



PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM

Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola

Jelenlét-hiány alapú modellezések és becslések kisemlősök populációs és közösségi szintű vizsgálatában

PhD értekezés tézisei

Herczeg Róbert

Témavezető

Dr. Horváth Győző
egyetemi adjunktus

PÉCS, 2015

I. Témafelvezetés és célkitűzések

Az egész világon, így Magyarországon is a természetes és a természetközeli élőhelyek megszűnése, valamint azok feldarabolódása egyre nagyobb kihívást jelent a konzervációbiológia, valamint a gyakorlati természetvédelem számára is (Wilcove et al. 1986, Báldi 1996, Buchmann et al. 2013). A fragmenációs folyamatok hatásainak különösen nagy jelentősége van a vizes élőhelyek vonatkozásában, amelyek csökkenése, leromlása fokozott ütemű (égetés, kaszálás, nem megfelelő vízszabályozás), valamint a klimatikus viszonyok kismértékű változására is érzékenyen reagálnak. Ennek ellenére a vizes élőhelyeken magas diverzitású közösségek találhatók (Gibbs 2000, Mitsch & Gosselink 2000, Balcombe et al. 2005), melyek a víztűrő kisemlősök számára is kiemelkedően fontos élőhelyek (Krištofik 2001, Michelat & Giraudoux 2006, Scott et al. 2008). Az elmúlt évtizedekben a vizes élőhelyek mellett az erdők veszélyeztetettsége nemcsak Európában, hanem az egész Földön rohamosan növekedett és e magas diverzitású biotópok védelme és megőrzése a természetvédelem egyik legégetőbb problémájává vált (pl. Terborgh 1992, Myers 1996). A kisemlősök az erdei ökoszisztémák esetében is fontos szerepet töltenek be, mivel egyrészt fontos zsákmányállatok, más részt, mint másodlagos fogyasztók magpredátorként és/vagy magterjesztőként is jelentős szerepük van az erdőkben lejátszódó ökológiai folyamatokban (Hsia & Farnel 2009, Bricker et al. 2010, Wróbel & Zwolak 2013).

A kisemlősök vizsgálatában fontos tényező, hogy az elevenfogó csapdázáson alapuló monitorozás során a kimutatás hiánya nem egyenértékű a teljes hiánnyal (pl. Takekawa et al. 2003). Jelenlét-hiány adatok felhasználásával könnyen megközelíthető és alkalmazható módszert fejlesztettek ki (területfoglalási modellek) arra, hogy hogyan kezeljük az élőhelyfoglalás értékelését és a migrációs eseményeket, amikor a kimutatás valószínűsége kisebb egynél (MacKenzie et al. 2002, 2003). Annak ellenére, hogy a területfoglalás nem egy populációs paraméter, az adott populáció státuszáról szolgáltat információt. A populációsintű monitorozás szempontjából a területfoglalási valószínűség az adott populáció jelenlegi állapotát kifejező mértékrendszerként értelmezhető.

A területfoglalás számos más ökológiai vizsgálatban is az érdeklődés középpontjában áll, így a közösségi ökológia területén is, valamint gyakran alkalmazzák állapotváltozóként vagy

előfordulási függvényként (pl. Levins 1969, 1970; Lande 1987, 1988; Hanski 1992, 1994, 1997; Moilanen 1999, Almeida-Neto et al. 2007). A közösségi ökológia egyik legfontosabb célja, hogy leírja és értékelje a közösségi struktúrát (Gee & Giller 1987, Southwood 1996, Weiher & Keddy 1999), a fajok együtt-előfordulási mintázatát (Gotelli 2000, Gotelli & MacCabe 2002, Lehsten & Harmand 2006), valamint tesztelhető null hipotéziseket fogalmazzon meg (Gilpin & Diamond 1982, Gotelli & Graves 1996, Gotelli 2000, Moore & Swihart 2007). Az előfordulási mintázatok közül mind elméleti, mind gyakorlati szempontból az egymásba ágyazottság (nestedness) kapta a legnagyobb figyelmet (Báldi 2003, Higgins et al. 2006, Bloch et al. 2007, Ulrich et al. 2009). Eddig csupán néhány tanulmány foglalkozott az egymásba ágyazottság időbeli vizsgálatával (Gonzalez & Oliva 2006, Bloch et al. 2007, Azeria & Kolasa 2008, Florencio et al. 2011, Herczeg & Horváth 2015). Az egymásba ágyazottság időbeli elemzésének különösen fontos szerepe lehet természetvédelemi, illetve konzervációbiológiai szempontból, mivel ebben az esetben egy adott területet különböző időpontokban ért zavarások hatásának következményeit tudjuk vizsgálni, és ennek megfelelően területkezelési javaslatokat kidolgozni.

