

XXXII. Országos Tudományos Diákköri Konferencia

Biológia Szekció



Kisemlősök vírusfertőzöttségének tér-időbeli mintázata a Kőszegi-forrás Erdőrezervátum (Mecsek-hegység) területén

Szerzők:

Rácz Arnold és Németh Emese
Biológus BSc III.

Témavezető:

Dr. Horváth Győző
egyetemi adjunktus

Dr. Jakab Ferenc
egyetemi docens



PTE TTK Ökológiai Tanszék
- Pécs, 2015 -

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés.....	3.
2. Témafelvetés, irodalmi áttekintés	4.
3. Célkitűzések, kérdések, hipotézisek.....	7.
4. Anyag és módszer	7.
4.1 Vizsgált terület	7.
4.2 Csapdázási metodika	9.
4.3 Vervételi metodika	10.
4.4 Adatfeldolgozási módszerek	10.
4.4.1 Alap és származtatott CMR paraméterek.....	10.
4.4.2 A fertőzöttségi arány vizsgálata általánosított lineáris regressziós modellek (GLM) felhasználásával	11.
4.4.3 A két vizsgált vírus területfoglalási valószínűségének becslése és modellezése	13.
5. Eredmények.....	16.
5.1 A vizsgált zoonózisokra vonatkozó alapadatok statisztikai értékelése	16.
5.2 A fertőzöttségi szintet meghatározó feltételezett prediktor változók hatásának vizsgálata, az általánosított lineáris modellezés (GLM) eredményei.....	22.
5.3 A Dobrava és a cowpox vírus területfoglalási valószínűségének becslése	28.
6. Diskusszió.....	33.
7. Összefoglalás.....	35.
Irodalomjegyzék.....	37.
Függelék	

1. Bevezetés

A kisemlős populációk abundanciájának megismerése az adott állat dinamikájának elméleti aspektusai mellett a gyakorlatban is felhasználható. A vadbiológia és a természetvédelem szempontjából a védelemre szoruló fajok esetén szükséges a populáció növekedésének vagy csökkenésének felismerése és a trendek megállapítása. A mezőgazdaság esetében a gradációs időszakok azonosítása és prognosztizálása a rágcsáló kontrollnál hasznosítható. Egészségügyi szempontból is jelentős a kisemlősök populációinak nyomon követése, mivel rezervoárként számos emberre áterjedő fertőző betegséget, azaz zoonózt is hordozhatnak.

A Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer (NBmR) V. projektjében (Erdőrezervátumok és a kezelt lombos erdők monitorozása) többek között a kisemlősök monitorozására vonatkozó protokoll is készült. A projekt elsődleges célja az erdőrezervátumok biodiverzitásának nyomon követése, amelyben a nagy tömegességben megjelenő, elsődleges és másodlagos konzumens kisemlősök az erdei ökoszisztéma táplálékhálózataiban meghatározó komponensek és alkalmas indikátor objektumok az erdők állapotát befolyásoló zavarások hatásának vizsgálatában (pl. CARE & JOHNSON 1992, PEARCE & VENIER 2005, PARIDINI *et al.* 2005). A kisemlősök növekvő létszáma és elterjedésének hátterében több faktort is leírtak, amelyek közül jelentős az antropogén hatásnak tekinthető mezőgazdasági tevékenység növekedéséből eredő tájhasználat változás, a különböző erdőgazdálkodási beavatkozások és az egyre növekvő urbanizáció negatív hatása (pl. REIDSMA *et al.* 2006, PANZACCHI *et al.* 2010). A megváltozott biodiverzitású élőhelyen növekszik a kisemlősök és az emberek közvetett, illetve közvetlen érintkezése, mely lehetőséget biztosít a zoonózisok terjedésének (pl. KARBOWIAK *et al.* 2005). Az ily módon megjelenő fertőző betegségek több esetben letális kimenetelűek is lehetnek, így a felismerésükre leírt módszerek fejlesztése és a különböző terepi viszonyokhoz történő illesztése, továbbá a hordozó gazdaállatok mintavételezésében a kvadrátok elrendezése és a különböző becslési módszerek optimalizálása tekintetében is fontos kutatási cél.

Napjainkban tovább növekszik az érdeklődés az iránt, hogy a paraziták potenciális hatással lehetnek a gazdaszervezet populációs dinamikájára (GRENFELL & DOBSON 1995). Több tanulmány foglalkozik a paraziták különböző közösségekben és az ökoszisztémákban történő megjelenésében és szétterjedésében, mivel számos fertőző zoonózis veszélyt jelenthet az emberekre, a domesztikált állatokra vagy akár a veszélyeztetett fajokra nézve is (SCOTT

1988). Az endemikus lokális fertőzés hatásait nehéz megjósolni, mivel a paraziták rátermettsége jelentős mértékben függ a gazdaszervezetek közötti transzmisszió sikerétől, ez a gazdaszervezet vonatkozásában maximalizálható a patogén hatás növelésével vagy csökkenésével (COMBES 1997). Néhány endemikus patogén infekciójával nem befolyásolja teljes mértékben a gazdaszervezet fitnesszét, például nem rontja jelentős mértékben a reprodukciós képességét (GULLAND 1995). Egyre inkább nyilvánvaló, hogy az éghajlat is jelentős hatással van a fertőző betegségek dinamikájára (HARVELL *et al.* 2002; PATZ *et al.* 2005). Így a betegségek kialakulását és elterjedését befolyásoló klimatikus hatások megismerése segíthet a fertőzések előrejelzésében és megelőzésében, ami egyre sürgetőbbé válik a napjainkban egyre inkább érezhető éghajlatváltozás során. A klíma hatással lehet a vektorok által terjesztett betegségekre is, mint a malária vagy a dengue-láz, megváltoztatva a hordozók abundanciáját és/vagy elterjedését (HOPP & FOLEY 2003, PASCUAL *et al.* 2006).

Diákköri munkánk során a Mecsek-hegységben található Kőszegi-forrás Erdőrezervátum területén a PTE TTK Ökológiai Tanszék által végzett kisemlős monitorozási programba kapcsolódtunk be. Az egyetem SzKK Viroológiai Kutatócsoportjával történő kooperációban a monitoring során gyűjtött kisemlős vérminták elemzését Dr. Jakab Ferenc és munkatársai végezték el. Jelen dolgozatban a terepi és laboratóriumi adatok felhasználásával vizsgáltuk a területen kimutatott vírusok elterjedésének és a fertőzöttségi szint ökológiai aspektusait. Elemeztük a két zoonózis fertőzöttségi szintjének tér- és időbeli változásait, illetve a fertőzöttségi arányt befolyásoló egyéb faktorok (sűrűségfüggés, csapdapredáció) hatásait.

2. Témafelvetés, irodalmi áttekintés

Magyarországon számos virális zoonózis ismert, mint például a kullancsok által terjesztett vírusos agyvelő- és agyhártyagyulladás vagy a rágcsálók által terjesztett tehénhimlő (cowpox) és hantavírusok.

A hantavírust 1978-ban sikerült izolálni egy, az Észak- és Dél-Korea határán található Hantaan folyó közelében fogott pírók erdeiegér, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) példányokból és a folyó után Hantaan vírusnak nevezték el (LEE *et al.* 1978). Európában a vírust 1992-ben mutatták ki Szlovéniában sárganyakú erdeiegérből, *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834). Az új kórokozót a hantavírusok addigi nomenklatúrájának megfelelően a kimutatásának helyei alapján Dobrava-Belgrade vírusnak keresztelték el (AVSIC-ZUPANC *et*

al. 1992, GLIGIC *et al.* 1992). Az SzKK Virologiai Kutatócsoportja több évre visszamenő kutatási anyaggal rendelkezik a hantavírusok magyarországi elterjedésével kapcsolatban, ezeknek a kutatásoknak az eredményeit több cikk és konferenciaszereplés során mutatták be (pl. JAKAB *et al.* 2007, JAKAB *et al.* 2013).

A vírus elterjedésének és a fertőzöttségi szint ökológia szemléletű megközelítése során fontos tényező a denzitásfüggés. Észak-Amerika területén komoly egészségügyi problémát jelent a kisemlősök, főként az amerikai egerek (*Peromyscus spp.*) által terjesztett hantavírus pulmonáris szindróma. A gazdaszervezet demográfiai mintázata és a hantavírus fertőzöttségi szint összefüggésének populációdinamikai megközelítése során mind a vírusdetektálási módszerek, mind új csapdázási metodika kialakítására, illetve fejlesztésére is szükség volt (PARMENTER *et al.* 1998, MILLS *et al.* 1999).

Közösségi ökológiai megközelítésben a bevezetésben már említett biodiverzitás csökkenés és a vírusfertőzöttség növekedése közötti kapcsolatot mutattak ki. Ruedas és munkatársai Panamában kutatták a lehetséges hantavírus hordozó natív fajok és antropogén hatásra megjelenő új fajok és ezek által hordozott újabb vírusok megjelenésének lehetőségét. Kimutatták, hogy a túlnyomó többségben a művelt kukorica, illetve cukornád ültetvények közelében is megjelentek a hantavírus pulmonáris szindrómát hordozó kisemlős fajok (RUEDAS *et al.* 2004). Mills és munkatársai az Újvilág (Észak- és Dél-Amerika) teljes területére vonatkozóan vizsgálták a kisemlősök vírusfertőzöttségét, köztük a hantavírusok jelenlétét is. Bebizonyították, hogy az ökoszisztémák antropogén hatások következtében történő degradálódása során a lecsökkent biodiverzitás ellenére megnövekedett azon opportunista rágcsálófajoknak denzitása, melyek potenciális hordozói lehetnek a hantavírusoknak. Az emelkedő abundanciájú rágcsáló populációk az urbanizálódó területek közelében növelik a zoonózis fertőzések elterjedésének valószínűségét, illetve a megbetegedések kockázatát. Kutatásaik alapján szorgalmazták egy új interdiszciplináris tudományág, a 'medical ecology' alkalmazását, ami az ökológusok, a konzervációbiológusok és a közegészségügyi kutatók kooperációját feltételezi (MILLS *et al.* 2006).

A gazda-parazita viszony megismerésére irányuló kutatások során a patogenitás eredetének feltárása mellett az esetleges gazdaváltások, illetve a kórokozók adott hordozóban való együttes előfordulását is vizsgálják. A Dobrava hantavírus más zoonózisokkal (*Leptospira spp.* and *Babesia spp.*) megjelenő együttes fertőzését *Apodemus flavicollis*, illetve az erdeipocok, *Myodes glareolus* (Schreber, 1780) esetén is kimutatták (TADIN *et al.* 2012). A hantavírusok jelentős közegészségügyi kockázatot jelentenek, ennek ellenére evolúciós történetük nem ismert, illetve a különböző rezervoár fajok közötti vírus transzmisszió sem

kellően kutatott. A vírusok filogenetikai történetei nem minden esetben egyeznek meg a gazdaszervezetükével, ami arra utal, hogy a vírusok evolúciós változásaiban a fajok közötti átvitel játszotta a fő szerepet. További filogenetikai vizsgálatok azt sugallják, hogy a hantavírusok *Chiroptera* és *Soricomorpha* fajokban való megjelenése az adott kisemlős taxon evolúciós fejlődése során következett be (GUO *et al.* 2013).

A cowpox vírust Európa és Nyugat-Ázsia nagy részén már kimutatták, Nagy-Britanniában házi egér, *Mus musculus* Linnaeus, 1758 egyedekben találtak alkalmanként antitesteket, de a legnagyobb szérumbeli előfordulása a vöröshátú erdeipocokban (*Myodes glareolus*), a közönséges erdeiegeérben, *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758), valamint a csaltitjáró pocokban, *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) volt, tehát ezek a fajok lehetnek hordozó is (BAXBY & BENNETT 1999, CHANTREY *et al.* 1999).

Vizsgálataink során az erdőrezervátum területén négy karakter kisemlős faj (sárganyakú, közönséges és pírók erdeiegeér, erdeipocok) vérmintáiból mutattok ki a Dobrava hantavírust és a tehénhimlő vírust. A négy faj közül a hantavírus leginkább a sárganyakú erdeiegeér, míg a cowpox vírust legnagyobb arányban az erdeipocok hordozta, e két karakter faj vonatkozásában foglalkoztunk a vírusfertőzöttségi szint térbeli változásával, a fertőzöttség és a gazdaszervezetek sűrűségének összefüggésével. Ebben a kérdésben azonban zavaró tényezőként jelent meg vörös róka, *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) csapdapredációs hatása, mely tényező szerepét is figyelembe kellett vennünk a denzitás hatás elemzésénél. 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 2012-es évben a vizsgált jelen vizsgált területen kihelyezett csapdáink károsodása és felborítása olyan mértékben jelent meg, melyet eddigi más élőhelyeken végzett monitorozásaink során nem tapasztaltunk. A csapdák predálását több vörös róka példány okozta. Ennek a predációs hatásnak a fogás-visszafogás adatokra és ezek különböző populációdinamikai paraméterek becsléséhez történő felhasználhatóságát korábbi dolgozatban már vizsgáltuk (RÁCZ & SALLER 2013). A kutatásunk során bebizonyosodott, hogy a róka ragadozási aktivitása csökkenti a vizsgált populációban maradt korábban ismert egyedek arányát, így a predációs hatás és a gyarapodási paraméterek között pozitív összefüggést mutattunk ki. Ezek alapján a csapdapredációs siker hatással volt az új egyedek populációba való bekerülésének valószínűségére (magnövelve azt), így feltételezhető,

hogyan a területen kimutatott Dobrava, illetve tehénhimlő vírus szétterjedésére és a fertőzőtség dinamikájára is hatással volt.

