

VILNIUS UNIVERSITY  
NATURE RESEARCH CENTRE

AUŠRA ČEPUKIENĖ

SMALL MAMMAL COMMUNITY CHANGES DURING EARLY FOREST  
SUCCESSION STAGES

Summary of Doctoral Dissertation  
Biomedical Sciences, Ecology and Environmental Science (03 B)

Vilnius, 2014

The dissertation was prepared at Vilnius University during 2006–2014

**Scientific supervisor:**

Assoc Prof. Dr Linas Balčiauskas (Nature Research Centre, Biomedical Sciences, Ecology and Environmental Science – 03 B).

**The defence of the doctoral dissertation is held at the Vilnius University Biomedical Research Council:**

**Chairman** – Prof. Dr Habil. Vincas Būda (Vilnius University, Biomedical Sciences, Ecology and Environmental Science – 03 B).

**Members:**

Dr Rimvydas Juškaitis (Nature Research Centre, Biomedical Sciences, Ecology and Environmental Science – 03 B);

Dr Dalius Butkauskas (Nature Research Centre, Biomedical Sciences, Ecology and Environmental Science – 03 B);

Prof. Dr Habil. Jonas Rimantas Stonis (Lithuanian University of Educational Sciences, Biomedical Sciences, Zoology – 05 B);

Prof. Dr Habil. Aniolas Sruoga (Vytautas Magnus University, Biomedical Sciences, Biology – 01 B).

**Opponents:**

Prof. Dr Algimantas Paulauskas (Vytautas Magnus University, Biomedical Sciences, Ecology and Environmental Science – 03 B);

Prof. Dr Sigitas Podėnas (Vilnius University, Biomedical Sciences, Zoology – 05 B).

The defence of the dissertation will be held at a public meeting of the Vilnius University Biomedical Research Council in the Great Auditorium of the Faculty of Natural Sciences on 20 June 2014 at 14.00.

Address: M. K. Čiurlionio str. 21, Vilnius, Lithuania

Summary of doctoral dissertation has been sent in \_\_\_\_<sup>th</sup> of May, 2014.

The dissertation is available at the libraries of Vilnius University and Nature Research Centre.

VILNIAUS UNIVERSITETAS  
GAMTOS TYRIMŲ CENTRAS

AUŠRA ČEPUKIENĖ

SMULKIŲJŲ ŽINDUOLIŲ BENDRIJOS POKYČIAI MIŠKO SUKCESIJOS  
PRADINĖSE STADIJOSE

Daktaro disertacijos santrauka  
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).

**Disertacija ginama Vilniaus universiteto Biomedicinos mokslo krypties taryboje:**

**Pirmininkas** – prof. habil. dr. Vincas Būda (Vilniaus universitetas, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03 B).

**Nariai:**

dr. Rimvydas Juškaitis (Gamtos tyrimų centras, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03B);

dr. Dalius Butkauskas (Gamtos tyrimų centras, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03B);

prof. habil. dr. Jonas Rimantas Stonis (Lietuvos edukologijos universitetas, biomedicinos mokslai, zoologija – 05B);

prof. habil. dr. Aniolas Sruoga (Vytauto Didžiojo universitetas, biomedicinos mokslai, biologija – 01B).

**Oponentai:**

prof. dr. Algimantas Paulauskas (Vytauto Didžiojo universitetas, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03B);

prof. dr. Sigitas Podėnas (Vilniaus universitetas, biomedicinos mokslai, zoologija – 05B).

Disertacija bus ginama viešame Biomedicinos mokslo krypties tarybos posėdyje 2014 m. birželio 20 d. 14 val. Gamtos mokslų fakulteto Didžiojoje auditorijoje.

Adresas: M. K. Čiurlionio g. 21, Vilnius, Lietuva.

Disertacijos santrauka išsiuntinėta 2014 m. gegužės mėn. \_\_\_\_ d.

Disertaciją galima peržiūrėti Vilniaus universiteto ir Gamtos tyrimų centro bibliotekose.

## INTRODUCTION

Ecological succession is the development of ecosystems (Odum, 1969), an orderly process of community development when some communities of the same habitat are replaced by others. Each stage of succession creates conditions for the subsequent stage of succession to occur and develop. Species diversity is maximum in early and middle stages of succession and later decreases until the climax succession is reached (Odum, 1969). In the process of succession, the indices and composition of a small mammal community also change: changes in vegetation directly influence the abundance and diversity of these mammals (Huntly, Inouye, 1987). Secondary succession, when abandoned arable land and hay meadows overgrow with shrubs and eventually become forests, has become usual in Lithuania and other Baltic countries since 1990. More intensive farming led to decrease in agricultural areas in the Baltic countries which underwent the restitutional land reform (Aleknavičius, Aleknavičius, 2010). The process of the Forest Cover Enlargement Programme has accelerated in recent years in particular. Annually, 4–5 thousand ha abandoned land naturally overgrow with the forest (Lithuanian Forest Cover Enlargement Programme, 2002). During the last decade, the forest cover of the territory of Lithuania increased by 2%, or 104 thousand ha. Presently, the forest occupies 33.3% of the territory of the country (Butkus et al., 2013).

Small mammal community changes during forest succession (after fires, clear cutting, logging, etc.) have been analysed by many authors (Gashwiler, 1970; Kirkland, 1990; Sullivan et al., 1999; Bryja et al., 2002; Briani et al., 2004), yet only a few dealt with small mammal community changes during meadow-to-forest succession stages (Huntly, Inouye, 1987; Atkeson, Johnson, 1979; Swihart, Slade, 1990). In Lithuania, meadow-to-forest succession and its impact on small mammals has been touched upon in several papers only (Balčiauskas, Angelstam, 1993; Мажеиките, 1995). Small mammal community changes during non-vegetative period have not been studied as yet.

### Novelty of the research

1. There have not been published so far any generalising data in Lithuania or neighbouring countries on how small mammal community indices (species

- diversity, abundance) change during early forest succession stages, which is discussed in this work in particular.
2. The impact of the Lithuanian Forest Cover Enlargement Programme on fauna has not been assessed so far. The small mammal community changes in early forest succession stages, forest plantation and forest stand, analysed in this work contribute to the understanding of the effect of forest cover enlargement on small mammals and on predators preying on them.
  3. Small mammal community changes in the non-vegetative period are evaluated in the Baltic countries for the first time.

### **Scientific and practical significance**

This results of investigations into small mammal community changes during early forest succession stages disclose the following:

1. Small mammal community changes in forests of different age.
2. The impact of the Forest Cover Enlargement Programme on the fauna of small mammals.
3. Small mammal community changes during early forest succession stages in space and time.
4. Changes in the feeding basis of birds of prey-miophages and mammals during succession.

Investigations carried out in non-vegetative periods of the year contribute to the knowledge of the impact of the non-vegetative period on small mammals and of changes in small mammal community indices in the course of the year and allows comparing the data from different seasons within the same geographical region.

### **Aim and objectives**

The aim of the work was to investigate small mammal community changes due to early forest succession and to assess the effect of the non-vegetative period of the year on small mammal communities in Lithuania.

The following objectives were set to achieve the aim:

1. To investigate the species diversity of a small mammal community in early forest succession stages of different age.

2. To assess the abundance of small mammal species in the meadow, forest plantation, and forest stand.
3. To analyse seasonal changes in small mammal community indices.
4. To assess the effect of the non-vegetative period on biological indices of some species.

### **Defended statements**

1. In the process of succession when a meadow through forest plantation develops into a forest stand, biological indices of a small mammal community change: the number of species decreases, the order of species dominance changes, relative abundance increases, and meadow species disappear due to transformation of the forest plantation to the forest stand.
2. Biological indices of small mammal communities differ between natural meadow-to-forest succession and human-induced succession (by planting trees).
3. The species diversity of small mammals does not change in the non-vegetative period of the year and decreases only in the beginning of spring. The breeding of some species takes place in winter.
4. Changes in small mammal diversity due to meadow-to-forest stand succession do not cause reduction in the abundance and biomass of small mammals; therefore, feeding conditions for predators preying on them do not become worse.

## **LITERATURE REVIEW**

This section of the dissertation overviews investigations carried out in Lithuania and other countries to assess small mammal community changes due to the process of forest succession. In addition, a review of articles which analyse the impact of seasonality on small mammals and on their biological indices, in particular during the non-vegetative period of the year, is presented.

## **MATERIAL AND METHODS**

### **Study site**

Investigations into small mammal community changes in the vegetation period of the year during early forest succession stages were carried out in the Pakruojis Forest in Pakruojis district in June–September of 2007–2008 and 2010–2012 and in Zarasai

district in June–September of 2010–2011 and in September of 2012 and 2013. Investigations into changes in small mammal community indices during the cold (non-vegetative) period were carried out in a meadow, i.e. first stage of succession, near Lake Ilgelis in Kumšos village, Zarasai district, in October–April of 2004–2008 (coordinates 631314, 6187355 LKS).

Investigations in both districts during the vegetation period covered three habitats: a meadow without agricultural activities being pursued there for at least 5 years, a 5–10-year-old forest plantation (hereinafter, the "forest plantation"<sup>1</sup>), and a 15–20-year-old forest stand (hereinafter, the "forest stand"<sup>1</sup>). In this work, these three habitats are regarded as early forest succession stages.

In Pakruojis district the forest plantation and the forest stand had been planted<sup>2</sup>, while in Zarasai district the natural overgrowing of the territory took place.<sup>3</sup> In Pakruojis district, the area of the studied meadow was 1.26 ha (487718, 6204733 LKS), the area of the forest plantation was 2.8 ha (487462, 6205860 LKS), and the area of the forest stand was 6 ha (487539, 6205854 LKS). In Zarasai district, the area of the studied meadow was 1.3 ha (610004, 6180196 LKS), the area of the forest plantation was 2 ha (610203, 6180345 LKS), and the area of the forest stand was 1.6 ha (610223, 6180615 LKS).

