

Literaturstudie zur Prädation bei den Niederwildarten Feldhase, Rebhuhn und Fasan¹

¹Im Auftrage der Landesjägerschaft Niedersachsen e.V.
Mit Jagdabgabemitteln des Landes Niedersachsen gefördert.

August 2009



Institut für Wildtierforschung
an der Stiftung Tierärztliche Hochschule Hannover
Leitung: Prof. Dr. B. Meinecke
Wiss. Bearbeitung: Dipl.-Biol. U. Voigt



Inhaltsverzeichnis

1	EINLEITUNG	1
2	VERANLASSUNG	1
3	EINFLUSS DER PRÄDATION	2
3.1	Gebiete mit natürlich reduziertem Prädatorendruck	2
3.1.1	Insellagen	2
3.1.2	Infektionskrankheiten und Prädatoren- bzw. Beutetierdichte	3
3.2	Experimente zur Reduktion oder Ausschluss von Prädatoren	4
3.3	Nahrungsanalysen	12
3.4	Prädationseinfluss auf einzelne Arten	12
3.4.1	Feldhase	12
3.4.2	„Gamebirds“	14
3.4.3	Rebhuhn	16
3.4.4	Fasan	18
3.4.5	Andere Bodenbrüter, Singvögel	19
4	KRANKHEITEN, PARASITEN UND PRÄDATION	21
5	PRÄDATORENGILDEN	24
6	HYPOTHESEN UND MODELLE ZUR PRÄDATION	26
6.1	Numerical/functional Response	26
6.1.1	Numerical Response	26
6.1.2	Functional Response	26
6.2	Prädatorenfalle/predator-pit oder umweltmodulierte Prädation	27
6.3	Ökologische Fallen (ecological traps)	28
6.4	Kompensatorische/Additive Sterblichkeit	30
6.5	Arterhaltungswert und Allee-Effekt	30
6.6	Mesopredator release hypothesis	31
7	ZUSAMMENFASSUNG	32
8	FORSCHUNGS- UND HANDLUNGSBEDARF	33
9	LITERATUR	35

1 Einleitung

Die dramatischen Besatzrückgänge der populären Niederwildarten Feldhase, Rebhuhn und Fasan Ende der 1970er Jahre waren wesentlicher Impulsgeber für zahlreiche wissenschaftliche Studien in ganz Europa, die sich sowohl mit der Populationsdynamik und der Kausalität des Rückgangs als auch mit Hegemaßnahmen zur Stabilisierung bzw. einer Anhebung der Populationsdichten beschäftigten (SPITTLER 1976, DÖRING & HELFRICH 1986, PEGEL 1986, POTTS 1986, PEGEL 1987, ROESE 1990, PEGEL 1994, BRÄSECKE 1995, PETHIG 1995, TAPPER et al. 1996, ESKENS et al. 1999, PANEK & KAMIENIARZ 1999, AHRENS 2000, BENSINGER et al. 2000, BLOTTNER et al. 2001, GÖRITZ et al. 2001, HACKLÄNDER et al. 2002a, HACKLÄNDER et al. 2002b, PARK et al. 2008). Bei diesen Arbeiten stehen die Grundlagenforschung sowie der Einfluss der Jagd und der Prädation im Vordergrund. Übereinstimmend wird der Rückgang des Niederwildes auf einen Faktorenkomplex zurückgeführt, der aber primär in Veränderungen in der Landschaftsstruktur zu suchen ist (EDWARDS et al. 2000, VAUGHAN et al. 2003, EVANS 2004, SMITH et al. 2004, SMITH et al. 2005). Losgelöst von den langfristigen Rückgangsursachen bleibt die Frage nach den Sekundäreffekten und Mechanismen, die die Niederwildbesätze aktuell auf einem niedrigen bis mittleren Niveau halten. Dabei wird seit Jahren die Prädation als wesentlicher Einflussfaktor auf die Niederwildbesätze intensiv diskutiert (z. B. GUTHÖRL & KALCHREUTER 1995, MÜLLER 1996, PANEK & KAMIENIARZ 1999, HOFFMANN 2003, PANEK et al. 2006). Verschiedene Autoren vermuten als Ursache für die Unterschiede der von ihnen beobachteten Hasendichten unterschiedliche Junghasensterblichkeitsraten (PÉPIN 1989, GILLIS 1998, 2001, HAERER et al. 2001, HACKLÄNDER et al. 2003, MARBOUTIN et al. 2003). Des Weiteren verursacht der Fuchs in Wiesenbrüterpopulationen hohe Gelege- und Jungtierverluste (LANGGEMACH & BELLEBAUM 2005, TEUNISSEN et al. 2005a, TEUNISSEN et al. 2008), so dass die Reproduktionsraten bei einigen Bodenbrütern unter die Arterhaltungsgrenze sank (LITZBARSKI 1998, NABU 2003). Vor allem vor dem Hintergrund stark gestiegener Fuchsbesätze seit Mitte der 1980er Jahre sowie der Besatzzunahmen weiterer Beutegreifer wie z.B. Habicht und der Zuwanderung bzw. Arealausweitung zusätzlicher Prädatorenarten wie Marderhund, Waschbär oder Kolkrabe wird der Prädationsdruck auf die Beutetierpopulationen erhöht. Die Prädation ist in eine enge wechselseitige Beziehung mit Lebensraum und Witterung zu stellen, die von MÜLLER (1996) zutreffend als „Bermuda-Dreieck des Niederwildes“ bezeichnet wird. Optimale Witterungsverhältnisse und Lebensraumbedingungen ermöglichen hohe Aufzuchtsraten und geringe Mortalitätsraten, so dass Verluste durch Beutegreifer kompensiert werden können. Jedoch sind unter den heutigen, vielfach suboptimalen Lebensraumbedingungen in unserer Kulturlandschaft und einer zusätzlich hohen Prädatorendichte keine ausreichenden Aufzuchtsraten zu erzielen, um hohe Populationsdichten aufzubauen. Ein wissenschaftlich fundierter und einer sachlichen Diskussion dienlicher Nachweis über den Einfluss von Prädatoren auf Beutetierarten in Deutschland fehlt nach wie vor. Dabei sind vor allem die zugrunde liegenden Mechanismen zu ergründen, um daraus ableitend Handlungsempfehlungen in einem Habitat- und Prädatorenmanagement einzubinden.

2 Veranlassung

Ein wesentlicher Bestandteil der Niederwildhege stellt die Bejagung von Prädatoren zur Stabilisierung und ggf. Anhebung von Wildtierbesätzen dar. Vor diesem Hintergrund beabsichtigt die Landesjägerschaft Niedersachsen e. V., das Prädatorengeschehen in Niedersachsen untersuchen zu lassen. Im Vorfeld dazu ergibt sich die Notwendigkeit einer Literaturrecherche, um Schwerpunktthemen für noch offene Forschungsfelder aufzuzeigen, aber auch, um redundante Arbeiten im Bereich der Prädation bei Niederwildarten zu vermeiden. Insbesondere soll die Prädation bei den jagbaren Zielarten Feldhase, Rebhuhn und Fasan im ökologischen Kontext unter Einbeziehung aller relevanten und verfügbaren Daten untersucht werden.

