

XXXI. OTDK Biológia Szekció

A vörös róka (*Vulpes vulpes*) opportunista predációs viselkedésének hatása a kisemlősök csapdázási eredményeire

Készítették: Somogyi Balázs, Hárságyi Dorottya, Morvai Anita
Biológus BSc III.

Témavezető: Dr. Horváth Győző
egyetemi adjunktus



PTE TTK Állatökológia Tanszék

- Pécs, 2013 -

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés.....	3
2. Témafelvetés, irodalmi áttekintés	4
3. Célkitűzések	7
4. Anyag és módszer	8
4.1 Mintavételi területek, az alkalmazott kvadrátok elhelyezkedése	8
4.2 Csapdázási metodika	10
4.3 Adatfeldolgozás módszerei	10
4.3.1 Alap és származtatott adatok statisztikája	10
4.3.2 A vörös róka predációs hatásának értékelése	11
5. Eredmények	16
5.1 A vörös róka predációs aktivitásának tér-időbeli mintázata	16
5.2 A csapdapredáció hatása a domináns kisméltós fajok fogási paramétereire	24
6. Diskusszió.....	31
7. Összefoglalás	34
Köszönetnyilvánítás	35
Irodalom	36
Függelék	42

1. Bevezetés

A populációk demográfiai fluktuációjának, a ciklikusságának, a gradációs periódusok kialakulásának vizsgálatában már közel 100 éve fontos, meghatározó objektumok a kisemlősök. A populációk demográfiai változásának értelmezése, a népesség változásának matematikai elemzése a korai 20. századi (ELTON 1924, ELTON & NICHOLSON 1942) tanulmányokon keresztül, melyek a populációk demográfiai ciklusaira fókuszáltak, még a 21. század elején is az egyik legfrekvenciáltabb kérdésköre a populációbiológiának. A napjainkban is zajló kutatások már hosszú távú adatok idősor-elemzésével a demográfiai ingadozásokat előidéző összetevők matematikai leírását, a trendek és ciklusok tulajdonságait vizsgálják (pl. TURCHIN 1993, HÖRNFELDT 1994, 2004; SAUCY 1994, BJØRNSTAD *et al.* 1995, STENSETH *et al.* 1996a, 1998a; FRAMSTAD *ET AL.* 1997, LIMA *et al.* 2006). A „kisemlősök” fogalma számos, eltérő ökológiai igényű fajt foglal magába, így ezek arányai, illetve arányaik egymáshoz viszonyított változásai megbízhatóan indikálják élőhelyük változásait. Életmenet stratégiájuk (rövid generációs idő, nagy szaporodási potenciál, gyors kolonizációs képesség) miatt intenzíven reagálnak a változásokra, ezért kiemelkedően alkalmasak a természetben bekövetkező spontán; és a zavarások, emberi beavatkozások hatására bekövetkező változások indikációjára. A kisemlősök a táplálékhálózatok anyag-, és energiaforgalmában jelentős szerepet töltenek be. Számos védett, fokozottan védett kulcs és esernyő fajnak meghatározó jelentőségű zsákmányállatai, így kiemelkedő a táplálékhálózatokban betöltött jelentőségük; abundancia viszonyuk változásának ismerete felhasználható a trofikus struktúrák jellemzéséhez, illetve a guild-szintű elemzésekhez. Másrészt a kisemlősök között is található védett, fokozottan védett, sőt a habitat direktíva listákon (Natura 2000) is szereplő faj, melyek elterjedésére és tömegességére vonatkozó, akár közvetlen csapdázással, akár közvetett módon bagolyköpetekből nyert adatokból szerzett ismeretek gyakorisági viszonyaikról, természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú.

A Kőszegi-forrás Erdőrezervátum területén 2006 óta folyik a kisemlősök elevenfogó csapdázáson alapuló monitorozása, melynek alapvető célja különböző erdőképkorosztályokban és a vegetáció szerkezetben markánsan különböző erdőfoltokban megtalálható kisemlős összetétel feltérképezése, a domináns fajok demográfiai mintázatának és élőhely használatának elemzése. Ebben a munkában a PTE TTK Állatökológiai Tanszékének diákköri hallgatójaként az utóbbi két évben veszünk részt, amely során az erdőrezervátum területén nagyobb csapdázási ráfordítással 10-13 mintakvadrát

alkalmazásával monitoroztuk a kisemlősöket. Ebben a két évben a vizsgált erdőrezervátumi területen a vörös róka, *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) predációs hatása jelentős mértékű zavaró hatásként jelentkezett az elevenfogó csapdázások során. Jelen dolgozatban azt vizsgáltuk, hogy a fogás-visszafogás paraméterek tükrében a vörös róka folyamatos zavaró hatása mennyiben változtatja meg a kisemlősök és ezen belül a domináns fajok fogási sikerét és populációdinamikai értékelhetőségét.

2. Témafelvetés, irodalmi áttekintés

A legtöbb kutyaféle (*Canidae*), mint a farkasok és a rókák jelentős ökológiai plaszticitással rendelkeznek, amely a különböző minőségű és mennyiségű forrásokkal rendelkező élőhelyek vonatkozásában a táplálék-összetétel variabilitásában, a térbeli szerveződésben és a szociális interakciókban is megnyilvánul (MECH 1970, BEKOFF & WELLS 1980, GITTLEMAN & HARVEY 1982, LAUNDRE & KELLER 1984, KRUUK & MACDONALD 1985, MILLS & KNOWLTON 1991, GITTLEMAN 1993, OKARMA 1995, GOSZCZYNSKI 2002). A leggyakrabban tanulmányozott kutya-féle a vörös róka. Állatokkal és növényekkel is táplálkozik, de táplálkozási stratégiájában a dögevés is jellemző alternatíva, ezáltal egész elterjedési területén opportunista ragadozónak tekintik (LLOYD 1980, SEQUEIRA 1980). Azonban sajátos körülmények között, mint például amikor egy adott táplálékforrás (zsákmányállat típus pl.: nyulak, pockok) stabilan jelen van, a vörös róka specialista predátorként csak egy prédefajt zsákmányol (VON SCHANTZ 1980, GOSZCZYŃSKI 1986).

A vörös róka táplálkozás-biológiájáról számos tanulmány bizonyította, hogy generalista ragadozó, főleg olyan zsákmányt fogyaszt, amely nagy sűrűségben van jelen és könnyen elérhető. Leggyakrabban kisemlősöket fogyaszt, de dögöket, madarakat és más emlősöket is elejt, ha az adott területen a pocokfélék alacsony sűrűségben vannak jelen (GOSZCZYŃSKI 1974, PAPAGEORGIOU *et al.* 1988, JĘDRZEJEWSKI & JĘDRZEJEWSKA 1992, DELL'ARTE *et al.* 2007). A vörös róka opportunista táplálkozási szokásait és zsákmány-összetételét számos faktor befolyásolja. Fontos tényező az élőhely típusa, ami a zsákmány állatok elérhetőségén keresztül erősen befolyásolhatja ennek a predátornak a táplálkozását, illetve hasonlóan válaszol a préda állatok szezonális különbségeire, amely visszatükröződik táplálék-összetételében, ami jelzi opportunista ragadozó viselkedését (GOSZCZYŃSKI 1986, JĘDRZEJEWSKI & JĘDRZEJEWSKA 1992, BALTRUNAITE 2001, BALTRUNAITE 2002).

A ragadozó emlősök táplálkozási kapcsolatainak és táplálék-összetételének ismeretéhez a Magyarországon végzett kutatások is jelentős mértékben hozzájárultak (Lanszki

2002, 2012). Az arany sakál, szürke farkas, eurázsiai borz, vidra, nyest, nyuszt mellett a vörös róka volt az egyik legfontosabb célfaja ezeknek a kutatásoknak. A vörös róka táplálkozási sajátosságaira vonatkozó adatok elsősorban mezőgazdasági művelés alatt álló területekről és erdei környezetben gyűjtött hullaték minták feldolgozásából származik. A Dél-dunántúli mezőgazdasági területeken vizsgált vörös róka táplálék-összetételében mind a négy évszakban a kismamák fordultak elő legnagyobb mennyiségben (30-94 %), de szezonális különbségek is mutatkoztak. A legkevesebb kismamát nyáron, legtöbbet ősszel és télen fogyasztott. A zsákmányfajok közül legjelentősebb a mezei pocok (*Microtus arvalis*) volt, de emellett az erdei pocok (*Myodes galeorus*) és erdei egér fajok (*Apodemus spp.*) is fontos szerepet töltek be a róka táplálkozásában. Étrendjében nyáron előfordultak pelefélek, ősszel mókus is. A hazai kutatások is alá támasztották a vörös róka alternatív táplálékfogyasztásában jellemző dögevést (szarvas, vaddisznó), ami a táplálékszegény téli hónapokban volt számottevőbb. A vizsgálatok rámutattak arra, hogy a települések közelségének függvényében változik a háziállat-fogyasztásának mennyisége. Leggyakrabban baromfiféléket, de vágási maradékot és valószínűleg elpusztult kutya és házi macska egyedeket is fogyasztott. Tápláléka között a madarak is előfordulnak, leginkább kistestű énekesmadarak és fán. Tavasszal és nyáron gerinctelenek fogyasztása is gyakori. A vörös róka táplálék-összetételében erdei környezetben is a kismamák előfordulása a leggyakoribb. A fogyasztott fajok közül legfontosabb az erdei pocok volt, emellett jelentős arányban szerepeltek a mezei pocok és az erdei egér fajok is. Az erdei egér fajok fogyasztása télen volt magasabb. A róka másodlagosan fontos táplálékát a növények jelentik, amelyekből télen és tavasszal kevesebbet, míg nyáron és ősszel kétszer annyit fogyaszt. Leggyakoribb növényi táplálék télen és tavasszal a kukorica, nyáron cseresznye, ősszel a kökény és a szőlő volt (LANSZKI 2002, 2012).

A kismamák demográfiai mintázatának elemzésében a legelterjedtebb mintavételi módszer az elevenfogó csapdázás, ahol a különböző típusú csapdák élve fogják be az állatokat, majd a befogott állatok jelölésével és visszafogási sikere alapján az adatok felhasználhatók különböző demográfiai paraméterek becsléséhez, vagy a populációdinamika különböző abundancia index alapján értékelhetők. A fogás-visszafogás módszer sikerét több tényező határozza meg, mint a csapdák típusa, a csapdaháló konfigurációja (kvadrát, vonal (line) transzekt, trapping web), mintavételi ráfordítás, a csali minősége, a holdfázis és az időjárás változása (SMITH *et al.* 1975). Az élvefogó doboz- vagy ládacsapdáknak számos változatát használják, és folyamatosan vizsgálták, illetve tesztelték a különféle célokra való alkalmasságukat (pl. HANSSON 1967, DALBY & STRANEY 1976, GURNELL & FLOWERDEW 1990, SLADE *et al.* 1993, O'FARREL *et al.* 1994, NICOLAS & COLYN 2006, BELANT &

WINDELS 2007). A csapdatípusok összehasonlítása, használatuk értékelése mellett vizsgálták a csali és álcázás (BATHE 1983), valamint a csapda szagának jelentőségét (BOONSTRA & KREBS 1976), amely különösen szaporodási időszakban kifejezett, tehát a csapdák tisztasága, szaga befolyásolja a fogási adatokat (GURNELL & LITTLE 1992). A megfelelő csalétek használata szignifikánsan befolyásolhatja a célfaj elfogásának valószínűségét. Jóllehet a csapdázásos adatgyűjtés alapvető módszertana meglehetősen régóta és alaposan tisztázott, még e tekintetben is léteznek alapvetően ellentétes elgondolások. Így például a gyakorlatban az eleven fogásos kisemlős csapdázást alkalmazó kutatók egy része (pl. BEASLEY & GETZ 1986, SMAL & FAIRLY 1982, YLÖNEN & VIITALA 1985) által alkalmazott „előcsalizás” mások szerint befolyásolhatja a szociális szerveződést és a populációdinamikát, tehát hatással van a különböző abundancia paraméterek becslésére, éppen ezért ilyen természetű vizsgálatok során nem célszerű alkalmazni (pl. SMITH *et al.* 1975, GURNELL 1980). A fentebb említett és az általunk is használt dobozcsapdák különböző elsütő szerkezetek alapján hozhatók működésbe, amelyek precizitása, a szerkezet jó működése befolyásolja a csapdázások fogási sikerét. Ezek a szerkezetek meghibásodnak, amit az időjárás és különböző egyéb zavarások is előidéznek. A csapdák működésére vonatkozóan további tényezőként kell kiemelnünk a csapdázásokat végző személyek mintavételi precizitását is, amely a csapdák lerakásának és élesre állításának minél nagyobb pontosságát kívánja meg.

Ugyanakkor el kell különítenünk a biotikus faktorokat, mint a populációkon belüli egyedi különbségeket, a denzitásfüggő hatásokat, mint az intraspecifikus, fajon belüli versengés, valamint az együttélő fajok kölcsönös egymásra hatását, mint az interspecifikus interakciók meghatározó jelentőségét. Ezek közé sorolható a ragadozók predációs hatása, a kisemlősök esetében is széles körben kutatott ragadozó-zsákmány kölcsönhatás. A csapdázásokon alapuló terepi mintavételezések során fontos tényezőként kell figyelembe venni a területen élő szárazföldi ragadozók potenciális zavaró hatását, amennyiben a csapdázásnál alkalmazott csali és a befogott állatok szaga vonzza a ragadozókat és a predációs nyomás a csapdába befogott kisemlősök ragadozásában, illetve ezen állatok eltávolításában nyilvánul meg.

A Kőszegi-forrás Erdőrezervátum területén eddigi minden tapasztalatunkat felülmúlva, a vörös róka (*Vulpes vulpes*) predációs hatása jelentős mértékben befolyásolta az elevenfogó csapdázás sikerét. Ez az opportunista ragadozó képes arra, hogy viselkedésével alkalmazkodjon a legkönnyebben elérhető táplálékforrások kiaknázására. Az erdőrezervátum mag- és puffterületén működtetett csapdahálók zavarására, a terítéken kínált kisemlősök ragadozására a vörös róka már 2011 szeptemberében ráállt, amely ragadozó hatás a 2012-es

mintavételi évben általánossá vált. Ehhez feltételezhetően hozzájárult a 2011-es nyári aszály, amely mind a vegetáció teljes nyár végi degradációját, mind a területen júliusig jellemző folyamatosan növekvő kisémlős sűrűség jelentős mértékű lecsökkenését okozta. Így a csapdákban elfogott állatok könnyű prédát jelentettek a ragadozónak.

3. Célkitűzések

Dolgozatunk elsődleges céljaként a vörös róka, mint opportunist predátor csapdázásra, illetve a kisémlős populációk demográfiai változására gyakorolt hatásának vizsgálatát tűztük ki, melyhez három hipotézist, illetve több predikciót állítottunk fel. Elsődleges hipotézisként azt fogalmaztuk meg, hogy (H_{10}) a nem predált inaktív csapdák esetszáma nem független a vörös róka által predált csapdák esetszámától, valamit ennek alternatív hipotézisét (H_{1A}), amely szerint a nem predált inaktív csapdák esetszáma független a vörös róka által predált csapdák esetszámától. Az első hipotézis predikciója, hogy a róka kereső viselkedése, mozgása következtében hatással lehet az útjába eső üres csapdákra is, így azok élesítése, illetve felborítása révén tovább növeli az inaktív csapdák esetszámát. Vizsgálataink során második hipotézisként a róka által predált csapdák „tartalmára” következtettünk, amely alapján a következő null-, illetve alternatív hipotézisünket állítottuk fel:

- H_{20} : A vörös róka által predált csapdák túlnyomó részében nem volt befogott állat.
- H_{2A} : A vörös róka elsősorban a befogott állatokat tartalmazó csapdákat predálta.

A csapdapredációt több inger (szag, mechanikus, vizuális és hanginger) is befolyásolhatja. A csapdázások során a fogott állatok szaga akár vizelet, vagy ürülék formájában is lerakódhat a csapda anyagára, amely szaginger kiválthatja a ragadozó csapdapredációs viselkedését annak ellenére, hogy a szerkezet üres, zsákmány nincs benne. Amennyiben a zsákmányállat jelenléte szükséges a csapdapredációs viselkedés elindításához (ragadozó szaglási ingerküszöbe érzékenyebb és/vagy egyéb ingerek megléte), akkor a predáltként (P) regisztrált csapdák túlnyomó részében fogott állatot feltételezünk. Ennek ellenére a ragadozó csapdapredációja nem teljesen sikeres, a ragadozó, illetve a zsákmány ügyességének, kondíciójának a

függvénye. A kifosztási viselkedés könnyen elérhető forrást jelent a predátornak, de ez a viselkedés nem feltétlenül jelenti azt, hogy a predációs nyomás olyan mértékű, amellyel a különböző vizsgált élőhelyfoltokban jellemző lokális kisémlős állomány jellemző éven belüli demográfiai mintázatát megváltoztatja. Ebből következik a harmadik nullhipotézisünk:

- H_{3_0} : A vörös róka csapdapredációja nincs hatással a kisémlősök demográfiai viszonyaira.
- H_{3_A} : A vörös róka csapdapredációja hatással van a kisémlősök népességének időbeli változására.