To identify the plant community type of investigated areas, the quadrat method was used (Dagys, 1980): all species per 16 m<sup>2</sup> quadrat were registered and their abundance was estimated according to the coverage of the area (Braun-Blanquet scale).

The study sites undergoing human-induced succession are assigned to the following plant community types:

- The meadow belongs to class *Molinio-Arrhenatheretea* (fertile meadows), union *Arrhenatherion elatioris* (Br.-Bl. 1925) W.Koch 1926, association *Festucetum pratensis* Soó.
- The forest plantation does not belong to the typical association.
- The forest stand according to grass plants is closest to association *Melico nutantis-Piceetum*.

---

<sup>1</sup> The terms "forest plantation" and "forest stand" are used from the ecological aspect and are not identical to the terms used in forestry.

<sup>2</sup> Hereinafter referred to as the habitats of early human-induced forest succession.

<sup>3</sup> Hereinafter referred to as the habitats of early natural forest succession.



The study sites undergoing natural succession are assigned to the following plant community types:

- The meadow is closest to associations *Agrimonia-vicium cassubicae* Passarge 1967 and *Trifolium-agrimonietum eupatoriae* Th. Müller (1961) 1962.
- The forest plantation and the forest stand do not belong to any typical association.

### **Meteorological conditions of the non-vegetative period**

Winter temperature was estimated using data from the nearest meteorological stations in Zarasai and Utena (LHMT, 2009). Negative average monthly temperatures in winters of 2004/05–2005/06 were recorded in December, January, February, and March. Negative temperatures in winters of 2006/07–2008/09 were short-term and were recorded in one month in the winter of 2006/07, in one month of the winter of 2007/08, and in two months in the winter of 2008/09. Therefore, two former winters were considered cold or severe, and three latter were mild (Balčiauskienė et al., 2009 a,b).

### **Small mammal investigation methods**

During the non-vegetative period of the year, small mammals were trapped using a standard method of snap-trap lines (Balčiauskas, 2004). When ground was covered with snow, the holes for snap traps were made in snow and their location was marked with sticks. Snap-trap exposition was 1–3 days, and traps were checked every day (Balčiauskas, Gudaitė, 2006). A line of 25 snap traps was considered to correspond to a 1 ha area plot (Manual, 1993). Species composition, diversity and dominance, relative abundance, age of individuals, and breeding indices were estimated.

For investigation of small mammal communities during meadow-to-forest succession stages in June–August, small mammals were trapped by live traps set in three line with 25 traps per line. Live-trap exposition was three days, and traps checked every day. The live-trapped animals were marked, weighed, described and then released. In September, small mammals were trapped by a standard linear snap-trap method (Balčiauskas, 2004) to determine species composition, age structure, and breeding data. Snap-trap exposition was 3 days, and traps were checked every day. Both methods were used to determine the community's species composition, diversity and dominance, and relative abundance.

The abundance of all small mammals trapped was assessed using a relative index, i.e. the number of individuals trapped per 100 traps in the first day (ind./100 trap-days).

Each small mammal caught was described, weighed to the nearest 0.1 g using an electronic balance, measured to the nearest 0.1 mm by calipers (standard body length, tail length, foot length, and ear length measurements according to *Lietuvos fauna. Žinduoliai* [The Fauna of Lithuania, Mammals] (Prūsaitė, 1988).

According to the development of *gl. thymus* and the status of genitalia, the individuals trapped were divided into three age categories: adults, subadults, and juveniles. Adults were breeding individuals (*gl. thymus* invisible, uterus developed, testes rather large, especially in the reproduction period); this group also included overwintered individuals irrespective of their reproductive status. Sub-adults did not differ from adults by size, but had not bred yet (*gl. thymus* visible, uterus developing, testes of average size). In juveniles, *gl. thymus* was large, uterus not developed, threadlike, testes small.

The following reproductive indices were determined: number of placenta places, number of *corpora lutea* (potential litter size), number of embryos (factual litter size) (Balčiauskas, 2004); the age of embryos was assessed visually.

### Statistical methods

The species composition of small mammal communities was determined using Shannon's diversity index  $H$  on  $\log_2$  base (Krebs, 1999) and Simpson's species dominance index  $c$  (Brower, Zar, 1984). The indices were calculated using the StatEcol software (Ludwig, Reinolds, 1988). Significance of small mammal diversity differences (between habitats, years, or months) was estimated using the DivOrd program 1.90 version.  $H \pm SD$  calculations were done in the DOSBox ver. 0.74 environment (Tóthmérész, 1993). The Rényi diversity index was used to test if small mammal diversity differences were significant with respect to habitat and time.

The Rényi index was calculated according to the formula

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

To compare small mammal communities, the family of diversity indices is represented graphically using Rényi diversity profiles, where the values of parameter  $\alpha$

are from 0 to 4. When  $\alpha=0$ , Rényi diversity index is equal to the logarithm of the number of species; when  $\alpha=1$ , Rényi index is equal to Shannon's H; when  $\alpha=2$ , Rényi index reflects Simpson's dominance index; when  $\alpha=3$  and 4, Rényi profiles show higher degree diversity indices (Tóthmérész, 1998; Carranza et al., 2007). One small mammal community can be considered more variable than the other if Rényi diversity profiles do not intersect (Tóthmérész, 1998).

The effect of the habitat, year, season, and place on small mammal community parameters (abundance, diversity, biomass, and reproductive indices) was assessed using multidimensional statistics methods (factorial ANOVA and MANOVA), and pair-wise differences were tested using Student's t-tests by comparing more than two sets; Bonferoni correction was used (Zar, 1999; StatSoft, 2010). Calculations were done with Statistica for Windows, ver. 6.0 (StatSoft, 2004).

## RESULTS OF INVESTIGATIONS

A total of 3541 small mammals belonging to 13 species of orders Insectivora and Rodentia were trapped in habitats of early forest succession stages during vegetative and non-vegetative periods of 2004–2013: common shrew (*Sorex araneus*), pygmy shrew (*Sorex minutus*), water shrew (*Neomys fodiens*), yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*), striped field mouse (*Apodemus agrarius*), pygmy field mouse (*Apodemus uralensis*), house mouse (*Mus musculus*), harvest mouse (*Micromys minutus*), brown rat (*Rattus norvegicus*), bank vole (*Clethrionomys (Myodes) glareolus*<sup>4</sup>), common vole (*Microtus arvalis*), root vole (*Microtus oeconomus*), and field vole (*Microtus agrestis*).

During the studied vegetation periods, a total of 1044 small mammals of 11 species were trapped in habitats undergoing human-induced forest succession and a total of 547 individuals of 10 species in habitats undergoing natural succession. A total of 1950 small mammals of 13 species were trapped in Zarasai district in the studied non-vegetative periods.

### Effect of early forest succession on small mammal diversity and abundance

The results obtained in habitats undergoing human-induced and natural forest succession show that *M. arvalis* (19.30% of all individuals trapped) was the most

---

<sup>4</sup> Hereinafter referred to as *Clethrionomys glareolus* (Latin name of the species).

abundant species in the meadow. *C. glareolus*, *S. araneus*, and *A. flavicollis* were a little less numerous. *M. musculus* was trapped in the meadow only. The number of *M. oeconomus* trapped in the meadow was the highest compared with other habitats, though its share in the small mammal community was not great (4.87%). A total of 11 species was recorded in the meadow (Table 1).

Table 1. Species composition of small mammals in early forest succession stages – meadow, forest plantation, and forest stand (N – number of individuals).

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

Species	Meadow		Forest plantation		Forest stand	
	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
<b>Total of individuals</b>	513	100	574	100	504	100
<b>Number of species</b>	11		10		10	
<b>Shannon's H</b>	2.95		2.61		2.04	
<b>Simpson's c</b>	0.14		0.20		0.37	

The greatest abundance of small mammals (574 individuals) was recorded in the forest plantation. The abundance of separate species was not higher than in the meadow, except for the dominating *C. glareolus* (N=193 individuals, or 33.62%). The forest stand was also dominated by *C. glareolus*, which constituted more than half of all small mammals trapped (56.94%). Other more numerous species were *A. flavicollis* and *S. araneus* (13.49% and 12.30%, respectively). Other species were less numerous, with their shares not exceeding 5%. Both the forest plantation and the forest stand held 10 small mammal species each. A comparison of all three succession stages showed that the number of species was decreasing insignificantly in the course of succession. The share of *C. glareolus* in the small mammal community was increasing (from 16.18 to 56.94%), same as the share of another forest species, *A. flavicollis*. The shares of species preferring open areas (*A. agrarius*, *M. agrestis*, and *M. arvalis*) were decreasing.

Small mammal species diversity in the habitats of different type of succession can be represented by Rényi diversity (Fig. 1). Differences between three habitats undergoing human-induced succession were significant. In the case of natural succession, small mammal diversity in the forest plantation was higher than in the meadow, and small mammal diversity in the forest stand did not differ from that in the meadow nor in the forest plantation. To sum up, small mammal diversity was the highest in the meadow, lower in the forest plantation, and the lowest in the forest stand.

