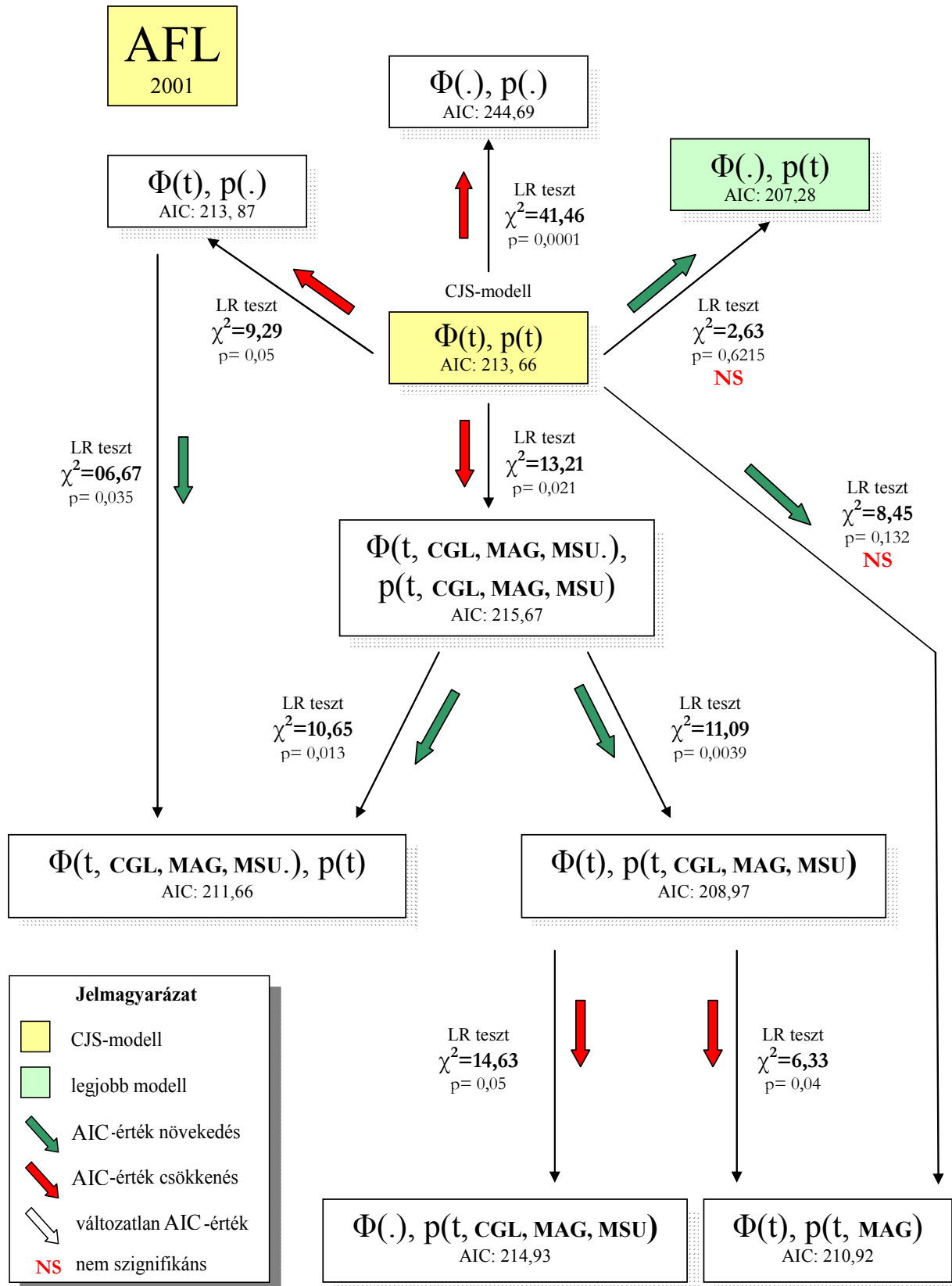
5.4.2. A populációk létszámváltozásaira ható tényezők vizsgálata nyílt populációs modellekkel

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, a melyet kifejezetten a vizsgált adathalmaz értékelésére hoztunk létre, és összehasonlításuk rámutat a populációk szabályozásában szerepet játszó hatások, folyamatok fontosságára.

Vizsgálataimat a CJS-modell számításával kezdem, mely a túlélési- ( $\Phi$ ), és fogási ( $p$ ) valószínűség változásait vizsgálja az idő függvényében, így a modell jó kiindulópontot jelent a hatásvizsgálat számára. Ezt követően a változók értékeléséve, illetve a fogási eredmények alapján feltételezhetően ható egyéb tényezők hozzáadásával újabb modelleket hozunk létre, melyek 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, mely 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. A modellek a túlélési valószínűség ( $\Phi$ ), a fogási valószínűség ( $p$ ), és a kompetitor fajok hatását (AFL, MAG, CGL, MSU) vizsgálják, különös tekintettel azok időben való változására, vagy éppen állandó mivoltára.

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

Vizsgálataimat a sárganyakú erdeiegeér 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 át-



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

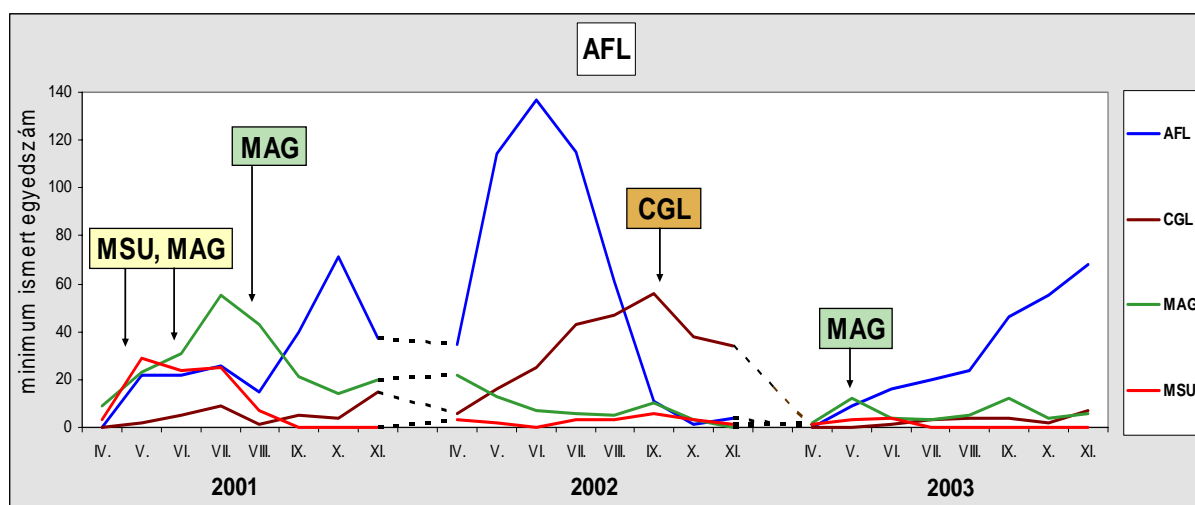
értékelődhet, az ellenétes irányú változások kiolthatják egymást, így nehezen értelmezhetővé válnak a folyamatok. A sárganyakú erdeiegér 2001-es évének nyílt populációs modellvizsgálatait a **45. ábra** ismerteti. A modellszelekció részletes számításait a függelék 2.1. fejezete ismerteti.

A modell eredménye alapján levonható legfontosabb következtetés, hogy a 2001-es év során a sárganyakú erdeiegér egyedeinek túlélésére nem volt kimutatható hatással a közösség többi faja, illetve ezen fajok populációinak egyedszáma. Ezt egyértelműen jelzi, hogy a túlélést ( $\Phi$ ) 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, melyek a fogási valószínűség változásait ezzel a faktorral modellezik.

A modellek összehasonlítása alapján a faj egyedeinek éves túlélése állandónak tekinthető, melyre 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.

A sárganyakú erdeiegérre ható, a modellek szempontjából releváns kompetíciós hatásokat a **46. ábra** mutatja be.



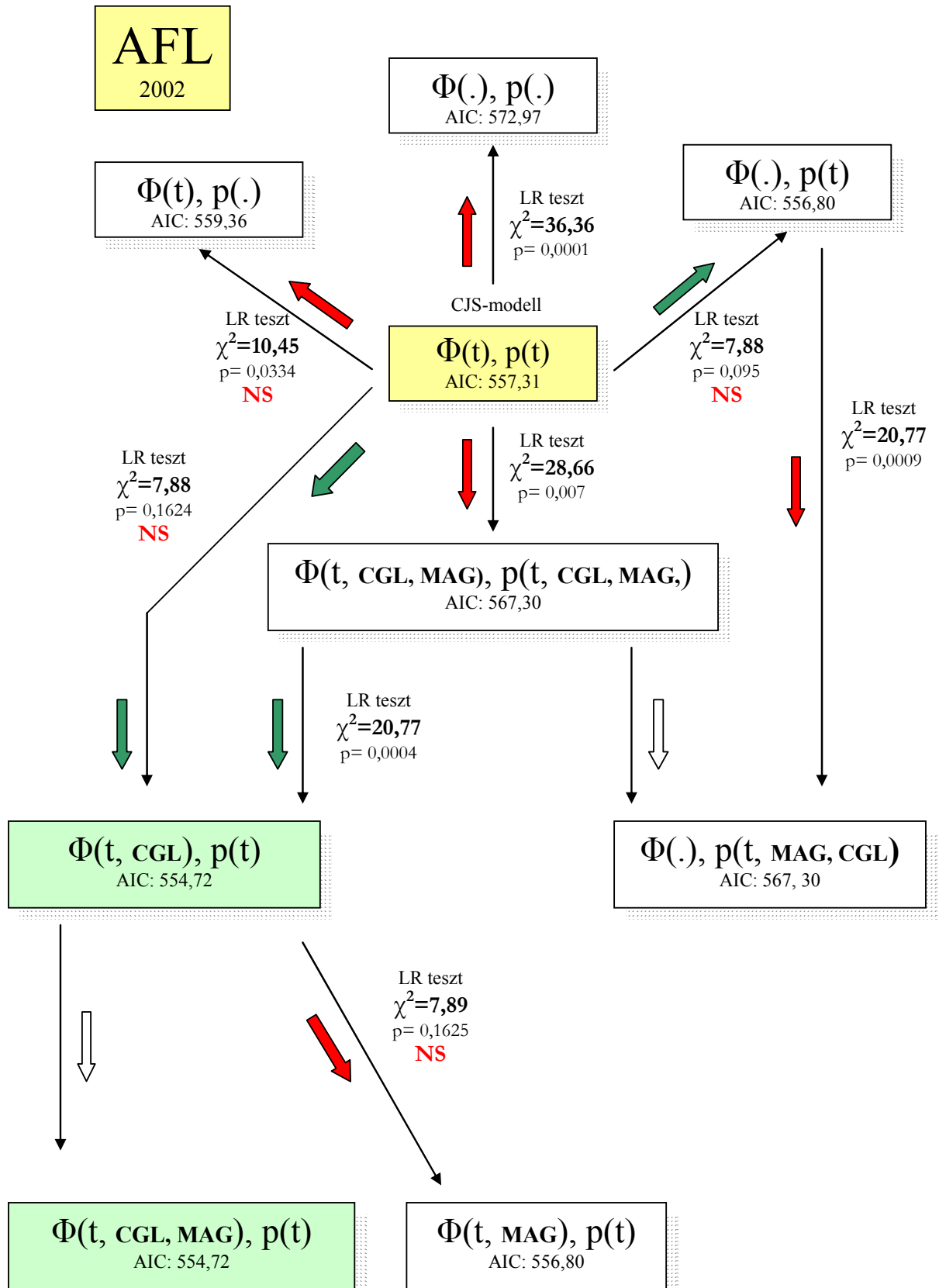
**46. ábra:** Az *Apodemus flavicollis* populációra ható erős kompetíciós hatások (2001-2003)



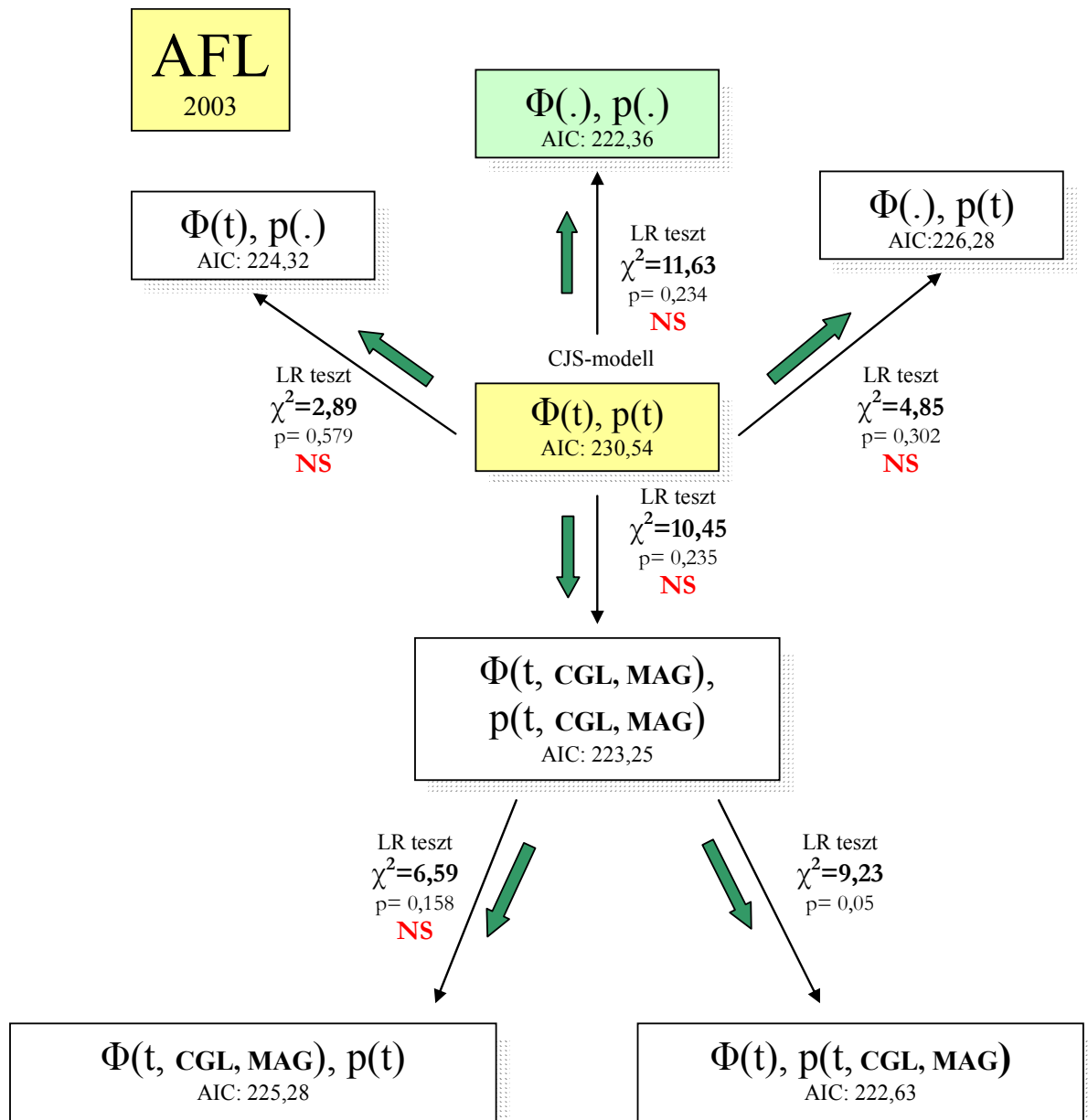
A következő vizsgálati évben 2001-es fölényét tovább növelve, a faj egyedszáma több mint duplájára emelkedett, az év első felében gyakorlatilag egyedüli meghatározó fajt adva a közösségnek. A nyár végén aztán a populáció szoros összefüggésben a vöröshátú erdeipocokok egyedszámának növekedésével összeomlott. Vajon mely faktorok okozták a fenti folyamatokat, mennyiben okolható a vöröshátú erdeipocokok 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 magas AIC-értékből következtethetünk. Kis mértékű AIC-értékbeli javulás figyelhető meg a túlélést éves szinten állandónak tekintő modell ( $\Phi(\cdot)$ ,  $p(t)$ ) számításakor, 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 erdeiegek 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, de még így is a CJS modellnél alacsonyabbnak bizonyult.

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 valószínűségre voltak hatással, amit a  $\Phi(t)$ ,  $p(t)$ , CGL, MAG, MSU modell AIC értéke jelez. A legrosszabb (legmagasabb) AIC-értékű modellnek ugyanakkor a CJS-modell bizonyult, mely szintén arra utal, hogy a sárganyakú erdeiegekre  $\Phi$  és  $p$  értékei közel nem változtak jelentősen a 2003-as év során.



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



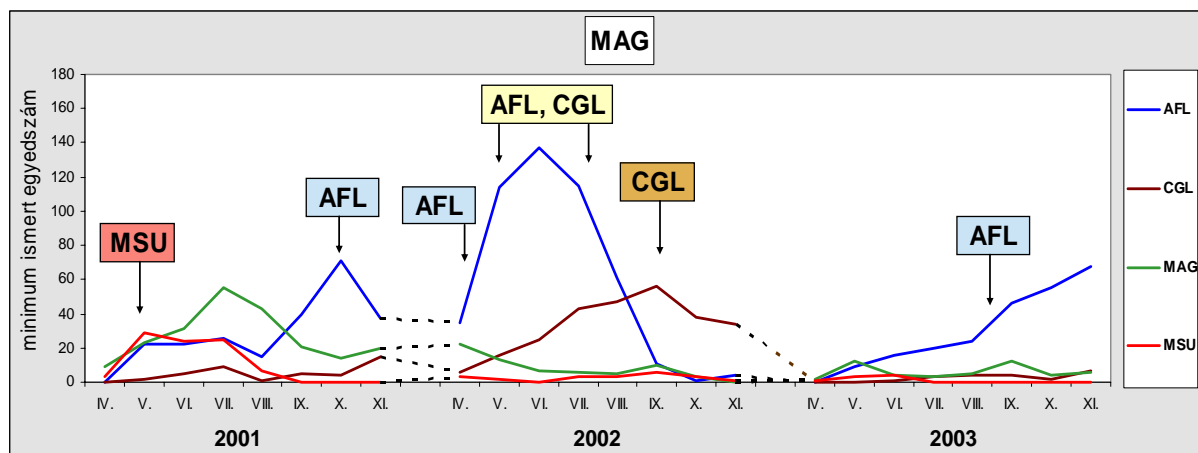
**48. ábra:** Az *Apodemus flavicollisra* 2003-ban ható létszámszabályozó faktorok vizsgálata nyílt populációs modellekkel (jelmagyarázat a 45. ábrán)

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 (részletes adatok a függelék 2.1. fejezetében található), 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.

#### 5.4.2.2. Az *Microtus agrestis* populáció létszámváltozásainak hátterében álló faktorok vizsgálata

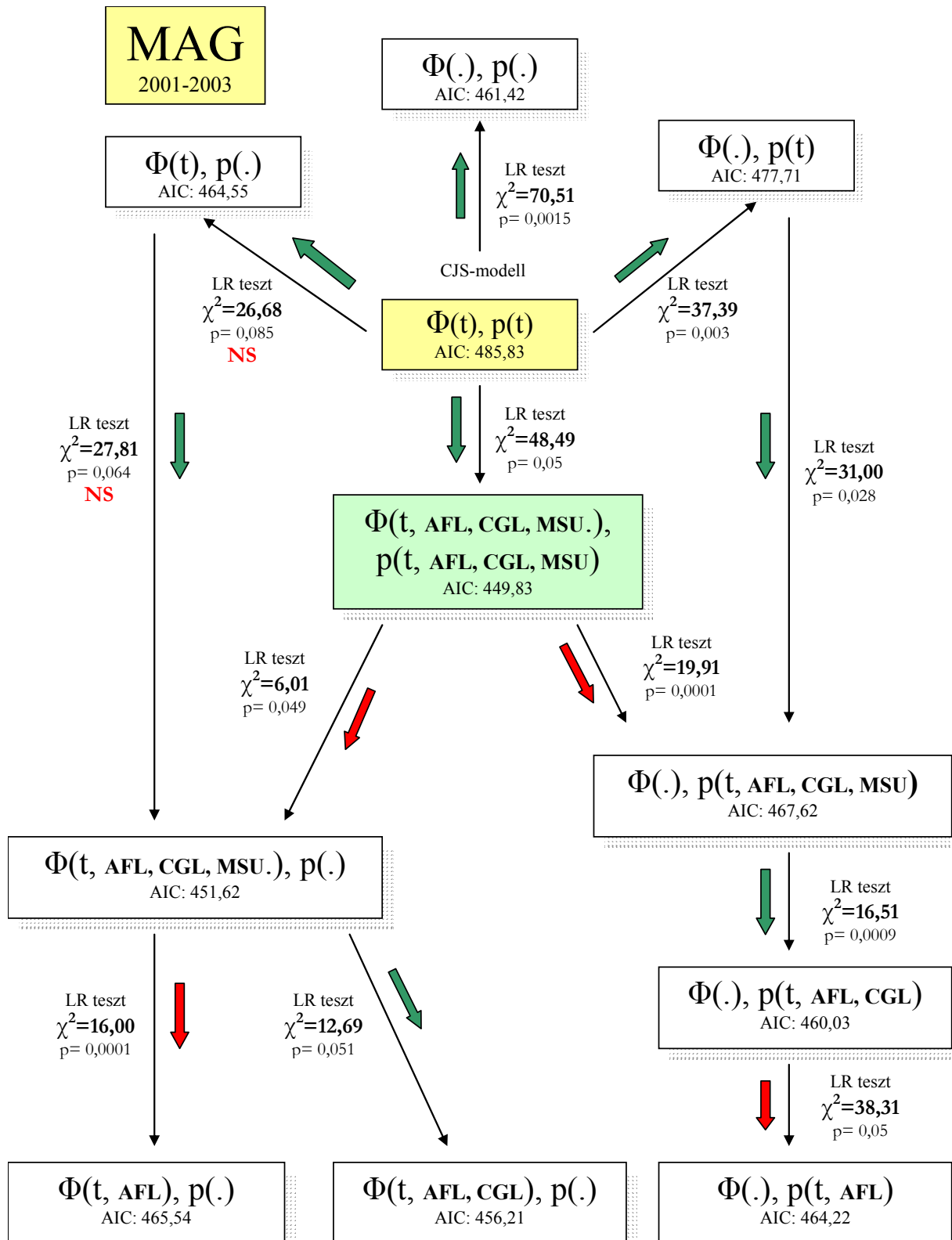
A csalitjáró pocokra ható faktorok vizsgálata esetében is elkészítettem a nyílt populációs modelleket. Vizsgálataimat éves bontásban, illetve a három év összesítésében is elkészítettem. A modellekbe beépített populációs hatásokat a **49. ábrán** szereplő értékek alapján állapítottam meg.



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

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 táblázatait 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, melyek a három faj közül kiemelnek egyet-egyét. A vizsgálatok eredménye azt mutatta, hogy mindhárom faj együttes

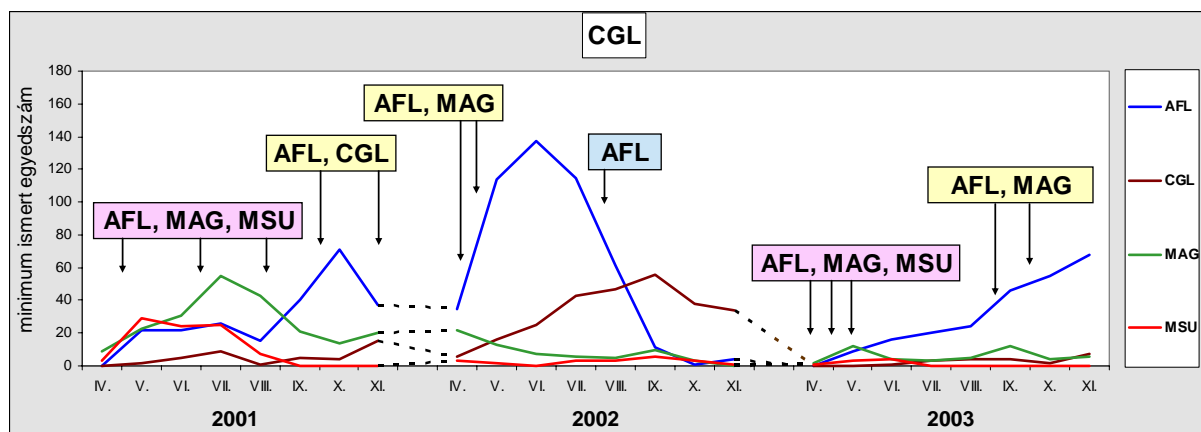


50. ábra: A *Microtus agrestis*re ható létszámszabályozó faktorok vizsgálata nyílt populációs modellekkel 2001-2003-ig (jelmagyarázat a 45. ábrán)

hatása írja le legmegfelelőbben a csaltijáró pocok túlélését, míg a fogási valószínűsége legmarkánsabban a CGL, AFL fajok hatnak. A nyílt populációs modellek tehát statisztikailag igazolt választ adtak arra kérdésre, hogy milyen tényezők állhatnak a csaltijáró pocok populáció létszámdinamikai változásainak hátterében.

