

Doktori (Ph.D.) értekezés

**Kisemlős populációk paramétereinek becslése és
modellezése**

Horváth Győző

**Témavezető:
Prof. Dr. Gallé László
egyetemi tanár**

Környezettudományi doktori iskola

Szegedi Tudományegyetem

- 2008 -

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	3
2. Irodalmi áttekintés	6
2.1 A kismérsők kutatása az ökológia irányvonalainak tükrében	6
2.2 Az abundancia becslésére irányuló módszerek, fejlesztések	11
2.3 A túlélés becslésének és modellezésének módszertani alapjai	15
3. Problémafelvetés, célkitűzések és hipotézisek megfogalmazása	23
3.1 Populációdinamika és demográfiai változások	23
3.1.1 Erdei élőhely domináns kismérső fajainak 10 éves populációdinamikája	23
3.1.2 A Pollock-féle kombinált (robosztus) módszer felhasználása a létszámbecslésben	26
3.2 Túlélés becslés és modellezés	27
3.2.1 A vöröshátú erdeipocok (<i>Clethrionomys glareolus</i>) téli túlélésének becslése és modellezése	28
3.2.2 A túlélés és a populáció növekedési ráta együttes becslése	32
3.2.3 A közönséges földipocok (<i>Microtus subterraneus</i>) élőhely foltok közötti túlélése, a „multistate” modellek alkalmazása	33
4. Anyag és módszer	38
4.1 Vizsgált területek	38
4.1.1 Síkvidéki gyertyános tölgyes (<i>Fraxino pannonicae-Carpinetum</i>) élőhely (Bükkháti-erdő)	39
4.1.2 Tóparti mozaikos élőhely (Mattyi-tó)	39
4.1.3 Fokozottan védett égerliget (<i>Paridi quadrifoliae-Alnetum</i>) (Lankóci-erdő)	42
4.1.4 Erdészeti kezelés alatt tölgy-köris-szil ligeterdő (Répási-erdő)	43
4.2 A Dráva menti vizsgálatok során alkalmazott csapdázási módszer	45
4.2.1 Síksági gyertyános tölgyes (Bükkháti-erdő)	47
4.2.2 Tóparti mozaikos élőhely (Mattyi-tó)	47
4.2.3 A Dráva felső szakasza (Lankóci-erdő és Répási-erdő)	49
4.3 Adatfeldolgozás, statisztikai módszerek	50
4.3.1 Populációdinamika, demográfiai változások	50
4.3.1.1 Domináns kismérsők 10 éves populációdinamikája	50
4.3.1.2 A Pollock-féle kombinált (robosztus) módszer	51
4.3.2 Túlélés becslés és modellezés	52
4.3.2.1 A téli túlélés becslése és modellezése	52
4.3.2.2 A túlélés és a populáció növekedési ráta együttes becslése	56
4.3.2.3 A többállapotú (multistate) túlélési modellek alapjai	60
5. Eredmények	66
5.1 Populációdinamika és demográfiai változások	66
5.1.1 A Bükkháti-erdő domináns kismérső fajainak 10 éves populációdinamikai elemzése	66
5.1.2 A Pollock-féle kombinált (robosztus) módszer felhasználása a létszámbecslésben	73
5.2 Túlélés becslés és modellezés	80
5.2.1 A vöröshátú erdeipocok (<i>Clethrionomys glareolus</i>) téli túlélésének becslése és modellezése	80
5.2.2 A túlélés és a populáció növekedési ráta együttes becslése	92
5.2.3 A közönséges földipocok (<i>Microtus subterraneus</i>) élőhely foltok közötti túlélése, a „multistate” modellek alkalmazása	102
6. Diskusszió	114
6.1 Populációdinamika és demográfiai változások	114
6.2 Túlélés becslés és modellezés	118
7. Összefoglalás	129
8. Summary	133
9. Köszönetnyilvánítás	137
10. Irodalomjegyzék	139
11. Függelék	162

1. Bevezetés

A kisemlősök szünbiológiai kutatásairól minden évben jelentős mennyiségű nemzetközileg referált publikáció jelenik meg, melyek újabb és újabb eredményeket tesznek közzé erről az állatcsoportról. A „kisemlősök” terminológia a nem repülő, 1 kg-nál kisebb testtömegű teresztis emlősöket foglalja össze, melyek közé a Földön 2021 rágcsáló (Rodentia), 280 erszényes (Marsupialis), 384 rovarevő (Insectivora) és 15 elefántcickány (Macroscelidea) faj tartozik (NOWAK 1991). E fajgazdag emlőscsoport számos tudományos és természetvédelmi kérdés szempontból jelentik a zoológusok, állatökológusok vizsgálatainak tárgyát. A kisemlősök egyed, populáció és közösség szintjén praktikus objektumoknak bizonyultak elméleti ökológiai kérdések vizsgálatához, valamint a természetvédelmi gyakorlatban megfogalmazott hipotézisek teszteléséhez. Mivel magas abundancia értéket érhetnek el, így lehetővé teszik a különböző mintavételi adatok széleskörű és robosztus statisztikai elemzéseit (pl. NICHOLS *et al.* 1984, LOEB *et al.* 1999). Magyarországon a kisemlősökhöz 27 faj sorolható, melyek rendszertanilag a rovarevő emlősök (Insectivora) és a rágcsálók (Rodentia) rendjébe tartoznak. Nagy egyedszámban fordulnak elő, egyes fajokra jellemző az időszakos gradáció, melyek így jelentős károkat okozhatnak a mezőgazdasági területeken. A túlszaporodó fajok populáció-fluktuációjának prognosztizálása mezőgazdasági szempontból is jelentős feladat. Más részük fontos rovarevő, vagy a fauna ritka tagja, mint hazánkban a csíkos szöcskeegér, *Sicista subtilis trizona* (Pallas, 1773), vagy az északi pocok, *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776), melyek mára a hazai fauna fokozottan védett kisemlősei és csak mostanában kezdődtek el e fajok maradványpopulációinak kutatásai (HORVÁTH 2001, GUBÁNYI *et al.* 2002, CSERKÉSZ 2004, CSERKÉSZ *et al.* 2006, HORVÁTH és GUBÁNYI 2006, GUBÁNYI *et al.* 2007a, b).

Magyarország védett lombos erdői, vizes élőhelyei ökológiailag optimális területeknek számítanak, amelyek nagy produktivitással, dús és változatos makrovegetációval jellemezhetők, így biodiverzitásuk magas, számos kisemlős fajt találunk bennük. A kisemlősök jelentős szerepet töltenek be a fentebb említett élőhelyek közösségeiben, a trofikus kapcsolatok egyik meghatározó láncszemei, számos védett ragadozó madár és emlős táplálékállatai. Élőhely-választásuk minél szélesebb körű ismerete és az egyes élőhelyek faunisztikai leírása fontos alapkutatási adatokat szolgáltat az egyes fajok ökológiai igényeinek alaposabb megismeréséhez, ami ezzel az értékes élőhelyek természetvédelmi kezelését és megőrzését is szolgálja.

Magyarországon a kisemlősök csapdázásos vizsgálata az 1960-as években kezdődött. Mezővédő erdősávokban KÖLÜS (1965, 1969) végzett populációdinamikai kutatásokat, majd később a „Lajta-Projekt” keretében NÉMETH (1997, 2003) hasonlította össze a különböző vegetációszerkezetű erdősávok kisemlős faunáját. Kiemelten a mezei pocok, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) populációinak vizsgálatával, a gradációkkal, az ellene való védekezés lehetőségeivel PALOTÁS (1968, 1970, 1978) foglalkozott. Később ezek a kutatások hazánkban a közösségek leírását tűzték ki célul (PALOTÁS 1981, 1983, 1984, 1986; PALOTÁS és DEMETER 1983a, 1983b). A Tisza hullámterén különböző növényzettel jellemzett élőhelyek kisemlőseinek cönológiai vizsgálatait végezte MIKES & HABIJAN-MIKES (1985). Több szünbiológiai vonatkozásban vizsgálták a kisemlősöket a „Síkfőkúti Projekt” során, ahol a táplálkozásbiológia mellett a populációdinamikai kutatások is teret kaptak (LEHOCZKY és PATLÓK 1978, NÉMECZKI 1984).

A kisemlősök hazai csapdázásos kutatása az utóbbi két évtizedben jelentős mértékben bővült, ami egyrészt a hazai természetvédelem támogatásának, a beindított biodiverzitás monitorozó programoknak köszönhető, másrészt a kutatók újabb nemzedéke fogott hozzá a kisemlős populációk ökológiai és természetvédelmi célú tanulmányához. A korábbi egyszeri faunisztikai felméréseket, közösségi ökológiai összesítéseket (pl. CSIZMAZIA 1980; MIKES & HABIJAN-MIKES 1985; NÉMETH 1993; PALOTÁS 1983, 1984, 1986) felváltották a hosszabb távú fogás-visszafogáson alapuló kutatások, több hónapon, több éven keresztül történő csapdázásos felmérések (pl. FARKAS *et al.* 1998; HORVÁTH *et al.* 1996a, b, 2004, 2005, 2008a; HORVÁTH és LANSZKI 2000; HORVÁTH és KALMÁR 2001; KALMÁR 2006; GUBÁNYI *et al.* 2001, 2002, 2007a). A

faunisztikai, ponttérképezési feladatokon túl a fogás-jelölés-visszafogás („capture-mark-recapture”=CMR) módszer több ökológiai szempontú kutatást is lehetővé tesz. Kevés hosszabb távú tanulmány eredményeivel rendelkezünk arról, hogy a vizsgált kisméltos populációkat a természetes, természet- vagy emberközeli élőhelyeken milyen közösségi struktúrában találjuk meg, egy adott élőhely, vagy mikro-élőhely foltban milyen az egyes populációk tér-időbeli mintázata, hogyan választják élőhelyüket, terület használatuk mennyiben fed át, az optimális és a kevésbé optimális élőhelyfoltok viszonyában a populációk dinamikája milyen mintázatot mutat térben és időben.

Magyarországon a Nemzeti Természetvédelmi Alaptervben kerültek rögzítésre a biológiai sokféleség megőrzését szolgáló, hosszú távú ökológiai kutatásokon alapuló monitorozási feladatok és ugyanebben az évben látott napvilágot egy tíz kötetes könyvsorozat, amely a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer (NBmR) alapelveit tartalmazza. E hazai rendszer megalkotása az 1992-ben létrejött Riói Egyezményben vállalt kötelezettség alapján született meg annak érdekében, hogy hosszú távon adatokat biztosítson Magyarország biodiverzitásának változásairól, melyek birtokában megfelelő természetvédelmi döntések, illetve -beavatkozások valósíthatók meg. E feladatok gyakorlati megvalósulása a monitoring vizsgálat, amelynek során a kiválasztott mintákat mindig azonos helyről, azonos módszerek alkalmazásával gyűjtik be (LÁNG 1997). A biodiverzitás monitorozásának aktualitása megkívánta, hogy a kisméltosok vonatkozásában Magyarországon is legyenek tapasztalataink arról, hogy mennyiben valósítható meg egy-egy hazai kiemelt terület kisméltos populációinak és közösségének monitorozása. Egy adott felmérésben, hosszabb távú (long-term) vizsgálatban mik azok a módszertani eljárások (technikai lehetőségek, adatfeldolgozási módszerek, a különböző populáció biológiai karakterisztikák becslési eljárásai), amelyekkel a kisméltosok monitorozását és így egy-egy adott kérdésfeltevésnek megfelelő szünbiológiai vizsgálatát is meg tudjuk valósítani. Napjainkban a fogás-visszafogás módszer a hazai kutatásban is nagy szerepet kapott, mivel 2000-ben elindult a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer (NBmR), melynek projekt szerkezetében helyet kapott a kisméltosok direkt, csapdázáson alapuló populáció és közösségi szintű monitorozása. Kiemelt programként 2000-ben kezdődött el a Dráva felső szakasza biodiverzitásának felmérése és nyomon követése, ahol a kisméltosok populációs és közösségi szintű vizsgálata alprogramként működött. Itt az alapvető kérdés az volt, hogy a Dráva vízszintingadozása milyen hatással van az ártéri területeken élő populációk és közösségek dinamikájára, a víz ingadozása hosszabb távon miként befolyásolja a közösségek diverzitását. Ezekben a programokban lényeges, hogy a fogás-visszafogás típusú adatmátrixokat milyen tapasztalatok alapján tudjuk feldolgozni, alkalmazhatók-e a különböző túlélési becslések és modellezések. Jelen dolgozatban, a Bükkháti-erdő vonatkozásában ismertetett 10 éves vizsgálat, amely rendszeres, havonta történő mintavételi periódusokkal végzett elevenfogó csapdázás alapján mérte fel a kisméltosok populációs és közösségi viszonyainak változását, már hosszabb távú monitorozásnak tekinthető. A mintavételi ráfordítás alapján magyarországi viszonylatban eddig nem történt ilyen léptékű vizsgálat a kisméltosok kutatásában. Az alkalmazott fogás-visszafogás módszer során kapott adatok a becslési eljárások, a túlélés vizsgálatának és modellezésének kapcsán hozzájárult az NBmR programjain belül elindult, fokozottan védett populációk monitorozásában alkalmazható metodikák fejlesztéséhez.

A Dráva menti védett területek vonatkozásában a megmaradt különböző vegetáció struktúrájú erdei élőhelyek (puha- és keményfa ligeterdők) állapotának nyomon követésére a kisméltosok megfelelő indikátor csoportnak, így fontos monitorozási objektumoknak tekinthetők. A Dráva menti élőhelyeken egyrészt zavaró hatásként jelentkezik a vízszint (közvetlenül a folyómenti ártéri erdőkben), illetve folyótól távolabb a talajvíz ingadozása, amely az élőhelyek vegetáció szerkezetének módosításán keresztül hatással van a kisméltosok kolonizációs-rekolonizációs folyamataira, a térbeli mintázatokra. A másik legfontosabb zavaró hatás a megmaradt erdők művelése (HORVÁTH *et al.* 2005). A Dráva felső szakasza mentén 2000-2006 között működött a koordinált biodiverzitás monitorozás. A horvát-magyar határmenti interregionális program (DRAVA-INTERECO) keretében 2007-ben folytatni tudtuk ezt a

monitorozási programot, amely során a magyarországi mintavételezést egy újabb, Horvátországban található erdőfragmentum vizsgálatával egészítettük ki. Így a vegetáció struktúra, az erdészeti kezelés, valamint a természetvédelmi beavatkozás szempontjából három különböző élőhelyen folytattuk a kisméltók populáció és közösségi szintű monitorozását.

A Pécsi Tudományegyetem keretein belül, a Drávamenti-síkság területén végzett kisméltók kutatásaink a koordinált biodiverzitás monitorozás, illetve már a Duna-Dráva Nemzeti Park megalakulása előtt elkezdődtek. 1994 óta több területen, többféle élőhelytípusban csapdáztuk a kisméltókat, melyek közül jelen dolgozatban a Duna-Dráva Nemzeti Parkhoz tartozó területeken végzett kutatásainkat foglaljuk össze. A több mint tíz éves kutatási időszakunkat tekintve több éves adatsoraink vannak, azonban a Dráva felső szakasza mentén egy-egy élőhely vonatkozásában rövidebb periódusú mintavétel adataival rendelkezünk.

A Dráva mentén végzett kisméltók felméréseink eredményeit jelen disszertáció alapvetően két szünbiológiai téma (populációdinamikai és demográfiai változások, túlélés becslés és modellezés) alapján foglalja össze. Az első témakörben a gyakori fajok populációinak dinamikájával, a demográfiai változásokkal, a populációméret becslésével foglalkozunk. Az abundancia időbeli változásának és becslésének értékelése mellett másodsorban kitérünk a túlélés becslésére és modellezésére, amely napjainkban a populációbiológia egyik leggyorsabban fejlődő területe. A Dráva mentén végzett kisméltók kutatásaink egy része elsősorban szünfenobiológiai vizsgálatnak tekinthető, hiszen a fenti két szünbiológiai témában jelenségeket tártunk fel és az egyes populációbiológiai karakterisztikák tér-időbeli változását elemeztük. Több esetben azonban különböző háttérváltozók (pl. időjárási tényezők, a vizsgált élőhelyek vegetációjának fiziognómiai szerkezete) függvényében értékeltük a kapott adatainkat, így a feltárt jelenségeket a háttérváltozók figyelembevételével ok-okozati összefüggésben tudtuk vizsgálni.

2. Irodalmi áttekintés

2.1 A kisemlősök kutatása az ökológia irányvonalainak tükrében

Az alábbi rövid áttekintés természetesen csak az ökológia egyes iskoláinak nagyobb korszakait említi meg, melyben nem törekedhetünk az elmúlt több mint fél évszázados kutatási eredmények teljes áttekintésére és a hatalmas mennyiségű irodalom töredékét tudjuk csak idézni e rövid történeti összefoglalás során.

A kisemlősök kutatásában az egyik legtöbbet vizsgált ökológiai probléma a sűrűség (denzitás) változásának, a demográfiai fluktuációknak az elemzése és értelmezése. E probléma vizsgálatát természetesen nem elsősorban elméleti ökológiai kérdések inspirálták, hanem produkciós biológiai szempontból a kisemlősök tömegességét tekintve a táplálékhálózatokban fennálló szerepük, a gradációs periódusok megértése és esetleges előrejelzése is indukálta.

A kisemlősök populációinak kutatásán belül az 1950-es évek végétől mind az USA-ban, mind Európa több országában számos ökológiai probléma megválaszolására indítottak elsősorban elevenfogó csapdázásos projekteket. Ezek a kutatások mind nyílt, mind erdei élőhelyen folytak és az International Biological Programme (IBP) keretén belül szélesedtek ki. Vizsgálták a kisemlősök táplálékhálózatban betöltött szerepét. A populáció- és közösségszintű kutatásokat a trofikus struktúrák leírása szempontjából végezték, amelyek esetében elsősorban az energetikai viszonyok, a biomassa meghatározása volt az elsődleges cél (PETRUSEWICZ 1975, PETRUSEWICZ & HANSSON 1975, GOLLEY *et al.* 1975). Ezzel párhuzamosan azonban más ökológiai vonatkozásban is számos esettanulmány született, mint pl. az életmenet stratégiák (GLIWICZ *et al.* 1968; BUJALSKA *et al.* 1968; BUJALSKA 1975a, 1975b; FLOWERDEW *et al.* 1985) és a denzitás becslésének (RYSZKOWSKI 1971, SMITH *et al.* 1971, 1975) leírása. A kisemlősök az adott élőhelyeken gyors sűrűség növekedést érnek el, egyes fajokra jellemző az időszakos gradáció, amely túlszaporodás során a fajok mezőgazdasági károkat okoznak. Így az egyik legfontosabb kérdés a populációk időbeli változásának problémája, a populációk dinamikájának leírása, a szabályozása és a ciklikusság elemzése lett (PETRUSEWICZ 1966; CHITTY 1967, 1970; KREBS 1964). A kisemlősök, főként a rágcsáló populációk ciklusairól széleskörű irodalom gyűlt össze, amelyek közül fontos munkák már a század első felében megjelentek (ELTON 1942, ELTON & NICHOLSON 1942). A ciklusos dinamikával rendelkező populációk méretüket 3-11 éves időközönként egy bizonyos alsó és felső határ között rendszeresen változtatják. A populáció biológusok évtizedek óta vizsgálják a mérethatárokat, illetve a szaporodási, halálozási és migrációs rátát befolyásolva a ciklus intervallumát, valamint a ciklusok kialakulásának okait. A rágcsálópopulációk nagyságváltozásának ciklikusságát több ország számos kutatója vizsgálta. A különböző ökológiai iskolák eltérő populáció jellegzetességek alakulására próbáltak magyarázatot adni, mint a populáció felépítése (PETRUSEWICZ 1960, 1963, 1966), genetikai (CHITTY 1960, 1967, 1970; KREBS 1964), trofikus (PITELKA 1957a, 1957b; KALELA 1957, 1962) és klimatikus (FRANK 1957, SPITZ 1974) adottságai. A vizsgálatok összetettsége, amely a különböző szerveződésű szinteket vizsgálva közelítette meg a ciklikusság problémáját, illetve az ehhez kapcsolódó kutatási területek leszűkítése nem vezetett egy egységes magyarázat megalkotásához. A fenti irodalmi hivatkozások alapján látható, hogy a trofikus struktúrák megértése érdekében végzett nagyszabású nemzetközi ökológiai kutatások populációs szinten, a populációk demográfiai, illetve a sűrűség tér-időbeli változását tekintve újabb és újabb ismereteket szereztek a kisemlősökről. Az IBP eredeti célja a táplálékhálózatok megértése volt, ami a populáció, mint szupraindividuális szerveződési alapegység feletti magasabb szintek (pl. közösség, biogeocönózis) tanulmányozását is megkövetelte, így ez az időszak a populációbiológia fejlődése mellett közösségi ökológiai kérdéseket is érintett. A ciklikusság magyarázatára tett korai hipotéziseket a későbbi években is folyamatosan tesztelték (pl. KREBS 1978, WOLFF 1993) és egyre nagyobb jelentőséget tulajdonítottak a sűrűség (pl. STENSETH 1999, SAITOH *et al.* 2003), illetve a késleltetett sűrűségfüggésnek (pl. HÖRNFELDT 1994, SMITH *et al.* 2006), valamint a ragadozás populáció szabályozó hatásának (HANSKI & HENTTONEN 1996;

HANSKI *et al.* 1993, 2001; LAMBIN *et al.* 2000). Ennek megfelelően az elmúlt két évtizedben a kutatás központjába a ciklusokat potenciálisan kialakító mechanizmusok belső (intrinsic), illetve külső (extrinsic) eredetének kutatása került (AKCAKAYA 1992, KREBS *et al.* 1992). Azok az ökológusok, akik két vagy három növényzeti szintben is kutatnak, az extrinsic mechanizmusokat valló hipotézis mellett állnak (pl. STENSETH & IMS 1993, KREBS 1993, NORRDAHL 1995). Szerintük a belső mechanizmusok a populációk stabilizálásáért, nem a sűrűség szabályos fluktuálásáért felelősek (NORRDAHL 1995). A betegségek, élelemhiány, valamint a ragadozás az elsődleges külső tényezők, amelyek szabályozó mechanizmusokként fennállhatnak. Több terepen végzett tanulmányban kimutatták, hogy néhány populáció hanyatlásánál nincs jelen semmilyen kórokozó, így a patogéneket mégsem lehet ebbe a csoportba sorolni (LACK 1954, STENSETH & IMS 1993). Más kutatások viszont azt mutatták, hogy folyamatos élelemellátás mellett is csökkenhet a populáció létszáma. Így a kutatók a populációs ciklusok magyarázatában a táplálék-kínálat okozta mennyiségi változásokról, a minőségbeli eltérésekben szerepet játszó hatására összpontosítottak (SELDAL *et al.* 1994). Ezt azonban ok-okozati összefüggésekkel még nem támasztották alá (COWELL *et al.* 1998). Ma a többéves ciklusok kialakításában elsődlegesen mechanizmusként a ragadozó-zsákmány viszonyban fennálló kölcsönhatásokat tekintik (KREBS *et al.* 1995, NORRDAHL 1995). Mindezek ellenére zárt populációkban, ahol a korlátlan mennyiségű élelem és a ragadozókkal szemben teljes biztonság alapfeltétel, mégis jelentkezik a populáció sűrűségében szabályozottan fluktuáló ciklus (SOUTHWICK 1955). Így néhány esetben a ciklusok kialakulásáért a külső mechanizmusok szolgálhatnak magyarázattal, de a populációkban a ciklusok a külső behatások nélkül is kialakulnak (COWELL *et al.* 1998). Mivel a rágcsálóknál az éven belüli és az évek közötti sűrűség variabilitása rendkívül nagy, így alkalmas objektumokként ideális adatokat szolgáltatnak a különböző külső tényezők hatásának tanulmányozására. Azonban még kevés információ áll rendelkezésre arról, hogy a külső tényezők változásai (táplálék elérhetőség és az időjárási feltételeket befolyásoló klimatikus tényezők) hogyan befolyásolják a magevő rágcsálók éven belüli, és évek közötti dinamikáját. Jellemzően az időjárást denzitás független külső tényezőnek tekintik (ANDREWARTHA & BIRCH 1954, LEIRS *et al.* 1997) és egyre nagyobb a kutatók érdeklődése a klíma változásának (pl. az észak-atlanti oszcilláció „NAO”) (HURRELL 1995) populációdinamikára gyakorolt hatása iránt. Ezt már vizsgálták a nagytestű növényevők (pl. MYSTERUD *et al.* 2001) és a ragadozók szempontjából (STENSETH *et al.* 1999, POST *et al.* 1999). A rágcsálók vonatkozásában először a déli féltekén vizsgálták a nagy-léptékű klimatikus folyamatokat és hatásukat beépítették a populáció modellekbe (pl. LIMA *et al.* 1999, 2001a, b). Az északi féltekén STENSETH *et al.* (2002) tanulmánya értékelte a klimatikus folyamatok fontosságát az erdei rágcsálók populációdinamikájában, ahol ennek direkt és indirekt hatását (pl. magtermésen, vagy havazáson keresztül) vizsgálták.

Az 1980-as években a közösségi szemlélet újabb megközelítési módot adott a kisemlősök kutatásban is, amely során a közösségek szerkezetének, a közösséget alkotó populációk közötti interakciók és a populációk koegzisztenciájának leírására törekedtek (pl. GLIWICZ 1981, HALLET *et al.* 1983, GILBERT & KREBS 1984, LINZEY 1984, BROWN 1989). A közösség diverzitása az élőhely struktúrájával pozitív korrelációban áll, az élőhely-választás (habitat szelekció) választja szét és biztosítja az egy helyen élő kisemlős populációk megfelelő működését. (MACARTHUR & PIANKA 1966, DUESER & SHUGART 1978, ROSENZWEIG 1981). A közösségi ökológia megjelenésével a kisemlősök ökológiai kutatása mind természetes és természetközeli élőhelyek, mind az agrocönózisok kisemlős közösségeinek szerkezeti és dinamikai leírására is kiterjedt (pl. M'CLOSKEY 1976, PELIKÁN & NESVADBOVÁ 1979, FOX 1990, CANOVA & FASOLA 1991, BATZLI 1994). Az interakciók közül különösen nagy hangsúlyt kapott a versengés (kompetíció) kutatása. A fajok közötti (interspecifikus) kompetícióról folyamatos vita folyt, mivel a természetes közösségek szerkezetének ez az interakció a legnagyobb meghatározója. A populációk egy adott tér-időbeli mintázatát vagy a múltbeli kompetíciós folyamatoknak, vagy pedig napjaink kompetíciós folyamatainak tartják (UNDERWOOD 1986). A terepen végzett kompetíciós felméréseket CONNELL (1983) és SCHOENER (1983), valamint később UNDERWOOD (1986)

összegezte, amely utóbbi tanulmányban számos kompetícióval foglalkozó vizsgálat került kritikai elemzés alá, melyek között természetesen jelentős számban voltak kisemlősökkel foglalkozó terepi esettanulmányok is. A kisemlősök vonatkozásában a közösségi szinten végzett ökológiai kutatások első összefoglalását jelentette 1994-ben Ausztráliában az Amerikai és az Ausztrál Emlőstani Társaság által megtartott közös szimpózium (FOX & POWELL 1985). Minden kontinensen három biomban, különböző élőhelyeken (sivatagban, mérsékelt övi erdőkben, trópusi esőerdőben stb.) vizsgálták az emlősközösségek átmeneti változásait, és ezen keresztül a közösségek struktúráját. Majd MORRIS *et al.* (1989) szerkesztésében megjelent kötet foglalta össze a közösségi mintázatokat elemző esettanulmányokat. A kutatások legfőbb célja, hogy a megszerzett adatok referenciaként szolgáljanak a globális felmelegedés hatására bekövetkező esetleges változások kimutatásához (FOX & MORRIS 1990). A közösségi ökológia jelenségeinek értelmezéséhez, különösen a kompetíciós mechanizmusok feltárásához a populációs szinten történő események egyre mélyebb ismeretére volt szükség, így az 1990-es évektől a közösségek kutatásával párhuzamosan a populáción belüli viszonyok részletes elemzése ismét nagy szerepet kapott (GALLÉ 1998). A kisemlősök vonatkozásában is ez elsősorban a viselkedés- és evolúciósökológia nagy előretörését jelentette, amely keretén belül a kisemlős populációk működésének több szünbiológiai problémája került újból a kutatók és kutatócsoportok figyelmének középpontjába, sok esetben kiegészítve új technikai lehetőségekkel, mint pl. a rádiotelemetria fejlődése és elterjedése (DESY *et al.* 1989; POLLOCK *et al.* 1989a, 1989b; TEW & MACDONALD 1993; AIROLDI *et al.* 2000). A kisemlősöknél leginkább a térbeli és a szaporodási rendszerek kérdése került ismét előtérbe, ahol a monogámia, poligámia és a territorialitás vonatkozásában a szociális struktúrák vizsgálatában születtek jelentős publikációk (pl. OSTFELD 1985, IMS 1987, WOLFF 1985). Ezek közül kiemeljük WOLFF (1997) evolúciós szempontú összefoglaló munkáját, amelyben részletesen kifejtett elméleti modelljének alapfeltevése az, hogy az önszabályozás belső viselkedési folyamatokra épül, amely megakadályozza, vagy legalábbis hátráltatja a populáció növekedését, még mielőtt bekövetkezne a táplálékforrás korlátozó hatása.

A globális környezeti változásnak a közösségek összetételére és dinamikájára kifejtett hatását természetesen csak hosszabb távú 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 fragmentációs hatás fokozódása következtében minden izolált természetközeli élőhely fontos lehet egy-egy populáció, illetve közösség fennmaradása szempontjából, különösen akkor, ha az adott területen a faj forrás-populációja alakul ki (PULLIAM 1988, PULLIAM & DANIELSON 1991). Ahhoz, hogy egyes populációk tér-időbeli mintázatáról részletesebb képet kapjunk, az adott populáció elterjedését kell pontosítanunk. Ez annál is inkább fontos, mivel a természetközeli területek egyre inkább degradálódnak, az adott populációk, közösségek egyre kisebb területre szorulnak vissza, vagy egy adott területről teljesen el is tűnhetnek. A regionalitás szintje mellett tehát a tájökológiai skálán végzett felmérések is fontossá váltak (FORMAN & GORDON 1986, MERRIAM 1984, OPDAM 1988). A tájökológia („landscape ecology”) mind az alap kutatás, mind a természetvédelmi problémák megoldása terén a kisemlősök kutatásában is óriási mértékben kiszélesedett (pl. KOZAKIEWICZ *et al.* 1999, DELATTRE *et al.* 1999, BARRETT & PELES 1999), és ezzel párhuzamosan a ’80-as évek végétől a kisemlős ökológiában is teret kapott a metapopulációs szemlélet (pl.: KROHNE & BURGİN 1990, PRICE & GILPIN 1996, KROHNE 1997; ANDERSON & DANIELSON 1997, KROHNE & HOCH 1999). Az emberi tevékenység hatására a természetes és természetközeli területek fragmentálódnak és kisebb-nagyobb foltokból álló élőhelyek jönnek létre, amely élőhelyeket a kisemlős populációk is sajátos térbeli és időbeli dinamikával tudják kihasználni (KOZAKIEWICZ 1995). Az élőhely-minőség heterogenitása, a foltok mérete és alakja közötti eltérés, valamint a foltok izolációs variabilitása a táj folytonosságának térbeli változását eredményezi (GUSTAFSON & GARDNER 1996). A populációk fennmaradása, illetve a metapopulációs dinamikán belül a szubpopulációk kapcsolata nagymértékben függ az izolált foltok közötti átjárhatóságtól, amit a különböző ökológiai folyosók és a megszakított élőhelyek

sorozata, mint „ökológiai lépő-kövek” (stepping stone) biztosítanak. Ezeknek a jelentősége meghatározó, ugyanis ezek nélkül a táj átjárhatósága, folytonossága jelentősen csökken, amely negatívan érinti a fajok szétterjedési folyamatait (KEITT *et al.* 1997). A fajok migrációs lehetőségeit, illetve útvonalait a táj térbeli struktúrája nagymértékben korlátozza, ami különösen az egyes élőhely specialista fajok vonatkozásában jelentős. Ezeket a fajokat mátrix érzékeny fajoknak is nevezik, mivel az általuk preferált terület és az azt körülvevő mátrix közötti határvonalat nem átjárható szélnek vagy szegélynek tekintik („hard edge”) (IMS 1995). Ezek a fajok folytonos élőhely nyomvonalat igényelnek a mozgásukhoz és szétterjedésükhöz, amit az élőhely mozaikok összeköttetése jelentős mértékben meghatároz, így ezek a fajok különösen sebezhetővé válnak az élőhely fragmentálódás következtében (IMS 1995, FAHRIG & MERRIAM 1994). Ennek megfelelően a tájökológiai megközelítés a kisemlősök kutatásában számos folt, illetve élőhely manipulációs kísérleti csapdázást indított el (pl. FOSTER & GAINES 1991, ANDREASSEN & IMS 1998, ANDREASSEN *et al.* 1998, COFFMAN *et al.* 2001). Kimutatták, hogy a kisebb kiterjedésű foltokban magasabb átjárási arány jellemző, mint a nagyobb foltokban, ami jelezte, hogy a migrációs ráta a foltok méretével lecsökken (pl. FOSTER & GAINES 1991). A kisemlősök jó modell állatoknak bizonyultak ahhoz, hogy vizsgálják az élőhely folyosók megszakítottságának (pl. ANDREASSEN *et al.* 1996a), és szélességének szerepét, melyek megállapították, hogy nem feltétlen a széles folyosók alkalmasak a kisemlősök szétterjedési mozgásainál (ANDREASSAN *et al.* 1996b).

Általánosan elfogadott tény, hogy egy metapopuláció túlélésére hatással van az élőhely feldarabolódása (MERRIAM 1984, GILPIN 1987, OPDAN 1991, SAUNDERS *et al.* 1991). A helyi populációk kihalásának esélye számuk csökkenésével nő, mindemellett az élőhelyfragmentumok izolációja csökkenti az újrakolonizálódás lehetőségét. Elméleti modellek szerint (FAHRING & MERRIAM 1985, HEINEN & MERRIAM 1990) a helyi populációk közti átjárhatóság csökkenti azok kihalási esélyeit, és metapopulációs szinten növeli az egész rendszer stabilitását. 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 rágcsáló populációk tipikus példái az élőhelyek feldarabolódása által történő izolálódásának. A magyarországi faunában megtalálható fajok közül a vöröshátú erdeipocok, *Clethrionomys (Myodes) glareolus* (Schreber, 1780) szezonális dinamikáját elsősorban foltos mezőgazdasági területeken kutatták metapopulációs megközelítésben (KOZAKIEWICZ és GORTAT 1994), valamint elemezték a foltos élőhelyeken meglévő térhasználatát (KOZAKIEWICZ *et al.* 1993). Mivel itt került először említésre a vöröshátú erdeipocok, a későbbiekben a faj nevét a következő megjegyzés alapján használjuk. A „*Clethrionomys*” genus fajait a közelmúltban a „*Myodes*” genusba sorolták (MUSSER & CARLETON 2005, BIHARI *et al.* 2007), de jelen disszertációban a korábbi elterjedt *Clethrionomys* genust alkalmazzuk és a magyarországi faunában előforduló, a későbbiekben gyakran említett vöröshátú erdeipocoknál (*C. glareolus*) az ismert és egyszerűbb „erdei pocok” megnevezést alkalmazzuk. Az erdei pocok vonatkozásában a fragmentációs hatás vizsgálatában GEUSE *et al.* (1985) azt tapasztalta, hogy amikor a folt mérete csökkent, a populáció létszáma is csökkent és a helyi populációk kihalása nőtt. VAN APELDOORN *et al.* (1992) azonban kiemelte, hogy gyakran nehéz különválasztani az élőhely minőségének és a folt méretének hatásait. Más vizsgálatok is azt tapasztalták, hogy a folt méretének pozitív hatása van a pocok populáció népségére és a megjelenő ingadozásokra, de a sövény összekötöttsége (konnektivitása) tűnt a legfontosabb tényezőnek. Azok a megfigyelések, miszerint a nagyfokú folt összeköttetés (1) pozitívan korrelált a létszámmal és (2) negatívan korrelált az ingadozás nagyságával, megegyezik FAHRIG és MERRIAM (1985), valamint HEINEN & MERRIAM (1990) modelljével, amelyek szerint az összekötöttség kedvez a foltok közötti szétterjedésnek és elősegíti a „megmenekülési effektust” (PAILLAT & BUTET 1996). Hasonlóan, VAN APELDOORN *et al.* (1992) is rámutatott arra, hogy ahogy a távolság egy állandó állatforrásig csökken, az erdei pocok helyi populációi elkezdnek jobban ingadozni. Ezzel ellentétben KOZAKIEWICZ (1993) azt szűrte le, hogy a sűrűség és a túlélési ráta növekvő tendenciát mutat a folt izoláltságával. Ugyancsak ilyen

fragmentált területek kisemlős közösségeit vizsgálta LOMAN (1991), aki elsősorban a közönséges erdei egér, *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) populáció foltok közötti szétterjedésének dinamikáját elemezte.

Végül ki kell térnünk a kisemlősök populáció és közösségi szinten megvalósított természetvédelmi célú monitorozására, amely a 1990-es években kialakuló biodiverzitás krízis következtében egyre jelentősebbé vált. Adott terület kisemlősfaunájának feltárása, vagyis a fajgazdagság megállapítását követően a kérdésfeltevésünk az, hogy a vizsgált helyen meghatározott térbeli és időbeli skálán populáció és/vagy közösségi szinten milyen változások következnek be és ezek milyen okokra vezethetők vissza. Minden ökológiai vizsgálat alapjának a faunisztikai jellegű kutatásokat kell tartani, tehát a biológiai források felmérésében első lépés a biodiverzitás becslése, adott térben és időben a fajgazdagság megállapítása (WILSON *et al.* 1996). A rögzített alapállapothoz, vagy más referencia adatokhoz viszonyított változások detektálását azonban csak monitoring vizsgálatokkal lehet megvalósítani, amely értelmében erre alkalmasnak vélt és kiválasztott populációkat hosszú időn keresztül vizsgáljuk, az adott kérdésfeltevés vagy hipotézis szempontjából fontos ökológiai karakterisztikáit rendszeres megfigyelésekkel és mintavételezésekkel elemezzük (WILSON *et al.* 1996). Az utóbbi években a biodiverzitás kutatás kapcsán a közösségekről szerzett ismereteket a természetvédelem egyre nagyobb mértékben igényli az adott feladatainak megoldásához, így a közösségek kutatása ismét fellendülőben van (GALLÉ 1998). Ezeket a problémákat és igényeket olyan összefoglaló munkák tanulmányai fogalmazták meg, mint SOULÉ & WILCOX (1980), SOULÉ (1986), PRIMACK (1993), megteremtve ezzel egy újabb szupraindividuális diszciplínát, a természetvédelmi-, vagy konzervációbiológiát. A természetvédelmi szempontokat figyelembevevő közösségkutatás számára tehát napjainkban a populációs háttérmechanizmusok jobb ismerete, a metapopulációs viszonyok feltárása és a tájökológia szempontú vizsgálatok által szolgáltatott eredmények is hozzájárulnak. Ezekhez a vizsgálatokhoz a kisemlősök megfelelő monitorozási objektumok, így világszerte több monitorozási programban szerepel populációik és közösségeik hosszabb távú nyomon követése.

A kisemlősök kutatottsága lemérhető a referált folyóiratokban és a tanulmányokat összegyűjtő adatbázisokban megjelent publikációk számában. Ha csak a kutatók által leginkább használt adatbázist (Science Direct) vesszük alapul és az ezredforduló utáni, 2000-2008-ig tartó időszakot tekintjük át, akkor a „kisemlősök” („small mammal”) kifejezésre mintegy 350 tanulmányt találunk. A lekérdezés alapján a legtöbb publikáció erdei élőhelyek kisemlőseinek indikációs szerepét vizsgálta (pl. a „Forest Ecology and Management” című folyóiratban közölt cikkek), nagy a tanulmányok száma a természetvédelmi biológiában (pl. „Biological Conservation” című folyóirat), valamint a mezőgazdasági kultúrák kisemlőseinek vizsgálatában (pl. „Agriculture, Ecosystems & Environment” című folyóiratban közölt esettanulmányok). Egyre nő a jelentősége a kisemlősök által terjesztett betegségek, kórokozók vizsgálatának, ami a kisemlős-kontroll megvalósítására irányuló, fogás-visszafogás módszerén alapuló monitorozást a létszám-fluktuációk, illetve a gradációk vizsgálata mellett, az epidemiológia szempontjainak megfelelően fejlesztett tovább (pl. PARMENTER *et al.* 1998, 1999).

A fentiek alapján látható, hogy a kisemlősöknek, mint nagy produktivitású, valamint populációs és közösségi szinten is gyors turnoverval rendelkező csoportnak óriási jelentősége van a terepi ökológiában, ahol modell és indikátor állatoknak tekinthetők. A kisemlősök tehát fontos vizsgálati objektumai voltak az ökológiai kutatásoknak, számos elméleti ökológiai kérdést, illetve modellt teszteltek kisemlősökön. Kutatásuk nagymértékben segített fejleszteni a populációbiológiai paraméterek becslésére kidolgozott eljárásokat, valamint a térbeli mintázatok vizsgálatában felmerülő skálafüggés kérdését. Az ökológiai irányvonalainak szempontjából összeállított irodalmi áttekintés végén érdemes megemlíteni KREBS (2006) tanulmányát, aki ebben az írásában áttekintette az ökológia 100 éves történetében elért eredményeket, illetve kitért azokra a kérdésekre, melyekre nem született megoldás. Kiemelte, hogy a populációs és a viselkedés ökológia egyedi, illetve a populációs szinten az ökológiai folyamatok megbízható értelmezését fejlesztette ki, és ezzel ezek a legfejlettebb területek az ökológián belül. A közösségi ökológia és az

ökológiai rendszerek vizsgálata is tett fontos lépéseket nehéz kérdések tekintetében, azonban a skálázás problémája, illetve a nagy-skálájú terepi kísérletek elvégzése még gondot okoz. Ez a nagyobb térléptékű, valamint a közösségi szintű monitorozás vonatkozásában is így van (pl. POLLOCK *et al.* 2002). KREBS (1996) a tájökológia vonatkozásában azonban hiányolta, hogy az ökológiai előbbi területeivel szemben nem fejlesztett ki matematikai elméleteket, illetve paradigmákat, amelyek ezen a területen meghatároznák a fejlődést. A tájökológia kérdése, hogy az élőhelyek térbeli elrendeződése milyen hatással van a fajok elterjedésére, illetve számosságára, valamint a tájmintázatok hogyan hatnak az ökoszisztémán belüli folyamatokra. KREBS (1996) szerint ezekre a kérdésekre a mai napig nem kaptunk kielégítő választ, bár sok ökológus súlyozottan fontosnak tartja, hogy az ember dominálta területeken a tájökológia GIS-típusú technológiák alkalmazásával folytassa a kutatásokat. Az értékelő tanulmány mégis leginkább az elméleti ökológia hasznosságát kérdőjelezte meg, ami Krebs szerint az ökológiai problémák megoldásában két okból kifolyólag okozott csalódást. Az első ok a matematikai modellekben rejlik, melyek elegánsak, de tapasztalati értékük alacsony. Azok a modellek, amelyek paramétereit nem lehet mérni, csak ritkán vezetnek tudományos fejlődéshez. A második szempont, hogy tapasztalati visszacsatolás nélkül a modellek elválnak a valóságtól és nem segítik a probléma megoldását. Nagy különbség van a probléma modellezésére fordított idő és a hipotézis megfelelően megismételt terepkutatással való tesztelése között, így nincs meg a modell és a terepi tapasztalat közötti visszacsatolás (KREBS 2006). Mindezt azért említettük meg, mert a kisemlősöknek, mint a különböző ökológiai diszciplínák kérdésfeltevésében, illetve a modellek tesztelésében alkalmas indikátor csoportnak jelentős szerepe volt az ökológiai XX. századi történetében, ami a kisemlősöket tekintve feltehetően jellemző marad a jövőben kialakuló irányvonalak fejlődésében is.

2.2 Az abundancia becslésére irányuló módszerek, fejlesztések

Az ökológia irányvonalainak szemszögéből összeállított rövid irodalmi áttekintésben már láttuk, hogy a kisemlősök kutatásában az egyik legtöbbet publikált ökológiai témakör a populációk méretének becslése, a népesség időbeli dinamikájának vizsgálata, a demográfiai fluktuációk elemzése és értelmezése. Ez a probléma nagymértékben ösztönözte az ökológusokat, biometrikusokat, hogy a különböző mintavételi eljárások során kapott adatok feldolgozásához újabb és újabb becslési eljárásokat dolgozzanak ki. Az állatpopulációk vizsgálata két csomópont körül vált egyre specializáltabbá: egyrészt a vizsgált állatfaj viselkedéséhez igazodó minél specifikusabb eljárások kidolgozása, másrészt az általánosan használható biometriai-statisztikai módszerek továbbfejlesztése terén. A fogás-visszafogás modellezésében, a modell-alapú hipotézisek kipróbálásában elért eredmények olyan módszertani kelléktárat teremtettek, amely bő választékot nyújt az állatökológusok számára (NICHOLS 1992). Az alkalmazott vizsgálati módszertől függően a populációk méretének becslésére többféle eljárás választható (LANCIA *et al.* 1994).

A jelölés-visszafogás alkalmas módszer az abundancia meghatározására, ha: (1) az egyszerű számlálások lehetetlenek, (2) a távolsági mintavétel feltételei sérülnek, vagy (3) relatív abundancia index alkalmazása nem elégséges. A jelölés-visszafogás egyszerűen azért is a legjobb módszer lehet, mivel az állatok megfigyelésére a befogásuk a legjobb mód, mint az sok rejtőzködő és éjszakai aktivitású faj esetében így van. A továbbiakban a jelölés-visszafogás módszerrel gyűjtött adatok feldolgozásának módszereiről és ennek a populációdinamikai elemzésekben betöltött szerepéről lesz szó.

Az állatpopulációk kutatása egyedeik fogás-jelölés-visszafogásán alapuló módszerekkel, PETERSEN (1896) publikált alapelveitől számítva, több mint száz éves múltta tekint vissza (röv. tört. áttekintés OTIS *et al.* 1978 nyomán). A matematikai modellekkel történő adatfeldolgozás gyakorlati fejlődése és szerteágazása viszont csak a XX. században vette kezdetét. A 30-as években vízi madarakon végzett kutatásai alapján, 1950-ben Lincoln tett technikai

egyszerűsítéseket és finomításokat e témában. Ugyanezen idő alatt olyan neves kutatók dolgoztak a terepen végzett munka módszereinek továbbfejlesztésén, valamint a matematikai számítások és modellek pontosításán, illetve a kétfoldos nagyobb mértékű közelítésén, mint Schnabel, aki a csapdázási módszerek és az ilyen típusú mintavétel alapelveit fektette le, és bevezette a zárt modell időfüggő becslőjét; Jackson, aki elsőként tért ki a születés-bevándorlás és a halálozás-elvándorlás okozta változások mérésére. Az 50-es évektől pedig az alapfeltevések tesztelésével megkezdődött a szigorúbb matematikai alapokon nyugvó adatfeldolgozás. Ezirányú fejlesztéseket találunk Chapman-nél, aki modelljeit többszörös jelölés-visszafogási adatokra dolgozta ki, és például az ellenőrzés alternatívájaként javasolta az inverz mintavételt, mely szerint (a direkt mintavételtől eltérően) a mintában a jelölt egyedek száma állandó. Nyílt populációk vizsgálatát végezte, nagyobb hangsúlyt fektetve a halálozási ráta figyelembevételére Leslie, míg Chitty és Darroch pedig az előbbiből fakadó számítási hibák, torzítások csökkentésén dolgozott. 1965-ben egymástól függetlenül publikálta Seber és Jolly a szintén nyílt populációkra kidolgozott, azóta elterjedten használt becslési módszert, melynek számítógépes algoritmusát több programban is - JOLLY, JOLLYAGE (HINES 1988), POPAN-3 (ARNASON & MILLS 1987) - az 1980-as években vált elérhetővé. A témakörbe tartozó matematikai módszerek összefoglalása is Seber nevéhez fűződik 1973-ból, előtte 1968-ban Cormack tekintette át és rendezte az addigi munkák metodikai eredményeit. Érdekes módon a jelölés állatok túlélésére tett hatásának vizsgálatára először csak 1971-ben Manly javasolt mérési módszert (OTIS *et al.* 1978). MANLY & PARR (1968) szintén kidolgozott egy becslési eljárást, az elmúlt években az általunk is alkalmazott fogásnapló tervük nagymértékben megkönnyíti az adatfeldolgozás folyamatát. A 70-es évek második felétől több összefoglaló munka is készült az eddig elérhető általánosan alkalmazható módszerekről (pl. OTIS *et al.* 1978, WHITE *et al.* 1982, POLLOCK *et al.* 1990, NICHOLS 1992), és a kutatások megkönnyítése érdekében számítógépes programok sorozatát dolgozták ki, melyek közül jelen munkában többet felhasználtunk. Magyarországon is már több tanulmány alkalmazta a számítógépes becslési eljárásokat (DEMETER 1981, 1985; PALOTÁS 1986), valamint e kvantitatív módszerekről hazánkban is készült átfogó és egyben hiányt pótló munka (DEMETER és KOVÁCS 1991). Az utóbbi években az állatpopulációk elemzésénél már egyre több esettanulmány épült a modellszelekció adta lehetőségekre (pl. SZÉP 1999, SZÉP & MOLLER 2002, HORVÁTH & WAGNER 2000, KASSAI *et al.* 2004, ÖRVÖSSY *et al.* 2004, KALMÁR 2006, PEREGOVITS *et al.* 2007).

Látható, hogy a XX. század második felében, nem utolsósorban a technikai háttér fejlődésének köszönhetően az állatpopulációk egyes paramétereinek vizsgálatára kidolgozott módszerek finomodtak, pontosabbá váltak, amit a nagymértékű specializáció, vagy más szemszögből a generalizáció, a megkötetések és alapfeltevések különböző csoportjai tesznek lehetővé, de minden megszorítás és minden a terepi munkában felbukkanó eltérés további problémákat támaszt, megnehezítve ezzel az egzakt modellek illesztését tapasztalati képünkhöz. Ezért az ilyen területeken tevékenykedő kutatóknak fokozottan szüksége van a módszerek és modellek helyes összeválogatására, ami nagyrészt saját tapasztalatain, előzetes felméréseken, illetve a szakirodalomban megjelenő hasonlóságokon és lehetőségeken alapszik. Ezek mellett ma már lehetőség van az egyes programokban a modellek saját adatokra vonatkozó hatékonyságának összevetésére, tesztelésére és a legmegfelelőbbek kiválasztására is. Számos tanulmány, éppen e fent említett nehézségek és bizonytalanságok elkerülése érdekében a fogás-visszafogás módszernél gyakori „minimum ismert egyedszámot” (Minimum Number Alive = MNA), mint populációs indexet alkalmaz. Ez az index BOONSTRA (1984) szerint a Jolly-Seber módszerrel összevetve hasonló értékeket eredményez a populációméret és a túlélés paraméterek tekintetében, ugyanakkor NICHOLS & POLLOCK (1983) kimutatta, hogy a két módszer közül minden esetben az MNA nagyobb mértékben torzítja a valós viszonyokat.

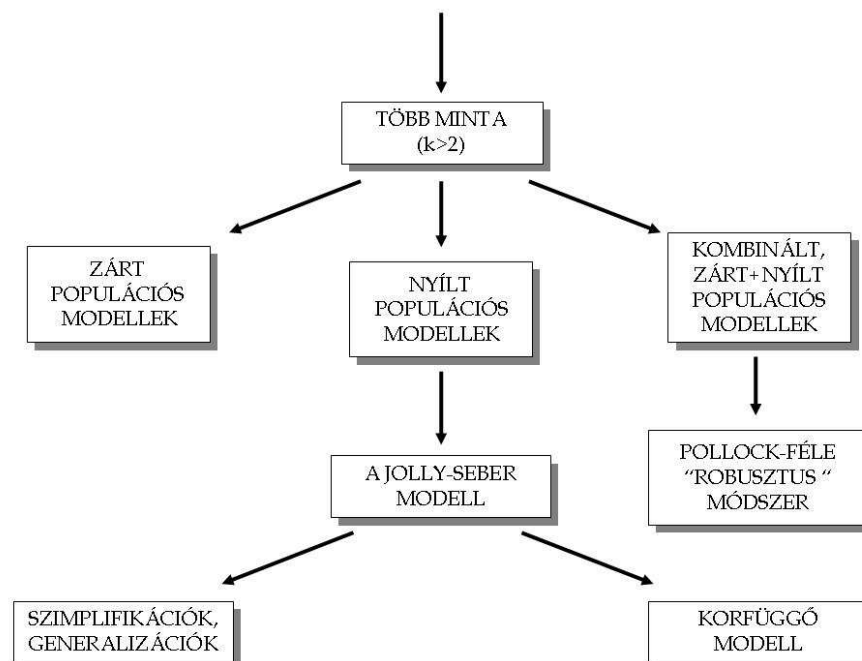
Az állatpopulációk dinamikai tanulmányai tehát általában jelölt állatokra épülnek, ahol a fogás-visszafogás (capture-recapture=CR) minta és az elemzéselmélet ad keretet a túlélési paraméterek becslésének (1. ábra). A Cormack-Jolly-Seber (CJS) modell megengedi, hogy mind a túlélés, mind a visszafogás időfüggő legyen. A CJS modellnek központi szerepe van a nyílt fogás-

visszafogás modellezésben, mivel számos redukált modellhez vezet, amelyek általánosan használhatóak a kis mintavételezésű analíziseknél, vagy olyan populációk esetében, amelyek dinamikája elég egyszerű, legalábbis néhány perióduson keresztül.

Ezt a CJS modellt általánosították, hogy korfüggőséget is lehessen vele tesztelni (POLLOCK 1981), hogy a túlélési és visszafogási valószínűségek külső változóként is funkcionálhassanak (mint pl. téli körülmények, NORTH 1979), hogy elmúlt fogási történetek eseményeitől (SANDLAND & KIRKWOOD 1981), vagy más kovariánsoktól függő lehessen (pl. az állat testi adottságai, CLOBERT & LEBRETON 1985).

A CJS modellt ezeken túl kiterjesztették arra is, hogy megtervezett túlélési kísérletekben jelölt állatokat használva lehessen kezelési hatásokat tesztelni (BURNHAM *et al.* 1987, LEBRETON *et al.* 1992), vagy másként többszörös adathalmazokat alkalmazva különböző csoportokat összehasonlítani az elemzésben (mint a hímek és a nőstények és/vagy ezek minimum két korcsoportját is elkülönítve).

A jelölés-visszafogási vizsgálatok megtervezése nagyon fontos, ami meghatározza, hogy az eredményeket mire lehet felhasználni. Fontos megkülönböztetést tehetünk a nyílt és a zárt populációk jelölés-visszafogás tanulmányai között. Habár minden populációban működnek ezek a folyamatok, mégis lehetséges a zártág feltételezése úgy, hogy a tanulmányozást rövid idő alatt végezzük, vagyis ha a természetes populációkban gyarapodást, vagy csökkenést okozó folyamatok időskálájához képest a mintavételi periódus rövid, ami gyakran kívánatos is. Ennek megfelelően az adatfeldolgozási módszereket aszerint tudjuk két nagy csoportba sorolni, hogy a vizsgált populációt nyíltnak, vagy zártnak tekintjük. Nyílt populáció esetén a mintavételi technikából adódóan az adatfeldolgozás lehetőségei különböznek attól, hogy a populáció egyedeinek sorsa pontosan ismert, vagy nem. Az előbbi esetben jelölés-visszafogás vagy jelölés-visszanézés adatsorokkal rendelkezünk, míg a második esetben, pl. rádiotelemetria alkalmazásával az egyedeket folyamatosan nyomon követjük, amit a technikai felszereltség és az anyagi ráfordítás függvényeként általában a populáción belül kevés egyednél tudunk megvalósítani.

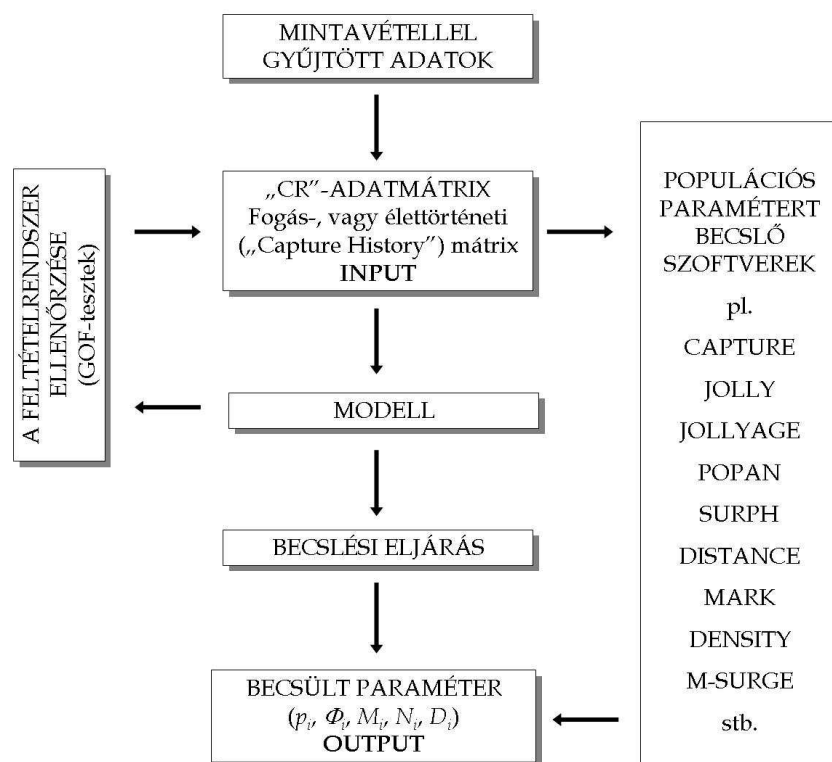


1. ábra: A CMR módszerek modelljeinek áttekintése POLLOCK *et al.* (1990) nyomán

A fenti áttekintésben nem törekedtünk az állatpopulációk felmérésére kidolgozott eljárások, mintavételi technikák részletes ismertetésére, inkább az általunk is használt többszörös fogás-

visszafogás technika helyét, alkalmazásának indokoltságát mutattuk be a populációk tömegességi viszonyait feltáró módszerek hierarchiájában. Láttuk, hogy a fogás-visszafogás adatok alapján az állatpopulációk valamilyen paraméterét becsléssel állapítjuk meg, amely során a valós mintázatra egy valószínűségi változó eloszlásfüggvénye alapján becsljük meg az adott paraméter várható értékét (pl. a legnagyobb valószínűség (maximum-likelihood=ML) elve alapján működő becslés).

A populációbiológiai karakterisztikák becslésével foglalkozó alábbi fejezetekben a kisemlősök fogás-visszafogás adatainak adott kérdések, hipotézisek vizsgálatához felállított becslő modellek alkalmasságának teszteléséről, a hipotéziseknek megfelelő biológiailag, ökológiailag alkalmas modellek kiválasztásáról lesz szó. A különböző modellek speciális feltételrendszerek megfogalmazását jelentik, amelyek biztosítják a kapcsolatot a mintavételi adatok és a becslési folyamat között (DEMETER és KOVÁCS 1991). Ezért a különböző populációbiológiai paraméter (pl. abundancia, túlélés, gyarapodás) becslésénél nagyon fontos szerepe van az adott modell, mint feltételrendszer ellenőrzésének, adataink adott modellekhez történő illesztésének. Ezek a homogenitás (goodness-of-fit), vagy a modellek közötti heterogenitás tesztek megtalálhatók az adott becsléshez kiválasztott számítógépes programban (2. ábra).



2. ábra: A feltett kérdés, hipotézis alapján vizsgált populációbiológiai paraméter becslési eljárása az adatok és a modell kapcsolatának jelentőségével, a megfelelő számítógépes programok segítségével (WHITE *et al.* 1982 nyomán)

A modell kiválasztás statisztikai elmélete és gyakorlata a XX. század végén óriási fejlődésen ment keresztül, amely során egyre világosabbá vált, hogy a tanulmányokban levont következtetések minősége az adatok feldolgozásához szükséges megfelelő modell objektív kiválasztásán múlik (LEBRETON *et al.* 1992, ANDERSON *et al.* 1994, BURNHAM *et al.* 1995a, b). A helyes modell kiválasztása különösen fontos a többszörös, egymással kapcsolatban álló adathalmazok elemzésénél, ahol az összekötött modellekben néhány paraméter közös is lehet. A

cél, hogy a statisztikai következtetések alapjaként olyan takarékos modellt találjunk, amely tartalmazza az adatok értelmezéséhez szükséges változókat, viszont nem tartalmaz irreleváns tényezőket (BURNHAM & ANDERSON 2002). A fogás-visszafogás típusú adatsorok biológiai, illetve ökológiai hipotézisek szerinti modellezésének folyamatára, a különböző statisztikákon alapuló modellszelekció alkalmazására a túlélés becslésével és modellezésével foglalkozó fejezetben térünk ki részletesen.

2.3 A túlélés becslésének és modellezésének módszertani alapjai

A túlélés az állatpopulációk méretének és jövőjének egyik fő meghatározója, így a túlélés becslése és modellezése meglehetősen nagy figyelmet kapott az ökológiai rendszerekben történő abundancia változásokat vizsgáló populáció- és konzervációbiológiai kutatásokban. Bár a kutatók a túlélést általában populációbiológiai paraméternek tekintik, valójában azonban az egyedek tulajdonsága. Mivel genetikai, demográfiai, ökológiai és környezeti tényezők hatnak az állatok túlélésére, így a modern túlélés elemzés célja, hogy számszerűsítsuk ezeknek a tényezőknek a mortalitásban betöltött szerepét (MURAY & PATTERSON 2006). Korábbi kutatások eredményei megmutatták, hogy a populációk rátermettségét alapvetően a termékenység, a túlélés, vagy ezek együttese határozza meg (LEBRETON *et al.* 1992). A termékenységet sokkal könnyebb meghatározni, mint a túlélési valószínűséget megbecsülni, mivel terepen nem tudjuk a halálozás pontos idejét (CLOBERT & LEBRETON 1991). A túlélési valószínűséget egyedi különbségek is befolyásolják, mint az életkor, nem, tömeg, genotípus, fenotípus, valamint az abiotikus környezeti változók mellett az intra- és interspecifikus kompetíció, valamint a predáció. Ezért az állatpopulációk dinamikájának megértéséhez nagyon fontos a túléléssel kapcsolatos hipotézisek különböző modellekkel történő tesztelése (LEBRETON *et al.* 1992). Túlélési tanulmányoknál az egyedeket általában az analízis miatt különböző kategóriák szerint (pl. nem, kor, osztályok, tél zordságának mértéke) csoportokba osztják, vagy az adatfeldolgozás egyedi folyamatos kovariánsokon alapul (pl. tömeg, kor, testi felépítés, kondíció), melyeket figyelembe kell venni a túlélés modellezésénél. Még ha a legjobb módszerrel is jelöljük az állatokat, akkor is csak nagyon ritkán lehet a minta minden egyedét a terepen pontosan végigkísérni (COULSON & WOOLLER 1976). Általában az állatokat időről-időre észleljük, vissza is fogjuk, vagy leírjuk, de a halál pontos ideje ismeretlen marad. Az olyan állat, amely egy adott időintervallumban nem jelent meg, életben maradhatott, miközben véletlenül, vagy biológiai okok miatt elkerülte a visszafogást (átmeneti kivándorlás, pl. NICHOLS *et al.* 1987), de a felmérés folytatásánál feltételezhető, hogy újra észlelik.

Az utóbbi évtizedekben nagy erőket fordítottak a vadonélő állatok megbízható túlélés elemzési módszereinek kidolgozására, fejlesztésére (BROWNIE *et al.* 1985, BURNHAM *et al.* 1987, POLLOCK *et al.* 1990, LEBERTON *et al.* 1992). Az elmúlt 20 évben alapvető fejlődés történt ezen a területen, amit a fogás-jelölés-visszafogás és egyéb monitorozási technikák módszertani fejlesztése alapozott meg, amelyek az állatok vonatkozásában megkönnyítették az átfogó túlélési becsléseket (KREBS 1999, KENWARD 2001). Nagy fejlődés történt a szoftverek területén is, amelyek összetett túlélési függvényeket is tudnak elemezni (WILLIAMS *et al.* 2002). Mindezek a változások együtt óriási lökést adtak az állatökológiában a túléléssel kapcsolatos kutatások fejlődéséhez (LEBRETON *et al.* 1992). Azonban a legújabb előrelépések ellenére, az állatok kutatásában napjainkban is folyamatos az érdeklődés a túlélés becslések iránt, különösen az alapfeltételek kapcsán, amelyeket sok tanulmány esetén elég nehéz betartani (MURAY & PATTERSON 2006). Mindezt jól mutatja, hogy az utóbbi években „Journal of Wildlife Management” című folyóiratban a túléléssel foglalkozó tanulmányok egyre gyakoribbá váltak, összehasonlítva az olyan demográfiai jellemzőkkel, mint a szaporodás, vagy a szétterjedés. Az említett folyóiratban megjelent tanulmányok főleg madarak és emlősök vizsgálatait közölték, de egyre több túlélés becslés foglalkozik kételtűekkel, hüllőkkel és gerinctelenekkel (MURAY & PATTERSON 2006).

A statisztikai, metodikai fejlesztések ellenére úgy tűnik, hogy a túlélést a többi demográfiai paraméterhez képest elég nehéz pontosan becsülni (MCCALLUM 2000, FOX 2001), különösen a szabadon élő állatoknál, ahol a rejtőzködő viselkedési, valamint a jelölési és monitorozási nehézségek gyakran kicsi mintavételi mérethez és nagyarányú olyan egyedhez vezetnek, amelyeknek a sorsa ismeretlen marad. Ezek az akadályok korlátozzák az ökológiai kutatások során szerzett túlélési adatok minőségét és mennyiségét, így a kutatók kihívása, hogy megalapozott módszereket alkalmazzanak, amelyek az ilyen korlátozott terepkörülmények között szerzett túlélési adatokat hatékonyan használják.

A túlélés meghatározásában használatos módszerek alapján a terepen történő, természetes körülmények között élő kisemlősök túlélési paramétereinek becslésekor a felmérés alatt végig kell kísérnünk az egyenként jelölt állatokat. Már az 1930-as években jelölt egyedeket használtak a túlélést és más paramétereket becslő tanulmányokhoz (JACKSON 1933, 1939). Ilyen fogás-visszafogási (capture-recapture = CR) adatoknál a statisztikai módszerekben inkább a populációméret, mintsem a túlélés becslésére vagy összehasonlítására fektettek nagyobb hangsúlyt, míg az ökológusok és evolúció kutatók a túlélési folyamat struktúráját emelték ki (STEARNS 1976, CHARLESWORTH 1980).

Az 1960-as évek közepéig a szakirodalom egyedi adatbázisokra épülő speciális modellekre koncentrált. Az eredeti Jolly-Seber (JS), valamint a Cormack-Jolly-Seber (CJS) modellek jelentették a fő fordulópontot visszánézési és visszafogási adatok bevezetésével (CORMACK 1964, JOLLY 1965, SEBER 1965). Az előbbi munkákban közös a túlélési modell általános alkalmazása, amikor az egyedek egyes csoportjára adott időfüggő túlélési és visszafogási arányokat számoltak. A határozott, mindkét arányt becslő formák széles körben elterjedtek. Mindezekben túl BEGON (1983) egy általános jegyzetben rámutatott, hogy az esetek többségében a fogás-visszafogás leírt feltételeit nem ellenőrizték. Sok esetben a túlélési arányokat „ad hoc” úton, pl. ismert túlélőkkel, a torzítás veszélyét figyelmen kívül hagyva becsülték (DHONDT & EYCKERMAN 1980, TINBERGEN *et al.* 1985, BOYCE & PERRINS 1987). A pontatlanság részben annak volt köszönhető, hogy az addig elérhető statisztikai CR-modellek korábban nem voltak elég rugalmasak és néha a leírt feltételek miatt nem tudták alkalmazni őket. Ritkán volt lehetőség a modellek illeszkedésének ellenőrzésére vagy más alternatívák figyelembevételére, mert ilyen statisztikai modelleket és alternatívákat nem fejlesztettek ki. Az elmúlt két évtizedben előrelépések történtek a CR-adatok általános analízisében (SEBER 1986), így a hangsúly a populációméret becslésről a túlélésre helyeződött át (BURNHAM *et al.* 1987, CLOBERT és LEBERTON 1987). Ez az új szemlélet előnyös, mert a túlélés becslők alapvetően tágabb intervallumon belül működnek, rugalmasabban kezelik a feltételrendszerek esetleges megsértését és hibáit, mint a populációméret becslők (pl. az egyedek fogási és visszafogási heterogenitása gyakori, ami a fogás-visszafogás elmélet lényeges feltételével szemben áll (CAROTHERS 1973). Egyidejűleg több modellt fejlesztettek ki: POLLOCK 1975, 1981; BROWNIE & ROBSON 1976, 1983; BUCKLAND 1980, 1982; POLLOCK & MANN 1983; WHITE 1983; CONROY & WILLIAMS 1984. Az újabb szoftverek, mint a SURGE (LEBERTON & CLOBERT 1986) és a MARK (COOCH & WHITE 2007) számos bővítést engednek meg, mint a paraméterek 0 és 1 közé sorolása, vagy a paraméterek transzformálhatósága.

A túlélés becslésével és modellezésével foglalkozó vizsgálatoknál az utóbbi 15-20 évben egyre világosabbá vált, hogy a tanulmányokban levont következtetések minősége az adatok feldolgozásához szükséges statisztikailag megfelelő modell objektív kiválasztásán múlik. A fejlődés következtében a fogás-visszafogás adatok analízisének középpontjába a modellszelekció került. A klasszikus statisztikai elemzésekben a modell választás tradicionálisan alkalmazott módja a hipotézis-ellenőrzés módszere, ahol egy nullhipotézist hasonlítunk össze egy alternatív hipotézissel, ami egy másik tényezőt tartalmaz. Ha ennek az ellentmondásnak a tényezővel való összekapcsolása csak a véletlennek köszönhető, a nullhipotézist fogadjuk el. Azonban ha ez valószínűtlen, (a P értéket tipikusan 0.05-re állítjuk be), akkor a tényezőt statisztikailag szignifikánsnak tekintjük, és az alternatív hipotézist fogadjuk el.

A populációbiológiai tanulmányokban a vizsgált populáció biológiájának ismeretében megfelelő modellek osztályán belül kell szelektálni, amelyre az adatanalízist alapozzuk. A statisztikai elméletek, a homogenitás (goodness-of-fit) és valószínűségi arány tesztek értelmében speciális hipotéziseket engednek felállítani, amely további modellszelekcióhoz vezet (LEBRETON *et al.* 1992). A modellépítés és modellszelekció kiemelten fontos a többszörös mintavétellel gyűjtött összetett, egymással kapcsolatban álló adatsorok esetén (pl. ahol a hímek és nőstények mindegyike 2-3 korosztályt képvisel). A hosszabb időintervallumban végzett adatgyűjtésekből származó 10-20 periódusos tanulmányoknál általában az idő hatásával is számolni kell. Ahogy azt JOLLY (1965) előrevetítette, néhány túlélési, vagy visszafogási paraméter a különböző kor-, illetve ivarcsoportokon esetében, valamint időben is állandó, míg mások kor, ivar és időbeli függést mutattak, illetve specifikus értékeket vesznek fel külső változók, kényszerek hatására. Ilyen adatok feldolgozásánál a statisztikai megközelítés a legáltalánosabb modell kiválasztása, amely tartalmazza az adatokat esetlegesen befolyásolni képes megfontolandó hatásokat. Ezt a figyelembe vehető összes paramétert tartalmazó általános modellt „globális modellnek” nevezzük (BURNHAM & ANDERSON 1992, LEBRETON *et al.* 1992). A többfaktoros adatbázis alapján felállított globális modell 200 paraméteres rendszert, a több földrajzi területet lefedő adatbázisok elemzéséhez alkalmazott globális modellek akár 1000-nél több paramétert használnak. Ez már túl sok paraméter ahhoz, hogy egyszerűen lehessen őket értelmezni, és általában a paraméterek becslésének többsége nem ad statisztikailag szignifikáns eredményt. Így a helyes modell kiválasztása különösen fontos a többszörös, egymással kapcsolatban álló adathalmazok elemzésénél, ahol a hierarchikus viszonyban álló modellekben néhány paraméter közös is lehet. Ha a kiválasztott modell alulstrukturált, tehát kevés paraméterrel rendelkezik, akkor a paraméterek becslése során elfogulttá válhatunk, így a minta változatossága alulbecsültté válik. Amennyiben a kiválasztott modell felülstrukturált, akkor a paraméterek becslése pontatlanná válhat, tehát ebben az esetben a kapott eredményt adataink nem támasztják alá. A valós helyzetekben nem ismerjük az adataink alapjául szolgáló eloszlást, hiszen ezek nem mindig felelnek meg az általános modellnek. Annak ellenére, hogy e modell számos paraméterét be tudjuk azonosítani, megeshet, hogy végtelen számú paramétert kapunk. Ezért ha adott egy végesszámú paraméterrel rendelkező adatsor, a modell kiválasztás célja nem az általános modell megtalálása lesz, hanem sokkal inkább egy olyan „takarékos” (fölszemes bonyolításoktól mentes) modell kiválasztása a cél, amely egyensúlyt teremt a modell alul-, illetve felülstrukturáltsága között, amit adataink is alátámasztanak. A „takarékosági elv” értelmében elvárható, hogy a modell strukturáltságának növekedését – ami az adatok gyarapodásának, az adathalmazok bővülésének a következménye – adataink továbbra is alátámasztják, így egyre komplexebb modellek választhatók, amelyek még jobban megközelítik valós adataink eloszlást, így ezekből a modellekből biológiailag, ökológiailag releváns következtetéseket tudunk levonni (BURNHAM & ANDERSON 1992, BURNHAM *et al.* 1995a, b). Éppen ezért a fogás-visszafogás adatok elemzésénél nagyon nehéz megtalálni az „igazi modellt”, mivel a minták számának növekedésével az még strukturáltabbá válik és az eredmények alapján még több valós hatást azonosíthatunk. Általában a takarékos modellt a statisztikai következtetések alapjaként keressük. A takarékoság tehát a túl kevés paraméter és túl egyszerű modell felépítés (ezzel a modell eltolódását és a minta varianciáinak alábecsülését okozva), valamint túl sok paraméter és túl bonyolult modelfelépítés (ezzel a paraméter becslők pontatlanságát és nem a megfelelő faktorok, ökológiai kényszerek hatásának meglétét valószínűsítve) összehangolását jelenti. SHIBATA (1989) azt javasolta, hogy utasítsuk el azokat a modelleket, amelyek távol állnak a valóságtól és olyan modellt válasszunk, ahol a becslés hibája és a véletlenszerű fluktuációból adódó hiba jól kiegyensúlyozott. Ezt a nézetet az a megállapítás erősíti, hogy az adatok csak meghatározott következtetéseket igazolnak. A további felépítés a minta méretének növekedésével felfedhető, mert a következtetések levonására használt megfelelő modell a minta méretéből következik. BURNHAM & ANDERSON (1992) ezeket a kérdéseket részletes fogás-visszafogás adatokon (46 paraméteres globális modell) keresztül tovább elemezték és kiemelték, hogy a modellekkel, modellszelekción alapuló

problémákkal kapcsolatos kérdések a kísérleti ökológiában gyakoriak és fontosak, de a takarékosági elv alapján működő modellválasztás technikája a fogás-visszafogás adatsorok elemzésén túl sokkal szélesebb körben felhasználható.

A modellszelekciót korábban úgy közelítették meg, hogy egy egyszerű, kis dimenziójú modellt vettek, aminek aztán emelték a dimenzionalitását (felfelé lépő módszerek, mint a legkisebb négyzetek alkalmazásának módszerében). Ezt a megközelítést ma már nem preferálják a biometrikusok, mivel könnyen lehet, hogy az első, egyszerű modell nem megfelelő, ami aztán félrevezető tesztet produkálhat. Tehát előnyösebb egy maximálisan paraméterezett modellel kezdeni, ami illeszkedik az adatokhoz és csak aztán csökkenteni a dimenzionalitását egy olyan takarékosabb modell felé, amit az adatok alátámasztanak (lefelé lépő módszer). Ez a két módszer egy adott adathalmaz esetén gyakran nem konvergál ugyan azon modell felé. A felfelé lépő módszer esetén a fogási valószínűséget tudjuk először tesztelni és modellezni úgy, hogy közben megtartjuk a túlélési valószínűségek magas és fix dimenzionalitását. Másrészt a túlélési valószínűségek különféle lecsökkentett parametrizációját tudjuk vizsgálni, úgy, hogy megtartjuk a fogási valószínűségek magas és fix dimenzionalitását. Egy adott adathalmaz esetében megint lehetséges, hogy ez a két megközelítés nem vezet ugyan ahhoz a modellhez. LEBRETON *et al.* (1992) módszertani leírása azt tartja kedvezőbbnek, hogy először inkább a fogási valószínűségek modellezését végezzük el azért, hogy a lehető legnagyobb hatékonyságot tartsuk meg a túlélési paraméterek tesztelésére, mert biológiai, illetve szünbiológiai szempontból ezek a legfontosabbak.

HUGGINS (1991), BURNHAM & ANDERSON (1992), valamint LEBRETON *et al.* (1992) a modellszelekció elméleti alapjait összefoglaló munkáikban együttesen az Akaike-féle Információs Kritériumot (AIC) (AKAIKE 1973, 1985) javasolták a fogás-visszafogás adatok elemzésében a modellválasztás alapjául. Akaike úgy érvelt, ha adott egy objektív különbözőségi mérték (egy számértékben megadhatóhoz hasonlóan) bármely megközelítő és „valós” modell között, akkor azt a megközelítő modellt kell alkalmazni, ahol ez a különbözőségi mérték a legkisebb. Ezen túl Akaike két eloszlás között javasolta a Kullback-Leibler (K-L) eltérés használatát, amely alapja a modellszelekciónak. Amennyiben megadjuk az adathalmaz valós statisztikai mintavételi eloszlását $f(x)$ -el és a modellt $g(x|\theta)$ kifejezve (ismert formával, de általában ismeretlen paraméterekkel, θ val jelölve) a K-L eltérés a következőképpen írható le:

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

A K-L eltérés eredete az információ elméletben keresendő (pl. KULLBACK 1959), de itt semmi esetre sem jelenti az eltérés mértékének önkényes megadását. Alapjában $I(f, g)$ a maximum valószínűség elmélet vonatkozásában egyedi mértékegység. KAPUR & KESAVAN (1992) általános áttekintést adtak az információ-elmélet mértékegységéről $[I(f, g)]$, de a statisztikai adatfeldolgozásban előkerülő modellszelekció problémáját nem említették meg. Ha feltételezzük, hogy létezik is egy „valós” (ismeretlen) modell, a K-L eltérés nem vizsgálható, és nem is számolható közvetlenül a minta adataiból. Akaike kapcsolatot talált a K-L eltérés és a várt logaritmikus valószínűség között, ami lényeges elméleti és gyakorlati előrelépéseket tett lehetővé a modellszelekció vonatkozásában a komplex (összetett) adatsorok feldolgozásában (ANDERSON *et al.* 1994).

A legfontosabb megállapítás, amely a modellekre általánosan igaz, hogy a legtöbb paraméterrel rendelkező modellnek van a legkisebb deviancia értéke. Továbbá minél több paraméterrel rendelkezik a modell, annál nagyobb lesz a modell rugalmassága és annál jobban tud illeszkedni az adatokhoz (minél jobban illeszkedik, annál kisebb a modell devianciája). A sokparaméteres modelleknek azonban „ár” van, ami a paraméterbecslők precizitásának csökkenésében mutatkozik meg. Ez az „ár” a kulcs az AIC érték megértéséhez, mely tulajdonképpen „megbünteti” a sokparaméteres modellek jobb illeszkedését, azáltal hogy

csökkenti magának a becslőnek a pontosságát. Az AIC érték kiváló eszköznek bizonyult arra, miként lehet optimális egyensúlyt teremteni az illeszkedés és a precizitás kettőssége között. A modell adatsorhoz való illeszkedését a modell valószínűség jelzi. Minél kisebb a valószínűség, annál jobb az illeszkedés. Minél szélesebb körű a paraméterek mennyisége, annál kisebb a modellek pontossága. Ennek értelmében az AIC a következőképpen határozható meg:

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

ahol az L a modell valószínűségét, K pedig a paraméterek számát jelöli. Következtetésképpen, ha a modell illeszkedése nő, a valószínűség csökkenni fog és adott mennyiségű paraméter esetében az AIC értéke is csökkenni kezd. Ahogy a K emelkedik, a valószínűség csökken, de ez kiegyensúlyozásra kerül azáltal, hogy hozzáadunk $2K$ -t „büntetés” gyanánt. A MARK által meghatározott AIC értékek valójában ennek a képletnek egy módosításán alapulnak, igazolva a különbségeket az effektív minta méretében (n) és az illeszkedés hiányában (c). Így egy korrekció AIC_c értékhez jutunk (ANDERSON *et al.* 1994, BURNHAM *et al.* 1995a, b):

$$AIC_c = AIC + \frac{2(K+1)(K+2)}{n-K-2}$$

Rendszerint a korrekció AIC_c értéket használják, mivel az AIC és az AIC_c akkor közelít egymáshoz, ha megfelelően nagy a minta.

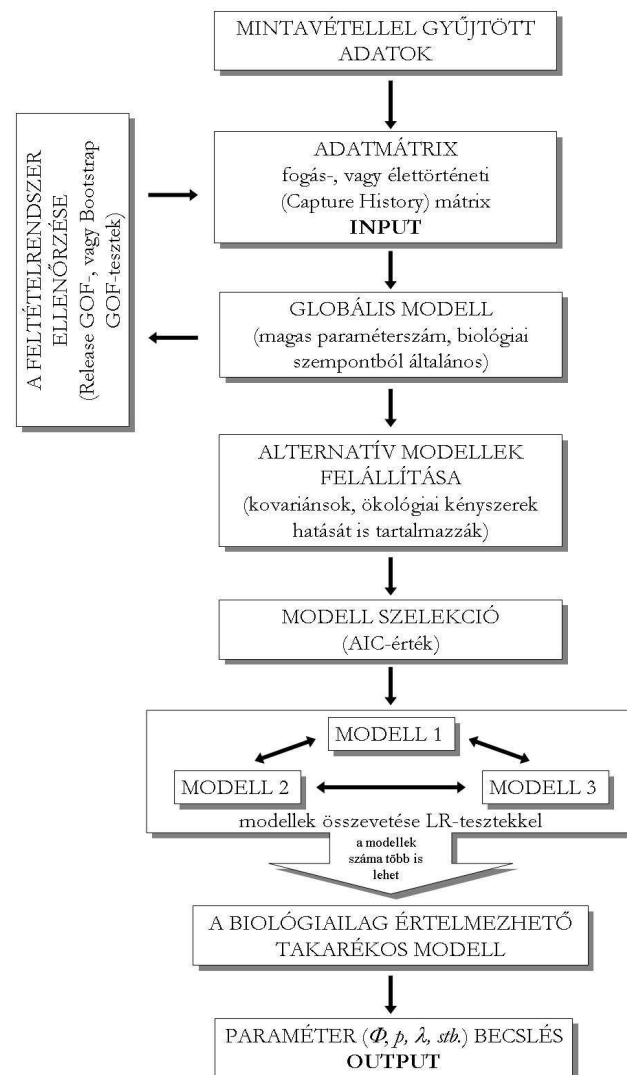
A fenti információ elméleti megközelítés alapján, amely tehát az információ-elmélet és a valószínűség-elmélet egyesítéséből adódik (BURNHAM & ANDERSON 2002), az a modell a legtakarékosabb, amely kompromisszumot teremt a precizitás és aszimmetria között. Ez tehát az AIC-érték meghatározásán alapul. Az alternatív modellek elfogadhatóságának mérését is végezhetjük az AIC értékek segítségével. Ez azt jelenti, hogy a paramétereket akár egyedül a legjobb modellből, akár egy modell-átlagolási művelet segítségével becsüljük, minden esetben figyelembe vesszük a modellek AIC értékeit. BURNHAM & ANDERSON (2002) jelentős érvet hoztak fel az információ-elméleti megközelítés mellett. Azzal érveltek, hogy még az adatelemzés előtt körültekintően át kell gondolnunk a releváns tényezőket, és 4-20 esélyes modellt kell létrehozunk. Ennek a megközelítésnek a lehetséges előnyei a következők: (1) lecsökkenti az esélyes modellek számát, kevesebb esélyt adva egy „túlillesztett” modellnek (egy komplex modell, ami lehet, hogy illeszkedik a jelenlegi adatokra, de gyenge ez előrejelző kapacitása), (2) egy elméletileg is értelmes szelekciós kritériumot használ, elkerülve az önkényes P értékeket, (3) alternatív modellek mérlegelését is lehetővé teszi, és (4) elősegíti, hogy inkább alaposan átgondoljuk a vizsgált fajra vonatkozó szünbiológiai ismereteket, valamint a kezelések, beavatkozások kimeneteleit, mintsem hogy „statisztikai gépek” legyünk.

A modellszelekció során a következő általános stratégiát javasolják a biometrikusok, ami a MARK program alkalmazásával megvalósítható (3. ábra). A túlélés és visszafogási valószínűség modellezését egy globális, sok paraméterrel és flexibilis struktúrával működő modellel kell kezdeni. A globális modell egy olyan kiinduló pont, ami a minta méretén, a populáció biológiai ismeretén és statisztikai megfontolásokon alapul. Egy globális modell kiválasztása nem kritikus statisztikai lépés, ha ez a modell eléggé általános ahhoz, hogy magában foglalja az adataink számára legmegfelelőbb és biológiailag is interpretálható modellt. LEBRETON *et al.* (1992) hangsúlyozza, hogy az adott populáció biológiája központi szerepet játszik a globális modell kiválasztásában. Az kiválasztott alapmodell érvényességét homogenitás vizsgálatok ('goodness-of-fit' (GOF)-teszt) alapján teszteljük, amelyek a valós adatainkat a modell elméleti értékeihez illesztik. A BURNHAM *et al.* (1987) által leírt és részletezett RELEASE GOF-tesztet a MARK programba is beépítették.

Ha sikerült ésszerűen kiválasztanunk egy globális modellt és ha azt adatainkhoz megfelelőnek (illeszkedőnek) találtuk, akkor a modellépítés folyamata úgy folytatódhat tovább, hogy a globális

modell mellé olyan alternatív modelleket állítunk fel, amelyek különböző kovariánsokat, a vizsgált populáció szempontjából releváns ökológiai kényszerek hatásait is tartalmazzák. A globális és a valamilyen szempontból (pl. idő- vagy csoporttényező) redukált, illetve a kovariánsokat, ökológiai tényezőket tartalmazó alternatív modellek választásában az egyik legfontosabb tényező az AIC érték meghatározása, majd az AIC-érték alapján a modellek hierarchikus viszonyba állíthatók egymással.

A további modellszelekciót a modellek közötti teszteléssel folytatjuk (pl.: „likelihood ratio test” (LRT) - valószínűség-arány teszt). A modellek közötti összehasonlításban megint a biológiai szempontokat, a szűnbiológiai értelmezhetőséget és alkalmazást kell fontolóra vennünk. Az LR tesztelések akkor lehetségesek, ha a modelleknek kisebb a dimenziójuk, mint a kiválasztott globális modellé és azon belül találhatóak (egymásba ágyazott, ún. nested modellek, amelyek egy lépéssel átalakíthatók egymásba). Bármely két nested modell a valószínűségi arány teszt (LRT) segítségével statisztikailag összehasonlítható. Ha feltételezzük, hogy egy redukált (kevesebb paraméterrel rendelkező) modell kielégítő, a deviancia értékek különbsége két nested modell között n szabadságfokon az χ^2 -próba szerint oszlik el, ahol n a paraméterek számának különbsége a két modell között (LEBRETON *et al.* 1992).



3. ábra: A MARK program alkalmazásával történő túlélés becslés és modellezés folyamatábrája

Magas χ^2 -érték alapján a modellek közötti szignifikáns különbség két dolgot jelent: (1) a paraméterek számának csökkenésével olyan mértékű a deviancianövekedés, hogy a csökkentett paraméterrel rendelkező modell kevésbé illeszkedik, valamint (2) a számításba vett paraméterek szignifikáns variációt eredményeznek az adatsorban, vagyis egy sajátos változó szignifikanciájának kipróbálása történik a modellben (COOCH & WHITE 2007). A tesztelések sorozata gyakran egy olyan takarékos modellhez fog vezetni, ami használható lesz következtetések levonására, valamint kevesebb paramétere lesz, mint a kezdeti, globális modellnek. A specifikus alternatív hipotézissel történő modellek közötti tesztelések gyakran jó hatékonyságúak, különösen, ha mindkét modell valamelyest takarékos. Mindkét esetben a modell felhasználhatósága viszonylag könnyen kiszámítható (BURNHAM *et al.* 1987). Kíváncsi tudni a tesztelések felhasználhatóságát (hatékonyságát) a minta méretének függvényében, amikor kutatást tervezünk, és amikor értelmezni akarjuk a tesztelt hipotézis eredményeit (PETERMAN 1990).