4. Anyag és módszer

4.1 Mintavételi területek, az alkalmazott kvadrátok elhelyezkedése

Vizsgálatainkat a Kőszegi-forrás Erdőrezervátumban végeztük, amely Dél-Dunántúlon a Mecsek hegységben található, a Duna-Dráva Nemzeti Park Igazgatóságán belül a Mecseki Erdészeti Rt. kezelése alá tartozik. Az erdőrezervátum 149.2 ha összterületéből a magterület nagysága 33.0 ha, a védőzóna 116.2 ha.

A kisémlősök monitorozását 2012-ben eddig összesen 8 hónapon keresztül, több kisebb mintavételi csapdaháló alkalmazásával végeztük, amely mintavételi metodika (kvadrátok mérete és száma) alapján figyelembe vettük a lombkorona szintet képviselő faállomány elegyarányát és kor-szerkezetét, valamint az erdei aljnövényzet (gyep-, újulati- és cserjeszint) fajkompozícióját és dominancia viszonyait. A 2011-ben működtetett 10 mintaterület mellett 2012-ben további három mintavételi kvadrátot jelöltünk ki, így ebben az évben már 13 különböző vegetáció struktúrájú erdőfoltban, egyenként 6×6-os csapdahálós, összesen 468 kisémlős csapda működtetésével végeztük a felmérést.

A kijelölt 13 különböző mintavételi kvadrát kiválasztásánál a következő szempontokat vettük figyelembe. A 82/C magterületi erdőrészlet bükkös állományában két mintavételi területet jelöltünk ki. A 82/C erdőrészletben ezen kívül több különböző természetességű, valamint az aljnövényzetben és a cserjeszintben eltérő vegetáció struktúrájú cseres-tölgyes állományokat érintettünk, amely erdőrészletben így három mintavételi területet választottunk ki monitorozásra, melyekből kettő a 80/H végvágás utáni újulat területe irányában kialakuló erdőszegélyt (ecoton terület) is érintette, míg egy terület belső átmeneti cseres-gyertyános erdőterületet reprezentált (1. ábra).



1. ábra: A Kőszegi-forrás Erdőrezervátum jellegzetes növénytársulásainak megoszlása; a térképen jelöltük a 13 különböző mintavételi terület elhelyezkedését.

Az erdőrezervátumot körülvevő védőzóna alapvető feladata a magterület védelme. A 80/B erdőrészlet védőzóna, nem védett területen, míg a 82/F erdőrészlet védett területen elhelyezkedő pufferzóna. Az előbbi területen a 2011-ben működött két kvadrát mellé 2012-ben egy újabb mintaterületet jelöltünk ki, amely ismét egy zavart, fenyőelegyes cseres- illetve kocsánytalan tölgyes területet mintázott. A 80/B erdőrészletben folyamatos erdőkezelés zajlik, amely változtat a növényzet struktúráján, amely zavarás és 2011-ben itt kijelölt, 10. mintaterület esetében jelentkezett. A ritkításos beavatkozás tél végén, februárban, illetve március első felében történt meg, így az erdészeti kezelés után kezdtük meg a csapdázásos mintavételt. A ritkítás során kapott biomassa folyamatosan, az egész vegetációs időszakban a talajfelszínen maradt. Ehhez hasonló terület volt a 2012-ben kijelölt 12. kvadrát, azonban itt nem volt ritkításos beavatkozás. A 80/A és a 80/H erdőrészeken nagy területet érintő végvágás történt, ahol jelenleg a cserjeszintben megjelent a csertölgy (*Quercus robur*), a gyertyán (*Carpinus betulus*), a virágos kőris (*Fraxinus ornus*) és egyéb fajok. Ezek az újraerdősödő területek fontos vegetáció struktúrát jelentenek a kisemlősök tér-időbeli mintázatának kutatásában, így ezen a két újraerdősödő területen a csapdahálók számát eggyel növeltük, így ebben a két erdősészben (80/A és 80/H) 2012-ben 4 mintaterülettel végeztük a csapdázást (1. ábra). A mintaterületek részletes jellemzése a *Függelékben* található.

4.2 Csapdázási metodika

A különböző vegetációs zónákban 2012-ben 6×6-os csapdahálót alkalmazva 13 különböző vegetációstruktúrájú erdőfoltban végeztük a monitorozást. Az elevenfogó csapdák egymástól 5 m-es távolságban voltak elhelyezve. A 13 csapdaháló rácspontjait 2012 márciusában, az első mintavételi periódus előtt pontosan kimértük és számozott vízálló műanyag kartonlapokkal jelöltük. Csalétekként szalonnát, ánizskivonattal és növényi olajjal megkevert gabona magvakat használtunk. Fogás-jelölés-visszafogás (capture-mark-recapture=CMR) módszerrel csapdáztunk. Az alkalmazott CMR módszer a populációszintű monitorozás feltételeinek is megfelelt. A csapdázások 2012-ben márciustól októberig, 8 hónapon keresztül folytak. Minden hónapban 5 éjszakás periódusokban csapdáztunk, az állatok egyedi jelöléséhez az ujjpercek tetoválását alkalmaztuk. A mintavételezésnél éjszaka és nappal is működtek a csapdák, így reggeli és esti ellenőrzések voltak (7⁰⁰, ill. 19⁰⁰ órai kezdettel). A csapdázások során feljegyeztük az állat nemét (nőstényeknél graviditást, laktálást is feltüntetve), korát, tömegét, csapdaszámát és egyéni kódját.

4.3 Adatfeldolgozás módszerei

4.3.1 Alap és származtatott adatok statisztikája

Az elevenfogó csapdázás alapján végzett kisemlős monitorozás adatait Access adatbázisban tároljuk, amelyben egy rekord egy mintavételi ellenőrzés során megfogott kisemlős egyed adatait tartalmazza (faj, csapdaszám, kor, ivar, tömeg). A hosszabb távú, 8 hónapon keresztül történő 2012-es mintavétel alapján az adattáblából 4 alapvető fogási paramétert különítettünk el és további két származtatott paraméterrel jellemezzük a három karakter faj fogási sikerében megjelenő különbséget, illetve a demográfia mintázat időbeli változását. A 4 alapfogási paraméter a következő: (1) az ismert jelölt egyedek száma (*number of marked animals*) (m_i); (2) a befogott új jelöletlen állatok száma (*number of unmarked animals*) (u_i); megfogott állatok teljes száma (*total number of animals*) (n_i); a visszafogások száma (*number of recaptures*) (r_i), melyeket a teljes csapdázási időszakra összesítve, mind a 13 elkülönített mintavételi területre megadtuk. Első származtatott paraméterként a fogások és a visszafogások teljes száma alapján mindhárom fajnál kiszámítottuk a visszafogási rátát (*rate of recaptures*) (rr_i), amit ugyancsak a 13 különböző élőhely foltra vonatkoztattunk.

Második származtatott paraméterként a Manly-Parr-féle fogásnaptár módszer alapján az ún. „*minimum ismert egyedszám*” (MNA) értékeit határoztuk meg. E származtatott érték már olyan abundancia indexnek tekinthető, amely a jelölt ismert egyedek számánál több információt tartalmaz. Ez azt jelenti, hogy ha egy egyedet az i -edik mintavételi alkalommal nem fogtunk meg, de megkerült az $i-n$ -edik és az $i+n$ -edik csapdázási hónapban is, akkor jelenlétét az i -edik mintavételnél is feltételezzük, így hozzáadódik az adott (i -dik) hónap ténylegesen kimutatott egyedszámához.

A fogási paraméterek és az MNA értékek alapján statisztikailag értékeltük a területen két domináns kisemlősfaj, a sárganyakú erdeieger (*Apodemus falvicollis*) és a vöröshátú erdeipocok (*Myodes glareolus*) demográfiai mintázatának térbeli (a 13 elkülönített erdőfolt alapján) és időbeli (mintavételi hónapok és a három érintett évszak szerint) különbségeit, amelyhez első megközelítésben egyutas variancia-analízist (one-way ANOVA) használtunk. Az adatsorok elemzésekor első lépésben teszteltük a normál eloszlást (Shapiro-Wilk-teszt), majd a varianciák homogenitását (Levene-teszt) és ahol az egyutas ANOVA feltételei nem teljesültek, ott nem paraméteres Kruskal-Wallis mediántesztet alkalmaztunk (ZAR 1996). Az ANOVA eredményeinek közlése mellett grafikusan, box plot ábrázolásban jelenítettük meg a kimutatott fajok adott paramétereinek egyes térbeli és időléptékre vetített átlagértékét, a hozzá tartozó standard hiba és konfidencia sávok feltüntetésével.

4.3.2 A vörös róka predációs hatásának értékelése

A róka predációs hatása a 2012-es csapdázások kezdetén már az első mintavételi hónapban (március) jelentősen csökkentették a mintavételi alkalmak során azonosítható egyedek számát, jelentősen befolyásolva a fogás-visszafogás módszer sikerét, e technikából adódó alap és származtatott paramétereket. A róka feltételezhetően elsősorban azon csapdákat, melyek állatokat fogtak, felborított, kirázva a kisemlősöket, hogy táplálékhoz jusson. Ennek alapján a 2012-es csapdaellenőrzések során külön kódoltuk a felborított csapdákat, melyeket a vörös róka által predált csapdáknak tekintettünk (P). A kisemlős csapdázási irodalomban sok esetben foglalkoztak a befogások sikertelenségét okozó különböző „*inaktív*” csapdák jelentőségével, elkülönítve ezektől a jól működő „*aktív*”, állatokat fogott csapdáktól. Vizsgálatunk során 2012-ben a csapda inaktivitás 4 különböző típusát különítettük el és kódoltuk az adatbázisban: 1. *lecsapódott csapda* (LCS) (10. kép), amikor az elsütő szerkezet működése során a csapda üvegajtaja lecsapódott, de nem fogott állatot; 2. *csapdahiba* (CSH), amely azon eseteket kódolta, amikor az elsütő szerkezet rossz

beállítása, vagy más csapdahiba következtében az ajtó nem csukódott le, így ezek a csapdák adott éjszaka nem voltak alkalmasak állatok befogására (ezt az inaktivitási kategóriát a mintavételezőt a csapda felállításkor jellemző precizitása is nagyban befolyásolja); 3. *megszökött állat* (SZ), amikor a csapda biztosan állatot fogott, de az állat kirágta magát, vagy az üvegajtóval szembeni drótrácsot feltolva megszökött; 4. *ragadozott csapdák* (P), a már fentebb részletesen leírt, a róka által predált eseteket különíti el. A csapda inaktivitás mind a négy elkülönített paraméterét egy hónapra, tehát az öt napos mintavételi periódusra adtuk meg, amely az egyes inaktivitási kategóriák 5 napos intervallumra (180 csapdaéjszaka) vonatkoztatott eseteinek számát jelenti. Minden csapda inaktivitási tényező esetszámának az összes mintaszám alapján megadtuk az átlagát és értékeltük e fogás-visszafogás szempontjából negatív tényezők gyakorisági megoszlását. Ezekből az adatokból először azt vizsgáltuk meg, hogy az egyes inaktivitási tényezők között van-e összefüggés. Ebben a kérdéskörben a ragadozó vonatkozásában elsőként azt a kérdést tettük fel, hogy a predátor jelenléte szignifikánsan növeli-e a lecsapott csapdák eseteinek számát, mivel feltételezhetően a róka szisztematikusan járta végig a csapd sorokat és azokat a csapdákat is megérintette, melyek nem fogtak állatot, növelve így a csapdalecsapódások esetszámát. Hasonló relációt tételeztünk fel a predációs aktivitás és „csapdahiba”, valamint a csapdahiba és a „lecsapott csapda” eseteinek száma között. Ezeknek a kérdéseknek a vizsgálatához Pearson-féle korrelációs számítást alkalmaztunk (ZAR 1996).

A vörös róka predációs hatását tekintve a továbbiakban azt vizsgáltuk, hogy a ragadozó aktivitás mintakvadrátok közötti megoszlása mennyiben homogén, illetve van-e olyan terület, ahol a predációs hatás szignifikánsan kisebb a többi mintaterülettől. Ennek a kérdésnek az eldöntéséhez először külön vizsgáltuk a róka predációs hatását kifejező havi összes csapdaéjszakára vetített predációs index (P%) mintaterületek közötti megoszlását, amelyeket két időintervallum összesített adatai alapján rangsoroltunk. Először minden mintavételi hónap (március-október), majd róka eltávolítása előtti időszak (március-július) összesített adatai alapján végeztük el a területek rangsorolását, illetve a statisztikai értékelését.

Közvetlen bizonyíték hiányában arra kerestük a választ, hogy a róka ténylegesen csak az állatokat fogott csapdákat borította-e fel, vagy a felborított és így a mintavétel során általunk predált csapdának regisztrált esetektől függetlenül a róka predációs zavarása állatot nem fogott csapdákat is érintette. Amennyiben az utóbbi feltételezés igaz, akkor a predációs aktivitás értéke nem arányos az eltávolított kisemlősök mértékével. A vizsgálat elvégzéséhez összehasonlítási alapként használtuk fel az 5. mintavételi kvadrát havi aktív csapdaesetszám adatait, ugyanis ennél a kvadrátnál nem tapasztaltuk számottevő ragadozó hatást. Az 5-ös

kvadrát „kontrollként” történő felhasználásához különböző előfeltételeket határoztunk meg. Ha a 2011-es, ragadozó által közvetlenül nem zavart év havi fogási értékei kvadrátonként nem tértek el egymástól, akkor a kisémlősök időbeli demográfiai mintázatának nagyobb jelentősége van, mint adott időpontban a térbeli különbségnek, melynek a ragadozó hatását leszámítva 2012-ben is igaznak kell lennie. E feltevésnek megfelelően elvégeztük a 2011-es havi adatok mintaterületek közötti homogenitás vizsgálatát (χ^2 -teszt). A feltevésünket folytatva, amennyiben az 5-ös mintavételi kvadrát tényleges fogási eseményeinél, mint referencia értékeknél a többi kvadrátban a predált csapdák esetszáma szignifikánsan nagyobbak bizonyul, akkor a ragadozó nem csak az állatot fogott csapdákat predálta, hanem ennél több csapdát is felborított, növelve a mintavételnél „predált” csapdának regisztrált estek számát. Ennek az állításnak az eldöntéséhez az 5-ös kvadrát fogási eredményeit, mint referencia értékek és a predált csapdák esetszámának átlaga közötti eltérést egymintás t -teszttel vizsgáltuk.

A vörös róka csapda predációjának a kisémlősök demográfiai mintázatára gyakorolt hatásának vizsgálatához az inaktív, különös tekintettel a predációs esetek számára, valamint az aktív csapdaesemények alapadataiból több származtatott paramétert számítottunk:

- a ragadozott csapdák esetszámának aránya az egy mintavételi hónapra eső csapdaéjszakák számához viszonyítva (P %);
- összes inaktív csapdaesemények aránya az egy mintavételi hónapra eső csapdaéjszakák számához viszonyítva (IA %);
- összes aktív csapdaesemények aránya az egy mintavételi hónapra eső csapdaéjszakák számához viszonyítva (A %);
- aktív és az inaktív csapdaesemények aránya (A/I).