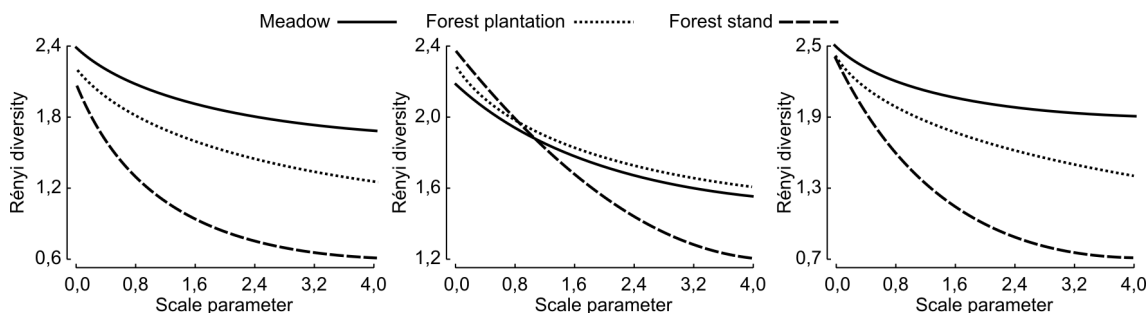


Fig. 1. Rényi diversity in habitats undergoing meadow-to-forest succession (human-induced succession in the left, natural succession in the middle, and human-induced + natural succession in the right).

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

### Small mammal diversity changes due to natural and human-induced succession

In the meadow where human-induced succession was investigated, a total of 256 small mammal individuals belonging to 11 species were trapped. *S. araneus* (24.2% of all individuals trapped) and *A. flavicollis* (19.92%) were the dominant species. *Microtus* voles: *M. arvalis* (12.5%), *M. agrestis* (11.33%), and *M. oeconomus*, were subdominants.

In the planted forest plantation, 402 small mammals of 9 species were trapped. *C. glareolus* (36.82%) was the dominant species. *S. araneus*, *M. agrestis*, and *M. arvalis* (17.16%; 12.44%, and 10.70%, respectively) were subdominants.

In the planted forest stand, 386 small mammals of 8 species were trapped. *C. glareolus* (61.92%) was the dominant species in all years of investigation. *A. flavicollis* and *S. araneus* (5.54% and 12.18%, respectively) were subdominants.

In the meadow undergoing natural succession, a total of 257 small mammal individuals of 8 species were trapped. *M. arvalis* (26.08%) and *C. glareolus* (25.68%) were dominant species. Other more abundant species were *A. agrarius* and *M. agrestis* constituting 11.28% and 13.62%, respectively, of all individuals trapped.

The forest plantation undergoing natural succession held a total of 172 small mammal individuals of 9 species. The share of *C. glareolus* constituted 26.16%, while *M. arvalis*, *M. agrestis*, and *A. agrarius* were less abundant (22.67%, 13.37%, and 12.79%, respectively).

The trapping in the forest stand undergoing natural succession resulted in 118 individuals (10 species) in total. The share of the dominant species *C. glareolus* was 40.68%. *S. araneus* and *M. arvalis* (with 12.71% and 13.56%, respectively) were subdominants.

Investigations carried out in 2007–2012 in the habitats undergoing human-induced succession showed that the small mammal community was monodominant in the planted forest stand ( $c=0.43$  during all years of investigation) and polydominant in the meadow ( $c=0.15$ ). According to investigations carried out in 2010–2013 in the habitats undergoing natural succession, the small mammal community was polydominant in the naturally growing forest stand ( $c=0.24$ ), in the meadow, and in the naturally growing forest plantation ( $c=0.20$ ). Thus, small mammal dominance indices in habitats undergoing human-induced succession differ considerably from dominance indices under natural succession.

In the habitats undergoing human-induced succession, the lowest small mammal species diversity was in the forest stand ( $H=0.95–2.09$ ; average  $H=1.73$  in 2007–2012) and the highest in the meadow ( $H=2.92$ ). In this respect the forest plantation ( $H=2.56$ ) was closer to the meadow than to the forest stand. In the habitats undergoing natural succession, the small mammal diversity in 2010–2012 was recorded in the forest plantation, except for 2010, when the highest diversity was recorded in the forest stand ( $H=2.24$ ). Shannon's diversity index was variable in the meadow and in the forest plantation, yet hardly changed in the forest stand in 2010–2013. Shannon's diversity index was more variable in habitats undergoing human-induced succession ( $H=1.73–2.92$ ) than in habitats undergoing natural succession ( $H=2.54–2.61$ ). The greatest difference in small mammal species diversity was observed between the planted forest stand and forest stand undergoing natural succession ( $H=1.73$  and  $2.61$ , respectively).

The effect of place, habitat, year, and species on small mammal abundance tested according to MANOVA analysis showed that the total effect of all these variables on abundance was significant ( $r^2=0.81$ ,  $F_{296,528}=3.47$ ,  $p<0.001$ ), with the factor of species

being the most significant for abundance differences ( $df=10$ ,  $F=30.37$ ,  $p<0.001$ ). Small mammal abundance was significantly affected by combinations of these factors: year $\times$ species ( $df=20$ ,  $F=1.81$ ,  $p<0.017$ ), place $\times$ year $\times$ species ( $df=20$ ,  $F=1.88$ ,  $p<0.012$ ).

The abundance of *A. flavicollis* was significantly affected by the year ( $F=3.27$ ,  $p=0.047$ ), while other factors: place $\times$ year ( $F=1.18$ ,  $p=0.31$ ), year $\times$ habitat ( $F=0.33$ ,  $p=0.85$ ), and place $\times$ year $\times$ habitat ( $F=0.31$ ,  $p=0.86$ ) were not so significant. The total effect of place, habitat, and year on abundance of *C. glareolus* was not significant: MANOVA, year ( $F=0.98$ ,  $p=0.38$ ), place $\times$ year ( $F=0.80$ ,  $p=0.46$ ), year $\times$ habitat ( $F=1.09$ ,  $p=0.37$ ), place $\times$ year $\times$ habitat ( $F=1.03$ ,  $p=0.40$ ). The total effect of place, habitat, and year on abundance of *A. agrarius* and *Microtus* voles was not found to be significant either (MANOVA, all indices insignificant).

Throughout the study periods, the average small mammal abundance was  $18.19\pm 2.27$  (0–40) individuals per 100 traps per one day (ind./100 trap-days) in meadows,  $22.72\pm 2.25$  (0–40) ind./100 trap-days in forest plantations, and  $23.91\pm 2.77$  (4–56) ind./100 trap-days in forest stands in both districts (Tables 2–4). Long-term abundance differences between habitats were insignificant:  $t=1.42$ ,  $df=48$ ,  $p=0.16$  for meadow and forest plantation,  $t=1.60$ ,  $p=0.11$  for meadow and forest stand, and  $t=0.33$ ,  $p=0.74$  for forest plantation and forest stand.

The total abundance of small mammals in meadows was mostly due to *Microtus* voles, the abundance of which both in the meadows under human-induced succession and natural succession did not differ (Table 2). Other more abundant species were *C. glareolus* in the meadow under natural succession and *A. flavicollis* in the meadow under human-induced succession. The average small mammal abundance was higher in the meadow undergoing natural succession ( $p=0.027$ ).

The average abundance of small mammals did not differ between planted and natural forest plantations (Table 3). The indices of the most abundant species: *C. glareolus*, *Microtus* voles, and *S. araneus*, did not differ either. The only significant difference was the abundance of *M. arvalis*, which was higher in the natural forest plantation.

The average small mammal abundance in the planted forest stand was twice the abundance in the natural forest stand ( $p=0.002$ ). The difference was due to a greater

abundance of *C. glareolus* and *A. flavicollis*, which compensated for a lower abundance of *Microtus* voles (Table 4).

Table 2. Relative abundance of small mammal species in the meadow, ind./100 trap-days (significance of difference: \* – <0.05, \*\* – <0.01, \*\*\* – <0.001; Xvid. – mean relative abundance; SE – error of the mean; Min–max – minimum and maximum value in the sample).

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

Species	The meadow under human-induced succession		The meadow undergoing natural succession		Total	
	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
<b>Total</b>	15.14±2.40	0–36	26.04±4.15*	5–40	18.19±2.27	0–40

Table 3. Relative abundance of small mammal species in the forest plantation, ind./100 trap-days (significance of difference: \* – <0,05; Xvid. – mean relative abundance; SE – error of the mean; Min–max – minimum and maximum value in the sample).

3 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).

Species	Planted forest plantation		Natural forest plantation		Total	
	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
<b>Total</b>	22.63±3.0	0–40	22.97±2.66	13.3–30	22.72±2.25	0–40



Table 4. Relative abundance of small mammal species in the forest stand, ind./100 trap-days (significance of difference: \* – <0.05, \*\* – <0.01, \*\*\* – <0.001; Xvid. – mean relative abundance; SE – error of the mean; Min–max – minimum and maximum value in the sample).

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

Species	Planted forest stand		Natural forest stand		Total	
	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
<b>Total</b>	<b>28.93±2.98</b>	<b>4–56</b>	<b>11.02±2.52**</b>	<b>5–24</b>	<b>23.91±2.77</b>	<b>4–56</b>

The average abundance of *S. araneus*, *A. agrarius*, *A. flavicollis* and other rarer species did not significantly differ between the meadow, forest plantation, and forest stand (Tables 2–4). The average abundance of *C glareolus* was the lowest in the meadow (3.55±1.16 ind./100 trap-days), i.e. lower than in the forest plantation (7.59±0.96 ind./100 trap-days,  $t=2.68$ ,  $p=0.01$ ) and in the forest stand (15.54±2.35,  $t=4.58$ ,  $p<0.0001$ ), and in the forest plantation it was lower than in the forest stand ( $t=3.13$ ,  $p=0.003$ ). The average abundance of *Microtus* voles, on the contrary, was the lowest in the forest stand, i.e. lower than in the forest plantation ( $t=3.48$ ,  $p=0.001$ ); their abundance in the meadow and in the forest plantation did not differ. Thus, it can be concluded that changes in the average small mammal abundance between habitats are attributable to the most abundant species and to abundance changes in these species due to succession.