Végül, amikor a megfelelő modellt kiválasztottuk, fontos megnézni a szomszédos, egymáshoz közelálló modelleket és ilyenkor is valószínűségi arányokat (LRT-teszt) használunk a takarékos modell kiválasztásához. Ha sok állatot jelöltünk meg, vagy a megfogási valószínűségek nagyok, akkor kiválaszthatunk egy modellt, amely esetében kb. az adatok felére becsüljük meg a modell paramétereit és a maradék adatot a modell GOF tesztlésére használjuk (cross validation). Ez a gyakorlat különösen akkor hasznos, ha a modell-paraméterek közötti függvény-relációkat már meghatároztuk. A GOF tesztek gyakran gyenge hatékonyságúak az általános modellek esetében, mint amilyenek gyakran előfordulnak fogás-jelölés-visszafogás alapján végzett populációbiológiai tanulmányokban (pl. POLLOCK *et al.* 1985, BURNHAM *et al.* 1987). A valószínűségi-arány-teszt (LRT) gyakran fog alacsony hatékonyságot mutatni a nem takarékos modellek között, amelyeket a modellszelekciós procedúra elején használunk (GOODMAN 1984). Tehát amikor jelölés-visszafogáshoz alkalmazunk modellszelekciót, számos szignifikancia tesztet használunk, amelyek alternatív modelleket foglalnak magukban. Ilyenkor mind az 1-es típusú (elejti a null-hipotézist), mind a 2-es típusú hibának (elfogadja a hibás null-hipotézist) jelentős a veszélye. A túlélési modellek felállítása, statisztikai összehasonlítása, valamint a biológiailag értelmezhető takarékos modell kiválasztása után az utóbbi modell vagy modellek output eredményeit, azaz a takarékos modell által becsült paramétereket használjuk fel a további elemzéshez, illetve adataink értékeléséhez (3. ábra). A fenti modellépítés és -választás lépéseinek alkalmazásában felmerül az a biometrikusok által gyakran vitatott kérdés, hogy a LR-tesztekkel szemben egyértelműen az AIC statisztikát használjuk-e modell szelekciós kritériumként, vagy csak „szerszámként” kezeljük, amely (1) megállapítja azt a legtakarékosabb modellt, amely még tartalmazza azt a faktort, amely minket érdekel, és LRT-vel teszteljük, valamint (2) összehasonlítja a nem beágyazott modelleket is, amely az LR-tesztekkel nem lehetséges. Az AIC általános modellszelekciós módszerként történő alkalmazásában – az LR-tesztek lehetséges használata mellett is – két érvet fogalmaztak meg. BURNHAM *et al.* (1995a) kimutatta, hogy az AIC (és deriváltjai) olyan körülmények között, ahol az adatok a standard fogás-jelölés feltételekkel megegyeznek és jobban működnek, ha ezeket a feltételeket megsértjük, akkor ugyanolyan jók, mint az LRT. Kimutatták, hogy a fogási arányok heterogenitásának jelentéktelen hatása van a modellszelekcióra, ha az AIC statisztikát használjuk. A másik érv, hogy az AIC értéket nem befolyásolja a tesztek számából adódó probléma, vagyis annak lehetősége, hogy a tesztek számának növekedésével arányosan nő a véletlenszerűen kiválasztott „szignifikáns eredmény” valószínűsége. A biometrikusok többsége egyértelműen az AIC alkalmazása mellett áll, de alapmegközelítésként javasolt az AIC és a LR-tesztek együttes használat (LEBERTON & CLOBERT 1986, LEBRETON *et al.* 1992).

Az állatok túlélésének becslésére számos szoftver létezik, így a túlélést elemző csomagok mindenre kiterjedő áttekintése messze túlmutat a jelen tanulmány keretein (a téma részletes áttekintését lásd HARRELL & GOLDSTEIN 1997, WILLIAMS *et al.* 2002). Az élettábla alapján végzett elemzést a legáltalánosabb statisztikai szoftverekkel el lehet végezni, de vannak specializált csomagok, amelyek tudják kezelni az összetettebb élet-tábla struktúrákat is (pl.: TIEMEYER &

ULMER 1991, SMITH 1998). A kutatók az élve-fogásos tanulmányokhoz a túlélést a RELEASE (BURNHAM *et al.* 1987), vagy a JOLLY és JOLLYAGE (POLLOCK *et al.* 1990) programokkal, valamint a halott begyűjtéses tanulmányoknál a ROWNIE és ESTIMATE programmal (BROWNIE *et al.* 1985) tudták korábban becsülni. A fenti összes programot a MARK (COOCH & WHITE 2007) foglalja össze, amely ma a legrugalmasabb, legátfogóbb statisztikai programcsomag az állatok fogás-visszafogás, vagy visszanézési adataiból történő túlélés becsléshez. A MARK program megjelenése előtti túlélés becselőket és az ezeket elvégző szoftverek értékelését LEBRETON *et al.* (1992) adta meg. A MARK program különösen rátermett, mert a túlélés modellek változatos palettáját lehet vele megszerkeszteni és értékelni úgy, hogy a biológiailag, ökológiailag értelmes modellekbe számos releváns független változót is be lehet építeni. Az elkülönülő időpontú, illetve a folyamatos, időintervallumokat lefedő adatokat is tudja kezelni, míg a legtöbb általános statisztikai program a paraméteres, vagy fél-paraméteres folyamatos időintervallumos túlélési modelleket tudja alkalmazni. A túlélés becslésre alkalmas és más populáció biológiai paramétereit becslő szoftverek részletesebb listája megtalálható a Patuxent Software Archive internetes oldalán (www.mbr-pwrc.usgs.gov/software.html). A szoftverek kiválasztásánál fontos figyelembe venni, hogy ezeknek a módszereknek az alkalmazása meghatározott, precíz adatbázis felépítést, modell specifikációt és az adott modellek vagy becslők meghatározott feltételrendszerének biztosítását igényli (WILLIAMS *et al.* 2002).

3. Problémafelvetés, célkitűzések és hipotézisek megfogalmazása

3.1 Populációdinamika és demográfiai változások

A kisemlős populációk vonatkozásában tett kutatásaink során a populációdinamika, illetve a demográfia változások témakörében jelen disszertációban alapvetően két problémával foglalkozunk. Kitérünk a gyakori fajok populációdinamikájának hosszabb távú elemzésére, amely során értékeljük az éves mintázatok közötti különbségeket, a létszámváltozás fluktuációját, illetve a demográfiai változások sűrűségfüggését. Megfelelő mennyiségű csapdázási ráfordítású mintavétel alapján foglalkozunk a zárt és a nyílt populációkra kidolgozott becslők együttes felhasználását jelentő kombinált (robosztus) módszer alkalmazásával.

3.1.1 Erdei élőhely domináns kisemlős fajának 10 éves populációdinamikája

A folyamatos, több éven keresztül történő (long-term) monitorozás segítségével betekintést nyerhetünk a fajok természetes változatossága által létrehozott, populációs szinten értékelhető tér-időbeli mintázatokba. A hosszú távú vizsgálatok megkönnyítik a populációsűrűség rövidtávú fluktuációjának – amely a természetes ökológiai folyamatok eredménye – és a hosszú távú trendek szétválasztását, amelyek alapján megfelelő természetvédelmi stratégia dolgozható ki (SPELLERBERG 1991). Az olyan fajok, melyek abundanciájának nagy az időbeli változatossága, hajlamosak arra, hogy rossz körülmények között (pl. habitat fragmentáció, ami kis populációméretet és izolációt eredményez) kipusztuljanak (PIMM & REDFERN 1988, PIMM 1991). A legtöbb 5 évnél hosszabb kisemlős kutatás a rágcsálókat helyezte a középpontba (OSTFELD 1988), csak néhányuk foglalkozott kis taxonómiai csoportokkal vagy közösségi dinamikával (pl. GETZ 1989, BROWN & HESKE 1990). A fajok közötti kovariancia szintén fontos populációdinamikára ható faktorokat jelezhet. A fajok között akkor várható hasonló populációdinamika, ha azok demográfiai adatait azonos környezeti körülmények között erősen befolyásolja az időbeli változatosság. Ezzel szemben a fajok közti független, vagy negatív időbeli összefüggés azt jelezheti, hogy az adott fajok különböző környezeti változásokra reagálnak – vagy különbözőképpen reagálnak a környezetre – így abundanciájukat belső mechanizmus alakítja ki (TAMARIN 1983). Végül meg kell említeni a populációk közötti interakciókat, mint a kompetíciót, amely erős hatást gyakorol az együtt élő fajokra (HESKE *et al.* 1994). Bár nehéz kizárni a fajok közötti erős kölcsönhatást, de ha a populációdinamikájuk pozitívan korrelál, akkor ez azt jelzi, hogy a környezet változásai rendkívül meghatározóak az abundancia évről-évre történő fluktuációjában (BROWN & HESKE 1990, HESKE *et al.* 1994).

Az állatpopulációk méretének időbeli változásáról készített ökológiai tanulmányokban hosszúra nyúló vitatéma a belső denzitásfüggő, illetve a külső denzitás-független tényezők fontosságának megítélése (TURCHIN 1995). A külső és belső tényezők hatásáról szóló tanulmányok nagy része a tudomány terület úttörőinek munkáihoz vezet vissza (BUJALSKA & HANSSON 2000). A rágcsáló populációkról szóló tanulmányok alapján megállapították, hogy mind a külső, mind a belső tényezők fontos szerepet töltenek be a dinamika alakulásában, csakúgy, mint azok kölcsönhatásai (TURCHIN 1995). Bár a populációdinamikáról szóló általános tanulmányok kevésbé hangsúlyozzák, de alapvetően minden populáció szezonálisan változó környezetben él, így mind a denzitásfüggő, mind a denzitás-független tényezők fontossága meglehetősen változó az évszakok között, tehát szükséges elemezni a populációdinamika szezonális mintázatát (STENSETH *et al.* 2002). A rágcsálók vonatkozásában ennek ellenére nagyon kevés tapasztalati alapon felállított szezonális modell létezik (pl. HANSEN *et al.* 1999), mivel a kisemlős populációk dinamikájáról szóló legtöbb újabb tanulmány az évek közötti változatosságra összpontosított (TURCHIN 1993, 1999; BJØRNSTAD *et al.* 1995; FALCK *et al.* 1995a, b; STENSETH *et al.* 1996a, b, 1998a, b; SAITOH *et al.* 1998, 1999; STENSETH 1999).

Ismeretes, hogy mind az éven belüli (szezonális), mind az évek közötti demográfiai változások a több éves skálájú populációdinamikai mintázatok fontos összetevői, ezt a két változatossági forrást azonban ritkán vizsgálták. A tanulmányok alapján azt a következtetést vonták le, hogy az évek közötti denzitás-variációkat fontos szezonális összetevőire bontani (STENSETH *et al.* 1998b, HANSEN *et al.* 1999), mivel a különböző ökológiai mechanizmusok (pl.: szociális folyamatok, táplálék, vagy ragadozás) a különböző évszakokban különbözőképpen hatnak az állatpopulációkra (GLIWICZ 1983, KREBS 1994, JĘDRZEJEWSKI *et al.* 1996, JĘDRZEJEWSKA & JĘDRZEJEWSKI 1998). Mivel a kisméltosok, ezen belül a rágsálók életmenet stratégiája jól ismert, populációik nagyon jó modellrendszernek jelentenek ahhoz, hogy a populációdinamikában megjelenő évek közötti változatosságot szezonális bontásban is lehessen tanulmányozni (STENSETH *et al.* 2002).

Az éves denzitás változását, az éven belüli fluktuációt befolyásolja a populáció áttelelő, tehát a tavaszi szaporodás előtt álló generáció létszáma, valamint a külső faktorok, többek között a táplálék mennyisége és minősége. Az adott faj számára megfelelő táplálékforrások jelenléte meghatározza a következő generációk létszámát, tehát az őszi tartó sűrűségnövekedés mértékét. A táplálék, mint niche-dimenzió kivül természetesen az időjárási faktorok talán a legfontosabb háttérváltozók. A Bükkháti-erdő területén kimutatott kisméltos közösség fajai generalistának tekinthetők, melyek közül az általunk is részletesen vizsgált fajok, mint a sárganyakú erdei egér (*A. flavicollis*), a pírók erdei egér (*A. agrarius*) és az erdei pocok (*C. glareolus*) biológiája elég jól ismert (GOLLEY *et al.* 1975, PETRUSEWICZ 1983, FLOWERDEW *et al.* 1985). Optimális élőhelyük Közép-Európában a termékeny talajú tisztán lombhullató és a kevert lombú erdők (PUCEK 1983, FLOWERDEW *et al.* 1985). A két faj eltér a táplálkozási szokásaikban és a ragadozókkal szembeni alkalmazkodásukban. Az egerek magevők és az erdei fák magvai szolgálnak számukra elsődleges táplálékforrással (DROŻDŻ 1966, ZEMANEK 1972, JENSEN 1982a). Az erdei pocok leveleket és magokat is esznek (HOLIŠOVA 1971, GEBczyńska 1976, 1983). Mindkét faj gerinctelenekkel egészíti ki étrendjét, bár a lehetséges táplálék paletta a pocok esetében szélesebb, mint az egereké. A pocok által fogyasztott tápláléklista majdnem fedi az egerekét, míg a pocok által kedvelt gerincteleneket az egerek mellőzik (HANSSON 1985). Tehát a két faj koegzisztenciája a különböző elérhetőségű tápláléktól függ. A csapdázásaink során megfogott harmadik leggyakoribb faj, a magas fogás-visszafogás értékekkel jellemezhető pírók erdei egér (*A. agrarius*) volt, amely különösen kedveli a sűrű vegetációjú nyílt területeket, azonban az előző két fajjal kompetitív módon erdőkben is megjelenik (GLIWICZ 1981). A demográfiai változásokat meghatározó táplálékforrás, mint legfontosabb ökológiai kényszer térbeli és időbeli fellelhetősége az egerek számára sokkal változatosabb, mint a pocoknak. Az egerek nagy szemükkel és fülükkel, éjszakai aktivitásukkal és erőteljes menekülő ugrásukkal alkalmasabbak a ragadozók észrevételére és elkerülésére (KING 1985, YLÖNEN *et al.* 1992). A nappali és lassú mozgású pocok a ragadozók elől kisebb valószínűséggel menekülnek el, így ezeknek nagyobb szükségük van a búvóhelyekre. Az erdei területeken is nagyban befolyásolja a populációk állományának változását a predációs nyomás, amit itt a kisragadozó (Mustelidae) fajok, valamint a madarak közül elsősorban a baglyok ragadozása jelent. A predációs nyomás is lehet élőhelyváltási kényszer, befolyásolhatja a kisméltosok denzitásának szezonális dinamikáját.

A szezonális dinamikát, a sűrűség szezonális változását nagyban befolyásolja a populáció egyedeinek migrációs mintázata. A hónapok, mint mintavételi periódusok között a populációk nyílnak tekinthetők, tehát a létszámot befolyásoló tényezők közül figyelembe kell venni a születést, halálozást, a be- és kivándorlások arányát, valamint GLIWICZ (1988) szerint a párzási időszak alatti nagyobb migrációs aktivitást is. Ez leginkább a fiatal egyedek nagyobb mozgáskörzetének kialakulásában nyilvánul meg, melynek oka a szülők territóriumából történő kiszorulás. A fiatal egyedek elvándorlásának a génkicserélődésben is fontos szerepe van, ezért vizsgálata az evolúciós ökológia szempontjából is lényeges (GLIWICZ 1990, WOLFF 1993). Ezzel szemben VIITALA *et al.* (1994) munkájukban az erdei pocok és a csaltjáró pocok populációt vizsgálva, a szétterjedés fő okának a forrásokért folyó kompetíciót találták és a nemek között nem

tudtak kimutatni különbséget. A vizsgált három rágcsálófaj között is lehetséges direkt, illetve indirekt versengési kölcsönhatás (ANDRZEJEWSKI & OLSZEWSKI 1963, WÓJCIK & WOLK 1985, GLIWICZ 1981), de a sárganyakú erdeieger és az erdei pocok populáció dinamikájában nem figyelték meg a lehetséges kompetícióból eredő kvantitatív hatást (PUCEK *et al.* 1993). Ezért a két faj demográfiai változásában megjelenő szezonális hatások vizsgálatában egymástól független kezelték a populációkat (STENSETH *et al.* 2002). Ebben a tanulmányban a sárganyakú erdeieger és az erdei pocok populációdinamikájának szezonális modellezéséhez HANSEN *et al.* (1999) megközelítését alkalmazták, miszerint fontos különbség van a szezonális sűrűségfüggő összetevőiben. Ez a modellezési szemlélet különbözik TURCHIN & OSTFELD (1997) elméletétől, amely szerint az évszakok között nincs különbség a sűrűségfüggés mértékében. STENSETH *et al.* (2002) a két általunk is tanulmányozott erdei rágcsáló hosszú távú csapdázásos adatainak elemzésével kimutatta, hogy TURCHIN & OSTFELD (1997) korlátozó feltételezési nem helytállóak. Ha ez utóbbi elméleti megközelítés alapján végezték volna a vizsgálatokat, helytelenül azt a következtetést vonták volna le, hogy az évszakok közötti különbségeket csak a sűrűség-független összetevőben lehet megtalálni. Elemzéseik kimutatták, hogy mindkét faj direkt denzitásfüggést mutat, nincs késleltetett sűrűségfüggés. Mikor az éves sűrűségfüggéseket szezonális összetevőire bontották fel, kiderült, hogy télen általában erősebb a denzitásfüggés, mint nyáron. A magtermésnek is kifejezettebb a hatása télen, mint nyáron és ugyanezt találták a klíma hatásának vizsgálatában is.

A szezonálisan bekövetkező létszámváltozásra más munkák is rámutatnak. BOONSTRA *et al.* (1987) Észak-Amerikában *Microtus* fajok csapdázása során kimutatta, hogy a felnőtt hímek kétszer olyan messzire mennek a születési helytől, mint a nőstények, amelyet a hímek közötti kompetícióval, illetve a beltenyészet elkerülésével magyarázott. Az erdei pocok populációnál írta le GLIWICZ (1993) az „emigráns rátermettségi hipotézist” („Emigrant Fitness Hypothesis”), amelynek értelmében a populáció szabályozásában fontos tényező a fiatal egyedek szétterjedése. Ebben fontos szerepe van a terület eltartókéességének, forrásmennyiségének. Amennyiben az optimális élőhelyen, vagy élőhelyfoltban a populáció sűrűség megnő, az egyedek egy része – amelyek leginkább a territórium nélküli fiatal egyedek – arra kényszerül, hogy más, akár szuboptimális élőhelyeket is elfoglaljanak. Ez a kényszer szezonális migrációhoz és az így kialakuló szezonális sűrűségfluktuációhoz vezet. A sűrűség csökkenés, így a kevesebb befogott egyed utal a szezonálisan bekövetkező és ismétlődő migrációra (mely, mint láttuk a hím egyedek oldaláról erősebb), a nőstények vemhesség miatti mozgás-korlátozottságára, valamint az idős egyedek erre az időszakra eső nagyobb halálozási arányára. A kisméltóságok többségénél a denzitás éves változása általában kétcsúcsú, azaz bimodális. A kisebb nyári létszámcúcsot egy nagyobb őszi maximum követi. Ennek a változása egy adott közösségen belül is érdekes vizsgálati kérdés, hiszen ebben a megközelítésben a létszámcúcsok kialakulásának szinkronitása, vagy aszinkronitása, valamint a populációk egymáshoz viszonyított létszámváltozásainak trendje is vizsgálható. A három említett faj közül részletesen vizsgálták a sárganyakú erdeieger és az erdei pocok populációit (GURNELL 1985, PUCEK *et al.* 1993, FLOWERDEW *et al.* 1985, BUJALSKA & HANSSON 2000, STENSETH *et al.* 2002). Mindkét fajnál kiterjedt sokéves sűrűségváltozást figyeltek meg, de nem mutattak ki világos ciklikusságot a denzitás fluktuációban. A populációdinamikai változások során a demográfiai kiugrásokat általában egy nagyon alacsony sűrűségű időszak követi („összeomlási” év), ami a pírók erdeiegerénél még inkább jellemző.

A Bükkháti-erdő mintaterületén az 1994-2003 közötti monitorozás populációdinamikai eredményeit az alábbi célkitűzéseknek megfelelően foglaltuk össze:

1. Értékelni a vizsgált síkvidéki gyertyános-tölgyes élőhelyen kimutatott három karakter faj (*A. flavicollis*, *C. glareolus* és *A. agrarius*) fogási paramétereinek – mint összes fogásszám, visszafogások száma és „minimum ismert egyedszám” (MNA) – időbeli változását.

2. A 10 éves havi adatok alapján autokorrelációs módszerrel megvizsgálni a három populáció demográfiai változásának időbeli mintázatát, amely kérdésben a fajokra vonatkozó eddigi közép-európai vizsgálatok nem mutattak ki szabályos ciklikusságot.
3. Az őszi és a tavaszi létszám közötti feltételezett összefüggés, vagyis a demográfiai változások sűrűségfüggésének elemzése.

Ebben a kérdésben a következő null- és alternatív hipotézist fogalmaztuk meg:

H_0 : Az őszi létszámok nagysága alapvetően meghatározza a tavaszi sűrűséget, illetve ennek értelmében a téli létszámcsökkenés mértékét.

H_A : A kisemlősök éven belüli demográfiai változásának nagy variabilitása miatt hosszabb távon nem áll fenn az őszi és tavaszi létszámok között feltételezett lineáris összefüggés.

3.1.2 A Pollock-féle kombinált (robosztus) módszer felhasználása a létszámbecslésben

A véletlenszerű k -mintán alapuló fogás-visszafogás modellek használata kiinduló pontot jelentett a nyílt populációk becslésében, amelyeket először JOLLY (1965) és SEBER (1965) fejlesztett ki. A populáció paramétereinek becslésében – különösen a kisemlős kutatásokban – a direkt számlálós módszerek mellett előtérbe kerültek a sztochasztikus modellek (JOLLY & DICKSON 1983, NICHOLS & POLLOCK 1983). A fogás-jelölés-visszafogás mintavételezésű modellek alapja az, hogy a mintavételi periódusban az állatokat egyenlő valószínűséggel fogjuk meg (BURNHAM & OVERTON 1978, POLLOCK 1982). A vadonélő populációk tanulmányozásánál ez a feltétel általában nem valósul meg, amely probléma okai két általános típusba csoportosíthatók (POLLOCK 1981). A kisemlősökkel foglalkozó korai kontroll tanulmányok is az egyedek közötti nagy heterogenitást mutatták ki (pl. EDWARDS & EBERHARDT 1967, BAILEY 1969, CAROTHERS 1973a, 1973b). Azokban a tanulmányokban, ahol ismert volt a populáció mérete, az általánosan használt becslők nagymértékű negatív eltérést mutattak a fogási valószínűség heterogenitása miatt. A heterogenitás figyelembevétele nagyon fontos tényezővé vált a fogás-visszafogás adatok statisztikai értékelésében, ami azt jelenti, hogy a fogási valószínűség a populáción belül nem állandó, változhat az állatok nemétől, szociális helyzetétől és más faktoroktól függően. A másik az ún. „csapda válasz”, vagyis bármely mintában az állatok fogási valószínűsége azok előzetes fogási történeteitől függnek. Az állatok az alkalmazott csapdázási módszertől függően „csapdabolondó” (trap happy), illetve „csapdakerülővé” (trap shy) válhatnak és az egyes populációkban egyik, másik, vagy mindkettő típus is dominálhat. Ezekre a problémákra figyelve dolgozták ki a zárt populációbecslési eljárást (OTIS *et al.* 1978), amelyet a CAPTURE programba építettek be (REXSTAD & BURNHAM 1991). Ma már célszerűbb használni a túlélés becslésére és modellezésére kidolgozott MARK programot (COOCH & WHITE 2007), amelybe a zárt modell becselőit, így a CAPTURE alkalmazási lehetőségét is beépítették. A MARK program az előzetes homogenitás vizsgálathoz beépített teszttel (goodness-of-fit) is rendelkezik, amely az előző túlélés becselő SURGE (PRADEL & LEBRETON 1991) programnál nem volt lehetséges.

A populáció zártságának feltétele a teljes kutatási periódust tekintve természetesen nem tartható fenn, a módszer előnye viszont a nyílt populációs számításokkal szemben, hogy a különböző modelljei révén kiküszöböli a csapdázott állatok időben és egyedenként változó fogási valószínűsége által okozott torzításokat. A fogási valószínűség változását könnyű belátni, tekintettel az állatok viselkedésének jellemzőire, az időjárási viszonyok, az életkor, a nemi érettség, a mentális és fiziológiai tulajdonságok, tapasztalatok és a szociális pozíció különbségeire. A fentiekben leírt tapasztalatok alapján a modellek különböző csoportjait dolgozták ki (OTIS *et al.* 1978). A POLLOCK (1982) által kifejlesztett robusztus módszer a zárt és nyílt populációbecslés kombinációja, amely alkalmazásának lehetőségét már tesztelték kisemlősök vonatkozásában

(LEFEBVRE *et al.* 1982, NICHOLS *et al.* 1984), de a módszert a vadbiológia más területén is alkalmazták (pl. FULLER 1981). A POLLOCK (1982) által kifejlesztett robusztus eljárás a fogás-visszafogás adatok elemzésének speciális esete, amely kétféle időléptékben értelmezi a mintavételi alkalmakat. Az elsődleges mintavételi adatok időben egymástól távol vannak, így ezek között a populációt nyílnak tekintjük. Az elsődleges mintavételeken belül azonban több rövidebb mintavételi alkalom követi egymást, közöttük kisebb időintervallumokkal, tehát a másodlagos mintavételek között a populáció zártnak tekinthető, amely alapján a zárt modellekkel pontosabb populációméret becslés érhető el. Az elsődleges alkalmak között viszont nyílt modelleket alkalmazunk a paraméterek becslésére. A Pollock-féle módszer így kiaknázza a nyílt modellek túlélési becslőjének robusztus tulajdonságait (CORMACK 1972, CAROTHERS 1973b, NICHOLS & POLLOCK 1983) és a sokféle zárt modellt, amelyek különböző, egyenlőtlen fogási valószínűségi feltételrendszerek alatt is számolnak populáció méretet.

A Dráva-síkon 1994-től végzett csapdázásos kisméltós kutatásaink kezdeti eredményeinek elemzése (HORVÁTH 1996, 1998, HORVÁTH *et al.* 1996a, TÖLGYESI 1997) azt mutatatta, hogy a robusztus statisztikai elemzések alkalmazásához szükség van arra, hogy az elsődleges mintavételi perióduson belül növeljük a másodlagos periódusoknak tekinthető csapdázási napok számát. Ennek megfelelően 1997-től 5 éjszakai csapdázási periódusokkal és nagyobb csapdászámval folytattuk a kutatásainkat (lásd Anyag és módszer fejezet). A mintavételi metodika változtatásával biztosított megnövekedett adatmennyiség lehetővé tette, hogy teszteljük és összehasonlítsuk a Cormack-Jolly-Seber (CJS) nyílt becslési módszert és a Pollock-féle robusztus eljárást, amely témában kapott korábbi eredményeinket már publikáltuk (HORVÁTH és TÖLGYESI 1998, 2000). A Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer programjainak megvalósításában, illetve a monitorozási protokollok kidolgozásában a mintavételi ütemezés aktuális problémaként jelent meg a kisméltósok elevenfogó csapdázáson alapuló populáció szintű monitorozásának tervezésénél. Ennek megfelelően a robusztus módszer alkalmazását tovább vizsgáltuk, így jelen tanulmányban a Bükkháti-erdő területén nagy egyedszámban megfogott sárganyakú erdei egér (*A. flavicollis*), pirok erdei egér (*A. agrarius*) és erdei pocok (*C. glareolus*) populációját elemeztük a Pollock-féle kombinált módszer alapján. Az elsődleges mintavételek havonta történtek, amelyek között a populációk nyílnak tekinthetők, míg az öt mintavételi nap, mint másodlagos periódusok közötti rövid idő megengedte a populációk zártságának feltételezését. Ennek értelmében a kombinált becslési vizsgálatában a következő célokat fogalmaztuk meg:

1. A vizsgált populációk méretének mind a nyílt, mind a robusztus módszer szerint a másodlagos periódusok adataiból zárt modellekkel történő becslése.
2. A nyílt Cormack-Jolly-Seber (CJS) és a zárt modellek adatainkhoz történő illeszkedésének statisztikai értékelése, vizsgálva a zárt modelleknél figyelembe vehető különböző heterogenitási tényezőket.
3. Mindhárom vizsgált populáció vonatkozásában a két módszer által becsült populációméret és születési (gyarapodási) ráta értékeinek statisztikai összevetése.

3.2 Túlélés becslés és modellezés

A túlélésre vonatkozó vizsgálataink közül elsőként a Bükkháti-erdő területén gyűjtött adatokból a téli túlélés hagyományos becslési módszerével foglalkoztunk, majd az egymást követő évek adatmátrixa alapján a MARK programmal is becsültük, illetve modelleztük a téli túlélést. Ennél az elemzésnél az általános CJS-modellbe beépített időjárási tényezők, mint kovariánsok hatását vizsgáltuk. Az 1990-es évek végétől a biometrikusok nagy hangsúlyt fektettek abba, hogy a túlélés és a fogási valószínűség mellett, a populáció gyarapodását (recruitment) és növekedési rátáját is közvetlenül becsüljék. Az erre kidolgozott modelleket is folyamatosan beépítették a MARK programba. A növekedési ráta közvetlen becslése nagy lehetőséget kínál a

populációbiológiai tanulmányokban, mivel alkalmazásával megállapítható, hogy a populáció stabil-e, vagy ehhez képest szignifikáns növekedést vagy csökkenést mutat. A kifejlesztett modellek alapján a túlélés és a gyarapodás különböző becslései kombinálhatók a növekedési ráta becsléséhez. Ezeket a modelleket a Dráva mentén 2007-ben gyűjtött adataink feldolgozásához használtuk fel, ahol arra voltunk kíváncsiak, hogy a különböző erdei élőhelyeken együttélő domináns rágcsálófajok növekedési rátája milyen szezonális mintázatot mutat. Végül a Mattyi-tó mentén, a mozaikos élőhelyen végzett csapdázásaink adatai alkalmasak voltak arra, hogy a túlélés és fogási valószínűség becslése mellett bevezetett mozgási valószínűséget is vizsgáljuk. A térben elkülönült, különböző minőségű élőhely foltok vonatkozásában tehát a MARK ún. „multistate” („többrétegű”) modelljeit alkalmaztuk az elemzéseinkben. A fogás-visszafogás adatok feldolgozásában a „multistate” modellek a legfejlettebbek, melyeket a közönséges földipocok, *Microtus subterraneus* (de Selys-Longchamps, 1836) élőhely és mikro-élőhelyfolt használatának vizsgálatában alkalmaztunk. (A továbbiakban ennél a fajnál is a rövidebb és egyszerű „földi pocok” megnevezést alkalmazzuk.) A földi pocok a zárt, kötött növényzettel jellemzett élőhelyeket kedveli, kevésbé mozgékony rágcsáló. A faj vonatkozásában azt vizsgáltuk, hogy a populáció becsült túlélésére mennyiben van hatása az egyes elkülönített élőhelyek minőségének, illetve a túlélési stratégiát mennyiben befolyásolja az élőhelyek közötti mozgás lehetősége, vagyis a megfelelő foltokba történő betelepülés, illetve a kevésbé alkalmas foltokból történő kivándorlás mértéke.

3.2.1 A vöröshátú erdeipocok (*Clethrionomys glareolus*) téli túlélésének becslése és modellezése

A legtöbb állat szezonális, időszakos környezetben él, melyben az egyedek száma minden egyes évszak kezdetén függ a megelőző évszak túlélőitől (pl. FRETWELL 1972, BOYCE 1979). A kisemlős populációk dinamikájának éves ritmusát nagyban befolyásolja az évszakok változása. Az őszi létszámcsökvés után a következő év tavaszi generációját nagymértékben meghatározza az áttelelő nemzedék túlélési rátája. Ez utóbbit az is befolyásolja, hogy adott évben milyen vastag hó esik (MERRITT 1985), hogy a meleg időszak az évszakokhoz képest korán, esetleg későn köszönt be és ennek következtében a hó hirtelen olvad (FULLER 1977). A fagy és a hó hosszú, szünet nélküli periódusai sokkal nagyobb arányú negatív hatást jelentenek az állatok számára, mint a néhány rövidebb periódus enyhébb időszakokkal váltakozva (pl.: NEWTON 1998), de ennek az ellenkezője is jól ismert. Ez utóbbi esetben a telelő kisemlősök a zord teleken a hideg és a predátorok elől a vastag hóborította területeken búvóhelyekre, menedékekben rejtőznek el, így hófedte búvóhelyek jelenléte sokkal előnyösebb lehet, mint az enyhe telek, amikor ezek hiányoznak (HANSSON & HENTTONEN 1985, MERRITT 1985, SONERUD 1986, JEDRZEJEWSKI & JEDRZEJEWSKA 1993, LINDSTRÖM & HÖRNFELDT 1994, MERRITT *et al.* 2001, HÖRNFELDT 2004). Az enyhe teleken a hőmérséklet fagyponthoz közeli ingadozása különösen káros lehet, ugyanis a fagyás-olvasztás váltakozása („frost seesaw effect”) vízborítást okoz a telelő kisemlősök tartózkodási helyén (SOLONEN 2001, 2004, MERRITT 1985). Ez a hatás sokkal intenzívebb a nyílt, alacsonyan fekvő élőhelyeken, ahol az olvadt hóból származó víz nagy területeket önthet el (SOLONEN 2004).

A téli időjárás tehát nyilvánvalóan az egyik legfontosabb ökológiai kényszer a kisemlős populációk hosszú távú fennmaradásában, ami a sarki övezet felé egyre nagyobb hatást jelent az ott élő populációk túlélésében. A jelentéktelen, alkalmi téli reprodukció ellenére (pl. PUCEK *et al.* 1993, NORRDAHL & KORPIMAKI 2002), a kisemlősök populációi általában csak az év leghidegebb periódusaiban mutatnak hanyatlást. A sűrűségfüggő faktorok, mint például a táplálékért történő versengés vagy a predáció, valamint a sűrűségtől független időjárási viszonyok, mind hozzájárulnak a téli mortalitás növekedéséhez (pl. HANSEN *et al.* 1999, MERRITT *et al.* 2001, AARS & IMS 2002, LIMA *et al.* 2002, STENSETH *et al.* 2002, HÖRNFELDT 2004). A téli létszámcsökkenést

általában felgyorsítja a tél hosszának és keménységének növekedése (HANSSON & HENTTONEN 1985, DOKUCHAEV 1989, AARS & IMS 2002), ami elsősorban a szükséges élelem hiányában jelentkezik (STENSETH *et al* 2002, HUITU *et al* 2003), valamint fontos tényező a predációs nyomás növekedése is (HANSKI *et al* 2001, Korpimäki *et al* 2002).

A téli időszak fent említett negatív hatásai ellenére a pockoknál a túlélési ráták télen általában nagyobbak, mint a szaporodási időszakban (PETRUSEWICZ *et al.* 1971, BUJALSKA 1975, VIITALA 1977). A viszonylag alacsony téli halálozás egyik oka az lehet, hogy lényeges változás áll be a szociális rendszerben. A szaporodási időszakban fennálló territoriális viselkedés a territoriális konfliktusokon keresztül kihat a túlélési rátákra (BUJALSKA & GRÜM 1989), míg télen az állatok közös búvóhelyen osztoznak (KALELA 1957, MADISON 1984, WEST & DUBLIN 1984), csökken az energiaráfordítás (PETRUSEWICZ *et al.* 1983) és kevesebb lesz a szociális konfliktus. BUJALSKA (1985) szerint az áttelelt erdei pockok száma, azaz a tavaszi létszám attól függ, hogy mekkora volt az őszi populáció mérete és milyen hosszú volt a tél. A téli túlélés becslésénél az októberi és az áprilisi létszámokat vette figyelembe, azaz a túlélési rátát az októbertől ápriliséig túlélt egyedek százalékában fejezte ki. Nem talált összefüggést azonban a téli túlélési ráták, valamint a kor és a nem között, bár a szexuális érettséget kedvező tényezőnek találta a hímek túlélésében, az éretlen egyedeknél pedig a minél nagyobb testsúlyt (BUJALSKA 1995). A populáció fennmaradása szempontjából nemcsak az áttelelt egyedek száma fontos, hanem az is, hogy milyen nemű és korú egyedek élnek túl a telet. Ugyanis azok az éretlen egyedek, amelyek szaporodásukat kitolják (GLIWICZ 1994), nagyobb arányban élnek túl a telet, mint azok az egyedek, amelyek elérve az érettséget még a tél beállta előtt szaporodnak. Az időjárási körülmények, mint a tél közepén vagy tél végén kialakuló fagy (BERRY 1968), amely késlelteti a vegetáció növekedését (BUJALSKA 1985), szintén befolyásolhatja a téli túlélést. Március hónap utolsó tíz napjának átlag minimum hőmérséklete befolyásolja a növényi biotomassza mennyiségét áprilisban, azaz a pockok számára az élelmet és így hat az áprilisi létszámokra (BUJALSKA 1995). Az erdei pocok kisebb területű szigeten előforduló populációjánál a téli túlélés mintázatát a tengerszint feletti zonalitásbeli különbségek alapján is vizsgálták (BUJALSKA & SOSNOWSKA 1995). A szigeten elkülönített három zóna a növénytakarót tekintve is különbözött, melyek közül a sziget belső területe volt a legmagasabb fekvésű és egyben a magasabb fák dominanciájával jellemzett erdős vegetációjú terület. Ennek ellenére a kutatások azt mutatták, hogy az erdei pocok téli túlélési rátája az alacsonyabb fekvésű és sűrűbb aljnövényzetű külső zónában volt magasabb, tehát az itt jellemző élőhelyi feltételek alkalmasabbak voltak az átteleléshez (BUJALSKA & SOSNOWSKA 1995). A pocoknál ismert, hogy az alacsony, sűrű növényzet sokkal megfelelőbb a fészkelés szempontjából (MILLER & GETZ 1972, 1973, 1977, JENSEN 1982), valamint a sűrű aljnövényzetű területeket nagy lokális sűrűség jellemzi (MAZURKIEWICZ 1986). Ennek megfelelően feltételezték, hogy a sűrű aljnövényzetű részek kedveznek a már említett közös fészkekben jellemző téli csoportosulásnak. BUJALSKA & SOSNOWSKA (1995) azt is feltételezték, hogy a sűrű növényzet csökkenti a szél sebességét és megelőzi a túlzott lehűlést, ami kedvez a mikroklíma stabilitásának, növelve ezzel a pockok túlélési esélyét.

A fentiek alapján látható, hogy számos esettanulmány készült az erdei pocok téli túléléséről, melyek alapján újabb eredményekkel egészítették ki a faj ökológiájáról megszerzett ismereteket. Ezeknek a referencia adatoknak az ismeretében a téli túlélés különböző módszerekkel történő meghatározását az erdei pocok fogás-visszafogás adatai alapján elemeztük. Ennek megfelelően jelen alfejezetben a Drávamenti-síkság területén, a Bükkháti-erdő gyertyános-tölgyesében kijelölt mintaterületen hosszabb távon figyelemmel kísért erdei pocok populáció téli túlélését vizsgáltuk. Az 1994-2001 között végzett csapdázások fogási adatait a következő célkitűzéseknek megfelelően dolgoztuk fel:

1. A csapdázott domináns erdei pocok populáció téli túlélését hagyományos módszerrel, a 28-napos túlélési ráta számításával elemezzük és vizsgáljuk, hogy a téli túlélési ráta alakulását mennyiben határozta meg a populáció őszi létszáma.

2. Annak vizsgálata, hogy a számított téli túlélés mennyiben függ az abiotikus (időjárási) faktoroktól.
3. Kitérni több, a populációt jellemző biotikus faktor feltételezett hatásának vizsgálatára, mint a populáción belüli felnőtt egyedek kondíciója, valamint a szaporodó (gravid és laktáló) nőstények őszi időszakban számított aránya.

A túlélési ráta abiotikus és biotikus változóktól történő függésében a következő hipotéziseket állítottuk fel:

H₁: A 28-napos túlélési ráták az őszi létszámok függvényében változnak.

H₂: A 28-napos túlélési ráták az időjárási paraméterek függvényében változnak.

H₃: A téli túlélés függ a felnőtt (adult) nőstények és hímek kondíciójától.

H₄: Mivel az erdei pocok populáció szociális szerkezetét alapvetően a nőstények határozzák meg, a túlélési ráták a gravid és a laktáló nőstények arányának megfelelően alakulnak.

A kisemlős populációk létszámának évszakos változása függ a populáció hosszú távú dinamikájának alapvető sajátosságaitól. A populációdinamikai változások háttérében többféle ökológiai kényszer áll, mint például a kedvezőtlen időjárás (HÖRNFELDT 2004, SOLONEN 2004, KORSLUND & STEEN 2006), a fokozott predáció (LINDSTRÖM & HÖRNFELDT 1994, HÖRNFELDT *et al.* 2005), a táplálékmenyiség csökkenése (AGRELL *et al.* 1995), a környezeti stressz (UNANGUST & WUNDER 2003), valamint a különböző betegségek (TELFER *et al.* 2002, NIKLASSON *et al.* 2003). Skandináv területeken folytatott tanulmányok alapján bizonyítottá vált, hogy a pocokfajok sűrűségének, valami a sűrűségfluktuáció mértékét meghatározó amplitúdó ismétlődő csökkenésének háttérében a telelési siker egyértelmű csökkenése áll (HÖRNFELDT 2004, HÖRNFELDT *et al.* 2005). A kisemlősök vonatkozásában folytatott hosszabb távú elemzések, valamint a téli periódusban történő vizsgálatok kimutatták, hogy a téli időszakban jellemző populációdinamikai folyamatokra egyértelmű hatást gyakorolnak a téli időszakban jellemző abiotikus (elsősorban időjárási) és biotikus kényszerek (pl. predációs nyomás, sűrűségfüggés), amelyek együttesen határozzák meg a kisemlősök téli mortalitását, illetve a téli túlélést.

A további elemzések során a vizsgált perióduson belül (1994-2001), az évek fogásadataiból készített élettörténeti mátrix alapján a MARK programmal végezzük el a téli túlélés becslését. Az így becsült túlélés esetében is meg kívántuk vizsgálni, hogy a becsült értékek korrelálnak-e az egyes környezeti tényezőkkel, illetve téli túlélés alakulását mennyiben határozzák meg az abiotikus (időjárási), valamint a populációt jellemző biotikus változók, mint kovariánsok (pl. kondíció, a különböző nemek aránya, szaporodó nőstények aránya). A MARK program CJS modelljei által becsült téli túlélés adatok és a különböző háttérváltozók közötti egyszerű korrelációanalízis azonban statisztikailag nem megfelelő megközelítés, mivel az éves túlélés becslők nem függetlenek az évek közötti minták kovariánsai miatt. A MARK nagyon rugalmas és sokoldalú statisztikai programcsomag, melyben a modellezés során lehetőségünk van különböző kovariánsokat tartalmazó alternatív modellek felépítésére. A téli túlélésre feltételezhetően hatást gyakorló háttérváltozókra, mint kovariánsokra vonatkozó hipotézisek helyes tesztelésének módja, hogy az eddigi CJS modellekre jellemző alapadatokat kibővítjük. Tulajdonképpen olyan modellt illesztünk adatainkra, ahol a túlélés az idő és az adott kovariánsok (pl. időjárási hatások) egyik funkciója, és a modellszelekció során valószínűségi arány tesztet (LRT) alkalmazva összehasonlítjuk olyan modellel, ahol a túlélés csak az idő függvényében változik:

$$\phi_{f(időjárás)} \text{ vs. } \phi_{f(idő)}.$$

Pontosabban megfogalmazásban egy időfüggő modell illeszkedését hasonlítjuk egy olyan időfüggő modelléhez, ahol ez utóbbi túlélés becslőit az időjárás lineáris funkciójának betöltésére korlátoztuk. Ezt a MARK-ban az ún. lineáris modellekkel lehet megvalósítani, amelyek felépítésére, illetve megszerkesztésére a paraméter index mátrix (PIM) módosításával van lehetőségünk. A túlélés becslő szoftverek közül a lineáris modellek alkalmazása, vagyis az eredeti CJS-modell paramétereinek korlátozása, vagy más néven különböző ökológiai kényszerek (constraint) hatásának figyelembe vétele először a SURGE programban (PRADEL & LEBRETON 1991) volt lehetséges. Ez a lehetőség a MARK-ban is teljeskörű, ahol az előbb említett PIM mátrix szerkesztésével könnyen megvalósíthatjuk a különböző kényszerek, vagy korlátozó faktorok hatásának beépítését a biológiailag értelmezhető modellünkbe. Első megközelítésben kényszerek vagy korlátozó faktorok alatt matematikai „korlátozást” értünk, ami alapján a MARK úgy becsli meg a túlélési arányokat, hogy az adott modell felépítésén belül speciális lineáris korlátozó tényezőket alkalmazunk. Például, ha az adott modell egy időfüggő modell volt (pl. a CJS modell), akkor ehhez a modellhez hozzáadott különleges lineáris korlátozó tényezőkkel úgy becsüljük meg az időfüggő túlélési arányokat, mintha azok az időjárás lineáris funkciói lettek volna. Fontos megjegyezni, hogy az időjárás funkciójaként viselkedő túlélés időbeli változása az időbeli változás egy különleges „esete”, ahol a túlélésben feltételezett ideiglenes változást az időjárás funkciójaként modellezzük. Ez a korlátozó faktorokat vagy kényszereket tartalmazó modell tulajdonképpen abba az általános modellbe van beágyazva, ahol a túlélés egyszerűen az idővel változik. Ez a modellek közötti statisztikai összehasonlítás fontos feltétele, hiszen a modellek közötti beágyazottság (nested) szükséges a valószínűségi arány tesztek (LRT) használatánál (COOCH & WHITE 2007). A lineáris modellek felépítéséhez első lépésben a modellben szereplő kvalitatív, illetve csoportváltozókat (pl. hímek – nőstények, fiatalok – idősek) szükséges kódolni, amit 0 és 1 értékek sorozatával tudunk megvalósítani. A paraméter mátrixban ezt követi az adott időbeli periódusnál feltételezett korlátozó tényezők vagy kényszerek kódolása. Amennyiben ezeknek a tényezőknek a hatását kívánjuk modellezni úgy, hogy az adott időszakban jelen vannak, vagy nincsenek jelen a vizsgált területen, úgy ezeket is „igen” vagy „nem” változóként vesszük figyelembe. Tehát ebben az esetben is a 0 és 1-ek sorozata adja meg a modell felépítését, vagyis ha a korlátozó hatás érvényesül, akkor paraméter mátrixban (PIM) 1-es, ha nincs jelen a korlátozó hatás, akkor 0 szerepel. Ezeket a változókat nevezhetjük „álváltozóknak” is. A paraméter index mátrix bonyolódik akkor, ha 1-nél több változó hatását vesszük figyelembe. Az eddigiekben a korlátozó hatásokat kódoló igen-nem típusú változókat vettük figyelembe. A MARK lehetővé teszi, hogy a modellépítés során valós kovariánsokat – amelyek matematikai értelemben vett valós változók – is alkalmazzunk korlátozó tényezőnek. Ilyen változók lehetnek a megfigyelés időtartama, a mért éves táplálék mennyiség értéke vagy bármely időjárási tényezőnek az adatai, amelyek egész vagy tört értéket vehetnek fel. A paraméter index mátrix hasonlóan épül fel, mint a fentebb leírt álváltozók esetében, de a 0 és 1-gyel történő kódolás helyett itt az adott valós változó értékeit vesszük be a mátrix megfelelő sorába, ahol a modell az adott paraméter (pl. túlélés, visszafogási valószínűség) megfelelő időintervallumban történő becslését adja meg.

Az erdei pocok populáció további elemzése során a vizsgált perióduson belül (1994-2001) az évek fogásadataiból készített élettörténeti mátrix alapján, az alábbi célkitűzéseknek megfelelően végeztük el a téli túlélés becslését és modellezését:

1. A téli időszakokra vonatkozó túlélés becslése a nyílt Cormack-Jolly-Seber (CJS) modellek alapján, valamint megvizsgálni az évekre interpretált fogás-, vagy élettörténeti mátrixok felhasználhatóságát.
2. Modellezni az abiotikus (időjárási faktorok) és a biotikus (kondíció, szaporodó nőstények aránya) változók, mint kényszerek, illetve korlátozó faktorok téli túlélésre gyakorolt hatását.
3. Összevetni a standardizált MNA-értékek alapján számított 28 napos téli túlélési értékeket a MARK felhasználásával becsült eredményekkel.

Az utóbbi célfeladat alapján azt a kérdést vizsgáltuk, hogy MARK modellezések eredményei mennyiben egyeznek meg a 28-napos téli túlélés számításának, valamint az így kapott értékek és a vizsgált kovariánsok (abiotikus és biotikus változók) közötti összefüggés-vizsgálatok eredményeivel.

3.2.2 A túlélés és a populáció növekedési ráta együttes becslése

Az állatpopulációk dinamikájának tanulmányozása során a populáció növekedésének vagy csökkenésének felismerése, illetve regisztrálása alapvetően fontos. Egy adott állatpopuláció élettörténetében bármely $i + 1$ időben feltehetjük azt a kérdést, hogy mi az összetétele ennek a populációnak (N_{i+1}), ha figyelembe vesszük az állatok csoportjait az előző mintavételi periódusokban. Ha egy metapopulációs rendszerben élőhely foltokat, vagy szubpopulációkat vizsgálunk, akkor azt a kérdést tehetjük fel, hogy milyen az összetétele az adott szubpopulációnak $i + 1$ időben, amely tartalmazza ugyanannak a szubpopulációnak az i mintavételi periódusra vonatkozó túlélőit, valamint azoknak az egyedeknek az arányát, amelyek i időben a szubpopuláción kívül éltek, de i és $i + 1$ mintavételi periódus között bevándoroltak a szubpopulációba. Ez a kérdés fontos ahhoz, hogy azonosítani tudjuk a forrás (source) és nyelő (sink) területeket (PULLIAN 1988), valamint a metapopulációs dinamikával kapcsolatban általánosítsuk a kérdéseket. Ennek alternatívájaként osztályozhatjuk az állatokat korösszetétel alapján, amikor a kérdés az, hogy mi az aránya annak, hogy a fiatal egyedek felnőtté válnak és $i + 1$ időben gyarapítják a felnőtt korcsoport mennyiségét, amihez természetesen hozzájárul az i és $i + 1$ mintavételi periódus között túlélő felnőtt egyedek aránya (NICHOLS *et al.* 2000). Ez a megközelítés egyrészt a populáció gyarapodásának (recruitment) és a populáció növekedési ráta közvetlen becslésének fejlesztéséhez, másrészt a többállapotú („multistrate” vagy „multistate”) modellek kidolgozásához vezetett. Ebben a fejezetben a gyarapodás és a populáció növekedési ráta együttes becslésére kidolgozott modelleket alkalmazzuk, míg a következő fejezetben térünk ki többállapotú modellek használatának lehetőségére.

Az 1990-es évek második felétől az abundancia, így a populációméret becslése helyett tehát egyre nagyobb hangsúlyt fektettek a populáció növekedési rátájának becslésére. A fogás-jelölés-visszafogás (CMR) kutatásokban az állatokat megfogják, megjelölik, elengedik és a többször ismételt mintavételezés során a jelölt egyedeket visszafogják. Ennek eredménye a fogástörténeti adathalmaz, melyben minden egyednek saját élettörténete van. Ez a túlélés, a gyarapodás és a populáció méretről ad információt. LESLIE (1952) és DARROCH (1959) korai modelljei, valamint JOLLY (1965) és SEBER (1965) teljesen stochasztikus modellje már foglalkoztak ezekkel a kérdésekkel. Később a nyílt populációs fogás-visszafogás adatelemzés a túlélésre koncentrált. Az elért rugalmasság CORMACK (1964) tanulmányán alapulva nagyban hozzájárult a populációdinamika fejlődéséhez, mivel lehetővé tette a (1) túlélés összehasonlítását populációk és populáción belüli csoportok között, és (2) annak tesztelését, hogy a túlélés mennyiben függ a környezeti változóktól (LEBRETON *et al.* 1993). A fogás-visszafogási adatok modellezésében történt jelentős fejlesztések ma már lehetővé teszik a populáció növekedési arányának közvetlen becslését és modellezését, amelyre a fentebb említett korábbi általános modellek nem alkalmazhatók (PRADEL 1996). A termékenység és a szaporodás képességének biológiai kérdései mind alap, mind alkalmazott kutatási megközelítésben fontosak a populációbiológiában, amelyhez nagyban hozzásegített a gyarapodás elemzésének fejlesztése és a jelenlegi modellek rugalmassága. A Jolly-Seber modellben a gyarapodást és populáció méretet diszkrét becslőkkel modellezzük, míg a folyamatos paraméterek, amelyeket CORMACK (1985, 1989), valamint CROSBIE & MANLY (1985) vezetett be, nem értelmezhetőek biológiai szempontból. A rést részben betöltötték a különleges esetekre írt túlélési modellek, mint az eredeti populáción belüli párosodó egyedek gyarapodásának becslése (LEBRETON *et al.* 1990, COLBERT *et al.* 1994). A populáció növekedési ráta becslésének fejlesztéséhez azonban a fogás-visszafogás, vagyis a jelölt egyedek élettörténetének időben visszafelé történő (reverse-time capture-recapture method) elemzési

szemlélete járult hozzá nagymértékben (POLLOCK *et al.* 1984, NICHOLS *et al.* 1986, PRADEL 1996). Ezt a módszert arra használhatjuk, hogy közvetlenül becsüljünk olyan változókat, mint a populációméret és növekedési ráta (NICHOLS *et al.* 2000, 2005). A PRADEL (1996) által fejlesztett modellekben a gyarapodás elemzése általános (nem megkülönböztetett gyarapodás), és egyben specifikus (a túlélés nem része a modellnek), amellyel a fentebb leírt (1) és (2) típusú kérdéseket könnyen lehet elemezni. A gyarapodási és túlélési paraméterek egyidejű használata a valószínűségi becslők kidolgozásán keresztül a populáció növekedési rátájának meghatározásához vezetett.

A becsült növekedési rátát általában a λ (lambda) szimbólummal jelöljük. Ha a becsült növekedési ráta (λ) 1, akkor ez stabil populációt jelez, míg ha λ szignifikánsan különbözik 1-től, az azt mutatja, hogy a populáció mérete növekszik ($\lambda > 1$), vagy csökken ($\lambda < 1$). Ennek nyilvánvalóan nagy jelentősége van a veszélyeztetett, védett vagy fokozottan védett fajok természetvédelmi célú monitorozásában, az adott faj populációinak fenntartására irányuló természetvédelmi kezelések, fajvédelmi programok kidolgozásában. A populáció növekedési rátájának közvetlen becslése így egyszerűen a populáció életképesség-elemzésének (population viability analysis=PVA) helyettesítése lehet. A túlélés és a gyarapodás különböző becslései kombinálhatók a növekedési ráta meghatározásához (λ), azonban λ a jelölés-visszafogás adatokból közvetlenül is becsülhető. A növekedési ráta (λ) közvetlenül a Jolly-Seber modellből, vagy ennek alternatívájaként PRADEL (1996) modelljének használatával is becsülhető, amely elérhető a MARK programban. A Jolly-Seber modellel ellentétben, Pradel modelljei nem becsülnek populációméretet, valamint eltérő befogási és újra-befogási valószínűségeket, a feltételei viszont hasonlóak a Jolly-Seber modell megkötéseihez.

A túlélés és gyarapodási arányok becslésének vonatkozásában ebben a fejezetben a Dráva felső szakasza mentén, a Lankóci-erdőben és a horvátországi Répási-erdőben végzett csapdázásaink adatait elemeztük. A térségben kijelölt három erdei mintaterületen 2007-ben 4 egymást követő mintavételi hónapban csapdáztunk és a három domináns faj (*A. flavicollis*, *A. agrarius*, *C. glareolus*) populációméreteit zárt modellekkel becsültük (HORVÁTH *et al.* 2008b). Ezek a becslések megmutatták, hogy a különböző erdei élőhelyek összehasonlításában a domináns fajoknak különbözik a becsült populációmérete. Az újraerdősödött területen a pirok erdeiegér és az erdei pocok ért el magasabb populációméretet, de ezen a területen a két populáció nem tudott tartósan együtt élni, mivel az erdei pocok nagyarányú szétterjedése visszaszorította a pirok erdeiegér létszámát. A Répási-erdőben viszont az erdei pocok és a sárganyakú erdeiegér közel azonos létszámmal volt jelen a mintavételi periódusok során. A zárt populáció modellekkel kapott becslések eredményei az adatok további elemzését kívánták meg. A Pradel modellek alkalmazásával lehetővé vált a vizsgált populációk gyarapodásának és a növekedési ráta tényleges becslése, amely sorára az alábbi célkitűzéseket fogalmaztuk meg:

1. Az egyes mintavételi területeken domináns fajok populációinál a túlélés, a gyarapodás és ezekkel együtt a populáció növekedési ráta együttes becslésének elvégzése.
2. A területek összehasonlításában vizsgálni és modellezni a túlélés és a gyarapodás időfüggését, illetve statisztikailag értékelni a becsült paramétereket.
3. Az adott területen együttélő populációk viszonyában a becslések alapján megállapításokat tenni a populáció növekedésének vagy csökkenésének időbeli mintázatára vonatkozóan.

3.2.3 A közönséges földipocok (*Microtus subterraneus*) élőhely foltok közötti túlélése, a „multistate” modellek alkalmazása

Az elsődleges homogén környezet kis darabokra való feloszlása, valamint az élőhely foltok diverzitásának és mozaikos karakterének növekedése azt okozta, hogy számos faj elvesztette folytonos eloszlását. Az élőhely (habitat) feldarabolódása egy olyan folyamat, mely egy adott élőhely típus redukcióját és elvesztését is magában foglalja. Egy nagy populációval szemben a

kisebbszubpopulációk elterjedését az alkalmas élőhely foltok megléte, illetve hiánya szabályozza (KOZAKIEWICZ *et al.* 1999). A kisméltópulációk és közösségek tanulmányozásánál fontos kérdés, hogy a szimpatrikus rokon fajok hogyan választják meg élőhelyüket, van-e közöttük élőhely, illetve finomabb léptékben mikro-élőhely átfedés, valamint hogyan hasznosítják a rendelkezésükre álló erőforrásokat. Közösségi szempontból mindez azért jelentős, mert ezek a populációk közötti mechanizmusok meghatározzák a közösségek szerkezetét és diverzitását (MCLOSKEY 1976). Az elkülönítő habitatszelekció az egyik legfontosabb kapcsolat, amely lehetővé teszi a fajok koegzisztenciáját. A habitatszelekció mechanizmusára vonatkozóan számos elméleti munka és esettanulmány született. A legtöbb kutató csak az egyed optimális választását vizsgálta (pl.: MACARTHUR & PIANKA 1966, ROSENZWEIG 1974, CHARNOV 1976), mások pedig a fajok közötti kompetíciónak az egyed döntését befolyásoló hatását is (FRETWELL és LUCAS 1970) figyelembe vették. Az élőhelyek heteromorfiájának jelentősége az ökológiában, főként az egyensúlyi elméletek vonatkozásában a kompetitorok koegzisztenciájának értelmezésében nyilvánult meg (GALLÉ 1998). A foltos élőhelyen együtt élő kompetitor populációk differenciális folthasználatának elméletét ROSENZWEIG (1979, 1981) dolgozta ki. Egy adott szünbiológiai objektum, akár különböző kisméltóp fajok vonatkozásában is a meghatározható környezeti heteromorfia felső, vagy alsó határa (durva szemcsés – „coarse grained”, vagy finom szemcsés – „fine grained”) élőhely a skálázás problémáira irányította a figyelmet (GALLÉ 1998). A skálázás és sűrűségfüggő élőhely-választás kérdéseinek mind elméleti megközelítését, mind koegzisztens populációkra vonatkozó tesztelését is megtaláljuk MORRIS (1987a, 1987b, 1992, 1995) munkáiban. A sűrűségfüggő élőhely-választás elméletének alapvető feltételezése, hogy az élőhelyet elfoglaló egyedek várt reprodukív sikere (fitness) csökken, ha a populáció sűrűsége növekszik. MORRIS (1992) a táplálékszerzési és a szétterjedési skálát vette figyelembe és e két stratégia költségének hatását vizsgálta a költségmentes, nem-szelektív élőhely-választáshoz viszonyítva. Leírta, hogy a táplálékszerzési költség feljavítja az alacsony minőségű élőhelyek értékét, és nem-szelektív élőhely-használatot eredményez. A szétterjedési költség viszont leértékeli az alternatív élőhelyeket, mozgáskörzeteket és ez a költség sűrűségfüggő.

A jelölés-visszafogás módszerével végzett kutatások és az így kapott eredmények statisztikai elemzése az utóbbi évtizedekben egyre fontosabb eszközt jelentett az ökológusok és vadbiológusok számára (POLLOCK *et al.* 1990). A különböző állatfajokon végzett kutatások fogás-visszafogás adatai alapján a sokat használt Jolly-Seber módszer az abundancia és a túlélés együttes becslését tette lehetővé, azonban ennek a módszernek az a korlátja, hogy feltételként szabja meg a populáció homogenitását. A túlélés, valamint a különböző demográfiai és környezeti faktorok közötti kapcsolatok, összefüggések feltárása már komplexebb adathalmazokat kívánt, ami a Jolly-Seber modell megfelelő általánosításaihoz vezetett. Ezeket az általánosításokat LEBRETON *et al.* (1992) összegezte, amely a fogás-visszafogás adatoknak olyan korszerű módszertani leírása, amely alapján lehetővé válik, hogy az állatokat a visszaengedés idejében osztályozzuk nem, kor, a különböző környezeti faktorok és kezelési beavatkozások szerint.

Az olyan kutatásokban, amikor az állatokat két csoportba oszthatjuk, fontos legalább két állapot megkülönböztetése. Az első állapotban az elengedéskor kapott információ (pl. kor) determinálja a csoportot vagy réteget, ahová az állat a kutatás valamennyi ezt követő időszakában tartozik. A második állapotban valamilyen ismeretlen valószínűségű folyamat alapján mozoghatnak a rétegek között. A LEBRETON *et al.* (1992) által leírt módszerek az első esetet alkalmazzák, ahol az állat vagy teljesen hűséges az elengedési réteghez, vagy egy teljesen megjósolható úton mozog a rétegek között, mint amikor a rétegek a korcsoportok. A különböző állapotok másik megközelítése olyan tanulmányokat foglal magában, ahol a rétegek lehetnek földrajzi helyek, súlycsoportok, vagy szaporodási állapot, így a rétegben való jelenlét vagy állapot ismeretlen minden olyan időszakban, amikor az állatot nem fogjuk meg (BROWNIE *et al.* 1993).

Már korábbi munkák is tárgyalták a rétegek közti átmozgást megengedő fogás-visszafogás adatok modelljeit (ARNASON 1972, 1973; SEBER 1982). Ezek a szerzők azonban olyan becselőket alkottak a rétegek közti mozgási valószínűségek leírására, amelyek nem hatékonyak akkor, ha a

fogási alkalmak száma több mint három (BROWNIE *et al.* 1993). Ezeket a modelleket SCHWARZ *et al.* (1993) mátrixjelölést használva fejlesztette tovább, ami később ennek megfelelően Arnason-Schwarz modellként került be a fogás-visszafogás statisztikai irodalmába. Ennek során leírták az átmozgási vagy tranzíciós valószínűség maximális valószínűségi becslőjét (MLE). A multistate modellek fejlődéséhez később HESTBECK *et al.* (1991) tanulmánya járult hozzá, amelyben 3 földrajzi területen gyűrűzött kanadai ludak (*Branta canadensis*) többszöri visszafogási adatai alapján leírta a területek közti mozgások valószínűségi becslésének biológiai jelentőségét. Az Arnason-Schwarz modellen kívül, amely Markov-folyamatokat feltételez, HESTBECK *et al.* (1991) javasolt egy modellt, amelyben a tranzíciós valószínűségek a megelőző periódusban talált elhelyezkedéstől függenek.

A „multistate”, vagy többállapotú modellek tervezésének tehát az volt a célja, hogy jellemezzék azokat a populációkat, melyek meghatározott állapotok közt mozognak. Egyik nyilvánvaló alkalmazási lehetőségük a földrajzi területek, mint például a szaporodási helyek vagy éppen a táplálkozási területek közti populációs változások leírása (pl. HESTELBECK *et al.* 1991, BLUMS *et al.* 2003, CAM *et al.* 2004), de egyre inkább használják őket az evolúciobiológia és az életmenet stratégiák fontos kérdéseinek megfogalmazásánál (pl. NICHOLS & KENDALL 1995). A többállapotú modellekben a populáció egyedeinek valamilyen tulajdonsága alapján különböző csoportokat lehet definiálni. Az egyedek túlélése és megfogási valószínűsége különböző lehet az egyes csoportokban és a mintavétel során az egyedek véletlenszerűen mozoghatnak az egyes csoportok között. Az említett alkalmazási lehetőségeknek megfelelően csoportok definiálásával létrehozott állapotok közé tartoznak az egyes élettörténeti állomások, mint például a szaporodás. Az állapot-specifikus túlélési és átmeneti (transition) ráták becslésének lehetőségével a többállapotú modellek segítséget nyújthatnak az élet-történeti mechanizmusok közötti optimalizációs stratégiák leírásához, megértéséhez (pl. YOCCOZ *et al.* 2002). Ezek a optimalizációk szintén nagyon fontosak a metapopulációs analízisben, ahol például a szubpopulációk közötti áthelyeződés születés előtti és utáni arányát tudjuk megvizsgálni a célkolónia távolsága, sűrűsége és más változók, mint az élőhely foltok minőségének figyelembevételével (pl. LEBRETON *et al.* 2003).

A túlélés elemzésénél a többállapotú modellekben az eddigieknél lényegesen több paramétert tartalmazó, bonyolultabb modellépítésről van szó, amelynél így több hiba, illetve a fogás-visszafogás adatokból történő becslések nagyobb torzítása következhet be. KENDALL (2004) alapvetően két fő hibalehetőségre hívta fel a figyelmet. Az első az észlelhetetlen állapotok esetlegesen felmerülő előfordulása, amely az ideiglenes bevándorlásból, vagy éppen a célpopuláció befejezetlen, nem megfelelő terjedelmében történő mintavételezéséből adódik. Ilyen állapotok felbukkanhatnak élettörténeti okokból is, mint például az aktív, vagy a nyugalmi állapot váltakozása, vagy a különböző szaporodási stádiumban lévő egyedek befogásának hiánya. Mindezek megváltoztatják az átmeneti állapotok arányát és az észlelhetetlen állapotokból adódóan az elemzésre kerülő élettörténeti mátrixok hibával terheltek, nem a valóságnak megfelelőek. A második hiba az egyes állapotok helytelen osztályozása (például azokban a modellekben, melyek magukba foglalják az életkor, a nem, a szaporodási képesség, stb. eltérését, ahol ezt tévedés nélkül nem tudjuk meghatározni) (KENDALL 2004). A hibalehetőségek ellenére a multistate modellek az elmúlt időszakban számos fejlődésen mentek keresztül, amely során új számítógépes programokat fejlesztettek ki, amelyek a módszereket hozzáférhetővé teszik az állatökológusok számára.

Mint a fentiekben láttuk, a többállapotú modellek egyik legfontosabb lehetősége a metapopulációs megközelítésű elemzések. A mintaterületeink közül a mintahelyek kiválasztása és a mintaterületek elhelyezkedése alapján ezt a módszert a Mattyi-tó melletti mozaikos élőhely együttesben végzett vizsgálatoknál tudtuk alkalmazni. Az itt végzett csapdázások korábbi eredményei is rámutattak arra, hogy a terület érintetlensége és fajgazdagsága miatt kitűnően alkalmas hosszabb távú kisémlős csapdázásra, és mindemellett a növényzet mozaikossága lehetővé teszi a fajok eltérő ökológiai igényének a vizsgálatát is (HORVÁTH 1998, HORVÁTH & WAGNER 2000). A tó mellett kijelölt mintaterület egy olyan vizes jellegű, mozaikos

élőhelyegyüttes, amely mind cickányokban, mind rágcsálókban fajgazdag (HORVÁTH 1998). A faunisztikai és populációdinamikai felmérésen túl a különböző mikro-élőhely foltok alkalmasak az egyes kisméretű fajok eltérő élőhely-igényének vizsgálatára, vagy más szempontból a hasonló igényekkel rendelkező rokonfajok együttélési stratégiáinak, az esetleges kompetíciót elkerülő tér-időbeli mechanizmusok kutatására.

A Mattyi-tó mellett végzett csapdázásaink egyik legfontosabb eredménye, hogy stabil földi pocok állományt mutattunk ki a területen, amely faj szünbiológiájáról a hazai, de a nemzetközi irodalomban is kevés információ áll rendelkezésre. CORBET & HILL (1991) szerint 120 pocok és lemming fajt írtak le, azonban a részletes populációdinamikáról készült tanulmányok kb. 25 faj esetében állnak rendelkezésre a szakirodalomban (PARADIS 1995). A kevésbé ismert fajokról szóló tanulmányok a pocokfélék populációdinamikájának általános értelmezéseit vizsgálják. A földi pocok vonatkozásában is hiányoznak a szezonális ciklusokat elemző, a térbeli megközelítést jelentő forrás-nyelő (source-sink) dinamika, valamint a metapopulációs szempontú részletesebb vizsgálatok, így más közép-európai *Microtus* fajoktól eltérően a földi pocokról kevés szünbiológiai esettanulmány készült és azok is régebbiek. Elsősorban szaporodási viselkedését (PELIKAN 1973, JEMIOLO 1987, ZIMOVA 1987), valamint a faj aktivitási ritmusát, mozgáskörzetét és szociális viselkedését (SALVIONI 1988a, 1988b) vizsgálták. Mediterrán elterjedésű rokon fajának, az Ibériai földipocok, *Microtus duodecimcostatus* (de Selys de Longchamps, 1839) populációdinamikájával azonban részletesen foglalkozott a francia szakirodalom (PARADIS 1993, 1996; GUÉDON 1988, GUÉDON & PASCAL 1993). A fogás-jelölés-visszafogás módszerével végzett kutatások szerint a fajra erős idő- és térbeli állandóságot mutató, korlátozott egyedszámú családi csoportokon alapuló társadalmi struktúra jellemző (GUÉDON & PARADIS 1992). Fentiek alapján indokolt, hogy a földi pocok szünbiológiájával részletesen foglalkozzunk, így a kapott eredmények később összevethetők dél-nyugati rokonfajának kutatási eredményeivel. A territorialitás, szociális viszonyok, aktivitási ritmus vonatkozásában a földi pocok populációját már összehasonlították rokonfajaival (SALVIONI & MEYLAN 1985, SALVIONI 1986), de ezek a 1980-as évek közepén végzett kutatások nem folytatódtak.

A földi pocok életterét elsősorban mérsékelt övi nyílt területek, nedves lombos erdők, ingoványok, különböző magasfüvű területek, zöldskultúrák alkotják. Magyarországi előfordulása elsősorban bagolyköpetvizsgálatok adatai alapján ismert (HORVÁTH 2007). A lengyelországi Białowieża-i Nemzeti Park területén végzett kutatások eredményei alapján a földi pocok mindenek előtt gyertyános (*Carpinetum typicum*) és a gyertyános-tölgyes (*Querceto-Carpinetum*) területeken fordult elő (WASILEWSKI 1960). Emellett a faj jó alkalmazkodóképessége következtében a fentebb említett biotópok közül is számosat elfoglalt. Szaporodási ciklusa a télbe is benyúlik, kevésbé függ az évszakoktól, mint más közép-európai pocok fajoké. Szaporodási rendszerét tekintve fontos eredmény született az egymást követő generációk nemek közötti arányában. Az első generációban a hímek és nőstények aránya 1:1, ami a kétszeresére növekedik a nőstények javára a második, míg a hímek javára a harmadik generációban, majd ez az arány a negyedik generációban újra kiegyenlítődik. A földi pocok előfordulási gyakorisága július és szeptember között stabilabb, mint az erdei pocok, vagy a sárganyakú erdeigér populációk esetén (KRATOCHVÍL & GAISLER 1967). Túlszaporodásról eddig nincs tudomásunk. Nyáron és kora ősszel a földi pocok 3-4 óránként, 3-10 percre jön a felszínre, ellenben éjszaka 50-65 percre is (SMIRNOV 1962). LANGESTEIN-ISSEL (1950) arra a következtetésre jutott a szabadban végzett befogások rövid időkülönbségei alapján, hogy az aktivitás gyakoriságánál nem áll fenn nap-éj különbség. Az oxigén-felhasználás regisztrálásakor azonban egyértelműen jelentkezik, hogy az aktivitás időtartama túlnyomórészt éjszaka hosszabb (GEBCZYNSKI 1964). A fajra jellemzőek a felszín alatti végeláthatatlan labirintusokat alkotó járatok, de a füves területeken gyakoriak a föld feletti járatrendszerek is. Az, hogy az elterjedését más *Microtus* fajokkal (pl. a mezei pocok) fennálló konkurenciája, vagy a nagyobb testű rokonfajok (pl. csaltjaro pocok, északi pocok) erősebb kompetitor hatása hogyan befolyásolja, nem ismeretes.

A Mattyi-tó menti mozaikos élőhelyen a földi pocok egyedeit mindhárom mintaterületen kimutattuk, de az élőhelyi heterogenitásból adódóan az egyedek megoszlása nem volt homogén. A fogási eredményesség alapján úgy tűnt, hogy a faj abundancia viszonyait meghatározza a vizsgált területek mikrodomborzatának és vegetációjának, illetve a kijelölt mintaterületeken belüli mikro-élőhely foltok különbözősége. Ennek megfelelően a földi pocok térbeli viszonyait két kérdéscsoport alapján vizsgáltuk. Az egyik, hogy ennél a zárt vegetáció foltokhoz kötődő fajnál a különböző mozaikos élőhelyek, vagy kisebb térléptékben az élőhelyeken belüli vegetációfoltok, azaz mikro-élőhelyek mennyiben határozzák meg az egyes szubpopulációknál becsülhető túlélést. Ennél a kérdésnél a többállapotú modellek lehetővé teszik annak a vizsgálatát is, hogy az élőhelyek, vagy a kijelölt területeken belüli foltok közötti mozgásnak mennyiben van szerepe a túlélés modellezésében. E kérdésben az alábbi hipotéziseket fogalmaztuk meg:

H_0 : A földi pocok esetében az élőhelyek, mikro-élőhelyek, vagyis a vegetáció foltok minőségének, tehát összetételének és fiziognómiai struktúrájának nagyobb jelentősége van az egyes szubpopulációk túlélésére, mint az egyedek élőhelyek, vagy foltok közötti mozgási valószínűségének, illetve az ezt befolyásoló távolsághatásnak.

H_A : A túlélés alakulásában nem játszanak szerepet a feltételezett korlátozó tényezők (élőhely-minőség és távolsághatás).

A másik kérdéscsoport a mikro-élőhely léptékű foltpreferencia vizsgálata, amely során az elérhető foltterületek és a tényleges használat alapján elemeztük a földi pocok mikro-élőhely használatát. Ennél a kérdésnél alapvetően arra kerestünk választ, hogy a földi pocok populáció milyen térléptékű választ (durva szemcsés – coarse grained vagy finom szemcsés válasz – fine grained response) ad a vizsgált mozaikos területen jellemző élőhelyi heterogenitásra.

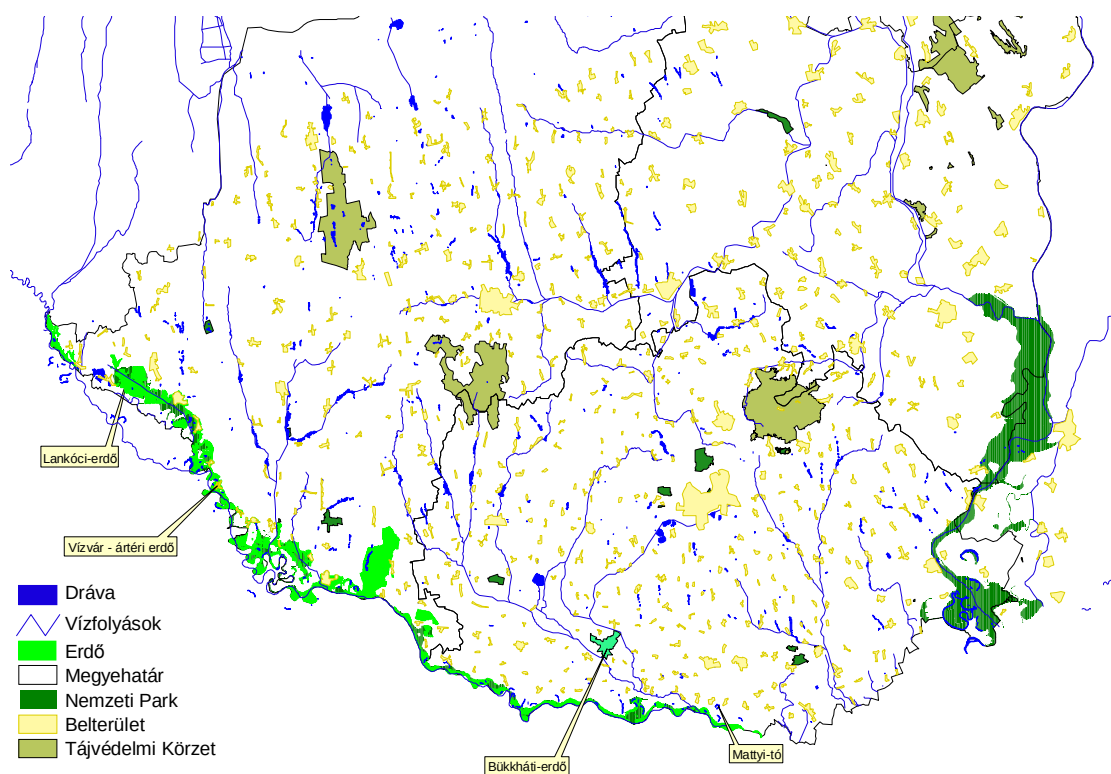
A két kérdéscsoport és hipotézisek alapján a következő célkitűzéseknek megfelelően vizsgáltuk a földi pocok fogási adatait:

1. A Mattyi-tó melletti mozaikos élőhelyen csapdázott földi pocok fogási eredményének értékelése.
2. A többállapotú (multistate) modellek alkalmazásával az élőhely-együttesek és a mikro-élőhely foltok közötti túlélés és mozgási valószínűség becslése.
3. A többállapotú modellekbe építhető korlátozó faktorok, mint az élőhelyi minőség- és távolsághatás, valamint a mikro-élőhely foltok minőség- és nagysághatásának modellezése.

4. Anyag és módszer

4.1 Vizsgált területek

A kisméltók monitorozására és ökológiai vizsgálatára kijelölt területeket a csapdázásos mintavételezések elkezdésének időrendi sorrendjében mutatjuk be. A mintavételi helyek Magyarországon, a Dráva mentén Baranya és Somogy megyében találhatók. Az első területünket 1994-ben Baranya megyében, egy síkvidéki gyertyános-tölgyes élőhelyen (1) jelöltük ki, ahol 10 évig folytattuk a kisméltók vizsgálatát. Az alsó Dráva szakasz mentén 1997-ben a Mattyi-tó melletti mozaikos élőhely (2) kisméltós faunisztikai felmérését végeztük el, majd további hat év során vizsgáltuk e tóparti, növényzetében heterogén élőhelyegyüttes kisméltóseinek tér-időbeli mintázatát. Az NBmR országos és regionális projektjei mellett önálló programként működő Dráva felső szakaszának biomonиторozása keretében 2000-ben újabb két élőhelyen indítottuk el a kisméltók populációinak monitorozását. A Gyékényes melletti Lankóci-erdőben égerligetben (3) jelöltünk ki mintavételi területet (4. ábra). 2007-ben ezek mellett a Dráva felső szakasza mentén Horvátországban is csapdázunk, ahol az ártérnél magasabban fekvő, síkvidéki tölgy-kőris-szil ligeterdőben (Répási-erdő) jelöltünk ki mintavételi csapdahálót, amely élőhely típus egyben az erdészeti kezelés alatt álló területeket is reprezentálta.



4. ábra: A kisméltós monitorozási mintahelyek elhelyezkedése a Duna-Dráva Nemzeti Park igazgatósági területén

4.1.1 Síkvidéki gyertyános tölgyes (*Fraxino pannonicae-Carpinetum*) élőhely (Bükkháti-erdő)

A kisemlősök csapdázásos kutatására és hosszabb távú populáció szintű monitorozásra Dél-Baranyában, a Drávamenti-síkságon belül, a Fekete-víz síkja kistáj területén található Bükkháti-, vagy Vajszlói-erdőben jelöltünk ki mintavételi területet. Az erdő Vajszló és Páprád települések között, 600 ha területen található síkvidéki erdő, amely a Bükkháti Erdőrezervátumot is magában foglalja (5. ábra). A Vajszlói-erdő részletes vegetáció térképe és térinformatikai alapú cönológiai elemzése a '90-es évek végén készült el (O. AJKAI 1998).

Az 1 ha-os mintavételi területünket az erdő legtipikusabb társulását jelentő gyertyános-tölgyes (*Fraxino pannonicae-Carpinetum*) olyan erdőtagjában jelöltük ki, ahol a csapdaháló két éle az erdő szegély területét, „ecoton” zónáját érintette. Az erdőtagban a vegetáció négy szintjét különítettük el. A felső lombkoronaszint magassága 25 m, borítása 50-70 %, jellemző fajok a *Quercus robur*, *Fraxinus angustifolia* és a *Robinia pseudoacacia*. Az alsó lombkoronaszint magassága 4-10 m, borítása 20-95 %, ahol a jellemző fajok a *Carpinus betulus*, *Ulmus minor*, *Fraxinus angustifolia* és a *Robinia pseudoacacia*. Az 1-4 m magasságú, 25-90 % borítású cserjeszintet a *Cornus sanguinea*, a *Ligustrum vulgare* a *Crataegus monogyna* és a *Sambucus nigra* alkotja. A terület nagy részén a gyepszint 90-100 %-os borítású és magas aljnövényzetű, jellemző fajok a *Corydalis cava*, *Anemone nemoralis*, *Stellaria holostea*, *Galium aparine*, *Veronica hederifolia*, *Lamium purpureum*, *Alliaria petiolata*, *Urtica dioica*.



5. ábra: A kijelölt mintavételi terület elhelyezkedése a Bükkháti-erdőben (forrás: Google Earth 2008)

4.1.2 Tóparti mozaikos élőhely (Mattyi-tó)

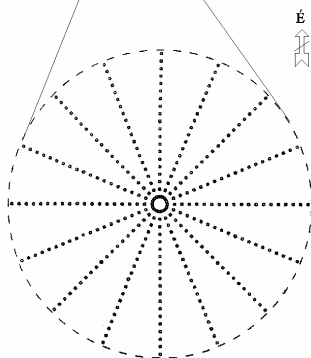
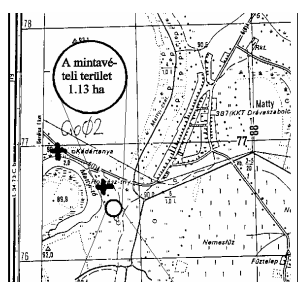
A Mattyi-tó Dél-Baranyában található, amely a Dráváról egykor lefűződött holtág maradványa. Jellegzetes patkó alakú tó, amely ma már a környező mozaikos mezőgazdasági tájba illeszkedik (6. ábra).

A Mattyi-tó mellett 1997-ben kiválasztott vizsgálati területünk valószínűleg egykor legeltetett gyeptől volt, amit a csapdázás időszaka alatt nem műveltek, nem kaszálták és nem legeltették, így a vegetációs időszakban kialakuló magasabb aljnövényzet kedvező kisemlős csapdázást biztosított. Időnként azonban a terület egy részét kora tavasszal leégették, de azokban az években, amikor az égetést követően a terület kellő mennyiségű csapadékot kapott, a növényzet megfelelően fejlődött, kialakult a mozaikos területre jellemző növényzeti borítás. Az itt végzett csapdázások

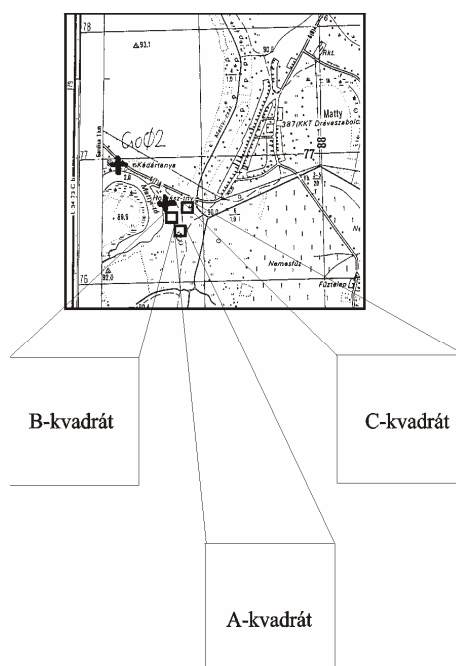
első évében (1997) egy a sűrűség közvetlen becslésre kidolgozott eljárást, a körháló módszerét alkalmaztuk, amely egyrészt az első faunisztikai felméréshez, és a sűrűségbecslés metodikájának teszteléséhez is alkalmas volt (7. ábra). Az egész terület vegetációját 1998-ban elemeztük részletesebben, amikor három különböző, fiziognómiai struktúrában eltérő területen egy-egy kvadrátot helyeztünk el (A, B és C) (8. ábra). A kvadrát módszer 1998-as bevezetése után a mozaikos területen a kismélységi populációk térbeli viszonyait, terület- és folthasználatát vizsgáltuk. Ennek megfelelően mindhárom kijelölt mintanegyzet vegetáció szerkezetét részletesen elemeztük (1. táblázat) és elkészítettük a csapdahálókra vetíthető részletes vegetáció térképeket (9. ábra).



6. ábra: A Mattyi-tó és a mellette kijelölt mintavételi terület elhelyezkedése a Drávához viszonyítva (forrás: Google Earth 2008)



7. ábra: A Mattyi-tó mellett kijelölt csapdázási terület. Az élvefogó csapdákat a 16 sugáron elhelyezkedő kis négyzetek jelzik (1997)



8. ábra: A három kijelölt kvadrát elhelyezkedése a Mattyi-tó melletti területen (1998-2003)

A-kvadrát: Az erősen degradált területen gyomosodott üde, illetve félszáraz vegetáció jellemző. Fiziognómiailag és fajkompozícióját tekintve is jól elkülöníthető foltokkal tarkított, melyek közül jelentős a nudumos talajfelszín felett 80-100 cm magas borítottságú folt, melyet kizárólag a tájidegen aranyvessző (*Solidago gigantea*) alkot. A kvadrát alacsonyabb térszintű területén elsősorban kétszikűek alkotta alacsony, 5-30 cm magas, egyszintű üde gyomtársulás jellemző. A terület egyik jellemző foltja olyan kétszintes vegetációtípus, amelyben egy 5-30 cm magas, az előző típusban leírt összetételű alsó szint fölé egy 50-120 cm magas, 60-70 %-os borítottságú második szint társul mocsári, illetve üde területek gyomfajaival. A magasabb térszinteken az előzőeknél zártabb, tömött fiziognómiájú, elsősorban egyszikűek alkotta 20-40 cm magas, 120 %-os borítottságú vegetációtípus található. Az A-kvadrát területén 5 mikro-élőhely foltot különítettünk el

B-kvadrát: A mintavételi kvadrát 60 %-át alacsony, 20-40 cm magas, igen zárt fiziognómiájú, másodlagos üde gyomtársulás borítja, túlnyomórészt erős növekedésű, tarackos egyszikűekkel. A terület fennmaradó 30 %-án a gyalogbodza (*Sambucus ebulus*) dominálta 120-170 cm magas kétszintes, igen zárt, sűrű állományú foltok találhatók. A B-kvadrát területén 3 mikro-élőhely foltot különítettünk el. A mikro-domborzati felszín figyelembevételével a csapdapontok horizontális koordináta rendszeréhez viszonyítva, azok különböző magassági pontjait is kimértük, így a vegetáció struktúráját mélyebb és magasabb térfelszínen is elkülönítettük.

