

Landschaftsmosaik und Risikouniformität – Auswirkungen zwischenartlicher Interaktionen auf Verhalten und Lebensgeschichte von Kleinsäugetern in der Kulturlandschaft

Eccard, J.

Lehrstuhl für Tierökologie, Universität Potsdam, Institut für Biologie und Biochemie, Maulbeerallee 1, 14469 Potsdam, eccard@uni-potsdam.de

Zusammenfassung:

Zwischenartliche Interaktionen wie Konkurrenz, Interferenz und Prädation beeinflussen das Verhalten und die Lebensgeschichte von Tieren. In Kulturlandschaften können sich Frequenz und die Auswirkungen solcher Interaktionen im Vergleich zu Naturlandschaften verändern. In diesem Beitrag möchte ich eigene Arbeiten zur Auswirkung von Interaktionen auf Verhalten und Lebensgeschichte von Kleinsäugetern vorstellen, und mögliche Zusammenhänge dieser Auswirkungen mit den Eigenschaften der Kulturlandschaft besprechen.

Durch kleinräumige Kahlschläge in bewirtschafteten Wäldern stoßen Lebensräume in verschiedenen Sukzessionsstufen räumlich häufiger aneinander als in unberührten Wäldern. Dadurch entstehen vielfältige neue und wiederkehrende Konkurrenzsituationen der Arten der verschiedenen Sukzessionsstufen. In diesem Beitrag möchte ich die Konkurrenz zwischen Rötelmäusen, einer Waldwühlmausart (*Myodes glareolus*) und Erdmäusen (*Microtus agrestis*), Bewohner offener Grasflächen, im bewirtschafteten borealen Nadelwald beleuchten. Auswirkungen der konkurrenzstarken Erdmaus auf verschiedene funktionelle Kategorien der Waldwühlmaus wurden in Großgehege-experimenten untersucht.

Agrarlandschaften sind oft strukturärmer als Naturlandschaften und bieten Beutearten somit wenige Möglichkeiten, sich an sicheren Orten vor ihren Raubfeinden zu verbergen. Das Raubfeindrisiko ist somit uniform über die Landschaft verteilt. Die Nahrungssuche von Kleinsäugetern als Beutearart wurde in experimentellen Landschaften untersucht und es konnte gezeigt werden, dass bei Risikouniformität und hohem Raubfeindrisiko die Effizienz der Tiere bei der Nahrungssuche beeinträchtigt wurde.

1. Einführung

In ökologischen Lebensgemeinschaften können Tierarten miteinander durch Konkurrenz, Interferenz oder Prädation interagieren. Die interspezifischen Interaktionen formen Abundanzmuster von Populationen und beeinflussen die Habitatnutzung einer Art. Im evolutionsbiologischen Zeitmaßstab können diese Interaktionsprozesse mit der belebten Umwelt zur Artbildung und Einnischung von Arten beitragen. Das Studium der Interaktionen zwischen Arten ist ein wichtiges ökologisches Thema, wobei in der Vergangenheit hauptsächlich zeitlich dynamische Abundanzmuster zur Identifizierung von Interaktionstypen in Tiergemeinschaften herangezogen wurden. Mechanismen auf der Individualebene können zusätzlich genutzt werden, um den Interaktionstyp genauer zu beschreiben. Abhängig von der An- oder Abwesenheit anderer Arten verändern Individuen die räumliche und zeitliche Nutzung ihres Lebensraumes, können zeitliche Abläufe in ihrem Lebenszyklus ändern oder die Nutzung von Nahrungsquellen verlagern, um nachteilige Interaktionen zu minimieren. Auf der mechanistischen Ebene lässt sich aber auch erkennen, dass sich Interaktionstypen wie Konkurrenz und Interferenz oder wie Interferenz und Prädation oftmals nicht sauber gegeneinander abgrenzen lassen oder mit der Jahreszeit oder den funktionellen Kategorien innerhalb der betrachteten Populationen wechseln können.