A kisémlős demográfiai mintázatra gyakorolt feltételezett predációs hatás méréséhez a fenti indexek értékeit használtuk. A kisémlősök fogás-visszafogás adatainak statisztikai értékelését alapvetően egy térlépték (lokális élőhelyfoltok), valamint két időlépték (hónapok és szezonok) függvényében végeztük el. A vörös róka 2012-es jelenlétét aktivitása, zavarása és eltávolítása alapján három időszakra bontottuk. Az első időszakot a csapdázások kezdetétől, márciustól május végéig különítettük el, amikor a róka predációs aktivitása a kisémlősök lokális sűrűségének növekedésével folyamatosan nőtt, de a csapdapredációs viselkedését nem zavartuk (PA_1). A második időszakban (május-július) a nemzeti park felkértük a nemzeti park vadászát, hogy a vizsgált területen véletlenszerűen az egyes mintavételi napok estéjén zavarja meg a róka aktivitását (PA_2). Ezek a zavarások rövidtávon növelték a fogási

adatokat, de nem tudták megszüntetni a róka permanens jelenlétét és nem befolyásolták a ragadozó állatot fogott csapdákra irányuló opportunistá magatartását. A vadász általi zavarások ellenére megnövekedett predációs hatás következtében az első mintavételi hónap tapasztalatai alapján ebben az időszakban a két legnagyobb sűrűségű és egyben legjobban predált 10. és 12. mintakvadrát területén helyeztünk ki egy-egy darab vörös róka befogására is alkalmas elevenfogó ragadozócsapdát. Mindkét terület a változó korosztályú, kisebb-nagyobb gyepfoltokkal és jelentős cserjeborítású területekkel a zavart pufferezónát reprezentálta, mely területek vegetációborítása alkalmas volt a nagyméretű ragadozócsapdák kihelyezésére és álcázására. A kihelyezett ragadozó csapdákkal két alkalommal sikerült befogni vörös rókát. Az első példányt a 10. mintaterületen a júliusi és az augusztusi mintavételi periódus közötti időszakban fogtuk meg, míg szeptemberben egy másik egyed is megjelent a vizsgált mintaterületeinken, de ezt az egyedet még ebben a hónapban a 12. kvadrátban elhelyezett csapdával fogtuk be sikeresen. Mindkét példányt eltávolítottuk a területről, több mint 20 kilométer távolságból engedték szabadon. Ennek megfelelően a predációs aktivitás vonatkozásában elkülönített harmadik időszak augusztus és október közé esett (PA_3).

A róka csapdapredációs viselkedésének elemzésében elsőként a predációs hatás mértékét kifejező számított indexek értékeinek tér-időbeli megoszlását vizsgáltuk. Alapvető két kérdésünk az volt, hogy (1) a csapdapredációs aktivitás mennyiben homogén megoszlású a térlépték alapján, vagy a róka bizonyos területeket jobban preferál, illetve másokat elkerül a zsákmánykínálat mennyiségétől függetlenül, (2) annak vizsgálata, hogy a csapdapredációs aktivitás időbeli mintázatát mennyiben határozta meg a ragadozó zavarása, illetve sikeres eltávolítása. Ezeknek a kérdéseknek a megválaszolására mind a tér- és időbeli léptékek alapján a predációs hatást kifejező indexek megoszlására a kisemlősök fogási paramétereirehasonlóan varianciánálízist (egyutas ANOVA, vagy Kruskal-Wallis teszt) alkalmaztunk.

A ragadozó kisemlős fogási paraméterekre gyakorolt hatásának vizsgálatában a „ragadozott csapdák” esetszámának az egy mintavételi hónapra eső csapdaéjszakák számához viszonyított arányával (P%) korreláltattuk az teljes kisemlős fogásszámmal (N_i), valamint a vizsgált területeken leggyakoribb két faj (*A. flavicollis*, *M. glareolus*) fogás-jelölés-visszafogási paramétereivel:

- fogások száma (n_i)
- visszafogások száma (r_i)
- új, jelöletlen egyedek száma (u_i)
- ismert egyedek száma (m_i)

Ezek az adatokon kívül az alábbi származtatott értékekkel is végeztünk korrelációvizsgálatot:

- visszafogási ráta (rr_i)
- „minimum ismert egyedszám” (MNA)

A fenti két származtatott paraméteren kívül két faj ismert egyedeinek fogástörténeti („capture history”) mátrixa alapján kiszámítottuk az egyedek kicserélődési rátáját (turnover). Az egyedek kicserélődése természetes folyamat, melynek mértékét befolyásolja a területen tapasztalható predációs nyomás, a születés, a halálozás, valamint a különböző irányvektorú migráció (emigráció, immigráció). A „turnover” értékének kiszámolásához az alábbi képletet használtuk:

$$g_{N_t} = (a_t + b_t) - ba_t / N_t$$

a_t : az adott hónapban megjelenő egyedek száma

b_t : az adott hónapban eltűnő egyedek száma

ba_t : az adott hónapban megjelenő, majd eltűnő egyedek száma

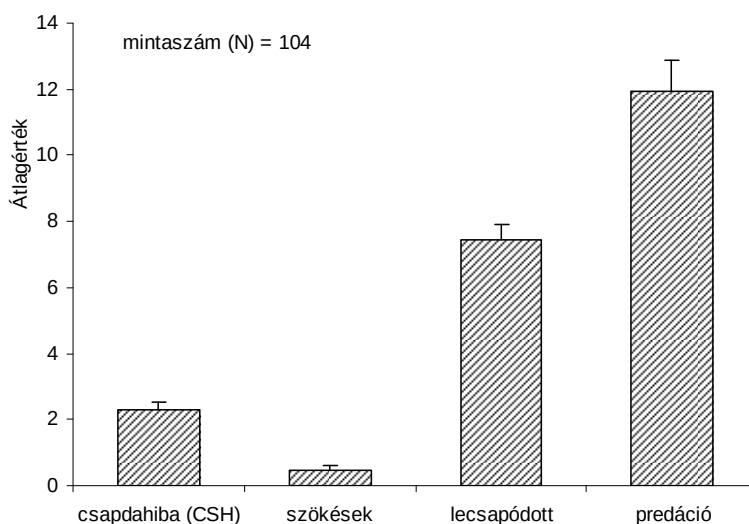
N_t : az adott hónapban ismert egyedek teljes száma.

Elsőként a két gyakori faj turnover értékeinek tér-időbeli megoszlását a fentebb részletezett variancianálízis módszerével vizsgáltuk. A kapott turnover értékek egy adott referencia értékhez (pl. 2011, vagy 5-ös mintaterület) viszonyítva már önmagukban információt adhatnak a ragadozó csapdapredációjának a kisemlősök kimutatott dinamikájára gyakorolt hatásáról. Az egyedek kicserélődésének vonatkozásában azt fogalmazzuk meg, hogy a predációs nyomás növekedésével, vagyis a ragadozó által eltávolított állatok számának növekedésével egy adott élőhelyi lokalitásban nő a kicserélődés mértéke. A ragadozó aktivitása, valamint az egyedek kicserélődése közötti feltételezett összefüggést is korrelációs számítással elemeztük.

5. Eredmények

5.1 A vörös róka predációs aktivitásának tér-időbeli mintázata

A vörös róka predációs zavarásának értékelésében elsőként a csapda inaktivitást okozó tényezők mennyiségi megoszlását értékeltük. Időléptékben külön elemeztük ezen tényezők havi megoszlását, és ettől elkülönítve, elsősorban a predációs hatást kifejező index értékének megoszlását a róka különböző predációs aktivitását elkülönítő időszakok függvényében is értékeltük. A csapda inaktivitást meghatározó tényezők 1 hónapra vonatkoztatott esetszámait vettük figyelembe. A havi adatok összesítése alapján a befogott állatok regisztrált esetszáma volt a legkisebb (51), a 8 vizsgálati hónap alatt 240 esetben jegyeztünk fel csapdahibát. Ennek háromszorosa volt a lecsapódott vagy elsütött csapdák esetszáma (775) és a vizsgálat szempontjából legfontosabb tényező, a vörös róka által felborított, így predáltnak tekintett csapdák esetszáma a teljes mintavételi időt tekintve 1243 volt. Az állatok tényleges befogását akadályozó tényezők esetszáma nagy érték különbséggel variált, amit e tényezők feljegyzett adataiból számított átlagértékek megoszlása is szemléletesen tükröz (2. ábra).



2. ábra: Csapda inaktivitást okozó tényezők regisztrált esetszámainak átlagértéke

Az adatok megoszlása alapján az inaktivitást okozó tényezők minden párosításában szignifikáns különbséget kaptunk az esetszám gyakoriságok összehasonlításában ($\chi^2 = 2.21 - 53.82$, $P < 0.001$).

A róka predációs aktivitásának mértéke alapján elsőként azt a kérdést vizsgáltuk, hogy a róka rendszeres jelenlétével olyan csapdák esetében is növelheti a fogási eredménytelenséget, amelyek nem fogtak állatot, de a róka a szagnyomok alapján a csapda lecsapódását, az elsütő szerkezet elmozdulását, így a csapdahiba lehetőségét növelte. A 4 csapda inaktivitási tényező esetszámai közötti korrelációs számítások alátámasztották ezt a feltételezést, mivel a csapdapredáció és az elsütött csapda esetszáma között kaptuk a legnagyobb szignifikáns korrelációs koefficiens értéket. Ez az eredmény azt sugallja, hogy a róka a még állatot nem fogott, élesre állított aktív csapdákat is megérintve elsüti ezeket a csapdákat, amelyek így már inaktívvá válva nem képesek állatokat befogni. Szignifikáns

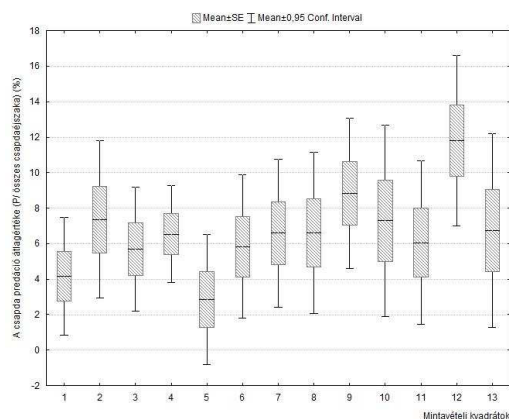
1. táblázat: A csapda inaktivitást okozó tényezők közötti korreláció eredménye

Korrelációs koeff. (r)	csapdahiba	megszökött	elsütött	predáció
csapdahiba	-			
megszökött	-0.09	-		
elsütött	0.24*	-0.01	-	
predáció	0.28*	-0.01	0.51*	-

*: $P < 0.05$

csapdáknál az üvegajtó, vagy a csapdaszerkezet elmozdulása, mint hibalehetőség növeli az állatok befogása nélküli csapdalecsapódások számát (1. táblázat).

A továbbiakban már kiemelten a vörös róka predációs aktivitását meghatározó származtatott index (predált csapdák esetszáma/havi összes csapdaéjszaka) tér-időbeli megoszlásával foglalkozunk. Térbeli megközelítésben finomabb térléptékben, a csapda predáció mértékének mintakvadrátonkénti megoszlásában a legkisebb átlagértéket az 5. mintaterületen, a mélyebb térszintű sűrű vegetációjú újulatban, míg a predáció mértékének

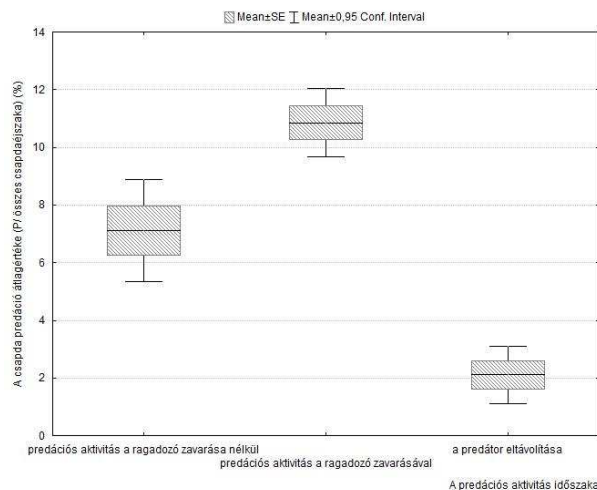


3. ábra: A csapda predáció átlagértékének mintakvadrátok szerinti megoszlása

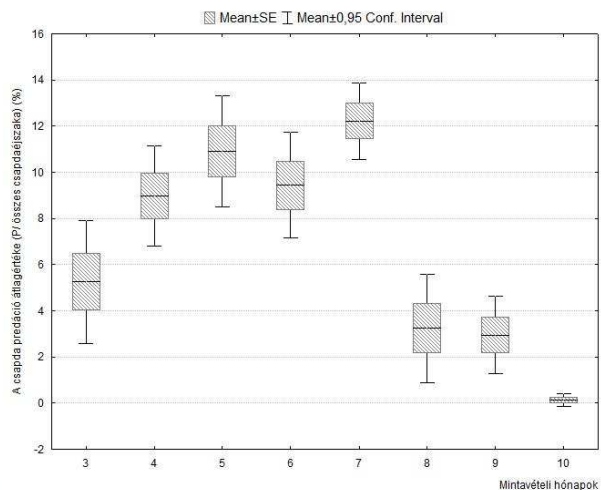
korrelációt kaptunk a predáció mértéke és a csapdahiba eseteinek száma között, amit az előbbiekhöz hasonlóan tudunk magyarázni. További szignifikáns korrelációt kaptunk még a csapdahiba és az elsütött csapdák esetszáma között, ami azt mutatja, hogy a rosszul élesre állított, vagy az élesre állított

legmagasabb átlagérték a változókorú, kisebb nyílt gyepfoltokkal tarkított 12. mintaterületen volt jellemző, amely előhelyfoltot 2012-ben kezdtünk el vizsgálni az ugyanilyen vegetáció típusú 10. terület mintavétel ismétléseként (3. ábra). A mintaterületek többségében kiegyenlített volt a vörös róka predációs aktivitása, így az alkalmazott egy-utas ANOVA nem adott szignifikáns különbséget a varianciák megoszlásában ($F = 1.38$, *n.s.*). Ennek ellenére

lefuttattuk az LSD tesztet, amely viszont kiemelte a 12. mintakvadrát szignifikánsan magasabb predációs terheltségét, amely területre számított predációs index értéke nyolc másik mintakvadrátban tapasztalt értéknél volt szignifikánsan magasabb (LSD teszt: 12 vs 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 11: $P = 0.0074 - 0.0452$).



4. ábra: A csapda predáció átlagértékének megoszlása a róka predációs aktivitása alapján elkülönített időszakok szerint



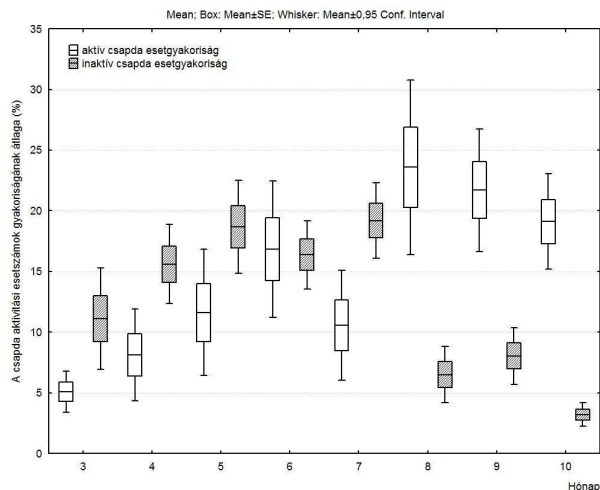
5. ábra: A csapda predáció átlagértékének megoszlása mintavételi hónapok szerint

A predációs aktivitást kifejező index mértékének megoszlását a róka zavaró hatása alapján elkülönített három időszak függvényében is értékeltük. Márciusban és áprilisban a vörös róka aktivitása folyamatosan nőtt, de ebben az időszakban még nem zavartuk. Ennek ellenére a következő időszakban, a róka esti aktivitásának véletlenszerű zavarása és a két kihelyezett ragadozó csapda jelenléte ellenére tovább növekedett a predációs aktivitás. A júliusi és augusztusi mintavételi periódus között tudtuk befogni és eltávolítani az első vörös róka példányt, ami az augusztusi mintavételezés eredményét jelentős mértékben javította, így mind az öt mintavételi éjszaka mentes volt a ragadozó zavarásának hatásától. Szeptemberben újabb róka jelent meg a mintaterületeken, amely egyed ugyanazon módon ráállt a csapdáknak befogott állatok ragadozására, de ezt a példányt még ebben a hónapban el tudtuk távolítani a területről. Ennek megfelelően a harmadik időszakot a ragadozó hatásától mentesnek tekintettük, így itt a predációs hatást kifejező index átlag értéke lényegesen kisebb volt, mint az előző két időszakban (4. ábra). A három időszak adatainak statisztikai összehasonlítása alapján a predációs hatást kifejező index megoszlásában szignifikáns különbséget mutattunk ki (egy-utas ANOVA: $F = 56.74$, $P < 0.001$). Az LSD teszt alapján a három időszak minden párosításában szignifikáns volt a különbség ($P < 0.001$), így ezek az eredmények azonos mértékben voltak felelősek a varianciák nagymértékű eltéréséért.