1. táblázat: A mikro-élőhely foltokra vonatkozó adatok a három mintavételi kvadrátban

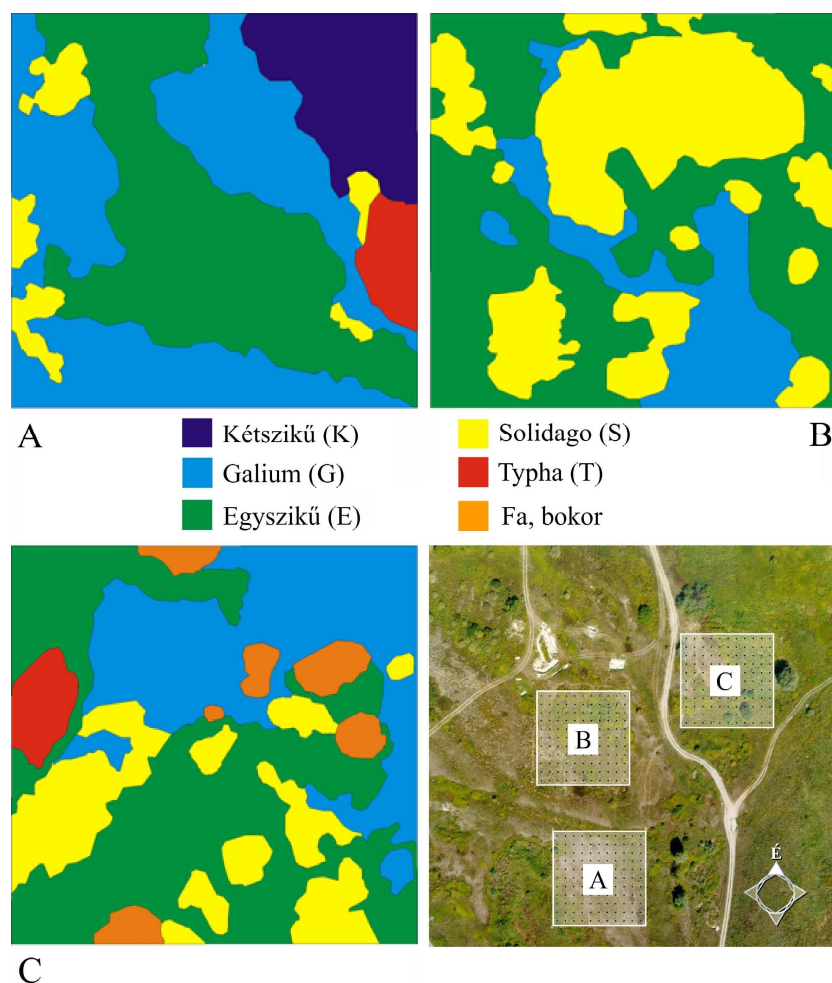
Táblázat: A mikro-ekológiai körökön végzett adatok a három mintavétel kvadrátján									
Folttípus	Magasság (cm)	Borítás (%)	Domináns fajok	A-kvadrát		B-kvadrát		C-kvadrát	
				A	%	A	%	A	%
Magasabb									
E	30	< 80	<i>Festuca pseudovina</i>	725.0	29.0	735.5	29.5	637.5	25.5
G	40	100	<i>Dactylis glomerata</i> <i>Galium sp.</i>	300.0	12.0	200.0	8.0	287.5	11.5
S	150	100	<i>Solidago gigantea</i>	20.0	0.8	337.5	13.5	387.5	15.5
Mélyebb									
E	40-60	100	<i>Agropyron repens</i> <i>Dactylis glomerata</i>	100.0	4.0	425.0	17.0	425.0	17.0
G	40	100	<i>Dactylis glomerata</i> <i>Galium sp.</i>	655.0	26.2	187.5	7.5	562.5	22.5
S	150	100	<i>Solidago gigantea</i>	100.0	4.0	612.5	24.5	87.5	3.5
K	50-60	100	<i>Potentilla reptans</i> <i>Mentha sp.</i>	300.0	12.0	-	-	-	-
T	150	100	<i>Typha latifolia</i>	300.0	12.0	-	-	112.5	4.5

E: Egyszikű; G: Galium; S: Solidago; K: Kétszikű; T: Typha

A: a folt területe [m²]

%: a folt méretének relatív aránya a kvadrát teljes területéhez viszonyítva

C-kvadrát: Keleti irányban fokozatosan lejtő terület vízgrádiense mentén két vegetációtípus különíthető el. A gradiens alsó felén erősen degradált mocsárrétet, felső felében pedig keskenylevelű szálfüvekből álló, degradált félszáraz, száraz gypet találunk. A mocsárrét 100-120 %-ban *Agropyron repens* és *Cirsium arvense* fajokkal borított, melyek sűrű, 40-50 cm magas gypjét helyenként a *Solidago gigantea* 100-120 cm magas, zárt állományai szakítják meg. A magasabban fekvő xeromezofil gyp 20-30 cm magas sűrű borítása gyakorlatilag egyszintű. A C-terület észak-keleti irányban található az előző két területtől és a vegetáció folytonosságát megszakítva, egy földút is húzódik a két terület között. A C-kvadrát területén az A-hoz hasonlóan 5 mikro-élőhely foltot különítettünk el (9. ábra).



9. ábra: A Matty-tó menti élőhely három mintavételi területének vegetáció térképe.
A jelöléseknek megfelelő foltok adatai az 1. táblázat tartalmazza

4.1.3 Fokozottan védett égerliget (*Paridi quadrifoliae-Alnetum*) (Lankóci-erdő)

A Dráva felső szakaszának monitorozása során elsőként a Lankóci-erdőben jelöltünk mintavételi területet, amely a legnagyobb kiterjedésű, több fás társulást magában foglaló mozaikos élőhely (pl. égerliget-égerláp komplexek: *Carici brizoidis Alnetum*, *Carici elongatae-Alnetum*, *Paridi quadrifoliae-Alnetum*, keményfaligetek: *Fraxino pannonicae-Quercetum roboris*, gyertyános kocsányos tölgyesek: *Fraxino pannonicae-Carpinetum*). A nagy kiterjedésű erdő a Közép-Dráva-völgy kistáj területén található (BORHIDI 1994). A kistáj teljes egészében a Duna-Dráva Nemzeti Parkhoz tartozik. A kisemlősök csapdázásához 1 hektáros síkvidéki égerligetet (*Paridi quadrifoliae-Alnetum*) választottunk ki mintaterületként, amely szegélyzónával, ecotonnal határolt. Mellette több, mint 1 ha területen a monitorozás megkezdése előtt letermelt, majd fokozatosan újraerdősödő terület található. A két különböző struktúrájú terület vizsgálatát – párhuzamosan működő, azonos méretű mintavételi kvadrát használatával – 2003-ban tudtuk elkezdni, amikor már megfelelő mennyiségű csapda, így a szinkron csapdázások technikai feltétele rendelkezésünkre állt.

A Lankóci-erdőben az égerligetek (*Paridi quadrifoliae-Alnetum*) a magas ártér viszonylag alacsonyabb szintjein fordulnak elő, elsősorban öntés erdőtalajon. Az árvízszabályozások előtt csak magasabb árhullámok esetén kerültek víz alá. Állományaik ma már csaknem kizárólag ármentett területek vízfolyásai és morotvái mentén találhatók, így ligeterdei és láperdei szukcesszió során fejlődnek ki. Kialakulhatnak az ármentett terület igen lassú vízfolyásait kísérő égeres mocsárerdők (*Carici acutiformis-Alnetum*), valamint a morotvákat szegélyező égerlápok (*Carici elongatae-Alnetum*) feltöltődésével (KEVEY 1998, 2006; JUHÁSZ *et al.* 2000).

A vizsgált égerliget lombkoronaszintjének borítása 60-80 %, míg magassága 20-25 méter között változik. Uralkodó fája a mézgás éger (*Alnus glutinosa*), de mellette más fafajok is előfordulnak, mint a magyar kőris (*Fraxinus angustifolia* ssp. *Pannonica*), vagy a vénic szil (*Ulmus laevis*). Az alsó lombkoronaszint legjellemzőbb fái a vadalma (*Malus sylvestris*), a zelnice meggy (*Padus avium*) és a mezei szil (*Ulmus minor*). A társulás cserjeszintje többnyire fejlett (40-80 %). Elsősorban a veresgyűrűs som (*Cornus sanguinea*), a mogoró (*Corylus avellana*) és a zelnice meggy (*Padus avium*) nagyobb tömege képezi. A gypszint változóan fejlett (40-100 %), benne a gyertyános-tölgyesekre jellemző (*Fagetalia*) elemek (*Aegopodium podagraria*, *Allium ursinum*, *Asarum europaeum*, *Corydalis cava*, *Dentaria bulbifera*, *Epipactis helleborine*, *Galanthus nivalis*, *Galeobdolon luteum*, *Mercurialis perennis*, *Sanicula europaea*) tömegesen fordulnak elő. E növényekkel a keményfaligetek *Alno-Padion* (*Carex strigosa*, *Impatiens noli-tangere*, *Leucojum vernum*, *Listera ovata*, *Scilla drunensis*) és a puhafaligetek *Salicetea* (*Carex acutiformis*, *C. riparia*, *Leucojum aestivum*) növényei keverednek. Az égerlápokkal érintkező állományaikban szórványosan egyes *Alnetea* jellegű növények (*Carex elongata*, *Dryopteris carthusiana*, *Ophioglossum vulgatum*) is megjelenhetnek. A *Fagetalia* és *Alno-Padion* fajok a puhafaligetek felé (*Leucojum aestivi-Salicetum albae*, *Senecioni sarracenici-Populetum albae*), a *Salicetea* és *Alnetea* jellegű növények pedig a tölgy-kőris-szil ligetek (*Carici brizoidis-Ulmetum*) felé tekinthetők differenciális elemnek. A fokozottan védett égerligetben kiválasztott erdőtag a bő csapadék hatására változatos aljnövényzetű, több, sással borított nagyobb folttal jellemezhető. Ezek a foltok a télvégi és tavaszi csapadékos időszak következtében vízállásos területekké alakulnak. A kiválasztott erdőtag egyik éle mentén erdészeti út halad, amely barrierként választja el a mintavételi területet a környező erdőtagoktól. A változatos aljnövényzet mellett a régi, korhadt, mohapárnával benőtt tuskók rendkívül jó búvóhelyeket jelentenek a kisemlősöknek, és alkalmas helyeket a csapadék elhelyezésére. A végvágást követően az újraerdősödő terület növényzete a 2004 utáni időszakban, a bő csapadék hatására kezdett el nagyobb ütemben növekedni, és elsősorban a cserje és a gypszint borítása jellemző a területen.

4.1.4 Erdészeti kezelés alatt tölgy-kőris-szil ligeterdő (Répási-erdő)

A Dráva árterének horvátországi szakaszán 2007-ben folytak a magyar oldal monitorozási programjához illeszkedő cönológiai kutatások, amely felmérések eredményeként 11 fás társulást különítettek el, melyek az alföld egyéb tájainak erdőtársulásaival azonosíthatók (KEVEY & CSETE 2008). A felső Dráva szakasz mentén, a folyó horvátországi oldalán a Répási-erdő az egyik legnagyobb kiterjedésű, több mint 4000 hektáron fekvő, mesterségesen 73 erdőtagra tagolt terület, amely tipikusan síkvidéki erdő (10. ábra). Az erdő faállományának kb. 68%-a kocsányos tölgy (*Quercus robur*). Itt található a legszebb keményfaligetek és üde erdők állományai, melyek a Dráva árterének magasabb szintjein alakultak ki. A lombkorona szintben uralkodó fajok a kocsányos tölgy és a magyar kőris (*Fraxinus angustifolia*), s mellettük számos üde lomberdei vagy ligeterdei fafaj fordul elő. Az érintetlenebb foltokban nagyobb számban előfordulhatnak a szilek (*Ulmus minor*, *U. laevis*) és a mezei juhar (*Acer campestre*). E fajok az alsó lombszintig felnőnek. A nedvesebb részeken szálanként fehér nyár (*Populus alba*) és enyves éger (*Alnus glutinosa*) jellemző. Cserjeszintjük jól fejlett, melynek domináns fajai a veresgyűrűs som (*Cornus sanguinea*), az egybibés galagonya (*Crataegus monogyna*) és a csíkos kecskerágó (*Euonymus europaeus*). A degradáltabb részekben tömegesen megjelenik a kökény (*Prunus spinosa*) és a fekete bodza (*Sambucus nigra*). Jelentős a liánok szerepe, pl. borostyán (*Hedera helix*) és az erdei iszalag (*Clematis vitalba*), melyek tömegességét a fényviszonyok határozzák meg. A gypszint gazdag, bár borítását az árnyékhataás erősen befolyásolja. A gypszintet üde lomberdei, illetve általános ligeterdei fajok alkotják. A Répási-erdőben nagyon fejlett hagymás és gumós növényekből áll a kora-tavaszi aszpektus: berki szellőrózsa (*Anemone nemorosa*), bogláros szellőrózsa (*A. ranunculoides*), odvas keltike (*Corydalis cava*), salátaboglárka (*Ficaria verna*), hóvirág (*Galanthus nivalis*), galambvirág (*Isopyrum thalictroides*) a nyugati csillagvirág (*Scilla drunensis*). Tömeges, illetve gyakori fajai a podagrafű (*Aegopodium podagraria*), a

szagos müge (*Galium odoratum*), a széleslevelű salamonpecsét (*Polygonatum latifolium*), és a varázslófű (*Circaea lutetiana*).



10. ábra: A Dráva felső szakasza mentén 2007-ben vizsgált mintaterületek elhelyezkedése - Lankóci-erdő (HU) és Répási-erdő (CRO) (forrás: Google Earth 2008)

A bolygatottabb állományokban erőteljes gyomosodás figyelhető meg pl. csalán (*Urtica dioica*), vadkomló (*Humulus lupulus*), kányaszombor (*Alliaria petiolata*), ragadós galaj (*Galium aparine*), leginkább a nyári aszeptusban. A védett fajok közül említésre méltó a nyugati csillagvirág (*Scilla drunensis*), a hóvirág (*Galanthus nivalis*), a békakonty (*Listera ovata*), és a madárfészek (*Neottia nidus-avis*). Gyakran a lombkoronaszint fafajainak fiatal egyedei is nagy tömegben alkotják a cserjeszintet, vagy gyepszintet, mint pl. mezei juhar és a hegyi juhar cserjék és magoncai.

A Répási-erdőnek nagy része, így a kijelölt mintaterület is keményfás ártéri erdő. A magasabban fekvő területeken üde lombos erdők, gyertyános-kocsányos tölgyesek fejlődnek. A gyertyános tölgyes állományai magas árhullám esetén sem kerülnek víz alá. Ez az áradás által nem, de a talajvíz által mérsékelten befolyásolt üde erdő. A csapdázásra kijelölt területen is jellemző volt, hogy az egyoldalú erdészeti kezelés az állományokban megváltoztatta a természetes arányokat és így a dominancia viszonyokat. A lombkoronaszintjében a kocsányos tölgy uralkodik, de mellette szórványosan vagy kisebb csoportokban egyéb fafajok is előfordulhatnak hegyi juhar (*Acer pseudo-platanus*), madárcseresznye (*Prunus avium*), magyarkőris (*Fraxinus angustifolia* subsp. *pannonica*), kislevelű hárs (*Tilia cordata*), ezüst hárs (*T. tomentosa*), vénic szál (*Ulmus laevis*), mezei szál (*U. minor*). Az alsó lombkoronaszintben gyakori a gyertyán (*Carpinus betulus*), de itt egyéb alacsonyabbra nöövő fafajok is megtalálhatók, mint pl. a mezei juhar (*Acer campestre*) és a tatárjuhar (*A. tataricum*). A cserjeszintet többnyire általánosan elterjedt fajok képezik veresgyűrűsöm (*Cornus sanguinea*), egybibés galagonya (*Crataegus monogyna*), fagyal (*Ligustrum vulgare*), kányabangita (*Viburnum opulus*). A gyepszint változatos, egyes növények nagy foltokban borítják a talajfelszínt, pl. podagrafű (*Aegopodium podagraria*), szagos müge, (*Galium odoratum*), borostyán (*Hedera helix*), erdei szélű (*Mercurialis perennis*), olocsán csillaghúr (*Stellaria holostea*). Jelentős borítással megjelennek az üde erdőkre jellemző fajok (pl. foltos kontyvirág (*Arum maculatum*), kapotnyak (*Asarum europaeum*), erdei pajzsika (*Dryopteris filix-mas*), erdei kutyatej (*Euphorbia amygdaloides*), erdei madársóska (*Oxalis acetosella*), szártalan kankalin (*Primula vulgaris*), pettyegtetett tüdőfű (*Pulmonaria officinalis*), gombernyő (*Sanicula europaea*) stb.

4.2 A Dráva menti vizsgálatok során alkalmazott csapdázási módszer

Az alábbiakban az általunk alkalmazott csapdázási metodikát foglaljuk össze, kiemelve azokat a mintavételből adódó közös paramétereket, amelyek minden vizsgálati területnél megegyeztek, valamint azokat a különbségeket, amelyek a lerakott csapdák mennyiségéből, a csapdák geometriai elhelyezéséből, valamint a mintavételi időből adódtak.

Mindegyik mintaterületen a fogás-jelölés-visszafogás módszerét ugyanazon típusú, fából és műanyag lambériából készített elevenfogó dobozcsapdák (75x95x180 mm) működtetésével alkalmaztuk. A csapdák azonossága mellett a csalizás technikája is minden esetben megegyezett. Csalétekként szalonnát, valamint ánizskivonattal és növényi olajjal megkevert gabonamagvakat használtunk. Az erdei mintaterületeken (Bükkháti-erdő, Lankóci-erdő, Répási-erdő) minden esetben megegyezett a napi ellenőrzések száma. Naponta két ellenőrzést végeztünk, reggel 7⁰⁰-tól és este 19⁰⁰-tól, így napközben a csapdák élesre állított állapotban voltak, mivel az erdőben a nyári időszakban sem melegedtek fel jelentősen a csapdák. A Mattyi-tó mentén viszont több alkalommal csak a reggeli, az éjszakai nagyobb kisemlős aktivitásból származó adatokkal rendelkezünk, ahol a nyári időszakban a csapdák nappal nyitva voltak. A jelölési technikában minden területen azonos kódtáblát használtunk. A megfogott állatok egyedi jelölésére a kutatásaink első időszakában az első lábujjperc eltávolítását alkalmaztuk (BEGON 1979, O'FARELL 1980, NICHOLS & CONLEY 1982). Ezt a jelöléstechnikát az állatvédők, de ma már a természetvédelmi hatóságok sem támogatják, mivel az eljárás fájdalmat okoz az állatnak és növeli a csapdázás által amúgy is kiváltott stressz hatását. A hosszabb távú vizsgálatoknál, amikor a jelölt és visszafogott állatok alapján a populáció karakterisztikáit (populációméret, fogási valószínűség, túlélési és születési ráta) becsülni szeretnénk, mindenképpen egyedi jelölésre van szükség, nem alkalmazható csak a karmok eltávolítása, vagy a szőr nyírása, mivel ezek a jelölések a becslésekhez szükséges több hónapos élettörténetek során elvesznek. A kisemlősökre alkalmazott egyedi jelölési módszerek közül sokáig a lábujjperces eltávolítás volt a leggyakoribb eljárás, azonban az állatvédelmi, valamint az Európai Unió és hazai természetvédelmi követelményeknek megfelelően az állatok csonkításos jelölése már nem alkalmazható, különösen nem a védett, fokozottan védett fajok esetén. Ezért a kutatási, monitorozási programjaink során több módszert teszteltünk annak érdekében, hogy hosszabb távon alkalmas egyedi jelölést tudjunk biztosítani. Több módszert próbáltunk ki, mint pl. a lábgyűrűzés, amelyhez a jobb ötvözetből készült, könnyen összenyomható denevérgyűrűket próbáltuk ki elsőként. A denevérgyűrűt könnyen fel lehetett helyezni a kisemlősök lábára, azonban több faj esetében tág keresztmetszetűnek bizonyult és az állatok elhagyták. A gyűrűzéses módszer tapasztalatai azt mutatták, hogy a kisemlősök vonatkozásában mind anyagát (ötvözet), mind méretét tekintve speciális gyűrű legyártására lenne szükség, amelyek csak a hátsó lábakon lehetnek alkalmasak. A másik kipróbált módszer a számozott nyakörvek használata volt. A nyakörvek feltétele már sokkal nehezebb, legalább két ember szükséges a jelöléshez. Ez a módszer több faj, a kisebb termetű rágcsálók, mint pl. a törpe egér, *Micromys minutus* (Pallas, 1771), illetve a cickányok vonatkozásában nehezen, vagy egyáltalán nem volt alkalmazható. A harmadik technika az állatok lábának tetoválása volt, ahol első lépésben a tetováló festék maradandóságát teszteltük. A tapasztalatok azt mutatták, hogy a tetováló festéknek mindenképpen bőr alá kell jutnia, amennyiben ez az eljárás során nem sikerül, akkor eredménytelen a jelölés, a festék lemosódik az állatokról. Ha a festék a bőr alá jutott, úgy maradandó jelölést biztosított. Mindazonáltal a megfelelően konzervált és lehűtött lábujjpercek alkalmasak a populáció genetikai vizsgálatára, amely a fontos információval szolgálhat a veszélyeztetett populációk megőrzéséhez, vagy taxonómiai kérdések eldöntéséhez.

A csapdázások során az egyedi jelölést követően feljegyeztük az állat nemét (nőstényeknél graviditást, laktálást is feltüntetve), korát és 100 grammos mérőhatárú rugós mérleget (Pesola) használtunk a testtömeg méréséhez.

A kisemlős vizsgálataink első három évében (1994-1996) az adatfeldolgozás első lépéseként a fogási adatokat a MANLY & PARR (1968) által kidolgozott fogásnapló szerint *Microsoft Excel* 5.0-

ban rögzítettük, amely fajonként, táblázatban regisztrálta az egyes egyedek (kód/sor) csapdázási napokhoz rendelt (dátum/oszlop) első megfogását (X), visszafogását (Y) és az e kettő közötti feltételezett jelenlétet (Z). Ezeken kívül tartalmazta a csapdázási metodikánál leírt jellemzőket, a csapdaszámot, a kor, illetve ivar kódját, az egyedek tömegértékét. Az elpusztult megjelölt egyedek a fogástörténetük végét jelölve ismét „X” jelölést kaptak. A különböző szünbiológiai karakterisztikákhoz szükséges alapadatok előállítása ebből a fogásnaptárból nagyobb adatmennyiségek esetén meglehetősen körülményes. Különösen időigényes volt megszerkeszteni az adott populációk kódolt fogástörténetét, ami input mátrixként szolgált a később leírt becslő programokhoz. Azonban a 81 csapda háló és a 3, valamint a 4 éjszakai periódusok még kezelhetők voltak az Excel táblázatokban megírt fogásnapterek alapján. 1997-től a fogási adatainkat azonban már nem Manly-Parr fogásnapterben rögzítettük, mivel az 5 éjszaka és a 121 csapda/ha alkalmazása nagyobb mintavételt jelentett, amely adatmennyiség a fogásnapter módszerrel már nem kezelhető hatékonyan. Így *Microsoft Access* programban egy olyan adatbázisrendszert dolgoztunk ki, amely a fogás-visszafogási eredmények adott szempontok szerinti SQL-lekérdezésének lehetőségével az adatok rendezését meggyorsította. Az adatbázis egy rekordja egy megfogott, ismert egyed adatait tartalmazza és mezőrendszerének felépítése, valamint egyéb adattáblákkal kialakított kapcsolata folyamatosan bővíthető (2. táblázat). Az adatbázis keresztábrás lekérdezései lehetővé tették a fogástörténetek gyors megírását, amelyek a fogási adatok napi és havi értelmezésében is input mátrixként alkalmazhatók a zárt, illetve nyílt populációbecslésekhez. A Manly-Parr táblához képest az adatbázis a fogási alapadatok (először befogott jelölés nélküli egyedek, visszafogott egyedek, összes fogásszám, amely a jelölés nélküli, csapdában elpusztult egyedeket is tartalmazza) lekérdezését is lehetővé tette, amelyek a fogásnapterből csak hosszadalmas úton számíthatók.

Az adatbázisban az egyedek az egyedi azonosító kód mellett fogáskódot is kaptak: az 1-es befogást és elengedést, a 2-es befogást jelent, de elengedést nem (esetünkben azt jelenti, hogy az állat elpusztult a mintavétel során). A 0 jelöli, ha az egyed a mintavétel során nem kerül befogásra. E három kód alapján az egyedek fogástörténetét adjuk meg, amely FORTRAN specifikációk alkalmazásával a különböző korábbi, DOS-rendszerben működő becslőprogramok, valamint a lekérdezések ismert egyedekre vonatkozó élettörténetének rendezésével és összesítésével kapott mátrixok az újabb fejlesztésű programok bemeneti adatait jelentik.

2. táblázat: A fogás-jelölés-visszafogás adatainak kezelésére *Microsoft Access* programban kidolgozott adatbázis mezőrendszere

Mezőnév	Adattípus	Leírás
Csapda	Szám	a csapda sorszáma
Faj	Szöveg	a faj latin nevéből képzett kód (pl. AAG, AFL, CGL)
Nem	Szám	hímek: 1-es, nőstények 2-es kód
Kor	Szám	adult egyed: 1-es, juvenilis és subadult egyed: 2-es kód
G	Szöveg	gravitáció regisztrálása nőstényeknél
L	Szöveg	laktáció regisztrálása nőstényeknél
Tömeg	Szám	az állat mért testtömege [g] az adott csapdaellenőrzéskor
Kód	Szám	egyedi azonosító kód a lábujjpercek jelölése alapján
Y	igen/nem	a visszafogások jelölése az adatbázisban
Fogáskód	Szám	1: megfogtuk és visszaengedtük a populációba, 2: megfogtuk és elpusztult
Dátum	Dátum	az ellenőrzés naptári dátuma
R	igen/nem	a reggeli ellenőrzés adatainak elkülönítése
E	igen/nem	az esti ellenőrzés adatainak elkülönítése
Elment	igen/nem	az ellenőrzés során fajra ismert elszökött egyed (nem tudjuk, hogy jelölt vagy jelölés nélküli)
MNA	igen/nem	minden ismert egyed regisztrálása (a jelölés nélküli elpusztult is)
Mintahely kód	Szöveg	a csapdázási mintahelyek kódja (pl. A- B- C-kvadrát – Mattyi-tó)

Az adatbázis ezek mellett megkülönbözteti az elsőként megfogott (X), valamint a visszafogott egyedeket (Y). A fogáskódok keresztlekérdezései után azok az egyedek is megkülönböztethetők az *i* periódusban, melyeket nem fogtunk meg, de jelen voltak a populációban (Z). A populációk méretének időbeni változását e három adat alapján a minimum ismert egyedszám („minimum number alive” = MNA) (PETRUSEWICZ & ANDRZEJEWSKI 1962, KREBS 1966, BOONSTRA & KREBS 1978) segítségével kísérhetjük figyelemmel, ami nem becslési eljárás, de jól alkalmazható populációs index a létszámváltozás trendjének kimutatására, illetve elemzésére.

4.2.1 Síksági gyertyános tölgyes (Bükkháti-erdő)

A Bükkháti-erdő területén (É 45° 51', K 18° 00') 1994-2003 között kora tavasztól ősziig havi rendszerességgel folyt a kisemlősök monitorozása. A 10 éves időszakban a technikai felszereltség folyamatos bővítése miatt csapdaszámban és fogási időben eltérő csapdázási periódusban végeztük a kisemlősök vizsgálatát. A csapdázások kezdetén (1994-1995) három éjszakás, majd az 1995-1996-os 15 négy éjszakás időintervallumban 81 db csapda/ha-os, 1997-től viszont 9-10 öt éjszakás periódusokban, 121 db csapda/ha-os csapdaháló fogási adatait elemeztük. Mindkét időszakban a csapdaháló ugyanazt az 1 ha területű erdőtagot fedte le. A fa- illetve műanyag csapdáinkat felváltva helyeztük el a háló pontjaiban (HORVÁTH 1996, HORVÁTH *et al.* 1996a). Egy adott évben végzett mintavételi időszakokat, valamint a csapda és a mintavételi napok számából adódó csapdaéjszakák számát a 3. táblázat tartalmazza.

3. táblázat: A mintavételi periódusok idejének adatai az erdei élőhelyen (1994-2003)

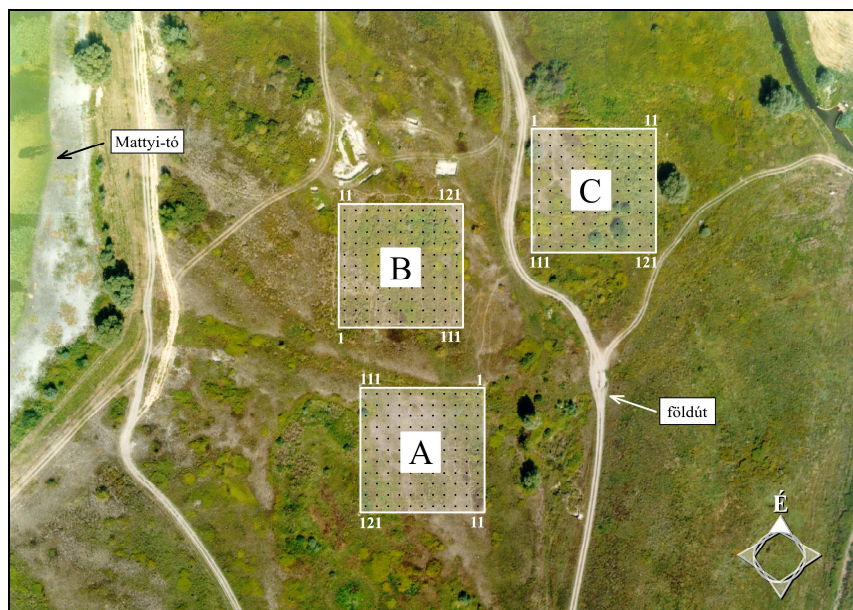
A vizsgálat éve	Csapdaháló mérete	Csapdázási időszak	Csapdaéjszakák száma
1994	9x9	március - október	1944
1995	9x9	március - október	2349
1996	9x9	február - november	3240
1997	11x11	február - november	6050
1998	11x11	február - november	6050
1999	11x11	február - október	5445
2000	11x11	február - november	6050
2001	11x11	február - október	5445
2002	11x11	február - október	5445
2003	11x11	március-szeptember	4840
Összesen			46858

4.2.2 Tóparti mozaikos élőhely (Mattyi-tó)

A Mattyi-tó mellett 1997-ben kiválasztott vizsgálati területünkön (É 45° 47' 21.7"; K 18° 15' 23.4") először a sűrűség közvetlen becslésére kidolgozott eljárást, a körháló módszerét („trapping web”) alkalmaztuk. Ennek során egy kör sugarai mentén helyeztünk el 16 vonal transzektet, így a csapdasorok koncentrikus köröket is alkottak („trapping web desing”) (ANDERSON *et al.* 1983, BUCKLAND *et al.* 1993). Összesen így 320 elevenfogó csapdát helyeztünk el a területen, a kör alakú háló 1.13 ha-nyi területet fedett le. A mintavételt 2007-ben két 6 éjszakás csapdázási periódusban végeztük. A csapdák 1997. 07. 28.-tól 08. 01. reggeléig, valamint 1997. 08. 30.-tól 09. 05. reggeléig működtek, így a csapdák mennyiségéből adódóan ez az intervallum 3840 csapdaéjszakát jelentett (4. táblázat).

A terület 1998-ban elvégzett vegetációtérképezése után már kvadrátmódszert alkalmaztunk, három különböző, fiziognómiai struktúrában eltérő területen helyeztünk el egy-egy mintanegyzetet (A, B és C) (11. ábra), így 1998-2002 között már ebben az élőhely-együttesben is 11x11-es csapdahálókkal dolgoztunk. A csapdapontok itt 5 m távolságban voltak egymástól. 1999-ben csak 2 hónapban, 1998-ban, 2000-ben és 2001-ben 3 hónapban, míg 2002-ben és 2003-

ban 4 hónapban volt mintavételünk, melyek során mindig 5 éjszakai periódusokban csapdázunk. Így valamennyi hónap napjait és a csapdák mennyiségét tekintve a Mattyi-tó menti csapdázásaink eredményeképpen 38325 csapdaéjszaka adatait dolgoztuk fel (4. táblázat). A három, térben különböző ponton elhelyezkedő kvadrát lehetőséget adott az egyedek kvadrátok közötti mozgásának, illetve a térbeli mintázatok elemzéséhez.



11. ábra: A Mattyi-tó mellett működtetett három mintavételi kvadrát térbeli elhelyezkedése

4. táblázat: A tóparti területeken végzett csapdázások adatai 1997-2003-ban

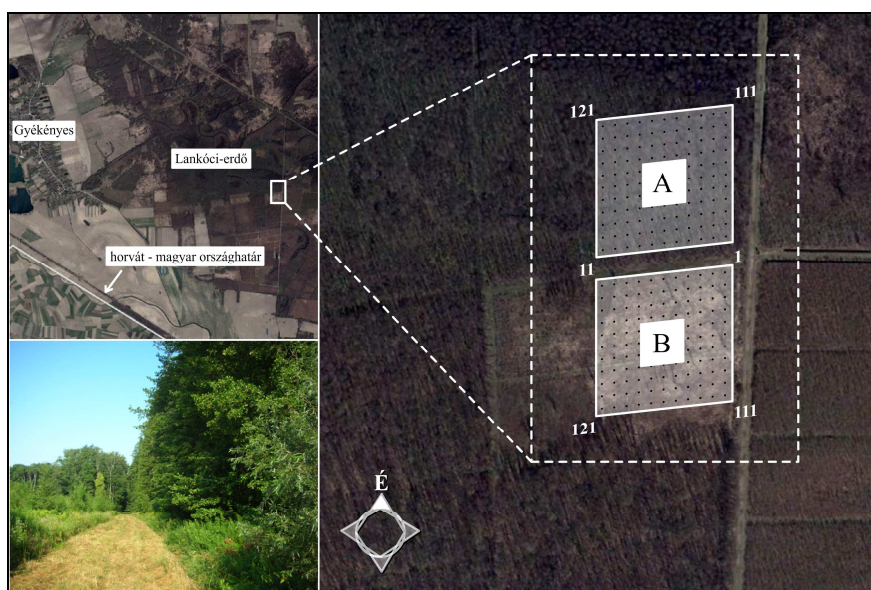
A vizsgálat éve	Csapdaháló mérete	Csapdaháló száma	Csapdázási időszak	Csapdaéjszakák száma
1997	Körháló (trapping web), 16x20	1	júl., aug.	3840
1998	(kvadrát) 11x11	3	jún., aug., szept.	5445
1999	11x11	3	jún., júl.	3630
2000	11x11	3	júl., aug., okt.	5445
2001	11x11	3	ápr., jún., aug.	5445
2002	11x11	3	júl., aug., szept., okt.	7260
2003	11x11	3	júl., aug., szept., okt.	7260
Összesen				38325

Meghatároztuk a kvadrátok csapdapontjainak térbeli koordinátáit, így a kvadrátokat és a populációk egyedeinek lokalizációs pontjait egymáshoz viszonyítva tudtuk ábrázolni és a kvantitatív térbeli elemzések is lehetővé váltak (11. ábra). A kvadrátok mellett mezőgazdasági gépek által használt földút található, amely az A-, illetve B-csapdaháló és a C-kvadrát közötti teret megszakítja, növelve a vegetáció fragmentáltságát. Főként a szélesebb, forgalmasabb utak, de a földutak is, amelyek felszabdalták a különböző vegetációs összetételű élőhelyeket, az állatok mozgása, migrációja során akadályokat is jelenthetnek, gátolva az adott populációk szabályozásánál igen fontos ki- és bevándorlási (emigráció-immigráció) folyamatokat. A vizsgált terület környezetében igen jelentős volt az emberi zavarás (diszturbancia), a tó mellett folyamatosan jelen voltak a horgászok, melytől a vizsgált mintaterületeink csak kb. 200-300 méter

távolságban voltak. A B-kvadrát északi éle mentén homokgödrök is megszakították a vegetációs foltok folytonosságát.

4.2.3 A Dráva felső szakasza (Lankóci-erdő és Répási-erdő)

A felső Dráva-szakasza mentén Magyarországon kijelölt két vizsgálati terület kisemlőseinek populációsztű monitorozásához az NBmR által elfogadott protokollnak megfelelően 5 éjszakás csapdázást valósítottunk meg, amely elegendő számú fogás visszafogás esetén alkalmas arra, hogy a rövid intervallum miatt az adott populációt zártnak feltételezve, több modell lehetséges alkalmazásával megbecsülhessük a populáció méretét.



12. ábra: A Lankóci-erdőben működtetett két mintavételi kvadrát (A: fokozottan védett, zárt égerliget; B: újratermődő terület) térbeli elhelyezkedése (forrás: Google Earth 2008)

A Lankóci-erdő területén 2000-2002 között csak egy 11x11-es csapdahálóval dolgoztunk, amit a leírt fokozottan védett égerligetben működtettünk. A védett zárt erdő mellett található újratermődő területen 2003-ban kezdtük meg a csapdázásokat, amely évtől számítva a két különböző struktúrájú élőhely vizsgálata szinkron zajlott (É 46° 13.44', K 17° 02') (12. ábra). Mindkét csapdaháló esetén valamennyi vizsgálati évben egy 11x11-es, egymástól 10 m-re lerakott elevenfogó csapdából álló 1 ha-os csapdahálóval, kvadrát módszerrel dolgoztunk és csak műanyagból készült dobozcsapdákat használtunk (5. táblázat).

5. táblázat: A Dráva felső szakasza mentén végzett csapdázások adatai 2000-2003-ban

A vizsgálat éve	Csapdaháló /transzekt	Csapdázási időszak	Csapdaéjszakák
Lankóci-erdő (Gyékényes)			
2000	11x11 (1 kvadrát)	szept., okt.	1 210
2001	11x11 (1 kvadrát)	jún., aug., szept.	1 815
2002	11x11 (1 kvadrát)	jún., júl., okt.	1 815
2003	11x11 (2 kvadrát)	júl., aug., okt.	3 630
2004	11x11 (2 kvadrát)	aug., szept., nov.	4 840
2005	11x11 (2 kvadrát)	aug., szept., okt., nov.	4 840
2006	11x11 (2 kvadrát)	júl., aug., szept., okt.	4 840
2007	11x11 (2 kvadrát)	júl., aug., szept., okt.	4 840
Répási-erdő			
2007	11x11 (1 kvadrát)	júl., aug., szept., okt.	4 840
Összesen			32 670

Horvátországban a Répási-erdőben 2007-ben jelöltük ki az újabb mintaterületet (É 46° 10.23', K 17° 5.35'), amely terület a Dráva túloldalán is folytatódó, egykor összefüggő erdős élőhelyek nagyobb fragmentumaként van jelen Horvátországban. Itt egy szárazabb tölgy-kőris-szűl (*Fraxino pannonicae-Ulmetum*) ligeterdőben működtettük a csapdahálót, amely erdőterület jól reprezentálta az erdészeti kezelés alatt álló Répási-erdőt. Ezen a területen is standard 11x11-es csapdahálót alkalmaztunk, a műanyagból készült elevenfogó dobozcsapdák 10 m-es távolságban voltak egymástól, így a csapdahálók 1 ha-os területet fedtek le. Ezen az élőhelyen 2007-ben négy hónapon (július, augusztus, szeptember, október) keresztül folytattuk a vizsgálatot. Minden hónapban a protokoll szerint egységesen 5 éjszakai mintavételi periódust valósítottunk meg. A működő csapdák, valamint a mintavételi éjszakák száma alapján a csapdaéjszakák számában kifejezett mintavételi ráfordítása a három felső Dráva szakasz mentén vizsgált élőhelyek közül itt volt a legkisebb (5. táblázat).

4.3 Adatfeldolgozás, statisztikai módszerek

4.3.1 Populációdinamika, demográfiai változások

4.3.1.1 Domináns kisemlősök 10 éves populációdinamikája

A 10 éves csapdázás, így nagyobb számú fogási adat birtokában a Bükkháti-erdő területén három kisemlős fajnál (erdei pocok, sárganyakú erdei egér, pirok erdei egér) elemeztük a hosszabb távú populációdinamikai változásokat. Mindhárom populációnál az 1994-2003 közötti valamennyi csapdázási periódus adatait felhasználtuk, melynek csapdaéjszakákban kifejezett mennyiségét az elevenfogó csapdázás metodikájának leírásánál már részleteztük.

A fogás-jelölés-visszafogás módszeréből adódóan a következő három alapadatot kaptuk: fogások száma, visszafogások száma és fogott egyedek száma (jelölt egyedek + jelöletlen elpusztult egyedek). Mivel a csapdázási alkalmakat a Manly-Parr-féle fogásnaptár alapján rögzítettük, így ennek értelmében kapott minimum ismert egyedszám („minimum number alive” = MNA) (PETRUSEWICZ & ANDRZEJEWSKI 1962, KREBS 1966, BOONSTRA & KREBS 1978) indexének értékeit használtuk fel a demográfiai változásokat értékelő legtöbb elemzéshez. A csapdázott élőhelyen a tíz év alatt változott a csapdászám, valamint a csapdázási periódus mintavételi ideje (3, 4 és 5 éjszaka), ezért a vizsgálat különböző éveinek összehasonlításához a három fogási alapadatot és az MNA értékeit 100 csapdaéjszakára standardizáltuk, így a paraméterek relatív indexét hoztuk létre (pl. BUSCH *et al.* 1997):

$$\text{relatív index (I)} = (\text{az adott fogási paraméter vagy MNA értéke} / \text{csapdák száma} \times \text{éjszakák száma}) \times 100$$

Az 100 csapdaéjszakára standardizált fogás- és visszafogás értékek, valamint az MNA-trendek összehasonlítását a 10 éves periódus alapján fajpáronként végeztük el, amihez a Spearman-féle rangkorrelációt alkalmaztuk (ZAR 1996). A három populáció esetén elemeztük a visszafogási ráta időbeli változását és a három populációnál kapott értékek egymáshoz viszonyított arányát. A hosszú távú, havonta történő mintavétel alkalmas adatsort jelentett a három populáció ciklikusságának vizsgálatához. Az autokorrelációs számításokat az SPSS 7.5 (GREEN *et al.* 1997) programmal végeztük. Az őszi és tavaszi átlagos MNA értékeke közötti feltételezett összefüggést regresszióanalízissel vizsgáltuk.

4.3.1.2 A Pollock-féle kombinált (robosztus) módszer

A robusztus módszer alkalmazása olyan vizsgálati időintervallumban megfelelő, amikor csaknem az egész év folyamán, több hónapon (elsődleges periódus) keresztül zajlik a csapdázás és az egymást követő hónapokban biztosítani tudjuk az 5 napos, illetve 5 éjszakai mintavételt (másodlagos periódus), amely rövid időintervallum alatt a vizsgált populációkat zártnak tekinthetjük. A vizsgálati éveken belüli hosszabb távú csapdázás (8-10 hónap) a Bükkháti-erdőrezervátum puffterületén gyertyános-tölgyesben kijelölt mintaterületünkön folyt. Itt a robusztus statisztikai módszer alkalmazásához több éven keresztül biztosítottuk az előző feltételeket, tehát az egymást követő hónapokban 5 éjszakai periódusokban csapdáztunk. A területen három gyakori fajt mutattunk ki (*A. flavicollis*, *A. agrarius*, *C. glareolus*), melyek napi és havi adatai alkalmasak voltak a Pollock-féle robusztus módszer tesztelésére. A robusztus becslési eljárást a három faj 1997-es adatainak populációdinamikai elemzéséhez alkalmaztuk.

A zárt populáció becslő modellek először a CAPTURE programban voltak elérhetőek (REXSTADT & BURNHAM 1991). A robusztus módszer alkalmazása során a CAPTURE programot használtuk, amely a modellek közül maga elvégzi az adatokhoz legjobban illeszkedő becslő-rendszer kiválasztását (OTIS *et al.* 1978). Ennek alapját a modellek tesztelésével („Goodness of fit” -

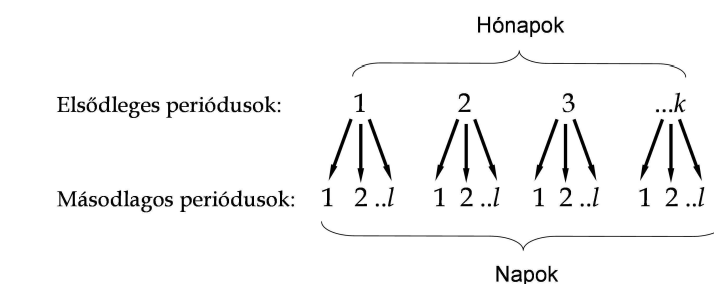
teszt) kapott egyéni szignifikanciaszint mintázatok jelentik, és az ismeretlen adatsor az így képzett matematikai függvények alapján illeszkedik a leghasonlóbb mintázatú modellhez (WHITE *et al.* 1982). Mivel a zárt populációt vizsgáló módszerek a hosszabb távú, természetes környezetben zajló vizsgálatoknál önmagukban nem alkalmazhatók, POLLOCK (1982) áthidalva a zárt és nyílt populációs modellek közötti mesterségesen képzett szakadékot, egy robusztus eljárást vezetett be a két alapmódszer kombinációjával.

Pollock szerint a havonkénti csapdázási alkalmak ideje alatt a populáció zártnak tekinthető, ezért ezek napjai, mint a másodlagos periódusok ($j = 1, 2, 3, \dots, l$) alatt regisztrált fogási adatok, a CAPTURE program becslési eljárásaiban felhasználhatók (13. ábra). Így a tapasztalati adatsornak legmegfelelőbb fogási valószínűség alapján becsülhetjük a populáció méretét. Az elsődleges periódusok jelen esetben a havonkénti mintavételek ($i = 1, 2, 3, \dots, k$), melyek között a természetes viszonyoknak megfelelően a populációt nyílnak tekintjük. Ennek megfelelően a populáció további paramétereit, a túlélési valószínűséget (ϕ) és a születési rátát (B_i) az elsődleges periódusokra számított populációméretek (N_i) segítségével a Cormack-Jolly-Seber módszerben elérhető egyenletekkel becsüljük (POLLOCK 1982):

$$\begin{aligned}\Phi_i &= M_{i+1} / (M_i - m_i + R_i) \\ B_i &= N_{i+1} - \Phi_i(N_i - n_i + R_i)\end{aligned}$$

ahol m_i (marked) az i -edik mintában befogott állatok száma, M_i az i -edik mintavétel alatt a populációban jelenlévő jelölt egyedek száma, n_i a befogott egyedek teljes és R_i (released) az i -edik minta során elengedett állatok számát jelenti.

E módszer előnye a CJS-becslésekkel szemben, hogy $i = 1$ periódusra is lehetséges B_i , valamint $i = k - 1$ periódusra mind B_i , mind ϕ_i számítása, mint a paraméterek utóbbi eljárás folyamán hiányzó értékei. A modellszelekciós eljárás elemzései szerint az egyes primer



13. ábra: A kombinált modell alapfogdolata POLLOCK (1982) nyomán

periódusokban nem mindig azonos modellek használata bizonyul megfelelőnek, minek következtében a teljes periódusra a becslők szempontjából fajoként vegyes sorozatok alakulnak ki. Noha hosszabb idő alatt feltételezhető a populációk csapdázáshoz való viszonyának változása (fogási valószínűséget befolyásoló tényezők), a kapott vegyes modellsorozatok alkalmazhatóságát modellek közötti heterogenitás tesztekkel dönthetjük el. Így mindhárom faj esetében elsőként a zárt populáció becslés során kapott, a CAPTURE által megadott zártág tesztet (Closure-test), valamint a zárt becslők alapmodelljeire elvégzett homogenitás és heterogenitás tesztek értékeltek. Ennél az elemzésnél is először az állandó fogási valószínűséget feltételező M_0 modell, mint null-hipotézis és az egyedi különbséget feltételező M_h modell, mint alternatív hipotézis összehasonlítását jelentő heterogenitás teszt eredményét értékeltük. Külön kiemeltük az M_h modell homogenitás tesztjének (GOF) eredményét és a viselkedési válasz heterogenitás tesztjét (M_h vs. M_{bh}), amely azt mutatja meg, hogy a fogási valószínűség értékét meghatározza-e az egyedek csapdázásra adott viselkedési válasza. A hónapok, mint elsődleges periódusok között jellemző populációbiológiai paraméterek (túlélés, születési ráta) Pollock-féle eljárás alapján történő számításához a zárt becslők alapján kapott populáció méreteken kívül szükség van a vizsgált fajok fogástörténeti adatainak összesített értékeire. Ezeket az adatokat a nyílt populáció becslésre kidolgozott JOLLY program (HINES 1988) kimeneti (output) eredményei között, a Leslie-féle B-tábla formátumában kaptuk meg. A hónapok alapján készített fogástörténeti mátrixok alapján mind a 3 vizsgált populáció esetében lefuttatott nyílt becslés eredményeit vettük alapul, amely adatokból a robusztus elemzéshez a hónapok között becsült túlélés (Φ_i), valamint a jelölt egyedek becsült számának (M_i) értékeit használtuk fel. A JOLLY programmal lefutott nyílt becslés eredménye lehetőséget adott arra, hogy a nyílt populációkra kidolgozott módszer eredményét összevessük a Pollock-féle robusztus eljárás eredményeivel. Az elsődleges periódusok (hónapok) adatsorainak a CJS-modellekre történő illeszkedési eredményét (GOF-teszt) is megadtuk. A zárt modellekkel történő becslés eredményeként kapott populációméret értékeket (N_i), ezek standard hibáját ($\pm SE$), a becslés megbízhatóságát kifejező variációs koefficiens ($cv\%$), az elsődleges periódusok között becsült túlélési értékeket (Φ_i), valamint a zárt modellekkel becsült populáció méret értékekből becsült születési rátát (B_i) mindhárom populáció esetén táblázatba foglaltuk. A JOLLY időfüggő, A-moddal becsült létszámadatokat, valamint a zárt becslőkkel kapott populációméret értékeket mindhárom faj esetén grafikusán jelenítettük meg. A nyílt és a zárt becslők, valamint a különböző zárt modellsorozatok alapján kapott populációméreteket, illetve a számított születési ráta értékeinek összehasonlítására Wilcoxon-féle páros tesztet alkalmaztunk (ZAR 1996).

4.3.2 Túlélés becslés és modellezés

4.3.2.1 A téli túlélés becslése és modellezése

A téli túlélés vonatkozásában a Bükkháti-erdőben végzett monitorozásunk alapján az erdei pócok populációt tanulmányoztuk. A tíz éves populációdinamikai elemzés értelmében ez a faj volt a vizsgált gyertyános-tölgyes élőhely legtipikusabb képviselője, népessége csak a vizsgálat utolsó két évében esett vissza jelentősen. A faj téli túlélésének elemzését az említett két utolsó év elhagyásával nyolc éves (1994-2001) adatmátrix alapján értékeltük. Ebben az alfejezetben egy adott őszi és az azt követő év adott tavaszi hónapjának létszámmértékéből számítottuk ki a téli túlélést. Az úgynevezett 28-napos túlélési ráta becslése azon a feltevésen alapul, hogy a téli egyedszám exponenciális függvény szerint csökken. Így a téli túlélés (ϕ) becslése a következő képlettel történt:

$$\phi = \exp \frac{\ln \frac{N_t}{N_0}}{T}$$

ahol N_0 a populáció adott őszi hónapban regisztrált egyedszáma, N_t pedig a következő év adott tavaszi hónapjában kapott létszámmérték és T a két kiválasztott hónap között eltelt 28-napos periódusok száma (FULLER 1984). Esetünkben az adott hónapra kapott standardizált MNA értékeket használtuk a becslésekhez. Két őszi hónapot emeltünk ki (szeptember, október), mivel ekkor a populáció esetében már túlnyomórészt visszafogásaink voltak, tehát e két hónap MNA értékei jól reprezentálták az erdei pocok őszi sűrűségét. Elemzésünkben a tavaszi népességet a márciusi adatok reprezentálták, mivel minden évben ez a hónap jelentette az első tavaszi mintavételt. Az így becsült túlélési értékeket használtuk fel hipotéziseink vizsgálatához.

A 28-napos túlélési ráta abiotikus és biotikus tényezőktől való függésének vizsgálatánál a fenti módszerből adódóan kiszámítottuk az őszi és a következő év átlagos tavaszi létszámának különbségét, így lehetővé vált a túlélés vizsgálata az őszi létszámok függvényében, valamint a tényleges téli létszámfogyás értékeit is korreláltatni tudtuk az adott környezeti háttérváltozókkal.

A két kiválasztott őszi hónap alapján kapott 28-napos túlélési értékek statisztikai összehasonlítására Mann-Whitney U-tesztet alkalmaztunk.

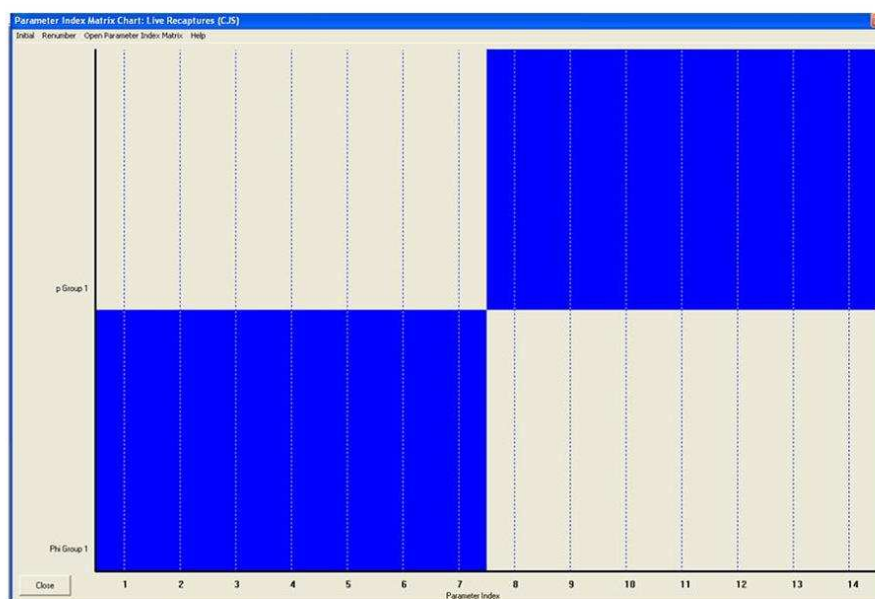
A számított 28-napos téli túlélések háttérváltozók függvényében történő vizsgálatát elsőként az adott paraméter (téli MNA csökkenés, becsült túlélési ráták) és a háttérváltozók (abiotikus, biotikus) páronkénti Pearson-féle korrelációs együttható számításával végeztük el. Annak érdekében, hogy az abiotikus és biotikus kényszerek együttes hatását, valamint az egyes tényezők szerepének jelentőségét is megvizsgáljuk, többszörös regressziós vizsgálatot végeztünk, amely során a változók közötti parciális korrelációt is számítottunk, amely statisztikai eljárás segítségével egy függő és egy meghatározott független változó közötti korrelációt adhatjuk meg úgy, hogy minden más változót konstansnak tekintünk, azaz minden más változó hatását kiszűrjük (ZAR 1996). Az abiotikus időjárási változók Baranya megyére vonatkozó értékeit (téli átlagos hőmérsékletet, téli átlagos csapadék mennyiség és a hóréteg átlagos vastagsága) az Országos Meteorológiai Szolgálat (OMSZ) bocsátotta rendelkezésünkre. A biotikus változók közül a kondíciót a felnőtt egyedek testtömegének átlagával jellemeztük, amit a terepen megfogott állatok mért tömegértékeiből számítottunk ki. Külön megadtuk a felnőtt hímek és nőstények, valamint a két felnőtt korcsoport kondícióját együtt is számítottuk, ami az őszi populációban levő felnőtt állatok átlagos testtömegét jelentette. A populációt jellemző fontos változóként különítettük el a szaporodó nőstények őszi populációban jelenlévő arányát, amit két részre bontottunk, az őszi időszakban vemhes (gravid), és szoptató (laktáló) nőstények jelenlétére, mely két kategória arányát külön kezeltük. A nőstények szaporodási aktivitására vonatkozó állapotokat az egész csapdázási időszak alatt folyamatosan nyomon követtük és az adatbázisban rögzítettük.

Az erdei pocok téli túlélési valószínűségek modellezéséhez a MARK program legújabb verzióját (COOCH & WHITE 2007) használtuk. A program alkalmazásához elsőként a fogás-, vagy élettörténeti mátrixot készítettük el, amely a túlélés becslési és modellezési eljárásának bemeneti mátrixa. Ebben az élettörténetben az egymást követő évek jelentik az egyes fogási periódusokat, így az i és az $i + 1$ -edik periódus közötti becsült paramétereket az évek közötti, vagyis a téli időszakokra tudjuk vonatkoztatni. A MARK program felhasználásával történő téli túlélés becslésénél a Bükkháti-erdőben csapdázott erdei pocok populáció ugyanazon 8 egymást követő évének adatait használtuk fel, amit a számított 28-napos téli túlélési ráta esetében. Ennek megfelelően a hagyományos módszerrel kalkulált túlélési értékeket össze tudtuk hasonlítani az éves élettörténeti mátrix alapján becsült túlélési rátákkal is. Az erdei pocok populáció 1994-2001 közötti fogási adataiból három élettörténeti mátrixot készítettük el. Először valamennyi egyedet felhasználtuk a becsléshez. Azonban feltételeztük, hogy mivel a mátrixban az adatbázisból történő SQL-lekérdezések alapján minden egyed csak egyszer szerepel, a nyáron megfogott egyedek torzítják az évek közötti időszakokra vonatkozó becslést. Ennek alapján a másodszor felhasznált élettörténeti mátrixból kihagytuk a nyáron fogott egyedeket, így az input mátrix csak az őszi és az azt követő tavaszi fogások alapján kimutatott egyedeket tartalmazta. Ez a mátrix is számos olyan egyedet tartalmazott, amelyeket csak egy adott évben fogtunk meg, így az éves

léptékű élettörténetben, ami a fenti időtartam alapján 8 alkalmat jelentett, kevés visszafogott, azaz az egymást követő években kimutatott egyed szerepelt. Ezért a bemeneti adatmátrixot tovább szűkítettük úgy, hogy ezeket az évente egyszer megfogott egyedeket is kivettük a számításokból. Ez a csapdatörténeti mátrix már csak olyan erdei pocok egyedeket tartalmazott, amelyeket két egymást követő évben is megfogtunk a mintavételi területen. Ennek megfelelően az utóbbi két élettörténeti mátrix alapján végeztük el a túlélés becslését és modellezését, amely során egyrészt megvizsgáltuk, hogy a becsült túlélés mennyiben követi, vagy milyen mértékben tér el az időfüggő Cormack-Jolly-Seber alapmodelltől, másrészt a túlélés modellezése során abiotikus és biotikus korlátozó tényezőket, mint kényszereket tartalmazó modelleket állítottunk fel. Egyrészt az időjárási tényezőket, mint külső környezeti változók (hőmérséklet, csapadék, hóvastagság) túlélésre gyakorolt hatását elemeztük. A hagyományos módszerrel becsült túlélés értékeléséhez hasonlóan a MARK program segítségével a populációra jellemző biotikus tényezők (felnőtt állatok őszi kondíciója, szaporodó (gravid és laktáló) nőstények aránya) feltételezett hatását is modelleztük.

A MARK sokrétű lehetőséget nyújt a modellek felállítására. Adatfeldolgozásunkban két fő csoportra különítettük el ezeket. A modellek első csoportját a Cormack-Jolly-Seber (CJS) alapmodell és az ebből levezetett modellek jelentették. A CJS-modell a nyílt populációs modellek alapja, ahol a túlélés és a fogási valószínűség időben változó. Amennyiben a túlélés, a fogási valószínűség, vagy egyszerre mindkét paraméter időbeli állandóságát feltételezzük, akkor további három, redukált modellhez jutunk. A modellek másik csoportját az abiotikus és biotikus kényszereket tartalmazó korlátozó tényezős modellek alkották. Az erdei pocok téli túlélésének modellezésénél mind a két felhasznált élettörténeti mátrix alapján az időfüggő CJS-modellből indultunk ki és a további modellek hierarchiáját ehhez a modellhez viszonyítva értékeltük (14. ábra).

A túlélési és fogási valószínűségek időfüggésének elemzése során a fenti modellek közül kiválasztható az adatainkhoz legjobban illeszkedő modell, amely lehet redukált is, azaz vagy a túlélés vagy a visszafogás konstans a modellben. A modellszelekció során kiválasztott alapmodellre építve a MARK lehetővé teszi, hogy létrehozzunk korlátozó tényezős modelleket, amelyekbe korlátozó tényezőként beépítettük az abiotikus és biotikus háttérváltozókat.



14. ábra: Az időfüggő alap CJS-modell $\{\Phi_{(t)}, p_{(t)}\}$ MARK program által megszerkesztett grafikus képe

Az időjárási paraméterek esetében a korlátozó hatást a hét vizsgálati évre számított átlagához viszonyítva adtuk meg, vagyis ha az adott téli hőmérséklet kisebb volt a hét éves átlagnál, akkor

arra az intervallumra negatív, túlélést korlátozó tényezőként vettük figyelembe a modellezésben. A téli csapadékot és hó vastagságát viszont a hét éves átlagnál nagyobb értéknél tekintettük korlátozó hatásúnak. Ennek megfelelően mindhárom ökológiai faktor vonatkozásában a hatást átváltozók alkalmazásával kódoltuk a modellépítéshez szükséges paraméterindex mátrixban. A biotikus paraméterek esetén a változók, vagy kovariánsok valós értékeit vittük be a mátrixba. Ezek esetünkben egyrészt az őszi populációban jelenlévő szaporodó nőstények arányát jelentették, ahol a gravid és laktáló nőstények gyakorisági értékét külön-külön és együttesen is figyelembe tudtuk venni. A szaporodó nőstényekre vonatkozó gyakorisági adatok ugyanazok voltak, amelyeket a 28-napos téli túlélés értékelésénél is felhasználtunk. A kondíció vonatkozásában a MARK modellezésnél azonban csak a felnőtt egyedekre jellemző testtömeg adatokat építettük be a paraméter mátrixba, mivel ez a változó több összefüggést adott a hagyományos úton kalkulált túlélési ráták esetében, mint amikor a kondíciót külön értékeltük a felnőtt hímek és nőstények esetében (15. ábra).

Paraméter Index Mátrix (PIM)

Abiotikus (időjárás) faktorok hatásának kódolása

Design Matrix Specification (B = Beta)													
B1	B2	B3	B4	B5	B6	Param	B7	B8	B9	B10	B11	B12	B13
1	1	0	1	0	0	1.Phi	0	0	0	0	0	0	0
1	1	1	1	1	1	2.Phi	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	1	0	3.Phi	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	4.Phi	0	0	0	0	0	0	0
1	1	1	0	1	0	5.Phi	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	1	1	0	6.Phi	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	1	0	0	7.Phi	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	8.p	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	9.p	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	10.p	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	11.p	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	12.p	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	13.p	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	14.p	0	0	0	0	0	0	1

túlélés (ϕ)

fogási valószínűség (p)

B1: intercept
 B2: csoportváltozó
 B3: téli átlagos hőmérséklet
 B4: téli átlagos csapadék
 B5: átlagos hóvastagság
 B6: a B1-B5-változók szorzata

Biotikus faktorok hatásának kódolása

Design Matrix Specification (B = Beta)													
B1	B2	B3	B4	B5	B6	Param	B7	B8	B9	B10	B11	B12	B13
1	1	16.67	11.11	0	0	1.Phi	0	0	0	0	0	0	0
1	1	20.06	14.29	0	0	2.Phi	0	0	0	0	0	0	0
1	1	22.28	14.29	57.15	18163.2	3.Phi	0	0	0	0	0	0	0
1	1	19.84	5	2	198.35	4.Phi	0	0	0	0	0	0	0
1	1	18.56	8.48	8.48	1332.55	5.Phi	0	0	0	0	0	0	0
1	1	20.29	19.64	18.86	7117.05	6.Phi	0	0	0	0	0	0	0
1	1	19.01	3.57	7.14	485.08	7.Phi	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	8.p	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	9.p	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	10.p	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	11.p	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	12.p	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	13.p	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	14.p	0	0	0	0	0	0	1

túlélés (ϕ)

fogási valószínűség (p)

B1: intercept
 B2: csoportváltozó
 B3: az egyedek átlagos testtömege (kondíció)
 B4: a gravid (G) nőstények aránya a populációban
 B5: a laktáló (L) nőstények aránya a populációban
 B6: a B1-B5-változók szorzata

15. ábra: Az időjárási tényezők és a populációt jellemző különböző biotikus változók hatásának kódolása a legkisebb AIC-értékű redukált CJS-modell ($\Phi_{(0)} p_{(0)}$) Paraméter Index Mátrixának (PIM) módosításával

A korlátozós modelleknél lehetőségünk volt arra, hogy az egyes háttérváltozók hatását külön-külön és együttesen is vizsgáljuk. Az alap és a korlátozó tényezős modell közötti modellszelekciót

a MARK által számított deviancia különbségek, valamint az AIC értékek (ANDERSON *et al.* 1994) alapján végeztük el, amely figyelembe veszi a modell adatainktól való eltérését és a becslők pontosságát befolyásoló paraméterek számát. A legkisebb AIC-értékű modellek egymáshoz viszonyított hierarchiáját grafikusán is ábrázoltuk, ahol az ökológiai háttérváltozók, mint kényszerek hatását figyelembevevő korlátozó tényezős modelleket az időfüggő alap CJS-modellhez viszonyítottuk. Az egymást követő modellek egyben beágyazottak is voltak, tehát ha a devianciák különböztek, akkor a modelleket LR-teszt alapján is összevetettük.

Az abiotikus, biotikus kényszerek hatását kódolva összesen nyolc korlátozó tényezős modellt állítottunk fel (6. táblázat). A MARK által létrehozott modellek közül a legmegfelelőbb modell becsült túlélési értékeit használtuk fel a fenti hipotézisek teszteléséhez. Végül a MARK programmal és a hagyományos módszerrel becsült téli túlélési ráták értékeit statisztikailag is összevetettük, amihez varianciaanalízist (Kruskal-Wallis AMOVA) alkalmaztunk (ZAR 1996).

6. táblázat: A MARK által létrehozható korlátozós modellek csoportosítása

Modell	A modellek tartalmi leírása
$\Phi_{(h\acute{o}m.)}, p(t)$	a túlélésnél a hőmérséklet korlátozó hatását vesszük figyelembe
$\Phi_{(csap.)}, p(t)$	a túlélésnél a csapadék korlátozó hatását vesszük figyelembe
$\Phi_{(h\acute{o})}, p(t)$	a túlélésnél a hóvastagság korlátozó hatását vesszük figyelembe
$\Phi_{(h\acute{o}m., csap.)}, p(t)$	a hőmérséklet és a csapadék együttes korlátozó hatását vesszük figyelembe
$\Phi_{(csap., h\acute{o})}, p(t)$	a csapadék és a hóvastagság együttes korlátozó hatását vesszük figyelembe
$\Phi_{(h\acute{o}m., h\acute{o})}, p(t)$	a hőmérséklet és a hóvastagság együttes korlátozó hatását vesszük figyelembe
$\Phi_{(h\acute{o}m., csap., h\acute{o})}, p(t)$	a hőmérséklet, csapadék és a hóvastagság együttes hatását vesszük figyelembe

Φ : túlélési ráta

p : visszafogási ráta

t : a becsült paraméterek időben változnak

4.3.2.2 A túlélés és a populáció növekedési ráta együttes becslése

A növekedési rátát (λ) az egymást követő populációk egyedszámának arányával az alábbi képlet alapján számolhatjuk ki:

$$\lambda = N_{t+1} / N_t$$

Nyílt populációknál azonban a be- és kivándorló egyedek miatt nagyon nehéz az egyedszámot jól megbecsülni. Jolly és Pollock korábbi munkáját felelevenítve PRADEL (1996) leírta a fogási történetben előre, illetve hátrafelé haladás kettősségét. Bevezetett egy újabb paramétert (γ), ami annak a valószínűsége, hogy egy egyed, amelyik t időben jelen van a populációban, az $t-1$ időben is életben volt és jelen volt a populációban. A MARK program egyik Pradel modellje, a „recruitment only” modell a visszafogási rátára és erre a γ paraméterre ad meg becsléseket. Ennek a paraméternek a bevezetése azért fontos, mert így az itt levezetett képletek alapján ki tudjuk számítani a növekedési (λ) és a gyarapodási rátát (f) anélkül, hogy a populáció méretét megbecsülnénk.

Legyen az adott évben jelenlévő egyedek száma N_t , valamint ϕ annak a valószínűsége, hogy az egyed túlél és visszatér a populációba ($\phi = S \cdot F$, ahol S a túlélési ráta és F a hűség valószínűsége). B_t legyen a t és $t+1$ között a populációba bevándorló új egyedek száma, más szavakkal B_t azon $t+1$ időben jelenlévő egyedek száma, amelyek t időben még nem voltak a populációban. Ezért a következő egyenlet írható fel:

$$N_{t+1} = N_t \phi_t + B_t$$

Mivel: $\lambda_t = N_{t+1} / N_t$, így behelyettesítve az előző egyenletbe, valamint átrendezés után a következő egyenletet kapjuk:

$$\lambda_t = \frac{B_t}{N_t} + \phi_t$$

B_t / N_t egyenlő az egy főre jutó gyarapodás mértékével (recruitment rate). Ez a t és $t+1$ között a populációba bevándorló egyedek száma per a t időben a populációban jelenlévő egyedek száma. Ezt a hányados ennek megfelelően gyarapodási rátának (γ) nevezzük.

$$\lambda_t = \frac{B_t}{N_t} + \phi_t = \gamma_t + \phi_t$$

1965-ben Jolly, majd 1974-ben Pollock is rájött, hogy a fogási történet sokkal több információt hordoz, mint gondolnánk. A fogási történetben előre haladva és így az átmeneteket megbecsülve a populációban maradás és túlélés valószínűségét kapjuk meg (ϕ). Ha egyszerűen megfordítjuk a fogási történetet, akkor a becsült paraméter a populációba való bevándorlás valószínűségét adja meg (γ), ami a tulajdonképpeni gyarapodás (recruitment).

Ha tehát B_t azoknak az egyedeknek a száma, amelyek t és $t+1$ között a populációba vándoroltak és N_{t+1} a $t+1$ időben a populációban lévő egyedek száma, akkor B_t / N_{t+1} az egy főre jutó bevándorlások száma. Tehát, ha B_t / N_{t+1} annak a valószínűsége, hogy egy egyed bevándorol a populációba, akkor $1 - (B_t / N_{t+1})$ annak a valószínűsége, hogy már eredetileg is a populációban volt. Mint már említettük, a γ_t annak a valószínűsége, hogy ha az egyed a populációban volt t időben, akkor az $t-1$ időben is a populáció tagja volt, tehát:

$$\gamma_{t+1} = 1 - \frac{B_t}{N_{t+1}}$$

és így, mivel:

$$N_{t+1} = N_t \phi_t + B_t$$

akkor a következő egyenletet írhatjuk fel:

$$\gamma_{t+1} = 1 - \frac{B_t}{N_{t+1}} = 1 - \frac{(N_{t+1} - N_t \phi_t)}{N_{t+1}} = \frac{N_t \phi_t}{N_{t+1}} = \frac{\phi_t}{\lambda_t}$$

A növekedési ráta kifejezésére az egyenlet átrendezve a következő:

$$\lambda_t = \frac{\phi_t}{\gamma_{t+1}}$$

Más szavakkal, ha megbecsüljük a túlélést (ϕ) és a gyarapodás mértékét (γ_{t+1}), akkor kiszámíthatjuk λ -t anélkül, hogy megbecsülnénk a populáció egyedszámát.

Mivel a növekedési ráta a túlélési és a gyarapodási ráta összege: $\lambda_t = \phi_t + f_t$, a MARK programban elérhető Pradel modellek alapstatisztikai értékei, mint a tulajdonképpeni gyarapodás (γ_{t+1}) és a gyarapodási ráta (f_t), az alábbi képletekkel adhatók meg:

$$\gamma_{t+1} = \frac{\phi_t}{\phi_t + f_t}, \quad f_t = \phi_t \frac{1 - \gamma_{t+1}}{\gamma_{t+1}}.$$

A bevezetésben már említettük, hogy a Jolly-Sebel modellekhez hasonlóan a Pradel modellek is számos megköötést feltételeznek a mintavételezés során. Ezek a következők: (1) a vizsgálat során az egymás utáni véletlenszerű minták időben nem szükségszerűen egyenlően oszlanak meg; (2) a megfogott állatok egyedileg jelöltek, vagy feljegyzésre kerülnek, ha már jelöltek azonnal elengedik őket vagy eltávolítják; (3) a jelölések nem vesznek el és nem értelmezik őket félre; (4) nincs ideiglenes vándorlás (csak valószínűleg véletlenszerű); (5) az állatok feltétel szerint egyformák és egyedileg azonosíthatóak, valamint független sorssal rendelkeznek; (6) a paraméterek időspecifikusak, bár ez a felvetett megközelítés szélesebb körben is érvényes (pl.: állandó túlélésre és/vagy fogási valószínűsége).

A gyarapodás elemzésénél az utolsó megfigyelésre kell koncentrálni és a fogástörténetet visszafelé kell olvasni. Ez egy egyszerű „duális” kapcsolatot alakít ki a túlélési és a gyarapodási modellek között, ahol a túlélési valószínűség természetes ellenpontja annak valószínűsége, hogy benn volt-e az egyed a populációban korábban, mint az adott időpont.

A növekedési ráta közvetlen becsléséhez, illetve a Pradel modellek alkalmazásához a DRAVA-INTERECO program keretében 2007-ben a Dráva felső szakasza mentén végzett csapdázások adatai használtuk fel. Magyarországon a Lankóci-erdő két mintaterületén, fokozottan védett égerligetben (*Paridi quadrifoliae-Alnetum*) és e védett zárt erdővel szomszédos újraerdősödő élőhely csapdázunk. Horvátországban a Répási-erdőben, egy tölgy-kőris-szil állományban jelöltük ki a harmadik mintaterületet, amely a vegetáció szerkezet és mikroklimális különbségek mellett az erdészeti kezelésben is különbözik. A monitorozási protokoll (11x11-es csapdaháló, 10 m-es csapdatávolság, 1 ha-os mintaterület) megegyezett a Bükkháti-erdőben alkalmazott módszerrel.

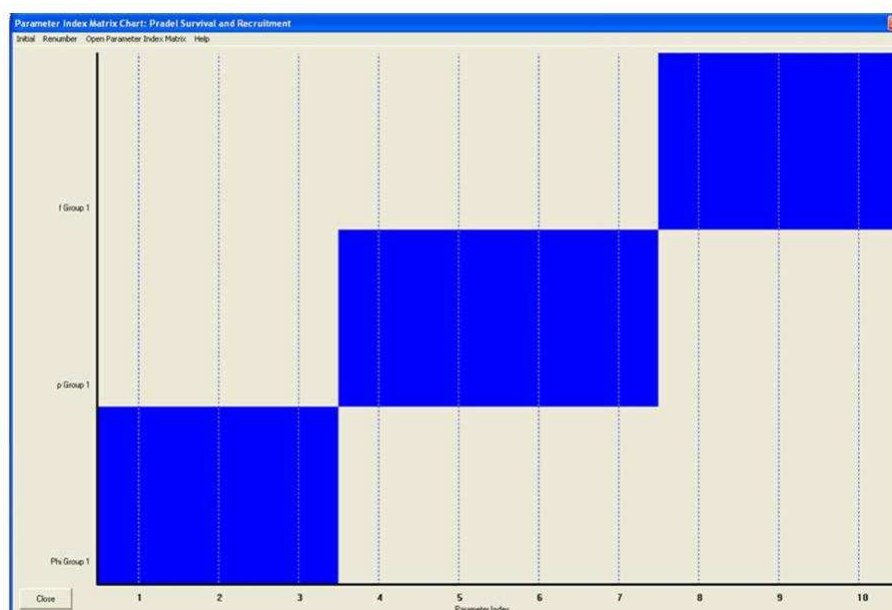
Az itt kapott adatokat három gyakori faj (sárganyakú erdeiegér, pirok erdeiegér, erdei pocok) vonatkozásában már értékeltük a zárt populációkra kidolgozott becslők felhasználásával. A kisemlősök szinkron monitorozása 2007-ben a három különböző erdei élőhelyen négy hónapon (július, augusztus, szeptember, október) keresztül folyt, így a fogás-visszafogás adatok mintavételi hónapokra történő SQL-lekérdezésével felállított fogástörténeti mátrixok a hónapok közötti gyarapodási és populáció növekedési ráta becslésére is alkalmasak voltak.

A gyarapodás és a növekedési ráta becslését is a három domináns faj vonatkozásában végeztük el. Az erdei pocok fogásadatai mindhárom vizsgált élőhelyen alkalmasak voltak a becslésre, míg a sárganyakú erdeiegérnél a védett égerliget (Lankóci-erdő – HU) és az erdészeti kezelés alatt álló területen (Répási-erdő – CRO) kapott adatai alapján végeztük el a becsléseket. A Dráva felső szakaszán a pirok erdeiegérnek a Lankóci-erdőben elsősorban az újraerdősödő területen volt jelen stabil populációja, így ennél a fajnál csak ezen az egy területen voltak alkalmasak az adatok a túlélés, valamint a gyarapodási és a populáció növekedési ráta együttes becsléséhez.

Az elemzések során elsőként a három vizsgált faj fogásainak szezonális, azaz nyárra és ősze összesített teljes számát, másrészt a fajok relatív arányának havonkénti értékeit adtuk meg. A fogási adatok szezononkénti különbségét χ^2 -tesztel, az egyes fajok arányának élőhelyenkénti különbségét varianciaanalízissel (Kruskal-Wallis ANOVA) elemeztük.

A populációdinamikai paraméterek, vagyis a túlélés, a növekedési ráta, illetve a születésből és bevándorlásból adódó gyarapodás (recruitment) becslését a MARK program Pradel modelljeinek felhasználásával végeztük el. A vizsgált populációk méretének becsléséhez a MARK (COOCH & WHITE 2007) programot használtuk. A négy Pradel modell közül a túlélés és gyarapodás

becslésére alkalmas „survival and recruitment” modellt alkalmaztuk, amely modell ezen felül a visszafogási valószínűség és a gyarapodás ráta várható értékeit is megadja.



16. ábra: A időfüggő Pradel („survival and recruitment”) modell ($\Phi_{(t)}$, $p_{(t)}$, $f_{(t)}$) MARK program által megszerkesztett grafikus képe

Ezen adatokból származtatva a MARK output eredményiben megadja az egyes periódusok között számított populáció növekedési ráta értékeit is. Ezek a paraméterek lehetnek időfüggők és időben állandóak. Ebben a megközelítésben az tekinthető általános, vagy globális modellnek, ha az adott Pradel modell („survival and recruitment”) mindhárom becsült paramétere, azaz a túlélés (Φ), a visszafogási valószínűség (p) és a gyarapodás (f) időben változik (16. ábra). Az ebből származtatott különböző modell variációkat a 7. táblázatban adtuk meg.

7. táblázat: A MARK program „survival and recruitment” Pradel modell típusai

Modell	A modellek tartalmi leírása
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	túlélés, visszafogási ráta és gyarapodás időfüggő (globális modell)
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	túlélés, visszafogási ráta időfüggő, a gyarapodás időben állandó
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	túlélés időfüggő, visszafogási ráta és gyarapodás időben állandó
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	túlélés és gyarapodás időfüggő, visszafogási ráta időben állandó
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	túlélés időben állandó, visszafogási ráta és gyarapodás időfüggő
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	túlélés és gyarapodás időben állandó, visszafogási ráta időfüggő
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	túlélés, visszafogási ráta időben állandó, gyarapodás időfüggő
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	túlélés, visszafogási ráta és gyarapodás időben állandó

Φ : túlélési ráta

p : visszafogási valószínűség

f : gyarapodási ráta

t : a becsült paraméterek időben változnak

(.): nincs időfüggés

Ezen modellek közül az AIC-értékek, az LR-tesztek segítségével választottuk ki a biológiai szempontból értelmezhető legtakarékosabb modellt. Ebből a megfontolásból azt a modellt választottuk, ahol a túlélés és a gyarapodás időfüggő, a visszafogási ráta időben állandó volt.

A globális, illetve ennek az egyszerűsítésével kapott további alternatív modellek MARK által megadott paramétereit valamennyi lefuttatott modell esetén táblázatban adtuk meg. A modell kiválasztási procedúra eredménye alapján kapott legmegfelelőbb modell globális modellhez viszonyított, az AIC-értékek csökkenése alapján meghatározható hierarchiáját grafikusan ábrázoltuk, ahol az ún. egymásba ágyazott (nested) modelleket tüntettük fel.

4.3.2.3 A többállapotú (multistate) túlélési modellek alapjai

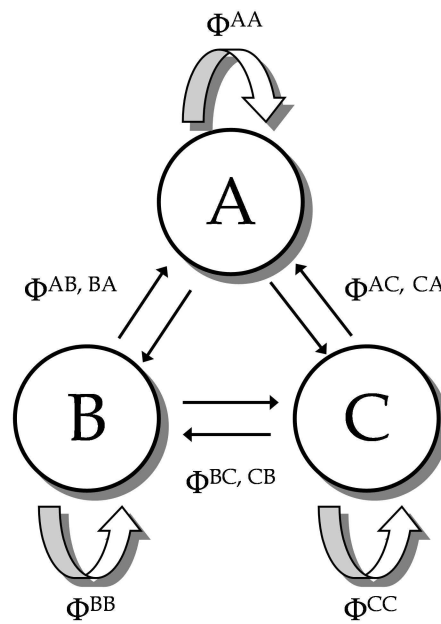
A tipikus nyílt populáció modellekben az egyedek észlelési valószínűségét két paraméterrel határoztuk meg: az állat túlélési és mintaterületen maradási valószínűségével (Φ), valamint a megfogási valószínűségével (p), feltételezve, hogy az egyed él és a területen van. Jelen fejezetben ezt az egyszerű paradigmát bővítjük ki egy harmadik paraméterrel, a „mozgási” valószínűséggel (ψ). Első megközelítésben ψ jelentse a „rétegek” (strata), vagy helyek (state) közötti mozgás valószínűségét, amely kiindulásban a rétegek jól körülhatárolt területeket, állapotokat, vagy helyzeteket jelentenek, ahol a vizsgált populáció vagy szubpopuláció egyedeit potenciálisan megfoghatjuk, feltételezve, hogy élnek és az adott „rétegben” vannak. Több „rétegről” is beszélhetünk (egynél több hely, helyzet vagy állapot), így jutunk el a multistrata, vagy multistate modellekhez, amely utóbbi elnevezés az élőhelyek, élőhely foltok összehasonlító, metapopulációs megközelítésű vizsgálataiban terjedt el (ARNASON & CAM 2004).

A multistate modellek megértéséhez vegyünk például három élőhely szigetet vagy izolatumot (A, B, C). Feltételezzük, hogy a vizsgált populáció egyedei mindhárom szigetet elfoglalhatják, illetve használják. Mindhárom élőhely izolátumban fogás-visszafogás módszerrel jelöljük az egyedeket, amely során feljegyezzük, hogy a jelölt egyedeket melyik szigeten (azaz melyik rétegben) fogtuk be. Az első megközelítésben azt kell megvizsgálnunk, hogy mely tényezők határozzák meg a megfogási valószínűséget. A tipikus fogás-visszafogás módszer esetében egyetlen mintaterülettel az egyed megfogásának valószínűségét az állat túlélési és a mintaterületen maradási valószínűségével (ϕ), valamint a megfogási valószínűségével (p) határoztuk meg, feltételezve, hogy az egyed él és a területen van. Tegyük fel, hogy B izolátumban dolgozunk, ahol megjelöljük az egyedeket, majd a következő mintavételi periódusban keressük ezeket a jelölt egyedeket. A kérdés, hogy mi határozza meg, hogy egy adott izolátumban (rétegben) megjelölt egyedeket ugyanitt megtaláljuk, vagy sem. Erre az egyrétegű modellek paraméterének definíciója adja meg a választ, vagyis egy jelölt egyedet megfoghatunk a B élőhely foltban akkor, ha túlélte a következő periódusban (1), illetve nem ment át másik élőhely izolátumba (2). Az eddigiek alapján láttuk, hogy a populáció jelölt egyedei nemcsak túlélhetnek egy adott szigeten, izolátumban vagy másképpen rétegben, hanem a helyek, illetve rétegek között mozoghatnak is, amely az úgynevezett átmeneti (transition) valószínűséggel fejezhető ki. Ez az átmeneti valószínűség ARNASON (1972, 1973), majd később BROWNIE *et al.* (1993) és SCHWARZ *et al.* (1993) munkái alapján matematikailag elsőrendű Markov folyamattal írható le. Ebben a folyamatban adott átmeneti valószínűség i és $i+1$ alkalom között, csak az i -ben feljegyzett állapottól függ. E feltételezés értelmében a következőképpen határozzuk meg a paramétereket, amelyek együttesen adják meg adott jelölt egyed megfogási valószínűségét adott strátumban és adott periódusban:

Φ_{rs}^i = annak a valószínűsége, hogy az állat, amely életben van r rétegben i időpontban, életben van s rétegben $i+1$ periódusban is.

p_i^s = annak a valószínűsége, hogy az a jelölt állat, amely életben van s rétegben i időpontban, visszafogják, vagy újra észlelik $i+1$ periódusban is.

Ebben az értelemben a Φ tehát mind a túlélési, mind az átmeneti valószínűséget kifejezi, amit szemléletesen a 17. ábra mutat.



17. ábra: Az élőhely szigeteken (rétegeken) és közöttük jellemző együttes túlélési és átmeneti valószínűség (Cooch & WHITE 2007 nyomán)

Az ábrán nyilakkal jelöltük a lehetséges átmeneteket a három élőhely sziget között, ahol tehát a Φ értékek mind a túlélés, mind a mozgás valószínűség jelentik. Multistate modellek lehetőséget adnak arra, hogy ezt a két értéket elkülönítsék egymástól. Először azonban érdemes megvizsgálni, hogy a három élőhely sziget esetén, hogy áll össze a fogástörténet és mire utalnak a hozzájuk kapcsolódó valószínűség értékek. A fogás történetet az eddigi CJS- vagy Pradel-modellek '1' és '0' változók sorával jelölték. A multistate modelleknél '1' helyett a réteg betűjelét adjuk meg, a '0' itt is megmarad, ami azt jelöli, hogy az adott egyed az adott periódusban nem fogtuk be. Az AAB0CA fogástörténeti példa a következőt jelenti: az adott egyed az 1. periódusban A területen fogtuk meg és megjelöltük, majd a 2.-ban A területen, 3.-ban B területen fogtuk vissza, a 4. mintavétel során nem került elő az egyed, míg az 5.-ben C területen, a 6.-ban ismét az A területen fogtuk meg. Ezek a fogástörténetek adják az alapot a paraméterbecsléshez, azaz a valószínűség számításához. Fontos észrevenni a kapcsolatot a forgástörténet és a valószínűség kifejezések között. Egyszerű példával, csak két állapotnál (A és B) az „AAB” kód a következőt fejezi ki. Az egyedet először A-ban fogták meg, utána megint ott és a harmadik alkalommal a B területen. Világos, hogy az egyed túlélte az első és a második periódus között és az A területen maradt. A 2-ból a 3-dik alkalomra is még élt, de közben átment A-ból B-be. Így az „AAB”-re vonatkozó valószínűségi kifejezés a következő lesz: $R_A \Phi^{AA} p^A \Phi^{AB} p^B$ (ebben a képletben nem indexeltük az alkalmakat – általában azonban ez fontos a multistate modellekben). Az indexelés hiánya azt jelenti, hogy a becsült valószínűség értékek nem különböznek egymástól.