In Abhängigkeit vom Landschaftstyp, von seiner Uniformität oder Heterogenität können sich Interaktionen zwischen Tierarten, Abundanzen einzelner Arten oder die Frequenz von Interaktionen zwischen Arten an Habitatübergängen verändern. Aber auch die Raten von Aussterben und Wiederbesiedlung verändern sich mit dem Grad der Landschaftsfragmentierung, und damit die Interaktionen ihrer Bewohner. Im Folgenden möchte ich mögliche Auswirkungen der Bewirtschaftung in zwei Landschaften, dem borealen Nadelwald und mitteleuropäischem Ackerland auf die Wirbeltiere der Kulturlandschaft beleuchten.

Nachfolgend werden Studien vorgestellt, welche die Effekte von Artinteraktionen auf das Verhalten oder die Lebensgeschichte von Individuen einer Art untersuchen. Diese Ergebnisse werden im Kontext sich verändernder Kulturlandschaften besprochen.

2. Konkurrenz

2.1 Borealer Nadelwald und das Studiensystem Waldwühlmaus - Erdmaus

Der boreale Nadelwald bedeckt auf der Nordhalbkugel die kalt-gemäßigte Klimazone. Er zeichnet sich durch eine relative Artenarmut an Pflanzenarten und eine kurze Vegetationsperiode aus. Der boreale Nadelwald ist mit etwa 1,4 Milliarden Hektar der größte zusammenhängende Waldkomplex der Erde und die wirtschaftlich wichtigste Waldregion. Von dieser Fläche sind jedoch etwa 150 Millionen ha temporär nicht bestockt, bedingt durch Feuer, Sturm, großflächigen Insektenfraß oder menschliche Aktivitäten (Fischer 1995). In einem naturbelassenen, borealen Nadelwald wirken die benannten Agenten der Erneuerung derart großflächig, dass Sukzessionsstufen selten direkt aufeinander treffen. Finnland (*Suomi*) als Fokusland der Studien war ursprünglich sumpfig (finnisch: *suo* = Sumpf), bevor es in den letzten 100 Jahren stark entwässert wurde. Ein Drittel der Landesfläche besteht aus torfigen Böden.

Die typische Kleinsäugerart des borealen Nadelwaldes ist die Waldwühlmaus oder Rötelmaus (*Myodes* (Ex:*Clethrionomys*) *glareolus*), welche sehr hohe Dichten erreichen kann. Die Art ist omnivor und sehr anpassungsfähig. In gestörten Wäldern bevorzugt die Rötelmaus die gestörten Flächen gegenüber dem maturen Fichtenwald (Hansson 1983). Rötelmäuse sind durch ein Sozialsystem gekennzeichnet, in dem die Weibchen exklusive Territorien besetzen.

Die Erdmaus (*Microtus agrestis*) lebt im borealen Nadelwald in feuchten, grasigen Habitaten. Die Art ist grannivor und baut ihre Gänge und Nester in der überirdischen Moderschicht aus Gräsern. Grashabitate sind im naturbelassenen borealen Nadelwald eher ephemerer Natur, umschlossen von einem „Waldmeer (sea of forest)“. Es ist also von Nöten, dass die Erdmaus in diesen Habitaten konkurrenzstärker als die Rötelmaus ist, welche von allen Seiten einzuwandern versucht (Hansson 1983). Erdmäuse leben in Verwandtschaftsgruppen (sog. Kin-cluster, Pusenius et al. 1997) in denen lokal sehr hohe Dichten erreicht werden können. Diese Cluster machen die Erdmaus aber auch anfällig für Prädation und oft werden ganze Kolonien durch den Besuch eines einzelnen Mauswiesels (*Mustela nivalis nivalis*) vollständig ausgelöscht (Sundell et al. 2003). Daher ist weiter zu vermuten, dass die Erdmaus in der Lage sein muss, sich über große Strecken durch Nadelwald hindurch zu bewegen, um die Besiedlung und Wiederbesiedlung der ephemeren Habitate sicherzustellen.