A disszertációban elsődleges célom volt, hogy a kisemlősök populációs és közösségi szintű vizsgálatában olyan módszereket alkalmazzak és értékeljek, amelyeknél nem szükséges az egyedi jelölés használata és ezt felhasználva végezzek jelenlét-hiány alapú modellezéseket, illetve becsléseket. Így az alábbi főbb célkitűzéseket fogalmaztuk meg:

- A Kis-Balaton területről kimutatott három különböző taxont képviselő faj (*Sorex araneus*, *Apodemus agrarius*, *Microtus oeconomus mehelyi*) vizsgálatában arra kerestük a választ, hogy az eltérő zavarások miként befolyásolják a területfoglalási dinamikát.
- A Kőszegi-forrás Erdőrezervátum területén vizsgált három faj (*Apodemus flavicollis*, *Apodemus sylvaticus*, *Myodes glareolus*) esetében arra voltunk kíváncsiak, hogy a fajok között van-e különbség a területfoglalási és a detektálási valószínűségben,
- valamint arra, hogy a Royle-féle detektálás/nem-detektálás alapuló abundancia becslő módszer alkalmas-e a kisemlősök populáció-dinamikájának vizsgálatára.

- A közösségi szintű vizsgálat esetében arra kerestük a választ, hogy a közösségi ökológiai paraméterek értéke, illetve az egymásba ágyazottság időbeli mintázata hogyan változik a különböző eredetű zavarások hatására.

II. Anyag és módszer

A kisemlősök csapdázásos vizsgálatát két területen végeztük, a Kis-Balatonon, illetve a Mecsek hegységben található Kőszegi-forrás Erdőrezervátumban. A Kis-Balaton két lápterületén egyaránt 36-36 mintavételi egységgel csapdázunk, egy mintavételi egység több csapdából állt (3-4 db). A Kis-Balatonon a mintavételezések évente 3-5 alkalommal (havonta) 5 napos periódusokban történtek 2007-től 2012-ig. A Kőszegi-forrás Erdőrezervátum területén 6×6-os csapdahálóval, így hálónként összesen 36 csapdával dolgoztunk. Mindkét területen a csapdák 5 m-es távolságokban voltak lerakva, így a csapdasűrűség megegyezett, azaz egységnyi területen ugyanannyi műanyag élvefogó dobozcsapda (75×95×180 mm) működött. Az Erdőrezervátum területén 2010-ben és 2011-ben 10, míg 2012-ben 13 kvadráttal áprilistól szeptemberig tartó időszakban, havonként végeztük a felméréseket.

A területfoglalás modellezése során az a célunk, hogy megbecsüljük azt a valószínűséget, amivel a célfaj legalább egy egyeddel jelen van az adott területen (MacKenzie et al. 2002). Ehhez az adott mintavételi pont fogástörténetére van szükségünk. Ha megfogtuk a fajt, akkor a fogástörténeti mátrixba 1-es, egyébként 0 kerül. A disszertációban a „multiple-season” modellípust használtuk, ami a Pollock-féle „Robust design”-ra épít (Pollock 1982). A „multiple-season” modellnél, a „Robust design”-nak megfelelően két további paramétert vezettek be, a $\varepsilon[t]$ és a $\gamma[t]$ (MacKenzie et al. 2003). Ez a két paraméter a lokális kihalás ($\varepsilon[t]$) és kolonizáció ($\gamma[t]$) a t és $t+1$ időpontok, azaz az elsődleges periódusok között. Ha egy mintavételi pont detektálási története 101 000 (2 elsődleges és 3 másodlagos periódus), akkor:

$$\psi \times p_{1,1}(1 - p_{1,2})p_{1,3} \times \{(1 - \varepsilon_1)(1 - p_{2,1})(1 - p_{2,2})(1 - p_{2,3}) + \varepsilon_1\},$$

ahol az első periódus után nem biztos, hogy lokálisan kihalt a faj, csak nem detektáltuk ($1-\epsilon_1$), míg az ϵ_1 a faj lokális kihalását jelöli az első és a második periódus között. A „multiple-season” modell csak az első, kezdeti elsődleges periódusra becsli meg a területfoglalás valószínűségét. Származtatott adatként a kolonizációs, kihalási, valamint a detektálási valószínűségek felhasználásával a többi elsődleges periódusra is megadja a területfoglalás valószínűségének értékeit.