Az együttes túlélés-mozgás becslés sok mindenre nem ad választ. Ilyen eset az, ha nem fizikai mozgásként fogjuk fel a rétegekben történő átmeneteket, hanem például a költő és nem költő állapot változásként. Már számos publikáció született az egyedek mortalitási szelekciójáról, amelyet a szaporodási állapot függvényeként jellemeztek (pl. szaporodási ráfordítás). Egy tipikus szaporodási ráfordítás vizsgálatnál tudni akarjuk, hogy (1) a túlélés függ-e a szaporodási állapottól és (2) ha az adott egyed túlél, az i periódusban megállapított szaporodási állapot meghatározó tényezője-e az $i+1$ periódusban jegyzett szaporodási állapotnak. Így el tudjuk választani a túlélést a mozgástól. A túlélés és a mozgás elválasztásához különleges feltételeket kell megadni. Ha

feltételezzük, hogy i periódusból $i+1$ periódusba a túlélés nem függ a stratumtól, amelyben az egyed az $i+1$ periódusban tartózkodik a képlet a következő:

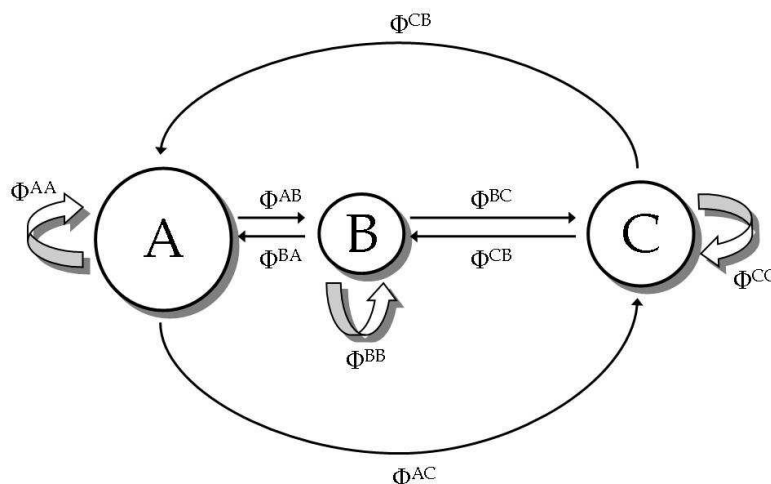
$$\Phi_i^{rs} = S_i^r \Psi_i^{rs}$$

ahol Ψ_i^{rs} a feltételes valószínűsége annak, hogy az állat i periódusban és r rétegben, $i+1$ periódusban s rétegben van, természetesen feltételezve, hogy életben van $i+1$ periódusban. A többállapotú modelleknél tehát itt alapvető lényeg, hogy elválasszuk a túlélést a mozgástól. Vegyük azt az esetet, hogy az egyed A rétegben van. Túlél i -ből $i+1$ periódusba S^A valószínűséggel csak azért, mert az A rétegben volt. Azután közvetlenül $i+1$ előtt vagy átmegy egy másik rétegbe, vagy ott marad Ψ^{Ax} valószínűséggel (ahol $x=A, B$, vagy C a fenti példánkból). Ha a függetlenségi feltétel érvényesül, akkor a sorrend (túlél és mozog, vagy mozog és túlél) önkényesen választható. Tehát, ha elfogadjuk ezeket a feltételezéseket, akkor az összesített túlélés/átmenet (transition) valószínűség megegyezik a túlélési rátával:

$$\sum_s \Phi_i^{rs} = S_i^r \text{ és } \sum_s \Psi_i^{rs} = 1$$

A multistrata modelleket először az MS-SURVIV program vitte a gyakorlatba, amely lehetőséget ad mindkét megközelítésre: a közös „mozgás és túlélés” valószínűség becslést (a csak mozgás - movement only modell), és az elkülönített „túlél majd mozog” valószínűség becslést (a csak mozgás - movement only modell S-M (Survive-Move) paraméterezéssel) (HINES 1994). A későbbiek során ezeket a modelleket a MARK programba is beépítették, amely multistata modelljeiben fejlesztették ki a túlélési és a mozgási valószínűség szétválasztását, illetve elkülönítését (COOCH & WHITE 2007). Az utóbbi években a többállapotú (multistate) fogás-visszafogás adatok elemzésére az M-SURGE nevű speciális programot fejlesztették ki (CHOQUET *et al.* 2006). Ebben ötvözték a korábbi programok, mint a SURGE (PRADEL & LEBRETON 1991), MS-SURVIV (HINES 1994), MARK (WHITE & BURNHAM 1999), POPAN (ARNASON & SCHWARZ 1999) képességeit és felhasználóbarát kezelő felülettel látták el. Így az M-SURGE a multistate modellek mellett jól használható a Cormack-Jolly-Seber (CJS) egyállapotú (single-state) modellek alkalmazására is.

A Mattyi-tó melletti mozaikos területen kijelölt három mintavételi területünk lehetővé tette, hogy az itt kapott adatainkat a többállapotú modellek (multistate) felhasználásával értékeljük. A három mintaterület mind a vegetáció minőségében, mind a mikrodomborzati adottságok különbsége alapján eltérő makro-élőhely foltokat jelentett. A multistate modellek alkalmasak a metapopulációs megközelítésű elemzésekre, amikor az egyes helyek, rétegek különböző méretű és minőségű, valamint egymástól különböző távolságokban található izolátumok, foltok, vagy szigetek. Ennek megfelelően néhány faktorról, amelyek potenciálisan befolyásolják a három paramétert, bonyolultabbá válnak a többállapotú modellek. Meg kell jegyeznünk, hogy a szigetek, vagy izolátumok egymástól feltehetően nem egyenlő távolságra helyezkednek el. A 18. ábrán „B” közelebb van „A”-hoz, mint „C”-hez. Másodszor a szigetek nem egyenlő méretűek: „A” a legnagyobb, majd „C” és „B” a legkisebb. Végül a szigetek között „minőségi” eltérés is van – ahol a „minőség” néhány fitnessz összetevőt befolyásoló tényezőt foglal magában. Az „A” sziget a legjobb minőségű, míg a „C” és „B” sziget minősége egyforma. A szigetek vagy izolátumok között minden irányú átmenet lehetséges. Ebben a megközelítésben az első kérdés, hogy van-e különbség a túlélés, mozgási vagy a visszafogási valószínűségben a három élőhely izolátum között. Míg a további kérdés, hogy a különbségek korrelálnak-e a szigetek vagy izolátumok elhelyezkedésével, méretével vagy minőségével (18. ábra).



18. ábra: Az élőhely szigetek (rétegek) minőségének, méretének és távolságának hatása (COOCH & WHITE 2007 nyomán)

8. táblázat: A MARK által létrehozható multistate modellek csoportosítása

Modell	A modellek tartalmi leírása
$\Phi_{(g)} P_{(g)} \Psi_{(g)}$	általános modell – mindhárom paraméter csoport- és időfüggő
$\Phi_{(.)} P_{(g)} \Psi_{(g)}$	állandó túlélés – csoportok között különbség van a visszafogásban és a mozgásban
$\Phi_{(g)} P_{(.)} \Psi_{(g)}$	állandó visszafogás – csoportok között különbség a túlélésben és a mozgásban
$\Phi_{(g)} P_{(g)} \Psi_{(.)}$	állandó mozgás (szigetek között egyenlő) – csoportok között különbség a visszafogásban és a túlélésben
$\Phi_{\text{quality (minőség)}} P_{(g)} \Psi_{(g)}$	a túlélés a sziget minőség függvényében korlátozott – csoportok között különbség a visszafogásban és a mozgásban
$\Phi_{(g)} P_{\text{size (méret)}} \Psi_{(g)}$	a visszafogás a sziget méretének függvényében korlátozott – csoportok között különbség a túlélésben és a visszafogásban
$\Phi_{(g)} P_{(g)} \Psi_{\text{distance (távolság)}}$	a szigetek közötti mozgás a szigetek közötti távolság függvényében – csoportok között különbség a túlélésben és a visszafogásban
$\Phi_{(.)} P_{\text{size (méret)}} \Psi_{(t) \text{ distance (távolság)}}$	a visszafogás a sziget méretének függvényében korlátozott, a mozgás a szigetek közötti távolság függvénye – állandó túlélés
$\Phi_{\text{quality (minőség)}} P_{\text{size (méret)}} \Psi_{\text{distance (távolság)}}$	a túlélés a sziget minőség függvényében, a visszafogás a sziget méretének függvényében, a mozgás a szigetek közötti távolság függvényében korlátozott.

Φ : túlélési ráta

p : visszafogási valószínűség

ψ : mozgási valószínűség

t : a becsült paraméterek időben változnak

(.): nincs időfüggés

Az utóbbi kérdés vizsgálatához a többállapotú modelleknél is korlátozó (constrain) faktorokat kell beépítenünk a modell Paraméter Index Mátrix megváltoztatásával. Ebben az esetben azonban ez a mátrix sokkal nagyobb és bonyolultabb, de ezt elsősorban nem a felépítés, hanem a sokkal több paraméter okozza. A metapopulációs megközelítésű többállapotú modellek létrehozása során feltételezhetjük, hogy a szigetek, izolátumok minősége befolyásolhatja a túlélést. Továbbá a szigetek közötti távolság és a szigetek mérete befolyásolhatja a mozgási arányokat. Természetesen azt is feltételezhetjük, hogy a sűrűségfüggés bevonásával a szigetek mérete mind a túlélésre, mind a mozgásra hatással van. Ezek a tényezők vagy egyenként, vagy együttesen hatnak és valós adatok

esetében jellemzőek. A fentieknek megfelelően a lehetséges modellek csoportosítását a 8. táblázat tartalmazza.

A földi pocok Mattyi-tó menti állományát a három különböző foltösszetételű területet reprezentáló mintakvadrát (A, B, C) alkalmazásával 1998-2003 között követtük nyomon. A pocokfélék populációi azonban 2003-ban jelentős mértékű sűrűség összeomlást mutattak, melynek következtében a kevés fogási adat nem értékelhető. Ennek megfelelően a földi pocok 1998-2002 közötti adatai használtuk fel az elemzésekhez, amely az 5 éjszakai csapdázási periódus és a csapdák mennyisége alapján 38115 csapdaéjszaka adatainak feldolgozását jelentette. Elsőként a faj három kijelölt mintaterületen kapott fogási paramétereit elemeztük (a fogások teljes száma, visszafogások szám, ismert egyedek száma). Az 5 év adatai alapján a mintaterületek összehasonlításában Wilcoxon-féle páros teszttel elemeztük a földi pocok fogási paramétereit. A faj kvadrátokban tapasztalt eltérő előfordulását függetlenségpróbával is teszteltük.

Először a földi pocok mikro-élőhely preferenciáját vizsgáltuk, amit a 1998-2002-ig tartó csapdázási intervallumok adataiból számítottuk. A mikro-élőhely folt használat kiértékelésénél első lépésként azt teszteltük, hogy a foltméret meghatározza-e a foltokban kapott fogás arányát, vagy a folt valamilyen más minőségbeli különbsége játszik szerepet a folt használatában. Így a foltméretek eloszlására, mint elméleti eloszlási arányra illesztettük a foltokban kapott fogási arányok eloszlását. A χ^2 -próba null-hipotézise tehát az volt, hogy a földi pocok foltokra eső fogási arányát, azaz folthasználatát nem a folt mérete határozza meg, tehát a foltméretek és a foltonkénti fogási arányok eloszlása nem homogén. Második lépésben ismerve a kvadrátok foltjainak összterülethez viszonyított arányát, a mikro-élőhely preferenciát az Ivlev-index felhasználásával vizsgáltuk tovább, amely értékének szignifikanciáját Bonferroni-féle α -teszttel vizsgáltuk meg.

Mivel mindhárom területen belül magasabb és mélyebb területrészek találhatók, így mindegyik foltkategória esetében elkülönítettük a folt területének magas, illetve alacsony térszintjét, amit a csapdapontok kvadrátonkénti magassági értékeinek mediánjához viszonyítva kaptunk meg. A magassági pontokat a földmérésnél használt teodolittal mértük meg. Az így kapott relatív magassági érték arányos a talajvíztől való távolsággal. Először ebben a megközelítésben is a magas és a mély területek aránya, valamint az itt kapott fogási értékek arányának illesztésvizsgálatát végeztük el. Az Ivlev-féle preferencia számítását így a magas és a mély térszint alapján is elvégeztük.

A többállapotú modellek alkalmazása előtt a mintaterületek (A-, B- és C-kvadrát) használatát értékeltük. Ehhez azokat az egyedeket használtuk fel, amelyek több mint kétszer kerültek megfogásra. A terület használat vonatkozásában a visszafogási adatok alapján elsőként meghatároztuk, hogy a földi pocok milyen százalékos arányban használta az egyik, egyszerre kettő vagy mindhárom mintaterületet. A B- és C-, valamint az A- és C-kvadrát között fekvő földút ugyan nem jelent mozgási akadályt a kisemlősök számára, de megszakítja az összefüggő vegetációborítást, feldarabolja az élőhelyet, így a kvadrátok közötti feltételezett átmozgások alapján modellezhető a három mintavételi terület, mint elkülönülő élőhely egység között a földi pocok populáció túlélési, fogási és a kvadrátok közötti mozgási valószínűsége.

Annak eldöntése, hogy melyik év fogás-visszafogás adatai alkalmasak a többállapotú modellek alkalmazásával történő túlélés becsléshez és modellezéshez, a csapdázás ráfordítás és a fenti területhasználati elemzése alapján történt. Ennek megfelelően a multistate modellekkel történő elemzéshez a 2002-es adatok bizonyultak legmegfelelőbbnek. Esetünkben a Mattyi-tó menti mozaikos területen a földi pocok vizsgálata során az első lépésben a három kvadrát tekinthető a három „rétegenek”, vagy „izolátumnak”, amely megközelítésben tehát alapvető kérdésként merül fel, hogy van-e különbség a túlélés, a mozgás arányában, vagy a visszafogási rátában a három különböző élőhely között.

A túlélés becslés és modellezés másik részében az egyes mintaterületeken belüli mikro-élőhely foltok közötti túlélés és mozgási valószínűség modellezését végeztük el. A fogási paraméterek alapján ebben a léptékben is 2002-es adatokat használtuk fel és a C-mintaterület három foltjában (E: Egyszikű, G: Galium, S: Solidago) történő jelenlét alapján készítettük el

multistate modellek input mátrixát. A mintakvadrátokkal reprezentált élőhely-együttesen belüli mikrohabitatok vonatkozásában célszerű volt a három legjobban használt folt alapján végezni a modellezést, mert az időfüggés feltételezése vagy állandósága mellett, minimum három folt esetén kevesebb a mozgások variációja, ami meglehetősen csökkenti a modellek paramétereinek számát.

Mind a területek közötti, mind finomabb térleptékben a területeken belüli foltok közötti túlélés modellezéshez a MARK programot használtuk (COOCH & WHITE 2007). A modellépítést követően a modellszelekciós eljárást a CJS alapmodellekből indítottuk el, ahol a „multistate” modellek esetén a „rétegek, vagy helyek”, esetünkben a kijelölt mintavételi területeken becsült túlélés, fogási valószínűség, valamint a területek közötti mozgási valószínűség különbözik és időben is változik. Majd redukáltuk ezeket az alapmodelleket és az AIC-értékek, valamint az LR-tesztek alapján végzetük a modellszelekciót (LEBRETON *et al.* 1992). A további kérdések elemzéséhez, miszerint a különbségek korrelálnak-e a „rétegek” elhelyezkedésével, méretével, vagy minőségével, a MARK fenti modellszelekciós eljárása alapján kiválasztott modellt vettük alapul. A feltett ökológiai kérdéseknek megfelelően erre a modellre építve korlátozó tényezőös modelleket hoztunk létre. Az elemzés során több modellt futattunk le, de a biológiailag értelmezhető legfontosabb és egyben egymásba ágyazott (nested) modelljeinek hierarchiáját adtuk meg. A modell hierarchia felépítésében minden esetben az egyszerűsítés, vagyis az általános, globális modellből származtatott egyszerűbb modelleket követtük, amely hierarchiában az egymásból átalakított modellek egyben beágyazottak (nested) is voltak.

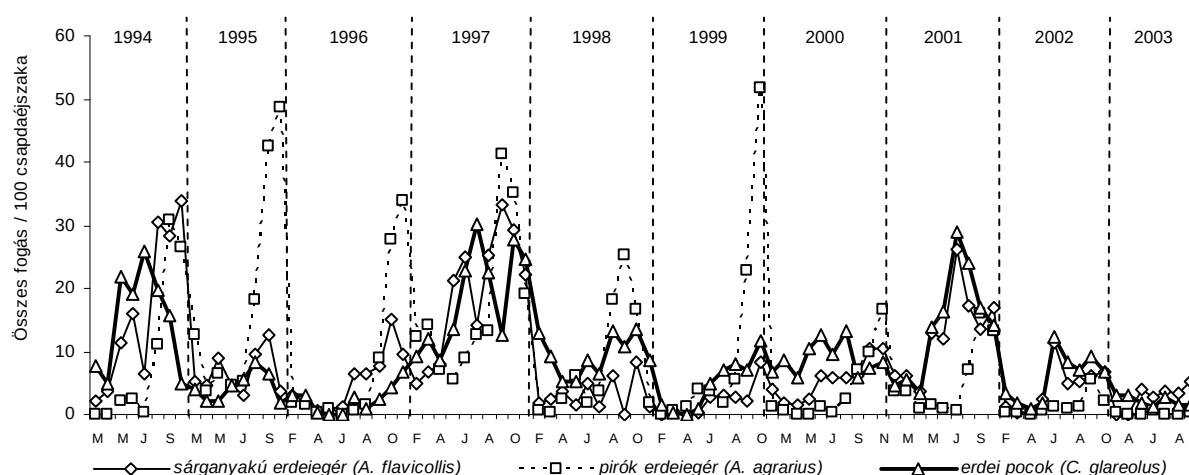
5. Eredmények

5.1 Populációdinamika és demográfiai változások

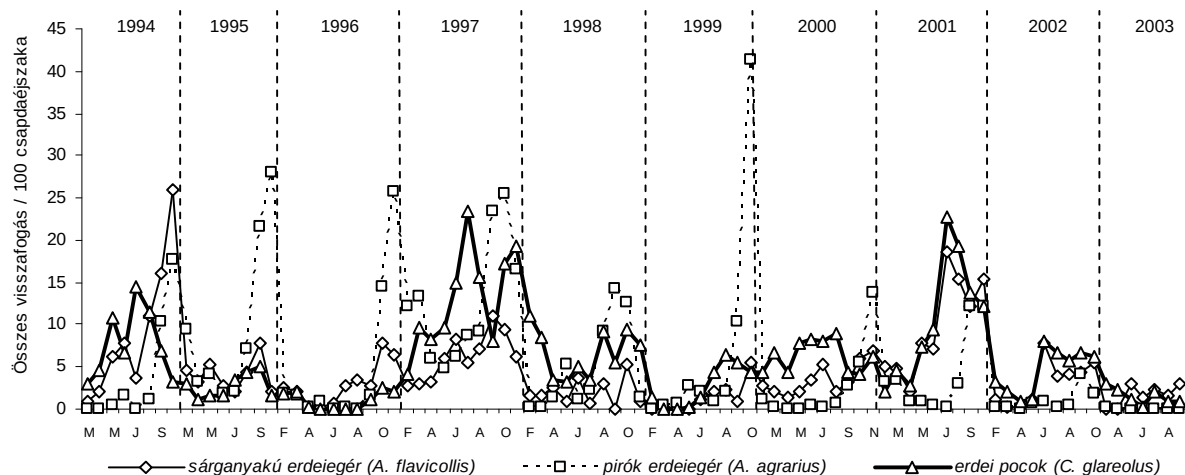
5.1.1 A Bükkháti-erdő domináns kisméltós fajainak 10 éves populációdinamikai elemzése

A mintavételi területen kimutatott három gyakori faj populációdinamikai értékelésében elsőként az 1 ha-os területre kapott fogási alapértékeket, mint összes megfogások, valamint összes visszafogások számának időbeli változását ábrázoltuk. A fogások számában jól látható a tömegesség éven belüli változása. Több évben megfigyelhető, hogy kettős fogásmaximum volt, a populációdinamikai változás bimodális. A pirok erdeigér esetén három évben volt fogási maximum (1995, 1997, 1999). Az éven belüli kettős csúcs inkább a sárganyakú erdeigér és ritkábban az erdei pocok populációnál volt megfigyelhető. Pirok erdeigér egyedeket 1999 után már nem tudtuk a korábbi évekhez hasonló mértékben megfogni és az állomány 2001-től bekövetkezett csökkenése a fogások számában jól tükröződik (19. ábra).

A fogás-jelölés-visszafogás módszerében az egyik legfontosabb probléma a fogási valószínűség alakulása, illetve a jelölt egyedek visszafogásának eredményessége. Ez nagyon fontos abban az esetben, ha a fogástörténeti adatokat a populációk paramétereinek becslésére kívánjuk felhasználni. Az adatbázis SQL-lekérdezései alapján a visszafogások számát adott hónapra vetítve, annak 10 éves változását is nyomon tudtuk követni (20. ábra). A fogások sikerességét jelzi, hogy nemcsak a pirok erdeigér fogási maximumainál voltak magasabb visszafogási értékeink, hanem az első négy évben a sárganyakú erdeigér esetében magasabb visszafogási csúcsokat kaptunk. 2000-től az erdei pocok visszafogásai voltak eredményesek, ami 2001-ben tetőzött, így e pocokfaj vonatkozásában két évben, 1997-ben és 2001-ben volt a legnagyobb visszafogási értékünk. Ezt az eredményt azért emeljük ki, mert nyáron következett be, a másik két koegzisztens egérfaj őszi létszámmaximumának kialakulása előtt. A visszafogások tekintetében 2002-2003-ban a pirok erdeigér visszafogási aránya teljesen visszaesett, az állomány csökkenésével a fogás-visszafogás eredményessége kisebb hatásfokú volt, mint a másik két populáció esetén. A monitorozás legutolsó évében az erdei pocok és a sárganyakú erdeigér visszafogási értékei is drasztikusan lecsökkentek, ami jól mutatta, hogy a 10 éves vizsgálat alatt 2003-ban volt a leggyengébb fogási eredményesség.

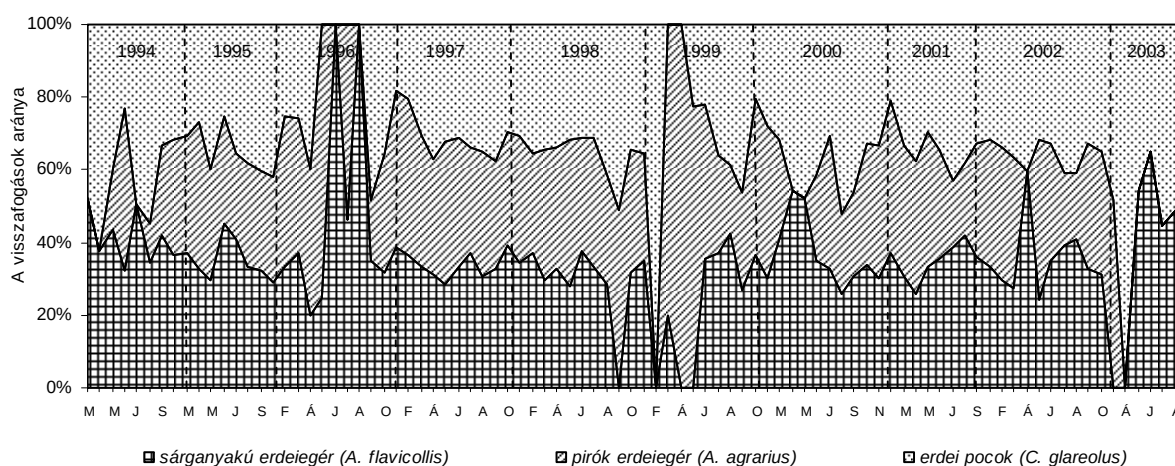


19. ábra: A három populáció havi összes fogásszám értékeinek éves változása (1994-2003)



20. ábra: A három populáció havi összes visszafogásainak éves változása (1994-2003)

A 10 éves intervallumnak megfelelően a három kiemelt populáció visszafogási értékeinek összegéhez viszonyított visszafogási arányokat is ábrázoltuk (21. ábra). A visszafogási sikerességet reprezentáló arányok egyes időszakokban kiegyenlítettek voltak, de amikor az egyik populáció jelentős mértékű létszámkiugrást produkált, akkor ennek a fajnak a visszafogási aránya lényegesen megnőtt a másik két populációhoz viszonyítva. Ezt tapasztaltuk pl. 1996-ban a sárganyakú erdeieger, vagy 1998 augusztusában és 1999 tavaszán az erdei pocok esetén. Voltak hónapok, amikor a pirók erdeieger egyedeket egyáltalán nem fogtuk vissza, ami már utalt e faj sajátos populációdinamikájára. Külföldi és korábbi saját vizsgálatainkból is ismert, hogy ez a faj tavasszal és nyár elején nagyon minimális sűrűséggel fordul elő az élőhelyeken, majd nagyon gyors, hirtelen létszámkiugrássra képes. Nyár közepétől az őszi hónapokig magas őszi létszámcúscot tudott elérni, majd a következő év elejére ismét összeomlott a populáció létszáma. A 21. ábrán a ferde vonalkázott területtel ábrázolt pirók erdeieger visszafogások hiánya tehát jól mutatta a fent említett összeomlások időpontjait.



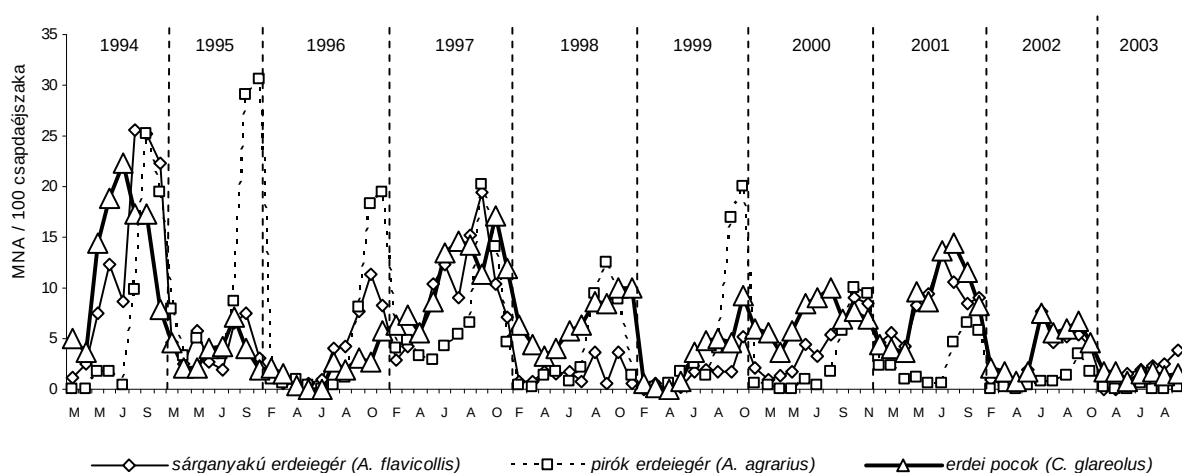
21. ábra: A három populáció egymáshoz viszonyított visszafogási arányának éves változása (1994-2003)

9. táblázat: A három domináns populáció 10 éves MNA-, fogás-, és visszafogás-indexeinek statisztikai összehasonlítása Spearman-féle rangkorreláció alapján

Fajok	MNA-index		Fogásszám-index		Visszafogás-index	
	Spearman-R	P	Spearman-R	P	Spearman-R	P
AAG vs. AFL	0.601	< 0.01	0.584	< 0.01	0.492	< 0.01
AAG vs. CGL	0.504	< 0.01	0.407	< 0.01	0.318	< 0.01
AFL vs. CGL	0.697	< 0.01	0.644	< 0.01	0.585	< 0.01

Az MNA, valamint a fogások- és visszafogások értékeinek 100 csapdaéjszakára standardizált értékeit a fajpárok vonatkozásában rangkorrelációs teszttel elemeztük. A 10 éves változás alapján mindkét paraméternél pozitív rangkorrelációt kaptunk a fajok között, ami mutatta, hogy hosszú távon a populációs index értékei korrelálnak (9. táblázat). Ez azt jelenti, hogy a vizsgált populációk az éveken belüli eltérő populációdinamikai mintázat ellenére a források és környezeti faktorok változására 10 éves időintervallum alapján hasonló választ adnak.

Az irodalmi áttekintésben kitértünk arra, hogy a kisemlősök populációinak időbeli változásában az egyik legfontosabb kérdés a ciklikusság megléte, vagy hiánya. Ennek vizsgálatában az MNA 100 csapdaéjszakára számított standardizált értékeit vettük alapul. Az MNA a Manly-Parr-féle fogásnaptár elve alapján a fogás-visszafogás mátrixokból nyerhető fontos populációs index, mivel egy adott i -edik mintavételi periódusban azok az egyedek is beszámíthatók a létszám összesítésébe, melyeket ekkor nem, de előtte és utána valamelyik mintavétel során megfogtuk. Az adott periódus előtti és utáni megfogása feltételezi, hogy az adott egyed az i -edik periódusban is jelen volt a mintavételi területen vizsgált populációban. Elsőként tehát az MNA értékek éves változását mutatjuk be, ahol a korábbi két fogási paraméterhez hasonlóan grafikusán látható a populációk szezonális és éves dinamikája. Az MNA kapcsán említésre méltó a pírók erdeiegér három kiugró, a másik kettő, vele együtt élő populációtól eltérő csúcsa (1995, 1996, 1999). Az MNA változásában látható, hogy 1994 és 1997 volt az a két év, amikor a három populációnál hasonló mértékű őszi maximum alakult ki.



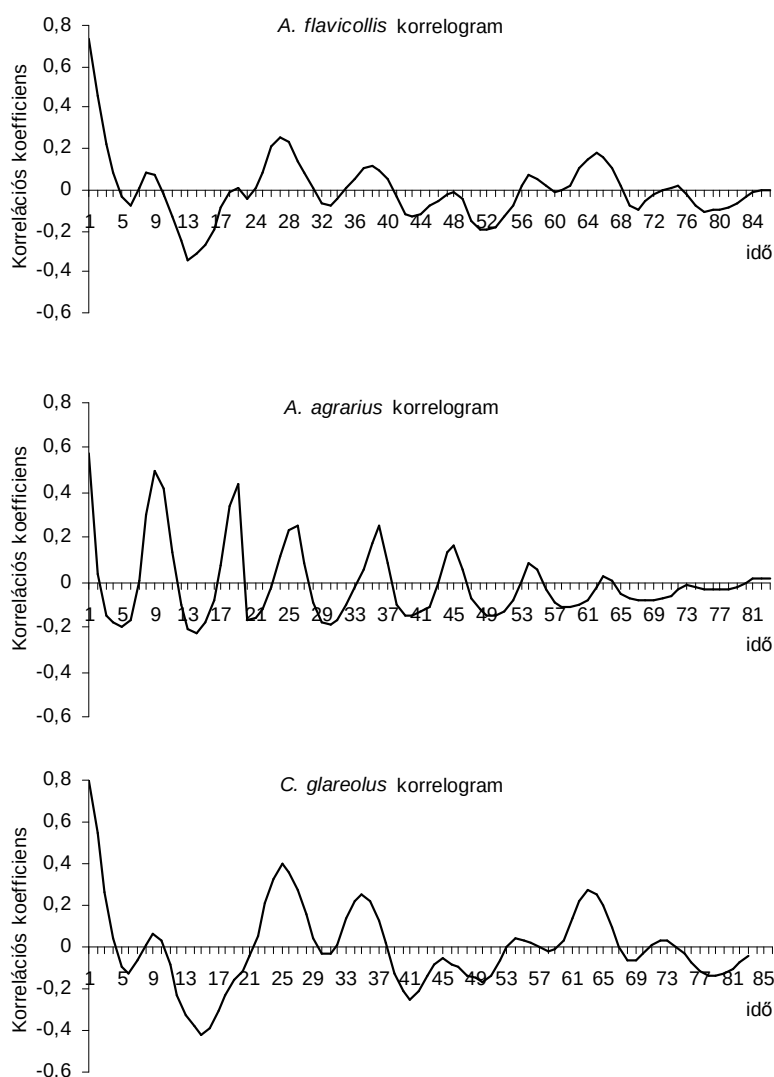
22. ábra: A három populáció standardizált MNA értékeinek éves változása (1994-2003)

Az erdei pocok esetén ez a maximum 1994-ben előbb következett be, ekkor inkább egy nyár végi csúcs jellemezte, míg 1997-ben egy korábbi nyári maximum mellett egy következő októberi magasabb létszámcúcs is megfigyelhető volt. A tíz év közül 1997 emelkedik ki, ahol

részletesebben elemezve az éven belüli változást látható, hogy mindhárom populáció már a tavaszi és a nyári hónapokban magasabb sűrűség értékekkel volt jelen a területen. Főként a sárganyakú erdeiegér és az erdei pocok populációnál volt magasabb a létszám. Ettől a pirók erdeiegér létszámváltozása eltért, amely sajátos népességváltozást korábbi tanulmányok is kimutattak. A faj az év során később kezdte meg a gyors létszámnövekedését, viszont ezután ősszel magas létszámcúcsot ért el. Ez a növekedés nagyon hirtelen következett be, augusztustól szeptember végéig egy hónap alatt kialakult a létszámmaximum. A másik két populációnak két létszámcúcsa volt, az első kisebb nyáron, míg a második nagyobb ősszel, tehát ebben az évben mindkét populációnál tapasztaltuk a bimodális demográfiai hullámot. 1998 tavaszára mindhárom populáció létszáma jelentősen visszaesett, különösen nagy volt ez az összeomlás a pirók erdeiegérnél. Augusztusig csak az erdei pocok volt nagyobb denzitással jelen, a sárganyakú erdeiegér létszáma jelentős ingadozásokat mutatott és őszre sem tudott elérni nagyobb demográfiai csúcsot.

Ez az ingadozás feltehetően az erdei pocok populációval szemben fennálló kompetíció következménye volt, bár fel kell tennünk azt a kérdést is, hogy a denzitás visszaesésében lehetett-e szerepe a populáción belül jelentkező valamilyen betegségnek és így a létszám visszaesését a betegség következtében kialakuló mortalitás okozta. A predációs nyomás lehetőségét azért tartjuk kevésbé valószínűnek, mert a erdei pocok stabilitása ezt nem erősíti meg, mivel irodalmi adatokból ismert, hogy a pockok menekülési stratégiája rosszabb hatásfokú, mint az ügyesebb, gyorsabb mozgású egereké. A pirók erdeiegér ebben az évben is kiugró őszi denzitás csúccsal volt jellemezhető, amelynek értéke az előző évihez képest viszont alulmaradt. 1999 elején ismét jelentős népesség visszaesést tapasztaltunk, amely még drasztikusabb volt, mint az 1998-as. Tehát a két *Apodemus* faj vonatkozásában a sűrűség csökkenésének tendenciája tovább folytatódott, amelynek eredménye 1999-re jelentős mértékűvé vált. Az erdei pocok ismét magasabb sűrűségű volt, mint a vele kompetícióban álló sárganyakú erdeiegér. A pirók erdeiegér populációnál ebben az évben az 1997-eshez hasonló őszi létszámcúcs jelentkezett, amely érték a erdei pocok őszi maximumát is jelentősen meghaladta. 2000-ben az erdei pocok inkább a nyári hónapokban volt jelen magasabb denzitás értékekkel, azonban ebben az évben ismét fokozatosan emelkedett a terület sárganyakú erdeiegér létszáma, így az előző faj őszi csúcsa kisebb értékű volt.

A pirók erdeiegér ismét a populációjára jellemző létszámváltozást mutatta, a tavaszi, kora nyári kisebb denzitást gyors létszámnövekedés követett, de ez nem volt olyan jelentős mértékű, mint a korábbi években. Ennek egyik oka feltehetően a másik két, de főként az erdei pocok populációjának stabilizálódása a mintaterületen. Ez utóbbi jelenség tehát az 1998-2000-es időszakra tehető, azonban az külön vizsgálendő kérdés, hogy ezt valóban a másik két, de elsősorban az sárganyakú erdeiegér, mint kompetitor populáció denzitásának visszaszorulása okozta. Természetesen ez a kérdés fordítva is feltehető, vagyis az sárganyakú erdeiegér 1998-1999-es létszámcsökkenésének, valamint az 1998-ban tapasztalt meglehetősen gyakori, szinte hónapról-hónapra történő létszámingadozásának oka a másik két populáció korlátozó hatása (22. ábra). Itt főként a nagy egyedszámmal megjelenő pirók erdeiegér szétterjedésére gondolunk, amely faj a szétterjedése folytán elsősorban a terület- és bűvőhelyhasználat kompetitoraként jelenik meg. Ez a hatás lehet olyan erős, hogy a lecsökkent sűrűségű sárganyakú erdeiegér populáció egyedeit kiszorította a területről. Természetesen ezeket a feltételezéseket legfeljebb kísérletes csapdázással lehetne ellenőrizni, de a kompetíció vizsgálatára irányuló kísérletes terepi csapdázásokat is számos kritika érte és eredményeit fenntartásokkal fogadták. 2000-től 2002-ig a erdei pocok és a sárganyakú erdeiegér dominanciáját tapasztaltuk és fontos megemlítenünk, hogy a létszámváltozásuk trendje, a görbék lefutása ebben az időszakban szinte teljesen azonos a két fajnál. 2001 ősze után a pirók erdeiegér állománya jelentősen megfogyatkozott, 2003-ban már csak néhány egyedet fogtunk meg, és visszafogásaink sem voltak. A gyenge fogási eredményességről már a fentebb elemzett két paraméter (fogások és visszafogások száma) kapcsán említést tettünk, ami az MNA 2001-2003-as változásában is tükröződik (22. ábra).



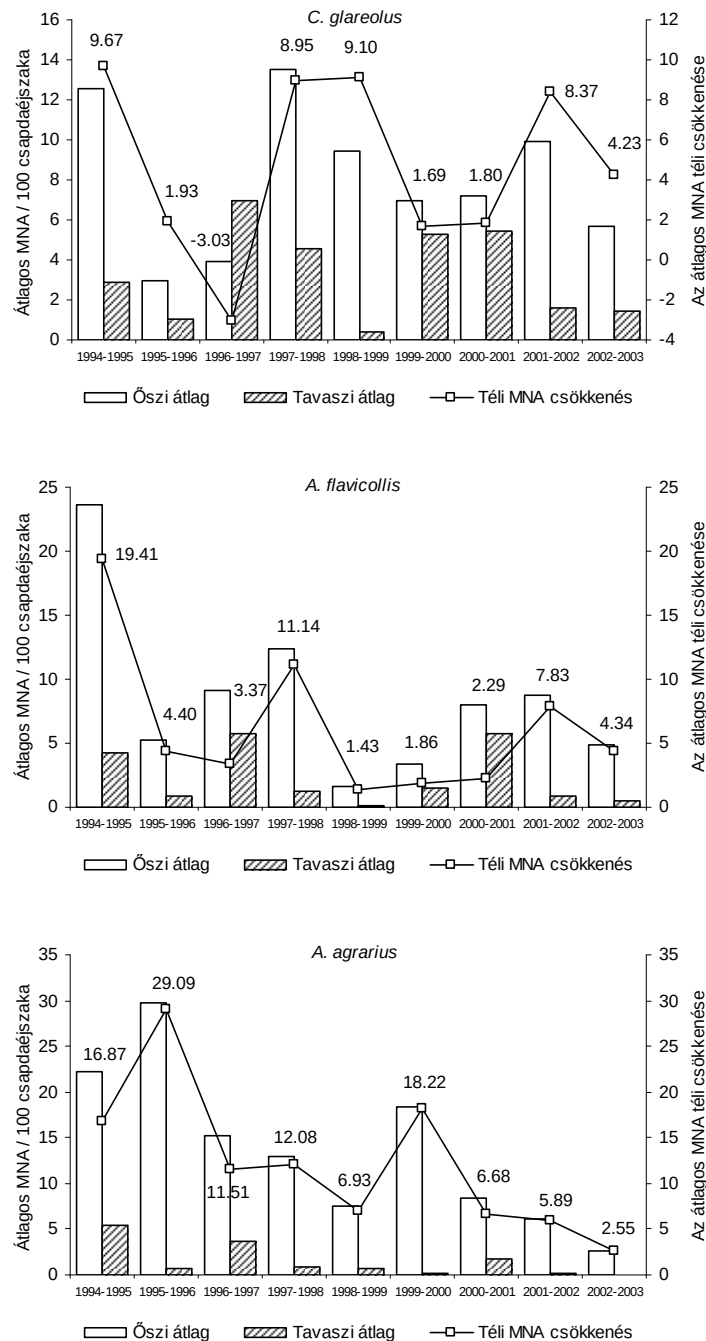
23. ábra: A három karakter populáció havi MNA értékei alapján számított korrelogramjai

Az autokorrelációs vizsgálatokhoz az MNA standardizált értékeit használtuk fel. Mindhárom faj esetén kapott korrelációs együttartók szignifikánsak voltak, melyek időbeli ábrázolásával értékeltük a populációk ciklikusságának kérdését. A erdei pocok esetén nem kaptunk teljesen szabályos oszcillációt, de a görbén megjelenő maximumok nagyjából hároméves létszámcsúcsok megjelenését mutatták, ami megegyező eredménynek tekinthető a fajról szerzett korábbi vizsgálatok eredményeivel (23. ábra).

Az autokorrelációs vizsgálat a sárganyakú erdei egér esetén is hasonló eredményt adott, mint az erdei pocoknál, a kissé szabálytalan oszcilláció ennél a populációnál is 2-3 éves kváziciklikusság meglétére utalt (23. ábra). A piros erdei egér populációnál viszont a vizsgálati periódus nagy részében szabályos oszcilláció jelentkezett a korrelogramon, ahol az oszcilláció folyamatosan lecsengett és az utolsó két évben vált szabálytalanná. Ez a vizsgálat nagyban megerősítette a populációról szerzett korábbi ismerteket, miszerint a faj éves ciklusokat produkál, az őszi létszámmaximum kialakulását követő tavaszi összeomlás után a populáció népessége egy újabb ciklus szerint változik, melynek csúcsa ismét az adott év őszére alakul ki (23. ábra).

A havonta kapott MNA adatok lehetővé tették, hogy kiszámítsuk az őszi és tavaszi átlagos létszámot, majd ezen átlagok mellett a két szezonális időszak különbségeit is értékeljük. A populációk vonatkozásában informatív egy adott év utolsó és a következő év első mintavételi

periódusán kapott MNA-érték különbsége. Ez a változás a téli túlélésről, az áttelelt állomány helyzetéről ad képet anélkül, hogy a túlélésre vonatkozó becsléseket végeznénk. Az erdei pocok esetén négy téli időszagnál kaptunk jelentős mértékű csökkenést, melyek közül a 1994-1995 és az 1998-1999 közötti volt a legnagyobb. Ezek a nagyobb mértékű létszámfogyások nagyrészt egybeestek a kemény telekkel, amikor hosszan tartó hideg volt, de nem feltétlen a hó borítás okozta a nagyobb mortalitást.

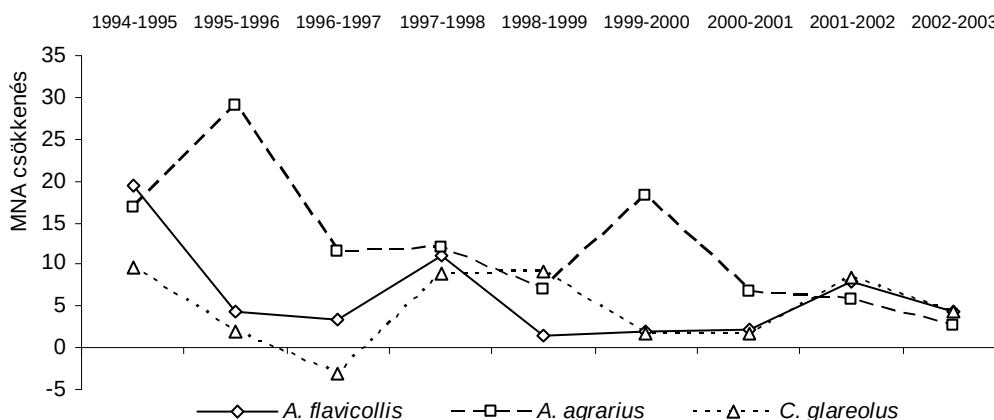


24. ábra: A három populáció átlagos őszi és tavaszi, valamint a téli létszámcsökkenésének értékei 1994-2003 között

Ki kell emelnünk egy rendhagyó periódust, amikor a számított különbségre negatív értéket kaptunk, tehát nem téli létszámfogyásról, hanem a létszám gyarapodásáról beszélhetünk, amit 1996-1997 között regisztráltunk (24. ábra). A sárganyakú erdeieger esetén is több periódusban

kaptunk nagyobb téli csökkenést, de ezek az időpontok nem estek mindig egybe az erdei pocoknál kapott nagyobb különbségekkel. Ebből is látszik, hogy a két populációnál ugyanazon környezetben, illetve időjárási körülmények mellett eltérő a téli túlélés sikeressége. Voltak olyan periódusok, ahol sokkal kisebb volt az őszi és a tavaszi létszám különbsége, de nem volt olyan eset, amikor a tavaszi induló létszám meghaladta volna az előző ősszel regisztrált átlagos MNA értéket (24. ábra).

A pirók erdeiegér esetében a legjelentősebb az őszi létszámmaximum utáni tavaszi összeomlás, amely nagymértékű létszámcsökkenés mind a tíz évben kimutatható volt. Az őszi és a tavaszi átlagos létszám legnagyobb különbségét 1995-1996 között mutattunk ki. Ez a nagymértékű demográfia visszaesés nemcsak a hosszú, kemény telekkel hozható összefüggésbe, hanem a populáció sajátos éves létszámdinamikájával, amit az autokorrelációs számítások is kimutattak. A pirók erdeiegér gyors őszi demográfiai maximumának kialakulását ugyanilyen látványos összeomlás követte. Voltak áttelelő egyedek, amelyeket a következő év első mintavételénél visszafogtunk, majd ezek is eltűntek a tavaszi hónapokban és csak a nyár közepétől emelkedett ismét a populáció létszáma. A három populáció őszi és tavaszi átlagos létszámának különbségét együtt ábrázolva megállapítható, hogy a sárganyakú erdeiegér és az erdei pocok értékei között nincs nagy különbség, a görbék lefutásai az 1998-1999 közötti telet leszámítva teljesen megegyeznek, még akkor is, ha figyelembe vesszük, hogy az erdei pocok populációjánál 1997-ben magasabb tavaszi létszám volt, mint az azt megelőző ősszel (25. ábra). A különbségek értékeit Wilcoxon-féle páros teszttel összehasonlítva – amennyiben valamennyi téli periódust beszámítjuk az értékelésbe – a legnagyobb különbséget a pirók erdeiegér és az erdei pocok között kaptuk ($z = 1.95$, $P = 0.0506$), ahol a számított érték az 5 %-os hibahatár közelében van. A fajok másik két párosításánál a különbségek egyértelműen nem voltak szignifikánsak.

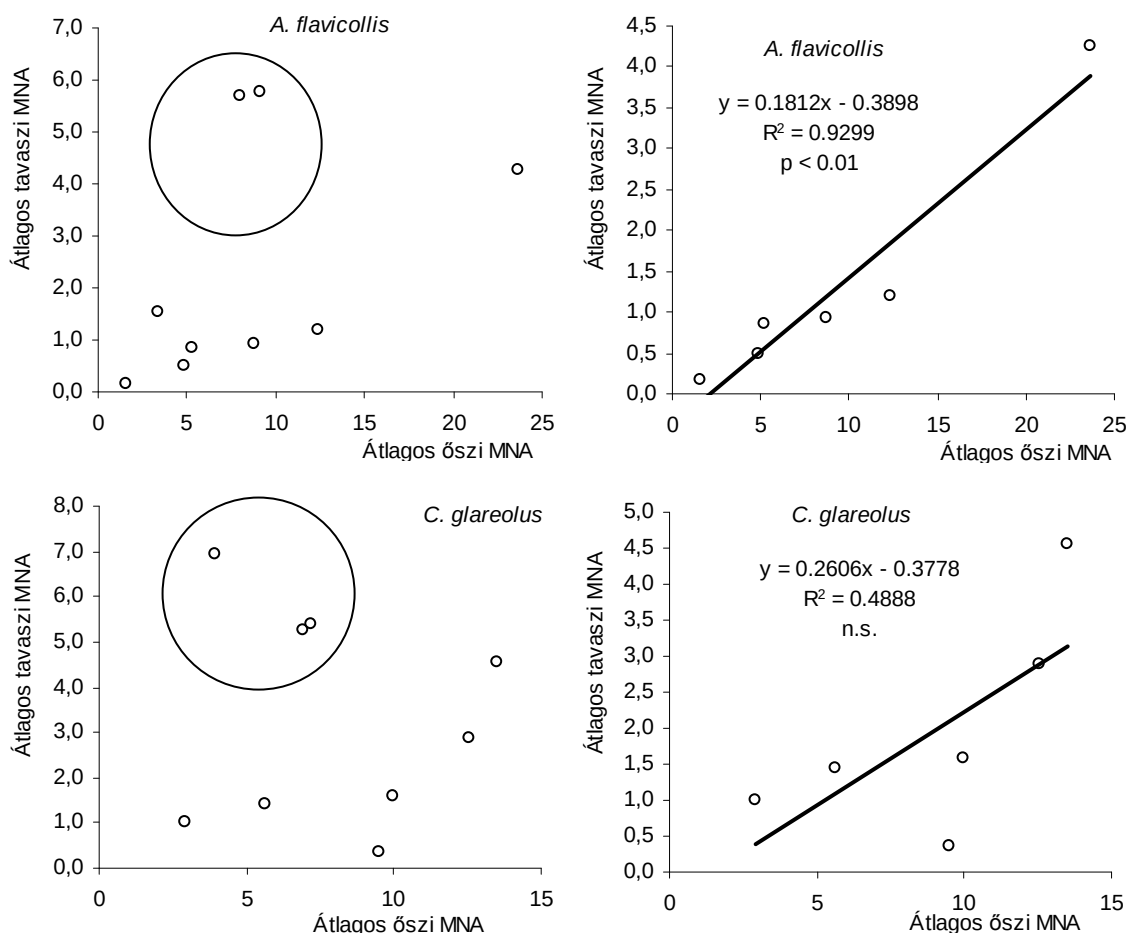


25. ábra: A három populáció téli MNA csökkenésének egymásra vetített változása 1994-2003 közötti téli időszakokban

A fenti elemzésekből láttuk azt, hogy a pirók erdeiegér létszáma az utolsó három évben teljesen visszaesett, a faj alárendelt szerepet kapott a gyakori fajok együttesében. Ennek megfelelően úgy végeztük el a tesztet, hogy a két utolsó téli időszakot kivettük a számításokból. Ebben az esetben a pirók erdeiegér létszámcsökkenése szignifikánsan különbözött a másik két populáció értékeitől ($z = 2.03 - 2.2$, $P < 0.05$), míg a sárganyakú erdeiegér és az erdei pocok értékei a 7 periódus alapján sem különböztek szignifikánsan ($z = 1.35$, n.s.).

Feltételeztük, hogy az őszi létszámok meghatározóak a tavaszi, vagyis a szaporodási ciklust beindító létszámokra vonatkozóan. Ennek alapján az őszi létszámok függvényében felvett tavaszi létszámok összefüggés-vizsgálatánál a pirók erdeiegér esetén kaptuk a pontok legnagyobb szórását. Ez is alátámasztja, hogy a magas őszi denzitás utáni összeomlás miatt nincs meghatározó szerepe az őszi sűrűség maximumnak. A másik két fajnál csak néhány pont különült el (bekarikázva jeleztük az ábrán), amelyek azoknak a rendhagyó éveknél köszönhető, amikor a

kedvező őszi időjárás, vagy az enyhébb telek miatt a késő őszi, esetleg a téli időszakra is jellemző volt a szaporodás. Ha ezeket a pontokat, illetve rendhagyó éveket kivettük a számításból, akkor a sárganyakú erdeieger esetében kaptuk meg a várt lineáris összefüggést, vagyis az őszi létszámok meghatározták a populáció tavaszi sűrűségét ($r = 0.96$, $P < 0.01$) (26. ábra).



26. ábra: Az őszi és a tavaszi átlagos MNA között összefüggés-vizsgálatok

5.1.2 A Pollock-féle kombinált (robosztus) módszer felhasználása a létszámbecslésben

A három vizsgált domináns rágcsáló populáció több éven keresztül történő létszám ingadozását már értékeltük a „minimum ismert egyedszámok” (MNA) alapján (lásd 5.1.1. fejezet). Láttuk, hogy a sárganyakú erdeieger populáció létszámváltozása egy adott éven belül általában két csúcst adott, egy nyárit és egy őszi. Az erdei pocok demográfiai változása az előző fajhoz hasonló volt, de a csúcsok időbeli eltérést mutattak, míg a pirók erdeieger populáció sajátos nyárvégi, őszi gyors létszámkiugrásokat produkált. A nyílt és zárt populációbecslő módszer használata alapján elemzést kívánó probléma, hogy a két becslővel kapott populációméret értékek mennyiben térnek el egymástól az egyes populációknál, vagyis a két különböző becslés alapján miképpen írható le az egyes populációk demográfiai mintázatának éven belüli változása.

A JOLLY programmal végzett nyílt populációméret becslés output eredményei közül elsőként a csapdázási hónapokra, mint elsődleges periódusokra összegzett fogástörténeteket kaptuk meg (LESLIE 1952) (10-12. táblázat/Függelék). A sárganyakú erdeieger populációnál a

jelöletlen egyedek először május-júniusban jelentek meg nagy számban, majd szeptemberben, a denzitás második maximumánál volt a jelöletlen egyedek száma több mint kétszerese a jelöltek számának. A nyílt populációbecslés során kapott homogenitás tesztek alapján sem a Cormack-Jolly-Seber alapmodell (A), sem az ebből származtatható két redukált modell (B, D) nem illeszkedett a sárganyakú erdeiegér populáció 10 havi fogási adataira. A legkisebb χ^2 -értéket az A-modell esetén kaptuk, de adataink ebben az esetben sem homogének a modell elméleti értékeivel. A modellek közötti teszteknel az A-modell mindkét másik, redukált modellt elutasította (13. táblázat/Függelék).

A pirók erdeiegér populációra gyors nyárvégi és őszi létszámemelkedés jellemző. A faj sűrűségének emelkedését a szeptemberben megjelenő jelöletlen példányok nagy száma mutatta. Az augusztusi értékhez viszonyítva csaknem négyszeresére nőtt a populációban befogott új egyedek száma. A további őszi hónapokban a populáció népessége már nem emelkedett és nagyobb volt a visszafogások száma. A JOLLY program GOF tesztjei ennél a populációnál is szignifikáns különbséget adtak az adataink és a nyílt modellek elméleti értékei között. A homogenitás tesztek egyértelműen elutasították alkalmazásának lehetőségét. A modellek közötti teszt is heterogenitásra utalt, a pirók erdeiegér populációnál az időfüggő A-modell mindkét redukált modellt elutasította (lásd 14. táblázat/Függelék).

Az erdei pocok populációnál a jelöletlen állatok száma júniusra ért el magasabb értéket, amikor a fiatalabb egyedek, mint a populáció újabb generációja is megjelent a területen. Ezután az új egyedek mennyisége csökkent, majd ez az érték októberben ért el hasonló nagyságot, ami feltehetően az újabb szaporodási sikerből és a sűrűségfüggő migrációból eredt. A havi fogásokból készített élettörténeti mátrix ennél a fajnál sem mutatott illeszkedést a CJS-modellekre, a JOLLY program homogenitás tesztje, mind az A-, mind a B-modellt elutasította. E két modell között kapott alacsonyabb χ^2 -érték viszont azt mutatta, hogy az időfüggő alapmodell és a konstans túlélés, de időfüggő fogási valószínűséget feltételező B-modell között adataink alapján nem volt szignifikáns különbség (15. táblázat/Függelék).

A JOLLY program felhasználásával végzett becslés mindhárom populációnál azt az eredményt adta, hogy a 10 havi adatból elkészített fogástörténetek nem illeszkedtek a nyílt modellekre, amely eredmény a zárt modellek alkalmazásán keresztül mindenképpen indokoltta tette a Pollock-féle robusztus eljárás alkalmazását.

16. táblázat: A sárganyakú erdeiegér (*A. flavicollis*) populáció zártságának, valamint az $M_{(h)}$ heterogenitás és homogenitás (GOF) tesztje

Elsődleges csapdázási periódus (hónap)	A zártság tesztje (Closure test)		$M_{(0)}$ vs. $M_{(h)}$ (heterogenitás teszt)			$M_{(h)}$ homogenitás (GOF) teszt		
	z	P	χ^2	df	P	χ^2	df	P
1 (február)	-0.49	0.30	1.21	1	0.27	1.67	4	0.79
2 (március)	1.60	0.94	0.92	1	0.33	2.79	4	0.59
3 (április)	-2.37	0.008	3.77	1	0.051*	3.20	4	0.52
4 (május)	0.61	0.79	10.33	2	0.005*	8.83	4	0.06
5 (június)	2.02	0.97	6.77	2	0.033*	2.49	4	0.64
6 (július)	0.00	0.50	19.51	2	0.000*	6.60	4	0.15
7 (augusztus)	-1.56	0.059	37.12	2	0.000*	8.29	4	0.08
8 (szeptember)	2.83	0.99	14.05	2	0.000*	38.64	4	0.00*
9 (október)	-2.16	0.015	11.32	2	0.000*	2.80	4	0.59
10 (november)	-3.13	0.000	2.58	1	0.10	5.62	4	0.22

*: szignifikáns heterogenitás

A módszer első lépése a másodlagos (napi) fogástörténetekből végzett zárt populációméret becslések elvégzése volt. A sárganyakú erdeiegér populációnál a CAPTURE számításai alapján a

másodlagos periódusok adatai a zártsági feltételnek csak három hónapban nem feleltek meg (április, október, november), tehát az elsődleges periódusok többsége a zárt hipotézisnek megfelelő volt. A modellszelekció alapján adataink az M_h modellre illeszkedtek, amit a homogenitás (GOF) tesztek is igazoltak, azaz egy hónap kivételével adataink illeszkedtek az egyedi heterogenitást feltételező M_h modellhez. A fogási valószínűség változását biztosító M_h modell érvényességét az M_0 becslővel szembeni heterogenitás tesztek is alátámasztották, amelynek eredményeként 7 periódusra kaptunk szignifikáns különbséget a két modell között (16. táblázat). Szeptemberben a modellszelekció alapján az M_{bh} modell felelt meg legjobban adatainkra, amely az egyedi különbségek és a csapdázásra adott viselkedési választ együttesen veszi figyelembe. E modell és az M_h közötti heterogenitás teszt eredménye is az M_{bh} által becsült létszám felhasználását javasolta ($\chi^2 = 37.94$, $P < 0.001$). Az M_h modell adatsora mellett az M_0 modell értékeit is megadtuk a táblázatokban és a további számításokat mindkét modell becsült populációméret értékei alapján elvégeztük.

Az erdei pocok esetében 5 hónapban nem feleltek meg adataink a zártság feltételének, amelyek február, március kivételével nem egymást követő hónapok voltak, de a magasabb sűrűségű hónapok közül is volt olyan mintavételi időszak, ahol a zártság feltétele teljesült. A fogási valószínűség állandóságát feltételező M_0 és az egyedi különbségre figyelő M_h modell közötti heterogenitás teszt 4 hónapban adott szignifikáns különbséget. Ennél a populációnál azonban nem tudtunk felállítani az M_h becslővel kapott adatsorozatot, mivel a modell homogenitás tesztje 1 hónap kivételével az összes többi 5 napos periódusban elutasította a heterogenitást feltételező egyszerű modellt (17. táblázat). A zárt becslők és az adatok illeszkedésvizsgálata alapján így az egyes hónapokban különböző modellek voltak alkalmasak a becslésre, ezért az erdei pocok populációnál a modellek úgynevezett vegyes sorozatát ($M_{t/th/bh}$) alakítottuk ki és az így becsült populációméreteket használtuk fel a további számításokhoz. A heterogenitás mellett érvényre jutott a fogási valószínűség jelentősége és az egyedek csapdázásra adott viselkedési válasza. Ennél a populációnál csak a zárt modellek vegyes sorozatának becsült értékeit használtuk fel a további számításokhoz.

17. táblázat: Az erdei pocok (*C. glareolus*) populáció zártságának, valamint az $M_{(h)}$ heterogenitás és homogenitás (GOF) tesztje

Elsődleges csapdázási periódus (hónap)	A zártság tesztje (Closure test)		$M_{(0)}$ vs. $M_{(h)}$ (heterogenitás teszt)			$M_{(h)}$ homogenitás (GOF) teszt		
	z	P	χ^2	df	P	χ^2	df	P
1 (február)	-1.75	0.04	-	-	-	20.56	4	<0.001*
2 (március)	-2.21	0.013	1.55	1	0.21	12.53	4	0.014*
3 (április)	-0.27	0.39	0.44	1	0.50	0.45	1	0.500
4 (május)	-1.92	0.027	3.41	1	0.06	18.98	4	<0.001*
5 (június)	-0.58	0.28	6.72	2	0.03*	14.28	4	0.006*
6 (július)	-3.01	0.001	23.78	2	<0.001*	32.96	4	<0.001*
7 (augusztus)	-1.00	0.15	5.54	1	0.018*	38.32	4	<0.001*
8 (szeptember)	-0.23	0.40	1.94	1	0.16	15.18	4	0.0043*
9 (október)	-2.79	0.002	3.82	1	0.05*	22.51	4	<0.001*
10 (november)	-0.45	0.32	5.01	2	0.08	12.25	4	0.015*

*: szignifikáns heterogenitás

A pirok erdeiegénél a zártság feltétele két hónapban (szeptemberben és októberben) nem teljesült, viszont az ezt megelőző időszakban a jelenlévő populációjában feltehetően a kisebb arányú migráció biztosította a napok, mint másodlagos periódusok közötti zártságot. Az állandó és a heterogenitás függő fogási valószínűség modellje közötti teszt a nyári és az őszi hónapokban adott szignifikáns különbséget, amely már utalt arra, hogy a népesség növekedésével az általános M_0 modell nem a megfelelő populációméret becslő. Az M_h modell homogenitás tesztje viszont

azt mutatta, hogy az egyedi különbségekre figyelő egyszerű modell sem illeszkedett minden periódusban a pirok erdeiegér fogástörténeti adataira (18. táblázat). A modellteszt és az illeszkedés vizsgálatok alapján a pirok erdeiegérnél is a legmegfelelőbb egy vegyes sorozat kialakítása volt, amelyben a heterogenitás mellett megjelent az időfüggés és a viselkedési válasz jelentősége is ($M_t/M_{th}/M_{bh}$). A vegyes sorozat értékei mellett megadtuk az M_0 modell becsült értékeit is és mindkét adatsort felhasználtuk a születési ráta hónapok, mint elsődleges periódusok közötti számításához.

18. táblázat: A pirok erdeiegér (*A. agrarius*) populáció zártságának, valamint az M_{th} heterogenitás és homogenitás (GOF) tesztje

Elsődleges csapdázási periódus (hónap)	A zártság tesztje (Closure test)		$M_{(0)}$ vs. $M_{(h)}$ (heterogenitás teszt)			$M_{(h)}$ homogenitás (GOF) teszt		
	z	P	χ^2	df	P	χ^2	df	P
1 (február)	0.043	0.517	2.41	1	0.12	2.55	4	0.63
2 (március)	-1.27	0.10	0.80	1	0.37	3.62	4	0.45
3 (április)	0.37	0.64	0.34	1	0.55	0.66	4	0.95
4 (május)	-0.71	0.23	-	-	-	5.00	4	0.28
5 (június)	-1.45	0.07	-	-	-	8.97	4	0.06
6 (július)	-1.22	0.10	6.06	1	0.01*	4.69	4	0.32
7 (augusztus)	0.35	0.63	4.26	2	0.11	11.84	4	0.01*
8 (szeptember)	-3.07	0.001	13.41	2	0.001*	17.75	4	0.001*
9 (október)	-4.40	<0.001	15.23	2	<0.001*	29.03	4	<0.001*
10 (november)	-0.89	0.18	28.18	2	<0.001*	13.04	4	0.011*

*: szignifikáns heterogenitás

A zárt modellek alkalmazásánál láttuk, hogy a heterogenitás kialakításában nagyon fontos a vizsgált fajoknál az egyedek csapdázásra adott viselkedési válasza. Ezért külön táblázatba foglaltuk az M_h vs. M_{bh} heterogenitás teszt eredményét. A sárganyakú erdeiegérnél mindössze egy periódusban, szeptemberben különbözött szignifikánsan a két modell egymástól, ami az ekkor megjelenő, nagyobb mértékű viselkedésbeli heterogenításra utalt. Az erdei pocok populáció esetében lényegesen nagyobb jelentőségű volt a csapdakerülő, vagy csapdakedvelő állatok megjelenéséből eredő hatás, így az M_{bh} modell több periódusban szignifikánsan különbözött az M_h modelltől.

19. táblázat: A viselkedési válasz tesztje a feltételezett egyedi különbségek (heterogenitás) jelenlétében a három vizsgált populációban (*A. flavicollis*, *A. agrarius* és *C. glareolus*)

Elsődleges csapdázási periódus (hónap)	$M_{(h)}$ vs. $M_{(bh)}$ (heterogenitás teszt)								
	<i>A. flavicollis</i>			<i>C. glareolus</i>			<i>A. agrarius</i>		
	χ^2	df	P	χ^2	df	P	χ^2	df	P
1 (február)	1.27	4	0.866	12.69	6	0.048*	2.03	4	0.728
2 (március)	10.28	6	0.113	10.40	6	0.108	7.16	5	0.208
3 (április)	6.40	5	0.268	10.40	6	0.108	0.11	1	0.738
4 (május)	13.23	7	0.067	6.06	6	0.416	1.77	1	0.182
5 (június)	3.86	7	0.795	15.37	7	0.031*	5.81	4	0.213
6 (július)	4.17	4	0.382	16.82	7	0.018*	4.71	3	0.193
7 (augusztus)	5.80	7	0.562	27.42	7	<0.001*	12.60	7	0.082
8 (szeptember)	37.94	8	<0.001*	16.14	6	0.012*	11.41	8	0.179
9 (október)	5.13	7	0.643	14.83	7	0.038*	23.98	9	0.004*
10 (november)	3.21	7	0.864	13.85	8	0.085	0.43	2	0.803

*: szignifikáns heterogenitás

A pirok erdeigér populációban e teszt vonatkozásában hasonló eredményt kaptunk, mint a sárganyakú erdeigérnél, csak egy hónapban, októberben különbözött a két modell egymástól, vagyis ennél a fajnál ebben a hónapban jelentkezett a csapdázásra adott viselkedési válaszból eredő hatás (19. táblázat).

A CAPTURE heterogenitás és homogenitás modell tesztjei után kiválasztottuk a legmegfelelőbb zárt modell által becsült populációméreteket. A sárganyakú erdeigér esetében a túlélés mellett két zárt modellsorozat becsült egyedszám értékeit adtuk meg (M_0 és M_h). Mindkét becsült populációérték sorozat mellett feltüntettük a becslés standard hibáját, és kiszámítottuk a becslés precizitását kifejező variációs koefficiens értékét is (20. táblázat). Az M_0 modellel becsült egyedszámok esetén az első mintavételi hónapban volt a legnagyobb a variációs koefficiens értéke, majd az év során csökkent, ami fogás-visszafogás adataink egyre megfelelőbb alkalmasságát és a későbbi hónapok becslésének megbízhatóságát jelezte. Az M_h modellekkel becsült értékek alapján a variációs koefficiens több hónapban magasabb volt, de kevés mintavételi periódusban haladta meg a 15 % feletti értéket (20. táblázat). A két zárt becslővel kapott egyedszám értékeket a CJS nyílt modellel (JOLLY A modell) becsült létszámadatokkal grafikusan is megjelenítettük. A sárganyakú erdeigér esetében mind a nyílt modellel, mind a zárt modellekkel kapott létszámadatok mutatták a fajra jellemző nyár eleji kisebb és az őszi nagyobb létszám maximumot, azonban a második nagyobb őszi csúcsot nem ugyanarra a hónapra becsülte a két módszer. A nyílt becslés a legnagyobb fogásszámnak megfelelően szeptemberben, míg a zárt modell augusztusban becsülte a populáció legnagyobb létszámát (27. ábra). A három modellel becsült értékek közötti Wilcoxon-féle páros teszt alapján az M_0 és M_h modell adatai ($z = 2.29$, $P < 0.05$), valamint az M_0 modell és a nyílt modellel becsült egyedszám értékek között szignifikánsan különbséget kaptunk ($z = 2.52$, $P < 0.05$). Azonban az M_h és nyílt modell becsült létszámmértékek között nem volt statisztikailag igazolt különbség ($z = 1.54$, n.s.). Mind a grafikus megjelenítés, mind a statisztikai teszt jól mutatta, hogy az M_0 modellhez képest a heterogenitást feltételező M_h és a nyílt CJS modell túlbecsülte a sárganyakú erdeigér populáció egyedszámát, amit a két utóbbi modell magasabb variációs koefficiens értékei, vagyis a becslések kisebb mértékű precizitása is alátámasztotta.

20. táblázat: A sárganyakú erdeigér (*A. flavicollis*) populáció becsült paramétereit

Hónapok	Φ_i	$N_{i M(0)}$	$\pm SE$	cv % ($N_{i M(0)}$)	$B_{i M(0)}$	$N_{i M(h)}$	$\pm SE$	cv % ($N_{i M(h)}$)	$B_{i M(h)}$
Február	0.99	24	4.35	18.15	3.31	30	6.48	21.56	2.38
Március	0.81	27	3.03	11.22	13.97	32	5.27	16.49	27.93
Április	0.63	35	4.59	13.12	41.80	53	9.71	18.33	63.38
Május	0.53	64	3.15	4.93	41.91	97	12.78	13.18	46.58
Június	0.79	75	3.64	4.85	-14.39	97	10.33	10.65	3.25
Július	0.57	44	3.01	6.86	79.94	79	11.97	15.16	135.00
Augusztus	0.54	105	7.19	6.85	91.50	180	18.18	10.10	40.14
Szeptember	0.44	148	10.12	6.84	-3.33	137*	21.76	15.89	9.51
Október	0.00	60	1.67	2.80	-	68	4.94	7.27	-
November	0.00	44	1.46	3.32	-	49	4.09	8.36	-

$N_{i M(0)}$: a populáció becsült mérete az $M_{(0)}$ modell alapján

$N_{i M(h)}$: a populáció becsült mérete az $M_{(h)}$ modell alapján

*: $M_{(h)}$ modellel becsült érték

$\pm SE$: a becslés standard hibája

cv: variációs koefficiens

B_i : születési ráta

Φ_i : túlélési ráta

A két zárt modellel becsült egyedszámokat felhasználtuk a hónapok, mint elsődleges periódusok közötti gyarapodás kiszámításához, amely értékek természetesen eltértek a két különböző modellel becsült létszámok alapján. Az M_0 modellel becsült értékek alapján a

populáció gyarapodása két hónapban (július és szeptember) negatív értéket vett fel, ami ez esetben nem gyarapodást jelentett, hanem a populáció méretének csökkenésére utalt. Ez a csökkenés az M_h modellsorozat létszám adataiból számolt értékeknél nem jelentkezett, bár az említett két hónapban ennél a modellnél a többi nyári vagy őszi hónaphoz képest lényegesen alacsonyabb értéket kaptunk. Ezt az eredményt – feltehetően a kisebb mértékű migrációból eredően – az új jelöletlen állatok alacsonyabb arányú megjelenése okozta. A becslt gyarapodás különböző hónapokban kapott eltérő értékei ellenére a két modell egyedszámából számított havi értékek átlaga nem mutatott jelentős különbséget (M_0 : 31.83, M_h : 41.02), így a számított gyarapodás értékek között nem kaptunk szignifikáns különbséget ($z = 1.4$, n.s.).

21. táblázat: Az erdei pocok (*C. glareolus*) populáció becslt paraméterei

Hónapok	Φ_i	$N_i M(t/th/bh)$	$\pm SE$	cv % ($N_i M(t/th/bh)$)	$B_i M_t/M_{th}/M_{bh}$
Február	0.75	68	12.49	18.37	24.12
Március	0.69	73	14.89	20.40	-23.84
Április	1.00	26	0.89	3.42	47.09
Május	0.71	69	13.91	20.16	64.20
Június	0.67	112	17.11	15.28	68.37
Július	0.64	143	19.71	13.78	48.99
Augusztus	0.62	140	24.75	17.68	-1.55
Szeptember	0.96	85	23.00	27.06	104.96
Október	-	181	32.50	17.96	-
November	-	74	2.10	2.84	-

Φ_i : túlélési ráta

$N_i M(t/th/bh)$: a populáció becslt mérete az $M(t/th/bh)$ modell alapján

$\pm SE$: a becslés standard hibája

cv: variációs koefficiens

B_i : születési ráta

Az erdei pocok populációjára kapott modell tesztek és illeszkedés alapján egy úgynevezett vegyes zárt modellsorozatot állítottunk össze, ennek megfelelően, hogy az adott mintavételi hónapban mely tényezőkre figyelő zárt modell volt a legmegfelelőbb az adatok elemzéséhez. Az erdei pocok esetében az időbeli és az egyedi heterogenitás, valamint a viselkedési válasz hatása volt jellemző ($N_{t/th/bh}$). Megadtuk a zárt becslés standard hibáját és a becslések variációs koefficiens értékeit, amely a modellek jó illeszkedése ellenére több hónapban magas értéket adott, ami ezekben az esetekben a becslés kisebb precizitását jelezte (21. táblázat). A zárt modellek alapján becslt létszámadatokat ennél a fajnál is összevetettük a CJS nyílt modellel becslt egyedszám adatokkal. A zárt modellek alapján kapott létszámmértékek több hónapban magasabbak voltak, mint a nyílt modell értékei, de a két adatsor között nem kaptunk szignifikáns különbséget ($z = 1.12$, n.s.) (27. ábra). A másodlagos mintavételi periódusok alapján becslt populációméretekből számolt gyarapodási érték márciusban és augusztusban negatív volt, ami ennél a populációnál is az emigrációból és a születésből eredő gyarapodás hiányát jelezte. A szeptemberben kapott magas érték túlbecslt adatnak tekinthető, bár az őszi szétterjedés következtében az erdei pocok populációnál is megjelentek új egyedek, de ennél a fajnál ez a folyamat kevésbé volt intenzív, mint a két *Apodemus* populációnál.

A pirók erdeigér populációnál ismét két zárt modellsorozat adataival számoltunk. Az illeszkedés vizsgálat és a modell tesztek alapján az M_0 és az egyedi heterogenitás, valamint ennek időfüggését figyelő modell által becslt adatsort állítottunk fel (M_h/M_{th}). Bár a vegyes sorozat koefficiens értékei magasabbak voltak, de mindkét zárt becslés megbízhatónak bizonyult a pirók erdeigér populáció adatainak értékeléséhez (22. táblázat).

22. táblázat: A pírók erdeiegeér (*A. agrarius*) populáció becsült paraméterei

Hónapok	Φ_i	$N_{i M(0)}$	$\pm SE$	cv % ($N_{i M(0)}$)	$B_{i M(0)}$	$N_{i M(h/th)}$	$\pm SE$	cv % ($N_{i M(h/th)}$)	$B_{i M(h/th)}$
Február	0.79	25	1.26	5.04	9.21	27	3.27	12.11	9.63
Március	0.48	29	1.03	3.55	2.20	31	3.02	9.74	3.25
Április	0.64	16	0.84	5.25	2.71	18	2.14	11.89	3.42
Május	1.90	13	0.89	6.85	-1.75	15	2.14	14.27	9.46
Június	0.44	21	1.74	8.29	15.81	36	7.19	19.97	14.25
Július	0.53	25	0.99	3.96	20.80	30	4.2	14.00	29.16
Augusztus	0.81	34	2.03	5.97	108.46	45	7.59	16.87	124.55
Szeptember	0.41	136	6.62	4.87	44.01	161	16.4	10.19	52.75
Október	-	92	3.82	4.15	-	111	11.48	10.34	-
November	-	28	0.58	2.07	-	33	4.14	12.54	-

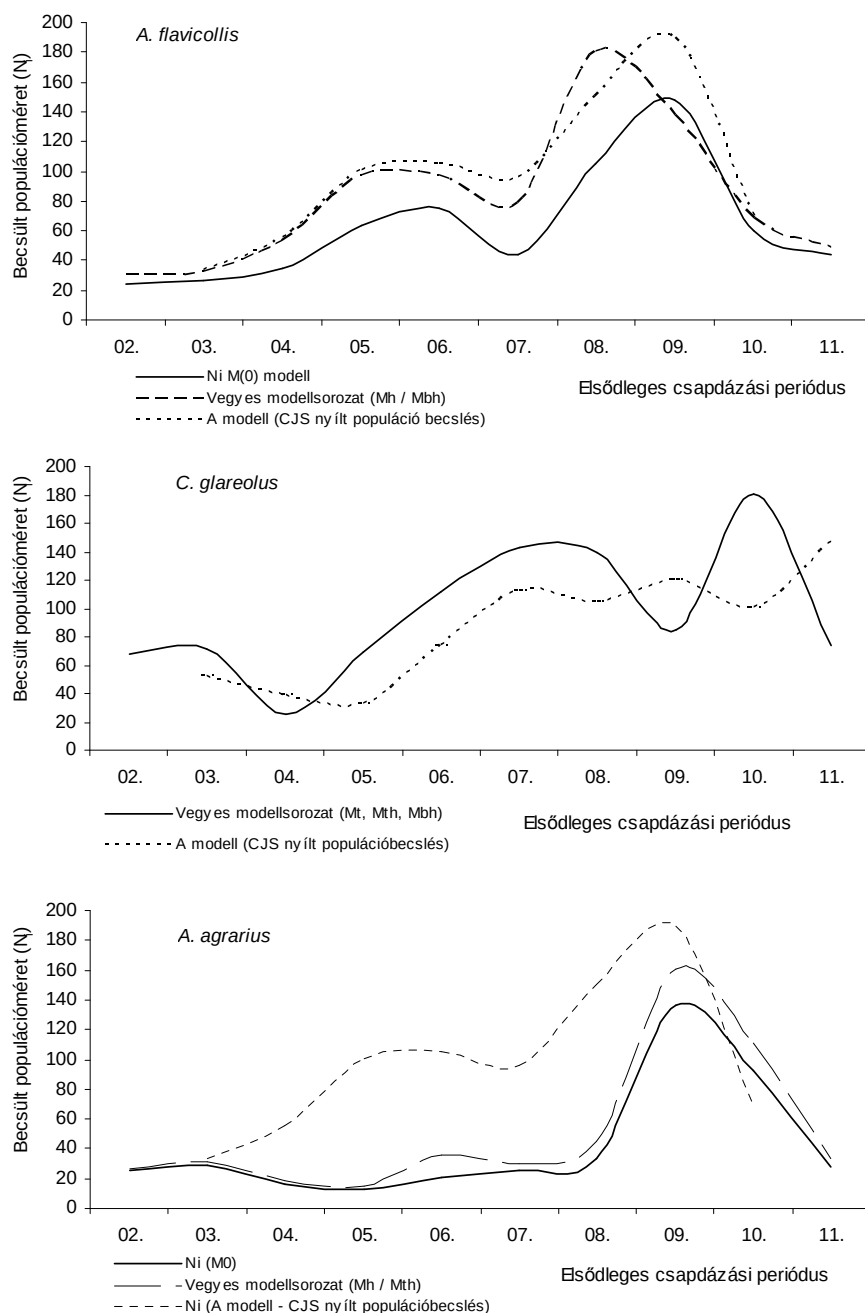
 Φ_i : túlélési ráta $N_{i M(0)}$: a populáció becsült mérete az $M_{(0)}$ modell alapján $N_{i M(h/th)}$: a populáció becsült mérete az $M_{(h/th)}$ modell alapján $\pm SE$: a becslés standard hibája

cv: variációs koefficiens

 B_i : születési ráta

Az M_0 és a vegyes sorozat becsült populáció értékei között szignifikáns különbség volt a vegyes modellsorozat magasabb egyedszám értékeket adott ($z = 2.8$, $P < 0.01$). Mindkét zárt modellsorozat becsült értékeit a CJS nyílt modell által becsült létszámadatokkal is összevetettük, ami azt mutatta, hogy a nyílt modell mindkét zárt becslés egyedszám értékeinél magasabb értéket adott ($z = 1.96 - 2.24$, $P < 0.05$), vagyis a hónapok között alkalmazott nyílt becslés elsősorban az alacsonyabb sűrűségű időszakban (februártól augusztusig) túlbecsülte a pírók erdeiegeér populáció létszámát. Mind a két zárt modellsorozat, valamint a nyílt modell is szeptemberben adta a populáció őszi létszám maximumát, de ez a szeptemberi csúcs is magasabb értékű volt a nyílt becslés alapján (27. ábra). A zárt becslők jobban megközelítették a valós populáció dinamikai mintázatot (lásd MNA értékek, mint populációs index értékelése), miszerint a pírók erdeiegeér populáció tavasszal és a nyár nagy részén alacsony létszámban volt jelen a vizsgált erdei területen, majd augusztustól mutatott gyors létszámnövekedést és a főként imigrációból eredő gyarapodás következtében magas őszi létszámcúcs kialakítására volt képes. A pírók erdeiegeér populációnál a két zárt modellsorozattal kapott egyedszámok alapján a számított gyarapodási értékekben is szignifikáns különbséget kaptunk, a becsült gyarapodás átlaga a heterogenitást is feltételező vegyes modellsorozatnál volt magasabb (becsült gyarapodás átlaga - M_0 : 25.18, M_h/M_{th} : 30.8) ($z = 1.96$, $P < 0.05$).

Mindhárom populáció becsült értékét a populációk összehasonlításában is vizsgáltuk. A két Apodemus faj esetében az azonos modellel (M_0) számított létszám adatokat vetettük össze, míg a két egérpopsuláció adatait az erdei pocoknál kapott vegyes modell sorozat becsült egyedszám értékeivel tudtuk összehasonlítani. A két egér populáció összehasonlításában, valamint a sárganyakú erdeiegeér és az erdei pocok becsült létszám értékei között nem kaptunk szignifikáns különbséget ($z = 1.78$, n.s.), míg az erdei pocok a becslések alapján szignifikánsan magasabb egyed számmal volt jelen a területen, mint a pírók erdeiegeér ($z = 2.29$, $P < 0.05$). A becsült egyedszám értékek mellett a vizsgált populációk becsült gyarapodás értékeit is összevetettük, de ebben a paraméterben nem kaptunk szignifikáns különbséget a három vizsgált populáció összehasonlításában.

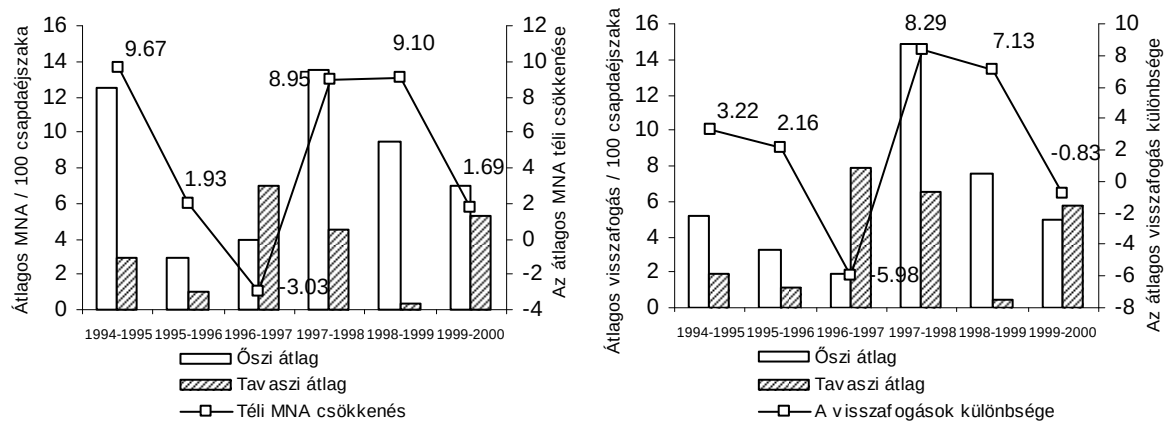


27. ábra: A három vizsgált populáció becslött létszám adatainak időbeli változása az elsődleges (CJS nyílt modell) és a másodlagos csapdázási periódusok (zárt modellek) alapján

5.2 Túlélés becslés és modellezés

5.2.1 A vöröshátú erdei pocok (*Clethrionomys glareolus*) téli túlélésének becslése és modellezése

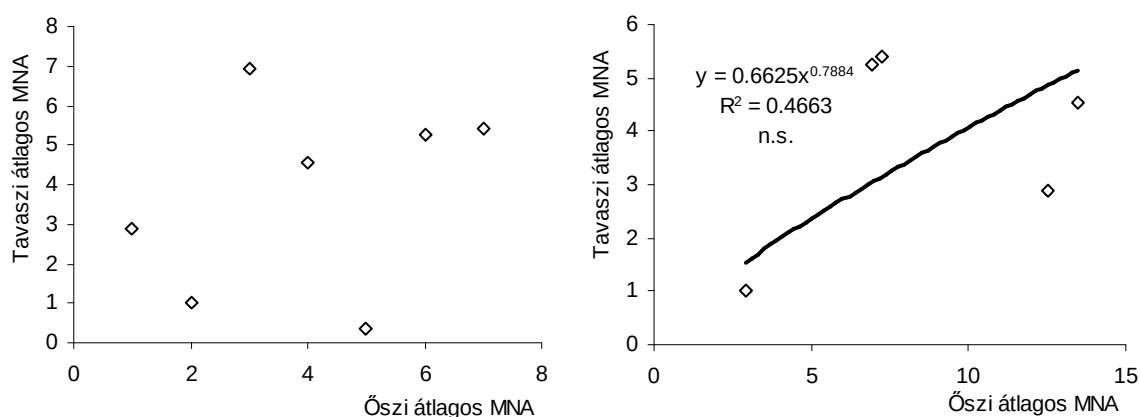
A gyakori populációk demográfia változását értékelő fejezetben a teljes tízéves vizsgálati időszak adatait elemeztük, ahol kitértünk az éven belüli szezonális különbségekre, illetve a ciklikusság kérdésére. Az erdei pocok téli túlélésének elemzésénél az első felmerülő kérdésünk az volt, hogy az őszi sűrűség csúcsot reprezentáló létszám és a következő év tavaszán kimutatott átlagos sűrűség között milyen viszony van.



28. ábra: Az erdei pocok átlagos őszi és a következő év tavaszi fogási paramétereinek különbsége (bal oldal: MNA különbségek, jobb oldal: a visszafogások számának különbsége)

Ennek alapján azt a null-hipotézist fogalmaztuk meg, hogy az őszi létszámok értéke meghatározza a populáció következő év tavaszán kimutatható denzitását. Az összefüggés-vizsgálatához elsőként az őszi és a tavaszi átlagos MNA, valamint a visszafogás értékeket ábrázoltuk a két paraméter őszi és tavaszi átlagának különbségével, ami az MNA esetében az ismert egyedszám téli csökkenését jelentette (28. ábra). A hét téli időszakot vizsgálva három időszakban kiemelkedően nagy értékeket kaptunk az MNA különbségeket tekintve, viszont fontos eredmény az 1996-97 között kapott érték, amikor nem az átlagos MNA csökkenésről, hanem e paraméter növekedéséről beszélhetünk.

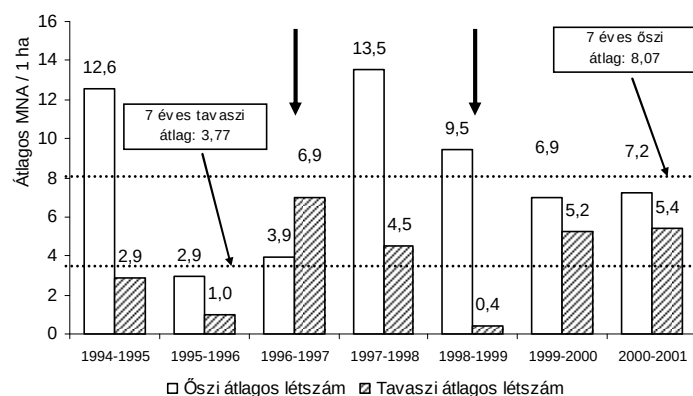
Ennek a rendhagyó eredménynek feltehetően az volt az oka, hogy az erdei pocok és más kisméretű populációk 1996-ban sokkal később kezdték meg a szaporodási időszakukat, a sűrűség növekedése csak ősszel kezdődött meg. Feltehető, hogy esetünkben az erdei pocok populációnál volt egy késő őszi, esetleg téli szaporodási ciklus, ami az őszi-tavaszi átlagos létszám viszonyában gyarapodást jelentett. Ebből az 1996-os, késő őszi szaporodási időszakból származó (recruitment) egyedek biztosították a következő évben (1997) a tavaszi magasabb létszámot, amit a visszafogások számának őszi-tavaszi különbségében is tapasztaltunk, azaz 1997 tavaszán átlagosan több visszafogásunk volt, mint 1996 őszién (29. ábra).



