

VILNIAUS UNIVERSITETAS
GAMTOS TYRIMŲ CENTRAS

AUŠRA ČEPUKIENĖ

SMULKIŲJŲ ŽINDUOLIŲ BENDRIJOS POKYČIAI MIŠKO SUKCESIJOS
PRADINĖSE STADIJOSE

Daktaro disertacija
Biomedicinos mokslai, Ekologija ir aplinkotyra (03 B)

Vilnius, 2014 metai

Disertacija rengta 2006–2014 metais Vilniaus universitete

Mokslinis vadovas:

doc. dr. Linas Balčiauskas (Gamtos tyrimų centras, Biomedicinos mokslai,
Ekologija ir aplinkotyra – 03 B).

TURINYS

1. ĮVADAS	5
1.1. Darbo aktualumas	5
1.2. Darbo naujumas	6
1.3. Mokslinė ir praktinė darbo reikšmė	7
1.4. Darbo tikslas ir uždaviniai	7
1.5. Ginami teiginiai.....	7
2. LITERATŪROS ANALIZĖ	9
2.1. Sukcesija	9
2.2. Smulkiųjų žinduolių bendrija miško sukcesijos ankstyvosiose stadijose	10
2.3. Smulkieji žinduoliai ir sezoniškumas	21
2.4. Smulkiųjų žinduolių biomasė ir jų reikšmė plėšrūnams	31
2.5. Smulkiųjų žinduolių tyrimai įvairiuose Lietuvos biotopuose.....	33
3. MEDŽIAGA IR METODAI	39
3.1. Tyrimo vieta	39
3.2. Nevegetacinio laikotarpio meteorologinės sąlygos.....	46
3.3. Smulkiųjų žinduolių tyrimo metodai	47
3.4. Statistiniai metodai.....	49
4. TYRIMŲ REZULTATAI	52
4.1. Buveinės pradinės sukcesijos įtaka smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovei ir gausumui	52
4.2. Smulkiųjų žinduolių įvairovės kitimas savaiminės ir indukuotos sukcesijų metu.....	54
4.3. Pradinės pievos – miško sukcesijos biotopų įtaka smulkiųjų žinduolių biomasei	67
4.4. Pradinės sukcesijos biotopų įtaka smulkiųjų žinduolių dauginimosi rodikliams.....	71
4.5. Smulkiųjų žinduolių bendrija nevegetaciniu periodu	72
4.5.1. Smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovė	72
4.5.2. Smulkiųjų žinduolių gausumo dinamika	76
4.5.3. <i>Clethrionomys glareolus</i> populiacijos rodikliai.....	79
4.5.4. <i>Microtus arvalis</i> populiacijos rodikliai.....	81
4.5.5. <i>Apodemus flavicollis</i> populiacijos rodikliai.....	85
5. APTARIMAS	89
5.1. Smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčiai pradinės miško sukcesijos stadijose.....	89
5.2. Smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčiai pradinės miško sukcesijos stadijose apsodintuose ir savaiminiuose medynuose	94
5.3. Smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčiai nevegetacinio sezono metu....	97
5.4. Sezoniškumo įtaka smulkiųjų žinduolių bendrijai	103
5.5. Smulkiųjų žinduolių biomasė pievos – miško sukcesijos metu ir jos reikšmė plėšrūnams	106
6. IŠVADOS	108
7. LITERATŪROS SĄRAŠAS	110

8. DALYVAVIMAS MOKSLINĖJE VEIKLOJE	130
8.1. Skelbti duomenys mokslinėje spaudoje	130
8.2. Dalyvavimas konferencijose	130
9. PADĖKOS	132

1. ĮVADAS

1.1. Darbo aktualumas

Ekologinė sukcesija – tai ekosistemų kaita, bendrijų seka, kai vienos to paties biotopo bendrijos pakeičia kitas (Odum, 1969). Pagrindinis ekologinės sukcesijos funkcinių pokyčių modelis yra toks pat visose ekosistemose, tačiau rūšių sudėtį, pokyčių rodiklius ir sukcesijos trukmę lemia fizinė aplinka ir susidaranti bendrijos struktūra (Craigie, 2002). Kai kalbama apie miško sukcesiją, dažniausiai turima galvoje medžių rūšių ar jų asociacijų pokyčiai. Kiekviena miško sukcesijos stadija sukuria sąlygas kitai sukcesinei stadijai atsirasti ir vystytis. Rūšinė įvairovė yra maksimali pradinėse ir vidurinėse sukcesijos stadijose, o vėliau mažėja, kol pasiekama klimaksinė bendrija (Odum, 1969). Vykstant sukcesijai smulkiųjų žinduolių bendrijos rodikliai ir sudėtis taip pat kinta ir, būtent, augalijos pokyčiai tiesiogiai įtakoja šių žinduolių gausumą ir įvairovę (Huntly, Inouye, 1987). Antrinė sukcesija vyksta tada, kai ekologinė teritorijos būseną yra stipriai pažeista – po gaisro, vėjavartų, nuganytoje ar degradavusioje ganykloje, nedirbamuose, nešienaujamuose žemės plotuose ir kt. Antrinė sukcesija, kada apleista dirbama žemė ir šienaujamos pievos užauga krūmais ir ilgainiui tampa mišku, Lietuvoje ir kitose Baltijos šalyse tapo įprasta nuo 1990 m. Dėl ekstensyvesnio ūkininkavimo sumažėjo naudojamų žemės ūkio naudmenų plotų Baltijos šalyse, kuriose vyko restitucinė žemės reforma (Aleksavičius, Aleksavičius, 2010). Lietuvoje paskutiniaisiais dešimtmečiais ariamosios žemės plotų sumažėjo 118 tūkst. ha, pievų ir natūralių ganyklų – 89,1 tūkst. ha, o miškų padaugėjo 44,9 tūkst. ha (Kavaliauskienė, Tarvydienė, 2005). Miškingumo didinimo programos įgyvendinimas ypač paspartėjo pastaraisiais metais, kai kasmet savaime mišku apauga po 4–5 tūkst. ha nenaudojamos žemės. Daugiausia savaime mišku apaugo nenaudojami dirvonai, ganyklos, pelkėtos vietovės ir durpynai. (Lietuvos miškingumo didinimo programa, 2002). Per paskutinįjį dešimtmetį Lietuvos teritorijos miškingumas padidėjo 2 %, arba 104 tūkst. ha ir užima 33,3 % šalies teritorijos (Butkus ir kt., 2013).

Apleistos ganyklos ir nenaudojami žemės ūkio paskirties plotai įtakoja žolinės dangos rūšių įvairovės kitimą dėl vykstančios antrinės sukcesijos. Laikui bėgant krūmynai užima plotą – daugeliu atveju Lietuvoje baltalksnis (*Alnus incana*) bei pradeda augti savaiminiai želdiniai, kaip karpotojo beržo (*Betula pendula*) ir gluosnio (*Salix*) krūmynai. Laikui bėgant formuojasi miškas, o žolinė augalija veši tarp sumedėjusių augalų (Ignatavičius ir kt., 2013).

Smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčiai miško sukcesijos metu (po gaisrų, kirtimų, miško ruošos ir kt.) buvo analizuojami daugelio kitų šalių autorių (Gashwiler, 1970; Kirkland, 1990; Sullivan ir kt., 1999; Bryja ir kt., 2002; Briani ir kt., 2004), tačiau tik keletas apžvelgia smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčius pirminėse pievos – miško sukcesijos stadijose (Huntly, Inouye, 1987; Atkeson, Johnson, 1979; Swihart, Slade, 1990). Lietuvoje pradinė miško sukcesija ir jos įtaka smulkiesiems žinduoliams yra aprašyta tik keliuose šaltiniuose (Balčiauskas, Angelstam, 1993; Мажеиките, 1995). Nevegetacinio sezono metu vykstantys pokyčiai smulkiųjų žinduolių bendrijoje yra visai netyrinėti.

1.2. Darbo naujumas

1. Lietuvoje ir kaimyninėse šalyse nėra apibendrinančių tyrimų apie tai, kaip kinta smulkiųjų žinduolių bendrijos rodikliai (rūšių įvairovė, gausumas) vykstant pradinei miško sukcesijai, kas būtent yra aptariama šiame darbe.
2. Iki šiol nebuvo įvertinta Lietuvos miškingumo didinimo programos poveikis faunai – pristatomame darbe analizuojami smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčiai pradinės miško sukcesijos stadijose jaunuolyne ir medyne leidžia paaiškinti miškingumo didėjimo įtaką smulkiesiems žinduoliams bei jais mintantiems plėšrūnams.
3. Pirmą kartą Baltijos šalyse įvertinti smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčiai nevegetacinio sezono metu.

1.3. Mokslinė ir praktinė darbo reikšmė

Šiame darbe pateikti smulkiųjų žinduolių bendrijos tyrimų pradinės miško sukcesijos stadijose rezultatai parodo:

1. Smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčius įvairaus amžiaus medynuose.
2. Miškingumo didinimo programos įtaką smulkiųjų žinduolių faunai.
3. Smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčius pradinės miško sukcesijos stadijose erdvės ir laiko atžvilgiu.
4. Plėšriųjų paukščių–miofagų ir žinduolių mitybinės bazės pokyčius sukcesijos metu.

Tyrimai nevegetacinio sezono metu papildė žinias apie nevegetacinio periodo įtaką smulkiesiems žinduoliams, apie bendrijos rodiklių kitimą per metus, leidžia palyginti skirtingų sezonų duomenis tame pačiame geografiniame rajone.

1.4. Darbo tikslas ir uždaviniai

Tikslas – ištirti smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčius pradinės miško sukcesijos metu ir įvertinti nevegetacinio sezono įtaką smulkiųjų žinduolių bendrijai Lietuvoje.

Tiksliui pasiekti buvo suformuluoti šie uždaviniai:

1. Ištirti smulkiųjų žinduolių bendrijos rūšinę įvairovę skirtingo amžiaus miško sukcesijos pradinėse stadijose.
2. Įvertinti smulkiųjų žinduolių rūšių gausumą pievoje, miško jaunuolyne ir medyne.
3. Išanalizuoti smulkiųjų žinduolių bendrijos sezoninius rodiklių kitimus.
4. Įvertinti nevegetacinio periodo įtaką kai kurių rūšių biologiniams rodikliams.

1.5. Ginami teiginiai

1. Sukcesijos pieva–jaunuolynas–miškas metu kinta smulkiųjų žinduolių bendrijos biologiniai rodikliai: rūšių skaičius sumažėja, pasikeičia jų

dominavimo seka, santykinis gausumas išauga. Jaunuolynui pereinant į medyną pievų rūšys išnyksta.

2. Smulkiųjų žinduolių bendrijų biologiniai rodikliai savaiminės pievos–miško sukcesijos ir indukuotos (užsodinant mišką) sukcesijos metu skiriasi.
3. Nevegetacinio sezono metu smulkiųjų žinduolių rūšinė įvairovė nekinta, sumažėdama tik pavasario pradžioje. Žiemos metu kai kurių rūšių žinduoliai veisiasi.
4. Vykstant pievos–jaunuolyno–miško sukcesijai smulkiųjų žinduolių įvairovės pokyčiai nesumažina jų gausumo ir biomasės, todėl mitybinės sąlygos jais mintantiems plėšrūnams nepablogėja.

2. LITERATŪROS ANALIZĖ

2.1. Sukcesija

Sukcesija vadinama tam tikra bendrijų seka, kai vienos to paties biotopo bendrijos pakeičia kitas. Ekosistemos bendrijų sukcesija vyksta tol, kol susidaro tam tikra pusiausvyra tarp abiotinių ir biotinių biocenozės komponentų. Tokia santykiška pusiausvyra tarp bendrijos komponentų, kuria baigiasi progresyvus ekosistemos vystymasis, vadinama terminaline stadija, o stabilizuota terminalinė ekosistema — klimaksine sistema. Sukcesijos terminą, esmę ir procesą plačiai aprašė ne vienas žinomas tyrėjas (Horn, 1974; Odum, 1969; Clements, 1916).

Sukcesija būna pirminė (kada iš naujo formuojasi dirvožemis, jame apsigyvena pradinės rūšys, kol ilgainiui, keičiantis bendrijoms, pasiekiamą klimaksinę stadiją) ir antrinė (po buveinės sutrikdymų).

Antrinė sukcesija – bendrijos atsikūrimas po laikino sutrikdymo. Antrinė sukcesija dažniausiai yra tarprūšinės konkurencijos rezultatas, kai pradinės rūšys dažnai išstumia vėlesnes rūšis į atviras vietas, tačiau jos taip pat sukuria vėlesnėms rūšims aplinką, kurioje pastarosios tampa konkurencingai pranašesnėmis. Sukcesijos metu vienu metu aplinką skirtingai veikia daugelis faktorių. Tačiau po trikdžio, kai vietą užima tam tikros rūšys, vyksta vietos sąlygų pokyčiai. Rūšių pasiskirstymas erdvėje vyksta dėl rūšių specifiškumo gyvenamosios teritorijos atžvilgiu (Horn, 1974).

Kai kurie ekologai teigia, jog sukcesijos eigoje įvairovė išauga (Odum, 1969; Harger, Tustin, 1973), rūšinės įvairovės padidėjimą fiksuoja ir kiti ekologai. Vis dėlto, kiti tyrėjai teigia priešingai – kad sukcesijos metu įvairovė gali sumažėti (Whittaker, 1965; Pielou, 1966). Margalef (1963, 1968), Whittaker (1965), ir Horn (1974) pateikia įvairovės didėjimo, o vėliau mažėjimo modelį, kuris buvo pastebėtas miško sukcesijos metu. Remiantis dauguma empirinių tyrimų, galima teigti, jog pastarasis modelis yra dažnas (Whittaker, 1972; Bazzaz, 1975; Johnson, Keanmmerer, 1976). Peet (1978) praneša apie rūšių įvairovės medynuose sumažėjimą, vėliau padidėjimą

Kolorado regione ir teigia, jog sukcesijos metu įvairovė gali pasiekti ne vieną aukščiausią piką, priklausomai nuo vietovės savybių. Norse (1986) pasiūlė idealaus miško sukcesijos modelį, kuriame ankstyvosios ir vėlyvosios sukcesijos stadijose fiksuojami du santykinai didelės įvairovės etapai, atitinkamai jaunuose ir brandžiuose miškuose. Galiausiai, Drury ir Nisbett (1973) teigia, kad įvairovė yra ekologinis reiškinys, kuris nepriklauso nuo sukcesijos. Šie skirtingi sukcesijos aiškinimai rodo, kad santykis tarp įvairovės ir sukcesijos priklauso nuo daugelio kintamųjų – bendrijos tipo (sausumos, vandens bendrijos tipo, augalijos, gyvūnijos ir kt.), geografinės vietovės ir bendrijos sutrikdymo prieš įvykstant sukcesijai tipo bei masto. Sukcesijos pradžioje pokyčiai yra labai priklausomi nuo klimatinių sąlygų – šviesos intensyvumo, temperatūros svyravimų, staigių drėgmės pokyčių.

2.2. Smulkiųjų žinduolių bendrija miško sukcesijos ankstyvosiose stadijose

Smulkiųjų žinduolių gausumas ir rūšinė sudėtis skirtinguose biotopuose priklauso nuo to biotopo augalijos sukcesinės stadijos. Sukcesijos terminas naudojamas aprašyti augalijos pokyčius erdvėje ir laike. Kai kalbama apie miškingas teritorijas, sukcesija yra suprantama kaip tiesioginis rūšių sudėties ir augalijos fiziologijos pokytis laike konkrečioje vietoje, kur klimatas išlieka pastovus (Finegan, 1984). Dauguma smulkiųjų žinduolių ekologijos pirmųjų tyrimų skirtingo amžiaus miškuose buvo atlikti Šiaurės Amerikoje (Kirkland, 1977; Martell, 1983). Rūšių sudėties kitimą miško sukcesijos skirtingose stadijose po miškų gaisrų, miško ruošos, plynų kirtimų ir kt. tyrė daugelis autorių (Gashwiler, 1970; Kirkland, 1990; Sullivan ir kt., 1999; Bryja ir kt., 2002; Briani ir kt., 2004), bet ne visi įvertino smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčius sukcesijos pradinėse stadijose, kada pievos virsta mišku (Huntly, Inouye, 1987; Atkeson, Johnson 1979; Swihart, Slade, 1990). Daugelis ilgalaikių tyrimų pabrėžė vietinių mechanizmų, tokių kaip konkurencija, plėšrūnų poveikis ir kitų veiksnių svarbą smulkiųjų žinduolių bendrijos sudėčiai vykstant sukcesijai. Sukcesija dažnai aprašoma kaip augalijos virsmai ir mažai kreipiamas dėmesys į vartotojų grandinės pokyčius, kas iš tiesų tuo

pačiu metu kaip ir augalija, patiria sukcesiją. Keletas mokslininkų atskleidė, kaip gyvūninijos sukcesija atspindi ir veikia vietinio arealo augalijos struktūros ir sudėties pokyčius (Schweiger ir kt., 2000).

Smulkiųjų žinduolių bendrijos rūšinė sudėtis yra skirtinga priklausomai nuo miško sukcesijos stadijos, todėl yra svarbu tinkamai eksploatuoti ir išlaikyti įvairaus amžiaus medynus.

Kaip keitėsi smulkiųjų žinduolių bendrijos struktūra sukcesijoje po miškų gaisrų, aprašė nemažai autorių (Fox, 1990; Black, Hooven, 1974; Hooven, 1969; Krefting, Ahlgren, 1974; Simon ir kt., 1998; Fisher, Wilkinson, 2005, Zwolak, 2009). Šiaurės Amerikoje nustatyta, kad smulkiųjų žinduolių įvairovė vykstant sukcesijai tiek po miškų kirtimo, tiek po gaisro, yra panašios, išskyrus keletą skirtumų pradinėje sukcesijoje ir kad smulkiųjų žinduolių gausumas auga didėjant medžių amžiui ir maksimumą pasiekia brandaus amžiaus miškuose (Fisher, Wilkinson, 2005). Smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovė po gaisrų medynuose po truputėlį didėja, pasiekia maksimumą po 15 metų, tačiau ši didelė įvairovė (didesnė nei brandžių medynų) yra laikina. Medžių lajų dangai apaugus, rūšių įvairovė mažėja ir žemiausią ribą pasiekia po 40 metų. (Schoonmaker, McKee, 1988). Priešingus rezultatus pateikia Fisher ir Wilkinson (Fisher, Wilkinson, 2005). Šie autoriai tyrė ir palygino miško gaisrų ir miško kirtimų poveikį žinduolių gausumui ir įvairovei per visą sukcesijos laiką Šiaurės Amerikos borealiniame miške. Nustatyta, kad smulkiųjų žinduolių įvairovė ir gausumas yra tendencingai panašūs po abiejų tipų miškų pažaidų – tiek gaisro, tiek kirtimų, su nedideliais skirtumais sukcesijos pradinėje stadijoje (0–10 metų po miškų pažaidų). Smulkieji žinduoliai pasižymėjo didžiausiu gausumu iš karto po medyno pažeidimo ir mažėjo didėjant ataugančių želdinių amžiui (Fisher, Wilkinson, 2005).

Šiaurės Rytų Ispanijoje smulkiųjų žinduolių gausumas ir įvairovė pradėjo mažėti, praėjus 17–50 metų po įvykusio gaisro ir tai buvo susiję su augalijos sukcesija bei žolinės ir krūminės priedangos mažėjimu. Šiaurės Rytų Minesotoje (JAV) elninis žiurkėnukas (*Peromyscus maniculatus*) pirmuosius 7 metus po gaisrų buvo didžiausiu gausumu pasižymėjusi rūšis. Vėliau,

keičiantis augalijai, sąlygos tapo nebeatrauklios šiai rūšiai, tuo tarpu Gaperio pelėno (*Clethrionomys gapperi*) individų gausumas didėjo. Kitų rūšių, kaip pensilvaninio pelėno (*Microtus pennsylvanicus*) ir kitų rūšių kirstukų bei pelių individų skaičius buvo nedidelis ir nepastovus (Krefting, Ahlgren, 1974). Taip pat teigiama, kad gausumo ir įvairovės mažėjimas vykstant sukcesijai susijęs su plėšrūnų poveikiu, nes dėl gaisro įvykusi miško fragmentacija padidino plėšrūnų izoliaciją, be to, pradinėse sukcesijos stadijose smulkieji žinduoliai randa daugiau slėptuvių nuo plėšrūnų (Torre, Diaz, 2004).

Gaisras ir žmogaus veikla miške (įvairaus pobūdžio kirtimai) turi nevienodą poveikį smulkiųjų žinduolių skirtingoms rūšims. Šiaurės Amerikoje rezultatai parodė, kad spygliuočių ir mišriuosiuose miškuose tiek plynas kirtimas, tiek plynas kritimas, lydymas nudeginimo, išskyrus dalinį kirtimą, sukėlė reikšmingą *P. maniculatus* populiacijos gausumo padidėjimą bei *C. gapperi* gausumo sumažėjimą. *P. maniculatus* gausumo didėjimas nebepastebimas praėjus daugiau nei 10 metų po kirtimo, tuo tarpu *C. gapperi* gausumui kirtimų neigiama įtaka panaši – tiek praėjus 10 metų po kirtimų, tiek 10–20 metų (Zwolak, 2009). Vidutinės sukcesinės stadijos spygliuočių miškuose retinimas teigiamai įtakojo (pelės, pelėnai) arba neturėjo įtakos (kirstukai) smulkiųjų žinduolių gausumui (priklausomai nuo rūšies bei laiko po retinimo). Gausumas buvo didesnis praėjus 6 ir 11 metų po retinimo negu po 1 metų ir buvo didesnis praėjus 1 metams po retinimo negu po 16 metų (Homyack ir kt., 2005). Kanadoje, Britų Kolumbijos pietinėje dalyje rezultatai parodė, kad mažiausias rūšių skaitlingumas ir įvairovė buvo miške, kuriame nevykdyti jokie kirtimai ir retinimai, o kituose keturiuose tirtuose plotuose (plynose mišrių miškų kirtavietėse, plotuose, kur auga pavieniai medžiai, plotuose, kur auga medžiai grupėmis, miškuose su takoskyromis) šie skaičiai buvo panašūs. Pilkųjų pelėnų (*Microtus spp.*) gausumas buvo didžiausias kirtavietėse, mažiausias – nekirstame miške. Tuo tarpu *C. gapperi* brandžiamame miške gausumas buvo didžiausias. (Sullivan ir kt. 2001). Toje pačioje šalyje, Engelmano eglės (*Picea engelmannii*), subalpinio kėnio (*Abies lasiocarpa*) miškuose per keturis metus nuo miškuose vykdytos veiklos, *C. gapperi*

populiacijų gausumas, reprodukcija ir išgyvenamumas visą laiką išliko panašus neiškirstuose miškuose, pavieniai iškirstuose miškuose ir iš dalies iškirstuose plotuose lyginant su plynomis kirtavietėmis, kuriose ši rūšis sumažėjo iki išnykimo. Ilgauodegis pelėnas (*Microtus longicaudus*) ir geltonasis burundukas (*Tamias amoenus*) dažniausiai aptinkami plynose vietovėse, tuo tarpu *P. maniculatus* individai buvo negausūs visose vietovėse. (Klenner, Sullivan, 2003). Kirtimų poveikis smulkiųjų žinduolių bendrijai priklauso nuo retinimo masto – Kanadoje po miškų, kurių medynų amžius 17–27 m., įvairaus tankumo ir masto didelių plotų kirtimų, praėjus 10 metų vidutinis rūšių gausumas ir įvairovė buvo didžiausi mažo ir vidutinio tankumo medynuose (Sullivan ir kt., 2001). Būtent skirtingo retinimo įtaka smulkiųjų žinduolių bendrijai buvo intensyviai tyrinėjama 12–14-tais metais po komercinio retinimo Britų Kolumbijoje, Kanadoje, įvairių medyno tankių skirtinguose plotuose suktaspyglių pušų (*Pinus contorta*) miške. Reprodukcija ir *C. gapperi* jauniklių išgyvenamumas medynuose buvo panašus; *Jolly-Seber* išgyvenamumo indeksas vasarą didesnis buvo retintuose nei neretintuose medynuose, o žiemos išgyvenamumui medynų tankumas įtakos neturėjo. Gauti rezultatai patvirtino hipotezes, kad miško smulkiųjų žinduolių gausumas ir įvairovė bei *C. gapperi* populiacijos demografiniai požymiai išliktų naujai tvarkomose *P. contorta* (retintuose ir neretintuose) medynuose tokie, kokie būdingi brandžiam miškui (Sullivan ir kt., 2005). Analizuojant įvairaus masto kirtimų įtaką bendrai smulkiųjų žinduolių struktūrai, Vašingtono valstijoje, Šiaurės Amerikoje nustatyta, kad 1,5 karto daugiau individų bei 1,7 karto didesnė žinduolių biomasė rasta miškuose, kuriuose vykdomi valomieji kirtimai, o ne plynieji, 1,2 kartų daugiau individų rasta brandžiam miške negu savaiminiame jaunuolyne ir 1,6 kartų daugiau individų sugauta brandžiam miške negu tame, kur plačiai vykdoma ūkinė veikla (Wilson, Carey, 2000).

Miškų valdymo ir priežiūros poveikis arealo charakteristikai, rūšių gausumui ir smulkiųjų žinduolių populiacijos dinamikai išlieka dviprasmiškas. Kanadoje, Kvebeke buvo analizuota smulkiųjų žinduolių populiacijų reakcija į plynus miškų kirtimus (išsaugant numatytą ataugančią augaliją ir dirvožemį)

bei išankstinį pasėlių retinimą. Mišriųjų miškų dviejose didelėse teritorijose šie medynai buvo palyginti su apšodintais medynais, kuriuose vyrauja lapuočiai arba spygliuočiai medžiai. Smulkiųjų žinduolių reakcija buvo rūšiai specifiška į šiuos medynų sutrikimus, bet apskritai santykinis gausumas ir smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovė buvo mažesnė išankstinėse pasėlių retinimo vietovėse negu kituose medynuose (Etcheverry ir kt., 2005).

Miškų tvarkymo taktika, kaip plynieji kirtimai, manoma, didina pelėnų populiacijos svyravimus. Šiaurinėje Fenoskandijoje žiemojantiems rudiesiems pelėnams brandaus miško buveinės buvo ypač patrauklios, šios rūšies tankumo svyravimai buvo didesni jaunuolynuose ir plynose kirtavietėse, negu brandžiuose medynuose. Buvo nustatyta teigiama koreliacija tarp brandžių pušynų erdvės vientisumo ir rudnugario pelėno (*Clethrionomys rufocanus*) tankumo. Tai leidžia manyti, jog žemės naudojimas ūkinėms reikmėms prisideda prie šios rūšies gausumo mažėjimo miškingose Fenoskandijos teritorijose. Manoma, kad rezultatai patvirtina Van Horno hipotezę, kurioje teigiama, kad žemos kokybės buveinėms (pvz., plyniesiems kirtimams), yra būdingi dideli smulkiųjų rūšių tankumai, tačiau šios buveinės paprastai būna užimamos imigrantinių rūšių. Aukštos kokybės buveinės (pvz., brandūs medynai) pasižymi mažesniu, tačiau mažiau svyruojančiu smulkiųjų žinduolių bendrijos gausumu (Ecke, 2003).

Šiaurinėje Skandinavijoje iškelta hipotezė, kad intensyvūs miškų plynieji kirtimai, po kurių atauga homogeniniai miškai, sudaro netinkamas sąlygas pelėnų reprodukcijai ir išgyvenimui. Nustatyta, kad rūšių įvairovė ir specifiskai absoliutus rudojo pelėno gausumas buvo teigiamai įtakoti aukštos augalijos ir arealo struktūrinio heterogeniškumo, tačiau priešingi rezultatai gauti vėlyvosios sukcesinės stadijos miškuose. Jaunesni medynai, turėdami aukštesnę žolinę augaliją ir struktūrinį nevienodumą, pasižymėjo didesne smulkiųjų žinduolių įvairove ir gausumu. Tačiau rezultatai keitėsi keičiantis sezonui – smulkiųjų žinduolių išgyvenamumas jaunesniuose medynuose buvo mažesnis (Ecke ir kt., 2002). Pietryčių Kanzase (JAV) nustatyta, kad sugautų 11 smulkiųjų žinduolių rūšių paplitimui, gausumui ir aptikimui taip pat turi

didelę įtaką arealo heterogeniškumas ir sukcesijos stadija, ypač jei rūšis yra specializuota arealo atžvilgiu, pavyzdžiui, baltakojis žiurkėnukas (*Peromyscus leucopus*). Skirtingų rūšių smulkieji žinduoliai migruoja tarp tirtų trijų plotų – pievos, krūmuotos pievos ir jaunuolyno, priklausomai nuo sezono. Sąveikos tarp atskirų rūšių taip pat įtakojo vietinį smulkiųjų žinduolių pasiskirstymo ir gausumo modelį (Swihart, Slade, 1990).

Daugelio autorių yra įrodyta, kad smulkieji žinduoliai yra miškų tvarumo indikatoriai. Smulkiųjų žinduolių bendrijos sudėtis ir rūšių gausumo rezultatai tiesiogiai atspindi miško paklotės charakteristikas, augalijos sudėtį ir stambių medžių nuolaužų įtaką smulkiesiems žinduoliams (Carey, Harrington 2000). Smulkieji žinduoliai gali įtakoti vietinės augalijos pokyčius per didelį sėklų suvartojimą, taip nutolindami tų medžių rūšių plitimą ar pažeisdami jaunus sodinukus. Pagal Fox modelį, smulkiųjų žinduolių rūšių sukcesija vyksta tuomet, kai vietinio arealo sąlygos pasikeičia tiek, kad kinta esamų rūšių santykinis gausumas. Kai kurių rūšių gausumas sumažėja tiek, kad jas pakeičia labiau toms sąlygoms prisitaikiusios rūšys ir gali atsirasti naujos rūšys, kurioms susidaro specifinė niša (Fox, 1995).

Smulkiųjų žinduolių bendrijų sudėtis ir rūšių gausumas priklauso nuo sąveikos tarp rūšių, miško paklotės sandaros, stambių medienos nuokritų, pomiškio augalijos ir medžių lajų dangos sudėties. Manoma, kad stambios medienos nuokritos yra ypač svarbios dėl savo įvairiapusių ekologinių funkcijų; remiantis retrospektyviais miškų ir smulkių žinduolių tyrimais rekomenduojama, kad jos sudarytų nuo 10 iki 15 %. Buvo atliktas didelės apimties tyrimas 30–70 metų senumo spygliuočių miškuose Vašingtono vakarinėje dalyje. Vienas ar du iš keturių statistiškai gautų buveinės rodiklių (medžių lajų dangos sandara, žolinė danga, apskritalpio klevo (*Acer circinatum*) ir stambialpio klevo (*Acer macrophyllum*) gausumas) 18–70 % įtakojo 11 žinduolių rūšių gausumo svyravimus. Nustatyta, kad biokompleksija, pomiškio augimo ir medžių lajų dangos struktūros sudėtis įtakoja nišų diversifikaciją su būdingomis skirtingomis smulkiųjų žinduolių bendrijomis ir, kad šios bendrijos apima daugybę rūšių ir daugybinius mitybos

būdus, taigi, jų integralumas padeda įvertinti tamprumą ir atsparumą (Carey, Harrington, 2001).

Vykstant pievos – miško sukcesijai, kiekvienoje stadijoje smulkiųjų žinduolių bendrijos rodikliai, kaip aptikimo dažnis, įvairovė, gausumas ir dominavimas yra skirtingi. Šiuos rodiklius įtakoja ir skirtinga augalijos struktūra. Pietų, Vidurio ir Šiaurės Švedijos regionuose smulkiųjų žinduolių rūšių paplitimas buvo nagrinėjamas atsižvelgiant į pagrindinius miško etapus (miškų želdinimą, miškų brendimą ir miškų atsodinimą), augalų bendrijas, pagrindinių buveinių kintamuosius ir miškininkystės metodus. Gaudant standartiniais metodais gauti tankumo indeksai parodė skirtingus populiacijų svyravimo modelius šiuose regionuose. Šiose teritorijose buvo matomi akivaizdūs įvairių rūšių paplitimo skirtumai skirtingose augalų bendrijose (Hansson, 1978). Rytų Latvijoje ir Baltarusijoje atvirose vietose vyravo *Microtus* ir dirvinė pelė (*Apodemus agrarius*), mažiau dominavo paprastasis kirstukas (*Sorex araneus*). Miškuose dažniausiai aptinkami buvo *C. glareolus*, geltonkaklė pelė (*Apodemus flavicollis*) ir *S. araneus* (Мажеиките, 1995; Pupila, Bergmanis, 2006). Rūšių vidutinis gausumas buvo didesnis negu miškuose, tačiau rūšių įvairovė pievoje buvo mažesnė (Pupila, Bergmanis, 2006). Tuo tarpu formuojantis pramoniniams miškams juose apsigyvena šios graužikų rūšys: *C. glareolus*, pievinis pelėnas (*Microtus agrestis*), miškinė pelė (*Apodemus sylvaticus*), *A. flavicollis* (Мажеиките, 1995). Šiaurės Švedijoje *M. agrestis* ir *S. araneus* daugiausia aptinkami gausiose durpinio dirvožemio bendrijose, didžiausias skaičius – *A. sylvaticus*. Pastaroji rūšis dažniausiai aptinkama neseniai apleistų laukų augalų bendrijose. Kai kuriais atvejais šios buveinės gali būti apibūdinamos kaip papildomos pridėtinės teritorijos smulkiesiems žinduoliams. Gyvenamojo arealo veiksniai, ypač susiję su smulkiųjų žinduolių gausa, priklauso nuo paklotės ir humuso kiekio, didelių akmenų kiekio, vertikalios priedangos ar dirvožemio drėgnumo (Hansson, 1978). Šiaurinėje Fenoskandijoje analizuojamas smulkiųjų žinduolių gausumas, lyginant su augalijos struktūra. *S. araneus* individai buvo gausūs teritorijoje, kurioje dominavo beržai (58 %), *S. araneus* mėgiamos augalijos,

miškinio lemingo (*Myopus schisticolor*) ir *C. rufocanus* gausumas teritorijoje, kurioje visai nebuvo spygliuočių, buvo labai mažas arba net nepagauta šių rūšių žinduolių, nes minėtos rūšys yra būtent spygliuočių miškų mėgėjos. Priešingai, miško teritorijoje, kur spygliuočiai dengė daugiau nei 24 % ploto, abi minėtos rūšys buvo labai gausios (Ecke, 2003). Šiaurės Rytų Lenkijos dalyje buvo atlikti tyrimai, išanalizuota smulkiųjų žinduolių bendrijos ilgalaikė dinamika, apimanti žemės ūkio ir miško plotus, tai yra mišrų mišką, paežerės alksnių mišką ir ariamąją žemę. Ariamosios žemės pūdymo pasekmė – smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovės ir jų kiekio sumažėjimas. Didžiausi pokyčiai užfiksuoti buveinėje, apimančioje siaurą įvairiarūšių alksnių paežerės miško ruožą. Šioje buveinėje žymiai padaugėjo *A. flavicollis*, kuri tapo dominuojančia tarp kitų miško rūšių. Daroma prielaida, kad didelių ariamosios žemės plotų pūdymas Lenkijoje, trunkantis pastaruosius du dešimtmečius, pakeitė smulkiųjų žinduolių mėgiamo maisto šaltinį, to priežastimi gali būti smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovės sumažėjimas tose vietose ar netgi gali sukelti vietinį tam tikrų rūšių išnykimą (Kozakiewicz, Kozakiewicz, 2008).

Minesotoje, JAV, buvo ištirta smulkiųjų žinduolių fauna 18 įvairaus amžiaus (2–57 m.) teritorijose, kuriose vyksta sukcesija, nuo to laiko, kai juose nebebuvo plėtojamas žemės ūkis, analizuoti įvairovės ir gausumo modeliai. Laikui bėgant pasikeitė vegetacinis medynų derlius, danga ir augalijos rūšinė sudėtis, taip pat išnagrinėtos smulkiųjų žinduolių populiacijos, susijusios su pievos chronologine kaita. Smulkiųjų žinduolių tankumas buvo mažas ir nepriklausė nuo sukcesijos. Smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovė ir tankumas – priešingai – buvo priklausomi nuo augalijos derliaus ir azoto kiekio dirvožemyje. *P. leucopus* tankumas geriausiai koreliavo su augalijos pokyčiais, tuo tarpu pensilvaninio pelėno (*Microtus pennsylvanicus*) ir *Sorex cinereus* tankumas labiausiai siejosi su azoto kiekiu dirvožemyje vegetacijos metu (Huntly, Inouye, 1987).

Plyniesiems kirtimams alternatyvios miškininkystės sistemos dabar sulaukia nepaprastai daug dėmesio Šiaurės Amerikoje. Norint tinkamai prižiūrėti miškų ekosistemą, svarbiausia yra suvokti medynų tvarkymo

pobūdžio įtakos biologinei įvairovei per tam tikrą metų laiką svarbą. Buvo iškelta hipotezė, kad smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovė padidės pušyno jaunuolynui virstant brandžiu mišku. Tyrimas atliktas didžiųjų pocūgių (*Pseudotsuga menziesii*) ir suktaspyglių pušų (*Pinus contorta*) mišriuosiuose miškuose Kanadoje, trijų tipų medynuose – kirtavietėje, atsodintame jaunuolyne ir brandžiame medyne. Bendra procentinė žolinės augalijos ir kerpių danga buvo panaši visuose plotuose, tačiau krūminė danga buvo didžiausia jaunuolyne ir mažiausia medyne. Vidutinis *C. gapperi* gausumas buvo didesnis brandžiame medyne, negu jaunuolyne ar kirtavietėje, medynuose, negu jaunų pušų ar sėklinių medžių medynuose. Vidutinis burundukų *T. amoneus*, kanadinių pelėnų (*Phenacomys intermedius*), vakarių sicistų (*Zapus princeps*), kalnų kirstukų (*Sorex monticolus*) bei *S. cinereus* skaičius buvo didesnis apsodintame pušyno jaunuolyne nei brandžiame medyne. Vidutinis gausumas *M. pennsylvanicus* buvo didžiausias jaunuolyne, o *P. maniculatus*, *M. longicaudus* ir šermuonėlių (*Mustela erminea*) buvo panašus visuose medynuose. Bendra smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovė buvo didesnė jaunuolyne nei medyne. Kiekvienas šių medynų tipas miško kraštovaizdžiui siūlo jam savitą struktūrinę įvairovę, tai turėtų padėti išlaikyti biologinę įvairovę (Sullivan ir kt., 2000).

Yra autorių, kurie teigia, jog brandūs miškai pasižymi didesne biologine įvairove negu jaunesni, ypač tvarkomi ir kertami medynai (Svensson, 1996, cituojant Ecke ir kt. 2002). Tačiau keletas straipsnių aprašo, kad būtent jaunesniuose medynuose smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovė ir/arba gausumas yra didesni negu brandžiuose natūraliuose miškuose (Kirkland 1977; Sullivan, Sullivan, 2001). Po ilgalaikių 31 metų tyrimų, atliktų Japonijoje, nustatyta, kad smulkiųjų žinduolių įvairovė buvo mažesnė sodinamuose miškuose negu natūraliuose medynuose (Saitoh, Nakatsu 1997). Šiaurės Amerikoje apžvelgtų 21 tyrimo rezultatai rodo, jog po medynų plynųjų kirtimų rūšių gausumas didėja (Kirkland, 1990). Iš tiesų, dauguma smulkiųjų žinduolių bendrijos dinamikos tyrimų rodo, kad tiek rūšinę sudėtį ir įvairovę įtakoja miškų ūkininkavimo ir kirtimų pobūdis, kaip, pavyzdžiui, plynieji kirtimai (Kirkland,

1990; Saitoh, Nakatsu, 1997; Hansson, 1999), nors poveikio stiprumas ir kryptis priklauso nuo individualios rūšies. Pavyzdžiui, tipinės miško rūšys, kaip dauguma *Clethrionomys* rūšių ir porūšių, paprastai nepalankiai reaguoja į plynuosius kirtimus, priešingai nei *Microtus* rūšies individai, kurie paprastai sutinkami atviruose arealuose (Hansson, 1978; Sullivan, Sullivan, 2001). Šiaurės Amerikoje įprastos rūšies, tokios kaip *C. gapperi* (atitinka *C. glareolus* Europoje), gausumas padidėjo būtent po atliktų plynujų miškų kirtimų (Kirkland, 1990). Arealo pasirinkimas priklauso nuo daugelio veiksnių, kurie tiesiogiai ar netiesiogiai įtakoja smulkiųjų žinduolių maisto ir priedangos prieinamumą – miško nuolaužų kiekis, žolinės dangos, krūmų ir medžių kiekis, struktūra, urvai bei ertmės (Ecke ir kt., 2002).

Rytiniame Tenesyje, smulkiųjų žinduolių populiacijos buvo tiriamos ažuolų–hikorijų, kaštoninių ažuolų ir pušų miškuose, kurių kiekviename buvo po tris 0,36 ha ploto gyvagaudžių spąstų gardeles. 2 % visų sugautų smulkiųjų žinduolių sudarė trumpauodegis kirstukas (*Blarina brevicauda*), 66 % – *P. leucopus*, 5 % – auksaspalvis žiurkėnukas (*Ochrotomys nuttalli*) ir 27 % – Rytų Amerikos burundukas (*Tamias striatus*). Trumpauodegis kirstukas dažniausiai buvo sugaunamas pušynuose, baltakojis žiurkėnukas ir Rytų Amerikos burundukas – ažuolų–hikorijų miškuose, o auksaspalvis žiurkėnukas – išimtinai tik pušyne. Kiekvienoje vietoje, kur būdavo pagaunamas smulkusis žinduolis, buvo nustatyti dvidešimt devyni kintamieji, padedantys apibūdinti buveinės struktūrą (Dueser, Shugart, 1978).