A három kis-balatoni faj területfoglalási dinamikájának vizsgálatában a területfoglalás modellezéséhez háttérváltozókat is felhasználtunk, amelyekkel az élőhelyeket ért különböző eredetű zavarások (természetes és antropogén) hatását vizsgáltuk (1. táblázat). A változók fő hatása mellett azok interakcióját is figyelembe vettük.

1. táblázat: A felhasznált háttérváltozók és azok kódolása a modellekben.

Változó	Definíció
Év (ev)	az adott év
Évszak (evszak)	az adott évszak
Kaszálás (kaszas)	0 = nem volt kaszálás 1 = volt kaszálás
Vízborítás (viz)	0 = nem volt vízborítás 1 = volt vízborítás

Populációméret becslés során a Royle (2004) által kifejlesztett N-mixture modellt használtuk fel. Az N-mixture modellnél a mintavételi elrendezés hasonló a területfoglalási modellekéhez. A különbség, hogy e modell esetében a mátrixba a célfaj detektált egyedszámait rögzítjük a felmérések alkalmával: legyen n_{it} az egyedszám i mintavételi ponton t időpontban. A fogásmátrixban a sorok a mintavételi helyek, míg az oszlopok a mintavételi alkalmak:

$$fogásmátrix_{n_{it}} = \begin{matrix} & 0 & 2 & 5 \\ 0 & 0 & 0 & 2 \\ 1 & 4 & 3 & \end{matrix}$$

így például a jobb felső sarokban lévő 5-ös érték azt jelenti, hogy az adott mintavételi helyen a harmadik mintavételi alkalommal 5 egyedet fogtunk meg. Ez a módszer feltételezi, hogy az

egyedek térbeli eloszlása Poisson eloszlást követ (Royle 2004) és a binomiális eloszlásokra épít a modellezés során. Így a két eloszlás együttes felhasználásával a Royle által kifejlesztett modell képlete az alábbi lesz (Royle (2004) nyomán a teta a lambdának felel meg):

$$L(p, \Theta | \{n_{i,t}\}) = \prod_{i=1}^R \left\{ \sum_{N_i=\max_i n_{i,t}}^{\infty} \left(\prod_{t=1}^T \text{Bin}(n_{i,t}; N_i, p) \right) f(N_i; \Theta) \right\},$$

amivel a populáció méretét, illetve a detektálási valószínűséget is meg tudjuk becsülni.

A területfoglalás modellezéséhez a MARK programot (White & Burnham 1999) használtuk, amelyet az R programon (R Core Team 2013) keresztül az RMark csomag (Laake 2013) segítségével hívtunk meg. A modellszelekció során Akaike-féle információ-teoretikus módszert (Akaike 1973) alkalmaztuk. Az abundancia becsléséhez a Presence szoftvert használtuk (Hines 2006), amelyből a Royle-féle Repeated Count (Royle 2004) módszerrel dolgoztunk. A kisemlős együttesek közösségi szintű egymásba ágyazottság vizsgálatára a Nestedness Temperature Calculator (NTC) (Atmar & Patterson 1993, 1995), illetve a BINMATNEST programokat (Rodriguez-Girones & Santamaria 2006) használtuk.