3. Célkitűzés, kérdések, hipotézisek

Alapvető kérdésünk az volt, hogy milyen összefüggés van a fertőzőtségi szint és az adott gazdaállat létszáma között, illetve a vizsgált területen belül kimutatható-e tér- és időbeli különbség a vírus elterjedésében, illetve a fertőzőtségi arányban. A fentiekben már említett problémafelvetés alapján a következő kérdéseket fogalmaztuk meg:

- Milyen összefüggés van a fertőzőtségi szint és az adott gazdaállat létszáma között?
- A vizsgált területen belül kimutatható-e tér- és időbeli különbség a vírus elterjedésében, illetve a fertőzőtségi arányban?
- A két vírus elterjedése mennyiben függ gazdaállatuk abundanciájának szinkronitásától vagy aszinkronitásától?
- A területen megjelenő ragadozó hatás hogyan befolyásolta a vírus elterjedését?

A fenti kérdések alapján három biológiai hipotézist fogalmaztunk meg:

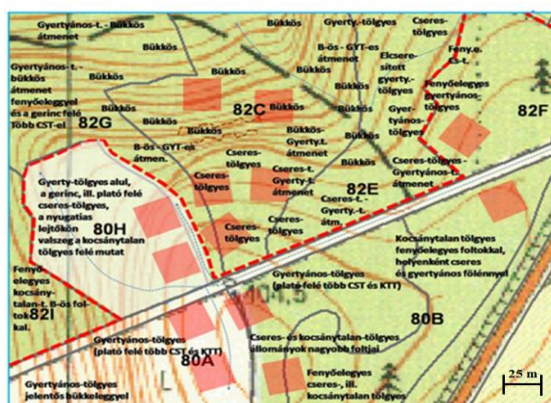
- H_{10} = mindkét vírussal a vírus fertőzőtségi szint nem függ a rezervoár faj létszámától
- H_{1A} = fertőzőtségi szint denzitásfüggő
- H_{20} = a fertőzőtségi szint egyik vírus esetén sem mutat térbeli különbséget
- H_{2A} = térbeli különbségeknek hatása van a vírusok elterjedésére
- H_{30} = a ragadozó hatás nem mérhető a vírusok fertőzőtségi szintjének változásban
- H_{3A} = a ragadozó hatása mérhető

4. Anyag és módszer

4.1 Vizsgált terület

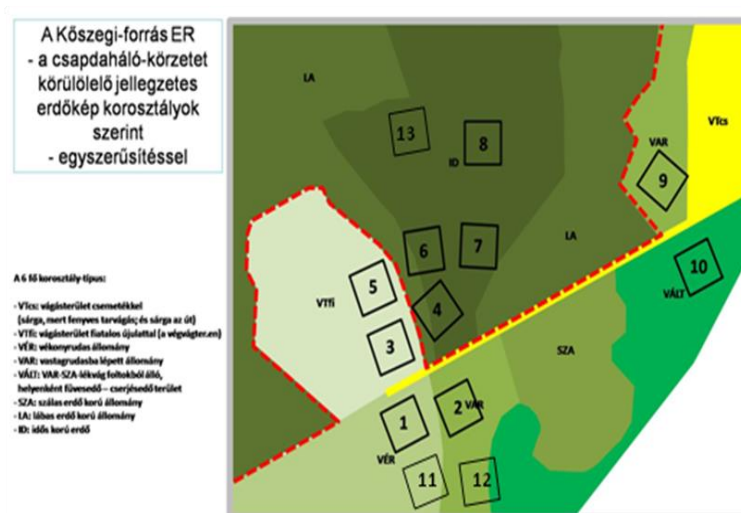
Vizsgálatainkat a Kőszegi-forrás Erdőrezervátumban végeztük, amely Dél-Dunántúlon a Mecsek hegységben található, a Duna-Dráva Nemzeti Park Igazgatóságán belül a Mecseki Erdészeti Rt. kezelése alá tartozik. Az erdőrezervátum 149.2 ha összterületéből a magterület nagysága 33.0 ha, a védőzóna 116.2 ha. Az erdőrezervátum területén többfelé is előfordulnak bükkösök, de a legtipikusabb állományok az észak-keleti részén, a Kőszegi-forrás völgyében találhatóak. A mecseki Kőszegi-forrás ER magterületén fekvő *Mánfa 82/C* erdőrészlet a magterület természetvédelmi szempontból legértékesebb része, területe 8.1 hektár. A terület a *Helleboro odori-Fagetum* legszebb mintaterülete: 159 éves, természetességének foka magas, erdődinamikailag aktív, az utolsó fakitermelést 1973-ban végezték benne, illetve egy részét véderdőként tartották nyilván. A lombkoronaszint tömeges fája a bükk (*Fagus sylvatica*) mellett elegyfaként jelentős a gyertyán (*Carpinus betulus*) és kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*). Cserjeszintje gyér, fejletlen. Gyepszintjére körülbelül 30 faj jellemző, ilyenek például: sárga árvacsálán (*Galeobdolon luteum*), szagos müge (*Galium odoratum*), illatos hunyor (*Helleborus odoratus*).

A kisemlős monitorozás során 2012-ben kijelölt 13 különböző mintavételi kvadrát kiválasztásának szempontjait a következők voltak. 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 további három mintavételi területet választottunk ki monitorozásra. A 80/B erdőrészlet védőzóna, nem védett területen, míg a 82/F erdőrészlet védett területen elhelyezkedő pufferzóna. Az előbbi területen három, míg az utóbbi erdőrészletben egy mintakvadrátot jelöltünk ki. A 80/B erdőrészletben folyamatos erdőkezelés zajlik, amely változtat a növényzet struktúráján, amely zavarás és 2011-ben itt kijelölt, 10. mintaterület esetében jelentkezett.



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

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 biomasszát folyamatosan, az egész vegetációs időszakban a talajfelszínen maradtak. 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 négy mintaterületet jelöltünk ki (1. ábra).



2. ábra: A kijelölt mintakvadrátok elhelyezkedése az erdőrezervátumi terület erdőkép korosztályok szerinti felosztása alapján

4.2 Csapdázási metodika

A PTE TTK Ökológiai Tanszékén végzett monitorozási munkákban közel négy éve veszünk részt. A Kőszegi-forrás Erdőrezervátumban a vegetáció szerkezetét, az erdőfolt korát és az emberi beavatkozásokat tekintve 2011-ben 10, 2012-ben 13 különböző vegetációstruktúrájú erdőfoltban végeztük a monitorozást 6×6-os csapdahálót alkalmazva. Az elevenfogó csapdák egymástól 5 m-es távolságban helyezkedtek el. Csalétekként szalonnát, ánizskivonattal és növényi olajjal megkevert gabona magvakat használtunk. Fogás-jelölés-

visszafogás (capture-mark-recapture = CMR) módszerrel, minden hónapban 5 éjszakai periódusokban csapdázunk, az állatok egyedi jelöléséhez az ujjpercek tetoválását alkalmazzuk. A mintavételezésnél éjszaka és nappal is működtek a csapdák, minden nap reggeli ellenőrzésekkel (7⁰⁰ órai kezdettel). A csapdázások során feljegyeztük az állat nemét (nőstényeknél graviditást, laktálást is feltüntetve), korát, tömegét, csapdaszámát és egyéni kódját.

4.3 Vértvételi metodika

Minden befogott egyedről egy hónapban vettünk vért, visszafogás esetén ismételtük a folyamatot, így a több hónapban befogott egyedek vérmintái alapján a fertőzöttségi szint állapota nyomon követhető ('capture-recovery' = fogás-visszanézés). A vérmintát az állatok szemből, üveg kapillárisal vettük, az így kapott vérmintákat egyedi kóddal ellátott Eppendorf csőben tároltuk. A vérminták további elemzését a PTE SzKK Virologiai Kutatócsoportja végezte ELISA (Enzyme-Linked Immunosorbent Assay) eljárással, mely az antigén-ellenanyag kötésen alapuló jelzéses technikák egyik, amely a vírus detektálás egyik legelterjedtebben alkalmazott módszere. A technika az affinitás kromatográfia speciális, analitikai célra felhasznált változata, amely alkalmas antigének vagy ellenanyagok kimutatására és mennyiségi mérésére.

4.4 Adatfeldolgozási módszerek

4.4.1 Alap és származtatott CMR paraméterek

Az alkalmazott CMR módszer a populációszintű monitorozás feltételeinek is megfelelt. Jelen dolgozatban 2011 hat és 2012 nyolc mintavételi hónapjának fogási adatait használtuk fel a különböző abundancia becslési módszerek input mátrixainak előállításához. 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). Az SQL-lekérdezések szerint kapott alapfogási paraméterekből a kisemlős populációdinamikában általánosan alkalmazott populációs index, a „minimum ismert egyedszám” (MNA) értékeit határoztuk meg (PETRUSEWICZ & ANDRZEJEWSKI 1962, KREBS 1966, BOONSTRA & KREBS 1978). Ezt a paramétert a Manly-Parr-féle fogásnaplár módszer alapján következőképpen származtatjuk: 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 ennek a hónapnak a ténylegesen kimutatott egyedszámához. Ennek alapján az MNA már olyan abundancia indexnek tekinthető, amely a jelölt ismert egyedek számánál több információt tartalmaz. Bár a biometrikusok szerint az MNA index a kisemlősök abundanciájának negatív torzítású mutatója (NICHOLS & POLLOCK 1983), bebizonyosodott, hogy ez az általánosan alkalmazott populációs index arányos a kisemlős populációk méretével, így megfelelő index az abundancia nyomon követéséhez, illetve a demográfiai mintázatok leírásához (SLADE & BLAIR 2000, BREHME *et al.* 2011).

A fertőzött egyedek létszámának megadása esetében is igaz, hogy bonyolultabb populációbecslő modelleket, mint például a Jolly-Seber modell, nem tudjuk felhasználni a kevés visszafogású adatomatixunkat, ezért szükséges, hogy számolós módszerrel, populációs index megadásával adjuk meg a fertőzött egyedek abundancia értékét (LUIS *et al.* 2010). Carver és munkatársai a Sin Nombre hantavírus vizsgálata során alkalmazták a minimum ismert fertőzött egyedszám indexét ('minimum number of infection' = MNI), amely az MNA érték meghatározásához hasonlóan mutatja meg a SNV-antitest pozitív (tehát fertőzött) egyedek létszámát (CARVER *et al.* 2011). Ha egy egyedet az i -edik mintavételi alkalommal nem fogtunk meg, de az $i-n$ -edik és az $i+n$ -edik alkalommal az adott zoonózt tekintve fertőzött volt, akkor fertőzöttségét az i -edik mintavételnél is feltételezzük, így ez az egyed hozzáadódik i -edik mintavételi alkalommal ténylegesen kimutatott fertőzött egyedek számához. Az MNI így már olyan abundancia indexnek tekinthető, amely a ténylegesen kimutatott fertőzött egyedek számánál több információt tartalmaz.

A két zoonózis fertőzés eredményeit tekintve először a négy faj esetében a vérminták számának és a pozitív vírusfertőzött minták, valamint a Dobrava hanta és a tehenhimlő fertőzöttek számának egymáshoz viszonyított arányát adtuk meg. A két különböző vírus vonatkozásában kapott fertőzöttségi arány megoszlását a fajok esetén Pearson-féle χ^2 - teszttel vizsgáltuk (ZAR 2010). Továbbá a két vírusra vonatkozó fertőzöttségi arány mellett a vérminták összegyedszámhoz viszonyított arányát is megadtuk, mely értékeket egymásra vetítve csillagdiagramon ábrázoltuk.

Mindkét gazdaszervezet és az általuk hordozott vírus szempontjából a gazdaszervezet abundancia értékét (MNA), fertőzött egyedek minimum ismert számát (MNI), valamint a fertőzöttségi arány (Inf %) megoszlását Mann-Withney U-teszttel teszteltük a két vizsgálati év, valamint az erdőrezervátumon belüli két terület (mag és puffer zóna) összehasonlításában (ZAR 2010).

4.4.2 A fertőzöttségi arány vizsgálata általánosított lineáris regressziós modellek (GLM) felhasználásával

A lineáris regresszió analízis során a függő és magyarázó változók közötti összefüggés függvény formában kifejezhető:

$$f: X \rightarrow Y \text{ vagy } Y = f(X) + \varepsilon.$$

Az Y a függő, az X a magyarázó változó, az ε a véletlen hiba vagy reziduum.