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

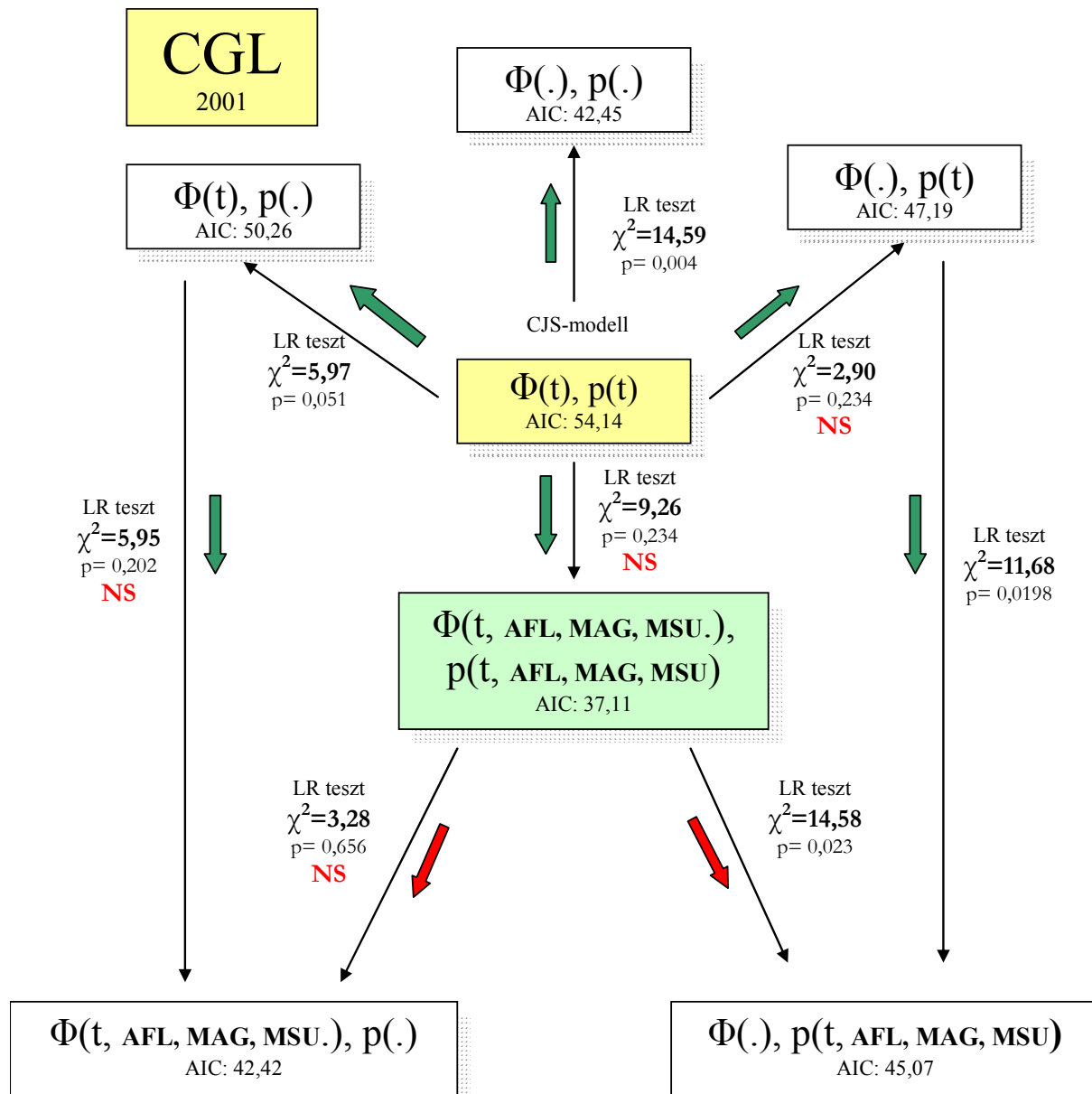
A csaltijáró pocokkal ellentétben a vöröshátú erdeipocok esetében jelentős különbség mutatkozott a három év nyílt populációs modellekkel való vizsgálatában. Mint a fajra ható versenytársak jelentette hatásokat ábrázoló **51. ábra** is jól mutatja, a 2001-es és 2003-as évek esetében erős kompetíciós nyomás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



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

Elsőként megvizsgáltam tehát a 2001-es és 2003-as év szabályozásában szerepet játszó faktorokat, amelyek vizsgálata hasonló eredményt hozott. Jelen fejezetben a 2001-es év modelljét ismertetem (a részletes vizsgálati adatokat a függelék 2.1. fejezete tartalmazza)

A 2001-es év adatainak elemzése során a fajra ható tényezők közül a három kompetitor faj (AFL, MAG, MSU) hatása bizonyult a legmeghatározóbbnak (**52. ábra**), melyre a legkisebb AIC-értékű  $\Phi(t, \text{AFL}, \text{MAG}, \text{MSU})$ ,  $p(t, \text{AFL}, \text{MAG}, \text{MSU})$  modell világított rá. Hasonló eredményt hozott a 2003-as év adatainak feldolgozása is (függelék 2.1. fejezet).

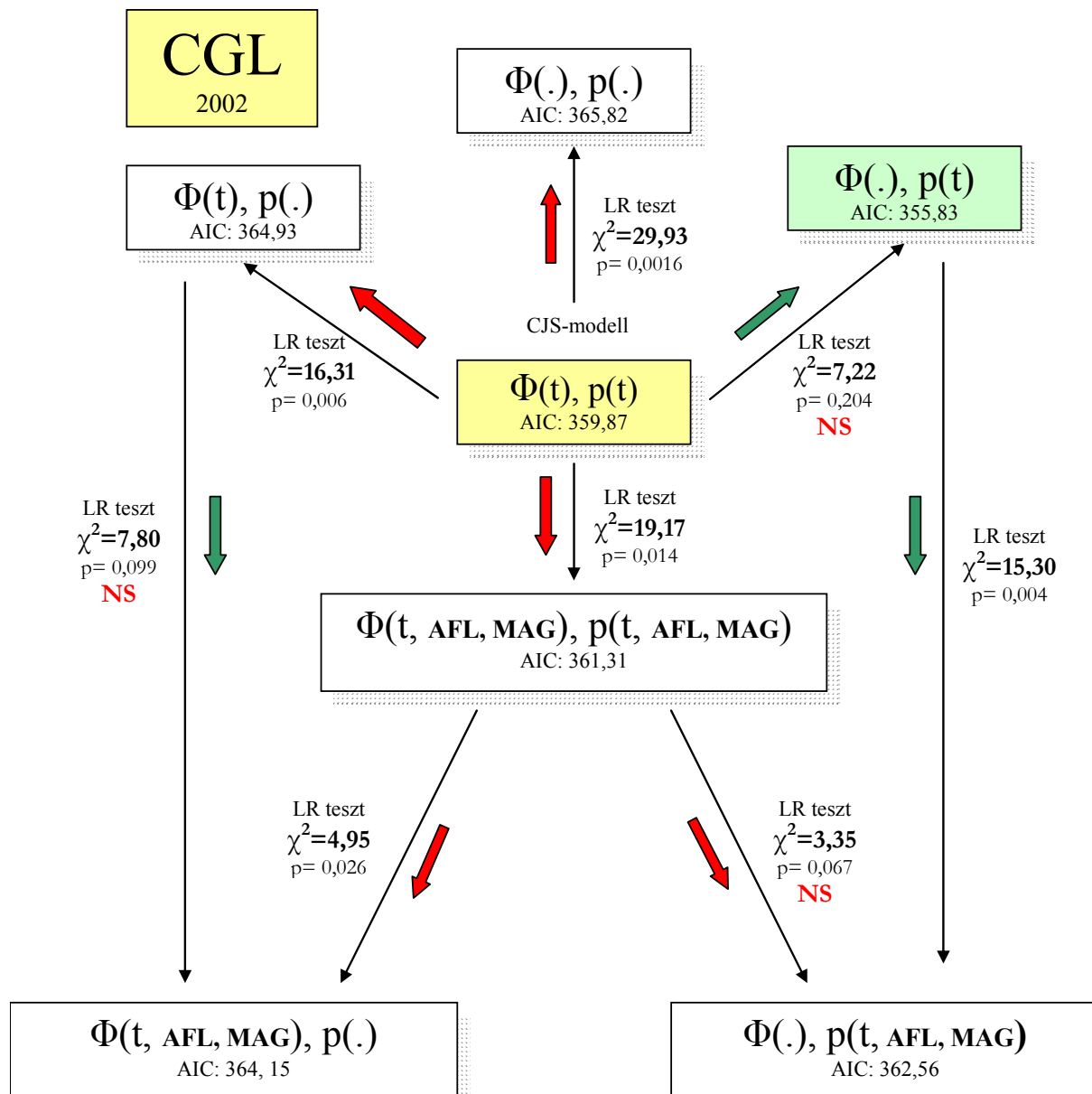


52. ábra: A *Clethrionomys glareolus*ra ható létszámszabályozó faktorok vizsgálata nyílt populációs modellekkel 2001-ben (jelmagyarázat a 45. ábrán)

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 erdei pocokra ható faktorok megegyeznek abban az esetben, ha létszám tekintetében nem különül el jelentősen a közösség többi fájától.

A 2002-es évben azonban a létszám jelentős emelkedését tapasztalhattam, a vöröshátú erdei pocok populáció az előző évi létszámhoz képest közel tízszeresére duzzadt, az őszi

időszakban maga mögé utasítva a közösség összes fajának létszámát. Érthető módon, ebben az évben már nem jelentett erős szabályozó tényezőt a többi faj, sem az egyedek túlélésére, sem pedig fogási valószínűségekre (**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.



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



#### 5.4.2.4. 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 kisemlősök terepen történő adat-felvételezése két korcsoport elkülönítését teszi lehetővé, így esetemben 4 csoport kontextusában 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.

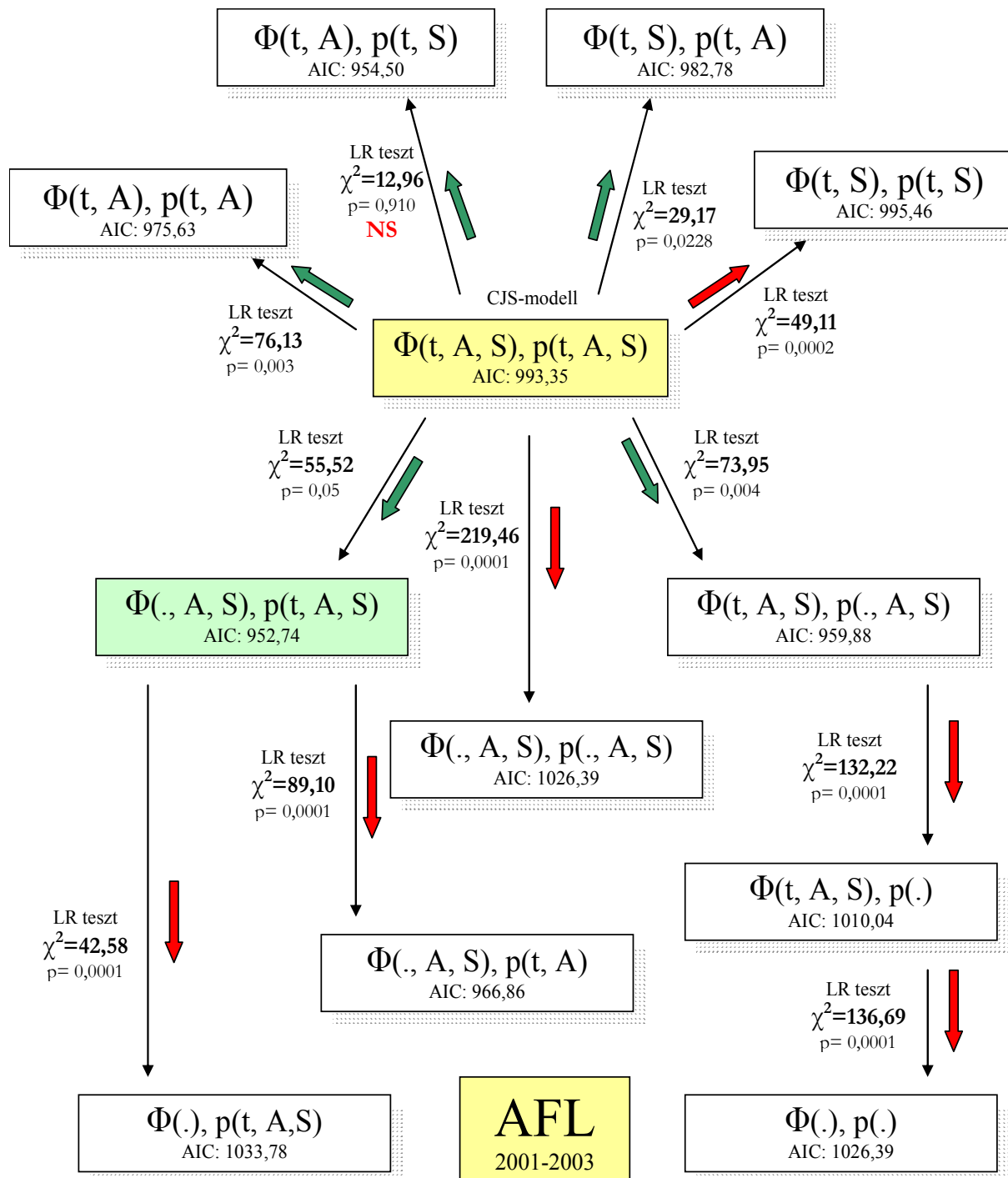
A fent említett négy kor-ivar csoport illetve a fogási és túlélési valószínűség kombinálásával több mint 60 modellt hozhatunk létre. A túlélési és fogási valószínűség egyaránt lehet:

- 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. 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 egyes évek önálló eredményeit a függelék 2.2. fejezetében tüntettem fel.



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

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  $\Phi(t, \mathbf{A}, \mathbf{S})$ ,  $p(t, \mathbf{A}, \mathbf{S})$  modell jelenti.

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

Megállapíthatjuk tehát, hogy a vizsgált sárganyakú erdeiégér 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.

## 5.5. 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.

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

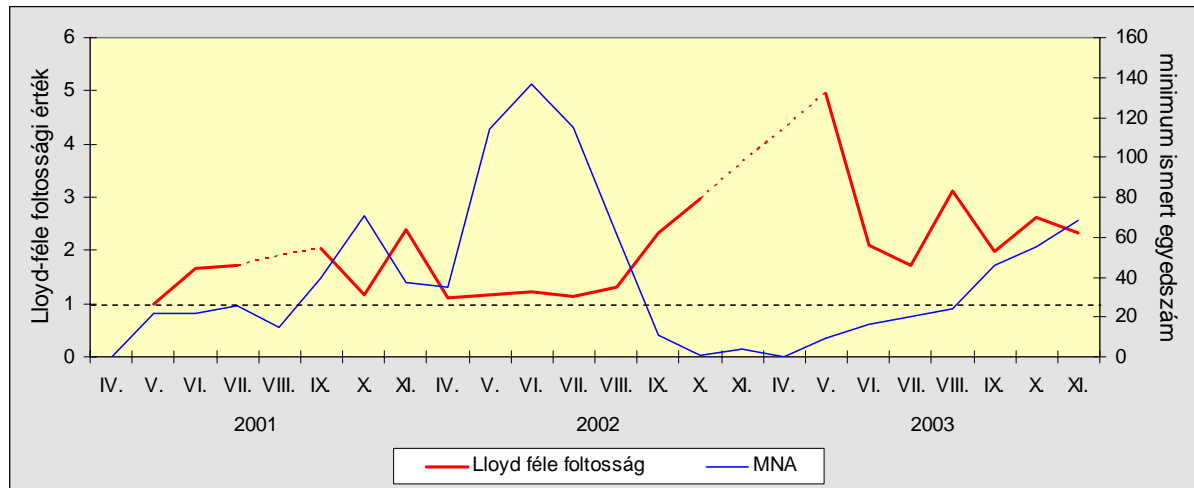
A kisméretű-ökológiai vizsgálatok során jól alkalmazható Lloyd-féle foltossági index az egyes fajok egyedeinek aggregáltságát jellemzi. Ha értéke 1-nél nagyobb, a populáció egyedei aggregáltságot mutatnak, az 1-nél kisebb érték szegregáltságra utal. Ha az érték 1, vagy egyhez közeli, az egyedek eloszlása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

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

#### 5.5.1.1. A sárganyakú erdeieger szétterjedésének vizsgálata

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

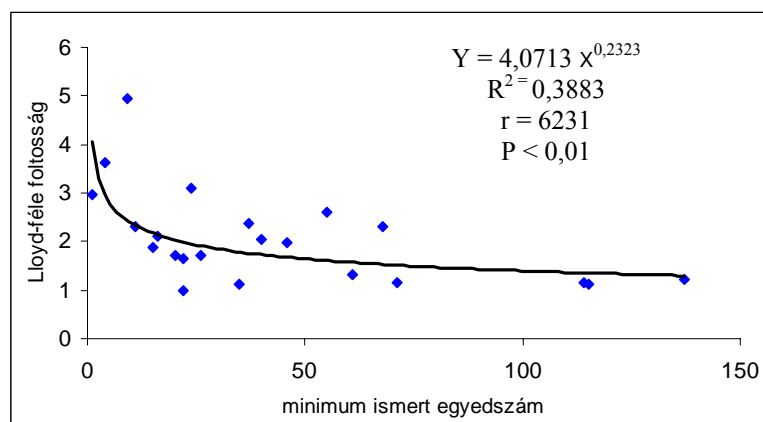
A foltossági értékek legszorosabb összefüggést az egyedszám értékekkel mutattak, ezért az alábbiakban a számított Lloyd-féle foltossági értékeket grafikus ábrázolása során feltüntettem az adott hónap MNA-értékeit is. Az **55. ábra** egyértelműen jelzi, hogy a faj alacsony egyedszám értékei esetén az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



**55. ábra:** Az *Apodemus flavicollis* Lloyd-féle foltossági értékeinek alakulása az egyedszám függvényében (a piros szaggatott vonal feltételezett értékeket jelöl, a fekete szaggatott vonal a Lloyd index 1-es értékét mutatja)

A tömörülési trend egyértelműen jelzi, hogy alacsony populáció-létszám esetén az egyedek keresik egymás társaságát, 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.

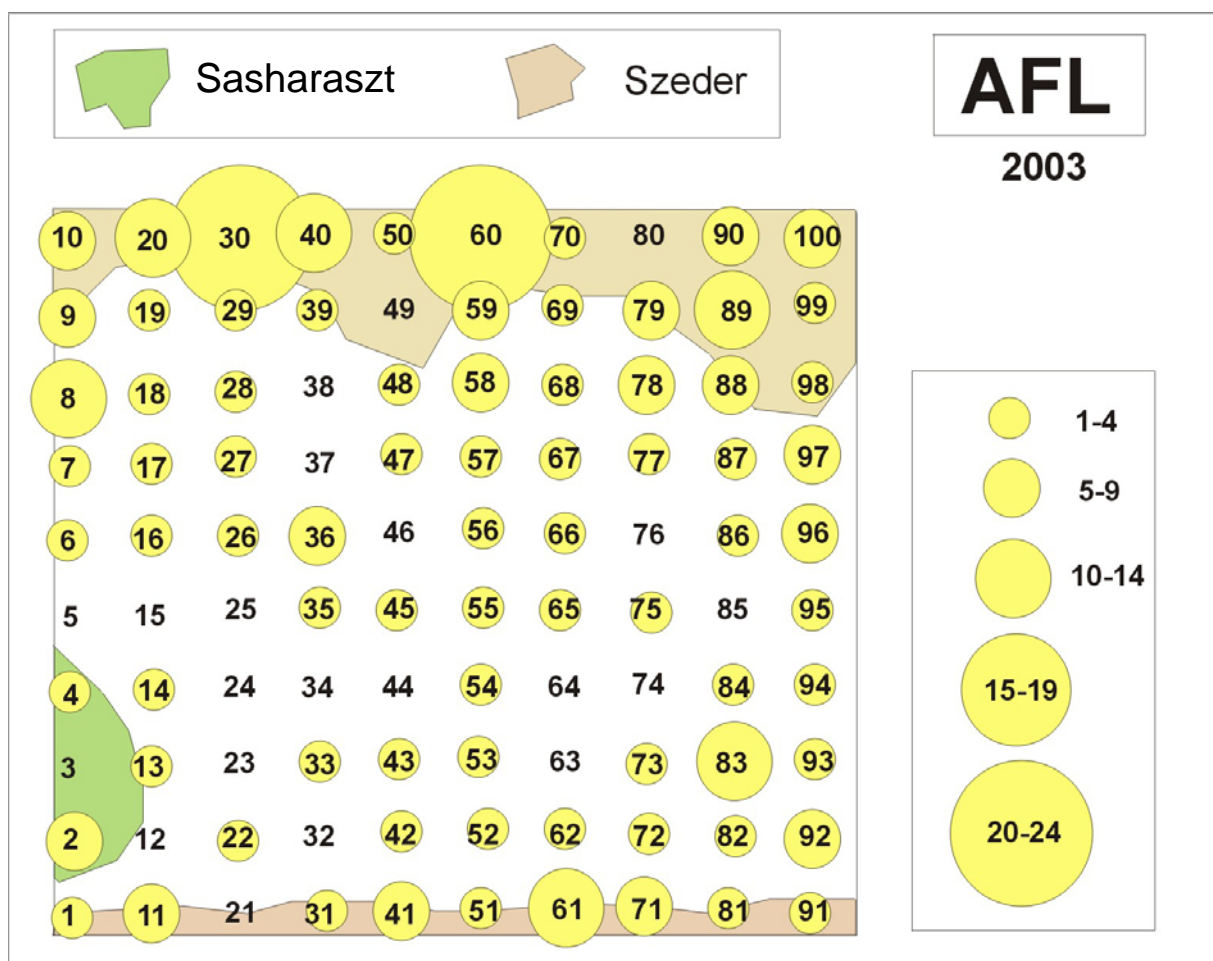
A két adatsort (MNA vs. Lloyd-index) a Spearmann-féle rangkorreláció használatával hasonlítottam össze, melynek eredményét az **56. ábra** szemlélteti. Jól látható, hogy a két adatsor között negatív korreláció, és exponenciális összefüggés található.



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

Mint a Lloyd-féle foltossági 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 erdeiegek szétterjedését. Érdeemes tehát megvizsgálni, illetve grafikusán ábrázolni az egyes csapdákban regisztrált fogásokat, rávilágítva ezzel a faj élőhely-preferenciájára (57. ábra). (Ne felejtjük el, gradációs időszakban a populáció olyan területeket is elfoglal, melyek nem kifejezetten optimálisak számára, ha tehát egy faj optimális élőhelyét keressük érdemes az alacsony egyedszámmal jellemezhető, az egyedek aggregálódását mutató időszakot vizsgálnunk.)