III. Eredmények és megvitatásuk

A területfoglalás modellezésénél a Kis-Balatonon eltérően alakult a vizsgált fajok területfoglalási valószínűsége. A három eltérő taxonba tartozó faj területfoglalási dinamikája mindkét vizsgált berek (Balatoni-, Keleti-berek) esetében különbözött. Ehhez a különbséghez a területeket ért zavarások nagymértékben hozzájárultak. A kaszálós beavatkozások a kisemlősöknél nem feltétlenül okoznak direkt mortalitást, inkább a vegetáció eltávolításán keresztül fejtik ki a hatásukat (Lin & Batzli 2001). A kaszálás negatív hatása a pirók erdeiegér (*A. agrarius*) esetében volt a legkisebb, amit a faj euriök, illetve az élőhely generalista tulajdonsága magyaráz (Niethammer 1976). Az északi pocok (*M. oeconomus mehelyi*) és az erdei cickány (*S. araneus*) esetében ennek az antropogén beavatkozásnak már nagyobb hatása volt, mindkét faj területfoglalása nagymértékben lecsökkent, a fokozottan védett pocokfaj lokálisan kihalt a területről.

A Kőszegi-forrás Erdőrezervátum területéről kimutatott és vizsgált rágcsálófajok területfoglalási dinamikája nem különbözött. A legmagasabb területfoglalási értékekkel a sárganyakú erdeiegér (*A. flavicollis*) volt jellemezhető (~ 90%), a másik két koegzisztáló faj területfoglalási értékei közel hasonlóak, de valamivel alacsonyabbak voltak (~ 75-80%). Ez a magas területfoglalási valószínűség azt mutatja, hogy az erdőrezervátum mindhárom faj számára potenciális élőhelyet nyújt. A becsült detektálási valószínűségek sem különböztek. Az *A. flavicollis* átlagos detektálási valószínűsége 35% körüli volt, míg ez az érték az erdei pocok (*M. glareolus*) esetében 7%-al volt alacsonyabb. A legalacsonyabb detektálási valószínűséggel a közönséges erdeiegér (*A. sylvaticus*) volt jellemezhető (20%). A becsült egyedszámok különböztek a három fajnál. Az eredményeink alapján az *A. flavicollis* volt a domináns a területen, míg a másik két kisemlős szubdomináns fajként jelent meg. Ezek az eredmények megerősítik a szakirodalomban fellelhetőket, miszerint hegyvidéki erdőkben a három faj együttes előfordulásakor az *A. flavicollis* eudomináns, míg a másik két faj szubdomináns (pl. Pucek 1983, Flowerdew 1985, Kalmár és Horváth 2002, Trubenová & Miklós 2007, Suchomel et al. 2009).

A teljes vizsgálati időszak havi mintavételi adatait felhasználva mind az NTC, mind a BINMATNEST a lápterületek kisemlős együtteseinek egymásba ágyazottságát mutatta. A kaszálásokat követően a kisemlősök lokálisan kihaltak, majd bizonyos idő elteltével rekolonizáltak a menekülő területekről. Ennek következtében a lokális kihalási-kolonizációs események egy szabályos sorrendet és így egymásba ágyazott mintázatot hoztak létre (Atmar & Patterson 1993). A vizsgálati évek alatt mindkét vizsgált kis-balatoni lápterületet különböző eredetű zavarások (kaszálás, tartós vízborítás) érték. Ezek a diszturbanciák az együttesek strukturálódásán keresztül nagymértékben befolyásolták az ott együtt előforduló kisemlős együttesek fajkompozícióját.

Eredményeink alapján az alkalmazott módszereknek (területfoglalási modellek, Royle-féle abundancia becslő) nagy jelentősége van a populációs és közösségi szintű vizsgálatokban és megfelelőek arra, hogy különböző ökológiai kérdések vizsgálatában és hipotézisek tesztelésében széleskörűen alkalmazzák őket. Számos előnnyel rendelkeznek: jelenlét-hiány adaton alapulnak (nem szükséges az egyedek jelölése, ami nemcsak természetvédelmi szempontból fontos), kevesebb feltételt követelnek (szemben a CMR módszerrel), nem

igényelnek nagy ráfordítást, valamint több különböző (direkt, indirekt) mintavételi módszer együttes elemzését is lehetővé teszik.