Čekijoje, žemės ūkio teritorijose, *C. glareolus* populiacijų dinamika nuo 2002 iki 2005 metų buvo tirta trijuose didžiuliuose atskirtuose miškų kompleksuose, kurie skyrėsi medžių struktūra ir maisto kiekiu. Populiacijos rodikliai pastebimai svyravo per keturis tyrimo metus. Papildomas sėklų derlius 2003 metais ir laisvos nišos atsiradimas – dominuojančios *A. flavicollis* tankumas sumažėjęs 2004 metais lėmė, kad dvejus metus (2004–2005) *C. glareolus* populiacijos gausumas buvo didesnis. Santykinis *C. glareolus* gausumas buvo didesnis labiausiai kintamame biotope (Suchomel, 2006).

Siekiant nustatyti miškų fragmentacijos poveikį smulkiųjų žinduolių gausai, pastarieji buvo gaudomi gyvagaudžiais spąsteliais šiaurinio mišraus Saskačevano (Kanada) miško pietinėje pusėje, gretutiniuose, iškirstuose, bei agrokultūriniuose kraštovaizdžiuose, esančiuose miškų pakraščiuose. Sugauta 11 skirtingų rūšių smulkiųjų žinduolių. Miškų fragmentuose, izoliuotuose kirtavietėmis smulkiųjų žinduolių gausumas yra mažesnis negu gretimuose miškuose ar ūkiniuose, dirbamos žemės apsuptuose miško plotuose. Ši situacija nesikeitė ištisus metus, nepaisant pastebimų kasmetinių *C. gapperi* – vienos iš gausiausių rūšių tirtose teritorijose – individų skaičiaus svyravimų. *P. maniculatus* gausumas buvo patikimai mažesnis miško plotuose, apsuptuose plynojo kirtimo; manoma, kad šios rūšies individai pirmenybę skyrė plynojo kirtimo plotams, o ne miško fragmentams. Tuo tarpu *C. gapperi* gausumas visuose kraštovaizdžiuose buvo panašus. Smulkiųjų žinduolių skaičius pastebimai skiriasi skirtinguose kraštovaizdžiuose esančiuose miškuose (Bayne, Hobson, 1998).

Buvo ištirta biotopo ir landšafto struktūros įtaka smulkiųjų žinduolių santykiniam gausumui ir įvairovei pakrančių pelkėse Vakarų Estijoje. Tyrimo metu buvo aptikti septynių smulkiųjų žinduolių rūšių individai. Didžiausia įvairovė buvo tuose biotopuose, kurių teritoriją sudarė nendrynai ir miško krūmynai, kai tuo tarpu aukšti žolynai pasižymėjo didžiausia smulkiųjų žinduolių biomase. Žemos žolės teritorijoje rūšių įvairovė ir santykinis gausumas buvo nedideli. Žinduolių santykinis gausumas, įvairovė ir biomasė teigiamai koreliavo su aukšta žole ir buveinės mozaikiškumu, ir neigiamai koreliavo su žemesnius krantus turinčiais arealais ir plika žeme (Scott ir kt., 2008).

Rytų Kanzase buvo palyginti prerinio pelėno (*Microtus ochrogaster*), *P. maniculatus*, dygiojo medvilninio žiurkėno (*Sigmodon hispidus*), ir *P. leucopus* tankumas ir erdvinis pasiskirstymas su augalijos bendrijos duomenimis dviejose sukcesijos stadijose (1984–1986 ir 1994–1996). Nepakankama augalijos įvairovė užimame plote ankstyvojoje sukcesijos stadijoje rodo, kad smulkiųjų žinduolių rūšių pasiskirstymas reaguoja į kitus

sistemos bruožus, o ne į augalijos struktūros variacijas ir sudėtį užimame plote. Sukcesijos metu miškui būdingų augalų rūšių išsigalėjimas padidino augalų bendrijos sudėties įtaką. Buvo pastebėta, kad pagal augalijos struktūrą, smulkiųjų žinduolių buveinės pasirinkimas buvo rūšiai specifiskas. Pavyzdžiui, *M. ochrogaster* ir *S. hispidus* rūšių individai buvo labiau paplitę mažesniuose plotuose, kur sulėtėjusi augalų sukcesija išlaikė šioms rūšims tinkamesnę buveinę. *P. leucopus* pasižymėjo dideliu tankumu tuose plotuose, kur augalų sukcesija medyno link vyko greičiau. Šio tyrimo rezultatai akcentuoja kraštovaizdžio struktūros vaidmenį smulkiųjų žinduolių bendrijos ilgalaikėje dinamikoje ir nurodo, kad sukcesijos kompleksiskumas dažnai kyla iš landšafto struktūros ir sudėties mozaikiškumo (Schweiger ir kt., 2000).

2.3. Smulkieji žinduoliai ir sezoniškumas

Smulkiųjų žinduolių bendrijos rodiklius įtakoja daugelis veiksnių. Šie veiksniai yra išskiriami į dvi skirtingas grupes – vidiniai (plėšrūnai, tarpusavio sąveikos, kaip konkurencija, kooperacija, taip pat migracija, ligos, mitybinė bazė bei jos prieinamumas, slėptuvės ir kt.) bei išoriniai (šiems veiksniams priskiriami abiotiniai veiksniai – klimatas, sezoniškumas) (Aars, Ims, 2002; Hanski, 1990; Yoccoz, 2001; Korpimäki, Krebs, 1996; Lima, Jaksic, 1998, Sinclair, Pech, 1996; Stenseth ir kt., 2002; Turchin, Ostfeld, 1997). Sezoniškumo įtaka smulkiųjų žinduolių populiacijoms analizuota įvairiais pjūviais. Tačiau dauguma tyrėjų pateikia dėsningumą, kad smulkiųjų žinduolių gausumas sumažėja pavasarį, didėja vasaros sezono metu ir gausumo bei įvairovės pikas registruojamas rudenį. Nevegetacinio sezono metu smulkiųjų žinduolių gausumas ir įvairovė kurį laiką išlieka, tačiau pavasario link mažėja (Hansson, 1978; Montgomery, 1989; Pucek ir kt., 1993; Shore ir kt., 2005). Dominuojančios rūšys ir minėti rodikliai varijuoja priklausomai nuo geografinės zonos, abiotinių veiksnių, biotopo ir kt. (Tkadlec, Stenseth, 2001).

Analizuojant sezoniškumo įtaką buvo nustatyta, kad rudojo pelėno išgyvenamumas buvo mažesnis žiemomis, tačiau šios rūšies skaitlingumas išaugdavo vasaromis būtent plynose kirtavietėse, nors kirtavietėse ir

ataugančiuose jaunuolynuose aplinkos heterogeniškumas yra didesnis dėl medžio nuolaužų kiekio, o heterogeniškumas didina populiacijų stabilumą (Ecke, 2003).

1982–1994 m. Šiaurės Suomijoje buvo išnagrinėti rudųjų pelėnų populiacijos augimo rodikliai naudojant ilgalaikius pakartotinio pagavimo duomenis iš dviejų gaudymo gardelių (su maisto papildymu ir kontrolinės). Buvo ištirta, kad sezoninė šių smulkiųjų žinduolių struktūra priklauso nuo tankumą tiesiogiai įtakančių veiksnių (biotinių), vasaros sezono metu ši įtaka labiau išreikšta negu kitais sezonais. Nebuvo jokių vėlesnių įrodymų, kad tankumą tiesiogiai įtakančios veiksniai susiję su dideliu periodiniu daugiamečių svyravimų išnykimu. Papildomas maisto pridėjimas įtakojo didesnę rudųjų pelėnų populiacijos tankumą, kai tuo tarpu sezoninei biotinių veiksnių įtakai struktūrai buvo poveikis nedidelis. Stebėtos populiacijos dinamikos modelio pastovumo analizė parodė, kad maisto papildomas pridėjimas nedarė jokios įtakos šių žinduolių dinamikai. Maisto išteklių pokytis vargu ar yra tiesioginė daugiamečių svyravimų priežastis (Yoccoz ir kt., 2001).

Miškui būdingų graužikų, *C. glareolus* ir *A. flavicollis*, populiacijų dinamika buvo tirta 1959–1991 brandžiam miške, kuriame dominuoja paprastieji skroblai (*Carpinus betulus*) ir paprastieji ąžuolai (*Quercus robur*) Belovežo Nacionaliniame Parke (Rytų Lenkija). Graužikų kiekis buvo labai nedidelis pavasarį (balandžio mėnesį), tuomet dėl dauginimosi didėjo per vasarą. Kasmetiniai didžiausi abiejų rūšių individų kiekiai buvo fiksuojami rudenį. Mirtingumas žiemos metu nuo rudenį fiksuotų individų skaičiaus pelėnų populiacijoje vidutiniškai buvo 77 % ir 86 % pelių populiacijoje. Daugiamečiai individų kiekio svyravimai buvo dideli; bendras ženkliai padidėjęs pelėnų ir pelių individų kiekis buvo fiksuojamas 2 metus, o kitus 4–7 metus šių smulkiųjų žinduolių tankumas buvo vidutinis su nežymiais svyravimais. Prieš graužikų gausumo pikus visuomet buvo fiksuotas veisimasis žiemą tarp pelių, o kartais tarp pelėnų. Paprastai, ne piko metais, vasaros ir rudens minėtų graužikų individų kiekis koreliavo su faktoriais, susijusiais su maistu (sėklomis, temperatūra, kuri veikė augalijos biomase), tuo tarpu

pavasario skaičiai buvo susiję su tankumo priklausomumu nuo žiemos mirtingumo. Vasarą (liepos mėnesį) pelių skaičius ne piko metais buvo tiesiogiai susijęs su peržiemojusių suaugusiųjų skaičiumi. Pelių skaičių rudenį (rugsėį) įtakojo praėjusių metų medžių sėklų derlius. Vasarą pelėnų skaičius priklausė nuo birželio ir liepos mėnesių temperatūros, kuri įtakojo padidėjusią augalijos biomase. Abiejų rūšių veisimosi intensyvumas rudenį buvo atvirkščiai proporcingas gausumui. Graužikų mirtingumas žiemą buvo priklausomas nuo vidinių veiksnių, kuriuos įtakojo smulkiųjų žinduolių tankumas. Dėl augalijos stiebų tankumo padidėjimo pailgėjo pelių, bet ne pelėnų išgyvenimas. Sniego danga padėjo išgyventi rudiesiems pelėnams. Apibūdinti miško graužikų populiacijos dinamikos modeliai yra laikomi būdingais Europos lapuočių miškuose, su augančiais ažuolynais, žemumose (Pucek ir kt., 1993).

Smulkiųjų žinduolių populiacijos sezoninė dinamika buvo tirta 1984–1988 m. izoliuotame 2,6 ha miško plote, kuris apsuptas žemės ūkio naudmenų plotais Centrinėje Vokietijoje. Buvo naudotas pakartotinis gaudymo metodas (sugauti – pažymėti – pagauti pakartotinai). Smulkieji žinduoliai buvo gaudomi 1984–1988 m. 1986 m. rudenį visi sugauti gyvūnai buvo eliminuoti ir miško teritorijos rekolonizacija buvo stebima iki 1988 m. pavasario. *C. glareolus* ir *A. sylvaticus* buvo dominuojančios rūšys miško teritorijoje. *A. sylvaticus* ir *A. flavicollis* individai buvo aptinkami skirtingame biotope (miškas – dirbamas laukas), priklausomai nuo sezoniškumo. *A. agrarius* gausumas miške nebuvo didelis. Esant dideliame rūšies individų tankumui aplinkiniuose dirbamuose laukuose *M. arvalis* skverbėsi į miško vidines dalis. Priešingai nei tikėtasi, *Clethrionomys* genties smulkiesiems žinduoliams geriausiai sekėsi paplisti miško plote po to, kai buvo pašalinti graužikai. *Clethrionomys* genties patinų ir patelių proporcija buvo 1:1 visais sezonais, tarp *Apodemus* rūšių rudeninės migracijos metu vyravo vyriškos lyties individai. Bendras graužikų tankumas buvo žymiai didesnis rudenį ir žiemą. Kirstukų skaičius buvo labai žemas per visą tyrimą ir, atrodo, kad jie turi menką gebėjimą apsigyventi izoliuotose vietovėse. Tyrimas rodo, kad izoliuotų miškų teritorijos žemės ūkio mozaikoje

yra svarbios, ypač kaip smulkiųjų žinduolių peržiemojimo vieta (Ylönen ir kt., 1991).

Analizuojant 29 Lenkijos, Čekijos Respublikos ir Slovakijos Respublikos vietovių *M. arvalis* tyrimo rezultatus, smulkiųjų žinduolių dinamikoje yra pastebėtas naujas geografinis gradientas. Šis gradientas tęsiasi nuo pastovesnių šiaurinių populiacijų Lenkijos pajūryje link nepastovių ciklinių populiacijų Slovakijos Respublikos piečiausiose dalyse ir yra priešingas Fenoskandijos gradientui. Visi išnagrinėti kintamieji (tokie kaip vidutinis tankumas, ciklo amplitudė, tankumo svyravimas ir antros eilės autoregresyvinio modelio koeficientai) parodo nuoseklų platumos kitimą. Apibendrintoje analizėje pabrėžiama, kad sezoniškumas gali būti pagrindinis faktorius, paaiškinantis nustatytą smulkiųjų žinduolių geografinį gradientą (Tkadlec, Stenseth, 2001).

Naudojant *M. pennsylvanicus* populiacijos dinamikos didžiuliame lauko aptvare eksperimentinius duomenis buvo sukurtas nuo tankumo priklausantis pelėnų populiacijos augimo modelis. Modelis parodė, kad pelėnų populiacijos augimui svarbus ir nuo tankumo priklausantis reguliavimas, ir sezoniniai poveikiai. Populiacijos augimas aprašomas modeliu, kuris parodo, kad kiekviena pelėno patelė per ateinančius metus gali būti pakeista 400 palikuonių patelių. Literatūros apžvalga rodo, kad tai anaipol nėra didžiausias pelėnų populiacijoje išmatuotas augimo tempas (Turchin, Ostfeld, 1997).

Smulkiųjų žinduolių gyvenimo būdo sezoninėse aplinkose stebėjimo tyrimai rodo, kad patelių individualios teritorijos dydis žiemą yra mažesnis negu vasarą, kada vyksta veisimasis. Kadangi teritoriškumas mažėja, kai didėja populiacijos tankumas, o tankumas paprastai didėja veisimosi sezonu, tankumo ir sezoniškumo įtaka smulkiųjų žinduolių socialiniam elgesiui nėra aiški. Tyrime buvo išaiškinta, kuris iš minėtų dviejų veiksnių paaiškina, kaip smulkieji žinduoliai naudoja erdvę (Hoset, 2008).

Pelėnų populiacijos, kurioms būdingi gana pastovūs 3–4 metų cikliniai tankumo svyravimai, bet su besiskiriančia amplitude, buvo tiriamos Šiaurės Švedijoje. Sugautos dominuojančios rūšys buvo *C. glareolus*, *C. rufocanus* ir

M. agrestis. Šalia 3–4 metų cikliškumo, pastebėtas ilgalaikis skaičiaus ir amplitudės svyravimų sumažėjimas, kuris buvo ypatingai ryškus *C. rufocanus* populiacijoje. Buvo pastebėtas būtent šios rūšies populiacijos tankumo mažėjimas pavasarį ir rudenį; tai akivaizdžiai liudijo galimą rūšies išnykimą tiriamoje teritorijoje. Vis dėlto, tankumo mažėjimas pavasarį nuo 1970-ųjų iki 1980-ųjų ir vėliau buvo pastebėtas ir kitose rūšyse – *C. glareolus* ir *M. agrestis*. Skaičiaus ir amplitudės sumažėjimas daugiausia buvo siejamas su padažnėjusiomis švelnesnėmis žiemomis. Tai galėjo neutralizuoti arba netgi skatinti tankumo didėjimą dauginimosi periodu praėjusią vasarą, ypatingai antraisiais ciklo metais. Taigi laipsniškas pavasarinių populiacijų tankumo didėjimas, dėl kurio 1970 metais buvo pasiektas maksimalus tankis ir amplitudės, buvo lydimas sumažėjusio pavasarinių populiacijų tankumo ir svyravimo amplitudės 1980-aisiais, 1990-aisiais ir 2000 metais (Hörnfeldt, 2001).

Vadovaujantis ilgalaikiais duomenimis iš Belovežo girios Lenkijoje apie dvi miško graužikų rūšis – *C. glareolus* ir *A. flavicollis* – buvo į sezoninius komponentus išskaidytos kasmetinės priklausančių nuo populiacijų tankumo (biotinius) ir nepriklausančių nuo tankumo (abiotinius) veiksmų struktūros. Kaip nepriklausomus nuo tankumo veiksmus tyrėjai naudojo Šiaurės Atlanto Svyravimus (ŠAS – pakaitinis kintamasis bendroms klimato sąlygoms) ir metinius sėklų produkcijos duomenis. Pastebėtas tik menkas ŠAS poveikis abiem rūšims. Tačiau ŠAS poveikis dingsta, kai sėkliniai augalai yra įtraukiami į modelius (tiek metinius, tiek ir sezoninius – parodant, kad ŠAS visų pirma paveikia sėklų derlių). Sėklų produkcija modeliuose rodo teigiamą poveikį tik žiemos metu, todėl galima teigti, kad per metus vykstantys graužikų populiacijos tankumo svyravimai yra susiję su sėklų produkcijos, labiausiai ažuolo sėklų, kiekio svyravimais. Dėl *A. flavicollis*, tai šiek tiek teigiamas skroblo poveikis taip pat pastebimas vasaros *A. flavicollis* populiacijos dinamikoje (Stenseth ir kt., 2002).

Buvo analizuota, kaip keičiasi 1986–1992 Vakarų Suomijos plėšrūnų gausumas toje teritorijoje, kur pelėnams būdingas 3 metų cikliškumas.

Smulkiųjų žinduolių gausumas buvo tirtas mušamųjų spąstelių metodu keliose dirbamosios žemės teritorijose (kiekviena 3 km²) balandžio, birželio, rugpjūčio ir spalio mėnesiais (1986–1990) ir vizualiai vertintas smulkiųjų žinduolių plėšrūnų (paukščių, žinduolių bei roplių) gausumas. Tirtas 3 metų ciklas buvo būtent *Microtus* genties pelėnų ciklas (*M. agrestis* ir pelėno dvynio (*Microtus rossiaemeridionalis*)) ir stebėti jais mintančių smulkiųjų plėšrūnų pokyčiai (mažų kiauninių šeimos plėšrūnų ir pelėnais mintančių paukščių). Plėšrūnų gausumo didėjimo sulėtėjimo trukmė pavasarį pasirodė esanti susijusi su žiemos trukme; tai rodo, kad stiprus sezoniškumas gali sukelti užsitęsusių ir lėtesnius plėšrūnų gausumo svyravimus šiaurinėse platumose, negu platumose, esančiose piečiau. Rezultatai parodė, kad nuo pavasario iki vasaros pradžios, migruojančių plėšriųjų paukščių poveikis gali būti panašus į kiauninių šeimos plėšrūnų. Tai sukelia ilgo periodo laikotarpį, būtina, kad įvyktų 3 metų pelėnų ciklas. Tuo tarpu beveik tiesioginis nuo tankumo priklausantis visų pagrindinių plėšrūnų poveikis vasaros pabaigoje gali sumažinti smulkiųjų žinduolių tankumo erdvinį pasiskirstymą (Norrdahl, Korpimäki, 2002 a,b).

Smulkiųjų graužikų bendrijos tyrimai rodo daugiamečius gausumo svyravimus Šiaurės Fenoskandijoje. Laikydami pavasario ir rudens gausumus kaip dviejų kintamųjų laiko eilučių modelio kintamuosius, buvo ištirti populiacijos reguliavimo sezoniniai aspektai ir taip panaudota daugiau turimų duomenų negu daugelyje ankstesnių tyrimų apie graužikų bendrijų rodiklių svyravimus. Analizė parodė esminę tankumo priklausomybę nuo populiacijos didėjimo žiemos metu. Tai apima praėjusio rudens tankumo didelį tiesioginį poveikį ir ženklų 2 metus uždelstą pavasario tankumo poveikį. Populiacijos augimas vasarą yra uždelstos priklausomybės nuo tankumo įrodymas. Reguliavimas žiemos laikotarpiu yra pagrindinė priežastis, lemianti daugiamečių ciklą atsiradimą bendrijoje ir manoma, kad ilgos ir sunkios žiemos kartu su uždelsto tankumo priklausomybe gali būti pelėnų populiacijos svyravimų tiesioginė priežastis šiaurinėse ir kalnuotose vietovėse (Hansen ir kt., 1999).

Apie nevegetacinio sezono įtaką smulkiesiems žinduoliams yra žinoma mažai. Lietuvoje panašūs duomenys analizuoti 2006 m. (Balčiauskas, Gudaitė, 2006). Kitose šalyse žiemos sezono smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčiai išanalizuoti daug giliau.

Dauguma gyvūnų gyvena sezoniškai besikeičiančioje aplinkoje, kai individų gausumas bet kurio sezono pradžioje priklauso nuo prieš tai išgyvenusių buvusio sezono metu (Solonen, 2006). Nors dauginimasis žiemą retkarčiais vyksta, smulkiųjų žinduolių populiacija šaltuoju metų periodu sumažėja (Pucek ir kt., 1993; Norrdahl, Korpimäki, 2002). Manoma, kad užtrunkantys nenutrūkstami šalčio ir sniego periodai stipriau neigiamai veikia gyvūnus, negu keletas trumpesnių periodų su šiltesnio oro tarpniais, tačiau, daugelio autorių nuomone, šaltomis žiemomis su stora sniego danga, kuri yra prieglobstis nuo šalčio ir plėšrūnų, būna palankesnės sąlygos smulkiesiems žinduoliams negu šiltomis žiemomis (Hansson, Henttonen, 1985; Solonen, 2006). Šiltomis žiemomis temperatūros svyravimas apie užšalimo tašką gali labai pakenkti dėl to, kad užšalant ir atitirpstant sudrėksta smulkiųjų žinduolių mikrobuveinės (Solonen, 2001, 2004).

Vabzdžiaėdžių ir smulkiųjų graužikų augimo sezoniniai svyravimai buvo nuo septintojo iki devintojo 20 amžiaus dešimtmečio daugelio vykdytų tyrimų objektas (Pucek, Markov, 1964; Kubik, 1965; Pucek, 1970; Brown, 1973; Iverson, Turner, 1974; Peterborg, 1978; Pistole, Cranford, 1983). Buvo aprašyta, kad vėlai rudenį gimusių *C. glareolus* ir *M. pennsylvanicus*, augimui būdingos dvi augimo fazės. Jie greitai auga iki žiemos, po to greitas augimas vėl tęsiasi pavasarį (Kubik, 1965; Iverson, Turner, 1974). *M. pennsylvanicus* suaugėliai yra jautresni nepalankioms žiemos sąlygoms negu lytiškai nesubrendę individai, nes jie netenka svorio (Iverson, Turner, 1974). Lytiškai nesubrendusių individų augimas žiemą tebevyksta, tačiau žymiai lėčiau negu vasarą (Pistole, Cranford, 1983). Kadangi žiemos Baltijos šalyse paskutiniaisiais metais akivaizdžiai šiltėja (Stroch ir kt., 2008), buvo palyginta, ar pasikeitė smulkiųjų žinduolių augimo dėsningumai, aprašyti prieš keletą dešimtmečių, kai žiemos sąlygos buvo atšiauresnės.

A. flavicollis gausumas, paplitimas ir sąveika su kitų rūšių graužikais Europoje yra gerai ištirti (Adamczewska, 1961; Bergstedt, 1965; Jensen, 1975; Grüm, Bujalska, 2000; Horváth, Wagner, 2003; Koshev ir kt., 2005; Suchomel, 2006; Bujalska, Grüm, 2008). Duomenų apie šios rūšies gausumo sumažėjimą žiemos metu nėra tiek daug (Pucek ir kt., 1993; Bujalska, Grüm, 2006; Vukicevic-Radic ir kt., 2006 a, b; Suchomel, 2007). Pavyzdžiui, Lenkijoje, nežiūrint smulkiųjų žinduolių tyrimo senų tradicijų, iki šiol yra paskelbtos tik kelios publikacijos apie *A. flavicollis* išgyvenimą per žiemą; trys iš jų – pagal tą pačią tyrimų medžiagą iš Belovežo girios, o ir kitų straipsnių duomenys taip pat surinkti Lenkijos š.r.dalyje (Pucek ir kt. 1993; Jędrzejewski, Jędrzejewska, 1996; Stenseth ir kt., 2002; Bujalska, Grüm, 2006). Apie *C. glareolus* žinoma tai, kad, priklausomai nuo gimimo laiko, skiriasi įvairiu metų laiku gimusių vadų (kohortų) augimas ir lytinės brandos pasiekimas. Skirtumai tarp kohortų sumažėja žiemos metu ir tampa nebepastebimi kitų metų pavasarį (Zejda, 1971).

Smulkiųjų žinduolių mirtingumas žiemą yra stipriai veikiamas žemos aplinkos temperatūros. Individai, turintys geresnes termogenines savybes, gali tikėtis išgyventi lengviau, negu tie, kurių termogeninės savybės yra prastesnės.

Didžiojoje Britanijoje, Škotijoje, *M. agrestis* buvo gaudomi 1995–1996 ir 1996–1997 m. žiemomis dviejuose laukuose. Sugauti gyvūnai buvo pažymėti ir gražinti į laboratoriją, kur buvo išmatuotas jų metabolizmas poilsio būsenoje (RMR), termogeninės savybės ir kūno masė. Pelėnų, pagautų žiemos pradžioje ir pabaigoje, kūno masė, metabolizmas ir termogeninės savybės patikimai nesiskyrė. Kūno masė patikimai kito žiemos mėnesiais. Mažiausia ji buvo sausio mėnesį, didžiausia kovo. Termogeninės savybės taip pat svyravo žiemos metu, o skirtumai buvo patikimai susiję su aplinkos temperatūros pokyčiais. Tai rodo, kad pelėnai, pasižymintys geresnėmis termogeninėmis savybėmis, buvo labiau linkę būti aktyvesni šaltomis naktimis, arba, kad pelėnai buvo lankstesni savo termogeninėmis savybėmis. RMR pokyčiai žiemą nebuvo patikimi. Smulkieji žinduoliai, išgyvenę žiemą, pasižymėjo ženkliai didesniu liekamuoju RMR už tuos, kurie išmirė (ar ilgam emigravo), bet

išgyvenę patikimai nepasižymėjo didesne kūno mase, RMR, termogeninėmis savybėmis ar liekamosiomis termogeninėmis savybėmis (Jackson ir kt., 2001).

Peržiemojusių *M. agrestis* Kielder miške populiacijai buvo būdingi dideli kūno masės ir reprodukcijos pradžios svyravimai pavasarį. Lauko eksperimentas, kai pelėnai buvo pernešti į kitą vietą viduržiemį, parodė, kad pirminės populiacijos charakteristikos yra greitai prarandamos, kadangi gyvūnai greitai prisitaiko prie savo naujos aplinkos. Vadinasi, peržiemojančių pelėnų populiacijos rodiklių pokyčiai tiesiogiai priklauso nuo lankstaus atsako į artimiausią aplinką. Žiemojančių pelėnų energijos sueikvojimo tyrime nustatyta, kad kūno masės pokytis tarp vietovių pirmiausiai skiriasi dėl energetinių apribojimų, o ne dėl mitybos pokyčių dėl plėšrūnų įtakos. Pavasarinės reprodukcijos pradžia yra susijusi su veisimosi sąlygų gerėjimu (Ergon, 2003).

Peržiemojusių smulkiųjų žinduolių (kirstukų, pelėnų ir pelių) populiacijos pokyčiai buvo nagrinėjami remiantis ilgalaikiais duomenimis, kurie gauti 1981–2005 metų pavasarį ir rudenį Pietų Suomijoje atlikus gaudymus spąsteliais. Buvo iškelta hipotezė apie švelnių žiemų neigiamą poveikį populiacijų žiemojimo sėkmei. Smulkiųjų žinduolių tankumo sumažėjimas svyravo žiemos metu tarp rūšių ir grupių. Tarp pakrantės pelėnų populiacijos ir pelėnų, esančių toli nuo pakrantės, populiacijos skirtumai buvo nepatikimi, tačiau patikimai skyrėsi skirtumai tarp pietinės pakrantės vietinių pelėnų populiacijų. Smulkieji žinduoliai sėkmingiau žiemojo miškuose negu atviruose laukuose ir švelnios žiemos neigiamai įtakojo būtent atvirų buveinių smulkiųjų žinduolių populiacijas (Solonen, 2006).

Vidinių veiksnių (pvz., nuo tankumo priklausančių) ir išorinių veiksnių (pvz., klimato) santykinis poveikis gali būti kritinis šiaurinių pelėnų ir lemingų populiacijų skirtingų dinamikos modelių (įskaitant cikliškumą) žiemos demografijai. Atliekant tyrimą Norvegijoje buvo stebėtos 48 tundrinių pelėnų populiacijų, introdukuotų į eksperimentinius uždarus sklypus, žiemos demografijos. Populiacijos kitimo greitis žiemos metu (lapkričio–gegužės mėnesiais) buvo priklausomas nuo vidinių veiksnių (priklausančių nuo

tankumo). Tačiau dideli pokyčių greičio svyravimai tarp skirtingų žiemų buvo dėl nuo tankumo nepriklausomų (išorinių), labiausiai tikėtina su klimatu susijusių, išgyvenamumo rodiklio svyravimų. Paprastai šiltas oras, dėl kurio susiformuoja ledas ant žemės, yra neigiamas veiksnys vertinant žiemos išgyvenamumą. Tikėtina, kad, jeigu padažnėtų tokių atvejų, įprastos šiaurinių smulkiųjų graužikų populiacijų ciklinės dinamikos sutriktų dėl klimato kaitos. Duomenys patvirtino hipotezę, kad pelėnai sureguliuo savo kūno masę žiemos metu iki tam tikro vidurkio, kad maksimaliai padidintų išgyvenusiųjų žiemą skaičių. Patinų išgyvenamumo rodiklis buvo mažesnis negu patelių, matyt, dėl didesnės jų kūno masės. Tai lėmė didesnę patelių proporciją populiacijose pavasarį (Aars, Ims, 2002).

Šiaurės Kanadoje buvo užfiksuota temperatūra ore ir samanose po sniegu naudojant termistorius, o sniego gylis ir tankis buvo matuojamas šalia zondo, taip pat kaip vietovių, nutolusių maždaug 3–60 mylių. *C. gapperi*, raudonasis pelėnas (*Clethrionomys rutilus*) ir *P. rnaniculatus* buvo gaudomi nevienodais intervalais. Skirtumai pastebėti tarp metų ir temperatūrų po sniegu, kurie menkai koreliavo su oro temperatūra, sniego storium ir sniego susikaupimu. Po sniegu žemiausios užfiksuotos temperatūros buvo -14°C 1966 sausį ir -9°C 1967 metais. Mirtingumo rodiklis kito priklausomai nuo rūšies ir metų. Buvo žymus *C. rutilus* sumažėjimas dėl užsitęsusio šaltojo periodo su žemės išalu 1965–1966 m. Žiemos įtaka visoms trimis rūšims yra žymiai menkesnė negu vasaros. Kūno svorio vidurkių metiniai skirtumai buvo maži ir nesusiję su populiacijos tankumu (Fuller ir kt., 1969).

Žiemą smulkieji graužikai didžiąją laiko dalį praleidžia po sniegu esančiuose plotuose, tarp sniego dangos ir žemės. Po sniegu esanti erdvė nėra tolygi, ji suskaidyta į pasiekiamus ir nepasiekiamus plotus su ledu, dengiančiu augaliją. Visa tai gali sumažinti priėjimą prie galimų maisto išteklių.

Norint patikrinti, ar ledo susiformavimas sumažino prieigą prie maisto ir tokiu būdu apriboja smulkiųjų graužikų išlikimo galimybes žiemos metu, Norvegijos pietinėje dalyje, Finse, buvo atliktas eksperimentas, kurio metu padidinta po sniegu esanti erdvė, padėjus gofruotus aliuminio lakštus ant

žemės prieš prasidedant žiemai. Lakštai neleido formuotis ledui, tačiau vaizdavo natūralią po sniegu esančią erdvę ir taip suteikė daugiau erdvės gyvūnams, gyvenantiems ir besimaitinantiems po sniegu. Augalijos nuėdimo apimtis per žiemą buvo išmatuota ištirpus snigui, nagrinėjant procentinį ploto nuėdimą. Bandymo rezultatas – padidėjęs išgyvenimas; tai susiję su žymiai padidėjusiu galimu naudotis plotu ir didesniu augalijos nuėdimu po šiais pridėtiniais lakštais. Patelių duomenys teigiamai koreliavo tarp išlikimo tikimybės ir kūno masės, tuo tarpu tarp patinų to nebuvo pastebėta. Rezultatai parodė, kad sniego danga sumažina išgyvenimo tikimybę žiemą, apdengdama augaliją ledu ir taip sumažindama galimybę naudotis kitais prieinamais maisto ištekliais. Ledo kiekis ir jo forma gali kisti priklausomai nuo metų dėl besikeičiančių oro sąlygų. Kryptingi ir ilgalaikiai klimato pokyčiai gali pasireikšti padidėjusiu ledo susidarymu po sniegu esančioje sistemoje. Toks pablogėjimas gali sumažinti galimybes išgyventi žiemą ir veikti taip, kad stabilizuotų populiacijų dinamiką ir sumažintų pelėnų cikliškumą (Korslund, Steen, 2006).

2.4. Smulkiųjų žinduolių biomasė ir jų reikšmė plėšrūnams

Smulkiaisiais žinduoliais minta daugelis aukščiausio lygmens mitybinės grandies atstovų – plėšriųjų paukščių ir žinduolių (Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998). Tai naminės pelėdos (*Strix aluco*), kurių mityboje svarbios *A. flavicollis* ir *C. glareolus* (Cramp, 1998; Obuch, 2011; Zawadzka, Zawadzki, 2007; Wiącek ir kt., 2009; Romanowski, Żmihorski, 2009; Balčiauskienė ir kt., 2005, 2006; Balčiauskienė, Naruševičius, 2006), mažieji apuokai (*Asio otus*), kurių mityboje vyrauja *Microtus* genties pelėnai (Goszczyński, 1981; BWP, 1998; Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998; Bertolino ir kt., 2001; Birrer, 2009), kiti plėšrieji paukščiai – suopis (*Buteo buteo*), mažasis erelis rėksnys (*Aquila pomarina*), vištvanagis (*Accipiter gentilis*), pelėsakalis (*Falco subbuteo*) (Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998; Sergio, Bogliani, 1999). Smulkieji žinduoliai yra svarbūs ir lapių (*Vulpes vulpes*), mangutų (*Nyctereutes procyonoides*), šeškų (*Mustela putorius*), kiaunių (*Martes martes*, *M. foina*) ir

netgi vilkų (*Canis lupus*) bei lūšių (*Lynx lynx*) mitybai (Goszczyński, 1974; Jędrzejewski, Jędrzejewska, 1993; Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998; Kauhala ir kt., 1998; Sidorovich ir kt., 2000; Baltrūnaitė, 2002, 2005, 2006). Taigi smulkieji žinduoliai yra be abejonės svarbi grandis įvairių plėšrūnų mityboje (Zalewski, 1996; Korpimäki, 1985; Marti ir kt., 2007).

Priklausomai nuo buveinės ir sezono, vienu plėšrūnų mitybos spektras yra labai platus, pavyzdžiui, *V. vulpes*, *S. aluco*, *N. procyonoides* mityboje svarbios daugelis smulkiųjų žinduolių rūšių (Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998; Sidorovich ir kt., 2000; Bertolino ir kt., 2001; Baltrūnaitė, 2002, 2005, 2006; Birrer, 2009). *A. otus*, *F. subbuteo* mitybinė niša yra siauresnė (Goszczyński, 1981; Sergio, Bogliani, 1999; Balčiauskienė ir kt., 2006). Kai kada plėšrūnai turi įtakos netgi retųjų rūšių populiacijoms (Zvůral, Obuch, 1996; Lesiński, Gryz, 2008).

Plėšrūnų poreikis maisto kiekiui yra gerai žinomas (Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998). Aukų biomasės duomenys gali labai skirtis įvairiose buveinėse, todėl turi būti kiekvienu atveju įvertinami konkrečioms sąlygoms (Churchfield ir kt., 1997; Michel ir kt., 2006). Pvz., Belovežo girioje nustatyta, kad pavasarį graužikų biomasė yra beveik septynis kartus, vabzdžiaėdžių – keturis kartus mažesnė negu rudenį. Plėšrūnų sunaudojama graužikų biomasė yra apie 300 %, vabzdžiaėdžių – 130 % nuo vidutinės metinės (Jędrzejewski, Jędrzejewska, 1993; Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998).

Smulkiųjų žinduolių biomasei svarbūs visi buveinės elementai, pvz. gyvatvorės agrolandšafte (Churchfield ir kt., 1997; Pardini ir kt., 2005; Michel ir kt., 2006; Gelling ir kt., 2007; Umetsu, Pardini, 2007). Nors yra tyrimų, įvertinusių smulkiųjų žinduolių gausos ir biomasės pokyčius lauko užžėlimo metu (Huntly, Inouye, 1987), miško buveinių sukcesijoje po gaisro (Ford ir kt., 1999; Converse ir kt., 2006) ir retinimo (Wilson, Carey, 2000), pievos – miško sukcesijos metu vykstanti smulkiųjų žinduolių biomasės kaita nėra iširta (Carey, Johnson, 1995).

2.5. Smulkiųjų žinduolių tyrimai įvairiuose Lietuvos biotopuose

Lietuvoje taip pat atliekami smulkiųjų žinduolių tyrimai skirtinguose biotopuose, tarp jų ir miško sukcesijos pradinėse stadijose – kirtavietėse, pievose, įvairaus amžiaus miškuose, tačiau daugelis autorių analizuoja smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčius atskirose buveinėse ir retai kuris aprašo visų miško pradinių sukcesinių stadijų smulkiųjų žinduolių tyrimus apibūdinančius duomenis.

Ištyrus smulkiųjų žinduolių bendriją Rytų Lietuvoje pirmojoje mišraus miško sukcesijos stadijoje nustatyta, kad į iškirstus miško plotus pirmiausia atsikelia migruojančių graužikų rūšys – naminė pelė (*Mus musculus*), pelė mažylė (*Micromys minutus*), *A. agrarius*. Tačiau, užsodinus miško kirtimą pušimis, po 2–3 metų šioje vietoje dominavo 2 rūšys – *C. glareolus*, *A. flavicollis* ir viena migruojančių smulkiųjų žinduolių rūšis – *A. agrarius* (Мажеиките, 1995).

A. Janonytė savo darbe teigia, kad tiek smulkiųjų žinduolių rūšinė sudėtis, tiek gausumas bendrijoje kinta po miško tvarkymo (kirtimų). Tačiau jo poveikis atskirai rūšiai yra nevienodas. Pavyzdžiui, miške gyvenančios rūšys, kaip daugelis *Clethrionomys* genties smulkiųjų žinduolių, paprastai retai kada pagaunamos kirtimuose, kai tuo tarpu atvirų buveinių rūšys, kaip *Microtus* – dažnai. Besidauginančios *C. glareolus* patelės yra sėslios ir jų veisimuisi reikalingos uždaros erdvės. Tačiau jaunikliai, atvesti brandžiuose miškuose vasaros pradžioje, emigruoja į jaunesnius miškus veistis. Ten tikimybė per žiemą išlikti dėl maisto išteklių trūkumo nedidelė. Smulkiųjų žinduolių bendrijos struktūra mišraus miško sukcesijos pirmojoje stadijoje pastovi ir nesudėtinga. Dauguma gyvenančių rūšių būna pirminiai vartotojai (pelėnai, pelės) ir tik 2–3 rūšys – antriniai vartotojai (kirstukai) (Janonytė, 2007).

R. Šinkūnas išanalizavo fragmentacijos įtaką smulkiųjų žinduolių bendrijos rodikliams. Tirtose ežerų salose autorius užregistravo 8 smulkiųjų žinduolių rūšis. Didžiausia įvairovė buvo užfiksuota pievų fragmentuose, mažesnė – miškų fragmentuose, visų mažiausia – salose. Miške dominavo

C. glareolus, subdominavo *A. flavicollis*, pievose dominavo *C. glareolus*, subdominavo *S. araneus* ir *M. agrestis* (Šinkūnas, 2006).

S. araneus ir *S. minutus* populiacijos dinamika (tankumas, amžiaus struktūra, lyties santykis) buvo tyrinėta 1987 ir 1993 vasarų pabaigoje, smulkiųjų žinduolių bendrijos formavimosi metu ataugančiose plynose kirtavietėse Rytų Lietuvos mišriuosiuose miškuose Molėtų rajone. Ištirtoje vietovėje *S. araneus* tankumas buvo patikimai didesnis, o jo daugiamečiai tankumo svyravimai buvo stabilesni, palyginus su *S. minutus*. Amžiaus struktūros (jaunikliai – suaugėliai) ir lyčių santykio pokyčiai koreliavo su tankumo svyravimais (Mažeikytė, 2009).