2.2 Auswirkungen von Interferenz und Konkurrenz durch Erdmäuse im Experiment

Die Auswirkungen von Erdmäusen auf Lebenslauf und Verhalten der in der Konkurrenz unterlegenen Rötelmaus wurden in Großgehegeversuchen in Mittelfinnland untersucht. In kontrollierten Experimenten wurden experimentelle Rötelmauspopulationen nach Alter und Parität zusammengestellt, um mit oder ohne eine Erdmauspopulation in die Gehege eingesetzt zu werden. Individuelle Fitnessparameter und Verhalten wurden mit Hilfe von Lebendfang oder Radiotelemetrie beobachtet.

Die konkurrenzschwächeren unter den reproduzierenden Weibchen der unterlegenen Art waren in Anwesenheit der dominanten Art von stärkerer Mortalität betroffen als in Abwesenheit (Eccard & Ylönen 2003, 2007). Subadulte Weibchen (Eccard et al. 2002) und die konkurrenzstärkeren unter den reproduzierenden Weibchen waren generell weniger stark von der zwischenartlichen Konkurrenz betroffen. Somit konnte ein Selektionsdruck durch zwischenartliche Konkurrenz belegt werden. Weiterhin konnte gezeigt werden, dass die intraspezifische und die interspezifische Konkurrenz interagieren und die Auswirkungen der Konkurrenz stark vom Sozialsystem der betroffenen Arten abhängen (Eccard & Ylönen 2007, Abb. 1), sowie der funktionellen Gruppe des betroffenen Individuums innerhalb einer Population.

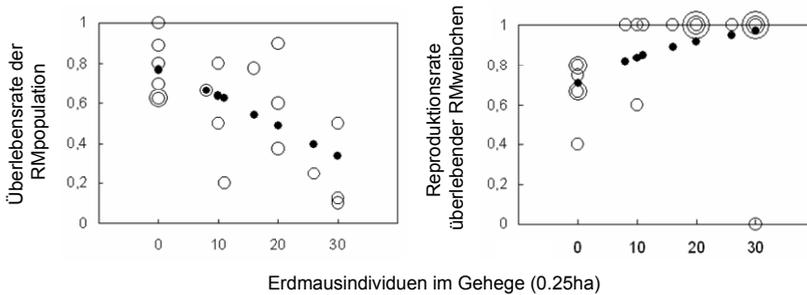


Abb. 1 links: Überlebensrate der Rötelmaus (RM) sinkt mit zunehmendem Konkurrenzdruck durch Erdmäuse im Gehege, während die Reproduktionsrate der verbliebenen Tiere (rechts) steigt. Hier agieren interspezifische Effekte (Mortalität durch Erdmäuse) zusammen mit intraspezifischen Prozessen (Territorialität der Rötelmaus). Offene Kreise: Messdaten, Punkte: *Probit*-Regression. Für Details von Experiment und Ergebnissen: siehe Originalartikel. (nach Eccard & Ylönen 2007)

In dem im Gehegen untersuchten Modellsystem zweier konkurrierender Arten stirbt die unterlegene Art während der Reproduktionsperiode oftmals nach nur wenigen Wochen aus, während die Arten im Freiland koexistieren. Koexistenz konkurrierender Arten kann durch Migration und Habitatheterogenität ermöglicht werden, indem unterlegene Arten in suboptimale Habitats abwandern und optimale Habitats erst wieder in Abwesenheit der dominanten Art besiedeln. Dieser Mechanismus ist aber in Gehegestudien aufgrund der räumlichen Begrenzungen unmöglich zu untersuchen. Ein weiterer Mechanismus wäre der einer abgeschwächten Konkurrenzstärke im Winter. Dieser Mechanismus konnte bei den untersuchten Arten bestätigt werden (Eccard & Ylönen, unpubliziert). Während des 8 Monate langen Winters konnten die Arten koexistieren, während im Sommer die unterlegene Rötelmaus nach wenigen Wochen von der Erdmaus auskonkurriert wird. Erst mit dem Beginn der Reproduktion und einsetzender Territorialität erhöhte sich das Aggressionsniveau zwischen den Arten (Eccard, Fey & Ylönen, unpubliziert).