IV. Természetvédelmi kitekintés

Mortelliti et al. (2010) áttekintő munkájában kiemeli, hogy az élőhelyek elvesztésének és fragmentációjának vizsgálata az európai emlősök vonatkozásában elenyésző, így nincs elegendő és megfelelő információ a döntéshozatali folyamatokhoz. Megállapítja, hogy a vizsgált tanulmányok 67%-a a rágcsálókval kapcsolatos ($n = 73$), míg a cickányok vonatkozásában csupán 4 cikk vizsgálta az élőhelyek elvesztésének, fragmentációjának a hatását. Báldi et al. (1995) munkájukban megjegyzik, hogy hazánkban számos kisemlős tekintetében inkább csak a térbeli előfordulásról van adat, azonban egy faj és/vagy fajok (vagy közösség) megőrzésében a pusztán térbeli információk nem elegendők. A fajok hosszú távú megőrzésben a populációk (és közösségek) időbeli változásának nyomon követése szintén fontos. Ez különösen azokra a fajokra igaz (pl. vízicickányok), amelyek olyan élőhelyeken fordulnak elő, ahol a fragmentáció, degradáció, illetve az élőhelyi minőség leromlása kifejezettebb és/vagy gyorsabban megy végbe (vizes élőhelyek, gyepek eltűnése stb.). A jelenlét-hiány (jelölés nélküli) adatokon alapuló módszereknek nagy jelentősége lehet ezeknek a fajoknak a vizsgálatában, mivel így többféle mintavételezési protokollt is lehet alkalmazni (pl. élvefogó csapdázás, szőrscapda, bagolyköpet elemzés stb.).

A Kis-Balaton, mint Magyarország egyik legnagyobb vizes élőhelye számos taxon vonatkozásában kiemelt kutatási és monitorozási területnek számít (Petróczi és Magyarai 2007). A kisemlősök vonatkozásában az elmúlt évek terepi tapasztalatai és eredményei alapján a kaszálás és a szárazabb, illetve csapadékosabb periódusú időjárás vált a két legnagyobb ökológiai kényszerré. A nemzeti parkon belül a kaszálást, mint élőhelykezelési módszert térben és időben megfelelően megtervezetten lehet kivitelezni, figyelmet fordítva az adott területen megtalálható fajok ökológiai igényeire. A parkon kívül, ahol a fokozottan védett *M. oeconomus mehelyi* is előfordul (pl. Balatoni-berek), már nehezebb a kaszálós kezeléseket kontrollálni, mivel a terület magántulajdonban van. Ennek ellenére, ha nem a teljes területet kaszálják le, meghagynak kisebb-nagyobb méretű foltokat (kb. 0,5-1,5 hektár),

akkor ezek menedékként, búvóhelyként szolgálhatnak a kisemlősöknek, csökkentve a lokális kihalási valószínűséget.

Magyarországon az erdei ökoszisztémákban a kisemlősök vonatkozásában elsősorban populációdinamikai vizsgálatokat végeztek, ahol többek között arra keresték a választ, hogy az eltérő erdőtípusokban populációs és közösségi szinten milyen különbségek vannak. Azonban olyan kutatások, ahol a kisemlősök, mint granivorok állnak a vizsgálatok középpontjában eddig nem voltak. Az ilyen jellegű vizsgálatok természetvédelmi szempontból is fontosak, mivel az erdődinamikai folyamatokban a granivorok kettős szerepet töltenek be: mint fogyasztók nagymértékben csökkentik az adott évben képződött mag mennyiségét, ezzel szemben szintén nagy mennyiségben raktároznak el magokat, amelyeket a későbbiekben nem fogyasztanak el, így befolyásolva az erdei ökoszisztémákban végbemenő ökológiai folyamatokat (Zwolak & Crone 2012).

Felhasznált irodalom

- Akaike, H. (1973): Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov, B.N. and F. Csaki (eds.) *Second International Symposium on Information Theory*. Akadémiai Kiadó, Budapest, Hungary, pp. 267-281.
- Almeida, M., P.R. Guimaraes and T.M. Lewinsohn (2007): On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos* 116 (4): 716-722.
- Atmar, W. and B.D. Patterson (1993): The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96 (3): 373-382.
- Atmar, W. and B.D. Patterson (1995): The nestedness temperature calculator: a Visual basic program, including presence-absence matrices. AICS research Inc, University Park, NM, USA and The Field Museum, Chicago, IL, USA.
- Azeria, E.T. and J. Kolasa (2008): Nestedness, niche metrics and temporal dynamics of a metacommunity in a dynamic natural model system. *Oikos* 117 (7): 1006-1019.
- Balcombe, C.K., J.T. Anderson, R.H. Fortney and W.S. Kordek (2005): Wildlife use of mitigation and reference wetlands in West Virginia. *Ecological Engineering* 25 (1): 85-99.