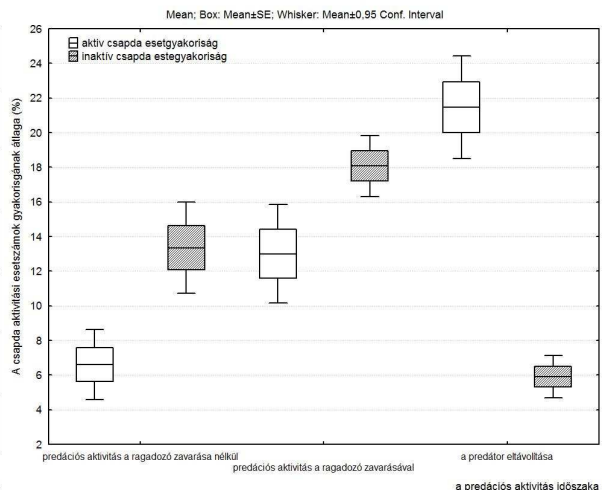
A predációs hatást kifejező index mértékét a mintavételi hónapok összehasonlításában is elemeztük. A csapda predációs index átlagértéke júliusig telítődési görbe szerint növekedett. A vadász véletlenszerű zavarásának eredményeképpen júniusban kismértékben visszaesett a róka predációs aktivitása. Azokon a napokon, amikor a vadász az esti órákban kutyájával bejárta a területet, a róka predációs aktivitása csökkent, amely a másnap reggeli fogási eredmények növekedésében visszatükröződött. Mivel a vadász nem tudott mindennap jelen lenni a területen, ezért a nem zavart körülmények között a róka predációs aktivitása ismét megnövekedett, csökkentve a befogott állatok számát. Ez a ragadozó aktivitására kifejtett zavaró hatás látható az 1 hónapra számított átlagértékek alakulásában, de jelentősen nem befolyásolta a róka opportunista zsákmányoló viselkedését, amely júliusban volt a legnagyobb mértékű (5. ábra). A ragadozó befogása és a területről történő eltávolítása a második róka megjelenése mellett is jelentős mértékben csökkentette a predációs indexnek a mértékét. Mivel a havi adatok nem feleltek meg az egy-utas ANOVA alkalmazási feltételeinek, a Kruskal-Wallis teszt alapján a predációs index havi értékének megoszlásában szignifikáns különbséget kaptunk ($H = 65.07$, $P < 0.001$). A post hoc teszt alapján a második róka egyed eltávolítását követő októberi hónap értékei szignifikánsan különböznek a ragadozó aktivitás alapján elkülönített első időszak hónapjainak adataiból számított predációs index értékétől ($z = 4.58 - 6.07$, $P < 0.001$). Hasonlóan a róka eltávolítását követő időszak első két hónapjában (augusztus, szeptember) számított predációs index értéke is szignifikánsan különbözik a ragadozó aktivitás első időszakának három hónapjában (május, június, július) számított értékektől ($z = 3.02 - 4.41$, $P < 0.001$).

A fenti két időskála (hónapok, ragadozó aktivitás időszakok) alapján egymásra vetítettük az inaktív és az aktív csapdaesetszámok gyakoriságának megoszlását. Márciustól júliusig a kisemlősök sűrűségének növekedésével az inaktív és az aktív csapdaesetszámok gyakorisága között szignifikáns pozitív rangkorreláció volt ($R_s = 0.28$, $P < 0.05$), ami azt mutatta, hogy a kisemlősök népességének növekedésével a róka csapdapredációs aktivitása arányosan növekedett. Ebben az időszakban június kivételével minden más hónapban az inaktív csapdaesetszám gyakoriság átlagértéke volt magasabb, így a csapdák aktivitását és inaktivitását kifejező index értéke között az első róka eltávolítását megelőző időszakot tekintve (márciustól júliusig) szignifikáns különbség volt ($t = 4.92$, $P < 0.001$). A július és augusztus közötti időszakban befogott róka jelentősen megváltoztatta a csapdázás további sikerességét. Augusztus és október közötti három mintavételi hónapban, a szeptemberben megjelenő újabb vörös róka kisebb zavaró hatása ellenére a csapda predáció megszűnésével az aktív és inaktív csapdaesetszám értékek megfordultak, a csapda aktivitást kifejező index

átlagértéke négyszeresére növekedett az inaktivitást kifejező index értékéhez viszonyítva (lásd 6. ábra). Ennek megfelelően az inaktív csapdaesetek gyakorisága szignifikánsan alacsonyabb volt ($t = 10.25$, $P < 0.001$).

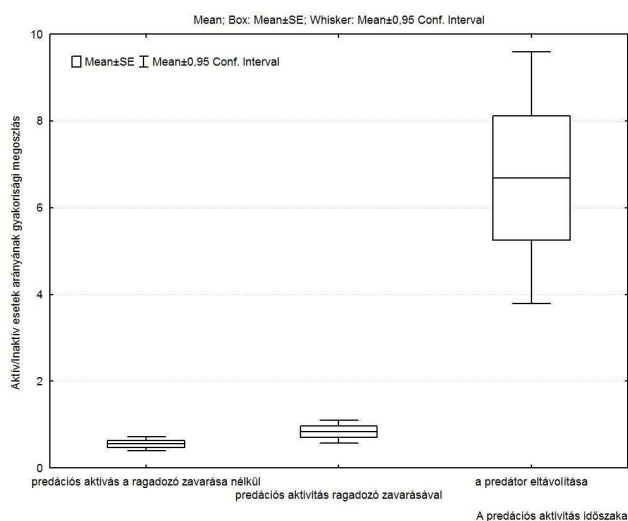


6. ábra: Az aktív és inaktív csapda esetgyakoriság átlagértékének megoszlása mintavételi hónapok szerint



7. ábra: A csapda predáció átlagértékének megoszlása a róka predációs aktivitása alapján elkülönített időszakok szerint

A csapda aktivitást, illetve inaktivitást kifejező index átlagértékének róka predációs hatása alapján elkülönített három időszakra vetített megoszlása az aktív esetgyakorisági értékek folyamatos növekedését mutatták (7. ábra). A ragadozó aktivitásának első időszakában az aktív és inaktív csapda esetszám gyakorisági értékek között szignifikáns különbség volt ($t = 5.36$, $P < 0.001$).

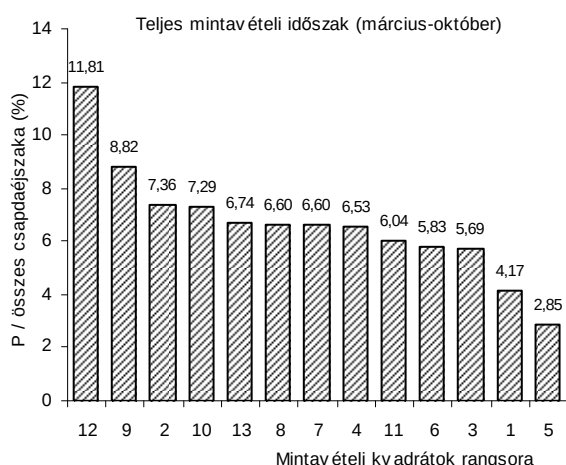


8. ábra: A csapda predáció átlagértékének megoszlása a róka predációs aktivitása alapján elkülönített időszakok szerint

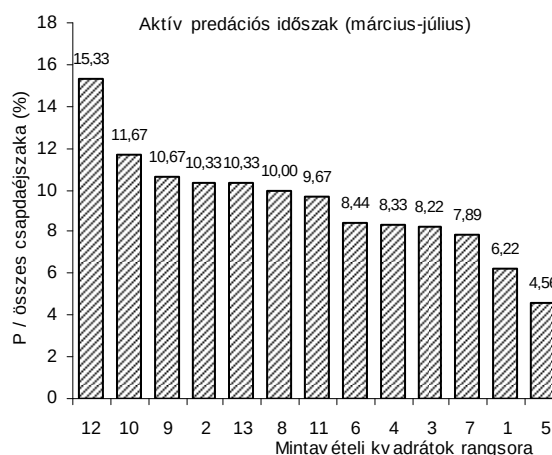
A második időszakban, mikor a rókát több alkalommal véletlenszerűen zavartuk az aktív és az inaktív esetgyakoriságok között már nem volt ekkora statisztikai különbség, de hasonlóan az első időszakhoz, az inaktív csapda esetszámgyakorisági értéke volt szignifikánsan magasabb ($t = 2.87$, $P < 0.01$). Ebben az időszakban ez a szignifikáns eredmény egyértelműen a 7. hónapban jellemző legnagyobb mértékű predációs aktivitás következménye,

amely mintavételi periódusban a róka zavarásának hatékonysága kisebb volt, mint az előző két hónapban. A ragadozó eltávolításával jellemzett harmadik időszakban egyértelmű eredmény volt az aktív és inaktív esetszám gyakoriságok megfordulása, amikor a róka predációs hatásától mentesen, az aktív csapda esetszám gyakoriság a legnagyobb t-értékkel különbözött az inaktív esetszám gyakoriságtól ($t = 10.25$, $P < 0.001$).

A predációs aktivitásban különböző három időszakot végül az aktív és az inaktív csapda esetszámok arányának, mint a ragadozó hatást kifejező index értéke alapján is összehasonlítottuk (8. ábra). A róka zavarásával terhelt két időszakban ennek az indexnek az átlagértéke rendkívül alacsony volt, amit a magas inaktív csapdaesetszámok okoztak. Az index értékei alapján statisztikai elemzéshez a Kruskal-Wallis medián tesztet tudtuk alkalmazni, amely szerint az index három időszakban történő megoszlásában szignifikáns különbség volt ($H = 65.64$, $P < 0.001$). A post-hoc teszt alapján az első két időszak között nem volt szignifikáns különbség ($z = 1.02$, n.s.), míg a ragadozó eltávolítása utáni időszakban kapott érték mind a két korábbi időszaktól szignifikánsan különbözött ($z = 6.73 - 7.04$, $P < 0.001$). Ennek az indexnek az értékei alapján egyáltalán nem volt különbség az első két időszak között, ami azt jelenti, hogy a második időszakban a róka véletlenszerű zavarása nem befolyásolta jelentősen a csapda aktivitást kifejező index értékét (8. ábra). Ez az eredmény tehát azt mutatja, hogy a ragadozó eltávolítás előtti két időszakban a predációs nyomás hatására a kisemlősök csapdázási eredményessége hasonló mértékben rendkívül alacsony volt.



9. ábra: A vizsgált élőhelyfoltok rangsora a csapdapredáció mértéke alapján a teljes mintavételi idő figyelembevételével



10. ábra: A vizsgált élőhelyfoltok rangsora a csapdapredáció mértéke alapján az aktív predációs időszak figyelembevételével

A róka predációs aktivitásának térbeli mintázatát elemezve, a csapdappredáció átlagértékének megoszlását fentebb bemutatott box plot ábra (lásd 3. ábra) alapján kiemeltük, hogy a végvágás területen újra erdősödött 5. mintaterületen volt a legkisebb a predátor aktivitásának mértéke. Bár a varianciaanalízis nem adott szignifikáns különbséget a predációs aktivitást kifejező index mintaterületek közötti megoszlásában, az átlagértékek megoszlása alapján tovább vizsgáltuk a ragadozó aktivitásának mintaterületek közötti megoszlását. Ehhez először a csapdappredáció esetszámának egy havi összes csapdaéjszakára vetített arányainak alapján rangsoroltuk a mintaterületeket. A teljes mintavételi idő (március-október) alapján a csapdappredációs index területenkénti megoszlása 5 és 12 % közötti intervallumban változott. A puffterületen található változó korú fenyőelegyes, cseres-tölgyes erdőfoltban (12. mintakvadrát) volt a legnagyobb a predációs nyomás, míg a területek rangsorának legvégén elhelyezkedő újraerdősödő élőhelyfoltban volt a legkisebb mértékű a ragadozó aktivitás (9. ábra). A teljes mintavételi idő alapján a predációs aktivitást kifejező index területekre számított értékei megfeleltek az egyutas varianciaanalízis feltételeinek, azonban a statisztikai teszt nem adott szignifikáns különbséget ($F = 1.38$, *n.s.*). Ennek ellenére a post hoc teszt kiemelte a 12. kvadrátban jellemző magas predációs nyomást, mivel a területen kapott csapdappredációs index értéke 8 másik mintaterület értékétől volt szignifikánsan magasabb (LSD teszt: $P = 0.00074 - 0.04525$). Az összes mintavételi hónap adatai alapján a legkisebb predációs terheltségű 5. mintaterület szignifikáns elkülönülése nem volt ilyen mértékű, mivel csak a két legnagyobb ragadozó aktivitással jellemzett területhez viszonyítva (9. és 12. kvadrát) adott szignifikáns különbséget (LSD teszt: $P = 0.00074 - 0.02213$). A post hoc teszt alapján bemutatott mintapárok közötti különbségek nem voltak elegendőek ahhoz, hogy a teljes mintavételi időszak alapján a ragadozó aktivitás varianciájának területenkénti megoszlásában statisztikai különbséget kapjunk. További elemzések során a mintából kivettük a ragadozó eltávolítása utáni adatokat, így a területek rangsorát és a predációs hatást kifejező index ANOVA statisztikáját a vörös róka két aktivitási időszakának (március-június) adatai alapján végeztük el. A predációs index értéke 4-16 % között változott, ami a területek rangsorában is hozott változást, de ez az adatsor egyértelműen kiemelte, hogy a ragadozó aktivitás a 12. mintaterületen volt a legnagyobb, míg az 5. kvadrátban a legkisebb mértékű (10. ábra). Ezt a statisztikai feltételek ellenőrzésével alkalmazható egyutas ANOVA is alátámasztotta, a róka aktivitás időszakában a predációs hatás területek közötti megoszlásában már szignifikáns statisztikai különbség van ($F = 2.31$, $P < 0.05$). Ebben az esetben az LSD teszt mind a 12. élőhelyfoltban tapasztalt szignifikánsan magasabb (LSD teszt: $P = 0.000055 - 0.04658$), mind az 5. kvadrátban jellemző kisebb mértékű csapdappredációt (LSD teszt: $P =$

2. táblázat: a 2011-es év fogásszámainak összehasonlítása χ^2 -teszttel

Hónap	O ₁	O ₂	χ^2	P
március	23.78	36.20	2.57	n.s.
április	38.22	52.34	2.20	n.s.
május	60.11	69.91	0.74	n.s.
június	59.22	80.83	3.33	n.s.
augusztus	54.22	74.64	3.23	n.s.
szeptember	23.11	34.02	2.08	n.s.

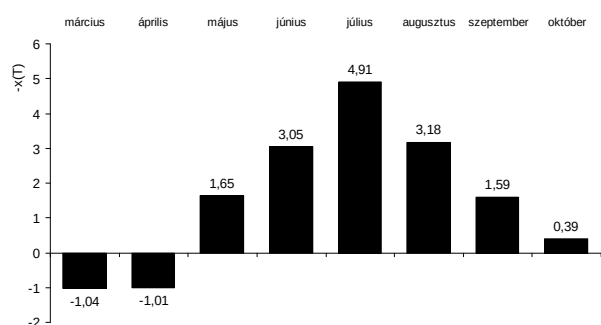
akkor kezelhető az 5. kvadrát, ha a zsákmánykínálat kvadrátonként nem különbözött statisztikailag. Ennek eldöntéséhez a ragadozó direkt zavarásától mentes 2011-es év havi fogásszámokat vizsgáltuk χ^2 -teszttel, amely során a havi összes fogásszám átlagát (O₁) hasonlítottuk össze a havi összes fogásszám szórás+átlagával (O₂). Ez a vizsgálat megmutatja, hogy előfordul-e a vizsgált adatsorban kiugró, az átlagtól nagymértékben eltérő érték. A teszt alkalmazása során egyik hónap értékeinél sem tapasztaltunk szignifikáns különbséget, tehát a róka közvetlen zavarásától mentes időszakban a kvadrátonkénti zsákmánykínálat kiegyenlített volt, amely a 2012-es vizsgálati évben is hasonlóan alakult, tehát az 5. mintavételi kvadrát értékei felhasználhatóak referenciaértékként (2. táblázat). Ezt követően arra a hipotézisként is megfogalmazott kérdésre kerestük a választ, hogy a ragadozó milyen mértékben predál üres csapdákat. A kérdés eldöntéséhez egymintás *t*-tesztet alkalmazva hasonlítottuk össze a referenciaként használt 5. kvadrát aktív csapdaesetszámát (A) és a többi kvadrát havi aktív és a predált csapdaesetek számát (A+P) (3. táblázat).

3. táblázat: A nagymértékben predált kvadrátok „A+P” értékeinek és a referenciakvadrát „A” értékeinek összehasonlítása egymintás *t*-teszttel

Hónap	A+P	referencia kvadrát	<i>t</i> -érték	P
március	35.77	30	1.04	n.s.
április	52.69	47	1.01	n.s.
május	72.77	84	-1.65	n.s.
június	72.62	89	-3.05	< 0.05
július	74.08	108	-4.91	< 0.01
augusztus	59.15	77	-3.18	< 0.05
szeptember	62.92	72	-1.59	n.s.
október	43.46	45	-0.39	n.s.