2.3 Konkurrenz und Koexistenz von Wühlmäusen in der Kulturlandschaft

Im anzunehmenden Urzustand war Finnland von borealen Nadelwäldern und Mooren bedeckt, die großflächig und stabil waren. Nach Angaben des auswärtigen Amtes (virtual.finland.fi) ist die Hälfte der Moore heute entwässert und der Waldwirtschaft zugeführt. Bei der Bewirtschaftung des Waldes werden kleinflächig Kahlschläge des muren Nadelwaldes vorgenommen (5-20 ha), um die Fichtenstämme zu ernten. Auf diese Weise kommt es zu einer unmittelbaren Nachbarschaft von Kahlschlägen und Aufwuchsflächen unterschiedlicher Sukzessionsstufen (Abb. 2, rechts), die es im unbewirtschafteten Zustand nicht gäbe (Abb. 2, links).

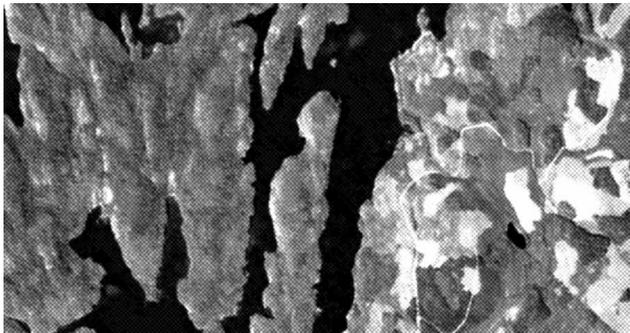


Abb. 2 Borealer Nadelwald unbewirtschaftet (Teil des Nationalparks Kolovesi, Ostfinnland, links im Bild) und bewirtschaftet (rechts). Schwarz: Wasserflächen, weiß: Kahlschläge und Straßen, Sukzessionsstufen in verschiedenen Grautönen. Ausschnitt etwa 10 km², Quelle GoogleEarth 2008

Es ist anzunehmen, dass durch die Kleinflächigkeit der Nutzung viele Übergangshabitate und ein Nebeneinander von Gras- und Waldhabitaten entstehen. Etablierte Erdmauskolonien in Grasflächen werden regelmäßig lokal durch Wieselprädation ausgelöscht. Da die Rötelmaus Grashabitate bevorzugt, wird diese Art immer wieder in die Kahlschläge einwandern. Etablierte Erdmauskolonien können Rötelmäuse durch aggressive Interaktionen an der Einwanderung hindern, oder durch das Wachstum der Kolonien die Rötelmaus allmählich verdrängen. Durch die Auslöschung und Wiederbesiedlung ist die Frequenz der Interaktion der untersuchten Arten in bewirtschafteten Wäldern im Vergleich zu naturbelassenen Wäldern vermutlich höher.

3. Prädation

3.1 Antiprädatorisches Verhalten

Beutetiere haben sich zusammen mit ihren Raubfeinden (Prädatoren) in einem ko-evolutionären Wettrüsten entwickelt. Antiprädatorische Anpassungen können morphologischer Art sein, wie z.B. die Entwicklung einer harten Schale um einen weichen Kern, oder die Entwicklung sperriger Stacheln in bestimmten Lebensabschnitten. Diese Anpassungen erschweren Handhabung, Töten und Konsumierung der Beute durch den Prädatoren. Aber auch Verhaltensanpassungen der Beutetiere, wie Flucht, Erstarrung oder eine versteckte Lebensweise sind in der Koevolution von Räuber und Beute entstanden.