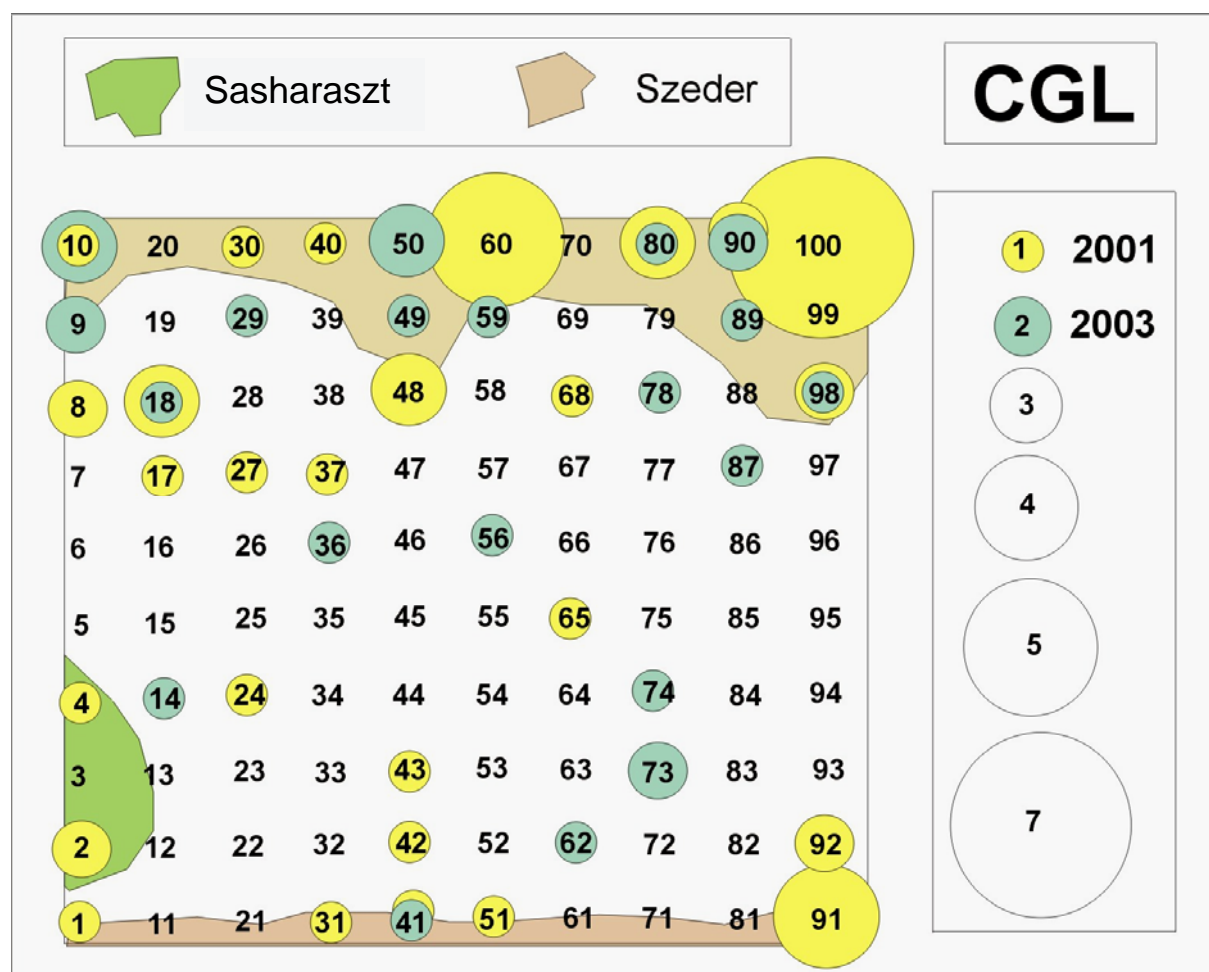
Az ábra jól jelzi, hogy noha a faj a mintaterület egészén előfordult, a legpreferáltabb élőhelynek a nyílt terület és az erdő találkozásánál lévő szegély bizonyult, azaz a sárganyakú erdeieger számára a szegélyhatás kifejezetten pozitív faktorként jelentkezik.



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

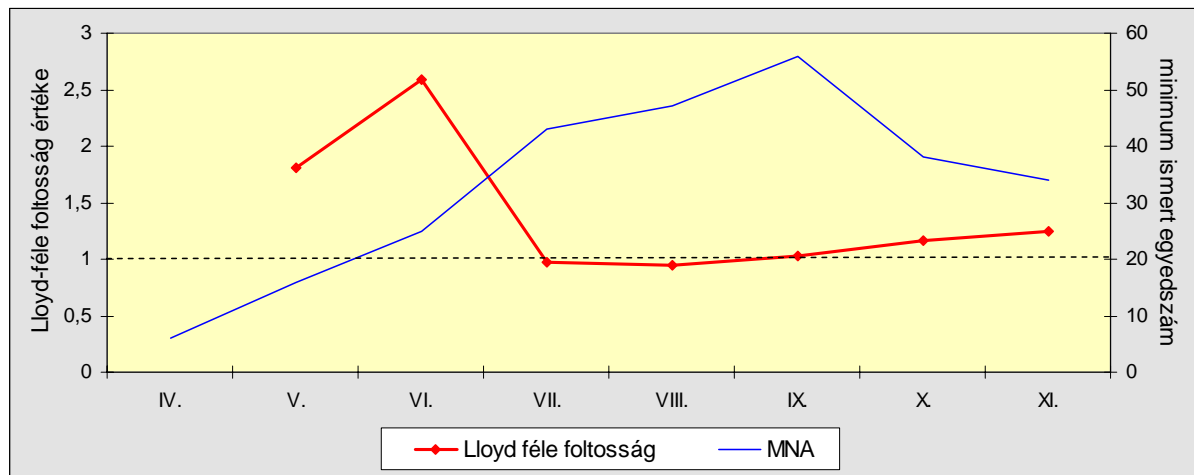
## 5.5.1.2. A vöröshátú erdeipocok szétterjedésének vizsgálata

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, melyet 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, mely az említett évek esetében az alacsony fogásszám miatt nem igazolható a Lloyd-féle foltossági érték 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.



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

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 foltossági értékek szemléltetik.

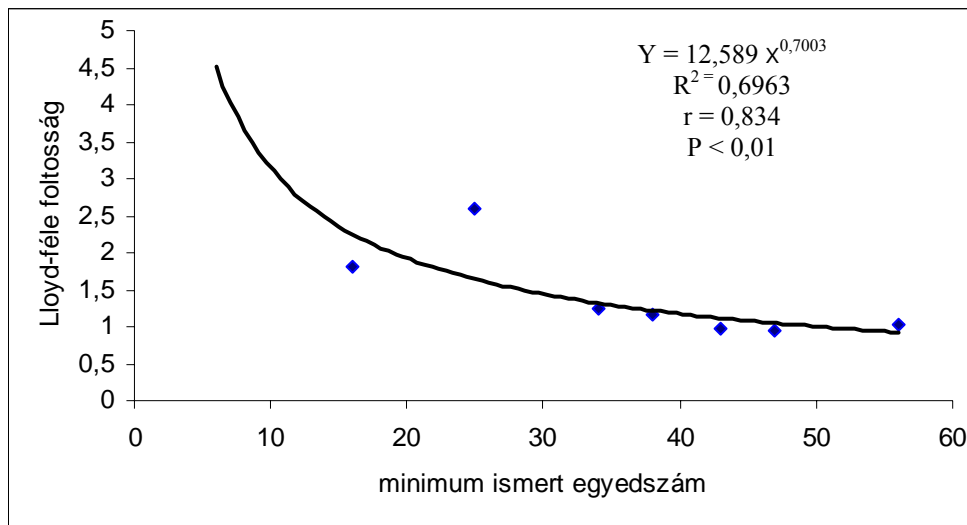


**59. ábra:** A vöröshátú erdeipocok foltossági értékei 2002-ben

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 visszaszorulását eredményezte.

A 2002-es év adatsorait ezúttal is a Spearmann-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 állományok esetében az állatok nagyfokú aggregálódása figyelhető meg, mely a létszám növekedésével exponenciálisan csökken.

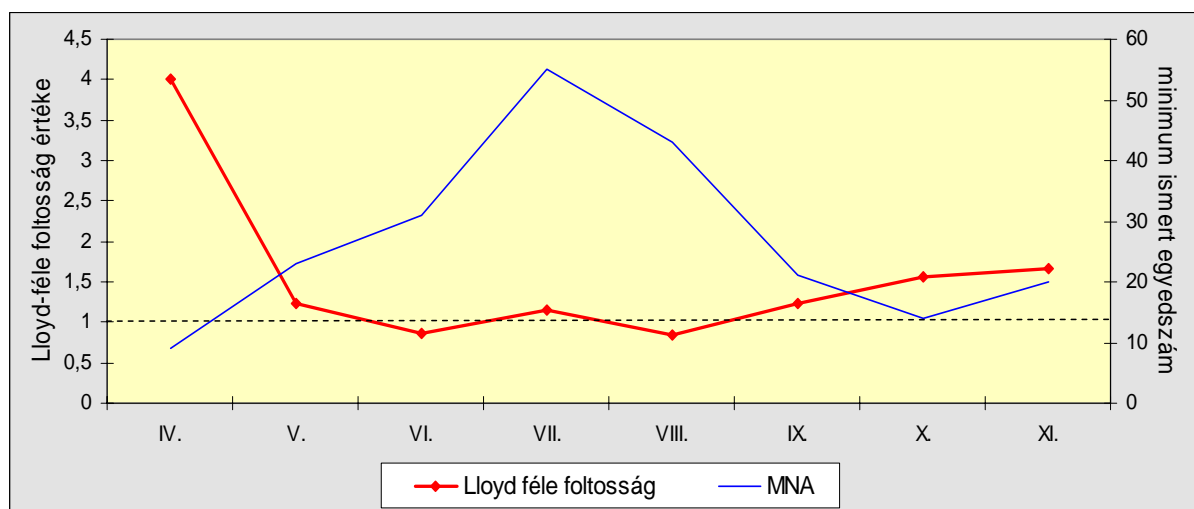




**60. ábra:** A vöröshátú erdeipocok havi egyedszáma és foltossági értékei közötti összefüggés vizsgálata ( $R^2$ = determinációs együttható,  $r$ =korrelációs együttható,  $P$ =szignifikancia szint)

### 5.5.1.3. A csalitjáró pocok szétterjedésének vizsgálata

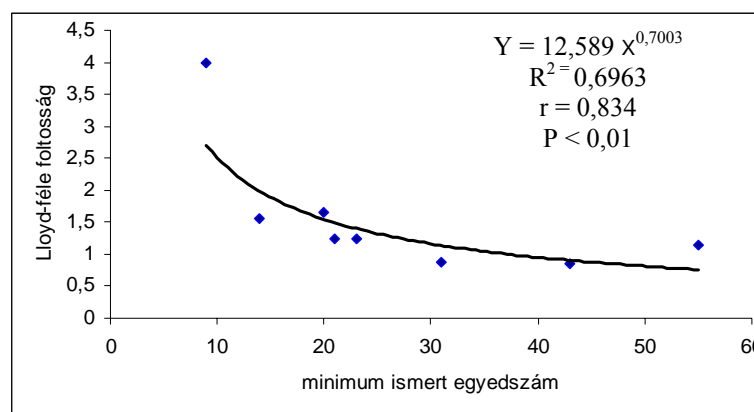
A 2001-es évben legtöbb fogást adó faj a következő két vizsgálati évben jelentősen visszaszorult a mintaterületről, így ezen évek adatai csak néhány esetben tették lehetővé a foltossági index számítását. A fenti okok miatt a csalitjáró pocok aggregációjának vizsgálatát csak az első vizsgálati év adatai 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)

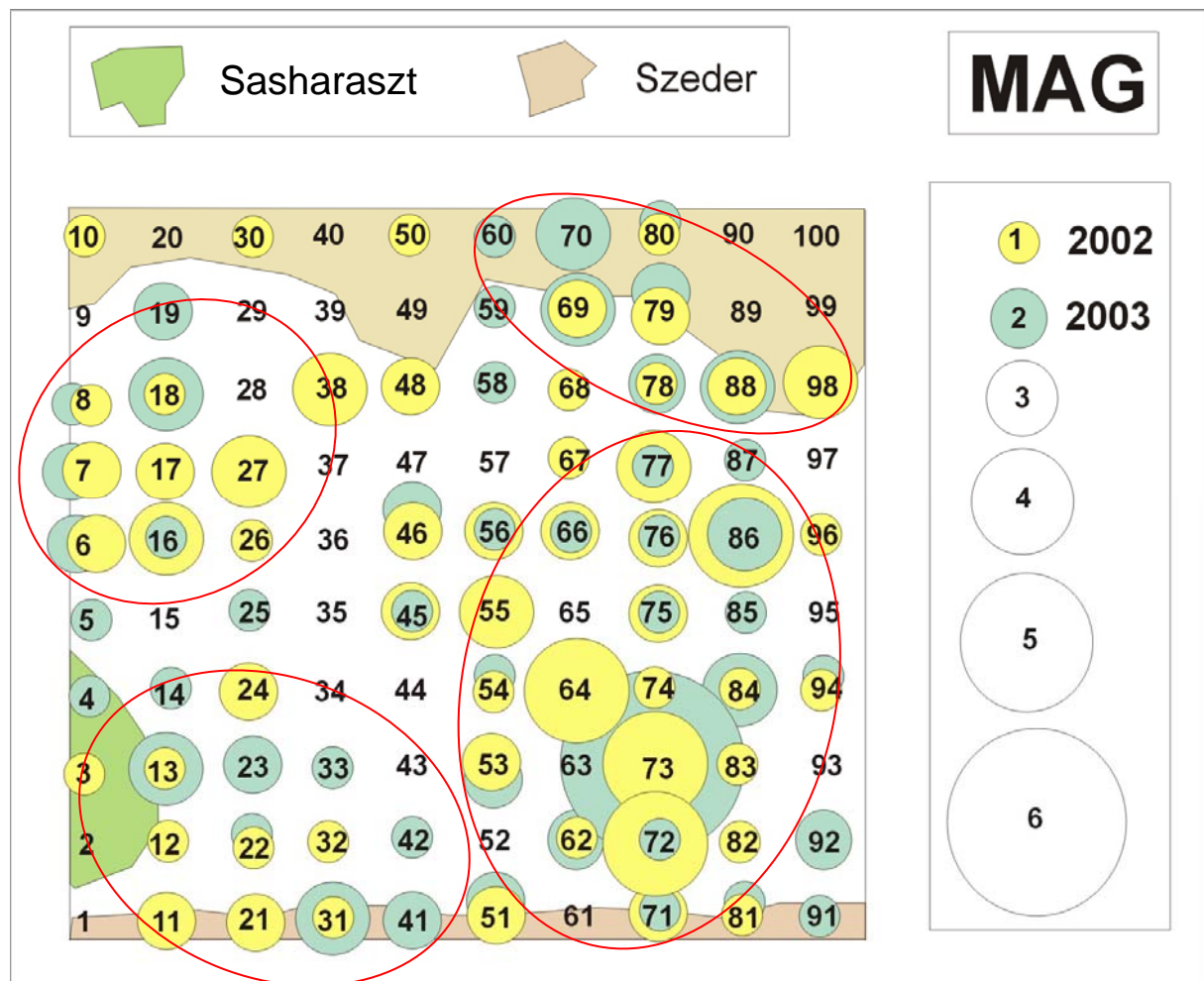
A faj esetében az előző két rágcسالó fajhoz hasonló stratégiát figyelhetünk meg, ami az aggregálódás és egyedszám kapcsolatát illeti. Jól látható, hogy a foltossági értékek fordítottan arányosak az egyedszámmal, a kis egyedszámmal jellemezhető hónapokban tehát az egyedek tömörülése figyelhető meg, mely a magas létszámú nyári hónapokra már nem jellemző. Ebben az időszakban a foltossági értékek 1 körüli értéket vesznek fel, mely véletlenszerű eloszlásra utal. 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 5.5.2. fejezete, mely 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 trendvonallal leírható, negatív korrelációval jellemezhetjük (**62. ábra**), amely rámutat, hogy a létszám növekedésével párhuzamosan exponenciálisan csökken az egyedek tömörülése.



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

A csalitjáró pocok esetében is elvégeztem az egyedek aggregálódásával jellemezhető évek (2002, 2003) esetében az egyes csapdákból regisztrált fogások grafikus ábrázolását. Az **63. ábra** jól szemlélteti, hogy a sárganyakú erdeieggel, illetve a vöröshátú erdeipocokkal (melyek a szegélyterületeket részesítik előnyben) ellentétben a csalitjáró pocok a nyílt területeket kedveli, ahol jól körülhatárolható gócpontok körül tömörül. Az ábrán ezeket a pontokat piros vonallal jelöltem. Ezek a gócpontok 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.



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

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 vizsgáltam meg a következő fejezetben.

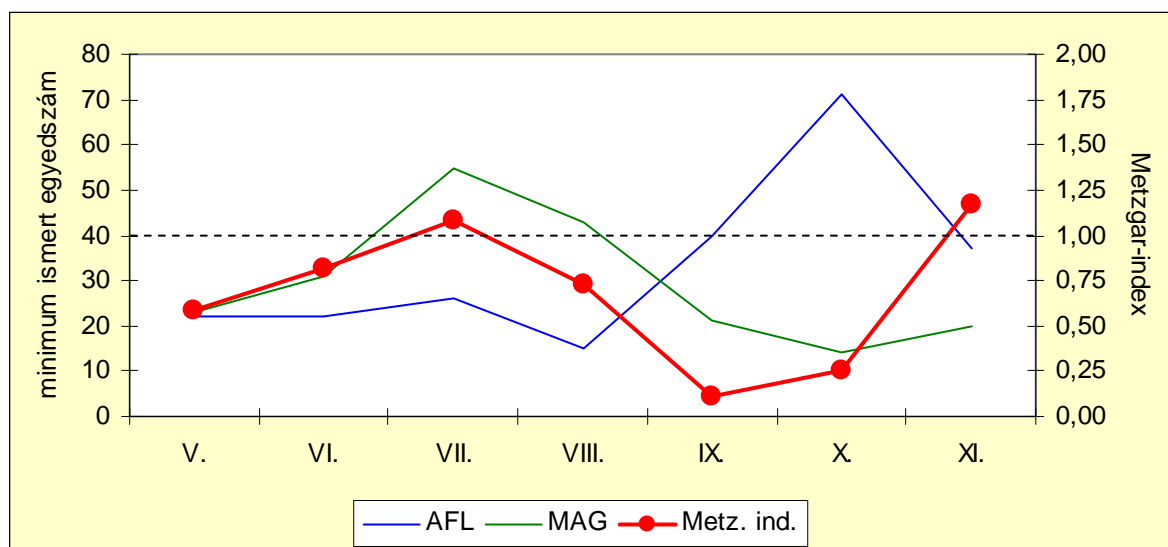
#### 5.5.2. Az egyes a fajok egymásra gyakorolt hatása az egyedek térbeli elrendeződésében

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 un. 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 kézrekerült fajainak együtt-előfordulását vizsgálom meg a faj-páronként kalkulált Metzgar-index számításával.

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



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

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 rágcsálófaj között.

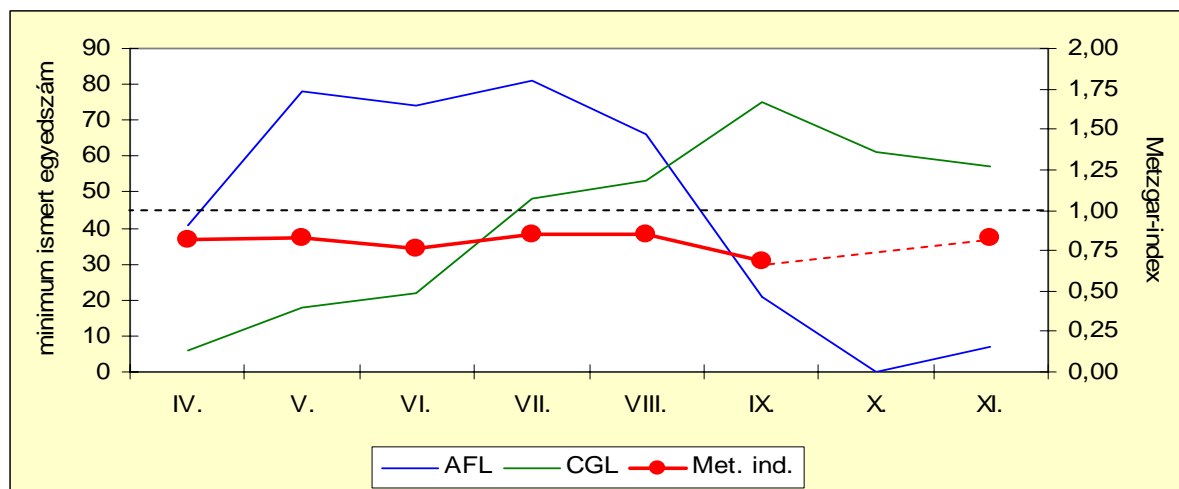
Mint a 64. ábra is mutatja alapvetően a két faj szegregálódása figyelhető meg, szoros korrelációban a csalitjáró pocok (mely kevésbé erős kompetitornak bizonyult) egyedszámával. Utóbbi faj magas egyedszáma esetén a két faj egyedeinek elhelyezkedése véletlenszerűnek mondható, ám a sárganyakú erdeiegek létszámfölénye esetén a csalitjáró

pocok kerüli 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 csalitjáró pocok (az év második felében) térbeli mintázatára kifejezett hatással volt a sárganyakú erdeiégér példányok térbeli elrendeződése. Előző faj egyedei kerülték azokat a területfoltokat, melyen az erdeiégerek nagyobb létszámban előfordultak, ugyanakkor a csalitjáró pocokok létszámcúcsának idején hasonló szegregáció nem volt megfigyelhető a két faj között.

#### 5.5.2.2. *Apodemus flavicollis* vs. *Clethrionomys glareolus*

A 2002-es év során két faj egyeduralma jellemezte a közösséget, a vöröshátú erdeipocok a sárganyakú erdeiégér mellett domináns fajjá vált a területen. A két populáció szétterjedésében megmutatkozó egymásra gyakorolt hatás tehát az év adatainak feldolgozásával jól modellezhető.

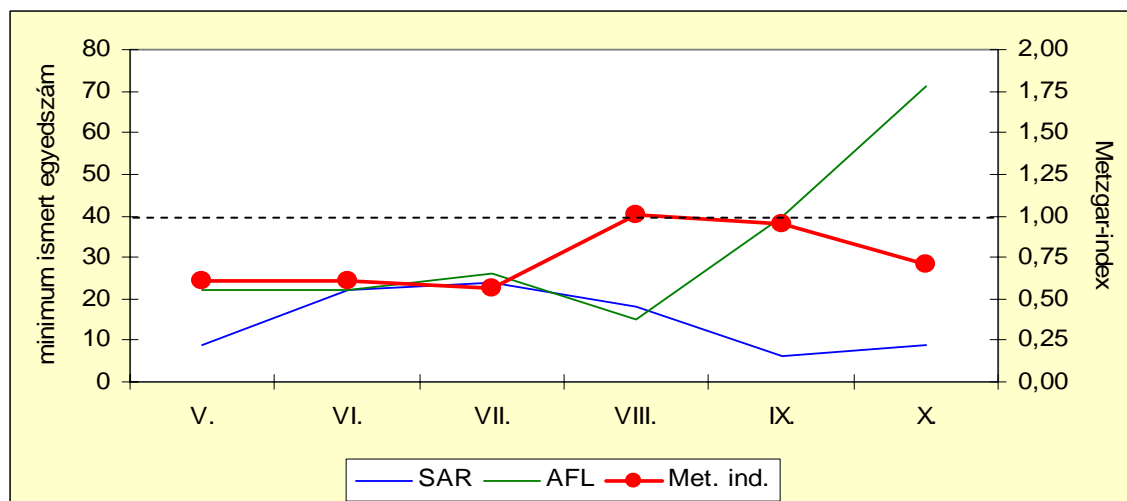


65. ábra: A Metzgar index és az MNA-értékek összehasonlítása 2002-ben (AFL vs. CGL)

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 kerülik egymás társaságát, mely eredmény egyfelől az évre jellemző erős versenyhelyzetnek-, másfelől a két faj jellegzetes élőhelye közti különbségnek tulajdonítható.

5.5.2.3. *Apodemus flavicollis* vs. *Sorex araneus*

A rovarévó 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**), mely 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)

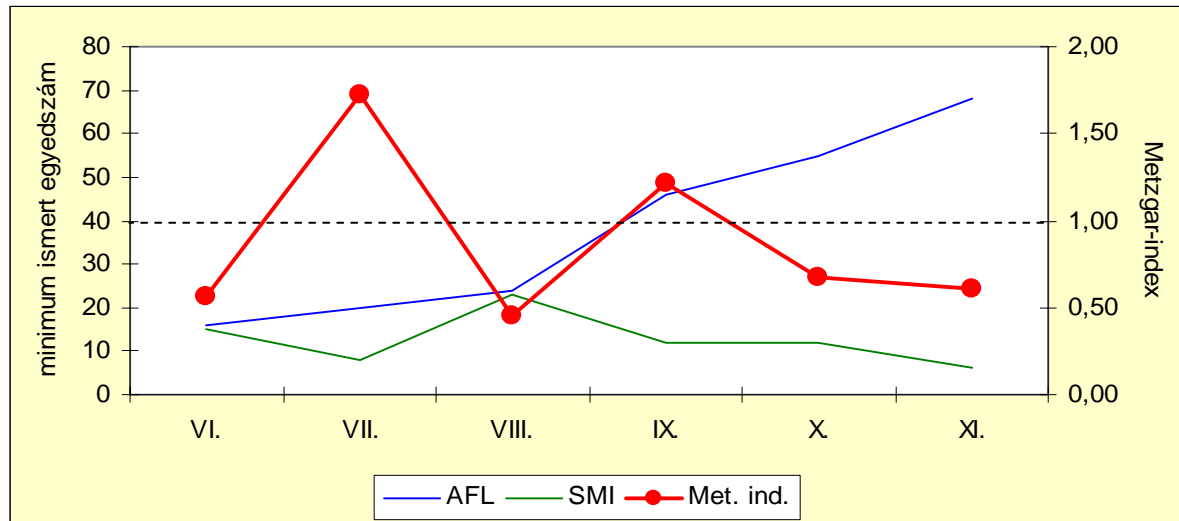
A cickányok tér-idő mintázata jelentősen eltér a rágcsáló fajokétól, a nap más időszakára esik aktivitásuk csúcspontja, táplálékkereső magatartásuk, így csapdába esésük is más motivációs folyamatok révén valósul meg.