- Báldi, A. (1996): Élőhelyek fragmentálódásának hatása állatközösségekre. *Természetvédelmi Közlemények* 3-4: 103-112.
- Báldi, A. (2003): Extinction disorders the species composition of metacommunities. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 49 (3): 159-165.
- Báldi, A., G. Csorba és Z. Korsós (1995): *Magyarország szárazföldi gerinceseinek természetvédelmi szempontú értékelési rendszere*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Bloch, C.P., C.L. Higgins and M.R. Willig (2007): Effects of large-scale disturbance on metacommunity structure of terrestrial gastropods: temporal trends in nestedness. *Oikos* 116 (3): 395-406.
- Bricker, M., D. Pearson and J. Maron (2010): Small-mammal seed predation limits the recruitment and abundance of two perennial grassland forbs. *Ecology* 91 (1): 85-92.
- Buchmann, C.M., Schurr, F.M., Nathan, R., and F. Jeltsch (2013): Habitat loss and fragmentation affecting mammal and bird communities—The role of interspecific competition and individual space use. *Ecological Informatics* 14: 90-98.
- Florencio, M., C. Diaz-Paniagua, L. Serrano and D.T. Bilton (2011): Spatio-temporal nested patterns in macroinvertebrate assemblages across a pond network with a wide hydroperiod range. *Oecologia* 166 (2): 469-483.
- Flowerdew, J.R., J. Gurnell and J.H.W. Gipps (1985): The ecology of woodland rodents: bank voles and wood mice. *Symposia of the Zoological Society of London* 55: 1-418.
- Gee, J.H.R. and P.S. Giller (1987): *Organization of Communities: Past and Present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Gibbs, J.P. (2000): Wetland loss and biodiversity conservation. *Conservation Biology* 14 (1): 314-317.
- Gilpin, M.E. and J.M. Diamond (1982): Factors Contributing to Non-Randomness in Species Co-Occurrences on Islands. *Oecologia* 52 (1): 75-84.
- Gonzalez, M.T. and M.E. Oliva (2006): Similarity and structure of the ectoparasite communities of rockfish species from the southern Chilean coast in a temporal scale. *Parasitology* 133: 335-343.
- Gotelli, N.J. (2000): Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81 (9): 2606-2621.



- Gotelli, N.J. and D.J. McCabe (2002): Species co-occurrence: A meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83 (8): 2091-2096.
- Gotelli, N.J. and G.R. Graves (1996): *Null models in ecology*. Smithsonian Inst. Press, Washington, USA.
- Hanski, I. (1992): Inferences from Ecological Incidence Functions. *American Naturalist* 139 (3): 657-662.
- Hanski, I. (1994): A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63 (1): 151-162.
- Hanski, I. (1997): Metapopulation dynamics: from concepts and observations to predictive models. In: Hanski, I.A. and M.E. Gilpin (eds.) *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, New York, p 512.
- Herczeg, R. and Gy.F. Horváth (2015): Species composition and nestedness of small mammal assemblages in two disturbed marshlands. *North-Western Journal of Zoology* 11: art.141708
- Higgins, C.L., M.R. Willig and R.E. Strauss (2006): The role of stochastic processes in producing nested patterns of species distributions. *Oikos* 114 (1): 159-167.
- Hines, J.E. (2006): PRESENCE- Software to estimate patch occupancy and related
- Hsia, J.F. and K.E. Francl (2009): Postdispersal Sugar Maple (*Acer saccharum*) Seed Predation by Small Mammals in a Northern Hardwood Forest. *American Midland Naturalist* 162 (2): 213-223.
- Kalmár, S. és G. Horváth (2002): Két eltérő erdei habitat kisemős közösségének összehasonlító szünbiológiai vizsgálata. In: Lengyel, S., I. Szentirmai, A. Báldi, M. Horváth és Á.Z. Lendvai (szerk.) I. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia Program és Absztrakt kötete, Budapest, 2002. Magyar Biológiai Társaság, p. 130.
- Krištofik, J. (2001): Small mammal communities in reed stands. *Biologia* 56 (5): 557-563.
- Laake, J.L. (2013): RMark: An R Interface for Analysis of Capture-Recapture Data with MARK. AFSC Processed Rep 2013-01, 25p. Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv., 7600 Sand Point Way NE, Seattle WA 98115.
- Lande, R. (1987): Extinction Thresholds in Demographic-Models of Territorial Populations. *American Naturalist* 130 (4): 624-635.



