

**XXXVI. OTDK
Biológia Szekció**



**Kisemlősök ökofaunisztikai vizsgálata NATURA 2000
erdei és vizes élőhelyek összehasonlításában, fókuszálva a
csalítjáró pocok előfordulására**

Szerző:

Szolga Dániel

Pécsi Tudományegyetem, Természettudományi Kar, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék
Biológus BSc. III. évfolyamos hallgató

Témavezető:

Dr. Horváth Győző és Tóth Dániel

Pécsi Tudományegyetem
Természettudományi Kar, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

Pécs

2023

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés.....	3
2. Célkitűzések	5
3. Anyag és módszer	5
3.1 Mintavételi területek	5
3.2 Csapdázási metodika	8
3.3 Fogási adatok feldolgozása	9
4. Eredmények.....	10
4.1 A kimutatott fajok jelenlét/hiány adatai és közösségi paraméterek elemzése	10
4.2 Kisemlősök dominancia viszonyai a vizsgált években	15
4.3 Az élőhely típusok karakterfajainak meghatározása	17
5. Diskusszió.....	20
6. Összefoglalás.....	23
Köszönetnyilvánítás	24
Irodalomjegyzék.....	25
Tételes szerzői hozzájárulás	31

1. Bevezetés, irodalmi áttekintés

A csaltitjáromocok, *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) egy kisebb méretű rágcsáló, zömök testalkattal, lekerekített, ovális fejformával, rövid, kerek fülekkel, amik alig láthatóan emelkednek ki az állat bundájából (Mathias *et al.* 2015). A farka rövid, átlagosan 3,4 cm hosszú, az állat testhossza 10,9 cm, az átlagos tömege 27,2 g (Tołkacz *et al.* 2017). Könnyedén összetéveszthető a közli rokon északi pocokkal (*Alexandromys oeconomus*) és a mezei pocokkal (*Microtus arvalis*), mivel e fajokhoz hasonló méretű és morfológiájú, azonban a bundájuk színe alapján elkülöníthetők egymástól (Tołkacz *et al.* 2017). A csaltitjáromocok hátsó lábain 6, a mellső lábakon 5 talppárnájuk van, a belső (mediális) ujjuk erősen redukált (Mathias *et al.* 2015). Filogeográfiai története alapján Eurázsiai, palearktikus faj, Nyugat-Európától egészen a Bajkál-tóig széles körben elterjedt. Európában mindössze csak Írországból, Izlandról és a Mediterránium egyes részeiről hiányzik (Krapp and Niethammer 1982, Mitchell-Jones *et al.* 1999; Musser & Carleton 2005, Mathias *et al.* 2015). Skandináviától kezdve déli irányban elterjedt Észak-Portugáliáig, Galíciáig és az Alpokig, nyugat-keleti irányban Nagy-Britanniától kezdve az egykori Jugoszláviáig, az Urál-hegység déli részéig, az Altáj-hegységig, Északnyugat-Kínáig és a Bajkál-tóig (Ognev 1944, Corbet 1978, Krapp & Niethammer 1982, Brunet-Lecomte 1991, Mitchell-Jones *et al.* 1999, Musser & Carleton 2005). Spanyolország középső részén kimutatták izolált populációit, amely állományok sikeres szétterjedést mutattak (Luque-Larena *et al.* 2013). A csaltitjáromocok Magyarországon belüli elterjedési területe a Zemplén környéke és a Dunántúl, azon belül is a Dél-Dunántúlról kerül elő a legtöbb előfordulási adat (Horváth 2007). Somogy és Baranya megyében történt gyöngybagoly köpetvizsgálatok alapján megállapították, hogy a faj elterjedése eléri az ország legdélebbi pontját, délen egészen a Szávaig igazolt a jelenléte (Petrov 1992, Horváth *et al.* 2019). Magyarország területén jégkorszaki maradványfajnak számít, amit az is jelez, hogy a nedvesebb, alacsonyabb hőmérsékletű területek biztosítanak a számára megfelelő mikroklimát. Elsősorban előfordulási területei közé tartoznak a mocsárrétek, láprétek, patakpartok, erdőkultúrák tarvágásai, ezeken kívül a nem legeltetett nedves réteket kedveli a leginkább. Elterjedési területén északi irányba haladva egyre kevésbé kötődik nedves élőhelyekhez (Horváth *et al.* 2019). Hidegtűrő faj lévén a déli szárazabb élőhelyeken földalatti járatokat és magának, amiket felszíni ösvények kötnek össze egymással. Nedvesebb területeken az egyedek gyakran kör alakú fészkeket építenek fűből a gyökerek alatt, virágokon vagy fücsomókon. A kész fészkekből járatok indulnak ki, amikből az állat latrinákat és kamrákat alakít ki magának.

Az időjárástól és a táplálékkínálattól függően nappal és éjjel is aktív lehet. Territóriumot tart, melynek határait rendszeresen jelöli ürülékével és jellegzetesen megrágott fűszálakkal. Az intraspecifikus kommunikációjukban igen fontos szerepet tölt be a szaglás, ezért speciális kaudális, preputiális és oldalsó mirigyeik vannak, amik olyan szaganyagokat termelnek, ami lehetővé teszi a csoporton belüli tagok felismerését (de Jonge 1980; Stoddart 1982). A kommunikációjuk egyik másik fontos eleme a hangjelzések (vokalizáció). Nyaranta a táplálékaul szolgáló növények időbeli változásának következtében „nyári táplálkozási krízis” jelenik meg a populációkban. Ez súlyos demográfiai hatásokban nyilvánul meg, ami arra utal, hogy a csalitjáró pocok populációk dinamikájában jelentős szerepet tölt be az intraspecifikus kompetíció. Táplálkozásukat tekintve igen szelektívek, kimondottan a magasabb tápértékű növényeket és növényi részeket részesítik előnyben. Az ürülékük vizsgálata során találtak már fűszárakat, leveleket, mohákat és sásokat is. Emellett szívesen fogyasztanak ízeltlábúakat és fűmagokat is (Horváth 2007). A szaporodásuk szaporodási időszakokban történik, amik alatt a nőstények több almot is a világra hoznak. A vemhességük 3 hétig tart, aminek a végén 4-10 kölyköt fialnak. Az utódok 2 hétig szopnak, majd még egy hét átmeneti időszakot követően önálló életet kezdenek (Horváth 2007). A fiatal példányok növekedése a természetben nem folyamatos, ugyanis télen lelassul vagy esetenként megáll, miközben a nyári periódus alatt a testtömegük akár 50%-kal is emelkedhet. Ezzel szemben a fogságban tartott példányok mind a testtömeget, mind a csontnövekedést tekintetében egész évben folyamatosan gyarapodnak (Bäumler 1979). Köpet és ürülékvizsgálatok kimutatták, hogy különböző ragadozó madarak (fülesbagoly, gyöngybagoly, kuvik, macskabagoly, uráli bagoly, darázsölyv) és ragadozó emlősök (vidra, borz, nyest, nyuszt, róka, sakál) fontos táplálékaul szolgál (Horváth 2007).

A csalitjáró pocok a leginkább azokon a nedves réteken érzi jól magát, amik erősen és sűrűn borítottak fűfélékkel és cserjékkel. Zárt erdőtársulásokban nem, vagy csak nagyon kis létszámmal fordul elő, viszont a fiatal, még nyitott erdőtársulásokban, ahol a napfény még nagyobb arányát éri el a talajnak átmenetileg megjelenhet a sűrű aljnövényzet gazdag gyeppel és cserjeszinttel, ahol több más nem erdei fajjal együtt a csalitjáró pocok is megjelenhet, jelentősen növelve a társulás átmeneti diverzitását (Niethammer & Krapp 1978, 1982; Zárybnická *et al.* 2017). Az erdei vegetáció szukcessziója során először (rét stádium) jelentősen magas a kisemlős közösségek diverzitása, amiben a csalitjáró pocok nagy abundanciával szerepel, szubdomináns fajként jelenik meg. A következő stádiumban (fiatal erdő) a vizsgált faj aránya nem feltétlenül csökken, mert jó hatásfokú alkalmazkodó képességgel rendelkezik, ezért könnyedén megtalálja az életfeltételeit az erdei környezetben, ha van megfelelő sűrűségű aljnövényzet és nem jelent a koegzisztens vöröshátú erdeipocok populáció túl nagy

kompetíciót. A harmadik stádiumban viszont (zárt erdőtársulás) a lombkorona záródása után nem jut le elég napfény a talajra, aminek következtében drasztikusan csökken az aljnövényzet és emellett az erdeipocok populáció is megnő, ezért a csaltitjáró pocok abundanciája jelentősen lecsökken (Balčiauskas *et al.* 2017). A természetes szukcessziók kivételével a vizsgált faj természetes vagy emberi zavarás hatására szokott megjelenni erdőkben, mint például a végvágás (Hansson 1978). A végvágások mérete is lényeges szempontot jelenthet az állat abundanciájában. A méret növekedésével nő a szukcesszióhoz szükséges idő, valamint a csaltitjáró pocok eltartására alkalmas terület nagysága, amik növelik a megtelepedés esélyét, valamint a potenciálisan kialakuló populáció lehetséges nagyságát. A kisebb végvágások közössége sokkal jobban emlékeztet a zárt erdei társulás eredeti fajkompozíciójára és sokkal gyorsabban is alakul vissza a zavarás előtti formába (Bryja *et al.* 2002). Zavarások esetén a nagyobbbrészt fűevő csaltitjáró pocok és a részben fűevő, részben magevő vöröshátú erdeipocok között kompetitív helyzet alakulhat ki, ami során az utóbbi a kivágott terület lassú, de biztos szukcessziója során teljesen dominánssá válik. Mindeközben a csaltitjáró nagymértékű abundanciája viszont erősen lassíthatja és károsíthatja az erdei környezet regenerációját, elnyújtva ezzel a faj lokális megtelepedését (Myllymäki 1977). Az erdei környezetben a vöröshátú erdeipocok a domináns, mert az adott környezetnek sokkal jobban ki tudja használni az erőforrásait, emellett a jelenléte veszélyt jelen a versenytársa szaporodására, mert infanticid magatartást mutatva hajlamos más kisemlősök utódait megenni (Holisova 1966, 1971; Hansson 1979). Az erdei közösségen kívül, a réti társulásban viszont kettőjük közül a csaltitjáró pocok a domináns, mert jobban alkalmazkodott az egyhangú, de bőséges táplálkozási lehetőségekhez, amit az adott élőhely kínál, emellett elmondható, hogy a *Microtus* fajok általánosan nagyobbak és reprodukтивabbak, mint a *Clethrionomys* nem tagjai, például a vöröshátú erdeipocok (French *et al.* 1975).