### Effect of habitats undergoing meadow-to-forest succession on small mammal biomass

The total effect of place, habitat, year, and species on the biomass of small mammals was significant (MANOVA,  $r^2=0.62$ ,  $F_{161,240}=2.46$ ,  $p<0.0001$ ). Though the factor of the year was not significant ( $F=2.02$ ,  $p=0.13$ ), the effect of combinations place×year ( $F=5.12$ ,  $p<0.01$ ), year×species ( $F=2.79$ ,  $p<0.005$ ), and place×year×species ( $F=2.32$ ,  $p=0.01$ ) was significant. The dynamics of small mammal biomass also

depended both on the habitat and the species; biomass changes differed between habitats of human-induced and natural succession.

The biomass of small mammal species was affected by a different number of factors. An analysis of the total effect of habitat, place, year, and season revealed that only the trapping-month was significant ( $F=13.01$ ,  $p<0.0001$ ) for changes in the biomass of *A. agrarius* (MANOVA  $r^2=0.58$ ,  $F_{12,54}=6.21$ ,  $p<0.0001$ ). The biomass of other three abundant small mammal species was affected by place, year, and month: *S. araneus* ( $r^2=0.58$ ,  $F_{12,54}=9.74$ ,  $p<0.0001$ ;  $F=39.54$ ,  $F=10.99$ ,  $F=14.38$ , respectively, all  $p<0.0001$ ), *C. glareolus* ( $r^2=0.562$ ,  $F_{12,54}=7.31$ ,  $p<0.0001$ ;  $F=6.46$ ,  $p=0.013$ ,  $F=3.25$ ,  $p=0.012$  and  $F=15.02$ ,  $p<0.0001$ , respectively), *A. flavicollis* ( $r^2=0.51$ ,  $F_{12,54}=4.61$ ,  $p<0.0001$ ;  $F=8.12$ ,  $p<0.01$ ,  $F=6.54$ ,  $p<0.0001$  and  $F=3.46$ ,  $p=0.014$ , respectively).

The biomass of *Microtus* voles (MANOVA  $r^2=0.39$ ,  $F_{12,54}=2.79$ ,  $p<0.005$ ) was significantly affected by habitat ( $F=3.61$ ,  $p<0.05$ ) and trapping-year, i.e. cyclicity ( $F=3.11$ ,  $p=0.015$ ). The biomass of *M. arvalis* ( $r^2=0.52$ ,  $F_{12,54}=4.79$ ,  $p<0.0001$ ) was due to place ( $F=7.21$ ,  $p<0.01$ ), habitat ( $F=4.90$ ,  $p=0.011$ ), and year ( $F=4.16$ ,  $p=0.003$ ), and the biomass of *M. agrestis* ( $r^2=0.42$ ,  $F_{12,54}=3.28$ ,  $p=0.0013$ ) was due to year ( $F=3.10$ ,  $p=0.016$ ) and month ( $F=4.12$ ,  $p=0.005$ ), but not habitat ( $F=1.59$ ,  $p=0.21$ ).

Irrespective of the type of succession, in 2007–2013 the average biomass of small mammals was  $399.0\pm 68.6$  g/ha in the meadow,  $424.1\pm 83.1$  g/ha in the forest plantation, and  $367.9\pm 50.9$  g/ha in the forest stand. Biomass differences between habitats were not significant:  $t=0.23$ ,  $df=43$ ,  $p=0.81$  between meadow and forest plantation,  $t=0.36$ ,  $p=0.72$  between meadow and forest stand, and  $t=0.58$ ,  $p=0.57$  between forest plantation and forest stand. The biomass of *C. glareolus* was significantly lower in the meadow than in the forest plantation ( $t=2.06$ ,  $df=43$ ,  $p<0.05$ ) and forest stand ( $t=3.97$ ,  $p<0.001$ ). The biomass of *M. arvalis* in the meadow and forest plantation did not differ significantly; however, it was the lowest in the forest stand ( $t=2.61$ ,  $p=0.012$  compared with the meadow, and  $t=2.17$ ,  $p<0.05$  compared with the forest plantation). Similar differences were observed in the biomass of all *Microtus* voles: differences in biomass between the meadow and the forest plantation were not significant. The biomass of *Microtus* voles was the smallest in the forest stand ( $t=2.94$ ,  $p=0.012$  compared with the meadow, and  $t=2.17$ ,  $p<0.05$  compared with the forest plantation).

Changes in small mammal biomass during meadow-to-forest succession depended on the type of succession (natural overgrowing of the meadow with forest in Zarasai or after artificial planting of forest in Pakruojis). In case of human-induced succession, the biomass of *C. glareolus* increased significantly from 19.5 g/ha in the meadow to 160.5 g/ha in the planted forest plantation ( $t=3.05$ ,  $df=29$ ,  $p<0.005$ ) and to 258.6 g/ha in the planted forest stand ( $t=6.54$ ,  $p=0.0001$  compared with the meadow, and  $t=2.75$ ,  $p=0.01$  compared with the forest plantation). The biomass of all *Microtus* voles did not differ between the meadow and forest plantation ( $t=0.87$ ,  $p=0.39$ ), while in the forest stand it was the smallest significantly ( $t=2.06$ ,  $p<0.05$  compared with the meadow, and  $t=2.81$ ,  $p<0.01$  compared with the forest plantation). The biomass of *M. agrestis* was 32.9 g/ha, while *M. arvalis* was not trapped at all in the planted forest stand.

Changes in the biomass of small mammals during natural succession were less significant. The total biomass of small mammals decreased significantly in the natural forest stand compared with the meadow ( $t=2.26$ ,  $df=12$ ,  $p<0.05$ ), which was due to the decrease in the biomass of *Microtus* voles from 331.6 g/ha in the meadow to 68.6 g/ha in the forest stand ( $t=2.59$ ,  $p=0.023$ ).

### Effect of habitats undergoing early forest succession on reproductive indices of small mammals

Investigations into the litter size of different small mammal species during human-induced and natural succession in 2010–2013 did not reveal significant differences between factual and potential size of the litter (Table 5).

Table 5. Small mammal reproductive indices during early forest succession in 2010–2013 (N – number of breeding females; Xvid. – mean litter size of the species, SE – error of the mean).

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

Species	Potential size of the litter		Factual size of the litter	
	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

The effect of the habitat on the reproductive indices of *M. agrestis* was significant (Wilks  $\lambda=0.46$ ,  $F_{4,26}=3.05$ ,  $p=0.035$ ) both with respect to potential ( $F=3.93$ ,  $p=0.044$ ) and factual size of the litter ( $F=5.50$ ,  $p=0.017$ ). The greatest potential size of the litter of *M. agrestis* was in the meadow ( $5.00\pm 0.44$  ind.) and in the forest stand ( $5.00\pm 1.09$  ind.), and the smallest in the forest plantation ( $3.50\pm 0.34$  ind.). The greatest factual size of the litter of *M. agrestis* was in the meadow ( $4.67\pm 0.45$  ind.), and the smallest in the forest plantation ( $2.80\pm 0.35$  ind.) and forest stand ( $3.00\pm 1.10$  ind.), i.e. the habitats not typical of this species.

The habitat had no influence on the reproductive indices of *M. arvalis* (Wilks  $\lambda=0.44$ ,  $F_{2,2}=1.29$ ,  $p=0.44$ ). The potential litter size of *M. arvalis* was  $4.0\pm 1.83$  ind. in the meadow and  $6.00\pm 0.91$  ind. in the forest plantation, and the factual litter size was  $4.00\pm 2.22$  and  $5.75\pm 1.11$  ind., respectively.

The reproductive indices of *C. glareolus* did not depend on the habitat either (Wilks  $\lambda=0.74$ ,  $F_{2,6}=1.04$ ,  $p=0.41$ ). The potential litter size of *C. glareolus* was  $4.42\pm 0.57$  ind. in the forest plantation and  $6.00\pm 1.06$  ind. in the forest stand, and the factual litter size was  $4.29\pm 0.57$  and  $5.50\pm 1.07$  ind., respectively.

### **Small mammal community during non-vegetative period**

#### Small mammal community diversity

During the non-vegetative period, the small mammal community was dominated by *M. arvalis*, which constituted 32.15% of all individuals trapped (Table 6). *C. glareolus* was a subdominant (29.95%), *S. araneus* and *A. flavicollis* were less numerous (16.56% and 10.97%, respectively). The trapping of *N. fodiens*, *A. uralensis*, and *R. norvegicus* resulted in one individual per species.

Small mammal species diversity during the non-vegetative period was rather great; according to the data of 2004–2009, Shannon's  $H=2.36$ .

No changes in small mammal diversity during the non-vegetative period were observed until spring, and only in April species diversity decreased significantly (Table 7). The small mammal community was composed of 9–12 species in October–December, 6–9 species in January–March, and 6 in April. Shannon's  $H$  index was significantly lower in April than in October–March ( $t=6.36$ – $10.12$ ,  $p<0.0001$ ). No significant differences were observed in small mammal diversity in October–March.

Table 6. Species composition of the small mammal community during non-vegetative period in Zarasai district in 2004–2009 (N – number of individuals; Shannon H indices marked by the same letter do not differ significantly).

6 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).

Species	2004/2005	2005/2006	2006/2007	2007/2008	2008/2009	Total	
						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
<b>Total of individuals</b>	142	256	427	589	536	1950	
<b>Number of species</b>	7	7	11	10	7	13	
<b>Shannon's H</b>	1.938 <sup>a</sup>	2.049 <sup>a</sup>	2.419 <sup>b</sup>	2.300 <sup>b</sup>	2.131 <sup>a</sup>	2.360	
<b>Simpson's c</b>	0.354	0.298	0.255	0.230	0.285	0.234	

Table 7. Changes in species composition of the small mammal community during the non-vegetative period in Zarasai district in 2004–2009 (the number of individuals trapped is indicated; Shannon's H indices marked by the same letter do not differ significantly).

7 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).