Az általános lineáris modell (LM) egyenlete:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \varepsilon,$$

ahol a β_0 az egyenes y tengellyel való metszéspontja (intercept), a β_1 az egyenes meredeksége, az ε a véletlen hiba. Az egyenes paramétereit (β -k) az adatokból becsültük a közönséges legkisebb négyzetek módszerével (OLS- módszer). Az ökológiai kutatásokban leggyakrabban a függő változót egyszerre több magyarázó változóval hozható összefüggésbe vizsgálatokban. Ekkor az egyenlet az alábbiak szerint módosul:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_r X_r + \varepsilon,$$

ahol az r a magyarázó változók száma. A hagyományos lineáris regresszió egyik alapfeltevése, hogy a függő változó szórása a magyarázó változó minden egyes értéke vagy kategóriája esetén ugyanakkora. Ha ez a feltétel nem teljesül, azaz a variancia nem állandó és/vagy a hibatag nem normál eloszlású az általánosított lineáris modelleket (Generalized Linear Model (GLM) kell használni. Jelen tanulmányban kisemlősök fogási adatait elemeztük. Az adataink poisson eloszlást követnek, így a modellezés során „log link” kapcsolattal transzformáltuk a függő változót. Ekkor a Poisson-regressziós modell egyenlete a következő: $\ln(\lambda) = \beta_0 + \beta_1 X$, ahol λ a függő változó átlaga vagy várható értéke. A magyarázó változók hatásának vizsgálatához χ^2 - próbát alkalmaztunk (III. típusú likelihood teszt, amely minden hatást szimultán vesz figyelembe). Annak eldöntésére, hogy valóban függ-e az Y az X_r -től, a meredekségekre vonatkozóan t -tesztet végeztünk. Ha Y függ az X -től, akkor a meredekségi értékek (β -k) szignifikánsan eltérnek $\beta = 0$ -tól. A GLM modellezéshez Statisztika programot használtuk (STATISTICA 8.0 1991).

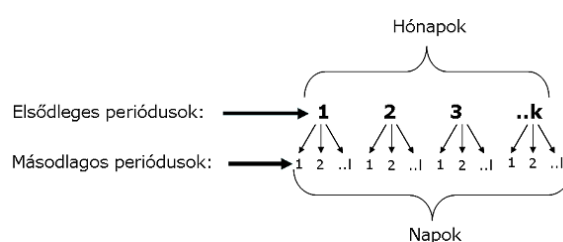
1. táblázat: Az általánosított lineáris modellek (GLM) felépítése

Függő változó	Magyarázó változó (nominális)	Magyarázó változó (folytonos)
1. <i>Apodemus flavicollis</i> INF %	1. év (időlépték, vizsgálati évek)	1. <i>Apodemus flavicollis</i> abundancia (MNA)
2. <i>Myodes glareolus</i> INF %	2. periódus (időlépték, ragadozóhatás alapján elkülönített időszakok)	2. <i>Myodes glareolus</i> abundancia (MNA)
	3. terület (térlépték, erdőrezervátum mag és puffterülete)	3. a ragadozó predációs hatását kifejező index

A lineáris modellezés során a két különböző vírust nagy arányban hordozó rágcshaló (*A. flavicollis*, *M. glareolus*) adott, a rájuk jellemző vírus (hanta és tehénhimlő vírus) vonatkozásában számított fertőzöttségi arány (INF %), mint függő változó vizsgálatában összesen 3 nominális magyarázó változó és egy folytonos változó hatását teszteltük. Alapvetően két megközelítésben vizsgáltunk, melyek közül az elsőben az évek, a terület, mint 2 nominális változó, illetve az adott faj fertőzöttségi szintjét vizsgálva a rá jellemző abundancia érték (MNA) szerepelt folytonos változóként. Második megközelítésben a vizsgált területen 2012-ben megjelenő vörös róka, *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) ráállt a csapdába befogott állatok fogyasztására, amely predációs hatása jelentős mértékű zavaró hatásként jelentkezett a 2012-es elevenfogó csapdázások során. Ezért a modellezés második megközelítésében a róka predációs hatását kifejező értékét (regisztrált predált csapdák száma) vettük be folytonos magyarázó változóként, míg ebben az esetben nominális prediktor változó az első modellben is szereplő térbeli különbség (mag és pufferterület), az időléptéket tekintve pedig a róka predációs aktivitását meghatározó három időszak szerepelt. A kisemlősök 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 kisemlősök lokális sűrűségének növekedésével folyamatosan nőtt, de a csapdapredációs viselkedését nem zavartuk (Periódus 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 (Periódus 2). A két ragadozó példány eltávolítása határozta meg a harmadik időszakot, ami nagymértékben csökkentette a predációs nyomást, amely harmadik időszak augusztus és október közé esett (Periódus 3). Ebben a modellben is a magyarázó változók és azok minden variációban történő interakcióját is figyelembe vettük. Ennek megfelelően mindkét modellezési megközelítésben a GLM 127 különböző módon variálta a változókat, amely modellek közül a legkisebb AIC érték alapján választottuk ki az értékeléshez felhasznált modellt. Mindkét megközelítést az adott gazdaszervezet és az általa jellemzően hordozott zoonózis vonatkozásában (*A. flavicollis* - Dobrava, *M. glareolus* - cowpox vírus) (1. táblázat).

4.4.3 A két vizsgált vírus területfoglalási valószínűségének becslése és modellezése

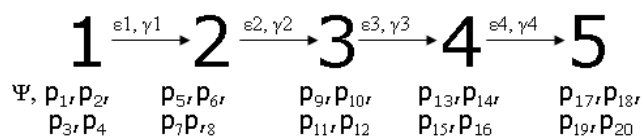
A modell kiválasztás statisztikai elmélete és gyakorlata a XX. század végén óriási fejlődésen ment keresztül, amely során egyre világosabbá vált, hogy a tanulmányokban levont következtetések minősége az adatok feldolgozásához szükséges megfelelő modell objektív kiválasztásán múlik (LEBRETON *et al.* 1992, ANDERSON *et al.* 1994, BURNHAM *et al.* 1995). A fogás-visszafogás modellezésében, a modell-alapú hipotézisek kipróbálásában elért eredmények olyan módszertani kelléktárat teremtettek, amely bő választékot nyújt az állatökológusok számára (NICHOLS 1992). Az adatfeldolgozás második részében a két vizsgálati évben történő csapdázások jelenlét-hiány adatait használtuk fel két vírus terület-elfoglalási valószínűségének becsléséhez és modellezéséhez. A terület-elfoglalási értékekből számolhatjuk a helyi kihalási és kolonizációs valószínűségeket. Az adatok feldolgozása során a MARK programot (Version 6.1) használtuk a becslések elvégzéséhez. A MARK több korábbi becselőprogram statisztikai lehetőségeit tartalmazza, összetett és egyben rugalmas szoftver, amely főként populációk túlélési és fogási valószínűségeinek tesztelésére, modellezésére használható. Az elemzések során a többszörös szezonális terület-elfoglalási modellt („robust design multiple-season occupancy”) alkalmaztuk. Ez a modell a Pollock-féle kombinált módszer alapján értelmezi a csapdázási, illetve a monitorozási adatokat (POLLOCK 1982). Ennek megfelelően vannak elsődleges és másodlagos periódusok (3. ábra). A modell szerint feltételezzük, hogy a másodlagos periódusok között, vagyis adott hónapban a napok között zárt a populáció, míg az elsődleges periódusok között a populáció mind demográfiai mind földrajzi szempontból nyílt.



3. ábra: A Pollock-féle kombinált mintavételi eljárás alkalmazásának vázlata

Az alap „robust design multiple-season occupancy” modell a vizsgált faj terület-elfoglalási valószínűségét (Ψ) alapvetően az első periódusra becsüli meg, de az alap adatokból valamennyi elsődleges periódusra, vagyis a vizsgálati hónapokra is származtatja ezt a paramétert. A kolonizációt (γ) és a lokális kihalást (ϵ) az elsődleges periódusok között, míg a detektálási valószínűséget minden egyes másodlagos periódusra, azaz valamennyi csapdázási

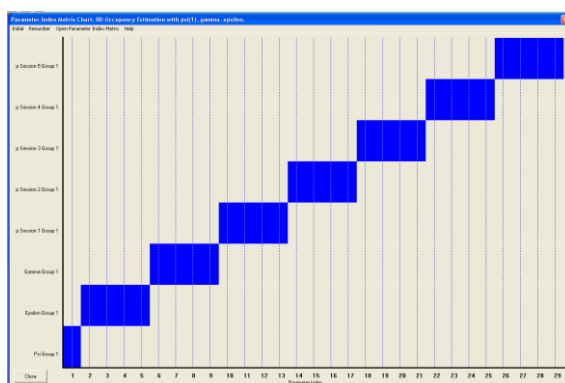
éjszakára megadja a modell (4. ábra). A detektálási valószínűség (p) értékére minden hónapban kaptunk eredményt.



4. ábra: A program által becsült paraméterek: ψ – terület-elfoglalási valószínűség, γ – kolonizációs ráta
 ε – lokális kihalási ráta, p – detektálási valószínűség

Az alap „robust design multiple-season occupancy” modell a vizsgált faj terület-elfoglalási valószínűségét (Ψ) alapvetően az első periódusra becsüli meg, de az alap adatokból valamennyi elsődleges periódusra, vagyis a vizsgálati hónapokra is származtatja ezt a paramétert. A kolonizációt (γ) és a lokális kihalást (ε) az elsődleges periódusok között, míg a detektálási valószínűséget minden egyes másodlagos periódusra, azaz valamennyi csapdázási éjszakára megadja a modell (4. ábra).

Az általunk használt mindkét becslőprogram a legtöbb változót tartalmazó, globális alap „robust design multiple-season occupancy” modellt futtatja le először, ahol mind a detektálási valószínűség, mind a kolonizációs és a kihalási ráta időfüggő (5. ábra). Az egyes paraméterek időfüggésének megszüntetésével egyszerűsíteni lehet az alapmodellt, amely során különböző takarékos modellek futtathatók le. A modellek közötti szelekciót az AIC statisztika alapján végeztük el.

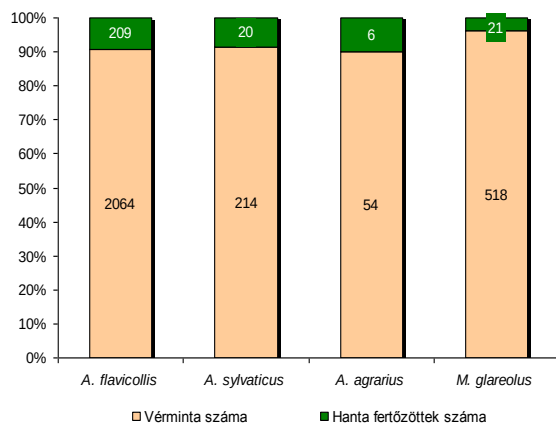


5. ábra: A „robust design multiple-season occupancy” alapmodell MARK program által megszerkesztett grafikus képe, ahol a detektálási valószínűség, valamint a kihalási és kolonizációs ráta időfüggő

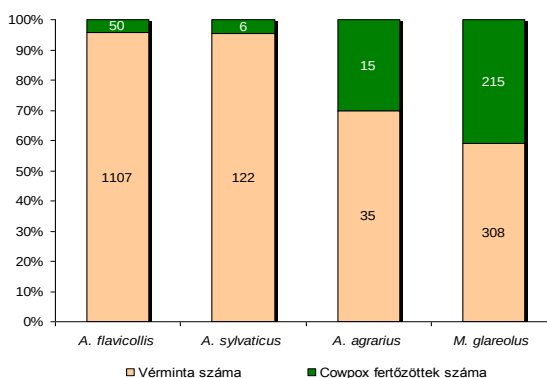
5. Eredmények

5.1 A vizsgált zoonózisokra vonatkozó alapadatok statisztikai értékelése

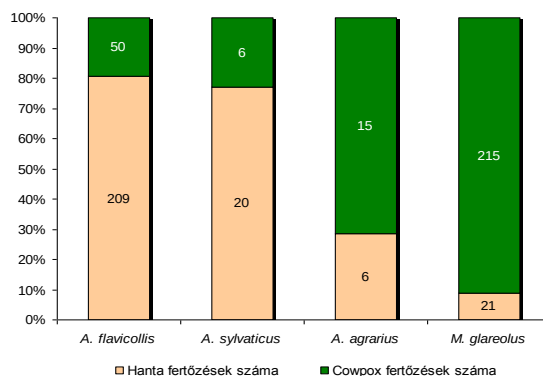
A két mintavételi év (2011-2012) alatt a vírusfertőzöttség szempontjából vizsgált négy faj (*A. flavicollis*, *A. sylvaticus*, *A. agrarius*, *M. glareolus*) összesen 5032 egyedét fogtuk meg. A négy faj vérmintáit együttesen tekintve a hantavírus (Dobrava) esetében 2850 vérmintából 256 alkalommal mutattunk ki fertőzést, míg a tehénhimlő (cowpox) vírus vizsgálatakor 1572 vérmintából 286 fertőzést regisztráltunk.