3 Einfluss der Prädation

Der Einfluss der Prädation auf Beutetiere hängt stark davon ab, ob und wie Prädatoren auf die Veränderungen in der Beutetierdichte reagieren (BEGON et al. 1990). Diese Reaktion kann sich nach (SOLOMON 1949) in der individuellen Prädationsrate („functional response“=funktionale Reaktion, s. 6.1.2) oder aber in der Prädatorendichte („numerical response“=numerische Reaktion, s. 6.1.1) ausdrücken. Die Faktoren, die die höchste Sterblichkeit innerhalb einer Population verursachen, bestimmen nicht notwendigerweise die Populationshöhe. Prädatoren können große Zahlen ihrer Beuteart fressen ohne einen Einfluss auf die nachfolgende Brut- bzw. Stammpopulationsgröße zu nehmen (NEWTON 1998). Das liegt daran, dass andere Mortalitätsursachen, wie z. B. Konkurrenz um Territorien oder Nahrung, bei höheren Beutetierdichten einen größeren Stellenwert haben können. Prädation kann dann durch eine reduzierte Mortalität anderer Faktoren oder zunehmenden Reproduktionserfolg der verbleibenden Individuen ausgeglichen werden. Wenn Prädatoren schwächere Beutetiere selektieren würden, dann kann jeder räuberische Einfluss auf die Population um diejenigen Individuen reduziert werden, die durch andere Ursachen verendet wären, wie z. B. bei stark parasitierten Moorschneehühnern (HUDSON et al. 1992a). Damit Prädation auf Populationsebene wirken kann, muss sie sich additiv verhalten (BEGON et al. 1990, REDPATH & THIRGOOD 1997). Es muss angenommen werden, dass Prädation nur dann die Größe einer Beutetierart reduzieren kann, wenn sie letztendlich den nachfolgenden „Brutbestand“ beeinträchtigt, da dieses die Größe ist von dem die neue Populationsgröße abhängt. Folglich ist die Erbeutung einzelner Individuen durch Prädatoren nicht zwangsläufig mit einem Einfluss auf Populationsebene der Beutetierpopulation gleichzusetzen.

PREISSER et al. (2005) sieht in Ergänzung zur direkten Prädation auch eine Beeinträchtigung der Beutetierpopulationsdichte durch Stimulierung von Verteidigungsstrategien. Die veränderten Verhaltensmuster können beispielsweise in einer reduzierten Energieaufnahme, geringerem Verpaarungsgrad oder zunehmender Anfälligkeit gegenüber anderen Prädatoren resultieren. Der demographische Einfluss dieser Charakter-vermittelten Interaktion wird nach PREISSER et al. (2005) mindestens genauso hoch eingeschätzt wie die direkte Konsumierung von Beutetieren. Allerdings ist bislang keine Studie bekannt, die das Ausmaß dieser Interaktionen zwischen Niederwildarten und Prädatoren bewertet.

Wo Wildtiere durch den Menschen bejagt werden, können andere Prädatoren als Konkurrenten angesehen werden, unabhängig davon, ob diese Prädatoren einen Einfluss auf Populationsebene der Beutetiere ausüben oder nicht (PARK et al. 2008).

3.1 Gebiete mit natürlich reduziertem Prädatorendruck

Die Untersuchung von Gebieten, die natürlicherweise frei von Prädatoren sind oder in denen bestimmte Arten fehlen, z. B. Inseln oder Gebiete in denen aufgrund der Auswirkungen von Epidemien bestimmte Beutegreiferarten dezimiert wurden, führten in den vergangenen Jahrzehnten zu wertvollen Erkenntnissen über die Bedeutung der Prädation für verschiedene Säuger- und Vogelpopulationen, darunter auch die bestimmter Niederwildarten. Diese Gebiete können hinsichtlich der Populationsdynamik von Beutetierpopulationen als Kontrollflächen für Gebiete mit Prädatorenvorkommen herangezogen werden.

3.1.1 Insellagen

Eine der gründlichsten Langzeitstudien zur Populationsökologie des Feldhasen wurde auf der dänischen Insel Illumø durchgeführt, die jahrelang Untersuchungsgebiet des dänischen Wildforschungsinstituts Kalø war. Die relativ kleine Insel zeichnet sich vor allem dadurch aus, dass größere Prädatoren wie z.B. der Fuchs fehlen (ABILDGÅRD et al. 1972) und auch keine Bejagung durchgeführt wurde. Die Hasendichte schwankte zwar witterungsbedingt, war aber ganzjährig beträchtlich höher als in den besten Hasenrevieren des benachbarten Festlandes.

Auf der deutschen Nordseeinsel Föhr, die im Wesentlichen frei von Prädatoren ist (Ausnahmen: Igel, verwilderter Hauskatzen, durchziehende Greifvogelarten, Möwen), sind seit mehr als 70 Jahren im Vergleich zum dortigen Festland oder der benachbarten Insel Sylt – beide mit Vorkommen von Prädatoren – sehr hohe Dichten und Zuwachsraten beim Feldhasen festzustellen (PEGEL 1986, KALCHREUTER 2003). Auch der auf dem Festland beobachtete Abwärtstrend der Strecken – damit indirekt auch der Populationsdichte – von Feldhase und Rebhuhn war auf Föhr nicht zu beobachten und beim Fasan bedeutend schwächer ausgeprägt. PEGEL (1986) kommt bei seinen Vergleichen der Hasenstrecken zwischen Föhr und der benachbarten Insel Sylt zu dem Schluss, dass die enorm hohen Zuwachsraten von durchschnittlich 150 % und teilweise über 200 % auf die geringe Sterblichkeitsrate bei den Junghasen zurückzuführen sind, vor allem in der ersten Hälfte der Fortpflanzungsperiode. Er bestätigt den bedeutenden Einfluss des Raubwildes, vor allem des Fuchses, auf den realisierten Jahreszuwachs beim Feldhasen. Ähnliche Verhältnisse in den Zuwachsraten ergeben sich nach Untersuchungen von FRYLESTAM (1979) für eine weitgehend räuberfreie Insel und zwei andere Gebiete mit Prädatoren in Südschweden.

Auch auf anderen Nordseeinseln auf denen der Fuchs und andere Prädatoren fehlen, sind relativ hohe Niederwildpopulationen bzw. vergleichsweise enorme Zuwächse zu verzeichnen, z. B. Pellworm, Föhr und Nordstrand (HOFFMANN 2003). PLIKAT (1991) und ACKERMANN (1993) berichten über vergleichsweise hohe Hasenstrecken auf den ostfriesischen Inseln Langeoog bzw. Juist.