A vizes élőhelyek (wetlands) nagyon fontosak a kisemlős közösségek számára (Bowland & Perrin 1993, Křištofík 2001). A funkciójukat tekintve búvóhelyként, szaporodási helyszíneként, táplálék és nyersanyag forrásként szolgálnak a különböző rágszáló és rovarévó fajok életében. Ugyanígy a kisemlősök is fontos szerepet töltenek be az adott ökoszisztémában, mint alapvető táplálékforrás sok ragadozó faj számára (Schmidt *et al.* 2002), valamint hatással lehetnek a vegetáció összetételére, mert gyakran szelektív táplálkozásuk (Brown & Heske 1990). Általánosan az mondható el, hogy az élőhelyek nagymértékű szerkezeti heterogenitása pozitív hatással van a kisemlősök abundanciájára és fajgazdagságára (Ecke *et al.* 2002). Ezt a heterogenitást erősen veszélyezteti az emberi tájhasználat. Az árvízvédelmi törekvések, lecsapolások és a wetland területek mezőgazdasági művelés alá vonásának hatására csökken a

kisemlősök számára megfelelő élőhelyek száma (Raoul *et al.* 2001, Van Apeldoorn *et al.* 1992), a megmaradó helyek fragmentálódnak, ezért a populációk elhatárolódnak egymástól (Kozakiewicz 1993; Fitzgibbon 1997), csökkentve ezzel a genetikai áramlást, növelve a beltenyészet esélyét és csökkentve az adott faj túlélési valószínűségét (Witt & Huntly 2001). A vizsgált faj, a *Microtus agrestis* tekintetében megállapíthatjuk, hogy a különböző vizes élőhelyek között is a magas fűvű élőhely az optimális a számára, mert az erdei és alacsony fűves, vagy éppen összefüggő vegetáció nélküli területekkel negatív asszociációt mutat, emellett egyes esetekben pozitív korreláció mutatható ki közte és a pirók erdeiegér (*Apodemus agrarius*) nevű faj között (Scott *et al.* 2008). A *M. agrestis* számára kifejezetten kedvelt élőhelyek közé tartozik a nádas, ahol az *A. agrarius* után a második leggyakrabban előforduló faj lehet. Legnagyobb arányban az ivarzó nőstények fordulnak itt elő, ami valószínűleg annak köszönhető, hogy a nádas nagyszerű búvóhelynek számít a ragadozók elől, emellett bőséges forrást jelent mind táplálkozási, mind fészeképítési szempontból (Scott *et al.* 2008). Az alacsony fűvű élőhelyek legnagyobb részt szubadult és nem ivarzó kifejlett példányokat tartalmaznak a legkisebb visszafogási rátával, amiből arra lehet következtetni, hogy az adott élőhely egy átmeneti zónaként szolgál a faj életében, amin keresztül a fiatal példányok új területekre juthatnak el, hogy ott alapítsanak maguknak territóriumot. Annak ellenére, hogy a vizes élőhelyek közé tartoznak, az ártéri erdők normális körülmények között nem képzik a csalitjáró pocok élőhelyét, használatukra csak különleges esetekben kerül sor, mint például az áradások előli menedékkeresés során (Scott *et al.* 2008). A természetes élőhelyek katasztrofális hatással vannak a faj életben maradására. A természetes, érintetlen nedves rétek nagy diverzitást mutatnak a flórájuk tekintetében is. Számos lágyszárú növény található meg az adott habitaton, köztük különböző sások, lehetőséget nyújtva a szelektív táplálkozású fajok megtelepedésére. Ezeken az élőhelyeken a csalitjáró pocok akár 86%-os gyakorisággal is előfordulhat, ez a habitat típus jelenti a faj optimális élőhelyét (Pelikán & Holišová 1985). A nedves rétek, amik átmenetet képeznek a természetes és megművelt területek között, általában olyan le nem kaszált folyó menti területek, amiket a közelmúltban csapoltak le. A flórájukat nagyjából lágyszárú Poaceae és Cyperaceae növények alkotják. Az ezeken a területen megmaradt csalitjáró pocok populációk általában erősen fragmentáltak, magas denzitással rendelkeznek és az abundanciájuk a közösségben már nagyon alacsony. Mivel az élőhely környezeti feltételei a faj számára egyre inkább a pesszimum felé közelítenek az optimum felől, a nőstényeket magas alomszám jellemezheti, ami a populáció túlélésének növelésére a negatív hatások kompenzálását jelenti (Pelikán & Holišová 1985). A művelés alá vont területeken a faj már nem része a kisemlős közösségnek, irreverzibilisen eltűnik (Pelikán & Holišová 1985).

A jelen dolgozatban a védett csalitjáró pocok kisemlős közösségek dominancia rangsorában elfoglalt pozícióját, a fajok együttes előfordulási mintázatában feltételezett pozitív vagy negatív kapcsolatát, kisemlős közösségek diverzitását, szerkezetét meghatározó szerepét vizsgáljuk síkvidéki Natura 2000 erdőállományok és a Kis-Balaton vizes élőhelyein kimutatott jelenléte alapján.

2. Célkitűzés, kérdésfeltevés

Magyarországon a csalitjáró pocok, mint reliktum kisemlős faj különböző ökoszisztémákban betöltött ökológiai szerepéről kevés direkt információ áll rendelkezésünkre különböző élőhelyek közvetlen, elevenfogó csapdákkal végzett felmérések, tanulmányok adataiból. A PTE TTK Ökológia tanszékének Kisemlőskutató Munkacsoportja a Lankóci erdő, és a Kis-Balaton területén végzett monitorozás eredményeiről szóló több tanulmányban említi a csalitjáró pocok kisemlős közösségekben megjelenő előfordulását és gyakorisági értékeit (Horváth *et al.* 2005, 2011, 2012; Herczeg & Horváth 2015). Az NBmR keretein belül végzett kisemlős monitorozási programok közül egyrészt a Dráva felső szakaszának biodiverzitását felmérő és monitorozó programban a Lankóci erdő területén végzett felmérések, másrészt a Kis-Balaton II. ütem területére fókuszáló monitorozási programon belül hosszútávon működő kisemlős monitoring során regisztráltak adatokat értékeltük. Vizsgáltuk a kisemlős együttesek szerveződésének két különböző élőhelyi környezetben feltételezett különbségét, a fajok együtt előfordulási mintázatát, a kisemlős együttesek tér és idő függvényében jellemző diverzitását, fókuszálva a csalitjáró pocok előfordulására, egy adott területen, illetve időszakban felmért kisemlős együtteseken belüli dominancia viszonyaira.

A jelen dolgozat alapvető célkitűzése az volt, hogy komplex ökofaunisztikai értékelés keretén belül a két kiemelt természetvédelmi területhez kötődő monitorozási eredményeket a védett csalitjáró pocokra fókuszálva szintetizálja, ami egyben a csalitjáró pocok erdei és wetland ökoszisztémában megjelenő fogási eredményei alapján összehasonlítja kisemlős közösségekben megjelenő dominancia viszonyait, más fajokkal történő együttes előfordulását, a kimutatott kisemlős együttesek diverzitásának tér és időbeli különbségét.

A kérdéseink a következők voltak:

- Mennyiben van hatása a kisemlős együttesek szerveződésében a két figyelembe vett élőhelyi környezetnek és az eltérő időszakoknak?
- Más fajokkal feltételezett szignifikáns együttes előfordulása jellemző-e mindkét élőhelyen, és ha igen, akkor ez milyen fajpárosításokkal bizonyítható?

- A két területen, illetve különböző időszakokban detektált kisémlős együttesek fajgazdagsága és diverzitás viszonyai között mérhető-e különbség?
- A csalityáró pocok kisémlős közösségben elfoglalt dominancia rangsorban betöltött helye különbözik-e az erdei és a vizes élőhely összehasonlításában?