29. ábra: Az őszi és az ezt követő tavaszi létszám közötti regressziós vizsgálat

A hét téli időszak alapján az őszi átlagos MNA függvényében ábrázolva a tavaszi értékeket, valamennyi mintavételi pontot, azaz időintervallumot felhasználva nem kaptunk semmilyen matematikai összefüggést a két adatsor között (29. ábra - bal oldal). Amennyiben két rendhagyó

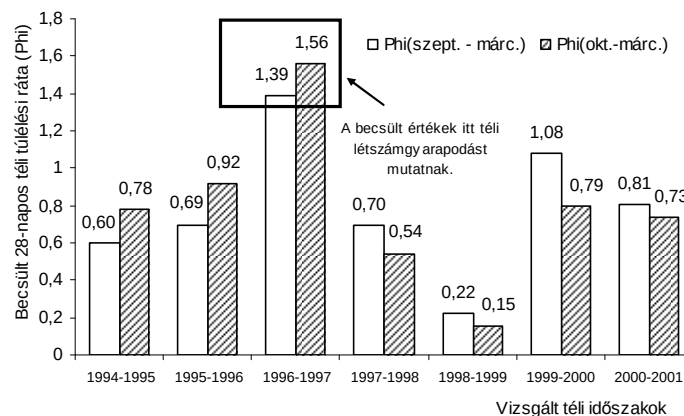
évet kihagytunk a regressziós vizsgálatból, akkor a várt összefüggést kaptuk, azaz az őszi létszám meghatározta a tavaszi létszámot, minél nagyobb az őszi sűrűség, annál nagyobb a következő év kezdő populációjának létszáma. A két adatsor között pozitív hatványfüggvényt kaptunk ($r = 0.682$, n.s.), ami a kevés mintavételi pontot tekintve nem adott szignifikáns eredményt. Ennek ellenére a két rendhagyó időszak nélkül elvégzett összefüggés-vizsgálat azt mutatta, hogy az őszi és a tavaszi létszám tekintetében feltett hipotézisünket nem vethetjük el egyértelműen, melynek további vizsgálata szükséges (29. ábra - jobb oldal). A két rendhagyó év közül az 1996-97-es téli gyarapodásról már fentebb írtunk, míg a másik kiemelendő időszak viszont akkor látható szemléletesen, ha a tavaszi és az őszi létszámokat a monitorozási időszak hét éves őszi átlagához viszonyítva kiemelten ábrázoljuk (30. ábra). Nyilakkal jelöltük a két rendhagyó időszakot, ahol az 1996-97-es gyarapodás egyértelműen torzította a hipotézisünkben feltételezett összefüggésünket. A másik rendhagyó időszak az 1998 ősze és 1999 tavasza, amikor a hét éves átlagnál lényegesen magasabb őszi létszám ellenére nagyon alacsony tavaszi létszámot kaptunk. Ebből a nagyobb mértékű sűrűség csökkenésből ebben a téli időszakban az átlagosnál sokkal rosszabb téli túlélési valószínűséget feltételeztünk (30. ábra). A nyolc év viszonylatában az erdei pocok populációja ebben az 1998-1999 közötti téli időszakban mutatta a létszám második legnagyobb összeomlását, így ez a rendhagyó időszak is negatívan befolyásolta a hipotézisünkben feltételezett sűrűségfüggést.



30. ábra: Az őszi és a tavaszi átlagos MNA értékei a hét vizsgált időszakban, ahol jelöltük a hét éves őszi és tavaszi átlagot

A fenti eredményeink alapján a téli létszámváltozás, azaz az őszi-ről tavaszra történő sűrűség csökkenés kérdésében is fontos a környezeti háttérváltozók függvényében történő elemzés.

Mint azt a metodikai leírásnál említettük, őszi létszámadatként a szeptemberi és az októberi 100 csapdaéjszakára standardizált ismert egyedek számát használtuk fel. Ez a két hónap volt meghatározó az őszi demográfiai csúcs kialakulásánál, illetve a kisemlős populációk őszi maximumának jellemzésénél és minden vizsgálati évben volt mintavételünk e két hónapban. A téli időszakot követő tavaszi adatgyűjtésből márciust választottuk mintavételi hónapnak, amely több évben az első, vagy a második csapdázási hónapunk volt. Így a becsült 28-napos téli túlélésre két adatsort kaptunk (szeptember-március, október-március) (31. ábra). A két időintervallumra becsült, teljes túlélési értéksor között nem kaptunk statisztikailag szignifikáns különbséget ($z = 0.06$, n.s.), de ki kell emelnünk, hogy az első három téli időszakot tekintve az októberi létszámadatokat felhasználó becslés magasabb értékeket adott, míg az ezt követő négy periódusban a szeptemberi adatokból számolt téli túlélési ráta volt magasabb. Ez arra utalt, hogy a vizsgált populáció téli túlélését tekintve a monitorozás első időszakainál az októberi, míg a később a szeptemberi őszi létszám volt meghatározóbb jelentőségű. Mindkét adatsor esetében ki kell emelnünk az 1996-1997 téli időszakában becsült értéket, amelyek a túlélési rátákat tekintve magasabbak voltak 1-nél.



31. ábra: Az erdei pocok populáció becslült 28-napos téli túlélési értékei az egymást követő hét téli periódust tekintve

Itt visszautalunk a populációdinamikai fejezetre, ahol elemeztük az erdei pocok téli létszámfogyásának értékeit, amelyek közül 1996-1997 tele rendhagyó időszaknak tekinthető, mivel a tavaszi, a telet követő szaporodási időszak kezdő populációlétszáma magasabb volt, mint az előző őszi létszám. Ez jól tükröződött a hagyományos, 28-napos téli túlélés becslés eredményeiben is. Ezt az eredményt a kedvezőbb téli időjárásnak köszönhető, amelynek részletesebb kifejtésére a következőkben kerül sor.

A hagyományos módszerrel becslült téli túlélés értékeit környezeti háttérváltozók függvényében is elemeztük. Három időjárási paramétert vettünk figyelembe, a téli átlagos hőmérsékletet, a téli átlagos csapadék mennyiségét és a hóréteg átlagos vastagságát. A hét téli időszaknak megfelelő mindegyik időjárási paramétert korreláltattuk a téli túlélés két becslült adatsorával (szeptember-március és október-március között becslült téli túlélés). A paraméterek között nem kaptunk szignifikáns Pearson-féle korrelációs együtthatókat. A szeptember-március között becslült túlélési valószínűség és a három környezeti változó között nagyon alacsony korrelációs értékeket kaptunk ($r = -0.0014 - 0.16$, n.s.). A korreláció a hőmérséklet és a hó mennyisége között pozitív, míg a csapadék vonatkozásában negatív, ami a vártak megfelelő összefüggésre utal.

Az abiotikus időjárási változók túlélésre gyakorolt hatását többszörös regressziós vizsgálattal elemeztük tovább. A téli létszámcsökkenés, valamint a két periódus között számított 28-napos túlélési ráta, mint függő változók esetében egyszerre vettük figyelembe a három időjárási tényezőt (23. táblázat). A többszörös korrelációs együttható, melynek értéke 0 és 1 közé eshet, a változók között akkor fejez ki szoros lineáris kapcsolatot, ha megközelíti az 1-es értéket. Ezt az eredményt az október és március közötti téli túlélési ráta, mint függő változó esetében kaptuk. A téli létszámcsökkenés és a szeptember-március között becslült túlélési értékek esetében a többszörös korrelációs együttható értéke magas volt, de nem volt szignifikáns. Ennek ellenére a téli létszámcsökkenés esetében a parciális korrelációszámítás a téli átlagos hőmérséklet és az átlagos hóvastagság már adott szignifikáns eredményt, ami azt jelezte, hogy a létszámcsökkenés alakulására hatással van a két időjárási változó. A szeptember-március között becslült téli túlélési ráták vizsgálatánál a parciális korrelációs együtthatók sem szignifikánsak, tehát ebben az intervallumban becslült túlélési értékek abiotikus változóktól való függését a parciális korrelációs számítások sem támasztották alá. Az október-március között becslült téli túlélés esetén a szignifikáns többszörös korrelációs együttható mellett a parciális korrelációszámítás is bizonyította a téli átlagos hőmérséklet és a téli átlagos hóvastagság téli túlélésre kifejtett hatását.

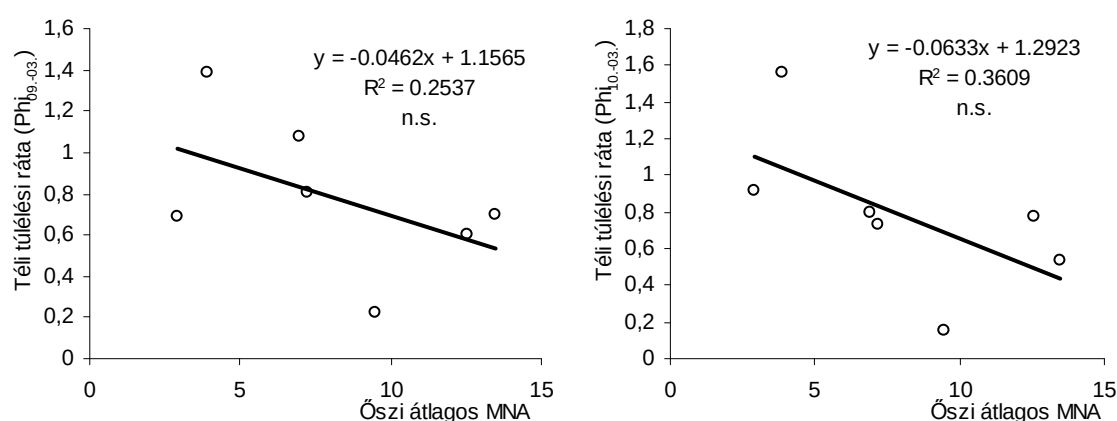
23. táblázat: A téli létszám (MNA) csökkenés és számított 28-napos téli túlélési ráta többszörös korrelációs vizsgálata az abiotikus változók függvényében

		Függő változó	Többszörös korrelációs koefficiens	<i>P</i>	Béta	Parciális korrelációs koefficiens	<i>P</i>
Független változó			<i>R</i>			<i>r</i>	
Abiotikus változók (időjárás)	téli átlagos hőmérséklet (°C)	téli létszám (MNA)	0.908	0.117	-2.253	-0.878	0.049*
	téli átlagos csapadék (mm)	csökkenés			0.159	0.328	0.589
	átlagos hóvastagság (cm)				-2.583	-0.900	0.036*
	téli átlagos hőmérséklet (°C)	számított téli túlélés (szeptember-március)	0.848	0.229	2.452	0.845	0.071
	téli átlagos csapadék (mm)				-0.362	-0.530	0.357
	átlagos hóvastagság (cm)	(Φ)			2.475	0.843	0.0072
	téli átlagos hőmérséklet (°C)	számított téli túlélés (október-március)	0.958	0.038*	2.606	0.952	0.012*
	téli átlagos csapadék (mm)				-0.440	-0.814	0.093
	átlagos hóvastagság (cm)	(Φ)			2.851	0.958	0.01*

*: szignifikáns

Mind a szignifikáns parciális korrelációs együtthatók, mind a magas béta értékek megmutatták, hogy a három vizsgált abiotikus változó közül a hőmérsékletnek és a hó vastagságának van igazán jelentősége az erdei pocok téli túlélésének alakulásában. A magasabb átlaghőmérséklettel jellemezhető telek esetleg téli szaporodási ciklus létrejöttét, így téli szaporodási sikert is biztosíthatnak. A hóréteg pozitív hatásáról már a téli létszámcsökkenés vonatkozásában írtunk. A 28-napos téli túlélés értékek és a környezeti abiotikus paraméterek korrelációs vizsgálatánál, főként az október-március között becsült túlélési ráták esetén, azonos eredményeket kaptunk a téli létszámváltozás, illetve a téli sűrűség csökkenés elemzésénél kapott eredményekhez.

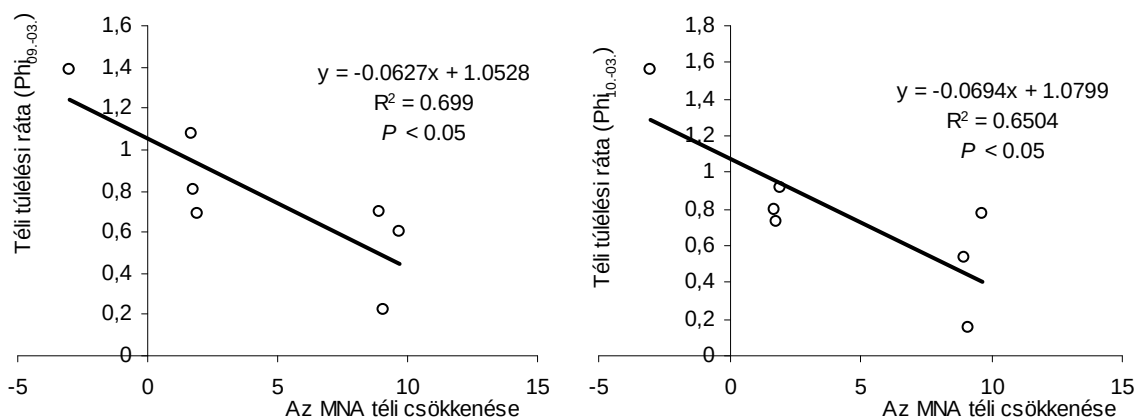
Az őszi és a tavaszi létszám fenti értékeléséből adódóan első lépésként a becsült 28-napos túlélési ráták őszi sűrűség csúctól való függését vizsgáltuk meg. Az összefüggés-vizsgálatot mindkét adatsorral (szeptember-március és október-március között becsült túlélés) elvégeztük.



32. ábra: Az őszi átlagos létszám függvényében vizsgált 28-napos túlélési ráták

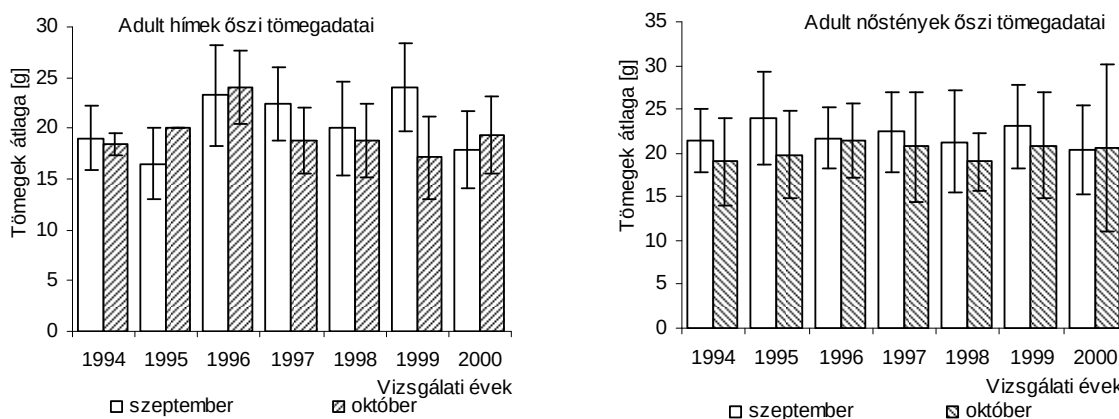
Az őszi átlagos létszám függvényében elemezve a 28-napos túlélési valószínűség értékeit, mindkét időintervallumot tekintve a várttal ellentétes eredményt kaptunk. A nagyobb létszámnál csökkent a túlélési ráták értéke. Mind szeptember-március, mind az október-március között becsült értékekre kapott összefüggés azonban nem szignifikáns ($r = 0.5 - 0.6$, n.s.) (32. ábra). Az így kapott, várttal ellentétes eredmény miatt azt a triviális összefüggést is megvizsgáltuk, hogy az átlagos őszi és tavaszi MNA különbségek, tehát a téli létszámfogyás viszonyában hogyan alakul a

becsült túlélés érték. Mindkét becsült adatsor esetén a várt negatív lineáris összefüggést kaptuk, tehát a nagyobb téli létszámcsökkenést kisebb becsült túlélési értéket eredményezett ($r = 0.8 - 0.83$, $P < 0.05$) (33. ábra).

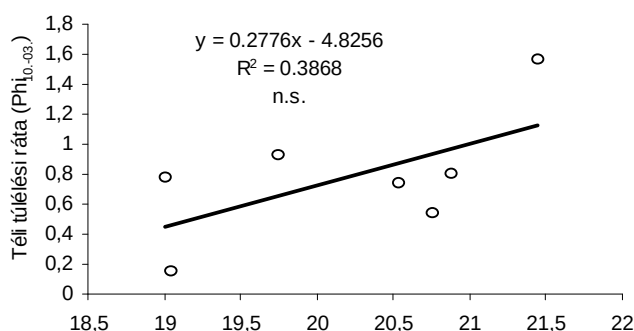


33. ábra: Az MNA téli csökkenésének függvényében ábrázolt téli túlélési ráták

Ebből adódóan feltételezhető, hogy az őszi sűrűség mértéke nem a legfontosabb faktor a populáció téli túlélésének alakulásában. Az abiotikus környezeti háttérváltozók nagy őszi létszám esetén is drasztikusan csökkenthetik a populáció téli túlélését. Mint ahogy fentebb láttuk, az őszi vs. tavaszi létszámok feltételezett összefüggését nem tudtuk bebizonyítani, ami a téli túlélés és az őszi létszámok indirekt összefüggésére utalt, míg az utóbbi elemzés esetében az erdei pocok populációnál az őszi létszámok túlélésre gyakorolt közvetlen hatását sem bizonyították be adataink.



34. ábra: A felnőtt nőstények és hímek szeptemberben, illetve októberben kapott átlagos testtömeg értékei ($\pm$ szórás)

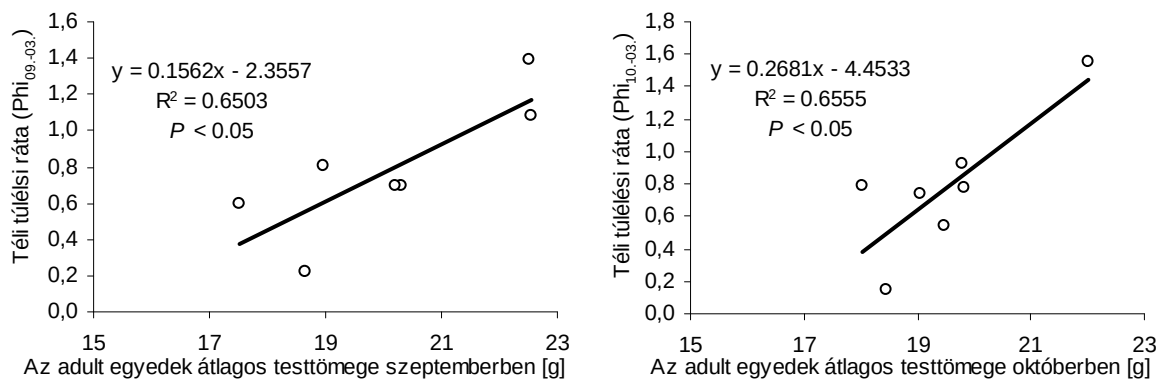


35. ábra: A felnőtt nőstények októberi testtömegének függvényében vizsgált téli túlélés

A biotikus tényezők közül elsőként a felnőtt csoportok (hímek, nőstények) kondícióját vettük figyelembe, amit a fogás-visszafogás során egyenként leírt testtömegek átlagával adtuk meg (34. ábra).

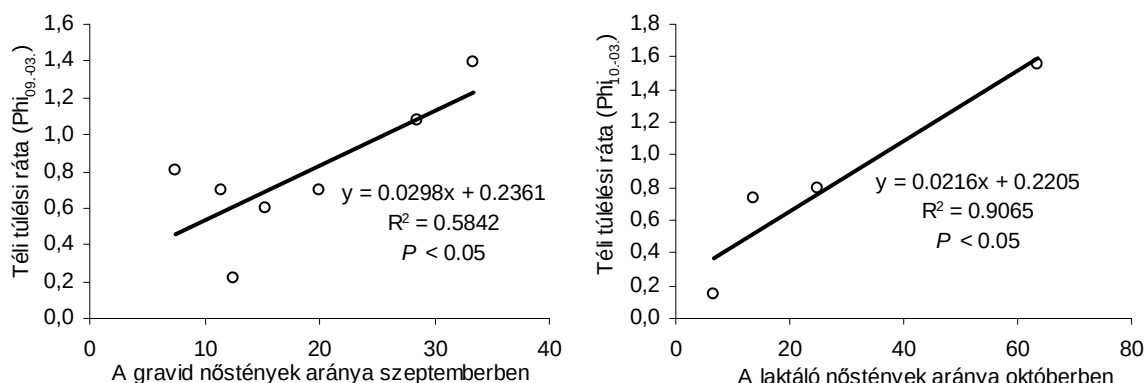
Mindkét felnőtt ivarcsoportnál a szeptemberi és az októberi átlagos testtömeget adtuk meg, így az adott hónapban számított értékekhez a

nekik megfelelő téli intervallumra becsült túlélési rátákat párosítottuk. Egy esetben kaptuk meg a hipotéziseink között feltett összefüggést, miszerint a nagyobb kondíció magasabb téli túlélést biztosít a populáció számára. A felnőtt nőstények októberi átlagos testtömegének függvényében vizsgálva az október–március között becsült értékeket, pozitív lineáris összefüggést kaptunk, ami az alacsony meredekség miatt nem tekinthető szignifikánsnak ($r = 0.62$, n.s.), de jól mutatta a várt összefüggést (35. ábra). Ha a két különböző ivarú felnőtt csoportot együttesen vizsgáltuk, azaz a teljes adult populáció kondícióját vettük figyelembe, akkor szignifikáns összefüggést kaptunk a téli túlélési ráták és a felnőtt egyedek adott őszi hónapban számított átlagos testtömege között ($r = 0.803 - 0.806$, $P < 0.05$). Azaz minél nagyobb a felnőtt hímek és nőstények együttes átlagos tömege ősszel, annál nagyobb a téli túlélés, ami bizonyította, hogy a populációban lévő egyedek kondíciójának jelentős szerepe van az áttelelési sikerben (36. ábra).



36. ábra: A felnőtt hímek és nőstények szeptemberi, illetve októberi együttes tömegének függvényében vizsgált téli túlélés

A következő figyelembe vett biotikus paraméter a felnőtt, szaporodó (gravid) nőstények őszi aránya a populációban. A hipotéziseink között szerepelt az a megállapítás, hogy a gravid nőstények nagyobb őszi aránya növeli a téli túlélési valószínűséget. A hipotézis felállítását abból a feltételezésből ered, hogy az őszi nagyobb gravid nőstény arány elhúzódó szaporodási ciklust jelent, így egy későbbi szaporodási siker nagyobb őszi sűrűséget biztosít, amely nagyobb létszámú populációból feltehetően az áttelelő egyedek aránya is magasabb lesz. A két periódusra becsült 28-napos túlélési rátáknak megfelelően a szeptemberi és az októberi mintavételből külön-külön számítottuk a gravid nőstények arányát.



37. ábra: A gravid és laktáló nőstények szeptemberi és októberi arányának függvényében vizsgált téli túlélés

A gravid nőstények aránya függvényében csak a szeptember–március között becsült téli túlélés esetében kaptunk szignifikáns lineáris összefüggést ($r = 0.76$, $P < 0.05$). Erre az intervallumra becsült túlélés korrelált a populációban szeptemberben regisztrált vemhes

nőstények arányával, tehát ebben az esetben ez az összefüggés igazolta az őszi szaporodó nőstényekre vonatkozó hipotézisünket (37. ábra). A fogás-visszafogás módszer során a nőstény egyedeknél a laktálást is feljegyeztük, így a következő biotikus tényezőként, az őszi szoptató nőstények arányát is figyelembe vettük a téli túlélés elemzésében. Ebben a vonatkozásban viszont az október-március között becsült téli túlélésnél kaptunk szignifikáns összefüggést ($r = 0.95$, $P < 0.05$), azaz a laktáló nőstények magasabb aránya nagyobb túlélést eredményezett.

24. táblázat: A téli létszám (MNA) csökkenés és számított 28-napos téli túlélési ráta többszörös korrelációs vizsgálata a biotikus változók függvényében

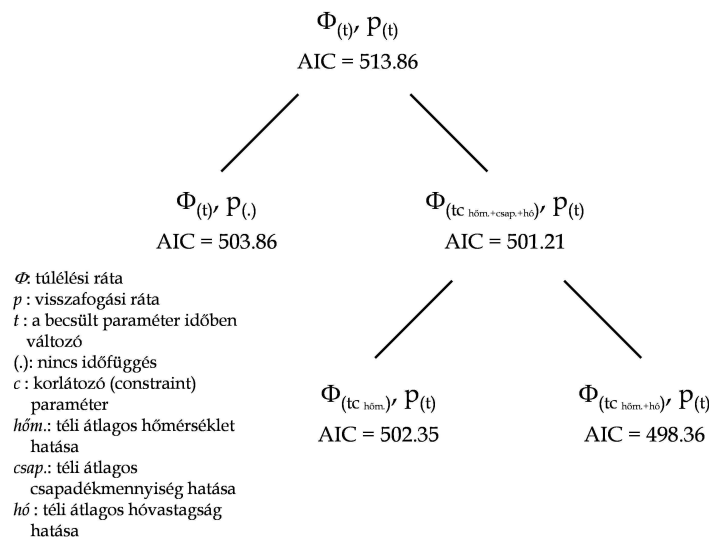
	Függő változó	Többszörös korrelációs koefficiens	<i>P</i>	Béta	Parciális korrelációs koefficiens	<i>P</i>
	Független változó	<i>R</i>			<i>r</i>	
	átlagos kondíció (g)	0.986	0.2734	0.350	0.345	0.775
	nőstények átlagos testtömege (g)	téli létszám (MNA) csökkenés		1.662	0.962	0.174
	hímek átlagos testtömege (g)			-1.002	-0.849	0.353
	gravid nőstények aránya (%)			0.350	0.807	0.401
	laktáló nőstények aránya (%)			-2.353	-0.933	0.232
	átlagos kondíció (g)	0.890	0.695	0.545	0.201	0.871
	nőstények átlagos testtömege (g)	téli túlélés (szeptember-március) (Φ)		-0.282	-0.211	0.864
	hímek átlagos testtömege (g)			0.204	0.116	0.925
	gravid nőstények aránya (%)			-0.03	-0.043	0.972
	laktáló nőstények aránya (%)			0.521	0.203	0.869
	átlagos kondíció (g)	0.961	0.446	2.733	0.863	0.336
	nőstények átlagos testtömege (g)	számított téli túlélés (október-március) (Φ)		-0.454	-0.501	0.665
	hímek átlagos testtömege (g)			-1.180	-0.309	0.460
	gravid nőstények aránya (%)			0.244	0.495	0.670
	laktáló nőstények aránya (%)			-0.901	-0.512	0.657

*: szignifikáns

A két 28-napos téli túlélés becslés intervalluma alapján kapott értékeket négy biotikus változó függvényében többszörös regressziós vizsgálat alapján is értékeltük. Ebben az esetben is három függő változót vettünk alapul, mint a téli létszámcsökkenés, valamint a szeptember-március, illetve az október-március között becsült téli túlélési rátákat. Mindhárom változó esetében magas, de nem szignifikáns többszörös korrelációs együtthatókat kaptunk eredményül, ami nem bizonyította egyértelműen a számított, illetve becsült paraméterek és a biotikus változók közötti lineáris kapcsolatot. A szaporodó (gravid) nőstények aránya és a populáció egyedeit jellemző kondíció függvényében a korrelációs mátrix adatai alapján elvégzett parciális korrelációs számítás sem adott szignifikáns eredményt. Ennek megfelelően a többszörös regressziós vizsgálat nem erősítette meg a változók egyenkénti vizsgálatánál kapott eredményeinket, melynek feltehetően az az oka, hogy a biotikus változók hatása elhanyagolható a számított és becsült változók esetén, azok statisztikailag nagymértékben rontják a többszörös regressziós vizsgálat eredményét (24. táblázat).

Az erdei pocok populáció téli túlélését nyolc éves csapdázási intervallum fogási adatai alapján modelleztük. A populáció teljes fogási adatbázisából két input mátrix alapján végeztük el a téli túlélés becslését és modellezését. Elsőként a nyári és az őszi fogási adatokat vettük figyelembe, hasonlóan a téli létszám exponenciális csökkenésének elve alapján számított túlélés elemzéshez. Ez az élettörténeti mátrix a nyáron megfogott egyedeket nem tartalmazta, mégis kevés volt az egyedek száma, melyeket egy adott év őszen és az azt követő tavasszal is megfogtunk a területen. A modellezés folyamatát és így eredményeinek bemutatását két részre bontottuk. Elsőként a CJS-alapmodellek mellett az abiotikus időjárási paraméterek feltételezett korlátozó hatását teszteltük, így a legjobban illeszkedő CJS-modellből ezeknek a változóknak a kódolásával állítottunk fel a korlátozó tényező modelleket. Az első fogástörténeti mátrixunk alapján az alap és az időjárási paraméterek hatását tartalmazó modelleket tekintve összesen 11 modellt futattunk le és

hasonlítottunk össze (25. táblázat/Függelék). Az adatainkhoz legjobban illeszkedő és egyben legkisebb AIC-értékű CJS-modell a visszafogási valószínűség állandóságát és a túlélés időfüggését feltételező redukált alapmodell volt ($\Phi_{(t)}, p_{(.)}$). Ez az állítás kizárólag az AIC-érték alapján igaz, mivel az időfüggő és a kiválasztott redukált alapmodell devianciája 0 volt, így a két modell között nem működött a devianciák különbségén alapuló valószínűségi arány teszt (LRT). A devianciák alapján tehát a két modell statisztikailag nem különbözött egymástól, így az időjárási változók hatásait tartalmazó korlátozó tényezős modelleket az időfüggő CJS-alapmodellhez viszonyítottuk (38. ábra).

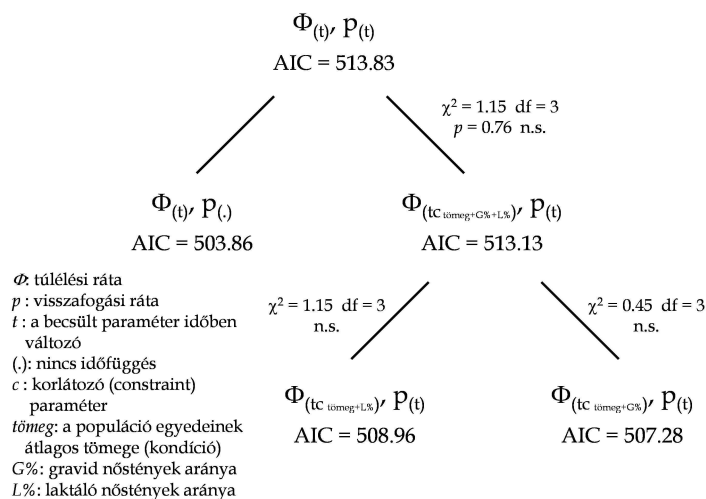


38. ábra: Az időjárási faktorok hatását kódoló korlátozó tényezős modellek hierarchiája az időfüggő CJS-alapmodellhez viszonyítva az 1994-2001 között kapott tavaszi és őszi fogásadatok alapján

A hierarchiában feltüntettük a fentebb tárgyalt két CJS-modellt, ahol a visszafogási valószínűség időfüggésének redukálása kisebb AIC-értékhez vezetett, amit egyértelműen a paraméterek számának csökkenése okozott, hiszen mindkét modell esetében a deviancia nulla volt. Az időfüggő modellből vezettük le azt az időjárási hatásokat tartalmazó legbonyolultabb modellt, amelyben mindhárom abiotikus tényező hatását együtt vettük figyelembe. Az AIC- és a korrigált AIC-értékek (AICc) alapján ez a modell jobban megfelelt adatainknak, mint a CJS-modell. A modell hierarchia felépítését úgy folytattuk, hogy ebből az összetett korlátozó tényezős modellből valamelyik időjárási paraméter hatását elvettük, így a kényszerfeltételek hatását elemezve egyszerűbb modellekhez jutottunk. Ezek közül a legkisebb AIC-értékű és így adataink értékeléséhez legjobban megfelelő modellben a téli átlagos hőmérséklet és az átlagos hó vastagság túlélésre gyakorolt együttes hatását feltételeztük. Ez a modell alátámasztotta a feltett hipotézisünket, miszerint a három paraméter közül ennek a kettőnek van jelentősége az erdei pocok túlélésében. A MARK program felhasználásával elvégzett modellezés eredménye megegyezett a hagyományos téli túlélés számítás során kapott eredményekkel, ahol a többszörös regressziós vizsgálat alátámasztotta, hogy a hőmérséklet és a hó meghatározott abiotikus háttérváltozó a téli túlélési ráták alakulásában.

A populáció őszi összetételére jellemző biotikus változók (testtömeg, szaporodó nőstények aránya) feltételezett hatásának figyelembevételével az alap CJS-modellek mellett 7 korlátozó tényezős modellt futtattunk le, így ezek összehasonlításában a MARK output eredményeinek táblázatában 11 modell szerepel (26. táblázat/Függelék). A biotikus változók külön értékelésében nem a korlátozó tényezős modellek közül került ki a legkisebb AIC-értékű modell, hanem a már említett redukált CJS-modell volt a modell rangsor elején, amelyben a túlélés időfüggő, míg a

visszafogási valószínűség időben állandó. Az időfüggő alapmodellhez viszonyítva két korlátozó tényezős modell kisebb AIC-értékűnek bizonyult, melyeknél a felnőtt egyedek kondíciójának figyelembevétele mellett az egyik modellben a gravid, a másik modellben a laktáló nőtények aránya szerepelt kovariánsként (26. táblázat/Függelék).

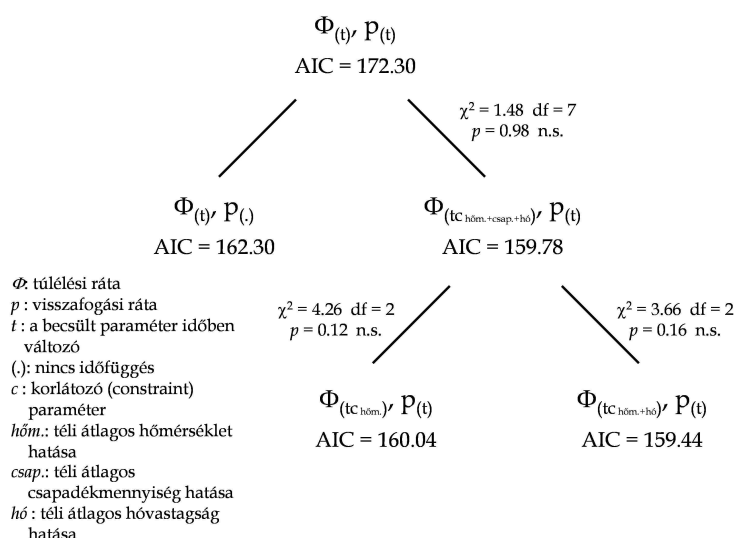


39. ábra: A biotikus változók hatását kódoló korlátozó tényezős modellek hierarchiája az időfüggő CJS-alapmodellhez viszonyítva az 1994-2001 között kapott tavaszi és őszi fogásadatok alapján

Az AIC-értékek rangsora alapján 5 modell hierarchikus viszonyát ábrázoltuk, ahol ebben az esetben is szerepelt két CJS-modell és a korlátozó tényezős modelleknek is azt a fenti logikát követtük, hogy az alap időfüggő CJS-modellhez a legbonyolultabb korlátozó tényezős modellt viszonyítottuk, majd ebből vezettük le a további egyszerűbb, kevesebb kovariánst tartalmazó modelleket (39. ábra). Az a modell is, amelyik mindhárom biotikus paraméter hatását kódolta kisebb AIC-értékűnek bizonyult, mint az időfüggő CJS-modell. A hierarchiában feltüntetett modellek egymásba ágyazottak voltak, ami teljesítette az LR-tesztek számításának feltételét, azonban ezek a tesztek egyik párosításban sem adtak szignifikáns különbséget a modellek között. Adataink elemzéséhez így a legkisebb AIC-értékű modellt választottuk, amelyben a felnőtt állatok átlagos testtömege és a vemhes nőtények aránya szerepelt korlátozó tényezőként. Ennek megfelelően a modellezés azt bizonyította, hogy a biotikus változók közül ennek a két kovariánsnak van a legfontosabb szerepe a túlélési valószínűség alakulása szempontjából.

Az egyszer megfogott állatok kivonásával készített élettörténeti mátrix elemzésénél is először az időjárási faktorok hatását modelleztük. A CJS alap és a kényszer feltételeket tartalmazó modelleket együtt tekintve, összesen 11 modellt futattunk le a MARK elemzésben. A kiemelt alapmodellek viszonya ugyanaz volt, mint a nagyobb adatmátrix esetén, vagyis a visszafogási valószínűség állandóságára redukált alapmodell kisebb AIC-értékű volt, mint a teljesen időfüggő CJS modell. A két modell devianciája ebben az esetben is 0 volt, így az LR-teszt nem tudta értékelni a két modell között feltételezett statisztikai különbséget, a modellek rangsora az AIC alapján dőlt el. Mindkét CJS alapmodellnél négy korlátozó tényezős modell kisebb AIC-értéket kapott, melyek közül a takarékos modellek rangsorának első helyére az a modell került, ahol a téli túlélésre a hőmérséklet és hórétég együttes hatása érvényesült (27. táblázat/Függelék).

A modellek hierarchiájának felépítésében az előző elemzésben alkalmazott logikát követtük, a korlátozó tényezős modelleket az időfüggő CJS-modellhez viszonyítottuk. A kapott eredmények ebben az esetben az AIC-érték csökkenését nem mutatták a hierarchia minden ágán, ami annak köszönhető, hogy az alap AIC (AIC) és ennek korrigált (AICc) értéke a legbonyolultabb korlátozós modellnél ($\Phi_{(tc \text{ hőm.} + \text{csap.} + \text{hó})}, P(t)$) különbözött, így eltérő rangsort jeleztek (AIC: 159.78, AICc: 160.79).

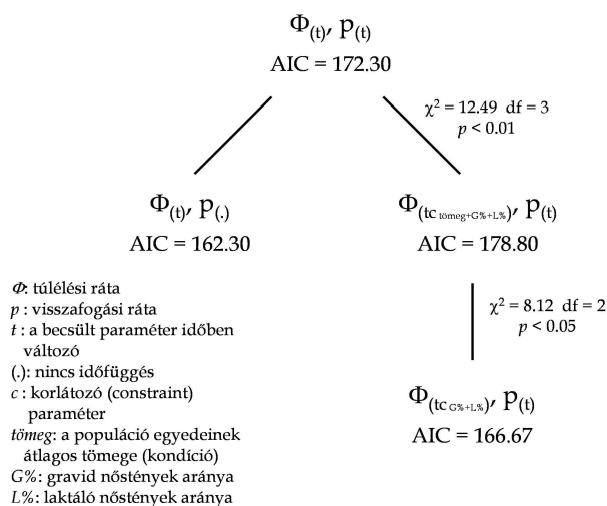


40. ábra: Az időjárási faktorok hatását kódoló korlátozó tényezős modellek hierarchiája az időfüggő CJS-alapmodellhez viszonyítva az egymást követő években megfogott egyedek fogástörténete alapján (1994-2001)

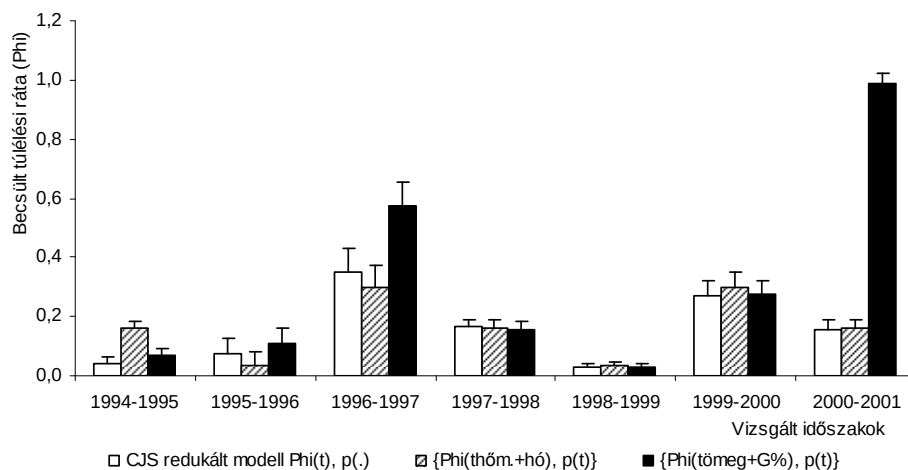
Ez az eltérés azonban a modellszelekció végeredményét nem befolyásolta, így az AIC-statisztika annak a modellnek az elfogadását javasolta, amelyben a hőmérséklet és a hó meghatározó faktornak bizonyult az erdei pocok téli túlélésében (40. ábra). Ez a modellezés is alátámasztotta az időjárási paraméterek vonatkozásában feltett hipotézist, miszerint a magasabb téli hőmérséklet és a hóréteg jelenléte pozitív hatást gyakorol a pockok téli túlélésére.

A redukált adatmátrix alapján a CJS alapmodellek mellett 7 korlátozó tényezős modellt állítottunk fel a biotikus változók feltételezett hatásának teszteléséhez, így a modellek adatainak output táblázatában összesen 11 modell paramétereit adtuk meg (28. táblázat/Függelék). A modellrangsor annyiban megegyezett a tavasszal és ősszel megfogott valamennyi egyedet tartalmazó adatmátrix futtatásának eredményével, hogy a legkisebb AIC-értékű modell ebben az esetben is a túlélés időfüggését és a visszafogási valószínűség időbeli állandóságát feltételező modell ($\Phi_{(t)}, p_{(.)}$) volt. A teljes időfüggő alap CJS modellhez viszonyítva két kovariánsokat tartalmazó modell bizonyult kisebb AIC-értékűnek. Az AIC statisztika rangsora alapján tehát négy modellt vettünk figyelembe, melyek hierarchikus viszonyát ebben az esetben is az időfüggő CJS modellhez viszonyítva adtuk meg (40. ábra). A legösszetettebb korlátozó tényezős modellnél, ahol mindhárom biotikus változó (testtömeg, gravid és laktáló nőtények aránya) együttes hatását modelleztük ($\Phi_{(tc \text{ tömeg} + G\% + L\%)} P_{(t)}$), a két különböző AIC-érték ennél az elemzésnél is eltért (AIC: 178.8, AICc: 180.432). A kiválasztott modellek hierarchiájában megjelenő AIC-érték növekedést inkább az okozta, hogy ennél az elemzésnél az időfüggő CJS-modell két különböző AIC statisztika szerint kapott értéke is nagyobb mértékben eltért (AIC: 172.3, AICc: 175.061). Így ehhez képest a valamennyi biotikus faktort kódoló korlátozó tényezős modell ragsorbéli helyzete a két AIC-érték szerint különbözött (28. táblázat/Függelék).

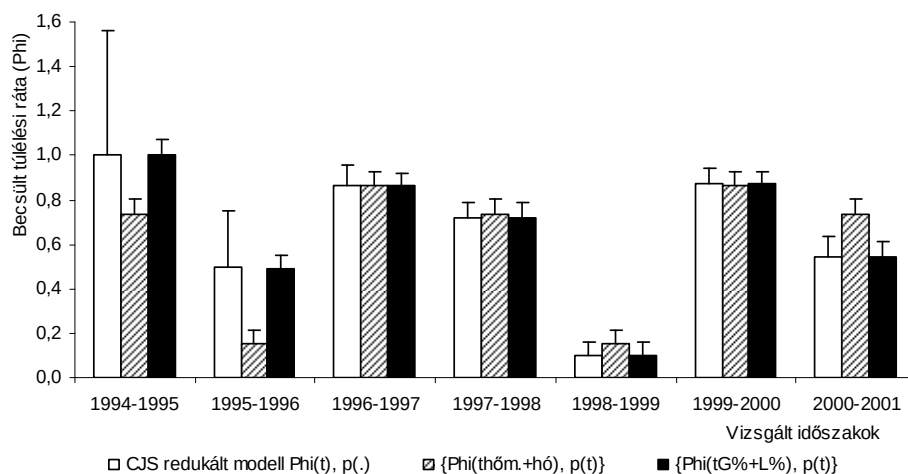
A további, kisebb AIC-értékű korlátozó tényezős modellek közül azt emeltük ki, ahol a gravidáló és laktáló nőtények aránya együtt szerepelt, ami tulajdonképpen a teljes szaporodóképes nőtények arányát, mint valós kovariánst vette figyelembe (41. ábra). A modell hierarchia azon ágán, ahol a kovariánsokat tartalmazó modellek szerepeltek, mindkét párosításban működött az LR-teszt, amely ebben az elemzésben a modellek statisztikai különbségét igazolta. A modell választás statisztikai eredménye alapján ezt az utóbbi modellt tekintettük olyan takarékos modellként, amely az adataink elemzéséhez megfelelő és magyarázza a biotikus változók vonatkozásában feltett hipotézist. A redukált alapmátrixból kapott modellezési eredmények is azt bizonyították, hogy a felnőtt egyedek őszi kondíciójának és a populációban ekkor jelenlévő szaporodó nőtények arányának meghatározó szerepe van az erdei pocok téli túlélésében.



41. ábra: A biotikus változók hatását kódoló korlátozó tényezős modellek hierarchiája az időfüggő CJS-alapmodellhez viszonyítva az egymást követő években megfogott egyedek fogástörténete alapján (1994-2001)



42. ábra: Az erdei pocok populáció becült téli túlélési értékei az 1994-2001 között kapott tavaszi és őszi fogásadatok alapján



43. ábra: Az erdei pocok populáció becült téli túlélési értékei az egymást követő években megfogott egyedek fogástörténete alapján (1994-2001)

Mindkét adatmátrixból becsült túlélés értékeket úgy jelenítettük meg, hogy az időfüggő CJS-modell értékei mellett tüntettük fel mind az időjárási, mind a biotikus változók korlátozó hatását feltételező modellek által becsült túlélési rátákat (42-43. ábra). A két mátrix adataiból elvégzett becslés első különbsége az, hogy a tavaszi és az őszi egyedek alapján elvégzett értékelés lényegesen kisebb túlélési értéket adott, mint amikor a mátrixból kihagytuk az összes, csak egyszer megfogott egyedet. A két minta a becsült értékek nagyságrendbeli különbségének ellenére azonban a téli túlélés hasonló időbeli mintázatát adta, a sikerebb áttelelés és az alacsonyabb túlélési ráta mindkét minta alapján közelítőleg ugyanabban a téli időszakban jelentkezett. Az eredmények alapján azt vártuk, hogy a redukált adatmátrixból becsült értékek meg fogják közelíteni a hagyományos úton számított 28-napos téli túlélési értékeket. Ezt a feltételezést a statisztikai számítások is alátámasztották. A tavaszi és őszi egyedeket tartalmazó adatmátrix elemzésénél a becsléssel kapott három különböző modell túlélési értékei nem különböztek szignifikánsan (Kruskal-Wallis ANOVA: $H = 0.19$, n.s.). Ha a varianciaanalízisbe bevontuk a 28-napos túlélési ráták két adatsorának értékeit (szeptember-március, október-március), akkor mindkét esetben a becsült és számított túlélés értékek már statisztikai különbséget mutattak (Kruskal-Wallis ANOVA: $H = 8.64 - 11.25$, $P < 0.05$).

A redukált adatmátrix alapján végzett becslések eredményeiből kiemelt három modell (43. ábra) összehasonlításában nem kaptunk szignifikáns különbséget a becsült túlélési rátákban (Kruskal-Wallis ANOVA: $H = 0.01$, n.s.). A vártak megfelelően az új becsült értékek megközelítették a számított 28-napos túlélés értékeit, így a modellek alapján becsült túlélés sem a szeptember-március, sem az október-március között számított téli túlélés értékek összehasonlításában nem mutatott szignifikáns különbséget (Kruskal-Wallis ANOVA: $H = 0.25 - 0.31$, n.s.).

5.2.2 A túlélés és a populáció növekedési ráta együttes becslése

A Dráva felső szakasza mentén vizsgált három generalista rágcsálófaj fogási eredményességének mennyiségi adatai és ennek szezonális különbsége eltért a három különböző erdei mintaterület összehasonlításában. A három faj összesített fogásértéke az újraerdősödő élőhelyen volt a legnagyobb, ahol a nyári érték volt szignifikánsan magasabb, mint az őszi. A fogások összesített mennyisége hasonló volt a két zárt erdőben, melyek közül a védett égerligetben (Lankóci-erdő) az őszi fogásérték a várható kisemlős sűrűség növekedésével szignifikánsan magasabb volt, mint a nyári. Az erdészeti kezelés alatt álló szárazabb erdőben (Répási-erdő) viszont nem volt szignifikáns különbség a három faj összesített fogásértékének szezonális megoszlásában (29. táblázat.). A fajokra lebontott fogásértékek megoszlása már más mintázatot mutatott. A védett zárt erdőben az erdei pocok nagyjából 10-szer akkora mennyiségben volt jelen, mint az ott élő két Apodemus faj. Az erdei pocok populáció ezen az élőhelyen jelentős sűrűség növekedést ért el, így fogásértékének szezonális megoszlásában szignifikáns különbség volt. A sárganyakú erdei egér és a pírók erdei egér mind nyáron, mind ősszel alacsony fogásértékkel volt jellemző a védett erdei élőhelyen, a szezonális különbség egyik faj esetében sem volt szignifikáns. Az újraerdősödő élőhelyen az egerek mennyiségi értéke nyáron volt szignifikánsan magasabb mint ősszel. Az Apodemus populációknál az őszi sűrűség növekedés elmaradását feltehetően az erdei pocok nagymértékű szétterjedése okozta. Ez a faj az újraerdősödő habitatban is magasabb fogásértékkel jelent meg, és ősszel itt is jelentős létszámnövekedést ért el. A zárt erdőfoltokhoz hasonlóan az erdei pocok mennyiségének szezonális megoszlása az újraerdősödő élőhelyen is szignifikánsan eltért. Az erdészeti kezelt területen a fogásiértékek szezonális megoszlása egyik populáció esetében sem mutatott szignifikáns különbséget. Az itt egymás mellett élő három karakter populáció a vizsgált időintervallum alatt (július - október) a rá jellemző sűrűség értéket stabilan megtartotta, tehát a gyors őszi demográfia növekedése helyett a denzitás értékek stagnálása volt jellemző (29. táblázat.).

29. táblázat A vizsgált domináns rágcsáló fajok szezonális fogásszámának statisztikai összehasonlítása

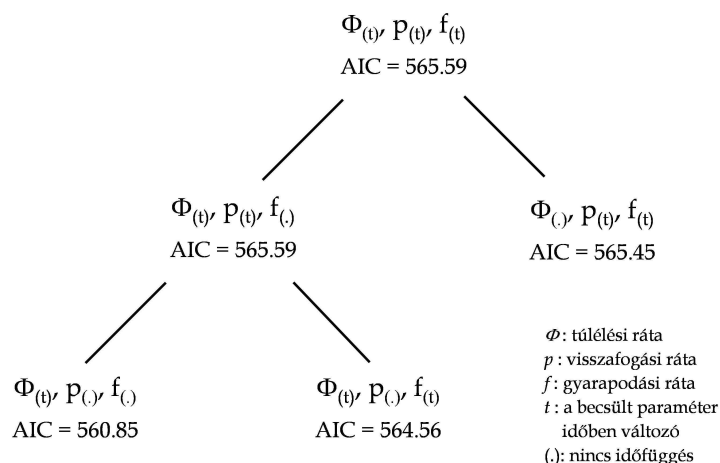
Mintavételi terület	védett, zárt erdő A-kvadrát (Lankóci-erdő – HU)		újraerdősödő terület B-kvadrát (Lankóci-erdő – HU)		erdészeti kezelés alatt álló terület (R-kvadrát) (Repási-erdő – CRO)	
	fogások száma		fogások száma		fogások száma	
Fajok (kód)	nyár	ősz	nyár	ősz	nyár	ősz
<i>A. flavicollis</i> (AFL)	47	39	63	23	138	170
χ^2 -value	0.74, <i>n.s.</i>		18.60, $P < 0.001$		3.32, <i>n.s.</i>	
<i>A. agrarius</i> (AAG)	10	11	319	101	35	34
χ^2 -value	0.04, <i>n.s.</i>		113.15, $P < 0.001$		0.014, <i>n.s.</i>	
<i>C. glareolus</i> (CGL)	242	348	152	304	147	148
χ^2 -value	19.04, $P < 0.001$		50.67, $P < 0.001$		0.03, <i>n.s.</i>	
Σ	299	398	534	428	320	352
χ^2 -value	14.06, $P < 0.001$		11.06, $P < 0.001$		1.52, <i>n.s.</i>	

A vizsgált populációk relatív frekvenciájának szezonális változása a három erdei élőhelyen más mintázatot mutatott. Mindhárom faj esetében a havonként számított relatív arányok szignifikánsan különböztek az élőhelyek összehasonlításában (*A. flavicollis*: $H = 8$, $P < 0.05$; *C. glareolus*: $H = 6.7$, $P < 0.05$; *A. agrarius*: $H = 9.84$, $P < 0.01$). A három vizsgált populáció havonként számított relatív arányának élőhelyenkénti szignifikáns különbsége arra enged következtetni, hogy a vegetáció struktúrában, az erdészeti beavatkozások mértékében különböző élőhelyek ugyanannál a fajnál eltérő populációdinamikát alakítanak ki. Mindamellet, hogy tisztában vagyunk azzal, hogy a demográfiai fluktuációra számos belső és külső tényező hathat, adataink alapján az élőhelyek különböző minősége visszatükröződött e domináns populációk népszámszám alakulásában. Az egymás mellett élő populációk kölcsönös denzitásfüggő hatásai is érvényesültek, amit leginkább a Lankóci-erdőben mutattak ki adataink. Itt a populáció ciklikusságában ismét felerősödött erdei pocok sűrűsége jelentős mértékben hatott a vele együtt élő két *Apodemus* faj populációjára, ami a védett erdőben egyértelműen és nem várt eredményként az újraerdősödő élőhelyen is bebizonyosodott. A horvátországi erdészeti kezelés területén ez a hatás nem volt ilyen egyértelmű, mivel itt az erdei pocoknak és a sárganyakú erdei egérnek kiegyenlített éven belüli demográfiai fluktuációval, stabil populációja élt egymás mellett.

A fentiek alapján a túlélés, a gyarapodás és a populációnövekedési ráta együttes becslése alkalmas módszernek ígérkezett annak a kérdésnek a vizsgálatára, hogy a különböző erdei élőhelyek viszonyában a három domináns faj fogásértékei alapján tapasztalt populációdinamikai különbségeket mennyiben támasztja alá a populáció növekedési ráta becslése. Kérdés továbbra is az volt, hogy tehetők-e egyértelmű megállapítások arra vonatkozóan, hogy az adott populáció mérete az egyik élőhelyen nőtt, a másikban csökkent, vagy éppen a vizsgált időszakon keresztül a tartós stabilitás jellemezte.

A Dráva felső szakaszán három különböző erdei élőhelyen kimutatott gyakori rágcsálófajok közül, mind a fogási adatok szezonális értékelése a pirok erdei egér a Lankóci-erdő újraerdősödő területen volt a legnagyobb sűrűségben jelen. Annak ellenére, hogy gyors szétterjedésre képes, sem az újraerdősödő területtel szomszédos védett égerligetben, sem a Répási-erdő erdészeti kezelés mintaterületén nem jelent meg olyan tömegességgel, amely alapján populációbiológiai paramétereinek becslését el tudtuk volna végezni. Ennek megfelelően a pirok erdei egér túlélésének és gyarapodásának, valamint populáció növekedési rátájának együttes becslését az újraerdősödő terület adataiból végeztük el. A négy hónapon keresztül folyt csapadázás input élettörténeti mátrixa alapján összesen nyolc Pradel modellt futtattunk le a MARK-ban. A becsléseket és a modellezést az időfüggő globális modellből indítottuk el, amelyben mindhárom

paraméter (túlélés és visszafogási valószínűség, gyarapodási ráta) időben változik ($\Phi_{(t)}$, $p_{(t)}$, $f_{(t)}$). A négy mintavételi periódus alapján ez a globális alapmodell mindhárom paraméterre három időintervallumban adott becslést. A további modelleket a paraméterek időfüggésének különböző variációkban történő elhagyásából származtattuk, létrehozva a különböző redukált modelleket. Az egyes modellek MARK output eredményei alapján kapott paramétereit a 30. táblázat/Függelék tartalmazza. A modelleket a MARK az AIC-értékeknek megfelelően növekvő sorrendbe helyezte, amely alapján látható, hogy a globális alapmodellhez viszonyítva négy kisebb AIC-értékű modellt kaptunk. A legkisebb AIC-értékű modellnél a túlélés időfüggő, míg a visszafogási valószínűség és a gyarapodási ráta időben állandó volt ($\Phi_{(t)}$, $p_{(.)}$, $f_{(.)}$).

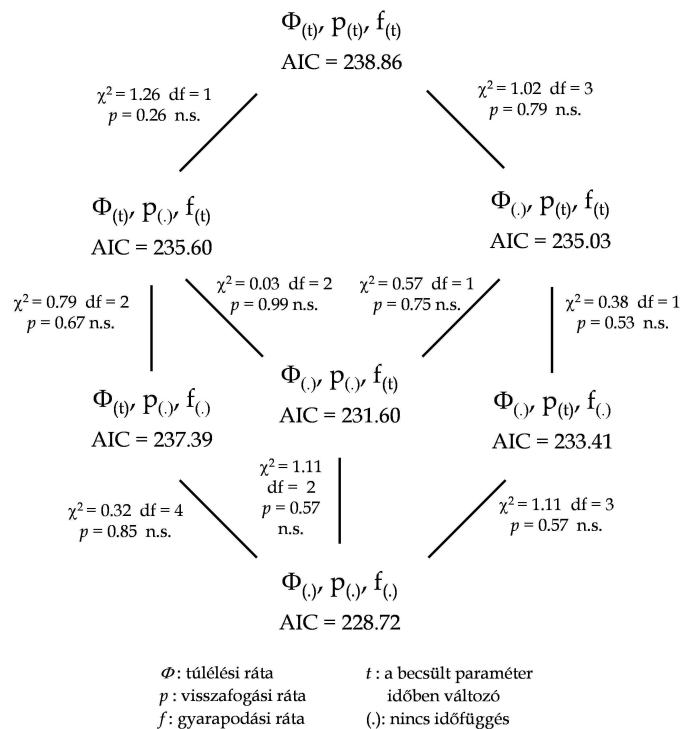


44. ábra: A túlélés és gyarapodást becslő időfüggő Pradel modell és az ebből levezetett redukált modellek hierarchiája a pirók erdeiegér populációnál a Lankóci-erdő (HU) újraerdősödő mintaterületén (B-kvadrát)

A pirók erdeiegér populáció esetén öt modellt emeltünk ki, melyeket az egyszerűsítés logikája alapján hierarchikus viszonyban ábrázoltunk (44. ábra). Ebben az időfüggő alapmodell redukálását két úton végeztük el, az egyik ágon a túlélés időfüggőségét megtartottuk, míg a másik verzióban a túlélési valószínűséget időben állandónak tekintettük. A legkisebb AIC-értékű modellhez azon az egyszerűsítési úton jutottunk, ahol a túlélés időben változó maradt, míg a visszafogási valószínűség és a gyarapodás időfüggésétől eltekintettünk. A pirók erdeiegér populáció paramétereinek modellezésénél azonban a modellek többségénél nem kaptunk deviancia értéket (azaz a deviancia = 0), így a modellek közötti LR-teszt nem működött, tehát a megadott modell hierarchiában egyik modell párosításában sem volt értékelhető a devianciák különbségén alapuló teszt. A modellszelekció lényege, hogy biológiailag, ökológiailag értelmezhető takarékos modellhez jussunk, és ez alapján végezzük a becsléseket, vagy folytassuk a további modellezést. A pirók erdeiegér populációnál a Pradel modellek értékei alapján az LR-tesztek nem járultak hozzá a modellek közötti különbség statisztikai igazolásához, a takarékos modell kiválasztásához, illetve a modellszelekció további finomításához. A rangsort kizárólag az AIC-értékek alapján adtuk meg. Azonban úgy gondoljuk, hogy a pirók erdeiegér populációdinamikájában igen fontos az időtényező jelenléte, így a további elemzések céljára a második legkisebb AIC-értékű modellt emeltük ki, ahol a túlélési valószínűség és a gyarapodási ráta időben változó, míg a visszafogási valószínűség állandó ($\Phi_{(t)}$, $p_{(.)}$, $f_{(.)}$) (44. ábra).

A sárganyakú erdeiegér túlélés és gyarapodási ráta becslését már két mintavételi területen, a Lankóci-erdő zárt égerligetében és a Répási-erdő erdészetiileg kezelt területén kapott adataiból végeztük el. A Pradel modellek esetén a globális időfüggő alapmodellt és az ebből származtatott hét redukált modellt ennél a fajnál is lefuttattuk (31-32. táblázat/Függelék). A zárt égerliget esetében egy redukált modell kivételével az összes többi egyszerűsített modell kisebb AIC-értéket

adott mint az időfüggő globális modell. Ennél a modellezésnél a legkisebb AIC-értékű modell a legegyszerűbb, legkisebb paraméterszámú modell volt ($\Phi_{(.)}$, $p_{(.)}$, $f_{(.)}$). Egy kivételével a többi modellt feltüntettük a globális modell egyszerűsítésének hierarchikus viszonyában, amely esetben is az egyszerűsítés két logikai ága a túlélés időfüggésének, vagy időbeli állandóságának feltételezése volt. A hierarchiában egymást követő modellek egymásba ágyazottak (nested), ami a megfelelő modellpárosításokban lehetővé teszi az LR-tesztek számítását. A sárganyakú erdeieger populációnál a védett, zárt erdőben valamennyi modell esetében nullánál nagyobb deviancia értéket kaptunk, azonban ezek olyan kis mértékben különböztek egymástól, hogy az LR-tesztek χ^2 -értékei a modellek között egyik esetben sem adtak szignifikáns statisztikai különbséget (45. ábra).

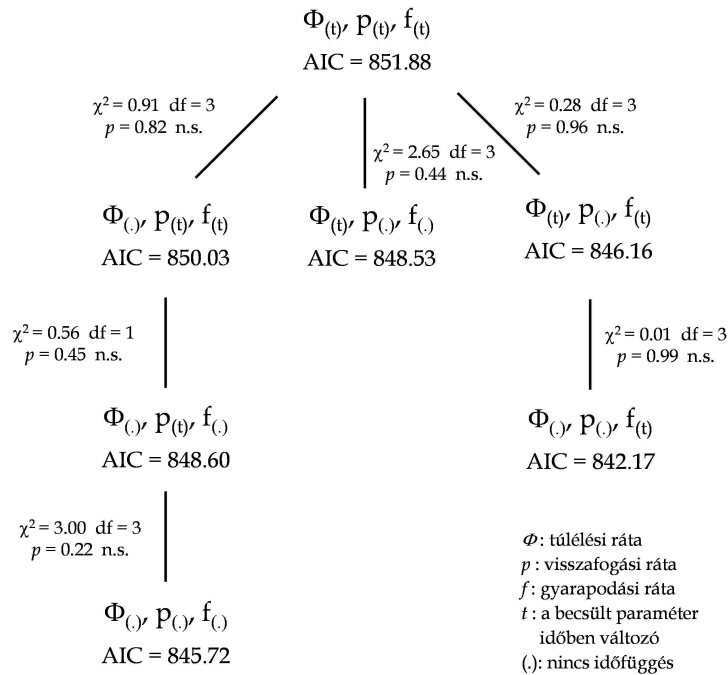


45. ábra: A túlélés és gyarapodást becslő időfüggő Pradel modell és az ebből levezetett redukált modellek hierarchiája a sárganyakú erdeieger populációnál a Lankóci-erdő (HU) védett égerligetében (A-kvadrát)

A modellkiválasztás folyamatában a sárganyakú erdeieger esetében is kizárólag az AIC-értékeket tudtuk figyelembe venni. Azonban ennél a populációnál is a második legkisebb AIC-értékű modellt találtuk biológiailag megfelelőbbnek, amelynél a három vizsgált paraméter közül a populáció gyarapodása volt időfüggő ($\Phi_{(.)}$, $p_{(.)}$, $f_{(t)}$). Ez a feltétel maga után vonja azt, hogy a populáció növekedési ráta (λ) is időfüggő, így a mintavételi periódusoknak megfelelően ezzel a modellel mind a gyarapodásra, mind a növekedési rátára három becsült értéket kaptunk. A további statisztikai elemzésben ezt a modellt használtuk fel arra, hogy egyrészt a sárganyakú erdeieger különböző mintaterületen kapott becsült értékeit összevessük, másrészt az ugyanazon területen vele együtt élő erdei pocok populációnál kapott értékekkel összehasonlítsuk.

A sárganyakú erdeieger esetében a Lankóci-erdő zárt égerligetéhez nagyon hasonló modellezési eredményeket kaptunk a faj Répási-erdőben gyűjtött adataiból. Az időfüggő globális modelltől ebben az esetben is hat modell bizonyult kisebb AIC-értékűnek, így ezek a modellrangsorban megelőzték az időfüggő alapmodellt. A legkisebb AIC-értékű modellnél a túlélés és a visszafogási ráta állandó, míg a gyarapodás időfüggő volt ($\Phi_{(.)}$, $p_{(.)}$, $f_{(t)}$). A modellek illesztése során kapott deviancia értékek a kezelt erdő esetében is nagyobbak voltak nullánál, de

még kisebb mértékben differenciálták a modelleket, mint a zárt égerligetben kimutatott populáció esetében. A globális modell egyszerűsítését bemutató hierarchiában a horvátországi populáció esetében is hét modellt vettünk figyelembe és a devianciák korábban említett kisebb eltéréseinek megfelelően a modellek közötti LR-tesztek egyik párosításában sem adtak szignifikáns különbséget (46. ábra).

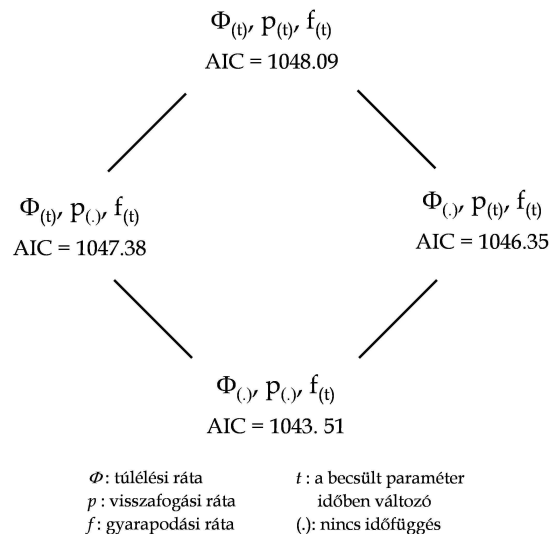


46. ábra: A túlélés és gyarapodást becsülő időfüggő Pradel modell és az ebből levezetett redukált modellek hierarchiája a sárganyakú erdeigér populációnál a Répási-erdő (CRO) erdészeti kezelés alatt álló élőhelyén

A megfelelő takarékos modellt ebben az esetben is a legkisebb AIC-érték alapján választottuk ki, hiszen itt a horvátországi populációnál az a (kizárólag a gyarapodás időfüggését feltételező) modell volt a legkisebb AIC-értékű, amit a magyarországi zárt erdőben kimutatott populációnál is takarékos és egyben biológiailag releváns modellnek tekintettünk. A Répási-erdőben kimutatott sárganyakú erdeigér populációnál is tehát ennek a modellnek a becsült értékeit használtuk fel a további elemzésekhez.

A három domináns faj közül az erdei pocok populációt mindhárom vizsgált erdei élőhelyen magasabb fogási gyakoriság jellemezte, így mindhárom terület adataiból tudtuk becsülni a túlélést, a populáció gyarapodását, illetve növekedési rátáját. A korábbi eredményeink már jól mutatták, hogy a faj a legnagyobb gyakoriságot a védett zárt égerligetben érte el, a zárt populáció becslőkkel is ezen a területen mutattuk ki a legnagyobb populációméretet. Az alap és ennek egyszerűsítésével kapott, összesen kilenc Pradel modellt ennél a fajnál is lefuttattuk, amely elemzés alapján a zárt erdőben az időfüggő globális modell az AIC-értékek által meghatározott rangsorban a második helyet foglalta el. Tehát csak egy redukált modell volt ennél kisebb AIC-értékű, amelynél a túlélési valószínűség időben állandó volt, míg a modell a visszafogási valószínűség és a gyarapodási ráta időfüggését feltételezte ($\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(t)}$) (33. táblázat/Függelék). A modellek többségénél az adataink és a modell elméleti értékének illesztése során nem kaptunk eltérést, vagyis a devianciák különbségével számoló LR-tesztek nem működtek. Az időfüggő globális modell ($\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$) és a teljes mértékben redukált modell (amelynél mindhárom paraméter időben állandó ($\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(.)}$))

között azonban szignifikáns különbséget kaptunk ($\chi^2 = 35.85$, $df = 4$, $P < 0.001$). Ez annak köszönhető, hogy a globális modellhez képest ennek a modellnek csökkent le leginkább a paraméterszáma. Mivel az erdei pocok zárt égerligetben kapott mintavételi adatai alapján a Pradel modellek lefuttatása során az időfüggő globális modell a második volt a rangsorban, ezért ennél a modellezésnél nem volt indokolt az egymásba ágyazott modellek hierarchiájának felállítása. Az erdei pocok zárt égerligetre vonatkozó (Lankóci-erdő) becsült paraméterei közül a gyarapodás és a populáció növekedési ráta további statisztikai elemzéséhez a legkisebb AIC-értékű modell ($\Phi_{(t)}$, $p_{(t)}$, $f_{(t)}$) becsült értékeit, míg a túlélési valószínűség összevetésében az AIC rangsorban második helyet elfoglaló időfüggő globális modell adatait ($\Phi_{(t)}$, $p_{(t)}$, $f_{(t)}$) használtuk fel.



47. ábra: A túlélés és gyarapodást becslő időfüggő Pradel modell és az ebből levezetett redukált modellek hierarchiája az erdei pocok populációnál a Lankóci-erdő (HU) újraerdősödő mintaterületén (B-kvadrát)

A korábbi populáció dinamikai elemzések megmutatták, hogy az erdei pocok sűrűségének növekedésekor a védett zárt erdővel szomszédos újraerdősödő területen is szétterjedt, ahol ez a szétterjedési intenzitás az egyébként domináns pirók erdeieger populációt is képes visszaszorítani. A Pradel modellek lefuttatása alapján három redukált modell bizonyult kisebb AIC-értékűnek, mint az időfüggő alapmodell. A modellrangsorban a legkisebb AIC-értékű modell a túlélés és visszafogási valószínűség időbeli állandóságát és a gyarapodási ráta időfüggését feltételező modell volt ($\Phi_{(.)}$, $p_{(.)}$, $f_{(t)}$) (34. táblázat/Függelék). A paraméterek alapján így négy modell hierarchiáját ábrázoltuk (47. ábra). Annak ellenére, hogy ezek egymásba ágyazott modellek, a devianciák különbségének hiánya miatt az LR-tesztek egyik modell párosításában sem működtek, így ebben az esetben is az AIC-értékek által meghatározott rangsor, illetve a biológiai, ökológiai értelmezhetőség határozta meg a modellválasztás folyamatát. Ennek alapján azt a modellt választottuk ki a további elemzésekhez, ahol a túlélés és a gyarapodás időben változik és a fogási valószínűség állandó ($\Phi_{(t)}$, $p_{(.)}$, $f_{(t)}$).

Az erdei pocok a horvátországi mintaterületen (Répási-erdő) domináns fajnak bizonyult, ahol a fogási adatokból készített jelölt egyedek élettörténeti mátrixa a zárt populációbecslés mellett a Pradel modellekkel történő elemzést is lehetővé tette. A nyolc lefuttatott Pradel modell alapján a globális időfüggő modell az AIC-érték által meghatározott rangsorban a harmadik helyet foglalta el. Mindössze két redukált modell bizonyult ennél kisebb AIC-értékűnek, melyek közül a legkisebb AIC-értékű modellnél a túlélés és a gyarapodás volt állandó, míg a visszafogási valószínűség időfüggő volt ($\Phi_{(.)}$, $p_{(t)}$, $f_{(t)}$) (35. táblázat/Függelék). Mivel ennél a mintaterületnél is

az időfüggő globális modell az AIC-értékek által meghatározott rangsoron belül az első három helyen volt, ennél az elemzésnél sem volt indokolt az egymásba ágyazott modellek hierarchiájának felállítása, amit az is indokolt, hogy valamennyi modellnél a MARK a devianciára nulla értéket adott meg, ami ebben az esetben sem tette lehetővé az LR-teszt használatát. A gyarapodási és a populáció növekedési ráta további elemzéséhez azonban biológiailag megfelelőnek találtuk az időfüggő általános modellt, így e modell által becsült paramétereket használtuk fel a további statisztikai elemzésekhez.

A túlélési (Φ) és fogási valószínűség (p), valamint a gyarapodási ráta (f) becsült értékeit az egyes fajok esetében az adott mintavételi területeknek és periódusoknak megfelelően a fentebb leírt kiválasztott modellek alapján foglaltuk táblázatba (36. táblázat).

36. táblázat: A három vizsgált populáció Pradel modellek futtatásával becsült értékei a mintavételi területeken és periódusokban

Mintavételi területek	védett égerliget Lankóci-erdő (HU)			újraerdősödő terület Lankóci-erdő (HU)			erdészeti kezelés alatt álló terület Répási-erdő (CRO)		
	Φ	p	f	Φ	p	f	Φ	p	f
Faj/Mintavételi periódus									
<i>A. flavicollis</i> /modell	$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$			-			$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$		
07.-08.	$\uparrow$	$\uparrow$	0.11	-	-	-	0.86	$\uparrow$	0.81
08.-09.	0.58	0.29	0.38	-	-	-	0.86	0.17	0.44
09.-10.	konstans	(konstans)						(konstans)	
	$\downarrow$	$\downarrow$	0.46	-	-	-	0.88	$\downarrow$	0.16
<i>A. agrarius</i> /modell				$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$					
07.-08.	-	-	-	0.75	$\uparrow$	0.43	-	-	-
08.-09.	-	-	-	0.14	0.69	0.33	-	-	-
09.-10.	-	-	-	0.16	(konstans)		-	-	-
					$\downarrow$	0.41	-	-	-
<i>C. glareolus</i> /modell	$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$			$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$			$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$		
07.-08.	0.90	0.28	0.42	0.67	$\uparrow$	0.2	0.63	0.31	0.25
08.-09.	0.66	0.45	0.58	0.71	0.46	1.69	0.78	0.21	0.37
09.-10.	0.41	1.00	0.03	0.72	(konstans)				
					$\downarrow$	0.28	1.00	0.15	0.12

Φ : becsült túlélési valószínűség

p : visszafogási valószínűség

f : a gyarapodási ráta becsült értéke

t : a becsült változó időfüggő

(.): nincs időfüggés

A paraméterek statisztikai összevetésénél elsőként az adott területen egymás mellett élő populációk becsült értékeit hasonlítottuk össze. A Lankóci-erdő zárt égerligetében a sárganyakú erdeieger és az erdei pocok mintavételi periódusokra becsült gyarapodási értékek összehasonlításában nem kaptunk szignifikáns különbséget ($\chi^2 = 1.07$, n.s.). Az adatok alapján látható, hogy a sárganyakú erdeieger populáció értékei nyártól őszig fokozatosan emelkedtek, de nem érték el 0.5 vagy annál magasabb értéket. Az erdei pocok esetében azonban már az első periódusban magasabb volt a gyarapodás értéke, ami augusztusban tovább növekedett. A következő periódusban kapott érték azonban meglepő, hiszen az időfüggő modellel kapott gyarapodás drasztikus mértékben lecsökkent. Ennek feltételezhető oka az, hogy a zárt erdő területén már nem fogtunk meg újabb egyedeket, amit feltehetően az újraerdősödő terület irányába mutató szétterjedési dinamika eredményezett. Az ezzel szomszédos újraerdősödő

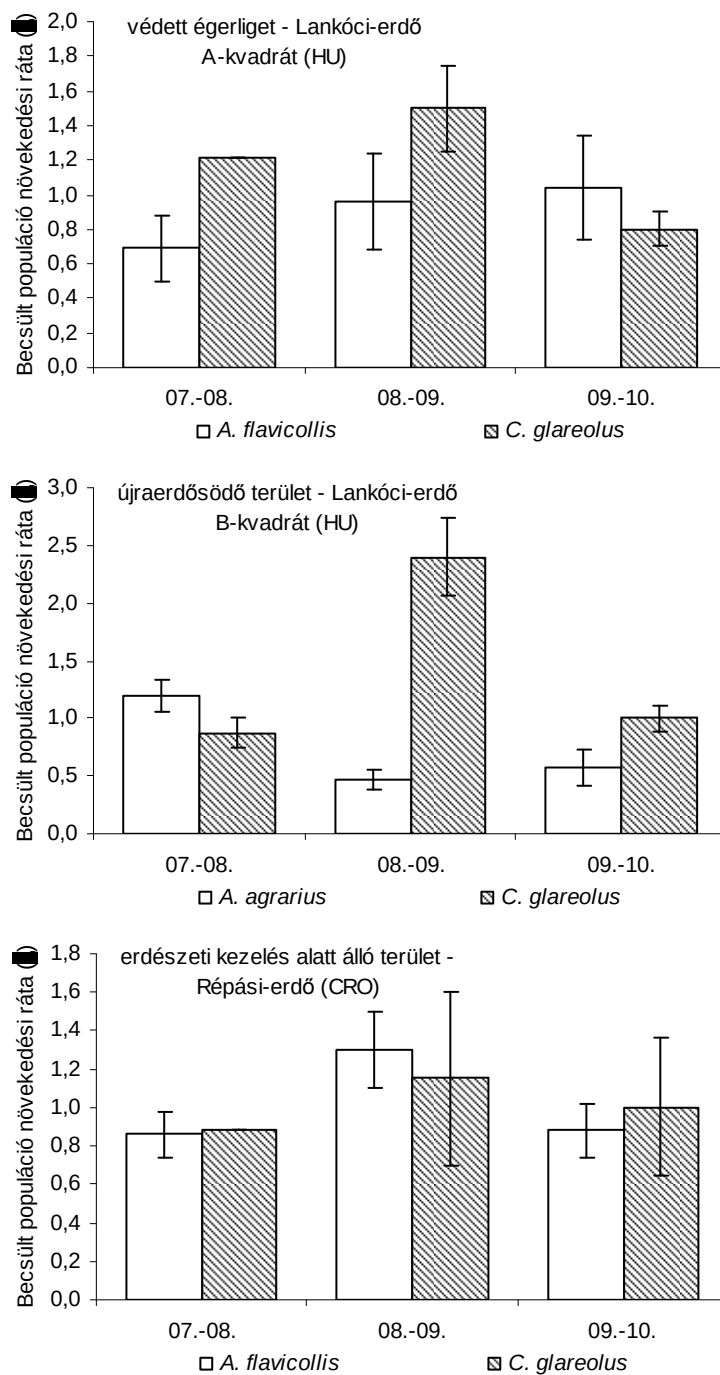
területen viszont a pirók erdeiegér és az erdei pocok értékeit vetettük össze, amely fajok populációdinamikája – az erdei pocok szétterjedésének következtében – ezen a területen ellentétesen alakult. Ezt a folyamatot már a zárt populációbecslés megmutatta, amit a túlélés és gyarapodás együttes becslése megerősített. Maguk a becslő adatok jól reprezentálták az erdei pocok újraerdősödő területen kialakuló dominanciáját. Az első mintavételi periódusban még a pirók erdeiegér populációnak volt magasabb a túlélése, majd jelentős mértékű csökkenés következett be, amellyel párhuzamosan az erdei pocok túlélési valószínűsége a pirók erdeiegér kezdeti értékéhez hasonló mértékűvé növekedett. A három becslési periódus alapján a túlélési valószínűségben tapasztalt populációdinamikai különbséget az adatok statisztikai összehasonlításában nem tudtuk igazolni ($\chi^2 = 1.75$, n.s.). Bár az adatok alapján látható a két faj túlélésének különbsége, azonban a finomabb statisztikai elemzés sem adott szignifikáns különbséget (ANOVA: $F = 3.04$, n.s.). A gyarapodási ráta esetében a pirók erdeiegér populációnál a becslés során kiegyenlített értéket kaptunk, míg az erdei pocoknál augusztus után kaptunk kiugró értéket a gyarapodásra, ami aztán ugyanilyen mértékben ismét lecsökkent. Az egy kiugró érték nem bizonyítja a becslő gyarapodási értékek statisztikai különbségét ($\chi^2 = 1.82$, n.s.), azonban szemlélteti az erdei pocok szétterjedésének következtében az újraerdősödő területen történő bevándorlás és így az itt jellemző gyarapodás (recruitment) jelentőségét.

A Horvátországban kijelölt erdészeti kezelés alatt álló élőhelyen ismét a sárganyakú erdeiegér és az erdei pocok becslő paramétereit tudtuk összevetni. Mind a túlélés mind a gyarapodás vonatkozásában ezen a mintaterületen a két faj vonatkozásában kiegyenlített értéket kaptunk a becslések során, így egyik paraméter esetében sem volt szignifikáns különbség a becslő értékek között ($\chi^2 = 1.18 - 2.5$, n.s.). Már ez a két paraméter is azt mutatta, hogy a két faj ezen az élőhelyen nagyon hasonló populációdinamikával rendelkezik, ami alátámasztotta a zárt populációbecslésnél kapott eredményeket.

A Pradel modellek alkalmazásával történő elemzések fontos eredményei a vizsgált populációk növekedési rátáinak (λ) becslése. A három faj és mindhárom élőhely esetében a modell szelekció során olyan modelleket választottunk, ahol a gyarapodás időfüggése mellett a populáció növekedési ráta időbeli változását is értékelni tudtuk. A növekedési ráta becslő értékeit grafikusan jelenítettük meg, ahol megadtuk a becslés standard hibáját is. A becslő növekedési ráta értékelését az élőhelyeknek megfelelően végeztük el, melyek esetében összehasonlítottuk a területen koegzisztens fajok populáció növekedési rátájának időbeli mintázatát. A Lankóci-erdő területén a védett éger ligetben az erdei pocok populációnál az első két becslési periódusra, tehát augusztusra és szeptemberre 1-nél nagyobb λ -értéket kaptunk eredményül, ami egyértelműen jelzi, hogy ebben a két időszakban az erdei pocok népessége növekedett a zárt erdő területén. Ezzel szemben a sárganyakú erdeiegér populációnál az első periódusban 1-nél kisebb, majd utána az őszi időszakokban 1-hez közeli értéket kaptunk a növekedési rátára, ami a populáció stabil állományának kialakulását mutatta. A szeptember-októberi időszak között az erdei pocoknál kapott 1-nél kisebb növekedési ráta a faj népességének csökkenését mutatta, ami alátámasztotta a korábbi állításainkat, miszerint az erdei pocok populáció a zárt erdővel szomszédos újraerdősödő területen nagymértékben szétterjedt, ami egy részleges populáció transzlokációt eredményezett (48. ábra). Mivel a vizsgált nyár közepétől ősz közepéig tartó időszakban mindkét fajnál megfigyelhető populációméret növekedést és csökkenést értelmező növekedési ráta érték, ezért a becslő λ -értéket között a két faj összehasonlításában nem kaptunk szignifikáns különbséget ($\chi^2 = 3.15$, n.s.).

Az újraerdősödő mintaterületen a domináns pirók erdeiegér populáció mellett a vizsgált időszak folyamán egyre nagyobb mértékben jelent meg az erdei pocok, amely populációdinamikai folyamatot a becslő növekedési ráta értékek is igazoltak. A július-augusztus közötti időszakban a pirók erdeiegér populációnál még 1-nél nagyobb λ -értéket kaptunk eredményül, de már ekkor jelen volt a területen az erdei pocok, így az itt élő pirók erdeiegér populáció ebben az időszakban sem tudott nagyobb mértékű létszámnövekedést elérni. A következő periódusban az erdei

pocoknál becsült növekedési ráta kiugró értéket adott, ami bizonyította, hogy az augusztus-szeptember közötti időszakban a faj az újraerdősödő területen szétterjedt és egy nagy intenzitású populációméret növekedést ért el. Tehát az erdei pocok populációnál a születésekből és az emigrációból származó gyarapodás ebben az időszakban az újraerdősödő területen volt a legnagyobb.



48. ábra: A vizsgált populációk becsült növekedési rátájának (λ) értékei a három különböző erdei élőhelyen

Ez a gyarapodási érték, illetve populáció növekedési ráta egyben a többi élőhelyen becsült értéket is meghaladta. Az őszi, vagyis a szeptembertől októberig tartó időszakban az erdei pocok populáció növekedési rátája ismét lecsökkent, tehát ebben periódusban már egy populációméret

csökkenő tendenciát regisztráltunk az újraerdősödő élőhelyen. Ez az erdei pocoknál kimutatott populációdinamika egyértelműen negatívan hatott a pirok erdeiegér populációra. Annak ellenére, hogy a szeptemberre és októberre becsült növekedési ráta értékek közel megegyeztek, minkét esetben az 1-nél kisebb érték a pirok erdeiegér populáció népességének csökkenésére utalt (48. ábra). Mivel a három becslési időszak alapján az erdei pocok esetében csak egy periódusban jelentkezett a növekedési ráta jelentős kiugrása, a becsült értékek között az újraerdősödő területen sem kaptunk szignifikáns különbséget az itt nagyobb létszámban együtt élő két populáció összehasonlításában ($\chi^2 = 3.57$, n.s.).

A horvátországi mintaterületen, ahol a kijelölt tölgy-kőris-szil erdőben folyamatos az erdészeti kezelés, az erdei pocok és a sárganyakú erdeiegér populáció növekedési rátáját tudtuk elemezni. A becsült λ -értékek e két fajnál ezen a mintaterületen teljesen szinkron változtak a mintavételi periódusok során. Az 1-hez közeli értékek mindkét esetben azt mutatták, hogy ezen az élőhelyen a két faj hasonló populációlétszámmal, stabilan képes együtt élni (48. ábra). A becsült növekedési ráta ebben az esetben sem volt szignifikáns ($\chi^2 = 3.03$, n.s.), amit a zárt populáció becslések során kapott eredmények alapján meg tudunk jósolni.

A becsült értékekből megadtuk a populáció gyarapodásának komponenseit. Elsőként azt vizsgáltuk, hogy az i - 1-dik mintavételi periódus túlélő felnőtt állatai mekkora arányban (γ_i) járulnak hozzá a gyarapodás, illetve populációnövekedés mértékéhez. Az előbbi értékből második paraméterként megadható a populációba újonnan bekerült egyedek aránya ($1 - \gamma_i$) is, amely egyrészt a területen belüli reprodukcióból, másrészt a környező területek emigráns egyedeiből származhat (37. táblázat).

37. táblázat: A felnőtt egyedek túlélésének (γ) és a populációba bekerült új egyedek ($1 - \gamma$) hozzájárulási aránya a populáció növekedésének mértékéhez

Faj/Mintavételi periódus	Mintavételi területek		védtett égerliget Lankóci-erdő (HU)		újraerdősödő terület Lankóci-erdő (HU)		erdészeti kezelés alatt álló terület Répási-erdő (CRO)	
	γ	$1 - \gamma$	γ	$1 - \gamma$	γ	$1 - \gamma$	γ	$1 - \gamma$
<i>A. flavicollis</i>								
07.-08.	0.84	0.16	-	-	0.51	0.49		
08.-09.	0.60	0.40	-	-	0.66	0.34		
09.-10.	0.56	0.44	-	-	0.85	0.15		
<i>A. agrarius</i>								
07.-08.	-	-	0.64	0.36	-	-		
08.-09.	-	-	0.30	0.70	-	-		
09.-10.	-	-	0.28	0.72	-	-		
<i>C. glareolus</i>								
07.-08.	0.68	0.32	0.77	0.23	0.72	0.28		
08.-09.	0.53	0.47	0.30	0.70	0.68	0.32		
09.-10.	0.93	0.07	0.72	0.28	0.89	0.11		

A sárganyakú erdeiegér esetén a felnőtt állatok túléléséből eredő növekedési hozzájárulás mértéke a Lankóci-erdő védtett égerligetében a nyári magasabb arányról fokozatosan csökkent az őszi periódusokra, de még ekkor is nagyobb volt e korosztály túlélése, mint 50 %. Ez azt mutatta, hogy a felnőtt állatok túlélésének sikere sokkal fontosabb a populáció növekedésénél, mint az új egyedek bekerülése. A fentebb tárgyalt becsült növekedési ráta (λ) alapján, melyek 1 körüli értékei azt jelezték, hogy ezen a mintaterületen a sárganyakú erdeiegér populáció állománya stabil és a felnőtt egyedek túlélésének jelentősége inkább ennek a stabilitásnak a kialakulásában játszott szerepet. A kisemlősök őszi sűrűség csúcsának létrejöttében a populációba újonnan bekerülő

egyedeknek óriási jelentősége van, ami a sárganyakú erdeieger populációnál a védett égerligetben nem volt jellemző és ennek hiányában a populáció nem mutatott növekvő tendenciát. A Répási-erdőben ennél a fajnál másként alakult a gyarapodás aránya. Itt a felnőtt egyedek túléléséből származó alacsonyabb értékről fokozatosan emelkedett, így ezzel ellentétes változást mutatott az új egyedek arányának hozzájárulása a populáció méretének alakulásában (37. táblázat). A pírók erdeieger populációnál az újraerdősödő területen a felnőtt állatok túléléséből származó gyarapodás a nyári intervallumban volt magasabb, majd őszi fokozatosan csökkent. Ezzel párhuzamosan viszont az új egyedek aránya növekedett a populációban, bár a populáció növekedési ráta az augusztus-szeptember és a szeptember-október közötti időszakban a populáció népességének csökkenését jelezte. Ennek figyelembe vételével a populációba bekerülő új egyedekkel a populáció mérete mégsem növekedett, így a pírók erdeiegerénél kapott gyarapodási arányok inkább az egyedek kicserélődésére utaltak. Az újraerdősödő területen az erdei pocok nagyarányú szétterjedésének következtében a pírók erdei egér nem mutatott őszi populáció növekedési trendet és így nem volt képes őszi sűrűségcsúcs kialakítására. Az erdei pocok populációnál a gyarapodásra vonatkozó részesedési arányokat az előző paraméterek (túlélési és gyarapodási ráta) ismeretében mindhárom területen ki tudtuk számolni. A két zárt erdőben (Lankóci- és Répási-erdő) a populáció növekedésében jelentős szerepe volt a felnőtt állatok túlélésének és így a gyarapodás ebből származó hozzájárulásának. Ez az arány mindkét erdőben, mindhárom becslési periódusban magasabb volt, mint 50 %. A két különböző erdőben a populációba újonnan bekerült egyedek aránya csak az augusztus-szeptember közötti időszakban emelkedett meg, ami a Lankóci-erdő védett égerligetében magasabb volt, de itt sem érte el az 50 %-os értéket. Ennek megfelelően a két vizsgált zárt erdőben a populáció növekedéséhez egyértelműen a felnőtt állatok túlélése járult hozzá nagyobb mértékben. Az erdei pocok 2007-ben az újraerdősödött területet is meghódította, amely vonatkozásában a korábbi eredmények alapján is írtuk, hogy ez a faj egyedeinek nagymértékű szétterjedésével magyarázható. Ezt az új egyedek populációba kerülésének augusztus-szeptember között számított 50 % feletti magasabb értéke bizonyította, amely érték kialakulása itt elsősorban a bevándorló egyedek megjelenésének volt köszönhető. A bevándorló egyedek így nagymértékben hozzájárultak az erdei pocok újraerdősödő területen ebben a periódusban jellemző demográfiai növekedéséhez (37. táblázat), amit az ekkor becsült legmagasabb populáció növekedési ráta (λ) értéke is alátámasztott (48. ábra).