Species	Month						
	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
<b>Total of individuals</b>	245	374	458	291	209	123	250
<b>Number of species</b>	9	12	9	6	9	7	6
<b>Shannon's H</b>	2.365 <sup>a</sup>	2.316 <sup>a</sup>	2.240 <sup>a</sup>	2.118 <sup>a</sup>	2.291 <sup>a</sup>	2.065 <sup>a</sup>	1.157 <sup>b</sup>
<b>Simpson's c</b>	0.221	0.267	0.260	0.256	0.242	0.291	0.630

In April, the community was dominated by *M. arvalis* (78.4% of all individuals trapped). By this, April differed markedly from other months of the non-vegetative period when the most abundant species constituted 28.89–43.09%. In autumn, *C. glareolus* dominated (28.98% and 41.71% in October and November, respectively). A large share in the community was taken by *A. flavicollis* and *M. arvalis*. The greatest diversity of small mammals (12 species) was trapped in November. In winter (December and February) *C. glareolus* still dominated (38.86% and 31.10%, respectively), *M. arvalis* and *S. araneus* remained subdominants. Winter distinguished by the great abundance of small mammals trapped: the greatest number of individuals was trapped in December (458 individuals). In spring, the number of individuals and species decreased: 9–12 individuals were trapped in autumn, 6–9 in winter, and 6–7 in spring. 123 individuals were trapped in March, 250 in April. In spring, *M. arvalis* was gradually becoming dominant (from 43.09% in March to 78.4% in April). The following species were trapped during the cold period: *S. araneus*, *S. minutus*, *A. flavicollis*, *C. glareolus*, and *M. arvalis*. *N. fodiens*, *R. norvegicus*, and *A. uralensis* were represented by one individual per species per autumn.

#### Small mammal abundance dynamics

During the cold period of 2004–2009, *C. glareolus* was most abundant in autumn and winter. In February, the relative abundance of *C. glareolus* was the greatest (13.76 ind./100 trap-days). In November, *A. flavicollis* was the most abundant (12 ind./100 trap-days). With spring coming, the abundance of other species was decreasing and *M. arvalis* became the most abundant (3.89 ind./100 trap-days). In autumn and early winter, the overall abundance of small mammals was increasing, towards spring it was decreasing and reached merely 6.5–7 ind./100 trap-days in March and April.

#### *Clethrionomys glareolus* population indices

During the non-vegetative period, *C. glareolus* was the second abundant small mammal species. In 2004–2009, it accounted for 29.95% of all individuals trapped. The species dominated in autumn and winter, while in spring its share in the community was decreasing and did not exceed 20% in March and April.

In December and January juvenile and subadult *C. glareolus* dominated, and in April adults prevailed (Fig. 2). Sexual maturity of *C. glareolus* and its readiness for

breeding started in March. No breeding cases were recorded in winter. 100% of adult males had reproductive traits in October, 43% in November, none in winter, 60% in March, and 46% in April. The first breeding female was trapped in mid-April of 2005, after a mild winter.

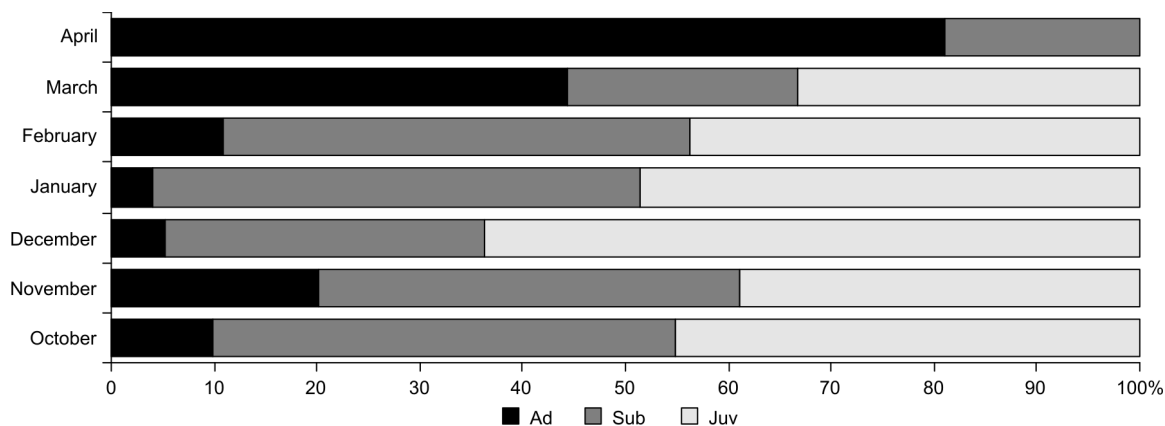


Fig. 2. Age structure change dynamics in *Clethrionomys glareolus* population in non-vegetative periods of 2004–2009 (*Ad* – adults, *Sub* – subadults, *Juv* – juveniles).

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

In the non-vegetative period, the body mass and length of *C. glareolus* were related with age (MANOVA,  $F_{4,1118}=165.30$ ), month ( $F_{12,1118}=16.00$ ), and season ( $F_{8,1118}=15.57$ , all  $p<0.0001$ ), but not with sex ( $F_{2,559}=0.84$ ,  $p=0.43$ ). Juvenile weight was 14.2–15.2 g, subadult weight was 16.3–17.5 g, and adult weight was 17.8–21.3 g. From October to January, juvenile weight growth depressed and body length increased. The most marked depression in juvenile weight was recorded in December ( $t=2.16$ ,  $df=141$ ,  $p=0.03$ ) and January ( $t=1.17$ , NS). In March, the share of juveniles in the population was small, and in April they were not recorded at all. No growth depression was recorded in subadults. Decrease in adult body weight, compared to October, was most expressed in February ( $t=2.96$ ,  $df=12$ ,  $p=0.01$ ).

It can be concluded that in the cold period *C. glareolus* abundance decreased significantly, and its breeding onset in spring was late compared with other most abundant small mammal species.

#### *Microtus arvalis* population indices

*M. arvalis* accounted for 32.15% of all small mammals trapped in October–April 2004–2009. Its numbers were lower in cold winters (<20%) and higher in mild winters

(24–45%). The smallest share of *M. arvalis* in the small mammal community in the non-vegetative period was recorded at the beginning of the period (23.3% in October and 13.1% in November); later the share of *M. arvalis* increased up to 25.8% in December, 33.3% in January, and 27.3% in February. Thanks to better survival of *M. arvalis* in winter, its numbers increased to 43.1% in March and 78.4% in April.

In non-vegetative periods of 2004/2005 and 2008/2009 males dominated in the population, while in other years of investigation sex ratio was close to 1:1. Throughout the period of investigation, *M. arvalis* population was dominated by juveniles (65.5%), while the shares of subadults and adults were more or less equal (15.85% and 19.61%, respectively). In colder winters, *M. arvalis* population was dominated by adults (50–90%). In mild winters, juveniles dominated (ca. 70–90%). These population structure differences were statistically significant ( $\chi^2=12.6$  and more,  $p<0.001$ ). Juveniles dominated at the beginning of the non-vegetative period, i.e. in autumn. The number of subadults started to increase in February. Maturation lasted until March, and thereon the share of adults was increasing (Fig. 3).

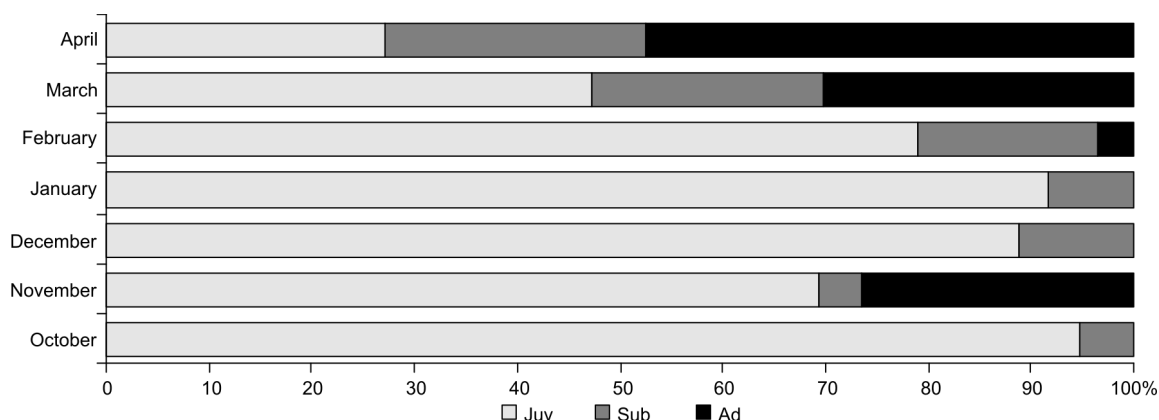


Fig. 3. Age structure change dynamics in *Microtus arvalis* population in the non-vegetative periods of 2004–2008 (*Ad* – adults, *Sub* – subadults, *Juv* – juveniles).

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

In the cold period, *M. arvalis* body weight and length indices were related with age (MANOVA,  $F_{4,1180}=105.84$ ), sex ( $F_{2,590}=40.71$ ), season ( $F_{8,1180}=15.74$ ), and month ( $F_{12,1180}=15.49$ , all  $p<0.0001$ ). Juvenile weight was increasing from November to January; in February the weight of trapped individuals was smaller. The average weight in October was 14.1 g, and until April it increased by 0.9 g only. Decrease in the average body length was recorded a month earlier, i.e. in January. In March, juvenile growth renewed.



Growth depression in subadult *M. arvalis* lasted longer and proceeded throughout February and March (Table 8). Recovery from growth depression was observed as late as in April. *M. arvalis* subadults trapped in April were, on average, by 8% lighter ( $18.5\pm0.30$  g) than those trapped in October ( $20.1\pm1.05$  g). Adult body weight did not increase in the cold season.