3. Anyag és módszer

3.1. Mintavételi területek

Az általunk vizsgált erdős terület Somogy megyében, a Dráva felső szakasza mentén, Gyékényes település határában, a Lankóci-erdőben található. A Dráva-ártér a pannóniai flóratartomány (Pannonicum) alföldi flóravidékéhez (Eupannonicum) tartozik, ezen belül a vizsgált terület a Dráva-melléki (Dravense) flórajárás részét képezi. A terület jellemző vegetációja az alföldi gyertyános-tölgyesek (*Fraxino pannonicae-Carpinetum*), a tölgy-kőriszil ligetek (*Knautio drymeiae-Ulmetum*) és a síkvidéki égerligetek (*Paridi quadrifoliae-Alnetum*) (Nagyfenyvesi 2019). A kisémlősök csapdázása a figyelembe vett 2021-2022-es időszakban 10 mintaterületen történt, de jelen értékelés szempontjából csak azon három terület adatait használtuk fel az értékeléshez, ahol az érintett két évben a csalityáró pocok folyamatosan előfordult. A felmért erdőtagok korban, vegetációstruktúrában, valamint a használat típusában is jelentősen eltérnek egymástól, a mintakvadrátok térben, a kisémlősök átlagos mozgáskörzetét tekintve is jelentősen elkülönülnek. A mintaterületek botanikai felmérését Ortmann-né Dr. Ajkai Adrienne végezte 2021-ben. A felmérés alapján a három figyelembe vett erdőtag vegetációs struktúrájának leírását az alábbiakban foglaltuk össze:

1. mintaterület: Nedves termőhelyen kőris-tölgy felújítás

Kb. 1 m magas, sorokban telepített és ápolt állomány. Sűrű, gyomos sásosban alacsony, vadrágta csemeték fordulnak elő. A faállomány borítása megközelítőleg 10%, de lehet, hogy sikeresebb a felújítás, csak a csemeték még nem látszanak ki az aljnövényzetből.

2. mintaterület: nedves termőhelyen elegyetlen magyar kőrises

Ez a terület azon zárt lombkoronával jellemzett mintaterületek közé tartozik, melyek esetén az erdőrészeket korától függetlenül sűrű, magas borítás értékkel jellemzett aljnövényzet található. A területekre általánosan nedvesebb, üde mikroklima jellemző.

Magas (35 m), nyílt, 70% borítású, homogén magyar kőrises, néhány vénic-szil (*Ulmus laevis*) és enyves éger (*Alnus glutinosa*) példánnyal. A gyepszintet nagyrészt különböző szeder fajok alkotják.

3. mintaterület: Nedves termőhelyen kőris-tölgy felújítás

Lombkoronaszint nélküli mintaterület, 1-2 m magas, sorokban telepített és ápolt állomány, a nagyvadaktól 2,5 m magas kerítéssel van védve. Sűrű Solidago-szeder-csalán állományban találhatóak a csemeték. A faállomány borítása 50% körüli, az élőhelyszegélyeket érintő két csapdator között, az 1-6-os csapda szegély irányából a 31-36 szegély felé csökken az állomány magassága és borítása, több a cserjefaj. Az átmenet folyamatos, nem különíthető el két típus.

Jelen kutatáshoz továbbá a Kis-Balaton területén belül 2 különböző helyről származó adatokat használtunk fel. A területeket aszerint választottuk ki, hogy hol folyt egymást követő években monitorozás ugyanazon a helyen.

Balaton berek

A Balaton berek Sármellék és Keszthely között, a 76-os út északi oldalán található. Ez az egyetlen terület, amely nem része a Balaton-felvidéki Nemzeti Parknak, annak ellenére, hogy a területen már több alkalommal is bizonyították a fokozottan védett északi pocok (*Microtus oeconomus*) jelenlétét. Ezen a területen a monitorozást 2021-ig tudtuk folytatni. Jelenleg a terület magánkézből van, legeltetik és évi két kaszálással betakarítják a biomasszát, ezért 2022-ben itt már nem gyűjtöttünk adatokat.

Keleti berek

A Keleti berek a 76-os út déli oldalán, a Balaton berekkel szemben található. A területre a homogén, üde sásos vegetáció jellemző, amelyet kisebb-nagyobb nádfoltok vesznek körbe és tagolnak fel. Ezen a területen már 1999 óta folyik kisemlős monitorozás, így erről a területről rendelkezünk a legtöbb adattal. Ez a terület kiemelten fontos az északi pocok szempontjából, hiszen a Balaton berken kívül ez az egyetlen terület ahol a fajt az elmúlt 10 évben detektáltuk. A Keleti berek nem csak a Balaton-felvidéki Nemzeti Park része, de NATURA 2000 terület is, több védett és fokozottan védett faj számára biztosít élőhelyet, ahol BfNP munkatársaival egyeztetve minden évben megtervezett természetvédelmi kezeléssel tartjuk fenn az északi pocok számára alkalmas élőhely minőséget.

3.2. Csapdázási metodika

A kisemlősök mintavételezéséhez elevenfogó dobozcsapdákat (75×180×95mm) használtunk. A csapdákat transzekt, illetve kvadrát elrendezésben is alkalmaztuk. A transzekttek 18, a kvadrátok 36 csapdát tartalmaztak, a csapdákat pedig minkét esetben megközelítőleg 10 m-es távolsággal helyeztük ki egymástól. A dolgozat témája szempontjából figyelembe vett két

év (2021 és 2022) során a Lankóci erdő területén kiskvadrát módszert, míg a Kis-Balatonon transzekt módszert alkalmaztunk. A két vizsgált évben a két területről egyenlő csapdaráfordítású mintát vettünk figyelembe.

Az elevenfogó csapdákkal a fogás-jelölés-visszafogás (capture-mark-recapture = CMR) módszert alkalmaztunk. A mintavételezést 2021-ben (július, augusztus, szeptember és október) és 2022-ben (július, augusztus, október és november) 5 éjszakás napi periódusokban végeztük. A csapdák napközben működőképes, élesre állított helyzetben voltak és naponta két ellenőrzést végeztünk, így egy 5 napos periódus alatt 9 csapdaellenőrzésünk volt. A csapdázások során csalétekként növényi olajjal kevert kukoricát és napraforgómagot, valamint szalonnát használtunk. A fogott egyedek jelöléshez az ujjpercek tetoválását alkalmaztuk. Az egyedek azonosítása során feljegyeztük a befogott állat nemét, az ivarzó állapotát (nőstények esetében graviditást, valamint laktálást is feltüntetve), korát, tömegét, egyéni kódját és a csapdaszámot. Ezeket az adatokat terepi naplóba rögzítettük, amelynek adatmezői mindig azonosak, ami terepen gyorsította a visszafogások könnyebb visszakeresését, illetve az MS Access adatbázisba történő adatbevitelt.

3.3 Fogási adatok feldolgozása

A kisemlős monitorozás csapdázási adatait tároló Access adatbázisban egy rekord egy mintavételi ellenőrzés során megfogott egyed adatait tartalmazza (mintakvadrát és csapdaszám, faj, ivar, kor, tömeg, egyedi kód, fogáskód).

Az adatelemzés során először az erdei (Lankóci erdő) és vizes élőhelyen (Kis-Balaton) szerveződő kisemlős közösségek rendeződését vizsgáltuk Bray-Curtis hasonlósági indexen alapuló permutációs varianciaanalízissel (PERMANOVA). Az elemzést R környezetben az „adonis2” függvény és a vegan csomag (v. 2.6.2, Oksanen *et al.* 2022) alkalmazásával 9999 ismétléssel futtatva végeztük. Mind a két terület vonatkozásában elsőként az évek (2021, 2022) és szezonális különbség (nyár, ősz) kisemlős együttesek formálódására gyakorolt hatását vizsgáltuk. Majd második lépésben a azt teszteltük a két markánsan különböző élőhelyi környezet mennyiben befolyásolja, különíti el a kisemlősök rendeződését. A PERMANOVA elemzések eredményeit Bray-Curtis hasonlósági indexen alapuló főkoordináta-analízissel (PCoA) szórásdiagramokon szemléltettük. A pontok szóródásának csoportok közötti különbségeit a vegan csomag "betadisper" és a "permutest" függvényeivel teszteltük, melynek szignifikáns *F* próbája teszteli az adott csoportok elkülönülését.

Következő lépésben a fajok jelenlét/hiány adatai alapján az együtt előfordulási mintázatot null-modell alkalmazásával vizsgáltuk. Az együtt-előfordulási mintázatot generáló

null modell esetén a null-hipotézis az, hogy a fajok véletlenszerűen fordulnak elő együtt, így randomizációs eljárás teszteli a random előfordulástól szignifikánsan eltérő pozitív vagy negatív asszociáltságot (Gotelli & Graves 1996, Gotelli 2000). A null modell tehát egy adott ökológiai mechanizmus hiányakor kialakuló mintázatot állít elő, ami összevethető a megfigyelések adataival. Az együtt-előfordulási mintázat vizsgálatát ‘cooccur’ programcsomaggal (Griffith *et al.* 2016) R környezetben (R Core Team 2016) végeztük.

A harmadik lépésben a kisemlősök fajgazdagságát és diverzitás viszonyait az évek és a szezonális különbség függvényében Hill számok (qD) becslése alapján végeztük el, ahol $q = 0$ a fajgazdagságot, $q = 1$ a Shannon-diverzitást és $q = 2$ a Simpson-diverzitást jelöli. Ez a megközelítés a három α diverzitási mérőszám alapján ritkasági görbék generálásán (rarefaction) és ezek extrapolációján alapszik (Chao *et al.* 2014, Hsieh *et al.* 2016). A görbéket iNEXT csomag (Hsieh *et al.* 2016) alkalmazásával állítottuk elő R környezetben (R Core Team 2016). Mindhárom görbetípus esetén 100 bootstrap ismétlést végeztünk görbék extrapolációját is elvégeztük (Colwell 2014).