Tiere müssen Energie aufnehmen, kommunizieren und sich reproduzieren, daher müssen sie Kompromisse zwischen der Minimierung des Prädationsrisikos einerseits und der Optimierung anderer Lebensfunktionen andererseits machen. Das Fouragierverhalten, also das Verhalten eines Beutetieres auf Nahrungssuche, ist ein experimentelles Paradigma für das Studium solcher Kompromisse. Hierbei suchen die Tiere auf der einen Seite die Energiebilanz zu maximieren und auf der anderen Seite das Prädationsrisiko zu minimieren. Im Folgenden möchte ich Betrachtungen zur Nahrungssuche unter Prädationsrisiko mit den besonderen Risiken für Beutetiere in der Kulturlandschaft verknüpfen.

3.2 Risikouniformität

In der Vergangenheit wurde das Nahrungssuchverhalten hauptsächlich zwischen Orten mit mehr oder weniger hohem Prädationsrisiko verglichen, der sogenannten Risikoheterogenität. Ein zentrales Ergebnis dieser Arbeiten ist die Bevorzugung relativ raubfeindsicherer Habitate durch die Beutetiere (Brown 1988, Jacob & Brown 2000) gegenüber unsichereren Habitaten.

Wahrscheinlich aber sind risikouniforme Habitate gar nicht so selten in Natur- und Kulturlandschaften (Eccard & Liesenjohann 2008). Zur Risikouniformität können folgende Parameter beitragen:

1. uniforme Habitatstrukturen wie sie in landwirtschaftlichen Monokulturen oder temperaten Grashabitaten häufig sind
2. uniforme Körpergröße oder Beweglichkeit von Beute und Räuber so dass die Beute sich nicht verstecken kann, wie beispielsweise bei Nagern und Wiesel, oder Nagern und Schlangen
3. ideal-freie Verteilung (Fretwell und Lucas 1969) der Räuber: Räuber gehen dahin wo die Beute ist, damit steigt die Räuberabundanz proportional zur Beuteabundanz. Das Pro-Kopf Prädationsrisiko gleicht sich zwischen dünn und dicht besiedelten Flächen an.
4. Zwischen-Gilden-Effekte der Prädatoren: Manche Prädatoren wie z.B. Mauswiesel müssen Greifvögel und Eulen fürchten und flüchten sich in die gleichen, luftprädationssicheren Habitate wie ihre Beutetiere (Nagetiere). Die Gebiete weisen also ein höheres terrestrisches Prädationsrisiko auf als die luftprädationsunsicheren Habitate und die mittlere Risikoverteilung zwischen beiden Habitaten gleicht sich an.

Risikouniformität hat bisher keine Aufmerksamkeit in der theoretischen und experimentellen Untersuchung des antiprädatorischen Verhaltens gefunden. Daher wurden Voraussagen zum Verhalten unter Risikouniformität getroffen, Experimente durchgeführt (Eccard & Liesenjohann 2008 und unpubliziert) und unterstützende Ergebnisse in Felduntersuchungen gewonnen (Eccard et al. 2008).

3.3 Risikouniformität im Experiment

Unsere Voraussagen innerhalb der bestehenden ökonomischen Modelle (Charnov 1976, Brown 1988) stützen sich auf die Opportunitätskosten oder Verzichtskosten (VK), ein ökonomischen Konzept zur Quantifizierung entgangener Alternativen, die dem Beutetier durch das Ausbeuten einer bestimmten Ressource entstehen. Man kann davon ausgehen, dass unter einem hohen Prädationsrisiko in einer risikouniformen Landschaft wenig VK entstehen, weil die Tiere keine sozialen, reproduktiven oder territorialen Interaktionen mit Artgenossen verpassen. Da das Wechseln zwischen Ressourcen mit Risiken verbunden ist, wäre der zu erwartende Gewinn an anderen Orten niedrig (bzw. mit dem Risiko gefressen zu werden verbunden). Außerdem können Beutetiere unter hohem Raubfeinddruck nicht explorieren, können also die VK schlecht einschätzen. Da VK eine subjektive Bewertung darstellen, können diese aufgrund mangelnder Informationen als niedrig eingeschätzt werden. Diese Begründung führt zu der Vorhersage, dass Beutetiere in einer Landschaft mit geklumpt verteilten und ausbeutbaren Ressourcen einzelne Ressourcen stark nutzen und andere ignorieren, während sie in einer Landschaft mit niedrigem Raubfeinddruck alle Ressourcen erkennen und diese gleichmäßig ausbeuten können.