Smulkiųjų žinduolių gausumą ir įvairovę ant bebrų trobelių analizavo Ulevičius ir Janulaitis (Ulevičius, Janulaitis, 2007). Rezultatai parodė, kad iš 9 sugautų smulkiųjų žinduolių rūšių ant tirtų bebrų trobelių Rytų Lietuvoje, ženkliai dominavo *C. glareolus*. Tuo tarpu aplinkiniuose trijuose biotopuose – mišriame miške, sukultūrintoje pievoje ir pievoje, šalia kanalo buvo pagauti tik 4 smulkiųjų žinduolių rūšių individai, kurių bendras santykinis gausumas buvo mažesnis nei ant bebrų trobelių. Autoriai teigia, kad bebrų trobelės yra labai patraukli gyvenamoji aplinka smulkiesiems žinduoliams, ypač *C. glareolus* (Ulevičius, Janulaitis, 2007).

Analizuoti smulkiųjų žinduolių rūšių duomenys, jų populiacijų įvairovės rodikliai ir *C. glareolus* reprodukcijos trikdžiai 1981–1990 metais Ignalinos atominės elektrinės vietovėje. Polidominantiškiausia smulkiųjų žinduolių bendrija buvo užregistruota pievose, o monodominantiškiausia – regiono miškuose ir pelkėse. *C. glareolus* buvo dominuojanti rūšis. 1986–1988 metais smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovė ženkliai sumažėjo, tačiau išaugo dominavimo rodiklis. Po 1984 metų buvo aptiktas ryškus rudųjų pelėnų veisimosi trikdys, kuris pasireiškė neimplantacijos ir embriono rezorbcijos forma (Balčiauskas, 2005).

Smulkiųjų žinduolių rūšių sudėtis ir gausumas bei smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčiai po to, kai žemės ūkio paskirties laukai nebuvo dirbami buvo nagrinėjami miško fragmentų ir supančių laukų matricoje. Dažniausiai miško

fragmentuose aptinkamos rūšys buvo *C. glareolus*, laukuose – *M. arvalis*. *C. glareolus* ir *A. flavicollis*; apskaičiuotas didžiausias aptikimo dažnis. Kitos rūšys buvo aptinkamos rečiau. Smulkiųjų žinduolių santykinis gausumas nebuvo skirtingas miško fragmentuose, nepriklausomai nuo jų dydžio, ir greta esančio lauko matricoje. Mažuose miško fragmentuose smulkiųjų žinduolių rūšinė sudėtis nebuvo pastovi. Nedirbant greta esančio lauko, smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovė miško fragmentuose sumažėjo. Tyrimo duomenimis, *C. glareolus* buvo vienintelė smulkiųjų žinduolių rūšis miško fragmentuose, kuri per pirmuosius sukcesijos metus teigiamai reagavo su landšafto matricos pokyčiais po miško ataugimo žemės ūkio paskirties lauke (Šinkūnas, Balčiauskas, 2006).

Įvertinant žemėnaudos pokyčių įtaką smulkiesiems žinduoliams buvo apibendrinti tyrimai, atlikti krūmais ir mišku užaugančiose pievose:

1977 m. Biržų girios pakraščio pievose iš viso buvo sugauti 389 individai, priklausantys 13 smulkiųjų žinduolių rūšių. Dominuojančia rūšimi buvo *C. glareolus*, subdominavo *S. araneus*, *M. arvalis*, *A. flavicollis* ir *M. agrestis*. Visų kitų rūšių dalis sugavime buvo nedidelė. 1981–1990 m. Vyšniavos pievose (Drūkšių ežero pakrantėje) iš viso buvo sugauti 208 individai, priklausantys 8 smulkiųjų žinduolių rūšims. Per visą laiką dominavo trys smulkiųjų žinduolių rūšys – paprastasis pelėnas, rudasis pelėnas, ir paprastasis kirstukas. Smulkiųjų žinduolių bendrijos kitimas vyko mažėjant rūšių skaičiui. Pievoms bei atviroms vietoms būdingesnes rūšis keitė miško rūšys. Pirmaisiais sukcesijos metais (1981–1983 m., mažos eglaitės įsodintos pievoje) rūšių skaičius buvo didelis, bendrijos įvairovė aukšta. Buvusi gausiausia pievinė rūšis, *M. arvalis*, išsilaikė dar ketverius metus. Kai lapuočiai, daugiausia juodalksniai ir beržai, užgožė eglaites, bendrijoje pradėjo dominuoti *C. glareolus*, o bendrijos įvairovė pasidarė minimali (Balčiauskas, Angelstam, 1993).

Veržos–Ščibros santakoje (Šalčininkų rj.) 1997 m., natūralios pievos užaugimo pradinėje stadijoje (pieva, nendrynai ir krūmai) smulkiųjų žinduolių gausumas nebuvo mažas, tačiau sugauti tik *A. agrarius*, *C. glareolus*, *S. arvalis*

individai. 1999 m. Kretingos rj. krūmuotoje pievoje prie Minijos upės (pradinė užaugimo stadija) smulkiųjų žinduolių gausumas buvo aukštas, sugauti 5 rūšių individai – *A. flavicollis*, *C. glareolus*, *M. arvalis*, *M. oeconomus*, o dominavo *A. agrarius*. 1997 m. Pasruojės žuvininkystės ūkio tvenkinių vietoje susiformavusiose, pradinio užaugimo stadijoje esančiose pievose sugauti *A. flavicollis*, *M. oeconomus*, *C. glareolus*, kirstukas nykštukas (*Sorex minutus*). Gausumas siekė 12–16 individų, sugautų iš 100 spąstelių per 1 parą (toliau – ind./100 sp/p.) Gudono ežero apylinkėse, kur pievos užaugimo stadijos įvairios – iki krūmynų, 1997 m. vykdytų tyrimų metu smulkiųjų žinduolių gausumas buvo 12–28 ind./100 sp/p., sugauti 5 rūšių gyvūnai – *S. arvalis*, *S. minutus*, *M. arvalis*, *C. glareolus*, *A. flavicollis*. Virvytės upės paupiuose tais pačiais metais (paskutinė užaugimo stadija, mišku virstanti pieva, peraugusi karklais ir nendrynais) sugauti 3 rūšių smulkieji žinduoliai – dominavo *C. glareolus*, dar sugauti *M. oeconomus* ir *M. minutus*. Gausumas buvo gana didelis, 44 ind./100 sp/p. *M. agrestis* santykinis gausumas besiformuojančioje smulkiųjų žinduolių bendrijoje, kirtavietėje vykstant augalijos sukcesijai, per pirmuosius ketverius metus kito nežymiai, o didžiausias buvo šeštaisiais bendrijos egzistavimo metais. Analogiškai kito jo populiacijos gausumas (Balčiauskas ir kt., 1997).

Lietuvoje optimalios lazdyninių miegapelių (*Muscardinus avellanarius*) gyvenimo sąlygos gali būti randamos tik kai kuriose užaugančiose kirtavietėse, esančiose derlingose augavietėse, kuriose auga jaunos eglutės (dažniausiai pasodintos miškininkų), jauni lapuočiai medeliai, taip pat lazdynai, avietės, sausmedžiai ir šalteکشniai (Juškaitis, 2007 a, b).

Buvo nustatyta miško ugdymo (valymo ir einamųjų) kirtimų bei pagrindinių (atrankinių ir plynųjų) miško kirtimų įtaka *M. avellanarius* gausumui ir teritorijos panaudojimui. Einamieji miško kirtimai, kurių metu miško medynuose buvo iškiristas beveik visas pomiškis ir trakas turėjo tik trumpalaikį neigiamą poveikį. Kirtimo metais *M. avellanarius* santykinis gausumas sumažėjo 2 – 4 kartus, bet po 2–3 metų, kai iškirstame plote pradėjo atželti iškiristas trakas, *M. avellanarius* gausumas visiškai atsistatė.

Septintaisiais metais po einamojo kirtimo *M. avellanarius* santykinis gausumas išaugo dvigubai, palyginus su prieš kirtimą buvusiu gausumu. Tuo tarpu apie 10 metų amžiaus jaunuolyno valymas turėjo žymią neigiamą įtaką *M. avellanarius* gausumui ir šios teritorijos naudojimui. Plynasis miško kirtimas visiškai sunaikino *M. avellanarius* buveinę. Tačiau jau antraisiais metais po kirtimo *M. avellanarius*, visų pirma savarankiški jaunikliai, pradėjo naudotis atželiančia kirtaviete. Ketvirtaisiais ir penktaisiais metais po plynojo kirtimo atželianti kirtavietė tapo ypač palankia buveine *M. avellanarius* (Juškaitis, Remeisis, 2007 a, b).

2003 metais tyrimai vykdyti Kurtuvėnų regioninio parko šiaurinėje dalyje. Daugiausia smulkiųjų žinduolių rūšių (n=10) aptikta pievose, tarp jų dominavo *M. arvalis*. Pievos pasižymėjo itin didele smulkiųjų žinduolių įvairove (sugauta 10 smulkiųjų žinduolių rūšių). Šiame biotope, be dominuojančios rūšies, nemažai sugauta *S. arvalis*, *C. glareolus* ir *M. oeconomus*. Tyrimai parodė, kad atskirų rūšių individų gausumas ir dominavimas tam tikruose biotopuose atskirais metais gali labai skirtis (Zalunskaitė, Lopeta, 2005).

Smulkieji žinduoliai buvo gaudomi Nevėžio kraštovaizdžio draustinio monitoringo vietose 1991–2003 metais. Tirtoje teritorijoje, kurią sudarė pieva ir pelkė, dominavo 3 rūšių žinduoliai: *A. agrarius*, *C. glareolus* ir *A. flavicollis*. Pievoje sugauti 6 smulkiųjų žinduolių rūšių individai. Pievoje ir pelkėje dominavo *A. agrarius*. Atskirais metais bendras santykinis smulkiųjų žinduolių gausumas labai svyravo pievoje (Pakeltytė, Andriuškevičius, 2004).

2008 m. buvo atlikti tyrimai rugpjūčio – lapkričio mėnesiais Šiaurės Lietuvoje: Kamanų valstybiniame gamtiniame rezervate (VGR), Žagarės regioniniame parke (RP) ir kituose aštuoniuose administraciniuose rajonuose. Iš viso buvo pagauta 13 smulkiųjų žinduolių rūšių. Iš visų sugautų individų, *C. glareolus* buvo dominuojanti rūšis, subdominavo *A. flavicollis* ir *A. agrarius*. Rečiausios rūšys buvo pelkinis pelėnas (*Neomys fodiens*), *M. musculus*, mažoji miškinė pelė (*Apodemus uralensis*), *M. minutus* ir beržinė sicista (*Sicista betulina*). Miškuose ir pievose dominavo *C. glareolus*,

subdominavo *A. flavicollis*. Žemės ūkio vietovėse dominavo *M. arvalis*, subdominavo *A. agrestis*. Visos 13 smulkiųjų žinduolių rūšių buvo pagautos miškuose ir pievose, bet tik devynios rūšys buvo sugautos žemės ūkio teritorijose. *A. uralensis* buvo pastebėta tik Žagarės RP ir Kamanų VGR. *S. betulina* buvo pagauta Rokiškio savivaldybėje, netoli Juodupės kaimo (Alejūnas, Stirkė, 2010).

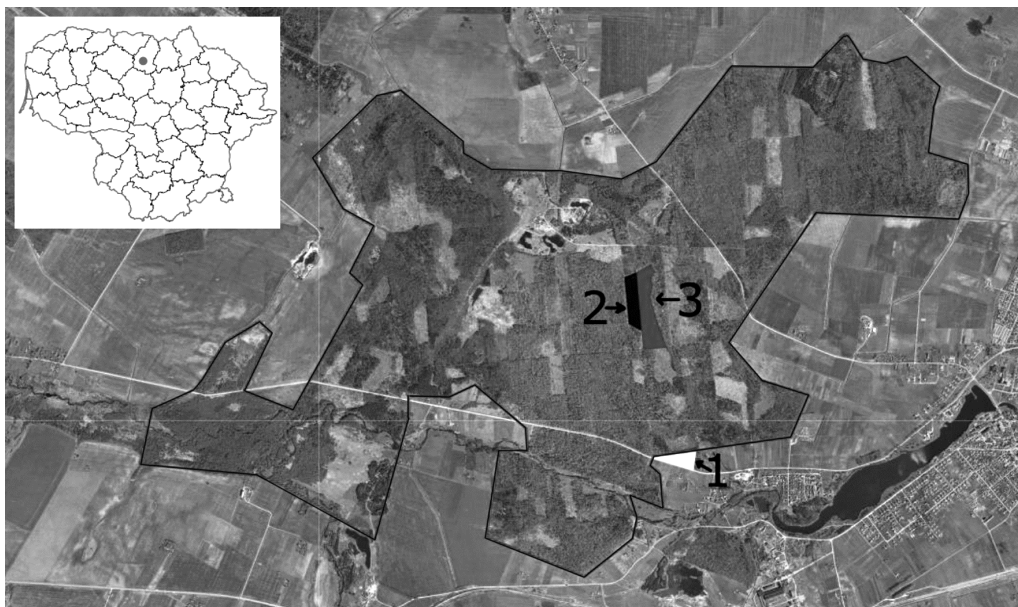
1994–1996 m. rugpjūčio mėnesiais smulkieji žinduoliai buvo tiriami kalvotose moreninėse aukštumose Rytų Lietuvoje. Buvo nustatyta, kad smulkiųjų žinduolių vietinė bendrija yra polidominantinė, joje dominuoja *C. glareolus* ir *M. arvalis*. Šią bendriją charakterizuoja tipiška pakankamai pastovi mitybos grandinė, susidedanti iš *Sorex*, *Clethrionomys*, *Microtus* ir *Apodemus* genčių individų. Didžiausias rūšių gausumas ir įvairovė buvo užregistruoti žemapelkėse, kai tuo tarpu mažiausia įvairovė buvo užfiksuota aukštapelkėse ir sukultūrintose ganyklose. Dažniausiai aptinkamos rūšys buvo *S. araneus*, *C. glareolus* ir *M. arvalis* rūšys, rečiausiai – *S. betulina*, pelėnas dvynys (*Microtus rossiaemeridionalis*), *N. fodiens* ir *M. minutus*. Buvo išaiškinti šių rūšių bendriją apibūdinantys rodikliai ir metinė šių populiacijų gausumo vietinė dinamika. Tyrimas parodė, kad landšafto fragmentacija (ypatingai mažų krūmingų pelkių, kurios ekologiškai yra artimos ekotonams, ir mažų krūmingų upelių ir griovių kalvotose moreninėse aukštumose) teigiamai veikia smulkiųjų žinduolių paplitimą ir jų įvairovės išsaugojimą šiame landšafte, nors kai kurios rūšys ir nebuvo gausios (Mažeikytė, 2002).

3. MEDŽIAGA IR METODAI

3.1. Tyrimo vieta

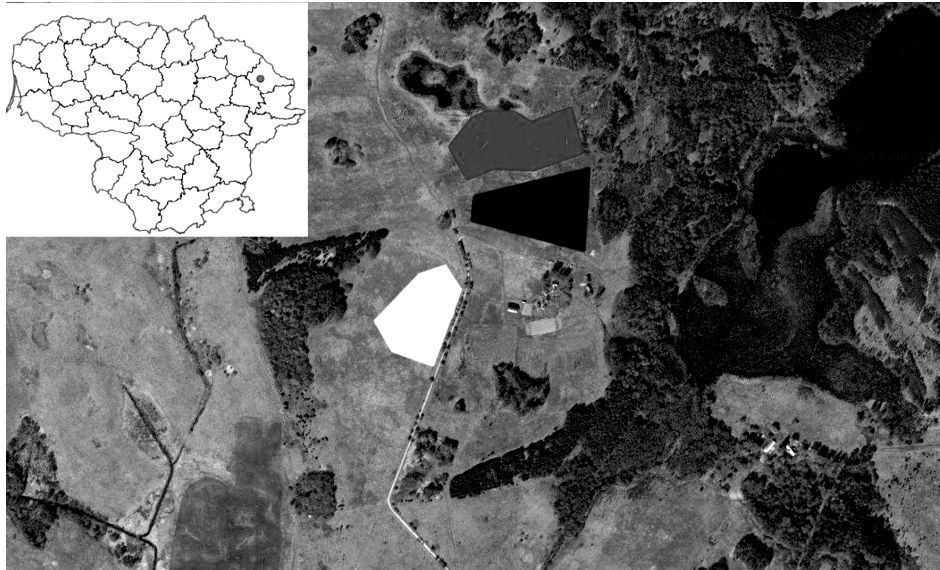
Smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčių miško sukcesijos pradinėse stadijose tyrimai buvo atliekami vegetacinio sezono metu 2007–2008 m. ir 2010–2012 m. birželio – rugsėjo mėn., Pakruojo rj. Pakruojo miške (1 pav.), bei 2010–2011 m. birželio – rugsėjo mėn., 2012 ir 2013 m. rugsėjo mėn. Zarasų rj. (2 pav.). Smulkiųjų žinduolių bendrijos rodiklių šaltojo (nevegetacinio) periodo metu kitimo tyrimai atlikti 2004–2008 m. spalio – balandžio mėn. imtinai Zarasų rj., Kumšos ir Pailgio kaimuose, pievoje (t.y., pradinėje sukcesijos stadijoje) šalia Ilgelio ežero (3 pav., 1 lentelė).

Abiejose vietose tyrimai apėmė tris skirtingus biotopus: pievą, kurioje nevykdoma ūkinė veikla ne mažiau kaip 5 metus, 5–10 metų medyną (toliau tekste vadinamas jaunuolynu¹) ir 15–20 metų medyną (toliau tekste vadinamas medynu¹). Šie trys biotopai vertinami kaip miško sukcesijos pradinės stadijos.



1 pav. Tyrimo teritorijos Pakruojo rj. 1 – pieva (487718, 6204733 LKS), 2 – jaunuolynas (487462, 6205860 LKS), 3 – medynas (487539, 6205854 LKS).

¹ Terminai „jaunuolynas“ ir „medynas“ yra naudojami ekologiniu aspektu ir nėra tapatūs miškininkystėje naudojamiems terminams.



2 pav. Tyrimų teritorijos Zarasų rj. Balta sp. – pieva (610004, 6180196 LKS), juoda sp. – jaunuolynas (610203, 6180345 LKS), pilka sp. – medynas (610223, 6180615 LKS).



3 pav. Tyrimų teritorija Zarasų rj. nevegetacinio sezono metu (tyrimo teritorija apvesta, 631314, 6187355 LKS).

1 lentelė. Tyrimo laikotarpiai 2004–2013 m. (nurodyti mėnesiai) Zarasų rj. nevegetacinio sezono metu (N) ir vegetacinio sezono metu savaiminės ir indukuotos sukcesijų pievoje (P), jaunuolyne (J) ir medyne (M).

Metai	Zarasai	Savaiminė sukcesija			Indukuota sukcesija		
	N	P	J	M	P	J	M
2004	XI–IV	–	–	–	–	–	–
2005	X–IV	–	–	–	–	–	–
2006	XI–IV	–	–	–	–	–	–
2007	XI–IV	–	–	–	VI–X	VI–X	VI–X
2008	XI–IV	–	–	–	VI–IX	VI–IX	VI–IX
2010	–	VII, IX	VII, IX	VII, IX	VI–IX	VI–IX	VI–IX
2011	–	VI, VIII, IX	VI, VIII, IX	VI, VIII, IX	VI, VIII, X	VI, VIII, X	VI, VIII, X
2012	–	IX	IX	IX	VI, VII, IX	VI, VII, IX	VI, VII, IX
2013	–	IX	IX	IX	–	–	–

Pakruojo rj. jaunuolynas ir medynas buvo apsodintas², Zarasų rj. vyko savaiminis teritorijos apaugimas.³ Pakruojo rj. tiriama pieva užėmė 1,26 ha, jaunuolynas 2,8 ha, medynas 6 ha. Zarasų rj. pievos plotas buvo 1,3 ha, jaunuolynas užėmė 2 ha., medynas – 1,6 ha.

Nustatant tiriamų plotų augalijos bendrijos tipą buvo naudojamas kvadratų metodas (Dagys, 1980). Tiriamuosiuose plote parinktas ir virve apjuostas 16 m² kvadratas, kuriame augalai buvo analizuojami, suregistruotos visos augalų rūšys, patekusios į kvadratą, ir įvertintas jų gausumas pagal ploto padengimą (naudojama Braun-Blanquet skalė). Rezultatai pateikti 2 ir 3 lentelėse.

Palyginus tirtus rajonus pagal projekcinį augalijos padengimą, apsodintame jaunuolyne jauni medeliai iki 6 m. aukščio ir krūmai užima didesnę plotą negu savaiminiame jaunuolyne. Apsodintas medynas pasižymi didesniu medžių tankumu negu natūraliai apaugęs atitinkamas plotas. Pakruojo

² Toliau tekste interpretuojami kaip indukuotos pradinės miško sukcesijos biotopai.

³ Toliau tekste interpretuojami kaip savaiminės miško sukcesijos biotopai.

rj. visuose tirtuose plotuose aptinkama samanų, jaunuolyne ir medyne pasitaiko provėžų bei kelmų, ko nėra savaimė apaugančiuose plotuose. Žolinių augalų dangos procentinis padengimas panašus visose buveinėse abiejuose tirtuose rajonuose.

Indukuotos sukcesijos tiriamieji plotai priskirti šiems augalijos bendrijos tipams:

- Pieva priklauso klasei *Molinio-Arrhenatheretea* (Trašios pievos), sąjungai *Arrhenatherion elatioris* (Br.-Bl. 1925) W.Koch 1926 (avižuolynai) ir asociacijai *Festucetum pratensis* Soó (tikrasis eraičinynas).
- Jaunuolynas nepriklauso tipinei asociacijai.
- Medynas pagal žolinius augalus panašiausias į asociaciją – *Melico nutantis-Piceetum* (striepsninis eglynas).

Savaiminės sukcesijos tiriamieji plotai priskirti šiems augalijos bendrijos tipams:

- Pieva panašiausia į asociacijas *Agrimonia-vicium cassubicae* Passarge 1967 (Kašubinis vikynas) ir *Trifolio-agrimonietum eupatoriae* Th. Müller (1961) 1962 (Dobilinis dirvuolynas).
- Jaunuolynas ir medynas nepriskiriamas tipinei asociacijai.

2 lentelė. Augalijos sudėtis pievoje (P), jaunuolyne (J) ir medyne (M) Zarasų ir Pakruojo rajonuose (balai pagal Braun – Blanquet skalę; + – augalai aptinkami pavieniui, dengia ne daugiau 1 % tiriamo ploto, 1 – augalai, užima ne daugiau kaip 5 % tiriamojo ploto, 2 – iki 25 %, 3 – 25–50 % ploto, 4 – 50–75 % ploto).

Augalų rūšys	Zarasų rj.			Pakruojo rj.		
	P	J	M	P	J	M
<i>Achillea millefolium</i> L.	2	+	1			
<i>Aegopodium podagraria</i> L.				0	1	1
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	+	+	+			
<i>Alchemilla</i> sp.				+	0	0
<i>Alnus incana</i> L. Moench (krūmų arde)	0	+	0			
<i>Anemone nemorosa</i> L.				0	+	1
<i>Angelica sylvestris</i> L.				0	0	+
<i>Anthriscus sylvestris</i> L. Hoffm.	1	+	0			
<i>Arctium tomentosum</i> Mill.	0	0	+			
<i>Acer platanoides</i> L. (krūmų arde)				0	0	+

2 lentelės tęsinys

Augalų rūšys	Zarasų rj.			Pakruojo rj.		
	P	J	M	P	J	M
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	+	2	0	+	+	0
<i>Asarum europaeum</i> L.				0	0	+
<i>Betula pendula</i> Roth (<i>krūmų arde</i>)	0	2	3	0	1	1
<i>Betula pendula</i> Roth (<i>1 ardas</i>)				0	0	+
<i>Betula pendula</i> Roth (<i>medžių arde</i>)	0	1	2			
<i>Betula pubescens</i> Ehrh. (<i>krūmas</i>)				0	1	2
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Huds.P. Beauv.				0	0	1
<i>Calamagrostis arundinacea</i> L. Roth				0	+	0
<i>Calla palustris</i> L.				0	+	+
<i>Calliergonella cuspidata</i> Hedw. Loeske				0	1	0
<i>Campanula glomerata</i> L.	0	0	+			
<i>Campanula patula</i> L.	0	+	+	+	0	0
<i>Campanula trachelium</i> L.				0	0	+
<i>Carex digitata</i> L.				0	0	1
<i>Carex flava</i> L.				0	+	0
<i>Carex panicea</i> L.				0	+	0
<i>Carex sylvatica</i> Huds.				0	0	+
<i>Carlina vulgaris</i> L.	+	0	+			
<i>Centaurea jacea</i> L.	+	0	0			
<i>Cichorium intybus</i> L.	0	0	+			
<i>Cirsium arvense</i> L. Scop.	1	2	0	+	+	0
<i>Cirsium oleraceum</i> L. Scop.				0	+	+
<i>Cirsium palustre</i> L. Scop.				0	+	0
<i>Cirsium vulgare</i> Savi Ten.	+	+	0			
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	1	0	0	+	0	0
<i>Corylus avellana</i> L.				0	0	1
<i>Crepis paludosa</i> L. Moench				0	0	+
<i>Dactylis glomerata</i> L.	3	2	2	3	0	0
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> Druce Soó				0	0	+
<i>Daucus carota</i> L.	+	0	0			
<i>Deschampsia cespitosa</i> L. P.Beauv.	+	+	0			
<i>Dianthus deltoides</i> L.				+	0	0
<i>Elytrigia repens</i> L. Nevski	0	2	0			
<i>Epilobium hirsutum</i> L.	0	+	0			
<i>Equisetum arvense</i> L.	+	2	0	1	0	0
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	0	0	3			
<i>Euonymus europae</i> L.				0	0	+
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	2	0	+			
<i>Filipendula ulmaria</i> L. Maxim.				0	+	0
<i>Fragaria vesca</i> L.	2	0	1			
<i>Fraxinus excelsior</i> L. (<i>krūmų arde</i>)				0	1	1
<i>Galium album</i> Mill.	+	0	0	+	0	0
<i>Geum rivale</i> L.	0	0	+	0	+	0
<i>Geum urbanum</i> L.	+	+	+			
<i>Gnaphalium sylvaticum</i> L.	0	0	+			
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	+	2	0			
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	+	1	0	+	0	0

2 lentelės tęsinys

Augalų rūšys	Zarasų rj.			Pakruojo rj.		
	P	J	M	P	J	M
<i>Hypericum perforatum</i> L.	+	0	+			
<i>Hypochaeris maculata</i> L.				+	0	0
<i>Juncus conglomeratus</i> L.				+	0	0
<i>Knautia arvensis</i> L. Coult.	+	0	0	+	0	0
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	+	0	0			
<i>Lathyrus sylvestris</i> L.	0	2	0			
<i>Lathyrus vernus</i> L. Bernh.				0	0	+
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.				+	0	0
<i>Linum catharticum</i> L.	0	0	+			
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.				0	1	+
<i>Lonicera xylosteum</i> L.				0	+	+
<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.	+	0	+			
<i>Luzula multiflora</i> Ehrh. Lej.				0	+	0
<i>Maianthemum bifolium</i> L. F.W. Schmidt				0	+	1
<i>Malus domestica</i> Borkh. (krumas)				+	0	0
<i>Melica nutans</i> L.				0	+	+
<i>Mercurialis perennis</i> L.				0	1	2
<i>Padus avium</i> Mill.				0	+	0
<i>Paris quadrifolia</i> L.				0	+	+
<i>Phalaroides arundinacea</i> L. Rauschert				+	3	+
<i>Phleum pratense</i> L.	1	2	0	1	0	0
<i>Picea abies</i> L. H. Karst. (1 arde)				0	0	1
<i>Picea abies</i> L. H. Karst. (2 arde)				0	0	4
<i>Picea abies</i> L. H. Karst. (krūmų arde)				0	3	2
<i>Pilosella officinarum</i> F.W. Schultz et Sch. Bip.	0	0	+			
<i>Pyrus communis</i> L. (krūmas)	1	+	+	+	0	0
<i>Plagiomnium ellipticum</i> Brid. T.J. Kop.				0	0	1
<i>Plagiomnium undulatum</i> Hedw. T. J. Kop.				0	0	1
<i>Plantago lanceolata</i> L.	+	0	0	1	0	0
<i>Plantago major</i> L.	0	0	+			
<i>Poa pratensis</i> L.	+	0	1	+	0	0
<i>Polygonatum multiflorum</i> L. All.				0	0	+
<i>Populus tremula</i> L. (krūmų arde)				0	+	1
<i>Populus tremula</i> L. (2 arde)				0	+	+
<i>Potentilla argentea</i> L.	0	0	+	+	0	0
<i>Prunella vulgaris</i> L.	+	0	0	+	0	0
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.				0	0	+
<i>Quercus robur</i> L. (antrame arde)				0	+	0
<i>Quercus robur</i> L. (krūmų arde)				0	+	+
<i>Quercus robur</i> L. (pirmame arde)				0	+	0
<i>Ranunculus acris</i> L.				+	0	0
<i>Rhodobryum roseum</i> Hedwig Limpricht				0	0	+
<i>Ribes aureum</i> Pursh				0	0	+
<i>Ribes nigrum</i> L.				0	+	0
<i>Rubus caesius</i> L.	+	0	0	0	1	2
<i>Rubus idaeus</i> L.				0	+	+
<i>Rubus saxatilis</i> L.				0	0	+

2 lentelės tęsinys

Augalų rūšys	Zarasų rj.			Pakruojo rj.		
	P	J	M	P	J	M
<i>Rumex acetosa</i> L.	0	+	0	+	0	0
<i>Rumex crispus</i> L.	+	1	0	+	0	0
<i>Salix caprea</i> L.	0	1	1	0	2	0
<i>Salix cinerea</i> L.	0	1	1	0	+	0
<i>Salix fragilis</i> L.				0	0	+
<i>Salix purpurea</i> L.				0	2	0
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.				0	+	0
<i>Scrophularia nodosa</i> L.				0	+	0
<i>Silene pratense</i> Rafn. Godr.	0	+	0	+	0	0
<i>Silene vulgaris</i> Moench Garcke				+	0	0
<i>Solanum dulcamara</i> L.				0	+	0
<i>Solidago virgaurea</i> L.	+	+	+			
<i>Sonchus asper</i> L. Hill	0	+	0			
<i>Sorbus aucuparia</i> L. (krūmų arde)				0	+	+
<i>Stachys palustris</i> L.	0	2	0			
<i>Stellaria graminea</i> L.				+	0	0
<i>Stellaria holostea</i> L.				0	0	+
<i>Taraxacum officinale</i> F. H. Wigg.	1	1	+	1	0	0
<i>Tilia cordata</i> Mill. (antras ardas)				0	+	0
<i>Tragopogon pratensis</i> L.				+	0	0
<i>Trifolium arvense</i> L.	0	0	+			
<i>Trifolium hybridum</i> L.	1	0	0			
<i>Trifolium medium</i> L.	+	1	0	1	0	0
<i>Tripleurospermum perforatum</i> Mérat M. Lainz	0	0	+			
<i>Urtica dioica</i> L.	0	1	0	+	0	0
<i>Valeriana officinalis</i> L.	0	+	0	0	+	0
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	+	0	0			
<i>Viburnum opulus</i> L.				0	+	0
<i>Vicia cracca</i> L.	1	1	+	1	0	0
<i>Vicia sepium</i> L.				+	0	0
<i>Viola riviniana</i> Rchb.				0	0	+

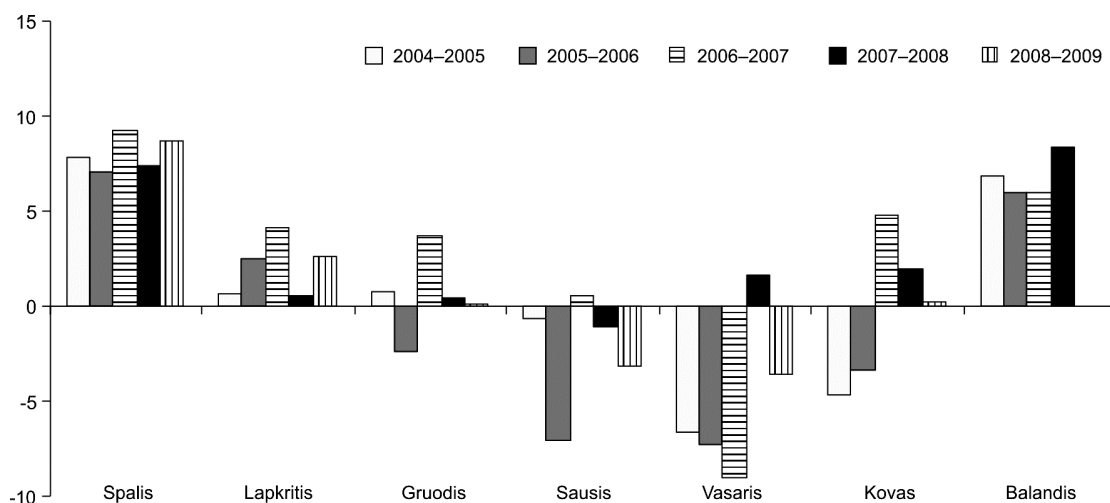
3 lentelė. Tiriamų plotų pievoje (P), jaunuolyne (J) ir medyne (M) projekcinis padengimas, dangos pažaidos bei naudojimo būdas.

	Savaiminė sukcesija			Indukuota sukcesija		
	P	J	M	P	J	M
Projekcinis padengimas (%)						
Medžiai	0	5	20	0	2	61
Jauni medeliai iki 6 m. aukščio ir krūmai	3	30	40	2	55	40
Žoliniai augalai	100	100	100	99	80	98
Samanos	0	0	5	10	20	10
Kerpės	0	0	0	0	0	0
Plika žemė	0	0	0	0	0	1

	Savaiminė sukcesija			Indukuota sukcesija		
	P	J	M	P	J	M
Dangos pažaidos						
Gaisrai	–	–	–	–	–	–
Trypimas	–	–	–	–	–	–
Takai	Neintensyvūs	Neintensyvūs	–	–	–	–
Provėžos	–	–	–	–	Duobės	Grioviai
Iškništi plotai	–	–	–	–		–
Naudojimo būdas:						
Šienavimas	–	–	–	–	–	–
Ganymas	–	–	–	–	–	–
Kirtimas	–	–	–	–	Kelmai	–

3.2. Nevegetacinio laikotarpio meteorologinės sąlygos

Žiemos oro temperatūra buvo įvertinta naudojant duomenis iš artimiausių meteorologinių stočių Zarasuose ir Utenoje (LHMT, 2009). 2004/05–2005/06 metų žiemą neigiamos vidutinės mėnesio temperatūros buvo užregistruotos gruodžio, sausio, vasario ir kovo mėnesiais (4 pav.). 2006/07–2008/09 metų žiemą neigiamos temperatūros buvo trumpalaikės ir užregistruotos tik vieną mėnesį 2006/07 ir 2007/08 arba du mėnesius 2008/09 žiemą. Todėl pirmosios dvi žiemos buvo priskirtos šaltoms arba atšiaurioms, paskutinės trys – švelnioms (Balčiauskienė ir kt., 2009 a,b).



4 pav. Mėnesio vidutinė temperatūra tyrimo metais (2004–2009).

3.3. Smulkiųjų žinduolių tyrimo metodai

Nevegetacinio periodo metu smulkieji žinduoliai buvo gaudomi standartiniu linijiniu mušamųjų spąstelių (sp.) metodu (Balčiauskas, 2004). Esant sniegui, jame buvo padaromos duobutės spąsteliams, jų vieta pažymėta lazdelėmis. Spąsteliai laikomi 1–3 paras, tikrinami kiekvieną dieną (Balčiauskas, Gudaitė, 2006). Manoma, kad 25 spąstelių linija atitinka 1 ha plotą (Manual, 1993). Buvo įvertinta bendrijos rūšių sudėtis, įvairovė ir dominavimas, santykinis gausumas, individų amžius, veisimosi rodikliai.

Tiriant smulkiųjų žinduolių bendrijas sukcesijos pieva–miškas metu, birželio – rugpjūčio mėn. smulkieji žinduoliai buvo gaudomi gyvagaudžiais spąsteliais, išdėstant juos trimis linijomis po 25 spąstelius. Spąstai buvo laikomi 3 paras, tikrinami kiekvieną dieną. Sugauti gyvūnai buvo pažymimi, pasveriami, apibūdinami ir paleidžiami. Rugsėjo mėn. smulkieji žinduoliai buvo gaudomi standartiniu linijiniu mušamųjų spąstelių metodu (Balčiauskas, 2004), norint patikrinti rūšių sudėtį, amžinę struktūrą ir veisimosi duomenis. Spąsteliai laikomi 3 paras, tikrinami kiekvieną dieną. Tiriant abiem metodais buvo įvertinta bendrijos rūšių sudėtis, įvairovė ir dominavimas, santykinis gausumas.

Visų sugautų smulkiųjų žinduolių gausumas įvertintas santykiniu rodikliu – individų skaičiumi 100 spąstelių, sugautų per pirmąją parą (ind./100 sp./p.)

Iš viso indukuotos pradinės miško sukcesijos tirtuose biotopuose vegetacinio sezono metu pagauta 1044 individų, priklausančių 11 rūšių; gaudymo efektyvumas buvo 3890 spąstų parų (4 lentelė).

Savaiminės sukcesijos biotopuose vegetacinio sezono metu buvo pagauta 547 smulkiųjų žinduolių individų, priklausančių 10 rūšių. Gaudymo efektyvumas buvo 2159 spąstų parų, nevegetacinio sezono metu sugauta 1950 individų, priklausančių 13 smulkiųjų žinduolių rūšių, gaudymo efektyvumas 10060 spąstų parų.

Sugauti gyvūnai buvo apibūdinami, pasverti 0,1 g tikslumu, išmatuoti slankmačiu 0,1 mm tikslumu (standartiniai kūno ilgio, uodegos ilgio, pėdos

ilgio ir ausies ilgo matmenys pagal knygą *Lietuvos fauna. Žinduoliai* (Prūsaitė, 1988).

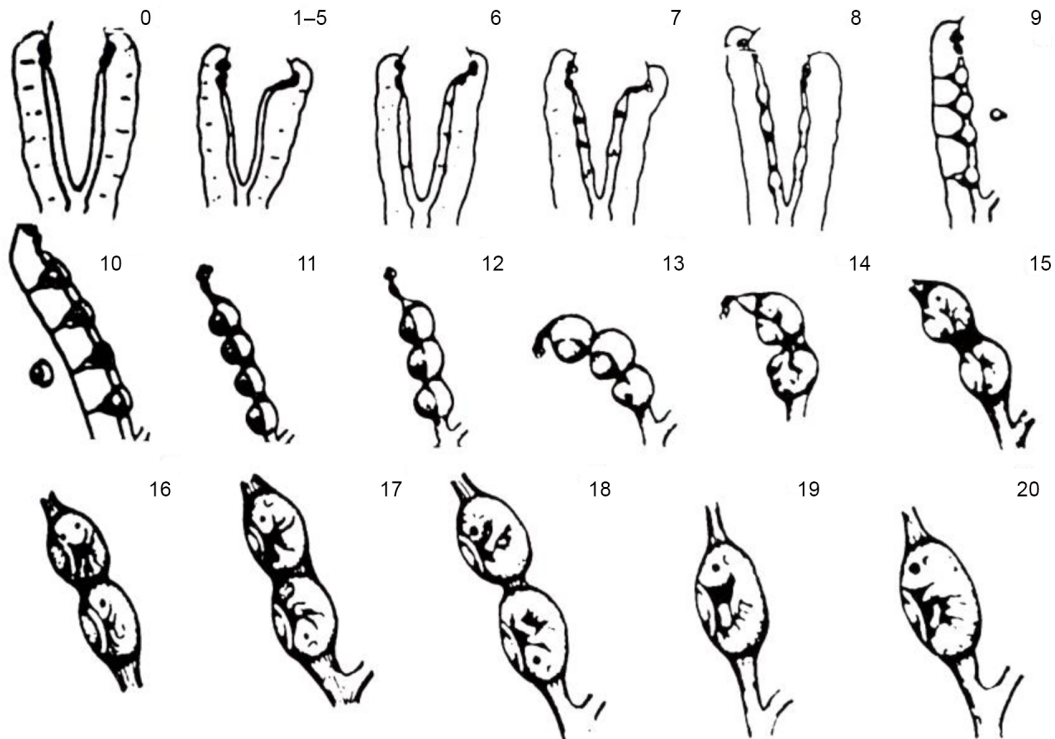
4 lentelė. Smulkiųjų žinduolių tyrimo apimtys Zarasų rj. 2004–2013 m. nevegetacinio sezono metu (N) ir vegetacinio sezono metu savaiminės ir indukuotos sukcesijų biotopuose: pievoje (P), jaunuolyne (J) ir medyje (M).

Metai	Sugautų smulkiųjų žinduolių rūšių skaičius						
	Zarasai	Savaiminė sukcesija			Indukuota sukcesija		
	N	P	J	M	P	J	M
2004	7	–	–	–	–	–	–
2005	7	–	–	–	–	–	–
2006	9	–	–	–	–	–	–
2007	6	–	–	–	8	6	5
2008	7	–	–	–	5	6	4
2010	–	7	5	7	7	7	5
2011	–	5	7	8	7	7	5
2012	–	7	6	5	7	4	5
2013	–	5	6	6	–	–	–
Iš viso, rūšių sk.	13	8	9	10	11	10	9
Iš viso, individų	1950	257	172	118	256	402	386
Iš viso, spąstų parų	10060	714	714	731	1280	1330	1280

Buvo nustatomi dauginimosi rodikliai – placentos vietų skaičius, geltonkūnių skaičius (potencialus vados dydis), embrionų skaičius (faktinis vados dydis) (Balčiauskas, 2004). Embrionų amžius įvertintas vizualiai (5 pav.).