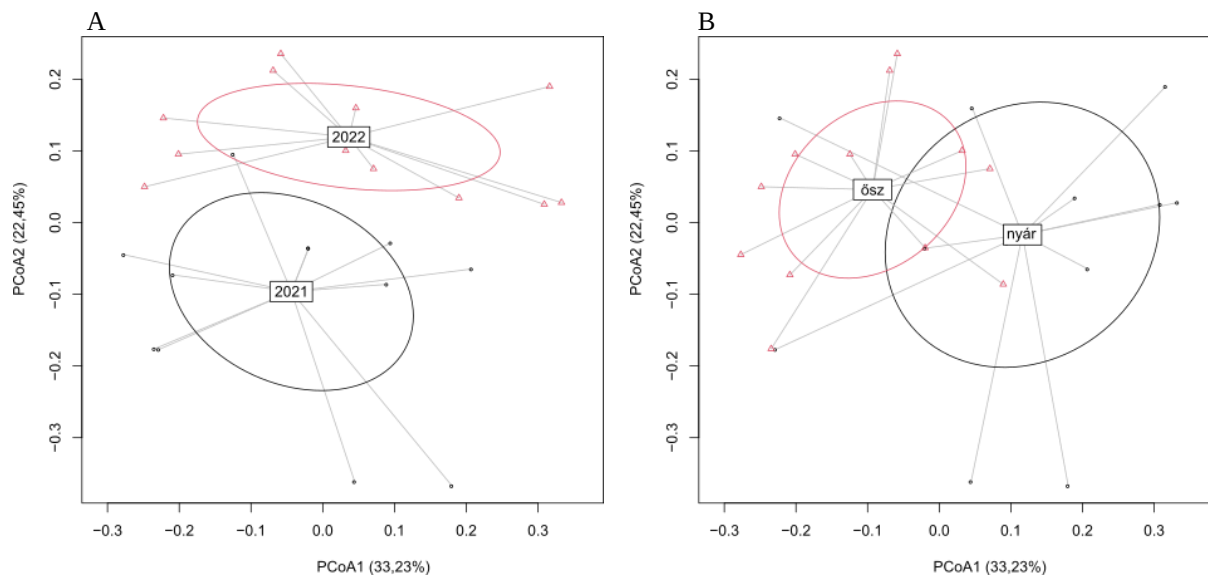
Az elemzések negyedik lépésében a kisemlős együttesek faj-gyakorisági rangsorát a két terület és az évek függvényében hisztogrammon ábrázoltuk, kiemelten fókuszálva a csalityáró pocok adott élőhelyi környezetben és adott évben megjelenő gyakoriságára és dominancia rangsorban megjelenő pozíciójára. A vizsgálat szempontjából kiemelt célfaj relatív gyakorisági értékeinek megoszlását χ^2 teszttel R környezetben vizsgáltuk prop.test parancs alkalmazásával.

4. Eredmények

4.1 A vizsgált élőhelyek és a két különböző év kimutatott kisemlősökre gyakorolt hatása

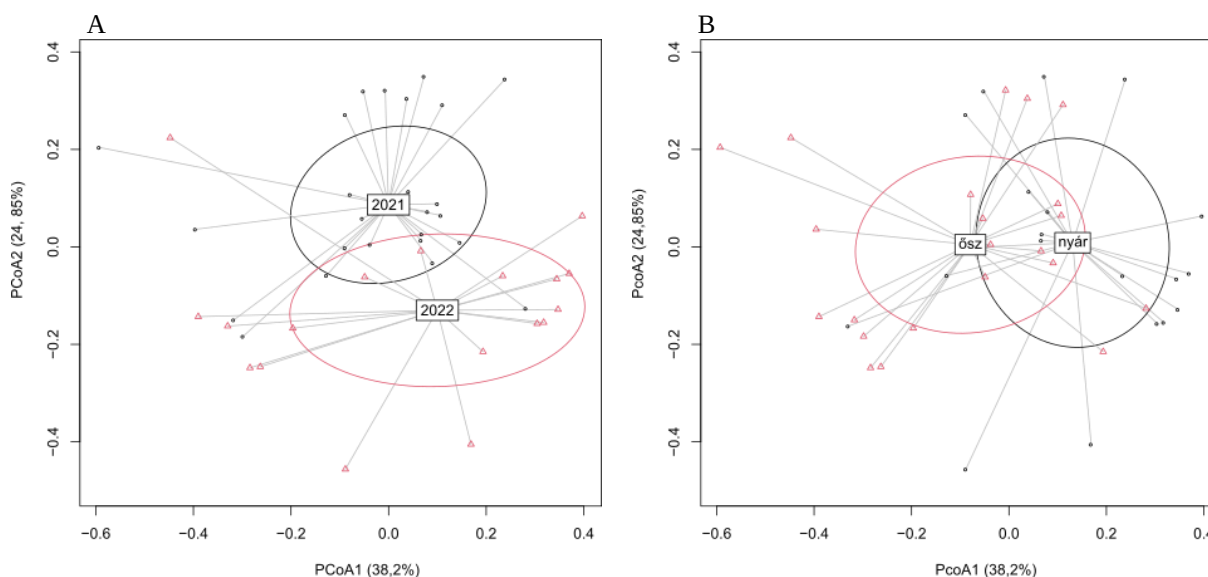
A kisemlős együttesek szerveződésének terület és idő függő tesztelése során elsőként a két élőhely vonatkozásában külön elemeztük az évek és szezonok kisemlős együttesekre gyakorolt hatását, majd a két terület összesített adatai alapján folytattuk a vizsgálatot. A mintaterületek évszakokra összesített adatait felhasználva futtattuk le a PERMANOVA elemzést. A Lankóci erdő területén a tesztelt modell alapján az évek ($R^2 = 0.14$, $F = 4.15$, $P < 0.001$) és az évszakok jelentősége is szignifikáns volt ($R^2 = 0.13$, $F = 3.74$, $P < 0.01$), azonban az alacsony R^2 alapján e két faktor az összvariancia kis részét magyarázza (27%). A PERMANOVA eredményét mind az évek és a szezonok viszonyában Bray-Curtis távolság érték számításán alapuló főkoordináta analízissel (PCoA) szemléltettük (**3./A ábra**). A PCoA permutációs teszt az évek jelentőségét mutatva nem adott szignifikáns eredményt ($F = 0.85$, *n.s.*), ami nem támasztotta alá, hogy Lankóci erdő területén az évek különbségének jelentős

hatása van a kisemlős együttesek rendeződésében. A szezonális hatás esetében bár a PCoA szórásdiagramon a standard hiba alapján számított elipszisek átfednek, a permutációs teszt szignifikáns eredménye ($F = 6,67$, $P = 0.024$) az évek hatásával szemben alátámasztja a kisemlős együttesek évszakok alapján történő elkülönülését (**3./B ábra**)



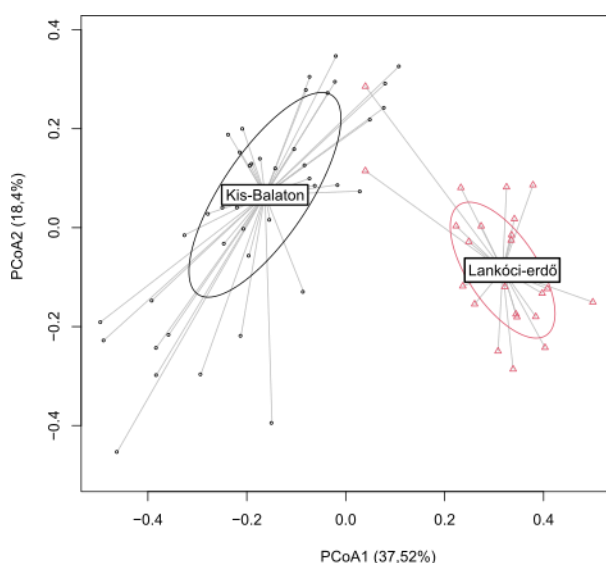
3. ábra: A főkoordináta analízis évek (A) és szezonok (B) alapján történő csoportosítást ábrázoló szórásdiagramja a Lankoci erdő területén

Az évek és szezonális különbség hatásának vizsgálatában a Kis-Balatonon kapott adatok szerint a PERMANOVA mind két változó esetén szignifikáns eredményt adott, de nagyon alacsony magyarázó erővel (évek: $R^2 = 0.11$, $F = 5.19$, $P < 0.01$; szezon: $R^2 = 0.08$, $F = 4.41$, $P < 0.01$).



4. ábra: A főkoordináta analízis évek (A) és szezonok (B) alapján történő csoportosítást ábrázoló szórásdiagramja a Kis-Balaton területén

A két változó a teljes variancia mindössze 19%-át magyarázta. Az erdei környezettel szemben a vizes élőhelyeken formálódó kisméltós közösségre az évek nagyobb hatása érvényesült, amit PCoA permutációs tesztje igazolt ($F = 5,202$, $p = 0.022$) (4./A ábra). A szezonális különbség hatását szemléltető PCoA szórásdiagram alapján a permutációs teszt nem volt szignifikáns ($F = 0.3$, $n.s.$), tehát a vizes élőhelyi környezetben a szezonális különbségnek nem volt jelentősége (4./B ábra). E vizsgálat utolsó lépéseként a két élőhelyi környezet kisméltós együttesek szerveződésére gyakorolt hatását teszteltük. A PERMANOVA alapján az évek hatása szignifikáns volt ($R^2 = 0.28$, $F = 30.506$, $P < 0.001$), tehát ami alátámasztja a két terület kisméltós együttesének elkülönülését. Ezt az eredményt a PCoA szórásdiagramja is alátámasztja (5. ábra).