A vizsgálat elméleti alapját az adja, hogy amennyiben a zsákmánykínálat kiegyenlített volt és a ragadozó túlnyomórészt olyan csapdát predált, melyben zsákmány volt, akkor a két érték között csak úgy fordulhat elő szignifikáns különbség, ha a kismértékben predált referenciaterület értékei az ott megnövekedett predációs nyomás következtében számottevően magasabbak a többi kvadrát értékeinél. Eredményként a referenciaértékhez képest

0.000055 – 0.0421). Ez az eredmény már azt sugallta, hogy a legkisebb csapdapredációs aránnyal jellemzett 5. kvadrát referenciaterületként annak a kérdésnek az eldöntéséhez alkalmas lehet, hogy a területen megjelent predátor több csapdát predált-e, mint amennyiben befogott állat volt. Azonban összehasonlítási alapként ténylegesen



11. ábra: A inverz t -értékek időbeli alakulása

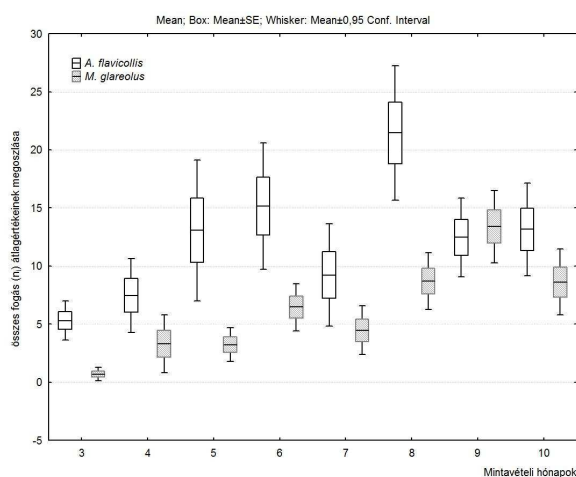
szignifikánsan negatív eltérést tapasztaltunk a ragadozó magas aktivitásával jellemezhető időszaka és ennek „lecsengése” (június-augusztus) között, míg a többi hónap során az értékek között nem volt számottevő különbség. A vizsgálat eredményeként kapott t -értékek inverzei ($-x(t)$) önmagukban információt

hordoznak a ragadozó kisemlős populációra gyakorolt hatásának mértékéről. Amennyiben a kapott inverz t -érték pozitív, a predátor hatása már kimutatható a feltételezett összes fogásszámnál ($A+P$). Ezen értékek időbeli alakulásával szemléltethető a vörös róka hatása, miszerint március és április során a ragadozó folyamatos hatása nem befolyásolta a kisemlősök demográfiai trendjét, míg ezt követően júliusig a predációs nyomás az $A+P$ értékre növekvő hatással volt a ragadozó véletlenszerű, de folyamatos zavarás ellenére. Az augusztusra, majd szeptemberre megfogott róka azonban még eltolódó hatással (*shift*) érzékelhető az ezt követő hónapokban (11. ábra).

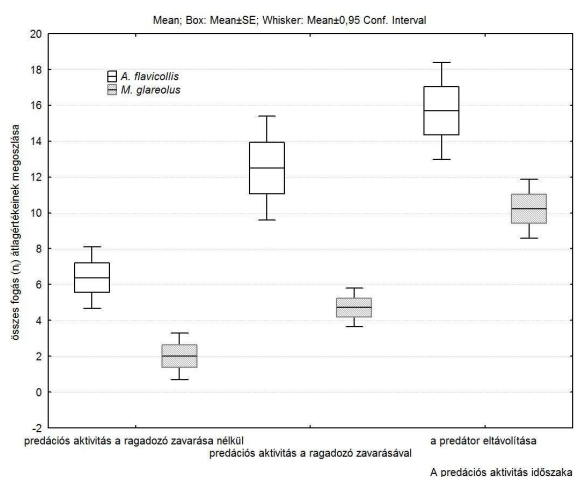
5.2 A csapdapredáció hatása a domináns kisemlős fajok fogási paramétereire

A vörös róka zavarásának kisemlősökre gyakorolt hatását a vizsgált erdőrezervátumi területen domináns sárganyakú erdeieger és az erdei pocok fogás-visszafogás adatainak elemzésével vizsgáltuk. Mindkét faj esetén elsőként 3 fogási paraméter, az összes befogás (n_i), a visszafogások száma (r_i), az ismert egyedek száma (m_i), valamint az egyedi élettörténetekből a mintavételi hónapokra kalkulált kicserélődési (turnover) index időbeli mintázatát két léptékben (hónapok, ragadozó aktivitási időszakok) vizsgáltuk. A fogások összes számának átlaga mindkét fajnál március-június között a ragadozó folyamatos zavarása mellett növekvő tendenciát mutatott. A sárganyakú erdeiegernél a március-áprilisi értékekhez képest a május-júniusi átlagértékek magasabbak, de azt nem tudjuk bizonyítani, hogy ez a növekedés a róka aktivitásának májustól elkezdett véletlenszerű zavarásának köszönhető vagy az eredmény a populáció népességének természetes növekedését tükrözi. A kisemlősökre vonatkozó adataink az előző alfejezetben bemutatott eredményekkel együtt azt mutatják, hogy a csapdák kifosztására átállt róka predációs aktivitása arányosan növekedett. A kisemlősök éven belüli demográfiai mintázatában tavasztól őszig általában növekvő tendencia tapasztalható, majd ezt követően az ősz közepétől a népesség összeomlik. Ezzel szemben

adataink azt mutatták, hogy júliusban, a legnagyobb predációs aktivitással jellemzett hónapban mindkét faj fogásának átlagértéke lecsökkent, ami egyértelműen a ragadozó hatásának eredménye. A sárganyakú erdeiégér összes fogásának átlagértéke a róka eltávolítását követően (augusztusban) nagymértékben növekedett, de ezt követően ismét lecsökkent. Ez a visszaesés nem csak az őszi népesség összeomlásnak eredménye, hanem egy újabb vörös róka megjelenésének és predációs aktivitásának következménye. Az erdei pocok összes fogásának átlagértéke is növekedett, de sokkal kisebb mértékben és lassabban. Az erdei pocok fogási értékei azt mutatják, hogy kevésbé zavarta azt a második predátor megjelenése és predációs nyomása, mint az erdei egérét, illetve a sárganyakú erdeiégér népesség összeomlása következtében az erdei pocok nagyobb mértékben jut hozzá az elérhető javakhoz, ezért a fogási értékek csökkenése csak október végén következett be.



12. ábra: A fogásszám (n_i) átlagának havonkénti megoszlása a két vizsgált fajnál



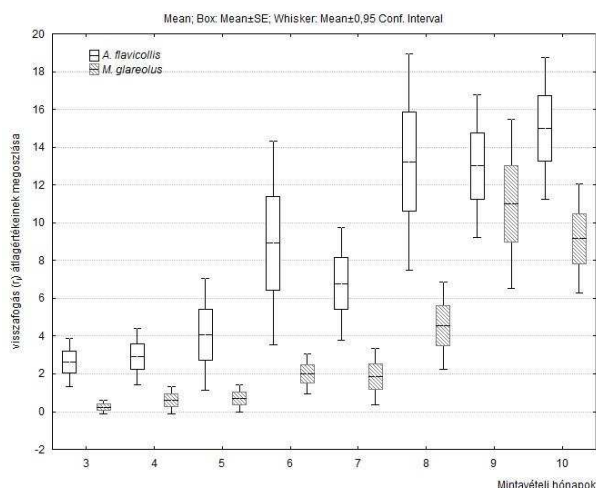
13. ábra: A fogásszám (n_i) átlagának havonkénti megoszlása a ragadozó aktivitási időszakok szerint

A két karakter faj havi átlagos fogásmának megoszlását egymásra vetítve ábrázoltuk (12. ábra). A fogásszámok mintavételi hónapok szerinti megoszlásának statisztikai vizsgálatában az adatok nem feleltek meg az egyutas ANOVA feltételeinek. A sárganyakú erdeiégér fogásszámának megoszlása szignifikánsan különbözött a hónapok összehasonlításában ($H = 33.44$, $P < 0.001$) és ezért a mintavételi hónapok mindössze négy párosításában kapott statisztikai különbség volt felelős (Dunn-teszt: 03. vs 06.: $z = 3.31$, $P = 0.026$; 03. vs 08.: $z = 4.92$, $P = 0.000024$; 04. vs 08.: $z = 4.001$, $P = 0.0017$; 07. vs 08.: $z = 3.51$, $P = 0.0125$). Ezek közül az eredmények közül kiemeljük a július és augusztus közötti különbséget, amely a vörös róka legnagyobb predációs aktivitással terhelt és a ragadozó eltávolításával, a csapdapredációs hatástól mentes két egymást követő hónap közötti fogáskülönbséget

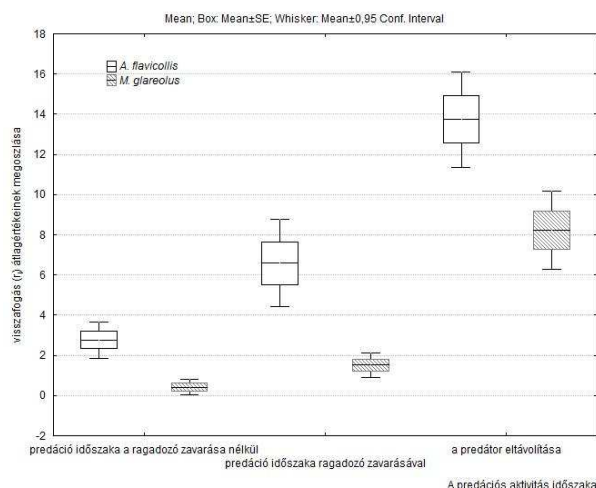
szemlélteti. Az erdei pocok esetében is szignifikáns volt a varianciák megoszlása ($H = 56.06$, $P < 0.001$), azonban ennél a fajnál a post hoc teszt már 7 hónap párosításában igazolt szignifikáns különbséget ($z = 3.43 - 6.14$; $P = 0.000043 - 0.0165$). Ez az eredmény főként a két ragadozó eltávolítását követő időszakban jellemzett aszinkron demográfiai változásának köszönhető.

A fogásszámok alakulását a ragadozó aktivitását elkülönítő három időszak összehasonlításában is elemeztük (13. ábra). Az adatok ebben az időléptékben sem feleltek meg az egyutas ANOVA feltételeinek. Az alkalmazott Kruskal-Walliszt teszt alapján a ragadozó aktivitás függvényében mind a sárganyakú erdeiegér ($H = 23.66$, $P < 0.001$), mind az erdei pocok ($H = 46.05$, $P < 0.001$) fogásszámainak megoszlása szignifikánsan különbözött. A „box plot” diagramon mindkét faj esetében látható, hogy a május-július között, a ragadozó véletlenszerű zavarásával nem csökkent e periódusra kapott átlagos fogásszám, a folyamatosan növekvő zsákmány sűrűség nagyobb arányú csapdapredációt eredményezett, de a havi adatok összevonásával a predációs hatás negatív hatása nem tükröződött a fogásszámok csökkenésével. A két róka példány eltávolítása a harmadik időszakra a két faj fogásszámainak további növekedését eredményezte, de ennek mértéke az erdei pocoknál nagyobb volt, mint a sárganyakú erdeiegérnél (13. ábra).

A kisemlős csapdázás eredményességének értékelésében mindkét időléptékben a két faj visszafogás számainak megoszlását is elemeztük. A visszafogás hatékonysága az egyik legfontosabb paraméter a CMR módszerben, melyből a populációk felhígulásának mértékére, az egyedkicserélődési folyamatokra is tudunk következtetni.



14. ábra: A visszafogások száma (r_i) átlagának havonkénti megoszlása a két vizsgált fajnál

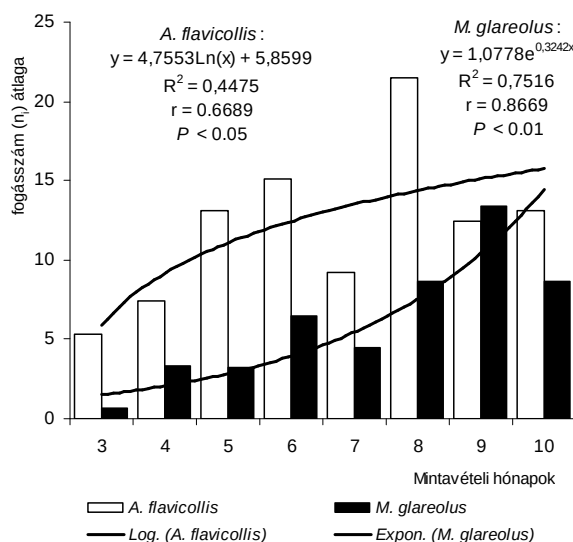


15. ábra: A visszafogások száma (r_i) átlagának havonkénti megoszlása a ragadozó aktivitási időszakok szerint

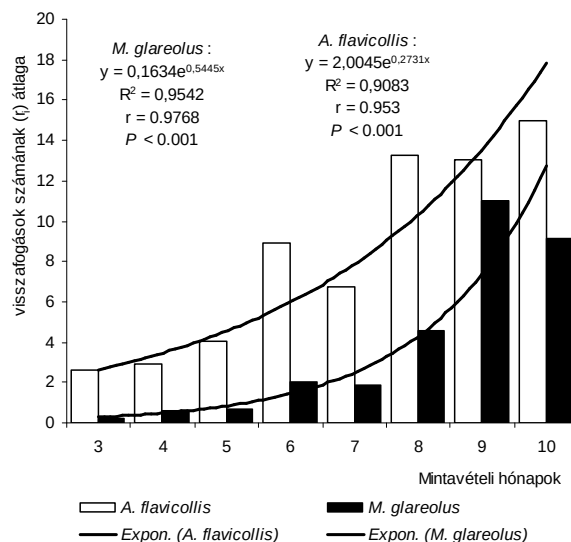
A visszafogás havi átlagértékeinek megoszlása alapján az első három mintavétel során (március-május) a visszafogás sikere nem növekedett olyan mértékben, mint azt a befogások számánál láttuk. Júniusban, a ragadozó eredményesebb zavarásával nőtt visszafogások mértéke, azonban a legnagyobb predációs hatással jellemzett júliusi mintavételnél a visszafogások mértéke csökkent. A róka eltávolítása után a visszafogás hatékonysága jelentős mértékben javult. A visszafogások átlaga októberben érte el a legnagyobb értéket, amely eredmény mutatja, hogy a vizsgált területekre általában jellemző volt az októberi magasabb visszafogás siker, ami az új, jelöletlen egyedek csökkenésének, esetenként a hiányának volt a következménye (14. ábra). Mindkét faj esetében Kruskal-Wallis teszttel vizsgáltuk a visszafogási értékek havi megoszlását. A sárganyakú erdeiegér ($H = 49.05$, $P < 0.001$) és az erdei pocok ($H = 59.41$, $P < 0.001$) esetén is szignifikáns különbség volt a minták között. Ezt a statisztikai eredményt mindkét fajnál az első három mintavételi hónap (3., 4. és 5.), valamint a ragadozó eltávolítása utáni hónapok (8., 9. és 10.), tehát összesen 9 mintapárosításban kapott statisztikai különbség eredményezte (post hoc Dunn-teszt: *A. flavicollis*: $z = 3.38 - 4.7$, $P = 0.000073 - 0.02$; *M. glareolus*: $z = 3.23 - 5.08$, $P = 0.000011 - 0.034$).

A visszafogási sikert kifejező paramétert a ragadozó aktivitási időszakainak függvényében is elemeztük (15. ábra). A róka zavarása nélküli és aktivitásának véletlenszerű zavarásával elkülönített két időszak között a visszafogások mértékében nem volt akkora különbség, mint a fogások számában, viszont mindkét előbbi időszakhoz viszonyítva a ragadozó eltávolítása után szignifikánsan magasabb visszafogási értéket kaptunk. A minták között a Kruskal-Wallis teszt mindkét faj esetében szignifikáns különbséget adott (*A. flavicollis*: $H = 44.78$, $P < 0.001$; *M. glareolus*: $H = 52.47$, $P < 0.001$). A post hoc teszt a visszafogási értékek tekintetében bizonyította a vörös róka predációs hatásával terhelt időszakok és ragadozó eltávolítása utáni időszak közötti statisztikai különbséget (Dunn-teszt: *A. flavicollis*: $z = 4.52 - 6.41$, $P < 0.001$; *M. glareolus*: $z = 5.11 - 6.61$, $P < 0.001$).

Tovább vizsgálva a fogás-visszafogás értékeket, mindkét faj esetén a havi fogás és visszafogás értékek átlagának időbeli trendjét regresszióanalízissel vizsgáltuk (16-17. ábra). A sárganyakú erdeiegér fogásszámának havi átlagértéke időben logaritmikus görbe szerint változott (16. ábra). A fogásszámok telítődése azt mutatta, hogy a domináns faj népessége az első róka eltávolítása utáni augusztusi létszámcsúcs után visszaesett, amit feltételezhetően részben okozhatott a szeptemberben megjelenő második ragadozó predációs hatása.