5.2.3 A közönséges földipocok (*Microtus subterraneus*) élőhely foltok közötti túlélése, a „multistate” modellek alkalmazása

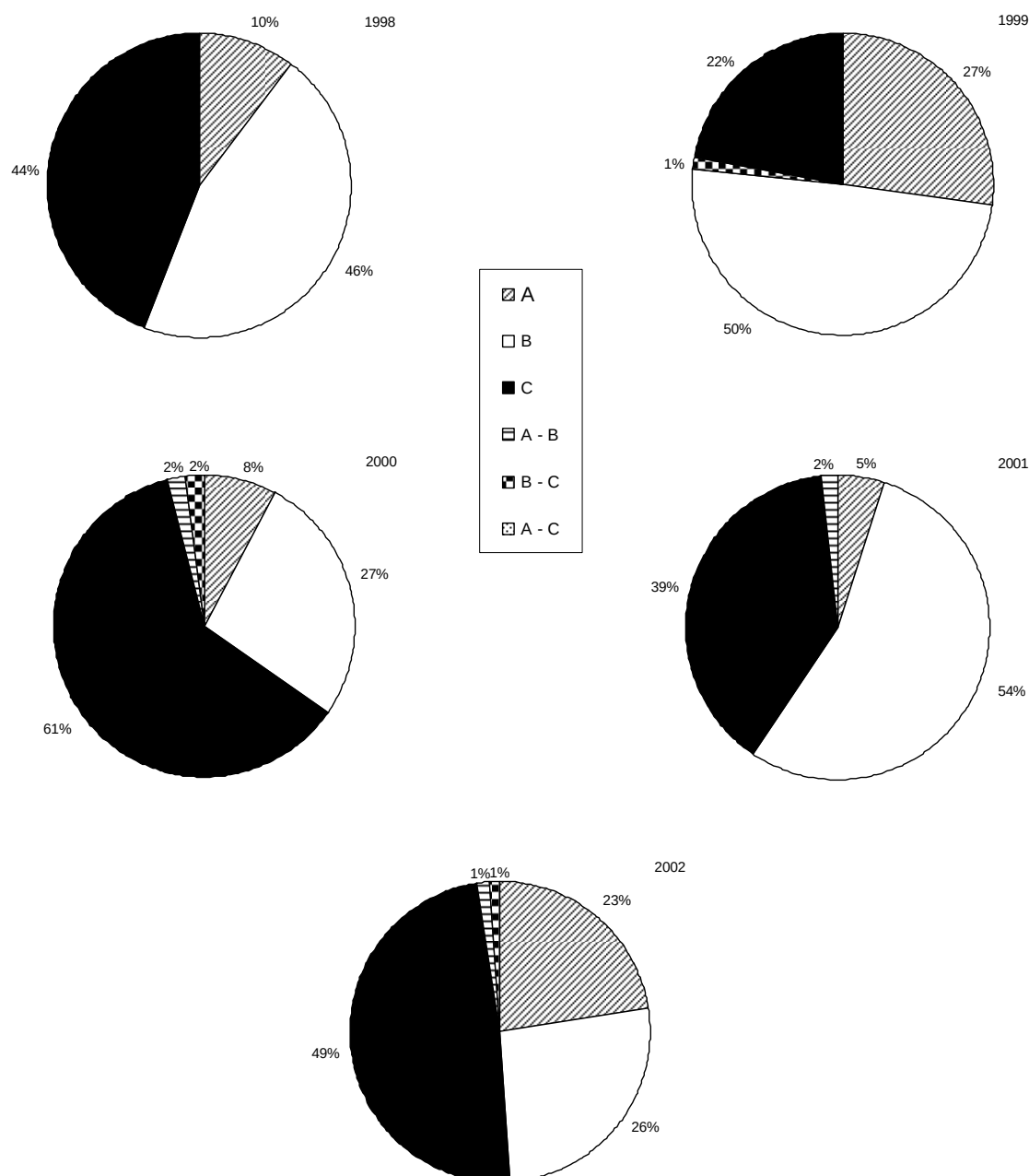
A Mattyi-tó menti mozaikos élőhelyen 1998-2002 között, kvadrát módszerrel végzett kisemlős csapdázások a három mintaterületen összesen 11 rágcsálófajt mutattak ki. A pocokfélék közül a földi pocok volt a legnagyobb gyakoriságban megjelenő faj. A mintavételezés során az öt év alatt folyamatosan, de eltérő intenzitással volt jelen a három csapdázott élőhely mozaikban. A vizsgálatok alatt alacsony példányszámban került elő a csaltíjáró pocok (*M. agrestis*), így e nagyobb testű *Microtus* faj nem befolyásolta a földi pocok mikro-élőhely választását. A mezei pocok több egyede került elő az évek során, de erről a fajról egyik évben sem tudtunk elegendő mennyiségű adatot gyűjteni, így a földi és a mezei pocok abundancia viszonyait statisztikailag nem tudtuk értékelni. Színező elemként került elő a kósza pocok (*A. terrestris*) és az erdei pocok (*C. glareolus*), amely utóbbi faj – mint a korábbi fejezetekben is láttuk – tipikusan erdőlakó rágcsáló, így valószínűsíthető, hogy a vizsgált nyílt területhez közel fekvő erdősávból szétterjedt egyedeket fogtunk meg. A mozaikos élőhelyet jól lefedő három kvadráttal eredményesen tudtuk csapdázni a földi pocok egyedeit, ami a fogásértékek növekedésében is tükröződött (38. táblázat).

38. táblázat: A földi pocok (*M. subterraneus*) fogási paraméterei a három kvadrátban (1998-2002)

Mintaterület/év	Fogások száma			Visszafogások száma			Ismert egyedek száma		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
1998	7	30	32	2	8	7	6	27	26
1999	36	58	31	9	10	7	28	52	25
2000	5	25	36	0	11	5	5	16	33
2001	4	43	25	2	12	4	4	33	23
2002	30	35	69	15	13	32	21	24	42

A földi pocok vonatkozásában a három mintaterület fogási eredményességét tekintve a Wilcoxon-féle teszt alapján a fogások számában szignifikáns különbség volt az A- és B-kvadrát között ($\chi = 2.02$, $P < 0.05$), míg a mintaterületek másik két párosításában nem volt szignifikáns eltérés a fogások értékében ($\chi = 0.13 - 1.75$, n.s.). A visszafogásokban a kvadrátok egyik párosításában sem kaptunk szignifikáns különbséget ($\chi = 0.67 - 1.61$, n.s.), ami azt mutatta, hogy az 5 év összesített eredményei alapján a földi pocok visszafogásában nagyon hasonló eredményeink voltak a fiziognómiai struktúrában eltérő három területen. Az egyedek száma alapján is hasonló eredményt kaptunk, mint a fogások teljes száma esetén, a B-kvadrátban szignifikánsan több egyed volt, mint az A mintaterületen ($\chi = 2.02$, $P < 0.05$).

A terület használatának vizsgálatában a visszafogott egyedek alapján elemeztük, hogy voltak-e olyan egyedek, amelyek két különböző, vagy esetleg mindhárom élőhelymozaik területét használták, tehát átmozogtak a kijelölt mintaterületek között. A földi pocok területek közötti mozgásának eredményei arra utalnak, hogy mennyire ragaszkodik egy élőhely-típushoz, valamint mozgáskörzete mennyire kiterjedt. 1998-ban nem regisztráltunk egyetlen egy átmozgást sem a területek között, a megfogott egyedek maradtak az adott mintaterületen. 1999-ben csak a B és C mintaterületek között volt minimális átmozgás. Az ismert egyedek kvadrátonkénti aránya alapján is látható, hogy a B és a C mintaterület volt megfelelő élőhely számukra, csak 2 % különbség volt a két terület között, míg az A-területen a Mattyi-tó mellett megfogott egyedek mindössze 10 %-a élt. A B és a C terület között egy földút található, amit főként mezőgazdasági gépek használnak, de a regisztrált átmozgások alapján ez nem jelentett akadályt a földi pocok egyedek számára. 1999-ben a B-kvadrátban volt a legtöbb egyed és az A területen 4 %-al több ismert egyedünk volt, mint a C-kvadrátban. A következő évben (2000) több átmozgást regisztráltunk, a B - C kvadrát közötti mozgások mellett megjelent az A - B migrációs irány is, amely a legkisebb kvadrátok közötti távolságot jelenti és nincs a két terület között mozgást, illetve szétterjedést zavaró vegetáció megszakítottság. 2000-ben az ismert egyedek legnagyobb aránya a C mintaterületen élt és ehhez viszonyítva nem tudtunk kimutatni sem emigrációt, sem immigrációt. 2001-ben megint a B-kvadrátban volt a legtöbb ismert egyed, míg az A területen csak néhány %-a élt a három élőhelyegyüttesben kimutatott összes ismert egyednek, ami a vizsgált területek vonatkozásában az előző évihez hasonló érték. Átmozgást csak az A - B-kvadrát között mutattunk ki, ami az egyedek 2 %-át jelentette. 2002-ben ismét a C élőhely volt a legmegfelelőbb a faj egyedei számára, az ismert egyedek legnagyobb aránya itt élt. Fontos eredmény, hogy az A-kvadrát vegetációja 2002-re regenerálódott, az előző évekhez viszonyítva nőtt a vegetáció borítottsága, ami kedvezett a földi pocok populáció egyedeinek. Mind a B - C, mind az A - B területek között regisztráltunk átmozgást, mindkét esetben az egyedek 1 %-a jelent meg két területen. Az eredmények alapján látható, hogy nagyobb távolságokat, vagyis pl. A - C-kvadrát közötti utat nem tettek meg egyedek és nem volt egy példány sem, amely területhasználatában mindhárom területet érintette volna (49. ábra).

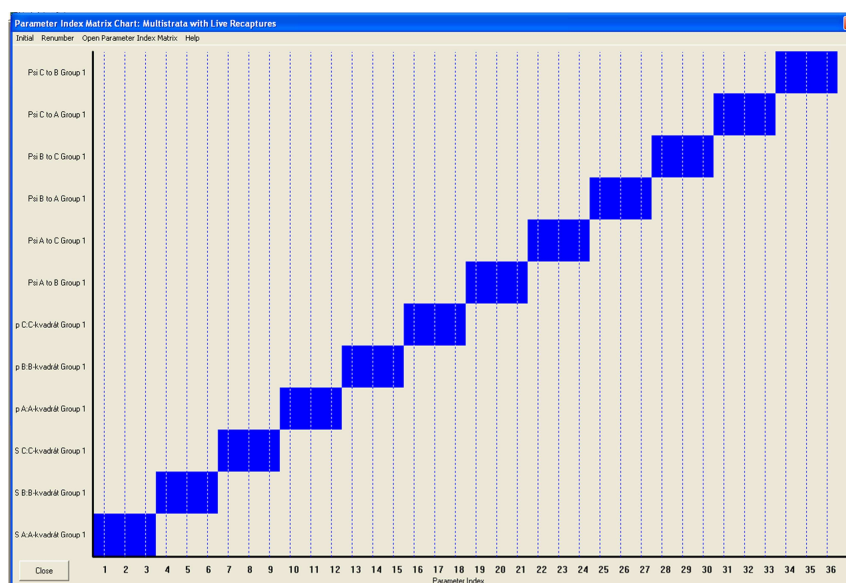


49. ábra: A földi pocok egyedeinek területhasználata 1998-2002-ben

A területhasználat vonatkozásában kapott eredmény azt jelezte, hogy a földi pocok kötődik a számára optimális mikro-élőhely folthoz, vagy foltokhoz. A kvadrátok közötti jelentősebb átmozgás hiánya azt feltételezte, hogy mozgáskörzete kisebb, mint a területen előforduló domináns, generalista pirók erdeiegér (*A. agrarius*) egyedeké. A minimális átmozgás azonban tényszerű adatokat közölt arról, hogy a földi pocok egyedek képesek az egyes területekről, vagy mikro-élőhely foltokból emigrálni és más területekre, vagy foltokba betelepülni, ami megfelelő kiindulási feltételt jelentett a metapopulációs megközelítésű többállapotú („multistate”) modellek alkalmazásához.

A MARK multistate modellek alkalmazásához első lépésben a vizsgált élőhelyek (A, B, C mintaterületek) elfoglalása alapján készítettük el az input élettörténeti mátrixot. Az elemzést a 2002-es év adatai alapján végeztük el, mivel egyrészt ez az év volt az egyik legsikeresebb a fogási eredményeket tekintve, másrészt ebben az évben négy egymást követő hónapban tudtuk

megvalósítani az 5 napos mintavételt. Ez utóbbi nagyon fontos feltétel volt, hiszen az élettörténeti mátrixban négy fogási alkalom szerepelt, így ennek megfelelően a MARK a multistate modellek alapján a földi pocok populáció túlélési, fogási és mozgási valószínűségét három periódusra becsülte. A becslés és modellezés során felépített többállapotú modellekben a három kijelölt mintaterület jelentette a különböző helyeket, illetve állapotokat. A fogások fenti részletes elemzésében láttuk, hogy a populáció egyedei mozogtak a helyek között, ami biztosította a túlélés, a visszafogás és a mozgási valószínűség metapopulációs megközelítésű becslését. A három élőhely közötti mozgások irányai, vagyis az átmozgások típusainak száma a helyek mennyiségéből eredő kombinációkból ered. A vizsgálataink során a három kvadrát hat mozgási irányt határoz meg, vagyis az egyedek potenciálisan mindegyik terület között oda-vissza mozoghatnak.



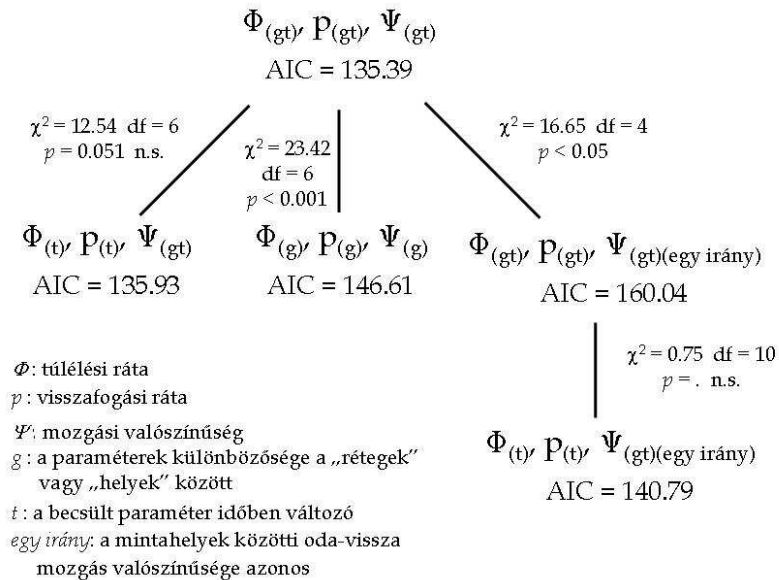
50. ábra: Az input adatmátrix alapján kapott általános „multistate” modell MARK program által megszerkesztett grafikus képe, ahol 3 „réteg”, illetve élőhely és három becslési periódus van

A MARK többállapotú modelljeiben egyik legfontosabb tényező a három becsülhető paraméter időfüggése. A becslés során először a MARK a globális alapmodellt futtatta le ($S_{(gt)} p_{(gt)} \psi_{(gt)}$), ahol a „g” jelzi azt a feltételt, hogy a túlélés (Φ) és a visszafogás (p) valószínűsége minden helyen, illetve élőhely-szigeten más, valamint a mozgási valószínűség (ψ) is minden mozgásirány variációban más. A „f” a három paraméter időfüggését jelenti, így az általános és időfüggő, tehát esetünkben a legbonyolultabb, nem redukált alapmodellben a paraméterek száma 36 (50. ábra).

A MARK programmal történő modellépítési folyamat során első lépésben a paraméterek számának csökkentésével a globális modellből levezetett redukált modelleket hoztunk létre. Majd ezt követően a modellszelekció alapján (legkisebb AIC-érték) a legmegfelelőbb alapmodellből korlátozó tényezős modelleket állítottunk fel, ahol az élőhelyek minőségének túlélésre gyakorolt hatását, valamint a mozgási valószínűségben feltehetően szerepet játszó távolsághatást modelleztük. Az alap és a korlátozó tényezős modellezés alapján 14 modellt futattunk le a MARK programmal, amely elemzés során a modellekre kapott alapadatokat a 39. táblázat/Függelék tartalmazza.

Az időfüggő globális alapmodellből a paraméterek különböző variációinak elhagyásával négy redukált modellt hoztunk létre. Az általános modellek hierarchiájának felépítésében arra törekedtünk, hogy a hierarchiában egymáshoz viszonyított modellek egymásba ágyazottak és így az LR-teszttel összehasonlíthatók legyenek (51. ábra). Hangsúlyozzuk, hogy a felállított hierarchiában a modellek egyszerűsítésének, vagyis a paraméterek csökkentésének logikáját követtük, ami nem feltétlen jelenti az AIC-érték csökkenését. Jelen esetben a földi pocok

élőhelyek közötti túlélésének modellezésénél a globális modellből levezetett redukált modellek egyikénél sem tapasztaltunk kisebb AIC-értéket, mint a legbonyolultabb időfüggő alapmodellé. Még abban az esetben is, ha mindhárom paraméternél elhagytuk az időfüggést, tehát feltételeztük, hogy a túlélés, a visszafogás és a mozgási valószínűség időben állandó ($\Phi_{(g)}$, $P_{(g)}$, $\Psi_{(g)}$), lényegesen magasabb AIC-értéket kaptunk, mint a globális alapmodellnél tapasztalt érték (51. ábra).

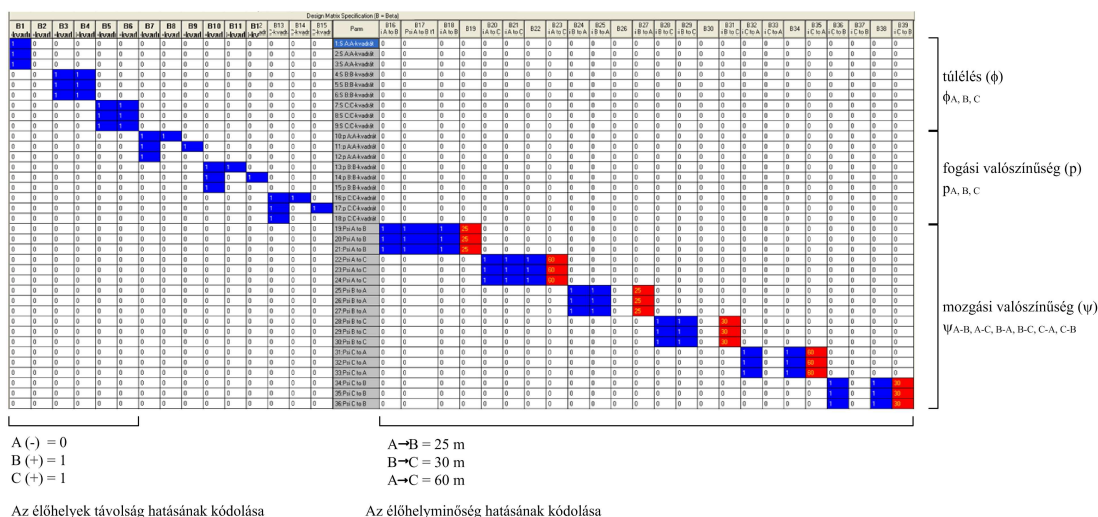


51. ábra: A globális modell és az idő, illetve helyfüggés redukálásával kapott egymásba ágyazott általános „multistate” modellek hierarchiája a földi pocok mintaterületenként (A, B, C) kapott 2002-es fogási adataiból

Tehát a mintavételi periódusok közötti időtényező nem hanyagolható el, a becslést paraméterek a mintavételi periódusok között időben is változnak. A felállított modell hierarchiában két modell párosításban kaptunk szignifikáns LRT értéket, amelyek szintén megerősítették azt, hogy az időfüggő globális modell és a belőle származtatott alapmodellek között statisztikai különbség az időfüggés meghagyását, vagyis a globális alapmodell további használatát indokolta.

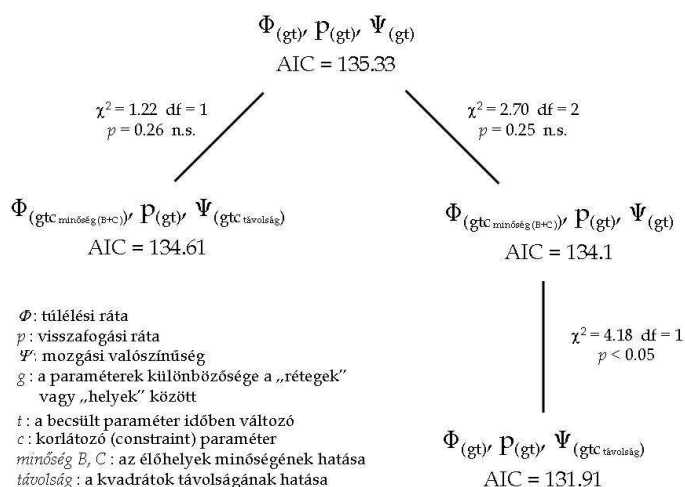
A fentiek alapján az időfüggő globális modellt vettük alapul a korlátozó tényezős modellek megalkotásánál. Esetünkben a következő korlátozó tényezős modelleknek volt biológiai interpretációja. Egyrészt feltételezhető, hogy a három élőhely-mozaikban más a túlélés, ami függ az élőhelyek minőségétől. Így a túléléshez az élőhelyek minőségét építettük be korlátozó tényezőnek. A visszafogási valószínűség viszont függ a területek nagyságától, azonban vizsgálatainknál ezt a tényezőt nem vettük figyelembe, mivel a három mintakvadrát, mint terület egyenlő nagyságú volt, azonos számú csapdával. A harmadik fontos tényező az élőhelyek egymáshoz viszonyított távolsága, ami a mozgási valószínűség mértékét határozza meg, így a három kvadrát, mint „strata” távolságát beépítettük korlátozó tényezőként (A – B: 25 m, A – C: 60 m, B – C: 30 m) (52. ábra). A globális modell Paraméter Index Mátrixának (PIM) módosításával 9 korlátozó tényezős modellt hoztunk létre (39. táblázat/Függelék). Elsőként a kvadrátok minőségét építettük be a modellekbe. Mivel a fogások megoszlása és az élőhely használat alapján azt tapasztaltuk, hogy a B és a C mintaterület feltörszetétele jobban megfelelt a földi pocok ökológiai igényeinek, ezért e két kvadrátot építettük be a modellbe pozitív minőségű tényezőként ($\Phi_{(gt)(B,C)}$, $P_{(gt)}$, $\Psi_{(gt)}$).

Paraméter Index Mátrix (PIM)



52. ábra: A mintaterületek minőség- és távolsághatásának kódolása az időfüggő globális modell $(\Phi_{(gt)} P_{(gt)} \Psi_{(gt)})$ Paraméter Index Mátrixának (PIM) módosításával

Az így kapott modell AIC-értéke ugyan kisebb volt, mint a pusztán időfüggő modellé, de a deviancia értéke nagyobb, azonban az LR-teszt nem bizonyított szignifikáns különbséget a két modell között. Ennek alapján a két élőhely minősége a modellezés szerint az időfüggő modellhez képest nem adott jelentősebb változást, nem mutatott nagy jelentőséget a paraméterek becslésében. A következő beépíthető változó a területek távolsága volt. Ennél a modellnél is természetesen az időfüggő modellt változtattuk úgy, hogy a mozgási paraméter (ψ) becsléséhez beépítettük a kvadrátok közötti távolságokat ($\Phi_{(gt)} P_{(gt)} \Psi_{(gt)(távolság)}$). A hat kiválasztott modell közül ebben az esetben kaptuk a legkisebb AIC-értéket és a legkisebb devianciát. Az LR-teszt alapján ez a modell sem különbözött szignifikánsan az időfüggő modelltől ($\chi^2 = 1.47$, n.s.). Tehát az időfüggéshez képest a távolságok sem mutattak a becslés szempontjából nagy jelentőséget. Amennyiben a két korlátozó tényezőző modellt, tehát az élőhelyek minőséget (B-, C-kvadrát) és a kvadrátok közötti távolságot vetettük össze, akkor a távolsághatás javára szignifikáns különbséget kaptunk a két modell között (53. ábra).



53. ábra: A globális alapmodell és az ebből fölállított korlátozós tényező (constraint) „multistate” modellek hierarchiája a földi pocok mintaterületeken (A, B, C) kapott 2002-es fogási adataiból

A foltpreferencia, így a finomabb térleptékű elemzéshez a kvadrátok, mint mintaterületeken belüli mikro-élőhely foltokat vettük alapul. A vegetáció térképezés alapján az élőhelyeken belül elkülönített foltok azonban különböző méretűek voltak, így az egyes foltokra eltérő számú csapda került. Ennek következtében a foltpreferencia kérdésében először fontos volt megvizsgálni, hogy a foltokra kapott abundancia értékek mennyiben függenek a foltok méretétől. A foltméret és a fogási gyakoriság illesztése során minden évben, mindhárom csapdaháló esetén szignifikáns különbséget kaptunk (40. táblázat). A χ^2 -számítások tehát igazolták a null-hipotézisünket, így ennek alapján a tesztek foltmérettől független mikro-élőhely választást jeleztek, a fogások számát nem a folt mérete határozta meg, inkább azok minőségi különbségei, ami mindhárom kijelölt mintaterület esetén fennállt. Ennek alapján indokolt volt a tényleges mikrohabitat preferencia vizsgálata. A földi pocok mikro-élőhely preferenciáját tekintve az A-mintaterületen a Galium típusú foltra minden évben pozitív Ivlev-értéket kaptunk, ami azonban csak 2002-ben volt szignifikáns. Az egy szignifikáns eredmény ellenére azonban a pozitív értékek mégis jelzik azt, hogy a földi pocok kötődik ehhez a mikro-élőhely típushoz, a többi vegetáció folttal szemben előnyben részesítette. A faj egyedei csak az Egyszikű és a Galium típusú foltot használták minden évben, míg a másik háromban kevesebb esetben fordultak elő. A Solidago és a Typha dominanciájú foltot csak 1999-ben, az A-kvadrátra jellemző legnagyobb denzitású évben használták.

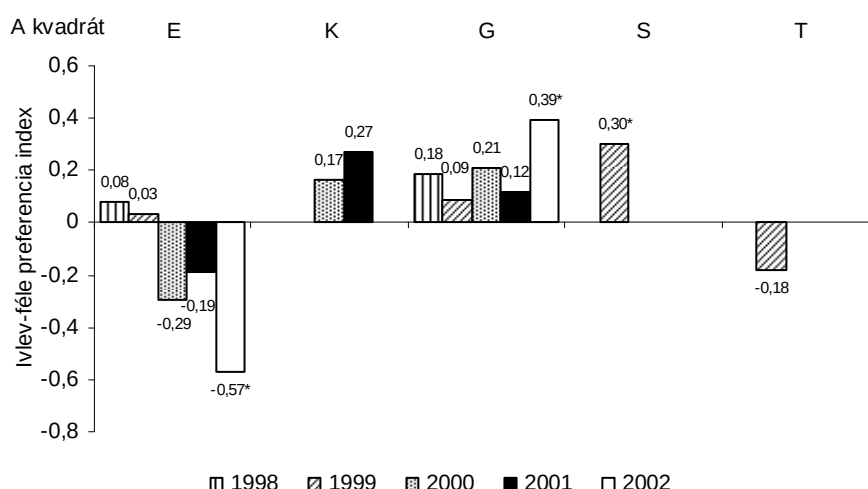
40. táblázat: A foltarány és a fogási arány illesztésvizsgálatának eredménye a három vizsgálati területen

Folt, tablazat, A foltarány és a fogási arány vizsgálatainak eredménye a három vizsgaidőszakban						
Kvadrát / Folt	A foltok relatív aránya (%)	A fogások aránya / folt / év (%)				
		1998	1999	2000	2001	2002
A-kvadrát						
Egyszikű (E)	36.45	42.86	38.89	20.00	25.00	10.00
Kétszikű (K)	14.30	0.00	0.00	20.00	25.00	0.00
Galium (G)	39.33	57.14	47.22	60.00	50.00	90.00
Solidago (S)	5.92	0.00	11.11	0.00	0.00	0.00
Typha (T)	4.01	0.00	2.78	0.00	0.00	0.00
χ^2 -érték		178.73*	120.21*	172.89*	107.86	469.17*
B-kvadrát						
Egyszikű (E)	46.11	43.33	41.38	16.00	13.95	25.71
Galium (G)	15.99	23.34	22.41	20.00	13.95	31.43
Solidago (S)	37.90	33.33	36.21	64.00	72.10	42.86
χ^2 -érték		25.57*	32.37*	172.26*	234.4*	55.27*
C-kvadrát						
Egyszikű (E)	41.83	46.88	40.00	52.78	40.00	21.74
Galium (G)	30.69	40.62	43.33	30.55	40.00	62.32
Solidago (S)	18.01	9.38	16.67	13.89	8.00	2.90
Typha (T)	3.34	3.12	0.00	2.78	12.00	13.04
χ^2 -érték		40.76*	42.27*	19.23*	61.72*	161.10*

*: $p < 0.001$

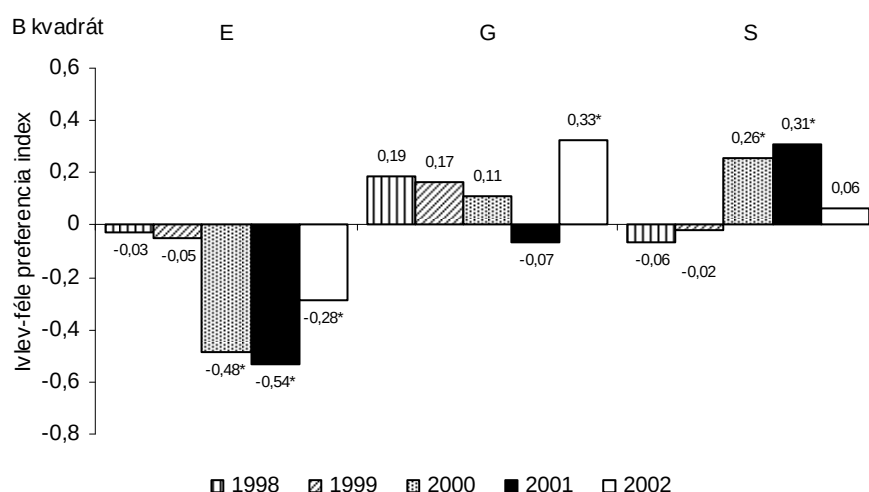
A preferencia számítás alapján a Typha dominanciájú foltot elkerülték, míg a túlnyomórészt Solidago borítású foltban pozitív preferenciát kaptunk, ami a Bonferroni-teszt alapján szignifikánsnak tekinthető. Ez a preferencia érték azt mutatta, hogy a nagyobb növényzeti borítást jelentő Solidago típusú foltot akkor használták az egyedek, amikor a Galium és a Kétszikű dominanciával jellemzett folt területe gyorsabban kiszáradt, így ezekben a foltokban a

növényzet nem biztosított kellő takarást és megfelelő táplálékforrást. Az egyszikűs folt (E) használatát általában semleges, illetve 2000-ben negatív preferencia jellemezte (54. ábra).

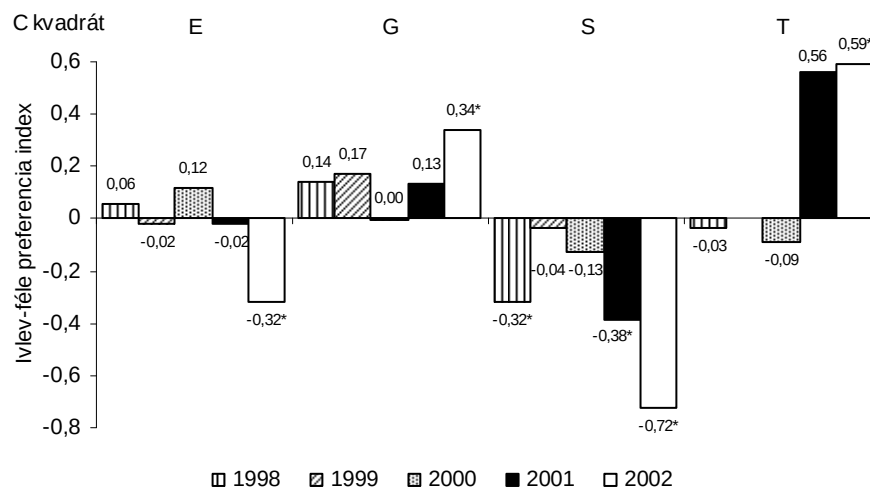


54. ábra: A földi pocok (*M. subterraneus*) mikro-élőhely preferenciája az A-kvadrát területén (1998-2002)

A B mintaterület mindhárom mikro-élőhely foltját minden évben használták az egyedek. Ebben a kvadrátban is negatív preferenciát mutattunk ki az egyszikűs dominanciájú folt (E) használatára, amelyre a vizsgálat utolsó három évében szignifikáns Ivlev-értékeket kaptunk. A *Galium* borítású foltban csak 2001-ben kaptunk negatív értéket, egyébként a földi pocok a B csapdaháló területén is előnyben részesítette ezt a mikro-élőhelyet. 2002-ben a pozitív Ivlev-érték szignifikáns volt, ami megerősíti azt az eredményt, hogy a faj egyedei számára a *Galium* dominanciájú folt optimális mikro-élőhely. A B-kvadrát vonatkozásában kiemelendő eredmény a *Solidago* típusú növényzetű foltban 2000-2001-ben kapott szignifikáns pozitív Ivlev-érték. Ebből az eredményből arra következtettünk, hogy amikor a faj populációja nagyobb sűrűséget ért el a területen, akkor az egyszikűs (E) folt helyett a *Solidago* típusú terület alkalmasabb az egyedek számára, ilyenkor ezt a területet is előnyben részesítik (55. ábra).



55. ábra: A földi pocok (*M. subterraneus*) mikro-élőhely preferenciája a B-kvadrát területén (1998-2002)



56. ábra: A földi pocok (*M. subterraneus*) mikro-élőhely preferenciája a C-kvadrát területén (1998-2002)

A C-kvadrát területén található négy folt közül a *Typha* típusú foltban csak egy alkalommal, 1999-ben nem volt fogásunk, ezt leszámítva minden évben, minden foltot használták a földi pocok szubpopuláció egyedei. A C-terület volt a legmozakosabb, ahol ismét megkaptuk azt az eredményt, hogy a faj az egyszikűs (E) foltot nem preferálta pozitívan, inkább elkerülte. 2002-ben e folt használatára szignifikáns negatív preferenciát kaptunk. Fontos eredménynek tekinthető a *Galium* típusú folt pozitív preferenciája, amely 2002-ben szignifikáns értékű volt, jelezve, hogy a faj számára ez a folt ezen a területrészen, ebben a foltmozaikban is optimális élőhely volt. A *Solidago* dominanciájú foltra ebben a kvadrátban viszont negatív preferenciát kaptunk, melyek közül a Bonferroni-teszt alapján három szignifikáns eredmény is volt. Tehát itt nem mondható el az a jelenség, amit a B terület esetében leírtunk. A *Solidago* borítású foltok elkerülése feltehetően annak köszönhető, hogy ezen a területen a nagy sűrűségű, a dominancia rangsorban mindig első helyen álló pirók erdeigér populáció egyedei ezt a foltot használták legnagyobb mértékben. A C-kvadrát területén további jelentős eredménynek tekinthető a *Typha* dominanciával jellemzett folt használata, ahol 2002-ben szignifikánsan pozitív preferenciát kaptunk (56. ábra). A földi pocok vonatkozásában e folt használata is valószínűleg összefügg a pirók erdeigér populáció egyedeinek térbeli eloszlásával. A foltpreferencia és -használat sűrűségfüggése, a fajok közötti foltátfedés kérdése tehát további vizsgálatok tárgyát jelentik.

Összefoglalva a foltpreferencia számításokat megállapítható, hogy a földi pocok számára a legkedvezőbb mikro-élőhely a *Galium* borítású folt volt, amit mindhárom kvadrát adatai alátámasztottak. E mellett pozitív preferenciát mutatott a *Solidago* és a *Typha* típusú foltokra is, melyek közül az előbbit kettő, az utóbbit csak egy kvadrátban tapasztaltuk. A *Galium* borítású foltok ugyan alacsonyabb (40 cm-es) vegetációs területeket jelentettek, de a 100 %-os borítottság és a kötött növényzet ideális mikro-élőhely volt a földi pocok számára. Ehhez hasonló kötött növényzet egyik más mintavételi területünkön sem fordult elő, így a faj Mattyi-tónál tapasztalt jelentősebb állományát máshol nem tudtuk kimutatni.

Annak ellenére, hogy a magas és mély térszintek fogási arányainak statisztikai tesztje csak a C-kvadrát esetében adott szignifikáns különbséget (41. táblázat), a fentiek alapján a *Solidago* és az Egyszikű típusú foltnál kapott néhány eltérő eredmény arra utalt, hogy a foltok térszintje és a vegetáció ebből adódó fiziognómiai különbségei nagyban befolyásolják a földi pocok foltválasztását és használatát. A foltok magas és mély térszintre kapott Ivlev-értékei sokkal több szignifikáns eredményt adtak. Az egyszikű (E) folt vonatkozásában az eredmények igazolták azt a

feltételezést, miszerint a C kvadrátban a mélyebb elhelyezkedés miatt az egyszikűs foltot a faj nagyobb mértékben használta, mivel alacsony térszintben erre a foltra az öt pozitív preferencia értékből négy szignifikáns volt.

41. táblázat: A fogási adatok különbségének tesztje a terület magas és alacsony térszintjében

Terület/térszint	Átlagos fogás	Területarány (%)	Fogásarány (%)	χ^2 -érték	<i>p</i>
A-kvadrát					
Magas térszint	7.80	45.50	47.56	0.17	n.s.
Alacsony térszint	8.60	54.50	52.44		
B-kvadrát					
Magas térszint	18.00	51.00	47.12	0.60	n.s.
Alacsony térszint	20.20	49.00	52.88		
C-kvadrát					
Magas térszint	10.40	52.10	27.08	25.07	< 0.001
Alacsony térszint	28.00	47.90	72.92		

n.s.: nem szignifikáns preferencia érték

Azt tapasztaltuk, hogy a faj a *Galium* típusú foltot mindkét térszintben előnyben részesítette, mivel mindhárom területen a vizsgálati évek többségében a magasabb és mélyebb területekre is pozitív preferencia értéket kaptunk. A *Solidago* dominanciájú folt vonatkozásában több esetben kaptunk pozitív preferenciát a magasabb területeken, mint a mélyebb térszinteken, ami valószínű annak a következménye, hogy a *Solidago* a földi pocok számára optimális növényzeti borítottságot magasabb térszinten is biztosítja, ellentétben az egyszikűs folttal, amely csak a mélyebb, vizezebb területeken ér el nagyobb borítást (42. táblázat).

42. táblázat: A földi pocok (*M. subterraneus*) mikro-élőhely preferenciája a foltok alacsony és magas térszintjében

Év/Kvadrát	Magas térszintű vegetációfoltok			Alacsony térszintű vegetációfoltok				
	E	G	S	E	G	S	K	T
1998/A	n.s.	+	-	-	+	-	-	-
B	+	+	+	n.s.	+	+		
C	n.s.	+	+	+	+	-		n.s.
1999/A	+	+	n.s.	n.s.	+	+	-	-
B	+	+	n.s.	+	+	+		
C	n.s.	+	+	+	+	-		-
2000/A	+	-	-	-	+	-	n.s.	-
B	n.s.	n.s.	+	-	+	+		
C	n.s.	+	+	+	n.s.	n.s.		n.s.
2001/A	+	-	-	-	+	n.s.	-	-
B	-	n.s.	+	n.s.	n.s.	+		
C	+	n.s.	n.s.	+	+	-		+
2002/A	n.s.	+	-	-	+	n.s.	-	-
B	+	-	+	n.s.	+	n.s.		
C	-	+	n.s.	n.s.	+	-		+

E: Egyszikű; G: *Galium*; S: *Solidago*; K: *Kétszikű*; T: *Typha*

+ : pozitív preferencia; - : negatív preferencia; n.s.: nem szignifikáns preferencia érték

Az elemzést úgy folytattuk tovább, hogy e finomabb térlepték alapján építettük fel a többállapotú modelleket. Ehhez a C mintaterületen belüli mikro-élőhely foltok 2002-es adatait vettük alapul, ahol a foltok közötti túlélés és mozgás modellezésénél a három legnagyobb arányban használt foltot vettük figyelembe (Egyszikű, Galium, Solidago). A korlátozó, illetve hatótényezők közül a túlélésnél ebben az esetben is figyelembe vettük a foltok minőségét, valamint a visszafogás valószínűségének becslésénél a foltok nagyságát (57. ábra).

Paraméter Index Mátrix (PIM)

Design Matrix Specification (B = Beta)											
B1	B2	B3	B4	B5	Parm	B6	B7	B8	B9	B10	B11
1	0	0	0	0	1:S A:Egyszikű	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	2:S B:Galium	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	3:S C:Solidago	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	42	4:p A:Egyszikű	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	31	5:p B:Galium	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	18	6:p C:Solidago	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	7:Psi A to B	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	8:Psi A to C	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	9:Psi B to A	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	10:Psi B to C	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	11:Psi C to A	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	12:Psi C to B	0	0	0	0	0	1

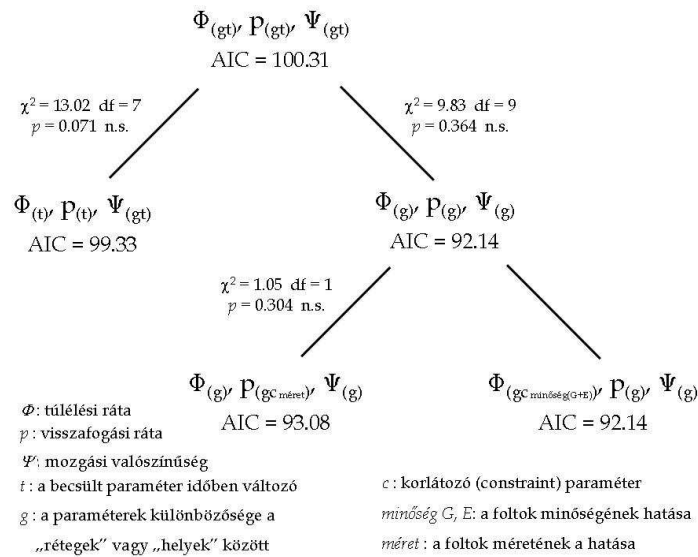
E (egyszikű) = 42 %
 G (Galium) = 31 %
 S (Solidago) = 18 %
 A mikro-élőhely foltméretek hatásának kódolása

57. ábra: A mikro-élőhely foltok minőségének és nagyságának kódolása az időfüggés redukálásával kapott általános modell ($\Phi_{(g)}$ $p_{(g)}$ $\Psi_{(g)}$) Paraméter Index Mátrixának (PIM) módosításával

A mozgási paraméter becslésében viszont itt nem vettük figyelembe a foltok távolságát, mivel a kvadráton belül a foltok mozaikosan helyezkednek el, egy folt típus, illetve mikro-élőhely típus több kisebb-nagyobb foltból áll. A C mintaterületen belüli mikro-élőhelyek vonatkozásában 13 multistate modellt futtattunk le a MARK programmal. Ebből 5 általános modellünk volt, vagyis az időfüggő globális és az időtényező, valamint a mozgási irányok különböző variációinak elhagyásával redukált modellek. Majd a legkisebb AIC-értékű általános modell módosításával 8 korlátozó tényezős modellt hoztunk létre. A lefutott modellekre vonatkozó paramétereket a MARK output eredményeinek megfelelően a 43. táblázat/Függelék tartalmazza.

Elsőként itt is az időfüggő általános modellt futattuk le, ahol minden foltban más a túlélés, a visszafogás, valamint a foltok közötti mozgási ráta is minden mozgási irány variációban más. Majd ezek után redukáltuk a modellt, kivettük az időfüggést, ami azt jelenti, hogy a mintavételi periódusok között a becsülhető ráták időben nem változnak. A redukált modell esetén lényegesen kisebb AIC-értéket kaptunk, azonban a redukált modell devianciája az időfüggőhöz képest megnőtt. Ennek ellenére az LR-teszt nem adott szignifikáns különbséget a két modell között, így nincs nagy jelentősége az időtényezőnek (58. ábra).

Ezért a korlátozó tényezős modelleket az általános modellből generáltuk, úgy, hogy az időfüggést kiiktattuk. Így kevesebb paraméterű, egyszerűbb modellekhez jutunk, melyek közül a túlélés vonatkozásában elsőként a foltok minőségét vettük figyelembe.



58. ábra: A globális alapmodellből redukált és a korlátozós tényezős (constraint) „multistate” modellek hierarchiája a földi pocok mikro-élőhely foltok (C-kvadrát) kapott 2002-es fogási adataiból

A foltok minőségét tekintve a legjobb modell az volt, amikor az Egyszikű és a Galium dominanciájú foltot egyszerre vettük figyelembe jó minőségű, optimális foltnak. A deviancia szempontjából a foltméreteket beépítő modell volt a legjobb, itt kaptuk a fenti modellek közül a legkisebb devianciát, azonban az LR-tesztek egyik modell párosításában sem adtak szignifikáns különbséget (58. ábra). A mikro-élőhely léptékű multistate modellezés tehát megerősítette a foltpreferencia számítások eredményeit, melyek szerint a földi pocok egyedek megkülönböztetik az eltérő fiziognómiai struktúrájú vegetációfoltokat, valamint ezek különböző térszintben, a talajvíz függvényében megjelenő minőségbeli különbségét, vagyis a földi pocok az élőhelyi heterogenitásra durva szemcsés (coarse grained) választ ad.

6. Diskusszió

6.1 Populációdinamika és demográfiai változások

A rágcsálók demográfiai változásával foglalkozó kutatók elsősorban a többbéves sűrűség ciklusokkal foglalkoztak, amelyeket nem lehet a külső mechanizmusokkal magyarázni és ezeket elkülönítették azoktól a ciklusoktól, amelyeket a szezonális tényezők, mint a szaporodási periódus, vagy a magas téli halálozási arány alakít ki. Ezeket a ciklusokat alacsony és magas értékek közötti nagy amplitúdójú fluktuáció, csúcs előtti magas tavaszi denzitásérték, valamint az összeomlás éveiben a nyári hanyatlással jelentkező szélsőségesen alacsony sűrűség jellemzi (YLÖNEN 1994). Az ilyen ciklusokkal szemben állnak azok, amelyekben a szabályos hanyatlás a téli időszakban jelentkezik, itt az ingadozás alacsonyabb amplitúdójú és a szaporodási periódusban a populáció egyedszáma a tavaszi kiindulási létszámtól függetlenül növekszik (COWELL *et al.* 1998).

A kisemlős populációk periodikus fluktuációját vagy ciklusait széles körben tanulmányozták, de máig vitatottak az okai. A pockok és lemmingek ciklusait a belső és külső faktorok együttesen alakítják ki, a probléma a két faktor egymásra hatásának kérdésében rejlik. A térbeli viselkedés kulcsfontosságú a rágcsálók esetében, ami legjobban a szegélyhatással illusztrálható. A kutatók még nem tudják, hogy mikor milyen mechanizmusok idéznek elő változásokat a szociális magatartásban. A fenotipikus változásokat a mai nézetek szerint az anyai- és stresszhatás okozza, de a genetikai kutatások kevésbé előrehaladottak, így szinte semmit sem tudunk a rokonsághoz kapcsolt szociális viselkedésről. Mind a predáció, mind a táplálékkeresés mint külső faktor, meghatározhatja a ciklikus populációdinamikát. Az egyfaktoros kutatások azt sejtetik, hogy sem a predáció, sem a táplálékkeresés nem szükséges faktorai a ciklikusságnak, de a predáció és az élelem közti interakció kulcsfontosságú lehet annak megértésében, hogy hogyan hatnak a külső faktorok a rágcsálók esetében (KREBS 1994, KREBS *et al.* 1995, NORRDAHL 1995). Észak-Amerikai pocokfajok mintegy 40 éves vizsgálata alapján az elkerítés kivételével nem találtak olyan beavatkozást, amely leállította a ciklikus fluktuációt (KREBS *et al.* 1969). A rágcsáló populációkat körülkerítve 2-5-szörösére sikerült csökkenteni a sűrűséget. A vizsgálati területet legeltették, az állatok azonban nem éheztek és hat hónapon belül az elkerített populáció mérete kb. 50 %-os csökkenést mutatott a külső kontroll populációhoz képest (BOONSTRA & KREBS 1977). LIDICKER (1962) szerint az egyedek emigrációja szabályozza a populáció sűrűségét. A később felfedezett szegélyhatás megerősítette Lidicker elméletét, és megnövelte a kutatók érdeklődését az iránt, hogy a szétterjedés fontos lehet a populáció szabályozásában. A diszperzió a mozgási viselkedés következménye lehet és e viselkedés elsőbbséget élvez a források hozzáférhetőségének tekintetében. A hímek számára korlátozó tényező a nőtény, a nőtények számára pedig a tér (BOONSTRA 1977). A teret két komponens alkotja, a tér jelenthet élelmet (OSTFELD 1985), vagy nőtények által szabadon hagyott területet (WOLFF 1993). KREBS (1994) véleménye szerint a tér sokkal többet jelent a rágcsálók számára, mint a táplálék, de ennek bizonyításához még több kutatás szükséges. A mozgási viselkedés tehát jelentős folyamat, mivel a legtöbb kutatási eredmény a rágcsálóknál azt mutatta, hogy hatással lehet a diszperzióra, a mortalitásra és a reprodukcióra, amely három demográfiai folyamat alapvetően meghatározza a populáció fluktuációját (KREBS 1985). A rágcsálók esetében a sűrűség növekedés szabályozása főként a szaporodó nőtények számától függ (BOONSTRA & RODD 1984, RODD & BOONSTRA 1988).

A Magyarországon eddig végzett kisemlőskutatások rövid intervallumúak voltak, maximum egy-két évig folytak, de akkor sem havi rendszerességgű mintavétellel. A külföldi kutatások, akár az Európában végzett lengyel, vagy skandináv, akár az amerikai (USA, Kanada) csapdázásokra utalunk, azok hosszú távú, a populációdinamikát tekintve 25-30 éves vizsgálatokat valósítottak meg. A III. Európai Emlőstani Konferencián külön szekció foglalkozott a populációciklusok elemzésével és e vizsgálatok gyakorlati megvalósításával, ahol elhangzott, hogy a ciklusok megértéséhez még a 15-20 éves eredmények sem mindig elegendők (BEGON *et al.* 1999)

Az 1994-2003 között végzett hosszabb távú kisémlős csapdázásos vizsgálatunk alkalmas volt a gyakori populációk demográfiai fluktuációjának elemzésére, amely során autokorrelációs módszerrel vizsgáltuk a ciklikusság kérdését. A külföldi tanulmányok az erdei pocok fluktuációját két típusba sorolják: (1) éves fluktuációk a faj déli elhelyezkedésű populációiban és (2) több éves ciklusok, amelyek az északi finn és skandináv területeken jellemzők. Az erdei pocok esetében több éven keresztül a hosszú távú létszámingadozás is megfigyelhető (ALIBHAI & GIBBS 1985, BUJALSKA & HANSSON 2000). Nagyon kevés kutatás foglalkozott a hosszú távú fluktuációval, melyeket két csoportra osztanak, a skandináviai területek északi részén megfigyelt 3 vagy 4 éves klasszikus ciklusokra és a nem ciklikus ingadozásokra, amelyeket Dél-Svédországban, Európában és a Brit-szigeteken figyeltek meg. Eredményeink alapján az erdei pocok esetén kapott fluktuáció inkább az utóbbi, a nem ciklikus ingadozások kategóriájába tartozik, vizsgálatunk alapján az autokorrelogram a nagyobb amplitúdójú hullámok 3 éves ingadozásait mutatta, ami tehát kvázi-ciklikus populációdinamikára utalt. Hasonló eredményt kaptunk a sárganyakú erdeiegér esetén is. Bár FLOWERDEW (1985) tanulmánya szerint a sárganyakú és a közönséges erdeiegér populációk esetén előre megjósolható az éves fluktuáció mintázata, vagyis a téli létszámcsökkenés és a tavaszi csökkenés, mégsem kaptunk éves ciklusokat igazoló korrelogramot. A 10 éves vizsgálatunk során a sárganyakú erdeiegér populáció három magasabb létszámcsökkenését regisztráltuk (1994, 1997, 2001), amely utóbbi csúcsok az elsőhöz viszonyítva először három, majd négy évre alakultak ki. HAFERKORN & LANGE (1991) is vizsgálta a faj demográfiai változását és hároméves ciklikusságot írtak le a létszámmaximumok között. Eredményeink nagyban hasonlítanak ehhez, azonban annak oka, hogy saját vizsgálatunkban az utóbbi két maximum között négy év telt el, elsősorban az 1997 utáni drasztikus létszámcsökkenés volt. A sárganyakú erdeiegér létszámának fokozatos visszaesésében feltehetően szerepet játszott az erdei pocok párhuzamos stabilizálódása és a pírók erdeiegér expanzív dinamikája. A másik két vizsgált fajjal ellentétben a pírók erdeiegér populációnál viszont a vizsgálati periódus nagy részében a korrelogramnak szabályos oszcillációja volt, ahol az oszcilláció folyamatosan lecsengett és az utolsó két évben vált szabálytalanná. Tehát egy sajátos éves populációdinamikát mutattunk ki, ahol a létszámkiugrás augusztus-szeptemberben volt megfigyelhető. Ez a szezonális, vagyis az új egyedek erdőben történő migrációs hulláma feltételezhetően erős korlátozó hatásként jelentkezett a másik két populáció őszi sűrűségének alakulására. Ez a vizsgálat nagyban megerősítette a pírók erdeiegér populációról szerzett korábbi ismereteinket (HORVÁTH *et al.* 1996b), miszerint a faj éves ciklusokat produkál, az őszi létszámmaximum utáni tavaszi összeomlás következik, majd ezután a populáció népessége egy újabb ciklus szerint változik, melynek csúcsa ismét az adott év őszére alakul ki.

A magevő rágcsálók populáció méretében bekövetkező kiterjedt éves változásokat nagyban befolyásolja a gabonatermés, vagy erdőkben a makktermés mennyisége (JENSEN 1982, PUCEK *et al.* 1993, OSTFELD *et al.* 1996, MCCracken *et al.* 1999, HANSSON *et al.* 2000). Ezt a jelenséget már több európai erdei rágcsálónál leírták, mint a közönséges erdeiegérnél (*A. sylvaticus*) (GURNELL 1993), a sárganyakú erdeiegérnél (*A. flavicollis*) (PUCEK *et al.* 1993) és több amerikaiegér fajnál (*Peromyscus leucopus*, *P. maniculatus*) is (OSTFELD *et al.* 1996, WOLFF 1996a, b). Ezek a kutatások megmutatták, hogy a rágcsálók populációdinamikájának éven belüli mintázatában a magtermés az egyik legfontosabb denzitás-független tényező. Az erdőkben a téli és tavaszi létszámmérték az őszi makktermés mennyiségével függ össze, amit újabb kutatások is megerősítettek (STENSETH *et al.* 2002). A Bükkháti-erdőben nem vizsgáltuk az őszi termés mennyiségét, mint a népesség alakulásában legmeghatározóbb táplálékínálattal, de foglalkoztunk a tavaszi és az őszi sűrűség viszonyával, a téli létszámcsökkenés kérdésével, így érintettük a populációdinamikában ma már egyre nagyobb hangsúllyal vizsgált szezonális kérdését.

A sárganyakú erdeiegér és az erdei pocok populációnál a nagyobb sűrűségű években két létszámcsökkenést regisztráltunk, az első kisebb nyáron, míg a második nagyobb ősszel jelent meg, így mindkét populációnál tapasztaltuk a bimodális demográfiai hullámot. A korábbi tanulmányok a sárganyakú erdeiegér vonatkozásában azt mutatták ki, hogy a populációk általában augusztus és október között érnek el létszámcsökkenést, majd télen lecsökken a létszám. A fiatal egyedek

nagy számú túlélése azonban tavasszal és nyáron azonnali létszámnövekedést eredményez (BOBEK 1973, MONTGOMERY 1980a). Az európai lomboserdőben végzett kutatások azt mutatták, hogy az sárganyakú erdeigér sűrűsége extrém körülmények hiányában tavasztól őszig, illetve télig folyamatosan nő (FLOWERDEW 1985). JENSEN (1975) dán bükkösökben április, májusban kezdődő denzitás ciklust írt le, ahol a sűrűség maximum novemberben alakult ki, majd azután csökkent, amely időbeli mintázatot Dél-Európában is bizonyították (GOSÁLBEZ & CASTIEN 1995). Az említett két fajnál kialakuló éves létszámmaximumok az évek többségénél nem estek egybe, a két faj sűrűségcsúcsának megjelenése aszinkronitást mutatott. E két fajjal szemben a pírók erdeigér populáció minden évben egy őszi kialakult demográfiai csúcsot produkált, amely eredmény megegyezett a faj populációdinamikájáról szerzett korábbi ismeretekkel (ANDRZEJEWSKI & WROCLAVEK 1961, STANKO 1992). A 10 éves időszakban 1995-ben mutattuk ki a legnagyobb maximumát, majd az ezt követő 4 év során (1996-1999) mindig magasabb létszámcúcs volt jellemző erre a fajra, mint a másik két populációra.

ALIBHAI & GIBBS (1985) esettanulmányához hasonlóan a téli létszámcsökkenést saját elemzésünkben is az átlagos őszi és tavaszi sűrűségérték (esetünkben az MNA szezonális átlaga) alapján határoztuk meg. Az erdei pocok esetén négy téli időszaknál kaptunk jelentős mértékű csökkenést, amelyek nagyrészt egybeestek a keményebb telekkel, amikor hosszan tartó hideg volt, de nem feltétlen a hó borítás okozta a nagyobb mortalitást. Saját és más vizsgálatok is kimutatták, hogy az erdei pocok téli túlélésére kedvező hatása a hóréteg jelenléte, védelmet biztosít a ragadozók ellen, azonban az elhúzódnak inkább a vegetáció késleltetésében van nagyobb szerepe, ami a szaporodási időszak későbbi beindulását jelenti (lásd. a téli túléléssel foglalkozó fejezetben). A téli létszámcsökkenés értékelése során egy periódusban azonban nem a népesség csökkenését mutattuk ki, hanem a létszám gyarapodását regisztráltuk. Az 1996-1997-os téli időszak létszámnövekedését a következőkkel magyaráztuk. A téli demográfia növekedést megelőző évben (1996) nagyon későn kezdődött el a kismérsékletű sűrűségének növekedése és az őszi maximumok is később alakultak ki, valamint kisebb értékűek voltak, mint az előző években. A késő őszi elhúzódnak sűrűség növekedéséhez az 1996 őszeének kedvezőbb időjárási körülményei (magasabb átlaghőmérsékletű, csapadékos, novemberi fagyok nélküli őszi) is hozzásegítettek. Így az erdei pocok késő őszi vagy téli szaporodási sikere a következő évben nagyobb tavaszi, induló létszámot biztosított.

Az eredményeink is azt mutatták, hogy a populációdinamika éven belüli, valamint a többéves időbeli változás folyamatában is jelentős szerepe van a szezonális mintázatnak, amit STENSETH *et al.* (2002) tanulmányához hasonlóan magyarországi élőhelyeken is részletesebben kellene vizsgálni. Annak ellenére, hogy a vizsgált fajok 10 éves populációdinamikai mintázatát pusztán fenológiai megközelítésből elemeztük, fontos eredménynek tartjuk, hogy a Dráva mentén síkvidéki gyertyános-tölgyesben is igazoltuk a sárganyakú erdeigér és az erdei pocok kvázi-ciklikus, 3-4 éves csúcsok kialakulásával jellemző populációdinamikáját. E két típusú erdőlakó fajjal szemben, a szintén domináns fajként megjelenő pírók erdeigér népességét is vizsgáltuk, amely fajnál szabályos éves ciklusokat mutattunk ki őszi sűrűségcsúcsokkal, majd azt követő tavaszi összeomlásokkal.

A fogás-visszafogás adatok statisztikai feldolgozásának fejlődésében fontos irányvonalnak tekinthető a különböző mintavételi módszerek kombinációinak kifejlesztése (POLLOCK *et al.* 2002). Az ezirányba tett első törekvés „szilárd” konstrukciót használt, ami a nyílt és a zárt populáció modelleket egy elemzésben kombinálta (POLLOCK 1982). Számos statisztikai tanulmány különböző okokból használta már ezt az eljárást, pl. az egyenlőtlen fogási valószínűség lehetősége, vagy a bevándorlás (emigráció) miatt fellépő gyarapodás (recruitment) elkülönítésére (NICHOLS & POLLOCK 1990), illetve az átmeneti elvándorlás (immigráció) becslésére (POLLOCK *et al.* 1990; KENDALL & NICHOLS 1995; KENDALL *et al.* 1995, 1997). A Pollock-féle robusztus módszer kifejlesztése során számítógépes program is született (KENDALL & HINES 1999), majd később ezeket a fejlesztéseket is beépítették a MARK programba (COOCH & WHITE 2007).

PARADIS (1995) kiemelte, hogy a robusztus módszer igen alkalmas kisemlősök tanulmányozására, mivel a csapdázás sorozatos és nem minden állatot lehet megfogni, így a robusztus statisztika megfelelő az adatok feldolgozásában. Pollock a módszert az 1980-as évek elején fejlesztette ki, majd gyakorlati alkalmazását az Észak-Amerikában honos réti pocok, *Microtus pennsylvanicus* (Ord, 1915) csapdázási adatainak kiértékelésével szemléltették (NICHOLS *et al.* 1984). A módszer számos előnye ellenére mintegy 10 évig nem született olyan esettanulmány, amelyben a kisemlősök terepen gyűjtött adatait e kombinált módszer alapján dolgozták fel. Később PARADIS *et al.* (1993), majd PARADIS (1995) az Ibériai földipocok (*M. duodecimcostatus*) túlélésnek különböző megközelítésű (pl. kor- és ivarhatás, az immigráció és élőhelyi minőség hatása) vizsgálatához tervezték meg a csapdázásokat a Pollock-féle kombinált módszer feltételeinek megfelelően. Mintavételezésük során az elsődleges periódusok között három hónap telt el, amely elég hosszú volt ahhoz, hogy lehetővé tegye a demográfiai folyamatok megjelenését (halálozás, születés és szétterjedés). A másodlagos periódusok közötti idő 12 óra volt, ami elegendően rövidnek bizonyult az említett demográfiai folyamatok elhanyagolhatóságának feltételezéséhez. Ennek megfelelően nyílt populációs modelleket használtak, hogy megbecsüljék a túlélési rátát és zárt modelleket a populációméret becsléséhez. Mivel mindkét paramétert független adathalmaz alapján becsülték, kombinálásukkal lehetővé vált a születésből adódó gyarapodás és a bevándorlás becslése, ami a robusztus módszer újszerű szemlélete (POLLOCK *et al.* 1993). A jól megtervezett csapdázásos mintavétellel az előbb említett tanulmányok biztosították a robusztus módszer feltételeit, vagyis az egymást követő periódusok közötti intervallumoknak legalább olyan hosszúnak kell lennie, mint az az intervallum, ami szükséges a fiatal korosztályból felnőtt korosztályba történő átlépéshez (1), azok a fiatal állatok, amelyek a vizsgált periódust követő időszakban válnak felnőtté, akkor foghatók meg, amikor még fiatalok, bár ezeknél az állatoknál meg kell győződni, hogy fogási valószínűségük eltérhet a felnőtt állatokétól (2), minden állat, amelyeket a fiatalok közé soroltak, bármely mintavételi periódusban egy *in situ* reprodukció eredménye (3) (POLLOCK *et al.* 1993).

Saját kutatásaink korábbi időszakában, a Bükkháti-erdő területén végzett csapdázások populációdinamikai elemzése megmutatták (HORVÁTH 1996, 1998, TÖLGYESI 1997), hogy fontos megemelnünk a mintavételi napok (mint másodlagos periódusok) számát. Az éven belül mintavételi ütemezést úgy kell megtervezünk, hogy adataink elemzését a nyílt populáció becslési módszerek mellett, a becslési eljárásokat kombináló, robusztus metodika alapján is el tudjuk végezni. A korábbi (HORVÁTH és TÖLGYESI 1998, 2000) és a jelen tanulmányban végzett számításaink alapján az 1997-es fogási adatokra egyik populáció esetében sem illeszkedett a nyílt CJS-modell. Így a Cormack-Jolly-Seber nyílt modellek GOF-tesztjei elutasították a nyílt modellek alkalmazását. A zárt modellek közül a sárganyakú erdeieger esetében a fogási valószínűség variabilitását biztosító M_h becslő volt alkalmas az értékeléshez, míg az erdei pocok és a pírók erdeieger populációnál különböző zárt modellekből vegyes modellsorozatokat állítottunk fel és ezek eredményeit használtuk fel a további statisztikai elemzésekhez. A fogási valószínűség változását könnyű belátni, tekintettel az állatok viselkedésének jellemzőire, az időjárási viszonyok, az életkor, a nemi érettség, a mentális és fiziológiai tulajdonságok, tapasztalatok és a szociális pozíció különbségeire. Adataink alapján a JOLLY modellek a legtöbb periódusban túlbecsülték a populáció méretet, míg a CAPTURE modellek figyelembe vették a heterogenitást és az időfüggést, így populációméret becslésük elfogadhatóbb volt.

Eredményeink megegyeztek POLLOCK *et al.* (1990) szimulációs vizsgálatával, amelyben maguk is összevetették a két modellt, kimutatva a Jolly-Seber becslők nagyobb eltérését. A Pollock-féle robusztus módszer kisemlős adatokat tesztelő klasszikus esettanulmányban hat elsődleges periódust elemeztek, amelyek közül mindössze egy 5 napos periódus adatai alapján volt elfogadhatatlan a zárt modell hipotézise (NICHOLS *et al.* 1984). A populációméret becslőket a Jolly-Seber nyílt és zárt modellekkel is kiszámolták. Az M_h fogási valószínűség becslő értéke átlagosan 0.35 - 0.56-ig terjedt (ez annak a valószínűségét adja meg, hogy egy állatot akármelyik napon, vagy a második mintavételezésnél megfogunk) és elég pontos populációméreteket (N)

adott. A Jolly-Seber fogási valószínűség becslők nagyon magasak voltak (átlag = 0.91) (amely annak a valószínűségét adja, hogy az állatot egy 5 napos, vagy elsődleges mintavételnél legalább egyszer megfogjuk), így a Jolly-Seber populációméret becslők (N_i) nagyon pontosak lettek, amit a kis standard hiba bizonyított. A Jolly-Seber populációméret becslés heterogenitás esetén negatív eltérést ad, de ez az eltérés általában relatíve kicsi, ha a fogási valószínűség magas (CAROTHERS 1973b, GILBERT 1973). Ezen túl, minden összehasonlítható hónapban az M_h értéken alapuló populációméret becslő nagyobb variációs együtthatóval rendelkezett, mint a Jolly-Seber becslő, de az M_h becslők kisebb eltérést (standard hiba) mutattak, így emiatt a zárt modellekkel becsült értékeket fogadták el. A tanulmány kitért arra, hogy a Jolly-Seber fogási valószínűségek alacsonyabbak akkor, ha csapdázásokat csak 2-3 napos periódusokban végzik, amely rövidebb csapdázási intervallumon sok kisemlős tanulmány alapul. A kevesebb másodlagos mintavételi periódus hatására azonban a Jolly-Seber modell által becsült populációméret pontatlanabbá, és torzítottabbá válik. A Jolly-Seber túlélés becslő (ϕ) a fogási valószínűség heterogenitására robusztus (CAROTHERS 1973b) és nem torzítja az állandó csapdaválasz (NICHOLS & POLLOCK 1983). Tanulmányuk alapján NICHOLS *et al.* (1984) úgy vélték, hogy a túlélési becslők csak kis eltérést fognak adni, amelyek a magas fogási valószínűségek miatt nagyon pontosak. Az általuk javasolt havi 5 napos csapdázás mindenképpen szükséges a zárt modellek felhasználásának eredményességéhez. Korábbi munkánk során 4 napos mintavételezéssel dolgozva alkalmaztuk a robusztus módszert, 15 csapdázási hónap, mint elsődleges periódusok adatait elemezve (TÖLGYESI 1997). Ez az adatmennyiség nem volt megfelelő a kombinált módszerhez. Ennek alapján jelen tanulmány eredménye is igazolta a robusztus módszerhez NICHOLS *et al.* (1984) által javasolt követelmények szükségességét. A nyílt populációs modellek feltevései a robusztus tervezés alkalmazására is érvényesek, de a robusztus tervezés hatékonyabb, mivel a befogás heterogenitásával és/vagy a csapdázásra adott válaszokkal is foglalkozik (POLLOCK 1982). További előnyei a robusztus tervezés használatának a populáció becslésének megnövekedett pontossága (összehasonlítva a nyílt populációs modell egyedüli használatával), valamint a születések és bevándorlások elkülönült becslésének képessége. A robusztus tervezés hátránya, hogy több befogási szakaszra van szüksége és ennek következtében megnőhet a tanulmány költsége, ráfordítása és időtartama. A legkisebb praktikus tervezést POLLOCK (1982) ajánlotta, ami 3 elsődleges periódust és mindegyiken belül 5 másodlagos befogási szakaszt tartalmazott. A saját monitorozási tapasztalataink alapján célszerű háromnál több elsődleges periódust megvalósítani. Ha több mintavételi területen, vagy különböző célkitűzésének megfelelően (pl. védett fajok populáció szintű monitorozása, közösségi szintű monitorozás) több monitorozási program alapján párhuzamos mintavételezéseket kell végezni, akkor a ráfordítási költségek miatt nehezen lehet megvalósítani 4 vagy 5-nél több elsődleges periódust. A másodlagos periódusokat tekintve saját tapasztalataink is azt mutatták, hogy a periódusonkénti öt éjszakai mintavétel mindenképpen szükséges a kisemlősök fogás-visszafogás adatainak robusztus statisztikai eljárásokkal történő elemzéséhez.

6.2 Túlélés becslés és modellezés

A túlélés becslésének témakörében elsőként a téli túlélés hosszabb távú elemzésével és különböző módszerekkel történő becslésével foglalkoztunk. A Drávamenti-síkság területén a Bükkháti-erdőben kapott fogási adatok alapján az erdei pocok téli túlélését elemeztük. A faj populációinak fluktuációjával és szabályozásával foglalkozó számos külföldi esettanulmány eredménye alapján általában a tavaszi létszámcsökkenés volt jellemző, kevesebb számban tapasztaltak létszámnövekedést, illetve azt, hogy a népesség stabil maradt az év során. A generalista erdei pocok széles földrajzi és ökológiai elterjedése hozzájárul a demográfiai paraméterek változatosságához, mint a fészekalj nagysága, a populáció dinamikája, amely utóbbi az északi finn és skandináv területeken jellemzően több éves ciklusokat mutat, míg a hosszú-távú brit és dél-európai tanulmányok nem írtak le ilyen jelenséget (ALIBHAI & GIPPS 1985).

Síkvidéki gyertyános-tölgyesben (Bükkháti-erdő, Dráva-menti síkság) kapott saját eredményeink alapján a terület domináns erdei pocok populációja 1994-ben és 1997-ben ért el demográfiai csúcst. Az 1997-es év kedvező időjárása következtében fogási paramétereink nagyobb értékeket mutattak, az enyhébb tél ugyanis kedvező tavaszi életkörülményeket biztosított az 1997 tavaszára áttelelő egyedekből álló kiindulási generáció számára. Ezek a létszámkiugrások igazolták GRANT (1976) megállapításait, miszerint az erdei pocok létszámcsúcs 3-4 éves periódusokban valósul meg. Az 1999-es évben tapasztalt összeomlást követően a populáció viszonylag stabil létszámmal volt jelen a területen. Az erdei pocok populáció létszámváltozásának és téli túlélésének vizsgálatakor a hét tél adatai alapján két rendhagyó évet találtunk. Az egyik 1996-97 tele, amikor a várt létszámcsökkenéssel szemben a populáció gyarapodását figyeltük meg. A rendhagyó eredménynek feltehetően az volt az oka, hogy az erdei pocok és más kisméretű populációk 1996-ban sokkal később kezdték meg a szaporodási időszakukat, így a demográfiai növekedés csak ősszel kezdődött meg. Feltehető, hogy esetünkben az erdei pocok populációnál volt egy késő őszi, esetleg téli szaporodási ciklus, ami az őszi-tavaszi átlagos létszám viszonyában gyarapodást jelentett. Ebből az 1996-os, késő őszi szaporodási időszakból származó (recruitment) egyedek biztosították az 1997 tavaszi magasabb létszámot. Mivel decembertől a következő év februárjának végéig nem csapdáztunk, a feltételezést nem tudjuk alátámasztani a populációban feltételezhetően ekkor megjelenő fiatalok fogási adataival. Az 1995-96-os elhúzódó tél és így az erdei élőhelyen jellemző növényi biotassza késleltetett növekedésének következtében a kisméretűek tehát később kezdték meg szaporodási időszakukat, amely így a nyár végére, illetve ősz elejére eltolódott. Az 1996-97-es téli létszámnövekedésre a feltételezett téli szaporodási ciklus is magyarázatot adhat. Több esettanulmány írt már az erdei pocok téli szaporodásáról, ami csak egyes években volt megfigyelhető (ZEJDA 1962, HANSSON 1971), azonban ennek oka még nem teljesen tisztázott a fajjal foglalkozó ökológusok körében (ALIBHAI & GIPPS 1985). A kimutatott két rendhagyó év jelentős mértékben befolyásolta az áttelelő állomány sűrűségfüggésére felállított hipotézisünket, miszerint az őszi létszám meghatározza a tavaszi népességet. Az erdei pocok szigeti populációjának tanulmányozás alapján BUJALSKA (1995) is azt a következtetést vonta le, hogy az áttelelő pocokok száma függ az októberi létszámtól és a tél időtartamától. Ez a vizsgálat tehát bizonyította a populáció túlélésében szerepet játszó sűrűségfüggést. FULLER (1984) is feltette azt a hipotézist, hogy a tavaszi létszámok az őszi létszámok függvényei. Ezt a hipotézist nem tudta bizonyítani a felmérés mind a 9 téli időszakra vonatkozóan, amikor azonban a populáció kialakult sűrűségcsúcsa előtti és utáni teleket kivette a regresszióanalízisből, az őszi létszámok a teljes populációt tekintve (nemek együtt) a májusi létszámok varianciájának 80 %-át, a hímek varianciájának 76 %-át magyarázták. A nőstényeket tekintve azonban az őszi létszámoknak nem volt a tavaszi létszámokra nézve előrejelző értéke. Saját eredményeink is ezt mutatták, vagyis amikor a fentebb említett két rendhagyó évet kivettük az elemzésből, akkor az őszi népesség függvényében a tavaszi létszámok pozitív lineáris összefüggés szerint alakultak, alátámasztva a vizsgálatban feltett első hipotézisünket. A telelési siker változásának egyik okát más kutatók is gyakran magyarázták az azt megelőző őszi populáció sűrűséggel, kiemelve ezzel a denzitásfüggő faktorok fontosságát (pl. PUCEK *et al.* 1993, MERRITT *et al.* 2001, STENSETH *et al.* 2002, HÖRNFELDT 2004). Még más vizsgálatoknál a populáció sűrűségének hatása az áttelelési valószínűség csökkenésben és így a következő tavaszi időszak sűrűségének kialakulásában jelentéktelennek tűnt. Ezt az eredményt azonban a populációk alacsony sűrűségének, illetve a kis mintaszámnak tulajdonították (SOLONEN 2006). A populáció sűrűségfüggő hatásaira más ökológiai tényezőknek is óriási jelentősége van, mint például az időjárási körülmények és a predáció, melyek több tanulmány alapján sokkal fontosabb erőnek bizonyultak a kisméretűek téli mortalitásában (pl. ERLINGE és *et al.* 1983, HENTTONEN *et al.* 1987, PUCEK *et al.* 1993, HANSEN *et al.* 1999, HANSKI *et al.* 2001, MERRITT *et al.* 2001).

A pocokok számára az egyik legnehezebb időszak valószínűleg a kora tavasz, amikor a szaporodási időszak kezdetét veszi. A territoriális rendszer újra megjelenik és a telet átvészelt egyedekre számos kellemetlen időjárási kényszer hat (pl. a váltakozó fagy és olvadás periódusai),

ami a vegetáció növekedésének késleltetésével élelemhiányhoz vezet (BUJALSKA 1985). Az erdei pocok túlélési mintázatát hosszabb távon elemezve kimutatták, hogy az átteleltek száma fordítottan arányos a tél hosszával (BUJALSKA 1995). A kisemlősök túlélése általában ősszel az állandó hótakaró beállta előtt, valamint tavasszal az olvadáskor alacsonyabb (MERRITT & MERRITT 1978). A hó alatt a túlélés még magasabb lehet, mint nyáron (YLÖNEN & VIITALA 1985). A kutatások megmutatták, hogy a kisemlősök két alapvető stratégiát alkalmazhatnak áttelelésükkor: vagy átmeneti téli aggregációt mutatnak, illetve valódi közösségi fészkekbe csoportosulnak, hogy melegen tartsák magukat, másik esetben viszont a táplálékforrás jobb kihasználhatósága érdekében egyenletesen szóródnak szét a területen (VIITALA 1977, MADISON 1984, WEST & DUBLIN 1984, YLÖNEN & VIITALA 1985, 1987, JARREL 1987). Az élőhely minőségétől függően még ugyanazon populáció egyedei is választhatnak az aggregációs és a területiális áttelelés között (YLÖNEN & VIITALA 1985). YLÖNEN & VIITALA (1991) egy finnországi erdei pocok populáció vizsgálatánál eredményeinkhez hasonlóan a tél folyamán bekövetkezett egyedszám csökkenést figyelt meg és megállapította, hogy a táplálék elérhetősége, valamint az élőhely foltozottsága a két legfontosabb ökológiai kényszer a populációdinamika változásában. FULLER (1984) egy szubarktikus terület Gapper-erdeipocok, *Clethrionomys gapperi* (Vigors, 1830) populációját vizsgálva rámutatott a hó fontosságára a pocokfélék esetében és azt tapasztalta, hogy a populáció őszi létszáma meghatározza a tavaszi létszámot, bár ezt az összefüggést csak a hímek esetében találta előrejelző értékűnek. A hímeknél szignifikáns korrelációt kapott az őszi testhossz és a testtömeg, valamint a populáció májusi létszáma között, továbbá szintén a hím egyedeknél az októberi átlag minimum hőmérséklet és a tavaszi létszám között. BUJALSKA (1985) az erdei pocok populáció téli túlélésének vizsgálatakor a tél hosszát és az őszi populáció méretét emelte ki, mint a legfontosabb faktorok, továbbá a hímek esetében a szexuális érettséget és a fiatal hím egyedek testtömegét. Azt tapasztalta, hogy az alacsonyabb téli mortalitás egyik oka a szociális rendszerben bekövetkező változás lehet, amely a szaporodási időszak területiális viselkedésének és így a területi konfliktusoknak következménye (BUJALSKA & GRÜM 1989), amely télen ismét megváltozik a búvóhelyek együttes használatával (MADISON 1984, WEST & DUBLIN 1984). Hasonló szociális szerkezetbeli változás segíthet az alacsonyabb energia ráfordítás megvalósításában is, így a szociális rendszerben végbemenő változások elősegíthetik a jobb téli túlélést. FULLER (1984) és BUJALSKA (1985, 1995) tanulmányaihoz hasonlóan az erdei pocok populációjának téli túlélésével kapcsolatban, saját vizsgálatainkban is több hipotézist fogalmaztunk meg. Hipotéziseink között szerepelt, hogy a populáció téli túlélése a felnőtt egyedek kondíciójától függ. Eszerint a jobb kondíció, esetünkben a nagyobb testtömeg magasabb téli túlélést eredményez. A nemeket külön vizsgálva egyetlen esetben kaptunk nem szignifikáns, de a várt eredményt jól mutató pozitív lineáris összefüggést. Ebben az esetben az adult nőstények októberi átlagos testtömegét vetettük össze az október-március között becsült túlélési értékekkel, és azt tapasztaltuk, hogy ha nagyobb volt a felnőtt nőstények testtömege, nagyobb volt a téli túlélés. Hasonló eredményt kaptunk, ha az adult nőstények és hímek együttes testtömegét vettük figyelembe. Ezt az eredményt kapta FULLER (1984) is a Gapper-erdeipocok tanulmányozásánál, vagyis mindkét nemet tekintve az összefüggés nem volt szignifikáns. Abban az esetben, ha csak a hímeket vizsgálta, a rendhagyó telek kivételével a kondíció vonatkozásában feltett hipotézis igazolódott. Az erdei pocokról szóló korábbi tanulmányokban a hímek őszi testtömegét (különösen az éretlen egyedek esetében) találták előrejelző értékűnek a populáció tavaszi létszámára nézve (FULLER 1984, BUJALSKA 1985). A szaporodó, tehát laktáló és gravid nőstények arányának függvényében is vizsgáltuk a téli túlélést. Hipotézisünket, miszerint a laktáló és gravid nőstények aránya befolyásolhatja a téli túlélést, a kapott eredmények igazolták. A szeptemberi gravid nőstények arányának függvényében pozitív szignifikáns összefüggéseket tapasztaltunk a szeptember-március között becsült téli túlélés, valamint az októberi laktáló nőstények arányának függvényében az október-március közötti túlélés esetében. Az erdei pocok szigeti populációjának vizsgálata azt mutatta, hogy a nem és az életkor nem befolyásolja a téli túlélési arányokat (BUJALSKA 1995). A szexuális érettség nem szerepelt a nőstények esetében a túlélést meghatározó

tényezők közt, azonban fokozta a hímek túlélési arányait, amit VIITALA (1984) a *Clethrionomys* nemre általában jellemző populációdinamikai sajátisággként állapított meg. BUJALSKA (1995) azonban valószínűtlennek tartotta, hogy a magasabb túlélési arány a fejlett hímeknél kapcsolatban van a testsúlybeli különbségekkel. A fejlett és a fejletlen nőtényeknél szintén különbségek vannak a testtömegben, de ennek ellenére a túlélési arányaik nem különböztek. Ismert, hogy a kifejlett hímek a szaporodási időszak alatt jobb kondícióban vannak, azonban figyelembe kell venni, hogy ezek a hímek rendelkeznek a legnagyobb territóriummal (BUJALSKA & GRÜM 1989), így lehetőségük van kiválasztani, meghatározni és következőképpen elfoglalni a legalkalmasabb téli búvóhelyeket. A vizsgálat során a kifejlett és a fejletlen nőtényeknél ugyanolyan téli túlélési arányt állapítottak meg, azonban az érett hímek túlélési aránya jobb volt, mint a fejletleneké, amely azt jelezte, hogy ezek a hímek még a születési évben előrehozott szaporodásra tettek kísérletet, növelve ezzel egyéni rátermettségüket (BUJALSKA 1995). A számított téli túlélési ráta alakulását abiotikus környezeti háttérváltozók függvényében is megvizsgáltuk. A 28-napos túlélés vonatkozásában több, statisztikailag is elfogadható eredményt kaptunk. Az időjárási paraméterek vonatkozásában eredményeink azt mutatták, hogy a téli túlélésre a hőmérséklet és a hóréteg pozitív hatás érvényesült. Ez az eredményünk megegyezik más esettanulmányokéval (FULLER 1984, YLÖNEN & VIITALA 1985). A hó vonatkozásában a ragadozókkal szembeni védelmező hatás fontos, a hóréteg tehát csökkenti a predációs veszélyt, így növeli a túlélési esélyeket. Csapdázásaink alapján az erdei pocok populációdinamikájának nyolcéves elemzése bizonyította, hogy a vizsgált Dráva menti síkvidéki erdős élőhelyen a faj vizsgált populációja hasonló téli létszámingadozást és téli túlélési mintázatot mutatott, mint azt a fajra vonatkozó más európai vizsgálatok, vagy észak-amerikai rokonfajánál kimutatott eredmények bizonyították. A hosszabb távú elemzések során igen nagy jelentősége van a rendhagyó éveknek, amikor a feltételezett sűrűségfüggő tényezők az átlagos évekhez viszonyítva másképp alakulnak. A vizsgált abiotikus faktorok közül a téli átlagos hőmérséklet és hóréteg jelenlétének pozitív hatását mutattuk ki, míg a biotikus tényezők közül a populációban ősszel jelenlévő szaporodó nőtények aránya és a felnőtt egyedek (nemek együtt) őszi kondíciója volt meghatározó értékű a téli túlélés alakulására.

Az erdei pocok téli túlélésének vizsgálatában kapott eddigi eredményeink azt mutatták, hogy az őszi és tavaszi valós MNA értékekből számított népesség különbség, valamint a téli exponenciális létszámcsökkenés elve alapján számított 28-napos téli túlélés korrelált a téli átlagos hőmérséklettel és a téli időszakban jellemző átlagos hóvastagsággal. Az adatelemzések további célja az volt, hogy vajon ezt az eredményt meg tudjuk-e erősíteni azzal, hogy a téli túlélési rátát a MARK programmal becsüljük, illetve a program által felépíthető lineáris modellek alapján bizonyítani tudjuk-e a vizsgált abiotikus (időjárási) és biotikus változók hatását. Ehhez a vizsgált perióduson belül (1994-2001), az évek fogásadataiból készített élettörténeti mátrixokat használtunk fel. A MARK lineáris modelljeibe épített kényszerekkel vagy korlátozó faktorokkal úgy becsültük az időfüggő túlélési arányokat, mintha azok az időjárás lineáris funkciói lettek volna. Az időjárási paraméterek (hőmérséklet, csapadék, hóréteg) hatását 0 és 1 értékek sorozatával, „álváltozóként” kódoltuk, vagyis a hatások jelenlétét és hiányát építettük be a modellekbe. A biotikus tényezők (felnőtt állatok őszi kondíciója, szaporodó (gravid és laktáló) nőtények aránya) esetén viszont azok valós értékeit adtuk meg a korlátozó tényezős modellekben.