5. ábra: A főkoordináta analízis élőhelyek alapján történő csoportosítást ábrázoló szórásdiagramja

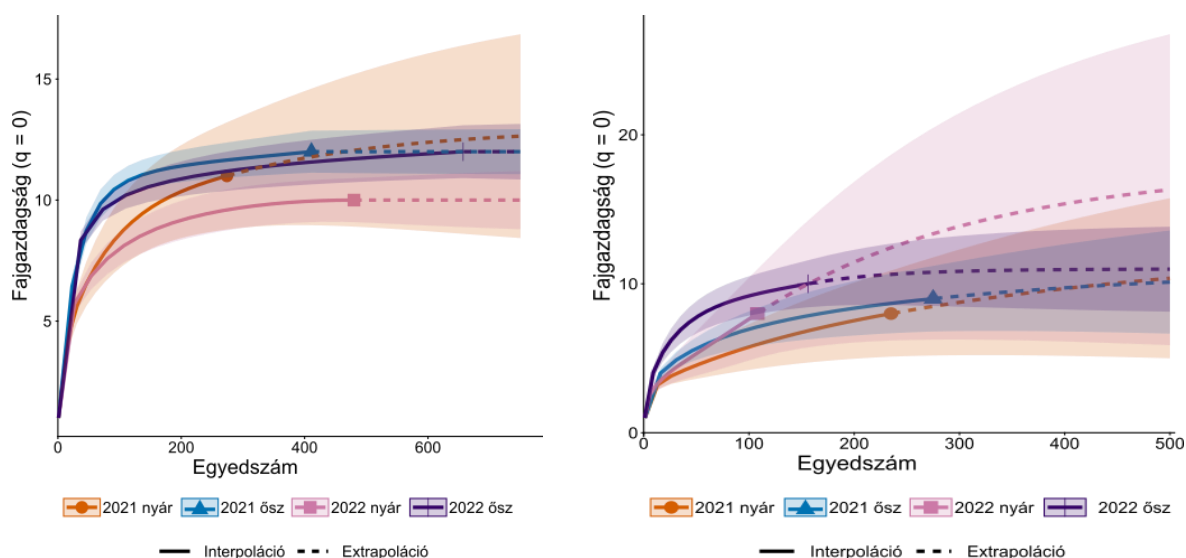
4.2 A közösségi mintázatok vizsgálata

A közösségi mintázatok vizsgálata során a kisméltósok együtt-előfordulását null modellek generálásával elemeztük a mintaterületek két évre vonatkozó adatai alapján. A kimutatott kisméltósok prezencia/abszencia mátrixa alapján 'cooccur' programcsomaggal végzett elemzés 2021-ben a Lankóci erdőben összesen 78 fajpárt analizált. A fajpárok közül 62 esetben véletlenszerű együttes előfordulás volt jellemző, valamint 4 olyan fajpár volt, amelyeknél a randomizációs eljárás nem tudta elvégezni az osztályozást (a nem osztályozható fajpárok véletlenszerű fajpároknak minősíthetők). Szignifikáns pozitív asszociáltságot, illetve negatív értékeket egyik fajpár sem mutatott, azonban az adatok ~5%-ánál a fajok együtt előfordulása a várt random értéknél magasabb volt, míg a fajpárok ~10%-a esetén negatív

értéket kaptunk. A 2022-es adatok alapján végzett elemzést 66 fajpár esetén végeztük el. Ezen 66 fajpárból 54 esetén kaptunk 0 értéket, tehát ezen fajpárok esetén véletlenszerű volt az együttlőfordulás. 6-6 fajpár esetén volt a random értéknél magasabb, illetve alacsonyabb együttlőfordulási valószínűség. A vizes élőhelyen 2021-ben 55 fajpár esetén elemeztük az együttlőfordulást. E fajpárok közül 27 esetén kaptunk véletlenszerű előfordulást, míg a fajpárok ~24%-a esetén pozitív, illetve ~27%-a esetén negatív értéket kaptunk, azonban ezen értékek egyike sem tért el szignifikánsan a random (0) értéktől. A 2022-es értékek esetén szintén 55 fajpár esetén tudtuk elvégezni az elemzést. Ebben az évben 21 fajpár (~38%) esetén kaptunk 0 értéket eredményként, amely a véletlenszerű előfordulásra utal. Az előző vizsgálatokhoz hasonlóan egyik fajpár esetén sem kaptunk szignifikáns eredményt. Az adatok elemzése során azonban a pozitív, asszociáltságra jellemző értékek növekedését tapasztaltuk, a fajpárok ~51%-a esetén kaptunk 0-nál nagyobb számot eredményként. E két érték magas aránya eredményeként a negatív értékek alacsony értékét tapasztaltuk (~11%). Összesítésként megállapítható, hogy mind az erdei, mind a vizes élőhelyekre kapott adatok közül ebben az utolsó esetben tapasztaltuk a random előfordulás legalacsonyabb valószínűségét, illetve az fajpárok asszociáltságára vonatkozó legmagasabb értéket.

4.3 A kisémlős együttesek diverzitásának elemzése

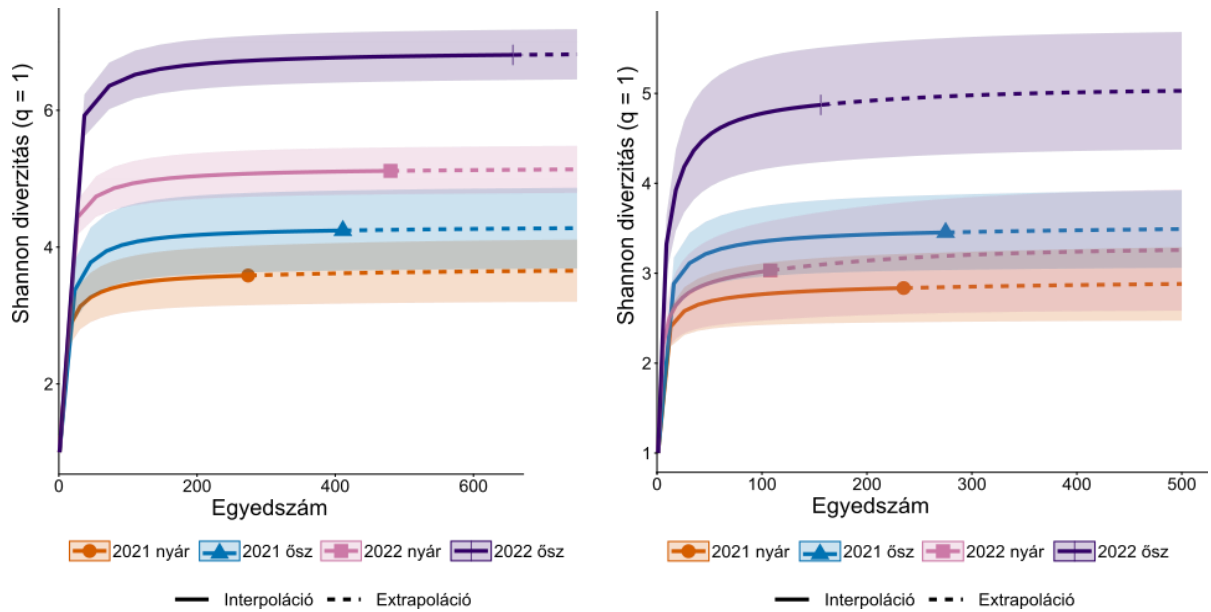
A két vizsgált élőhely típus esetén értékeltük a mintaszám és fajszám összefüggést, melyhez R környezetben állítottunk elő ritkasági görbéket. Elsőként a Lankóci erdőben található kisémlős együttes fajgazdagságát vizsgáltuk, a becslés évekre és szezonokra vonatkozó eredménye alapján a kisémlős együttesek fajszáma közel megegyezett (10-12). A görbék az extrapolációs szakaszban hasonló telítődést mutatnak, a konfidencia sávok magasabb egyedszám értékeknél részlegesen átfednek egymással. Az ábra alapján látható, hogy a 2021-es nyári adatok alapján becsült fajgazdagság esetén a görbe az interpolációs szakaszban nem mutat telítődést, meredeken növekszik. Ez az eredmény arra utal, hogy a csapdázási ráfordítás növelésével, és ezzel együtt a fogás-, illetve egyedszám növekedésével valószínűleg több kisémlős fajt mutattunk volna ki a területen (**7. ábra**). A vizes élőhelyen is közel azonos fajszám értékeket kaptunk (8-10). Az extrapolációs szakaszban mindegyik görbe telítődést mutat, azonban az interpolációs szakaszban a nyári adatok alapján becsült görbék nem mutatnak telítődést, ez az eredmény főként a 2022-es adatok alapján kifejezett (**7. ábra**). A két élőhely eredményeinek összehasonlítása során megállapítható, hogy az erdei élőhelyen magasabb volt a kisémlős együttesek fajgazdagsága, azonban ez a különbség az időbeli eltérések figyelembevételével nem tekinthető jelentősnek.