Sugauti individai pagal užkrūčio liaukos išsivystymą ir lytinių organų būklę buvo suskirstyti į tris amžiaus kategorijas – suaugėlių (*adultus*), lytiškai nesubrendusių (*subadultus*) ir jaunikių (*juvenes*). *Adultus* – besiveisiantys individai (užkrūčio liauka nebepastebima, gimda išsivysčiusi, sėklidės pakankamai didelės, ypač veisimosi metu); taip pat šiai grupei priskiriami peržiemoję individai, nepriklausomai nuo jų reprodukcinio statuso. *Subadultus* – pagal dydį nesiskiriantys nuo suaugėlių, bet dar nesiveisę (užkrūčio liauka

pastebima, gimda besivystanti, sėklidės vidutinio dydžio). Jauniklių užkrūčio liauka didelė, gimda neišsivysčiusi, siūliška, sėklidės mažos.



5 pav. Išorinis gimdos vaizdas įvairiomis nėštumo dienomis (0 – sueities diena) (Balčiauskas, 2004).

3.4. Statistiniai metodai

Smulkiųjų žinduolių bendrijų rūšinė struktūra įvertinta panaudojant Šenono įvairovės rodiklį $H \log_2$ pagrindu (Krebs, 1999) ir Simpsono rūšių dominavimo rodiklį c (Brower, Zar, 1984).

Šenono rūšių įvairovės indeksas (H) skaičiuojamas pagal formulę:

$$H = \sum_{i=1}^n \frac{N_i}{N} \log_2 \frac{N_i}{N}$$

čia: n – bendras rūšių skaičius bendrijoje; N_i – i -tosios rūšies gausumas (individų skaičius); N – bendras gausumas (individų skaičius).

Šenono indeksas parodo smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovę priklausomai nuo to, kiek rūšių jas sudaro ir kaip tolygiai bendrijoje jos yra

pasiskirsčiusios. Rūšys, kurių individų skaičius yra nedidelis, koeficiento dydžiui turi didesnės įtakos nei dominantinės. Esant vienodam rūšių skaičiui, didžiausias indeksas būna tada, kai visų rūšių individų skaičius yra vienodas. Didėjant rūšių skaičiui, indekso reikšmė didėja.

Simpsono rūšių dominavimo rodiklis (c) parodo bendrijos dominantumą (t.y., kiek stipriai dominuoja viena ar kelios rūšys) ir yra skaičiuojamas pagal formulę:

$$c = \sum p_i^2, \text{ kur } p_i = n/N$$

Indeksai skaičiuoti naudojant StatEcol programinį paketą (Ludwig, Reynolds, 1988). Smulkiųjų žinduolių įvairovės skirtumo patikimumas (tarp buveinių, metų ar mėnesių) buvo įvertintas naudojant DivOrd programos versiją 1.90 (Tóthmérész, 1993); $H \pm SD$ skaičiavimai atlikti DOSBox ver. 0.74 aplinkoje.

Remiantis tyrimais, kur skirtingai skaičiuojami įvairovės indeksai nurodo gausumo suskirstymą tarp rūšių skirtingais aspektais, buvo pasiūlyta bendra rūšių įvairovės formulė, pagal kurią Rényi apibendrinta entropija atspindi visų įmanomų įvairovės indeksų reikšmes ir tęstinumą. Keičiant α reikšmes, keičiasi bendrijos struktūros vektorinis aprašymas; tai dar gali būti apibūdinta kaip įvairovės profilis, kur H_α palyginamas su α . (Carranza ir kt., 2007). Rényi įvairovės indeksu buvo patikrinta, ar patikimai skiriasi smulkiųjų žinduolių įvairovė tirtuose biotopuose arba laike.

Rényi indeksas skaičiuojamas pagal formulę:

$$H_\alpha(X) = \frac{1}{1 - \alpha} \log \left(\sum_{i=1}^n p_i^\alpha \right), \text{ kur } \alpha \geq 0 \text{ ir } \alpha \neq 1.$$

Smulkiųjų žinduolių bendrijų palyginimui įvairovės rodikliai atvaizduojami grafiškai, naudojant Rényi įvairovės kreives, kuriose parametro α reikšmės yra nuo 0 iki 4. Kai $\alpha=0$, Rényi įvairovės indeksas yra lygus rūšių skaičiaus logaritmui, kai $\alpha=1$, Rényi indeksas lygus Šenono H , kai $\alpha=2$, Rényi indeksas atspindi Simpsono dominavimo indeksą. Kai $\alpha=3$ ir 4, Rényi kreivės rodo aukštesnio laipsnio įvairovės rodiklius (Tóthmérész, 1998; Carranza ir kt.,

2007). Viena smulkiųjų žinduolių bendrija gali būti laikoma įvairesnė už kitą, jeigu Rényi kreivės nesusikerta (Tóthmérész, 1998).

Rényi įvairovės kreivės gaunamos naudojant DOSBox versiją 0.74, DivOrd programos versiją 1.90 (Tóthmérész, 1993).

Buveinės, metų, sezono ir vietos įtaka smulkiųjų žinduolių bendrijos parametrams (gausumui, įvairovei, biomasei ir dauginimosi rodikliams) buvo analizuojama daugiamatės statistikos metodais (faktorinė ANOVA ir MANOVA), poriniai skirtumai – pagal Stjudento t, lyginant daugiau kaip du rinkinius, naudota Bonferoni korekcija (Zar, 1999; StatSoft, 2010). Skaičiavimai atlikti Statistica for Windows, ver. 6.0 (StatSoft, 2004).

4. TYRIMŲ REZULTATAI

2004–2013 metais vegetacinio ir nevegetacinio sezonų metu pradinės miško sukcesijos biotopuose buvo sugautas 3541 smulkiųjų žinduolių individas. Tai buvo 13 rūšių, priklausančių vabzdžiaėdžių (*Insectivora*) ir graužikų (*Rodentia*) būriams: *S. araneus*, *S. minutus* ir *N. fodiens*, *A. flavicollis*, *A. agrarius*, *A. uralensis*, *M. musculus*, *M. minutus*, pilkoji žiurkė (*Rattus norvegicus*), *C. glareolus*, *M. arvalis*, *M. oeconomus* ir *M. agrestis*.

Vegetacinio periodo metu indukuotos miško sukcesijos pradinėse stadijose sugauti 1044 smulkiųjų žinduolių individai, priklausantys 11 rūšių. Savaiminės sukcesijos stadijose sugauti 547 individai, priklausantys 10 rūšių. Nevegetacinio sezono metu Zarasų rj. sugauta 1950 individų, priklausančių 13 rūšių.

4.1. Buveinės pradinės sukcesijos įtaka smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovei ir gausumui

Apibendrinus rezultatus, gautus indukuotos ir savaiminės pradinės miško sukcesijos biotopuose, pievoje daugiausia sugauta *M. arvalis*, kurie sudarė 19,30 % visų pievoje sugautų individų. Šiek tiek mažiau skaitlingi buvo *C. glareolus*, *S. araneus* ir *A. flavicollis*. *M. musculus* sugautos tik pievoje. Lyginant su kitais biotopais, *M. oeconomus* pievoje sugauta daugiausia, nors jų dalis (4,87 %) smulkiųjų žinduolių bendrijoje nėra didelė. Iš viso pievoje buvo užregistruota 11 rūšių (5 lentelė).

Jaunuolyne smulkiųjų žinduolių rūšys nėra gausesnės nei pievoje, tačiau būtent dominuojančios rūšies – *C. glareolus* – sugauta net 193 individai; tai sudarė 33,62%, kitų rūšių sugautų individų kiekis panašus į pievos. Jaunuolyne buvo sugauta daugiausia smulkiųjų žinduolių – 574 individai. Smulkiųjų žinduolių rūšys nėra gausesnės nei pievoje, išskyrus dominuojantį *C. glareolus*. Šių pelėnų sugauta 193 individai, t.y., 33,62 %. Medyne taip pat dominavo *C. glareolus*, kuris sudarė daugiau nei pusę visų sugautų smulkiųjų žinduolių (56,94 %). Reikšmingesnę dalį bendrijoje dar sudarė *A. flavicollis* ir *S. araneus*

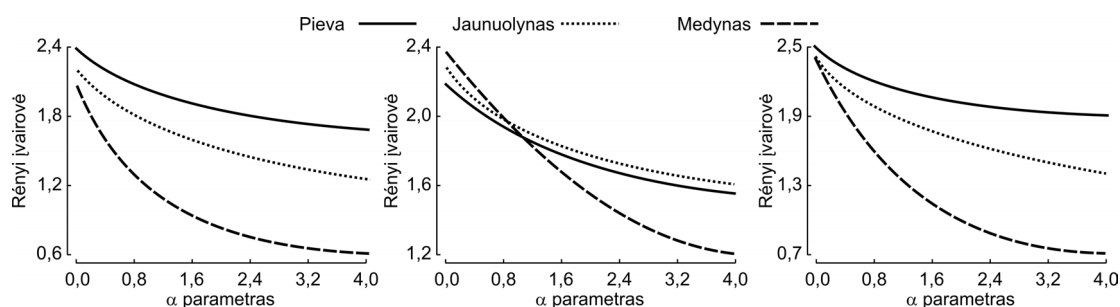
(13,49 ir 12,30 % atitinkamai). Kitų rūšių individai buvo rečiau sugaunami, jų dalis neviršijo 5 %. Jaunuolyne ir medyne sugauta po 10 rūšių smulkiųjų žinduolių. Palyginus visas tris tirtas sukcesines stadijas matome, kad vykstant sukcesijai, rūšių skaičius mažėja nežymiai. *C. glareolus* dalis smulkiųjų žinduolių bendrijoje didėja (nuo 16,18 iki 56,94 %), kaip ir kitos miškams būdingos rūšies, *A. flavicollis*. Atvirų vietų smulkiųjų žinduolių rūšių (*A. agrarius*, *M. agrestis* ir *M. arvalis*) individų dalis bendrijoje mažėja.

5 lentelė. Smulkiųjų žinduolių rūšinė sudėtis miško sukcesijos pradinėse stadijose – pievoje, jaunuolyne ir medyne. (N – individų skaičius).

Rūšys	Pieva		Jaunuolynas		Medynas	
	N	%	N	%	N	%
<i>Sorex araneus</i>	82	15,98	78	13,59	62	12,30
<i>S. minutus</i>	21	4,09	32	5,57	19	3,77
<i>Neomys fodiens</i>	1	0,19	4	0,70	4	0,79
<i>Apodemus flavicollis</i>	58	11,31	36	6,27	68	13,49
<i>A. agrarius</i>	45	8,77	44	7,67	11	2,18
<i>Mus musculus</i>	3	0,58	–	–	–	–
<i>Micromys minutus</i>	5	0,97	1	0,17	5	0,99
<i>Clethrionomys glareolus</i>	83	16,18	193	33,62	287	56,94
<i>Microtus arvalis</i>	99	19,30	82	14,29	16	3,17
<i>M. oeconomus</i>	25	4,87	1	0,17	1	0,20
<i>M. agrestis</i>	64	12,48	73	12,72	25	4,96
<i>Microtus sp.</i>	27	5,26	30	5,23	6	1,19
Iš viso individų	513	100,00	574	100,00	504	100,00
Rūšių skaičius	11		10		10	
Šenono H	2,95		2,61		2,04	
Simpsono c	0,14		0,20		0,37	

Smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovę skirtingo tipo sukcesijos biotopuose atspindi Rényi indeksas (6 pav.). Indukuotoje sukcesijoje tirtos trys buveinės skiriasi patikimai. Savaiminiame jaunuolyne smulkiųjų žinduolių įvairovė buvo didesnė, nei pievoje. Savaiminis medynas pagal rūšių įvairovę nesiskiria

nuo pievos ir jaunuolyno. Galima teigti kad pievoje smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovė yra didžiausia, jaunuolyne – mažesnė, medynė – mažiausia.



6 pav. Rėnyi įvairovė pievos–miško sukcesijos biotopuose (indukuota sukcesija kairėje, savaiminė sukcesija viduryje, indukuota+savaiminė sukcesija dešinėje).

4.2. Smulkiųjų žinduolių įvairovės kitimas savaiminės ir indukuotos sukcesijų metu

Indukuotos sukcesijos tyrimo vietoje esančioje pievoje iš viso pagauti 256 smulkiųjų žinduolių individai, priklausantys 11 rūšių (6 lentelė). Dominavo *S. araneus* (daugiausiai jų sugauta 2010–2012 m.), kuris sudarė 24,2 % visų sugautų individų ir *A. flavicollis* (19,92 %). Subdominantai buvo kiek rečiau sugauti *Microtus* genties pelėnai – *M. arvalis* (12,5 %), *M. agrestis* (11,33 %) ir *M. oeconomus*. Sugautų smulkiųjų žinduolių rūšių skaičius kito nežymiai – skirtingais metais pagauta nuo 5 iki 8 rūšių. Daugiausia individų sugauta 2010–2011 m. dėl ženkliai išaugusio *S. araneus* (2010–2011 m.) ir *A. flavicollis* (2010 m.) gausumo.

Apsodintame jaunuolyne sugauti 402 smulkiųjų žinduolių individai, priklausantys 9 rūšims (7 lentelė). Dominavo (36,81 % visų individų) *C. glareolus*. Subdominantai – *S. araneus*, *M. agrestis* ir *M. arvalis* (17,16 %; 12,44 % ir 10,70 % visų sugautų individų atitinkamai). Sugautų rūšių skaičius skirtingais tyrimo metais jaunuolyne kito nežymiai – buvo pagaunamos 6–7 smulkiųjų žinduolių rūšys, tik 2012 m. buvo sugautos 4 rūšys. Visais metais, išskyrus 2008 m., dominuojanti rūšis buvo *C. glareolus*.

6 lentelė. Smulkiųjų žinduolių bendrijos sudėties pokyčiai indukuotos sukcesijos pievoje 2007–2012 m. (N – individų skaičius).

Rūšys	2007	2008	2010	2011	2012	Iš viso	
						N	%
<i>Sorex araneus</i>	1	1	18	32	10	62	24,22
<i>S. minutus</i>	–	–	–	10	–	10	3,91
<i>Neomys fodiens</i>	–	–	–	1	–	1	0,39
<i>Apodemus flavicollis</i>	6	7	26	3	9	51	19,92
<i>A. agrarius</i>	3	–	–	9	4	16	6,25
<i>Mus musculus</i>	2	–	1	–	–	3	1,17
<i>Micromys minutus</i>	1	–	–	–	1	2	0,78
<i>Clethrionomys glareolus</i>	4	1	9	–	3	17	6,64
<i>Microtus arvalis</i>	16	15	1	–	–	32	12,50
<i>M. oeconomus</i>	–	–	8	5	12	25	9,76
<i>M. agrestis</i>	12	10	2	3	2	29	11,33
<i>Microtus sp.</i>	–	–	2	4	2	8	3,13
Iš viso individų	45	34	67	67	43	256	100
Rūšių skaičius	8	5	7	7	7	11	
Šenono H	2,44	1,81	2,24	2,22	2,51	2,92	
Simpsono c	0,23	0,33	0,26	0,29	0,2	0,15	

7 lentelė. Smulkiųjų žinduolių bendrijos sudėties pokyčiai apsodintame jaunuolyne 2007–2012 m. (N – individų skaičius).

Rūšys	2007	2008	2010	2011	2012	Iš viso	
						N	%
<i>Sorex araneus</i>	18	1	16	27	7	69	17,16
<i>S. minutus</i>	3	–	10	12	–	25	6,22
<i>Neomys fodiens</i>	–	–	1	2	–	3	0,75
<i>Apodemus flavicollis</i>	–	7	12	3	5	27	6,72
<i>A. agrarius</i>	9	5	–	8	–	22	5,47
<i>Clethrionomys glareolus</i>	27	13	35	39	34	148	36,81
<i>Microtus arvalis</i>	23	20	–	–	–	43	10,70
<i>M. oeconomus</i>	–	–	1	–	–	1	0,25
<i>M. agrestis</i>	3	2	17	20	8	50	12,44
<i>Microtus sp.</i>	–	–	2	10	2	14	3,48
Iš viso individų	83	48	94	121	56	402	100
Rūšių skaičius	6	6	7	7	4	9	
Šenono H	2,12	2,09	2,29	2,33	1,59	2,56	
Simpsono c	0,24	0,28	0,24	0,23	0,41	0,21	

Apsodintame miško medyne buvo sugauti 386 smulkiųjų žinduolių individai, priklausantys 8 rūšims (8 lentelė). Visais metais dominuojanti rūšis buvo *C. glareolus*, kuri sudarė 61,92 % visų sugautų individų. Subdominantinės rūšys buvo *A. flavicollis* ir *S. araneus*, kurios atitinkamai sudarė 15,54 % ir 12,18 %.

8 lentelė. Smulkiųjų žinduolių bendrijos sudėties pokyčiai apsodintame medyne 2007–2012 m. (N – individų skaičius).

Rūšys	2007	2008	2010	2011	2012	Iš viso	
						N	%
<i>Sorex araneus</i>	7	1	19	16	4	47	12,18
<i>S. minutus</i>	–	–	10	–	–	10	2,59
<i>Neomys fodiens</i>	–	–	–	1	–	1	0,26
<i>Apodemus flavicollis</i>	4	11	21	9	15	60	15,54
<i>A. agrarius</i>	3	4	–	–	–	7	1,81
<i>Micromys minutus</i>	–	–	–	–	1	1	0,26
<i>Clethrionomys glareolus</i>	54	38	39	51	57	239	61,92
<i>Microtus agrestis</i>	1	–	7	10	2	20	5,18
<i>Microtus sp.</i>	–	–	–	–	1	1	0,26
Iš viso individų	69	54	96	87	80	386	100
Rūšių skaičius	5	4	5	5	5	8	
Šenono H	0,95	1,21	2,09	1,67	1,27	1,73	
Simpsono c	0,68	0,54	0,27	0,40	0,55	0,43	

Savaiminės sukcesijos pievoje iš viso sugauti 257 individai, priklausantys 8 smulkiųjų žinduolių rūšims (9 lentelė). Dominavo *M. arvalis* (26,08 %) ir *C. glareolus* (25,68 %), kitos dažniau sugaunamos rūšys buvo *A. agrarius* bei *M. agrestis*, kurios atitinkamai sudarė 11,28 % ir 13,62 % visų sugautų individų. Atskirais tyrimų metais buvo sugauti 5–7 rūšims priklausantys smulkieji žinduoliai. 2010 m. dominuojanti rūšis buvo *M. agrestis*, 2011 m. – *C. glareolus*, 2012 m. – *A. agrarius*, 2013 m. – *M. arvalis*.

9 lentelė. Smulkiųjų žinduolių bendrijos sudėtis savaiminės sukcesijos pievoje 2010–2013 m. (N – individų skaičius).

Rūšys	2010	2011	2012	2013	Iš viso	
					N	%
<i>Sorex araneus</i>	6	9	1	4	20	7,78
<i>S. minutus</i>	5	2	1	3	11	4,28
<i>Apodemus flavicollis</i>	1	–	6	–	7	2,72
<i>A. agrarius</i>	–	–	29	–	29	11,28
<i>Micromys minutus</i>	1	–	2	–	3	1,17
<i>Clethrionomys glareolus</i>	8	35	4	19	66	25,68
<i>Microtus arvalis</i>	9	17	12	29	67	26,07
<i>M. agrestis</i>	22	1	–	12	35	13,62
<i>Microtus sp.</i>	10	9	–	–	19	7,39
Iš viso individų	62	73	55	67	257	100,00
Rūšių skaičius	7	5	7	5	8	
Šenono H	2,19	1,64	1,97	1,93	2,54	
Simpsono c	0,27	0,37	0,35	0,31	0,20	

Savaiminiame jaunuolyne iš viso sugauti 172 individai (9 smulkiųjų žinduolių rūšys) (10 lentelė). *C. glareolus* sudarė 26,16 %, kiek mažiau buvo *M. arvalis* (22,67 %), *M. agrestis* (13,37 %) ir *A. agrarius* (12,79 %). Atskirais tyrimo metais pagaunamų rūšių skaičius kito nežymiai – buvo sugaunami 5–7 rūšims priklausantys smulkieji žinduoliai. 2010 m. dominavo *M. arvalis*, 2011 m. – *C. glareolus*, 2012 m. – *A. agrarius*, 2013 m. – *M. agrestis*.

Savaiminės kilmės medyje iš viso sugauta 118 individų, priklausančių 10 smulkiųjų žinduolių rūšių (11 lentelė). 40,68 % sudarė dominuojantis *C. glareolus*, kuris dominavo beveik visais tyrimo metais – 2011–2013 m., tik 2010 m. daugiausia buvo sugauta *M. arvalis* individų. Subdominantinės rūšys buvo *S. araneus* ir *M. arvalis* (atitinkamai 12,71 ir 13,56 %). Rūšių skaičius 2010–2013 metais kito nuo 5 iki 8.

10 lentelė. Smulkiųjų žinduolių bendrijos sudėtis savaiminiame jaunuolyne 2010–2013 m. (N – individų skaičius).

Rūšys	2010	2011	2012	2013	Iš viso	
					N	%
<i>Sorex araneus</i>	–	6	2	1	9	5,23
<i>S. minutus</i>	1	1	5	–	7	4,07
<i>Neomys fodiens</i>	–	1	–	–	1	0,58
<i>Apodemus flavicollis</i>	3	–	5	1	9	5,23
<i>A. agrarius</i>	–	4	13	5	22	12,79
<i>Micromys minutus</i>	–	–	1	–	1	0,58
<i>Clethrionomys glareolus</i>	12	10	12	11	45	26,16
<i>Microtus arvalis</i>	20	4	–	15	39	22,67
<i>M. agrestis</i>	2	2	–	19	23	13,37
<i>Microtus sp.</i>	6	10	–	–	16	9,30
Iš viso individų	44	38	38	52	172	100,00
Rūšių skaičius	5	7	6	6	9	
Šenono H	1,63	2,45	2,19	2,07	2,59	
Simpsono c	0,41	0,21	0,26	0,27	0,2	

11 lentelė. Smulkiųjų žinduolių bendrijos sudėtis savaiminiame medyne 2010–2013 m. (N – individų skaičius).

Rūšys	2010	2011	2012	2013	Iš viso	
					N	%
<i>Sorex araneus</i>	6	7	–	2	15	12,71
<i>S. minutus</i>	5	3	1	–	9	7,63
<i>Neomys fodiens</i>	–	2	–	1	3	2,54
<i>Apodemus flavicollis</i>	1	1	4	2	8	6,78
<i>A. agrarius</i>	–	–	4	–	4	3,39
<i>Micromys minutus</i>	1	1	2	–	4	3,39
<i>Clethrionomys glareolus</i>	9	18	6	15	48	40,68
<i>Microtus arvalis</i>	12	1	–	3	16	13,56
<i>M. oeconomus</i>	1	–	–	–	1	0,85
<i>M. agrestis</i>	–	1	–	4	5	4,24
<i>Microtus sp.</i>	3	2	–	–	5	4,24
Iš viso individų	38	36	17	27	118	100,00
Rūšių skaičius	7	8	5	6	10	
Šenono H	2,24	2,24	2,12	1,96	2,61	
Simpsono c	0,26	0,31	0,25	0,36	0,24	

Tyrimo metu atskirais metais skirtinguose biotopuose buvo įvertinti smulkiųjų žinduolių santykinio gausumo pokyčiai. Pirmaisiais – antraisiais tyrimo metais indukuotos sukcesijos pievoje santykinai gausiausi buvo *Microtus* genties pelėnai, kurie sudarė 10,4 ind./100 sp./p. ir 12 ind./100 sp./p. atitinkamai (12 lentelė). Mažiau gausūs 2007 m. buvo *C. glareolus* (2,4 ind./100 sp./p.), 2008 m. – *A. flavicollis* (5 ind./100 sp./p.). 2010–2011 m. santykinai gausiausi buvo *A. flavicollis* individai (8,34 ir 3,33 ind./100 sp./p.), 2012 m. – *Microtus* genties pelėnai (3,33 ind./100 sp./p.). 2010 m. gausūs buvo ir *C. glareolus* (4,75 ind./100 sp./p.), *S. araneus* ženkliai bendrijos dalį užėmė 2010–2011 m., sudarydamas 2,67 ir 3,00 ind./100 sp./p. atitinkamai. Smulkiųjų žinduolių bendrija santykinai gausiausia buvo 2010 m., kada visų sugautų rūšių individai sudarė 18,5 ind./100 sp./p.

12 lentelė. Smulkiųjų žinduolių santykinio gausumo (individų sk. 100 sp./p.) pokyčiai indukuotos sukcesijos pievoje 2007–2012 m.

Rūšys	2007	2008	2010	2011	2012
<i>Sorex araneus</i>	–	–	2,67	3,00	0,67
<i>S. minutus</i>	–	–	–	1,67	–
<i>Apodemus flavicollis</i>	2,00	5,00	8,34	3,33	3,00
<i>A. agrarius</i>	1,60	–	–	1,33	–
<i>Mus musculus</i>	0,80	–	–	–	–
<i>Micromys minutus</i>	0,40	–	–	–	–
<i>Clethrionomys glareolus</i>	2,40	–	4,75	–	1,67
<i>Microtus oeconomus</i>	–	–	0,44	1,00	0,67
<i>M. agrestis</i>	–	–	0,44	0,67	–
<i>Microtus sp.</i>	10,40	12,00	1,85	–	3,33
Iš viso	17,60	17,00	18,50	11,00	9,33

Apsodintame jaunuolyne atskirais metais smulkiųjų žinduolių bendrijos santykinis rūšių gausumas didėjo kasmet, sudarydamas nuo 20 ind./100 sp./p. iki 26 ind./100 sp./p. (13 lentelė). 2007–2008 m. gausiausi buvo *Microtus* genties pelėnai, 2010–2011 m. – *S. araneus* ir *C. glareolus*, pastarieji išliko gausūs ir 2012 m., sudarydami 15 ind./100 sp./p.

13 lentelė. Smulkiųjų žinduolių santykinio gausumo (individų sk. 100 sp./p.) pokyčiai apšodintame jaunuolyne 2007–2012 m.

Rūšys	2007	2008	2010	2011	2012
<i>Sorex araneus</i>	0,80	1,00	6,37	6,67	3,00
<i>S. minutus</i>	0,80	–	1,78	1,67	–
<i>Apodemus flavicollis</i>	–	3,00	5,04	0,33	3,33
<i>A. agrarius</i>	4,00	2,00	–	1,67	–
<i>Clethrionomys glareolus</i>	6,00	6,00	6,30	6,67	15,00
<i>Microtus agrestis</i>	–	–	1,78	3,33	1,33
<i>Microtus sp.</i>	8,40	9,00	1,85	5,00	3,33
Iš viso	20,00	21,00	23,11	25,33	26,00

Apsodintame medyne be išimties visais metais gausiausi buvo *C. glareolus*, kurių santykinis gausumas ženkliai skyrėsi nuo kitų rūšių – atskirais metais sudarė nuo 10,52 ind./100 sp./p. iki 28,67 ind./100 sp./p. (14 lentelė). Subdominantinės rūšys buvo *A. flavicollis* bei *S. araneus*. Kitos rūšys buvo mažiau gausios. Santykinis gausumas visų sugautų rūšių didžiausias buvo paskutiniaisiais tiriamaisiais metais ir sudarė 36,67 ind./100 sp./p.

14 lentelė. Smulkiųjų žinduolių santykinio gausumo (individų sk. 100 sp./p.) pokyčiai apšodintame medyne 2007–2012 m.

Rūšys	2007	2008	2010	2011	2012
<i>Sorex araneus</i>	0,80	–	4,00	8,33	1,67
<i>S. minutus</i>	–	–	3,63	–	–
<i>Apodemus flavicollis</i>	1,20	8,00	6,30	2,33	5,89
<i>A. agrarius</i>	1,20	3,00	–	–	–
<i>Clethrionomys glareolus</i>	19,20	19,00	10,52	21,33	28,67
<i>Microtus agrestis</i>	–	–	1,78	0,67	0,44
<i>Microtus sp.</i>	0,40	–	–	–	–
Iš viso	22,80	30,00	26,22	32,67	36,67

Tirtoje savaiminės sukcesijos pievoje atskirais metais gausumo atžvilgiu dominavo skirtingos rūšys – 2010 m. – *Microtus* genties pelėnai (8,34

ind./100sp./p.), 2011 m. – *C. glareolus* (10,9 ind./100 sp./p.), 2012 m. – *A. agrarius* individai, kurių nesugauta pirmąją parą ankstesniais metais (26 ind./100 sp./p.), o 2013 m. – *C. glareolus* (13,33 ind./100sp./p.) (15 lentelė). Subdominantinės rūšys taip pat skyrėsi – 2010 m. subdominavo *M. agrestis* ir *C. glareolus*, 2011 m. – *Microtus* genties pelėnai, 2012 ir 2013 m. – *M. arvalis* individai. 2012 m. visos smulkiųjų žinduolių bendrijos išsiskyrė santykinio gausumu – jis siekė 40 ind./100 sp./p., kai kitais metais šis rodiklis buvo mažesnis.

15 lentelė. Smulkiųjų žinduolių santykinio gausumo (individų sk. 100 sp./p.) pokyčiai savaiminės sukcesijos pievoje 2010–2013 m.

Rūšys	2010	2011	2012	2013
<i>Sorex araneus</i>	4,00	1,33	2,00	2,67
<i>S. minutus</i>	–	–	–	1,33
<i>Apodemus flavicollis</i>	–	–	2,00	–
<i>A. agrarius</i>	–	–	26,00	–
<i>Micromys minutus</i>	1,00	–	2,00	–
<i>Clethrionomys glareolus</i>	4,78	10,90	2,00	13,33
<i>Micromys arvalis</i>	1,00	1,33	6,00	8,00
<i>Microtus agrestis</i>	5,00	0,44	–	6,67
<i>Microtus sp.</i>	8,34	6,67	–	–
Iš viso	24,12	20,68	40,00	32,00

2010 ir 2012 m. *C. glareolus* individai santykinio gausumo atžvilgiu savaiminiame jaunuolyne užėmė dominuojančią poziciją, sudarydami 8,56 ir 14 ind./100 sp./p. atitinkamai (16 lentelė). 2011 m. santykinai gausiausi buvo *Microtus* genties pelėnai (10 ind./100 sp./p.), 2013 m. – *M. agrestis* (6,67 ind./100 sp./p.). Mažiau gausios atskirais metais buvo šios rūšys – *M. arvalis*, *A. flavicollis* bei *A. agrarius*, *S. araneus*. Tik 2011 m. sugauti *N. fodiens* individai, kurie sudarė 1,67 ind./100 sp./p. Visų sugautų rūšių santykinis gausumas įvairiais tyrimų metais svyravo 13,33–28 ind./100 sp./p..

16 lentelė. Smulkiųjų žinduolių santykinio gausumo (individų sk. 100 sp./p.) pokyčiai savaiminiame jaunuolyne 2010–2013 m.

Rūšys	2010	2011	2012	2013
<i>Sorex araneus</i>	–	0,89	2,00	1,33
<i>S. minutus</i>	1,00	0,44	2,00	–
<i>Neomys fodiens</i>	–	1,67	–	–
<i>Apodemus flavicollis</i>	3,78	–	2,00	1,33
<i>A. agrarius</i>	–	0,89	6,00	–
<i>Micromys minutus</i>	–	–	2,00	–
<i>Clethrionomys glareolus</i>	8,56	5,56	14,00	4,00
<i>Microtus arvalis</i>	8,00	1,78	–	–
<i>M. agrestis</i>	1,00	–	–	6,67
<i>Microtus sp.</i>	5,56	10,00	–	–
Iš viso	27,89	21,22	28,00	13,33

Savaiminiame medyne smulkiųjų žinduolių rūšys nebuvo santykinai gausios, bendras sugautų rūšių santykinis gausumas svyravo 6,67–17,56 ind./100 sp./p. ribose (17 lentelė). *Microtus* pelėnai gausiausi buvo 2010 m., sudarydami 5,56 ind./100 sp./p., 2011–2013 m. *Microtus* genties smulkiuosius žinduolius iš dominuojančios pozicijos išstumia *C. glareolus*. Kitų sugautų rūšių individai nebuvo gausūs ir atskirų rūšių individai pirmąją parą buvo sugauti ne kiekvienais metais – *N. fodiens* individai sugauti tik 2011 m., *M. agrestis* – 2011 m.

17 lentelė. Smulkiųjų žinduolių santykinio gausumo (individų sk. 100 sp./p.) pokyčiai savaiminiame medyne 2010–2013 m.

Rūšys	2010	2011	2012	2013
<i>Sorex araneus</i>	2,00	0,33	–	–
<i>S. minutus</i>	2,00	0,33	–	1,33
<i>Neomys fodiens</i>	–	0,33	–	–
<i>Apodemus flavicollis</i>	–	–	2,67	1,33
<i>Clethrionomys glareolus</i>	5,00	4,33	4,00	8,00
<i>Microtus arvalis</i>	3,00	0,00	–	2,67
<i>M. agrestis</i>	–	0,33	–	–
<i>Microtus sp.</i>	5,56	1,67	–	–
Iš viso	17,56	7,33	6,67	13,33

Smulkiųjų žinduolių bendrijų rūšinė struktūra įvertinta panaudojant Šenono rūšių įvairovės (H) ir Simpsono rūšių dominavimo (c) rodiklius.

Simpsono rodiklis artėja į nulį, kai bendrija yra polidominantinė (daug rūšių nė viena nėra ženkliai gausesnė už kitas), o artėja į vienetą, kai bendrija yra monodominantinė (viena rūšis gausumu viršija kitas). 2007–2012 m. smulkiųjų žinduolių bendrija indukuotos sukcesijos vietoje monodominantiška buvo apsodintame medyne (visų tyrimo metų $c=0,43$), polidominantiška – pievoje ($c=0,15$). Savaiminės sukcesijos vietoje 2010–2013 m. smulkiųjų žinduolių bendrija savaiminiame medyne ($c=0,24$), pievoje ir savaiminiame jaunuolyne ($c=0,20$) buvo polidominantiška. Taigi indukuotos sukcesijos atveju smulkiųjų žinduolių bendrijos dominavimo rodikliai biotopuose skiriasi žymiai daugiau, negu savaiminės sukcesijos atveju ir apsodintame medyne vienos rūšies dominavimas yra labiau išreikštas, negu savaimiame apaugančiame medyne (18 lentelė).

2007–2013 metais Simpsono indeksas skirtinguose biotopuose buvo nevienodas, todėl negalima teigti, kad bendrijų monodominantiškumas didėjo.

18 lentelė. Simpsono dominavimo indeksas (c) indukuotos ir savaiminės pradinės miško sukcesijos stadijose.

Metai/Biotopas	Indukuota sukcesija			Savaiminė sukcesija		
	Pieva	Jaunuolynas	Medynas	Pieva	Jaunuolynas	Medynas
2007	0,23	0,24	0,68	–	–	–
2008	0,33	0,28	0,54	–	–	–
2010	0,26	0,24	0,27	0,27	0,41	0,26
2011	0,29	0,23	0,40	0,37	0,21	0,31
2012	0,20	0,41	0,55	0,35	0,26	0,25
2013	–	–	–	0,31	0,27	0,36
Iš viso	0,15	0,21	0,43	0,20	0,20	0,24

Indukuotos sukcesijos atveju smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovė apsodintame medyne buvo mažiausia (H nuo 0,95 iki 2,09; 2007–2012 m. bendras $H=1,73$), didžiausia pievoje ($H=2,92$). Apsodintas jaunuolynas pagal

smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovę ($H=2,56$) buvo artimesnis pievos biotopui negu medynui. Savaiminės sukcesijos metu smulkiųjų žinduolių įvairovė 2010–2012 m. jaunuolyne buvo didžiausia, išskyrus 2010 m., kai didžiausia įvairovė užregistruota medyne ($H=2,24$). Pievoje ir jaunuolyne Šenono įvairovės indeksas buvo kintantis, medyne rūšių įvairovė 2010–2013 m. beveik nekito (19 lentelė). Šenono įvairovės indeksas indukuotos sukcesijos biotopuose kito didesnėse ribose ($H=1,73–2,92$), negu savaiminės sukcesijos biotopuose ($H=2,54–2,61$). Labiausiai skyrėsi smulkiųjų žinduolių įvairovė indukuotos ir savaiminės sukcesijos medyne (atitinkamai $H=1,73$ ir $2,61$).

19 lentelė. Šenono įvairovės indeksas (H) indukuotos ir savaiminės pradinės miško sukcesijos stadijose.

Metai/Biotopas	Indukuota sukcesija			Savaiminė sukcesija		
	Pieva	Jaunuolynas	Medynas	Pieva	Jaunuolynas	Medynas
2007	2,44	2,12	0,95	–	–	–
2008	1,81	2,09	1,21	–	–	–
2010	2,24	2,29	2,09	2,19	1,63	2,24
2011	2,22	2,33	1,67	1,64	2,45	2,24
2012	2,51	1,59	1,27	1,97	2,19	2,12
2013	–	–	–	1,93	2,07	1,96
Iš viso	2,92	2,56	1,73	2,54	2,59	2,61

Išanalizavus, kaip smulkiųjų žinduolių gausumą veikia vieta, buveinė, metai ir rūšis, MANOVA analizė parodė, kad bendras visų šių kintamųjų poveikis gausumui yra patikimas ($r^2=0,81$, $F_{296,528}=3,47$, $p<0,001$). Pavieniui didžiausią įtaką gausumo skirtumams turėjo rūšis ($df=10$, $F=30,37$, $p<0,0001$). Patikimą įtaką smulkiųjų žinduolių gausumui turėjo keli šių veiksnių deriniai: metai×rūšis, $df=20$, $F=1,81$, $p<0,017$; vieta×metai×rūšis, $df=20$, $F=1,88$, $p<0,012$.

A. flavicollis gausumui patikimą įtaką turėjo metai, $F=3,27$, $p=0,047$, bei kiti veiksniai: vieta×metai $F=1,18$, $p=0,31$, metai×biotopas $F=0,33$, $p=0,85$, vieta×metai×biotopas $F=0,31$, $p=0,86$. Suminė vietos, buveinės ir metų įtaka

C. glareolus gausumui įtakos neturėjo: MANOVA, metai $F=0,98$, $p=0,38$, vieta×metai $F=0,80$, $p=0,46$, metai×biotopas $F=1,09$, $p=0,37$, vieta×metai×biotopas $F=1,03$, $p=0,40$. *A. agrarius* ir *Microtus* genties pelėnų gausumui patikimos vietos, buveinės ir metų suminės įtakos taip pat nenustatyta (MANOVA, visi rodikliai nepatikimi).

Per visą tyrimų laikotarpį abiejuose rajonuose bendras vidutinis smulkiųjų žinduolių gausumas pievoje buvo $18,19 \pm 2,27$ (0–40) individų 100 sp./p., jaunuolyne $22,72 \pm 2,25$ (0–40), ir medyne $23,91 \pm 2,77$ (4–56) individų 100 sp./p. (20–22 lentelės). Ilgalaikiai gausumo skirtumai tarp buveinių buvo nepatikimi: pieva – jaunuolynas $t=1,42$, $df=48$, $p=0,16$; pieva – medynas $t=1,60$, $p=0,11$; jaunuolynas – medynas $t=0,33$, $p=0,74$.

20 lentelė. Smulkiųjų žinduolių rūšių santykinis gausumas pievoje, individų sk. 100 sp./p. (skirtumo patikimumas: * – $< 0,05$, ** – $< 0,01$, *** – $< 0,001$; Xvid. – vidutinis rūšies santykinis gausumas; SE – vidurkio paklaida; Min–max – mažiausia ir didžiausia reikšmė imtyje).

Rūšys	Indukuotos sukcesijos pieva		Savaiminės sukcesijos pieva		Iš viso	
	Xvid.±SE	Min–max	Xvid.±SE	Min–max	Xvid.±SE	Min–max
<i>Sorex araneus</i>	1,06±0,54	0–8	2,33±1,31	0–8	1,43±0,50	0–8
<i>S. minutus</i>	0,28	0–5	–	0–1,33	0,25±0,20	0–5
<i>Apodemus flavicollis</i>	4,11±0,96	0–16,7	0,33*	0–2	3,04±0,77	0–16,7
<i>A. agrarius</i>	0,67±0,49	0–8	4,33	0–26	1,52±1,08	0–26
<i>Mus musculus</i>	0,22	0–4	–	–	0,16	0–4
<i>Micromys minutus</i>	0,11	0–2	0,67±0,42	0–2	0,24±0,13	0–2
<i>Clethrionomys glareolus</i>	1,74±0,85	0–12	7,38±3,37**	0–22,7	3,55±1,16	0–22,7
<i>Microtus arvalis</i>	–	–	2,00±1,03***	0–8	0,80±0,42	0–8
<i>M. oeconomus</i>	0,35±0,20	0–3	–	–	0,25±0,15	0–3
<i>M. agrestis</i>	0,19±0,13	0–2	1,89±1,64*	0–10	0,85±0,47	0–10
<i>Microtus sp.</i>	6,42±2,15	0–28	6,11±3,18	0–16,7	6,09±1,71	0–28
Iš viso	15,14±2,40	0–36	26,04±4,15*	5–40	18,19±2,27	0–40

Smulkiųjų žinduolių bendram gausumui pievose svarbiausi buvo *Microtus* genties pelėnai, kurių gausumas indukuotos ir savaiminės sukcesijos tyrimo vietų pievose nesiskyrė (20 lentelė). Kitos gausesnės rūšys: savaiminės sukcesijos pievose *C. glareolus*, indukuotos sukcesijos vietos pievose *A. flavicollis*. Bendras vidutinis gausumas savaiminės sukcesijos pievose buvo didesnis ($p=0,027$).