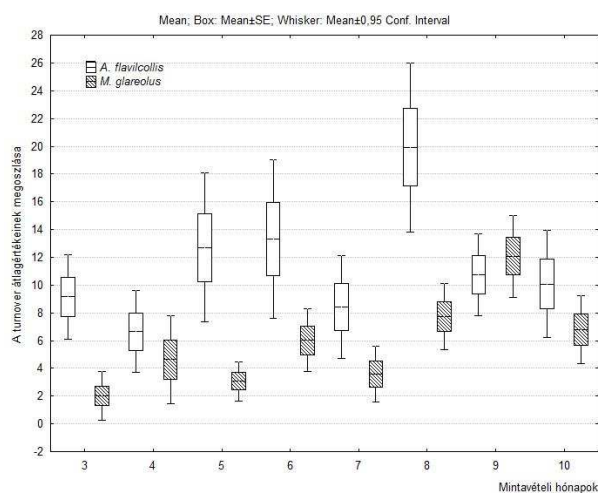


16. ábra: A fogásszám (n_i) havi átlagának időbeli mintázata a két vizsgált fajnál

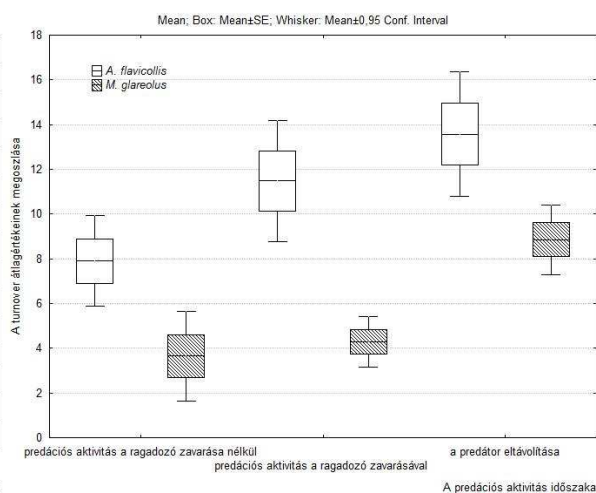


17. ábra: A visszafogások (r_i) havi átlagának időbeli mintázata a két vizsgált fajnál

Mivel ezt a ragadozót gyorsan be tudtuk fogni, a sárganyakú erdeieger őszi népességének összeomlásában nagyobb szerepe volt a természetes demográfiai folyamatoknak, mint például az őszi szétterjedési mintázatnak. Ezzel szemben az erdei pocok fogásszámának átlagértékeinek időbeli változására szignifikáns exponenciális függvény illeszthető, ami azt mutatja, hogy a róka eltávolítása után szeptemberben az erdeipocok népessége tovább nőtt, amit nagy valószínűséggel meghatározott a koegzisztens domináns sárganyakú erdeieger népességének visszaesése. A róka predációs aktivitása csökkentette a visszafogások számát mindkét faj esetén. A ragadozó zavarását, illetve eltávolítását követően látványosan megnőtt a visszafogások száma. Így mindkét faj esetén a teljes mintavételi időszakot tekintve a visszafogási érték időben exponenciális függvény szerint növekedett (17. ábra).



18. ábra: A turnover index átlagának havonkénti megoszlása a két vizsgált fajnál



19. ábra: A turnover index átlagának havonkénti megoszlása a ragadozó aktivitási időszakok szerint

Az egyedek kicserélődésének (turnover index) időbeli vizsgálatát is elvégeztük havi, illetve a három ragadozó aktivitási időszak alapján ANOVA teszttel, valamint korrelációs számítással. Eredményként azt kaptuk, hogy a két faj kapott turnover értékeinek változásai szinkron követik egymást, azonban havi értékeik között nem tapasztaltunk szignifikánsan pozitív összefüggést ($r = 0.15$, n.s.). A variancia analízis eredménye mindkét faj esetében szignifikáns eltérést mutatott a turnover indexek havi (*A. flavicollis*: $F = 4.10$, $P < 0.001$; *M. glareolus*: $F = 8.09$, $P < 0.001$), illetve a ragadozó aktivitási időszakok (*A. flavicollis*: $F = 4.18$, $P < 0.05$; *M. glareolus*: $F = 15.29$, $P < 0.001$) adatsorai között. LSD post hoc teszttel vizsgálva a havi értékeket a sárganyakú erdei egér esetében 8. mintavételi hónap értékei a többi mintavételi hónaptól szignifikánsan nagyobb kicserélődési mértéket bizonyított ($P < 0.01$), továbbá még kettő mintapárosításban tapasztaltunk szignifikáns különbséget (post hoc LSD teszt: 6 vs. 4 $P < 0.05$, 5 vs. 4 $P < 0.05$). A róka eltávolítását követően (augusztus) a predációs nyomás megszűnésére gyorsan válaszolt a sárganyakú erdei egér, új jelöletlen egyedek jelentek meg a területen, így növelve az adott hónap turnover értékét. Az erdei pocoknál hasonló eredményeket tapasztaltunk, azonban a ragadozó eltávolítására adott válasz az erdei egérhez képest késve, szeptemberben jelent meg, tehát a 9. hónapi turnover értékek a többi hónap kicserélődés értékeitől szignifikánsan nagyobbak voltak. Ezt az eredményt a predációs nyomás megszűnése mellett a sárganyakú erdei egér létszámának csökkenése is meghatározta, lehetőséget adva az erdei pocok egyedek nagyobb kicserélődési mértékének. A szeptember hónap párosításain kívül hat esetben tapasztaltunk szignifikáns eltérést, melyek a ragadozó eltávolítást követő hónapoknál jelentkeztek (post hoc LSD teszt: 8 vs. 3, 5, 7: $P = 0.00282 - 0.00621$; 10 vs. 3, 5, 7: $P = 0.00058 - 0.34452$), ami arra utal, hogy a ragadozó eltávolítása következtében az egyedkicserélődés megnövekedett, a ragadozó közvetlen predációs hatása blokkolja a populáció turnover értékét (18. ábra). A ragadozó aktivitás három időszaka közötti LDS teszt az előző eredményt alátámasztotta, az erdei pocok esetén a harmadik időszak turnover értékei csak az első és a harmadik időszak összehasonlításában adtak szignifikáns különbséget. A faj esetében szignifikánsan nagyobbak voltak, míg sárganyakú erdei egérnél mindkét, azt megelőző aktivitási időszakhoz képest szignifikánsan magasabb volt (post hoc LSD teszt: 1 vs. 3 $P < 0.01$; 2 vs. 3 $P < 0.001$) (19. ábra).

További vizsgálataink során korrelációs számítással állapítottuk meg a ragadozó aktivitása, valamint a négy alap és a három származtatott fogási paraméterek közti összefüggéseket. Eredményeink alapján az új egyedek számának kivételével az összes vizsgált paraméter értékei szignifikánsan negatívan korreláltak a vörös róka predációs

4. táblázat: A fogási paraméterek és a predációs hatás közötti korreláció eredménye

Paraméterek	<i>A. flavicollis</i>	<i>M. glareolus</i>
összes fogás száma (n_i)	-0.25*	-0.36*
visszafogások száma (r_i)	-0.47*	-0.43*
új egyedek száma (u_i)	-0.02	-0.13
összes jelölt egyed száma (m_i)	-0.33*	-0.41*
visszafogási rátája (rr_i)	-0.44*	-0.46*
„minimum ismert egyedszám” (MNA)	-0.23*	-0.36*
turnover index (g_i)	-0.23*	-0.32*

*: $P < 0.05$

aktivitásával, ami egyértelműen utal arra, hogy a ragadozó közvetlen csapda-predációja hatással van a vizsgált terület kisemlős demográfiai viszonyaira. A vizsgált adatok közül a visszafogások számánál, valamint a visszafogási rátánál kaptunk legnegatívabb szignifikáns összefüggést (4. táblázat).

A ragadozó aktivitása és a vizsgált fajok turnover értékei között tapasztalt negatív összefüggést a kvadrátokból ki-, illetve befelé irányuló mozgások számával vizsgáltuk. A vizsgálat során azt tapasztaltuk, hogy a két értéksor különbségeinek szélső értékei tükrözik a ragadozó aktivitását, tehát a legalacsonyabb ragadozó aktivitással jellemzett 5. kvadrátban a legmagasabb ez az érték, míg a legnagyobb ragadozó aktivitással jellemezhető 12. kvadrátban a legkisebb (5. táblázat). Ezen eredmények azt mutatják, hogy a ragadozó közvetlen hatása miatt a zavarástól mentes évhez képest a kicserélődés magasabb (Páros T-próba, $t = 6.62$, $P < 0.01$) azonban ez a kicserélődés túlnyomórészt a csapdázott területek közti mozgások adják, melynek következtében a kapott turnover értékek negatívan korrelálnak a ragadozó aktivitásával.

5. táblázat: kisemlősök kvadrátonkénti ki- és befelé irányuló mozgásainak száma

Kvadrát	kimozgás	bemozgás	különbség
1	76	66	10
2	40	35	5
3	92	81	11
4	22	30	-8
5	105	85	20
6	43	64	-21
7	32	40	-8
8	61	64	-3
9	54	44	10
10	91	88	3
11	70	64	6
12	68	99	-31
13	138	132	6

6. Diskusszió

A kisemlősök az adott élőhelyeken gyors sűrűség növekedést érnek el, egyes fajokra jellemző az időszakos gradáció (pl. STENSETH & IMS 1993, DELATTRE *et al.* 1999, LIMA *et al.* 1999), 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, BATZLI 1996, HANSEN *et al.* 1999, IMS *et al.* 2007). A ciklusos dinamikával rendelkező populációk méretüket 3-11 éves időközönként egy bizonyos alsó és felső határ között rendszeresen változtatják. A ciklusok kialakulására számos hipotézis született, BATZLI (1992) munkájában 22 hipotézist említ, de az utóbbi közel 20 évben több új született és a régebbiek közül is többet módosítottak. STENSETH & IMS (1993b) a hipotéziseket 3 fő csoportba sorolták: 1. abiotikus tényezők, mint a napfoltok és az időjárás; 2. biotikus belső tényezők, mint a genotípusos és fenotípusos viselkedésbeli és élettani változások; 3. biotikus külső tényezők, mint a ragadozás, a táplálék, a fertőzések és a paraziták (a hipotézisek más osztályozása található TURCHIN & HANSKI (2001) munkájában). Az egyfaktoros hipotézisek mellett többfaktoros magyarázatokat is felvetettek (LIDICKER 1988). A legismertebb és a legtöbbet tanulmányozott hipotézis, ami a kisemlős populáció ciklusokat magyarázza, a „predációs hipotézis”, pontosabban a „specialista predátor hipotézis” (ANDERSSON & ERLINGE 1977, HENTTONEN 1987, HANSKI *et al.* 2001). Számos terepi és elméleti tanulmány fókuszált a generalista predátorok zsákmánypopulációk dinamikájára kifejtett hatásának vizsgálatára (ERLINGE *et al.* 1984; KORPIMÄKI *et al.* 1990, HANSKI *et al.*, 1991, 2001; KORPIMÄKI & KREBS, 1996; LAMBIN *et al.*, 2000). A generalista ragadozókról azt feltételezik, hogy stabilizálják a kisemlős populációk ciklusait, amit a specialista predátorok a közvetlen denzitásfüggő hatásuk révén előidéznek (HANSKI *et al.* 1991, 2001; KORPIMÄKI & KREBS 1996). A stabilizáló generalisták és a destabilizáló specialisták hatásának változása jelentős mértékben meghatározza a rágcsáló ciklusok hosszának és amplitúdójának variabilitásában (HANSSON & HENTTONEN 1988; KORPIMÄKI & NORRDAHL 1989a,b; HANSKI *et al.* 1991, 2001). A rágcsálók szabályos populációciklusait Észak-Európában (boreális régió) dokumentálták, ahol a ciklusok hossza 3-4 évnek bizonyult és ciklusok kialakulásában a predáció hatást tekintik a legfőbb faktornak (NORRDAHL & KORPIMÄKI 1995; KORPIMÄKI & NORRDAHL 1998; KORPIMÄKI *et al.* 2002, 2005a). Másrészt a generalista predátorok a különböző zsákmány fajok abundancia változásának és így

elérhetőségük függvényében képesek megváltoztatni a zsákmányolási stratégiájukat. Ha fő táplálékforrásuk denzitása csökken, akkor át tudnak váltani egy alternatív zsákmány fogyasztására (ERLINGE 1986, KÖRPIÄÄKI *et al.* 1990, KRIVAN & SIKDER 1999). A nagy generalista ragadozók, ragadozó madarak és a vörös róka kisméretű specialista ragadozókat is fogyasztanak, mint a kisebb ragadozó madarak és a menyétfélék, hogyha a fő zsákmányuk a kisemlősök denzitása csökken. Mivel a kis specialista ragadozók főleg pockokat fogyasztanak, fajpopulációik között jelentős mértékű az interspecifikus kompetíció. A kompetitív hatás mellett további negatív tényezőként jelentkezik a nagyméretű generalista ragadozó guilden belüli predációs nyomása, amely e ragadozók vonatkozásában a kisemlősöket irányában csak akkor áll fenn, ha azok nagy sűrűségben elérhetőek (DELL'ARTE *et al.* 2007). Az általunk vizsgált területen a vörös róka csapdapredációs viselkedése a befogott állatokat tartalmazó csapdákra irányult, a ragadozó áttért a csapdázás során befogott, könnyen elérhető zsákmány elfogyasztására.

A róka csapdázott állatokra irányuló predációs hatásában az első nullhipotézisünk az volt (H_{10}), hogy a nem predált inaktív csapdák esetszáma nem független a vörös róka által predált csapdák esetszámától. A korrelációs számítások alapján a róka kereső viselkedése, mozgása következtében hatással volt az útjába eső üres csapdákra is, így azok élesítése, illetve felborítása révén növelte az inaktív csapdák esetszámát. A második nullhipotézisünk (H_{20}) alapján, miszerint a vörös róka által predált csapdák túlnyomó részében nem volt befogott állat, azt a kérdést vizsgáltuk, hogy a felborított és így általunk predálnak tekintett esetszámok ténylegesen a befogott állatok predációját jelenti vagy a ragadozó olyan csapdákat is felborított, amelyek nem tartalmaztak befogott állatot. Ehhez a vizsgálathoz a legsűrűbb vegetációjú újraerdősödő kijelölt 5. mintakvadtrát adatait használtuk referenciaként, amely terület esetén a statisztikai számítások igazolták, hogy a többi területhez képest itt volt a legkisebb a ragadozó csapdapredációjának mértéke. Ennek a kérdésnek a vizsgálatában kiindulási alapként azt feltételeztük, hogy amennyiben a zsákmánykínálat kiegyenlített, akkor a ragadozó túlnyomórészt olyan csapdát predált, melyben zsákmány volt. Ennek megfelelően az 5. mintakvadtrát aktív csapda esetszám (A) gyakorisági értékei és a többi mintaterület aktív és predált csapda esetszámainak (A+P) összege közötti statisztikai teszttel az alternatív hipotézist (H_{2A}) fogadtuk el, vagyis a vörös róka által predált csapdák túlnyomó részében volt befogott állat. A teszt során kapott t-értékek inverzei alapján a márciusi-áprilisban tapasztalt negatív „hatás” azzal magyarázható, hogy ugyan a predátor már megjelent a területen, de alacsony aktivitása miatt a kisemlősök a predáció negatív hatását még képesek voltak ellensúlyozni a populációgyarapodási (szaporulat+immigráció) folyamatokkal.

A csapdába befogott kisemlősök zsákmányolása könnyen elérhető forrást jelent a predátornak, de ez a viselkedés nem feltétlenül jelenti azt, hogy a predációs nyomás olyan mértékű, amellyel a különböző vizsgált élőhelyfoltokban jellemző lokális kisemlős állomány jellemző éven belüli demográfiai mintázatát megváltoztatja. Ennek a kérdést a harmadik hipotézis ($H3_0$) alapján vizsgáltuk, miszerint a vörös róka csapdapredációja nincs hatással a kisemlősök demográfiai viszonyaira. Az új egyedek számának kivételével három fogási paraméter (összes fogás, visszafogások száma, összes jelölt egyed száma), valamint a fogási alapadatokból származtatott három paraméter (visszafogási ráta, MNA, turnover index) a vizsgált domináns sárganyakú erdeiegér és a szubdomináns erdei pocok populációt tekintve szignifikánsan negatívan korrelált a predációs hatás arányával.