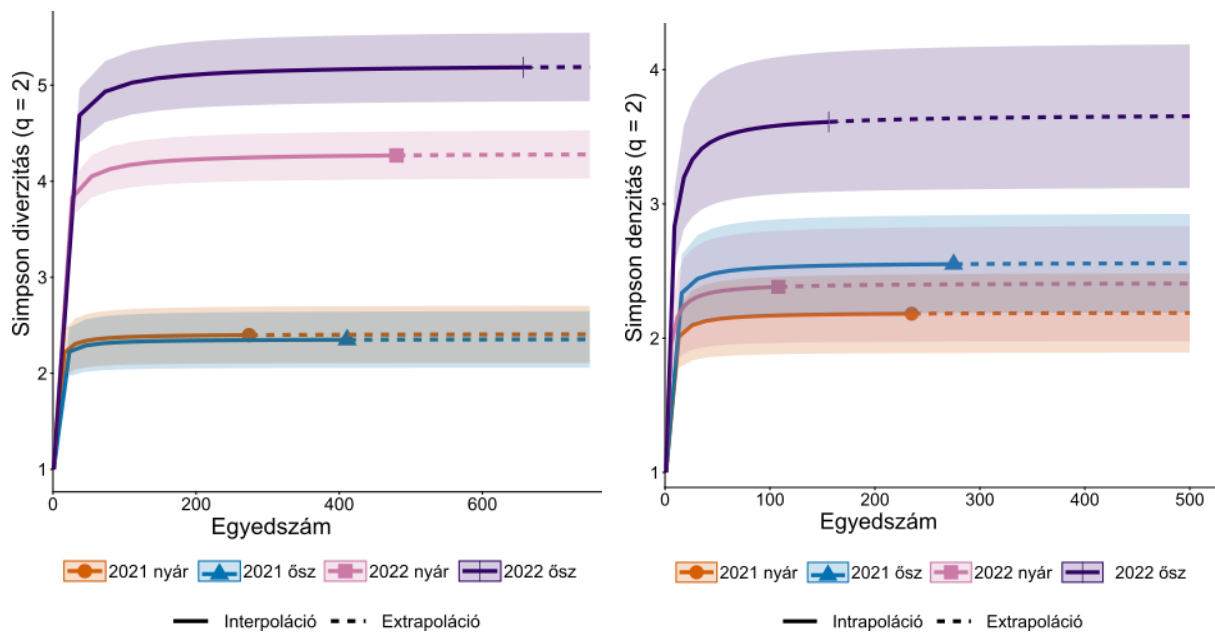
7. ábra: A két élőhely típus kisemlős együtteseinek évekre és évszakokra jellemző mintaszám-fajszám összefüggését ábrázoló ritkasági görbéi

Az élőhelyeken a különböző időszakok adatai alapján kimutatott kisemlős együttesek diverzitásbeli különbségeit a fajgazdagsághoz hasonlóan ritkasági görbékkel elemeztük. A Lankóci erdőben kapott eredményeink alapján Shannon index értékeinek becsléssel előállított görbéi folyamatos időbeli növekedést mutatnak. Legalacsonyabb diverzitási értéket 2021 nyarán találtuk, míg a legmagasabb értéket 2022 őszén kaptuk. Ez utóbbi értékekhez tartozó görbe, illetve konfidencia sáv teljesen elkülönül a korábbi időszakokra becsült görbékétől. A két év és a szezonok alapján becsült Shannon diverzitás görbe mind az inter-, mind az extrapolációs szakaszban telítődést mutat (8. ábra). A Kis-Balatonon is nagyon hasonló eredményt kaptunk, a Shannon diverzitás értéke 2022 őszén volt a legmagasabb (8. ábra).

Az erdei élőhelyek adatai alapján elvégzett Simpson diverzitás becslés is megerősítette a 2022 őszén kimutatott kisemlős együttes többi szezontól elkülönülő, magasabb diverzitását, azonban a Shannon diverzitásra vonatkozó eredményektől eltérően ezen diverzitási index esetén a 2022 nyári adatok alapján becsült görbe is elkülönült a 2021-es évre jellemző görbékétől (9. ábra). A vizes élőhelyekre vonatkoztatott eredményeink esetén a Shannon indexnél tapasztaltakhoz hasonlóan tapasztaltunk, a 2022 őszi értékek voltak a legmagasabbak, míg a többi szezona becsült görbék hasonlóan kisebb értéket mutattak, a konfidencia sávok átfedtek (9. ábra).



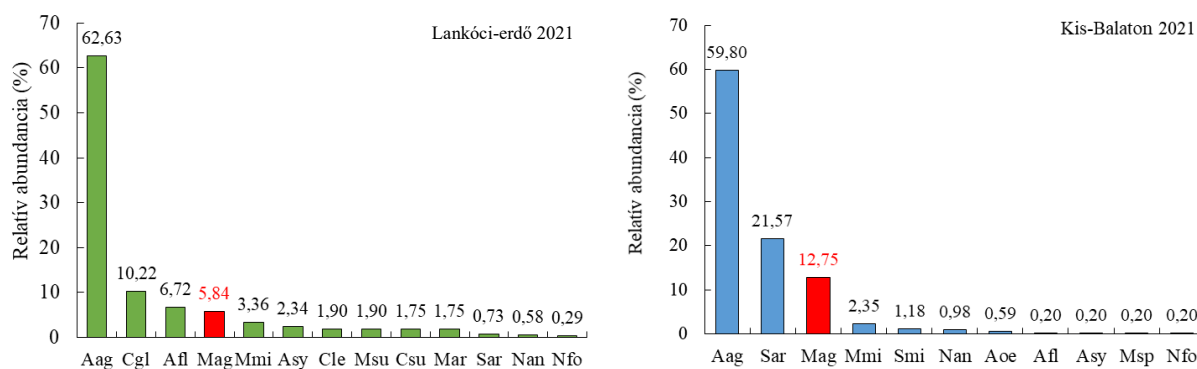
8. ábra: A két élőhely típus kisemlős együtteseinek évekre és évszakokra jellemző becstlt Shannon diverzitás görbéi



9. ábra: A két élőhely típus kisemlős együtteseinek évekre és évszakokra jellemző becstlt Simpson diverzitás görbéi

4.4 A kimutatott fajok gyakorisági értékei

A két vizsgált élőhelyen kimutatott kisemlős együttesek összetételét és dominancia viszonyait mindkét évben faj-gyakorisági hisztogramok alapján értékeltük. A Lankóci-erdőben 2021-ben 13 fajt mutattunk ki, melyek közül a pírók erdeiegér volt a leggyakoribb kisemlős, relatív abundanciája 60% felett volt. A dominancia rangsor következő helyein két tipikus erdei kisemlős, a vöröshátú erdeipocok és a sárganyakú erdeiegér állt. A védett csaltitjáró pocok közel 6%-os, míg a szintén védett törpeegér ~3%-os relatív gyakorisággal jelent meg a területen. E fajokon felül alacsony gyakorisággal mutattuk ki a Crocidura (mezei és keleti cickány) és a Neomys nemzetség két fajt (közönséges és Miller vízicickány), továbbá az erdei cickányt. Megjelent az élőhelyen két nyílt területeket kedvelő pocokfaj, a mezei és a földipocok (9. ábra). A Kis-Balatonon, hasonlóan a Lankóci erdőhöz a leggyakoribb faj a pírók erdeiegér volt 2021-ben, az abundanciája közel 60%-os volt. A sorrend második faja az erdei cickány volt, utána következett az általunk vizsgált csaltitjáró pocok 13%-os abundanciával, mint a harmadik leggyakoribb faj. Jelen volt még a védett törpeegér, a törpecickány, 2 Neomys faj, a fokozottan védett északi pocok, két tipikus erdei faj, mint a sárganyakú és közönséges erdeiegér, valamint a güzüegér, melyek alacsony abundanciával kerültek kimutatásra (10. ábra).



9-10. ábra: A vizsgált területeken kimutatott kisemlős fajok relatív gyakorisági értékei 2021-ben

A két vizsgált területen élő kisemlős fajok gyakoriságának homogenitásvizsgálata (1. táblázat) alapján a domináns, alapvetően generalista pírók erdeiegér abundanciája nem tér el szignifikánsan. Statisztikailag jelentős eltérések a jellemzően erdei fajok abundanciájának esetében kaptunk, mint a sárganyakú erdeiegér ($\chi^2 = 32,884$; $P < 0,001$), közönséges erdeiegér ($\chi^2 = 9,544$; $P < 0,01$), valamint az erdei cickány ($\chi^2 = 145,960$; $P < 0,001$). A vizsgálataink szempontjából kiemelt védett csaltitjáró pocok két területen vizsgált abundanciája a már említett

fajok mellett a 2021-es vizsgálati év szignifikáns inhomogenitást mutatott ($\chi^2 = 17,395$; $P < 0,001$).