Smulkiųjų žinduolių vidutinis gausumas apsodintame ir savaiminiame jaunuolynuose nesiskyrė (21 lentelė). Vienintelis patikimas skirtumas – *M. arvalis* gausumas, kuris buvo didesnis savaiminiame jaunuolyne.

21 lentelė. Smulkiųjų žinduolių rūšių santykinis gausumas jaunuolyne, individų sk. 100 sp./p. (skirtumo patikimumas: * – $< 0,05$; Xvid. – vidutinis rūšies santykinis gausumas; SE – vidurkio paklaida; Min–max – mažiausia ir didžiausia reikšmė imtyje).

Rūšys	Apsodintas jaunuolynas		Savaiminis jaunuolynas		Iš viso	
	Xvid.±SE	Min–max	Xvid.±SE	Min–max	Xvid.±SE	Min–max
<i>Sorex araneus</i>	3,12±1,05	0–15	0,86±0,43	0–2,67	2,48±0,78	0–15
<i>S. minutus</i>	0,80±0,44	0–5,33	0,76±0,37	0–2	0,79±0,33	0–5,33
<i>Neomys fodiens</i>	–	–	0,71±0,71	0–5	0,20	0–5
<i>Apodemus flavicollis</i>	2,12±0,82	0–11,11	1,56±0,75	0–5,56	1,96±0,62	0–11,11
<i>A. agrarius</i>	1,83±0,88	0–12	1,24±0,88	0–6	1,67±0,67	0–12
<i>Micromys minutus</i>	–	–	0,29±0,29	0–2	0,08	0–2
<i>Clethrionomys glareolus</i>	7,66±1,24	0–20	7,40±1,40	4–14	7,59±0,96	0–20
<i>Microtus arvalis</i>	–	–	3,05±2,29*	0–16	0,85±0,67	0–16
<i>M. agrestis</i>	1,07±0,64	0–10	1,24±0,95	0–6,67	1,12±0,52	0–10
<i>Microtus sp.</i>	6,03±1,67	0–26	5,87±3,02	0–20	5,99±1,43	0–26
Iš viso	22,63±3,0	0–40	22,97±2,66	13,3–30	22,72±2,25	0–40

Smulkiųjų žinduolių vidutinis gausumas apsodintame medyne buvo dvigubai didesnis, negu savaiminiame ($p=0,002$). Šis skirtumas priklausė nuo didesnio *C. glareolus* ir *A. flavicollis* gausumo, kuris atsvėrė mažesnę *Microtus* genties pelėnų gausumą (22 lentelė).

22 lentelė. Smulkiųjų žinduolių rūšių santykinis gausumas medyje, individų sk. 100 sp./p. (skirtumo patikimumas: * – < 0,05, ** – < 0,01, *** – < 0,001; Xvid. – vidutinis rūšies santykinis gausumas; SE – vidurkio paklaida; Min-max – mažiausia ir didžiausia reikšmė imtyje).

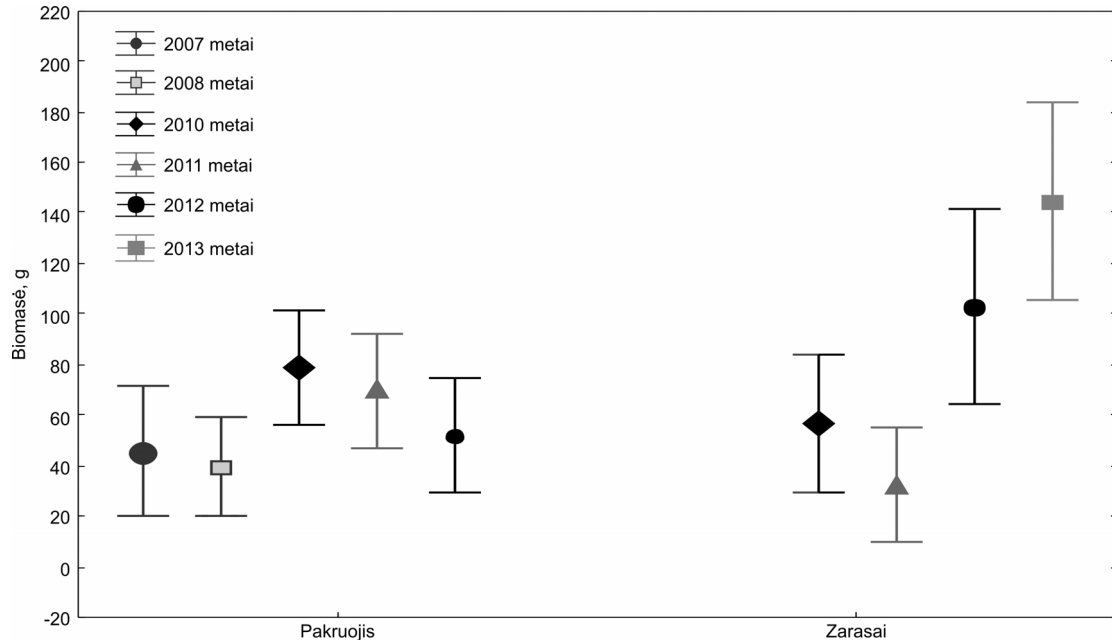
Rūšys	Apsodintas medynas		Savaiminis medynas		Iš viso	
	Xvid.±SE	Min-max	Xvid.±SE	Min-max	Xvid.±SE	Min-max
<i>Sorex araneus</i>	2,56±0,95	0–15	0,71±0,57	0–4	2,04±0,72	0–15
<i>S. minutus</i>	0,60±0,42	0–5,6	0,90±0,56	0–4	0,69±0,33	0–5,6
<i>Neomys fodiens</i>			0,14±0,14	0–1	0,04	0–1
<i>Apodemus flavicollis</i>	4,53±1,03	0–12	0,57±0,40*	0–2,67	3,42±0,83	0–12
<i>A. agrarius</i>	1,00±0,52	0–8	–	–	0,72±0,38	0–8
<i>Clethrionomys glareolus</i>	19,64±2,65	0–40	5,00±1,50**	0–10	15,54±2,35	0–40
<i>Microtus arvalis</i>	–	–	1,24±0,88*	0–6	0,35±0,26	0–6
<i>M. agrestis</i>	0,48±0,31	0–5,33	0,14±0,14	0–1	0,39±0,23	0–5,33
<i>Microtus sp.</i>	0,11±0,11	0–2	2,30±1,63*	0–11,11	0,72±0,48	0–11,11
Iš viso	28,93±2,98	4–56	11,02±2,52**	5–24	23,91±2,77	4–56

S. araneus, *A. agrarius*, *A. flavicollis* ir kitų, retesnių rūšių vidutinis gausumas pievose, jaunuolyne ir medyje patikimai nesiskyrė (20–22 lentelės). *C. glareolus* vidutinis gausumas buvo mažiausias pievoje (3,55±1,16 ind. 100 sp./p.), t.y., mažiau negu jaunuolyne (7,59±0,96 ind. 100 sp./p., t=2,68 p=0,01) ir medyje (15,54±2,35, t=4,58 p<0,0001), o jaunuolyne – mažiau negu medyje (t=3,13 p=0,003). *Microtus* genties pelėnų vidutinis gausumas, atvirkščiai, mažiausias buvo medyje, mažesnis negu jaunuolyne (t=3,48 p=0,001); pievoje ir jaunuolyne jų gausumas nesiskyrė. Apibendrinant galima teigti, kad smulkiųjų žinduolių vidutinio gausumo skirtumus tarp buveinių lemia gausiausias jų rūšys ir šių rūšių gausumo pokyčiai sukcesijos metu.

4.3. Pradinės pievos – miško sukcesijos biotopų įtaka smulkiųjų žinduolių biomasei

Vietos, biotopo, metų ir rūšies suminis poveikis smulkiųjų žinduolių biomasei buvo patikimas (MANOVA, $r^2=0,62$, $F_{161,240}=2,46$, $p<0,0001$). Nors metų įtaka nėra patikima ($F=2,02$, $p=0,13$), patikima yra vietos×metų ($F=5,12$, $p<0,01$) ir metų×rūšies ($F=2,79$, $p<0,005$) bei vietos×metų×rūšies įtaka

($F=2,32$, $p=0,01$). Smulkiųjų žinduolių biomasės dinamika priklausė ir nuo buveinės, ir nuo rūšies; biomasės pokyčiai indukuotos ir savaiminės sukcesijos atveju nesutapo.



7 pav. Smulkiųjų žinduolių gausiausių rūšių biomasės dinamika Pakruojo ir Zarasų rajonuose, priklausomai nuo vietos ir tyrimo metų.

Smulkiųjų žinduolių rūšių biomasei turėjo įtakos nevienodas veiksmų skaičius. Analizuojant bendrą buveinės, vietos, metų ir sezono įtaką paaiškėjo, kad *A. agrarius* biomasės kitimui (MANOVA $r^2=0,58$, $F_{12,54}=6,21$, $p<0,0001$) svarbus buvo tik gaudymo mėnuo ($F=13,01$, $p<0,0001$). Kitų trijų gausių smulkiųjų žinduolių rūšių biomasei įtakos turėjo vieta, metai ir mėnuo: *S. araneus* ($r^2=0,58$, $F_{12,54}=9,74$, $p<0,0001$; $F=39,54$, $F=10,99$, $F=14,38$ atitinkamai, visi $p<0,0001$), *C. glareolus* ($r^2=0,562$, $F_{12,54}=7,31$, $p<0,0001$; $F=6,46$, $p=0,013$, $F=3,25$, $p=0,012$ ir $F=15,02$, $p<0,0001$ atitinkamai), *A. flavicollis* ($r^2=0,51$, $F_{12,54}=4,61$, $p<0,0001$; $F=8,12$, $p<0,01$, $F=6,54$, $p<0,0001$ ir $F=3,46$, $p=0,014$ atitinkamai).

Microtus genties pelėnų biomasei (MANOVA $r^2=0,39$, $F_{12,54}=2,79$, $p<0,005$) patikimos įtakos turėjo biotopas ($F=3,61$, $p<0,05$) ir gaudymo metai, t.y., cikliškumas ($F=3,11$, $p=0,015$). *M. arvalis* ($r^2=0,52$, $F_{12,54}=4,79$, $p<0,0001$)

atveju įtakos biomasei turėjo vieta ($F=7,21$, $p<0,01$), biotopas ($F=4,90$, $p=0,011$) ir metai ($F=4,16$, $p=0,003$), o *M. agrestis* ($r^2=0,42$, $F_{12,54}=3,28$, $p=0,0013$) atveju – tik metai ($F=3,10$, $p=0,016$) ir mėnuo ($F=4,12$, $p=0,005$), bet ne biotopas ($F=1,59$, $p=0,21$).

Nepriklausomai nuo sukcesijos tipo, smulkiųjų žinduolių vidutinė biomasė 2007–2013 m. pievoje buvo $399,0\pm 68,6$ g/ha, jaunuolyne $424,1\pm 83,1$ g/ha, medyne $367,9\pm 50,9$ g/ha (23 lentelė). Biomasės skirtumai tarp buveinių buvo nepatikimi: pieva–jaunuolynas $t=0,23$, $df=43$, $p=0,81$; pieva–medynas $t=0,36$, $p=0,72$; jaunuolynas–medynas $t=0,58$, $p=0,57$. *C. glareolus* biomasė pievoje buvo patikimai mažesnė, negu jaunuolyne ($t=2,06$, $df=43$, $p<0,05$) ir miške ($t=3,97$, $p<0,001$). *M. arvalis* biomasė pievoje ir jaunuolyne patikimai nesiskyrė, tačiau buvo mažiausia medyne (lyginant su pieva, $t=2,61$, $p=0,012$, lyginant su jaunuolynu, $t=2,17$, $p<0,05$). Panašiai skyrėsi ir visų *Microtus* genties pelėnų biomasė: pievoje ir jaunuolyne biomasės skirtumas nepatikimas. Šių pelėnų biomasė buvo mažiausia medyne (lyginant su pieva, $t=2,94$, $p=0,012$ ir lyginant su jaunuolynu, $t=2,17$, $p<0,05$).

23 lentelė. Smulkiųjų žinduolių gausiausių rūšių biomasė pievoje, g/ha (skirtumo patikimumas: * – $<0,05$, ** – $<0,01$, *** – $<0,001$; Xvid. – vidutinė rūšies biomasė; SE – vidurkio paklaida).

Rūšys	Indukuotos sukcesijos pieva	Savaiminės sukcesijos pieva	Iš viso
	Xvid.±SE	Xvid.±SE	Xvid.±SE
<i>Sorex araneus</i>	31,0±14,3	20,5±8,7	27,8±10,2
<i>Apodemus flavicollis</i>	70,0±26,1	34,3±30,3	59,2±20,3
<i>A. agrarius</i>	14,8±11,1	67,1±67,1	30,7±21,4
<i>Clethrionomys glareolus</i>	19,5±10,5	166,5±53,4***	64,2±22,3
<i>Microtus arvalis</i>	49,9±18,3	154,8±67,0	81,8±25,2
<i>M. agrestis</i>	49,2±16,3	114,9±74,0	69,2±24,9
Visos <i>Microtus</i> g. rūšys	110,1±31,0	331,6±97,7**	177,5±41,5
Iš viso	297,9±64,1	630,2±142,9*	399,0±68,6

Smulkiųjų žinduolių biomasės pokyčiai sukcesijos pieva – jaunuolynas – medynas metu skiriasi priklausomai nuo jos tipo (Zarasuose – savaiminis pievos užaugimas mišku, Pakruojuje – užsodinus mišką). Indukuotos sukcesijos metu patikimai padidėjo *C. glareolus* biomasė: nuo 19,5 g/ha pievoje iki 160,5 g/ha apsodintame jaunuolyne ($t=3,05$, $df=29$, $p<0,005$) ir iki 258,6 g/ha apsodintame miške (lyginant su pieva, $t=6,54$, $p=0,0001$, lyginant su jaunuolynu, $t=2,75$, $p=0,01$). Visų *Microtus* genties pelėnų biomasė pievoje ir jaunuolyne nesiskyrė ($t=0,87$, $p=0,39$), o miške buvo patikimai mažiausia (lyginant su pieva, $t=2,06$, $p<0,05$, lyginant su jaunuolynu, $t=2,81$, $p<0,01$). *M. agrestis* biomasė apsodintame medyne buvo 32,9 g/ha, *M. arvalis* nebesugautas (24–25 lentelės).

24 lentelė. Smulkiųjų žinduolių gausiausių rūšių biomasė jaunuolyne, g/ha (tarp vietovių skirtumai nepatikimi; Xvid. – vidutinė rūšies biomasė; SE – vidurkio paklaida).

Rūšys	Apsodintas jaunuolynas	Savaiminis jaunuolynas	Iš viso
	Xvid.±SE	Xvid.±SE	Xvid.±SE
<i>Sorex araneus</i>	25,7±8,7	8,9±3,7	20,4±6,2
<i>Apodemus flavicollis</i>	49,5±16,4	39,2±22,5	46,2±13,0
<i>A. agrarius</i>	17,2±12,2	51,4±29,0	28,1±12,5
<i>Clethrionomys glareolus</i>	160,5±46,6	112,4±27,3	145,2±32,8
<i>Microtus arvalis</i>	42,7±15,5	95,4±56,4	59,4±20,7
<i>M. agrestis</i>	83,3±41,9	80,1±66,3	82,3±34,6
Visos <i>Microtus</i> g. rūšys	152,0±37,5	222,5±97,2	174,4±39,3
Iš viso	413,7±111,4	446,5±117,8	424,1±83,1

Savaiminės sukcesijos metu smulkiųjų žinduolių biomasės pokyčiai buvo mažesni (23–25 lentelės). Savaiminės kilmės medyne, lyginant su pieva, patikimai sumažėjo bendra smulkiųjų žinduolių biomasė ($t=2,26$, $df=12$, $p<0,05$). Tai nulėmė *Microtus* genties pelėnų biomasės sumažėjimas nuo 331,6 g/ha pievoje iki 68,6 g/ha medyne ($t=2,59$, $p=0,023$).

25 lentelė. Smulkiųjų žinduolių gausiausių rūšių biomasė medyje, g/ha (skirtumo patikimumas: * – <0,05; Xvid. – vidutinė rūšies biomasė; SE – vidurkio paklaida).

Rūšys	Apsodintas medynas	Savaiminis medynas	Iš viso
	Xvid.±SE	Xvid.±SE	Xvid.±SE
<i>Sorex araneus</i>	20,7±8,2	14,7±6,0	18,8±5,8
<i>Apodemus flavicollis</i>	88,8±18,2	35,6±18,5	71,9±14,5
<i>A. agrarius</i>	8,4±4,8	8,6±8,6	8,5±4,2
<i>Clethrionomys glareolus</i>	258,6±36,1*	121,6±44,5	215,0±31,1
<i>Microtus arvalis</i>	0,0±0,0	34,3±26,2	10,9±8,6
<i>M. agrestis</i>	32,9±19,0	18,6±15,3	28,4±13,7
Visos <i>Microtus</i> g. rūšys	34,0±18,9	68,6±27,3	45,0±15,6
Iš viso	415,2±64,1	266,5±74,2	367,9±50,9

4.4. Pradinės sukcesijos biotopų įtaka smulkiųjų žinduolių dauginimosi rodikliams

2010–2013 m., įvertinus įvairių smulkiųjų žinduolių vados dydį vykstant indukuotai ir savaiminei sukcesijai, patikimų skirtumų tarp faktinio ir potencialaus vados dydžio neužregistruota (26 lentelė). Dėl riboto imties dydžio biotopo įtaka buvo įvertinta tik toms rūšims, kurių vados dydžiai nustatyti daugiau kartų.

26 lentelė. Smulkiųjų žinduolių dauginimosi rodikliai pradinės miško sukcesijos metu 2010–2013 m. (N – besiveisiančių patelių skaičius; Xvid. – vidutinis rūšies vados dydis, SE – vidurkio paklaida).

Rūšys	Potencialus vados dydis		Faktiškas vados dydis	
	N	Xvid.±SE	N	Xvid.±SE
<i>Apodemus flavicollis</i>	1	7,0	5	7,00±0,72
<i>A. agrarius</i>	3	6,67±0,83	4	6,00±0,81
<i>Micromys minutus</i>	1	5,0	2	5,0
<i>Clethrionomys glareolus</i>	9	4,78±0,48	31	4,58±0,29
<i>Microtus arvalis</i>	6	5,50±0,59	11	5,55±0,49
<i>M. oeconomus</i>	2	6,0	8	5,88±0,57
<i>M. agrestis</i>	19	4,21±0,33	26	3,76±0,32

Biotopo įtaka buvo patikima *M. agrestis* dauginimosi rodikliams (Wilks $\lambda=0,46$, $F_{4,26}=3,05$, $p=0,035$) – ir potencialiam ($F=3,93$, $p=0,044$), ir faktiniam vados dydžiui ($F=5,50$, $p=0,017$). *M. agrestis* potencialus vados dydis buvo didžiausias pievoje ($5,00\pm0,44$ ind.) ir medyne ($5,00\pm1,09$ ind.), mažiausias jaunuolyne ($3,50\pm0,34$ ind.). *M. agrestis* vados faktinis dydis buvo didžiausias pievoje ($4,67\pm0,45$ ind.), mažesnis jaunuolyne ($2,80\pm0,35$ ind.) ir medyne ($3,00\pm1,10$ ind.), t.y., netipiškuose šiai rūšiai biotopuose.

M. arvalis dauginimosi rodikliams biotopas įtakos neturėjo (Wilks $\lambda=0,44$, $F_{2,2}=1,29$, $p=0,44$): vados potencialus dydis pievoje buvo $4,0\pm1,83$ ind., jaunuolyne $6,00\pm0,91$ ind., faktinis vados dydis – $4,00\pm2,22$ ir $5,75\pm1,11$ ind., atitinkamai.

Biotopas neturėjo įtakos ir *C. glareolus* dauginimosi rodikliams (Wilks $\lambda=0,74$, $F_{2,6}=1,04$, $p=0,41$): vados potencialus dydis jaunuolyne buvo $4,42\pm0,57$ ind., medyne $6,00\pm1,06$ ind., faktinis vados dydis – $4,29\pm0,57$ ir $5,50\pm1,07$ ind. atitinkamai.

4.5. Smulkiųjų žinduolių bendrija nevegetaciniu periodu

4.5.1. Smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovė

Nevegetacinio periodo metu bendrijoje vyravo *M. arvalis*, kurie sudarė 32,15 % visų sugautų individų (27 lentelė). Subdominavo *C. glareolus* (29,95 %), mažiau gausūs buvo *S. araneus* ir *A. flavicollis* (atitinkamai 16,56 % ir 10,97 %). Po vieną individą sugauta *N. fodiens*, *A. uralensis* ir *R. norvegicus*. Smulkiųjų žinduolių įvairovė nevegetacinio periodo metu buvo gana didelė; 2004–2009 metų duomenimis, Šenono $H=2,36$.

2004/2005, 2005/2006 ir 2007/2008 m. nevegetaciniu sezonu didžiąją dalį sugautų individų sudarė *C. glareolus* (54,23 %, 45,70 % ir 32,46 % visų sugautų individų). Pirmaisiais tyrimo metais sugautas vienintelis mažosios *A. sylvaticus* individas. 2007/2008 ir 2008/2009 m. sugauta daugiausia smulkiųjų žinduolių individų – 589 ir 536 atitinkamai. Net 240 *M. arvalis* individų, kurie sudarė 44,78 % visų sugautų smulkiųjų žinduolių, sugauta

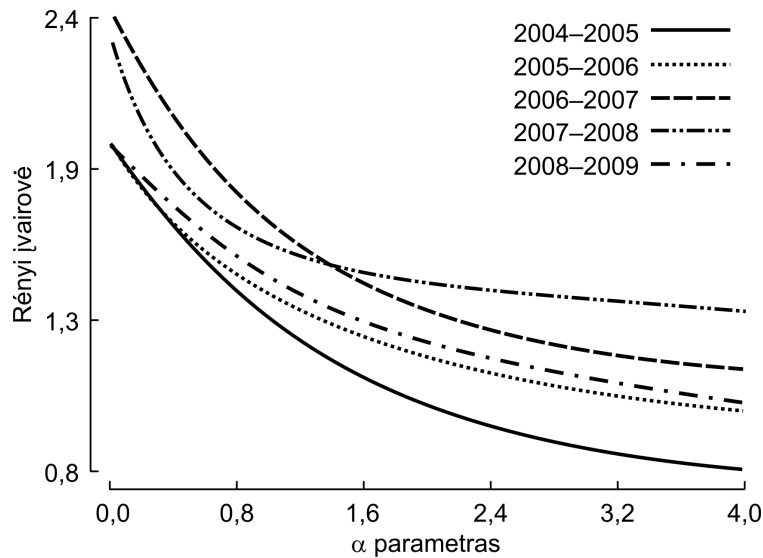
nevegetaciniu sezonu 2008/2009 m. Skirtingais metais sugauta 7–11 smulkiųjų žinduolių rūšių – didžiausia įvairovė buvo 2006/2007 m.

27 lentelė. Smulkiųjų žinduolių bendrijos rūšinė sudėtis Zarasų rj. nevegetacinio periodo metu 2004–2009 m. (N – individų skaičius; vienoda raide pažymėti Šenono H rodikliai patikimai nesiskiria.).

Rūšys	2004/2005	2005/2006	2006/2007	2007/2008	2008/2009	Iš viso	
						N	%
<i>Sorex araneus</i>	17	51	37	96	122	323	16,56
<i>S. minutus</i>	6	11	21	38	52	128	6,56
<i>Neomys fodiens</i>	–	–	–	1	–	1	0,05
<i>Apodemus flavicollis</i>	10	22	34	109	39	214	10,97
<i>A. agrarius</i>	–	3	16	4	6	29	1,49
<i>A. uralensis</i>	1	–	–	–	–	1	0,05
<i>Mus musculus</i>	3	–	11	1	–	15	0,77
<i>Micromys minutus</i>	–	–	9	4	–	13	0,67
<i>Rattus norvegicus</i>	–	–	1	–	–	1	0,05
<i>Clethrionomys glareolus</i>	77	117	127	191	72	584	29,95
<i>Microtus arvalis</i>	28	51	164	144	240	627	32,15
<i>M. oeconomus</i>	–	1	1	–	–	2	0,10
<i>M. agrestis</i>	–	–	6	1	5	12	0,62
Iš viso individų	142	256	427	589	536	1950	–
Rūšių skaičius	7	7	11	10	7	13	–
Šenono H	1,938 ^a	2,049 ^a	2,419 ^b	2,300 ^b	2,131 ^a	2,360	–
Simpsono c	0,354	0,298	0,255	0,230	0,285	0,234	–

Tiek didžiausiu rūšių skaičiumi, tiek ir įvairove išsiskyrė 2006/2007 ir 2007/2008 sezonai, Šenono įvairovės rodiklis patikimai didesnis negu kitų nevegetacinių sezonų metu (8 pav.). Pagal Renyi įvairovės statistiką, 2006/2007 metų nevegetacinio sezono smulkiųjų žinduolių įvairovė nesiskyrė nuo 2007/2008 metų ($t=1,51$, NS), tačiau buvo patikimai didesnė, negu 2004/2005, 2005/2006 ir 2008/2009 metų ($t=3,03$ – $3,81$, $p<0,0001$). Maža

įvairove pasižymėję 2004/2005, 2005/2006 ir 2008/2009 metų sezonai pagal smulkiųjų žinduolių įvairovę tarpusavyje nesiskyrė ($t=0,84-1,58$, NS).



8 pav. Smulkiųjų žinduolių įvairovė 2004–2009 metų nevegetacinio sezono metu Zarasų rajone.

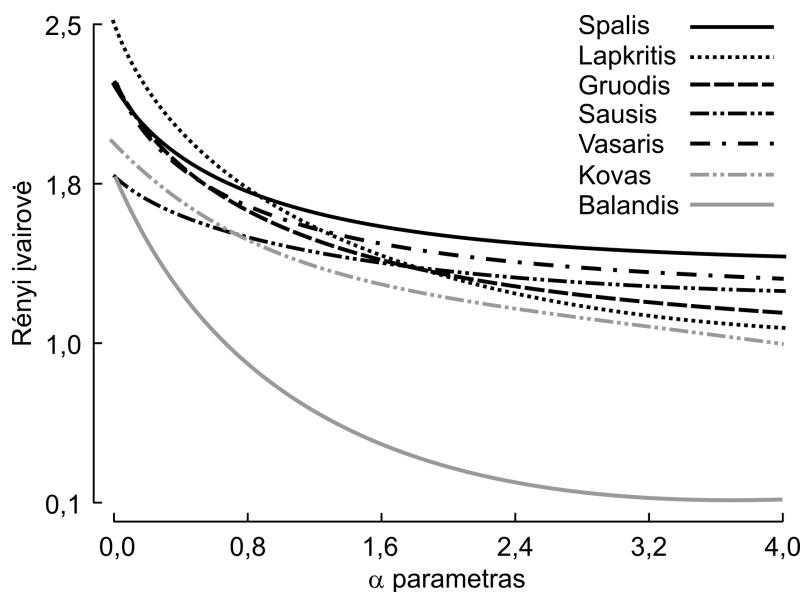
Smulkiųjų žinduolių įvairovės pokyčių nevegetacinio periodo metu nebuvo iki pat pavasario; ji patikimai sumažėjo tik balandžio mėnesį (28 lentelė). Spalio – gruodžio mėnesiais bendriją sudarė 9–12 rūšių, sausio – kovo mėnesiais 6–9 rūšys, balandį 6 rūšys. Šenono H rodiklis balandžio mėnesį buvo patikimai mažesnis, negu spalio – kovo mėnesiais ($t=6,36-10,12$, $p<0,0001$). Spalio – kovo mėnesiais smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovė patikimai nesiskyrė (9 pav.).

Balandžio mėnesį bendrijoje dominavo *M. arvalis* (78,4 % iš visų sugautų individų). Tai labai skyrėsi nuo kitų nevegetacinio laikotarpio mėnesių, kai gausiausios rūšys sudarė 28,89–43,09 %. Rudenį dominavo *C. glareolus*, spalio ir lapkričio mėnesiais sudarydami 28,98 % ir 41,71 % atitinkamai. Ženklia bendrijos dalį užėmė ir *A. flavicollis* bei *M. arvalis*. Lapkričio mėnesį sugauta daugiausia – 12 smulkiųjų žinduolių rūšių. Žiemą, gruodžio ir vasario mėnesiais, vis dar vyravo *C. glareolus* (38,86 % ir 31,10 %), subdominantais išliko *M. arvalis* ir *S. araneus*. Žiema pasižymėjo sugautų smulkiųjų žinduolių

gausa: gruodžio mėnesį sugauta daugiausia individų nevegetacinio sezono metu – 458 individai. Pavasarį sugautų individų bei rūšių skaičius mažėjo: rudenį sugauti 9–12, žiemą – 6–9, pavasarį – 6–7 smulkiųjų žinduolių rūšių individai. Kovą sugauta 123, balandį – 250 gyvūnų. Pavasarį vis labiau dominavo *M. arvalis*, kurie kovą sudarė 43,09 %, balandį – 78,4 %. Viso šaltojo periodo laikotarpiu buvo pagaunami *S. araneus*, *S. minutus*, *A. flavicollis*, *C. glareolus* ir *M. arvalis*. *N. fodiens*, *R. norvegicus* ir *A. uralensis* sugauta tik po vieną individą rudenį (28 lentelė).

28 lentelė. Smulkiųjų žinduolių bendrijos rūšinės sudėties pokyčiai Zarasų rj. nevegetacinio periodo metu 2004–2009 m. (Nurodomas sugautų individų skaičius, vienoda raide pažymėti Šenono H rodikliai patikimai nesiskiria).

Rūšys	Mėnuo						
	10	11	12	1	2	3	4
<i>Sorex araneus</i>	34	27	81	75	52	33	21
<i>S. minutus</i>	15	12	37	29	17	13	5
<i>Neomys fodiens</i>	1						
<i>Apodemus flavicollis</i>	60	96	29	13	9	2	5
<i>A. agrarius</i>	4	20	4			1	
<i>A. uralensis</i>		1					
<i>Mus musculus</i>	1	9	3		2		
<i>Micromys minutus</i>	2	1	7	2	1		
<i>Rattus norvegicus</i>		1					
<i>Clethrionomys glareolus</i>	71	156	178	75	65	18	21
<i>Microtus arvalis</i>	57	49	118	97	57	53	196
<i>M. oeconomus</i>		1			1		
<i>M. agrestis</i>		1	1		5	3	2
Iš viso individų	245	374	458	291	209	123	250
Rūšių skaičius	9	12	9	6	9	7	6
Šenono H	2,365 ^a	2,316 ^a	2,240 ^a	2,118 ^a	2,291 ^a	2,065 ^a	1,157 ^b
Simpsono c	0,221	0,267	0,260	0,256	0,242	0,291	0,630



9 pav. Smulkiųjų žinduolių įvairovės skirtumai 2004–2009 metų nevegetacinio sezono metu Zarasų rajone.

4.5.2. Smulkiųjų žinduolių gausumo dinamika

2004–2009 m. šaltuoju periodu *C. glareolus* individai buvo gausiausi rudenį ir žiemą (29 lentelė). Vasario mėn. *C. glareolus* santykinis gausumas buvo didžiausias, 13,76 ind./100 sp./p. Lapkričio mėnesį gausiausios buvo *A. flavicollis* (12 ind./100 sp./p.). Pavasariop, kitų rūšių gausumui mažėjant, gausiausiu tapo *M. arvalis* (3,89 ind./100 sp./p.). Rudenį ir žiemos pradžioje bendras smulkiųjų žinduolių gausumas augo, pavasariį santykinis gausumas mažėjo, kovą ir balandį jis siekė tik 6,5–7 ind./100 sp./p.

29 lentelė. Smulkiųjų žinduolių santykinis (individų sk. 100 sp./p.) gausumas 2004/2005 m. nevegetacinio sezono metu Zarasų rj.

Rūšys	Lapkritis	Gruodis	Sausis	Vasaris	Kovas	Balandis
<i>Sorex araneus</i>	–	–	–	–	3,37	–
<i>S. minutus</i>	–	–	–	1,19	3,37	–
<i>Apodemus flavicollis</i>	1,33	2,67	–	0,50	0,67	–
<i>Mus musculus</i>	–	0,67	–	1,00	–	–
<i>Clethrionomys glareolus</i>	–	9,33	5,33	13,76	4,71	1,67
<i>Microtus arvalis</i>	–	–	–	–	1,33	3,89
Iš viso	1,33	12,67	5,33	16,45	13,46	5,56

Rudens – žiemos sezonais 2005/2006 m. Zarasų rj. gausiausia rūšis buvo *C. glareolus* (spalio mėnesį *C. glareolus* santykinis gausumas siekia 14 ind./100sp. p., vėliau mažėja), kuri nuo vasario mėnesio gausumu viršija *M. arvalis* (vasaros link santykinis gausumas didėja ir balandžio mėnesį sudaro 6 ind./100 sp./p.) (30 lentelė). *A. flavicollis* lapkričio mėnesį išsiskiria gausumu – sugauti individai sudaro 12 ind./100 sp./p., tuo tarpu kitos rūšys išlieka mažiau gausios.

30 lentelė. Smulkiųjų žinduolių santykinis gausumas (individų sk. 100 sp./p.) 2005/2006 m. nevegetacinio sezono metu Zarasų rj.

Rūšys	Spalis	Lapkritis	Gruodis	Sausis	Vasaris	Kovas	Balandis
<i>Sorex araneus</i>	–	3,00	3,00	3,33	2,50	3,00	0,50
<i>S. minutus</i>	–	–	0,25	1,00	–	–	–
<i>Apodemus flavicollis</i>	3,00	12,00	1,00	–	–	–	–
<i>A. agrarius</i>	–	2,00	–	–	–	0,50	–
<i>Clethrionomys glareolus</i>	14,00	13,00	9,25	3,33	–	–	–
<i>Microtus arvalis</i>	–	–	1,00	0,67	1,00	5,00	6,00
<i>M. oeconomus</i>	–	1,00	–	–	–	–	–
Iš viso	17,00	31,00	14,50	8,33	3,50	8,50	6,50

Kaip ir ankstesniais metais, 2006/2007 m. rudenį ir žiemos pradžioje gausumu kitas rūšis lenkė *C. glareolus* (11 ind./100sp./p. lapkričio ir gruodžio mėnesiais) (31 lentelė). Nuo sausio mėnesio vasaros link gausiausiai tapo *M. arvalis*, sausio mėnesį jų santykinis gausumas siekė 17,5 ind./100 sp./p. Rudenį ir žiemos pradžioje bendras smulkiųjų žinduolių gausumas augo, pavasarį santykinis gausumas mažėjo – kovą, balandį siekė vos 6,5–7 ind./100 sp./p.

2007/2008 nevegetacinio sezono metu gausesnis nei kitais metais tapo *S. araneus* – sausio mėnesį santykinis gausumas sudarė 11 ind./100sp./p., tai buvo didžiausias gausumas, lyginant su kitomis rūšimis šį mėnesį (32 lentelė). Tačiau kitais tyrimo mėnesiais gausumo atžvilgiu vyravo įprastos sezonui rūšys – lapkritį–sausį *C. glareolus*, vasarį–balandį *M. arvalis*. Rudenį ir žiemos

pradžioje gausumu pasižymėjo ir *A. flavicollis*, kurios santykinis gausumas svyravo 2,54–5,5 ind./100 sp./p.

31 lentelė. Smulkiųjų žinduolių santykinis gausumas 2006/2007 m. nevegetacinio sezono metu Zarasų rj.

Rūšys	Lapkritis	Gruodis	Sausis	Vasaris	Kovas	Balandis
<i>Sorex araneus</i>	–	4,33	4,00	3,00	–	1,00
<i>S. minutus</i>	–	0,67	3,00	1,00	0,50	–
<i>Apodemus flavicollis</i>	4,50	2,33	0,50	0,50	–	–
<i>A. agrarius</i>	3,00	0,33	–	–	–	–
<i>Mus musculus</i>	3,50	0,33	–	–	–	–
<i>Micromys minutus</i>	–	0,67	–	0,50	–	–
<i>Clethrionomys glareolus</i>	11,00	11,00	5,50	4,50	2,00	1,00
<i>Microtus arvalis</i>	0,50	9,33	17,50	4,50	4,00	4,00
<i>M. agrestis</i>	–	–	–	–	–	1,00
Iš viso	22,50	29,00	30,50	14,00	6,50	7,00

32 lentelė. Smulkiųjų žinduolių santykinis gausumas (individų sk. 100 sp./p.) 2007/2008 m. nevegetacinio sezono metu Zarasų rj.

Rūšys	Spalis	Lapkritis	Gruodis	Sausis	Vasaris	Kovas	Balandis
<i>Sorex araneus</i>	3,00	4,00	5,56	11,00	2,79	2,00	–
<i>S. minutus</i>	0,67	1,00	4,17	2,00	2,54	–	–
<i>Neomys fodiens</i>	0,33	–	–	–	–	–	–
<i>Apodemus flavicollis</i>	3,67	5,50	2,54	–	2,19	–	1,00
<i>A. agrarius</i>	1,00	–	–	–	–	–	–
<i>Micromys minutus</i>	–	–	1,04	–	–	–	–
<i>Clethrionomys glareolus</i>	4,00	14,00	15,21	2,00	5,17	–	2,50
<i>Microtus arvalis</i>	5,33	0,50	4,04	1,00	6,25	2,00	9,50
Iš viso	18,00	25,00	29,96	16,00	12,32	4,00	13,00

Kiekvieną tyrimo mėnesį 2008/2009 m. nevegetacinio sezono metu santykinio gausumo atžvilgiu vyravo skirtinga rūšis – lapkritį, sausį gausiausiai tapo *C. glareolus*, kurio individai sudarė 8 ir 9 ind./100 sp./p., gruodį, vasarį ir

balandį – *M. arvalis*, kurio santykinis gausumas siekė 9; 18 ir 19,33 ind./100 sp./p., kovo mėn. – *S. araneus* (6 ind./100 sp./p.) (33 lentelė).

33 lentelė. Smulkiųjų žinduolių santykinis gausumas (individų sk. 100 sp./p.) 2008/2009 m. nevegetacinio sezono metu Zarasų rj.

Rūšys	Lapkritis	Gruodis	Sausis	Vasaris	Kovas	Balandis
<i>Sorex araneus</i>	4,50	6,50	8,50	15,00	6,00	1,00
<i>S. minutus</i>	2,00	5,00	1,50	2,00	2,00	0,33
<i>Apodemus flavicollis</i>	9,50	1,00	3,00	–	–	–
<i>A. agrarius</i>	2,00	0,50	–	–	–	–
<i>Clethrionomys glareolus</i>	8,00	2,00	9,00	1,00	5,00	–
<i>Microtus arvalis</i>	7,00	9,00	3,00	18,00	2,00	19,33
<i>M. agrestis</i>	–	–	–	1,00	2,00	–
Iš viso	33,00	24,00	25,00	37,00	17,00	20,67

4.5.3. *Clethrionomys glareolus* populiacijos rodikliai

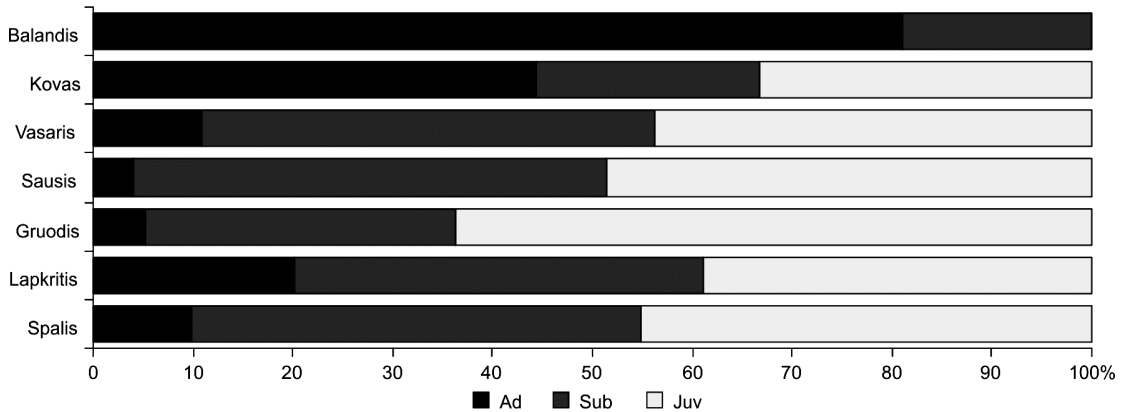
Nevegetacinio periodo metu *C. glareolus* buvo antra pagal gausumą smulkiųjų žinduolių rūšis, 2004–2009 m. sudariusi 29,95 % iš visų sugautų individų. Šie pelėnai dominavo rudenį ir žiemą, pavasarį jų dalis bendrijoje mažėjo, kovo ir balandžio mėnesį nebeviršijo 20 % (34 lentelė).

34 lentelė. *Clethrionomys glareolus* dalies pokyčiai smulkiųjų žinduolių bendrijoje nevegetaciniu periodu 2004–2009 m.