5.5.2.4. *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.

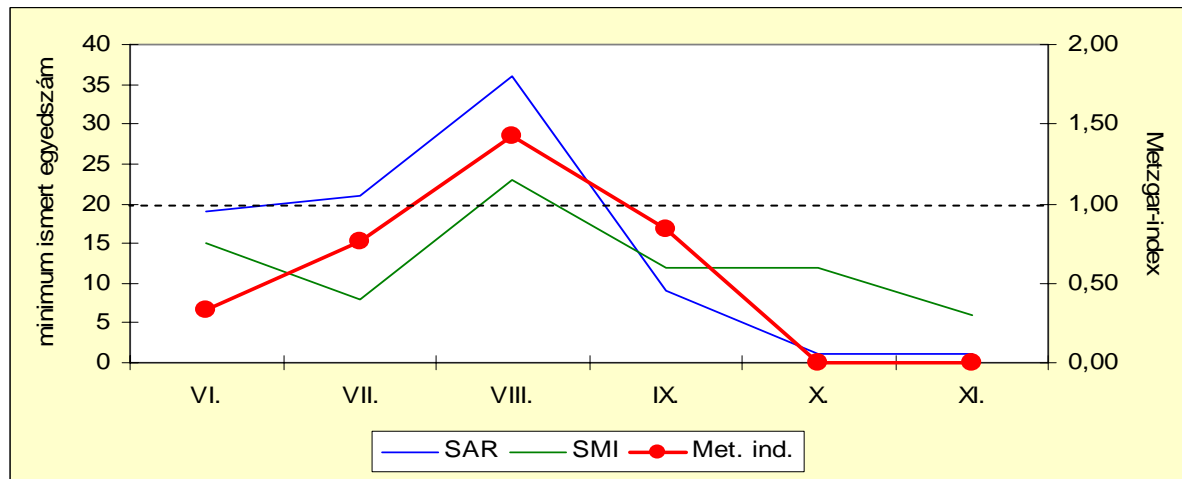
A három éves adatok feldolgozása ugyanakkor világossá tette számomra, hogy a rovarévő fajok, illetve a rágcsálók ugyan egy élőhelyet használnak, létszámdinamikai szempontból függetlennek tekinthetők egymástól.



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

#### 5.5.2.5. *Sorex araneus* vs. *Sorex minutus*

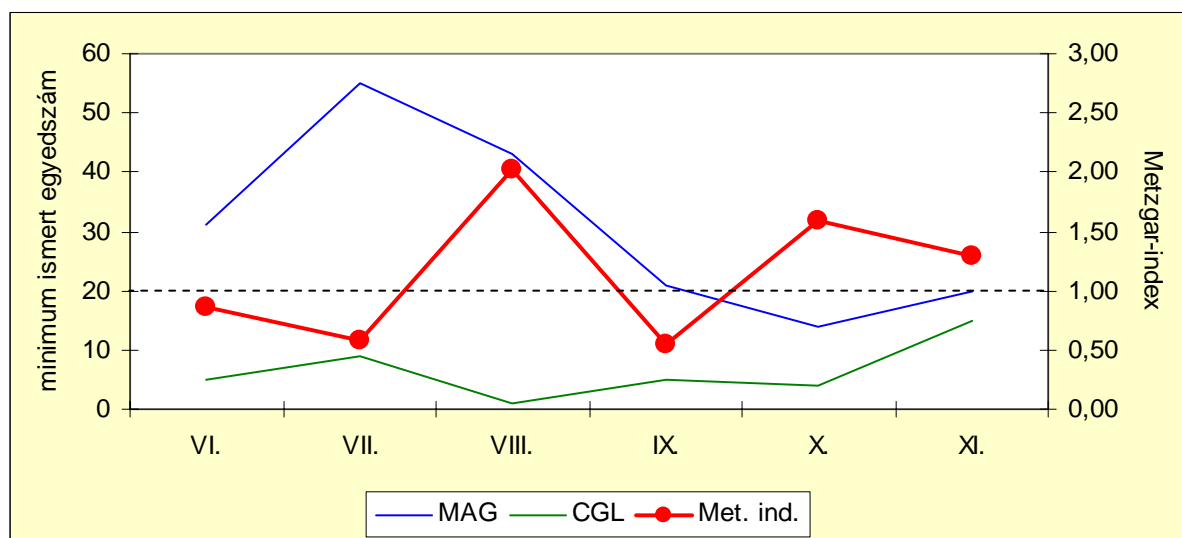
A 2003-as évben a mindkét *Sorex* faj (*S. araneus* és *S. minutus*) nagy számú fogást adott, így feltétlenül érdemes megvizsgálni a cickányok egymáshoz viszonyított területfoglalását. Az összehasonlítást a 68. ábra mutatja. Az ábráról leolvasható, hogy a két cickány faj alacsony populáció létszám esetén kerüli 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 még nagyobb számú fogási adatok szükségesek.



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

#### 5.5.2.6. *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 hátterében, mennyire kompetitorai e fajok egymásnak?

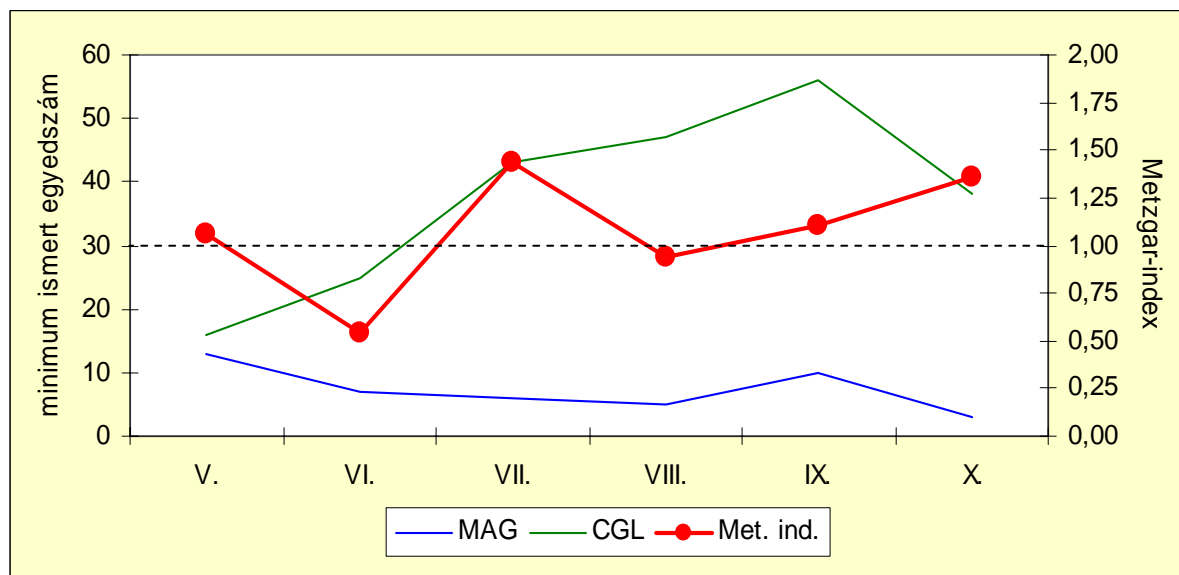


69. ábra: A csalitjáró pocok és a vöröshátú erdeipocok együtt-előfordulásának vizsgálata, a 2001-es év adatai alapján



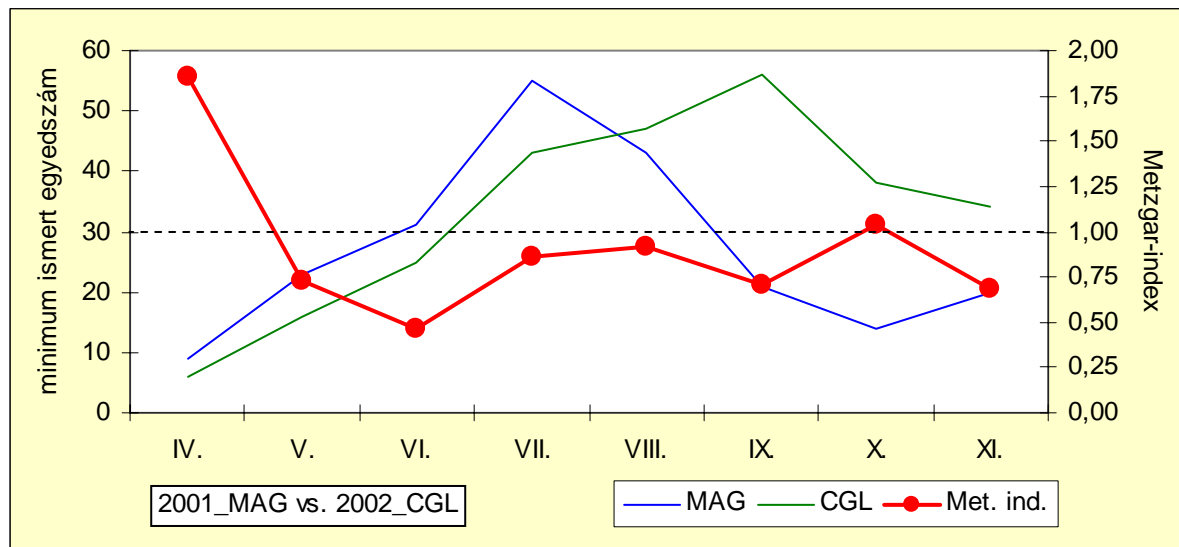
A kérdés megválaszolására 3 kontextusban hasonlítottam össze a két faj által közösen használt csapdákat: a 2001-es és 2002-es év adatai mellett egy vegyes összehasonlítást is végeztem, a *M. agrestis* 2001-es adatsorát összevetve a *C. glareolus* 2002-es évének adataival. Noha ez utóbbi már nem nevezhető Metzgar-indexnek (hiszen nem azonos időszakban vizsgálja a közösen használt csapdákat), mégis rámutat arra, vajon a kompetítor 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.



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

A különböző évek (2001 vs. 2002) adott fajra vonatkozó csapdahasználati értékeinek összevetése (mely 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 egymásétól, kis létszámú populációk esetében jól elkülöníthető mindkét faj optimális élőhelye.



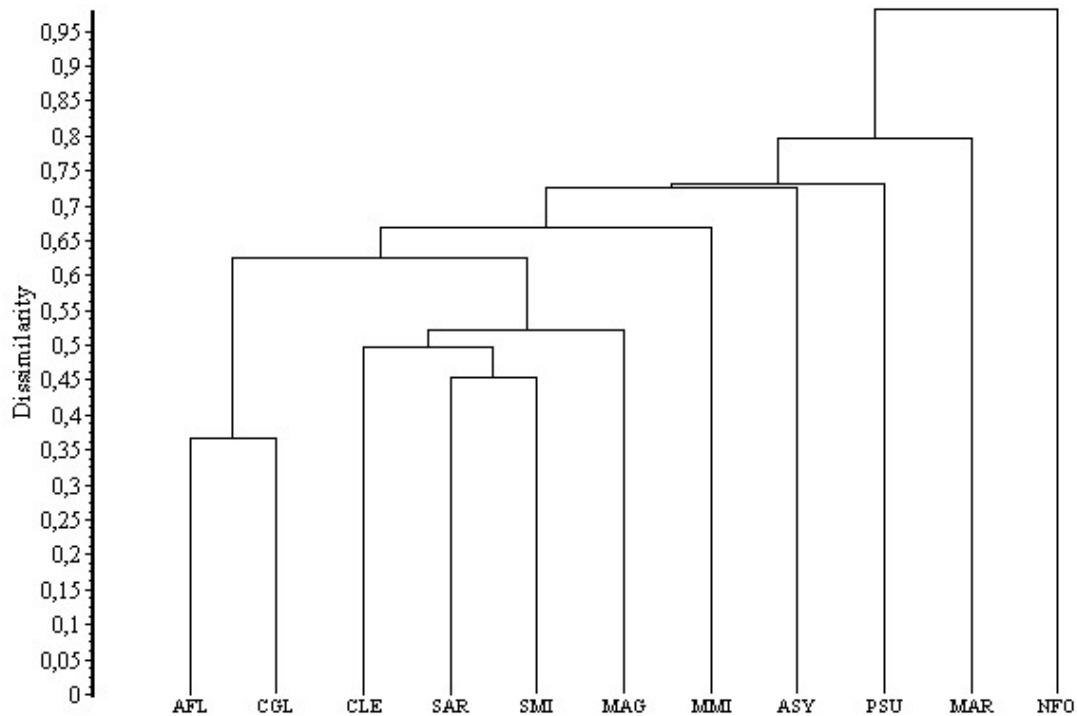
**71. ábra:** A csalitjáró pocok és a vöröshátú erdeipocok által közösen használt csapdák összehasonlítása a *M. agrestis* 2001-es, illetve a *C. glareolus* 2002-es éve alapján

### 5.5.3. A fajok területhasználatának összehasonlítása hierarchikus osztályozással

Az egyes csapdákból megfogott egyedek faji megoszlása alapján elkészítettem a közösség fajainak hierarchikus osztályozását (klaszter-analízist). 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.

#### 5.5.3.1. 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 nem volt hasonlatos egymáshoz. 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

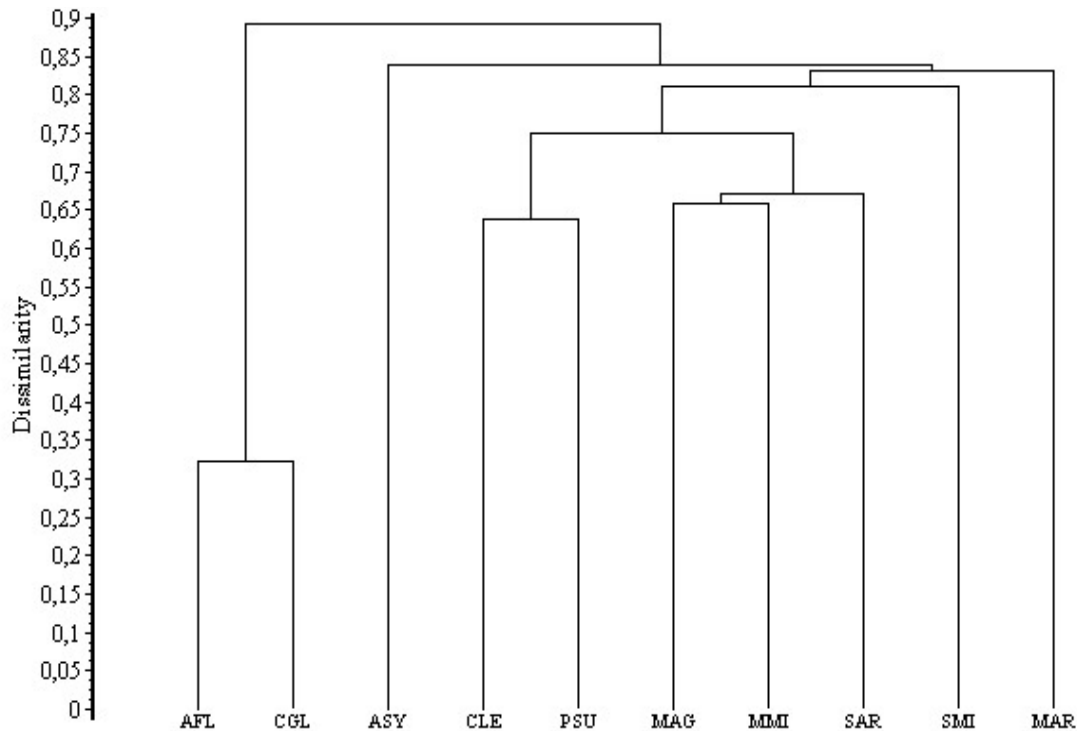


72. ábra: Az egyes fajok hierarchikus osztályozása a területen való szétterjedés mintázata alapján (2001)

pocok jól láthatóan elkülönül a három cickány fajtól. A törpeegér és a kis számban kézrekerült közönséges erdeiegér önálló osztályt alkotnak, hasonlóan a szintén csupán néhány alkalommal megfogott mezei pocoktól, illetve közönséges vízicikánytól. Érdekes adat, hogy noha ebben az évben a közönséges földipocok nagy számban került kézre, mégis markánsan elkülönül területhasználat tekintetében a másik három pocokfajtól.

#### 5.5.3.2. A 2002-es év jellemzése

A 2002-es évet vizsgálva még szorosabb összefüggés állapítható meg az *A. flavicollis* és a *C. glareolus* között. A csaltíjáró 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 erdeiegér térbeli mintázata 2002-ben is jelentősen különbözött a közösség többi fájától (73. ábra).



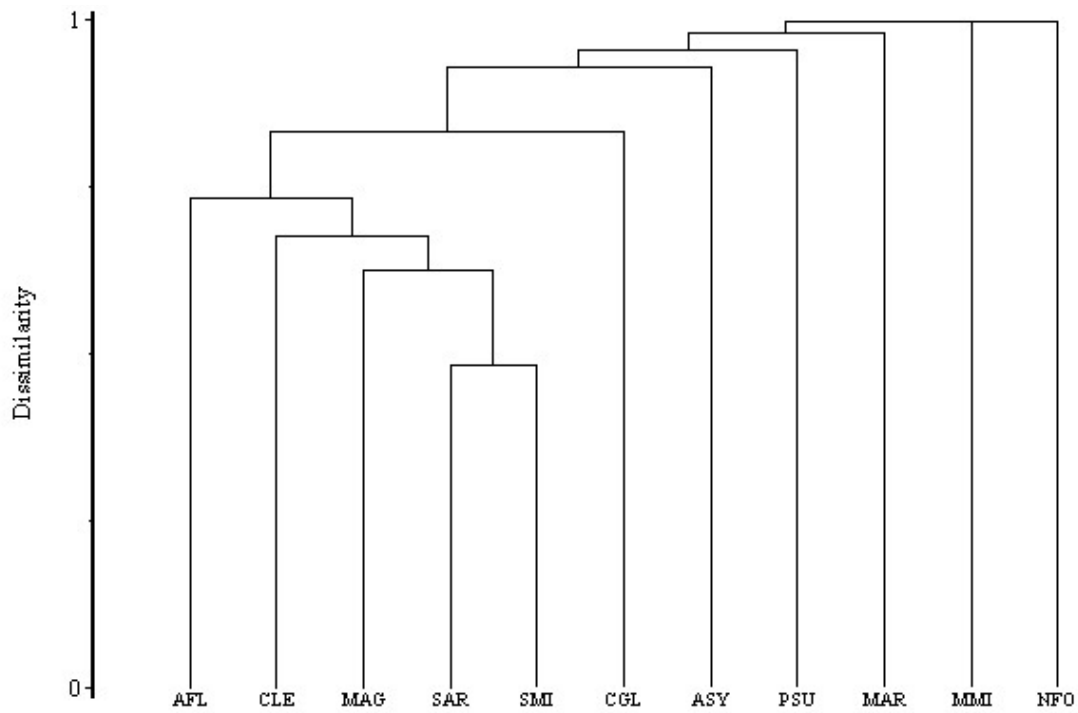
73. ábra: Az egyes fajok hierarchikus osztályozása a területen való szétterjedés mintázata alapján (2002)

#### 5.5.3.3. A 2003-as év jellemzése

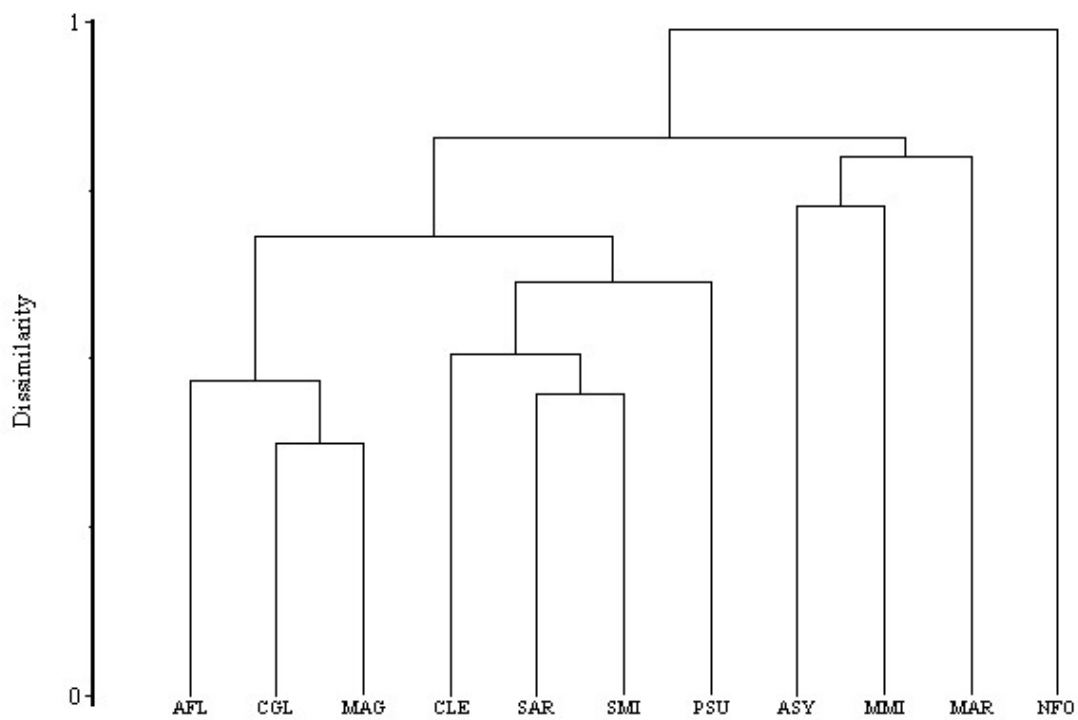
A harmadik vizsgálati évben a közösség fajainak térbeli mintázata jelentősen megváltozott (74. ábra). A változás háttérében valószínűsíthetően a kedvezőtlen környezeti (elsősorban időjárásbeli) faktorok állhatnak, melyek elsősorban a rágcsáló fajokra voltak kedvezőtlen hatással. A legnagyobb hasonlóságú osztályt az AFL, CLE, MAG, SAR, SMI csoport alkotja, ugyanakkor a sárganyakú erdeiegér 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 elrendeződét mutató fajainak bizonyultak. A kis számban előforduló fajok a több fajtól jelentősen különböző, önálló osztályokat alkottak, hasonlóan a vöröshátú erdeipocokhoz.

#### 5.5.3.4. 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.



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



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

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 erdeiégér, rávilágítva a faj előző kettőhöz hasonló szétterjedési mintázatára.

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

A mindössze 2 példányban kézrekerült közönséges vízicikány a közösség többi fajtától legkülönbözőbb térbeli mintázatot mutatta, utóbbi adat háttérben 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.

## 5.6. 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 legritkább 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 csapdákban 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.

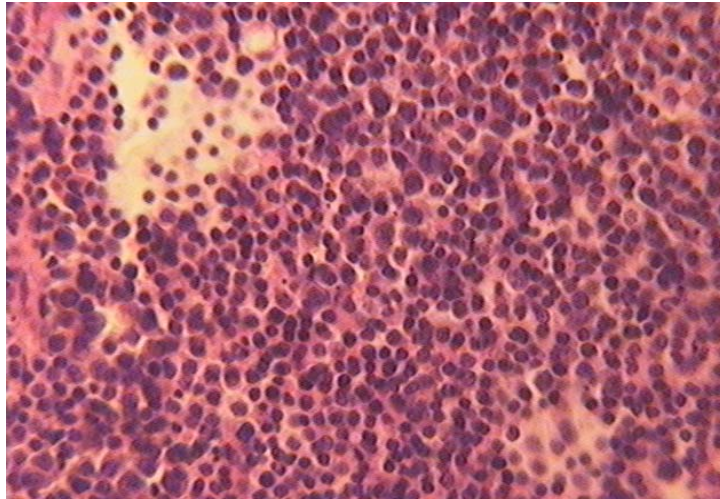
### 5.6.1. A vizsgált egyedekben megfigyelt kórbonctani és kórszövettani elváltozások

Vizsgálataink során 9 kisemlős faj 49 tetemét vizsgáltuk meg, melyek 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],
- Csalitjáró 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, melyeket a csapdákban 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 mételyt találtunk. Ennek az állatnak a kondíciója

feltűnően gyenge volt, a vesekörüli zsírszövet teljes egészében hiányzott. A tetemek szerveinek kórszövettani vizsgálata során egy egyedben *lymphoid depletióra* utaló képet láttunk a lép malphigi testecskéiben (**13. 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.