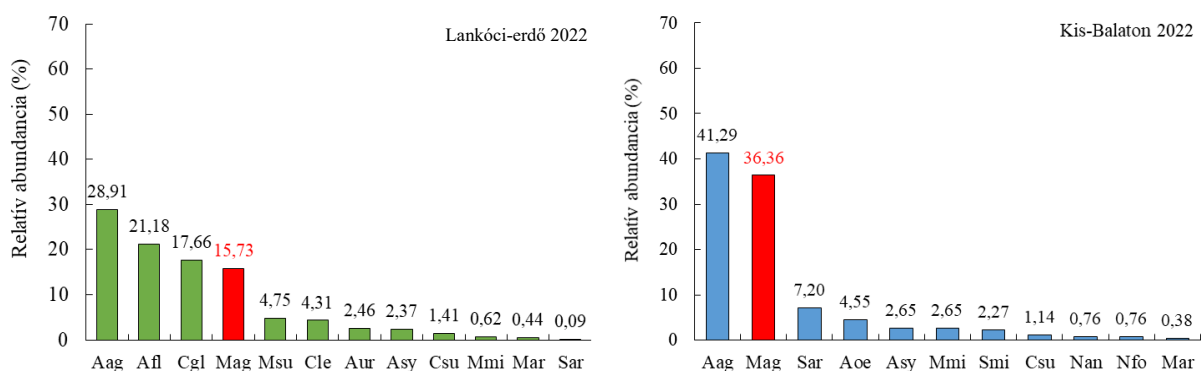
1. táblázat: A kisemlősök homogenitásvizsgálata (χ^2 -teszt) a két vizsgált élőhely összehasonlításában

Kisemlős fajok	Évek	Lankóci erdő vs. Kis-Balaton 2021		Lankóci erdő vs. Kis-Balaton 2022	
		χ^2	P	χ^2	P
<i>A. agrarius</i>		0.984	n.s.	15.212	<0.001
<i>A. flavicollis</i>		32.884	<0.001	-	-
<i>A. sylvaticus.</i>		9.544	<0.01	0.069	n.s.
<i>M. minutus</i>		1.038	n.s.	8.976	<0.01
<i>M. agrestis</i>		17.395	<0.001	57.747	<0.001
<i>M. arvalis</i>		-	-	0.019	n.s.
<i>S. araneus</i>		145.960	<0.001	76.948	<0.001
<i>C. suaveolens</i>		-	-	0.117	n.s.
<i>N. fodiens</i>		0.107	n.s.	-	-
<i>N. anomalus</i>		0.615	n.s.	-	-

A Lankóci erdő területén a 2022-es vizsgálati év során 12 fajt detektáltunk (**11. ábra**). Ezek közül továbbra is a pirók erdeiegér volt a leggyakoribb faj, bár a relatív abundanciája a 2021-es évhez képest felére csökkent. Fontos megjegyezni, hogy a relatív abundancia alapján felállított dominancia sorrend az előző évhez képest megváltozott, a domináns fajt 2022-ben a sárganyakú erdeiegér követte 21,18%-kal. A gyakorisági rangsorban harmadikként jelent meg a vöröshátú erdeipocok, majd a csaltijáró pocok, melynek abundanciája közel 16%-ra emelkedett. Fontos megjegyeznünk, hogy az egyes fajok közötti eltérés a rangsorban a 2022-es vizsgálati évben kevesebb, mint 2021-ben, ahol a pirók erdeiegér dominanciája markánsan kiemelkedett. Továbbra is alacsony gyakorisággal mutattuk ki a két *Crocidura* fajt, azonban a két *Neomys* faj már nem volt jelen a kisemlős közösségben. A mezei és földi pocok továbbra is alacsony abundanciával voltak jelen és emellett megjelent egy, a területen még nem detektált *Apodemus* faj, a kislábú erdeiegér (*Apodemus uralensis*). Az erdős élőhelyhez, valamint a 2021-es vizsgálati évhez hasonlóan, 2022-ben a Kis-Balaton területén a 11 detektált faj közül még mindig a pirók erdeiegér volt a leggyakrabban előforduló kisemlős, de az abundanciája 41%-ra csökkent. A védett csaltijáró pocok a második leggyakoribb faj lett 36%-os abundanciával, megközelítve a pirók erdeiegér arányát. A gűzüegeret és a sárganyakú erdeieget a magas sásos élőhelyen e mintavételi időszakban nem mutattuk ki. A többi kisemlős, ami 2021-ben kis abundanciával volt jelen, 2022-ben is kis gyakorisággal detektáltuk. Továbbá 2 új faj is

megjelent, ami nem volt jelen 2021-ben, a tipikusan nyílt, füves élőhelyekre jellemző mezei pocok és a keleti cickány (12. ábra).

A fajok abundancia viszonyainak vizsgálata alapján a 2022-es évben a pirok erdeiegér esetében szignifikáns eltérést mutatott a két vizsgált élőhely között ($\chi^2 = 15,212$; $P < 0,001$). Ennek hátterében feltehetően a faj Lankóci erdőben tapasztalt relatív abundancia visszaesése áll. A tipikus erdei fajok közül csak az erdei cickány esetében kaptunk statisztikai különbséget ($\chi^2 = 76,948$; $P < 0,001$). Továbbá a homogenitásvizsgálat a törpeegér ($\chi^2 = 8,976$; $P < 0,01$) esetében jelzett az egyenlő megoszláshoz képest szignifikáns eltérést a két élőhelyen vizsgált abundanciája között. A védett csalitjáró pocok esetében a homogenitásteszt ismét szignifikáns eredményt adott ($\chi^2 = 57,747$; $P < 0,001$), ami az előző évhez képest nagyobb mértékű volt.



11-12. ábra: A két élőhelyen kimutatott kisemlős fajok relatív gyakorisági értékei 2022-ben

5. Diszkusszió

Vizsgálatunk során két, szerkezetét tekintve nagyban eltérő élőhelyen vizsgáltuk a védett reliktum csalitjáró pocok kisemlős közösségekben betöltött szerepét, valamint az együttesek összetételére hatást gyakorló paraméterek szerepét. Eredményeink alapján az erdei élőhely esetében az évek nem gyakoroltak jelentős hatást a kisemlős közösségekre. Ezzel ellentétben az évszakoknak már lényeges befolyásoló szerepe volt az együttes formálásában. A kisemlősök populációnagysága mind éveken átívelő, illetve éven belüli fluktuációt is mutat, amire közvetlen hatást gyakorolhat az évszaki változás. Ahogy az már számos nemzetközi szakirodalomban kifejtésre került, a kisemlős közösségek összetétele az erdei élőhelyeken nem véletlenszerű, ugyanis az erdőterület szerkezete és sokfélesége, illetve az egyes fajok táplálék specializációja határozza meg (Gurnell 1985, Ecke et al. 2001, Schmid-Holmes & Drickamer 2001, Niedziałkowska et al. 2010). A másik, szerkezetileg egyszerűbb felépítésű, bár annál nagyobb jelentőséggel bíró Kis-Balaton területén mind az évek, mind az évszakok szignifikáns

hatását mutattuk ki. Ennek oka feltehetően a kevésbé komplex struktúra, amire a kisebb tényezők is nagyobb hatást fejtenek ki, ellentétben az erdei ökoszisztémákkal (Larsen 1995). Vizsgálatunk során a fajok közötti asszociáltság az eredmények alapján nem került bizonyításra. Feltehetően nagyobb befolyásoló tényezője van az egyes fajok mikrohabitat preferenciáinak, mint az egyéb fajok előfordulása. Megállapítható, hogy mindkét közösségben a pirok erdeigér a leggyakoribb faj, mert generalista módon több élőhelytípust is hatékonyan tud hasznosítani és benépesíteni. A csaltitjáró pocok egyik élőhelyen sem volt domináns faj, de mind a síkvidéki erdő, mind a magas sásos kisemlős közösségében stabil helyet foglal el, ami alapján megállapítható, hogy jó alkalmazkodó képességekkel rendelkezik. A csaltitjáró pocok vonatkozásában számos esettanulmány kimutatta, hogy a fiatal, még nyitott erdőtársulásokban, ahol a napfény még nagyobb arányát éri el a talajnak átmenetileg megjelenhet a sűrű aljnövényzet gazdag gyep és cserjeszinttel, ahol több más nem erdei fajjal együtt a csaltitjáró pocok is megjelenhet, jelentősen növelve a társulás átmeneti diverzitását (Niethammer & Krapp 1978, 1982; Zárybnická *et al.* 2017). E megfigyeléssel egyeznek eredményeink, mi szerint a Lankóci eredő fás borításban szegényebb területein nagyobb tömegességben megjelent. Ennek ellenére eredményeink alátámasztják, hogy a faj elsődleges, optimális élőhelye a vizes, azon belül is a magas sásos élőhelyek (Niethammer & Krapp 1978, 1982; Zárybnická *et al.* 2017).

Köszönetnyilvánítás

Köszönet illeti Dr. Horváth Győző és Tóth Dániel témavezetőimet a dolgozatom elkészítéséhez nyújtott segítségükért. Köszönet hallgatótársaimnak, akik a terepi munkákban és az adatok adatbázisba vitelében segítettek. A kisemlősök monitorozása a Duna-Dráva és a Balaton-felvidéki Nemzeti Park Igazgatóság támogatásával valósult meg.