Table 8. *Microtus arvalis* body weight (Q, g) and length (L, mm) dynamics in October–November of 2004–2009. (N – number of individuals).

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

Month	Juvenile			Subadults			Adults		
	N	Q	L	N	Q	L	N	Q	L
<b>October</b>	54	14.2±0.17	77.1±0.49	3	20.1±1.05	89.7±1.51	–	–	–
<b>November</b>	34	14.5±0.21	80.8±0.62	2	11.8±4.75	76.4± 6.70	13	22.2±0.99	95.4±3.09
<b>December</b>	95	14.3±0.13	82.4±0.48	12	17.7±0.93	91.4±2.16	–	–	–
<b>January</b>	86	14.7±0.12	81.6±0.46	8	19.3±1.05	95.0±3.55	–	–	–
<b>February</b>	44	14.4±0.29	82.9±0.81	10	18.3±0.79	89.8±1.83	2	20.8±1.25	93.5±0.95
<b>March</b>	25	14.9±0.27	83.7±0.81	12	17.4±0.63	86.6±1.12	16	21.4±0.69	94.3±1.71
<b>April</b>	53	15.1±0.17	83.0±0.60	50	18.5±0.30	87.9±0.70	93	23.0±0.39	95.6±0.71
<b>Total</b>	391	14.6±0.07	81.6±0.24	97	18.2±0.27	88.8±0.65	124	22.6±0.33	95.4±0.69

A comparison of *M. arvalis* growth in cold and mild winters showed that juveniles were larger in cold than in mild winters, and their weight (respectively,  $15.6\pm0.68$  g and  $14.5\pm0.07$  g,  $p<0.05$ ) and length (respectively,  $87.7\pm2.36$  mm and  $81.5\pm0.24$  mm,  $p<0.01$ ) differed significantly. Growth depression in subadults was more expressed in cold winters. In mild winters the average weight of *M. arvalis* trapped was  $18.5\pm0.33$  g, and average length was  $89.8\pm0.88$  mm, in cold winters  $16.9\pm0.29$  g and  $87.4\pm0.95$  mm, respectively. The average weight of subadults in cold winters was lower ( $p<0.001$ ).

During the cold season, the breeding of *M. arvalis* was more active than that of *C. glareolus*. In November, 100% of *M. arvalis* male adults had reproductive traits, 30% were recorded to start breeding in March, and 58% in April. The first breeding *M. arvalis* female was trapped in March (8-day embryos on 25 March). In April, out of 19 adult females 14 (74%) had different age embryos.

A conclusion can be made that a share of *M. arvalis* in the small mammal community is increasing in the cold period of the year, and in spring the species becomes dominant. This is due to good survival of the species (even in cold winters), early onset of breeding, and great breeding intensity in spring.

### *Apodemus flavicollis* population indices

A total of 214 *A. flavicollis* individuals were trapped in the cold seasons of 2004–2009. It constituted ca. 11% of all small mammals trapped. The minimum share of *A. flavicollis* was in 2008/2009 (7.0%), and the maximum in 2007/2008 (18.5%).

The sex ratio of *A. flavicollis* population was close to 1:1, except for 2006/2007 when males accounted for 70.59%. The population age structure was as follows: juveniles made the smallest share of the population (no juveniles were trapped in 2004/2005 and 2005/2006), adults dominated (as much as 70% in 2004/2005), in other years the abundance of adults and subadults was similar.

Towards spring, the abundance *A. flavicollis* and its share in the small mammal community was obviously decreasing: from ca. 25% in autumn to 4–6% in winter and no more than 2% in spring. Thus, compared with December, the share of *A. flavicollis* in the small mammal community decreased by more than ten times. The relative abundance of *A. flavicollis* in the study site was not high (ca.  $2.2 \pm 0.55$  ind./100 trap-days). It was the highest in late autumn and decreased in spring.

*A. flavicollis* juveniles were trapped from October to January and accounted for no more than 25% of all trapped individuals of this species. During most of the time of the period of investigation, adults accounted for over 50% of the population. The share of subadults started to increase from January and reached 80% in April (Fig. 4).

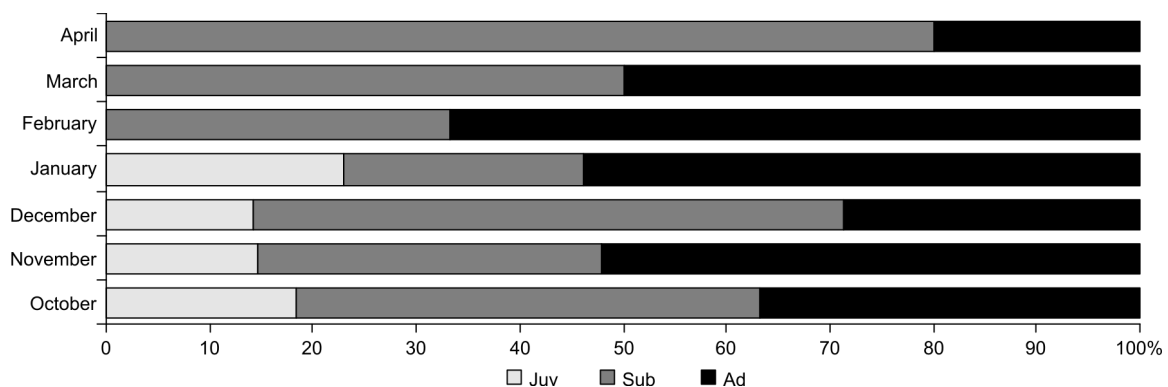


Fig. 4. Age structure change dynamics of *Apodemus flavicollis* population in the non-vegetative periods of 2004–2008 (*Ad* – adults, *Sub* – subadults, *Juv* – juveniles).

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

In the cold season of the year, the body weight and length of *A. flavicollis* were related with age of individuals (MANOVA,  $F_{4,394}=39.11$ ), sex ( $F_{2,197}=8.63$ ), season ( $F_{8,394}=6.83$ ), and month ( $F_{12,394}=6.14$ , all  $p < 0.0001$ ). The body weight and length of

adult *A. flavicollis* were continuously increasing from October until spring. In March and April, only solitary adult individuals were trapped. The smallest weight of *A. flavicollis* adults in October–February was 26.5–34.5 g, and the greatest was 49.5–55.5 g.

In October–December, the body weight of subadult *A. flavicollis* did not exceed 30 g. In January, the weight of subadults was by 3 g (ca. 10%) lower than in October, but body length was greater. In October–January, the smallest weight of subadults was 16.5–25.4 g, and the greatest was 29.5–42.0 g.

From October to January, the smallest body weight of *A. flavicollis* juveniles was in the range of 15.5–23.0 g, and the greatest within 25.0–34.5 g. Very few juveniles were trapped in December and January, and not a single juvenile was trapped in February–April.

*A. flavicollis* adults were trapped in autumn, winter, and spring (with the lowest abundance in April). Their average weight was ca. 40 g, which shows that they could breed. In November 2006, a pregnant female (with 6 embryos) and one male with the traits of spermatogenesis (onset of reproduction) were trapped. Out of 19 adult females trapped in late October of 2007, six were breeding. No breeding females were recorded in November 2008. In January 2009, two large males with the traits showing the beginning of reproduction (spermatogenesis) were trapped.

## CONCLUSIONS

1. Biological indices of small mammal communities change in the process of succession from the meadow through the forest plantation to the forest stand. In the process when the meadow is developing into the forest, the number of species decreases and species dominance changes: *Microtus sp.* (*M. arvalis*, *M. agrestis*), *C. glareolus*, *A. flavicollis*, *S. araneus*, *A. agrarius* in the meadow change to *C. glareolus*, *S. araneus*, *M. arvalis*, *M. agrestis* in the forest plantation and to *C. glareolus*, *A. flavicollis*, *S. araneus* in the forest stand. The greatest small mammal species diversity was recorded in the meadow ( $H=2.95$ ), smaller in the forest plantation ( $H=2.61$ ), and the smallest in the forest stand ( $H=2.04$ ). The most polydominant community was recorded in the meadow, and the most monodominant in the forest stand ( $c=0.14$  and  $0.37$ , respectively).
2. The total effect of habitat, place, year, and species on small mammal abundance ( $r^2=0.81$ ,  $F_{296,528}=3.47$ ) and biomass ( $r^2=0.62$ ,  $F_{161,240}=2.46$ ) was significant

- ( $p < 0.001$ ). The effect of habitat was more significant on small mammal abundance than on small mammal biomass.
3. The lowest relative abundance of small mammals was recorded in the meadow ( $18.19 \pm 2.27$  ind./100 trap-days) with *Microtus* voles and *C. glareolus* and *A. flavicollis* being the most abundant, higher in the forest plantation ( $22.72 \pm 2.25$  ind./100 trap-days) with *C. glareolus* being the most abundant ( $7.59 \pm 0.96$  ind./100 trap-days), and the highest in the forest stand ( $23.91 \pm 2.77$  ind./100 trap-days) with *C. glareolus* being the most abundant ( $15.54 \pm 2.35$  ind./100 trap-days). The average biomass of small mammals was  $399.0 \pm 68.6$  g/ha in the meadow,  $424.1 \pm 83.1$  g/ha in the forest plantation, and  $367.9 \pm 50.9$  g/ha in the forest stand.
  4. Biological indices of small mammal communities differed between natural succession (where meadows are naturally overgrowing with forests) and human-induced succession (occurring after planting trees). During natural succession relative abundance in the meadow was higher ( $26.04 \pm 4.15$  and  $15.14 \pm 2.40$  ind./100 trap-days,  $p = 0.027$ ), in the forest stand was lower ( $11.02 \pm 2.52$  and  $28.93 \pm 2.98$  ind./100 trap-days,  $p = 0.002$ ), yet indices in forest plantations did not change. During natural succession small mammal diversity was more stable ( $H = 2.54 - 2.61$ ); in the forest stand it was significantly higher with lower dominance of *C. glareolus*. During natural succession small mammal biomass changes were less expressed. During human-induced succession the biomass of *Microtus* voles did not change between the meadow and forest plantation, but in the forest stand it was the smallest; the biomass of *C. glareolus* was increasing (all  $p < 0.005$ ).
  5. During the non-vegetative period, small mammal species diversity did not change until spring and decreased in April (from 9–12 to 4 species). *C. glareolus*, which dominated in winter, was replaced by *M. arvalis*, and the share of *A. flavicollis* decreased considerably (from 25% of all small mammals in autumn to 2% in spring). *M. arvalis* was recorded breeding in winter (30% of males in March).
  6. Changes in small mammal diversity during meadow-to-forest succession did not reduce small mammal abundance and biomass; therefore, feeding conditions for predators preying on them did not become worse.