6. ábra: A vérminta és a hantavírus fertőzöttek számának megoszlása a négy vizsgált rágcsálónál



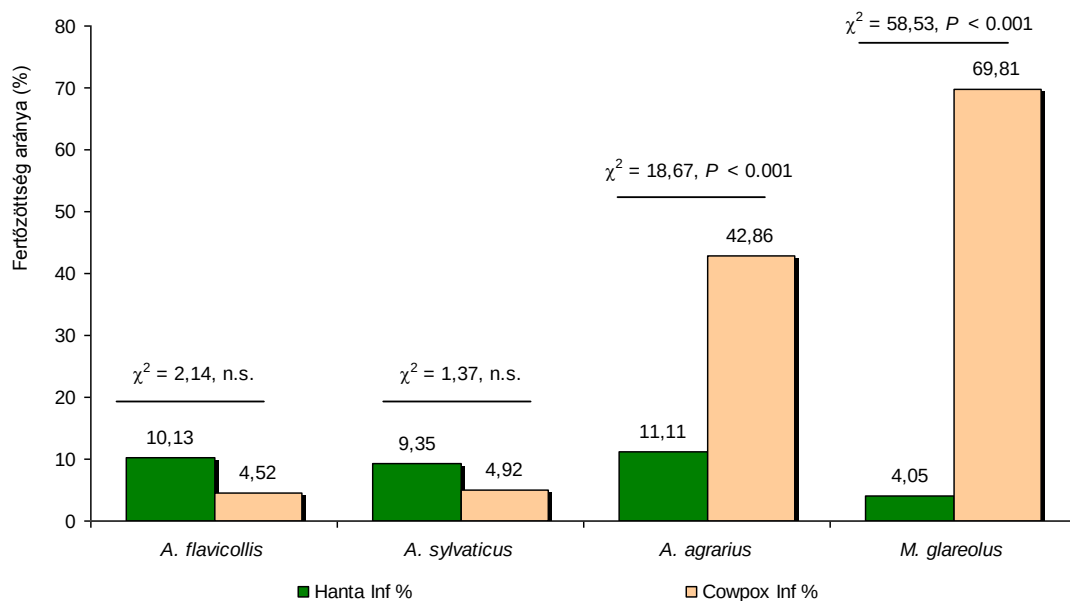
7. ábra: A vérminta és a tehénhimlő fertőzöttek számának megoszlása a négy vizsgált rágcsálónál



8. ábra: A regisztrált hanta és a tehénhimlő fertőzések egymáshoz viszonyított aránya

A vizsgálat során bevitt vérmintához viszonyított vírusfertőzések számát fajonként adtuk meg. A hantavírus vizsgálatánál a sárganyakú erdeiegegnél regisztráltuk a legtöbb fertőzést, de ennél az eudomináns fajnál is, a magas abundancia érték ellenére alacsony fertőzöttségi arányt kaptunk. A vérminta mennyiségéhez viszonyított fertőzöttségi arány az eudomináns sárganyakú erdeiegegnél mindössze 10 %-os volt, míg a négy faj közül legkisebb abundancia értékkel megjelenő pirók erdeiegegnél a fertőzöttségi arány elérte a 11 %-ot, bár az alacsony

sűrűsége miatt ettől a fajtól vettük a legkevesebb vérmintát. Az ugyancsak szubdomináns fajként megjelenő közönséges erdeiegeér esetén a harmadik legtöbb vérmintát tudtuk bevinni a vizsgálatba, azonban a fertőzöttségi aránya a 9.34 %-os értékkel megközelítette az eudomináns sárganyakú erdeiegeér fertőzöttségi szintjét. A hantavírus szempontjából a második legtöbb vérmintát az erdei pocok esetében teszteltük, amely a fajok gyakorisági sorrendjében is második helyen szerepel, viszont a fertőzöttségi szint ennél a fajnál volt a legkisebb, nem érte el az 5 %-ot sem (6. ábra). A tehénhimlő fertőzöttség vonatkozásában mind a négy fajnál kevesebb vérmintát elemeztünk. A nagy gyakoriságú sárganyakú erdeiegeérnél teszteltük a legtöbb vérmintát, de a nagy abundancia ellenére nagyon alacsony, 5 % alatti fertőzöttségi szintet mutattunk ki. Hasonló eredményt kaptunk a szubdomináns közönséges erdeiegeérnél is, amely faj tehénhimlő fertőzöttsége megközelítette az 5 %-ot. E két *Apodemus* fajjal szemben a másik két rágcsálónál az elemzett vérmintákhoz viszonyítva lényegesen magasabb Cowpox fertőzöttségi szintet mutattunk ki. A pirók erdeiegeér esetén ez az érték meghaladta a 40 %-ot, míg a vöröshátú erdeipocok volt a tehénhimlő legfőbb gazdája, mely fajnál a fertőzöttségi szint megközelítette a 70 %-ot (7. ábra).

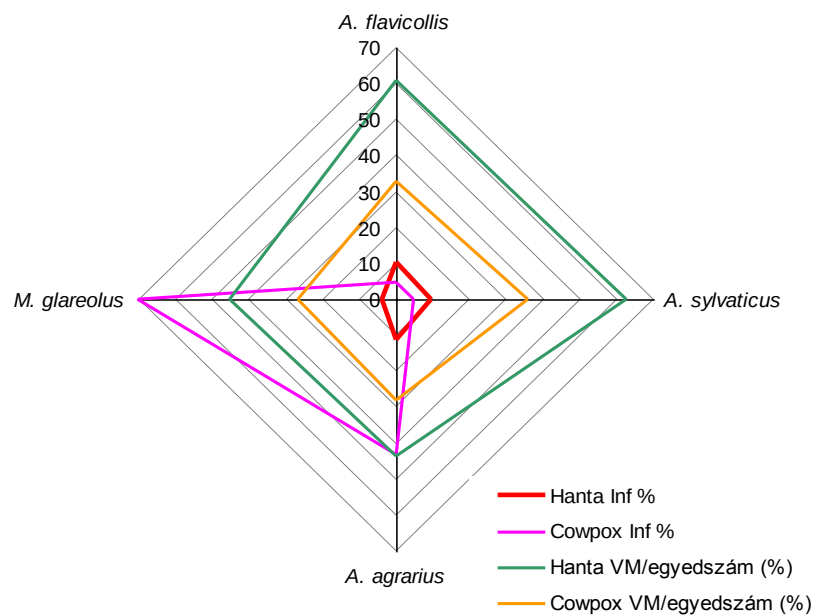


9. ábra: A hanta és a tehénhimlő fertőzöttségi arány statisztikai összehasonlítása a vizsgált fajok esetén

Mind a négy faj esetében megadtuk a regisztrált hanta és tehénhimlő fertőzések számának egymáshoz viszonyított arányát is. A sárganyakú és a közönséges erdeiegeérnél közel hasonló arányban a hantavírus fertőzöttség dominált, az előbbi fajnál a Dobrava hanta esetén 80 %-os volt a fertőzés a Cowpox fertőzésekkel szemben. A pirók erdeiegeér és az vöröshátú

erdeipocok vonatkozásában fordított eredményt kaptunk, vagyis a tehénhimlő fertőzéseknek volt nagyobb az aránya a hanta fertőzésekkel szemben. A két faj közül a Cowpox irányába történő legnagyobb fertőzöttségi arány az erdeipocokra volt jellemző (8. ábra).

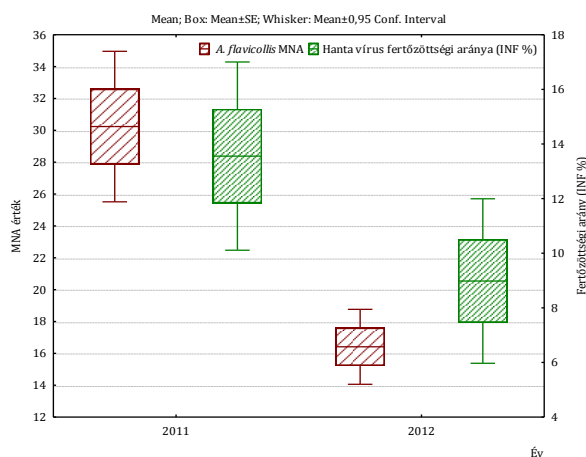
A két vizsgált vírusra vonatkozó fertőzöttségi szint fajonkénti összehasonlításában a sárganyakú és a közönséges erdeiegegnél nem kaptunk szignifikáns különbséget a fertőzöttség mértékben. A másik két rágsálónál a fentebb említett magas Cowpox fertőzöttségi arány következtében mind a pirók erdeiege, mind az erdeipocok esetében szignifikáns különbséget kaptunk a két vírus fertőzöttségi szintjének összehasonlításában (9. ábra).



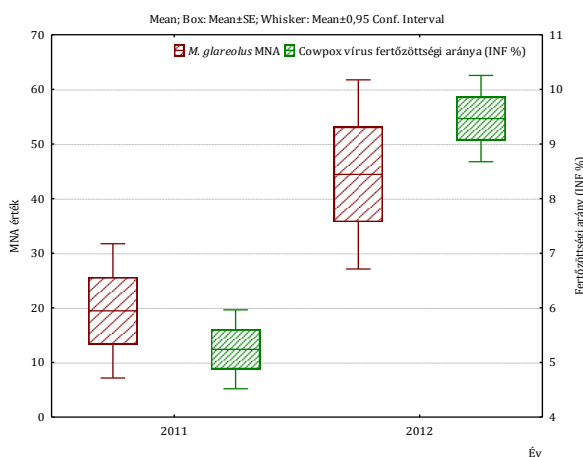
10. ábra: A regisztrált hanta és a tehénhimlő fertőzések egymáshoz viszonyított aránya

A négy faj két vírusra vonatkozó tesztelt vérminta mennyiségének és fertőzöttségi szintjének az értékelését azzal a mutatóval is kibővítettük, hogy a kimutatott egyedszámhoz viszonyítva milyen arányban tudtunk vérmintát elemezni a két vírus vonatkozásában. Ennek alapján mind a hanta mind a tehénhimlő esetén a négy faj regisztrált egyedszámához viszonyított vérminta arányt együtt ábrázoltuk a fajok két vírusra vonatkozó fertőzöttségi arányában (10. ábra). Az eudomináns sárganyakú erdeiege de ugyanúgy a szubdomináns közönséges erdeiege esetén is az ismert egyedek 60 %-ából tudtunk vért venni, míg az egyedszám hoz viszonyítva a másik két szubdomináns fajnál kisebb volt az egyedszámhoz viszonyított vizsgálatba bevitt vérminták aránya. A 10. ábra szemléletesen mutatja, hogy a két utóbbi fajnál a vérvétel rosszabb hatásfoka ellenére nagyon sikeresen mutattuk ki a tehénhimlő vírust. Az erdeipocoknál a tesztelt vérmintákhoz képest a tehénhimlő fertőzöttségi arány több mint 30 %-kal magasabb, mint az egyedszámhoz viszonyított vérminták aránya,

míg a pirok erdeiegegnél ez a két arány megegyezik (10. ábra). A fenti eredmények alapján tehát látjuk, hogy a Dobrava hantavírus tesztelésénél a sárganyakú erdeiegegnél kaptuk a legtöbb, míg a tehénhimlő vizsgálatánál egyértelműen az erdeipocoknál mutattuk ki a legtöbb pozitív eredményt, így a továbbiakban e két faj vírusfertőzöttségének tér-időbeli mintázatával foglalkozunk részletesebben.