GUTHÖRL & KALCHREUTER (1995) berichten von der Entwicklung einer Feldhasenpopulation in einem seit Mitte der 1970er Jahre umzäunten Gebiet (22 ha, militärisches Sperrgebiet „Heideck“) im fränkischen Jura. Auffallend waren die relativ hohe Bestandsdichte und Jagdstrecke, die sich zum überwiegenden Teil aus Junghasen zusammensetzte. Bis 1984 fehlten mit Ausnahme von Hermelinen Raubsäuger weitgehend. Der Populationsrückgang fällt nach Meinung der Autoren mit dem erstmaligen Auftreten von Steinmardern im Frühjahr 1985 zusammen. Durch das Fehlen des Fuchses in dem umzäunten Gebiet war der Prädationsdruck jedoch weiterhin sehr viel niedriger als im Umland, wie der Vergleich der Jagdstrecken innerhalb und außerhalb des Zauns belegt.

ANGERBJÖRN (1989) stellt bei seinen Untersuchungen auf Inseln mit Prädation fest, dass im Vergleich zu Inseln ohne Räubereinfluss die Wintermortalität beim Schneehasen (*Lepus timidus*) in Gegenwart des Fuchses (*Vulpes vulpes*) und Uhus (*Bubo bubo*) dichteabhängig ist. Bei Dichten von weniger als zwei Hasen pro Hektar nahm die Wintermortalität nicht zu, lag sie darüber nahm der Prädationsdruck zu. Darüber hinaus konstatiert ANGERBJÖRN einen höheren Einfluss des Fuchses auf den Sommerzuwachs als auf die Sterblichkeit im Winter.

3.1.2 Infektionskrankheiten und Prädatoren- bzw. Beutetierdichte

LINDSTRÖM (1992) und LINDSTRÖM et al. (1994) beschreiben für Schweden den Ausbruch der Sarcptes-Räude in den 1970er und 1980er Jahren wodurch ein „natürliches Experiment“ zum Einfluss der Fuchsprädation auf seine Beutetierpopulationen entstand. Im Zeitraum von 1973 bis 1992 wurden die Populationen von Rotfuchs (*Vulpes vulpes*), Wühlern (Cricetidae), Schneehase (*Lepus timidus*), Feldhase (*Lepus europaeus*), Auerhuhn (*Tetrao urogallus*), Birkhuhn (*Tetrao tetrix*), Haselhuhn (*Bonasa bonasia*) und Reh (*Capreolus capreolus*) im Rahmen eines Monitoring überwacht. Alle Beutetierpopulationen mit Ausnahme der Mäuse nahmen lokal und regional in ihrer Dichte zu als die Räude die Fuchspopulation befiel. Nach der Erholung der Fuchspopulation Ende der 1980er Jahre gingen alle Beutetierbestände auf das vorherige Maß mit Ausnahme des Rehs zurück. Die Analyse des Effekts der räudebedingten Abnahme von Füchsen auf ihre Beutetiere in Schweden gipfelte in zwei Hauptkenntnissen: Zum Einen kommt dem Fuchs eine Schlüsselrolle bei der Regulation der Populationen kleinerer Beutetiere zu (z.B. Feldhasen, Rauhfußhühner). Zum Anderen werden die 3-4 Jahre andauernden, zyklischen Schwankungen von Wühlmauspopulationen auf die Hasen- und Rauhfußhuhnpopulationen übertragen.

Eine Studie aus Deutschland unterstützt die Ergebnisse aus Schweden (AHRENS et al. 1995). Im Rahmen eines zwischen 1988 und 1994 durchgeführten Fuchsprojektes in Wittow, einer Halbinsel im Nordwesten der Insel Rügen, wurde die Entwicklung der Hasenpopulation vor, während und nach der oralen Tollwutimmunisierung der Füchse verfolgt. Seit 1990 war die Insel Rügen tollwutfrei. Im gesamten Untersuchungszeitraum war ein kontinuierlicher Rückgang der Hasendichte festzustellen. Ab 1991 bestand kein nennenswerter Unterschied zwischen den Frühjahrs- und Herbstdichten des Feldhasen, was auf einen geringen Zuwachs schließen lässt. Insgesamt hat sich die Hasenpopulation um 85 % bezogen auf den Zeitraum vor 1988 reduziert. Gleichzeitig konnten sowohl bei den Scheinwerfertaxationen eine Zunahme der Füchse beobachtet als auch eine Steigerung der Fangergebnisse von Jungfüchsen um bspw. 170 % von 1990 auf 1991 festgestellt werden.

DANELL & HÖRNFELDT (1987) konnten zeigen, dass die Schneehasenstrecken Schwedens in denjenigen Regionen deutlich anwuchsen, in denen die Infektionsraten mit *Sarcoptes*-Räude beim Fuchs hoch waren. In diesen Gebieten war stets eine deutlich geringere Fuchsstrecke erzielt worden. Die Ergebnisse dieser Untersuchung stimmen teilweise mit der „Alternative-Prey-Hypothese“ überein, nach der eine Prädatorenreduktion ein abgestuftes Verschwinden des Zyklus und eine Populationszunahme der alternativen Beutetiere verursacht.

Die *Sarcoptes*-Räude erreichte 1976 Zentral-Norwegen und war bis 1986 im ganzen Land verbreitet. Sie verursachte einen starken Populationsrückgang beim Fuchs. SMEDSHAUG et al. (1999) analysierten die Veränderungen der Jagdstrecken von Fuchs und Baumarder sowie der Beutetierarten Auerhuhn, Birkhuhn, Schneehase und Moorschneehuhn vor und während des Seuchenzuges. Auf nationaler Ebene waren die Strecken von Baumarder, Schneehase, Auer- und Birkhuhn signifikant negativ mit der Strecke des Fuchses korreliert. Durch die enorme Reduzierung der Abundanz (>70 %) enttarnte diese Seuche den Fuchs als wichtigen Faktor in der Begrenzung von Beutetierpopulationen wie z. B. beim Schneehase und Rauhußhühnern (DANELL & HÖRNFELDT 1987, LINDSTRÖM et al. 1994, SMEDSHAUG et al. 1999).

SPITTLER (1972) untersuchte Anfang der siebziger Jahre den zeitlich-räumlichen Verlauf der Tollwut in Nordrhein-Westfalen. Es stellte sich heraus, dass die Tollwut im Wesentlichen in den waldreicheren Mittelgebirgslagen des Landes vorkam. Der prozentual stärkste Streckenrückgang beim Fuchs war in den Landkreisen zu verzeichnen in denen zuvor die höchsten Strecken erzielt wurden. SPITTLER berichtet weiterhin, dass es in den Landkreisen mit verstärktem Vorkommen der Tollwut zu einer Abnahme der Fuchsstrecke kam und gleichzeitig, noch im selben Jahr, zu einem Anstieg der Hasen- und Rebhuhnstrecke. SPITTLER erkennt eine signifikante Proportionalität zwischen Rückgang des Fuchses und Zunahme von Hase und Rebhuhn.