	Mėnuo						
	10	11	12	1	2	3	4
Rūšių skaičius (S)	9	12	9	6	9	7	6
Individų skaičius (N)	245	374	458	291	209	123	250
<i>C. glareolus</i> %	29,0	41,7	38,9	25,8	31,1	14,6	8,4

Gruodžio ir sausio mėnesiais sugauta daugiausia jaunų ir lytiškai nesubrendusių *C. glareolus* individų, balandį vyravo suaugėliai (10 pav.). *C. glareolus* lytinis brendimas ir pasirengimas veisimosi sezonui prasideda

kovo mėnesį. Dauginimosi atvejų žiemą užregistruota nebuvo. Spalio mėnesį dauginimosi požymių turėjo visi suaugę patinai, lapkričio – 43 %, žiemą – nei vienas, kovo mėnesį – 60 % ir balandžio mėnesį – 46 % patinų. Pirmą besiveisianti patelė sugauta 2005 m. balandžio viduryje, po švelnios žiemos.



10 pav. *Clethrionomys glareolus* populiacijos amžiaus struktūros kitimo dinamika 2004–2009 m. nevegetaciniu periodu (*Ad* – suaugėliai, *Sub* – lytiškai nesubrendę individai, *Juv* – jaunikliai).

C. glareolus kūno svoris ir ilgis nevegetaciniu periodu buvo susiję su individų amžiumi (MANOVA, $F_{4,1118}=165,30$), mėnesiu ($F_{12,1118}=16,00$) ir sezonu ($F_{8,1118}=15,57$, visi $p<0,0001$), bet ne lytimi ($F_{2,559}=0,84$, $p=0,43$). Jauniklių svoris buvo 14,2–15,2 g, lytiškai nesubrendusių individų 16,3–17,5 g, suaugėlių 17,8–21,3 g (35 lentelė). Jauniklių svorio augimas nuo spalio iki sausio mėnesio sustojo, o kūno ilgis didėjo. Didžiausias jaunų individų svorio sumažėjimas užfiksuotas gruodžio ($t=2,16$, $df=141$, $p=0,03$) ir sausio mėnesį ($t=1,17$, NS). Kovą jauniklių buvo mažai, balandį – visai nebeliko. Lytiškai nesubrendusiems individams augimo sustojimo nepastebėta. Suaugėlių kūno svorio sumažėjimas, lyginant su spalio mėnesiu, buvo ryškiausias vasarį ($t=2,96$, $df=12$, $p=0,01$); skirtumai tarp spalio ir sausio bei kovo nepatikimi. Kūno ilgio sumažėjimas buvo nepatikimas (35 lentelė).

C. glareolus dauginimosi atvejų žiemą užregistruota nebuvo. Spalio mėnesį dauginimosi požymių turėjo 100 % suaugusių patinų, lapkričio – 43 %, žiemą – nė vienas, kovo mėnesį – 60 % ir balandžio mėnesį – 46 %. Pirmą

C. glareolus besiveisianti patelė sugauta 2005 m. balandžio viduryje, po švelnios žiemos.

35 lentelė. *Clethrionomys glareolus* jauniklių, lytiškai nesubrendusių ir suaugusių individų svorio (Q, g) ir kūno ilgio (L, mm) vidurkiai 2004–2009 metų spalio–balandžio mėnesiais (N – individų skaičius).

Mėnuo	Jaunikliai			Lytiškai nesubrendę			Suaugėliai		
	N	Q	L	N	Q	L	N	Q	L
Spalis	32	15,2±0,22	79,1±0,71	32	16,9±0,19	82,2±0,53	7	20,7±0,79	90,1±2,54
Lapkritis	60	15,0±0,19	82,3±0,50	63	17,2±0,14	84,7±0,46	31	20,7±0,32	92,9±0,85
Gruodis	111	14,7±0,10	86,4±0,43	54	17,0±0,16	86,5±0,72	9	21,1±0,85	97,6±1,48
Sausis	36	14,9±0,18	84,5±0,82	35	17,0±0,20	86,5±0,86	3	19,2±1,17	89,5±1,63
Vasaris	28	15,2±0,22	87,4±1,11	29	17,1±0,21	88,6±0,66	7	17,8±0,59	89,7±1,13
Kovas	6	14,2±0,31	84,8±0,87	4	17,5±0,89	87,0±3,44	8	18,9±0,95	92,2±2,51
Balandis	–	–	–	4	16,3±0,66	90,5±2,32	17	21,3±0,43	94,9±1,03
Iš viso	273	14,9±0,07	84,4±0,31	221	17,1±0,08	85,7±0,32	82	20,4±0,24	93,1±0,58

Apibendrinant, *C. glareolus* gausumas šaltuoju metu labai sumažėjo, jų dauginimosi pradžia pavasarį buvo vėlyva, lyginant su kitomis gausiausiomis smulkiųjų žinduolių rūšimis.

4.5.4. *Microtus arvalis* populiacijos rodikliai

Iš visų 2004–2009 spalio–balandžio mėnesiais sugautų smulkiųjų žinduolių *M. arvalis* sudarė 32,15 %. Jų buvo mažiausia šaltomis žiemomis – <20 %, šiltomis žiemomis siekdavo 24–45 % (36 lentelė).

M. arvalis lytinė sudėtis buvo skirtinga atskirais metais – 2004/2005 m. patinai sudarė didžiąją dalį populiacijos (70,83 % visų sugautų *M. arvalis* individų). Kitais tyrimo metais abiejų lyčių dalys buvo panašios, tik 2008/2009 m. nevegetacinio sezono metu patinai vėl persvėrė pateles gausumu.

Analizuojant amžiaus struktūrą tyrimo pirmaisiais metais matome, kad *Microtus* genties pelėnų populiacijoje suaugėliai sudarė net 87,5 %. Kitais metais suaugėlių procentaliai mažėjo, o ženkliai didėjo jauniklių skaičius –

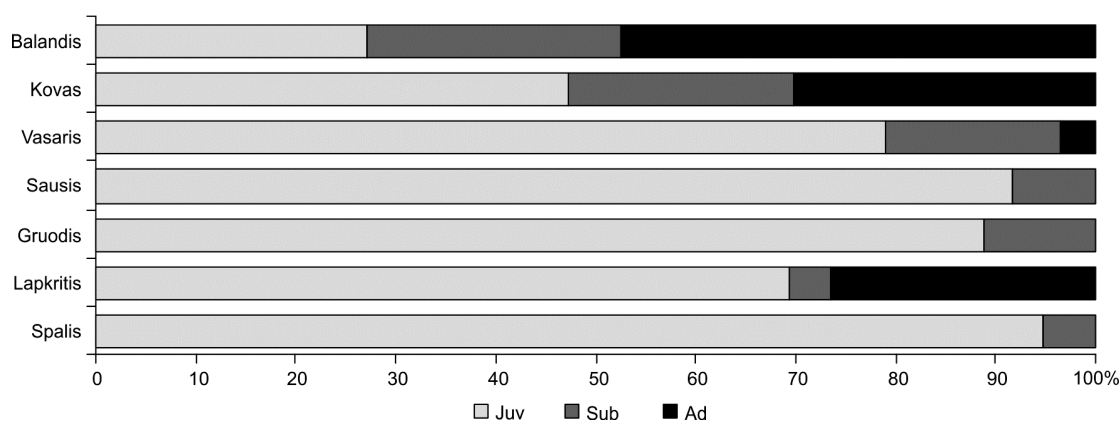
2006/2007 m.; pastarieji populiacijoje sudarė 87,20 %, tuo tarpu suaugėlių dalis ženkliai mažesnė (1,83 %). Apibendrinus visų metų tyrimo duomenis, iš visų 612 sugautų *M. arvalis* individų, dominavo jaunikliai (65,5 %), lytiškai nesubrendę ir suaugėliai sudarė panašias dalis (15,85 % ir 19,61 % atitinkamai).

36 lentelė. *Microtus arvalis* dalis smulkiųjų žinduolių bendrijoje, amžiaus ir lyčių sudėtis 2004–2009 (spalis–balandis).

Metai	<i>M. arvalis</i> , %	Jaunikliai	Lytiškai nesubrendę	Suaugėliai	Patinai	Patelės
2004/2005	19,7	1	2	21	17	7
2005/2006	19,9	5	19	27	28	23
2006/2007	38,4	143	18	3	74	90
2007/2008	24,4	96	16	32	75	68
2008/2009	44,8	150	42	37	144	85
Iš viso	32,2	395	97	124	340	275

Šių pelėnų dalis smulkiųjų žinduolių bendrijoje buvo mažiausia nevegetacinio periodo pradžioje – 23,3 % spalį, 13,1 % lapkritį, vėliau didėjo iki 25,8 % gruodį, 33,3 % sausį ir 27,3 % vasarį. Dėl geresnio *M. arvalis* išgyvenimo žiemą pavasariop jų skaičius išaugdavo ir sudarydavo 43,1 % kovą bei 78,4 % balandį.

Patinai populiacijoje vyravo 2004/2005 ir 2008/2009 m. nevegetacinio sezono metu, likusiais tyrimo metais lyčių proporcija buvo artima 1:1. Per visą tyrimų laiką *M. arvalis* populiacijoje dominavo jaunikliai (65,5 %), lytiškai nesubrendę individai ir suaugėliai sudarė apylyges dalis (15,85 % ir 19,61 % atitinkamai). Šaltesnėmis žiemomis *M. arvalis* populiacijoje dominavo suaugėliai (nuo 50 iki 90 % pelėnų). Šiltomis žiemomis vyravo jaunikliai, kurie sudarydavo apie 70–90 %. Šie populiacijos struktūros skirtumai buvo statistiškai patikimi ($\chi^2=12,6$ ir daugiau, $p<0,001$). Jaunikliai vyravo nevegetacinio periodo pradžioje, t.y. rudenį. Lytiškai nesubrendusių individų skaičius pradėjo didėti vasario mėnesį. Brandimas tęsdavosi iki kovo – nuo šio mėnesio didėjo suaugėlių dalis (11 pav.).



11 pav. *Microtus arvalis* populiacijos amžiaus struktūros kitimo dinamika 2004–2008 m. nevegetaciniu periodu (*Ad* – suaugėliai, *Sub* – lytiškai nesubrendę individai, *Juv* – jaunikliai)

M. arvalis kūno svorio ir ilgio rodikliai šaltuoju metų laiku buvo susiję su individų amžiumi (MANOVA, $F_{4,1180}=105,84$), lytimi ($F_{2,590}=40,71$), sezonu ($F_{8,1180}=15,74$) ir mėnesiu ($F_{12,1180}=15,49$, visi $p<0,0001$). Jauniklių svoris didėjo nuo lapkričio iki sausio, vasario mėnesį sugautų individų svoris buvo mažesnis. Spalio mėnesį svorio vidurkis buvo 14,1 g ir iki balandžio mėnesio padidėjo tik 0,9 g. Kūno ilgio vidurkio sumažėjimas užfiksuotas mėnesiu anksčiau – sausį. Kovą pelėnų jauniklių augimas atsinaujindavo (37 lentelė).

Lytiškai nesubrendę *M. arvalis* individai nustoja augti – tai tęsėsi ir vasario, ir kovo mėnesį. Augimo atsistatymas buvo stebimas tik balandžio mėnesį. Lytiškai nesubrendę *M. arvalis*, sugauti balandžio mėnesį, buvo vidutiniškai 8 % lengvesni ($18,5\pm 0,30$ g), negu sugauti spalio mėnesį ($20,1\pm 1,05$ g). Suaugėliai šaltuoju metų laiku neaugo (37 lentelė).

M. arvalis augimo šaltomis ir šiltomis žiemomis palyginimas parodė, kad jaunikliai buvo didesni šaltomis, negu šiltomis žiemomis. Jų svoris (atitinkamai, $15,6\pm 0,68$ g ir $14,5\pm 0,07$ g, $p<0,05$) ir ilgis (atitinkamai, $87,7\pm 2,36$ mm ir $81,5\pm 0,24$ mm, $p<0,01$) skyrėsi patikimai. Tikėtina, kad tokie rezultatai buvo gauti dėl mažo imties dydžio, nes šaltomis žiemomis buvo sugauti tik 7 jaunikliai.

Šaltomis žiemomis lytiškai nesubrendę individai neaugo ilgesnį laiko tarpą. Šiltomis žiemomis sugautų *M. arvalis* individų svorio vidurkis buvo $18,5 \pm 0,33$ g, ilgio – $89,8 \pm 0,88$ mm, šaltomis – atitinkamai, $16,9 \pm 0,29$ g ir $87,4 \pm 0,95$. Lytiškai nesubrendusių individų svorio vidurkis šaltomis žiemomis buvo patikimai mažesnis ($p < 0,001$).

37 lentelė. *Microtus arvalis* kūno svorio (Q, g) ir ilgio (L, mm) dinamika nuo spalio iki lapkričio mėnesio 2004–2009 (N – individų skaičius).

Mėnuo	Jaunikliai			Lytiškai nesubrendę			Suaugėliai		
	N	Q	L	N	Q	L	N	Q	L
Spalis	54	$14,2 \pm 0,17$	$77,1 \pm 0,49$	3	$20,1 \pm 1,05$	$89,7 \pm 1,51$	–	–	–
Lapkritis	34	$14,5 \pm 0,21$	$80,8 \pm 0,62$	2	$11,8 \pm 4,75$	$76,4 \pm 6,70$	13	$22,2 \pm 0,99$	$95,4 \pm 3,09$
Gruodis	95	$14,3 \pm 0,13$	$82,4 \pm 0,48$	12	$17,7 \pm 0,93$	$91,4 \pm 2,16$	–	–	–
Sausis	86	$14,7 \pm 0,12$	$81,6 \pm 0,46$	8	$19,3 \pm 1,05$	$95,0 \pm 3,55$	–	–	–
Vasaris	44	$14,4 \pm 0,29$	$82,9 \pm 0,81$	10	$18,3 \pm 0,79$	$89,8 \pm 1,83$	2	$20,8 \pm 1,25$	$93,5 \pm 0,95$
Kovas	25	$14,9 \pm 0,27$	$83,7 \pm 0,81$	12	$17,4 \pm 0,63$	$86,6 \pm 1,12$	16	$21,4 \pm 0,69$	$94,3 \pm 1,71$
Balandis	53	$15,1 \pm 0,17$	$83,0 \pm 0,60$	50	$18,5 \pm 0,30$	$87,9 \pm 0,70$	93	$23,0 \pm 0,39$	$95,6 \pm 0,71$
Iš viso	391	$14,6 \pm 0,07$	$81,6 \pm 0,24$	97	$18,2 \pm 0,27$	$88,8 \pm 0,65$	124	$22,6 \pm 0,33$	$95,4 \pm 0,69$

M. arvalis dauginimasis šaltuoju metu buvo daug aktyvesnis, negu *C. glareolus*. Lapkričio mėnesį dauginimosi požymių turėjo 100 % suaugusių *M. arvalis* patinų, kovo mėnesį dauginimosi pradžia užregistruota 30 %, balandžio mėnesį – 58 %. *M. arvalis* pirma besiveisianti patelė sugauta kovo mėnesį (8 dienų embrionai kovo 25 dieną); iš 19 suaugusių patelių balandžio mėnesį įvairaus amžiaus embrionus turėjo 14, t.y. 74 % patelių.

Apibendrinant galima teigti, kad *M. arvalis* dalis smulkiųjų žinduolių bendrijoje šaltuoju metų laiku didėja, pavasarį jie tampa dominantais. Taip vyksta dėl gero šios rūšies individų išgyvenimo (netgi šalčiausiomis žiemomis) ir ankstyvos dauginimosi pradžios bei didelio aktyvumo pavasarį.

4.5.5. *Apodemus flavicollis* populiacijos rodikliai

2004–2009 metais šaltuoju metu buvo sugauta 214 *A. flavicollis* individų, kurie sudarė vidutiniškai 11 % iš visų sugautų smulkiųjų žinduolių. Minimali *A. flavicollis* dalis buvo 2008/2009 metais – 7,0 %, maksimali 2007/2008 metais – 18,5 % (38 lentelė).

A. flavicollis populiacijoje didžiausi skirtumai lyčių atžvilgiu matėsi 2006/2007 m., kada patinai sudarė 70,59 %, kitais tyrimų metais patinai ir patelės sudarė apylyges dalis, be ženklesnio vienos ar kitos lyties dominavimo.

A. flavicollis populiacijoje nevegetacinio sezono metu lyčių proporcija buvo artima 1:1, išskyrus 2006/2007 m., kada patinai sudarė 70,59 %, nors skirtumas nuo 1:1 lyčių santykio buvo statistiškai nepatikimas ($\chi^2=1,99$, $p=0,16$). Daugiau patelių (55,6 %) buvo sugauta tik 2008/2009 metų sezone, tačiau ir šis skirtumas buvo statistiškai nepatikimas. Analizuojant pagal mėnesius, patinų dominavimas buvo labiausiai išreikštas, nors ir statistiškai nepatikimai, nuo lapkričio (55,9 %) iki vasario (66,7 %).

Populiacijos amžiaus struktūra: jaunikliai sudarė mažiausią populiacijos dalį (2004/2005 ir 2005/2006 m. jauniklių nepagauta visai), dominavo suaugėliai – 2004/2005 m. sudarė net 70 %, kitais tyrimo metais lytiškai nesubrendusių bei suaugėlių gausumas buvo panašus.

38 lentelė. *Apodemus flavicollis* dalis smulkiųjų žinduolių bendrijoje, amžiaus ir lyčių sudėtis 2004–2009 metais (spalio – balandžio mėnesiais).

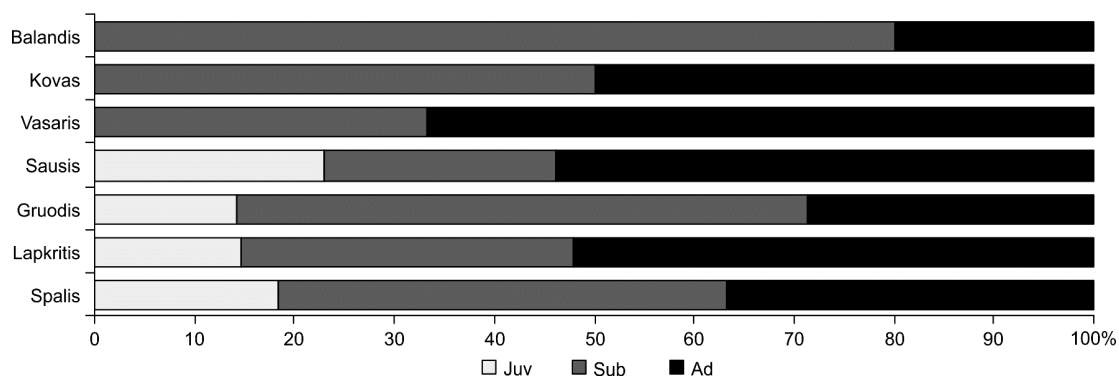
Metai	<i>A. flavicollis</i> ,%	Jaunikliai	Lytiškai nesubrendę	Suaugėliai	Patinai	Patelės
2004/2005	7,04	0	3	7	5	5
2005/2006	8,59	0	9	13	10	12
2006/2007	7,96	11	12	11	24	10
2007/2008	18,51	17	49	43	64	45
2008/2009	7,28	4	13	21	18	20
Iš viso	10,97	32	86	95	121	92

A. flavicollis gausumas ir dalis smulkiųjų žinduolių bendrijoje pavasariop akivaizdžiai sumažėjo, nuo maždaug 25 % rudenį, iki 4–6 % žiemą ir ne daugiau 2 % pavasarį (39 lentelė). Taigi, lyginant su gruodžio mėnesiu, šių pelių dalis bendrijoje sumažėjo daugiau kaip dešimt kartų. Santykinis *A. flavicollis* gausumas tyrimo vietoje buvo nedidelis, vidutiniškai $2,2 \pm 0,55$ ind./100 sp./p. Jis buvo didžiausias rudens pabaigoje ir sumažėdavo pavasarį (39 lentelė).

39 lentelė. *Apodemus flavicollis* dalis smulkiųjų žinduolių bendrijoje ir santykinis gausumas (individų sk. 100 sp./p.) spalio – balandžio mėnesiais (2004–2009).

Mėnuo	<i>A. flavicollis</i> , %	Santykinis gausumas
Spalis	24,5	$3,5 \pm 1,26$
Lapkritis	25,7	$6,54 \pm 1,99$
Gruodis	6,3	$1,80 \pm 0,32$
Sausis	4,5	$0,78 \pm 0,66$
Vasaris	4,3	$0,61 \pm 0,30$
Kovas	1,6	$0,13 \pm 0,13$
Balandis	2,0	$0,18 \pm 0,19$

A. flavicollis jaunikliai buvo sugaunami nuo spalio iki sausio mėnesio ir sudarydavo ne daugiau kaip 25 % visų sugautų šios rūšies individų. Didžiąją tyrimo periodo dalį suaugėliai šioje populiacijoje sudarydavo per 50 %. Lytiškai nesubrendusių individų dalis didėdavo nuo sausio; balandžio mėnesį ji pasiekdavo 80 % (12 pav.).



12 pav. *Apodemus flavicollis* populiacijos amžiaus struktūros kitimo dinamika 2004–2008 m. nevegetaciniu periodu (*Ad* – suaugėliai, *Sub* – lytiškai nesubrendę individai, *Juv* – jaunikliai).

A. flavicollis kūno svorio ir ilgio rodikliai šaltuoju metų laiku buvo susiję su individų amžiumi (MANOVA, $F_{4,394}=39,11$), lytimi ($F_{2,197}=8,63$), sezonu ($F_{8,394}=6,83$) ir mėnesiu ($F_{12,394}=6,14$, visi $p<0,0001$). *A. flavicollis* suaugėlių kūno svoris ir kūno ilgis nuo spalio iki pavasario nuolat didėjo (40 lentelė). Kovo ir balandžio mėnesį buvo sugaunami tik pavieniai suaugę individai. Mažiausias suaugusių *A. flavicollis* individų spalio – vasario mėnesiais svoris buvo 26,5–34,5 g, didžiausias – nuo 49,5 iki 55,5 g.

Spalio – gruodžio mėnesiais lytiškai nesubrendusių individų kūno svoris neviršijo 30 g. Sausio mėnesį šios amžiaus grupės sugautų individų svoris buvo 3 g (apie 10 %) mažesnis negu spalio mėnesį, kūno ilgis – didesnis. Mažiausias lytiškai nesubrendusių individų svoris spalio – sausio mėnesiais buvo 16,5–25,4 g, didžiausias – 29,5–42,0 g.

Nuo spalio iki sausio mėnesio *A. flavicollis* jauniklių mažiausias kūno svoris buvo 15,5–23,0 g, didžiausias – 25,0–34,5 g ribose. Gruodžio ir sausio mėnesį jauniklių buvo sugauta labai nedaug, todėl iš tokios nedidelės imties negalima daryti išvadų apie jų svorio arba ilgio augimo dinamiką. Vasario – balandžio mėnesį *A. flavicollis* jauniklių nesugauta.

40 lentelė. *Apodemus flavicollis* kūno svorio (Q, g) ir ilgio (L, mm) vidurkiai 2004–2009 m. spalio – balandžio mėnesiais (N – individų skaičius).

Mėnuo	Suaugėliai			Lytiškai nesubrendę			Jaunikliai		
	N	Q	L	N	Q	L	N	Q	L
Spalis	22	36,3±1,21	102,2±1,51	27	29,8±0,61	96,9±0,99	11	23,8±0,38	89,7±1,11
Lapkritis	50	39,5±0,96	104,4±0,98	32	31,3±0,79	96,8±1,04	14	24,9±1,20	90,5±1,59
Gruodis	8	39,5±2,44	107,8±1,84	16	29,2±0,84	101,4±1,56	4	26,8±2,80	95,0±3,57
Sausis	7	41,5±2,95	108,7±2,74	3	27,0±1,28	100,5±4,04	3	24,2±0,60	94,1±2,63
Vasaris	6	40,2±2,94	113,9±3,26	3	37,7±0,67	107,7±4,83	0	–	–
Kovas	1	48,5	127,0	1	26,5	94,9	0	–	–
Balandis	1	40,0	98,8	4	31,6±2,21	105,4±2,46	0	–	–
Vidurkis	95	39,1±0,69	105,3±0,79	86	30,4±0,44	98,6±0,69	32	24,7±0,64	91,1±0,95

Suaugusios *A. flavicollis* buvo sugaunamos rudenį, žiemą ir pavasarį (balandžio mėnesį gausumas mažiausias). Jų svorio vidurkis buvo apie 40 g – tai rodo, kad šios pelės galėjo daugintis. 2006 metų lapkričio mėnesį buvo sugauta nėščia patelė (su 6 embrionais) ir vienas patinas su spermatogenezės (dauginimosi pradžios) požymiais. 2007 metų spalio pabaigoje iš 19 suaugusių patelių šešios buvo besiveisiančios. 2008 metų lapkričio mėnesį neužregistruota nė vienos besiveisiančios patelės. 2009 metų sausio mėnesį buvo sugauti du dideli patinai su spermatogenezės požymiais.

5. APTARIMAS

5.1. Smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčiai pradinės miško sukcesijos stadijose

Smulkiųjų žinduolių gausumas ir rūšinė sudėtis skirtinguose biotopuose priklauso nuo to biotopo augalijos sukcesinės stadijos. Tiriant smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčius pradinėse miško sukcesijos stadijose iš viso buvo pagauti 1591 individai, priklausantys 13 smulkiųjų žinduolių rūšių. Iš jų – indukuotos sukcesijos pievų biotope 11 rūšių smulkiųjų žinduolių individai, savaiminės sukcesijos pievoje – 8 rūšių. Kitų autorių darbuose sugautų smulkiųjų žinduolių rūšių skaičius pievose buvo skirtingas: 9 smulkiųjų žinduolių rūšių individai sugauti Žagarės regioninio parko natūraliose pievose, 9 – Viešvilės valstybiniame gamtiniame rezervate, 9 – Šalčininkų rajone, 9 – Anykščių rj. pievose, 13 – Biržų girios pakraščio pievose, 8 – Vyšniavos pievose, 5 – Kretingos rj. krūmuotoje pievoje prie Minijos upės (pradinė užaugimo stadija), Pasruojės žuvininkystės ūkio tvenkinių vietoje susiformavusiose, pradinio užaugimo stadijoje esančiose pievose sugauti 4 rūšių gyvūnai (Drūkšių ežero pakrantėje); 10 rūšių smulkiųjų žinduolių individai sugauti Kurtuvėnų regioninio parko šiaurinėje dalyje, Nevėžio kraštovaizdžio draustinio pievoje sugauti 6 smulkiųjų žinduolių rūšių individai, vykdytuose tyrimuose ant bebrų trobelių buvo sugauti 9 rūšių smulkieji žinduoliai, o biotopą supančiuose mišriame miške, kultūrinėje pievoje ir pievoje šalia kanalo – tik 4 rūšys (Balčiauskas, Alejūnas, 2011; Balčiauskas, Angelstam, 1993, Juškaitis, Uselis, 2005; Pakeltytė, Andriuškevičius, 2004; Šinkūnas, 2006, Zalunskaitė, Lopeta, 2005; Ulevičius, Janulaitis, 2007; Vitlickaja, 2012).

Šiame tyrime indukuotos sukcesijos pievoje dominuojanti rūšis buvo *M. arvalis*, subdominuojančios – *C. glareolus*, *S. araneus* ir *A. flavicollis*. Savaiminės sukcesijos pievoje dominavo *S. araneus*, subdominavo *A. flavicollis*, *M. araneus* ir *M. arvalis*. Vidutinis rūšių gausumas ir įvairovė

nebuvo žema ištirtose pievose ($18,19 \pm 2,27$ ind./100 sp./p.; Šenono indeksas $H=2,95$; Simpsono indeksas $c=0,14$). Bendras vidutinis gausumas savaiminės sukcesijos pievoje buvo patikimai didesnis, negu indukuotos ($p=0,027$). Daugelis kitų autorių savo darbuose teigia, kad pievose bei atvirose vietose dominuoja būtent *Microtus* genties pelėnai, subdominuoja kitos atvirų vietų rūšys, kaip *A. agrarius*, kirstukai, o mažesniu gausumu pasižymi *C. glareolus*, *A. flavicollis* ir kitos miškams būdingesnės rūšys (Janonytė, 2007; Pupila, Bergmanis, 2006; Мажеиките, 1995; Šinkūnas, Balčiauskas, 2006; Balčiauskas, Angelstam 1993; Mažeikytė, 2002; Sullivan ir kt., 2001; Zalunskaitė, Lopeta, 2005). Vidutinis rūšių gausumas ir įvairovė pievose kitų autorių darbuose buvo skirtinga: Latvijoje santykinis gausumas buvo palyginus su kitų tyrėjų duomenimis, mažas – $17,1 \pm 2,2$ ind./100 sp./p.; Šenono indeksas $H=1,084$; Simpsono indeksas $c=0,471$ (Pupila, Bergmanis, 2006), Lietuvoje Šalčininkų rj. smulkiųjų žinduolių gausumas siekė 36 ind./100 sp./p., Kretingos rj. – 48 ind./100 sp./ind, Pasruojės regione smulkiųjų žinduolių pievose gausumas nedidelis – 12–16 ind./100 sp./p. (Balčiauskas ir kt., 1997), Nevėžio kraštovaizdžio draustinio pievoje vidutinis visų rūšių santykinis gausumas buvo 11,2 ind./100 sp./p. (Pakeltytė, Andriškevičius, 2004), kalvotose moreninėse aukštumose Rytų Lietuvoje užfiksuotas didelis rūšių gausumas ir įvairovė žemumų pievose, smulkiųjų žinduolių vietinė bendrija yra polidominantinė ($c=0,211$, $H=2,558$) (Mažeikytė, 2002). Ignalinos regione polidominantiškiausia smulkiųjų žinduolių bendrija buvo užregistruota pievose, monodominantiškiausia – miškuose ir pelkėse (Balčiauskas, 2005).

Šiame darbe tirtų rajonų jaunuolynuose buvo sugauti 9 smulkiųjų žinduolių rūšių individai. Dominuojanti rūšis buvo *C. glareolus*, subdominuojančios – *S. araneus*, *M. arvalis*, *M. agrestis*, *A. agrarius*. Smulkiųjų žinduolių vidutinis gausumas jaunuolyne $22,72 \pm 2,25$ ind./100 sp./p. (Simpsono dominavimo indeksas $c=0,2$; Šenono įvairovės $H=2,61$). Smulkiųjų žinduolių vidutinis gausumas apšodintame ir savaiminiame jaunuolynuose nesiskyrė. Vienintelis patikimas skirtumas – *M. arvalis* gausumas, kuris buvo didesnis savaiminiame jaunuolyne. Kitų Lietuvos tyrėjų rezultatai buvo

panašūs: 8 rūšys buvo sugautos Žagarės regioninio parko miško jaunuolyne, 9 – Šiaurės ir 3 Rytų Lietuvoje ir dar 9 rūšys Šalčininkų rajone (Balčiauskas, Alejūnas, 2011; Alejūnas, Stirkė, 2010; Mažeikytė, 2002; Vitlickaja, 2012). *C. glareolus*, *A. flavicollis*, ir *S. araneus* buvo dažniausiai dominuojančios rūšys miško jaunuolynuose.

Šiame tyrime aptikome 10 smulkiųjų žinduolių rūšių miško medyne (8 ir 10 apsodintame ir savaiminiame atitinkamai). Dominuojanti rūšis buvo *C. glareolus*, mažiau gausios – *A. flavicollis* ir *S. araneus*. Smulkiųjų žinduolių vidutinis gausumas medyne $23,91 \pm 2,77$ ind./100 sp./p. (Simpsono dominavimo indeksas $c=0,37$, Šenono įvairovės $H=2,04$). Lietuvoje medynuose fiksuojama mažesnė rūšių įvairovė: 9 rūšys buvo pagautos panašiuose Žagarės regioninio parko ir Šiaurės Lietuvos biotopuose, 6 – Viešvilės valstybiniame gamtiniame rezervate ir 4 Rytų Lietuvoje (Balčiauskas, Alejūnas 2011; Alejūnas, Stirkė, 2010; Juškaitis, Uselis, 2005; Mažeikytė, 2002). Visais atvejais miškų medynuose dominavo *C. glareolus*. Smulkiųjų žinduolių vidutinis gausumas Latvijos miškuose buvo $10,5 \pm 1,4$ ind./100 sp./p., rūšių įvairovė $H=1,15$; dominavimas $c=0,41$ (Pupila, Bergmanis, 2006). Kanadoje rezultatai parodė, kad mažiausias rūšių skaitlingumas ir įvairovė buvo miške, o giminingos *C. glareolus* rūšies *C. gapperi* brandžiam miške gausumas buvo didžiausias (Sullivan ir kt., 2001).

Taigi mūsų tirtos sukcesijos metu dominuojančios rūšys keičiasi tokia tvarka: *Microtus sp.* (*M. arvalis*, *M. agrestis*), *C. glareolus*, *A. flavicollis*, *S. araneus*, *A. agrarius* (natūralioje pievoje) → *C. glareolus*, *S. araneus*, *M. arvalis*, *M. agrestis* (jaunuolyne) → *C. glareolus*, *A. flavicollis*, *S. araneus* (medyne). Be abejonės, ši schema yra tik teorinė, o smulkiųjų žinduolių rūšių rotacija buvo labai aiški kiekvienoje teritorijoje, kadangi kiekviena teritorija skyrėsi aplinkos sąlygomis, jas supančiais biotopais, dirvožemiu ir t.t. Tačiau miško sukcesijos proceso dauguma atvejų rūšių kiekis mažėjo (išskyrus Šiaurės Lietuvoje ir Žagarės regioniniame parke), o dominavimas didėjo (*C. glareolus* rūšies dominavimas buvo vis aiškesnis). Baltarusijoje atliktuose tyrimuose atskleista, kad dideliuose kirtimų plotuose pirmiausia apsigyvena

C. glareolus, o kirtimams pereinant į pievas, atsiranda atvirų erdvių rūšys – *M. arvalis*, *M. minutus*, *A. agrarius*. Formuojantis pramoniniams miškams juose apsigyvena šios graužikų rūšys: *C. glareolus*, *M. agrestis*, *A. sylvaticus*, *A. flavicollis* (Мажеиките, 1995). Lietuvoje dažniausiai miško fragmentuose aptinkamos rūšys buvo *C. glareolus* ir *A. flavicollis*, laukuose – *M. arvalis* (Šinkūnas, Balčiauskas, 2006).

Smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovė natūralioje pievoje tyrimo metu buvo didelė, Šenono $H=2,95$, Simpsono $c=0,14$. Skirtinguose rajonuose – Pakruojo rj. pievoje $H=2,92$, Zarasuose – $2,54$, Simpsono dominavimas Pakruojuje $c=0,15$, Zarasuose $c=0,2$. Kiti Lietuvos tyrėjai taip pat pastebėjo panašią smulkiųjų žinduolių bendrijų įvairovę natūraliose pievose: $H=2,63$ ir $c=0,19$ Viešvilės valstybiniame gamtiniame rezervate (perskaičiuota iš Juškaitis, Uselis, 2005, pateiktų duomenų), $H=2,51$; $c=0,21$ Šiaurės Lietuvoje (Alejūnas, Stirkė, 2010), $H=2,38$; $c=0,21$ Žagarės regioniniame parke (Balčiauskas, Alejūnas, 2011) ir $H=2,44$, $c=0,23$ Šalčininkų rajone (Vitlickaja, 2012). Mūsų tirtame miško jaunuolyne smulkiųjų žinduolių įvairovė buvo mažesnė negu natūralioje pievoje ($H=2,61$, $c=0,20$). Skirtinguose rajonuose rezultatai panašūs: apsodintame jaunuolyne $H=2,56$; $c=0,21$, savaiminiame jaunuolyne $H=2,59$; $c=0,2$; kitų tyrėjų duomenimis, šis rodiklis skyrėsi vėlesnėse pievos – miško sukcesijos stadijose: $H=2,04$, $c=0,32$ krūmingoje pievoje Šalčininkų rajone (Vitlickaja, 2012), $H=2,14$, $c=0,32$ Žagarės regioniniame parke (Balčiauskas, Alejūnas, 2011). Išimtis buvo Šiaurės Lietuva, kur rūšių įvairovė miško jaunuolyne buvo gana didelė: $H=2,80$, $c=0,16$ (Alejūnas, Stirkė, 2010). Mažiausia rūšių įvairovė ir aukštesnis dominavimo rodiklis buvo pastebėtas vėliausioje pievos – miško sukcesijos stadijoje miško medyne: $H=2,04$, $c=0,37$. Apsodintame medyne šie rezultatai siekė $H=1,73$, $c=0,43$, tuo tarpu savaiminiame medyne įvairovė ir dominavimas mažai skiriasi nuo savaiminio jaunuolyno: $H=2,61$, $c=0,24$. Smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovę skirtingo tipo sukcesijose ir bendrus rezultatus atspindi Renyi įvairovės skaičiavimai. Pagal gautus duomenis, indukuotoje sukcesijoje tirtos trys buveinės skiriasi patikimai, lyginant visu tris

biotopus savaiminėje sukcesijoje, savaiminiame jaunuolyne įvairovė didesnė negu pievoje. Kitų mokslininkų rezultatai medynuose, kurie analizavo sukcesijos stadijas pagal amžių, yra tokie: $H=1,89$, $c=0,28$ Rytų Lietuvoje (Mažeikytė, 2002), $H=1,51$, $c=0,52$ juodalksnių miške Viešvilės valstybiniame gamtiniame rezervate (Juškaitis, Uselis, 2005), $H=1,40$, $c=0,47$ Žagarės regioniniame parke (Balčiauskas, Alejūnas, 2011), $H=1,76$, $c=0,41$ Šiaurės Lietuvoje (Alejūnas, Stirė, 2010). Latvijoje rūšių įvairovė medyne buvo $H=1,15$, dominavimas $c=0,41$ (Pupila, Bergmanis, 2006), Šiaurės Amerikoje, Virdžinijoje, rūšių įvairovė sukcesijos metu mažėjo ir mažiausia buvo lapuočių medžių medyne (Kirkland, 1977).

Apibendrinus šio tyrimo duomenis bei kitų tyrėjų duomenis ir išvadas, galima teigti, kad vėlesnėse natūralios pievos – miško sukcesijos stadijose, rūšių įvairovė buvo mažiausia, o vienos ar kelių rūšių dominavimas didėjo, kai tuo tarpu rūšių įvairovė mažėjo. Rodikliai kito ženkliau, kai miško jaunuolynas keitėsi į medyną negu tuo atveju, kai natūrali pieva keitėsi į jaunuolyną. Tai galima paaiškinti tuo, kad miško jaunuolyno virtimas medynu trunka daug ilgiau negu natūralios pievos virtimas jaunuolynu – pievos sukcesijos pirmose stadijose, pokyčių tempas (augalijos augimo tempas, augalijos rūšių pokyčiai ir t.t.) yra didesnis. Laikui bėgant vienos rūšys tampa vis labiau ir labiau dominuojančiomis, o įprastos pievų rūšys nyksta.

Atsižvelgiant į atliktus tyrimus, abiejų rajonų bendras mažiausias santykinis gausumas buvo skaičiuotas natūralioje pievoje ($18,19 \pm 2,27$ ind./100 sp./p.), o didžiausias medyne ($23,91 \pm 2,77$ ind./100 sp./p.), jaunuolyno rezultatai artimesni medynui ($22,72 \pm 2,25$ ind./100 sp./p.). Skirtingi rezultatai buvo gauti Žagarės regioniniame parke, kur vidutinis santykinis gausumas mažiausias buvo $24,0$ ind./100 sp./p. miško jaunuolyne ir netgi $32,9$ ind./100 sp./p. medyne. Smulkiųjų žinduolių rūšių santykinis gausumas natūralioje pievoje buvo tarpinis ir sudarė $30,1$ ind./100 sp./p. (Balčiauskas, Alejūnas, 2011). Šiaurės Lietuvoje buvo pastebėta tokia tendencija – kuo vėlesnė miško sukcesijos stadija, tuo didesnis smulkiųjų žinduolių gausumas – $31,6 \pm 7,8$

ind./100 sp./p. natūralioje pievoje, $36,5 \pm 12,6$ ind./100 sp./p. jaunuolyne ir $47,9 \pm 4,2$ ind./100 sp./p. miško medyne (Alejūnas, Stirkė, 2010).

Yra autorių, kurie teigia, jog brandūs miškai pasižymi didesne biologine įvairove negu jaunesni, ypač jei tai yra tvarkomi ir kertami medynai (Svensson, 1996, cituojant Ecke ir kt., 2002). Kiti mokslininkai pateikia rezultatus, kad smulkiųjų žinduolių gausumas auga didėjant medžių amžiui ir maksimumą pasiekia brandaus amžiaus miškuose (Fisher, Wilkinson, 2005, Sullivan ir kt., 2000). Daugelyje straipsnių teigiama, kad būtent jaunesniuose medynuose smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovė ir/arba gausumas yra didesni negu brandžiuose natūraliuose miškuose (Kirkland, 1977; Kirkland, 1990; Sullivan, Sullivan, 2001; Sullivan ir kt., 2000). Yra ir teigiančių, kad pradinėse stadijose smulkiųjų žinduolių įvairovė didėja iki tam tikro medyno amžiaus (mažiau nei 15 metų), vėliau krenta. Rūšių gausumo didėjimo intervalas didesnis – maksimumą pasiekia, kada medyno amžius viršija 20 metų. Medžių lajų dangai apaugus, rūšių įvairovė mažėja ir žemiausią ribą pasiekia po 40 metų (Schoonmaker, McKee, 1988; Torre, Diaz, 2004). Lietuvoje smulkiųjų žinduolių rūšių santykinis gausumas pievos – miško sukcesijos procese yra didėjantis.