Wir haben Ausbeutungsmuster experimentell in künstlichen Futterlandschaften mit Rötelmäusen als experimentellen Nahrungssuchern untersucht (Abb. 3). Die gefundenen Muster bestätigen unsere Annahmen. Dadurch, dass die Futterquellen sich nicht erneuern und bei längerer Ausbeutung zu abnehmendem Ertrag führen, nehmen die Tiere unter hohem Raubfeindrisiko allerdings signifikant niedrigere Effizienzen (Futtermenge pro investierter Zeiteinheit) in Kauf als unter niedrigem Raubfeindrisiko.

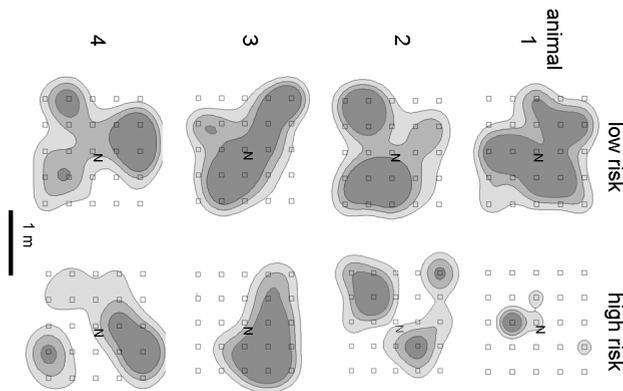


Abb 3 Zeitinvestitionsmuster in einer künstlichen Futterlandschaft von 4 ausgewählten Tieren. Obere Reihe: niedriges uniformes Risiko simuliert durch Bodenabdeckung, untere Reihe: hohes uniformes Risiko simuliert durch eine deckungslose Anordnung. Die kleinen Quadrate repräsentieren Nahrungsquellen, die Konturlinien die Zeit, die ein Tier innerhalb einer Linie auf Nahrungssuche verbracht hat: Dunkelste Kontur: 50%, mittlere: 75%, hellste: 95% der Zeit auf Nahrungssuche (aus Eccard & Liesenjohnann 2008, PlosONE).

Auch in Untersuchungen zum Prädationsrisiko durch Wiesel unter semi-natürlichen Bedingungen in großen Außengehegen (0.25ha) konnte belegt werden, dass Wühlmäuse sich unter Raubfeinddruck auf die angebotenen Ressourcen spezialisieren (Eccard et al. 2008). Diese wurden daher wesentlich stärker ausgebeutet als in Kontrollgehegen ohne Raubfeinddruck. Durch das uniforme Wieselprädationsrisiko war es für die Wühlmäuse günstiger, sich auf die vorhersagbaren Futterplätze zu spezialisieren und Bewegungen in der Matrix zu vermeiden, während Wühlmäuse in Abwesenheit eines Wiesels durch Exploration und Interaktion auch natürliche Nahrungsressourcen erschließen konnten.

3.4 Risikouniformität in der Kulturlandschaft

In der landwirtschaftlichen Kulturlandschaft liegt strukturelle Uniformität im Auge des Betrachters, bzw. im Maßstab des die Landschaft nutzenden Beutetieres. So ist auf Abb. 4 eine euhemerobe Kulturlandschaft nahe der Elbe zu sehen, bei der sich die Größe der Schläge beiderseits des Flusses durch historische Ereignisse in West- und Ostdeutschland unterscheidet. Die Schlaggrößen könnten beispielsweise von einem weiblichen Feldhasen mit einem Streifgebiet von 10-50 ha auf westdeutscher Seite als risikoheterogen und auf ostdeutscher Seite als risikouniform wahrgenommen werden. Angenommen, die Konsequenzen der Risikoheterogenität erstrecken sich auch auf Feldhasen, so ist vorstellbar, dass deren Nahrungssucheffizienz in den großen Schlägen geringer ist. Für Kleinsäuger wären beide Seiten risikouniform weil ihre Streifgebiete innerhalb auch der kleinen Felder liegen, während für Rotwild mit quadratkilometergroßen Streifgebieten beide Seiten risikoheterogen wären.