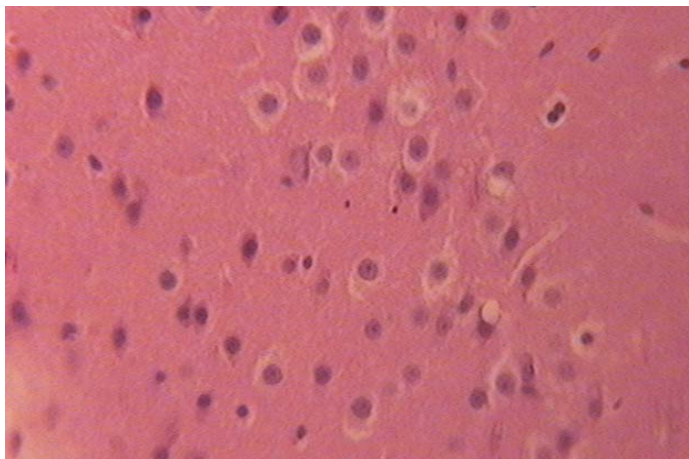


**13. kép:** *Lymphoid depletio* lépben (*Sorex araneus*)

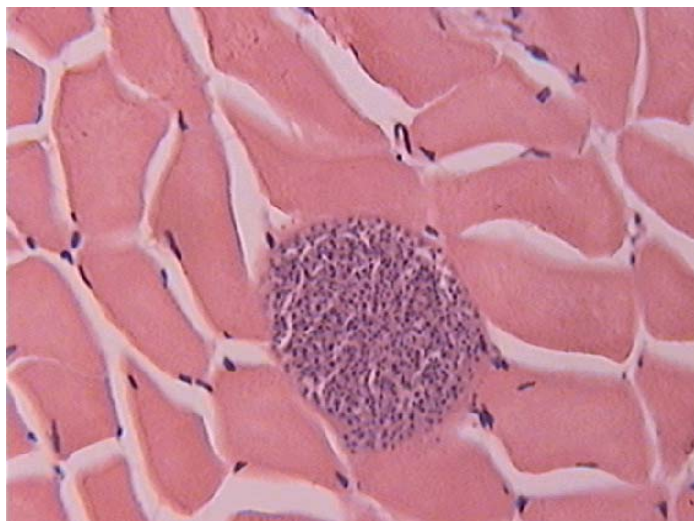
A megvizsgált 14 *Sorex minutus* példányból csupán egy volt nőstény, a többi mind hímnek bizonyult. A hímek 38,4%-a mutatott ivari aktivitást. Ezeknek a példányoknak a heréi megnagyobbodtak, feszes tapintatúak voltak. A szövettani vizsgálat során nagy számban figyelhettünk meg érésben levő spermiumokat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

9 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 kórszövettani elváltozásokat. Ezekben az állatokban a kórszövettani vizsgálatok során tüdő ödémát és bővérűséget állapítottunk meg. Két egyedben félheveny *perivasculitisra* utaló elváltozások jelentkeztek a szívizomban és a májban (**16. kép**). Az agy vizsgálata során két esetben perifokális (idegsejteket körülölelő) agyvelő ödémát diagnosztizáltunk (**14. kép**). A faj egyedei egy kivételtől eltekintve jó tápláltsági állapotban voltak, a vese körül masszív zsírszövetet figyelhettünk meg. Egy egyed szívizomában egy élősködő egysejtűt (*Sarcocystis sp.*) találtunk (**15. kép**).

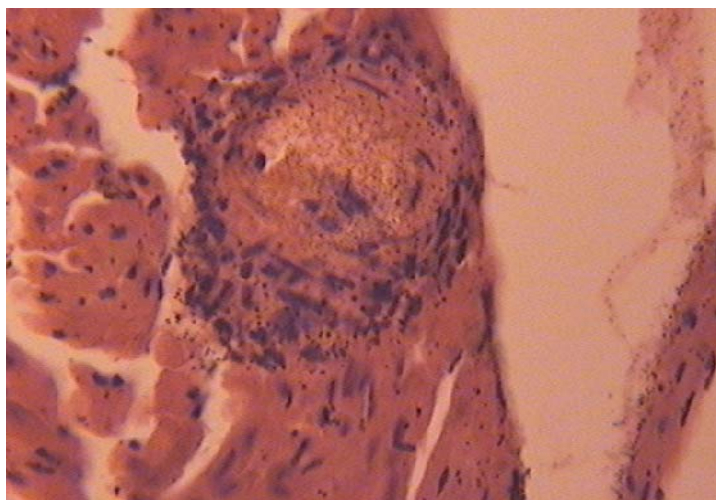




14. kép: Perifokális agyödéma (*Sorex minutus*)



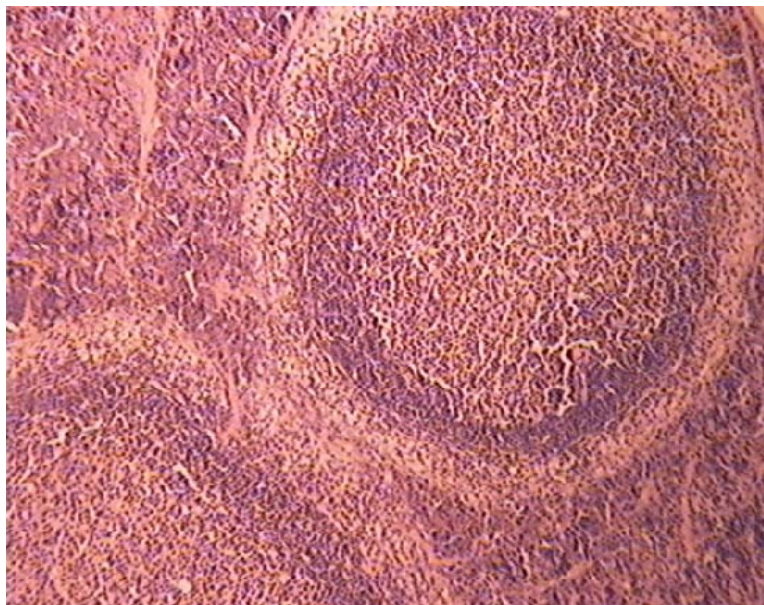
15. kép: *Sarcocystis* fertőzés szívizomban (*Sorex minutus*)



16. kép: Perivascularitis szívben (*Sorex minutus*)

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

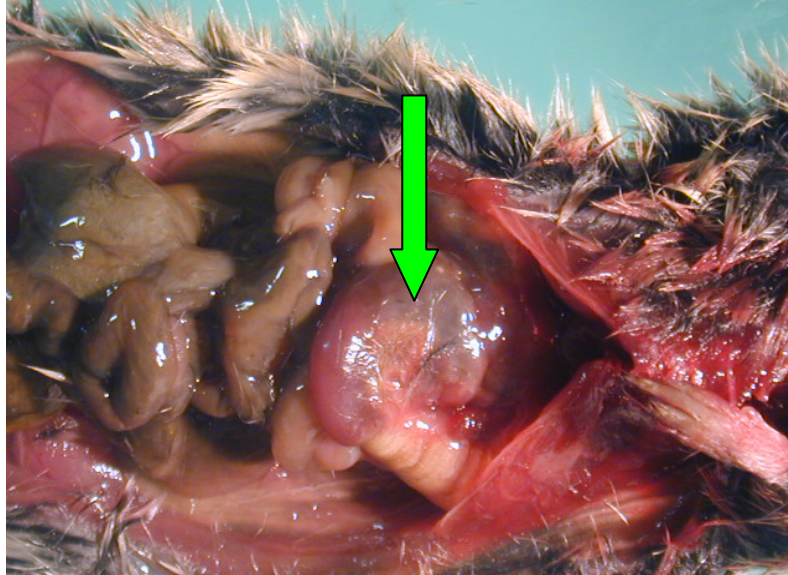
A rágcsálók közül legtöbb minta *Clethrionomys glareolus*ból került vizsgálatra. A vöröshátú erdeipocokok 38,4%-a volt nőstény és 61,6%-a bizonyult hímnek. A faj minden általunk vizsgált egyede inaktív szaporodásbiológiai állapotú volt a nemiszervek vizsgálata alapján. A hímek heréi vagy a hasüregben vagy a lágyék csatornában voltak, melyeknek tapintata petyhüdt volt. A nőstények petefészkeiben nem találtunk sárgatestet vagy preovulációs petetüszőt és a felnyitott méhben sem volt magzat. 7 egyedben a vesekörűli zsírszövet teljes egészében hiányzott. 3 esetben a vérkeringés heveny összeomlását találtuk. Egy egyedben a lép malpighi testjeiben *lymphoid depletio* (17. kép) jeleit figyeltük meg a szövettani vizsgálat során. Egy hím példány májában *Capillaria hepatica* fonalférget találtunk, mely kötőszövetes tokkal volt elhatárolva.



17. kép: *Lymphoid depletio* lépben (*Clethrionomys glareolus*)

Egyéb rágcsáló fajok közül egy *Microtus arvalis* és egy *Microtus agrestis* esetében senyveség kórbonctani jeleit láttuk. Utóbbi esetben a gyomor teljesen üres volt (18. kép). Két mezei pocok és egy földi pocok tetemben a vérkeringés heveny összeomlását

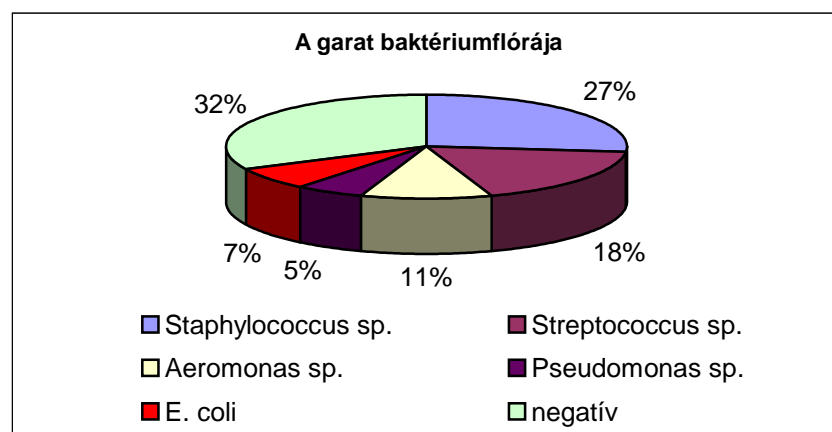
diagnosztizáltak. Csupán egy esetben, egy *Micromys minutus* példányban találtak a folyadékhiányra utaló *excicosis* jeleit.



18. kép: Üres gyomor (*Microtus agrestis*)

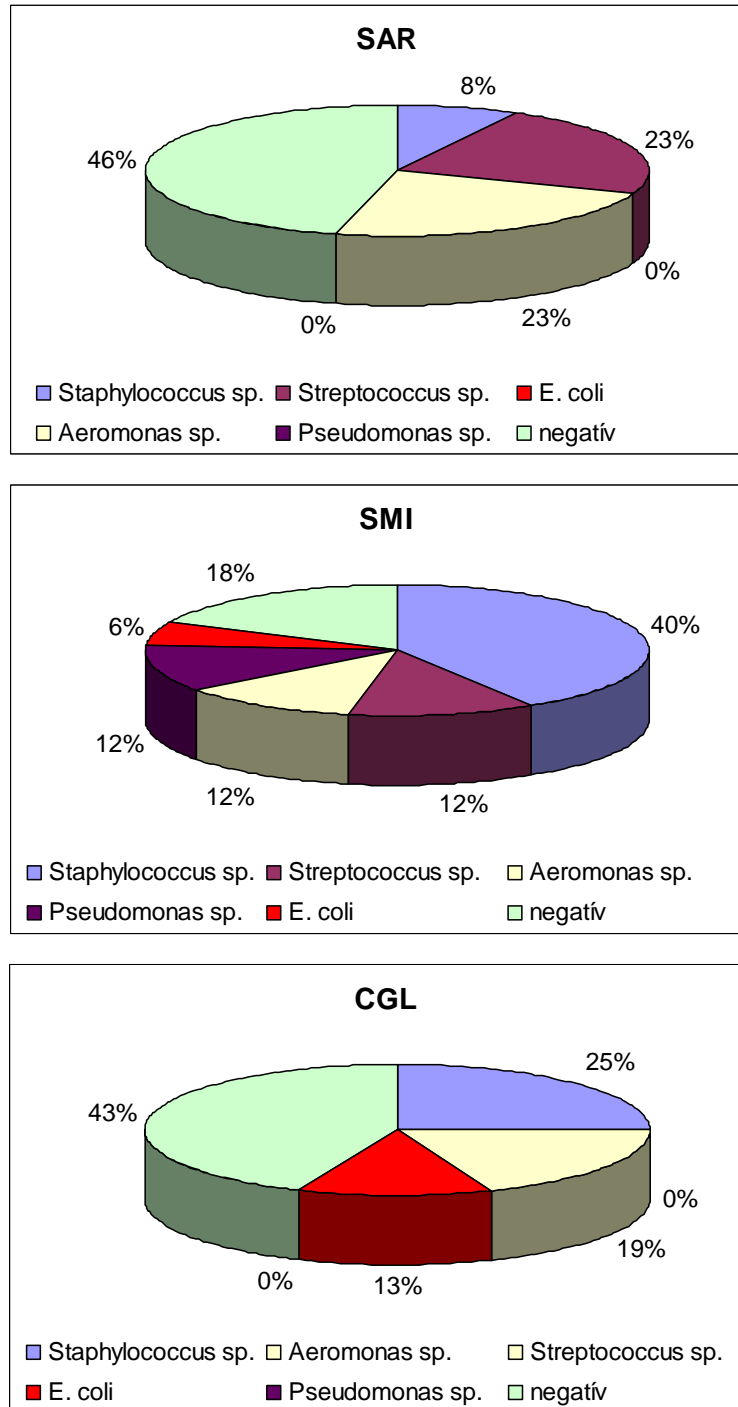
#### 5.6.2. A megvizsgált kisemlősök mikrobiológiai lelete

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



76. ábra: A vizsgált tetemekből izolált garatbaktérium fajok százalékos megoszlása

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



77. ábra: A három legnagyobb számban megvizsgált faj garatfaunájának százalékos fajok megoszlása



### 5.6.3. A kórbonctani leletekből levonható következtetések

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

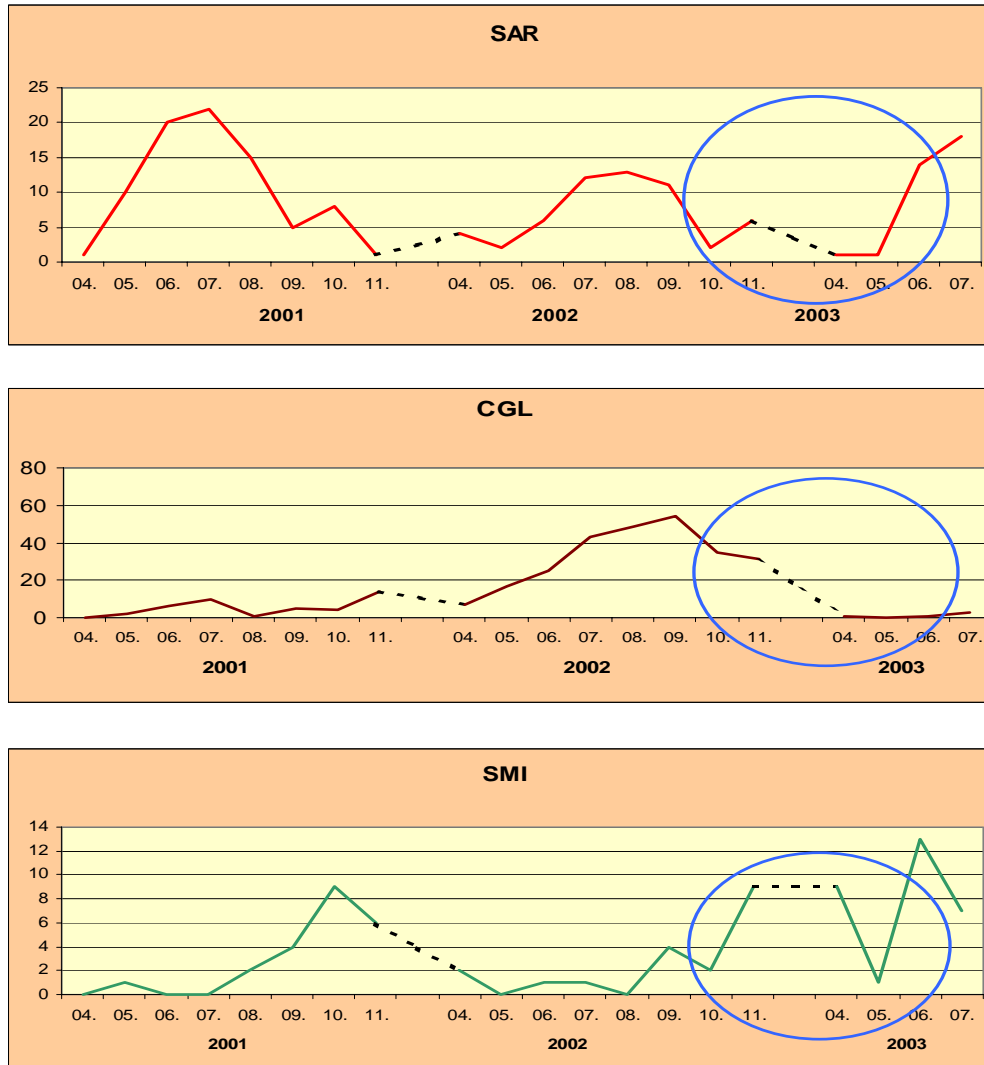
- senyvesség
- eléhezés
- a vérkeringés heveny összeomlása
- kiszáradás

Az 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. 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 kisméltós 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 (78. ábra) 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* fejlődésmenetéből 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 fejlődésmenetében lényeges az elhullott és fertőzött egyed

májrésztetének elfogyasztása. Így feltételezhető a faj egyedei között, bizonyos körülmények mellett fellépő kannibalizmus.



78. ábra: A három vizsgált faj populációdinamikait trendje (kékkel jelölve a vizsgált időszakot)

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 kisemlősök, míg végleges gazdái a húsevők. A *Sarcocystis* csupán indirekt módon jelzi a területen a gazdaállatok populáció méretének növekedését.

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 összeomoljon egy ilyen kóroki tényező hatására, elégséges, ha a populáció sűrűség eléri azt a szintet, ahol a

fertőző anyag felvétele még annak inaktiválódása 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 kisemlős fajoknál megfigyelt kiszáradás a csapdázás során lépett fel. Itt különösen a cickány fajok vannak kitéve a kiszáradás veszélyének, mert a csapdába helyezett sárgarépat 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), vérerek körüli (perivascularis) vizenyő.

A *Sorex minutus* és a *Sorex araneus* vizsgálata során gyakran találtunk olyan egyedeket, amelynek a gyomrában nem volt tartalom. Ezek a kisemlősök 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 kisemlőst 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 (4. fejezet, **5. kép**), rendszeres tisztítására, illetve az időjárási viszonyoknak megfelelő gyakorisággal történő ellenőrzésekre.

## 6. Összefoglalás, diszkusszió

Vizsgálataimat 2001-2003-ig a Soproni-hegység asztalfői területén egy mesterséges erdőfelújítás habitatban végeztem. A szárazföldi kisémlős 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 rendelkezésemre. Az állatokat CMR-techikát alkalmazva egyéni kóddal láttam el, melynek segítségével a visszafogott állatok élettörténetük során beazonosíthatóak voltak.

A három éves vizsgálati időszak alatt 3282 alkalommal fogtam be sikeresen állatot, melynek 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 közösség karakterfajainak a sárganyakú erdeieger, 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 rendszertelenül kerültek kézre a törpeeger, a közönséges erdeieger, valamint a mezei pocok példányai. Színezőelemként, mindössze néhány alkalommal mutattam ki a közönséges vízicikány és a menyét jelenlétét a területen.

Fontos faunisztikai adat a csalitjáró pocok magas létszámú állományának megfigyelése a mintaterületen, lévén a faj Soproni-hegység (illetve É-Ny-Dunántúl) közeli 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 versenyben a csalitjáró pocok és a sárganyakú erdeieger fölénye bontakozott ki, előbbi a fogásszám (318), utóbbi a maximális havi egyedszám (71) tekintetében mutatott maximumot. Az év második fele a sárganyakú erdeieger abszolút fölényét 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 (csalítjáró 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 csalítjáró pocok kiszoríthatják a területéről 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 nem meglepőek, már ZEJDA (1976), 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 táplálékkínálata, 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 rovarrevő kisemlős 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 modellel 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, mely esetben un. vegyes sorozatokat alkotva, az adott hónap fogási adataira legjobban illeszkedő modell értékét tekintetem helyesnek. Legtöbb esetben az  $M(o)$ , illetve az  $M(h)$  modellek mutatták a legjobb illeszkedést.

Megfigyeltem, hogy azon fogási mintázatokban, melyek 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 utoljára kézbe, mégis élve elhagyták a csapdát, így az érintett egyedeket az adott hónapban jelenlévő populáció részének tekintette a becslő, 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 csaliújáró 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 csaliújáró 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, melynek tükrében valószínűsíthető, hogy a csaliújáró 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 ACE-értékű modellnek a  $\Phi(\cdot, \mathbf{A}, \mathbf{S})$ ,  $\mathbf{p}(\mathbf{t}, \mathbf{A}, \mathbf{S})$  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 foltosság 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 rágcsáló 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, melyek 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 csalitjáró pocok és sárganyakú erdeieger egymásra gyakorolt hatását vizsgálva a két faj szegregálódása figyelhető meg, szoros korrelációban a csalitjáró egyedszámával. Utóbbi faj magas egyedszáma esetén a két faj egyedeinek elhelyezkedése véletlenszerűnek mondható, ám a sárganyakú erdeieger létszámfölénye esetén a csalitjáró pocok kerül 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 jól mutatja, a két faj egyedeinek szegregálódását.

A rovarévő-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 háttérében 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, mely 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, mely függ az adott populációk aktuális egyedszámától.

A két magas számban csapdázott pocok-faj (csalitjáró 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 területhasználata 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 csalitjáró 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 csalitjáró pocok területhasználata ezúttal a törpeegéréhez volt leginkább hasonlatos. HANSSON és HENTTONEN (1985), valamint BASHENINA (1981) és ZHIGALSKI (1994) eredményei is rámutatnak, hogy a közösségek területhasználata 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 (csalitjáró pocok, sárganyakú erdeiegér, vöröshátú erdeipocok) hasonlósága az egyedek által használt csapdapontok tekintetében. A rovarévő cickányok jól elkülöníthető klasztert alkottak, azonban velük mutatott hasonlóságot a

közönséges földipocok is. A kis számban előforduló fajok közül a törpeegér és a közönséges erdeieger mintázata bizonyult hasonlóknak.

A legnagyobb körtekintéssel végzett csapdázásos vizsgálatok is okoznak bizonyos százalékban nem kívánt elhullást. A 2002-es év második felében, a csapdákból véletlenszerűen elhullott egyedeket felboncoltuk, majd megvizsgáltuk az elhullott egyedek belső szerveit. A tetemek elváltozást mutató szerveiből mintákat rögzítettünk, azokat paraffinba ágyaztuk, 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 tényezőnek” 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 kórbonctani 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 kisémlős-ökológiai vizsgálatok nemzetközi irodalmának 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 eredményeim (KALMÁR és HORVÁTH 2002) – tükrében az alábbi javaslatokat teszem a kisméretű csapdázást folytató kollégák számára. Kerülendőnek tartom a magas sótartalmú szalonna csalétekként való felhasználását, ezen túl 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.

## 7. Tudományos eredmények

Vizsgálataim során igyekeztem a tanulmányozott kisemlős közösség minél teljesebb megismerésére a rendelkezésemre álló eszközök használatával. Rá kívántam világítani a közösség szabályozásában szerepet játszó folyamatok hatásaira, azok minél teljesebb megismerése révén. Bízom benne, hogy sikerült olyan összefüggéseket leírnom, melyek nem csak a kisemlősöket kutató, de minden természettudománnyal foglalkozó kollégám számára előremutatóak a bevezetésben megfogalmazott feladataink megvalósítása érdekében.