A kisemlősök téli túlélési sikerének tanulmányozása megmutatta, hogy az áttelelő populációk csökkenésének jelentős fluktuációját néhány külső tényező domináns hatása okozza, amilyen pl. a téli időjárás. Az időjárás téli túlélésre kifejtett hatása a különböző téli hőmérsékleti viszonyok és a kisemlős populációk tavaszi mérete közötti kapcsolat bizonyításával igazolódott (pl. FULLER 1984, BUJALSKA 1985, SOLONEN 2006). A MARK által felépíthető lineáris modellek lehetőségét alkalmazták az északi pocok (*M. oeconomus*) vizsgálatában, ahol a hóviszonyok, illetve a hóréteg alatti tér eltartókéességét, a táplálékforrásokhoz történő hozzáférési lehetőséget vizsgálták, modellezve a téli túlélést (KORSLUND & STEEN 2005). Ezt a vizsgálatot az indukálta, hogy télen a hótakaró alatti hőmérsékleti grádiens (a hideg felszíni levegő és a viszonylag melegebb talaj

között) a vízgőzt felfelé kényszeríti (PRUITT 1984, MARCHLAND 1996), amely folyamat egy törékeny jégkristályokból álló réteg kialakulásához vezet a hóréteg alapjánál, így e réteg és a talaj között egy tér („subnivean space”) keletkezik. Télen a rágsálók idejük nagy részét itt töltik, menedéket találva a zord időjárás és a legtöbb ragadozó elől és hozzáférnek a táplálékforrásokhoz (FULLER 1967, PRUITT 1984). A réteg természeténél fogva elősegíti a mozgást és az új táplálkozóhelyek felfedezését (MARCHLAND 1996), de a réteg alatti tér valószínűleg nem folytonos, hanem fragmentumokban áll a kisemlősök rendelkezésére, ami befolyásolja a túlélési esélyüket. A szabad hó alatti területek nagyságát a jégzárak csökkenthetik, ami a rágsálók számára rendelkezésre álló növényi biomasszához történő hozzáférést gátolja (HANSKI *et al.* 1993), végül extrém alacsony szintre csökkenti az eltartóképességet. Valószínűleg ez a hóréteg alatti jégképződés felelős az érintetlen és téli időszakban leegelt vegetációfoltok közti éles határvonalak kialakulásáért, amit a hóolvadás után lehet megfigyelni. A skandináv kutatások azt mutatták, hogy az élőhelyek eltartóképességére ható évszakos variabilitás nagyban növeli a pocok ciklikus populációdinamikájának kialakulását (HANSKI *et al.* 1993; HANSKI & KORPIMÄKI 1995), továbbá a populáció növekedés denzitásfüggő szabályozása a tél során fontosnak tűnik a többéves ciklusok produkálásához (HANSEN *et al.* 1999). Következésképpen a hóréteg alatti tér fragmentációja és így a csökkenését okozó jégképződés magyarázatot adhat a táplálkozás során nem érintett foltok létezésére, ami a növények növekedésének hiánya következtében még alacsonyabb szintre csökkentheti a téli eltartóképességet (KORSLUND & STEEN 2005). A hó alatti tér jelentőségét vizsgálva az északi pocok populációknál azt találták, hogy a hótakaró csökkenti a túlélést télen, mivel a jég fizikailag körülzárja a növényzetet és így csökkenti a hozzáférést az egyébként elérhető táplálékforrásokhoz. A jég mennyisége és alakja évente az időjárási mintázat variabilitásának megfelelően változik, így ezek az eredmények már azt sugallták, hogy az időjárás változékonysága, a globális változások okozta klíma eltolódások hatással lesznek a kisemlősök populációdinamikai mintázataira, így a kisemlősök sűrűség fluktuációjára kidolgozott jelenlegi modellek módosításra szorulnak (KORSLUND & STEEN 2005).

Természetesen ezek a fent említett problémák, mint a fagyás-olvadás váltakozásával megjelenő negatív hatás, vagy a hóréteg alatti terület fragmentációja, amely a kisemlősök számára fontos táplálékforrások hozzáférhetőségét korlátozza, Európa északi területein, főként a skandináv térségben jelentősebb, mint Közép-Európában. Magyarországon az utóbbi időszakban több hónélküli, enyhébb tél is volt, vagy a hóréteg csak rövid időszakra volt jellemző a tél során. Az általunk vizsgált erdei pocok populáció túlélését erdei élőhelyen vizsgáltuk, ahol az alacsonyabb, nyíltabb területekre jellemző fagyás-olvadás váltakozásából adódó negatív hatás, mint ökológiai csapda kevésbé jellemző. A vizsgált 8 éves időszakban, azonban még is azt láttuk, hogy ha rövid időszakra is, de a havazás során kialakul a hóréteg, akkor ennek hatása van a kisemlősök téli túlélésére. Ez a hóréteg természetesen néhány centiméteres, nem olyan mértékű, mint az idézett esettanulmányoknál, melyek többségét skandináv országokban végezték. A MARK modellezési eredményeink azonban igazolták azt, hogy a hóréteg jelenléte – amit a saját lineáris modelljeink felépítésében álváltozóként (a hatás jelen van, vagy nincs) kódoltunk a modellekben – befolyásolja a becsülhető téli túlélést. A MARK program felhasználásával elvégzett modellezés eredménye megegyezett a hagyományos téli túlélés számítás során kapott eredményekkel, ahol a többszörös regressziós vizsgálat alátámasztotta, hogy a hőmérséklet és a hó meghatározott abiotikus háttérváltozó a téli túlélési ráták alakulásában. Ennek megfelelően azt a következtetést vontuk le, hogy egyrészt az éves fogás-visszafogás értékekből készített adatmátrixok alapján készített túlélés elemzés alkalmas volt a feltételezett korlátozó kovariánsok modellezésére és a modellezés eredménye bizonyította a feltett hipotéziseinket. A vizsgálataink során a megfelelő modellek kiválasztását az AIC-értékek alapján végeztük. A téli túlélés elemzéseknél találkoztunk azzal a statisztikai problémával, hogy az alap AIC-értékek és az effektív mintaméret különbsége és az illeszkedés hiánya alapján megadott korrekciós AIC_c-értékek több esetben különböztek egymástól. Az AIC statisztikával foglalkozó irodalmak is felhívják a figyelmet arra, hogy az AIC és az AIC_c-értékek akkor közelítenek egymáshoz, ha megfelelően nagy a minta

(ANDERSON *et al.* 1994; BURNHAM *et al.* 1995a, b). Esetünkben a két érték különbsége a kiválasztott modellek hierarchiájának felállításában jelentkezett, de nem befolyásolta a legkisebb AIC-értékű értelmezhető korlátozó tényezős modell kiválasztását.

A MARK által felállított korlátozó tényezős modellek a különböző adatmennyiséget tartalmazó fogástörténeti adatmátrixok alapján is alkalmasak voltak a biotikus és abiotikus tényezők hatására feltett hipotézisek modellezéséhez. Ezek a modellek azt mutatták, hogy az időjárási paraméterek vonatkozásában a magasabb téli hőmérséklet és a hórteg jelenléte pozitív hatást gyakorol a pockok téli túlélésére. A vizsgált biotikus változók közül viszont a felnőtt állatok átlagos testtömege, tehát a felnőttek őszi kondíciója és a populációban ekkor jelenlévő szaporodó nőstények aránya volt meghatározó a becsült túlélés vonatkozásában.

A kisméltosk ökológiai vizsgálata során az utóbbi évtizedekben számos külföldi tanulmány foglalkozott a különböző populációdinamikai paraméterek vizsgálatával (NICHOLS & POLLOCK 1990, PARADIS & CROSET 1995, PARADIS 1995). A legtöbb esetben a populációk túlélését, növekedési rátáját, valamint a születésből és bevándorlásból adódó gyarapodását (recruitment) vizsgálták. E tanulmányok mindegyike eleven fogásos csapdázást alkalmazott és fogás-visszafogás adatok alapján végezte el a számításokat. A többszörös fogás-visszafogás adatokból történő túlélési arány becslésénél a nyílt populációk esetében a korábbi időperiódusokban befogott állatok szabadon bocsátásával követjük további sorsukat a későbbi periódusokban, mint ahogy ezt a Cormack-Jolly-Seber (CJS) modell (CORMACK 1964, JOLLY 1965, SEBER 1965) leírja. POLLOCK *et al.* (1974) felfigyelték arra, hogy ha a befogástörténeti adatokat fordított időrendben vesszük figyelembe, kondicionálva azon állatokra, amiket a későbbi periódusokban fogtak be és már a korábbi alkalmakkor is tapasztaltuk befogásukat, akkor a populációba történő újonnan bekerülés, vagyis a tényleges gyarapodás (reruitment) folyamatáról vonhatunk le következtetéseket. Tehát a fogástörténet időben visszafelé irányuló elemzésénél a visszafelé irányuló folyamat a populációba történő belépéssel és mortalitás nélkül statisztikailag ekvivalens egy előrehaladó folyamattal, melyben mortalitás van, de belépés nincs (POLLOCK *et al.* 1974).

A vizsgálati periódusok közötti tényleges gyarapodás mértékének elemzése tehát a fogástörténetet időben visszafelé történő elemzésével vált lehetővé. A fordított idejű jelölés-visszafogási vizsgálat (POLLOCK *et al.* 1974, NICHOLS *et al.* 1986, PRADEL 1996, NICHOLS *et al.* 2000) egyszerűen megfordítja a befogástörténeti adatok sorrendjét, amely megközelítés az adatokat a p_i és γ_i segítségével modellezi, ahol γ_i tükrözi annak a valószínűségét, hogy az az állat, ami jelen volt az i időpillanatban, az szintén megjelent az $i - 1$ -ben is. A γ_i így tulajdonképpen egy állat „túlélésére” vonatkozik a megelőző mintavételi periódusra vonatkoztatva. Ez a módszer lehetővé teszi annak vizsgálatát, hogy a különféle demográfia paraméterek egyes részeinek mekkora a hozzájárulása a populáció méretének növekedéséhez. A Pradel modellek alapján becsült paraméterek adják meg annak a valószínűségét, hogy a populáció különböző szerkezeti eleme, komponense (pl. a különböző ivarú és korosztályú, valamint az emigráns egyedek) az $i + 1$ időben tagja volt-e a korábbi, i időben mintázott csoportok közül valamelyiknek, vagy e helyett egy új tagként jelent meg a populációban (azaz nem volt tagja a már kimutatott csoportoknak). A kérdésfeltevés és a mintavételezés részletessége határozza meg, hogy a populáción belül milyen csoportokkal kívánunk foglalkozni (pl. csak felnőttekkel vagy mind a fiatal, mind a kifejlett egyedekkel foglalkozunk), és így az egyes becsült γ_{i+1} paraméterek reprezentálják a különböző komponensek részekre bontott hozzájárulásait a populáció növekedéséhez, vagy pedig ezeknek a hozzájárulásoknak a kiszámításához használhatjuk őket. PARADIS (1995) a robosztus módszer segítségével végezte el a születésből és bevándorlásból adódó gyarapodás becslését (POLLOCK 1982, POLLOCK *et al.* 1993). Ez a módszer a kisméltosk tanulmányozására alkalmas (ahol a csapdázás sorozatos és nem minden állatot lehet megfogni) és a statisztikák sokféle adatra alkalmazhatóak. Ennek a vizsgálatnak az Ibériai földipocok (*M. duodecimcostatus*) volt az alanya, amelynek négy populációja két élőhely között oszlott meg. A jó minőségű élőhelyen a bevándorlás nagymértékben kapcsolatban állt a populációméret növekedésével. A vizsgált populációkban feljegyzett sűrűségváltozások közötti eltérések a bevándorlás változó

intenzitásának voltak köszönhetőek (PARADIS 1995). Ez az elemzés a modellszelekciós stratégia számos lépését tartalmazta, amely mind a zárt, mind a nyílt populációbecslési módszereket, valamint a MARK program elődjének tekinthető SURGE program (PRADEL & LEBRETON 1991) által nyújtott modellezési lehetőséget is alkalmazta.

PRADEL (1996) modelljeinek felhasználásával a fogási adatok időben visszafelé történő elemzési szemlélete alapján NICHOLS *et al.* (2000) a réti pocok (*M. pennsylvanicus*) adataira tesztelték a gyarapodás és a növekedési ráta becslőit. Az elemzéshez a fajra irányuló vizsgálatok adatbázisából 11 mintavételi periódus adatait használták fel, amely mintavételezést a Pollock-féle kombinált módszer alapján tervezték meg. Az 1-9 periódusnál az egymást követő 5 napos csapdázási intervallum jelentette a másodlagos mintavételi periódusokat, amíg a 10-11 periódus alkalmával mindössze 2 egymást követő nap csapdázta (NICHOLS *et al.* 1994). Az elemzések alapján a populáció növekedési rátája 0.59 és 1.73 között változott, ami azt mutatta, hogy bizonyos időszakokban a populáció növekedett, míg a tanulmány más időszakában csökkent. A fogástörténetek visszafelé történő elemzésével külön becsülték a felnőtt egyedek túléléséből származó és a populációba újonnan bekerült egyedek relatív hozzájárulását a populáció népességének növekedéséhez. A felnőtt egyedek túlélésével jellemzett gyarapodás aránya 0.4 - 0.83 között változott, ami azt mutatta, hogy a felnőttek túléléséből származó hozzájárulás nagy varianciát mutat a vizsgálati időszaknak megfelelően, de több periódus esetében kiemelték, hogy a felnőtt egyedek túlélésének a jelentősége sokkal fontosabb a populáció növekedésénél, mint az új egyedek bekerülése, ami a szaporodási vagy az emigrációs folyamatok eredménye lehet (NICHOLS *et al.* 2000). Saját vizsgálati eredményeink is azt mutatták, hogy a különböző erdei élőhelyek domináns rágszáló fajainál (sárganyakú és pirók erdeiegér, erdei pocok) a populáció növekedési tendenciáiban a felnőtt egyedek túléléséből származó gyarapodásnak van nagy jelentősége. A vizsgált újraerdősödő terület vonatkozásában kiemeltük, hogy az egyébként itt nagy gyakoriságú pirók erdeiegér populáció népességének csökkenésében a területen intenzív szétterjedést mutató erdei pocok játszott szerepet. Ezt a szétterjedési dinamikát alátámasztották a fordított szemléletű fogás-visszafogás adatelemzésből nyert gyarapodási arányok számításai, melyek közül a szétterjedést elsősorban a populációba újonnan bekerült egyedekre számított arány ($1 - \gamma$) magas értéke bizonyított. Ennél az aránynál feltételeztük, hogy ezt elsősorban a bevándorolt egyedek nagyobb száma és nem az adott területen szaporodó nőstények leszármazottaiból kikerült új jelöletlen egyedek okozták.

A gyarapodásra vonatkozó különböző arányok becslése és számítása mellett a Pradel modellek alapján megadtuk a populáció növekedési rátájának becslött értékeit is. Ennek definíciója magába foglalja a gyakoriságok arányát két különböző időpillanatban és valójában a λ_t becslésével a befogási-visszafogási adatok a vizsgált területen élő állatok létszámának változásait tükrözik. A számbeli változás oka lehet a fiatal állatok felgyógyulása, megerősödése, a halálozás, valamint az érintett területre történő be-, illetve kivándorlások folyamata és mértéke. A befogási-visszafogási adatokhoz használt λ_t becslésnek tükröznie kell a gyakoriságban bekövetkező rövidtávú változásokat is, amely különösen hasznos azon folyamatok modellezésére, ahol a populáció növekedési ráta és a környezet, valamint más tényezők közötti kapcsolatot időbeli mintázatának értékelése és a kölcsönös változások nyomon követése a cél. (NICHOLS & HINES 2002).

A populáció növekedési ráta értékelése saját vizsgálatunk esetében alátámasztotta és megerősítette a populációméret becslésénél tett állításainkat (HORVÁTH *et al.* 2008b). A három vizsgált élőhely közül egyedül a Répási-erdőben kijelölt élőhely vonatkozásában bizonyították adataink azt, hogy a nagyobb létszámban megjelenő, domináns populációk képesek stabil állomány fenntartására, illetve a nyár közepétől ősziig tartó sűrűség-növekedési időszakban azonos populációdinamikai trendet mutatva, tartós koegzisztenciát biztosítani. A magyarországi Lankóci-erdő védett égerligetében teljesen más eredményt kaptunk ugyanannak a két fajnak (*A. flavicollis*, *C. glareous*) a gyarapodási, illetve populáció növekedési ráta időbeli mintázatáról. Az újraerdősödő területen fontos eredménynek tartjuk, hogy ki tudtuk mutatni az erdei pocok populációméretének nagyarányú növekedését, ami főként a bevándorlás és kolonizáció következménye volt. Az erdei

pocoknak ez a populációnövekedési üteme, az ebből következő szétterjedés és térbeli transzlokáció különösen figyelmet érdemel annak ismeretében, hogy az általa visszaszorított pírók erdeiegér rendkívül expanzív, gyors népességnövekedésű fajként ismert a kisemlősök ökológiai irodalmában. Az eredmények tehát azt mutatták, hogy az élőhelyi különbség, az újraerdősödő és zárt erdő vegetáció szerkezetének nagyarányú különbsége, a populációk ismert ciklikus, vagy kvázi-ciklikus időbeli mintázata mellett is rendkívül nagy hatással van a kisemlősök populációdinamikai folyamataira.

A túlélés elemzésénél végül a többállapotú modellek (multistate modellek) metapopulációs megközelítésű alkalmazásával foglalkoztunk. A Mattyi-tó mellett kiválasztott vizes jellegű mozaikos élőhely-együttesben az öt éves csapdázási időszak alatt a földi pocok (*M. subterraneus*) volt a leggyakoribb Microtinae rágcsáló. A terület és mikro-élőhely folt használatára alapján két élőhely foltban (B- és C-kvadrát) lényegesen gyakoribb volt, mint rokonfaja, a mezei pocok (*M. arvalis*). A két faj csak az átlagosan legmagasabb térszintű területen (A-kvadrát) fordult elő közel azonos mennyiségben, de az együttélésükről szóló korábbi megállapításokat a B és a C mintaterületek fogási eredménye támasztotta alá (NIETHAMMER 1982). A mezei pocok számára bizonyára a magasabb térszintű, így szárazabb A terület volt a legalkalmasabb és a térszintbeli elkülönülés miatt itt a két faj képes volt az együttélésre. Azonban, hogy ez hosszabb távon milyen stratégiával jellemezhető, az őszi sűrűségnövekedés és az abiotikus környezeti faktorok hogyan befolyásolják ezt az együttélést, az öt éven keresztül nyáron és ősszel végzett csapdázások adatai nem adtak választ. A mezei pocok csökkenése azonban összefügghet a területet érő emberi zavarással (a területen az öt év alatt többször volt égetés), melynek a legmagasabban térszintű A területen volt legnagyobb a degradáló hatása, mivel itt a rosszabb talajvízkészlet miatt jobban késleltette a vegetáció fejlődését.

A földi pocok terület használatának vizsgálata során először nagyobb térleptékekben vizsgáltunk, a mintaterületek (kvadrátok), mint élőhely-szigetek közötti mozgást elemeztük, illetve a három terület vonatkozásában értékeltük az ismert egyedek %-os megoszlását. Azt tapasztaltuk, hogy a földi pocok kötődik a számára optimális élőhelyhez, esetünkben a B- és C-kvadrát foltösszetételéhez. Minimális átmozgást az A és B, valamint a B és C mintaterület között regisztráltunk. Azonban az A- és C kvadrát között, tehát a legnagyobb csapdaháló távolságban nem mozogtak az egyedek, s olyan példány sem volt, mely mindhárom kvadrátot használta volna. Ez az eredmény azt sugallta, hogy a faj kisebb territóriumokkal, kisebb mozgáskörzetekkel rendelkezik, mint a területen vele együtt élő pírók erdeiegér, vagy más, főként a B-kvadrátban megjelenő *Apodemus* fajok (közönséges és sárganyakú erdeiegér). A földi pocok vizsgálataink alapján azokban a foltokban fordult elő nagyobb egyedszámban, amelyekben az *Apodemus* fajok kisebb arányban voltak jelen, vagy ha az öt év vonatkozásában nézzük az eredményeket, akkor a folthasználat a földi pocok és az *Apodemus* fajok dominancia viszonyainak változásában alakult. Amikor egyik foltban az *Apodemus* fajok, különös tekintettel a pírók erdeiegér volt jelen, akkor a földi pocok más foltba szorult vissza. Ezzel szemben amelyik évben az egerek kisebb sűrűséggel voltak jelen a területen, akkor a földi pocoknak is jobb lehetősége volt a számára optimálisabb területfoltok megválasztására és használatára. Ezt a B-kvadrátban mutattuk ki legnagyobb mértékben, a C területen a földi pocok stabilabb volt, minden évben a második helyet foglalta el a dominancia rangsorban. A területhasználat elemzése azt jelezte, hogy itt a két koegzisztens faj, vagyis a földi pocok és a pírók erdeiegér populáció a C-kvadrátban jobban szegregálódott, a két populáció egyedei térben jobban elkülönültek. Ezen a területen tehát a két gyakori, az itt található kisemlős közösség két domináns populációja nagyobb térbeli szegregációt tudott elérni, mint a két faj számára ugyancsak egyformán előnyös B élőhelyen, ami valószínűleg a két faj között, főként a területhasználatban fellépő kompetíciós hatást mérsékelte.

A kisemlősök élőhely asszociáltsága tehát nehezen határozható meg, mert az élőhely, vagy mikro-élőhely kategóriák önkényesen kerülnek meghatározásra és egy adott területen a faj jelenléte vagy egyedszáma élőhely-független faktoroktól, mint szociális struktúra, szétterjedés és csapdázhatóságtól is függhet (MILLAR *et al.* 1985). Több esettanulmányban számos mérhető

élőhely változó alapján, többváltozós statisztikák alkalmazásával (főkomponens analízis, diszkriminancia analízis) különítették el a kisemlősök szempontjából figyelembe vett mikro-habitatokat (pl. PRICE & KRAMER 1984, CANOVA & FASOLA 1991; SCHEIBE & O'FARRELL 1995). Jelen tanulmányban a mikro-élőhelyek elkülönítésére a terepen elkészített vegetációtérkép szolgált, melynél a két fő szempont a vegetáció magassága és borítása, valamint a foltok térszintjének különbsége, azaz a csapdapontok talajvíztől való távolsága volt.

A kisemlősök heterogén környezetben jellemző tér-időbeli mintázatának vizsgálatában is megjelent a metapopulációs szemlélet. A metapopuláció fogalmát LEVINS (1970) vezette be, aki úgy definiálta a metapopulációt, mint a „populációk populációja, amely helyi kihalásokat szenved el és újrakolonizálódik”. LEVINS (1970) gondolatának megfelelően, a metapopulációt kis helyi populációk (ún. szubpopulációk) alkotják, amelyek egy megfelelő élőhelymozaik foltjain élnek. Minden egyes szubpopuláció arra az élőhely folttra korlátozódik, amelyiket elfoglalja és ezért térben izolálódik az élőhely más alkalmas foltjait betöltő többi szubpopulációtól. A helyi populációk által használt foltok viszonylag kicsik, így nem tudnak stabil és életképes populációkat fenntartani. A térbeli izoláció és a helyi populációk viszonylag kis mérete azok helyi kihalását okozhatja, amelyet aztán rekolonizáció követ úgy, hogy az egyedek foltok közötti mozgása, átjárása biztosított. Az egész metapopuláció dinamikus egyensúlyát tehát a helyi kihalások és rekolonizációk kiegyensúlyozott folyamatai tartják fent. Az elméleti tanulmányok szerint az élőhely foltossága (heterogenitás) stabilizálja a populációkat, mert a különböző minőségű foltok biztosítják a szétterjedést a rosszabb minőségű „sink” területek, vagy refugiumok irányába, amely forrás-nyelő („source-sink”) dinamika meggátolja az extrém populációs változásokat (HASSELL 1980; STENSETH 1980, 1983, 1988; LOMNICKI 1980, 1988). Hasonlóan, az interspecifikus versengés modellje és a zsákmány-ragadozó interakció azt sugallja, hogy az interakcióban lévő fajok nagyobb valószínűséggel maradnak meg (denzitás stabilizálódik), amikor az élőhely heterogenitása növekszik (HOLT 1977, 1987; HANSKI 1981, 1983; HASSELL & ANDERSON 1989). Így a populációk stabilitása és így a populációk alkotta közösségek diverzitása emelkedik az élőhelyfoltok növekvő változatosságával.

Egy fragmentált tájban a fajok szükségleteinek és a források rendelkezésére állásának mintázatában megjelenő éves ciklus határozza meg a metapopulációs dinamikát. A különböző minőségű élőhelyek mozaikja a tájon belül lehetőséget biztosít az állatok számára, hogy saját fitnessük realizálásához az aktuálisan legjobb minőségű foltokat válasszák. HANSSON (1977) a csalitjáró pocok, *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) heterogén tájon belüli élőhely választását vizsgálva állandó (egész évben alkalmas) és időszakos élőhelyeket különített el. A populáció méretének figyelembe vételével a területeket nagy és alacsony sűrűségű, valamint olyan élőhelyekre különítette el, ahol a pocok nem fordult elő. Egy bizonyos élőhelyfoltban a sűrűség növekedése elindítja az állatok szétterjedési folyamatait, amely során új élőhelyfoltokat keresnek és ha ezek alkalmasak, akkor itt alakítják ki új mozgáskörzetüket, illetve lakóhelyüket. Már HANSSON (1977) feltételezte, hogy a foltos élőhelyi környezetben a szétterjedés a „stepping stone” (lépcsőfok) modellnek megfelelően történik, ami befolyásolhatja az új habitat foltokba történő kolonizálódást. Feltételezhető, hogy egy mozaikos területen az áttelelésben sikeres, alkalmas élőhelyek döntő fontosságúak a pocok teljes metapopulációjának fennmaradásában, így ezeket a habitatokat „kulshabitatnak” hívjuk (KOZAKIEWICZ 1993). KOZAKIEWICZ & GORTAT (1994) az erdei pocok metapopulációs megközelítésű vizsgálatában kimutatta, hogy a kulcs élőhelyek térbeli eloszlása az egész tájon döntő tényező a metapopuláció túlélésére gyakorolt hatásával. Eredményeik azt mutatták, hogy a téli túlélés esélye a pocok esetében együtt növekszik az erdőtagok, mint a szubpopulációkat eltartó élőhelyfoltok méretének növekedésével. KOZAKIEWICZ & GORTAT (1994) az erdei pocok metapopulációs tanulmányában kitért arra, hogy a metapopulációs modellek (pl. LEVINS 1970, HARRISON & QUINN 1989, HANSKI 1991, HASTINGS 1991, VERBOOM *et al.* 1991) nem tükrözik megfelelően a természetes rendszerek összetettségét (komplexitását). A habitat foltok természetes mozaikjai sohasem statikusak, de az alkotó elemei időben állandóak és térben változók. Minden egyes folt saját fejlődési és dinamikai

mintázattal rendelkeznek, így az egyes foltok forrás hozzáférhetősége is időszakosan változik, amelyet több faktor befolyásol (pl. növényzet növekedése, évszakos időjárás, környező területek hatása, stb.). A különböző fajpopulációkon belüli egyedek igényeinek is megvan a saját időszakos térbeli mintázata, amit a források térbeli elrendeződésének kell kielégítenie. Ezért minden egyes faj esetében a térben megjelenő aktivitás időbeli eloszlása a szükségleteket kielégítő források tér-időbeli mintázatán keresztül tükrözheti a faj szükségleteinek időszakos dinamikáját.

Az Ibériai földipocok élőhely minőségének tanulmányozását a túlélési ráták felhasználásával végezték el (PARADIS és CROSET 1995). Két különböző vegetációjú terület négy populációját vizsgálták. A populációk méretét a zárt populációs modell felhasználásával becsülték (OTIS *et al.* 1978), amely modellek használata megköveteli, hogy a mintavételi periódusok között megfelelően kis idő teljen el, ez a legtöbb faj esetében egy nap (NICHOLS & POLLOCK 1990). A túlélési arányokat a nyílt populációkra kidolgozott valószínűségi modellekkel vizsgálták (POLLOCK *et al.* 1990, LEBRETON *et al.* 1992). A túlélési paramétereket két korosztályra (juvenilis és adult), valamint két különböző élőhelyre vonatkoztatva vizsgálták. Az eredmények alapján megállapították, hogy a mediterrán földi pocok populációjának túlélésére hatással van az élőhely minősége, vagyis a forrásokban gazdagabb területeken kapott túlélési ráták magasabbak voltak, mint az alacsony minőségű élőhelyen. A mediterrán földi pocok a francia tanulmányok alapján sokkal kutatottabb földipocok faj, amelynél a populációk túlélését, a bevándorlást, a stabilitásért felelős populációk közötti szétterjedést az élőhely minőségének függvényében is vizsgálták. Azt tapasztalták, hogy a sűrűség hasonló volt az összes populációban, de voltak olyan eltérések, amelyeket nem tudtak összefüggésbe hozni az élőhelyek minőségével (PARADIS 1995).

A közönséges földi pocok ökológiájára vonatkozólag azonban kevés adat áll rendelkezésünkre. Korábbi vizsgálatok alapján a faj európai elterjedését mérsékelt övi nyílt területek, nedves lombos erdők, ingoványok, különböző magasfüvű területek, zöldségkultúrák területére adták meg. Más területen végzett vizsgálataink bizonyítják a faj ritka erdei előfordulást, viszont a jelen dolgozatban elemzett tóparti zárt gyeppocokokban jellemző karakterfajként írtuk le, ami inkább azon korábbi kutatásokat erősíti meg, melyek szerint a faj preferálja a zárt, magasfüvű területeket.

A kvadrátok, mint élőhely-szigetek közötti túlélési és mozgási valószínűség modellezéséből azt a következtetést tudtuk levonni, hogy a négy mintavételi periódust tekintve az egyik legfontosabb tényező a becsülhető paraméterek, mint a túlélés (Φ), a fogási (p) és a területek, illetve élőhelyek közötti mozgási valószínűség (Ψ) időfüggése volt. Ebbe a globális, legtöbb változót tartalmazó modellbe beépített korlátozó, illetve hatótényezők közül a távolságnak volt nagyobb szerepe, mint a faj számára legjobban megfelelő foltmozaikot reprezentáló élőhely minőségének. Mindez azt sugallta, hogy a földi pocok populáció térbeli eloszlásánál fontos, hogy megfelelő élőhely foltokat találjanak maguknak az egyedek, ahol a túlélésüket biztosítani tudják, de inkább megtartják ezeket a területeket, mintsem a populáció népességének időbeli változása során az egyedek nagyobb intenzitású szétterjedési mozgással gyakori élőhelyfolt váltásokat tegyenek.

A földi pocok élőhely választását finomabb térbeli skála alapján, mikro-élőhely léptékben is megvizsgáltuk, ahol a foltpreferencia számítások mellett a multistate modellek alapján végzett túlélés becslésnél is a feltérképezett mikro-élőhelyfoltokat vettük alapul. Kimutattuk, hogy a földi pocok számára a legoptimálisabb mikro-élőhely a *Galium* dominanciájú folt volt, amit mindhárom kvadrát adatai alátámasztottak. A faj pozitív preferenciát mutatott a *Solidago* és a *Typha* típusú foltokra is, melyek közül az előbbit kettő, az utóbbit csak egy csapdahálóban tapasztaltuk. Mindhárom vegetáció típus az adott folt területén magas borítottságot biztosított a kisemlősöknek, így a földi pocoknak is. A három folt közül a *Solidago* típusú folt a legmagasabb növényzetű mikro-élőhely típust jelentette, ahol a domináns aranyvessző a nagy nyári szárazságok idején sem ritkult fel, ellentétben az egyszikűek, vagy a *Galium* dominanciával jellemzett mikro-élőhely foltokkal. SALVIONI (1988b) kimutatta, hogy a földi pocok, ellentétben rokon fajaival,

inkább a talajfelszínen aktív, az itt található ösvényein mozog, így a predációs veszély elkerülése érdekében fontos számára az általa használt mikro-élőhely nagy borítása.

A vegetációfoltok minőségét nagyban befolyásolja a felszín változatossága, a magasabb és mélyebb térszintű területek mozaikossága. A mélyebb térszintekben a talajvízhez való közelség mindig üdébb, zártabb növényzetet biztosított. A földi pocok fogási adatai C kvadrátban egyértelműen azt bizonyították, hogy a faj fogási sikere nem független a térszintektől. A faj *Galium* típusú foltot mindkét térszintben előnyben részesítette, míg a *Solidago* borította folt vonatkozásában több esetben kaptunk pozitív preferenciát a magasabb területeken, mint a mélyebb térszinteken. Száraz nyári időszakban – ami az 5 éves vizsgálati időszakunkban 2001-2002-ben jelentkezett – a faj folthasználatában szignifikáns változás következett be. A növényzeti foltok által jól reprezentált vízgradiens mentén a földi pocok az üdébb és zártabb vegetációs egységeket részesítette előnyben és általában a mélyebb térszintű területet preferálta. A populáció e mikro-élőhely léptékű transzlokációját az okozta, hogy a *Galium* típusú folt kiszáradt és felritkult, így a zártabb élőhelyet kereső földi pocok a mélyebb fekvésű, üdébb területeken még megfelelő borítást biztosító *Typha* jellegű folt használatára váltott át. Ekkor ez a mélyebben fekvő, zártabb, az átlagosnál nedvesebb *Typha* dominanciájú vegetáció folt biztosította a faj felszíni aktivitásához szükséges növényzeti borítottságot. A foltpreferencia számítások eredményeiből arra következtettünk, hogy a földi pocok a mikro-élőhelyfoltok minőségének változására az egyedek térbeli átrendeződésével, az optimális foltok használatára vált át, így az élőhelyi heterogenitásra durva szemcsés (coarse grained) választ ad.

A mikro-élőhely folt léptékű modellezés tovább erősítette a fenti megállapításainkat, miszerint a földi pocok kötődik a zárt vegetáció típusú foltokhoz, melyek minősége fontos ökológiai kényszernek tekinthető a populáció térbeli eloszlásának mintázatában, ami fontos feltétele a különböző források (táplálék, búvóhely, mozgáskörzet) megfelelő stratégiájú kihasználásához és így a sikeres túlélés biztosításához.

7. Összefoglalás

A disszertáció a Pécsi Tudományegyetem keretein belül végzett kisméltős kutatások, valamint a Duna-Dráva Nemzeti Park támogatásával az egyes kitüntetett Dráva menti élőhelyek kisméltóseinek populáció szintű monitorozási eredményeit foglalta össze. A Drávamenti-síkság területén végzett kisméltős kutatások a koordinált biodiverzitás monitorozás, illetve már a Duna-Dráva Nemzeti Park megalakulása előtt elkezdődtek, így 1994 óta több területen, többféle élőhely típusban csapdáztuk a kisméltóseket. A több mint tíz éves kutatási időszakot tekintve vannak több éves adatsoraink, azonban a Dráva felső szakasza mentén egy-egy élőhely vonatkozásában rövidebb periódusú mintavétel adataival rendelkezünk.

A kisméltős felmérések eredményeit jelen disszertáció alapvetően két szünbiológiai téma (populációdinamikai és demográfiai változások, túlélés becslés és modellezés) alapján foglalta össze. Az első témakörben a gyakori fajok populációinak dinamikájával, a demográfiai változásokkal, a populációméret becslésével foglalkoztunk. Az abundancia időbeli változásának és becslésének értékelése mellett a dolgozat másodsorban kitért a túlélés becslésére és modellezésére, amely napjainkban a populációbiológia egyik leggyorsabban fejlődő területe. A kutatások egy része elsősorban szünfenobiológiai vizsgálatnak tekinthető, hiszen a fenti két szünbiológiai témában jelenségeket tártunk fel és az egyes populációbiológiai karakterisztikák tér-időbeli változását elemeztük. Több esetben azonban különböző háttérváltozók (pl. időjárási tényezők, a vizsgált élőhelyek vegetációjának fiziognómiai szerkezete) függvényében értékeltük a kapott adatainkat, így a feltárt jelenségeket a háttérváltozók figyelembevételével ok-okozati összefüggésben tudtuk vizsgálni.

A kisméltóseket szünbiológiai vizsgálatát és monitorozását 1994-2007 között a Dráva mentén Baranya és Somogy megyében található élőhelyeken végeztük. Az első mintaterületet 1994-ben Baranya megyében, egy síkvidéki gyertyános-tölgyes élőhelyen jelöltük ki, ahol 10 évig folytattuk a kisméltóseket vizsgálatát. A Dráva alsó szakaszánál 1997-ben a Mattyi-tó melletti mozaikos élőhely kisméltős faunisztikai felmérését végeztük el, majd további hat év során vizsgáltuk e tóparti, növényzetében heterogén élőhelyegyüttes kisméltóseinek tér-időbeli mintázatát. A Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer országos és regionális projektjei mellett önálló programként működő Dráva felső szakaszának biomonиторozása keretében 2000-ben újabb élőhelyeken indítottuk el a kisméltóseket populációinak monitorozását. A Gyékényes melletti Lankóci-erdőben jelöltünk ki két, vegetáció struktúrában különböző (zárt égerliget, mint fokozottan védett és ezzel szomszédos újratermődő élőhely) mintavételi területet. Ezek mellett 2007-ben a Dráva felső szakasza mentén Horvátországban is csapdázunk, ahol az ártérnél magasabban fekvő, síkvidéki tölgy-kőris-szil ligeterdő (Répási-erdő) kisméltóseit vizsgáltuk, amely élőhely típus egyben az erdészeti kezelés alatt álló területeket is reprezentálta.

Mindegyik mintaterületen a fogás-jelölés-visszafogás módszerét ugyanazon típusú elevenfogó dobozcsapdák (75x95x180 mm) működtetésével alkalmaztuk. A csapdák azonossága mellett a csalizás technikája is minden esetben megegyezett. Csalétekként szalonnát, valamint áizskivonattal és növényi olajjal megkevert gabonamagvakat használtunk. Az erdei mintaterületeken (Bükkháti-erdő, Lankóci-erdő, Répási-erdő) minden esetben megegyezett a napi ellenőrzések száma. Naponta két ellenőrzést végeztünk, reggel 7⁰⁰-tól és este 19⁰⁰-tól, így napközben a csapdák élesre állított állapotban voltak, mivel az erdőben a nyári időszakban sem melegedtek fel a csapdák jelentősen. A Mattyi-tó mentén viszont több alkalommal csak a reggeli, az éjszakai nagyobb kisméltős aktivitásból származó adatokkal rendelkezünk, ahol a nyári időszakban a csapdák nappal nyitva voltak. A jelölési technikában minden területen azonos kódtablát használtunk.

A többszörös fogás-visszafogás adatok tárolására és feldolgozására a *Microsoft Access* programban saját adatbázisrendszert dolgoztunk ki, amely a fogás-visszafogási eredmények adott szempontok szerinti SQL-lekérdezések tervezésével az adatok sokoldalú és hatékony rendezését és feldolgozását tette lehetővé. Az adatbázis egy rekordja egy megfogott (jelöletlen vagy már

jelölt) egyed adatait tartalmazza. Az adatbázis mezőrendszerének felépítése, valamint egyéb adattáblákkal kialakított kapcsolata folyamatosan bővíthető.

A populációdinamika hosszabb távú időbeli mintázatát a Bükkháti-erdő területén gyakori fajokként kimutatott sárganyakú erdeiegér (*A. flavicollis*), pirók erdeiegér (*A. agrarius*) és az erdei pocok (*C. glareolus*) populációk esetében vizsgáltuk. Az 1994-2003 között végzett hosszabb távú csapdázásos vizsgálatunk alkalmas volt a gyakori fajok demográfiai fluktuációjának elemzésére, amelyhez a „minimum ismert egyedszámok” (MNA) 100 csapdaéjszakára standardizált értékeit használtuk fel. E populációs index hónapokra megadott értékei alapján autokorrelációs módszerrel vizsgáltuk a ciklikusság kérdését. Eredményeink alapján az erdei pocok esetén kapott fluktuáció a nagyobb amplitúdójú hullámok 3 éves ingadozásait mutatta, ami kvázi-ciklikus populációdinamikára utalt. Hasonló eredményt kaptunk a sárganyakú erdeiegér esetén is, amely populációnál három magasabb létszámcsúcsot regisztráltunk, melyek három, illetve négy évre alakultak ki. A pirók erdeiegér populációnál viszont a másik két vizsgált fajjal ellentétben a 10 éves periódus nagy részében a korrelogram szabályos oszcillációt mutatott, ahol az oszcilláció folyamatosan lecsengett. Tehát egy sajátos éves populációdinamikát mutattunk ki, ahol a létszámkügrás augusztus-szeptemberben volt megfigyelhető. Az autokorrelációs vizsgálat nagyban megerősítette a pirók erdeiegér populációról szerzett korábbi ismereteinket, miszerint a faj éves ciklusokat produkál, az őszi létszámmaximum után tavaszi összeomlás következik, majd ezután a populáció népessége egy újabb ciklus szerint változik, melynek csúcsa ismét az adott év őszére alakul ki. A téli létszámcsökkenést az átlagos őszi és tavaszi sűrűségérték (MNA szezonális átlaga) alapján határoztuk meg. A sárganyakú és a pirók erdeiegér esetében minden téli periódusban a népesség csökkenését tapasztaltuk. Az erdei pocok populációnál négy téli időszakban kaptunk jelentős mértékű csökkenést, amelyek nagyrészt egybeestek a keményebb telekkel, azonban egy periódusban nem a népesség csökkenését, hanem a létszám gyarapodását regisztráltuk. Az 1996-1997-os téli időszakban a létszámnövekedés okát abban állapítottuk meg, hogy az ezt megelőző évben (1996) nagyon későn kezdődött el a kisemlősök sűrűségének növekedése. Ennek megfelelően az őszi maximumok is később alakultak ki, valamint kisebb értékűek voltak, mint az előző években. A késő őszig elhúzódó sűrűség növekedéshez az 1996 őszenek kedvezőbb időjárási körülményei (magasabb átlaghőmérsékletű, csapadékos, novemberi fagyok nélküli ősz) is hozzásegítettek. Ennek a rendhagyó évnek a jelentősége az őszi és az azt követő tavaszi létszámok összefüggésvizsgálatában (regresszióanalízis) is megnyilvánult. Azt a hipotézisünket, miszerint az őszi létszámok meghatározóak a tavaszi, vagyis a szaporodási ciklust beindító létszámokra vonatkozóan, valamennyi mintavételi év adatait tekintve el kellett vetnünk. Ez a már említett rendhagyó éveknek köszönhető, amikor a kedvező őszi időjárás, vagy az enyhébb telek miatt a késő őszi, esetleg a téli időszakra is jellemző volt a szaporodás. Ha ezeket a rendhagyó éveket kivettük a számításokból, akkor a sárganyakú erdeiegér esetében kaptuk meg a várt lineáris összefüggést, vagyis az őszi létszámok meghatározták a populáció tavaszi sűrűségét.

A fogás-visszafogás adatok statisztikai feldolgozásának fejlődésében fontos irányvonalnak tekinthető a különböző mintavételi módszerek kombinációinak kifejlesztése. Ebben az irányba tett első törekvés olyan konstrukciót dolgozott ki, amely a nyílt és a zárt populáció modelleket egy elemzésben kombinálta. Az NBmR programjainak megvalósításában, illetve a monitorozási protokollok kidolgozásában a mintavételi ütemezés aktuális problémaként jelent meg a kisemlősök elevenfogó csapdázáson alapuló populáció szintű monitorozásának tervezésénél. Ennek megfelelően a Pollock-féle robusztus módszer alkalmasságát vizsgáltuk, amely elemzéshez is a Bükkháti-erdő területén kimutatott három gyakori faj (*A. flavicollis*, *A. agrarius*, *C. glareolus*) adatait használtuk fel. Eredményeink megegyeztek Pollock szimulációs vizsgálatával, amely a Jolly-Seber becslők nagyobb eltérését mutatta ki. A saját monitorozási tapasztalataink alapján célszerű háromnál több elsődleges periódust megvalósítani. A másodlagos periódusokat tekintve tapasztalataink is azt mutatták, hogy a periódusonkénti öt éjszakás mintavétel mindenképpen szükséges a kisemlősök fogás-visszafogás adatainak robusztus statisztikai eljárásokkal történő elemzéséhez.

A túlélés becslésének és modellezésének témakörében elsőként a téli túlélés hosszabb távú elemzésével és különböző módszerekkel történő becslésével foglalkoztunk. A Bükkháti-erdőben kapott fogási adatok alapján az erdei pocok téli túlélését két módszer szerint elemeztük. Elsőként a téli exponenciális létszámcsökkenés elve alapján számított 28-napos túlélést számítottunk, majd nyolc éves vizsgálati periódus (1994-2001) fogásadataiból készített élettörténeti mátrixok alapján a MARK programmal becsültük a téli túlélést. A 28-napos túlélési ráta számításával vizsgáltuk, hogy ennek értéke mennyiben függ az időjárási faktoroktól (téli átlagos hőmérséklet, téli átlagos csapadék mennyiség, átlagos hóréteg vastagság), valamint a populációra jellemző biotikus tényezőktől (felnőtt egyedek kondíciója, szaporodó nőstények őszi időszakban számított aránya). Ezek mellett vizsgáltuk, hogy a téli túlélési ráta alakulását mennyiben határozta meg a populáció őszi létszáma. Eredményeink szerint az említett rendhagyó évek kivételével az őszi népesség függvényében a tavaszi létszámok pozitív lineáris összefüggés szerint alakultak, alátámasztva a vizsgálatban feltett hipotézisünket. A téli exponenciális létszámcsökkenés elve alapján számított 28-napos téli túlélés korrelált a téli átlagos hőmérséklettel és a téli időszakban jellemző átlagos hóvastagsággal. A MARK program felhasználásával elvégzett modellezés eredménye megegyezett a hagyományos téli túlélés számítás során kapott eredményekkel. Az éves fogás-visszafogás értékekből készített adatmátrixok alkalmasak voltak a feltételezett korlátozó kovariánsok téli túlélésre gyakorolt hatásának modellezésére. A vizsgálataink során a megfelelő modellek kiválasztását az AIC-értékek alapján végeztük. A modellszelekció statisztikai eredményei azt mutatták, hogy az időjárási paraméterek vonatkozásában a magasabb téli hőmérséklet és a hóréteg jelenléte pozitív hatást gyakorol az erdei pocok téli túlélésére. A vizsgált biotikus változók közül viszont a felnőtt állatok átlagos testtömege, tehát a felnőttek őszi kondíciója és a populációban ekkor jelenlévő szaporodó nőstények aránya volt meghatározó a becsült túlélés vonatkozásában. Így a téli túlélés becslésének és modellezésének eredménye bizonyította az erdei pocok populáció vonatkozásában feltett hipotéziseinket.

A fogás-visszafogási adatsorok elemzésében fordulópontot jelentett a fogástörténet időben visszafelé történő elemzése, amely szemlélet alapján a vizsgálati periódusok közötti tényleges gyarapodás mértékének becslése válik lehetővé. Ez a módszer lehetővé teszi annak vizsgálatát, hogy a különféle demográfiai paraméterek egyes részeinek mekkora a hozzájárulása a populáció növekedéséhez. A módszer alapján kidolgozott Pradel-modelleket használtuk fel a populációk gyarapodásának és növekedési rátájának becsléséhez. Ezeket a paramétereket a túléléssel együtt a Dráva felső szakasza mentén kijelölt három különböző erdei élőhely domináns rágcsáló populációinál (sárganyakú és pirók erdeieger, erdei pocok) becsültük. Azt vizsgáltuk, hogy a különféle demográfiai paraméterek egyes részeinek (előző mintavételi periódusok felnőtt egyedeiből, illetve a bevándorló egyedekből származó gyarapodás) mekkora a hozzájárulása a populáció méretének növekedéséhez. Eredményeink alapján megállapítottuk, hogy a különböző erdei élőhelyek domináns rágcsáló fajainál a populáció növekedési tendenciáiban a felnőtt egyedek túléléséből származó gyarapodásnak van nagy jelentősége. A vizsgált újraerdősödő terület vonatkozásában kiemeltük, hogy e nagy vegetációsűrűségű élőhelyet preferáló pirók erdeieger populáció népességének csökkenésében a területen intenzív szétterjedést mutató erdei pocok játszott szerepet. Ezt a szétterjedési dinamikát alátámasztották a gyarapodási arányok számításai, melyek közül a szétterjedést elsősorban a populációba újonnan bekerült egyedekre kapott magas érték bizonyította. Az erdei pocok újraerdősödő élőhelyen kimutatott nagyarányú populáció növekedése tehát elsősorban a bevándorlás és a kolonizáció következménye volt. Az erdei pocoknak az újraerdősödő területen regisztrált populációnövekedési üteme, valamint az ebből következő szétterjedés és térbeli transzlokáció különösen figyelmet érdemel annak ismeretében, hogy az általa visszaszorított pirók erdeieger rendkívül expanzív, gyors népességnövekedésű fajként ismert a kisméltosök ökológiai irodalmában.

A túlélés elemzésénél végül a többállapotú (multistate) modellek metapopulációs megközelítésű alkalmazásával foglalkoztunk. A Mattyi-tó mellett kiválasztott vizes jellegű mozaikos élőhely-együttesben az öt éves csapdázási időszak alatt a földi pocok (*M. subterraneus*)

terület használatát két térléptékben vizsgáltuk. Először az 50x50 m kiterjedésű mintaterületeket, mint élőhely-szigeteket vettük alapul, majd a faj élőhely választását finomabb térbeli skála alapján, mikro-élőhely léptékben is megvizsgáltuk. A folt-preferencia számítások mellett a multistate modellek alapján végzett túlélés becslésnél is a feltérképezett mikro-élőhelyfoltokat vettük figyelembe. A kvadrátok, mint élőhely-szigetek közötti túlélési és mozgási valószínűség modellezéséből azt a következtetést vontuk le, hogy a négy mintavételi periódust tekintve az egyik legfontosabb tényező a becsülhető paraméterek, mint a túlélés, a fogási és a területek, illetve élőhelyek közötti mozgási valószínűség időfüggése volt. Ebbe a globális modellbe beépített korlátozó, illetve hatótényezők közül a távolságnak volt nagyobb szerepe, mint a faj számára legjobban megfelelő foltmozaikot reprezentáló élőhely minőségének. Mikro-élőhely léptékben kimutattuk, hogy a földi pocok számára a legoptimálisabb mikro-habitat a *Galium* dominanciájú folt volt, amit mindhárom kvadrát adatai alátámasztottak. A faj pozitív preferenciát mutatott a *Solidago* és a *Typha* típusú foltokra is, melyek közül az előbbit kettő, az utóbbit csak egy csapdahálóban tapasztaltuk. A foltpreferencia számítások eredményeiből arra következtettünk, hogy a földi pocok a mikro-élőhelyfoltok minőségének változására az egyedek térbeli átrendeződésével, a finomabb térbeli skála alapján az optimális foltok használatára vált át, így az élőhelyi heterogenitásra durva szemcsés (coarse grained) választ ad. A mikro-élőhely foltléptékű multistate modellezés tovább erősítette a fenti megállapításainkat, miszerint a földi pocok kötődik a zárt vegetáció típusú foltokhoz, melyek minősége fontos ökológiai kényszernek tekinthető a populáció térbeli eloszlásának mintázatában.

8. Summary

This dissertation contains the results of small mammal studies performed at the University of Pécs and small mammal population level monitoring of distinguished habitats along Drava river with support from Duna-Drava National Park. Small mammal research in the Drava Lowlands had been started well before co-ordinated biodiversity monitoring was launched or Duna-Drava National Park was established: small mammals have been trapped in a variety of habitats since 1994. Our research history thus covers more than a decade, including data series spanning several years as well as samplings with data from shorter periods in habitats of the upper Drava reach.

The present dissertation summarises the results of our small mammal investigations on the basis of two synbiological aspects (population biological and demographic changes, survival estimation and modelling). In the first subject we dealt with the population dynamics of common species, demographic changes and the estimation of population size. Secondly, in addition to analysing and estimating abundance and its changes over time, the dissertation deals also with survival estimation and modelling, which comprise one of the most speedily developing subjects of population biology. Part of this research can be regarded, most of all, as syn-phenobiological investigation, as we have revealed synbiological phenomena, and analysed the temporal-spatial changes of certain population biological characteristics. In several cases, however, we evaluated our data in respect of various background variables (e.g. weather factors, physiognomy of the vegetation in the analysed habitats), thus the revealed phenomena could be scrutinised in a causal interrelation.

The synbiological analysis and monitoring of small mammals was performed between 1994–2007 in habitats of Baranya and Somogy counties, along river Drava. The first sample area was selected in 1994 in Baranya, in a lowland oak-hornbeam forest habitat where small mammal studies were then continued for 10 years. In 1997 we performed the small mammal fauna survey of a mosaic habitat beside the Matty lake in the lower Drava section, which was followed by the analysis of the spatial and temporal pattern of small mammals in this lakeside habitat with heterogeneous vegetation for another six years. As a separate programme beside regional and national level projects of the Hungarian National Biodiversity Monitoring System, the biological monitoring of the upper Drava reach was launched, as part of which we started the monitoring of small mammal populations in 2000, in additional habitats. Two sampling sites were selected in Lankóci-forest near Gyékényes, differing from each other in their vegetation structures (a strictly protected, closed alder gallery forest, and a neighbouring reforested area. Furthermore, trappings were performed in 2007 along the upper Drava reach in Croatia, where the small mammals of Repas forest, a lowland oak-ash-elm gallery forest located in a higher terrain than the floodplain, this habitat type representing at the same time areas under forestry management.

The method applied in each of the sampling areas was capture-mark-recapture, with the same box-type live-traps (75x95x180 mm). Just like the traps themselves, the trapping technique was also alike in all cases: bacon and cereals mixed with aniseed extract and vegetable oil were used as bait. The traps were checked twice daily in each of the forest habitats (Bükkhát-forest, Lankóci-forest, Repas-forest): from 7⁰⁰ in the morning and from 19⁰⁰ in the evening, with the traps being left triggered during the day, because they did not heat up considerably inside the forest. However, the traps were left open for the day hours in the summer period beside the Matty lake, thus we had data from the morning trap checking sessions that resulted from greater nocturnal small mammal activity. The same code table was used for marking in all the sample areas.

A separate database system was developed under *Microsoft Access* for storing and processing multiple capture and recapture data. SQL filtering of capture-recapture data made it possible for us to organise and process our data in a versatile and effective way. Each record of the database

corresponds with data of one captured individual (either marked or unmarked), and the structure of its attributes, fields and associations with other data tables can be continuously widened.

The long-term temporal patterns of population dynamics were analysed in the case of yellow-necked wood mouse (*A. flavicollis*), striped field mouse (*A. agrarius*) and bank vole (*C. glareolus*) populations, all being frequent species in the Bükkhát-forest. Our long-term trapping survey between 1994-2003 was suitable for the analysis of demographic fluctuations of these frequent species, for which purpose we used the “minimum number alive” (MNA) values standardised for 100 trap nights. Based on the monthly values of this population index, cyclicity was tested for with an auto-correlation method. The fluctuation revealed in the case of the bank vole showed a 3-year repetition of waves with large amplitude, suggesting quasi-cyclic population dynamics. Similar result was obtained for the yellow-necked wood mouse: three higher abundance peaks were recorded, forming after three and four years, respectively. However, in the case of the striped field mouse population, unlike in the two other species, regular oscillation was revealed in the majority of the analysed 10 year period, and this oscillation was continuously fading out. Thus, peculiar annual population dynamics were recorded with the abundance peak occurring in August-September. The auto-correlation analysis greatly supported what had been found out already about the striped field mouse population in that this species has yearly cycles with autumn peaks followed by a spring population collapse and then another cycle starting over with the peak setting in autumn. The winter population decline was determined on the basis of mean autumn and spring density values (seasonal mean MNA). In the case of yellow-necked wood mouse and striped field mouse the population was found to be declining in each winter period. In bank voles, however, four winter seasons yielded significant drop in numbers, mostly coinciding with severe winters, but there was one winter period when abundance was increasing instead of declining. The reason for population growth in the winter of 1996-1997 was that the climbing of small mammal density values started quite late in the season in the preceding year (1996). Accordingly, autumn maxima, too, formed later in the season, and remained lower than in the former years. The growth of density values late into the autumn was partly due to the favourable weather conditions in autumn 1996 (higher average temperature, rainfall, no frost in November). The significance of this irregular year was reflected also in the regression analysis of abundance values from the autumn and the successive spring. The hypothesis that autumn abundance values are crucial in forming abundance relations in the spring i.e. at the onset of the reproductive season had to be rejected in all sampling years. This is due to the atypical years with favourable autumn and mild winter weather, allowing reproduction late in the autumn or into the winter. Only when these atypical years were left out from our calculations, did we receive the expected linear correlation in the case of the yellow-necked wood mouse, i.e. that autumn population size determined spring densities.

In the improvement of the statistical evaluation of capture-recapture data an important line is the development of the combination of sampling methods. The first of such intentions leading to this direction produced a scheme that combined open and closed population models within a single analysis. How to schedule sampling while carrying out the programmes of the National Biodiversity Monitoring System and while working out its monitoring protocols seemed to be a problematic issue in planning the population-level monitoring of small mammals using live trapping. Accordingly, we tested for the suitability of Pollock's robust method, for which we used data of the three frequent species occurring in the Bükkhát-forest habitats (*A. flavicollis*, *A. agrarius*, *C. glareolus*). Our results proved to be in line with Pollock's simulation method which indicated a greater difference of Jolly-Seber estimators. Based on our monitoring experience, it seems reasonable to select more than three primary periods. As to secondary periods, our experience have showed that five sampling nights per one period are essential for the analysis of small mammal capture-recapture data with robust statistical methods.

In survival estimation and modelling, we first dealt with the long-term analysis of winter survival and its estimation with various methods. Two methods were used for estimating the

survival of bank voles from capture data obtained in the Bükkhát forest habitat. First, the 28-day survival calculated on the basis of the exponential winter decrease of abundance, then we used life-history matrices produced from capture data from an eight-year period (1994-2001), to estimate survival using the MARK computer program. When calculating 28-day survival rates we looked at how the values depended on weather factors (average winter temperature, average winter precipitation, average snow depth), and on the biotic factors of the population (bodily condition of adult individuals, proportion of reproductive females in the autumn period). In addition to these we also looked at how effect did the autumn abundance of the population have on winter survival. Apart from the years with exceptional condition, positive linear correlation was found between the size of autumn population and abundance in spring, this finding supporting our hypothesis. The 28-day winter survival values calculated on the basis of exponential winter population loss was found to be in correlation with average winter temperature and average snow depth. The result of modelling performed using the MARK program was the same as what was revealed by performing the traditional way of winter survival calculation. Data matrices generated from yearly capture-recapture values were suitable for modelling the effects of the assumed limiting co-variables on winter survival. Model selection was done on the basis of AIC-values. Statistical results of model selection showed that the winter survival of bank voles was positively influenced by higher winter temperatures and by the presence of snow cover. Among the biotic variables, it was the mean body mass of adult individuals i.e. the physical condition of adults in the autumn, and the proportion of reproductive females at that time in the population that determined the estimated value of survival. Thus, our results from estimating and modelling winter survival proved our hypothesis we had raised in respect of the bank vole population.

A turning-point in capture-recapture data evaluation was the retrospective analysis of capture history; based on this approach it became possible to estimate true population growth between study periods. Furthermore, this method allows the researcher to see at what degree the various demographic parameters actually contributed to the growth of the population. We used the Pradel model, having been developed based on this method, to estimate population increase and growth rate. We estimated these parameters, together with survival, in the case of the dominant rodent populations (yellow-necked wood mouse, striped field mouse, bank vole) of three different forest habitats selected in the Hungarian upper Drava reach. We intended to find out to what extent the various components of demographic parameters (population growth resulting from the adult individuals of the previous sampling periods and from immigrating specimens) actually contributed to the increment of the population size. Our results showed that it was population growth resulting from the survival of adults that had the greatest importance in forming the growth tendencies in dominant rodent species of various forest habitats. In respect of the studied reforested habitat we emphasised that the decline of striped field mouse population, a species preferring highly dense vegetation, was positively influenced by bank voles intensively spreading in the area. This finding on expansion dynamics was supported by our calculations of population growth rate: expansion was proved mostly by the high values obtained for new individuals appearing in the population. Accordingly, the considerable rate of bank vole population growth in the reforested habitat was mostly due to immigration and colonisation. This rate of population growth and the resulting dispersion and spatial translocation is specially notable with a view to the fact that striped the field mouse that was competed out in our case is known in small mammal ecology as an expansive species with rapid population growth capacities.

For survival estimations, we finally applied metapopulation approaches of multistate models. We studied the space use of the European pine vole (*M. subterraneus*) in two landscape scales in a mosaic habitat complex besides the Matty lake, on the basis of a five-year trapping period. First we considered the 50x50 m sample areas as habitat islands, then looked at the habitat selection of the same species on a finer, microhabitat scale. As well as for patch preference calculations, we considered the mapped microhabitat patches for survival estimations, too. From modelling

survival and movement probabilities between the grids representing habitat islands it could be concluded that one of the most important factor throughout the four sampling periods was the time dependence of estimated parameters (survival probability, movement probability between sampling sites or habitats). Among the constraint factors and effective factors incorporated in this global model it was distance that played a more important role rather than the quality of habitats representing the most suitable patch mosaic for the species. At a microhabitat scale we could indicate that the most suitable microhabitat for pine voles was the patch dominated by *Galium*, as supported by data from all three grids. This species showed positive preference for *Solidago* type (in two of the grids) and *Typha* type (in one grid) patches as well. From the results of patch preference calculations we concluded that the pine vole reacts to the alteration of microhabitat quality by the spatial rearrangement of individuals, i.e. it shifts to the use of optimal patches at the finer spatial scale, thus presenting a coarse grained response to habitat heterogeneity. The patch-level multistate modelling of microhabitats further supported our conclusions specified above, in that the pine vole highly prefers patches with closed vegetation type whose quality is an important ecological constraint in forming the spatial distribution patterns of the population.

9. Köszönetnyilvánítás

Mindenek előtt köszönettel tartozom Dr. Majer József professzor úrnak, aki korábbi tanszékvezetőmként támogatta kisemlős kutatásaimat, 1985-óta figyelemmel kísérte munkámat, szorgalmazta az egyetemi doktori fokozatom megszerzését és minden tekintetben támogatta a Szegedi Tudományegyetemen folytatott PhD tanulmányaimat.

Nagy tisztelettel és hálával köszönöm Dr. Gallé László professzor úrnak tanulmányaimban nyújtott támogatását, a felejtethetetlen PhD kurzusokat, mindig rendelkezésre álló ötleteit, szakmai tanácsait és nem utolsósorban azt a megtiszteltetést, hogy több év elmúltával is elvállalta disszertációm témavezetését.

Köszönöm Dr. Purger Jenő tanszékvezetőmnek, hogy biztosította a feltételeket munkámhoz, a több távollétet igénylő kutatásaimhoz, hasznos kritikai észrevételeivel, tanácsaival segített a PhD dolgozatom megírásában. Köszönöm Dr. Vadkerti Editnek, hogy mindig segítőkész kolléga volt egy számunkra újabb statisztikai módszer elsajátításában és kitartóan ösztönzött a disszertációm megírására és PhD tanulmányaim befejezésére.

Köszönöm Dénes Andrea, Ortmann-né Dr. Ajkai Adrienn, Csete Sándor, Purger Dragica botanikusoknak, hogy az egyes mintavételi területek vegetációjának felmérésében segítettek, saját terepmunkájuk mellett időt és energiát szántak a kisemlős adatok feldolgozásához szükséges botanikai elemzésekre is. Köszönöm Dr. Kevey Balázs professzor úrnak, hogy a botanikai leírásokat szakmailag átnézte és tanácsaival kiegészítette.

Köszönöm Dr. Csorba Gábornak a nem hazai faunában élő rágcsálófajok helyes magyar nevének megadásában nyújtott segítségét.

Köszönöm Trócsányi Baláznak a disszertáció összefoglalójának és a tézisek angol nyelvű fordításában nyújtott segítségét.

Köszönet illeti Sárné Légvári Katalin tanszéki laboránsunkat, aki a csapdázások technikai előkészítésében mindig segített, felvállalt kötelezettségeimhez tartozó adminisztratív feladatokban végzett munkája számos esetben tette lehetővé, hogy több időm maradjon a szakmai munkára.

Köszönöm Dávid Erikának a szövegszerkesztésben, a gépelésben nyújtott önzetlen segítségét.

Az 1994 óta folytatott kisemlős kutatásaimban számos egyetemi hallgató kapcsolódott be diákkörösként, illetve szakdolgozóként. Több generáció adta át egymásnak a „csapdázás” és „team munka” fogalmát, amely hallgatók közül vannak, akik ma már egészen mást csinálnak, de többen közülük az ökológia, a természetvédelem területén dolgoznak. Köszönöm a kitartó munkájukat, időráfordításukat, amely sokszor a szabadidő, a hétvége, a szünetek feláldozásával járt. Köszönetemet a hallgatók nevének, tanulmányaik befejezésének időrendi sorrendjében tett felsorolásával fejezem be, külön jelölve azokat a hallgatókat, akik a kisemlős kutatásaink eredményeiből országos diákköri konferencián helyezést értek el:

Tölgyesi Magdolna (1997 I. helyezés), Závodszy Szabolcs (1997 II. helyezés), Mátics Róbert (1997 III. helyezés), Trócsányi Balázs, Bérces Sándor, Nagy Nóra, Jeney Katalin, Pál József, Kónya Márton, Rácz Anett, Pintér Viola (1999 III. helyezés), Gruber Ágnes (1999 III. helyezés), Kalmár Sándor, Wagner Zita, Szatyor Miklós, Gidó Zsolt, Kun András, Schäffer Dávid (2000 III., 2001 I. helyezés), Knisz Judit (II. helyezés), Gáborik Ákos (2001 III. helyezés), Molnár

Dániel, Sárkány Henrik, Nyisztor Zsolt, Hamburger Krisztina (2002 III. helyezés), Faludi Gabriella, Ferencz Zsuzsanna, Nagy Andrea, Raffai Zsuzsanna, Pogány Ákos, Baksza Ildikó, Nagy Tibor, Kacsinecz Gábor, Német Tamás, Müller Ernő, Varga Andrea, Szabó Orsolya, Zavaczki Ágnes, Sturcz Anita, Konz Tímea, Dévényi Borbála (2002 III., 2003 I. helyezés), Oláh Zsuzsanna (2003 II. helyezés), Jillek Rita, Kentzler Eszter, Tóth Zoltán (2003 I. helyezés), Ferenczi Katalin, Sárfi Nikolett (2004 I. helyezés), Győző Diana (2004 I. helyezés), Csonka Gergely, Mérő Thomas Olivér, Dudás Réka (2005 II., 2007 III. helyezés), Gondos Mónika (2005 II. helyezés), Tóth Brigitta (2005 III. helyezés), Fábián Eszter (2005 III. helyezés), Dremmel László, Vágai Virág, Kardos Roland (2006 III. helyezés), Futó Kinga (2005 III., 2008 II. helyezés), Inkeller Judit (2007 II. helyezés), Ábrahám Attila (2007 II. helyezés), Bálint Dia (2007 II. helyezés), Kasza Orsolya, Orbán Eszter, Peres Szilvia, Soós Nándor, Kálmán Zoltán, Kokas Balázs, Tikász Eszter, Makszim Lilla, Pető Katalin (2008 II. helyezés), Borsics József, Gunszt Dóra, Bogya Zita, Agócs Gabriella, Vincze Viktória, Tamási Kitty, Sali Nikolett, Varga Ágnes, Herczeg Róbert, Néder László, Szücs László, Hosszú Zsolt, Kiss Tamás.

A hallgatók közül nagy hálával és köszönettel tartozom Sárkány Henriknek, aki végzése után is folyamatosan kapcsolatban maradt tanszékünkkel, önzetlen segítségére mind a terepi, mind az adatfeldolgozási munkában mindig lehetett számítani, végtelen türelmével segítségemre volt a disszertáció táblázatainak és ábráinak szerkesztésében, egységesítésében. Köszönöm Borsics Józsefnek a műholdfelvételeket tartalmazó ábrák megszerkesztésében, megrajzolásában nyújtott segítségét.

A csapdázásokat, illetve a kisemlősök monitorozását az alábbi pályázatok pénzügyi támogatásával valósítottuk meg: OTKA 1996-1999: F 021184; KAC 2001: T-TVH01-13/02, KL-31-4052; KAC 2002: KAKF-K36-02-00226F, KAKF-K36-02-00231F, KAKF-K36-02-00517F, KAKF-K36-02-01800D; KAC 2003: KAKF-K36-03-00167T; KAC 2005: K-06-04-00866M. A Dráva felső szakasza mentén végzett monitorozást a Duna Dráva Nemzeti Park Igazgatósága és a DRAVA-INTERECO SLO-HU-CRO 2006/01/167/HU számú INTERREG pályázat támogatta.

Nagyon nagy hálával és köszönettel tartozom szüleimnek, akik támogatták tanulmányaimat, ezermester édesapámnak az első csapdákat, a technikai és gyakorlati tudást, édesanyámnak a máig tartó odaadó biztatást.

Végül, de nem utolsósorban köszönettel és örök hálával tartozom családomnak, feleségemnek Csillának, aki mérhetetlen türelmével, a családi kötelezettségek áldozatos átvállalásával és így a családi háttér megteremtésével segítette munkám, valamint fiamnak, Tamásnak, aki a csapdázásos kutatásaim első évében született, így eddigi életében számos alkalommal mellőzte és hiányolta az apai jelenlétet és odafigyelést. Köszönöm önzetlen segítségüket, türelmüket, belém vetett hitüket és őszinte szeretetüket.

10. Irodalomjegyzék

- AARS, J. & IMS, R. A. 2002: Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles. *Ecology* 83: 3449-3456.
- AGRELL, J., ERLINGE, S., NELSON, J., NILSSON, C. & PERSSON, I. 1995: Delayed density-dependence in a small rodent population. *Proceedings of Royal Society B* 262: 3449-3456.
- AIROLDI, J. P., EGGIMANN, S., DELLSPERGER, F. & NENTWIG, W. 2000: Continuous and automatic radiotracking of a population of the common vole *Microtus arvalis* in a structured agricultural landscape: a novel approach. *Israel Journal of Zoology* 46: 356-357.
- AKAIKE, H. 1973: Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: PETRAN, B. N. & CSÁKI, F. (eds.): International Symposium on Information Theory. Second edition. Akadémiai Kiadó, Budapest, Hungary pp. 267-281
- AKAIKE, H. 1985: Prediction and entropy. In: ATKINSON, A. C. & FIENBERG, S. E. (eds): A celebration of statistics. Springer, New York, USA pp. 1-24
- AKCAKAYA, H. R. 1992: Population cycles of mammals: evidence for ratio-dependent predation hypothesis. *Ecological Monograph* 62: 119-142.
- ALIBHAI, S. K. & GIBBS, J. H. W. 1985: The population dynamics of bank voles. *Symposia of the Zoological Society of London* 55: 277-313.
- ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P. & WHITE, G. C. 1994: AIC model selection in overdispersed capture-recapture data. *Ecology* 75(6): 1780-1793.
- ANDERSON, G. S. & DANIELSON, J. D. 1997: The effects of landscape composition and physiognomy on metapopulation size: the role of corridors. *Landscape Ecology* 12: 261-271.
- ANDREASSEN, H. P., IMS, R. A. & STEINSET, O. K. 1996a: Discontinuous habitat corridors: effects on male root vole movements. *Journal of Applied Ecology* 33: 555-560.
- ANDREASSEN, H. P., HALLE, S. & IMS, R. A. 1996b: Optimal width of movement corridors for root voles: not too narrow and not too wide. *Journal of Applied Ecology* 33: 63-70.
- ANDREASSEN, H. P. & IMS, R. A. 1998: The effects of experimental habitat destruction and patch isolation on space use and fitness parameters in female root vole *Microtus oeconomus*. *Journal of Animal Ecology* 67: 941-952.
- ANDREASSEN, H. P., HERTZBERG, K. & IMS, R. A. 1998: Space use responses to habitat fragmentation and connectivity in the root vole *Microtus oeconomus*. *Ecology* 79: 1223-1235.
- ANDREWARTHA, H. G. & BIRCH, L. C. 1954: The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago 782 pp.
- ANDRZEJEWSKI R. & WROCLAWEK H. 1961: Mass occurrence of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) and variation in the number of associated Muridae. *Acta Theriologica* 5: 173-184.
- ANDRZEJEWSKI, R. & OLSZEWSKI, J. 1963: Social behaviour and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriologica* 7: 155-168.
- ARNASON, A. N. 1972: Parameter estimates from mark-recapture experiments on two populationssubject to migration and death. *Researches on Population Ecology* 13: 97-113.
- ARNASON, A. N. 1973: The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Researches on Population Ecology* 15: 1-8.
- ARNASON, A. N. & MILLS, K. H. 1987: Detection of handling mortality and its effects on Jolly-Seber estimates for mark-recapture experiments. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences* 44: 64-73.
- ARNASON, A. N. & SCHWARZ, C. J. 1999: Using POPAN-5 to analyse banding data. *Bird Study* 46 (Suppl.): 157-168.
- ARNASON, A. N. & CAM, E. 2004: Multi-state models: metapopulation and life history analyses. *Animal Biodiversity and Conservation* 27(1): 93-95.
- BAILEY, J. A. 1969: Trap responses of wild cottonails. *Journal of Wildlife Management* 33: 48-58.

- BARRETT, G. W. & PELES, J. D. (eds.) 1999: Landscape Ecology of Small Mammals. Springer-Verlag New York 360 pp.
- BATZLI, G. O. 1994: Community responses of voles to patchy habitats. *Polish Ecological Studies* 20: 85-99.
- BEGON, N. 1979: Investigating animal abundance: capture-recapture for biologists. Edward Arnold London, 96 pp.
- BEGON, M., HENTTONEN, H. & BENNETT, M. 1999: What happened with the original view of Elton on disease and the vole cycle? A historical view with a review of recent evidence of disease and the vole cycle. (Abstract) In: YLÖNEN, H., HENTTONEN, H., LAAJALAHTI, P. & NIEMIMAA, J. (eds.): Program and Abstracts 3rd European Congress of Mammalogy, Jyväskylä, Finland
- BERRY, R. J. 1968: The ecology of an island population of the house mouse. *Journal Animal Ecology* 37: 445-470.
- BIHARI, Z., CSORBA, G. és HELTAL, M. (szerk.) 2007: Magyarország emlőseinek atlasza. Kossuth Kiadó Zrt., Budapest 360 pp.
- BJØRNSTAD, O. N., FALCK, W. & STENSETH, N. C. 1995: A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modelling approach. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 262: 127-133.
- BLUMS, P., NICHOLS, J. D., LINDBERG, M. S., HINES, J. E. & MEDNIS, A. 2003: Estimating natal dispersal movement rates of female European ducks with multistate. *Journal of Animal Ecology* 72: 1027-1042.
- BOBEK, B. 1973: Net production of small rodents in deciduous forest. *Acta Theriologica* 18(21): 403-434.
- BOONSTRA, R. 1977: Effect of Conspecifics on Survival During Population Declines in *Microtus townsendii*. *Journal of Animal Ecology* 46: 835-851.
- BOONSTRA, R. 1984: Demography of *Microtus pennsylvanicus* in Southern Ontario: enumeration versus Jolly-Seber estimation compared. *Canadian Journal of Zoology* 63: 1174-1180
- BOONSTRA, R. & KREBS, C. J. 1977: A fencing experiment on a high-density population of *Microtus townsendii*. *Canadian Journal of Zoology* 55: 1166-1175.
- BOONSTRA, R. & KREBS, C. J. 1978: Pitfall trapping of *Microtus townsendii*. *Journal of Mammalogy* 59 (1): 136-148.
- BOONSTRA, R. & RODD F. H. 1984: Efficiency of pitfall versus live traps in enumeration of populations of *Microtus pennsylvanicus*. *Canadian Journal of Zoology* 62: 758-765.
- BOONSTRA, R., KREBS, C. J., GAINES, M. S., JOHNSON, M. L. & CRAINE, I. T. M. 1987: Natal Philopatry and breeding systems in voles (*Microtus spp.*) *Journal of Animal Ecology* 56: 655-673.
- BORHIDI, A. 1994: A Drávamenti Tájjvédelmi Körzet botanikai értékei. Természetvédelmi állapotfelmérés, Kutatási jelentés, PTE-TTK Növénytani Tanszék, Pécs, 44 pp.
- BOYCE, M. S. 1979: Seasonality and patterns of natural selection for life histories. *American Naturalist* 114: 569-583.
- BOYCE, M. S. & PERRINS, C. M. 1987: Optimizing great Tit clutch size in a fluctuating environment. *Ecology* 68: 142-153.
- BROWN, J. S. 1989. Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs* 59: 1-20.
- BROWN, J. H. & HESKE, E. J. 1990: Temporal changes in a Chihuahuan Desert rodent community. *Oikos* 59: 290-302.
- BROWNIE, C. & ROBSON, D. S. 1976: Models allowing for age-dependent survival rates from band-return data. *Biometrics* 32: 305-323.
- BROWNIE, C., & ROBSON, D. S. 1983: Estimation of timespecific survival rates from tag-resighting samples: a generalization of the Jolly-Seber Model. *Biometrics* 39: 437-453.

- BROWNIE, C., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P. & ROBSON, D. S. 1985: Statistical inference from band recovery data – a handbook. United States Department of the Interior Fish and Wildlife Service, Resource Publication 156. 305 pp.
- BROWNIE, C., HINES, J. E., NICHOLS, J. D., POLLOCK, K. H. & HESTBECK, J. B. 1993: Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transition probabilities. *Biometrics* 49: 1173-1187.
- BUCKLAND, S. T. 1980: A modified analysis of the Jolly-Seber capture-recapture model. *Biometrics* 36: 419-435.
- BUCKLAND, S. T. 1982: A mark-recapture survival analysis. *Journal of Animal Ecology* 51: 833-847.
- BUJALSKA, G. 1975a: Reproduction and mortality of the bank vole and the changes in the size of an island population. *Acta Theriologica* 20: 41-56.
- BUJALSKA, G. 1975b: The effect of supplementary food of some parameters in an island population of *Clethrionomys glareolus*. *Bulletin de L'Academie Polonaise de Science, serie de sciences biologiques* 23: 23-28.
- BUJALSKA, G. 1985: Fluctuation in an island bank vole population in the changes in the size of on island population. *Acta Theriologica* 30: 3-49.
- BUJALSKA, G. 1995: Winter Survival in an Island Population of the Bank Vole. *Polish Ecological Study* 21(4): 432-433.
- BUJALSKA, G., ANDRZEJEWSKI, R. & PETRUSEWICZ, K. 1968: Productivity investigations of island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). II. Natality. *Acta Theriologica* 13: 415-425.
- BUJALSKA, G. & GRÜM, L. 1989: Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) and its demographic consequences: a model. *Oecologia* 80: 70-81.
- BUJALSKA, G. & SOSNOWSKA, D. 1995: Zonal distribution of winter survival rates in an island population of bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber1780). *Polish Ecological Studies* 21(4): 435-441.
- BUJALSKA, G. & HANSSON, L. 2000: Bank vole biology: recent advances in the population biology of a model species. *Polish Journal of Ecology* 48: 1-235.
- BURHNHAM, K. P. & OVERTON, W. S. 1978: Estimation of the size of the closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika* 65: 625-633.
- BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R., WHITE, G. C., BROWNIE, C. & POLLOCK, K. H. 1987: Design an Analysis Methods for Fish Survival Experiments Based on Release-Recapture. American Fisheries Society Monograph 5, Bethesda, Maryland 437 pp.
- BURNHAM, L. P., ANDERSON, D. R. & WHITE, G. C. 1995a: Selection among open population capture-recapture models when capture probabilities are heterogeneous. *Journals of Applied Statistics* 22: 611-624.
- BURNHAM, P. K., WHITE, C. G., & ANDERSON, R. D. 1995b: Model Selection Strategy in the Analysis of Capture-Recapture Data. *Biometrics* 51: 888-898.
- BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. 2002: Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach (2nd ed.). Springer-Verlag, New York pp.
- BUSCH, M., ALVAREZ, M. R., CITTADINO, E. A. & KRAVETZ, F. O. 1997: Habitat selection and interspecific competition in rodents in pampean agroecosystems. *Mammalia* 61 (2): 167-184.
- CAM, E., ORO, D., PRADEL, R. & JIMENEZ, J. 2004: Assesement of hypotheses about dispersal in a long-lived seabird using multistate capture-recapture models. *Journal of Animal Ecology* 73: 723-736.
- CANOVA, L. & FASOLA, M. 1991: Communités of small mammals in six biotopes of northern Italy. *Acta Theriologica* 36(1-2): 73-86.
- CAROTHERS, A. D. 1973a: Capture recapture methods applied to a population with known parameters. *Journal of Animal Ecology* 42: 125-146.

- CAROTHERS, A. D. 1973b: The effects on unequal catchability on Jolly-Seber estimates. *Biometrics* 29: 79-100.
- CHARLESWORTH, B. 1980: Evolution in age structured populations. Cambridge University Press, Cambridge, England 300 pp.
- CHARNOV, E. L. 1976: Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- CHITTY, D. 1960: Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Canadian Journal of Zoology* 38: 99-113.
- CHITTY, D. 1967: The neutral selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proceedings of the Ecological Society of Australia* 2: 51-78.
- CHITTY, D. 1970: Variation and population density. *Symposia of the Zoological Society of London* 26: 327-334.
- CHOQUET, R., REBOULET, A. M., PRADEL, R., GIMENEZ, O. & LEBETRON, J. D. 2006: M-SURGE 1.8 User's Manual. CAFE, Montpellier, France. (<http://www.ftp.cefe.cnrs.fr/biom/Soft-CR/>)
- CLOBERT, J. & LEBRETON, J. D. 1987: Recent models for mark-recapture and mark resighting data: a response to C. Browne. *Biometrics* 43: 1019-1022.
- CLOBERT, J. & LEBRETON, J. D. 1991: Estimation of demographic parameters in bird population dynamics. In: PERRINS, C. M., LEBETRON, J. D. & HIRONS, G. (eds.): Bird population studies: their relevance to conservation and management. Oxford University Press, Oxford, England pp. 75-104.
- CLOBERT, J., LEBRETON, J. D., ALLAINÉ, D. & GAILLARD, J. M. 1994: The estimation of age-specific breeding probabilities from recaptures from resighting in vertebrate populations II. Longitudinal models. *Biometrics* 50: 375-385.
- COFFMAN, C. J., NICHOLS, J. D. & POLLOCK, K. H. 2001: Population dynamics of *Microtus pennsylvanicus* in corridor-linked patches. *Oikos* 93: 3-21.
- CONNELL, J. H. 1983: On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* 122: 661-696.
- CONROY, M. J. & WILLIAMS, B. K. 1984: A general methodology for maximum likelihood inference from band recovery data. *Biometrics* 40: 739-748.
- COOCH, E. & WHITE, G. 2007: A Gentle Introduction (6th edition) Program MARK. Analysis of data from marked individuals. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book>
- CORBET, G. B. & HILL, J. E. 1991: A World List of Mammalian Species 3rd. ed. Naturalist History Museum Publications, Oxford University Press, Oxford 588 pp.
- CORMACK, R. M. 1964: Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51: 429-438.
- CORMACK, R. M. 1972: The logic of capture-recapture estimates. *Biometrics* 28: 337-347.
- COULSON, J. C. & WOOLLER, R. D. 1976: Differential survival rates among breeding kittiwake Gulls *Rissa tridactyla* (L.). *Journal of Animal Ecology* 45: 205-213.
- COWELL, L. G., CROWDER, L. B. & KEPLER, T. B. 1998: Density-dependent Prenatal Androgen Exposure as an Endogenous Mechanism for the Generation of Cycles in Small Mammal Populations. *Journal of Theoretical Biology* 190: 93-106.
- CORMACK, R. M. 1964: Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51: 429-438.
- CORMACK, R. M. 1985: Examples of the use of GLIM to analyse capture-recapture studies. In: NORTH, P. M. & MORGAN, B. J. T. (eds.): Statistics in Ornithology. Springer-Verlag, Berlin 243-273 pp.
- CORMACK, R. M. 1989: Loglinear models for capture-recapture. *Biometrics* 45: 395-413.
- CROSBIE, S. F. & MANLY, B. F. J. 1985: Parsimonious modelling of capture-mark-recapture studies. *Biometrics* 41: 385-398.

- CSEKÉSZ, T. 2004: Csíkos szöcskeegér (*Sicista subtilis trizona*). Fajmegőrzési tervek. Környezetvédelmi és Vízügyi Minisztérium Természetvédelmi Hivatal, Budapest 18 pp.
- CSEKÉSZ, T., GUBÁNYI, A., ESTÓK, P., FARKAS, J. & HORVÁTH, GY. 2006: The status of the endangered Hungarian Southern Birch Mouse (*Sicista subtilis trizona*) in Europe. 1st European Congress of Conservation Biology. Eger, Hungary. Book of Abstracts: 431 p.
- CSIZMAZIA, GY. 1980: A Tisza magyarországi hullámterén végzett mammológiai-ökofaunisztikai vizsgálatok. I. Juhász Gy. TF. Tud. Közl. pp. 19-38.
- DARROCH, J. N. 1959: The multiple-recapture census. II. Estimation when there is immigration or death. *Biometrika* 46: 385-398.
- DELATTRE, P., DE SOUSA, B., FICHET-CALVET, E., QUÉRÉ, J. P. & GIRAUDOUX, P. 1999: Vole outbreaks in a landscape context: evidence from a six year study of *Microtus arvalis*. *Landscape Ecology* 14: 401-412.
- DEMETER, A. 1981: Egyedszámbecslési kísérletek kisemlősökkel. Doktori értekezés. ELTE, Budapest
- DEMETER, A. 1985: The Effect of Sampling Parameters on Reliability of Capture-Recapture Population Estimates of Small Rodents: A Multivariate Analysis. Abstracts of the 1st European Biometric Conference, Budapest 34 p.
- DEMETER, A. és KOVÁCS, GY. 1991: Állatpopulációk nagyságának és sűrűségének becslése. Akadémia Kiadó, Budapest 273 pp.
- DESY, E. A., BATZLI, G. O. & JIKE, L. 1989: Comparison of vole movements assessed by trapping and radiotracking. *Journal of Mammalogy* 70: 652-656.
- DHONDT, A. A. & EYCKERMAN R. 1980: Competition and the regulation of numbers in Great and Blue tit. *Ardea* 68: 121-132.
- DUQUETTE, L. S. & MILLAR, J. S. 1995: The Effect of supplemental food on life-history traits and demography of a tropical mouse *Peromyscus mexicanus*. *Journal of Animal Ecology* 64: 348-360.
- DROZDZ, A. 1966: Food habits and food supply of rodents in beech forest. *Acta Theriologica* 11: 363-384.
- DUESER, R. D. & SHUGART, H. H. 1978: Microhabitat in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology* 59: 89-98.
- EDWARDS, W. R. & EBERHARDT, L. L. 1967: Estimating cottonail abundance from live trapping data. *Journal of Wildlife Management* 31: 87-96.
- ELTON, C. 1942: Voles, mice, and lemmings. Oxford, Clarendon Press 496 pp.
- ELTON, C. & NICHOLSON, M. 1942: The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *Journal of Animal Ecology* 11: 215-244.
- ERINGE, S., GÖRANSSON, G., HANSSON, L., HÖGSTEDT, G., LIBERG, O., NILSSON, I. N., NILSSON, T., VON SCHANTZ, T. & SYLVÉN, M. 1983: Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden. *Oikos* 40:36-52.
- FAHRIG, L. & MERRIAM, G. 1985: Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 66: 1762-1768.
- FAHRIG, L. & MERRIAM, G. 1994: Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8: 50-59.
- FALCK, W., BJØRNSTAD, O. N. & STENSETH, N. C. 1995a. Bootstrap estimated uncertainty of the dominant Lyapunov exponent for Holarctic microtine rodents. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 261: 159-165.
- FALCK, W., BJØRNSTAD, O. N. & STENSETH, N. C. 1995b: Voles and lemmings - chaos and uncertainty in fluctuating populations. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 262: 363-370.
- FARKAS, J., CZIRÁK, Z. & FORCZEK, S. 1998: Effect of the habitat fragmentation on the structure of small mammal (Rodentia, Insectivora) communities in Kis-Balaton Natural Conservation Area, Hungary. *Opuscula Zoologica* 31: 43-48.