- Lande, R. (1988): Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241: 1455-1460.
- Lehsten, V. and P. Harmand (2006): Null models for species co-occurrence patterns: assessing bias and minimum iteration number for the sequential swap. *Ecography* 29 (5): 786-792.
- Levins, R. (1969): Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- Levins, R. (1970) Extinction. *Paper presented at the Lectures on mathematics in the life sciences*, Providence, R. I.,
- Lin, Y.T.K. and G.O. Batzli (2001): The influence of habitat quality on dispersal demography, and population dynamics of voles. *Ecological Monographs* 71 (2): 245-275.
- MacKenzie, D.I., J.D. Nichols, G.B. Lachman, S. Droege, J.A. Royle and C.A. Langtimm (2002): Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83 (8): 2248-2255.
- MacKenzie, D.I., J.D. Nichols, J.E. Hines, M.G. Knutson and A.B. Franklin (2003): Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84 (8): 2200-2207.
- Michelat, D. and P. Giraudoux (2006): Synchrony between small mammal population dynamics in marshes and adjacent grassland in a landscape of the Jura plateau, France: a ten year investigation. *Acta Theriologica* 51 (2): 155-162.
- Mitsch, W.J. and J.G. Gosselink (2000): The value of wetlands: importance of scale and landscape setting. *Ecological Economics* 35 (1): 25-33.
- Moilanen, A. (1999): Patch occupancy models of metapopulation dynamics: Efficient parameter estimation using implicit statistical inference. *Ecology* 80 (3): 1031-1043.
- Moore, J.E. and R.K. Swihart (2007): Toward ecologically explicit null models of nestedness. *Oecologia* 152 (4): 763-777.
- Mortelliti, A., G. Amori and L. Boitani (2010): The role of habitat quality in fragmented landscapes: a conceptual overview and prospectus for future research. *Oecologia* 163 (2): 535-547.

- Myers, N. (1996): The world's forests: problems and potentials. *Environmental Conservation* 23: 156-168.
- Niethammer, J. (1976): Die verbreitung der Brandmaus (*Apodemus agrarius*) in der Bundesrepublik Deutschland. *Acta Science of Nature Brno* 10: 43-55.
- Petrőczy, I. és M. Magyari (2007) A Kis-Balaton természetvédelmi monitorozása. http://www.termeszetvedelem.hu/_user/downloads/biomon/kisbal_monit_ea.pdf.
- Pollock, K.H. (1982): A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *The Journal of Wildlife Management* 46 (3): 752-757.
- Pucek, M. (1983): Habitat preference. In: Ecology of the bank vole. K. Petruszewicz, (ed). *Acta Theriologica* 28 (1): 31-40.
- R Core Team (2013): R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria R Foundation for Statistical Computing*.
- Royle, J.A. (2004): N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics* 60 (1): 108-115.
- Scott, D.M., C.B. Joyce and B.N. G. (2008): The influence of habitat and landscape on small mammals in Estonian coastal wetlands. *Estonian Journal of Ecology* 57 (4): 279-295.
- Southwood, T.R.E. (1996): The Croonian lecture, 1995 - Natural communities: Structure and dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 351 (1344): 1113-1129.
- Suchomel, J., J. Krojerová-Prokešová, M. Heroldová, L. Purchart, M. Barančková and M. Homolka (2009): Habitat preferences of small terrestrial mammals in the mountain forest clearings. *Beskydy* 2 (2): 195-200.
- Takekawa, J.Y., M.A. Bias, I. Woo, S.A. Demers and E.E. Boydston (2003) A Small Mammal Survey at Big Lagoon, Muir Beach, Marin County, CA. U.S. Geological Survey, Western Ecological Research Center, Vallejo, California
- Terborgh, J. (1992): Maintenance of diversity in tropical forest. *Biotropica* 24: 283-292.
- Trubenová, K. and P. Miklós (2007): Population ecology of *Apodemus flavicollis* in a montane beech-spruce forest in the western Tatra mountains. *Acta Zoologica Universitatis Comenianae* 47 (1): 83-90.