11. ábra: Az *A. flavicollis* MNA értékének és a hantavírus fertőzöttségi aránya a két év összehasonlításban

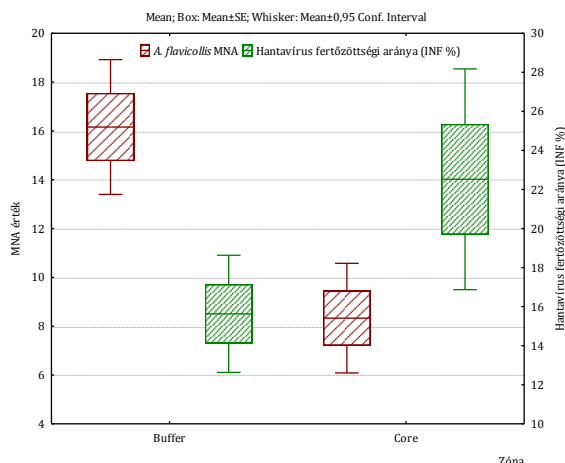


12. ábra: A *M. glareolus* MNA értékének és a Cowpox vírus fertőzöttségi aránya a két év összehasonlításban

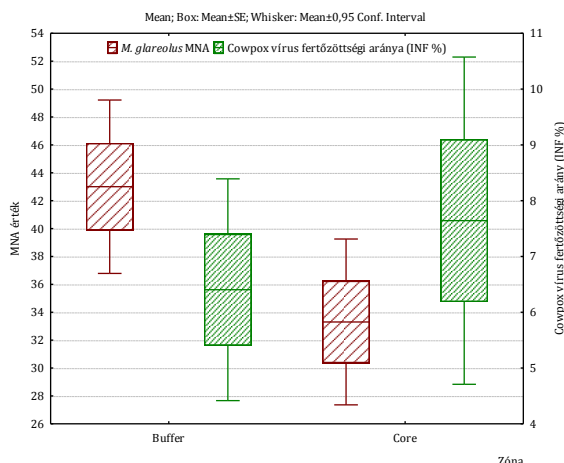
A sárganyakú erdeiegeger létszám és hantavírus fertőzöttségi arányának évek közötti összehasonlítása azt mutatta, hogy a faj abundancia értéke szignifikánsan magasabb volt 2011-ben, mint 2012-ben (Mann-Whitney U teszt: $z = 4.995$, $P < 0.001$). A fertőzöttségi arány vonatkozásában is hasonló eredményt kaptunk, a fertőzöttségi szint szignifikánsan magasabb volt 2012-ben (Mann-Whitney U teszt: $z = 3.189$, $P < 0.005$) (11. ábra). Az erdeipocok MNA értékének és tehénhimlő fertőzöttségének két év közötti összehasonlításában a két paraméter átlaga ellentétesen alakult az előbbi eudomináns fajhoz viszonyítva. Az erdeipocok abundanciája 2012-ben volt magasabb, de a két év között nem kaptunk szignifikáns különbséget az átlagértékek megoszlásában (Mann-Whitney U teszt: $z = 4.995$, $n.s.$). A Cowpox fertőzöttségi szint szignifikánsan magasabb volt 2012-ben, mint 2011-ben (Mann-Whitney U teszt: $z = 6.37$, $P < 0.001$) (12. ábra). A két zoonózis vonatkozásában a fentebb értékelt, a két vizsgált évre vonatkoztatott átlagos abundancia és fertőzöttségi szint különbségét bemutató box-plot diagramok arra engednek következtetni, hogy mind a két gazdaszervezet és az általuk nagy arányban hordozott fertőzöttségi arány esetén a fertőzöttség mértéke a létszámmal arányos, tehát a várt eredményeknek megfelelően a nagyobb létszámú

populációkból vett nagyobb vérminta a fertőzöttségi szintet és nagyobb arányban mutatja ki. Ezt a kérdést a későbbiekben még részletesebben vizsgáljuk.

A két vizsgált faj MNA értékét és vírus fertőzöttségi szintjét a vizsgált erdőrezervátumra vonatkozóan nagyobb térléptékben, a mag és puffterület összehasonlításában is vizsgáltuk.



13. ábra: Az *A. flavicollis* MNA és hantavírus fertőzöttségi arányának átlaga a két év összehasonlításában

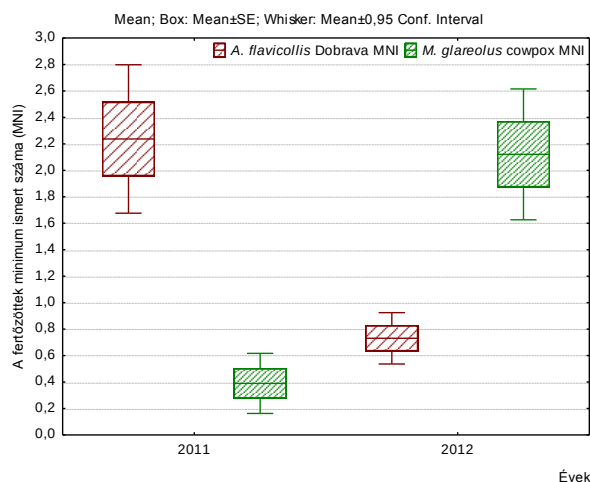


14. ábra: A *M. glareolus* MNA és a Cowpox vírus fertőzöttségi arányának átlaga a két év összehasonlításában

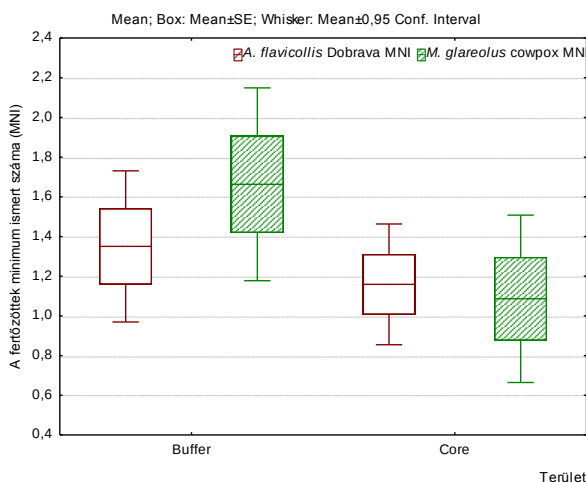
A sárganyakú erdeieger MNA értéke szignifikánsan nagyobb volt a puffterületen, mint a magterületen (Mann-Whitney U teszt: $z = 3.68$, $P < 0.001$), azonban a magterületi alacsonyabb létszámhoz a puffterülethez viszonyítva szignifikánsan magasabb hantavírus fertőzöttségi szint párosult (Mann-Whitney U teszt: $z = 2.07$, $P < 0.05$) (13. ábra). Ez az eredmény már ellentmond az előbbi feltevésnek, miszerint a hanta fertőzöttségi szintje egyenesen arányos a gazdaszervezet létszámával, mivel a magterületen az alacsonyabb denzitás mellett lényegesen magasabb fertőzöttségi szintet mutattunk ki. Az erdeipocok abundancia értéke (Mann-Whitney U teszt: $z = 1.71$, $n.s.$) és fertőzöttségi szintje (Mann-Whitney U teszt: $z = 0.57$, $n.s.$) is hasonlóan alakult, mint az eudomináns egérfajnál, de egyik paraméter esetén sem volt szignifikáns különbség a két terület összehasonlításában (14. ábra). Tehát az erdeipocok vonatkozásában az MNA és a tehénhimlő átlagos fertőzöttségi szintjének két terület közötti összehasonlítása nem adott újabb információt a gazdaszervezet létszáma és a fertőzöttségi szint összefüggéséhez.

Mindkét gazdaszervezet és az általuk hordozott vírus vonatkozásában a minimum ismert fertőzött egyedek számának (MNI) évek és területek közötti megoszlását is értékeltük. A sárganyakú erdeieger esetében a Dobrava fertőzöttek értéke 2011-ben szignifikánsan magasabb volt, mint a vizsgálat második évében (Mann-Whitney U teszt: $z = 4.85$, $P <$

0.001). Ezzel szemben az erdeipocok által hordozott cowpox fertőzés vonatkozásában a pozitív egyedek ismert számának megoszlása azt mutatta, hogy az MNI érték 2012-ben volt szignifikánsan magasabb (Mann-Whitney U teszt: $z = 5.74$, $P < 0.001$) (15. ábra).



15. ábra: Az *A. flavicollis* és a *M. glareolus* MNI értékének átlaga a két év összehasonlításában



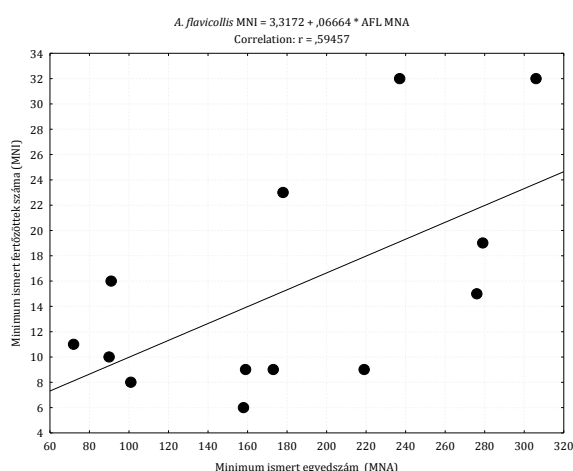
16. ábra: Az *A. flavicollis* és a *M. glareolus* MNI értékének átlaga a két terület összehasonlításában

Ez az eredmény a két év összehasonlításában hasonló megoszlást adott, mint a két vizsgált faj abundancia értékét kifejező MNA érték, azzal a különbséggel, hogy a CMR adatok alapján kapott MNA érték az erdeipocok nem különbözött szignifikánsan a két év összehasonlításában.

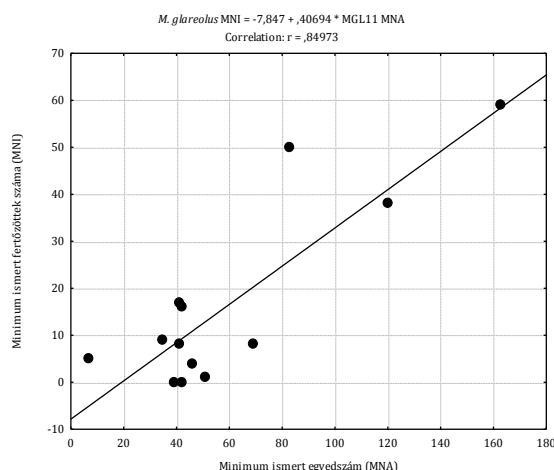
Az erdőrezervátum mag és puffterületére vonatkoztatott MNI érték tekintetében egyik faj, illetve vírus esetében sem kaptunk szignifikáns különbséget (Mann-Whitney U teszt: $z = 0.43 - 1.27$, $n.s.$), ami azt mutatta, hogy a két év adatainak együttes figyelembevételével a fertőzöttek minimum ismert számában nem tudtunk különbséget kimutatni (16. ábra).

Továbbá azt a kérdést vizsgáltuk, hogy az adott vírus esetében a fertőzöttek számát kifejező populációs index (MNI) mennyiben korrelál a CMR adatokból számított abundancia index (MNA) értékeivel. Ebben az összefüggésben természetesen azt feltételeztük, hogy a létszám növekedésével mindkét faj esetén több fertőzött egyed tudunk kimutatni, így a két paraméter között lineáris összefüggés van. Első lépésben külön vizsgáltuk a két évben kapott adatokat. A 2011-es adatok alapján sárganyakú erdeieger MNA értéke nem korrelált szignifikánsan a fertőzött egyedek számával, bár a korrelációs koefficiens értéke magas volt ($r = 0.76$, $t = 2.38$, $n.s.$). Ebben az évben az előbbi fajtól eltérően az erdeipocok abundanciája és a tehénhimlővel fertőzött ismert egyedek száma között negatív korrelációt kaptunk, azonban ez az eredmény a korrelációs koefficiens t-tesztje alapján nem volt szignifikáns ($r = -0.47$, $t =$

1.24, *n.s.*). A 2012-es adatok alapján a sárganyakú erdeiegegnél ismét szignifikáns korreláció hiányát mutattuk ki és ebben az esetben a korrelációs koefficiens értéke is kisebb volt, mint 2011-ben ($r = 0.48$, $t = 1.24$, *n.s.*). Az erdeipocok esetén 2012-ben azonban már szignifikáns korrelációt mutattunk ki az abundancia és a fertőzött egyedek ismert száma között ($r = 0.85$, $t = 3.73$, $P < 0.05$), ami arra utal, hogy ebben az évben a ragadozó nyomás hatására nagyobb mértékben eltávolított sárganyakú erdeiegegnél populáció csökkenése kedvezett az erdeipocok létszámgyarapodásának, ami a vírus szétterjedését is növelte.



17. ábra: Az *A. flavicollis* minimum ismert fertőzöttek egyedeinek száma (MNI) az abundancia (MNA) függvényében



18. ábra: A *M. glareolus* minimum ismert fertőzöttek egyedeinek száma (MNI) az abundancia (MNA) függvényében

Amennyiben mindkét faj, illetve vírusfertőzöttség esetén mindkét vizsgálati év adatait a korreláció analízisnél együtt vesszük figyelembe, szignifikáns korrelációt mutattunk ki az abundancia (MNA) és az adott vírusra vonatkozó fertőzött egyedek ismert száma (MNI) között (*A. flavicollis*: $r = 0.59$, $t = 2.45$, $P < 0.05$, *M. glareolus*: $r = 0.84$, $t = 5.34$, $P < 0.001$). Az erdeipocok, illetve a tehénhimlő esetén a kapott korreláció szorosabb, melynek oka 2012-ben kimutatott létszámgyarapodás, illetve a több fertőzött egyed regisztrálása (17-18. ábra).