A fentiek tükrében dolgozatom tézisei a következők:

1.) Az erdei vágásterületek olyan kisemlős közösségeknek teremtenek időszakos életteret, melyek az eredeti, zárt állományokban nem találnák meg a számukra optimális életfeltételeket. A fent említett vágásterületek, mint ökológiai lépőkövek („stepping-stone”) biztosítják több, hazánkban előforduló kisemlős faj szétterjedésének folytonosságát. Ilyen fajok pl. a csalitjáró pocok (*Microtus agrestis*), a mezei pocok (*Microtus arvalis*), a törpeegér (*Micromys minutus*) vagy a mezei cickány (*Crocidura leucodon*).

2.) Bizonyítottam, hogy a Soproni-hegység területén a csalitjáró pocoknak (*Microtus agrestis*) stabil, esetenként kifejezetten magas egyedszámmal jellemezhető állománya él, mely feltételezhetően a K-ausztriai populáció kelet felé való terjeszkedésének tekinthető. A faj a hegység nyugati vágásterületein fordul elő. Régióinkban a mesterséges erdőfelújítások legelterjedtebb faja ugyanakkor a hirtelen gradációra képes sárganyakú erdeieger (*Apodemus flavicollis*), melynek létszámdinamikája a vele egy területen élő kisemlős közösség többi fajának egyedszámára meghatározó hatással van.

3.) Kimutattam, hogy az erdei vágásterületek kisemlőseinek testtömeg értékét az élőhelyek domináns fajainak esetében, leginkább a faj saját populációjának aktuális egyedszáma befolyásolja. Emellett a táplálék mennyisége is felléphet korlátozó tényezőként, de ennek hatása általában csak a késő őszi, téli hónapokban jelentkezik. A kompetíciós nyomásra érzékeny, szubdomináns (pl. *Microtus agrestis*) vagy ritka fajok esetében ugyanakkor a domináns fajok magas egyedszáma negatívan hat az egyedek testtömegének alakulására.

4.) Kimutattam, hogy egyes fajok egyedeinek aggregálódása fordítottan arányos a populációk egyedszámával. A két értéksor között exponenciális kapcsolat állapítható meg. Ilyen összefüggést figyeltem meg a sárganyakú erdeieger (*Apodemus flavicollis*), a csalitjáró pocok (*Microtus agrestis*), illetve a vöröshátú erdeipocok (*Clethrionomys glareolus*) esetében.

A populációk korcsoport-megoszlását és ivararányát ugyanakkor kiegyenlítettnek találtam az év során.

5.) Zárt populációs modellek segítségével korrigáltam a „minimum ismert egyedszám” értékek hibáját. Vizsgálataim alapján az MNA értékek alulkalkuláltságát a szakirodalmi adatokhoz képest nagyobbak, mintegy 20-40 %-osnak találtam.

6. Nyílt populációs modellek segítségével vizsgálva az egyedek fogási- és túlélési valószínűségét rámutattam, hogy a mintaterületemhez hasonló vágásterületek kisemlős fajainak esetében a fogási és túlélési valószínűség évenként és fajonként változó lehet, de minden esetben igaz, hogy a szubdomináns, vagy kisebb egyedszámú fajok egyedeinek túlélési- és fogási valószínűségét a domináns fajok egyedszáma erősen befolyásolja. Az ivar (A)- és korcsoportok (S) tekintetében is megvizsgáltam a fogási valószínűség (p) és túlélés ( $\Phi$ ) változásait a sárganyakú erdeieger (*Apodemus flavicollis*) esetében. A faj túlélési- és fogási valószínűségét legjobban a  $\Phi(., A, S)$ ,  $p(t, A, S)$  modell jellemezte, mely rámutat arra, hogy a túlélés a faj esetében időben állandónak tekinthető az év során, de függ az egyed korától és ivarától. A fogási valószínűség ezzel szemben időben változó, emellett szintén különbözik az egyes ivar- és korcsoportok tekintetében.

8.) Rávilágítottam, hogy a kisemlős 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 kórokozókat* 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.

9.) A kisemlős fajok csapdázásánál természetvédelmi szempontból fokozott figyelmet kell fordítani a csapda megfelelő szellőzésére, valamint a csali anyag megválasztására a védett fajok elhullásának kivédése érdekében. Kerülendő a magas sótartalmú csalianyagok alkalmazása az arra érzékeny, védett cickányfajoknál okozott heveny sómérgezés veszélye miatt. Vizsgálataim alapján a fenti javaslatok betartása 30-50%-al csökkentheti a nem várt elhullások számát.



## 8. Köszönetnyilvánítás

Köszönöm Prof. Dr. Faragó Sándor témavezetőmnek, hogy fantáziát látott elképzeléseimben és lehetővé tette kutatásaimat. Támogatott, bátorított, egyengette karrieremet, és minden téren segítette munkámat.

Nagyon sokkal tartozom Dr. Horváth Győzőnek, külső konzulensemnek, aki érdeklődésemet a kisemlősök felé fordította, és akihez bármikor is fordultam kérdéseimmel, önzetlenül segített. Neki köszönhetem a többváltozós statisztikai módszerekbe való betekintésemet, a NuCoSa, a MARK, és számos más hasznos program ismeretét. Ray Charles bácsira épülő barátságunk mindig példaértékű lesz számomra.

Köszönöm Dr. Jánoska Ferencnek a szakirodalmi adatokban nyújtott nélkülözhetetlen segítségét, iránymutatását.

Köszönöm Dr. Vig Péter, Dr. Kucsara Mihály, Dr. Gribovszki Zoltán és Kalicz Péter segítségét az általuk hosszú évek munkájával gyűjtött meteorológiai adatok révén.

Gál János barátom útmutató segítsége nélkül az állatorvosi témákban elvesztem volna! Rá mindig számíthattam! Köszönöm Dr. Gál!

A terület növényzeti feltérképezésében Dr. Csiszár Ágnes nyújtott nélkülözhetetlen segítséget, ezúton is köszönöm neki!

Köszönöm Húgomnak, aki éjt nappallá téve, szorgosan fordította a cikkeket nekem, csakúgy, mint Wagner Zita! Őrizzétek meg a tartozom-cédulákat, még jól jöhetnek...

Köszönöm barátnőmnek, Anikónak rengeteg segítségét, áldozatos munkáját, kitartását és szeretetét.

Árva Balázsnak és a többi Jóbarátnak köszönöm, hogy rájuk bármikor számíthattam a kimerítő és hosszadalmas csapdázásos munkák során. Egyedül nem ment volna!

Hálával tartozom Takács Viktor és Járosi György barátaimnak a repüléstechnikai kísérletekben nyújtott asszisztenciáért, Herpay Kazinak pedig humorérzésem fejlesztéséért!

Kovács Gyulának köszönöm a terminus-technikusok terén tett megállapításait, illetve nélkülözhetetlen segítségét a dolgozat képanyagát illetően.

Köszönet Hangya Katinak, Gosztonyi Líviának, és Lukács Laurának a dolgozat szerkezeti és formai korrigálásáért.

Minden tiszteletem Sárganyakúnak, Csallitjárónak, Vöröshátúnak, Törpének és a többieknek, hogy akarattuk ellenére kénytelenek voltak áldozni drága, gyűjtögetésre szánt idejükből a tudomány oltárán. Látjátok, megérte. Köszönöm kis barátaim!

És végül, mégis legfőképpen örök hála Szüleimnek, akik nélkül munkám sohasem készült volna el! Köszönöm odaadásukat, önzetlen segítségüket, türelmüket, belém vetett hitüket és őszinte szeretetüket!

## 9. 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.) againsts 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.
- ÁESZ (2004): Erdőterv (Soproni Tanulmányi Erdőgazdaság Rt.). Szombathelyi Erdőtervezési Iroda.
- 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.
- ALIBHAI, S. K. & GIPPS, J. H. W. (1985): The population dynamics of bank vole – *Symp. Zool. Soc. Lond.* 55, 277-313.
- AMBRUS, A., BÁNKUTI, K. & KOVÁCS, T. (1992): A Kisalföld és a Nyugat-Magyarországi peremvidék Odonata faunája. Tanulmányok 2., A Győr-Moson-Sopron megyei múzeumok kiadványa. 1-81.
- ANDERSON, D. R., WOTAWA, M. A. & REXSTAD. E. A. (1993): Trends in the analysis of recovery and recapture data. Pages 373-386 in J.-D. Lebreton and P.M. North, editors. Marked individuals in the study of bird population. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland.
- ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P. & WHITE, G. C. (1994): „AIC Model Selection in Overdispersed Capture-Recapture DATA,” *Ecology*, 75, 1780-1793.
- ANDRÉSI, P. & SÓDOR, M. (1987): Sopron és környékének kisemlős faunája. I-II. rész. *Soproni Szemle*, XLI.évf. 3-4.sz. pp. 10.
- ANGELSTAN, P., LINDSTRÖM, E. & WIDÉN, P. (1984): Role of predation in short-term population fluctuations some birds and mammals in Fennoscandia. – *Oecologia* (Berlin) 62, 199-208.

- ANGELSTAM, P., LINDSTÖRM, E. & WIDÉN, P. (1985): Synchronous short-term population fluctuations of son birds and mammals in Fennoscandia occurrence and distribution. – *Holarctic Ecology* 8, 285-298.
- ANDRZEJEWSKI, R. & OLSZEWSKI, J. (1963): Social behaviour and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) and *Clethrionomys glareolus* (Schreben 1780). – *Acta theriol.* 7, 155-168.
- 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*.
- BORHIDI A. (1993): Magyarország növénytársulásai.
- BOVET, J. (1972): On the social behaviour in a stable group of long-tailed field mice (*Apodemus sylvaticus*). I. An interpretation of defensive postures. – *Behaviour* 41, 43-54.
- BOONSTRA, R. & KREBS, C. J. (1978): Pitfall trapping of *Microtus townsendii*. *J. of Mamm.* 59(1), 136-148.
- BROWN, L. E. (1966): Home range and movement of small mammals. – *Symp. Zool. Soc. Lond.* 18, 111-142.
- BRYJA & REHÁK (1998): Community of small terrestrial mammals (Insectivora, Rodentia) in dominant habitats of the Protected Landscape Area of Poodoí (Czech Republic)
- BISHOP, Y. M. M., FIENBERG, S. E. & HOLLAND, P. W. (1975): *Discrete Multivariate Analysis*, Cambridge, MA: MIT Press.
- BREUER, GY. (1926): *Tetrao urogallus* Sopronmegyében. *Aquila* 32-33: 252.
- BUJALSKA, G. (1996): Population dynamics in *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) – *Proc. 1<sup>st</sup> Eur. Congr. Mammal.*, 163-176.
- BUJALSKA, G. (1997): Factors affecting breeding success in female bank voles – *Pol. ecol Stud.* 21, 377-385.
- BUJALSKA, G. (2000): The population in Crabapple Island – *Pol. J. Ecol*, 48 (Suppl.): 97-106.
- BURNHAM, K. P. (1991): On a unified theory of release-resampling of animal populations. Pages 1-35 in M. T. Chao and P. E. Cheng, editors. *Proceedings of the 1990 Taipei Symposium in Statistics*. Institute of Statistical Science, Academia Sinica, Taipei, Taiwan.

- BURNHAM, K. P. (1993): A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data. Pages 199-213 in J.-D. Lebreton and P. M. North, editors. *Marked individuals in the study of bird population*. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland.
- BURNHAM, K.P., & OVERTON, W. S. (1978): „Estimation of the Size of a Closed Population When Capture Probabilities Vary Among Animals,” *Biometrika*, 65, 625-633.
- BURNHAM, K.P., & OVERTON, W. S. (1979): „Robust Estimation of Population Size When Capture Probabilities Vary Among Animals,” *Ecology*, 60, 927-936.
- BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R., WHITE, G. C. BROWNIE, C. & POLLOCK, K. H. (1987): Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. American Fisheries Society, Monograph 5, 1-437.
- BURNHAM, K.P. & ANDERSON, D. R. (1992): „Data-Based Selection of an Appropriate Biological Model: The Key to Modern Data Analysis,” in *Wildlife 2001: Populations*, eds. D. R. Mc Cullough and R. H. Barrett, London: Elsevier, pp. 16-30.
- BURNHAM, K.P., ANDERSON, D. R. & WHITE, G. C. (1994): „Evaluation of the Kullback-Leibler Discrepancy for Model Selection in Open Population Capture-Recapture Models,” *Biometrical Journal*, 36, 29-315.
- BURNHAM, L. P., ANDERSON, D. R., & WHITE, G. C. (1995a): „Selection Among Open Population Capture-Recapture Models When Capture Probabilities are Heterogeneous,” *Journal of Applied Statistics*, 22, 611-624.
- BURNHAM, K.P., WHITE, G. C., - ANDERSON, D. R. (1995b): „Model Selection Strategy in the Analysis of Capture-Recapture Data,” *Biometrics*, 51, 888-898.
- CHAO, A., & LEE, S. M., (1989): „Estimating Population Size for Sparse Data in Capture-Recapture Experiments” *Biometrics*, 45, 427-438.
- CHAO, A., LEE, S.M., & JENG, S. L. (1992): „Estimating Population Size for Capture-Recapture Data When Capture Probabilities Vary by Time and Individual Animal,” *Biometrics*, 48, 201-216.
- CLAKSON & MILLS (1994): Hypogeous sporocarps in forest remnants and clearcuts in Southwest Oregon. *Northwest Science* 68, 259-265.
- CORMACK, R. M. (1964): Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51, 429-438.
- CORMACK, R. M. (1989): „Loglinear Models for Capture-Recapture,” *Biometrics*, 45, 395-413.
- CORMACK, R. M. (1994): „Unification of Mark-Recapture Analysis by Loglinear Modeling,” in *Statistics in Ecology and Environmental Monitoring*, Otago Conference Series No.

- 2, eds. D. J. Fletcher and B. F. J. Manly, Dunedin: University of Otago Press, pp. 19-32.
- CSAPODY, I. (1955): A sopronkörnyéki flóra elemeinek analízise. *Soproni Szemle* 9(3-4): 20-42.
- CSAPODY, I. (1961): Vegetációtérképezés és termőhelyfeltárás a Soproni-hegységben. *Acta Biologica Suppl.* 12: 1-16.
- CURRY-LINDAHL, K. (1959): Notes on the ecology and periodicity of some rodents and shrews in Sweden. – *Mammalia* 23, 389-422.
- CSIZMAZIA, GY. (1980): A Tisza magyarországi hullámterén végzett mammológiai-ökofaunisztikai vizsgálatok. I. Juhász Gy. TF. Tud Közl. 19-38.
- DEMETER, A. (1979): Kisemlősök populációdinamikája egy erdei fenyvesben. Szakdolgozat. Eötvös Lóránt Tudományegyetem, Budapest
- DEMETER, A. (1981): Egyedszámbecslési kísérletek kisemlősökkel. Doktori értekezés. ELTE Budapest.
- DUDICH, E. (1926): Faunisztikai jegyzetek II. Állattani közlemények 23: 38-45.
- EVANS, M. A., BONETT, D. G., AND McDONALD, L.L. (1994): „A General Theory for Modeling Capture-Recapture Data From a Closed Population,” *Biometrics*, 50, 396-405.
- FAHRING, L., MERRIAM, G. (1985): Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* 66, 1762-1768.
- FARAGÓ, S. (2002): Vadászati állattan. Mezőgazda Kiadó, Budapest. 496 pp.
- FÁSZL, I. (1883): Sopron madarai. A pannonhalmi Szent Benedek Rend Soproni Kath. Főgymnasiumának Értesítője az 1882/83 iskolaévről. Sopron, 31 pp.
- FORMAN, R. T. T. & BAUDRY, J. (1984), Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. *Environmental Management* 8, 495-510.
- FOX, B. J. & POWELL, R. (1985): Niche spaces and small mammal communities. *Synposia. Australian Mammalogy* 8 (3), 129-170.
- FOX, B. J. & MORRIS D. W. (1990): Temporal changes in mammalian communities *Oikos* 59:3, 289 p.
- GALUSHIN, V. M. (1974): Synchronous fluctuations in populations of some raptors and their prey. *Ibis* 116, 127-134.
- GARDNER, R. H., O'NEILL, R. V., TURNER, M. G. & DALE, V. H. (1989): Quantifying scale-dependent effects of animal movements with simple percolation models. *Landscape Ecology* 3, 217-227.

- GARDNER, R. H., TURNER, M. G., O'NEILL, & LAVOREL, S. (1992): Simulation of the scale-dependent effects of landscape boundaries on species persistence and dispersal. Pages 76-89 in M. M. Holland, P. G. Risser, and R. J. Naiman, editors. *The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- GILPIN, M. E. (1987): Spatial structure and population vulnerability. (In: *Viable populations for conservation*. M. E. Soulé, ed.). Cambridge Univ. Press. Cambridge, NY. New Rochelle, Melbourne, Sydney: 125-140.
- GLIWIC, J. (1981): Competitive interactions within a forest rodent community in a forest-floor small mammal fauna. *Oikos* 37, 353-362.
- GOLLEY, F. B., PETRUSEWICZ, K. & RYSZKOWSKI, L. (1975): Small mammals: their productivity and population dynamics. Cambridge University Press, Cambridge 451 pp.
- GRANT, P. R. (1970): Experimental studies of competitive interaction in a two-species system. – *Anim. Behav.* 18, 411-426.
- GURNELL, J. (1985): Woodland rodent communities. In: J.R. Flowerdew, J. Gurnell and J.H.W. Gipp (eds.) *The ecology of woodland rodents. Rank voles and mice. The Zoological Society of London*. London: 377-4.
- GUSTAFSON, E. J. & GARDNER R. H. (1996): The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77 (1), 94-107.
- GYÖRFI, J. (1947): Sopron környékének futrinka-féléi. *Erdészeti Kutatások*: 133-160.
- GYÖRY, J. (1962): Keresztcsőré, süvöltő, királyka, siketfajd költése a Soproni-hegységben és azok fészkelési viszonyai Magyarországon. *Aquila* 67-68: 125-129.
- 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 Rekultivierungen. *Populationsökologie von Kleinsäugerarten* (1991): 371-382.
- HAMAR, M. (1962): Einige neue Daten über die Verbreitung von *Microtus agrestis* L. in der R.V.R. *Vertebr. Hung.* Bp. 4, 75-81.
- HAMAR, M., SIMONESCU, V. & THEISS, F. (1966): Biometrische und zoogeographische Untersuchungen der Gattung *Apodemus* (Kaup, 1829) in der Sozialistischen Republik Rumänien. – *Acta theriol.* 11, 1-40.

- HANSKI, I. & HENTTONEN, H. (1996): Predation on competing rodent species: a simple explanation of complex patterns – *J. Anim. Ecol.*, 65, 220-232.
- HANSKI, I., HANSSON, L. & HENTTONEN H. (1991): Specialist predators, generalist predators and the microtine rodent cycle – *J. Anim. Ecol.*, 60, 353-367.
- HANSSON, L. (1987): An interpretation of rodent dynamics ad due to trophic interactions – *Oikos*, 50, 308-318.
- HANSSON, L. (1998): Local hot spots and their edge effects: small mammals in oak-hazel woodland. *Oikos* 81, 55-62.
- HANSSON L. & HENTTONEN H. (1985): Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia (Berl.)* 67, 394-402.
- HANSSON L. & HENTTONEN H. (1988): Rodent dynamics as community processes. *Trends Ecol. Evol.* 3, 195-200.
- HENEIN, K. & MERRIAM, G. (1990): The elements of connectivity where corridor quality is variable. *Landscape Ecology* 4, 157- 170.
- HENTTONEN, H. & HANSSON L. (1984): Interspecific relations between small rodents in European boreal and subarctic environments – *Acta Zool. Fenn.*, 172, 61-66.
- HENTTONEN, H., MCGUIRE, A. D. & HANSSON, L. (1985): Comparisons of amplitudes and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species - *Ann. Zool. Fenn.*, 22, 221-227.
- HENTTONEN, H., OKSANEN, T., JORTTIKA, A. & HAUKISALMI, V. (1987): HOW much do weasels shape microtine cycles in the northern Fennoscandian taiga? *Oikos* 50, 353-365.
- HESKE, E. J. (1995): Mammalian abundances on forest-farm edges versus forest interiors in Southern Illinois: is there an edge effect? *Journal of mammalogy* 76, 562-568.
- HILBORN, R., REDFIELD, J. A. & KREBS, C. J. (1976): On the reliability 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., LÓKÖS K., KARAS L. & SZERDAHELYI T. (1995): Flóra adatbázis. – FLÓRA munkacsoport, MTM Növénytára, Vácrátót, pp: 141-196.
- HORVÁTH, GY. (1994): Kisemlősfaunisztikai vizsgálatok a gyöngybagoly (*Tyto alba* Scop., 1769) köpetanalízise alapján Baranya megyében. *Állattani Közlemények.* 80, 71-78.

- HORVÁTH GY. (1996): Kisemlősök 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: Kisemlősök cönológiai vizsgálata egy erdei vegetációban a Dráva-menti síkság területén. *Vadbiológia*, 5, 122-132.
- HORVÁTH, GY. (1996): Kisemlősök faunisztikai és ökológiai vizsgálata gyöngybagoly köpetvizsgálatok és élvefogó csapdázás alapján. Egyetemi doktori értekezés, JPTE TTK, Pécs. 177 pp.
- HORVÁTH, GY. & MAJER J. (1995): Adatok Baranya megye kisemlős faunájához (Mammalia: Micromammalia). Janus Pannonius Múzeum Évkönyve, 39, 79-84. Pécs.
- HORVÁTH GY., TÖLGYESI M., MÁTICS R. & TRÓCSÁNYI B. 1996: Kisemlősök cönológiai vizsgálata egy erdei vegetációban a Dráva-menti síkság területén. *Vadbiológia*, 5, 122-132.
- HORVÁTH, GY. & BANK, L. (1997): Köpetvizsgálatok 1985-1987. In: Bank L. (ed.) *Tenkes Termv. Táj.* 1, pp. 89-104.
- HORVÁTH, GY. & JENEY K. (1998): Adatok a kisemlősfauna indirekt monitorozó vizsgálatához egy gyöngybagolypár (*Tyto alba*) három éves köpetvizsgálata alapján. *Természetvédelmi Közlemények.* 7, 97-115.
- HORVÁTH, GY. & KALMÁR (2001): Az *Apodemus agrarius* populációinak összehasonlító szünbiológiai vizsgálata három különböző habitatban. Magyar Ápróvad Közlemények, 6, 335-352.
- HORVÁTH, GY. & LANSZKI, J. (2000): Két erdei habitat kisemlős együttesének összehasonlító szünbiológiai vizsgálata. – Somogyi Múzeumok Közleményei, XIV (különlenyomat)
- HORVÁTH, GY., MÁTICS, R., TÖLGYESI, M. & TRÓCSÁNYI, B. (1996): Kisemlősök cönológiai vizsgálata egy erdei vegetációban a Dráva-menti síkság területén. *Vadbiológia*, 5, 122-132.
- HORVÁTH, GY., POGÁNY, Á., HAMBURGER, K. & SCHAFFER, D. (2004): A védett csaltjáró pocok, *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) országos elterjedése 1999-ig gyűjtött adatok alapján. *Természetvédelmi Közlemények.* 11, 597-606.
- HÖRNFELDT, B., LÖFGREN, O. & CARLSSON, B. G. (1986): Cycles in voles and small game in relation to variations in plan production indices in northern Swede. *Oecologia*, 502.
- HUGGINS, R. M. (1991): Some practical aspects of a conditional likelihood approach to capture-recapture experiments. *Biometrics* 47, 725-732.



- JANZEN, D. H. (1986): The eternal external threat. (IN: Conservation Biology. The science of scarcity and diversity. M. E. Soulé, ed), Sinauer, Sunderland, Massachusetts: 257-285.
- 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.
- JOHNSON, A. R., WIENS, J. A., MILNE, B. T. & CRIST, T. O. (1992a): Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology* 7 (1), 63-75.
- JOHNSON, A. R., MILNE, B. T. & WIENS, J. A. (1992b): Diffusion in fractal landscapes: simulations and experimental studies of tenebrionid beetle movements. *Ecology* 73 (6), 1968-1983.
- JOLLY, G. M. (1965): Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration – stochastic model. *Biometrika* 52, 225-247.
- KAIKUSALO, A. (1982): Metsäsopuli. In: koivisto I. (ed.), Suomen eläimet I, Weilin+Göös Helsinki, pp. 124-127
- KAIKUSALO, A. & TAST, J. (1984): Winter breeding of microtine rodents at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. In: Merritt, J. F., ed. Winter ecology of small mammals. Special Publication NO. 10. Pittsburgh, PA: *Carnegie Museum of Natural History*: 243-252.
- KALMÁR, S. & GÁL, J. (2003): Élő kóroki tényezők hatása a kisemlős-populációk dinamikájára. Magyar Ökológus Kongresszus, Sopron. *Poszter*
- KALMÁR, S. & HORVÁTH, GY. (2002): Tarra vágott erdőrézlet kisemlős közösségének szünbiológiai vizsgálata. I. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, Sopron. *Poszter*
- KAPUR, J. N., & KESAVAN, H. K. (1992): Entropy optimization principles with applications. Academic Press, London, England.
- KÁRPÁTI, L. (1977): Siketfajd (*Tetrao urogallus*) és császármadár (*Tetrastes bonasia*) a Soproni-hegyvidéken. *Aquila* 83: 282.
- KÁRPÁTI, L. (1982): A Fertő táj madárvilágának ökofaunisztikai vizsgálata. EFE Tudományos Közleményei, Sopron, 1, 111-203.
- KÁRPÁTI, L. (1999): Az uhu (*Bubo bubo*) fészkelése a Soproni-hegységben. *Szélkiáltó* 11: 3-5.
- KEITT, T. H., URBAN, D. L. & MILNE, B. T. (1997): Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology* 1 (1), 4.
- KORPIMAKI, E. (1984): Clutch size and breeding success of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in natural cavities and nest boxes. *Omis Fenn.* 61, 80-83.