OLSEN & ASFERG (2006) berichten von der Entwicklung der Hasenstrecken auf der dänischen Insel Bornholm, die zunächst wie in allen anderen Gebieten Dänemarks seit 1955 abnahmen. Seit bis Mitte der 1980er kam es auf Bornholm zu einem Ausbruch der *Sarcoptes*-Räude, die den Fuchsbestand auslöschte. Aufgrund des Wegfalls des natürlichen Regulativs „Fuchs“ stiegen die Hasenstrecken entgegen dem abnehmenden Trend des übrigen Dänemarks an.

3.2 Experimente zur Reduktion oder Ausschluss von Prädatoren

In den letzten 50 Jahren wurden weltweit eine ganze Reihe sogenannter Räuberausschluss-Versuche (removal-experiments) bei verschiedenen Wirbeltierpopulationen durchgeführt, um die Bedeutung der Prädation auch in kontrollierten wissenschaftlichen Experimenten zu überprüfen. Dabei werden auf vergleichbaren Flächen die Umweltfaktoren möglichst konstant gehalten und in einem Maßnahmegebiet der Prädationsdruck durch Reduktion, totale Eliminierung oder Ausgrenzung aller oder bestimmter Beutegreiferarten verändert. Sowohl im Maßnahmegebiet als auch in Kontrollflächen ohne Reduktion werden die Beutetierpopulationen überwacht und in Abhängigkeit von Zeit und

Räuberabundanz bzw. -dichte verglichen (BALSER et al. 1968, CHESNESS et al. 1968, BEASOM 1974, DUEBBERT & KANTRUD 1974, WAGNER 1975, KING & MOORS 1979, DUEBBERT & LOKEMOEN 1980, PARKER 1984, KORSCH 1985, MARCSTRÖM et al. 1988, MARCSTRÖM et al. 1989, NEWSOME et al. 1989, TAPPER et al. 1991, PECH et al. 1992, NORRDAHL & KORPIMAKI 1995, SARGEANT et al. 1995, BEAUCHAMP et al. 1996, BRAMLEY 1996, MOSS et al. 1996, TAPPER et al. 1996, CÔTÉ & SUTHERLAND 1997, BANKS et al. 1998, DION et al. 1999, HENKE & BRYANT 1999, KAUFHALA et al. 1999, SMEDSHAUG et al. 1999, RISBEY et al. 2000, GARRETTSON & ROHWER 2001, HARDING et al. 2001, SCHMIDT et al. 2001, NORDSTRÖM et al. 2002, DION et al. 2003, NORDSTRÖM et al. 2003, EKERHOLM et al. 2004, KAUFHALA 2004, LITTLE & CROWE 2004, NORDSTRÖM & KORPIMAKI 2004, NORDSTRÖM et al. 2004, PEARSE & RATTI 2004, SUMMERS et al. 2004, JARNEMO & LIBERG 2005, MECKSTROTH & MILES 2005, CHIRON & JULLIARD 2007, DONEHOWER et al. 2007, LLOYD 2007, BANKS et al. 2008, WHITE et al. 2008, MUSIL & CONNELLY 2009, PADYSAKOVA et al. 2009).

Eine andere Form der klassischen Räuber-Ausschlussversuche stellen Gebiete dar in denen z. B. Brutkolonien von Watvögeln/Wiesenbrütern durch Einzäunung von mittelgroßen Bodenprädatoren frei gehalten werden. Eine Übersicht dazu geben BELLEBAUM (2002) und LANGGEMACH & BELLEBAUM (2005).

CÔTÉ & SUTHERLAND (1997) werteten im Rahmen einer Meta-Analyse nach FERNANDEZ-DUQUE & (1994) die Ergebnisse von 20 Studien hinsichtlich der Effektivität von Prädatorenreduktionen auf verschiedene jagdbare Vogelarten aus. Zur Bewertung wurden folgende drei Populationsparameter herangezogen: Schlupferfolg (kurzfristig), Brutpaardichte und Herbstdichte (beide langfristig). Allerdings konnten nur vier ältere Untersuchungen berücksichtigt werden, die sich mit dem Fasan und dem Rebhuhn beschäftigten. CÔTÉ & SUTHERLAND kamen zu dem Schluss, dass die Entfernung bzw. Reduktion von Prädatoren einen großen, positiven Effekt auf die Schlupfrate der jeweils untersuchten Zielarten hat. Gleichermäßen nimmt durch die Reduktion der Prädatoren die Populationsgröße nach der Brutsaison (Herbstdichte) signifikant zu. In der Analyse konnte keine Erhöhung der Brutpaardichte in dem der Reduktion folgenden Zeitraum nachgewiesen werden. CÔTÉ & SUTHERLAND fassen zusammen, dass eine Prädatorenreduktion häufig das Ziel eines „Jagd-Managers“ erfüllt, welches in der Erhöhung der jagdbaren Herbstpopulation besteht. Im Gegensatz dazu steht die Absicht eines Arten- und Naturschützers, der die Brutpaardichte aufrechterhalten oder steigern möchte.

GIBBONS et al. (2007) analysierten in einem Review 30 Studien, die sich mit den Effekten von Prädatoren-Ausschlussversuchen auf verschiedene Vogelarten beschäftigten. In einigen dieser Arbeiten wurden nur bestimmte, in anderen alle Prädatoren entfernt oder reduziert. Insgesamt zeigten GIBBONS et al., dass im Zuge der Prädatorenkontrolle die Überlebensrate der Gelege in 85 % der Studien verbessert wurde, die Beutetierdichte in 71 % und die Anzahl der Brutpaare im darauffolgenden Jahr in 59 % der Studien zunahm. Die meisten der untersuchten Arten waren Bodenbrüter, die mehr als andere Arten anfällig für Prädation sind.

Die beiden Reviews (CÔTÉ & SUTHERLAND 1997, GIBBONS et al. 2007) kommen in erster Linie zu den gleichen Schlüssen, allerdings unterscheiden sie sich in dem Effekt der Prädatorenkontrolle, das im Folgejahr die Brutpaardichte zunimmt. Dieses mag an der Anzahl sowie der Auswahl der untersuchten Tierarten liegen.

Deutschland

Aus den 1960er Jahren berichtet FRANK (1970) über einen 10jährigen Freilandversuch auf einer Fläche von 3500 ha in Nordrhein-Westfalen. Dort konnten zwei angestellte Berufsjäger durch intensive Bejagung der Prädatoren Fuchs, Hermelin, Mauswiesel, Katze sowie Krähen und Elstern die Populationsdichten und –strecken der Niederwildarten Feldhase, Rebhuhn und Fasan im Vergleich zu einer Kontrollfläche teilweise extrem steigern. Dieses Experiment hatte vorrangig die Steigerung der Nutzwildstrecken zum Ziel.

MÜLLER (1997) führt im nördlichen Saarland ein Räuberreduktionsexperiment seit 1989 durch. Sowohl die Feldhasendichten als auch die Brutpaarabundanz von Kiebitz, Braunkehlchen und Feldlerche zeigten prägnante Zunahmen auf die verringerte Prädatorenpräsenz.