## PARTICIPATION IN SCIENTIFIC ACTIVITY

### List of publications on the topic of the dissertations

1. Čepukienė, A., Jasiulionis, M. 2012. Small mammal community changes during forest succession (Pakruojis district, NE 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* 22 (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.

### Participation in conferences

1. Čepukienė, A., Jasiulionis, M. 12<sup>th</sup> of April, 2012. Meadow-forest succession impact on small mammal communities in North Lithuania. 15<sup>th</sup> Lithuanian Young Scientists Conference "Science – Future of Lithuania". Vilnius, Lithuania. The conference program: 8.
2. Balčiauskienė, L., Balčiauskas, L., Čepukienė, A. 22–24<sup>th</sup> of April, 2009. Winter growth depression of common vole (*Microtus arvalis*). 5<sup>th</sup> international conference "Research and conservation of biological diversity in Baltic region". Daugavpils, Latvia. Book of abstracts: 13.

3. Balčiauskienė, L., Balčiauskas, L., Čepukienė, A. 1–5<sup>th</sup> of October, 2008. Growth of bank vole and common vole in none-vegetative period. 7<sup>th</sup> Baltic theriological conference, Lėpanina, Estonia. Book of abstracts: 11–12.
4. Čepukienė, A., Balčiauskas, L. 25–27<sup>th</sup> of April, 2007. 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. 7–8<sup>th</sup> of April, 2006. The craniometry of shrews, mice and voles caught in winter. International Young Scientists Conference "Environment and the World". Šiauliai, Lithuania. Book of abstracts: 21–22.
6. Gudaitė, A., Balčiauskas, L. 11–15<sup>th</sup> of November, 2005. Diversity and abundance of small mammals in winter season. 6th Baltic theriological conference, Kempeni, Latvia. Book of abstracts: 20.

#### **ACKNOWLEDGEMENTS**

Special thanks are due to my scientific supervisor Assoc Prof. Dr Linas Balčiauskas for versatile assistance, consultations, professional advice, patience, support, and trust, also Dr Laima Balčiauskienė for valuable advice and support.

I appreciate Dr Martynas Kazlauskas' help in describing the vegetation of habitats and Marius Jasiulionis' cooperation and advice.

Further, I sincerely thank my husband Aidas, my family, relatives and friends who always trusted in me, helped and encouraged to go ahead.

## CURRICULUM VITAE

**Name, surname:** Aušra Čepukienė

**Address:** Pavilnionių str. 31-10, Vilnius, LT 12135, Lithuania

**E-mail address:** ausracepukiene@yahoo.com

**Tel. No.** (+370) 69808639

**Date and place of birth:** 16<sup>th</sup> of February, 1982, Kaunas, Lithuania

**Family status:** Married, 2 children.

**Education:** 2006–2014; Vilnius University, Faculty of Natural Sciences, Ecology and Environmental PhD Studies;  
2004–2006; Vilnius University, Faculty of Natural Sciences, master degree in Ecology and Environmental Studies;  
2000–2004; Vilnius University, Faculty of Natural Sciences, bachelor degree in Biology;  
1988–2000; “Atžalynas“ Pakruojis Secondary School;  
1990–1997; Pakruojis J. Pakalnis Music School.

**Language skills:** Lithuanian (mother-tongue);  
English (listening B2, speaking B1, writing B2);  
Russian (listening B2, speaking A2, writing A1).

**IT skills:** MS Office.

**Scientific activity:** 6 scientific articles; 6 presentations at scientific conferences;  
internship at Summer School in Ecology and Biodiversity  
2007 (Białowieża, Poland).

## IVADAS

Ekologinė sukcesija – tai ekosistemų kaita, bendrijų seka, kai vienos to paties biotopo bendrijos pakeičia kitas (Odum, 1969). Kiekviena 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: augalijos pokyčiai tiesiogiai įtakoja šių žinduolių gausumą ir įvairovę (Huntly, Inouye, 1987). 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 (Aleknavičius, Aleknavičius, 2010). Miškingumo didinimo programos įgyvendinimas ypač paspartėjo pastaraisiais metais. Kasmet savaimė mišku apauga po 4–5 tūkst. ha nenaudojamos žemės (Lietuvos miškingumo didinimo programa, 2002). Per paskutinįjį dešimtmetį Lietuvos teritorijos miškingumas padidėjo 2 %, arba 104 tūkst. ha. Dabar miškas užima 33,3 % šalies teritorijos (Butkus ir kt., 2013).

Smulkiųjų žinduolių bendrijos pokyčiai miško sukcesijos metu (po gaisrų, kirtimų, miško ruošos ir kt.) buvo analizuojami daugelio 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 paliesta tik keliuose šaltiniuose (Balčiauskas, Angelstam, 1993; Мажеиките, 1995). Nevegetacinio sezono metu vykstantys pokyčiai smulkiųjų žinduolių bendrijoje yra visai netyrinėti.

### 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.

### **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.

### **Darbo tikslas ir uždaviniai**

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

Tikslui 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.

### **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.

## LITERATŪROS ANALIZĖ

Pateikta tyrimų, atliktų Lietuvoje ir kitose šalyse apžvalga, skirta smulkiųjų žinduolių bendrijos kaitai įvertinti sukcesijos metu formuojantis miškui. Taip pat apžvelgiami straipsniai, kuriuose analizuojama sezoniškumo įtaka smulkiesiems žinduoliams ir jų biologiniams rodikliams, ypač nevegetacinio sezono metu.

## MEDŽIAGA IR METODAI

### 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, bei 2010–2011 m. birželio – rugsėjo mėn., 2012 ir 2013 m. rugsėjo mėn. Zarasų rj. Smulkiųjų žinduolių bendrijos rodiklių šalčio (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 (koordinatės: 631314, 6187355 LKS).

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

Pakruojo rj. jaunuolynas ir medynas buvo apsodintas<sup>6</sup>, Zarasų rj. vyko savaiminis teritorijos apaugimas.<sup>7</sup> Pakruojo rj. tiriamą pievą užėmė 1,26 ha (487718, 6204733 LKS), jaunuolynas 2,8 ha (487462, 6205860 LKS), medynas 6 ha (487539, 6205854 LKS). Zarasų rj. pievos plotas buvo 1,3 ha (610004, 6180196 LKS), jaunuolynas užėmė 2 ha (610203, 6180345 LKS), medynas – 1,6 ha (610223, 6180615 LKS).

Nustatant tiriamų plotų augalijos bendrijos tipą buvo naudojamas kvadratų metodas (Dagys, 1980): 16 m<sup>2</sup> kvadrato suregistruotos visos rūšys, įvertintas jų gausumas pagal ploto padengimą (naudojama Braun-Blanquet skalė).

<sup>5</sup> Terminai „jaunuolynas“ ir „medynas“ yra naudojami ekologiniu aspektu ir nėra tapatūs miškininkystėje naudojamiems terminams.

<sup>6</sup> Toliau tekste vadinami indukuotos pradinės miško sukcesijos biotopais.

<sup>7</sup> Toliau tekste vadinami savaiminės pradinės miško sukcesijos biotopais.

Indukuotos sukcesijos tiriamieji plotai priskirti šiems augalijos bendrijos tipams:

- Pieva priklauso klasei *Molinio-Arrhenatheretea* (Trašios pievos), priklauso sąjungai *Arrhenatherion elatioris* (Br.-Bl. 1925) W.Koch 1926 (avižuolynai) ir asociacijai *Festucetum pratensis* Soó (tikrasis eraičinytas).

- 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 *Agrimonio-vicetum cassubicae* Passarge 1967 (Kašubinis vikynas) ir *Trifolio-agrimonietum eupatoriae* Th. Müller (1961) 1962 (Dobilinis dirvuolynas).

- Jaunuolynas bei medynas nepriskiriamas tipinei asociacijai.

### **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. 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).

### **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.).

Sugauti gyvūnai buvo apibūdinti, 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).

Sugauti individai pagal užkrūčio liaukos išsivystymą ir lytinių organų būklę buvo suskirstyti į tris amžiaus kategorijas – suaugėlių (*adultus*), lytiškai nesubrendusių (*subadultus*) ir jauniklių (*juvenes*). *Adultus* – besiveisiantys individai (užkrūčio liauka neapastebima, 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.

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

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

Buveinės, metų, sezono ir vietos įtaka smulkiųjų žinduolių bendrijos parametrų (gausumui, įvairovei, biomasei ir dauginimosi rodikliams) buvo analizuojama daugiamačių 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).