- KÖLÜS, G. (1965): A mezei pocok (*Microtus arvalis* Pall.) egyedsűrűségének vizsgálata a mezővédő erdősávos területeken. Főisk. Kiadv. Keszthely. 7,3, 1-19-8.
- KÖLÜS, G. (1969): Mezővédő erdősávok hatása különböző agrobiocönózisok főbb állatpopulációinak kialakulására. Kandidátusi értekezés I-II. rész. Keszthely, Agrártudományi Egyetem, Kézirat, 268 pp.
- KREBS, C. J. (1966): Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecol. Monogr.* 36, 239-273.
- KREBS, C. J. (1993): Are lemmings large *Microtus* or small reindeer? A review of lemming cycles after 25 years and recommendations for future work. Pp. 247-260 in N.C. Stenseth and R.A. Ims, editors, *The biology of lemmings. Academic Press London, UK.*
- KUCSARA, M. (2003): A hidegvíz-völgyi erdészeti hidrológiai kutatóhely. *Hidrológiai Tájékoztató a Magyar Hidrológiai Társaság Lapja*, 21-23.
- KULLBACK, S. (1959): *Information theory and statistics.* John Wiley, New York, USA.
- LAKATOS, F. (1997): Szúkárosítások alakulása a Soproni-hegyvidéken. *Erdészeti Lapok CXXXII* 7-8: 325-326.
- LANSZKI, J. & HORVÁTH, GY. (2005): Ragadozó emlősök táplálkozási kapcsolatai a Lankóci erdőben (Somogy megye). *Állattani Közlemények*, 11-23.
- LAURANCE W. F. & YENSEN E. (1991): Predicting the impact of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55, 77-92.
- 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.
- LEHOCZKY, É. & PATLÓK, ZS. (1978): Kisemlősök populációdinamikai és produktóbiológiai vizsgálata a síkfőkuti cseres-tölgyes erdőben. Mscr. (Diplomamunka), Debrecen
- LEE, S. & CHAO, A. (1994): „Estimating Population Size via Sample Coverage for Closed Capture-Recapture Models,” *Biometrics*, 50, 88-97.
- LINDÉN, H. (1981): Estimations of juvenile mortality in the capercaillie, *Tetrao urogallus*, and the black grouse, *Tetrao tetrix*, from indirect evidence. *Finn. Game Resear.* 39, 52-67.
- LINDÉN, H.(1988): Latitudinal gradients in predator-prey interactions, cyclicality and synchronism in voles and game populations in Finland. *Oikos* 52, 341-349.
- LLOYD, M. (1967): Mean crowding. – *J. anim. Ecol.* 35: 1-30.

- LLOYD, C. J. & YIP, P. (1991): „A Unification of Inference From Capture-Recapture Studies Through Martingale *Estimating Functions*,” in *Estimating Functions*, ed. V. P. Godambe, Oxford: Clarendon Press, pp. 65-88.
- MACKIN-ROGALSKA, R. & NABAGLO, L. (1990): Geographical variation in cyclic periodicity and synchrony in the common vole, *Microtus arvalis*. *Oikos* 59, 343-348.
- MALCOLM J. R. (1994): Edge effects in Central Amazonian forest fragments. *Ecology* 75: 2438-2445.
- MARCHES, G. (1957): Un microtine nou pentru fauna R.P.R. *Mikrotus agrestis gregarius*. *Bul. St. Acad. R.P.R. Zool. Bukarest* 11.
- MAZURKIEWICZ, M. (1991): Population dynamics and demography of the bank vole in different tree stands – *Acta theriol.*, 36, 207-227.
- MCDONALD, L. L., ANDERSON, D. R., & WHITE, G. C. (1981): „Robust Procedure for Determination of Underlying Model Structure,” *ISEM Journal*, 3, 103-112.
- MEDVEGY, M., SOLTÉSZ, GY., SZOTTER, L. & KOLOSZÁR, A. (1981): Egy ritka cincérfaj: *A Saphanus piceus* Laich. soproni gyűjtése során szerzett tapasztalataink. *Savaria. A Vas Megyei Múzeumok értesítője* 15: 51-53.
- MENKENS, JR., G. E., & ANDERSON, S. H. (1988): „Estimation of Small-Mammal Population Size,” *Ecology*, 69, 1952-1959.
- MERRIAM, G. (1984): Connectivity: a fundamental characteristic of landscape pattern. *Landscape ecological concepts*, 1, 5-15.
- METZGAR, L. H. & HILL, R. (1971): The measurement of dispersion in small mammal populations. *J. Mamm.* 52(1), 12-20.
- MÉHELY, L. (1908): Két új pocokfaj a magyar faunában. *Allatt. Közl.*, Bp. 7, 3-14.
- MÉSZÁROS, F. (1972): The occurrence of *Angiostrongylus* (P.) *dujardini* Drozd et Doby. 1970 (*Nematoda*) in Rodents in Hungary. *Parasit. Hung.* 5. 163-176.
- MÉSZÁROS, F. (1977): Parasitic Nematodes of *Microtus arvalis* (*Rodentia*) in Hungary. *Parasit, Hung.* 10.
- MÉSZÁROS, F. (1978): Parasitic Nematodes of *Clethrionomys glareolus* (*Rodentia*) in Hungary. *Parasit, Hung.* 11.
- MIKES, M. & HABIJAN-MIKES, V. (1985): Coenotic relations of small mammals along the river Tisza. *Tiscia* Vol. XX, 135-143.
- MIKKOLA, H. (1983): *Owls of Europe*. T & A D Poyser, Calton, UK.

- MILLS, L. S. (1995): Edge effects and isolation: red-backed voles on forest remnants. *Conservation Biology* 9, 395-403.
- MOHR, E. (1931): DIE Säugetiere Schleswig-Holsteins. 68-74.
- MONTGOMERY, W. I. (1980): Population structure and dynamic of sympatric Apodemus species (Rodentia: Muridae). *J. Zool., Lond.* 192, 351-377.
- MURICA, C. (1995): Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 58-62.
- NEWTON, I. (1979): Population Ecology of Raptors. Vermillion, South Dakota Books
- NÉMETCZKI M. (1984): Kisemlősök populációdinamikai és táplálkozásbiológiai vizsgálata a síkfőkuti cseres-tölgyes erdőben. Doktori értekezés. KLTE Ökológiai Tanszék.
- NÉMETH, CS. (1993): Kisemlős vizsgálatok a Lajta-Project erdősávrendszerében. TDK Dolgozat. Erdészeti és Faipari Egyetem, Sopron 28 pp.
- NÉMETH, CS. (1995): Kisemlős állományvizsgálatok a LAJTA-Project erdősávrendszerében. – Diplomamunka, Sopron, EFE Vadgazdálkodási Tanszék p. 86-87.
- NÉMETH, CS. (1997): Kisemlős közösségek vizsgálata a Lajta-Project erdősávrendszerében. *Magyar Ápróvad Közlemények* 1, 197217.
- NÉMETH, CS. (2000): Kisemlős közösségek vizsgálata a LAJT-Project erdősávrendszerében. – *Ornis Hungarica* 10, 243-253.
- NÉMETH, CS. (2003): Kisemlős közösségek vizsgálata a LAJTA-Project erdősávrendszerében. Doktori (PhD) értekezés, Sopron.
- NOSS, R. F. (1991): Landscape connectivity: different functions and different scales. Pages 27-39 in W. E. Hudson, editor. *Landscape linkages and biodiversity*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- OPDAM, P. (1988): Populations in fragmented landscape. In Proc 2nd. International Seminar of the International Association of Landscape Ecology. Pp. 75-77. Edited by K. F. Scheiber. *Munstersche Geographische Arbeiten* 29. Munster.
- OPDAM, P. (1991): Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding birds student. *Landscape Ecology* 5, 93-106.
- OTIS, D. L., BURNHAM, K. P., WHITE, G. C., & ANDERSON, D. R. (1978): „Statistical Inference From Capture Data on Closed Populations,” *Wildlife Monographs*, 62.
- PALOTÁS, G. (1968): A mezei pocok (*Microtus arvalis* Pall.) hazai populációjának mikroszisztematikai, ökológiai (populációdinamikai) vizsgálata és az ellen való

- védekezés - különös tekintettel a biológiai védekezésre. (Doktori értekezés) Debrecen 172 pp.
- PALOTÁS, G. (1970): A hazai mezei pocok (*Microtus arvalis* Pall.) népségeken végzett populációdinamikai megfigyelések eredményei. I. A biotikus potenciált befolyásoló tényezők. DATE Tud. Közl. Debrecen 16, 259-283.
- PALOTÁS, G. (1978): Egyes rágcsáló emlősfajok egyedszámának alakulása különböző takarmányterületeken. DATE Tessedik S. TMTN Debrecen, 175-178.
- PALOTÁS, G. (1981): Összehasonlító emlőscönológiai vizsgálatok a Hortobágyon. Hajdúsági Múzeum Évkönyve, Hajdúböszörmény, 45-90.
- PALOTÁS, G. (1983): Emlőstársulások vizsgálata Hortobágy természetes és mesterséges ökoszisztémáiban. DATE Tud. Közl. Debrecen, 23, 36-53.
- PALOTÁS, G. (1984): Kisemlőstársulások szezonális struktúrájának vizsgálata hortobágyi agrárökoszisztémákban. DATE Tud. Közl. Debrecen, 24, 93-116.
- PALOTÁS, G. (1986): Kisemlősök populációinak és közösségeinek szerkezete és dinamikája a Hortobágyon. Kandidátusi értekezés tézisei. 141 pp.
- PALOTÁS, G. & DEMETER, A. (1983): Mammals of the Hortobágy. In: Mahunka, S. (ed.) The fauna of the Hortobágy National Park. II. Akadémia Kiadó Budapest, 413-421.
- PELIKÁN, J. & NESVADBOVA, J. (1979): Small mammal communities in farms and surrounding fields. *Folia Zoologica* 28(3), 209-217.
- PETRUSEWICZ, K. (1983): Ecology of the bank vole. *Acta. Theriol*, 28, 1-242.
- 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 kisemlős közösségeinek szünbiológiai vizsgálata. OTDK dolgozat.
- PODANI, J.(1990): Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe. *Scientia kiadó*, 412 pp.
- POLLOCK, K. H., NICHOLS, J. D., BROWNIE, C. & HINES, J. E. (1990): Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs* 107.
- 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 (Bialowieza National Park) in relation to weather, seed crop, and predation. *Acta Theriologica*, 38, 199-232.
- PRENDERGAST, J. R. – EVERS HAM, 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.
- REXSTAD, E., & BURNHAM, K. P. (1991): „User’ s Guide for Interactive Program CAPTURE,” Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Colorado State University, Fort Collins.
- RYSZKOWSKI, L. – GOSZCZYNSKI, J. – TRUSZKOWSKI, J. (1973): Trophic relationships of the common vole in cultivated fields. *Acta theriol.* 18, 125-165.
- SANTOS T. – TELLERÍA, J. L. (1991): An experiment to test the consumption of arboreal food by wood mouse *Apodemus sylvaticus*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 56, 19-24.
- SANTOS T. – TELLERÍA, J. L. (1994): Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish Juniper *Juniperus thurifera*. *Biological Conservation* 70, 129-134.
- SANTOS T. – TELLERÍA, J. L. (1995): Global environmental change and the future of Mediterranean forest avifauna. (In: Global change and Mediterranean-type ecosystems. J. M. Moreno and W. C. Oechel, eds). *Springer-Verlag, New York*: 457-470.
- SADLEIR, R. M. F. S. (1965): The relationship between agonistic behaviour and population changes in the deermouse *Peromyscus maniculatus* (Wagner). – *J. anim. Ecol.* 34, 331-352.
- SAKAMOTO, Y., ISHIGURO, M., - KITAGAWA, G. (1986): *Akaike Information Criterion Statistics*, Tokyo: KTK Scientific Publishers.
- SANTOS T. – TELLERÍA, J. L. (1994): Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish Juniper *Juniperus thurifera*. *Biological Conservation* 70, 129-134.
- SAUNDERS, D. A. – HOBBS, R. J. – MARGULES, C. R. (1991): Biological consequences of habitat fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5, 18-32.
- SCHMIDT, E. (1962): Adatok Apaj-puszta környéke kisemlős faunájához. *Vertebrata Hungarica* 4, 83-89.

- SCHMIDT, E. (1968): A Magyarországon telelő erdei fülesbaglyok mezei pocok pusztításának elméleti értékelése köpetvizsgálatok alapján. *Aquila*, 75, 259-267.
- SCHMIDT, E. (1974): Die Verbreitung der Erdmaus, *Microtus agrestis* (Linné, 1761) in Ungarn. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 22, 1:61-64.
- SEBER, G. A. F. (1965): A note on the multiple recapture census. *Biometrika* 52, 249-259.
- SEBER, G. A. F. (1982): *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameter* (2nd ed.), New York: Macmillan.
- SEBER, G. A. F. (1986): „A Review of Estimating Animal Abundance,” *Biometrics*, 42, 267-292.
- SEBER, G. A. F. (1992): „A Review of Estimating Animal Abundance,II,” *International Statistical Reviews*, 60, 129-166.
- SEKGOROANE, G. B. & DILWORTH T. G. (1995): Relative abundance, richness, and diversity of small mammals at induced forest edges. *Danadian Journal of Zoology* 73, 1432-1437.
- SHANNON, C. E. & WEAVER, W. (1949): The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana, Illinois. USA.
- SHIBATA, R. (1989): Statistical aspects of model selection. Pages 215-240 in J. C. Willems, editor. *From data to model*. Springer-Verlag, London, England.
- SIIVONEN, L. & SULKAVA, S. (1994): Pohjolan nisäkkäät. – *Otava, Helsinki*. 224 s.
- SMITH, C. C. & BALDA, R. P. (1979): Competition among insects, birds and mammals for conifer seeds. *American Zoologist* 19, 1065-1083.
- SONERUD, G. A. (1988): What causes extended lows in microtine cycles? *Oecologia* 76, 37-42.
- SOUTHERN, H. N. & LOWE, V. P. W. (1982): Predation by tawny owls (*Stix aluco*) on bank voles (*Clethrionomys glareolus*) and wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *J. Zool., Lond.* 198, 83-102.
- STAMPS, J. A., BUECHNER M. & KRISHMAN V. V. (1987): The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. *American Naturalist* 129, 533-552.
- SZABÓ I. (1972): Adatok Sopron és környéke Siphonaptera-faunájához. *Parasit. Hung.* 5, 329-348.
- SZACKI, J. & LIRO, A. (1991): Movements of small mammal in the heterogeneous landscape. *Lansc. Ecol.*, 5, 219-224.

- TARI, T. (2005): A gímszarvas (*Cervus elaphus*) és az őz (*Capreolus capreolus*) élőhelyhasználatának és károkozásának vizsgálata a Soproni-hegység erdőfelújításaiban. Diplomadolgozat, Vadgazdamérnöki szak
- TAYLOR, P. D., FAHRIG, L., HENEIN, K. & MERRIAM, G. (1993): Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68 (3), 571-573.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS T. (1992): Spatio-temporal patterns of egg predation in forest islands: an experimental approach. *Biological Conservation* 62, 29-33.
- TEW, T. E., MACDONALD, D. W. & RANDA, M. R. W. (1992): Herbicide application affects microhabitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *Journal of Applied Ecology* 29, 532-539.
- TÓTH, G. (1992): Újabb adatok Csorna környékének kisméltós faunájához, Soproni Szemle, 179-181.
- TÓTHMÉRÉSZ, B. (1994): NuCoSA. Programcsomag közösségi szintű botanikai, zoológiai és ökológiai vizsgálatokhoz. KLTE, Debrecen (105).
- TÓTHMÉRÉSZ, B. (1997): Wweighted dissimilarity measures for binary data (in press).
- TRASER, GY. (1993): *Pyropterus affinis* - egy ritka hajnalbogár faj a Soproni-hegyvidéken. *Szélkiáltó* 7: 21. p.
- TRASER, GY., THIBAUT, J. M. & NAJT, J. (1993): Deux nouvelles espèces de Collemboles (Insecta) de Hongrie. *Bonner zoologische Beiträge* 44(3-4): 221-224.
- WECKER, S. (1963): The role of early experience in habitat selection by the prairie deer mouse, *Peromyscus maniculatus biridi*. *Ecol. Monogr.* 33: 307-325.
- WHITE, G. C., ANDERSON, D.R., BURNHAM, K.P., & OTIS, D. L. (1982): *Capture-Recapture and Removal Methods for Sampling Closed Populations*, Los Alamos National Laboratory, LA-8787-NERP, Los Alamos, New Mexico.
- YOCCOZ, N. G. & MESNAGER, S. (1998): Are alpine bank voles larger and more sexually dimorphic because adults survive better? *Oikos*, 82, 85-98.
- UBRANKOVITS, P. & VARGA, L. (1978): Törpekuvík a Soproni-hegységben. *Madártani Tájékoztató* 1978. január-február: 3.
- VERTSE, A. (1939): A császármadár elterjedése Csonka-Magyarországon. *Aquila* 42-45: 665-666.
- VIG, K. (2000): A Nyugat-magyarországi-peremvidék állattani kutatásának története. Savaria Múzeum, Szombathely, 366 pp.
- ZARR, J. H. (1996): *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall International, Inc. 662 pp.



- ZATYKÓ, L. (1984): Vízirigó (*Cinclus cinclus*) észlelések Sopron környékéről. *Madártani Tájékoztató* 1984. április-június: 102.
- 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.

## 10. Függelék

### 1. Zárt populációs modellek alapján kalkulált havi egyedszám-értékek

<i>Apodemus flavicollis</i>	2001							
	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.
legjobb illeszkedésű modell		M(o)	M(o)	M(th)	M(o)	M(o)	M(bh)	M(b)
illeszkedés		1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
<b>becsült pop. létszám</b>	<b>0</b>	<b>20</b>	<b>17</b>	<b>33</b>	<b>9</b>	<b>99</b>	<b>74</b>	<b>18</b>
min. egyedszám		19	17	27	8	62	65	18
max. egyedszám		28	23	53	19	191	105	21
standard error (95%-on)		1,95	1,23	6,23	2,21	30,49	9,07	0,73
CV%		10%	7%	19%	25%	31%	12%	4%
alternatív modell (min. CV%)					M(bh)	M(bh)	M(o)	
illeszkedés					0,62	0,54	0,76	
<b>becsült pop. létszám</b>					<b>7</b>	<b>73</b>	<b>130</b>	
min. egyedszám					7	55	96	
max. egyedszám					7	109	198	
standard error (95%-on)					1,1337	13,4164	24,9893	
CV%					16%	18%	19%	
	2002							
	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.
legjobb illeszkedésű modell	M(th)	M(h)	M(bh)	M(b)	M(h)	M(o)		M(o)
illeszkedés	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00		1,00
<b>becsült pop. létszám</b>	<b>42</b>	<b>269</b>	<b>179</b>	<b>232</b>	<b>95</b>	<b>10</b>	<b>0</b>	<b>4</b>
min. egyedszám	34	230	158	137	78	10		4
max. egyedszám	65	320	225	609	129	10		4
standard error (95%-on)	7,13	23,11	26,37	101,88	12,74	0,55		0,68
CV%	17%	9%	15%	44%	13%	6%		17%
alternatív modell (min. CV%)			M(bh)	M(th)	M(o)			
illeszkedés			0,64	0,84	0,82			
<b>becsült pop. létszám</b>			<b>182</b>	<b>177</b>	<b>61</b>			
min. egyedszám			289	143	59			
max. egyedszám			389	244	69			
standard error (95%-on)			16,73	25,09	2,4521			
CV%			9%	14%	4%			
	2003							
	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.
legjobb illeszkedésű modell	M(o)	M(o)	M(o)	M(o)	M(h)	M(o)	M(o)	M(tbh)
illeszkedés		1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
<b>becsült pop. létszám</b>		<b>9</b>	<b>17</b>	<b>35</b>	<b>46</b>	<b>116</b>	<b>113</b>	<b>nem becsült</b>
min. egyedszám		9	17	23	34	75	70	
max. egyedszám		23	32	82	72	216	220	
standard error (95%-on)		2,49	2,47	12,97	9,48	33,89	35,56	
CV%		28%	15%	37%	21%	29%	31%	
alternatív modell (min. CV%)		M(h)		M(t)	M(o)	M(h)	M(h)	M(h)
illeszkedés		0,97		0,81	0,97	0,81	0,88	0,82
<b>becsült pop. létszám</b>		<b>9</b>		<b>22</b>	<b>29</b>	<b>102</b>	<b>106</b>	<b>136</b>
min. egyedszám		9		20	25	80	84	110
max. egyedszám		23		32	44	137	141	176
standard error (95%-on)		2,4857		3,0354	4,4833	14,5829	14,5452	16,7204
CV%		28%		14%	15%	14%	14%	12%

**1. táblázat:** Az *Apodemus flavicollis* havi kalkulált egyedszám értékei a legjobban illeszkedő, valamint a legkisebb CV%-ú modell alapján

<i>Microtus agrestis</i>	2001							
	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.
legjobb illeszkedésű modell	M(o)	M(h)	M(o)	M(th)	M(tb)	M(o)	M(o)	M(b)
illeszkedés	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,99	1,00
<b>becsült pop. létszám</b>	<b>12</b>	<b>37</b>	<b>34</b>	<b>87</b>	<b>41</b>	<b>13</b>	<b>18</b>	<b>14</b>
min. egyedszám	8	26	28	59	37	12	12	14
max. egyedszám	37	60	79	157	183	24	46	14
standard error (95%-on)	5,9205	8,2600	7,5941	23,1515	21,6930	2,6207	7,1846	0,4915
CV%	49%	22%	22%	27%	53%	20%	40%	4%
alternatív modell (min. CV%)	M(h)	M(o)	M(bh)	M(tb)	M(th)		M(bh)	
illeszkedés	0,84	0,98	0,88	0,55	0,59		0,89	
<b>becsült pop. létszám</b>	<b>19</b>	<b>20</b>	<b>26</b>	<b>49</b>	<b>53</b>		<b>10</b>	
min. egyedszám	12	17	23	44	43		10	
max. egyedszám	37	33	45	72	82		10	
standard error (95%-on)	6,0261	3,4194	4,4721	6,3246	9,3618		0	
CV%	32%	17%	17%	13%	18%		0%	
	2002							
	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.
legjobb illeszkedésű modell	M(bh)	M(bh)	M(o)	M(o)	M(bh)	M(bh)	M(o)	
illeszkedés	0,84	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	
<b>becsült pop. létszám</b>	<b>24</b>	<b>11</b>	<b>6</b>	<b>10</b>	<b>4</b>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>0</b>
min. egyedszám	19	11	6	6	4	7	2	
max. egyedszám	47	11	6	44	4	7	2	
standard error (95%-on)	6,3246	0,0000	0,8389	7,3223	0,2862	0,2336	0,8441	
CV%	26%	0%	14%	73%	7%	3%	42%	
alternatív modell (min. CV%)	M(h)		M(h)	M(bh)			M(bh)	
illeszkedés	0,53		0,79	0,88			0,72	
<b>becsült pop. létszám</b>	<b>23</b>		<b>8</b>	<b>5</b>			<b>2</b>	
min. egyedszám	19		7	5			2	
max. egyedszám	38		15	5			2	
standard error (95%-on)	4,543		1,7459	0			0	
CV%	20%		22%	0%			0%	
	2003							
	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.
legjobb illeszkedésű modell	M(o)	M(o)	M(o)	M(o)	M(h)	M(o)	M(h)	M(o)
illeszkedés	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
<b>becsült pop. létszám</b>	<b>2</b>	<b>13</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>6</b>	<b>12</b>	<b>4</b>	<b>7</b>
min. egyedszám	2	10	4	4	6	10	3	6
max. egyedszám	2	28	4	9	14	26	11	20
standard error (95%-on)	0,4843	3,8273	0,9011	1,2340	1,5362	3,3752	1,8545	2,7584
CV%	24%	29%	23%	31%	26%	28%	46%	39%
alternatív modell (min. CV%)	M(bh)			M(bh)	M(o)			M(h)
illeszkedés	0,83			0,69	0,58			0,55
<b>becsült pop. létszám</b>	<b>2</b>			<b>3</b>	<b>5</b>			<b>5</b>
min. egyedszám	2			3	5			5
max. egyedszám	2			3	5			5
standard error (95%-on)	0			0	0			0
CV%	0%			0%	0%			0%