5.2. Smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčiai pradinės miško sukcesijos stadijose apsodintuose ir savaiminiuose medynuose

Šiame tyrime yra analizuojami rezultatai, gauti iš pradinės miško sukcesijos stadijų Pakruojo ir Zarasų rajonuose. Rajonuose esantys biotopai skiriasi vienu esminiu aspektu – Pakruojo rj. jaunuolynas ir medynas yra apsodinti, o Zarasų rj. vyko savaiminis apaugimas.

Pastaruoju metu ypač aktualus rūšių įvairovės klausimas, nes natūralių miško buveinių plotai mažėja kasmet, tačiau – daugėja tvarkomų, apsodinamų miškų plotai. 2000 m. FAO (Food and Agriculture Organization) duomenimis, Europoje miškingumas buvo 17 proc. Iš 1039 mln. ha miškų, 1007 mln. ha sudarė natūralūs miškai, 32 mln. ha užėmė pasodinti miškai (Carnus ir kt., 2006). Yra įvairių nuomonių, kad natūralios buveinės labiau tinkamos vietinių

rūšių paplitimui, tačiau pateikta ir įrodymų, kad pasodinami, o ne natūraliai atželiančios plotai taip pat gali pasiūlyti tinkamą prieglobstį netgi nykstančioms rūšims. Ypač, kai kalbama apie nenaudojamų žemės ūkio paskirties plotų apsodinimą mišku. Priešingai, jei esantys natūralūs miško masyvai kertami (valomi) netinkamu būdu, kada didėja fragmentacija, biologinė rūšių įvairovė gali nukentėti (Brockerhoff ir kt., 2008). Apsodinami jaunuolynai pasižymi mažesniu kompleksiskumu ir mikrobuveinių kiekiu, todėl nenuostabu, kad natūraliuose miškuose randama daugiau rūšių, kurios apsigyvena tam tikrai rūšiai būdinguose mikroarealuose, negu apsodintuose plotuose. Smulkiųjų žinduolių gausumas priklauso nuo gyvenamosios buveinės veiksnių, kaip paklotės ir humuso, didelių akmenų kiekio, vertikalios priedangos ar dirvožemio drėgnumo ir kitų veiksnių – taigi, nuo gyvenamosios buveinės heterogeniškumo (Hansson, 1978; Carey, Harrington, 2001).

Lyginant rezultatus Pakruojo ir Zarasų rajonuose, pievos skyrėsi rūšių skaičiumi ir dominuojančiomis rūšimis – tačiau abi pievos buvo nešienaujamos ir jose nevykdoma jokia kita ūkinė veikla. Savaiminiame jaunuolyne aptiktos 9 smulkiųjų žinduolių rūšys – tiek pat registruota ir apsodintame jaunuolyne. Rūšių įvairovė ir dominavimas abiejuose rajonuose buvo labai panašūs – savaiminiame jaunuolyne Šenono $H=2,59$, Simpsono $c=0,2$, kai apsodintame jaunuolyne $H=2,56$, $c=0,21$. Apsodintame jaunuolyne dominuojančios rūšies *C. glareolus* dalis bendrijoje buvo didesnė, negu savaiminiame apželiančiame jaunuolyne. Apsodintame medyne rūšių skaičius ir rūšių įvairovė buvo mažesni nei savaiminiame medyne – apsodintame medyne sugauti 8 rūšių smulkiųjų žinduolių individai, $H=1,73$, savaiminiame medyne – 10 rūšių smulkiųjų žinduolių individai, $H=2,61$. Tačiau dominavimas apsodintame medyne buvo labiau išreikštas ($c=0,43$) negu savaiminiame ($c=0,24$).

Smulkiųjų žinduolių bendram gausumui pievose svarbiausi buvo *Microtus* genties pilkieji pelėnai, kurių gausumas savaiminės ir indukuotos sukcesijos pievose nesiskyrė. Kitos gausesnės rūšys: savaiminės sukcesijos pievoje *C. glareolus*, indukuotos sukcesijos pievoje *A. flavicollis*. Bendras vidutinis gausumas savaiminės sukcesijos pievoje buvo patikimai didesnis,

negu indukuotos sukcesijos pievoje ($p=0,027$). Smulkiųjų žinduolių vidutinis gausumas apsodintame ir savaiminiame jaunuolyuose nesiskyrė. Nesiskyrė ir gausiausių rūšių, *C. glareolus*, *Microtus* genties pelėnų, *S. araneus* rodikliai. Vienintelis patikimas skirtumas – *M. arvalis* gausumas, kuris buvo didesnis savaiminiame jaunuolyne. Vidutinis smulkiųjų žinduolių gausumas apsodintame medyne buvo dvigubai didesnis, negu savaiminiame medyne ($p=0,002$). Šis skirtumas priklausė nuo patikimai didesnio *C. glareolus* ir *A. flavicollis* gausumo, kuris atsvėrė patikimai mažesnę *Microtus* genties pelėnų gausumą.

Lietuvoje atlikta nedaug tyrimų, liečiančių būtent smulkiųjų žinduolių bendrijos kitimus miško sukcesijos pradinėse stadijose, kada miškas buvo apsodintas ir kada ataugo natūraliai. Vykdytuose tyrimuose pastebėta, kad jei sukcesija vyksta įsodinus į pievą eglių, smulkiųjų žinduolių gausumas išlieka pakankamai aukštas, tik pasikeičia dominuojančios rūšys (Šinkūnas, Balčiauskas, 2006). Šiaurės Amerikoje 1,2 kartų daugiau individų rasta brandžiam miške negu savaiminiame jaunuolyne ir 1,6 kartų daugiau individų sugauta brandžiam miške negu tame, kur plačiai vykdoma ūkinė veikla. Nustatyta, kad ūkinė veikla miškuose turi gilų poveikį smulkiųjų žinduolių bendrijos struktūrai (Wilson, Carey, 2000). Po ilgalaikių 31 metų tyrimų, atliktų Japonijoje, nustatyta, kad smulkiųjų žinduolių įvairovė buvo mažesnė sodinamuose miškuose negu natūraliuose medynuose (Saitoh, Nakatsu, 1997). Tačiau didelė dalis tyrimų kitose šalyse nurodo, kad apsodinami miškai pasižymi gausia rūšių įvairove (augalijos, gyvūnijos ir grybų), kurios buvo aptinkamos natūraliose jų buveinėse, natūraliuose miškuose. Netgi retos ir nykstančios rūšys apsigyvena apsodinamuose miškuose ir jų gausumas auga. Tačiau vis dėlto natūraliuose miškuose, lyginant su apsodinamais, rezultatai rodo, kad rūšių įvairovė yra didesnė natūraliuose miškuose (Brockerhoff ir kt., 2008; Carnus ir kt., 2006), nes natūraliuose plotuose didesnis aplinkos heterogeniškumas. Pietryčių Kanzase nustatyta, kad sugautų 11 smulkiųjų žinduolių rūšių paplitimui, gausumui ir aptikimui turi didelę įtaką arealo heterogeniškumas ir sukcesijos stadija, ypač jei rūšis yra specializuota arealo

atžvilgiu (Swihart, Slade, 1990). Fenoskandijoje vykdomi plynieji kirtimai, manoma, didina tam tikrų rūšių populiacijos svyravimus. Buvo nustatyta teigiama koreliacija tarp brandžių pušynų erdvės vientisumo ir *C. rufocanus* tankumo; tai leidžia manyti, jog žemės naudojimas ūkinėms reikmėms prisideda prie šios rūšies gausumo mažėjimo miškingose Fenoskandijos teritorijose (Ecke, 2003).

5.3. Smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčiai nevegetacinio sezono metu

Žinoma, kad populiacijai prieinami maisto išteklių įvairiais sezonais ir skirtingose buveinėse kokybiškai ir kiekybiškai skiriasi. Vasarą graužikų gausumas dėl dauginimosi išauga ir maksimumą pasiekia rudenį. Dauginimosi sumažėjimas rudenį ir mirtingumas žiemą sąlygoja nedidelį graužikų gausumą pavasarį (Suchomel, 2007).

Patikrinome teiginius, kad *C. glareolus* individų kūno ilgis žiemą būna mažesnis (Wasilewski, 1952) ir kad yra akivaizdus neigiamas kaukolės augimas žiemą (Haitlinger, 1965) (abu autoriai cituoti pagal Bashenina, 1981 ir Zejda, 1971). Kiti faktoriai, galintys turėti įtakos šios rūšies pelėnų augimui, pvz., žiemos temperatūra ir sniego danga, populiacijos tankumas rudenį (Solonen, 2006), plėšrūnų įtaka (Erlinge ir kt., 1983) arba visų šių faktorių bendras poveikis (Hansson, Henttonen, 1985; Huitu ir kt., 2004) nebuvo analizuojami. Kadangi kirstukai ir *C. glareolus* pirmenybę teikia miškų buveinėms, jiems užšalimas gali kenkti mažiau, negu laukuose gyvenantiems pelėnams, kurie daugiausia užima atvirus biotopus (Solonen, 2006).

Buvo teigiama, kad Vidurio Europoje *C. glareolus* individų 20 g svoris (kūno ilgis – 90 mm) atrodo optimali sąlyga šių pelėnų išgyvenimui per nepalankų sezoną (Zejda, 1971). Šis mokslininkas pažymėjo, kad svoris, kurį pasiekus augimas sustoja, skiriasi priklausomai nuo geografinės padėties, ir kad kaukolės augimo sustojimas yra silpnai išreikštas. Pagal mūsų tyrimus, Lietuvoje sausio mėnesį *C. glareolus* jaunikliai pasiekė vidutiniškai $14,9 \pm 0,18$ g svorį ir $84,5 \pm 0,82$ mm ilgį, atitinkami lytiškai nesubrendusių individų matmenys buvo $17,0 \pm 0,20$ g ir $86,5 \pm 0,86$ mm. Tokie smulkūs sėkmingai

peržiemojantys *C. glareolus* individai neatitinka svorio riboms, kurias nurodo kiti autoriai (pvz., Zejda, 1971, Bashenina, 1981). Didžiojoje Britanijoje, kur klimato sąlygos yra švelnesnės, *C. glareolus* svorio ribos žiemą būdavo 13–16 g. Lyginant su rugsėjo mėnesiu patinų svoris sumažėjo vidutiniškai 14,6 %, patelių –16,7 % (Tanton, 1969). Kadangi 2006–2007 ir 2007–2008 metais žiemos buvo išskirtinai nešaltos (<http://www.vtv.lt/naujienos/lietuvoje/sikalendorine-ziema-silciausia.html>), galima manyti, kad tai klimato šiltėjimo patvirtinimas. Tačiau visumoje *C. glareolus* augimo sustojimas nevegetaciniu 2004–2009 periodu Š.r. Lietuvos dalyje nebuvo stipriai išreikštas, išskyrus jauniklių svorį gruodžio ir sausio mėnesį.

Smulkiųjų žinduolių augimo sustojimą šaltuoju periodu gali sąlygoti įvairūs veiksniai. Frank ir Zimmermann (1957) nuomone, augimo variabilumas visoms *M. arvalis* amžiaus grupėms yra toks didelis, kad pagal morfologinius požymius neįmanoma nustatyti jų amžiaus. Martinet ir Spitz (1971) pastebėjo fotoperiodo ir maisto kokybės reikšmę *M. arvalis* augimui. Kiti mokslininkai aprašė, kad trumpo fotoperiodo metu sulėtėja *M. pennsylvanicus* augimas (Pistole, Cranford, 1983; Dark, Zucker, 1983; Donham ir kt., 1989).

Daketse ir Martinet (1977) pastebėjo, kad kylant oro temperatūrai *M. arvalis* kūno augimas ir vislumas mažėja. Didžiausi ir visliausi individai augo esant žemai temperatūrai ir ilgoms dienoms sąlygomis; pavasarį jie mito lubiniais. Lidicker (1973) nustatė, kad sumažėjusio arba sustojusio augimo periodas kaliforniniam pelėnui (*Microtus californicus*) Viduržemio pajūrio klimato Kalifornijos pakrantėse buvo ne žiema, bet gana sausas sezonas, paprastai besitęsiantis nuo birželio iki spalio mėnesio. Svorio sumažėjimas žiemą būdingas *Microtus xanthognathus* pelėnų jaunikliams Centrinėje Aliaskoje; manoma, kad tai leidžia jiems sumažinti maisto poreikius (Wolf, Lidicker, 1980). Svorio sumažėjimas šaltuoju periodu dar gali būti aiškinamas, kad tai – adaptyvus atsakas, kurį sąlygoja kai kurie veiksniai, pvz., dienos ilgumas (Iverson, Turner, 1974). Taip pat buvo aprašyta, kad lytiškai nesubrendusių *M. agrestis* individų svoris mažėja, kai jų aplinkoje yra plėšrūnų. Pelėnai iš linijų, kuriose nebuvo jais mintančių plėšrūnų, rudenį ir

žiemą prarasdavo mažiau arba priaugdavo daugiau svorio negu kontrolinėse linijose (Carlsen ir kt., 1999).

Aars ir Ims (2002) nustatė, kad žiemos viduryje ant žemės paviršiaus susiformuojantis ledas trukdo *M. oeconomicus* išgyvenimui. Šie autoriai taip pat teigė, kad pelėnų svoris keičiasi taip, kad tai maksimaliai padėtų išgyventi per žiemą. Pagal jų tyrimus patinų išgyvenimas buvo mažesnis negu patelių, tikėtina dėl to, kad patinai buvo sunkesni. Todėl pavasarį populiacijoje buvo daugiau patelių (Aars, Ims, 2002). Kiti autoriai lyčių santykį aiškina kaip migracijos rezultata (Bryja ir kt., 2005). Mūsų tyrimas parodė, kad žiemą *M. arvalis* populiacijoje vyravo patinai ir lyčių proporcija nepriklausė nuo žiemos šaltumo – patelių dalis buvo mažiausia šaltą 2004/2005 ir šiltą 2008/2009 metų žiemą. Huminski ir Krajewski (1977) nustatė, kad didesnis *M. arvalis* kūno augimas vyksta šiltą, negu šaltą žiemą. Mes tai nustatėme lytiškai nesubrendusiems pelėnams. Dėl teiginio apie augimo sustojimą galėtume paremti Aars ir Ims (2002) požiūrį, kad yra optimalus žiemojimui kūno svorio dydis ir kad jis yra mažesnis, negu vegetaciniu periodu. Dėl sumažėjusio kūno svorio lytiškai nesubrendę *M. arvalis* įgyja privalumą, ypač šaltomis žiemos. Taigi smulkiųjų žinduolių augimo sustojimas šaltuoju metų periodu tebevyksta ir esant klimato šiltėjimo tendencijoms.

Mes nustatėme, kad *C. glareolus* augimas sustodavo ir atsinaujindavo anksčiau negu *M. arvalis*. Gruodžio ir sausio mėnesiais *C. glareolus* neaugo, augimas atsinaujindavo vasario mėnesį (Balčiauskienė ir kt., 2009). Lytiškai nesubrendusių šios rūšies pelėnų svoris išlikdavo santykinai stabilus (svoris balandžio mėnesį buvo beveik toks pat kaip ir spalio), kūno ilgis padidėdavo apie 8 mm. Tos pačios amžiaus grupės *M. arvalis* kūno svoris ir ilgis balandžio mėnesį buvo mažesni negu spalio mėnesį.

Apibendrinant dviejų rūšių pelėnų augimą šaltuoju periodu Š.r. Lietuvos dalyje galima teigti, kad (1) *M. arvalis* augimo sustojimas ir atsinaujinimas vyksta vėliau negu *C. glareolus*, (2) *M. arvalis* jaunikliai paveikiami mažiau, negu to paties amžiaus *C. glareolus*, (3) lytiškai nesubrendusių *M. arvalis* kūno svoris pavasarį yra mažesnis, negu rudenį, o lytiškai nesubrendę *C. glareolus*

pavasariį sveria tiek pat, kaip ir prieš žiemą, (4) *M. arvalis* tų pačių kaukolės požymių augimas sustoja ilgesnį laiką negu *C. glareolus* (Balčiauskienė ir kt., 2009 a, b). Taigi žiema *M. arvalis* neigiamai veikia augimą labiau negu *C. glareolus*. *C. glareolus* labiau pažeidžiami jaunikliai, o *M. arvalis* – lytiškai nesubrendę individai.

A. flavicollis populiacijos dinamikos kasmetiniame cikle didžiausias gausumas stebimas tarp rugpjūčio ir spalio mėnesio (Flowerdew, 1985), t.y. rugsėjo mėnesį (Horváth, Wagner, 2003). Tačiau Jensen (1975) pastebėjo, kad gausumo pikas bukų miške pasiekiamas vėliau, pvz., lapkričio mėnesį. Vokietijoje *A. flavicollis* populiacijos gausumo sumažėjimas tęsiasi nuo rudens iki pavasario ir net iki vasaros pradžios (Ylönen ir kt., 1991). Serbijoje didžiausias *A. flavicollis* populiacijos tankumas buvo liepos (47–85 ind./ha), minimalus – sausio mėnesį (3 ind./ha) (Vukicevic-Radic ir kt., 2006 b). Smulkiųjų žinduolių populiacijos gausumo žymus sumažėjimas gali būti paaiškinamas klimatinių sąlygų ir plėšrūnų įtaka. Lenkijos Š.r. dalyje šalta 2002–2003 metų žiema sąlygojo mažiausią *A. flavicollis* išgyvenamumą (Bujalska, Grüm, 2006). Kai kurių autorių nuomone, *Apodemus* genties rūšys gali būti jautresnės klimato kaitai, negu *Myodes* rūšys (Ylönen ir kt., 1991).

Mūsų tyrimų metu buvo nustatyta, kad santykinis *A. flavicollis* gausumas mažėjo visą laiką nuo lapkričio mėnesio iki pavasario. Nors tais metais, kai žiemos buvo šiltos, santykinis gausumas buvo dvigubai didesnis negu šaltomis žiemomis; šis skirtumas nebuvo statistiškai patikimas.

A. flavicollis pradeda daugintis žiemos pabaigoje arba anksti pavasariį, t.y. vasario arba kovo mėnesį (Adamczewska, 1961). 1994–2003 metais tiriant šių pelių populiacijos sezoninę dinamiką Lenkijos Š.r. dalyje buvo užregistruota, kad iš 67 balandžio mėnesį sugautų individų 41 individo svoris buvo nuo 9 iki 20 g; tai rodo ankstyvą reprodukcijos pradžią arba dauginimąsi žiemą (Bujalska, Grüm, 2008). Pagal Flowerdew (1985), *A. flavicollis* reprodukcinis periodas trunka nuo vasario arba kovo iki spalio mėnesio, o kai kada ir žiemą. Tais metais, kai gausus gilių derlius ir dar metus po jo, galimybės poruotis žiemą padidėja. Švedijoje *A. flavicollis* dauginimosi

periodas yra toks pat – prasideda kovo pabaigoje – balandžio pradžioje ir tęsiasi iki spalio mėnesio (Bergstedt, 1965). Belovežo nacionaliniame parke 10 (iš 21) metų gaudant balandžio mėnesį buvo sugaunami *A. flavicollis* jaunikliai: ketverius metus registruotas veisimasis žiemą ir šešerius – ankstyva veisimosi pradžia. Trejus metus pavasariais, po didelio gilių derliaus metų jauniklių gausumas buvo vidutiniškai 12 kartų didesnis, negu kitų metų vidurkis (Pucek ir kt., 1993).

Mūsų tyrimų medžiagoje iš Lietuvos Š.r. dalies vasario – balandžio mėnesį *A. flavicollis* jauniklių nebuvo, lytiškai nesubrendusių arba suaugusių individų buvo labai nedaug. Tai atitinka duomenis iš Lenkijos Š.r. dalies apie *A. flavicollis* mirtingumo žiemą dydį, kuris sudaro 57–98 % (Pucek ir kt., 1993). Pagal Bujalska ir Grüm (2008), nuo spalio iki balandžio mėnesio išgyvena vidutiniškai 22,6 % pelių (5,3–51,1 %, priklausomai nuo žiemos šaltumo). *A. flavicollis* išgyvenimas žiemą tiriamoje Lietuvos dalyje buvo blogesnis lyginant su *C. glareolus* ir *M. arvalis*. *A. flavicollis* dalis smulkiųjų žinduolių tarpe spalio – balandžio mėnesiais vidutiniškai buvo apie 12 %. Nepaisant to, kad iki gruodžio mėnesio ši rūšis buvo tarp dominuojančių, sudarydama 1/3 visų individų, kovo – balandžio mėnesį jos dalis sudarė 2 %.

Ilgalaikiai smulkiųjų žinduolių tyrimai Lietuvos Š.r. dalyje (1981–1990 metų balandžio – spalio mėnesiais) parodė, kad *A. flavicollis* sudarė 4,5–10,0 % iš viso kasmetinio sugavimo (Balčiauskienė ir kt., 2009 c). Pelių vidutinis gausumas buvo $1,6 \pm 0,32$ individų/100 spąstų/parų lapuočių, $1,4 \pm 0,21$ spygliuočių miškuose, $0,6 \pm 0,11$ pelkėse ir tik $0,2 \pm 0,06$ individų/100 spąstų/parų pievose. Didžiausias gausumas siekė 12,0 individų/100 spąstų/parų. Mažas *A. flavicollis* gausumas pavasarį yra būdingas Lietuvai. Per 10 stebėsenos metų iš 36 pavasarį sugautų individų tik 2 buvo jaunikliai (5,6 %) ir 3 (8,3 %) lytiškai nesubrendę individai (Balčiauskienė ir kt., 2009). Todėl galima manyti, kad dauginimosi atvejai žiemą mūsų tyrimuose galėjo pasitaikyti retai.

Daugelio autorių tyrimais įrodyta, kad dauginimąsi, gausumą ir su tuo susijusius *A. flavicollis* populiacijos pokyčius sąlygoja buveinių struktūra ir

nuo jos priklausantis maisto prieinamumas (Horváth, Wagner, 2003). Bobek (1973) parodė, kad esant dideliam populiacijos tankumui *Tilio-Carpinetum* miško buveinėje, sumažėdavo išgyvenamumas. Tais atvejais, kai buveinėje maisto būna gausu ir žiemą, vyksta dauginimasis ir populiacijos dydis gali išaugti net ir tuo metų laiku (Bobek, 1973). *A. flavicollis* mirtingumo žiemą priklausomybė nuo maisto išteklių – ažuolų ir bukų vaisių derliaus – užregistruota ir Švedijoje (Bergstedt, 1965).

Suchomel (2007) nuomone, gyvūno kūno svoris yra buveinės kokybės rodiklis. Mūsų tyrimuose *A. flavicollis* suaugusių ir lytiškai nesubrendusių individų svoris rodo, kad buveinės sąlygos peržiemojimui buvo geros, todėl gausumo sumažėjimas pavasarį nesusijęs su maisto trūkumu. Palyginus šaltuoju metų laikotarpiu mūsų sugautų *A. flavicollis* individų svorį su užregistruotu tyrimuose netoli Krokuvos (Sawicka-Kapusta, 1968), mūsų atveju pelės buvo žymiai sunkesnės $-26,3 \pm 6,20$ g vs $33,4 \pm 0,52$ g. Mūsų medžiagoje svorio grupių pasiskirstymas atitinka Pucek ir kt. (1993) aprašytoms Lenkijos Š.r. dalyje tais metais, kai žiemą nevykdavo dauginimosi. Tai, kad mūsų tyrimuose sugauta nedaug individų, sveriančių <20 g, patvirtina, kad *A. flavicollis* žiemą Lietuvoje veisiasi retai.

Nežiūrint maisto, *A. flavicollis* gausumui kai kuriose buveinėse įtakos gali turėti ir sugebėjimas migruoti. Suomijoje buvo nustatyta, kad *A. flavicollis* migruoja tarp brandaus miško, miškelio ir aplinkinių laukų; dėl to miške birželio – liepos mėnesiais jų beveik neaptinkama (Ylönen ir kt., 1991). Didelį šios rūšies gebėjimą prisitaikyti daugybėje buveinių pastebėjo Bujalska ir Grüm (2005).

Mūsų teritorijoje *A. flavicollis* gilių derlius įtakos negalėjo turėti. Kitų autorių nuomone, žiemą *A. flavicollis* nemigruoja. Todėl galima manyti, kad pelių gausumas pavasarį sumažėja dėl mažo išgyvenamumo.

A. flavicollis nebuvimas arba labai nedidelis gausumas gali atspindėti žemą buveinės kokybę arba ekstremalias sąlygas žiemą. Tačiau taip gali būti ir dėl migracijos. Tai, kad patinai yra gausesni, gali reikšti, kad populiacija nėra sėkli (Trubenová, Miklós, 2007). Patinų perteklius tyrimo rezultatuose gali būti

paaiškinamas didesniu jų reprodukcinio aktyvumu. Buvo užregistruota, kad dideliame plote išdėliojus spąstus, į juos patekdavo daugiau ir *A. sylvaticus* patinų (Bergstedt, 1965). Pagal Ylönen ir kt. (1991), *A. flavicollis* populiacijose patinai dominuoja rudenį, migracijos iš laukų atgal į miškus metu. Dėl paslankios demografinės struktūros, kuri gali kisti dėl aplinkos sąlygų gerėjimo arba kokybės blogėjimo, *A. flavicollis* populiacijos sugeba išgyventi įvairių tipų buveinėse (Trubenová, Miklós, 2007). Mūsų tyrimo vietos buveinė buvo pakankamai gera išgyventi žiemą, nes užregistravome veisimąsi vėlai rudenį (lapkričio mėnesį) ir žiemą (sausio mėnesį) arba anksti pavasarį. Todėl didesnis patinų negu patelių skaičius nesusijęs su migracija, procesu. Galima manyti, kad demografinės struktūros pokyčiai buvo susiję su skirtingu išgyvenimu amžiaus ir lyties grupėse šaltuoju metų laiku.

A. flavicollis išgyvenimas šaltuoju metų laikotarpiu buvo blogesnis negu *C. glareolus* ir *M. arvalis* toje pačioje teritorijoje (Balčiauskienė ir kt., 2009 a, b). Geresnis *C. glareolus* išgyvenimas, lyginant su *A. flavicollis*, buvo būdingas taip pat ir Lenkijos Š.r. dalyje; šias peles neigiamai veikė gausi *C. glareolus* populiacija (Bujalska, Grüm, 2008). Toks paaiškinimas gali tikti ir mūsų rezultatams.

Reziumuojant galima teigti, kad nuo rudens iki pavasario, ypač nuo gruodžio iki balandžio mėnesio *A. flavicollis* gausumas ir jų dalis smulkiųjų žinduolių bendrijoje žymiai sumažėja. Nuo vasario iki balandžio mėnesio populiacijoje nebelyka jauniklių, daugiausia yra suaugėlių ir kiek mažiau lytiškai nesubrendusių individų. Suaugėlių svoris mažėjo sausio – vasario mėnesiais, lytiškai nesubrendusių individų svorio sumažėjimo periodas truko dar ilgiau – nuo spalio iki sausio mėnesio ir šis sumažėjimas buvo didesnis (10 %).

5.4. Sezoniškumo įtaka smulkiųjų žinduolių bendrijai

Analizuojant sezoninius svyravimus Zarasų rj. 2004–2007 m. spalio – balandžio mėnesiais, buvo pagauti individai, priklausantys 13 smulkiųjų žinduolių rūšių. Kaip ir kituose tyrimuose (Pucek ir kt., 1993; Balčiauskas,

2005; Mažeikytė, 2002), individų pagauta mažiausiai pavasarį, jų skaičius piką pasiekdavo rudenį dėl per vasarą vykstančios reprodukcijos (šiam tyrimo spalio – gruodžio mėnesiais bendriją sudarė 9–12 rūšių, sausio – kovo mėnesiais 6–9 rūšys, balandį – 6 rūšys, vasaros sezono metu – 8–10 rūšių, priklausomai nuo biotopo). Spalio – vasario mėn. vyravo *C. glareolus*, kurį kovo – balandžio mėnesiais gausumu aplenkė *Microtus* genties pelėnai. Ženklią bendrijos dalį užėmė ir *A. flavicollis*. Tai būtų galima paaiškinti skirtingu poreikiu gyvenamajai nišai bei migracija skirtingų sezonų metu – *C. glareolus* daugiau gyvena miške (pamiškėje), *Microtus sp.* – mėgsta atviras vietas (Scott ir kt., 2008 tyrimo rasta neigiama *C. glareolus* ir *A. flavicollis* santykinio gausumo koreliacija su augaline danga ir teigiama koreliacija su medžių tankumu, tuo tarpu *M. agrestis* santykinis gausumas tiesiogiai koreliavo su augaline danga). Kitų autorių darbuose *C. glareolus*, kitaip nei šiame darbe, yra dominantinė rūšis vegetacinio sezono metu – Ignalinos rajone ši rūšis sudarė 68 % visų individų (tyrimai vykdyti pavasarį/vasarą/rudenį), tuo tarpu *M. arvalis* tesudarė 4,95 % visų sugautų individų (Balčiauskas, 2005), Šiaurės Lietuvoje *C. glareolus* sudarė 29,3 % (Alejūnas, Stirė, 2010), Rytų Lietuvoje vykdytuose tyrimuose ant bebrų trobelių *C. glareolus* taip pat buvo dominuojanti rūšis (Ulevičius, Janulaitis, 2007).

Pavasarių kitų autorių darbuose fiksuojamas mažiausias sugaunamų smulkiųjų žinduolių individų skaičius: Lenkijoje – *C. glareolus* santykinis gausumas vos 0,69, *A. flavicollis* – 0,265 (Pucek ir kt., 1993), Rytų Latvijoje, priklausomai nuo biotopo – pievose dominuojančio *M. arvalis* santykinis gausumas svyruoja 1,4 – 3,6 ind./100 sp./1p., miškinguose biotopuose dominuojančio *C. glareolus* santykinis gausumas buvo nuo 1 iki 2,7 ind./100 sp./ p. (Pupila, Bergmanis, 2006). Mažas smulkiųjų žinduolių gausumas gali būti įtakojamas ir plėšrūnų, ypač tų, kurie maitinasi viena specifine aukos rūšimi (angl. – „specialist“), pavasarinio veisimosi (Hörnfeldt, 2001). Mūsų darbe Zarasų rj. pavasarį kovo – balandžio mėn. pagautos 6–7 smulkiųjų žinduolių rūšys atitinkamai, o dominuojanti rūšis *M. arvalis* sudarė net 78,4 % visų sugautų individų. Tačiau įvairovė pavasarį pati mažiausia – Šenono

įvairovės indeksas kovo ir balandžio mėnesiais buvo $H=2,06$ ir $1,16$ atitinkamai.

Vasarą smulkiųjų žinduolių skaitlingumas, vykstant reprodukcijai ir esant pakankamiems maisto ištekliams, po truputį didėja, be to, priešingai negu žiemą, mažėja plėšrūnų įtaka (atsiranda alternatyvios aukos, kaip varlės ir smulkieji paukščiai) (Pucek ir kt., 1993).

Lapkričio mėnesį buvo sugauta net 12 rūšių smulkieji žinduoliai, o dominuojantis *C. glareolus* sudarė 28,98 % ir 41,71 % spalio ir lapkričio mėnesiais atitinkamai ($H=2,36$ ir $2,32$ atitinkamai). Didėjantį rūšių gausumą fiksuoja ir kitų autorių darbai (Balčiauskas, 2005, Kozakiewicz, Kozakiewicz, 2008; Pucek ir kt., 1993, Ulevičius, Janulaitis, 2007). Ignalinos rajone, Lietuvoje, vidutinis rūšių santykinis gausumas – $21,26 \pm 1,20$ ind./100 sp./p.) (Balčiauskas, 2005), Šiaurės Lietuvoje – 25,9 ind./100 sp./1 p. (Alejūnas, Stirkė, 2010), Latvijos rytinėje dalyje pievų biotopuose vidutinis rūšių santykinis gausumas svyruoja nuo 16,9 iki 27,7, o miškinguose biotopuose 8,1 – 19,4 ind./100 sp./p. (Pupila, Bergmanis, 2006).

Smulkiųjų žinduolių mirtingumo dydis žiemos metu daugiausia priklauso nuo vidinių veiksnių, priklausančių nuo tankumo (Hansen ir kt., 1999): aptinkamo maisto (Korslund, Steen, 2006), plėšrūnų, ypač tų, kurie minta keliomis aukų rūšimis, t.y., nesispecializuoja konkrečios aukos mityba (ang. „generalist“), įtakos (Jędrzejewski, Jędrzejewska, 1998; Hansen ir kt., 1999), mažiau nuo išorinių veiksnių, nepriklausančių nuo tankumo, – temperatūros (Pucek ir kt., 1993), sniego dangos storio (Hansson, Henntonenn, 1985; Balčiauskas, Gudaitė, 2006), socialinių santykių ir ligų įtaka kitų autorių mažai aptarta. Šiame tyrime žiemos metu pagauta 6–9 smulkiųjų žinduolių rūšių individai (Šenono įvairovės indeksas nėra mažas – svyruoja 2,12–2,29 ribose), dominavo *C. glareolus*, kuris gruodžio ir vasario mėnesiais sudarė 38,86 % ir 31,10 % visų sugautų individų. Be mūsų, Lietuvoje žiemos metu tyrimų nėra vykdyta. Kitose šalyse dauguma autorių savo darbuose pažymi *C. glareolus* dominavimą šaltuoju sezonu (Hörnfeldt, 2001; Ylönen ir kt., 1991; Pucek ir kt., 1993).

Remiantis literatūriniais šaltiniais galima teigti, kad sezonai skirtingai veikia smulkiuosius žinduolius – vegetaciniu metų laiku smulkiųjų žinduolių gausumas priklauso nuo intensyvaus veisimosi, vis gausėjančių maisto išteklių, bet taip pat ir gausėjančių plėšrūnų. Šaltuoju metu priešingai – nuo sunkiai prieinamų maisto šaltinių, senėjimo (nevyksta, arba retai vyksta reprodukcija) bei plėšrūnų, ypač nuo tų, kurie prisitaikę medžioti po sniego danga (Hansen ir kt., 1999).

5.5. Smulkiųjų žinduolių biomasė pievos – miško sukcesijos metu ir jos reikšmė plėšrūnams

Nuo sukcesijos pobūdžio – natūralios ar antropogeninio pobūdžio – priklauso ir smulkiųjų žinduolių biomasės pokyčiai. Indukuotos sukcesijos metu patikimai didėjo *C. glareolus* biomasė: nuo 19,5 g/ha pievoje iki 160,5 g/ha apsodintame jaunuolyne ir 258,6 g/ha apsodintame miške. Visų *Microtus* genties pelėnų biomasė pievoje ir jaunuolyne patikimai nesiskyrė, o miške buvo patikimai mažiausia. *M. arvalis* apsodintame medyne nebebuvo sugaunamas, *M. agrestis* biomasė buvo 32,9 g/ha. Savaiminės sukcesijos metu smulkiųjų žinduolių biomasės pokyčiai buvo mažiau išreikšti. Savaiminiame medyne, lyginant su pieva, patikimai sumažėjo visų smulkiųjų žinduolių bendra biomasė. Tai nulemta *Microtus* genties pelėnų biomasės sumažėjimu nuo 331,6 g/ha pievoje iki 68,6 g/ha savaiminiame medyne.

Įvairioms plėšrūnų rūšims reikia nevienodai maisto. Nustatyta, kad *A. pomarina* paros maisto poreikis lygus 101,4 g, *F. subbuteo* 99,5 g, *S. aluco* 71,6 g, *A. otus* 63 g., *V. vulpes* 447–470 g, *M. martes* 151–189,6 g, kanadinei audinei (*Mustela vison*) 41–51 g (Goszczyński, 1974, 1976, 1977, 1981; Cramp, 1998; Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998). Tai rodo, kad smulkieji žinduoliai išgyvena tik dėl didelio vislumo, aprūpindami plėšrūnus pakankamu maisto kiekiu. Lietuvoje tokie tyrimai neatliekami, todėl galime remtis tik literatūros duomenimis.

Paskaičiuota, kad miško buveinėje visi plėšrūnai per metus gali sunaudoti apie 3 kg/ha graužikų biomasės. Didžiausią jos dalį sunaudoja

S. aluco (45 %), *M. martes* (14 %), *V. vulpes* (13 %), suopis (*Buteo buteo*) (11,4 %), *M. nivalis* (10,4 %), kiti daug mažiau (Lockie, 1961; Truszkowski, 1976; Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998). Taigi svarbiausi smulkiųjų žinduolių plėšrūnai aptinkami visuose trijuose sukcesiniuose biotopuose – pievoje, jaunuolyne ir miške. Pievose ir netoli miško labai svarbi *A. otus* įtaka, nes šis apuokas specializuojasi misti *Microtus* genties pelėnais (Goszczyński, 1977; Cramp, 1998). Lietuvoje *A. otus* grobyje *Microtus* genties pelėnai sudaro 95,2 % pagal aukų skaičių ir 95,8 % pagal biomasę (Balčiauskienė ir kt., 2006).

Kadangi *Microtus* genties pelėnams būdingas skaitlingumo kitimas (3–4 metų ciklas, žr. Krebs, 1970; Taitt, Krebs, 1985), jaunuolynai ir vėliau jų vietoje susiformuojantys medynai yra pastovesni smulkiųjų žinduolių biomasės atžvilgiu (Goszczyński, 1977). Miško buveinėje plėšrūnai daugiausia minta *C. glareolus* (46,1 ind./ha/metus), *A. flavicollis* (30,1 ind./ha/metus). Įvairių *Microtus* genties pelėnų sunaudojama 38,3 ind./ha/metus (Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998). Palyginus su mūsų duomenimis apie biomasę ir individų gausumą, šie skaičiai leidžia teigti, kad pievos – miško sukcesijos metu mitybinės sąlygos daugumai plėšrūnų rūšių nepablogėja, nes per visą tyrimų laikotarpį abiejuose rajonuose smulkiųjų žinduolių vidutinė biomasė buvo pakankamai didelė: pievoje $399,0 \pm 68,6$ g/ha, jaunuolyne $424,1 \pm 83,1$ g/ha ir medyne $367,9 \pm 50,9$ g/ha.

6. IŠVADOS

1. Sukcesijos pieva – jaunuolynas – miškas metu kinta smulkiųjų žinduolių bendrijos biologiniai rodikliai. Pievai tampant mišku rūšių skaičius sumažėja ir pasikeičia rūšių dominavimo seka: *Microtus sp.* (*M. arvalis*, *M. agrestis*), *C. glareolus*, *A. flavicollis*, *S. araneus*, *A. agrarius* pievoje į *C. glareolus*, *S. araneus*, *M. arvalis*, *M. agrestis* jaunuolyne ir į *C. glareolus*, *A. flavicollis*, *S. araneus* medyne. Didžiausia smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovė užfiksuota pievoje ($H=2,95$), mažesnė jaunuolyne ($H=2,61$), mažiausia medyne ($H=2,04$). Polidominantiškiausia bendrija buvo pievoje, monodominantiškiausia – medyne (atitinkamai $c=0,14$ ir $0,37$).
2. Bendras biotopo, vietos, metų ir rūšies poveikis smulkiųjų žinduolių gausumui ($r^2=0,81$, $F_{296,528}=3,47$) ir biomasei ($r^2=0,62$, $F_{161,240}=2,46$) yra patikimas ($p<0,001$). Iš jų, biotopo įtaka smulkiųjų žinduolių gausumui yra didesnė negu jų biomasei.
3. Smulkiųjų žinduolių vidutinis santykinis gausumas mažiausias buvo pievoje, $18,19\pm 2,27$ ind./100 sp./p. (gausiai buvo *Microtus* genties pelėnai, mažiau gausūs *C. glareolus*, *A. flavicollis*), didesnis jaunuolyne – $22,72\pm 2,25$ ind./100 sp./p., (*C. glareolus* – $7,59\pm 0,96$), didžiausias medyne – $23,91\pm 2,77$ ind./100 sp./p., (*C. glareolus* – $15,54\pm 2,35$ ind./100 sp./p.). Smulkiųjų žinduolių vidutinė biomasa pievoje buvo $399,0\pm 68,6$ g/ha, jaunuolyne $424,1\pm 83,1$ g/ha ir medyne $367,9\pm 50,9$ g/ha.
4. Smulkiųjų žinduolių bendrijų biologiniai rodikliai pievos – miško savaiminės (pievai užaugant) ir indukuotos (užsodinant mišką) sukcesijos metu skyrėsi. Savaiminės sukcesijos metu vidutinis santykinis gausumas buvo didesnis pievose ($26,04\pm 4,15$ ir $15,14\pm 2,40$ ind./100 sp./p., $p=0,027$), mažesnis medyne ($11,02\pm 2,52$ ir $28,93\pm 2,98$ ind./100 sp./p., $p=0,002$), jaunuolyne nesiskyrė. Savaiminės sukcesijos metu smulkiųjų žinduolių įvairovė buvo pastovesnė ($H=2,54-2,61$), medyne – patikimai didesnė, jame mažiau dominavo *C. glareolus*. Savaiminės sukcesijos

metu smulkiųjų žinduolių biomasės pokyčiai buvo mažiau išreikšti. Vykstant indukuotai sukcesijai *Microtus* genties pelėnų biomasė pievoje ir jaunuolyne nesiskyrė, medyne buvo mažiausia, *C. glareolus* biomasė didėjo (visi $p < 0,005$).