- FLOWERDEW, J. R. 1985: The population dynamics of wood mice and yellow-necked mice. *Symposia of the Zoological Society of London* 55: 315-338.
- FLOWERDEW, J. R., GURNELL, J. & GIPPS, J. H. W. 1985: The ecology of woodland rodents: bank voles and wood mice. *Symposia of the Zoological Society of London* 55: 1-418.
- FORMAN, R. T. T. & GORDON, M. 1986: Landscape ecology. John Wiley & Sons, Inc., New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore 619 pp.
- FOSTER, J. & GAINES, M. S. 1991: The effect of a successional habitat mosaic on a small mammal community. *Ecology* 72: 1358-1373.
- FOX, B. J. & MORRIS, D. W. 1990: Temporal changes in mammalian communities *Oikos* 59(3): p. 289.
- FOX, B. J. & POWELL, R. 1985: Niche spaces and small mammal communities. *Symposia. Australian Mammalogy* 8(3): 129-170.
- FOX, G. A. 2001: Failure-time analysis. In: SCHREINER, S. M. & GUREVITCH, J. (eds.): Design and analysis of ecological experiments. Oxford University, New York, USA pp. 235-266.
- FRANK, F. 1957: The causality of Microtine cycles in Germany. *Journal of Wildlife Management* 21: 113-121.
- FRETWELL, S. D. 1972: Populations in a seasonal environment. Princeton Univ. Press, Princeton 217 pp.
- FRETWELL, S. D., LUCAS, JR. H. L. 1970: On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta biotheoretica* 19: 16-36.
- FULLER, M. 1981: Characteristic of an American alligator (*Alligator mississippiensis*) population in the vicinity of Lake Ellis Simon. M. S. Thesis North Carolina State University, Raleigh 110 pp.
- FULLER, W. A. 1967: Winter ecology of lemmings and fluctuations of their populations. *Terre et la Vie* 2: 97-115.
- FULLER, W. A. 1977: Demography of subarctic population of *Clethrionomys gapperi*: numbers and survival. *Canadian Journal of Zoology* 58: 2280-2281.
- FULLER, W. A. 1984: Demography of a subarctic population of *Clethrionomys gapperi*: can winter mortality be predicted? *Special Publication Carnegie Museum of Natural History* 10: 51-57.
- GALLÉ, L. 1998: Ekvilibrum és nem-ekvilibrum koegzisztencia életközösségekben. In: FEKETE, G. (szerk.): A közösségi ökológia frontvonalai. Scientia, Budapest pp. 11-33.
- GEBCZYŃSKI, M. 1964: Effect of light and temperature on the 24-hour rhythm in *Pitymys subterraneus* (de Sélys-Longchamps). *Acta Theriologica* 9: 125-137.
- GEBCZYŃSKA, Z. 1976: Food habits of the bank vole and phenological phases of plants in an oak hornbeam forest. *Acta Theriologica* 21: 223-236.
- GEBCZYŃSKA, Z. 1983: Feeding habits. In: PETRUSEWICZ, K. (ed.): Ecology of the bank vole. *Acta Theriologica* 28(1): 40-49.
- GETZ, L. L. 1989: A 14 year study of *Blarina brevicauda* populations in east-central Illinois. *Journal of Mammalogy* 70: 58-66.
- GEUSE, P., BAUCHAU, V. & LE BOULENGÉ, E. 1985: Distribution and population dynamics of bank voles and wood mice in a patchy woodland habitat in central Belgium. *Acta Zoologica Fennica* 173: 65-68.
- GILBERT, R. O. 1973: Approximations of the bias in the Jolly-Seber capture-recapture model. *Biometrics* 29: 501-526.
- GILBERT, B. S. & KREBS, C. J. 1984: Competition between *Peromyscus maniculatus* and other small rodents in the boreal forest of the southern Yukon Territory. *Acta Zoologica Fennica* 172: 51-56.
- GILPIN, M. E. 1987: Spatial structure and population vulnerability. In: SOULÉ, M. E. (ed.): Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge, NY. New Rochelle, Melbourne, Sydney pp. 125-140.

- GLIWICZ, J. 1981: Competitive interactions within a forest rodent community in central Poland. *Oikos* 37: 353-362.
- GLIWICZ, J. 1983: Survival and life span. In: PETRUSEWICZ, K. (ed.): Ecology of the bank vole. *Acta Theriologica* 28: 1: 161-172.
- GLIWICZ, J. 1988a: Seasonal dispersal in non-cyclic populations of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Acta Theriologica* 33: 263-272.
- GLIWICZ, J. 1988b: The role of dispersal in models of small rodent population dynamics. *Oikos* 52: 219-221.
- GLIWICZ, J. 1990: The first born, their dispersal and vole cycles. *Oecologia* 83: 519-522.
- GLIWICZ, J. 1993: Dispersal in Bank voles: benefits to emigrants or to residents. *Acta Theriologica* 38(1): 31-38.
- GLIWITZ, J. 1994: Why do some young voles stop growing? *Polish Ecological Studies* 20: 335-341.
- GLIWICZ, J., ANDRZEJEWSKI, R., BUJALSKA, G. & PETRUSEWICZ, K. 1968: Productivity investigation of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). I. Dynamics of cohorts. *Acta Theriologica* 13: 401-413.
- GOLLEY, F. B., PETRUSEWICZ, K. & RYSZKOWSKI, L. 1975: Small mammals: their productivity and population dynamics. Cambridge University Press, Cambridge 451 pp.
- GOODMAN, L. A. 1984: The analysis of cross-classified data having ordered categories. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA 414 pp.
- GOSALBEZ, J. & CASTIEN, E. 1995: Reproductive cycle, abundance and population structure of *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) in the western Pyrenees. *Mammalia* 59: 385-396.
- GRANT, P. R. 1976: An 11-year study of small mammals populations at Mont St. Hilaire. Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 54(12): 2156-2173.
- GREEN, B. G., SALKIND N. J. & AKEY T. M. 1997: Using SPSS for Windows: analyzing and understanding data. Prentice Hall, New Jersey.
- GUBÁNYI, A., KALMÁR, S. és HORVÁTH, GY. 2001: Kisemlős közösségek vizsgálata a Fertő-Hanság Nemzeti Park területén. *Magyar Áprólad Közlemények* 6: 335-367.
- GUBÁNYI, A., HORVÁTH, GY., MÉSZÁROS, F. és MÉSZÁROS, A. 2002: Community ecology of small mammals in the territory of Fertő-Hanság National Park. In: Mahunka, S. (ed.): Fauna of the Fertő-Hanság National Park, Hungarian Natural History Museum pp. 799-813.
- GUBÁNYI, A., GUBÁNYI, CS. és HORVÁTH, GY. 2007a: Az északi pocok foltpreferenciája magassásos társulásokban. In: Forró, L. (szerk.): A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest pp. 311-318.
- GUBÁNYI, A., CSERKÉSZ, T., KISS V., HORVÁTH, GY. & FARKAS, J. 2007b: Long-term monitoring of Hungarian Birch Mouse (*Sicista subtilis trixona*). V. European Congress of Mammalogy. *Hystrix Italian Journal Mammalogy Supp.* 76 p.
- GUÉDON, G. 1988. Cinétique de population de *Pitymys duodecimcostatus* dans le Montpellierais (France). *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* 18: 453-461.
- GUÉDON, G., PARADIS, E. 1992: Capture-recapture study of a population of mediterranean pine vole (*Microtus duodecimcostatus*) in southern France. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 57: 364-372.
- GUÉDON, G., PASCAL, M. 1993: Dynamique de population du campagnol provençal (*Pitymys duodecimcostatus* de Sélys-Longchamps, 1839) dans deux agrosystèmes de la région Montpelliéraine. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 48: 375-398.
- GURNELL, J. 1985: Woodland rodents communities. *Symposia of the Zoological Society of London* 55: 377-411.
- GURNELL, J. 1993: Tree seed production and food conditions for rodents in an oak wood in southern England. *Forestry* 66: 291-315.
- GUSTAFSON, E. J. & GARDNER R. H. 1996: The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77(1): 94-107.

- HAFERKORN, J. & LANGE, U. 1991: Neunjährige Untersuchungen zur Dynamik von Kleinnagern (Muridae, Arvicolidae) in der Saaleaue bei Bernburg. *Säugetierkd. Inf.* 3(15): 249-260.
- HALLET, J. G., O'CONNELL, M. A. & HONEYCUTT, R. L. 1983: Competition and habitat selection: test of a theory using small mammals. *Oikos* 40: 175-181.
- HANSEN, T. F., STENSETH, N. C. & HENTTONEN, H. 1999: Multiannual vole cycles and population regulation during long winters: an analysis of seasonal density dependence. *American Naturalist* 154: 129-139.
- HANSKI, I., HENTTONEN, H., KORPIMÄKI, E., OKSANEN, L. & TURCHIN, P. 2001: Small-rodent dynamics and predation. *Ecology* 82: 1505-1520.
- HANSSON, L. 1971: Estimates of the productivity of small mammals in a south Swedish spruce plantation. *Annals Zoology Fennici* 8: 118-26.
- HANSSON, L. 1977: Spatial dynamics of field voles *Microtus agrestis* in heterogeneous landscapes. *Oikos* 33: 539-544.
- HANSSON, L. 1985: The food of bank voles, wood-mice and yellow-necked mice. *Symposia of the Zoological Society of London* 55: 141-168.
- HANSON, L. & HENTOTTEN, H. 1985: Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia* 97: 397-402.
- HANSSON, L., JĘDRZEJSKA, B. & JĘDRZEJSKI, W. 2000: Regional differences in dynamics of bank vole populations in Europe. *Polish Journal of Ecology* 48(Suppl.): 163-177.
- HANSKI, I. 1981: Coexistence of competitors in patchy environments with and without predation. *Oikos* 37: 306-312.
- HANSKI, I. 1983: Coexistence of competitors in patchy environments. *Ecology* 64: 493-500.
- HANSKI, I. 1991: Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 17-38.
- HANSKI, I., TURCHIN, O., KORPIMÄKI, E. & HANTTONEN, H. 1993: Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature* 364: 232-235.
- HANSKI, I. & KORPIMÄKI, E. 1995: Microtine rodent dynamics in northern Europe: parameterized models for the predator-prey interaction. *Ecology* 76: 840-850.
- HANSKI, I. & HENTTONEN, H. 1996: Predation on competing rodent species: a simple explanation of complex patterns. *Journal of Animal Ecology* 65: 220-232.
- HANSKI, I., HENTTONEN, H., KORPIMÄKI, E., OKSANEN, L. & TURCHIN, O. 2001: Small rodent dynamics and predation. *Ecology* 76: 840-850.
- HARRELL, F. E. & GOLDSTEIN, R. 1997: A survey of microcomputer survival analysis software: the need for an integrated approach. *American Statistician* 51: 360-373.
- HARRISON, S. & QUINN, J. F. 1989: Correlated environments and the persistence of metapopulations. *Oikos* 56: 239-298.
- HASSELL, M. P. 1980: Some consequences of habitat heterogeneity for populations dynamics. *Oikos* 35: 150-160.
- HASSELL, M. P. & ANDERSON, R. M. 1989: Predator-prey and host-pathogen interactions. In: CHERRER, J. M. (ed.) Ecological concepts. *British Ecological Society Symposium* 29: 147-196.
- HASTINGS, A. 1991: Structured models of metapopulation dynamics. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 57-71.
- HENEIN, K. & MERRIAM, G. 1990: The elements of connectivity where corridor quality is variable. *Landscape Ecology* 4: 157-170.
- HENTTONEN, H., OKSANEN, T., JORTIKKA, H. & HAUKISALMI, V. 1987: How much do weasels shape microtine cycles in northern Fennoscandian taiga? *Oikos* 50: 353-365.
- HESKE, E. D., BROWN, J. H. & SHAHROUKH, M. 1994: Long-term experimental study of a Chihuahuan Desert rodent community: 13 years competition. *Ecology* 75: 438-445.
- HESTBECK, J., NICHOLS, J. D. & MALECZKI, R. A. 1991: Estimates of movement and site fidelity using mark-resight data of wintering Canada Geese. *Ecology* 72: 523-533.

- HINES, J. E. 1988: Program JOLLY: User Instructions. National Biological Survey, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, Maryland, (<http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/doc/jolly.html>)
- HINES, J. E. 1994: MSSURVIV User's Manual. Patuxent Environmental Science Center, Laurel, Maryland, (<http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/doc/mssurviv.html>)
- HOLIŠOVA, V. 1971: The food of *Clethrionomys glareolus* at different population dynamics. *Acta Scientiarum Naturalium Academiae Bohemos/slovacae (Brno)* 5: 1-43.
- HOLT, R. D. 1977: Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12: 197-229.
- HOLT, R. D. 1987: Prey communities in patchy environments. *Oikos* 50: 276-290.
- HORVÁTH, GY. 1996: Kisemlősök faunisztikai és ökológiai vizsgálata gyöngybagoly köpetvizsgálatok és élvefogó csapdázás alapján. Doktori értekezés. JPTE Pécs 210 pp.
- HORVÁTH, GY. 1998: A kisemlősök elevenfogó csapdázásos vizsgálata a Mattyi-tó mellett. *Dunántúli Dolgozatok Természettudományi Sorozat* 9: 501-509.
- HORVÁTH, GY. 2001: Az északi pocok (*Microtus oeconomus*) újabb előfordulása, a Kis-Balaton területén végzett kisemlős ökológiai kutatások előzetes eredményei. *Természetvédelmi Közlemények* 9: 299-313.
- HORVÁTH, GY. 2007: Földi pocok. In: BIHARI, Z., HELTAI, M., CSORBA, G. (szerk.). Magyarország emlőseinek atlasza. Kossuth Kiadó, Budapest, pp. 166-167.
- HORVÁTH, GY., TÖLGYESI, M., MÁTICS, R. és TRÓCSÁNYI, B. 1996a: Kisemlősök cönológiai vizsgálata egy erdei vegetációban a Dráva-menti síkság területén. *Vadbiológia* 5: 122-132.
- HORVÁTH, GY., TRÓCSÁNYI, B., TÖLGYESI, M. & MÁTICS, R. 1996b: Contribution to striped field mouse *Apodemus agrarius* population dynamics in forest edge habitat. *Polish Ecological Studies* 22: 159-172.
- HORVÁTH, GY. & TÖLGYESI, M. 1998: Testing two capture-recapture models: Analysis of small mammal population dynamics in south Hungary (Abstract). In: REIG, S. (ed.): Abstracts Euro American Mammal Congress, Santiago de Compostella, pp. 312-313.
- HORVÁTH, GY. és TÖLGYESI, M. 2000: A nyílt és a robusztus populáció becslési módszer összehasonlító elemzése az *Apodemus flavicollis* tanulmányozásában. *Vadbiológia* 7: 83-92.
- HORVÁTH, GY. & WAGNER, Z. 2000: Density estimation of two rodent populations using a trapping web and distance sampling method in Dráva lowland. In: GALLÉ, L. & KÖRMÖCZI, L. (eds.): Ecology of River Valleys, *Tisza monograph* pp. 53-59.
- HORVÁTH, GY. és LANSZKI, J. 2000: Két erdei habitat kisemlős együttesének összehasonlító szünbiológiai vizsgálata. *Somogyi Múzeumok Közleményei* 14: 367-374.
- HORVÁTH, GY. és KALMÁR, S. 2001: Az *Apodemus agrarius* populációinak összehasonlító szünbiológiai vizsgálata három különböző habitatban. *Magyar Áprólad Közlemények* 6: 335-352.
- HORVÁTH, GY., SÁRKÁNY, H. és MOLNÁR, D. 2004: Kisemlősök közösségi szintű monitorozása két erdei élőhelyen (Bükkháti-erdő - Baranya megye, Lankóci-erdő - Somogy megye). *Somogyi Múzeumok Közleményei* 16: 421-430.
- HORVÁTH, GY., MOLNÁR, D., NÉMETH, T. & CSETE, S. 2005: Population dynamics and spatial pattern of small mammals in protected forest and reforested area. *Natura Somogyiensis* 7: 191-207.
- HORVÁTH, GY. és GUBÁNYI, A. 2006: Északi pocok (*Microtus oeconomus mehelyi*). Fajmegőrzési tervek. Környezetvédelmi és Vízügyi Minisztérium Természetvédelmi Hivatal, Budapest 20 pp.
- HORVÁTH, GY., FUTÓ, K., PETŐ, K., SZŰCS, L., NÉDER, L., KARDOS, R. & SÁRKÁNY, H. 2008a: Community structure of small mammals in three different forest habitat in the Drava plain region. In: Purger, J. J. (ed.): Biodiversity studies along the Drava river. University of Pécs, Pécs pp. 287-302.

- HORVÁTH, GY., FUTÓ, K., PETŐ, K., SZŰCS, L., NÉDER, L., KARDOS, R. & SÁRKÁNY, H. 2008b: Population dynamics of dominant rodent species in three different forest habitats. In: Purger, J. J. (ed.): Biodiversity studies along the Drava river. University of Pécs, Pécs pp. 303-316.
- HÖRNFELDT, B. 1994: Delayed density dependence as a determinant of vole cycles. *Ecology* 75(3): 791-806.
- HÖRNFELDT, B. 2004: Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses. *Oikos* 107: 376-392.
- HÖRNFELDT, B., HIPKINS, D. & EKLUND, U. 2005: Fading out of vole and predator cycles? *Proceedings of Royal Society B* 272: 2045-2049.
- HUITU, O., KOIVULA, M., KORPIMAKI, E., KLEMOLA, T. & NORRDAHL, K. 2003: Winter food supply limits growth of northern vole populations in the absence of predation. *Ecology* 84: 2108-2118.
- HURRELL, J. W. 1995: Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science* 269: 676-679.
- HUGGINS, R. M. 1991: Some practical aspects of a conditional likelihood approach to capture-recapture experiments. *Biometrics* 47: 725-732.
- IMS, R. A. 1987: Male spacing systems in microtine rodents. *American Naturalist* 130: 475-484.
- IMS, R. A. 1995: Movement patterns related to spatial structures. In: HANSSON, L., FAHRIG, L. & MERRIAM, G. (eds.): Mosaic Landscapes and Ecological Process. Chapman & Hall, London pp. 85-109.
- JACKSON, C. H. N. 1933: On the true density of tsetse flies. *Journal of Animal Ecology* 2: 204-209.
- JACKSON, C. H. N. 1939: The analysis of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 8: 236-246.
- JARREL, G. H. 1987: Is female-biased sex determination in lemmings caused by staying together for warmth? *Biological Journal of the Linnean Society* 30: 45-50.
- JĘDRZEJEWSKI, W. & JĘDRZEJEWSKA, B. 1993: Predation on Rodents in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography* 16: 47-64.
- JĘDRZEJEWSKI, W., JĘDRZEJEWSKA, B., SZYMURA, A. & ZUB, K. 1996: Tawny owl (*Strix aluco*) predation in a pristine deciduous forest (Białowieża National Park, Poland). *Journal of Animal Ecology* 65: 105-120.
- JĘDRZEJEWSKA, B. & JĘDRZEJEWSKI, W. 1998: Predation in vertebrate communities. The Białowieża Primeval Forest as a case study. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg, New York 450 pp.
- JEMIOLO, B. 1987: Male related activation of reproduction in adult female european pine voles (*Pitymys subterraneus*). *Journal of Mammalogy* 68(3): 714-717.
- JENSEN, T. S. 1975: Population estimations and population dynamics of two Danish forest rodent species. *Vidensk. Meddr Dansk Naturh. Foren.* 138: 65-86.
- JENSEN, T. S. 1982: Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forest. *Oecologia* (Berlin) 54: 184-192.
- JOLLY, G. M. 1965: Explicit Estimates from Capture-Recapture Data with Both Death and Immigration-stochastic Model. *Biometrika* 52: 225-247.
- JOLLY, G. M. & DICKINSON, J. M. 1983: The problem of unequal catchability in mark-recapture estimation of small mammal populations. *Canadian Journal of Zoology* 61: 922-927.
- JUHÁSZ, M., DÉNES, A., KEVEY, B. & CSETE, S. 2000: Dráva-monitoring 2000 Növénytársulások és növényfajok monitorozása. Kutatási jelentés 66 pp.
- KALELA, O. 1957: Regulations of reproduction rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.). *Annales Academiae Scientiarum Fennicae* 34: 1-60.
- KALELA, O. 1962: On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae* 66: 1-38.

- KALMÁR, S. F. 2006: Mesterséges erdőfelújítás kisemlős közösségének szünbiológiai vizsgálata. Doktori PhD értekezés, Nyugat-Magyarországi Egyetem Sopron 156 pp.
- KAPUR, J. N. & KESAVAN, H. K. 1992: Entropy optimization principles with applications. Academic Press, London, England
- KASSAI, F., PEREGOVITS, L., SETTELE, J. & FRIC Z. 2004: Nappali lepkéken végzett jelölés-visszafogás vizsgálatok és a "handling effect". 2. Szünzoológiai Szimpózium, Absztrakt, Budapest, pp. 43.
- KEITT, T. H., URBAN, D. L. & MILNE, B. T. 1997: Detecting critical scales in fragmented landscape. *Conservation Ecology* 1(1): 4.
- KENDALL, W. L. 2004: Coping with unobservable and mis-classified states in capture-recapture studies. *Animal Biodiversity and Conservation* 27(1): 97-107.
- KENDALL, W. L. & NICHOLS, J. D. 1995. On the use of secondary capture-recapture samples to estimate temporary emigration and breeding proportions. *Journal of Applied Statistics* 22: 751-762.
- KENDALL, W. L., POLLOCK, K. H. & BROWNIE, C. 1995: A likelihood-based approach to capture-recapture estimation of demographic parameters under the robust design. *Biometrics* 51: 293-308.
- KENDALL, W. L., NICHOLS, J. D. & HINES, J. E. 1997: Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's robust design. *Ecology* 78: 563-578.
- KENDALL, W. L. & HINES, J. L. 1999: Program RDSURVIV: an estimation tool for capture-recapture data collected under Pollock's robust design. *Bird Study* 46: 32-38.
- KENWARD, R. E. 2001: A manual for wildlife radiotagging. Academic Press, London, United Kingdom 311 pp.
- KEVEY, B. 1998: A Szigetköz erdeinek szukcessziós viszonyai. Sukzessionsverhältnisse der Wälder in Szigetköz, Nord-West- Ungarn. *Kitaibelia* 3: 47-63.
- KEVEY, B. 2006: Magyarország erdőtársulásai. Akadémiai doktori értekezés (kézirat). Pécsi Tudományegyetem Növénytani Tanszék, 443 pp.
- KEVEY, B. & CSETE, S. 2008: Gallery forests of the floodplain NE-Croatia, SW-Hungary. In: PURGER, J. J. (ed.): Biodiversity studies along the Drava river. University of Pécs pp. 91-119.
- KING, C. M. 1985: Interactions between woodland rodents and their predators. *Symposia of the Zoological Society of London* 55: 219-247.
- KORPIMAKI, E., NORRDAHL, K., KLEMOLA, T., PETTERSEN, T. & STENSETH, N. C. 2002: Dynamic effects of predators cyclic voles: field experimentation and model extrapolation. *Proceedings of Royal Society B* 269: 991-997.
- KORSLUND, L. & STEEN, H. 2005: Small rodent winter survival: snow conditions limit access to food resources. *Journal of Animal Ecology* 75: 156-166.
- KOZAKIEWICZ, M. 1993: Habitat isolation and ecological barriers - the effect on small mammal populations and communities. *Acta Theriologica* 38: 1-30.
- KOZAKIEWICZ, M. 1995: Resource Tracking in Space and Time. In: HANSSON, L., FAHRIG, L. & MERRIAM, G. (eds.): Mosaic Landscapes and Ecological Processes. Chapman and Hall, London pp. 136-148.
- KOZAKIEWICZ, M. & GORTAT, T. 1994: Abundance and Seasonal Dynamic of Bank Voles in a Patchy Agricultural Landscape. *Polish Ecological Studies* 20(3-4): 209-214.
- KOZAKIEWICZ, M., KOZAKIEWICZ, A., LUKOWSKI, A. & GORTAT, T. 1993: Use of space by bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in a polish farm landscape. *Landscape Ecology* 8(1): 19-24.
- KOZAKIEWICZ, M., GORTAT, T., KOZAKIEWICZ, A. & BARKOWSKA, M. 1999: Effects of habitat fragmentation on four rodent species in Polish farm landscape. *Landscape Ecology* 14: 391-400.
- KÖLÜS, G. 1965: A mezei pocok (*Microtus arvalis* Pall.) egyedsűrűségének vizsgálata a mezővédő erdősávok területén. Főisk. Kiadv. Keszthely, 7(3): 1-19.

- KÖLÜS, G. 1969: Mezővédő erdősávok hatása különböző agrobiocönózisok főbb állatpopulációinak kialakulására. Kandidátusi értekezés I-II. rész. Keszthely, Agrártudományi Egyetem, Kézirat 268 pp.
- KRATOCHVIL, J. & GAISLER, J. 1967: Die Sukzession der kleinen Erdsaugetiere in einem Bergwald Sorbeto-Piceetum. *Zoology Listy* 16: 301-324.
- KREBS, C. J. 1964: The lemming cycle at Baker lake, Northwest Territories, during 1952-62. Arctic Institute of North America, technical Paper No. 15.
- KREBS, C. J. 1966: Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monograph* 36: 239-273.
- KREBS, C. J. 1978: A review of the Chitty Hypothesis of population regulation. *Canadian Journal of Zoology* 56(12): 2463-2480.
- KREBS, C. J. 1989: Ecological methodology. Harper and Row. New York 654 pp.
- KREBS, C. J. 1985: Do changes in spacing behaviour drive population cycles in small mammals? In: SIBLEY, R. M. & SMITH, R. H. (eds.): Behavioural ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom pp. 295-312.
- KREBS, C. J. 1993: Are lemmings large microtus or small reindeer? A review of lemming cycles after 25 years and recommendations for future work. In: STENSETH, N. C. & IMS, R. A. (eds.): The Biology of Lemmings. Academic Press, London pp. 247-260.
- KREBS, C. J. 1994: Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper-Collins College Publishers, New York 801 pp.
- KREBS, C. J. 1996: Population cycles revisited. *Journal of Mammalogy* 77(1): 8-24.
- KREBS, C. J. 2006: Ecology after 100 years: Progress and pseudo-progress. *New Zealand Journal of Ecology* 30(1): 3-11.
- KREBS, C. J., KELLER, B. L. & TAMARIN, R. H. 1969: *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology* 50: 587-607.
- KREBS, C. J., BOONSTRA, R., BOUTIN, S., DALE, M., HANNON, M., MARTIN, K., SINCLAIR, A. R. E. & TURKINGTON, R. 1992: What drives the snowshoe hare cycle in Canada's Yukon? In: MCCULLOUGH, D. M. & BARRETT, R. H. (eds.): Wildlife 2001: Populations. Elsevier, London pp. 886-896.
- KREBS, C. J., BOUTIN, S. & TURKINGTON, R. 1995: Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science* 269: 1112-1115.
- KROHNE, D. T. 1997: Dynamics of metapopulations of small mammals. *Journal of Mammalogy* 78(4): 1014-1026.
- KROHNE, D. T. & BURGIN, A. B. 1990: The scale of demographic heterogeneity in a population of the most influential factor to determine the density of *Peromyscus leucopus*. *Oecologia* 82: 97-101.
- KROHNE, D. T. & HOCH, G. A. 1999: Demography of *Peromyscus leucopus* populations on habitat patches: the role of dispersal. *Canadian Journal of Zoology* 77(8): 1247-1253.
- KULLBACK, S. 1959: Information theory and statistics. John Wiley, New York, New York, USA.
- LACK, D. 1954: The Natural Regulation of Animal Numbers. Clarendon Press, Oxford 343 pp.
- LANCIA, R. A., NICHOLS, J. D. & POLLOCK, K. H. 1994: Estimating the number of animals in wildlife populations. In: BOOKHOUT, T. (ed.): Research and management techniques for wildlife and habitats. The Wildlife Society, Bethesda pp. 215-253.
- LÁNG, E. 1997: A Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer. In: Horváth, F., Rapcsák, T., Szilágyi, G. (szerk.): Informatikai alapoás. Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer I. Magyar Természettudományi Múzeum. Budapest pp 9-11.
- LAMBIN, X., PETTY, S. J. & MACKINNON, J. L. 2000: Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation. *Journal of Animal Ecology* 69: 106-118.

- LANGESTEIN-ISSEL, B. 1950: Biologische und ökologische Untersuchungen über die Kurzohrmaus (*Pitymys subterraneus* de Selys-Longchamps). *Pflanzenbau Pflanzenschutz* 1: 145-183.
- LEBRETON, J. D. & CLOBERT, J. 1986: User's guide to program SURGE, Version 2.0. Document polycopié CEFÉ/CNRS, Montpellier, France
- LEBRETON, J. D., HEMERY, G., CLOBERT, J. & COQUILLARD, H. 1990: The estimation of age-specific breeding probabilities from recaptures from reshingthing in vertebrate populations I. Transversal models. *Biometrics* 46:127-140.
- LEBRETON, J. D., BURNHAM, K. P., CLOBERT, J. & ANDERSON, D. R. 1992: Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: case studies and recent advances. *Ecological Monographs* 62: 67-118.
- LEBRETON, J. D., PRADEL, R. & CLOBERT, J. 1993: The statistical analysis of survival in animal populations. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 91-95.
- LEBRETON, J. D., HINES, J. E., PRADEL, R., NICHOLS, J. D. & SPENDELOW, J., A. 2003: Estimation by capture-recapture of recruitment of dispersal over several sites. *Oikos* 101: 253-264.
- LEFEBVRE, L. W., OTIS, D. L. & HOLLER, N. L. 1982: Comparison of open and closed models for cotton rat population estimates. *Journal of Wildlife Management* 46: 253-260.
- LEHOCZKY, É. és PATLÓK, ZS. 1978: Kisemlősök populációdinamikai és produkcióbiológiai vizsgálata a síkfőkuti cseres-tölgyes erdőben. Szakdolgozat. KLTE Állat- és embertani tanszék, Debrecen.
- LEIRS, H., STENSETH, N. C., NICHOLS, J. D., HINES, J. E., VERHAGEN, R. & VERHEYEN, W. 1997: Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. *Nature* 389: 176-180.
- LESLIE, P. H. 1952: The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method: II. The estimation of total numbers. *Biometrika* 38(3-4): 368-388.
- LEVINS, R. 1970: Extinction. In: GERSTENHABER, M. (ed.): Some mathematical questions in biology. Lectures on mathematics in the life sciences. Vol. 2. American Mathematical Society, Providence, R. I. pp. 77-107.
- LIDICKER, W. Z. R. 1962: Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity. *American Naturalist* 96: 29-33.
- LIMA, M., KEYMER, J. E. & JAKSIC, F. M. 1999: ENSO-driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in western South America: linking demography and population dynamics. *American Naturalist* 153: 476-491.
- LIMA, M., JULLIARD, R., STENSETH, N. C. & JAKSIC, F. M. 2001a: Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors. *Journal of Animal Ecology* 70: 761-775.
- LIMA, M., STENSETH, N. C., YOCOZ, N. G. & JAKSIC, F. M. 2001b: Demography and population dynamics of the mouse-opossum (*Thylamys elegans*) in semiarid Chile: feedback structure and climate. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 2053-2064.
- LIMA, M., MERRITT, J. F. & BOZINOVIC, F. 2002: Numerical fluctuations in the northern short-tailed shrew: evidence of non-linear feedback signatures on population dynamics and demography. *Journal of Animal Ecology* 71: 159-172.
- LINDSTRÖM, E. & HÖRNFELDT, B. 1994: Vole cycles, snow depth and fox predation. *Oikos* 70: 156-160.
- LINZEY, A. V. 1984: Patterns of coexistence in *Synaptomys cooperi* and *Microtus pennsylvanicus*. *Ecology* 65(2): 382-393.
- LOEB, S. C., CHAPMAN, G. L. & RIDLEY, T. R. 1999: Sampling small mammals in southeastern forests: the importance of trapping in trees. In Annual Conference of the Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies, Vol. 53. pp. 415-424.

- LOMAN, J. 1991: The small mammal fauna in an agricultural landscape in southern Sweden, with special reference to the wood mouse *Apodemus sylvaticus*. *Mammalia* 55(1): 91-96.
- ŁOMNICKI, A. 1980: Regulation of population density due differences and patchy environment. *Oikos* 185-193.
- ŁOMNICKI, A. 1988: Population ecology of individuals. Princeton Monograph Population Biology 25-223 pp.
- MACARTHUR, R. H. & PIANKA, E. R. 1966: On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
- MADISON, D. M. 1984: Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents. *Special Publication Carnegie Museum of Natural History* 10: 267-274.
- MANLY, B. F. J. & PARR, M. J. 1968: A new method of estimating population size, survivalship, and birth rate from capture-recapture data. *Trans. Soc. Brit. Ent.* 18: 81-89.
- MAZURKIEWICZ, M. 1986: The influence of undergrowth distribution on utilization of space by bank vole populations. *Acta Theriologica* 31: 55-69.
- MCCALLUM, H. 2000: Population parameters: estimation for ecological models. Blackwell-Science, Oxford University, New York, New York, USA 348 pp.
- M'CLOSKEY, R. T. 1976: Community structure in sympatric rodents. *Ecology* 57: 728-739.
- MCCRACKEN, K. E., WITHAM, J. W. & HUNTER, M. L. JR. 1999: Relationships between seed fall of three tree species and *Peromyscus leucopus* and *Clethrionomys gapperi* during 10 years in an oak-pine forest. *Journal of Mammalogy* 80: 1288-1296.
- MARCHAND, P. J. 1996: Life in the cold: an introduction to winter ecology. University Press of New England, Hanover, New Hampshire 304 pp.
- MERRIAM, G. 1984: Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. In: BRANDT, J. & AGGER, P. (eds.) Proc. First Internat. Sem. on Methodology in Landscape Ecological Research and Planning. IALE, Roskilde University, Roskilde: pp. 5-15.
- MERRIT, J. F. 1985: Influence of snowcovers on survival of *Clethrionomys gapperi* inhabiting the Appalachian and Rocky Mountains of North America. *Acta Zoologica Fennica* 173: 73-74.
- MERRIT, J. F. & MERRIT, J. M. 1978: Population ecology and energy relationship of *Clethrionomys gapperi* in a Colorado subalpine forest. *Journal of Mammalogy* 59: 576-598.
- MERRIT, J., LIMA, M. & BOZINOVIC, F. 2001: Seasonal regulation in fluctuating small mammal populations: feed-back structure and climate. *Oikos* 94: 505-514.
- MIKES, M. & HABIJAN-MIKES, V. 1985: Coenotic relations of small mammals along the river Tisza. *Tiscia* Vol. XX, pp. 135-143.
- MILLAR, J. S., INNES, D. G. L. & LOEWEN, V. A. 1985: Habitat use by non-hibernating small mammals of the Kananaskis Valley, Alberta. *Canadian Field-Naturalist* 99(2): 196-204.
- MILLER, D. H. & GETZ, L. L. 1972: Factors influencing the local distribution of the red backed vole, *Clethrionomys gapperi* in New England. Universal Connecticut Occasional Papers, Biol. Sci. Ser. 2: 115-138.
- MILLER, D. H. & GETZ, L. L. 1973: Factors influencing the local distribution of the red backed vole, *Clethrionomys gapperi* in New England. II. Universal Connecticut Occasional Papers, Biol. Sci. Ser. 2: 159-180.
- MILLER, D. H. & GETZ, L. L. 1977: Factors influencing the local distribution and species diversity of forest small mammals in New Zealand. *Canadian Journal of Zoology* 59: 806-814.
- MONTGOMERY, W. I. 1980a: Population structure and dynamic of sympatric *Apodemus* species (Rodentia: Muridae). *Journal of Zoology*, London 192: 351-377.
- MORRIS, D. W. 1987a: Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68: 362-369.
- MORRIS, D. W. 1987b: Tests of density-dependent habitat selection in a patchy environment. *Ecology Monograph* 57: 269-281.
- MORRIS, D. W. 1992: Scales and costs of habitat selection in heterogeneous landscapes. *Evolutionary Ecology* 6: 412-432.

- MORRIS, D. W. 1995: habitat selection in mosaic landscapes. In: HANSSON, L., FAHRIG, L. & MERRIAM, G. (eds.): Mosaic landscapes and ecological processes. Chapman & Hall, London pp. 110-135.
- MORRIS, D. W., ABRAMSKY, Z., FOX, B. J. & WILLIG, M. R. (eds.) 1989: Patterns in the structure of mammalian communities. *Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ.* N° 28. Lubbock 266 pp.
- MURRAY, D. L. & PATTERSON, B. R. 2006: Wildlife survival estimation: recent advances and future direction. *Journal of Wildlife Management* 70(6): 1499-1503.
- MUSSER, G. G. & CARLETON, M. D. 2005: Superfamily Muroidea. In: WILSON, D. E. & REEDER D. M. (eds.): Mammal Species of the World a Taxonomic and Geographic Reference. Johns Hopkins University Press, Baltimore pp. 894-1531.
- MYSTERUD, A., STENSETH, N. C., YOCOZ, N. G., LANGVATN, R. & STEINHEIM, G. 2001: Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores. *Nature* 410: 1096-1099.
- NEWTON, I. 1998: Population limitation in birds. Academic Press, San Diego 597 pp.
- NÉMECZKI, M. 1984: Kisemlősök populációdinamikai és táplálkozásbiológiai vizsgálata a síkfőkúti 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. 1997: Kisemlős közösségek vizsgálata a LAJTA-Project erdősávrendszerében. *Magyar Áprólad Közlemények* 1: 197-217.
- NÉMETH, CS. 2003: Kisemlős közösségek vizsgálata a LAJTA-Project erdősávrendszerében. Doktori PhD értekezés, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron 154 pp.
- NICHOLS, J. D. 1992: Capture-recapture models using marked animals to study population dynamics. *BioScience* 42(2): 94-102.
- NICHOLS, J. D. & CONLEY, W. 1982: Active-season dynamics of a population of *Zapus hudsonius* in Michigan. *Journal of Mammalogy* 63(3): 422-430.
- NICHOLS, J. D. & POLLOCK, K. H. 1983: Estimation methodology in contemporary small mammal capture-recapture studies. *Journal of Mammalogy* 64(2): 253-260.
- NICHOLS, J. D., POLLOCK, K. H. & HINES, J. E. 1984: The Use of a Robust Capture-Recapture Design in Small Mammal Population Studies: A Field Example with *Microtus pennsylvanicus*. *Acta Theriologica* 29(30): 357-365.
- NICHOLS, J. D., MORRIS, R. W., BROWNIE, C. & POLLOCK, K. H. 1986: Sources of variation in extinction rates, turnover and diversity of marine invertebrate families during the Paleozoic. *Paleobiology* 12: 421-432.
- NICHOLS, J. D., HEPP, G. R., POLLOCK, K. H. & HINES, J. E. 1987: The Husting dilemma: a methodological note. *Ecology* 68: 213-217.
- NICHOLS, J. D. & POLLOCK, K. H. 1990: Estimation recruitment from immigration versus in situ reproduction using Pollock's robust design. *Ecology* 71: 21-26.
- NICHOLS, J. D., HINES, J. E., POLLOCK, K. H., HINZ, R. L. & LINK, W. A. 1994: Estimating breeding proportions and testing hypotheses about costs of reproduction with capture-recapture data. *Ecology* 75: 2052-2065.
- NICHOLS, J. D. & KENDALL, W. L. 1995: The use of multi-state capture-recapture models to address questions in evolutionary ecology. *Journal of Applied Statistics* 22: 835-846.
- NICHOLS, J. D., HINES, J. E., LEBRETON, J. D. & PRADEL, R. 2000: Estimation of contributions to population growth: a reverse-time capture-recapture approach. *Ecology* 81(12): 3362-3376.
- NICHOLS, J. D. & HINES, J. E. 2002: Approaches for the direct estimation of λ and demographic contributions to λ , using capture-recapture data. *Journal of Applied Statistics* 29: 539-568.
- NICHOLS, J. D., SILLETT, T. S., HINES, J. E. & HOLMES, R. T. 2005: Approaches for the Direct Estimation of rate of increase in population size (λ) using capture-recapture data. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-191. pp. 805-809.

- NIETHAMMER, J. 1982: *Microtus subterraneus* (de Sélys-Longchamps, 1836) Kurzohrmaus. In: NIETHAMMER, J. & FRANZ, K. (eds): Handbuch der Säugetiere Europas. pp. 399-418.
- NIKLISSON, B., HÖRNFELD, B., NYHOLM, E., NIEDRIG, M., DONOSO-MANTKE, O., GELDERBLUM, H. R. & LERNMARK, A. 2004: Type 1 diabetes in Swedish bank voles (*Clethrionomys glareolus*): sign of disease in both colonized and wild cyclic populations at peak density. *Ann. N. Acad. Sci.* 1005: 170-175.
- NORRDAHL, K. 1995: Population cycles in northern small mammals. *Biological Reviews Cambridge Philosophical Society* 70: 621-637.
- NORRDAHL, K. & KORPIMAKI, E. 2002: Changes in population structure and reproduction during a 3-year population cycle of voles. *Oikos* 96: 331-345.
- NORTH, P. M. 1979: Relating grey heron survival rates to winter weather conditions. *Bird Study* 26: 23-28.
- NOWAK, R. M. 1991: Walker's Mammals of the World Volume I. and II. The Johns Hopkins University Press, Baltimore 1629 pp.
- O. AJKAI, A. 1998: Vegetációtérképezés a Drávamenti-síkság erdőiben: Cönológiai és térinformatikai elemzések. PhD értekezés, PTE TTK Pécs, 95 pp.
- O'FARELL, M. J. 1980: Spatial relationship of rodents in a sagebrush community. *Journal of Mammalogy* 61(4): 589-605.
- OPDAM, P. 1988: Populations in fragmented landscape. In: Connectivity in landscape ecology. Proc. of the 2nd Inter. Sem. IALE., Munsterche Geographische Arbeiten, 29, Munster: 75-77.
- OPDAM, P. 1991: Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding birds student. *Landscape Ecology* 5: 93-106.
- OSTFELD, R. S. 1985: Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *American Naturalist* 12: 1-15.
- OSTFELD, R. S. 1988: Fluctuations and constancy in populations of small rodents. *American Naturalist* 131: 445-452.
- OSTFELD, R. S., JONES, C. G. & WOLFF, J. O. 1996: Of mice and mast. *BioScience* 46: 323-330.
- OTIS, D. L., BURNHAM, K. P. & WHITE, G. C. 1978: Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62: 1-135.
- ÖRVÖSSY, N., KASSAI, F., KÖRÖSI, Á., PEREGOVITS, L. és VOZÁR Á. 2004: A populáció szerkezetének faji, lokális és időbeli jellemzői – Egy esettanulmány *Maculinea alcon*-ra és *M. teleius*-ra. 2. Szünzoológiai Szimpózium, Absztrakt, Budapest, pp. 67.
- PAILLAT, G. & BUTET, A. 1996: Spatial dynamics of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in a fragmented landscape. *Acta Oecologica* 17(6): 553-559.
- PALOTÁS, G. 1968: A mezei pocok (*Microtus arvalis* Pall.) hazai populációinak mikroszisztematikai, ökológiai (populációdinamikai) vizsgálata és az ellene való védekezés – különös tekintettel a biológiai védekezésre. Doktori értekezés. Debrecen. 172 pp.
- PALOTÁS, G. 1970: A hazai mezei pocok (*Microtus arvalis* Pall.) népességeken végzett populációdinamikai megfigyelések eredményei. I. A biotikus potenciált befolyásoló belső tényezők. Debreceni Agrár Tudományi Egyetem Tudományos Közlöny 16: 259-283.
- PALOTÁS, G. 1978: Egyes rágcsáló emlősfajok egyedszámának alakulása különböző takarmánytermő területeken. DATE Tessedik S. TMTN Debrecen pp. 175-178.
- PALOTÁS, G. 1981: Összehasonlító emlőscönológiai vizsgálatok a Hortobágyon. Hajdúsági Múzeum Évkönyve, Hajdúböszörmény pp. 45-90.
- PALOTÁS, G. 1983: Emlőstársulások vizsgálata Hortobágy természetes és mesterséges ökoszisztémáiban. DATE Tudományos Közlöny Debrecen 23: 36-53.
- PALOTÁS, G. 1984: Kisemlőstársulások szezonális struktúrájának vizsgálata hortobágyi agrárökoszisztémákban. DATE Tudományos Közlöny Debrecen 24: 93-116.
- PALOTÁS, G. 1986: Kisemlősök populációinak és közösségeinek szerkezete és dinamikája a Hortobágyon. Kandidátusi értekezés tézisei. Debrecen 141 pp.

- PALOTÁS, G. és DEMETER, A. 1983a: Mammals of the Hortobágy. In: Mahunka, S. (ed.) The fauna of the Hortobágy National Park. II. Akadémia Kiadó Budapest pp: 413-421.
- PALOTÁS, G. és DEMETER, A. 1983b: Structure and phenetic relations of small mammals communities in the Hortobágy National Park. II. Akadémia Kiadó Budapest pp: 423-443.
- PARADIS, E. 1993: Long lifespan in a population of *Microtus (Pitymys) duodecimcostatus*. *Mammalia* 57(1): 142-144.
- PARADIS, E. 1995: Survival, immigration and habitat quality in the Mediterranean pine vole. *Journal of Animal Ecology* 64: 579-591.
- PARADIS, E. 1996: Dynamique des populations du campagnol provençal (*Microtus duodecimcostatus*). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 121: 289-293.
- PARADIS, E., GUÉDON, G. & PRADEL, R. 1993: Estimation of sex- and age-related survival rates in a microtine population. *Journal Wildlife Management* 57: 158-163.
- PARADIS, E. & CROSET, H. 1995: Assessment of habitat quality in the Mediterranean pine vole (*Microtus duodecimcostatus*) by the study of survival rates. *Canadian Journal Zoology* 73: 1511-1518.
- PARMENTER, C. A., YATES, T. L., PARMENTER, R. R. MILS, J. N., CHILDS, J. E., CAMBELL, M. L., DUNNUM, J. L. & MILNER J. 1998: Small mammal survival and trapability in mark-recapture monitoring programs for hantavirus. *Journal of Wildlife Diseases* 34(1): 1-12.
- PARMENTER, C. A., YATES, T. L., PARMENTER, R. R. & DUNNUM, J. L. 1999: Statistical sensitivity for detection of spatial and temporal patterns in rodent population densities. *Emerging Infections Diseases* 5(1): 118-125.
- PELIKÁN, J. 1973: Notes on the reproduction of *Pitymys subterraneus* (De. Sel. Long.). *Zoology Listy* 22(4): 285-296.
- PELIKÁN, J. & NESVADBOVÁ, J. 1979: Small mammal communities in farms and surrounding fields. *Folia Zoologica* 28(3): 209-217.
- PEREGOVITS, L., KÖVÉR, SZ. és SOLTÉSZ, Z. 2007: A kiskunsági szikes puszták gyalogcincéregyüttese. In: FORRÓ, L. (szerk.): A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest pp. 211-220.
- PETERMAN, R. M. 1990: The importance of reporting statistical power: the forest decline and acidic deposition example. *Ecology* 71: 2024-2027
- PETERSEN, C. G. J. 1896: The yearly immigration of young plaice into the Limfjord from the German Sea. *Rep. Danish Biol. Sta.* 6: 1-48.
- PETRUSEWICZ, K. 1960: An increase in mice population induced by disturbance of the ecological structure of population. *Bull. Acad. pol. Sci.* 8: 301-304.
- PETRUSEWICZ, K. 1963: Population growth induced by disturbance in the ecological structure of the population. *Ekologia Polska, Ser. A.* 11: 87-125.
- PETRUSEWICZ, K. 1966: Dynamics, organization and ecological structure of population. *Ekologia Polska, ser. A.* 14: 413-436
- PETRUSEWICZ, K. 1975: Productivity investigation in ecology. In: GOLLEY, F. B., PETRUSEWICZ, K. & RYSZKOWSKI, L. (eds.): Small mammals: their productivity and population dynamics. Cambridge University Press, Cambridge pp. 9-24.
- PETRUSEWICZ, K. 1983: Numbers: the concept and definitions. In: PETRUSEWICZ, K. (ed.): Ecology of the bank vole. *Acta Theriologica* 28(1): 89-101.
- 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. *Ekologia Polska, Ser. A.* pp. 85-122.
- PETRUSEWICZ, K., BUJALSKA, G., ANDRZEJEWSKI, R. & GLIWICZ J. 1971: Productivity processes in a n island population of *Clethrionomys glareolus*. *Annales Zoology of Fennici* 8: 127-132.
- PETRUSEWICZ, K. & HANSSON, L. 1975: Biological production in small mammal populations. In: GOLLEY, F. B., PETRUSEWICZ, K. & RYSZKOWSKI, L. (eds.): Small mammals: their

- productivity and population dynamics. Cambridge University Press, Cambridge pp. 153-172.
- PETRUSEWICZ, K., GÓRECZKI, A., GRONDONSKI, W. & KOZŁOWSKI, J. 1983: Productivity and energetics. In: PETRUSEWICZ K. (ed.): Ecology of bank vole. *Acta Theriologica* 28(1): 173-205.
- PIMM, S. L. 1991: The balance of nature? The University of Chicago Press, Chicago, 434 pp.
- PIMM, S. L. & REDFEARN, A. 1988: The variability of population densities. *Nature* 334: 613-614.
- PITELKA, F. A. 1957a: Some characteristics of microtine cycles in the Arctic. In: Hansen, H. P. (ed.): Arctic Biology. Oregon State University Press, Corvallis pp. 153-184.
- PITELKA, F. A. 1957b: Some aspects of population structure in the shortterm cycle of the brown lemming in Northern Alaska. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 237-251.
- POLLOCK, K. H. 1975: A K-sample tag-recapture model allowing for unequal survival and catchability. *Biometrika* 37: 521-529.
- POLLOCK, K. H. 1981: Capture-recapture models allowing for age-dependent survival and capture rates. *Biometrics* 37: 521-529.
- POLLOCK, K. H. 1982: A capture-recapture sampling design robust to unequal catchability. *Journal of Wildlife Management* 46: 752-757.
- POLLOCK, K. H., SOLOMON, D. L. & ROBSON, D. S. 1974: Tests for mortality and recruitment in a K-sample tag-recapture experiment. *Biometrics* 30: 77-87.
- POLLOCK, K. H. & MANN, R. H. K. 1983: Use of an age-dependent mark-recapture model in fisheries research. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40: 1449-1455.
- POLLOCK, K. H., HINES, J. E. & NICHOLS, J. D. 1985: Goodness-of-fit tests for open capture-recapture and removal experiments. *Biometrics* 40: 329-340.
- POLLOCK, K. H., WINTERSTEIN, S. R., BUNCK, C. M. & CURTIS, P. D. 1989a: Survival analysis in telemetric studies: the staggered entry design. *Journal of Wildlife Management* 53(1): 7-15.
- POLLOCK, K. H., WINTERSTEIN, S. R. & CONROY, M. J. 1989b: Estimation and Analysis of Survival Distributions for Radio-Tagged Animals. *Biometrics* 45: 99-109.
- POLLOCK, K. H., NICHOLS, J. D., BROWNIE, C. & HINES, J. E. 1990: Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monograph* 107: 97.
- POLLOCK, K. H., KENDALL, W. L. & NICHOLS, J. D. 1993: The 'robust' capture-recapture design allows components of recruitment to be estimated. In: LEBETRON, J. D. & NORTH, P. M. (eds.): Marked Individuals in the Study of Bird Populations. pp. 245-252.
- POLLOCK, K., NICHOLS, J. D., SIMONS, T. R., FARNSWORTH, G. L., BAILEY, L. L. & SAUER, J. R. 2002: Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis. *Environmetrics* 13: 105-119.
- POST, E., PETERSON, R. O., STENSETH, N. C. & MCLAREN, B. E. 1999: Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature* 401: 905-907.
- PRADEL, R. 1996: Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rates. *Biometrics* 52: 703-709.
- PRADEL, R. J. & LEBRETON, J. D. 1991: User's Manual for Program SURGE Version 4.1. Mimeogr. doc., Cent. d'Ecol. Fonct. Evol. C. N. R. S., Montpellier-cédex, Fr. 35 pp.
- PRICE, M. V. & KRAMER, K. A. 1984: On measuring microhabitat affinities with special reference to small mammals. *Oikos* 42: 349-354.
- PRICE, M. V. & GILPIN, M. 1996: Modelers, Mammalogists, and Metapopulations: Designing Stephens' Kangaroo Rat Reserves. In: MCCULLOUGH, D. R. (ed.) Metapopulations and Wildlife Conservation. Island Press, Washington D. C., Covelo, California pp. 217-240.
- PRIMACK, R. B. 1993: Essentials of Conservation Biology. Sinauer, Sunderland, Massachusetts 564 pp.
- PRUITT, W. O. 1984: Snow and small mammals. In: MERRITT, J. F. (ed.): Winter Ecology of Small Mammals Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh pp. 1-8.

- PUCEK, M. 1983: Habitat preference. In: K. PETRUSEWICZ (ed.): Ecology of the bank vole. *Acta Theriologica* 28(1): 31-40.
- PUCEK, Z., JĘDRZEJEWSKI, W., JĘDRZEJEWSKA, B., PUCEK, M. 1993: Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Białowieża National Park) in relation to weather, seed crop, and predation. *Acta Theriologica* 38: 199-232.
- PULLIAM, H. R. 1988: Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.
- PULLIAM, H. R. & DANIELSON, B. J. 1991: Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist* 137: 50-66.
- REXSTAD, E. & BURNHAM, K. P. 1991: User's guide for interactive program CAPTURE. Abundance estimation of closed animal populations. Colorado State University, Fort Collins, Colorado, USA 29 pp.
- RODD, F. H. & BOONSTRA, R. 1988: Effect of adult meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, on young conspecifics in field population. *The Journal of Animal Ecology* 57: 755-770.
- ROSENZWEIG, M. L. 1979: Optimal habitat selection in two-species competitive systems. *Fortschr. Zool.* 25: 283-293.
- ROSENZWEIG, M. L. 1981: A theory of habitat selection. *Ecology* 62: 327-335.
- RYSZKOWSKI, L. 1971: Estimation of small rodent density with the aid of coloured bait. *Annales Zoologici Fennici* 8: 8-13.
- SAITOH, T., STENSETH, N. C. & BJØRNSTAD, O. N. 1998: The population dynamics of the vole *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido. *Researches on Population Ecology* 40: 61-76.
- SAITOH, T., BJØRNSTAD, O. N. & STENSETH, N. C. 1999: Density-dependence in voles and mice in Hokkaido, Japan: a comparative study. *Ecology* 80: 638-650.
- SAITOH, T. N., STENSETH, N. C., VILJUGREIN, H. & KITILSEN, M. O. 2003: Mechanisms of density dependence in fluctuating vole populations: deducing annual density dependence from seasonal processes. *Population Ecology* 45: 165-173.
- SALVIONI, M. 1986: Domaines vitaux, relations sociales et rythme d'activité de trois espèces de *Pitymys*. These, Faculte des Sciences, Universite de Lausanne, 135 p.
- SALVIONI, M. 1988a: Activity rhythm of three species of *Pitymys*: *P. multiplex*, *P. savii*, *P. subterraneus* (Mammalia, Rodentia). *Mammalia* 52(4): 483-496.
- SALVIONI, M. 1988b: Home range and social behavior of three species of european *Pitymys* (Mammalia, Rodentia). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2(3): 203-210.
- SALVIONI, M. & MEYLAN, A. 1985: Home ranges and activity rhythms of three species of the genus *Pitymys* (Mammalia, Rodentia) (Preliminary Note). *Rev. Suisse Zool.* 92(4): 775-786.
- SANDLAND, R. L. & KIRKWOOD, G. P. 1981: Estimation of survival in marked populations with possibility dependent sighting probabilities. *Biometrika* 68: 531-541.
- SAUNDERS, D. A., HOBBS, R. J. & MARGULES, C. R. 1991: Biological consequences of habitat fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- SCHEIBE, J. S. & O'FARREL, M. J. 1995: Habitat dynamics in *Peromyscus truei*: eclectic females, density dependence, or reproductive constraints? *Journal of Mammalogy* 72(2), 368-375.
- SCHOENER, T. W. 1983: Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122: 240-285.
- SCHWARZ, C. J., SCWEIGERT, J. F. & ARNASON, A. N. 1993: Estimating migration rates using tag-recovery data. *Biometrics* 49: 177-193.
- SEBER, G. A. F. 1965: A note on the multiple recapture census. *Biometrika* 52: 249-259.
- SEBER, G. A. F. 1982: Estimation of animal abundance and related parameters. MacCallin, New York, New York, USA 654 pp.
- SEBER, G. A. F. 1986: A review of estimating animal abundance. *Biometrics* 42: 267-292.
- SELDAL, T., ANDERSEN, K. J. & HÖGSTEDT, G. 1994: Grazing-induced proteinase inhibitors: a possible cause for lemming population cycles. *Oikos* 70: 3-11.
- SHIBATA, R. 1989: Statistical aspects of model selection. In: WILLEMS, J. C. (ed.) From data to model. London: Springer-Verlag pp. 215-240.

- SMIRNOV, P. K. 1962: Nekotorye ekologo-fizijologičeskih osobennosti evropeskoj zemlanoi polevki. Vestnik Leningrad University 21, p. 72.
- SMITH, D. P. 1998: User's guide for program SURVIVAL 6.0. University Texas School of Public health, Houston, USA (<http://www.psc.isr.umich.edu/dis/data/demosoft.html>)
- SMITH, M. H., BLESSING, R., CHELTON, J. G., GENTRY, J. B., GOLLY, F. B. & MCGINNIS, J. T. 1971: Determining density for small mammal populations using a grid and assessment lines. *Acta Theriologica* 16 (8): 105-125.
- SMITH, M. H., GARDNER, R. H., GENTRY, G. B., KAUFMANN, D. W. & O'FARRELL, M. O. 1975: Density estimations of small mammal populations. In: Golley, F. B., Petruszewicz, K. & Ryszkowski, L. (eds.): Small mammals: their productivity and population dynamics pp. 25-53.
- SMITH, M. J., WHITE, A., LAMBIN, X., SHERRATT, J. A. & BEGON, M. 2006: Delayed density-dependent season length alone can lead to rodent population cycles. *American Naturalist* 167(5): 695-704.
- SOLONEN, T. 2001: Has owl prey availability deteriorated due to mild winters in southern Finland? *Linnut* 36(2): 6-7.
- SOLONEN, T. 2004: Are vole-eating owls affected by mild winters in southern Finland? *Ornis Fennica* 81: 65-74.
- SOLONEN, T. 2006: Overwinter population change of small mammals in Southern Finland. *Annales Zoologici Fennici* 43: 295-302.
- SONERUD, G. 1986: Effect of snow cover on seasonal changes in diet, habitat, and regional distribution of raptors that prey on small mammals in boreal zones of Fennoscandia. *Holarctic Ecology* 9: 33-47.
- SOULÉ, M. E. (ed.) 1986: Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer, Sunderland, Massachusetts 584 pp.
- SOULÉ, M. E. & WILCOX, B. A. 1980: Conservation Biology. An Evolutionary-Ecological Perspective. Sinauer, Sunderland, Massachusetts 395 pp.
- SOUTHWICK, C. H. 1955: The population dynamics of confined house mice supplied with unlimited food. *Ecology* 36: 212-225.
- SPELLERBERG, I. F. 1991: Monitoring ecological change. Cambridge University Press 410 pp.
- SPITZ, F. 1974: Démographie du Campagnol des champs *Microtus arvalis* en Vendée. *Ann. Zool. Ecol. Anim.* 6: 259-312.
- STANKO, M. 1992: Bionomics and ecology of *Apodemus agrarius* Pall. (Rodentia: Muridae) on east slovak lowlands. I. Breeding. *Biológia (Bratislava)* 47(2): 173-182.
- STEARNS, C. 1976: Life history tactics: a review of ideas. *Quarterly Review of Biology* 51: 3-47.
- STENSETH, N. C. 1980: Spatial heterogeneity and population stability: some evolutionary consequences. *Oikos* 35: 165-184.
- STENSETH, N. C. 1983: Causes and consequences of dispersal in small mammals. In SWINGLAND, I. & GREENWOOD, P. (eds.) The ecology of animal movement. Oxford University Press, Oxford pp. 63-101.
- STENSETH, N. C. 1988: The social fence hypothesis: a critique. *Oikos* 52: 169-177.
- STENSETH, N. C. 1999: Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world. *Oikos* 87: 427-461.
- STENSETH, N. C. & IMS, R. A. (eds.) 1993: The Biology of Lemmings. Academic Press London 683 pp.
- STENSETH, N. C., BJØRNSTAD, O. N. & FALCK, W. 1996a: Is spacing behaviour coupled with predation causing the microtine density cycle? A synthesis of current process-oriented and pattern-oriented studies. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 263: 1423-1435.
- STENSETH, N. C., BJØRNSTAD, O. N. & SAITOH, T. 1996b: A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 263: 1117-1126.

- STENSETH, N. C., SAITOH, T. & YOCCOZ, N. G. 1998a: Frontiers in population ecology of microtine rodents: a pluralistic approach to the study of population ecology. *Researches on Population Ecology* 40: 5-20.
- STENSETH, N. C., BJØRNSTAD, O. N. & SAITOH, T. 1998b: Seasonal forcing on the dynamics of *Clethrionomys rufocanus*: modelling geographic gradients in population dynamics. *Researches on Population Ecology* 40: 85-95.
- STENSETH, N. C., CHAN, K. S., TONG, H., BOONSTRA, R., BOUTIN, S., KREBS, C. J., POST E., O'DONOGHUE, M., YOCCOZ, N. G., FORCHHAMMER, M. C. & HURRELL, J. W. 1999: Common dynamic structure of Canada lynx populations within three climatic regions. *Science* 285: 1071-1073.
- STENSETH, N. C., VILJUGREIN, H., JEDRZEJEWSKI, W., MYSTERUD, A. & PUCEK, Z. 2002: population dynamics of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*: seasonal components of density dependence and density independence. *Acta Theriologica* 47(Suppl. 1): 39-67.
- SZÉP, T. 1999: Effects of age- and sex-biased dispersal on the estimation of survival rates of the Sand Martin *Riparia riparia* population in Hungary. *Bird Study* 46: 169-177.
- SZÉP, T. & MOLLER, A. P. 2002: Survival rate of adult barn swallows *Hirundo rustica* in relation to sexual selection and reproduction. *Ecology* 83(8): 2220-2228.
- TAMARIN, R. H. 1983: Animal population regulation through behavioral interactions. In: EISENBERG, J. F., KLEIMAN, D. G. (eds): Advances in the study of mammalian behavior. American Mammalogy Society Special Publication No. 7. pp. 698-720.
- TELFER, S., BENNETT, N., BOWN, K., CAVANAGH, R., CRESPI, L., HAZEL, S., JONES, T. & BEGON, N. 2002: The effect on cowpox virus on survival on natural rodent populations: increases and decreases. *Journal of Animal Ecology* 71: 558-568.
- TEW, T. E. & MACDONALD, D. W. 1993: The effects of harvest on arable wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Biological Conservation* 65: 279-283.
- TIEMEYER, P. & ULMER, G. 1991: MSLT: a program for the computation of multistate life tables. Center for Demography and Ecology, Working Paper 91-94., University of Wisconsin, Madison, USA. (<http://www.psc.isr.umich.edu/dis/data/demosoft.html>)
- TINBERGEN, J. M., VAN BALEN, J. H. & VAN ECK, H. M. 1985: Density dependent survival in an isolated Great Tit population: Kluijver's data reanalyzed. *Ardea* 73: 38-48.
- TÖLGYESI M. 1997: Kisemlős populációméret becslési eljárások két alkalmazott módszerének gyakorlati vizsgálata négy rágcsálófaj csapdázási adatai alapján. Szakdolgozat. JPTE TTK Pécs, 43 pp.
- TURCHIN, P. 1993: Chaos and stability in rodent population dynamics: evidence from nonlinear time-series analysis. *Oikos* 68: 167-171.
- TURCHIN, P. 1995: Population regulation: old arguments and a new synthesis. In: CAPPUCINO, N. & PRICE, P. (eds): Population dynamics. Academic Press, New York pp. 19-40.
- TURCHIN, P. 1999: Population regulation: a synthetic view. *Oikos* 84: 153-159.
- TURCHIN, P. & OSTFELD R. S. 1997: Effects of density and season on the population rate of change in the meadow vole. *Oikos* 78: 355-361.
- UNDERWOOD, A. J. 1986: The analysis of competition by field experiments. In: KIKKAWA, J. & ANDERSON, D. J. (eds.): Community ecology: pattern and process. Blackwells, Melbourne pp. 240-268.
- VAN APeldoorn, R. C., OOSTENBRINK, W. T., VAN WINDEN, A. & VAN DER ZEE, F. F. 1992: Effects of habitat fragmentation on the bank vole, *Clethrionomys glareolus*, in an agricultural landscape. *Oikos* 65: 265-274.
- VERBOOM, J. METZ, J. A. J. & MEELIS, E. 1993: Metapopulation models for impact assessment of fragmentation. In: VOS, C. E. & OPDAM, P. (eds.): Landscape ecology and stressed environment. Chapman and Hall, London pp. 172-191.
- VITTALA, J. 1977: Social organization in cyclic subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.). *Annales Zoologici Fennici* 14: 53-93.

- VIITALA, J. 1984: Stability of overwintering population of *Clethrionomys* and *Microtus* at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. In: MERRIT, J. F. (ed.): Winter ecology of small mammals. Carnegie Museum of Natural History Special publication 10, Pittsburgh pp. 109-112.
- VIITALA, J., HAKKARAINEN, H. & YLÖNEN, H. 1994: Different dispersal in *Clethrionomys* and *Microtus*. *Annales Zoologici Fennici* 31: 411-415.
- WASILEWSKI, W. 1960: Angaben zur Biologie und Morphologie der Kurzohrmaus, *Pitymys subterraneus* (de Sélys-Longchamps 1835). *Acta Theriologica* 4(12): 185-247.
- WEST, S. D. & DUBLIN, H. T. 1984: Behavioural strategies of small mammals under winter conditions: solitary or social? Special Publication *Carnegie Museum of Natural History* 10: 293-299.
- WHITE, G. C. 1983: Numerical estimation of survival rates from band-recovery and biotelemetry data. *Journal of Wildlife Management* 47(3): 716-728.
- 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, New Mexico 235 pp.
- WHITE, G. C. & BURNHAM, K. P. 1999: Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120-139.
- WILLIAMS, B. K., NICHOLS, J. D. & CONROY, M. J. 2002: Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego 817 pp.
- WÓJCIK, J. M. & WOLK, K. 1985: The daily activity rhythm of two competitive rodents: *C. glareolus* and *A. flavicollis*. *Acta theriologica* 30: 241-258.
- WOLFF, J. O. 1985: Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production of acorns. *Journal of Mammalogy* 77: 850-856.
- WOLFF, J. O. 1993: Does the „Chitty effect” occur in *Peromyscus*? *Journal of Mammalogy* 74(4): 846-851.
- WOLFF, J. O. 1996a: Coexistence of white-footed mice and deer mice may be mediated by fluctuating environmental conditions. *Oecologia* 108: 529-533.
- WOLFF, J. O. 1996b: Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production of acorns. *Journal of Mammalogy* 77: 850-856.
- WOLFF, J. O. 1997: Population regulation in mammals: an evolutionary perspective. *Journal of Animal Ecology* 66: 1-13.
- YLÖNEN, H. 1994: Vole cycles and antipredatory behavior. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 426-430.
- YLÖNEN, H. & VIITALA, J. 1985: Social organization of enclosed winter population of the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Annales Zoologici Fennici* 22: 353-358.
- YLÖNEN, H. & VIITALA, J. 1985: Social organization of enclosed winter population of the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Annales Zoologica Fennici* 22: 353-358.
- YLÖNEN, H. & VIITALA, J. 1987: Social organization and habitat use of introduced populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund) in central Finland. *Zoological Säugetierkd* 52: 354-363.
- YLÖNEN, H. & VIITALA, J. 1991: Social over-wintering and food distribution in the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Holarctic Ecology* 14: 131-137.
- YLÖNEN, H., JEDRZEJEWSKA, B., JEDRZEJEWSKI, W. & HEIKKILÄ, J. 1992: Antipredatory behavior of *Clethrionomys* voles. ‘David and Goliath’ arms race. *Annales Zoologici Fennici* 29: 207-216.
- YOCCOZ, N. G., ERIKSTAD, K. E., BUSTNES, J. O., HANSEN, S. A. & TVERAA, T. 2002: Costs of reproduction in common eiders (*Somateria mollissima*): An assessment of relationships between reproductive effort and future survival and reproduction based on observational and experimental studies. *Journal of Applied Statistics* 29: 57-64.
- ZAR, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice - Hall International, Inc. 662 pp.
- ZEJDA, J. 1962: Winter breeding in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. *Zoology Listy* 11: 309-22.

- ZEMANEK, M. 1972: Food and feeding habits of rodents in a deciduous forest. *Acta Theriologica* 17: 315-325.
- ZIMOVA, I. 1987: Biology of reproduction and postnatal development of the pine vole, *Pitymys subterraneus* (Mammalia, Rodentia) under laboratory conditions. *Acta Universitatis Carolinae Biologica* 1985(5/6): 367-417.

11. Függelék

10. táblázat: A sárganyakú erdeiegér 1997-es fogástörténeti adatainak összesítése az elsődleges mintavételi periódusokra a Leslie-módszer B-tábla formátumában (LESLIE 1952)

Csapdázási periódus (hónap)	Elsődleges csapdázási periódus									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 (február)	-	11	3	0	0	0	0	1	0	0
2 (március)		-	7	3	1	1	0	0	0	0
3 (április)			-	10	0	0	0	0	0	2
4 (május)				-	21	0	2	0	1	0
5 (június)					-	24	7	3	0	0
6 (július)						-	15	0	1	0
7 (augusztus)							-	28	5	1
8 (szeptember)								-	41	2
9 (október)									-	28
10 (november)										-
Jelölt állatok száma	0	11	10	13	22	25	24	32	48	33
Jelöletlen állatok száma	18	11	16	44	45	14	61	78	10	11
Fogások teljes száma	18	22	26	57	67	39	85	110	58	44
Elengedett állatok száma	18	21	26	56	66	39	85	106	53	43

11. táblázat: A erdei pocok 1997-es fogástörténeti adatainak összesítése az elsődleges mintavételi periódusokra a Leslie-módszer B-tábla formátumában (LESLIE 1952)

Csapdázási periódus (hónap)	Elsődleges csapdázási periódus									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 (február)	-	21	4	0	0	0	0	0	0	0
2 (március)		-	17	3	3	1	0	0	0	2
3 (április)			-	15	1	1	0	0	1	0
4 (május)				-	20	3	0	0	0	1
5 (június)					-	39	1	0	2	0
6 (július)						-	35	1	5	1
7 (augusztus)							-	23	12	4
8 (szeptember)								-	22	5
9 (október)									-	37
10 (november)										-
Jelölt állatok száma	0	21	21	18	24	44	36	24	42	50
Jelöletlen állatok száma	39	20	5	24	47	37	37	17	49	23
Fogások teljes száma	39	41	26	42	71	81	73	41	91	73
Elengedett állatok száma	36	40	22	40	71	81	73	35	76	70

12. táblázat: A pirók erdeiegér 1997-es fogástörténeti adatainak összesítése az elsődleges mintavételi periódusokra a Leslie-módszer B-tábla formátumában (LESLIE 1952).

Csapdázási periódus (hónap)	Elsődleges csapdázási periódus									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 (február)	-	19	0	0	0	0	0	0	0	0
2 (március)		-	7	1	0	0	0	0	2	1
3 (április)			-	9	0	0	0	0	0	0
4 (május)				-	6	0	0	0	1	1
5 (június)					-	1	0	0	2	0
6 (július)						-	8	0	0	0
7 (augusztus)							-	12	1	1
8 (szeptember)								-	30	0
9 (október)									-	15
10 (november)										-
Jelölt állatok száma	0	19	7	10	6	1	8	12	36	18
Jelöletlen állatok száma	24	10	9	4	15	24	25	101	47	10
Fogások teljes száma	24	29	16	14	21	25	33	113	83	28
Elengedett állatok száma	24	29	16	13	21	25	33	94	73	28

13. táblázat: A JOLLY program homogenitás (GOF) és modellek közötti tesztje a sárganyakú erdeiegér esetében, 1997-ben

Modell	Homogenitás (GOF) teszt			Modellek	A modellek közötti teszt		
	χ^2	df	<i>P</i>		χ^2	df	<i>P</i>
A	40.65	13	<0.001	A vs. B	23.0603	7	0.0017
B	63.71	20	<0.001	A vs. D	29.6894	15	0.0131
D	70.34	28	<0.001	B vs. D	8.1216	8	0.4217

14. táblázat: A JOLLY program homogenitás (GOF) és modellek közötti tesztje a pírók erdeiegér esetében, 1997-ben

Modell	Homogenitás (GOF) teszt			Modellek	A modellek közötti teszt		
	χ^2	df	<i>P</i>		χ^2	df	<i>P</i>
A	49.43	7	<0.001	A vs. B	13.4712	5	0.0193
B	62.89	12	<0.001	A vs. D	50.3027	13	<0.001
D	99.73	20	<0.001	B vs. D	39.8964	6	<0.001

15. táblázat: A JOLLY program homogenitás (GOF) és modellek közötti tesztje a erdei pocok esetében, 1997-ben

Modell	Homogenitás (GOF) teszt			Modellek	A modellek közötti teszt		
	χ^2	df	<i>P</i>		χ^2	df	<i>P</i>
A	53.66	17	<0.001	A vs. B	11.5152	7	0.1177
B	65.18	24	<0.001				

25. táblázat: A CJS alap és az abiotikus (időjárási) tényezők hatását feltételező modellek paraméterei a vöröshátú erdei pocok (*C. glareolus*) téli túlélésének modellezésében (1994-2001 között kapott tavaszi és őszi fogásadatok alapján)

Modell	AICc	$\Delta AICc$	Paraméter	Deviancia
$\Phi_{(tc_{h\ddot{o}m.+h\ddot{o}})}, P(t)$	498.429	0.00	4	0.000
$\Phi_{(tc_{h\ddot{o}m.+csap.+h\ddot{o}})}, P(t)$	501.339	2.91	6	0.000
$\Phi_{(tc_{h\ddot{o}m})}, P(t)$	502.448	4.02	5	0.000
$\Phi_{(t)}, P(.)$	504.080	5.65	8	0.000
$\Phi_{(tc_{h\ddot{o}m.+csap})}, P(t)$	505.551	7.12	7	0.000
$\Phi_{(t)}, P(t)$	514.418	15.99	13	0.000
$\Phi_{(tc_{h\ddot{o}})}, P(t)$	517.919	19.49	5	15.255
$\Phi_{(tc_{csap})}, P(t)$	520.162	21.73	6	15.461
$\Phi_{(tc_{csap.+h\ddot{o}})}, P(t)$	521.885	23.46	7	15.141
$\Phi_{(.)}, P(t)$	525.127	26.7	8	16.334
$\Phi_{(.)}, P(.)$	542.858	44.43	2	46.22

 Φ : túlélési ráta p : visszafogási ráta t : a becsült paraméter időben változó $(.)$: nincs időfüggés c : korlátozó (constraint) paraméter $h\ddot{o}m$: téli átlagos hőmérséklet hatása $csap$: téli átlagos csapadékmennyiség hatása $h\ddot{o}$: téli átlagos hó vastagság hatása26. táblázat: A CJS alap és a biotikus tényezők hatását feltételező modellek paraméterei a vöröshátú erdei pocok (*C. glareolus*) téli túlélésének modellezésében (1994-2001 között kapott tavaszi és őszi fogásadatok alapján)

Modell	AICc	$\Delta AICc$	Paraméter	Deviancia
$\Phi_{(t)}, P(.)$	504.080	5.65	8	0.000
$\Phi_{(tc_{t\ddot{o}meg+G\%})}, P(t)$	507.455	9.03	7	0.711
$\Phi_{(tc_{t\ddot{o}meg+L\%})}, P(t)$	509.239	10.81	9	0.000
$\Phi_{(tc_{t\ddot{o}meg})}, P(t)$	510.325	11.90	6	5.624
$\Phi_{(tc_{L\%})}, P(t)$	511.555	13.13	6	6.854
$\Phi_{(tc_{t\ddot{o}meg+G\%+L\%})}, P(t)$	514.065	15.64	10	1.156
$\Phi_{(t)}, P(t)$	514.418	15.99	13	0.000
$\Phi_{(tc_{G\%})}, P(t)$	515.998	17.57	5	13.334
$\Phi_{(.)}, P(t)$	525.127	26.7	8	16.334
$\Phi_{(.)}, P(.)$	542.858	44.43	2	46.22

 Φ : túlélési ráta p : visszafogási ráta t : a becsült paraméter időben változó $(.)$: nincs időfüggés c : korlátozó (constraint) paraméter $h\ddot{o}m$: téli átlagos hőmérséklet hatása $csap$: téli átlagos csapadékmennyiség hatása $h\ddot{o}$: téli átlagos hó vastagság hatása

27. táblázat: A CJS alap és az abiotikus (időjárási) tényezők hatását feltételező modellek paraméterei a vöröshátú erdei pocok (*C. glareolus*) téli túlélésének modellezésében (csak az egymást követő években megfogott egyedek fogástörténet alapján – 1994-2001)

Modell	AICc	$\Delta AICc$	Paraméter	Deviancia
$\Phi_{(tc_{h\acute{o}m.+h\acute{o}})}, P(t)$	159.72	0.00	4	151.442
$\Phi_{(tc_{h\acute{o}m})}, P(t)$	160.327	0.60	4	152.044
$\Phi_{(tc_{h\acute{o}m.+csap.+h\acute{o}})}, P(t)$	160.387	0.66	6	147.783
$\Phi_{(tc_{h\acute{o}m.+csap})}, P(t)$	160.679	0.95	6	148.075
$\Phi_{(t)}, P(.)$	163.354	3.63	8	146.303
$\Phi_{(t)}, P(t)$	175.061	15.33	13	146.303
$\Phi_{(tc_{csap.+h\acute{o}})}, P(t)$	184.535	24.81	5	174.106
$\Phi_{(tc_{h\acute{o}})}, P(t)$	190.207	30.48	4	181.924
$\Phi_{(tc_{csap})}, P_t$	192.979	33.25	4	184.696
$\Phi_{(.)}, P(.)$	201.080	41.35	2	196.996
$\Phi_{(.)}, P(t)$	201.935	42.21	8	184.884

Φ : túlélési ráta

p : visszafogási ráta

t : a becsült paraméter időben változó

(.): nincs időfüggés

c : korlátozó (constraint) paraméter

$h\acute{o}m$: téli átlagos hőmérséklet hatása

$csap$: téli átlagos csapadékmennyiség hatása

$h\acute{o}$: téli átlagos hó vastagság hatása

28. táblázat: A CJS alap és a biotikus tényezők hatását feltételező modellek paraméterei a vöröshátú erdei pocok (*C. glareolus*) téli túlélésének modellezésében (csak az egymást követő években megfogott egyedek fogástörténet alapján – 1994-2001)

Modell	AICc	$\Delta AICc$	Paraméter	Deviancia
$\Phi_{(t)}, P(.)$	163.354	3.63	8	146.303
$\Phi_{(tc_{G\%+L\%})}, P(t)$	167.728	8.00	8	150.677
$\Phi_{(tc_{L\%})}, P(t)$	173.962	14.24	8	156.911
$\Phi_{(t)}, P(t)$	175.061	15.33	13	146.303
$\Phi_{(tc_{t\acute{o}meg+G\%})}, P(t)$	176.077	16.35	8	159.025
$\Phi_{(tc_{t\acute{o}meg})}, P(t)$	179.995	20.27	7	165.184
$\Phi_{(tc_{t\acute{o}meg+G\%+L\%})}, P(t)$	180.432	20.71	10	158.802
$\Phi_{(tc_{t\acute{o}meg+L\%})}, P(t)$	182.836	23.11	9	163.513
$\Phi_{(tc_{G\%})}, P(t)$	195.533	35.81	6	182.929
$\Phi_{(.)}, P(t)$	201.080	41.35	2	196.996
$\Phi_{(.)}, P(.)$	201.935	42.21	8	184.884

Φ : túlélési ráta

p : visszafogási ráta

t : a becsült paraméter időben változó

(.): nincs időfüggés

c : korlátozó (constraint) paraméter

$h\acute{o}m$: téli átlagos hőmérséklet hatása

$csap$: téli átlagos csapadékmennyiség hatása

$h\acute{o}$: téli átlagos hó vastagság hatása

30. táblázat: A pirok erdeiegér (*A. agrarius*) populáció túlélés és gyarapodás becslése során lefuttatott Pradel modellek paraméterei az újraerdősödő mintaterületen (Lankóci-erdő 1997 – HU)

Modell	AICc	$\Delta AICc$	Paraméter	Deviancia
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	561.189	0.00	5	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	565.204	4.02	7	0.000
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	566.087	4.90	7	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	566.419	5.23	8	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	566.419	5.23	8	0.000
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	566.487	5.3	6	0.000
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	597.611	36.42	3	18.568
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	599.012	37.82	5	15.765

 Φ : túlélési ráta p : visszafogási ráta f : gyarapodási ráta t : a becsült paraméter időben változó

(.): nincs időfüggés

31. táblázat: A sárganyakú erdeiegér (*A. flavicollis*) populáció túlélés és gyarapodás becslése során lefuttatott Pradel modellek paraméterei a védett égerligetben (Lankóci-erdő 1997 – HU)

Modell	AICc	$\Delta AICc$	Paraméter	Deviancia
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	229.107	0.00	3	8.158
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	232.606	3.50	5	7.044
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	233.399	4.29	5	7.838
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	234.836	5.73	6	6.850
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	236.961	7.85	7	6.469
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	237.534	8.43	7	7.041
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	238.869	9.76	8	5.781
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	239.252	10.14	8	6.163

 Φ : túlélési ráta p : visszafogási ráta f : gyarapodási ráta t : a becsült paraméter időben változó

(.): nincs időfüggés

32. táblázat: A sárganyakú erdeiegér (*A. flavicollis*) populáció túlélés és gyarapodás becslése során lefuttatott Pradel modellek paraméterei az erdészeti kezelés alatt álló mintaterületen (Répási-erdő 1997 – CRO)

Modell	AICc	$\Delta AICc$	Paraméter	Deviancia
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	842.275	0.00	3	0.799
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	845.821	3.55	3	4.346
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	846.421	4.15	5	0.788
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	848.793	6.52	5	3.160
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	848.963	6.69	6	1.224
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	850.522	8.25	7	0.658
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	852.513	10.24	8	0.507
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	852.825	10.55	8	0.819

 Φ : túlélési ráta p : visszafogási ráta f : gyarapodási ráta t : a becsült paraméter időben változó

(.): nincs időfüggés

33. táblázat: Az erdei pocok (*C. glareolus*) populáció túlélés és gyarapodás becslése során lefuttatott Pradel modellek paraméterei a védett égerligetben (Lankóci-erdő 1997 – HU)

Modell	AICc	$\Delta AICc$	Paraméter	Deviancia
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	1329.688	0.00	7	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	1330.435	0.75	8	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	1333.803	4.11	8	0.000
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	1334.075	4.39	6	0.000
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	1334.579	4.89	4	3.870
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	1334.804	5.12	6	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	1362.515	32.83	5	29.756
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	1364.524	34.84	3	35.854

 Φ : túlélési ráta p : visszafogási ráta f : gyarapodási ráta t : a becsült paraméter időben változó

(.): nincs időfüggés

34. táblázat: Az erdei pocok (*C. glareolus*) populáció túlélés és gyarapodás becslése során lefuttatott Pradel modellek paraméterei az újraerdősödő mintaterületen (Lankóci-erdő 1997 – HU)

Modell	AICc	$\Delta AICc$	Paraméter	Deviancia
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	1043.702	0.00	5	0.000
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	1046.717	3.02	7	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	1047.747	4.05	7	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	1048.553	4.85	8	0.000
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	1048.564	4.86	6	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	1049.381	5.68	8	0.000
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	1065.901	22.20	3	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	1069.249	25.55	5	0.000

 Φ : túlélési ráta p : visszafogási ráta f : gyarapodási ráta t : a becsült paraméter időben változó

(.): nincs időfüggés

35. táblázat: Az erdei pocok (*C. glareolus*) populáció túlélés és gyarapodás becslése során lefuttatott Pradel modellek paraméterei az erdészeti kezelés alatt álló mintaterületen (Répási-erdő 1997 – CRO)

Modell	AICc	$\Delta AICc$	Paraméter	Deviancia
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	763.070	0.00	6	0.000
$\Phi_{(.)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	764.511	1.44	7	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(t)}$	766.435	3.36	8	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(t)}, f_{(.)}$	767.127	4.06	8	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	780.196	17.13	7	0.000
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(t)}$	786.554	23.48	4	0.000
$\Phi_{(t)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	788.288	25.22	5	0.000
$\Phi_{(.)}, p_{(.)}, f_{(.)}$	806.260	43.19	3	0.000

 Φ : túlélési ráta p : visszafogási ráta f : gyarapodási ráta t : a becsült paraméter időben változó

(.): nincs időfüggés

39. táblázat: A földi pocok (*M. subterraneus*) élőhelyek közötti túlélés vizsgálatánál figyelembe vett multi-state modellek paraméterei 2002-ben

Modell	AICc	Δ AICc	Paraméter	Deviancia
$\Phi_{(gt)}, P_{(g)}, \Psi_{(gc \text{ távolság})}$	135.154	0.00	10	25.010
$\Phi_{(gtc \text{ minőség (B+C)}), P_{(gt)}, \Psi_{(gt)}}$	136.709	1.55	9	29.192
$\Phi_{(t)}, P_{(t)}, \Psi_{(gt)}$	136.760	1.61	5	39.029
$\Phi_{(gtc \text{ minőség (B+C)}), P_{(gt)}, \Psi_{(gtc \text{ távolság})}}$	137.849	2.69	10	27.705
$\Phi_{(gt)}, P_{(gt)}, \Psi_{(gt)}$	139.334	4.18	11	26.485
$\Phi_{(t)}, P_{(t)}, \Psi_{(gt) \text{ (egy irány)}}$	141.619	6.47	5	43.889
$\Phi_{(g)}, P_{(g)}, \Psi_{(g)}$	147.641	12.49	5	49.911
$\Phi_{(gc \text{ minőség (B)}), P_{(g)}, \Psi_{(g)}}$	149.512	14.36	6	49.437
$\Phi_{(gtc \text{ minőség (C)}), P_{(gt)}, \Psi_{(gt)}}$	151.000	15.85	12	35.365
$\Phi_{(gtc \text{ minőség (A+B+C)}), P_{(gt)}, \Psi_{(gt)}}$	153.730	18.58	13	35.222
$\Phi_{(gtc \text{ minőség (B)}), P_{(gt)}, \Psi_{(gt)}}$	153.873	18.72	13	35.365
$\Phi_{(gtc \text{ minőség (A)}), P_{(gt)}, \Psi_{(gt)}}$	153.964	18.81	13	35.465
$\Phi_{(gtc \text{ minőség (A+B)}), P_{(gt)}, \Psi_{(gt)}}$	154.035	18.88	13	35.526
$\Phi_{(gt)}, P_{(gt)}, \Psi_{(gt) \text{ (egy irány)}}$	167.668	32.51	15	43.140

Φ : túlélési ráta
 p : visszafogási ráta
 Ψ : mozgási valószínűség
 g : a paraméterek különbözősége a „rétegek” vagy „helyek” között
 t : a becsült paraméter időben változó

c : korlátozó (constraint) paraméter
egy irány: a mintahelyek közötti oda-vissza mozgás valószínűsége azonos
minőség A, B, C: az élőhelyek minőségének hatása
távolság: a kvadrátok távolságának hatása

43. táblázat: A földi pocok (*M. subterraneus*) mikro-élőhely foltok közötti túlélés vizsgálatánál figyelembe vett multi-state modellek paraméterei 2002-ben

Modell	AICc	Δ AICc	Paraméter	Deviancia
$\Phi_{(g)}, P_{(g)}, \Psi_{(g)}$	93.853	0.00	5	30.498
$\Phi_{(gc \text{ minőség (G+E)}), P_{(g)}, \Psi_{(g)}}$	93.853	0.00	5	30.498
$\Phi_{(gc \text{ minőség (S)}), P_{(g)}, \Psi_{(g)}}$	93.853	0.00	5	30.498
$\Phi_{(g)}, P_{(gc \text{ méret})}, \Psi_{(g)}$	95.556	1.70	6	29.445
$\Phi_{(.)}, P_{(g)}, \Psi_{(g)}$	95.860	2.01	5	32.505
$\Phi_{(gc \text{ minőség (G+E+S)}), P_{(g)}, \Psi_{(g)}}$	95.860	2.01	5	32.505
$\Phi_{(gc \text{ minőség (E)}), P_{(g)}, \Psi_{(g)}}$	97.053	3.20	6	30.942
$\Phi_{(gc \text{ minőség (E+S)}), P_{(g)}, \Psi_{(g)}}$	97.767	3.91	6	31.655
$\Phi_{(gc \text{ minőség (G+S)}), P_{(g)}, \Psi_{(g)}}$	99.977	6.12	7	30.942
$\Phi_{(gc \text{ minőség (G)}), P_{(g)}, \Psi_{(g)}}$	100.690	6.84	7	31.655
$\Phi_{(t)}, P_{(t)}, \Psi_{(t)}$	102.728	8.88	7	33.693
$\Phi_{(gt)}, P_{(gt)}, \Psi_{(gt) \text{ (egy irány)}}$	111.047	17.19	12	24.263
$\Phi_{(gt)}, P_{(gt)}, \Psi_{(gt)}$	116.464	22.61	14	20.669

Φ : túlélési ráta
 p : visszafogási ráta
 Ψ : mozgási valószínűség
 g : a paraméterek különbözősége a „rétegek” vagy „helyek” között
 t : a becsült paraméter időben változó

c : korlátozó (constraint) paraméter
egy irány: a mintahelyek közötti oda-vissza mozgás valószínűsége azonos
minőség A, B, C: az élőhelyek minőségének hatása
távolság: a kvadrátok távolságának hatása