**2. táblázat:** A *Microtus agrestis* havi kalkulált egyedszám értékei a legjobban illeszkedő, valamint a legkisebb CV%-ú modell alapján

<i>Clethrionomys glareolus</i>	2002							
	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.
legjobb illeszkedésű modell	M(bh)	M(o)	M(o)	M(h)	M(h)	M(h)	M(h)	M(h)
illeszkedés	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
<b>becsült pop. létszám</b>	<b>6</b>	<b>23</b>	<b>45</b>	<b>64</b>	<b>52</b>	<b>55</b>	<b>33</b>	<b>31</b>
min. egyedszám	6	18	27	51	45	49	31	27
max. egyedszám	6	45	107	90	68	71	46	49
standard error (95%-on)	0,5700	6,2300	17,8900	9,6900	5,8	5,4400	3,0800	4,8600
CV%	10%	27%	40%	15%	11%	10%	9%	16%
alternatív modell (min. CV%)		M(tb)	M(h)	M(o)	M(o)	M(bh)	M(o)	M(o)
illeszkedés		0,33	55,00	0,97	0,92	0,82	0,87	0,98
<b>becsült pop. létszám</b>		<b>17</b>	<b>55</b>	<b>46</b>	<b>44</b>	<b>44</b>	<b>30</b>	<b>25</b>
min. egyedszám		16	40	42	41	44	30	25
max. egyedszám		38	81	58	53	44	30	25
standard error (95%-on)		4,06	10,39	3,97	3,01	0	0,5	0,65
CV%		24%	19%	9%	7%	0%	2%	3%

**3. táblázat:** A *Clethrionomys glareolus* havi kalkulált egyedszám értékei a legjobban illeszkedő, valamint a legkisebb CV%-ú modell alapján (2002-ben)

## 2. Nyílt populációs modellek kalkulált értékei

2.1. A populációdinamikai változásokra ható faktorok vizsgálat során végzett modellszelekció részletes adatai

AFL 3 éves

Model	Delta AICc	AICc	Model Weight	Likelihood	#Par	Deviance
{ $\Phi(t)$ , $p(t)$ }	1092,713	0,00	0,62933	1,0000	37,000	147,852
{ $\Phi(t)$ CGL, MAG, MSU), $p(\cdot)$ }	1095,257	2,54	0,17638	0,2803	18,000	191,299
{ $\Phi(t)$ , MAG), $p(t)$ }	1095,549	2,84	0,15242	0,2422	21,000	185,269
{ $\Phi(t)$ , CGL), $p(t)$ }	1098,557	5,84	0,03387	0,0538	20,000	190,390
{ $\Phi(t)$ , $p(\cdot)$ }	1101,579	8,87	0,00748	0,0119	21,000	191,299
{ $\Phi(\cdot)$ , $p(t)$ }	1106,935	14,22	0,00051	0,0008	23,000	192,413
{ $\Phi(t)$ CGL, MAG, MSU), $p(t)$ CGL, MAG, MSU)}	1132,059	39,35	0,00000	0,0000	8,0000	248,815
{ $\Phi(t)$ CGL, MAG, MSU), $p(\cdot)$ kiegészítéssel}	1139,784	47,07	0,00000	0,0000	5,0000	262,650
{ $\Phi(\cdot)$ , $p(t)$ CGL, MAG, MSU)}	1140,554	47,84	0,00000	0,0000	6,0000	261,389
{ $\Phi(t)$ MAG), $p(\cdot)$ }	1153,331	60,62	0,00000	0,0000	3,0000	280,244
{ $\Phi(t)$ CGL), $p(\cdot)$ }	1160,800	68,09	0,00000	0,0000	4,0000	285,692
{ $\Phi(\cdot)$ , $p(\cdot)$ }	1174,182	81,47	0,00000	0,0000	2,0000	303,110

AFL 2001

Model	Delta AICc	AICc AICc	Model Weight	Likelihood	#Par	Deviance
$\Phi(\cdot), p(t)$	207,275	0,00	0,55064	1,0000	7,0000	34,241
$\Phi(t), p(t, \text{CGL}, \text{MAG}, \text{MSU})$	208,974	1,70	0,23547	0,4276	8,0000	33,729
$\Phi(t), p(t, \text{MAG})$	210,918	3,64	0,08908	0,1618	6,0000	40,067
$\Phi(t, \text{CGL}, \text{MAG}, \text{MSU}), p(t)$	211,658	4,38	0,06153	0,1117	9,0000	34,173
$\Phi(t), p(t)$	213,664	6,39	0,02257	0,0410	11,000	31,611
$\Phi(t), p(\cdot)$	213,874	6,60	0,02032	0,0369	7,0000	40,840
$\Phi(\cdot), p(t, \text{CGL}, \text{MAG}, \text{MSU})$	214,927	7,65	0,01200	0,0218	4,0000	48,360
$\Phi(t, \text{CGL}, \text{MAG}, \text{MSU}), p(t, \text{CGL}, \text{MAG}, \text{MSU})$	215,674	8,40	0,00826	0,0150	6,0000	44,823
$\Phi(t, \text{CGL}, \text{MAG}, \text{MSU}), p(\cdot)$	223,978	16,70	0,00013	0,0002	4,0000	57,411
$\Phi(\cdot), p(\cdot)$	244,691	37,42	0,00000	0,0000	2,0000	82,300

AFL 2002

Model	Delta AICc	AICc AICc	Model Weight	Likelihood	#Par	Deviance
$\Phi(t, \text{CGL}), p(t)$	554,722	0,00	0,25082	1,0000	7,0000	43,554
$\Phi(t, \text{CGL}, \text{MAG}), p(t)$	554,722	0,00	0,25082	1,0000	7,0000	43,554
$\Phi(t), p(t, \text{CGL}, \text{MAG})$	554,930	0,21	0,22605	0,9012	7,0000	43,761
$\Phi(\cdot), p(t)$	556,797	2,08	0,08888	0,3544	8,0000	43,554
$\Phi(t, \text{MAG}), p(t)$	556,797	2,08	0,08888	0,3544	8,0000	43,554
$\Phi(t), p(t)$	557,308	2,59	0,06884	0,2745	12,000	35,665
$\Phi(t), p(\cdot)$	559,364	4,64	0,02462	0,0982	8,0000	46,121
$\Phi(t, \text{CGL}, \text{MAG}), p(t, \text{CGL}, \text{MAG})$	567,296	12,57	0,00047	0,0019	3,0000	64,333
$\Phi(\cdot), p(t, \text{CGL}, \text{MAG})$	567,296	12,57	0,00047	0,0019	3,0000	64,333
$\Phi(t, \text{MAG}+\text{CGL}), p(\cdot)$	569,686	14,96	0,00014	0,0006	3,0000	66,722
$\Phi(\cdot), p(\cdot)$	572,967	18,25	0,00003	0,0001	2,0000	72,032

AFL 2003

Model	Delta AICc	AICc AICc	Model Weight	Likelihood	#Par	Deviance
$\Phi(\cdot), p(\cdot)$	222,360	0,00	0,23272	1,0000	2,0000	40,256
$\Phi(t), p(t, \text{CGL}, \text{MAG})$	222,634	0,27	0,20293	0,8720	7,0000	29,827
$\Phi(t, \text{CGL}, \text{MAG}), p(t, \text{CGL}, \text{MAG})$	223,251	0,89	0,14906	0,6405	3,0000	39,064
$\Phi(\cdot), p(t, \text{CGL}, \text{MAG})$	223,709	1,35	0,11855	0,5094	3,0000	39,522
$\Phi(t), p(t, \text{CGL}, \text{MAG})$	223,709	1,35	0,11855	0,5094	3,0000	39,522
$\Phi(t), p(\cdot)$	224,319	1,96	0,08739	0,3755	7,0000	31,512
$\Phi(t, \text{CGL}, \text{MAG}), p(t)$	225,276	2,92	0,05416	0,2327	7,0000	32,469
$\Phi(\cdot), p(t)$	226,282	3,92	0,03275	0,1407	7,0000	33,476
$\Phi(t), p(t)$	230,542	8,18	0,00389	0,0167	11,000	28,619

## CGL 3 éves

Model	Delta AICc	AICc	Model Weight	Likelihood	#Par	Deviance
$\Phi(t), p(\cdot)$	444,731	0,00	0,96260	1,0000	20,000	72,441
$\Phi(t), p(t)$	451,227	6,50	0,03740	0,0389	33,000	46,580
$\Phi(t, AFL), p(\cdot)$	483,991	39,26	0,00000	0,0000	3,0000	149,094
$\Phi(t, AFL, MAG, MSU), p(\cdot)$	484,920	40,19	0,00000	0,0000	5,0000	145,881
$\Phi(\cdot), p(t)$	487,429	42,70	0,00000	0,0000	21,000	112,775
$\Phi(t, AFL, MAG, MSU), p(t, AFL, MAG, MSU)$	488,052	43,32	0,00000	0,0000	7,0000	144,807
$\Phi(\cdot), p(t, AFL, MAG, MSU)$	543,089	98,36	0,00000	0,0000	5,0000	204,050
$\Phi(\cdot), p(\cdot)$	556,010	111,28	0,00000	0,0000	2,0000	223,159

## CGL 2001

Model	Delta AICc	AICc	Model Weight	Likelihood	#Par	Deviance
$\Phi(t, AFL, MAG, MSU), p(t, AFL, MAG, MSU)$	37,114	0,00	0,85721	1,0000	2,0000	15,402
$\Phi(t, AFL, MAG, MSU), p(\cdot)$	42,420	5,31	0,06038	0,0704	3,0000	18,079
$\Phi(\cdot), p(\cdot)$	42,452	5,34	0,05942	0,0693	2,0000	20,740
$\Phi(\cdot), p(t, AFL, MAG, MSU)$	45,071	7,96	0,01604	0,0187	3,0000	20,730
$\Phi(\cdot), p(t)$	47,185	10,07	0,00557	0,0065	7,0000	9,044
$\Phi(t), p(\cdot)$	50,261	13,15	0,00120	0,0014	7,0000	12,120
$\Phi(t), p(t)$	54,139	17,03	0,00017	0,0002	9,0000	6,141

## CGL 2002

Model	Delta AICc	AICc	Model Weight	Likelihood	#Par	Deviance
$\Phi(\cdot), p(t)$	355,828	0,00	0,79074	1,0000	8,0000	43,698
$\Phi(t), p(t)$	359,865	4,04	0,10505	0,1329	13,000	36,477
$\Phi(t, AFL, MAG), p(t, AFL, MAG)$	361,314	5,49	0,05091	0,0644	5,0000	55,648
$\Phi(\cdot), p(t, AFL, MAG)$	362,561	6,73	0,02729	0,0345	4,0000	59,004
$\Phi(t, AFL, MAG), p(\cdot)$	364,155	8,33	0,01230	0,0156	4,0000	60,598
$\Phi(t), p(\cdot)$	364,926	9,10	0,00836	0,0106	8,0000	52,796
$\Phi(\cdot), p(\cdot)$	365,819	9,99	0,00535	0,0068	2,0000	66,412

## CGL 2003

Model	Delta AICc	AICc	Model Weight	Likelihood	#Par	Deviance
$\Phi(t, AFL, MAG), p(t, AFL, MAG)\}$	21,348	0,00	0,38750	1,0000	2,0000	5,437
$\Phi(t, AFL, MAG), p(\cdot)\}$	21,348	0,00	0,38750	1,0000	2,0000	5,437
$\Phi(\cdot), p(t, AFL, MAG)\}$	23,176	1,83	0,15536	0,4009	2,0000	7,265
$\Phi(\cdot), p(\cdot)\}$	24,792	3,44	0,06925	0,1787	2,0000	8,881
$\Phi(t), p(\cdot)\}$	35,902	14,55	0,00027	0,0007	5,0000	3,491
$\Phi(\cdot), p(t)\}$	37,585	16,24	0,00012	0,0003	5,0000	5,174
$\Phi(t), p(t)\}$	63,470	42,12	0,00000	0,0000	7,0000	1,726

## MAG 3 éves

Model	Delta AICc	AICc	Model Weight	Likelihood	#Par	Deviance
$\Phi(t AFL, CGL, MSU), p(t, AFL, CGL, MSU)\}$	449,826	0,00	0,64980	1,0000	7,0000	128,757
$\Phi(t AFL, CGL, MSU), p(\cdot)\}$	451,619	1,79	0,26512	0,4080	5,0000	134,772
$\Phi(t AFL, CGL), p(\cdot)\}$	454,099	4,27	0,07672	0,1181	4,0000	139,336
$\Phi(\cdot), p(t) AFL, CGL\}$	460,032	10,21	0,00395	0,0061	4,0000	145,269
$\Phi(\cdot), p(\cdot)\}$	461,423	11,60	0,00197	0,0030	2,0000	150,777
$\Phi(\cdot), p(t) AFL\}$	462,195	12,37	0,00134	0,0021	3,0000	149,499
$\Phi(t), p(\cdot)\}$	464,546	14,72	0,00041	0,0006	23,000	106,954
$\Phi(\cdot), p(t) AFL, CGL, MSU\}$	465,518	15,69	0,00025	0,0004	5,0000	148,671
$\Phi(t, AFL), p(\cdot)\}$	465,540	15,71	0,00025	0,0004	4,0000	150,777
$\Phi(\cdot), p(t) AFL, CGL, MSU\}$	467,620	17,79	0,00009	0,0001	6,0000	148,671
$\Phi(\cdot), p(t) AFL, CGL, MSU\}$	467,620	17,79	0,00009	0,0001	6,0000	148,671
$\Phi(\cdot), p(t)\}$	477,713	27,89	0,00000	0,0000	24,000	117,662
$\Phi(t), p(t)\}$	485,829	36,00	0,00000	0,0000	41,000	80,267

## MAG 2001

Model	Delta AICc	AICc	Model Weight	Likelihood	#Par	Deviance
$\Phi(t, AFL, CGL, MSU), p(t, AFL, CGL, MSU)\}$	270,484	0,00	0,42949	1,0000	5,0000	38,422
$\Phi(t), p(\cdot)\}$	271,382	0,90	0,27413	0,6383	8,0000	32,698
$\Phi(t, AFL, CGL, MSU), p(\cdot)\}$	272,805	2,32	0,13457	0,3133	4,0000	42,889
$\Phi(\cdot), p(\cdot)\}$	273,525	3,04	0,09389	0,2186	2,0000	47,808
$\Phi(t), p(t)\}$	275,271	4,79	0,03922	0,0913	13,000	24,881
$\Phi(\cdot), p(t)\}$	276,942	6,46	0,01701	0,0396	8,0000	38,258
$\Phi(\cdot), p(t, AFL, CGL, MSU)\}$	277,690	7,21	0,01170	0,0272	5,0000	45,629

MAG 2002

Model	Delta AICc	AICc	Model Weight	Likelihood	#Par	Deviance
$\Phi(\cdot), p(t, \text{AFL}, \text{CGL})\}$	63,988	0,00	0,54314	1,0000	1,0000	10,406
$\Phi(t, \text{AFL}, \text{CGL}), p(\cdot)\}$	66,135	2,15	0,18565	0,3418	2,0000	10,385
$\Phi(t, \text{AFL}, \text{CGL}), p(t, \text{AFL}, \text{CGL})\}$	66,135	2,15	0,18565	0,3418	2,0000	10,385
$\Phi(\cdot), p(\cdot)\}$	67,699	3,71	0,08493	0,1564	2,0000	11,949
$\Phi(t), p(\cdot)\}$	78,333	14,34	0,00042	0,0008	8,0000	7,404
$\Phi(\cdot), p(t)\}$	79,804	15,82	0,00020	0,0004	8,0000	8,876
$\Phi(t), p(t)\}$	94,742	30,75	0,00000	0,0000	13,000	7,404

MAG 2002

Model	Delta AICc	AICc	Model Weight	Likelihood	#Par	Deviance
$\Phi(t, \text{AFL}, \text{CGL}), p(t, \text{AFL}, \text{CGL})\}$	50,518	0,00	0,35397	1,0000	3,0000	25,078
$\Phi(t, \text{AFL}, \text{CGL}), p(\cdot)\}$	50,721	0,20	0,31980	0,9035	3,0000	25,281
$\Phi(\cdot), p(\cdot)\}$	51,533	1,02	0,21309	0,6020	2,0000	28,520
$\Phi(\cdot), p(t, \text{AFL}, \text{CGL})\}$	52,832	2,31	0,11130	0,3144	3,0000	27,392
$\Phi(t), p(\cdot)\}$	61,202	10,68	0,00169	0,0048	8,0000	20,590
$\Phi(\cdot), p(t)\}$	66,038	15,52	0,00015	0,0004	8,0000	25,426
$\Phi(t), p(t)\}$	79,981	29,46	0,00000	0,0000	13,000	16,211



2.2. A kor- és ivarfüggő fogási valószínűség és túlélés vizsgálata során végzett modellszelekció részletes adatai

AFL 2001 kor/ivar

Model	Delta AICc	AICc	Model Weight	Likelihood	Par	Deviance
{ $\Phi(\cdot), p(t, A, S)$ }	188,504	0,00	0,22382	1,0000	16,000	45,291
{ $\Phi(\cdot, A, S), p(t, S)$ }	188,504	0,00	0,22382	1,0000	16,000	45,291
{ $\Phi(\cdot, A, S), p(t, A)$ }	191,544	3,04	0,04895	0,2187	10,000	62,577
{ $\Phi(\cdot), p(t, A, S)$ }	193,769	5,27	0,01609	0,0719	18,000	45,546
{ $\Phi(\cdot), p(t, A, S)$ }	193,769	5,27	0,01609	0,0719	18,000	45,546
{ $\Phi(\cdot, A), p(t, A, S)$ }	193,769	5,27	0,01609	0,0719	18,000	45,546
{ $\Phi(\cdot, S), p(t, A, S)$ }	196,070	7,57	0,00509	0,0227	19,000	45,291
{ $\Phi(t, A, \cdot), p(t, S)$ }	197,804	9,30	0,00214	0,0096	20,000	44,432
{ $\Phi(t, A, S), p(\cdot)$ }	205,191	16,69	0,00005	0,0002	16,000	61,978
{ $\Phi(t, A, S), p(\cdot, A, S)$ }	205,191	16,69	0,00005	0,0002	16,000	61,978
{ $\Phi(t, S), p(t, S)$ }	205,472	16,97	0,00005	0,0002	22,000	46,807
{ $\Phi(t, A), p(t, A)$ }	205,652	17,15	0,00004	0,0002	15,000	64,893
{ $\Phi(t, S), p(t, A)$ }	205,709	17,21	0,00004	0,0002	20,000	52,337
{ $\Phi(t, A, S), p(\cdot)$ }	210,202	21,70	0,00000	0,0000	18,000	61,979
{ $\Phi(t, A, S), p(t, A, S)$ }	211,118	22,61	0,00000	0,0000	26,000	41,406
{ $\Phi(\cdot, A, S), p(\cdot, A, S)$ }	236,572	48,07	0,00000	0,0000	6,0000	116,503
{ $\Phi(\cdot, A, S), p(\cdot, S)$ }	236,572	48,07	0,00000	0,0000	6,0000	116,503
{ $\Phi(\cdot, A, S), p(\cdot, A, S)$ }	236,572	48,07	0,00000	0,0000	6,0000	116,503
{ $\Phi(\cdot), p(\cdot)$ }	239,846	51,34	0,00000	0,0000	2,0000	128,234

AFL 2002 kor/ivar

Model	Delta AICc	AICc	Model Weight	Likelihood	Par	Deviance
$\Phi(\cdot, A, S), p(t, A)$ }	509,600	0,00	0,71304	1,0000	11,000	61,175
$\Phi(t, A), p(t, A)$ }	512,836	3,24	0,14139	0,1983	15,000	55,900
$\Phi(t, A), p(t)$ }	512,836	3,24	0,14139	0,1983	15,000	55,900
$\Phi(t), p(t, A)$ }	521,507	11,91	0,00185	0,0026	19,000	55,900
$\Phi(\cdot), p(\cdot)$ }	522,104	12,50	0,00137	0,0019	3,0000	90,235
$\Phi(t, A), p(t, S)$ }	523,912	14,31	0,00056	0,0008	22,000	51,695
$\Phi(\cdot), p(t)$ }	525,185	15,58	0,00029	0,0004	8,0000	83,040
$\Phi(t), p(t)$ }	529,254	19,65	0,00004	0,0001	12,000	78,716
$\Phi(t), p(\cdot)$ }	529,323	19,72	0,00004	0,0001	8,0000	87,178
$\Phi(t, S), p(t, A)$ }	530,344	20,74	0,00002	0,0000	25,000	51,420
$\Phi(t, A, S), p(t, A, S)$ }	534,985	25,38	0,00000	0,0000	28,000	49,258
$\Phi(t, S), p(t, S)$ }	546,419	36,82	0,00000	0,0000	23,000	71,977

AFL 2003 kor/ivar

Model	Delta AICc	AICc	Model Weight	Likelihood	Par	Deviance
$\Phi(\cdot, A, S), p(t, A, S)\}$	156,758	0,00	0,98850	1,0000	16,000	45,038
$\Phi(t, A), p(t, S)\}$	165,955	9,20	0,00995	0,0101	21,000	41,205
$\Phi(t, S), p(t, A)\}$	170,281	13,52	0,00114	0,0012	22,000	42,806
$\Phi(t), p(t, S)\}$	174,167	17,41	0,00016	0,0002	17,000	59,917
$\Phi(t, S), p(t, S)\}$	174,335	17,58	0,00015	0,0002	19,000	54,914
$\Phi(t, A, S), p(t, A, S)\}$	176,148	19,39	0,00006	0,0001	27,000	34,398
$\Phi(t, S), p(t)\}$	177,474	20,72	0,00003	0,0000	17,000	63,225
$\Phi(\cdot), p(t, A)\}$	184,672	27,91	0,00000	0,0000	13,000	80,322
$\Phi(\cdot), p(\cdot)\}$	188,274	31,52	0,00000	0,0000	2,0000	108,445
$\Phi(t), p(\cdot)\}$	192,393	35,63	0,00000	0,0000	7,0000	101,876
$\Phi(\cdot), p(t)\}$	192,755	36,00	0,00000	0,0000	7,0000	102,238
$\Phi(t, A), p(t, A)\}$	193,491	36,73	0,00000	0,0000	18,000	76,675
$\Phi(t), p(t)\}$	197,631	40,87	0,00000	0,0000	11,000	98,022

AFL kor/ivar 2001-2003

Model	Delta AICc	AICc	Model Weight	Likelihood	Par	Deviance
$\Phi(\cdot, A, S), p(t, S)\}$	952,743	0,00	0,40898	1,0000	48,000	227,683
$\Phi(t, A), p(t, S)\}$	954,501	1,76	0,16981	0,4152	67,000	185,115
$\Phi(t, A, S), p(\cdot, A, S)\}$	959,883	7,14	0,01152	0,0282	43,000	246,110
$\Phi(\cdot), p(t, A)\}$	966,857	14,11	0,00035	0,0009	26,000	290,342
$\Phi(\cdot, A, S), p(t, A)\}$	966,857	14,11	0,00035	0,0009	26,000	290,342
$\Phi(t, A), p(t, A)\}$	975,627	22,88	0,00000	0,0000	49,000	248,291
$\Phi(t, A), p(t)\}$	975,627	22,88	0,00000	0,0000	49,000	248,291
$\Phi(t, S), p(t, A)\}$	982,776	30,03	0,00000	0,0000	72,000	201,332
$\Phi(t, A, S), p(t, A, S)\}$	993,352	40,61	0,00000	0,0000	88,000	172,154
$\Phi(t, S), p(t, S)\}$	995,462	42,72	0,00000	0,0000	69,000	221,273
$\Phi(t), p(t)\}$	998,015	45,27	0,00000	0,0000	37,000	297,585
$\Phi(t), p(t, A, S)\}$	1008,858	56,11	0,00000	0,0000	89,000	185,115
$\Phi(t, A, S), p(\cdot)\}$	1010,037	57,29	0,00000	0,0000	61,000	254,901
$\Phi(\cdot), p(\cdot)\}$	1026,390	73,65	0,00000	0,0000	6,0000	391,622
$\Phi(\cdot, A, S), p(\cdot, A, S)\}$	1026,390	73,65	0,00000	0,0000	6,0000	391,622
$\Phi(\cdot), p(t, A, S)\}$	1033,779	81,04	0,00000	0,0000	82,000	227,701