Irodalomjegyzék

- Arriero, E., Wanelik, K.M., Birtles, R.J., Bradley, J.E., Jackson, J.A., Paterson, S. & Begon, M. 2017. From the animal house to the field: Are there consistent individual differences in immunological profile in wild populations of field voles (*Microtus agrestis*)? *PLoS One* 12(8), e0183450.
- Balčiauskas, L., Čepukienė, A., & Balčiauskienė, L. 2017. Small mammal community response to early meadow–forest succession. *Forest Ecosystems* 4(1): 1-10.
- Bates, D., Kliegl, R., Vasishth, S., & Baayen, H. 2015. Parsimonious mixed models. *arXiv preprint arXiv:1506.04967*.
- Bäumler, W. 1979. Die Sommerkrise der Erdmaus (*Microtus agrestis* L.) Teil I. Die Entwicklung einer freilebenden Population. *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz* 52(5): 65-70.
- Bowland, J.M., & Perrin, M.R. 1993. Wetlands as reservoirs of small-mammal populations in the Natal Drakensberg. *South African Journal of Wildlife Research-24-month delayed open access* 23(2): 39-43.
- Brown, J.H., & Heske, E.J. 1990. Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science* 250(4988): 1705-1707.
- Brunet-Lecomte, P. 1991. Repartition géographique des campagnols du genre *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) dans le nord-ouest Iberique. *Arquivos do Museu Bocage*, n.s. 2:11–29.
- Bryja, J., Heroldová, M., & Zejda, J. 2002. Effects of deforestation on structure and diversity of small mammal communities in the Moravskoslezské Beskydy Mts (Czech Republic). *Acta Theriologica* 47(3): 295-306.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K. & Ellison, A.M. 2014: Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological monographs*, 84(1): 45-67.
- Cheprakov, M.I. & Chernousova, N.F. 2020. Variability of the ecological and morphological characteristics of field vole (*Microtus agrestis*) in the Southern and Middle Urals. *Russian Journal of Ecology* 51(6): 565-569.
- Corbet, G. B. 1978. The mammals of the Palaearctic Region. *Cornell University Press*.
- De Jonge, G. 1980. Response To Con-and Heterospecific Male Odours By the Voles *Microtus agrestis*, *M. Arvalis* and *Clethrionomys Glareolus* With Respect To Competition for Space. *Behaviour* 73(3-4): 277-302.

- Ecke, F., Löfgren, O., & Sörlin, D. 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. *Journal of Applied Ecology* 39(5): 781-792.
- Fitzgibbon, C.D. 1997. Small mammals in farm woodlands: the effects of habitat, isolation and surrounding land-use patterns. *Journal of Applied Ecology* 34: 530-539.
- Fox, J., Weisberg, S., Friendly, M., Hong, J., Andersen, R., Firth, D., Taylor, S. & R Core Team 2017. Package “effects”. Effect Displays for Linear, and Other Models. Version 4.0-0. -<https://cran.rproject.org/web/packages/effects/effects.pdf>
- French, N. R., Stoddart, D. M., & Bobek, B. 1975. Patterns of demography in small mammal populations. Small mammals: their productivity and population dynamics. *Cambridge University Press*, London 73-102.
- Gotelli, N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81(9): 2606-2621.
- Hansson, L. 1978. Small mammal abundance in relation to environmental variables in three Swedish forest phases. *Studia forestalia Suecica* (1978) 147:40. (No. 147).
- Hansson, L. 1979. Condition and diet in relation to habitat in bank voles *Clethrionomys glareolus*: population or community approach? *Oikos* 33: 55-63.
- Herczeg, R., & Horvath, G.F. 2015. Species composition and nestedness of small mammal assemblages in two disturbed marshlands. *North-Western Journal of Zoology* 11(2): 183-193.
- Holišová, V. 1966. Food of an overcrowded population of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb., in a lowland forest. *Zool. listy* 15(3): 207-224.
- Holišová, V. 1971. The food of *Clethrionomys glareolus* at different population densities. - *Acta Sci. Nat. Brno* 5: 1-43.
- Horváth, G., Molnár, D., & Csonka, G. 2005. Population dynamics and spatial pattern of small mammals in protected forest and reforested area. *Natura Somogyiensis* (7): 191-207.
- Horváth, G.F., Herczeg, R., Tamási, K. & Sali, N. 2011. Nestedness of small mammal assemblages and role of indicator species in isolated marshland habitats. *Natura Somogyiensis* 19: 281-302.
- Horváth, G.F., Horváth, B., Sali, N. & Herczeg, R. 2012. Community-level response to different human disturbances and land use of small mammals in two marshland habitat patches in Hungary. *Archives of Biological Sciences* 64(2): 613-628.
- Horváth, G.F., Horváth, A., Boldogh, S.A., Szentgyörgyi, P., Estók, P., Dudás, M., Endes, M., Kalivoda, B. és Mátics, R. 2019. Kisemlősök táj- és időfüggő előfordulási mintázata és

- mennyiségük éves változása gyöngybagoly, *Tyto alba* köpetvizsgálat alapján. In: Váci, O., Varga, I. & Bakó, B. (Szerk.) 2019. A Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer Eredményei II. – Gerinces Állatok. Körös-Maros Nemzeti Park Igazgatóság, Szarvas, pp. 43-95.
- Kozakiewicz, M. 1993. Habitat isolation and ecological barriers-the effect on small mammal populations and communities. *Acta Theriologica* 38(1): 1-30.
- Kristofik, J. 2001. Small mammal communities in reed stands. *Biologia* 56(5): 557-563.
- Luque-Larena, J.J., Mougeot, F., Vinuela, J., Jareno, D., Arroyo, L., Lambin, X., & Arroyo, B. 2013. Recent large-scale range expansion and outbreaks of the common vole (*Microtus arvalis*) in NW Spain. *Basic and Applied Ecology*, 14(5): 432-441.
- Luzi, E. & López-García, J.M. 2019. Patterns of variation in *Microtus arvalis* and *Microtus agrestis* populations from Middle to Late Pleistocene in southwestern Europe. *Historical Biology* 31(5): 535-543.
- Mathias, M.D.L., Hart, E.B., Ramalhinho, M.D.G. & Jaarola, M. 2017. *Microtus agrestis* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species* 49(944): 23-39.
- Mazerolle, M J. 2017. Package “AICcmodavg.” Retrieved October 12, 2017, from <https://cran.r-project.org/web/packages/AICcmodavg/AICcmodavg.pdf>
- Mitchell-Jones, A. J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Krystufek, B., Reijnders, P.J.H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J.B.M., Vohralík, V. & Zima, J.E. 1999. The atlas of European mammals (Vol. 3). London: Academic Press.
- Musser, G.G., Carleton, M.D., Wilson, D.E., & Reeder, D.M. 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. The Johns. Edited by Wilson, DE And Reeder DM. Baltimore, 894, 1531.
- Myllymäki, A. 1977. Intraspecific competition and home range dynamics in the field vole *Microtus agrestis*. *Oikos* 29(3): 553-569.
- Myllymäki, A. 1977. Outbreaks and Damage by the Field Vole, *Microtus agrestis* (L.), since World War II in Europe 1. *EPPO Bulletin* 7(2): 177-207.
- Ognev, S.I. 1944. Contribution to the taxonomy of Palearctic Microtine. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 43: 177-190.
- Pelikán, J., & Holířová, V. 1984. Faunal and ecological characteristics of a marginal population of *Microtus agrestis*. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B für Botanik und Zoologie*, 1984/1985, 88./89. Bd. (1984/1985), pp. 257-265.
- Petrov, B.M., Kambasković, D., Gradojević, Z., & Vasić, V. 1992. Mammals of Yugoslavia: insectivores and rodents. *Natural history museum*. 37. Beograd 186 pp.

- Pucek, Z., Niethammer, J., & Krapp, F. 1982. *Sicista betulina* (Pallas, 1778)-Waldbirkenmaus. *Handb. Säugetiere Eur. Bd, 2*: 516-538.
- Raoul, F., Defaut, R., Michelat, D., Montadert, M., Pépin, D., Quéré, J. P., Tissot, B., Delattre, P. & Giraudoux, P. 2001. Landscape effects on the population dynamics of small mammal communities: a preliminary analysis of prey-resource variations. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 56(4): 339-352.
- Schmidt, N.M., Hübertz, H., & Olsen, H.E.N.R.I.K. 2002. Diet of Kestrels *Falco tinnunculus* on grazed coastal meadows. *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 96: 171-175.
- Scott, D.M., Joyce, C.B., & Burnside, N.G. 2008. The influence of habitat and landscape on small mammals in Estonian coastal wetlands. *Estonian Journal of Ecology* 57 (4): 279–295.
- Stoddart, D.M. 1982. Demonstration of olfactory discrimination by the short-tailed vole, *Microtus agrestis* L. *Animal Behaviour* 30:293–294.
- Tołkacz, K., Bednarska, M., Alsarraf, M., Dwużnik, D., Grzybek, M., Welc-Falęciak, R., Behnke, Jerzy M. & Bajer, A. 2017. Prevalence, genetic identity and vertical transmission of *Babesia microti* in three naturally infected species of vole, *Microtus* spp. (Cricetidae). *Parasites & Vectors* 10(1): 1-12.
- Torre, I., Gracia-Quintas, L., Arrizabalaga, A., Baucells, J. & Díaz, M. 2015. Are recent changes in the terrestrial small mammal communities related to land use change? A test using pellet analyses. – *Ecological Research* 30(5): 813–819.
- Van Apeldoorn, R.C., Oostenbrink, W.T., Van Winden, A., & Van Der Zee, F.F. 1992. Effects of habitat fragmentation on the bank vole, *Clethrionomys glareolus*, in an agricultural landscape. *Oikos* 65: 265-274.
- Witt, W.C., & Huntly, N. 2001. Effects of isolation on red-backed voles (*Clethrionomys gapperi*) and deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in a sage steppe matrix. *Canadian Journal of Zoology* 79(9): 1597-1603..
- Zárybnická, M., Riegert, J., Bejček, V., Sedláček, F., Šťastný, K., Šindelář, J., Heroldová, M., Vilímová, J. & Zima, J. 2017. Long-term changes of small mammal communities in heterogenous landscapes of Central Europe. *European Journal of Wildlife Research* 63(6): 1-12.