Exemplarisch für eine Reihe von Prädatoren-Ausschluss- bzw. Reduktionsversuchen bei Küstenvögeln seien hier die Untersuchungen in der Wismarer-Bucht erwähnt (KUBE et al. 2005). Die Prädation durch Füchse sowie der von Sturm- und Silbermöve erwiesen sich als entscheidender populationsregulierender Faktor für alle Beutetierarten bzw. -nester. Die Intensität der Prädation hing von verschiedenen Parametern ab, wie zum Beispiel der Verfügbarkeit von Haupt- und Alternativbeute, der Prädatorendichte und Jahreszeit. Übersichten finden sich bei (BELLEBAUM 2002, LANGGEMACH & BELLEBAUM 2005).

Skandinavien/Dänemark

MARCSTRÖM et al. (1988, 1989) überprüften mit einem 10 jährigen Räuberausschluss-Versuch auf den beiden schwedischen Ostseeinseln Rånön und Bergön, ob die Prädation durch den Fuchs und Baumarder ein limitierender Faktor für Schneehasen (*Lepus timidus*) und Rauhfußhühner (Auer- und Birkhuhn) sein kann. Des Weiteren prüften die Autoren, inwieweit sich der Prädationsdruck auf die Beutetierarten verlagert, wenn die vorhandenen Wühlmauspopulationen abnehmen und wie sich die Aufzuchterfolge mit und ohne Prädationskontrolle unterscheiden. Auf beiden Inseln kamen Füchse und Marder alternierend in normaler Bestandsdichte vor. Zwischen 1976 und 1980 wurden die beiden Prädatorenarten auf der Insel Bergön durch Fang und Abschuss stark reduziert. Die nicht bejagte Insel Rånön diente in dieser Zeit als Vergleichsgebiet. Von 1981 bis 1984 wurden Reduktions- und Vergleichsinsel miteinander vertauscht, um eine Fehlinterpretation der Ergebnisse durch Habitatunterschiede auszuschließen. Die Autoren kamen zu folgenden Ergebnissen:

- Die Hasendichten im März waren auf beiden Inseln in den Jahren, in denen Füchse und Marder im Winter reduziert wurden, zwei bis dreimal höher als in Jahren ohne Prädationskontrolle.
- Die Überlebensraten von Alt- und Junghasen waren während des Populationstiefs der Wühlmauspopulation ohne Prädationskontrolle am geringsten und stiegen erst mit der Reduktion von Fuchs und Marder wieder an. Die Populationszyklen der Wühlmäuse beeinflussten also den Prädationsdruck auf den Schneehasen.
- Der Anteil führender Hennen und die mittlere Kükenanzahl pro Gesperre waren im Gebiet der Prädatorenkontrolle signifikant höher als im Vergleichsgebiet.
- Der Bestand an adulten Auer- und Birkhühnern hatte nach 2 Jahren Prädatorenkontrolle um 56-80 % zugenommen.
- Im Kontrollgebiet mit Prädatoren war die mittlere Gesperregröße positiv mit der sommerlichen Wühlmausdichte korreliert – im Gebiet ohne Prädatoren hingegen nicht.
- Fuchs- und Marderreduktion führten während zweier Vierjahreszyklen nicht zu einer Beeinflussung der Wühlmausdichte.

PARKER (1984) untersuchte den Einfluss von Rabenvögeln auf Gelegeverluste, Kükensterblichkeit, Gesamtproduktion und die Gelegedichte beim Moorschneehuhn (*Lagopus lagopus*) und Birkhuhn (*Tetrao tetrix*). Dazu wurden Rabenkrähe (*Corvus corone*), Kolkrabe (*Corvus corax*) und Elster (*Pica pica*) während der Brutzeit und frühen Aufzuchtphase der genannten Hühnervogel über 4 Jahre reduziert und mit einer Kontrollfläche verglichen. Im ersten der vier Untersuchungsjahre war die Gesamtgelegeprädatorenrate beim Moorschneehuhn und Birkhuhn in der Maßnahmegelände geringer als im Kontrollgebiet. Für die nachfolgenden Jahre zeichnete sich kein Unterschied zwischen den Gebieten ab. Insgesamt gab es keine Effekte der Reduktion auf die Kükensterblichkeit, Gesamtproduktion und Gelegenestdichte. Es zeigte sich allerdings, dass über den gesamten Zeitraum im Gebiet der Prädatorenkontrolle die Gelegeprädatorenverluste durch Rabenvögel geringer waren als in der Kontrollfläche. Da sich allerdings die Gesamtgelegeprädatorenrate zwischen den Gebieten mit Ausnahme des ersten Jahres nicht unterschied, vermutete der Autor im Gebiet der

Rabenvogelkontrolle eine erhöhte und kompensatorische Gelegeprädation durch Hermelin (*Mustela erminea*) und Mäusen (*Laridae*). Diese profitierten von der hohen Populationsdichte an Berglemmingen (*Lemmus lemmus*) nur im ersten Jahr und überlagerten in den Folgejahren durch eine überhöhte Nestprädationsrate aufgrund des Zusammenbruchs der Lemmingpopulation den Effekt der Rabenvogelreduktion.

KAUHALA et al. (1999) untersuchte in verschiedenen geographischen Regionen Finnlands von 1993 bis 1998 den Einfluss der Reduktion der Prädatoren Fuchs (*Vulpes vulpes*), Baummartener (*Martes martes*), Hermelin (*Mustela erminea*) und Marderhund (*Nyctereutes procyonoides*) sowohl auf die Populationen der Prädatoren selbst als auch auf die des Schneehasen (*Lepus timidus*). Alle Tierarten wurden über das finnische Wildtiererfassungsprogramm „Wildlife Triangle Scheme“ (LINDÉN et al. 1996) überwacht. Die Winterpopulationen von Fuchs und Marder wurden in den Gebieten mit Prädatorenkontrolle um 40 bis 72 % reduziert. Das Hermelin wurde nicht durch die Maßnahmen beeinflusst und der Marderhund nur in geringem Umfang. KAUHALA et al. (1999) fand keinen Einfluss der Prädatorenkontrolle auf die Anzahl an Schneehasen, räumt aber zugleich ein, dass eine der drei Untersuchungsflächen möglicherweise zu klein war (5000 ha), so dass das schnelle Einwandern von Prädatoren in die Kernzone den Effekt der Reduktion überlagerte.

KAUHALA & HELLE (2000) beschreiben in einer weiteren Studie den Einfluss der Prädatorenreduktion (Fuchs, Baummartener, Hermelin und Marderhund) auf den Reproduktionserfolg und Populationsdichte bei Rauhfußhühnern (Auer-, Birk-, Hasel- und Moorschneehuhn) in Süd- und Nord-Finnland. Die Autoren konstatieren eine positive Beeinflussung des Bruterfolgs bei Rauhfußhühnern unter einer Prädatorenkontrolle in beiden Regionen, nicht aber eine Erhöhung der Gesamtpopulation der Hühnervögel.