5. Nevegetacinio periodo metu smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovė nesikeitė iki pavasario, sumažėdama tik balandžio mėnesį (nuo 9–12 iki 4 rūšių). Per žiemą dominavusius *C. glareolus* pakeitė *M. arvalis*, ypač sumažėjo *A. flavicollis* dalis (nuo 25 % iš visų smulkiųjų žinduolių rudenį iki 2 % pavasarį). Žiemą tyrimo vietoje dauginosi *M. arvalis* (kovo mėnesį – 30 % patinų).
6. Vykstant pievos–jaunuolyno–miško sukcesijai smulkiųjų žinduolių įvairovės pokyčiai nesumažina jų gausumo ir biomasės, todėl mitybinės sąlygos jais mintantiems plėšrūnams nepablogėja.

7. LITERATŪROS SĄRAŠAS

1. Aars, J., Ims, R. A. 2002. Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles. *Ecology* 83 (1): 3449–3456.
2. Adamczewska, A. K. 1961. Intensity of reproduction of the *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1843) during the period of 1954–1959. *Acta Theriologica* 5: 1–21.
3. Alejūnas, P., Stirkė, V. 2010. Small mammals in northern Lithuania: species diversity and abundance. *Ekologija* 56 (3–4): 110–115.
4. Aleknavičius, A., Aleknavičius, P. 2010. Žemės ūkio naudmenų ploto pokyčių perspektyvos Lietuvoje. *Vaga* 86 (39): 28–36.
5. Atkeson, T. D., Johnson, A. S. 1979. Succession of Small Mammals on Pine Plantations in the Georgia Piedmont. *American Midland Naturalist* 101 (2): 385–392.
6. Bayne, E. M., Hobson, K. A. 1998. The effects of habitat fragmentation by forestry and agriculture on the abundance of small mammals in the southern boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Zoology* 76: 62–69.
7. Balčiauskas, L. 2004. Sausumos ekosistemų tyrimo metodai: 135–137.
8. Balčiauskas, L. 2005. Results of the long – term monitoring of small mammal communities in the Ignalina nuclear power plant region (Drūkšiai lter site). *Acta Zoologica Lituanica* 15(2): 79–84.
9. Balčiauskas, L., Angelstam, P. 1993. Ecological diversity: to manage it or to restore? *Acta Ornithologica Lituanica* 7 (8): 3–15.
10. Balčiauskas, L., Alejūnas, P. 2011. Small mammal species diversity and abundance in Žagarė Regional Park. *Acta Zoologica Lituanica* 21 (2): 163–172.
11. Balčiauskas, L., Gudaitė, A. 2006. Diversity of small mammals in winter season in north-east Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 16 (2): 137–142.

12. Balčiauskas, L., Auglys, J., Balčiauskienė, L., Balvočiūtė, J., Budrys, E., Juškaitis, R., Kulbis, A., Makavičius, D., Monsevičius, V., Pakalniškis, S., Pauža, D. H., Paužienė, N., Stukonis, V., Stratford, J., Trakimas, G. and Ulevičius, A. 1997. Biodiversity evaluation at the local level: methodological and territorial aspects. *Acta Zoologica Lituanica. Biodiversity* 7: 50–108.
13. Balčiauskas, L., Juškaitis, R. 1997. Diversity of small mammal communities in Lithuania (1. A review). *Acta Zoologica Lituanica. Biodiversity* 7: 29–45.
14. Balčiauskienė, L. 2006. Feeding ecology of Tawny Owl (*Strix aluco*) and Long-eared Owl (*Asio otus*), based on craniometry of prey. Abstract of doctoral dissertation. Vilnius.
15. Balčiauskienė, L., Juškaitis, R., Atkočaitis, O. 2005. The diet of the Tawny Owl (*Strix aluco*) in south-western Lithuania during the breeding period. *Acta Zoologica Lituanica* 15: 13–20.
16. Balčiauskienė, L., Jovaišas, A., Naruševičius, V., Petraška, A., Skuja, S. 2006. Diet of Tawny Owl (*Strix aluco*) and Long-eared Owl (*Asio otus*) in Lithuania as found from pellets. *Acta Zoologica Lituanica* 16: 37–45.
17. Balčiauskienė, L., Naruševičius, V. 2006. Coincidence of small mammal trapping data with their share in the Tawny Owl diet. *Acta Zoologica Lituanica* 16: 93–101.
18. Balčiauskienė, L., Balčiauskas, L., Čepukienė, A. 2009 a. Growth of bank vole (*Myodes glareolus*) in non-vegetative period in NE Lithuania. *Estonian Journal of Ecology*, 58 (2): 86–93.
19. Balčiauskienė, L., Balčiauskas, L., Čepukienė, A. 2009 b. Winter growth depression of common vole (*Microtus arvalis*). *Acta Zoologica Lituanica*, 19 (2): 85–92.
20. Balčiauskienė, L., Balčiauskas, L., Čepukienė, A. 2009. Demographic and morphometric parameters of the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) in late autumn-early spring in Lithuania. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis* 9 (1): 25–34.

21. Baltrūnaitė, L. 2006. Diet and Winter Habitat use of the Red Fox, Pine Marten and Raccoon Dog in Dzūkija National Park, Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 16 (1): 46–53.
22. Baltrūnaitė, L. 2005. Seasonal diet diversity of raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray) in different landscapes, Lithuania. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis* 5 (1): 75–83.
23. Baltrūnaitė, L. 2002. Diet Composition of the Red Fox (*Vulpes vulpes* L.), Pine Marten (*Martes martes* L.) and Raccoon Dog (*Nyctereutes Procyonoides* Gray) in Clay Plain Landscape, Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 12(4): 362–368.
24. Bashenina, N.V. (ed.) 1981. *Bank Vole*. Nauka, Moscow: 211–226 (in Russian).
25. Bashenina, N. V. (ed.) 1981. *Evropeyskaya Ryzhaya Polevka*. Izd. Nauka, Moskva: 351
26. Bazzaz, F. A. 1975. Plant species in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* 56: 485–488.
27. Bergstedt, B. 1965. Distribution, reproduction, growth and dynamics of rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linné) in southern Sweden. *Oikos* 16: 132–160.
28. Bertolino, S., Ghiberti E. , Perrone A. 2001. Feeding ecology of the long-eared owl (*Asio otus*) in northern Italy: is it a dietary specialist? *Canadian Journal of Zoology* 79 (12): 2192-2198.
29. Birrer, S. 2009. Synthesis of 312 studies on the diet of the Long-eared Owl *Asio otus*. *Ardea* 97(4): 615-624.
30. Black, H. C., Hooven, E. H. 1974. Response of small mammal communities to habitat changes in western Oregon. *Wildlife and Forest Management in the Pacific Northwest*: 177–186.
31. Briani, D. C., Palma, A. R. T., Vieira, E. M. 2004. Post-fire succession of small mammals in the Cerrado of central Brazil. *Biodiversity and Conservation* 13: 1023–1037.

32. Bobek, B. 1973. Net production of small rodents in deciduous forest. *Acta Theriologica* 18: 403–434.
33. Bryja, J., Heroldova, 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.
34. Bryja, J., Nesvadbová, J., Heroldová, M., Jánová, E., Losík, J., Tkadlec, E. 2005. Common vole (*Microtus arvalis*) population sex ratio: biases and process variation. *Canadian Journal of Zoology* 83 (11): 1391–1399.
35. Brockerhoff, E. G., Jactel, H., Parrotta, J. A., Quine, Ch. P., Sayer, J. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation* 17 (5): 925–951.
36. Brower, J. E., Zar, J. H. 1984. Field and laboratory methods for general ecology. Second edition. Dubuque, Iowa: 1–226.
37. Brown, E. R. 1973. Changes in patterns of seasonal growth of *Microtus pennsylvanicus*. *Ecology* 54: 1103–1110.
38. Bujalska, G., Grüm, L. 2005. Reproduction strategy in an island population of yellow-necked mice. *Population ecology* 47: 151–154.
39. Bujalska, G., Grüm, L. 2006. Winter survival of *Apodemus flavicollis* in Crabapple Island (NE Poland). *Hystrix Italian Journal of Mammalogy* 17: 173–177.
40. Bujalska, G., Grüm, L. 2008. Interaction between populations of the bank vole and the yellow-necked mouse. *Annales Zoologici Fennici* 45: 248–254.
41. Butkus, A., Eigirdas, M., Kuliešis, A., Mikėnaitė, E., Vižlenskas, D. 2013. Lietuvos miškų ūkio statistika 2013, Kaunas, „Lututė“: 184 p.
42. Carey, A. B., Johnson, M. L. 1995. Small mammals in managed, naturally young, and old-growth forests. *Ecological Applications* 5 (2): 336–352.
43. Carey, A. B., Harrington, C. A. 2001. Small mammals in young forests: implications for management for sustainability. *Forest Ecology and Management* 154 (1–2): 289–309.

44. Carlsen, M., Lodal, J., Leirs, H., Jensen, T.S. 1999. The effect of predation risk on body weight in the field vole, *Microtus agrestis*. *Oikos* 87 (2): 277–285.
45. Carnus, J. M., Parrotta, J., Brockerhoff, M. A., Jactel, H., Kremer, A., Lamb, D., O'Hara, K., Walters, B., 2006. Planted forests and biodiversity. *Forest ecology* 104 (2): 65–77.
46. Carranza, M. L., Acosta, A., Ricotta, C. 2007. Analyzing landscape diversity in time: the use of Rényi's generalized entropy function. *Ecological Indicators* 7(3): 505–510.
47. Clements, F. E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Cornell University Library: 1–658.
48. Churchfield, S., Hollier, J. and Brown, V. K. 1997. Community structure and habitat use of small mammals in grasslands of different successional age. *Journal of Zoology*, 242: 519–530.
49. Converse, S. J., White, G. C., Farris, K. L., Zack, S. 2006. Small mammals and forest fuel reduction: national-scale responses to fire and fire surrogates. *Ecological Applications* 16 (5): 1717–1729.
50. Craige, B. J. 2002. Eugene Odum, Ecosystem Ecologist, Environmentalist: 1–227.
51. Cramp, S. (ed.) (1998): *The Complete Birds of the Western Palearctic on CD-ROM*. Oxford University Press.
52. Dagys, J. 1980. *Augalų ekologija*. Vilnius: 239.
53. Daketse, M. J. , Martinet, L. 1977. Effects of temperature on the growth and fertility of the field vole, *Microtus arvalis*, raised in different daylength and feeding conditions. *Annales de biologie animale, biochimie, biophysique* 17 (5A): 713–722.
54. Dark, J., Zucker, I. 1983. Short photoperiods reduce winter energy requirements of the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Physiology , Behavior* 31 (5): 699–702.

55. Donham, R. S., Horton, T. H., Rollag, M. D., Stetson, M. H. 1989. Age, photoperiodic responses, and pineal function in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Pineal Research* 7 (3): 243–252
56. Drury, W. H., Nisbet, I. T. C. 1973. Succession. *Journal of Arnold Arboretum* 54: 331–368.
57. Dueser, R. D., Shugart, H. H. 1978. Microhabitats in a forest – floor small mammal fauna. *Ecology* 59 (1): 89–98.
58. Ecke, F. 2003. Effects of Landscape Patterns on Small Mammal Abundance. Doctoral thesis, Lulea University of Technology, Department of Environmental Engineering, Division of Applied Geology: 1–32.
59. 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: 781–792.
60. Ergon, T. 2003. Fluctuating life – history traits in overwintering field voles (*Microtus agrestis*). Doctor thesis. Faculty of Mathematics and Natural Sciences, University of Oslo: 1–31.
61. Erlinge, S., Göransson, G., Hansson, L., Högstedt, G., Liberg, O., Nilsson, I.N., Nilsson, T., von Schantz, T., Sylvén, M. 1983. Predation as a regulating factor in small rodent populations in southern Sweden. *Oikos*, 40: 36–52.
62. Etcheverry, P., Ouellet, J., Crête, P. 2005. Response of small mammals to clear – cutting and precommercial thinning in mixed forests of southeastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 2813–2822.
63. Finegan, B. 1984. Forest succession. *Nature* 312 (8): 109–114.
64. Fisher, J. T., Wilkinson, L. 2005. The response of mammals to forest fire and timber harvest in North American boreal forest. *Mammal Review* 35 (1): 51–81.
65. Flowerdew, J.R. 1985. The population dynamics of wood mice and yellow-necked mice. *Symposia of the Zoological Society of London* 55: 315–338.

66. Ford, W. M., Menzel, M. A., McGill, D. W., Laerm. J., McCay, T. S. 1999. Effects of a community restoration fire on small mammals and herpetofauna in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* 114: 233–243.
67. Fox, B. J. 1990. Changes in the structure of mammal communities over successional time scales. *Oikos* 59: 321–329.
68. Fox, B. J. 1995. Long-term studies of small mammal communities from disturbed habitats in eastern Australia. Academic Press, Orlando, Florida, USA: 467–501.
69. Frank, F., Zimmermann, K. 1957. Ueber die Beziehungen zwischen Lebensalter und morphologischen Merkmalen bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere* 85: 283–300.
70. Fuller, W. A., Stebbins, L. L., Dyke, G. R. 1969. Over wintering of Small Mammals near Great Slave Lake Northern Canada. *Arctic* 22 (1): 34–55.
71. Gashwiler, J. S. 1970. Plant and Mammal Changes on a Clearcut In West-Central Oregon. *Ecology* 51 (6): 1018–1026.
72. Gelling, M., Macdonald, D. W., Mathews, F. 2007. Are hedgerows the route to increase farmland small mammal density? Use of hedgerows in British pastoral habitats. *Landscape Ecology* 22: 1019–1032.
73. Goszczyński, J. 1974. Studies on the food of foxes. *Acta Theriologica*, 19: 1–18.
74. Goszczyński, J. 1976. Composition of the food of martens. *Acta Theriologica*, 21 (36): 527–534.
75. Goszczyński, J. 1977. Connection between predatory birds and mammals and their prey. *Acta Theriologica* 22: 399–430.
76. Goszczyński, J. 1981. Comparative analysis of food of owls in agroecosystem. *Ekologia Polska* 29: 431–439.
77. Grüm, L., Bujalska, G. 2000. Bank voles and yellow-necked mice: what are interrelations between them? *Polish Journal of Ecology*, 48, Supplement: 141–145.

78. Haitlinger, R. 1965. Morphological variability of the Wroclaw population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriologica* 10: 243–272.
79. Hansen, T. F., Stenseth, N. C., Henttonen, H. 1999. Multiannual vole cycles and population regulation during long winters: an analysis of seasonal density dependence. *American Naturalist* 154: 129–139.
80. Hanski, I. 1990. Density Dependence, Regulation and Variability in Animal Population. *Philosophical transactions of the royal society* 330 (1257): 141–150.
81. Hansson, L. 1978. Small mammal abundance in relation to environmental variables in three Swedish forest phases. *Studia Forestalia Suecica* 147: 1–40.
82. Hansson, L., Henttonen, H. 1985. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia* 67: 394–402.
83. Harger, J. R. E., Tustin, K. 1973. Succession and stability in biological communities. Part 1: Diversity. *International Journal of Environmental Studies* 5 (1–4): 117–130.
84. Homyack, J. A., Harrison, D. J., Krohn, W. B. 2005. Long-term effects of precommercial thinning on small mammals in northern Maine. *Forest Ecology and Management* 205: 43–57.
85. Hooven, E. F. 1969. The influence of forest succession on population of small mammals in western Oregon. *Wildlife and Reforestation in Pacific Northwest*: 30–34.
86. Horn, H. S., 1974. The ecology of secondary succession. *Ecology and systematics* 5: 25–37.
87. Hörnfeldt, B. 2001. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses. *Oikos* 107: 376–392.

88. Horváth G., Wagner Z. 2003. Age- and density dependent survival in a yellow-necked wood mouse *Apodemus flavicollis* (Melch.) population of a forest habitat. *Tiscia*, 34: 33–39.
89. Hoset, K. S., Le Galliard, J. F., Gundersen, G., Steen, H. 2008. Home range size and overlap in female root voles: effects of season and density. *Behaviour Ecology* 19: 139–145.
90. Huitu, O., Norrdahl, K., Korpimäki, E. 2004. Competition, predation and interspecific synchrony in cyclic small mammal communities. *Ecography* 27: 197–206.
91. Huminski, S., Krajewski, J. 1977. The growth process of vole, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) during autumn and winter. *Zoologica Poloniae* 26: 103–111.
92. Huntly, N., Inouye, R. S. 1987. Small mammal populations of an old – field chronosequence: successional patterns and associations with vegetation. *Journal of Mammalogy* 68 (4): 429–435.
93. Ignatavičius, G., Sinkevičius, S., Ložytė, A. 2013. Effects of grassland management on plant communities. *Ekologija* 5 (2): 99–110.
94. Iverson, S. L., Turner, B. N. 1974. Winter weight dynamics in *Microtus pennsylvanicus*. *Ecology* 55: 1030–1041.
95. Yoccoz, N. G., Stenseth, N. Ch., Henttonen, H., Prévot-Julliard, A. C. 2001. Effects of food addition on the seasonal density – dependent structure of bank vole *Clethrionomys glareolus* populations. *Journal of Animal Ecology* 70: 713–720.
96. Ylönen, H., Altner, H. J., Stubbe, M. 1991. Seasonal dynamics of small mammals in an isolated woodlot and its agricultural surroundings. *Annales Zoologici Fennici* 28: 7–14.
97. Jackson, D. M., Trayhurn, P., Speakman, J. R. 2001. Associations between energetics and over-winter survival in the short-tailed field vole *Microtus agrestis*. *Journal of Animal Ecology* 70: 633–640.

98. Janonytė, A. 2007. Smulkiųjų žinduolių rūšinė sudėtis ir migracija Nemuno deltos regioninio parko užliejamose pievose. Vilniaus Universitetas, Gamtos Mokslų Fakultetas, Magistro darbas: 1–62.
99. Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W. 1998. Predation in vertebrate communities. The Białowieża Primeval Forest as a case study. *Ecological Studies*, 135: 1–450.
100. Jędrzejewski W., Jędrzejewska B. 1996. Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic. *Acta Theriologica*, 41: 1–34.
101. Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B. 1993. Predation on rodents in Białowieża primeval forest, Poland. *Ecography* 16: 47–64.
102. Jensen T.S. 1975. Population estimation and population dynamics of two Danish forest rodent species. *Videnskabelige meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*, 138: 65–86.
103. Juškaitis, R. 2007 a. Habitat selection in the common dormouse *Muscardinus avellanarius* (L.) in Lithuania. *Baltic Forestry* 13 (1): 89–95.
104. Juškaitis, R. 2007 b. Peculiarities of habitats of the common dormouse, *Muscardinus avellanarius*, within its distributional range and in Lithuania: a review. *Folia Zoologica* 56 (4): 337–348.
105. Juškaitis, R., Remeisis, R. 2007a. Harvest mice *Micromys minutus* and common dormice *Muscardinus avellanarius* live sympatric in woodland habitat. *Acta Theriologica* 52 (4): 349–354.
106. Juškaitis, R., Remeisis, R. 2007b. Summer nest sites of the common dormouse *Muscardinus avellanarius* L. in young woodlands of Lithuania. *Polish Journal of Ecology* 55 (4): 795–803.
107. Juškaitis, R., Uselis, V. 2005. Viešvilės rezervato smulkieji žinduoliai. *Theriologia Lituanica* (5): 40–50.
108. Johnson, W. C. R. L, Keammerer, W. R. 1976. Forest overstory vegetation environment on the Missouri River floodplain in North Dakota. *Ecological Monographs* 46 (1): 59–84.

109. Kauhala, K., Laukkanen, P., von Rége, I. 1998. Summer food composition and food niche overlap of the raccoon dog, red fox and badger in Finland. *Ecography* 21: 457–463.
110. Kavaliauskienė, B., Tarvydienė, M. E. 2005. Žemės ūkio naudmenų ir miškų plotų kitimas Lietuvoje. *Vaga* 67 (20): 64–68.
111. Kirkland, G. L. 1977. Responses of Small Mammals to the Clearcutting of Northern Appalachian. *Journal of Mammalogy* 58 (4): 600–609.
112. Kirkland, G. L. 1990. Patterns of Initial Small Mammal Community Change after Clearcutting of Temperate North American Forests. *Oikos* 59 (3): 313–320.
113. Klenner, W., Sullivan, T. P. 2003. Partial and clear-cut harvesting of high-elevation spruce-fir forests: implications for small mammal communities. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 2283–2296.
114. Korpimäki, E. 1985. Rapid tracking of microtine populations by their avian predators: possible evidence for stabilizing predation. *Oikos* 45: 281–284.
115. Korpimäki, E., Krebs, Ch. J. 1996. Predation and population cycles of small mammals. *Bioscience* 46 (10): 754–764.
116. Korslund, L., Steen, H. 2006. Small rodent winter survival: snow conditions limit access to food resources. *Journal of Animal Ecology* 75: 156–166.
117. Koshev Y., Atanassov N., Kocheva M.. 2005. Relation between body mass and home range size of small mammals. *Balkan Scientific Conference of Biology*, 19–21 May 2005, Plovdiv, Bulgaria: 437–444.
118. Kozakiewicz, M., Kozakiewicz, A. 2008. Long-term dynamics and biodiversity changes in small mammal communities in a mosaic of agricultural and forest habitats. *Annales Zoologica Fennici*, 45: 263–269.
119. Krebs, C. J. 1970. *Microtus* population biology: behavioral changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. *Ecology* 51: 34–52.

120. Krebs, Ch. J. 1999. *Ecological Methodology*, 2nd edition. Menlo Park, CA: Addison-Welsey Educational Publishers, Inc.
121. Krefting, L. W., Ahlgren, C. E. 1974. Small mammals and vegetation changes after fire in a mixed conifer-hardwood forest. *Ecology* 55: 1391–1398.
122. Kubik, J. 1965. Biomorphological variability of populations of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriologica* 10: 117–179.
123. Lesiński, G., Gryz, J. 2008. Localities of three rare mammal species in central and northeastern Poland. *Fragmenta Faunistica* 51 (1): 63–69.
124. Lidicker, W. Z., Jr. 1973. Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics. *Ecological Monographs*, 43: 271–302.
125. Lietuvos miškingumo didinimo programa, patvirtinta Lietuvos Respublikos aplinkos ministro ir Lietuvos Respublikos žemės ūkio ministro 2002 m. gruodžio 2 d. įsakymu Nr. 616/471.
126. Lima, M. Jaksic, F. M. 1998. Population variability among three small mammal species in the semiarid Neotropics: the role of density-dependent and density-independent factors. *Ecography* 21 (2): 175–180.
127. Lithuanian Hydrometeorological Service under the Ministry of Environment (LHS). 2009. <http://www.meteo.lt/english/>
128. Lockie, J. D. 1961. The food of the pine marten *Martes martes* in West Ross-Shire, Scotland. *Proc. Zool. Soc. London*, 136: 187–195.
129. Ludwig, J. A., Reynolds, J. F. 1988. *Statistical Ecology: A Primer On Methods And Computing*. Wiley Press, New York, New York: 337.
130. Manual for integrated monitoring, Programme phase 1993–1996. Helsinki, 1993.
131. Margalef, D. R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *The American Naturalist* 97 (897): 357–374.
132. Margalef, D. R. 1968. *Perspectives in ecological theory*. University of Chicago Press: 0–111.

133. Martell, M. 1983. Changes in small mammal communities after logging in north-central Ontario Canadian. *Journal of Zoology* 61 (5): 970–980.
134. Marti, C. D., Bechard, M., Jaksic, F. M. 2007. Food habits. In: *Raptor Research and Management Techniques* (eds. Bird D.M. , Bildstein K.L.). Electronic edition. Hancock house publishers
<http://raptors.hancockwildlife.org/index.php?topic=RRMT>
135. Martinet, L., Spitz, F. 1971. Variations saisonnieres de la croissance et de la mortalite du campagnol des champs, *Microtus arvalis*. Role du photoperiodisme et de la vegetation sur ces variations. *Mammalia* 35: 38–84.
136. Mažeikytė, R. 2002. Small mammals in the mosaic landscape of eastern Lithuania: species composition, distribution and abundance. *Acta Zoologica Lituanica* 12 (4): 381–391.
137. Mažeikytė, R. 2009. Population dynamics of the common shrew and pygmy shrew (*Soricomorpha: Soricidae*) in a clear – cut of a mixed forest in eastern Lithuania.
138. Мажеиките, Р. 1995. Сообщество мелких млекопитающих в первой стадии сукцессии смешанного леса на холмисто-мооренной возвышенности Восточной Литвы. *Ekologija*, 2: 101–106.
139. Michel, N., Burel, F., Butet, A. 2006. How does landscape use influence small mammal diversity, abundance and biomass in hedgerow networks of farming landscapes? *Acta Oecologica* 30(1): 11–20.
140. Montgomery, W., I. 1989. Population regulation in the wood mouse *Apodemus sylvaticus* I. Density dependence in the annual cycle of abundance. *Journal of Animal Ecology* 58: 465–475.
141. Norrdahl, K., Korpimäki, E. 2002 a. Seasonal changes in the numerical responses of predators to cyclic vole populations. *Ecography* 25: 428–438.
142. Norrdahl, K. and Korpimäki, E. 2002 b. Changes in population structure and reproduction during a 3-yr population cycle of voles. *Oikos*, 96: 331–345.

143. Norse, E. A. 1986. Conserving biological diversity in our national forests. Ecological Society of America, Wilderness Society: 1–116.
144. Obuch, J. (2011): Spatial and temporal diversity of the diet of the tawny owl (*Strix aluco*). Slovak Raptor Journal 5: 1–120.
145. Odum, E. P. 1969. The Strategy Of Ecosystem Development. Science 164 (3877): 262–270.
146. Pakeltytė, G., Andriuškevičius, A. 2004. Smulkiųjų žinduolių bendrijos rūšių įvairovė ir gausumas Nevėžio kraštovaizdžio draustinio monitoringo vietose. Theriologia. Lituanica 4: 43–53.
147. Pardini, R., Marques de Souza, S., Braga-Neto, R., Metzger, J. P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and delivery in an Atlantic forest landscape. Biological Conservation 124: 253–266.
148. Peet, R. K. 1978. Forest vegetation of the Colorado Front Range: Patterns of species diversity. Vegetatio 37 (2): 65–78.
149. Peterborg, L. G. 1978. Effect of photoperiod on body weight in the vole *Microtus montanus*. Canadian Journal of Zoology 56: 431–435.
150. Pielou, E. C. 1966. Species diversity and pattern diversity in the study of ecological succession. Journal of Theoretical Biology 10 (2): 370–383.
151. Pistole, D. M., Cranford, J. A. 1983. Photoperiodic effects on *Microtus pennsylvanicus*. Journal of Mammalogy 63: 547–553.
152. Prūsaitė, J. 1988. Lietuvos fauna. Žinduoliai. Vilnius: Mokslas.
153. Pucek, Z. 1970. Seasonal and age change in shrews as an adaptive process. Symposia of the Zoological Society of London 26: 189–207.
154. Pucek, Z. and Markov, G. 1964. Seasonal changes in the skull of the common shrew from Bulgaria. Acta Theriologica 9: 363–366
155. Pucek, Z., Jędrzejewski, Jędrzejewska, B., Pucek, M. 1993. Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Białowieża National Park) in relation to weather, seed crop, and predation. Acta Theriologica 38 (2): 199–232.

156. Pupila, A., Bergmanis, U. 2006. Species diversity, abundance and dynamics of small mammals in the Eastern Latvia. *Acta Universitatis Latviensis* 710:93–101.
157. Rašomavičius, V. 2012. VII. Lauko darbų metodikos (knyga):1–80.
158. Romanowski, J., Żmihorski, M. 2009. Seasonal and habitat variation in the diet of the Tawny owl (*Strix aluco* L.) in Central Poland during unusually warm years. *Biologia* 64: 365–369.
159. Saitoh, T., Nakatsu, A. 1997. The impact of forestry on the small rodent community oh Hokkaido, Japan. *Mammal study* 22: 27–38.
160. Sawicka-Kapusta, K. 1968. Annual fat cycle of field mice *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834). *Acta Theriologica* 13 (16-28): 329–339.
161. Schoonmaker, P., McKee, A. 1988. Species composition and diversity during secondary succession of coniferous forest in the western cascade mountains of Oregon. *Forest Science* 34 (4): 960–979.
162. Schweiger, E. W., Diffendorfer, J. E., Holt, R. D., Pierotti, R., Gaines, M. S. 2000. The interaction of habitat fragmentation, plant, and small mammal succession in an old field. *Ecological Monographs* 70 (3): 383–400.
163. Scott, M. D., Joyce, Ch. B., Burnside, N. G. 2008. The influence of habitat and landscape on small mammals in Estonian coastal wetlands. *Estonian Journal of Ecology*, 57: 279–295.
164. Sergio, F., Bogliani, G. 1999. Eurasian hobby density, nest area occupancy, diet, and productivity in relation to intensive agriculture. *The Condor* 101: 806–817.
165. Shore, R. F., Meek, W. R., Sparks, T. H, Pywell, R. F., Nowakowski, M. 2005. Will Environmental Stewardship enhance small mammal abundance on intensively managed farmland? *Mammal Review* 35 (3–4): 277–284.
166. Sidorovich, V. E., Polozov, A. G., Lauzhel, G. O., Krasko, D. A. 2000. Dietary overlap among generalist carnivores in relation to the impact of

- the introduced raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* on native predators in northern Belarus. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 65: 271–285.
167. Sinclair, A. R. E., Pech, R. P. 1996. Density dependence, stochasticity, compensation and predation regulation. *Oikos* 75 (2): 164–173.
168. Simon, N. P., Schwab, F. E., Baggs, E. M., McTaggart-Cowan, G. I. 1998. Distribution of small mammals among successional and mature forest types in western Labrador. *Canadian Field-Naturalist* 112: 441–445.
169. Solonen, T. 2001. Has owl availability deteriorated due to mild winters in southern Finland? *Linnut*, 36 (2): 6–9 (in Finnish with English summary).
170. Solonen, T. 2004. Are vole-eating owls affected by mild winters in southern Finland? *Ornis Fennica*, 81: 65–74.
171. Solonen, T. 2006. Overwinter population change of small mammals in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici* (43): 295–302.
172. StatSoft 2004. STATISTICA vers. 6. (<http://www.statsoft.com>)
173. StatSoft 2010. Electronic statistics textbook. Tulsa, OK: StatSoft (<http://www.statsoft.com/textbook/>).
174. Stenseth, N. C., Viljugrein, H., Jędrzejewski, W., Myrsetrud, A., Pucek, Z. 2002. Population dynamics of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*: seasonal components of density dependence and density independence. *Acta Theriologica* 47 (1): 36–67.
175. Storch, H., Omstedt, A., Heino, R., Tuomenvirta, H., Vuglinsky, V., Gustafsson, B., Graham, L., Smith, B., Dippner, J., Vuorinen, I. Daunys, D. and Rimkus, E. 2008. Assessment of climate change for the Baltic Sea Basin. Berlin: Springer: 473 p.
176. Suchomel, J. 2006. Populations of *Clethrionomys glareolus* in three isolated forest complexes in rural southern Moravia (Czech Republic). *Hystrix It. J. Mamm.* 17 (2): 155–160.
177. Suchomel, J. 2007. Contribution to the knowledge of *Clethrionomys glareolus* populations in forests of managed landscape in Southern Moravia (Czech Republic). *Journal of Forest Science* 53 (7): 340–344.

178. Sullivan, T. P., Sullivan, D. S. 2001. Influence of variable retention harvests on forest ecosystems. II. Diversity and population dynamics of small mammals. *Journal of Applied Ecology* 38: 1234–1252.
179. Sullivan, T. P., Sullivan, D. S., Lindgren, P. M. F. 2000. Small Mammals and Stand Structure in Young Pine, Seed – Tree, and Old – Growth Forest, Southwest Canada. *Ecological Applications* 10 (5): 1367 – 1383.
180. Sullivan, T. P., Sullivan, D. S., Lindgren, P. M. F. 2001. Stand Structure and Small Mammals in Young Lodgepole Pine Forest: 10-Year Results after Thinning. *Ecological Applications* 11 (4): 1151–1173.
181. Sullivan, T. P., Sullivan, D. S., Lindgren, P. M. F., Ransome, D. B. 2005. Long-term responses of ecosystem components to stand thinning in young lodgepole pine forest II. Diversity and population dynamics of forest floor small mammals. *Forest Ecology and Management* 205: 1–14.
182. Sullivan, T. P., Lautenschlager, R. A., Wagner, R. G. 1999. Clearcutting and Burning of Northern Spruce-Fir Forests: Implications for Small Mammal Communities. *Journal of Applied Ecology* 36 (3): 327–344.
183. Swihart, R. K., Slade, N. A. 1990 Long – term Dynamics of an Early Successional Small Mammal Community. *American Midland Naturalist* 123 (2):373–382.
184. Šinkūnas, R. 2006. Smulkiųjų žinduolių bendrijos fragmentuotose ir izoliuotose buveinėse. Daktaro disertacija: 1–131.
185. Šinkūnas, R., Balčiauskas, L. 2006. Small mammal communities in the fragmented landscape in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 16 (2): 130–136.
186. Taitt, M. J., C. J. Krebs. 1985. Population dynamics and cycles. In: R.H. Tamarin (ed.), *Biology of New World *Microtus**, Special Publication of the American Society of Mammalogists 8: 567–620.
187. Tanton, M. T. 1969. The estimation and biology of populations of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* (Schr.)) and wood mouse (*Apodemus sylvaticus* (L.)). *Journal of Animal Ecology*, 38 (3): 511–529.

188. The Complete Birds of the Western Palearctic [BWP on CD-ROM] 1998. CD-ROM Version 1.0. Oxford University Press.
189. Tkadlec, E., Stenseth, N. Ch. 2001. A new geographical gradient in vole population dynamics. *The Royal Society* 268: 1547–1552.
190. Trubenová K., Miklós P. 2007. Population ecology of *Apodemus flavicollis* in a montane beech-spruce forest in the western Tatra mountains. *Acta universitatis Comenianae*, 47 (1): 83–90.
191. Truszkowski, J. 1976. Role of the common buzzard (*Buteo buteo* L.) in agrocenoses of the Middle Wielkopolska. *Pol. Ecol. Stud.* 2(1): 103–111.
192. Torre, I., Diaz, M. 2004. Small mammal abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? *Acta Oecologica* 25:137–143.
193. Tóthmérész, B. 1993. DivOrd 1.50: a program for diversity ordering. *Tiscia* 27: 33–44.
194. Tóthmérész, B. 1998. On the characterization of scale-dependent diversity. *Abstracta Botanica* 22: 149–156.
195. Turchin, P., Ostfeld, R. S. 1997. Effects of density and season on the population rate of change in the meadow vole. *Oikos* 78: 355–361.
196. Ulevičius, A., Janulaitis, M. 2007. Abundance and species diversity of small mammals on beaver lodges. *Ekologija* 53 (4): 38–43.
197. Umetsu, F., Pardini, R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats – evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology* 22: 517–530.
198. Vitlickaja, J. 2012. Smulkiųjų žinduolių rūšinė sudėtis, gausumas ir demografiniai parametrai pievų sukcesijos gradiente. *Magistro darbas*. Vilnius: Vilniaus universitetas (rankraštis).
199. Vukicevic-Radic, O., Matic, R., Kataranovski, D., Stamenkovic, S. 2006 a. Spatial organization and home range of *Apodemus flavicollis* and *A. agrarius* on Mt. Avala, Serbia. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 52 (1): 81–96.
200. Vukicevic-Radic, O., Matic, R., Vujadinovic, T., Jovanovic, T., Kataranovski, D. 2006 b. Spatial distribution of *Apodemus flavicollis* and

- A. agrarius* in a forest community *Quercetum-petraea* on Mt. Avala (Serbia). *Biotechnology , Biotechnological Equipment* 20 (1): 57–60.
201. Wasilewski, W. 1952. Badania nad morfologią *Clethrionomys glareolus glareolus* Schreb. *Annals Univ. M. Curie-Sklodowska, sectio C*, (7) 3:119–212 (in Polish)
202. Wiącek, J., Polak, M., Niedźwiedz, M. (2009): The diet composition of the Tawny Owl *Strix aluco* in the Kozłówka Forest (eastern Poland). *Annales Universitatis Mariae Curie-Sklodowska, Biologia* 2: 75–81.
203. Wilson, S. M., Carey, A. B. 2000. Legacy Retention Versus Thinning: Influences on Small Mammals. *Northwest Science* 74 (2): 131–145.
204. Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in plant communities. *Science* 147: 250–260.
205. Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxonomy* 21: 213–251.
206. Wolff, J. O., Lidicker, W. Z., Jr. 1980. Population ecology of the taiga vole, *Microtus xanthognathus*, in interior Alaska. *Canadian Journal of Zoology* 58:1800–1812.
207. Zalewski A. 1996. Choice of age classes of bank voles *Clethrionomys glareolus* by pine marten *Martes martes* and tawny owl *Strix aluco* in Białowieża National Park. *Acta Ecol.* 17 (3): 233–244.
208. Zalunskaitė, S., Lopeta, V., 2005. Smulkieji žinduoliai Kurtuvėnų regioninio parko šiaurinėje dalyje. *Theriologia Lituanica* 5: 51–57.
209. Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall.
210. Zawadzka, D., Zawadzki, J. 2007. Feeding ecology of Tawny Owl (*Strix aluco*) in Wigry National Park (north east Poland). *Acta Zoologica Lituanica* 17: 234–241.
211. Zejda, J. 1971. Differential growth of three cohorts of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb.1780. *Zoologické Listy – Folia Zoologica* 20 (3): 229– 245.

212. Zvářal, K., Obuch, J. 1996. Porovnanie troch spôsobov zisťovania potravy sovy obyčajnej (*Strix aluco*) na Zlínsku. *Buteo* 8: 119–122.
213. Zwolak, R. 2009. A meta-analysis of the effects of wildfire, clearcutting, and partial harvest on the abundance of North American small mammals. *Forest Ecology and Management* 258: 539–545.

8. DALYVAVIMAS MOKSLINĖJE VEIKLOJE

8.1. Skelbti duomenys mokslinėje spaudoje

1. Čepukienė, A., Jasiulionis, M. 2012. Small mammal community changes during forest succession (Pakruojis district, north Lithuania). *Zoology and Ecology* 22 (3–4): 144–149.
2. Jasiulionis M., Čepukienė, A., Balčiauskas, L. 2011. Small mammal community changes during succession of the planted forest. *Acta Zoologica Lituanica* 21 (4): 293–300.
3. Balčiauskienė, L., Balčiauskas, L., Čepukienė, A. 2009. Demographic and morphometric parameters of the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) in late autumn-early spring in Lithuania. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis* 9 (1): 25–34.
4. Balčiauskienė, L., Balčiauskas, L., Čepukienė, A. 2009. Winter growth depression of common vole (*Microtus arvalis*). *Acta Zoologica Lituanica* 19 (2): 85–92.
5. Balčiauskienė, L., Balčiauskas, L., Čepukienė, A. 2009. Growth of the bank vole *Myodes glareolus* in the non-vegetative period in NE Lithuania. *Estonian Journal of Ecology* 58 (2): 86–93.
6. Balčiauskas, L., Gudaitė, A. 2006. Diversity of small mammals in winter season in North-East Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 16 (2): 137–142.

8.2. Dalyvavimas konferencijose

1. Čepukienė A., Jasiulionis M. 2012 m., balandžio 12 d. Meadow-forest succession impact on small mammal communities in North Lithuania. 15-oji Lietuvos jaunųjų mokslininkų konferencija „Mokslas – Lietuvos ateitis“, Vilnius, Lietuva. Konferencijos programa: 8.
2. Balčiauskienė, L., Balčiauskas, L., Čepukienė, A. 2009 m., balandžio 22–24 d. Winter growth depression of common vole (*Microtus arvalis*).

- 5th International conference „Research and conservation of biological diversity in Baltic region" : Daugavpils, Latvia. Book of abstracts: 13.
3. Balčiauskienė, L., Balčiauskas, L., Čepukienė, A. 2008 m., spalio 1–5 d. Growth of bank vole and common vole in none-vegetative period. 7th Baltic theriological conference, Lepanina, Estonia. Book of abstracts : 11–12.
 4. Čepukienė, A., Balčiauskas, L. 2007 m., balandžio 25–27. Diversity and abundance of small mammals in winter season in Lithuania. 4th international conference „Research and conservation of biological diversity in Baltic region". Daugavpils, Latvia. Book of abstracts: 26.
 5. Gudaitė, A., Balčiauskienė, L. 2006 m. balandžio 7–8 d. Žiemą sugautų kirstukų, pelių ir pelėnų kranimetriniai matmenys Tarptautinė jaunųjų tyrėjų konferencija „Aplinka ir pasaulis", Šiauliai, Lietuva. Pranešimų santraukų rinkinys: 21–22.
 6. Gudaitė, A., Balčiauskas, L. 2005 m., lapkričio 11–15 d. Diversity and abundance of small mammals in winter season. 6th Baltic theriological conference, Kempeni, Latvia. Book of abstracts: 20.

9. PADĖKOS

Ypatingą padėką reiškiu darbo vadovui doc. dr. Linui Balčiauskui už visokeriopą pagalbą, konsultacijas, dalykinius patarimus, kantrybę, palaikymą ir tikėjimą manimi, taip pat dr. Laimai Balčiauskienei už vertingus patarimus ir palaikymą.

Esu dėkinga dr. Martynui Kazlauskui už pagalbą aprašant biotopų augaliją bei palaikymą, taip pat Mariui Jasiulioniui už bendradarbiavimą bei patarimus.

Norėčiau nuoširdžiai padėkoti savo vyrui Aidui, savo šeimai, artimiesiems ir draugams, kurie visada mane palaikė, padėjo ir skatino žengti pirmyn.