A turnover vonatkozásában a nem várt eredményt kaptuk, mivel a kicserélődési index vonatkozásában azt feltételeztük, hogy a róka predációs aktivitása következtében nő az index mértéke, mivel a ragadozó eltávolítja az adott területen az egyedeket, csökkentve a lokális sűrűséget, ami a területre irányuló immigrációt növeli. Ezt a nem várt eredményt két megközelítésben magyaráztuk. Egyrészt a róka a csapdába befogott szoptatós, vemhes nőtények eltávolításával közvetett módon befolyásolta a turnover egyik belső tényezőjeként megjelenő szaporulatot, vagyis csökkentette a populáción belül megjelenő új egyedek túlélési esélyét és a születésből eredő gyarapodás mértékét. A ragadozó által nem, vagy kevésbé predált területekről a predált területre immigráló kisemlősök szintén a turnover érték növekedését eredményezik. Az eredményül kapott negatív összefüggés a denzitásfüggő diszperzió kapcsán azzal magyarázható, hogy az általunk csapdázott terület heterogenitása, valamint kiterjedése miatt a predációs aktivitás egyes mintaterületeken jellemző különbségei ellensúlyozták a csapdapredáció hatása következtében feltételezett turnover növekedést. Tehát inkább jelölt egyedek mozogtak a róka által kevésbé zavart kvadrátok területei felől a magas predációs aktivitással jellemezhető kvadrátok irányába, így a nagyobb predációs hatással jellemzett élőhelyfoltokban nem jelöletlen új egyedek jelentek meg nagyobb számmal, hanem a róka predációját túlélő jelölt egyedek.

A vörös róka táplálék-összetétel elemzésében kapott nemzetközi és a Magyarországon végzett kutatások is egyértelműen kiemelik a rágcsálók, ezen belül a pockok és az egerek meghatározó szerepét. Ez a jellemző kisemlős fogyasztás a ragadozó-zsákmány interakció vonatkozásában azt mutatja, hogy a közép-európai mérsékelt övi erdőkben, illetve a különböző mezőgazdasági és erdőfoltokkal tarkított heterogén tájban a kisemlősök demográfiai mintázatának változására, az éves és a szezonális fluktuációk alakulásában a vörös róka predációs hatásának jelentős szabályozó szerepe van. A ragadozó kisemlős

demográfiai paraméterekre gyakorolt hatása eredményeinknél a visszafogási értékekre volt a legnagyobb befolyással, így a ragadozó opportunist predációs viselkedése nagymértékben csökkentette a fogás-visszafogás módszer hatékonyságát. A kisemlősök fogás-visszafogás adataira predációs hatás vizsgálatában az alternatív hipotézist fogadtuk el, mivel a legtöbb paraméter vonatkozásában a szignifikáns negatív eredményt kaptunk. Opportunista ragadozóként alkalmazkodik az elérhető zsákmány minőségi és mennyiségi összetételéhez, jó tanulási képességei alapján kiaknázza a legkönnyebben elérhető táplálékforrást, képes átváltani (switching) a különböző mértékben elérhető zsákmány, vagy táplálékforrások között.

7. Összefoglalás

A Kőszegi-forrás Erdőrezervátum (Mecsek-hegység) területén 2012-ben 13 különböző erdőfoltba kihelyezett 6×6-os csapdahálóval vizsgáltuk a kisemlősök élőhely-függő populációdinamikáját. Az erdőrezervátum területén öt mintaterület a magterületen, nyolc a pufferezónában helyezkedett el, amely területeket 2012-ben nyolc hónapon keresztül (márciustól-októberig) 5 napos mintavételi periódusokkal, fogás-jelölés-visszafogás módszerével mintavételeztük. A mintavételi területeken már az első csapdázási hónapban megjelent a vörös róka predációs hatása, amely ragadozó a mintavételi idő folyamán teljesen ráállt a csapdákban befogott állatok zsákmányolására. A predációs hatáson kívül további három csapdainaktivitási tényezőt (csapdahiba, megszökött állat, elsütött csapda) regisztráltunk.

Dolgozatunk elsődleges céljaként a vörös róka, mint opportunist predátor csapdázásra, illetve a kisemlős populációk demográfiai változására gyakorolt hatásának vizsgálatát tűztük ki, melyhez három hipotézist, illetve több predikciót állítottunk fel. Az első nullhipotézisünk az volt (H_{10}), hogy a nem predált inaktív csapdák esetszáma nem független a vörös róka által predált csapdák esetszámától. A korrelációs számítások alátámasztották a hipotézis alapján megfogalmazott predikciót, miszerint a róka kereső viselkedése, mozgása következtében hatással volt az útjába eső üres csapdákra is, így azok élesítése, illetve felborítása révén tovább növelte az inaktív csapdák esetszámát.

A második nullhipotézisünk (H_{20}) alapján azt a kérdést vizsgáltuk, hogy a felborított és így általunk predáltnak tekintett esetszámok ténylegesen a befogott állatok predációját jelenti vagy a ragadozó olyan csapdákat is felborított, amelyek nem tartalmaztak befogott

állatot. Ennek a kérdésnek a vizsgálatában az alternatív hipotézist (H2_A) fogadtuk el, vagyis a vörös róka által predált csapdák túlnyomó részében volt befogott állat.

Harmadik hipotézisként (H3₀) fogalmaztuk meg, hogy a vörös róka csapdapredációja nincs hatással a kisemlősök demográfiai viszonyaira. Ezt a kérdést a vizsgált erdőrezervátum területén minden mintakvadrátban általánosan megjelenő domináns sárganyakú erdeieger (*Apodemus flavicollis*) és a vele együtt elő forduló szubdomináns vöröshátú erdeipocok (*Myodes glareolus*) fogási paramétereinek predációs hatás függvényében történő értékelésével vizsgáltuk. A 4 alapfogási paraméter (összes fogás, visszafogások száma, új egyedek száma, összes jelölt egyed száma) értékét a vörös róka csapda predációjának mértéke negatívan befolyásolta. Az új egyedek számának kivételével a másik három paraméter szignifikánsan negatívan korrelált a predációs hatás arányával. A fogási alapadatokból továbbá három származtatott paraméter (visszafogási ráta, MNA, turnover index) alapján értékeltük a fogás-visszafogás módszer hatékonyságát, illetve a két karakter faj demográfiai mintázatát. A csapdapredáció mértékének növekedésével mind három származtatott paraméter szignifikánsan negatívan korrelált. Mind a visszafogások száma, mind a fogás- visszafogás hatékonyságát kifejező értékére a legnagyobb hatással volt a ragadozó aktivitása, ennél a két paraméternél kaptuk a legnagyobb szignifikáns negatív korrelációs koefficiens értéket. Eredményeink azt mutatták, hogy a csapdába fogott állatok zsákmányolására átállt vörös róka predációja a visszafogási értékekre volt a legnagyobb hatással, így a ragadozó opportunist predációs viselkedése nagymértékben csökkentette a fogás-visszafogás módszer hatékonyságát.

A ragadozó aktivitása és a vizsgált fajok turnover értékei között tapasztalt negatív korrelációt a kicserélődést befolyásoló tényezőkkel magyaráztuk. A ragadozó visszafogásokra gyakorolt hatása alapján – melyet fentebb korreláció vizsgálattal támasztottunk alá – a kisemlősök nagyobb mértékű kicserélődését, újulását vártuk. Azonban a korrelációs vizsgálat ennek ellenkezőjét mutatta, a róka predációs hatásának növekedésével, mindkét vizsgált fajpopuláció egyedeinek kicserélődési indexét szignifikánsan csökkentette.

Köszönetnyilvánítás

A Kőszegi-forrás Erdőrezervátum területén végzett kisemlős monitorozást a Duna-Dráva Nemzeti Park Igazgatósága támogatta. Köszönet illeti Dr. Horváth Győző témavezetőnk a dolgozat elkészítésében adott tanácsaiért és hallgató társainknak a területen történő mintavételezésben nyújtott segítségükért.

Irodalom

- ANDERSSON, M. & ERLINGE, S. 1977: In fluence of predation on rodent populations. *Oikos* 29: 591-597.
- BALTRUNAITE, L. 2001: Feeding habits, food niche overlap of red fox (*Vulpes vulpes*) and pine marten (*Martes martes*) in hilly moraine highland, Lithuania. *Ecologija* 2:27–3.
- BALTRUNAITE, L. 2002: Diet composition of the red fox (*Vulpes vulpes*) pine marten (*Martes martes*) and raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in clay plain landscape, Lithuania. *Acta Zool Litu* 4:362–368.
- BATHE, G. M. 1983: The significance of bait and camouflage on Longworth trapping of the wood mouse. *Acta Theriologica* 28(20): 323-327.
- BATZLI, G. O. 1992: Dynamics of small mammal populations: a review. In: *Wildlife 2001: Populations* (McCullough, D.R. & Barrett, R. H. eds.), Elsevier pp. 831-850.
- BATZLI, G. O. 1996: Population cycles revisited. *Trends in Ecology and Evolution* 11(12): 488-489.
- BEASLEY, L. E. & GETZ, L. L. 1986: Comparison of Demography of Sympatric Populations of *Microtus orchogaster* and *Synaptomys cooperi*. *Acta Theriologica* 31(28): 385-400.
- BEKOFF, M. & WELLS, M. C. 1980: The social ecology of coyotes. *Scientific American* 242: 130–148.
- BELANT, J.L. & WINDELS, S.K. 2007: A field test of a multiple-capture live trap for small mammals. *Ohio Journal of Science* 107: 16-18.
- 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 B* 262: 127-133.
- BOONSTRA, R. & KREBS, C. J. 1976: The effect of odour on trap response in *Microtus townsendii*. *Journal of Zoology, London* 180: 467-476.
- 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. *Symposium Zoological Society of London* 26: 327-334.
- DALBY, P. L. & STRANEY, D. O. 1976: The relative effectiveness of two size of Sherman live traps. *Acta Theriologica* 2(23): 311-313.

- 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.
- DELL'ARTE, G.L., LAAKSONEN, T., NORRDAHL, K. & KORPIMÄKI, E. 2007: Variation in the diet composition of a generalist predator, the red fox, in relation to season and density of main prey. *Acta Oecol* 31:276–281.
- ELTON, C. S. 1924: Fluctuations in the numbers of animals. *British Journal of Experimental Biology* 2: 119-163.
- ELTON, C. & NICHOLSON, M. 1942: The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *Journal of Animal Ecology* 11: 215-244.
- ERLINGE, S., GÖRANSSON, G., HÖGSTEDT, G., JANSSON, G., LIBERG, O., LOMAN, J., NILSSON, I.N., VON SCHANTZ, T., SYLVEN, M., 1984: Can vertebrate predators regulate their prey? *Am. Nat.* 123: 125–133.
- ERLINGE, S., 1986: Specialists and generalists among the mustelids. *Lutra* 29, 5–11.
- FRAMSTAD, E., STENSETH, N. C., BJORNSTAD, O. N. 1997: Limit cycles in Norwegian lemmings: tensions between phase-dependence and density-dependence. *Proceedings of the Royal Society B* 264: 31-38.
- GITTLEMAN, J. L. & HARVEY, P. M. 1982: Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 10: 57–63.
- GITTLEMAN, J. K. 1993: Carnivore life histories: a re-analysis in the light of new models. *Symposia of the Zoological Society of London* 65: 65–86.
- GURNELL, J. & FLOWERDEW, J. R. 1990: Live Trapping Small Mammals: A Practical Guide. *Occasional Publications of the Mammal Society of London* 3: 1-39.
- GOSZCZYŃSKI, J. 1986: Diet of foxes and martens in Central Poland. *Acta Theriologica* 31: 491–506.
- GOSZCZYŃSKI, J. 1974: Studies on the food of foxes. *Acta Theriol* 19:1–18.
- GOSZCZYŃSKI, J. 2002: Home ranges in red fox: territoriality diminishes with increasing area. *Acta Theriologica* 47, Suppl. 1: 103–114.
- GURNELL, J. 1980: The effects of prebaiting live traps on catching woodland rodents. *Acta Theriologica* 25: 255-264.
- GURNELL, J. & FLOWERDEW, J.R. 1990: Live Trapping Small Mammals: A Practical Guide. Occasional Publications of the Mammal Society No. 3. *The Mammal Society, Reading*.
- GURNELL, J. & LITTLE, J. 1992: The influence of trap residual odour on catching woodland rodents. *Animal Behavior* 43: 623-632.

- HANSEN, T. F., STENSETH N. C., HENTTONEN H., & TAST J. 1999: Interspecific and intraspecific competition as causes of direct and delayed density dependence in a fluctuating vole population. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 96: 986–991.
- HANSKI, I., HANSSON, L. & HENTTONEN, H. 1991: Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology* 60: 353–367.
- HANSKI, I., HENTTONEN, H., KORPIMÄKI, E., OKSANEN, L. & TURCHIN, P. 2001: Small-rodent dynamics and predation. *Ecology* 82: 1505–1520.
- HANSSON, L. 1967: Index line catches as a basis of population studies on small mammals. *Oikos* 18(2): 261–276.
- HANSSON, L. & HENTTONEN, H. 1988: Rodent dynamics as community processes. *Trends in Ecology and Evolution* 3:195–200.
- HENTTONEN, H. 1987: The impact of spacing behaviour in microtine rodents on the dynamics of least weasels *Mustela nivalis* a hypothesis. *Oikos* 50: 366–370.
- HÖRNFELDT, B. 1994: Delayed density dependence as a determinant of vole cycles. *Ecology* 75: 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.
- IMS, R. A., HENDEN J. A. & KILLENGREEN, S. T. 2007: Collapsing population cycles. *Trends in Ecology and Evolution* 23(2): 79–86.
- JĘDRZEJEWSKI, W., JĘDRZEJEWSKA, B. 1992: Foraging and diet of the red fox (*Vulpes vulpes*) in relation to variable resources in Białowieża National Park, Poland. *Ecography* 15:212–220.
- KREBS, C. J. 1964: The lemming cycle at Baker lake, Northwest Territories, during 1952–62. Arctic Institute of North America, technical Paper No. 15.
- KORPIMÄKI, E. & NORRDAHL, K. 1989a: Avian predation on mustelids in Europe 1: occurrence and effects on body size variation and life traits. *Oikos* 55: 205–215.
- KORPIMÄKI, E. & NORRDAHL, K. 1989b. Avian predation on mustelids in Europe 2: impact on small mustelids and microtine dynamics a hypothesis. *Oikos* 55: 273–276.
- KORPIMÄKI, E., HUHTALA, K. & SULKAVA, S. 1990: Does the year to year variation in the diet of eagle and Ural owls support the alternative prey hypothesis? *Oikos* 58: 47–54.
- KORPIMÄKI, E. & KREBS, C.J. 1996: Predation and population cycles of small mammals. *BioScience* 46: 754–764.

- KORPIMÄKI, E. & NORRDAHL, K. 1998: Experimental reduction of predators reverses the crash phase of small-rodent cycles. *Ecology* 79: 2448–2455.
- KORPIMÄKI, E., NORRDAHL, K., KLEMOLA, T., PETTERSEN, T. & STENSETH, N. C. 2002: Dynamic effects of predators on cyclic voles: field experimentation and model extrapolation. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 991–997.
- KORPIMÄKI, E., NORRDAHL, K., HUITU, O. & KLEMOLA, T. 2005a: Predator-induced synchrony in population oscillations of co-existing small mammal species. *Proc. R. Soc. Lond. B* 272:193–202.
- KŘIVAN, V. & SIKDER, A. 1999: Optimal foraging and predator-prey dynamics, II. *Theor. Pop. Biol.* 55: 111–126.
- KRUUK, H. & MACDONALD, D. W. 1985: Group territories of carnivores: empires and enclaves. In: Sibly R. M. & Smith, R. H. (eds.): *Behavioural ecology: Ecological consequences of adaptive behaviour*, Blackwell Scientific Publications, Oxford pp: 521-536.
- 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.
- LANSZKI, J. 2002: Magyarországon élő ragadozó emlősök táplálkozás-ökológiája. *Natura Somogyiensis* 4. 177 pp.
- LANSZKI, J. 2012: Ragadozó emlősök táplálkozási kapcsolatai. *Natura Somogyiensis* 21. 310 pp.
- LAUNDRE, J. W. & KELLER, B. L. 1984: Home range of coyotes: a critical review. *The Journal of Wildlife Management* 48: 127-139.
- LIMA, M., KEYMER, J. E. & JAKSIC, F. M. 1999: El Niño-Southern Oscillation-Driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in western south America: linking demography and population dynamics. *American Naturalist* 153(5): 479.
- LIMA M., ALAN, A., BERRYMAN, A. A. & STENSETH, N. C. 2006: Feedback structures of northern small rodent populations. *Oikos* 112: 555-564
- LIDICKER, W. Z. 1988: Solving the enigma of microtine „cycles”. *Journal of Mammalogy* 69: 225-235
- LLOYD, H. G. 1980: The red fox. B. T. Batsford ltd., London: 1–320.
- MECH, L. D. 1970: The wolf: the ecology and behavior of an endangered species. *Natural History Press*, Garden City, New York: 1–389.