In Dänemark resultierte der Ausschluss von Raubsäugetieren in einer Zunahme des Bruterfolgs beim Kiebitz (*Vanellus vanellus*), obwohl die Ausgrenzung nur teilweise erfolgreich war, da nachts immer noch Gelege prädiert wurden (OLSEN 2002).

Großbritannien

Seit 1985 führte die „Game Conservancy“ (GWCT) drei Studien durch, in denen die Auswirkungen von Prädatorenkontrollen auf die Niederwildarten Rebhuhn, Fasan, Feldhase u. a. untersucht wurden (Salisbury Plain, Loddington und Royston). Die Studien hatten verschiedene Ziele. Das „Salisbury Plain“-Projekt (1984-1990) war ein wissenschaftliches Experiment, in dem die Effekte einer Prädatorenreduktion mit der Nicht-Reduktion räumlich und zeitlich verglichen wurden.

Salisbury Plain

Die bislang gründlichste und umfassendste Untersuchung über den Einfluss von Prädatoren auf Niederwildarten wurde von der englischen „The Game Conservancy Trust“ von 1984 bis 1990 in Südengland in der Landschaft „Salisbury Plains“ durchgeführt (TAPPER et al. 1991, TAPPER et al. 1996). Ziel dieses Experiments war es herauszufinden, ob Prädatoren einen signifikanten Einfluss auf den Bruterfolg, den Herbst- und dem nachfolgenden Brutpaarbesatz von Rebhühnern haben. Mit der Reduktion von Füchsen, Rabenvögeln (Rabenkrähe, Elster), Hermelinen, Mauswiesel, Igel, Ratten und Katzen war ein Berufsjäger (*Gamekeeper*) betraut. Die Arten Dachs und Sperber, die in den Gebieten vorkamen und durchaus Verluste an Gelegen und Rebhennen verursachten, waren ganzjährig geschützt. Mäusebussarde waren nur sehr selten und Habichte gar nicht vorhanden. Vorrangig sollte bei der Bejagung kein prädatorenfreier Raum geschaffen werden, sondern vielmehr die empfindlichen Verluste (brütende Hennen, Gelege und Gesperre) während der Brutzeit von Rebhühnern reduziert werden.

Als Untersuchungsflächen dienten zwei etwa 500 ha große und 6 km voneinander entfernt gelegene Areale, die dem Durchschnitt einer mitteleuropäischen Agrarlandschaft entsprachen und in denen keine Biotopverbesserungsmaßnahmen durchgeführt wurden. Im ersten Abschnitt des Projektes von

1985 bis 1987 wurden im Gebiet A die Prädatoren reduziert, während Gebiet B zeitgleich als Vergleichsfläche diente. Um die Vergleichbarkeit der Ergebnisse zwischen Kontroll- und Maßnahmefläche zu gewährleisten, wurde im zweiten Abschnitt zwischen 1988 und 1990 die Prädatorenkontrolle nun im Gebiet B durchgeführt, wohingegen Gebiet A in diesem Zeitraum als Kontrollfläche zur Verfügung stand. Die Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- Die Prädatorenkontrolle reduziert signifikant die Abundanz von Rotfuchs, Rabenkrähe und Elster während der kritischen Brutphase bei Rebhühnern.
- Nach der Brutphase etablierten sich bis zum Herbst die Prädatoren wieder im Gebiet.
- Die Anzahl erfolgreicher Rebhuhnbruten und die Durchschnittsbrutgröße nahmen infolge der Prädatorenkontrolle im Maßnahmegebiet signifikant zu, nicht aber im Kontrollgebiet.
- Die Phasen mit Prädationskontrolle zeigten sehr hohe Zuwachsraten bis zum Herbst (3,5 fache Zunahme), normalerweise größere Streckenergebnisse und eine stabile oder zunehmende Brutpaardichte.
- Die Prädatorenkontrolle erhöhte den Brutbestand an Rebhühnern in dem jeweils folgenden Jahr.
- Die Phasen ohne Prädationskontrolle waren aufgrund des geringen Bruterfolges durch niedrige Zuwachsraten, Jagdstrecken und abnehmende Brutpaardichten charakterisiert.
- In jedem der beiden Gebiete stieg im Sommer nach der Prädationskontrolle der Hasenbestand im Vergleich zum Vorjahr an.
- Nach 3 Jahren war im Gebiet der Prädatorenkontrolle die Feldhasendichte im Herbst auf den dreifachen Wert angestiegen, wohingegen die Dichte im Vergleichsgebiet auf dem gleichen Niveau blieb.
- Die auf das Frühjahr begrenzte Prädationskontrolle deckte nur einen Teil der gesamten Setzzeit des Feldhasen ab (März bis Oktober), so dass die Effekte der Räuberreduktion hier nicht so prominent waren wie beim Rebhuhn.

Loddington/Royston, In: The "Allerton Project" (GWCT 2009a)

Die Untersuchungen in Loddington (Maßnahmebeginn 1993) und Royston (Maßnahmebeginn 2002) dienten eher dem Wildtiermanagement mit begrenztem Spielraum für ein experimentelles Design. In den Gebieten Loddington und Royston führten Habitatverbesserungen und längere Perioden der Prädatorenkontrolle zu Populationsdichten des Feldhasen (78 bis 87 Hasen/km²), die in Großbritannien als außergewöhnlich hoch angesehen werden. Wohingegen in benachbarten Vergleichsgebieten die Hasendichten abnahmen oder stabil blieben. In Loddington wurde der Feldhase mit Strecken bis zu 30 Tieren/km² im Winter stark bejagt ohne dass die Population abnahm. Ab dem Jahr 2002 wurden Jagd und Prädatorenkontrolle in Loddington absichtlich eingestellt, um einen zeitlichen Vergleich zu gewährleisten und den Beitrag der Reduktion zum Gesamterhaltungsprogramm zu bewerten. In deren Folge brach der Hasenbestand zusammen, obwohl die Habitatverbesserungen bestehen blieben. Zeitgleich begannen die Prädatorenkontrolle und Habitatverbesserungsmaßnahmen in Royston mit dem Resultat rasch ansteigender Feldhasendichten. Anhand eines Regressionsmodells konnte für alle drei Studien gezeigt werden, dass sich Veränderungen in der Hasendichte am besten mit dem Faktor „Prädationskontrolle“ erklären lassen (46 % der Variation). Die Studien sind insofern nützlich als dass sie die Effekte aus der Manipulierung von Habitat und Prädatordichte aufzeigen, sowohl zusammen als auch getrennt voneinander. Obwohl Habitatverbesserungen oder Prädatorenkontrolle für sich alleine durchgeführt nur in einer moderaten Zunahme der Hasendichte resultieren kann, üben sie zusammen eine wesentlich stärkere positive Wirkung auf den Feldhasen aus. Die Schlussfolgerung aus den genannten Studien ist, dass Prädatoren in Gebieten mit Habitatverbesserung die Feldhasenpopulation an einer Zunahme hindern können und so den eigentlichen Zweck der Maßnahmen zu ihrem Vorteil nutzen. In einer kommerziell genutzten Agrarlandschaft sind die Möglichkeiten von

Habitatverbesserungen stark begrenzt, so dass die Reduktion von Prädatoren unter ihre ortstypische Dichte sicherlich notwendig ist, um den Feldhasen eine angemessene Dichte zu ermöglichen.