5.2 A fertőzöttségi szintet meghatározó feltételezett prediktor változók hatásának vizsgálata, az általánosított lineáris modellezés (GLM) eredményei

Mindkét gazdaszervezet és az általa nagy arányban hordozott vírus fertőzöttségi szintjének változását két alapvető általánosított lineáris modell felépítésével vizsgáltuk. Első lépésben a GLM modellben a vizsgálati évet és az erdőrezervátum két, fentebb már figyelembe vett területét (mag és puffterület) tekintettük csoportosító vagy nominális

változónak, míg az adott gazdafaj abundancia értékét (MNA) folytonos változóként vettünk figyelembe a modellben. A hantavírus esetében a globális, maximális számú változót tartalmazó full modell bizonyult alkalmasnak az értékeléshez. A GLM módszer alkalmazásával az általunk megadott két magyarázó változónak, mint a két mintavételi év és a terület, külön-külön értelmezett, illetve együttesen kifejtett hatását vizsgáltuk. A két vizsgált rágeszáló faj és az általuk hordozott vírus fertőzöttségi arányára kapott GLM eredményeket, a legkisebb AIC értékű modell szignifikáns eredményeit feltüntetve, két táblázatban mutatjuk be. Az első táblázatban a két magyarázó változónak az adott faj abundanciájára gyakorolt hatásának mértékét látjuk. A második táblázatban a GLM regressziós vizsgálataiból származó, a függő és a magyarázó változók közötti relációt kifejező meredekségi értékeket és ezeknek a nulla meredekséghez ($\beta = 0$) viszonyított t-próbastatisztika eredményeit tüntettük fel. Az utóbbi táblázatban a két mintavételi év (2011-2012) és a két vizsgált terület (mag és puffterület), valamint e változóknak a legjobb modell alapján értelmezett lehetséges kombinációi láthatók, melyek az átlagbecsléshez (intercept = magterület és a 2012-es év) képest a vírusfertőzöttségi arányra negatív vagy pozitív hatással voltak.

Az *A. flavicollis* hantavírus fertőzöttségi szintjére az időbeliség kivételével, a térbeli magyarázó változónak, valamint a faj létszámának, illetve a három prediktor változó különböző variációban vett együttes interakciójának volt szignifikáns hatása (2. táblázat).

2. táblázat: Az *A. flavicollis* hantavírus fertőzöttségi arányára vonatkozó általánosított lineáris modell (GLM) eredményei (időbeli hatás)

Változók	χ^2	df	P
Terület (T)	24.7844	1	<0.001
MNA	30.696	1	<0.001
Év $\times$ Terület	172.334	1	<0.001
Év $\times$ MNA	38.9457	1	<0.001
Terület $\times$ MNA	18.8693	1	<0.001
Év $\times$ Terület $\times$ MNA	84.3727	1	<0.001

Modell: $\text{AFL INF (\%)} \sim \text{É} + \text{T} + \text{MNA} + (\text{É} \times \text{T}) + (\text{É} \times \text{MNA}) + (\text{T} \times \text{MNA}) + (\text{É} \times \text{MNA} \times \text{T})$. AIC = 449,9969

A hantavírus (Dobrava) esetén jól megfigyelhető, hogy a vírusfertőzöttségi arányt az intercepthez képest legnagyobb mértékben a 2011-es év és a puffterület együttes hatása befolyásolta. Az infekciós ráta csökkenését (az átlagbecsléshez viszonyítva) a puffterület, mint nominális változónál mutattunk ki. A további párosítások során kapott szignifikáns

eredmények esetén nagyon alacsony meredekségi értékeket kaptunk, ami arra utal, hogy a változók ezen interakciói kevésbé befolyásolták a fertőzöttségi arányt (3. táblázat).

3. táblázat: Az *A. flavicollis* hantavírus fertőzöttségi arányára vonatkozó paraméterbecslés eredményei

Paraméterbecslés	β	SE $\pm$	t	P
Intercept	2.51	0.048	2715.42	< 0.001
Puffer	-0.24	0.048	25.06	< 0.001
MNA	-0.01	0.002	29.27	< 0.001
2011 $\times$ Puffer	0.62	0.048	166.26	< 0.001
2011 $\times$ MNA	0.01	0.002	37.68	< 0.001
Puffer $\times$ MNA	0.01	0.002	18.50	< 0.001
2011 $\times$ Puffer $\times$ MNA	-0.02	0.002	83.36	< 0.001

A következő táblázatokban a két mintavételi évet további három periódusra osztottuk fel (Periódus 1, 2 és 3) illetve a két vizsgált mintavételi helyet is további két területre bontottuk (mag és pufferterület). A fentebb említett nominális magyarázó változók mellett a továbbiakban is egy folytonos változót vettünk figyelembe, mely a predációs hatás volt. A táblázatokban az AIC érték alapján a legmegfelelőbb modellt vettük figyelembe. Így a legkisebb AIC értékű modell alapján szignifikáns hatást mutató változók és azok interakciójának eredményeit tüntettük fel a táblázatban.

A sárganyakú erdeiegér hantavírus fertőzöttségi szintjére a csapdappredációs hatás kivételével, a többi magyarázó változó és ezek együttes hatása is szignifikánsan meghatározó jelentőségűnek bizonyult (4. táblázat).

4. táblázat: Az *A. flavicollis* hantavírus fertőzöttségi arányára vonatkozó általánosított lineáris modell (GLM) eredményei (ragadozó hatás)

ANOVA táblázat	χ^2	df	P
Terület	79.79	1	< 0.001
Periódus (P)	27.09	1	< 0.001
Terület × Periódus	77.81	1	< 0.001
Terület × Ragadozó	21.21	2	< 0.001
Periódus × Ragadozó	8.66	1	< 0.05
Terület × Periódus × Ragadozó	15.25	2	< 0.001

Modell: AFL INF (%) ~ T + P + (P×T) + (T×R) + (P×R) + (T×P×R), AIC = 1613.456

A predációs hatás azonban más magyarázó változókkal megjelenő együttes hatása már szignifikánsan negatívan befolyásolta az infekciós rátát. A fertőzöttségi arányt tekintve magyarázó változóink közül az átlagbecsléshez viszonyítva csak a Periódus 1 vonatkozásában volt szignifikáns pozitív összefüggés (5. táblázat).

5. táblázat: Az *A. flavicollis* hantavírus fertőzöttségi arányára vonatkozó fertőzöttségi arányára vonatkozó paraméterbecslés eredményei (ragadozó hatás)

Paraméterbecslés	β	SE $\pm$	t	P
Intercept	2.02	0.091	492.38	< 0.001
Puffer	-0.77	0.091	71.60	< 0.001
Periódus 1	0.55	0.114	23.74	< 0.001
Periódus 2	-0.37	0.161	5.24	< 0.05
Puffer × Periódus 1	-0.54	0.114	22.93	< 0.001
Puffer × Ragadozó	0.03	0.008	19.14	< 0.001
Periódus2 × Ragadozó	0.03	0.010	8.12	< 0.01
Puffer × Periódus2 × Ragadozó	-0.03	0.010	11.32	< 0.001

Az erdeipocok tehénhimlő fertőzöttségi arányának vizsgálatában a modellek összes variációja közül egyszerűbb felépítésű modellt választottunk ki a legkisebb AIC érték alapján, amelyben főként a magyarázó változók interakciójának többsége nem mutatott szignifikáns hatást. A tehénhimlő fertőzöttségi szintjére az térbeliség kivételével, az időbeli tényezőnek volt jelentős hatása, amit a magas χ^2 érték is kifejez. A prediktor változók együttes hatása közül mindössze az Év × Terület, illetve a két nominális változó és az abundanciát kifejező MNA együttes hatása volt szignifikánsan meghatározó jelentőségű. A szignifikáns kummulatív hatások esetében is feltehetően az időbeliséget magyarázó nominális változó a meghatározó jelentőségű (6. táblázat).

6. táblázat: Az *M. glareolus* Cowpox vírus fertőzöttségi arányára vonatkozó általánosított lineáris modell (GLM) eredményei (időbeli hatás)

ANOVA táblázat	χ^2	df	P
Év (É)	630.70	1	< 0.001
Év × Terület	10.07	1	< 0.01
Év × Terület × MNA	7.70	1	< 0.01

Modell: MGL INF (%) ~ É + MNA + (É×T) + (MNA×T) + (É×MNA×T), AIC = 4890

A cowpox vírus esetén jól megfigyelhető, hogy a vírusfertőzöttség arány legnagyobb mértékben 2011-es év és a puffterület interakciója esetén csökkent az intercepthez képest. Érdekes kiemelni azt az eredményt, hogy a 2011-es év a sárganyakú erdeiegérnél a Dobrava vírus fertőzöttségi szint esetében kapott β -érték pozitív előjelű, ellentétben a tehénhimlő esetében kapott szignifikáns negatív iránytangensű meredekséggel, ami kifejezi, hogy a *A. flavicollis* 2011-ben jellemző eudominanciája visszaszorította az erdeipocok létszámát, ami kihatott a pozitív tehénhimlő fertőzések kimutatására, illetve ennek a vírusnak az erdeipocok állományban történt szétterjedésére. Az infekciós ráta csökkenését (az átlagbecsléshez viszonyítva) a puffterület, mint nominális változónál mutattunk ki. A további párosítások során kapott szignifikáns eredmények a meredekség kisebb mértékét becsülték, melyeknél nagyon nehéz megítélni, hogy milyen mértékben befolyásolták a cowpox fertőzöttségi arányt (7. táblázat).

7. táblázat: Az *M. glareolus* Cowpox vírus fertőzöttségi arányára vonatkozó paraméterbecslés eredményei

Paraméterbecslés	β	SE±	t	p
Intercept	3.33	0.035	9174.88	< 0.001
2011	-0.77	0.035	498.47	< 0.001
2011 × Puffer	0.11	0.035	9.93	< 0.01
2011 × Puffer × MNA	-0.01	0.005	7.91	< 0.01

A GLM modellezés második megközelítésében a vöröshátú erdeipocok fertőzöttségi szintjére a csapdapredációs hatás kivételével a többi magyarázó változó és ezek együttes hatása is szignifikánsan meghatározó jelentőségűnek bizonyult, amely eredmény ebben a tekintetben hasonló volt, amit a sárganyakú erdeiegér hantavírus fertőzöttségi szintjének vizsgálatánál

kaptunk. A legkisebb AIC értékű modell a predációs nyomás önmagában kifejtett hatásának kivételével, a változók további összes kombinációját tartalmazó redukált modell volt, amely alapján kapott szignifikáns eredmény értékeit a 8. táblázat tartalmazza.

8. táblázat: Az *M. glareolus* Cowpox vírus fertőzöttségi arányára vonatkozó általánosított lineáris modell (GLM) eredményei (ragadozó hatás)

Hatásvizsgálat	χ^2	df	P
Terület (T)	96.72	1	< 0.001
Periódus (P)	54.78	2	< 0.001
Terület × Periódus	66.01	2	< 0.001
Terület × Ragadozó (R)	45.64	1	< 0.001
Periódus × Ragadozó	77.81	2	< 0.001
Terület × Periódus × Ragadozó	9.15	2	< 0.05

Modell: MGL INF (%) ~ T + P + (T×P) + (T×R) + (P×R) + (T×P×R). AIC = 2378.095

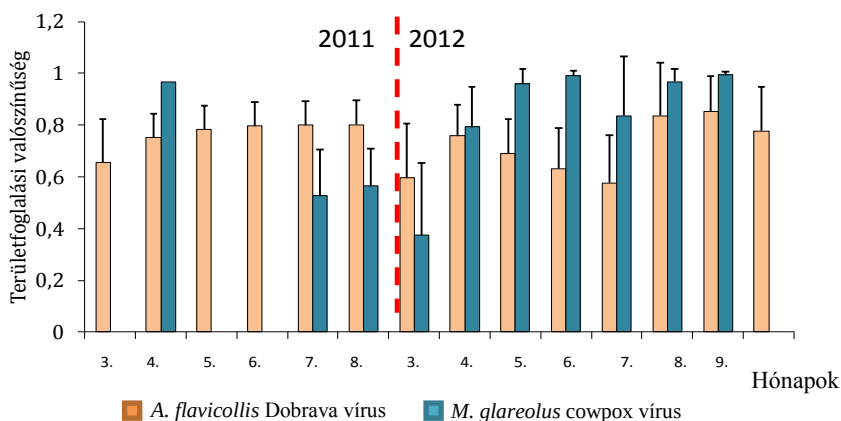
A cowpox fertőzöttségi arány paraméterbecslése esetén az átlagbecsléshez képest a puffterület szignifikánsan negatívan befolyásolta a fertőzöttségi szintet. A ragadozó aktivitási időszakok közül az első és második periódusnak ellentétes hatása volt, az első periódus negatív, míg a második periódus pozitív összefüggést mutatott az interceptben figyelembe vett változókhoz viszonyítva. A prediktor változók interakciója közül az elfogadott modell alapján 4 együttes hatás alapján kaptunk szignifikáns meredekségi értéket (9. táblázat).