- MILLS, L. S. & KNOWLTON, F. F. 1991: Coyote space use in relation to prey abundance. *Canadian Journal of Zoology* 69: 1516–1521.
- NICOLAS, V. & COLYN, M. 2006: Relative efficiency of three types of small mammal traps in an African rainforest. *Belgian Journal of Zoology* 136: 107–111.
- NORRDAHL, K. & KORPIMÄKI, E. 1995: Mortality factors in a cyclic vole population. *Proc. R. Soc. Lond. B* 262: 49–53.
- O'FARRELL, M.J., CLARK, W.A., EMMERSON, F.H., JUAREZ, S.M., KAY, F.R., O'FARRELL, T.M. & GOODLETT, T.Y. 1994: Use of a mesh live trap for small mammals: are results from Sherman live traps deceptive? *Journal of Mammalogy* 75(3): 692–699.
- OKARMA, H. 1995: The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystem in Europe. *Acta Theriologica* 40: 335–386.
- PAPAGEORGIOU, N.K., SFOUGARIS, A.I., CHRISTOPOULOU, O.G., VLACHOS, C.G. & PETAMIDIS, J.S. 1988: Food habits of the red fox in Greece. *Acta Theriol* 33: 313–324.
- PETRUSEWICZ, K. 1966: Dynamics, organization and ecological structure of population. *Ekologia Polska*, ser. A. 14: 413–436.
- SAUCY, P. 1994: Density-dependence in time-series of the fossorial form of the water vole, *Arvicola terrestris*. *Oikos* 71(3): 381–392.
- SEQUEIRA, D. M. 1980: Comparison of the diet of the red fox (*Vulpes vulpes* L., 1758) in Gelderland (Holland), Denmark and Finnish Lapland. *Biogeographica* 18: 35–51.
- SLADE, N. A. & BLAIR, S. M. 2000: An empirical test of using counts of individuals captured as indices of population size. *Journal of Mammalogy* 81: 1035–1045.
- SMAL, C. M. & FAIRLEY, J. S. 1982: The dynamics and regulation of small rodent populations in the woodland ecosystems of Killarney, Ireland. *Journal of Zoology, London* 196: 1–30.
- SMITH, M. H., GARDEN, R. H., GENTRY, G. B., KAUFFMAN, 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.
- STENSETH, N. C. & IMS, R. A. 1993: The biology of lemmings. *Academic Press*, London, UK.
- STENSETH, N. C., BJØRNSTAD, O. N. & FALCK, T. 1996: Is spacing behavior coupled with predation causing the microtine density cycle? A synthesis of current process-oriented and pattern-oriented studies. *Proceedings of Royal Society B* 263: 1423–1435.

- STENSETH, N. C., SAITOH, T. & YOCOZ, N. G. 1998: Frontiers in population ecology of microtine rodents: a pluralistic approach to the study of population ecology. *Researches on Population Ecology* 40: 5-20.
- TURCHIN, P. 1993: Chaos and stability in rodent population dynamics: evidence from non-linear time series analysis. *Oikos* 68: 167-172.
- TURCHIN, P. & HANSKI, I. 2001: Contrasting alternative hypotheses about rodent cycles by translating them into parameterized models. *Ecology Letters* 4: 267-276.
- VON SCHANTZ, T. 1980: Prey consumption of a red fox population in southern Sweden. *Biogeographica* 18: 53-64.
- YLÖNEN, H. & VIITALA, J. 1985: Social organization of enclosed winter population of the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Annales Zoologici Fennici* 22: 353-358.
- ZAR, J. H. 1996: Biostatistical analysis. *Prentice-Hall International, Inc.* 662 pp.

Függelék

A mintaterületek kódolása és jellemzése:

- **1 (01pz-vér-CST*)**: Vékonyrudas, gyertyánelegyes cseres-tölgyes homogén erdőállomány, ahol az erdészeti út és végvágás terület zavaró hatásai érvényesülnek, alacsony természetességgel, az erdőrezervátum pufferzónájának része. Az általunk vizsgált erdőrezervátumi terület legmagasabb pontján (plató) fekvő erdőtag, amely a 3. mintakvadráttól északra fekszik, közöttük keskeny, 4-5 m széles erdészeti út halad. Sűrű borítású facsemeték alkotják az újulat szintjét. Mivel a többi vizsgált területtől két erdészeti út választja el ezt az erdőfoltot, a terület a szegélyhatás vizsgálatára is alkalmas.
- **2 (02pz-var-CST**)**: Vastagrudas, cseres-tölgyes állományrész jelentős újulattal, amely út hatásának is kitett. Természetessége közepes, a pufferzóna része. Ez a 2011-ben kijelölt új mintaterület az előbbi vékonyrudas erdőtaggal szemben, a platón fekvő idősebb állományú erdőfolt, zárt lombkorona szinttel. Jellemzően magas borítású az újulat, amit a domináns fafajok csemetéi alkotnak. Ez a mintakvadrát ugyancsak két, egymásra merőleges erdőszegélyt foglal magába, lehetőséget adva a szegélyhatás elemzésére.
- **3 (03pz-fi-CST*)**: A végvágásterület sűrűség korba lépett fiatalos cseres-tölgyes állomány, alacsony természetességű, a pufferzóna része. Ez a terület a 2009 évi „A” kódolású élőhely, amely végvágás utáni újratermés terület, ahol a mintaterület nagy részénél a cserjeszint dominál, de már jellemző a lombkorona szint is. A kijelölt mintaterület északi, már fokozatosan lejtő térszintjében igen sűrű növényzet, a cserjék és a végvágás utáni csemete újulat 90-100 %-os borítása jellemző. A forrás melletti magterülettől dél-nyugati irányban, az előbb jellemzett 1. és 2. mintakvadráthoz közel ugyancsak magasabb térszintben, a platón megtalálható élőhelyfolt.
- **4 (04mt-id-CST***)**: Idős cseres-tölgyes erdőállomány a magterület határán, amely az erdőszél hatásának kitett, így erdőszegély-ecotonként funkcionál, sok holtfával, magas természetességű. 2010-ben kijelölt mintaterület, amely erdőfolt a platótól északi irányba fokozatosan lejt és markánsan elválik a nyiladéktól. Az észak-déli irányú szegélytől keletre található, amely szemben helyezkedik el a nyiladéktól nyugatra fekvő végvágás

utáni fiatalos cseres-tölgyes területtel (3. kvadrát). Idős állományú erdőrészlet, amely cseres-tölgyesben jellemzően magas borítású a cserjeszint, aljnövényzete viszont nem folytonos, kisebb-nagyobb foltokban a nyári vegetációs periódusban is az avarszint dominál. Ez a mintakvadrát ugyancsak két, egymásra merőleges erdőszegélyt foglal magába, lehetőséget adva a szegélyhatás elemzésére.

- **5 (05pz-fi-CST*)**: A végvágás területen található fiatalos cseres-tölgyes erdőállomány, felújulása közepes, alacsony természetességű, sok holtfával, a pufferzóna része. A 2011-ben kijelölt mintaterület a nyiladéktól nyugatra, a 3. mintaterülettől északra, mélyebb térszintben, magas lejtőszögű végvágás utáni újraerdősödő élőhelyfolt. A mintakvadrát teljes területén igen sűrű növényzet, mind a gyepszint, mind a cserjék és a végvágás utáni csemete újulat 90-100 %-os borítása jellemző. A lombkoronaszint a mintázott teljes területről hiányzik.
- **6 (06mt-id-CST***)**: Idős cseres-tölgyes állományrész a magterületen, amely erdőszéli hatásoknak kitett, így erdőszegély-ecotonként funkcionál, magas természetességű. Ez az élőhelyfolt az előbbi újraerdősödött terület és a vele szomszédságában elhelyezkedő gyertyános-tölgyes puffer terület, védőzóna közötti erdőszegély (ecoton). Az erdőszegély 30-40 méter széles, gazdag cserjeszinttel, és minimális aljnövényzettel, a cserjeszint néhol áthatolhatatlan és a területen jelentős mennyiségű kidőlt holtfa és ág található.
- **7 (07mt-id-GYT/ÁTM***)**: Idős cseres-tölgyes gyertyános-tölgyes átmenetben található állomány a magterületen belül, kisebb bükk-újulati foltokkal jellemzett erdőbelső. A magterület magasabb térszintjében elhelyezkedő, észak-nyugati kitettségű védőerdő. Jó minőségű, magas természetességű, idős faállományú erdőfolt. Az aljnövényzetben üde fajokkal kevert, szárazodó termőhely, alacsony cserjeszinttel.
- **8 (08mt-id-B***)**: Idős bükkös állományrész a magterületen belül, jelentős, de nem magas bükk újulattal, magas természetességű erdőbelső. A kijelölt területet az észak-nyugati kitettségű magterületi védőerdő, amelyen belül a térszint fokozatosan csökken, a vizsgált erdőfoltok közül itt jellemző a legnagyobb meredekség sokkal kisebb mértékű, mint a korábban vizsgált bükkös magterületi szegélyzóna. Ebben az erdőfoltban, főként a kvadrát mélyebben fekvő felében jellemző az erőteljes fiatal bükk újulat, ami jelentős részét képezi a talajfelszíni vegetációborításnak.

- **9 (09pz-var-GYT/ÁTM**):** Vastagrudas, a cseres-tölgyes felé átmenetet mutató gyertyános-tölgyes, homogén jellegű állományképpel. A közeli fenyőelegyes erdőrészek és tarvágásterület hatásai alatt, jelentős vadnyomás jellemzi, tőle északra kisebb lék, alatta visszarágott bükk újulattal jellemezhető. Közepes természetességű, a pufferzóna része. A kilencedik mintaterületet 2011-ben jelöltük ki a magterület melletti magas térszintű puffertérületen. A Kőszegi-forrás Erdőrezervátum felé vezető műút szintjében, közvetlenül az erdőrezervátumba vezető erdészeti út mellett elhelyezkedő, védettség alatt álló pufferzóna. Ez a magasabb térszintben, az erdőrezervátum védett pufferzónájának szegélyében található gyertyános-tölgyes folt **(07mt-id-GYT/ÁTM***)** kontrollja. A terület nagy részén nem jellemző az aljnövényzet, azonban a mintaterület közepén a fafajok csemetéi alkotta sűrű borítottságú újulat és kisebb foltokban kisebb cserjeállomány található, amely a vegetációs időszakban üde foltot képez az egész éves időszakban jellemző avarborítású területfoltokhoz viszonyítva.
- **10 (10pz-vált-GYT/ÁTM**):** Vastagrudas, helyenként azonban vékonyrudas foltokat is képző, nagy fokú gyérítésen, illetve kisebb tarvágásokon átesett fenyőelegyes cseres-tölgyes – gyertyános-tölgyes átmeneti zónába eső állomány. A területre mind a cserjésedés, mind az erőteljes gyepesedés jellemző. Erős bolygatása ellenére regenerációs potenciálja jónak mondható, őshonos újulat jelentkezik, így közepes természetességgel jellemezhető, a pufferzóna része. Ezt a 2011-ben kijelölt mintaterületet az előbb jellemzett 9. mintaterülettel szemben, a műút és a védett pufferzóna mellett húzódó erdészeti út közötti erdőrészletben jelöltük ki. Ebben az erdőrészletben hiányzik az összefüggő lombkorona borítás, így a napsütés intenzitásának aljnövényzetre kifejtett hatása a vizsgált erdőfoltok közül itt a legerőteljesebb, amely több foltban üde, magas aljnövényzet kialakulását biztosította. Az újulatot ezen a területen a 2011-es vegetációs periódus előtt ritkították, de a kivágott fiatal fákat nem távolították el a területről, így ez a biomassa növelte a terület heterogenitását.
- **11 (11pz-vér-CST*):** Vékonyrudas, gyertyánelegyes cseres-tölgyes homogén erdőállomány, amit 2012 tavaszán az 1. kvadráttól délre jelöltünk ki. Ez a területen is az erdészeti út és végvágás zavaró hatásai érvényesülnek, alacsony természetességű, az erdőrezervátum pufferzónájának része. A területen a mintakvadrátot is érintve ebben évben száraló fakitermelést végeztek. Ez az újabb mintaterület a vékonyrudas,

gyertyánelegyes cseres-tölgyes erdőképkorosztályt reprezentálja, így az 1. kvadrát mintavételi ismétlésének tekinthető.

- **12 (12pz-vált-GYT/ÁTM**):** Vastagrudas, helyenként azonban vékonyrudas foltokat is képző, nagyfokú gyérítésen, illetve kisebb tarvágásokon átesett fenyőelegyes cseres-tölgyes – gyertyános-tölgyes átmeneti zónába eső állomány, amely a platótól dél-keleti irányban, az erdészeti út felé helyezkedik el. A terület enyhe lejtésű, mind a cserjésedés, mind az erőteljes gyepesedés jellemző. Erős bolygatása ellenére regenerációs potenciálja jónak mondható, őshonos újulat jelentkezik, így közepes természetességgel jellemezhető, a puffierzónába eső élőhelyfolt. A vegetáció a 10. kvadrát növényzetéhez hasonló, a nyílt, gyepes foltokkal tarkított terület a 10. csapdahálójával is mintázott fenyőelegyes cseres-tölgyes – gyertyános-tölgyes átmeneti zónát reprezentálja, így ennek az erdőképkorosztály típusnak a mintavételi ismétlése.
- **13 (13mt-id-B***):** Idős bükkös állományrész a magterületen belül, amely az ugyancsak bükkös állományt mintázó 8. mintakvadráttól észak-nyugati irányban alacsonyabb térszintben, a sziklás magterületi folt alatt helyezkedik el. A kijelölt folt tehát az észak-nyugati kitettségű magterületi védőerdő része, ahol már a fiatal bükk újulat kisebb borítású. A területen meredekség sokkal kisebb mértékű, mint a 8. élőhelyfoltban, és a kvadrát északi szele felé a bükk újulat egyre gyérül. Tavasszal üde gyepszint, majd ősszel nagyobb avarborítású foltok jellemzőek. Ez az újabb mintaterület a magterületi bükkös állományt reprezentáló 8. kvadrát mintavételi ismétlésének tekinthető.

Jelmagyarázat:

B:	bükkös
CST:	cseres-tölgyes
GYT:	gyertyános-tölgyes
ÁTM:	átmeneti állomány

***:	idős, magterületi állományok
**:	vastag rudastól lábas korig, puffierzónában
*:	végvágás területek, felújulás-területek, és még a vékony rudast is ide, plusz, ha erős a zavarás más okból
mt:	magterület (amúgy véderdő is, talajvédelmi), ezek természetvédelmi erdők!
pz:	puffierzóna (helyesen, de nem használjuk: védőerdő), ezek gazdasági erdők!
fi:	fiatalos/vágásterület (vég-, vagy tarvágás)
vér:	vékony rudas állomány
var:	vastag rudas korosztály
la:	lábas korban lévő
id:	idős erdő
vált:	változó korosztályszerkezet

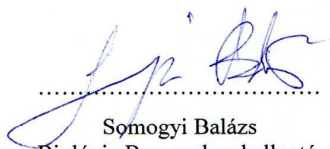
Nyilatkozat a pályázó egyéni hozzájárulásáról a pályaműben leírt eredményekhez

Alulírott Somogyi Balázs, a dolgozatokban leírt munkafolyamatok közül a:

- csapdák elkészítését, karbantartását, csalizását
- mintaterületek kijelölését
- terepi adatgyűjtés
- számítógépes adatbázis megtervezését, adatok rendszerezését, előkészítését
- adatok statisztikai elemzését, értékelését

végeztem el.

Pécs, 2013. január 3.


.....
Somogyi Balázs
Biológia Bsc. szakos hallgató

Nyilatkozat a pályázó egyéni hozzájárulásáról a pályaműben leírt eredményekhez

Alulírott Hárságyi Dorottya, a dolgozatokban leírt munkafolyamatok közül a:

- csapdák elkészítését, karbantartását, csalizását
- mintaterületek kijelölését
- terepi adatgyűjtés
- számítógépes adatbázis megtervezését, adatok rendszerezését, előkészítését
- adatok statisztikai elemzését, értékelését

végeztem el.

Pécs, 2013. január 3.

.....

Hárságyi Dorottya
Biológia Bsc. szakos hallgató

Nyilatkozat a pályázó egyéni hozzájárulásáról a pályaműben leírt eredményekhez

Alulírott Morvai Anita, a dolgozatokban leírt munkafolyamatok közül a:

- csapdák elkészítését, karbantartását, csalizását
- mintaterületek kijelölését
- terepi adatgyűjtés
- számítógépes adatbázis megtervezését, adatok rendszerezését, előkészítését
- adatok statisztikai elemzését, értékelését

végeztem el.

Pécs, 2013. január 3.

Morvai Anita

Morvai Anita
Biológia Bsc. szakos hallgató