- Ulrich, W., M. Almeida and N.J. Gotelli (2009): A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118 (1): 3-17.
- Weiher, E. and P.A. Keddy (1999): Relative abundance and evenness patterns along diversity and biomass gradients. *Oikos* 87 (2): 355-361.
- White, G.C. and K.P. Burnham (1999): Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120-139.
- Wilcove, D.S., C.H. McLellan and A.P. Dobson (1986): Habitat fragmentation in the temperate zone. In: Soulé, M.E. (ed) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 237-256.
- Wróbel, A. and R. Zwolak (2013): The choice of seed tracking method influenced fate of beech seeds dispersed by rodents. *Plant Ecology* 214 (3): 471-475.
- Zwolak, R. and E.E. Crone (2012): Quantifying the outcome of plant-granivore interactions. *Oikos* 121 (1): 20-27.



Publikációs jegyzék

A disszertáció alapjául szolgáló tudományos közlemények

Herczeg, R. and Gy.F. Horváth (2015): Species composition and nestedness of small mammal assemblages in two disturbed marshlands. *North-Western Journal of Zoology* 11 *in press* IF: 0.700

Horváth, Gy.F. and R. Herczeg (2013): Site occupancy response to natural and anthropogenic disturbances of root vole: Conservation problem of a vulnerable relict subspecies. *Journal for Nature Conservation* 21 (5): 350-358. IF: 1,833

Horváth, Gy.F., B. Horváth, N. Sali and R. Herczeg (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. IF: 0,791

Horváth, Gy., R. Herczeg, K. Tamási and N. Sali (2011): Nestedness of small mammal assemblages and role of indicator species in isolated marshland habitats. *Natura Somogyiensis* 19: 281-302.

Összesített impakt faktor: 3,324

Független hivatkozások száma: 2

A disszertáció témakörében készült nemzetközi konferencia előadások és posztterek

Herczeg R., N. Sali, E. Wágner, B. Stercz and Gy.F. Horváth (2011): Change of small mammal community and subspecies (*Microtus oeconomus mehelyi*) conservation problems in a Central-European marshland. 6. *European Congress of Mammalogy*, Paris. (Poszter)

Herczeg R., Wágner E. és Horváth Gy. (2011): Extrém időjárás, mint diszturbancia hatása kisemlősök együtt-előfordulási mintázatára refugiális lápterületen. Környezeti problémák a Kárpát-medencében *I. Nemzetközi Klímakonferencia*, Nyugat-magyarországi Egyetem Erdőmérnöki Kara. (Előadás)

A disszertáció témakörében készült hazai konferencia előadások és poszterek

Herczeg, R. és Horváth Gy. (2012): Természetes és antropogén eredetű zavarások kisemlős közösségi mintázatokra gyakorolt hatása lápterületen. *9. Magyar Ökológus Kongresszus*. Keszthely. (Előadás)

Horváth Gy., Wágner E., Tamási K. és Herczeg R. (2012):, Az északi (*Microtus oeconomus mehelyi*) és a csalitjáró pocok (*M. agrestis*) együtt-előfordulási mintázata a Kis-Balaton lápterületein. *9. Magyar Ökológus Kongresszus*. Keszthely. (Poszter)

Herczeg, R., Zana, B., Véninger, E. és Horváth, Gy. (2012): Fajkompozíció és közösség szerkezeti változások területhasználatban különböző két lápterület kisemlős együttesénél. *Magyar Biológiai Társaság Pécsi Csoport szakülése (245)*. Pécs. (Előadás)

Herczeg R., Tamási K. és Horváth, Gy. (2011): Bagolyköpet adatok felhasználása kisemlősök terület-elfoglalásának becslésében. *4. Kvantitatív Ökológiai Szimpózium*, Szeged. (Előadás)

Herczeg, R. (2010): Jelenlét-hiány adatok felhasználása védett kisemlősök élőhely használatának elemzésében. *Magyar Biológiai Társaság Pécsi Csoport szakülése (233)*. Pécs. (Előadás)