9. táblázat: Az *M. glareolus* Cowpox vírus fertőzöttségi arányára vonatkozó paraméterbecslés eredményei (ragadozó hatás)

Paraméterbecslés	β	SE $\pm$	t	P
Intercept	4.07	0.045	7866.09	< 0.001
Puffer	-0.45	0.045	98.19	< 0.001
Periódus 1	-0.42	0.067	39.89	< 0.001
Periódus 2	0.52	0.073	50.59	< 0.001
Puffer × Periódus 1	-0.43	0.067	41.57	< 0.001
Puffer × Ragadozó	0.02	0.003	44.60	< 0.001
Periódus 1 × Ragadozó	0.03	0.004	54.58	< 0.001
Periódus 2 × Ragadozó	-0.02	0.004	33.23	< 0.001
Puffer × Periódus 1 × Ragadozó	0.01	0.004	9.19	< 0.05

5.3 A Dobrava és a cowpox vírus területfoglalási valószínűségének becslése

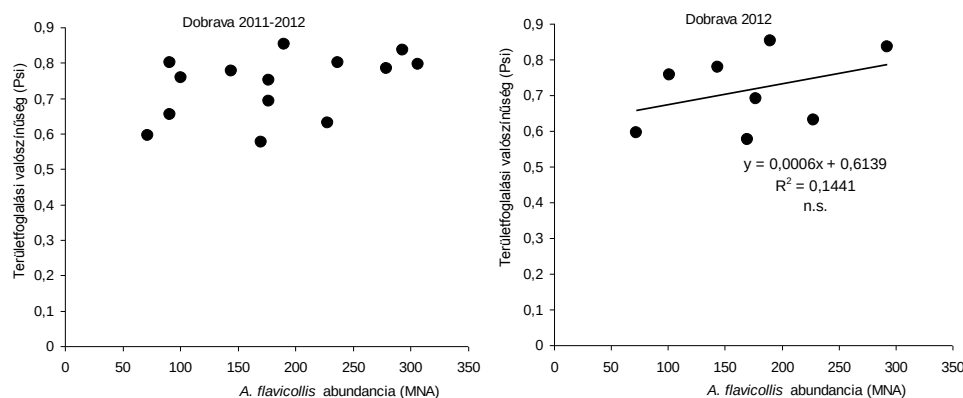
A kisemlős kutatások során a hosszú távú monitorozásban azok a populációdinamikai paraméterek kerülnek előtérbe, amelyek a külső környezeti beavatkozások hatásairól adnak információt. A természetes, illetve az antropogén beavatkozásokra adott populációsintű válaszok detektálásához legalkalmasabb paraméterek a területfoglalás, a kihalás és a kolonizáció főként akkor, ha kevés vagy egyáltalán nincsen értékelhető kvantitatív adatunk a klasszikus populációdinamika paraméterek, mint abundancia, túlélés, fogási valószínűség, gyarapodási ráta becsléséhez. A fajok jelenlét-hiányának detektálását gyakran alkalmazzák monitoring programokban, metapopulációs tanulmányokban és habitat modellezésben, viszont sosem lehet a bináris adatokat arra használni, hogy az adott vizsgált területről igazoljuk egy faj hiányát: jelen volt-e a faj, vagy csak nem tudtuk detektálni, vagy valóban hiányzott. A kisemlősök vizsgálatában, a csapdázásos monitorozások során a mintavételezés fontos jellemzője, hogy a kimutatás hiánya nem egyenlő a tényleges hiánnyal. Ugyanez a megközelítés még inkább érvényes a fajok által hordozott vírusok detektálására vonatkozóan is, mivel ebben az esetben a teljes populációból vett kisemlős mintát még egy további mintavételezés (vérvétel), amely utóbbi mintavétel az alapja a vírusok detektálásának. Ennek alapján a jelenlét-hiány adatokat felhasználva, a területfoglalás becslésére kifejlesztett modelleket alkalmaztuk az erdőrezervátum területén nagy arányban regisztrált Dobrava és tehénhimlő vírus megjelenése és elterjedése tér-időbeli vizsgálatának elemzéséhez.



19. ábra: A Dobrava (*A. flavicollis*) és a cowpox (*M. glareolus*) vírus területfoglalási valószínűsége a teljes vizsgált területre vonatkozóan

A vizsgált teljes területre vonatkozóan a Dobrava (*A. flavicollis*) és a cowpox (*M. glareolus*) vírus területfoglalási valószínűségi értékeinek becslését mindkét évben elvégeztük, azonban a cowpox vírus esetén a kevés pozitív egyed miatt a 2011-es évet kevésbé tudtuk értékelni. A Dobrava vírus területfoglalási valószínűsége 2011-ben kiegyenlített volt, ami 60-

80 % közötti valószínűséget mutatott. A vírus jelenléte természetesen a következő év elején visszaesett, ami egyrészt következhet abból, hogy az áttelelő állomány lecsökken és tavasszal alacsony kezdőlétszám jellemző. Ennek figyelembevétele mellett azonban 2012 márciusától a vörös róka ráállt a csapdába befogott állatok fogyasztására, ami befolyásolta a csapdázás sikerét, illetve a csapdázás során befogható egyedek számát, illetve az ezekből vett vérminta mennyiségét. A területfoglalási valószínűségnek időbeli változásán egyrészt látható a becsült értékek visszaesése, másrészt becsült valószínűségnek a GLM modellezés alapján kimutatott ragadozó aktivitási időszakok hatásából eredő fluktuációja. A becsült területfoglalás 2012-ben jellemző áprilistól-augusztusig tartó csökkenése feltehetően ebben az időintervallumban magas csapdapredációs értékek következménye (Periódus 1 és 2) (19. ábra).

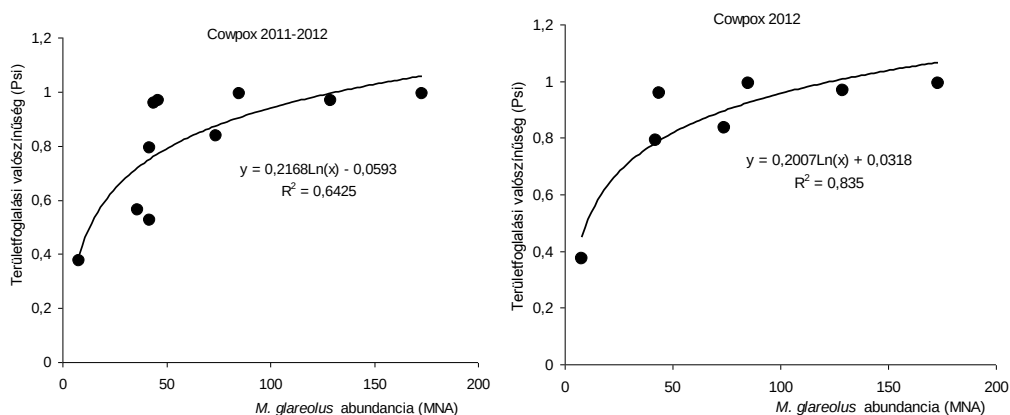


20. ábra: A Dobrava vírus területfoglalási valószínűségének és az *A. flavicollis* abundanciájának viszonya a teljes vizsgált területre vonatkozóan 2011-2012-es (baloldal), valamint a 2012-es adatok (jobb oldal) alapján

A korábbi eredmények vonatkozásában is több esetben kitértünk a detektálható pozitív fertőzések gazdaállat denzitásától való függésére. A becsült területfoglalási értékeket is vizsgáltuk a hordozó faj abundanciájának függvényében. A Dobrava vírus esetén a két évben kapott értékeket együtt elemezve semmilyen összefüggés nem mutatható ki a sárganyakú erdeieger abundanciája és a becsült területfoglalási valószínűség között (20. ábra). A 2012-es adatokat külön vizsgálva a róka predációs nyomása ellenére is látunk egy nagyon alacsony meredekségű pozitív összefüggést, ami természetesen nem szignifikáns (20. ábra). Ebben az esetben a denzitásfüggés a létszámban visszaesett sárganyakú erdeieger, illetve az általa hordozott Dobrava vírus területfoglalása esetén is feltételezhető, de adatainkból nem tudunk választ adni, hogy egy predációs zavarás nélküli kontrollterületen a nagyobb sűrűségű 2012-es évben a kimutatható vírus mennyisége, jelen esetben becsült területfoglalása mennyiben mutatna erősebb denzitásfüggést.

Az erdeipocok által hordozott tehénhimlő vírus területfoglalási valószínűségét a kevés adat miatt 2011-ben mindössze három hónapban tudtuk értelmezni, ami egyrészt utal az alacsonyabb sűrűségű erdeipocok állományra, másrészt a fajból vett kisebb számú vérmintára. A 2012-es becslült értékek azonban azt mutatják, hogy a tehénhimlő területfoglalási valószínűsége a márciusi 40 %-os értékről április és szeptember között megemelkedik, amely hónapok során a becslés értéke 80-100 % közötti intervallumban változik (19. ábra). A területfoglalási valószínűséget bemutató ábra jól szemlélteti, hogy a sárganyakú erdeieger vonatkozásában a Dobrava vírus területfoglalási valószínűség csökkenésével a tehénhimlő elterjedése növekedett. Ennek magyarázatát abban látjuk, hogy a vörös róka példányok predációs hatása lecsökkentette a sárganyakú erdeieger abundanciáját, ami negatív hatással volt hordozott Dobrava vírus vizsgált területen történő szétterjedésére. Ezzel párhuzamosan az említett időszakban az erdeipocok állomány az eudomináns faj visszaszorulásának köszönhetően megnövekedett, ami lehetőséget adott a cowpox vírus nagyobb arányú szétterjedésének (19. ábra).

A cowpox vírus területfoglalási valószínűségének időbeli változását értékelve a két év adatai alapján szignifikáns telítődési, logaritmikus összefüggést kaptunk ($r = 0.80$, $P < 0.05$) (13. ábra). Amennyiben csak a 2012-es becslült értékek időbeli változását értékeljük, az abundancia és a területfoglalási valószínűség közötti logaritmikus összefüggés szorosabb ($r = 0.91$, $P < 0.01$) (13. ábra). Ez az eredmény egyrészt azt jelzi, hogy a két év adataiból kapott összefüggést is alapvetően a 2012-es adatok határozták meg, másrészt az összefüggés jól mutatja, hogy egy adott létszám felett már nem tudtuk jobb hatásfokkal detektálni a tehénhimlő szétterjedését. Ennek okát azonban nem tudjuk egyértelműen megmagyarázni, mivel mind a létszám, mind a vérminták száma a ragadozó eltávolítása nőtt.

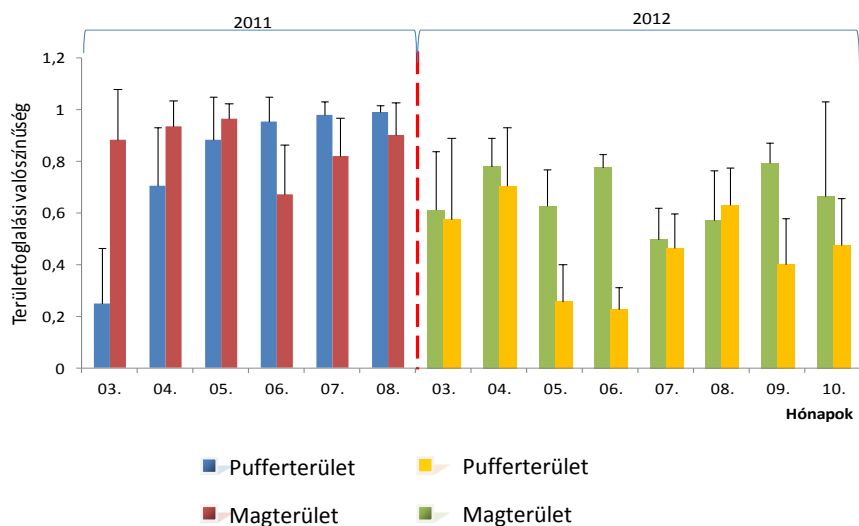


21. ábra: A cowpox vírus területfoglalási valószínűségének és az *M. glareolus* abundanciájának viszonya a teljes vizsgált területre vonatkozóan 2011-2012-es (baloldal), valamint a 2012-es adatok (jobb oldal) alapján

A 2011-es évben az erdeipocok által hordozott cowpox vírus területfoglalási valószínűsége a magterületen májustól-júliusig tartó intervallumban 20 %-ról 80 %-ra növekedett, ezzel ellentétesen a puffterületen a kezdeti 95 %-os területfoglalási valószínűségi érték 40 %-ra esett vissza. A 2012-es év esetében az alacsony 30 %-os áprilisi területfoglalási valószínűségi érték után egy 80-100 % közötti intervallumban változó kiegyenlített tendencia következett (21. ábra).