The Upland Predation Experiment (GWCT 2009b, c)

Ein weiterer von der „Game & Wildlife Conservation Trust“ (GWCT) betriebener Prädatoren-Ausschlussversuch im Langzeitvergleich (2001-2009) ist das „Upland Predation Experiment“, das nahe bei Otterburn in Northumberland durchgeführt wurde. Aufgrund des erst kürzlich abgeschlossenen Projektes stehen eine vollständige Datenanalyse sowie finale wissenschaftliche Publikationen noch aus. Ein wesentliches Ziel dieses Projektes ist es, zu prüfen, ob durch eine Prädatorenkontrolle der Bruterfolg oder die Anzahl bestimmter Moor- und Heidevögel verbessert werden kann. In den Fokus rückten dabei u. a. die Arten Goldregenpfeifer (*Pluvialis apricaria*), Kiebitz (*Vanellus vanellus*), Großer Brachvogel (*Numenius arquata*), Feldlerche (*Alauda arvensis*), Birkhuhn (*Tetrao tetrix*) und Schottisches Moorschneehuhn (*Lagopus lagopus scoticus*). Berufsjäger reduzierten Füchse, Rabenkrähen, Hermeline und Mauswiesel in ihrem Bestand. Das Projektgebiet bestand aus den vier jeweils 1200 ha großen Teilgebieten Otterburn und Bellshiel sowie Ray Demesne und Emblehope in denen gemäß Abb. 1 die Prädatorenkontrolle durchgeführt wurde. Der Wechsel der Prädatorenkontrolle nach 2004 in Otterburn und Bellshiel erlaubte den Bruterfolg und die Abundanz im selben Gebiet mit und ohne Räuberkontrolle zu untersuchen. Die vorläufigen Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen:

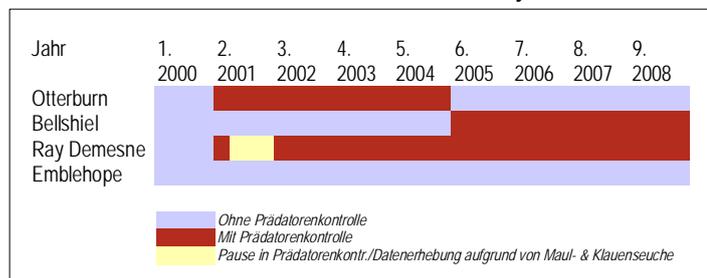


Abb. 1: Design zur Prädatorenkontrolle im „Upland Predation Experiment“ der GWCT.

- Die Prädatorendichten (Vorkommensindex) im Frühjahr zeigten signifikante Reduktionen von -43 % beim Fuchs und -78 % bei der Rabenkrähe in Gebieten mit Prädatorenkontrolle. In „Ray Demesne“ verringerten sich ab 2007 bei allen Hauptprädatorenarten die Dichten im Vergleich zu Emblehope. Im 3. Jahr der Prädatorenreduktion in Bellshiel lagen die Populationsdichten beim Fuchs um 78 % und bei den Rabenkrähen um 87 % niedriger als der langjährige Durchschnitt in Emblehope – dem Gebiet ohne Räuberkontrolle.
- Watvögel und Wiesenpieper zeigten eine Tendenz zu größerem Bruterfolg in Gebieten mit Prädatorenkontrolle. Dasselbe gilt mit Einschränkungen auch für die Arten Birk- und Rebhuhn, die nur in zwei Teilgebieten mit so geringen Dichten vertreten waren, dass eine statistische Analyse nicht robust genug erscheint.
- Für alle Watvogelarten (Großer Brachvogel, Goldregenpfeifer, Kiebitz) wurden im Zuge der Prädatorenkontrolle Zunahmen des Brutpaarbestandes festgestellt (37 % mittlere Änderungsrate/Jahr) sowie Abnahmen ohne Räuberreduktion (-28 % mittlere Änderungsrate/Jahr). Statistisch signifikant waren allerdings nur die Brutpaarveränderungen für den Großen Brachvogel und Kiebitz.
- Ähnliche Ergebnisse ließen sich beim Schottischen Moorschneehuhn feststellen (mittlere Änderungsrate/Jahr: +47 % bei Prädatorenkontrolle, -22 % ohne Prädatorenkontrolle).
- Wiesenpieper und Feldlerche zeigten keinen Abundanz-Trend in Bezug auf die Prädatorenkontrolle.
- Die Beendigung der Prädatorenkontrolle in Otterburn 2004 ging mit einer Zunahme der Fuchspopulation auf das vorherige Niveau einher.
- Die Abundanz von größeren Greifvögeln (Wanderfalke, Kornweihe, Habicht, Mäusebussard) war in allen Gebieten ähnlich.

BOLTON et al. (2007) bewertete in einem acht Jahre dauernden Reduktionsexperiment den Einfluss des Fuchses und der Rabenkrähe auf den Bruterfolg des Kiebitzes (*Vanellus vanellus*). Insgesamt konnte die Fuchspopulation um 40 % und die Anzahl territorialer Rabenkrähen um 56 % reduziert werden, jedoch waren sehr große Abweichungen zwischen den 11 Teilgebieten vorhanden. Eingesetzte Temperaturlogger deuteten in 88 % der Nestverluste auf eine nächtliche Prädation hin, vermutlich durch Raubsäuger, hin. Es gab keine einheitlichen Ergebnisse der Prädatorenkontrolle hinsichtlich des Bruterfolgs, da Prädatoren in sehr unterschiedlichen Dichten vorkamen. Der Effekt der Kontrolle variierte signifikant zwischen den Untersuchungsflächen und resultierte in Gebieten mit zuvor höherer Prädatorendichte in einer Verdopplung der Gelegeüberlebensrate.

In Schottland wurden auf den äußeren Hebriden Igel (*Erinaceus europaeus*) in der 1990er Jahren eingeführt. Es stellte sich heraus, dass Igel ernst zunehmende Nesträuber bei einigen Watvögeln (*Charadrii*) waren und eine bedeutende Ursache in deren Populationsrückgang spielten. Ein Ausschlussversuch mittels Einzäunung erbrachte innerhalb der Umgrenzung ohne Igel einen 2,4 fach höheren Bruterfolg als gegenüber der Kontrollfläche mit Igel (JACKSON 2001).