## TYRIMŲ REZULTATAI

2004–2013 m. vegetacinio ir nevegetacinio periodų metu pradinės miško sukcesijos biotopuose buvo sugauti 3541 smulkiųjų žinduolių individai. Tai buvo 13 rūšių, priklausančių vabzdžiaėdžių (Insectivora) ir graužikų (Rodentia) būriams: paprastasis kirstukas (*Sorex araneus*), kirstukas nykštukas (*Sorex minutus*) ir vandeninis kirstukas (*Neomys fodiens*), geltonkaklė (*Apodemus flavicollis*), dirvinė (*Apodemus agrarius*), mažoji miškinė (*Apodemus uralensis*), naminė (*Mus musculus*) pelės, pelė mažylė (*Micromys minutus*), pilkoji žiurkė (*Rattus norvegicus*), rudasis (*Clethrionomys*) (*Myodes glareolus*), paprastasis (*Microtus arvalis*), pelkinis (*Microtus oeconomus*) ir pievinis (*Microtus agrestis*) pelėnai.

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 periodo metu Zarasų rj. sugauta 1950 individų, priklausančių 13 rūšių.

### **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 (1 lentelė).

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.

Smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovę skirtingo tipo sukcesijos biotopuose atspindi Rényi indeksas (1 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, medyne – mažiausia.

### **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. Dominavo *S. araneus* (daugiausiai jų sugauta 2010–2012 m.), kuris sudarė 24,2 % nuo 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*.

Apsodintame jaunuolyne sugauti 402 smulkiųjų žinduolių individai, priklausantys 9 rūšims. Dominavo (36,82 % visų individų) *C. glareolus*. Subdominantai – *S. araneus*, *M. agrestis* ir *M. arvalis* (17,16 %; 12,44 % ir 10,70 % visų individų atitinkamai).

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

Savaiminės sukcesijos vietoje pievoje iš viso sugauti 257 individai, priklausantys 8 smulkiųjų žinduolių rūšims. 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.

Savaiminiame jaunuolyne iš viso sugauti 172 individai (9 smulkiųjų žinduolių rūšys). *C. glareolus* sudarė 26,16 %, kiek mažiau buvo *M. arvalis* (22,67 %), *M. agrestis* (13,37 %) ir *A. agrarius* (12,79 %).

Savaiminės kilmės medyje iš viso sugauta 118 individų (10 rūšių). 40,68 % sudarė dominuojantis *C. glareolus*. Subdominantinės rūšys buvo *S. araneus* ir *M. arvalis*, (atitinkamai 12,71 ir 13,56 %).

2007–2012 m. smulkiųjų žinduolių bendrija indukuotos sukcesijos vietoje monodominantiška buvo apsodintame medyje (visų tyrimo metų  $c=0,43$ ), polidominantiška – pievoje ( $c=0,15$ ). Savaiminės sukcesijos vietoje 2010–2013 m. smulkiųjų žinduolių bendrija savaiminiame medyje ( $c=0,24$ ), 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.

Indukuotos sukcesijos atveju smulkiųjų žinduolių rūšių įvairovė apsodintame medyje 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 medyje ( $H=2,24$ ). Pievoje ir jaunuolyne Šenono įvairovės indeksas buvo kintantis, medyje rūšių įvairovė 2010–2013 m. beveik nekito. 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 medyje (atitinkamai  $H=1,73$  ir  $2,61$ ).

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 suminio vietos, buveinės ir metų patikimos 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. (2–4 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  $t=0,33$ ,  $p=0,74$ .

Bendram smulkiųjų žinduolių gausumui pievose svarbiausi buvo *Microtus* genties pelėnai, kurių gausumas indukuotos ir savaiminės sukcesijos tyrimo vietų pievose nesiskyrė (2 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 (3 lentelė). Vienintelis patikimas skirtumas – *M. arvalis* gausumas, kuris buvo didesnis savaiminiame jaunuolyne. 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 (4 lentelė).

*S. araneus*, *A. agrarius*, *A. flavicollis* ir kitų, retesnių rūšių vidutinis gausumas pievoje, jaunuolyne ir medyne patikimai nesiskyrė (2–4 lentelės). *C. glareolus* vidutinis gausumas buvo mažiausias pievoje ( $3,55 \pm 1,16$  ind. 100 sp./p.), t.y., mažiau negu jaunuolyne ( $7,59 \pm 0,96$  ind. 100 sp./p.,  $t=2,68$   $p=0,01$ ) ir medyne ( $15,54 \pm 2,35$ ,  $t=4,58$   $p<0,0001$ ), o jaunuolyne – mažiau negu medyne ( $t=3,13$   $p=0,003$ ). *Microtus* genties pelėnų vidutinis gausumas, atvirkščiai, mažiausias buvo medyne, 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 gausiausios jų rūšys ir šių rūšių gausumo pokyčiai sukcesijos metu.

### **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 $\times$ metų ( $F=5,12$ ,  $p<0,01$ ) ir metų $\times$ rūšies ( $F=2,79$ ,  $p<0,005$ ) bei vietos $\times$ metų $\times$ 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.

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. 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,  $t=2,17$ ,  $p<0,05$ ).

Smulkiųjų žinduolių biomasės pokyčiai sukcesijos pieva – jaunuolynas – medynas metu skiriasi priklausomai nuo jos tipo (Zarasuose – savaiminis pievos užaugimas mišku, Pakruojyje – 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 g. *Microtus* 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.

Savaiminės sukcesijos metu smulkiųjų žinduolių biomasės pokyčiai buvo mažesni. 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 ( $t=2,59$ ,  $p=0,023$ ).

### **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 (5 lentelė).

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* vados potencialus dydis buvo didžiausias pievoje ( $5,00\pm 0,44$  ind.) ir medyne ( $5,00\pm 1,09$  ind.), mažiausias – jaunuolyne ( $3,50\pm 0,34$  ind.). *M. agrestis* vados faktinis dydis buvo didžiausias pievoje ( $4,67\pm 0,45$  ind.), mažesnis jaunuolyne ( $2,80\pm 0,35$  ind.) ir medyne ( $3,00\pm 1,10$  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  $4,0\pm 1,83$  ind., jaunuolyne  $6,00\pm 0,91$  ind., faktinis vados dydis –  $4,00\pm 2,22$  ir  $5,75\pm 1,11$  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  $4,42\pm 0,57$  ind., medyne  $6,00\pm 1,06$  ind, faktinis vados dydis –  $4,29\pm 0,57$  ir  $5,50\pm 1,07$  ind. atitinkamai.

### **Smulkiųjų žinduolių bendrija nevegetaciniu periodu**

#### **Smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovė**

Nevegetacinio periodo metu bendrijoje vyravo *M. arvalis*, kurie sudarė 32,15 % visų sugautų individų (6 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.

Smulkiųjų žinduolių įvairovės pokyčių nevegetacinio periodo metu nebuvo iki pat pavasario; ji patikimai sumažėjo tik balandžio mėnesį (7 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, nei spalio – kovo mėnesiais ( $t=6,36-10,12$ ,  $p<0,0001$ ). Spalio – kovo mėnesiais smulkiųjų žinduolių bendrijos įvairovė patikimai nesiskyrė.

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. Ženklią 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.

#### Smulkiųjų žinduolių gausumo dinamika

2004–2009 m. šaltuoju periodu *C. glareolus* individai buvo gausiausi rudenį ir žiemą. 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, pavasarį santykinis gausumas mažėjo, kovą ir balandį jis siekė tik 6,5–7 ind./100 sp./p.

#### *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 %.

Gruodžio ir sausio mėnesiais sugauta daugiausia jaunų ir lytiškai nesubrendusių *C. glareolus* individų, balandį vyravo suaugėliai (2 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. Pirma besiveisianti patelė sugauta 2005 m. balandžio viduryje, po švelnios žiemos.

*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. 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 ( $t=2,96$ ,  $df=12$ ,  $p=0,01$ ).

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

#### *Microtus arvalis* populiacijos rodikliai

Iš visų 2004–2009 m. spalio–balandžio mėnesiais sugautų smulkiųjų žinduolių *M. arvalis* sudarė 32,15 %. Jų buvo mažiausia šaltomis žiemomis – <20 %, šiltomis žiemomis siekdavo 24–45 %. 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. Brendimas tęsdavosi iki kovo – nuo šio mėnesio didėjo suaugėlių dalis (3 pav.).

*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.

Lytiškai nesubrendę *M. arvalis* individai nustoja augti – tai tęsėsi ir vasario, ir kovo mėnesį (8 lentelė). 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.

*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. 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  $87,4\pm 0,95$  mm. Lytiškai nesubrendusių individų svorio vidurkis šaltomis žiemomis buvo patikimai mažesnis ( $p<0,001$ ).

*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), ankstyvos dauginimosi pradžios ir didelio veisimosi intensyvumo pavasarį.

### *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 %.

*A. flavicollis* populiacijoje nevegetacinio sezono metu lyčių proporcija buvo artima 1:1, išskyrus 2006/2007 m., kada patinai sudarė 70,59 %. Populiacijos amžiaus struktūra: jaunikliai sudarė mažiausią populiacijos dalį (2004/2005 ir 2005/2006 m. jauniklių nepagauta visai), dominavo suaugėliai – 2004/2005 m. sudarę net 70 %, kitais tyrimo metais lytiškai nesubrendusių bei suaugėlių gausumas buvo panašus.

*A. flavicollis* gausumas ir dalis smulkiųjų žinduolių bendrijoje pavasariop akivaizdžiai mažėjo, nuo maždaug 25 % rudenį, iki 4–6 % žiemą ir ne daugiau kaip 2 % pavasarį. 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.

*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 populiacijoje sudarydavo per 50 %. Lytiškai nesubrendusių individų dalis didėdavo nuo sausio; balandžio mėnesį ji pasiekdavo 80 % (4 pav.).

*A. flavicollis* kūno svoris ir ilgis 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 ilgis nuo spalio mėnesio iki pavasario nuolat didėjo. 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 *A. flavicollis* kūno svoris neviršijo 30 g. Sausio mėnesį šios amžiaus grupės pelių 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, vasario – balandžio mėnesį jauniklių nesugauta.

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.

## 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 biomasė 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 % pavasari). 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.

## PADEKOS

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.