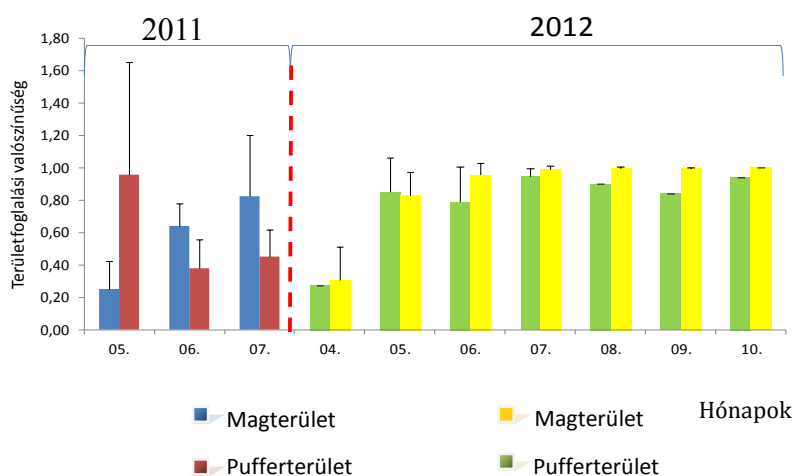
Mindkét vírus becsült területfoglalási valószínűségének időbeli változását az erdőrezervátum mag és puffterület összehasonlításában is vizsgáltuk. A 2011-es évben a sárganyakú erdeieger által hordozott Dobrava vírus területfoglalási valószínűsége a magterületen a márciusi 20 % körüli értékről az év folyamán az utolsó mintavételi hónapra 100 %-ot megközelítő értékre növekedett, míg a puffterületen 60-100 % között ingadozott a valószínűségi érték. A 2012-es becsült értékek a két terület vonatkozásában is mutatták a Dobrava szétterjedésének visszaesését, így a becsült területfoglalási valószínűség csökkenését, amit a fentiek alapján a predációs hatásra visszaeső sárganyakú erdeieger állomány csökkenésével magyaráztunk. Mind a két év adatait felhasználva páros Wilcoxon-előjelteszt alapján vizsgáltuk a két terület közötti statisztikai különbségeket. A Dobrava vírus területfoglalási valószínűségében a mintavételi területek között 2011 esetén nem volt statisztikai különbség ($z = 0.105$, *n.s.*). A következő évben azonban az adatainak összehasonlításánál szignifikáns különbséget kaptunk a mag- és a puffterület között ($z = 2.100$, $P < 0.05$) (22. ábra).

A két vírus területfoglalásának, szétterjedésének időbeli változását tekintve vizsgáltuk a két erdőrezervátumi terület (mag, puffterület) közötti szinkronitás, illetve aszinkronitás kérdését. Ehhez először a becsült területfoglalási valószínűségek normalitás vizsgálatát végeztük el. A Dobrava vírus esetén a becsült értékek normalitás tesztje azt mutatta, hogy nem illeszkednek a normál eloszláshoz, így a két év közötti összefüggés vizsgálatához nemparametrikus Spearman-féle rangkorrelációt használtunk. Az elvégzett rangkorreláció egyik évben sem mutatott szignifikáns korrelációt a mag és a puffterületen becsült értékek összehasonlításában (2011: $r_s = -0.26$, *n.s.*, 2012: $r_s = 0.17$, *n.s.*). A korrelációs eredmények alapján az erdőrezervátum két monitorozott területén a hantavírus hasonló mértékben terjedt szét, nincsenek olyan nagyobb eltérések, melyek becsült értékek korrelációját nagymértékben nagy mértékben változtatnák (21. ábra).



22. ábra: A hantavírus (*A. flavicollis*) területfoglalási valószínűsége a teljes vizsgált területre vonatkozóan

A tehenhimlő vírus területfoglalási valószínűségének a mintavételi területek között 2011-es év esetén nem volt statisztikai különbség ($z = 0.000$, *n.s.*). A 2012-es év adatainak összehasonlításánál szignifikáns különbséget kaptunk a mag- és a pufferterület között ($z = 2.197$, $P < 0.05$). A cowpox vírus területfoglalási valószínűség értékeinek normalitás tesztje is azt mutatta, hogy nem illeszkednek a normál eloszláshoz. A két év közötti összefüggés vizsgálatához szintén Spearman-féle rangkorrelációt használtunk. Az elvégzett rangkorreláció nem mutatott szignifikáns összefüggést a két év teljes területre vonatkoztatott területfoglalási valószínűségi értékek között (2011: $r_s = 0.50$, *n.s.*, 2012: $r_s = 0.57$, *n.s.*). A korrelációs eredmények alapján az erdőrezervátum két monitorozott részében a tehenhimlő vírus esetében sem mutattunk ki különbséget a vírus szétterjedésében a vizsgált területen (23. ábra).



23. ábra: A cowpox vírus (*M. glareolus*) területfoglalási valószínűsége a teljes vizsgált területre vonatkozóan

Diszkusszió

A kisemlősök vizsgálatában, a csapdázásos monitorozás során a mintavételezés fontos jellemzője, hogy a kimutatás hiánya nem egyenlő a tényleges hiánnyal (pl. TAKEKAWA *et al.* 2003). Ebből kiindulva a jelenlét-hiány adatokat felhasználva könnyen megközelíthető és alkalmazható módszert fejlesztettek ki arra, hogyan kezeljük az élőhely-foglalás értékelését és a migrációs eseményeket, amikor a kimutatás valószínűsége kisebb egynél, ami a kisemlősök esetében csaknem mindig így van (MACKENZIE *et al.* 2002, 2003; MACKENZIE & ROYLE 2005). Egy adott célfaj, vagy esetünkben a zoonózisok elterjedését monitorozva az adott kórokozó által elfoglalt területek arányának becslése fontos mind a hosszú távú monitoring programokban, illetve zoonózisok esetén epidemiológiai szempontból, továbbá ökológia megközelítésben például a metapopulációs tanulmányokban. Monitorozási összefüggésben a terület-elfoglalási valószínűség a populáció jelenlegi állapotát kifejező mértékrendszerként értelmezhető. Bár az abundancia becsléseket hagyományosan a rendszer állapot egy mértékrendszereként alkalmazzák (pl. WILLIAMS *et al.* 2002), az abundancia becslés gyakran több költséggel és fáradsággal jár, mint a terület-elfoglalás becslése (pl. TYRE *et al.* 2001, MACKENZIE *et al.* 2002). Eredményeink során mindkét faj, illetve vírusfertőzöttség esetén mindkét vizsgálati év adatait a korreláció analízisnél együtt vesszük figyelembe, szignifikáns korrelációt mutattunk ki az abundancia (MNA) és az adott vírusra vonatkozó fertőzött egyedek ismert száma (MNI) között. Carver és munkatársai a Sin Nombre hantavírus kutatása során kapcsolatot mutattak a vizsgált *Peromyscus* faj abundanciája és a hantavírus fertőzöttség mértékében (CARVER *et al.* 2011). A sárganyakú erdeieger hantavírus fertőzöttsége esetén a GLM modellezés bizonyította, hogy a tér- és időbeli különbségeknek nagyobb szerepe van, mint a létszámnak, illetve jelentős hatása van a predációs nyomásnak. Ostfeld és Holt vizsgálatuk során megállapították, hogy egy adott területen a ragadozók eltávolításának hatása megnöveli a zoonózzal fertőzött kisemlős példányok számát a populációikban (OSTFELD & HOLT 2004).

Összefoglalás

A Mecsek hegységben, a Kőszegi-forrás Erdőrezervátum területén 13 különböző vegetációjú erdőfoltban 2011 és 2012 között csapdázott kisemlősök demográfiai mintázatát és vírusfertőzöttségüket értékeltük. A kisemlős csapdázás öt éjszakai periódusokban márciustól szeptemberig tartott, 2011-ben 10, 2012-ben 13 kisméretű (6×6) csapdahálóval végeztük a

mintavételezést. A hantavírus monitorozáshoz a befogott ismert egyedektől minden hónapban egyszer vettünk vérmintát, így a több hónapban befogott egyedek vérmintái alapján a fertőzöttségi szint állapota nyomon követhető. A második évben (2012) a mintavételezést a vörös róka (*Vulpes vulpes*) predációs hatása jelentősen befolyásolta, így a tér- és időbeli különbségek vizsgálatánál figyelembe vettük a ragdozó hatást is.

Jelen dolgozatban a terepi és laboratóriumi adatok felhasználásával vizsgáltuk a területen kimutatott vírusok elterjedésének és a fertőzöttségi szint ökológiai aspektusait. Elemeztük két zoonózis (hantavírus és tehénhimlő vírus) fertőzöttségi szintjének tér- és időbeli változásait, illetve a fertőzöttségi arányt befolyásoló egyéb faktorok (denzitáshatás, csapdapredáció) hatásait. Ennek megfelelően a vírusfertőzöttségi szint tér-időbeli különbségeit általánosított lineáris modellek (GLM) felhasználásával vizsgáltuk. A modellezést két lépésben végeztük el, melyek közül az elsőben az évek, a terület, mint 2 nominális változó, illetve az adott faj fertőzöttségi szintjét vizsgálva a rá jellemző abundancia érték (MNA) szerepelt folytonos változóként. A modellezés második megközelítésében a róka predációs hatását kifejező értékét (regisztrált predált csapdák száma) vettük be folytonos magyarázó változóként, míg ebben az esetben nominális prediktor változó az első modellben is szereplő térbeli különbség (mag és puffterület), az időléptéket tekintve pedig a róka predációs aktivitását meghatározó három időszak szerepelt.

A két mintavételi év (2011-2012) alatt a vírusfertőzöttség szempontjából vizsgált négy faj (*A. flavicollis*, *A. sylvaticus*, *A. agrarius*, *M. glareolus*) összesen 5032 egyedet fogtuk meg. A négy faj vérmintáit együttesen tekintve a hantavírus (Dobrava) esetében 2850 vérmintából 256 alkalommal mutattunk ki fertőzést, míg a tehénhimlő (cowpox) vírus vizsgálatakor 1572 vérmintából 286 fertőzést regisztráltunk. A vérminta mennyiségéhez viszonyított fertőzöttségi arány az eudomináns sárganyakú erdei egérnél mindössze 10 %-os volt. A cowpox vírus legnagyobb szérumbeli előfordulása a vöröshátú erdei pocokban (*Myodes glareolus*) volt jellemző, mely fajnál a fertőzöttségi szint megközelítette a 70 %-ot. Mind a két gazdaszervezet és az általuk nagy arányban hordozott fertőzöttségi arány esetén a fertőzöttség mértéke a létszámmal arányos, tehát a várt eredményeknek megfelelően a nagyobb létszámú populációkból vett nagyobb vérminta a fertőzöttségi szintet és nagyobb arányban mutatja ki. A két év összehasonlításában a sárganyakú erdei egér hantavírus fertőzöttségi értéke 2011-ben, míg az erdei pocok tehénhimlő fertőzöttségi szintje 2012-ben volt szignifikánsan magasabb.

Az erdőrezervátum mag és puffterületére vonatkoztatott MNI érték tekintetében egyik faj, illetve vírus esetében sem kaptunk szignifikáns különbséget, azt mutatta, hogy a két év adatainak együttes figyelembevételével a fertőzöttek minimum ismert számában nem

tudtunk különbséget kimutatni. Amennyiben mindkét faj, illetve vírusfertőzöttség esetén mindkét vizsgálati év adatait a korreláció analízisnél együtt vesszük figyelembe, szignifikáns korrelációt mutattunk ki az abundancia (MNA) és az adott vírusra vonatkozó fertőzött egyedek ismert száma (MNI) között.

A sárganyakú erdeieger hantavírus fertőzöttsége esetén a GLM modellezés bizonyította, hogy a tér- és időbeli különbségeknek nagyobb szerepe van, mint a létszámnak, illetve jelentős hatása van a predációs nyomásnak. Az *A. flavicollis* hantavírus fertőzöttségi szintjére az időbeliség kivételével, a térbeli magyarázó változónak és a faj létszámának, illetve a három prediktor változó különböző variációban vett együttes interakciójának volt szignifikáns hatása, míg a tehénhimlő esetében a térbeliség kivételével, az időbeli tényezőnek volt jelentős hatása, amit a magas χ^2 érték is kifejez. Mindkét vírus fertőzöttségi szintjének esetében a predációs nyomásnak önmagában nem volt hatása csak a tér és az időbeliséget meghatározó magyarázó változókkal együttesen.

A két kimutatott vírus elterjedési dinamikáját a robusztus többszörös területfoglalási modellek („robust design multiple-season occupancy”) alapján vizsgáltuk, amihez a MARK 6.1 programot használtuk. A robusztus modell az elsődleges mintavételi periódusokra (hónapokra) becsülte meg a területfoglalás, a kolonizáció, és a kihalás valószínűségét, míg a másodlagos mintavételi periódusokra (napok) adja meg a vírus detektálhatóságának valószínűségét. A modellezést külön végeztük el a sárganyakú erdeieger hantavírus és a vöröshátú erdeipocok tehénhimlő vírus fertőzöttségi adatai alapján, amihez az egyes mintavételi kvadrátokra vonatkozó jelenlét-hiány adatokat használtuk fel. Így a becsült értékeink a teljes vizsgált erdőre vonatkoznak. A teljes területre, illetve a sárganyakú erdeiegerre vonatkozóan a hantavírus 2011-ben kiegyenlített területfoglalási dinamikával jelent meg a területen, míg 2012-ben a predációs hatás függvényében jelentős ingadozást mutatott. Mivel a róka feltehetően a területen eudomináns fajként megjelenő sárganyakú erdeieger állományból távolított el nagyobb mennyiséget, a predációs hatás következtében az abundanciája csökkent, amely ebben az évben már meghatározó volt a fertőzöttségi szint változásában. A sárganyakú erdeieger populáció abundanciájának csökkenésével párhuzamosan a vöröshátú erdeipocok népessége növekedett, amely következtében a vizsgálatba bevont egyedek tehénhimlő vírus fertőzöttségi aránya is megnőtt. Ebben az esetben a gazdafaj népessége és a fertőzöttségi szint között szignifikáns telítődési (logaritmikus) összefüggést kaptunk.