Abb 4 Strukturierung der Kulturlandschaft durch verschiedene Feldflurgrößen in West- (links) und Ostdeutschland (rechts) der Elbe (mittig) bei Dömitz. Ausschnitt ca 40qkm, Quelle: GoogleEarth 2008

4. Schlussfolgerungen

Zwischenartliche Interaktionen wie Konkurrenz, Interferenz und Prädation beeinflussen das Verhalten und die Lebensgeschichte von Wirbeltieren. In diesem Beitrag habe ich eigene Arbeiten zur Auswirkung von Interaktionen auf Verhalten und Lebensgeschichte von Kleinsäugetern zusammengetragen und Überlegungen dazu angestellt, wie sich diese Auswirkungen von Interaktionen in Kulturlandschaften im Vergleich zu Naturlandschaften verändern können.

Danksagung

Ich möchte Jo Pelz und Jens Jacob herzlich für die Gelegenheit danken, am spannenden Symposium „Wirbeltiere in der Kulturlandschaft“ teilnehmen zu können. Weiterhin möchte ich Hannu Ylönen und meinen Studenten und Kollegen in Finnland, sowie meinen Forschungsstudenten Monique Ellmer und Thilo Liesenjohann in Bielefeld/Potsdam für Zusammenarbeit und Diskussionen danken.

Literatur

- Brown, J. (1988) Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behav Ecol Sociobiol* 22: 37-47.
- Charnov, E.L. (1976) Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- Eccard, J.A., Pusenius, J., Sundell, J., Halle, S., Ylönen, H. (2008) Foraging patterns of voles under heterogeneous avian and uniform mammalian predation risk – predator interaction and predator facilitation? *Oecologia* 157: 725–734. DOI: 10.1007/s00442-008-1100-4.
- Eccard, J.A., Liesenjohann, T. (2008) Foraging decisions in risk-uniform landscapes. *PlosONE*. <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0003438>

- Eccard, J.A., Klemme, I., Horne, T., Ylönen, H. (2002) Effects of competition and season on survival and maturation of young bank vole females. *Evolutionary Ecology* 16: 85-99.
- Eccard, J.A., Ylönen, H. (2002) Direct interference or indirect exploitation? An experimental study of fitness costs of interspecific competition in voles. *Oikos* 99: 580-590.
- Eccard, J.A., Ylönen, H. (2003) Who bears the costs of interspecific competition in an age structured population? *Ecology* 84: 3284-3293.
- Eccard, J.A., Ylönen, H. (2007) Costs of coexistence along a gradient of competitor densities: an experiment with arvicoline rodents. *Journal of Animal Ecology* 76: 65-71.
- Fischer, A. (1995) *Forstliche Vegetationskunde*. Blackwell, Berlin, Wien.
- Fretwell, S.D., Lucas, H.L. (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. 1. Theoretical development. *Acta Biotheoret.* 19: 16-36
- Hansson, L. (1983) Competition between rodents in successional stages of taiga forests: *Microtus agrestis* vs *Clethrionomys glareolus*. *Oikos* 40: 258–266.
- Jacob, J., Brown, J. (2000) Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-predator behaviors in common voles. *Oikos* 91: 131-138.
- Pusenius, J., Viitala, J., Marianberg, T., Ritvanen, S. (1997) Matrilineal kin clusters and their effect on reproductive success in the field vole. *Behavioural Ecology* 9, 85–92.
- Sundell, J., Eccard, J.A., Tiilikainen, R., Ylönen, H. (2003) Predation rate, prey preference and predator switching: experiments on voles and weasels. *Oikos* 101: 615–623.