Nordamerika

CHESNESS et al. (1968) untersuchte die Effekte der Nestprädation auf den jährlichen Zuwachs beim Fasan (*Phasianus colchicus*) in zwei Gebieten (Maßnahme- und Kontrollfläche) im Süden von Minnesota von 1960 bis 1964. Als Hauptnesträuber wurden der Streifenskunk (*Mephitis mephitis*), der östliche Fleckenskunk (*Spilogale putorius*), der Waschbär (*Procyon lotor*) und die Amerikanerkrähe (*Corvus brachyrhynchos*) bestimmt und im genannten Zeitraum auf der Maßnahmefläche intensiv reduziert. Die Nestdichten waren in beiden Gebieten ähnlich hoch, verringerten sich aber in den 3 Jahren in beiden Arealen. Auf der Fläche mit Prädationskontrolle verbesserte sich die Schlupfrate während der Untersuchung auf 36 %. Im Gegensatz dazu blieb im Kontrollgebiet die Schlupfrate mit 16 % recht gering. Die Prädationsraten waren bei wenig abgedeckten Nestern am höchsten, insbesondere dann, wenn diese an Zäunen angelegt wurden. Die durchschnittliche Gelegegröße und Kükendichte waren durchweg um das zweifache höher als im Kontrollgebiet. Aus Kunstnestversuchen folgerten die Autoren, dass die Prädationsrate von Gelegen besonders durch Krähen in der frühen Brutzeit und bei ungenügend abgedeckten Nestern am höchsten war. Darüber hinaus stellt sich kein Mitnahmenvorteil der Prädatorenreduktion in den Zeitraum nach dem Experiment ein. Die vorhandenen Techniken zur Eliminierung von Nestprädatoren wurden als nicht wirtschaftlich angesehen, um die Jagd auf den Fasan zu verbessern, selbst dann nicht, wenn sich die Zunahme an Küken in der Herbstpopulation widerspiegelte.

Zu einem signifikanten Anstieg des Bruterfolgs beim Gelbfuß-Regenpfeifer (*Charadrius melodus*) führte der Ausschluss von Raubsäufern im Brutgebiet, während der Ausschluss von Greifvögeln nicht in einer Zunahme resultierte (IVAN & MURPHY 2005).

KEITH et al. (1984) konnten ökologische Wechselwirkungen zwischen Beutegreifern, Beute und ihrer Umwelt in Naturlandschaften Kanadas nachweisen. Wenn die Schneeschuhhasen (*Lepus americanus*) die Tragfähigkeitsgrenze ihres Lebensraums erreicht hatten, herrschte Nahrungsmangel im nächsten Winter und Unterernährung führte zu erhöhter Sterblichkeit. Nicht Prädation, sondern Nahrungsmangel leitete also den Bestandsrückgang nach einem Populationshoch ein. In den darauffolgenden Wintern hatten Verluste durch Beutegreifer dann aber einen vergleichbar hohen Anteil an der Mortalität wie Unterernährung. Aufgrund der abnehmenden Bestandsdichte des Beutetiers wurde der relative Einfluss der Beutegreifer immer größer. Nachdem die Schneeschuhhasen schließlich in einem Populationstief angelangt waren, verhinderten Kojote (*Canis latrans*), Luchs (*Lynx lynx canadensis*), Uhu (*Bubo virginianus*) und Habicht (*Accipiter gentilis atricapillus*) über Jahre hinweg eine Erholung der Hasenpopulation, obwohl die Nahrungsgrundlage wieder hervorragend war (s. 6.2, Prädationsfalle oder predation-pit).

Australien

KINNEAR et al. (1988) berichten von einem Räuberausschlussversuch in Westaustralien. Fünf voneinander isolierte Populationen des Felsen-Känguruhs (*Petrogale lateralis*) wurden über einen Zeitraum von fünf Jahren beobachtet. Von 1979 bis 1982 waren alle Populationen entweder stabil oder aus unbekanntem Gründen rückläufig. In der Annahme, der dort eingeführte Rotfuchs (*Vulpes vulpes*) sei für die Populationsrückgänge verantwortlich, wurde dieser in zwei der Hügelgebiete, von 1982 an über vier Jahre hinweg, dezimiert. Die drei übrigen Hügelgebiete wurden weiterhin sich selbst überlassen. Die Populationen des Felsenkänguruhs wuchsen in den beiden Gebieten mit Prädationskontrolle um 138 % bzw. 223 %. In zwei der Vergleichsflächen dagegen sank die Känguruhpopulation im selben Zeitraum um weitere 14 % bzw. 85 % ab, in der dritten wuchs sie zwar an, aber nur um 29 %. In einer zweiten Untersuchung wurden die früheren Daten zusammen mit neueren Daten reanalysiert und mittels Computermodellen nochmals bestätigt (KINNEAR et al. 1998).

Nach NEWSOME et al. (1989) erlitten Nagerpopulationen, Kaninchen und Känguruhs nach Populationszusammenbrüchen aufgrund von Dürre deutlich höhere Prädationsraten durch den Dingo (*Canis lupus familiaris dingo*) als zu Zeiten ihrer Bestandsmaxima. Über drei Jahre nach dem Zusammenbruch konnten sich die Beutetierpopulationen daher von ihrem Tief nicht erholen, obwohl die Nahrungsgrundlage wieder hervorragend war. Dasselbe galt für Känguruhpopulationen, die aufgrund von Waldbränden zusammengebrochen waren. Sie wuchsen erst wieder an, als die Beutegreifer durch Alternativbeute abgelenkt waren.

NEWSOME et al. (1989) überprüften in mehreren Prädator-Ausschlussexperimenten die Hypothese, dass opportunistische Beutegreifer und Nahrungsgeneralisten ihre Beutetiere nach einem Populationszusammenbruch aufgrund von Nahrungsmangel oder nach Naturkatastrophen über längere Zeiträume hinweg auf niedrigem Niveau halten können. Sie fanden heraus, dass geringe Kaninchenpopulationen (*Oryctolagus cuniculus*) mit deutlich beschleunigtem Wachstum in den Gebieten reagierten, wo Füchse und verwilderte Hauskatzen im Bestand kontinuierlich reduziert wurden, sowohl in Jahren mit guten als auch mit schlechten Äsungsbedingungen. In Gebieten ohne Prädatorenreduktion hielten Prädatoren die Kaninchen nach einem Populationszusammenbruch aufgrund von Trockenheit (Nahrungsengpass) bis zur nächsten Dürreperiode auf niedriger Bestandsdichte, auch wenn die Äsungsbedingungen in der Zwischenzeit optimal waren. Erst in mehrjährigen Perioden ohne ausgeprägte Dürre und optimalen Äsungsbedingungen während verlängerter Vegetationszeiten, kam es zu einer sprunghaften Vermehrung der Kaninchen. In einer solchen Situation konnten die Beutegreifer ihre Beutetierpopulation dann nicht mehr wirksam kontrollieren. Die Kaninchenpopulation brach erst zusammen, als das Nahrungsangebot erschöpft war. Die Resultate dieser Untersuchungen führten zum Modell der "Umweltmodulierten Prädation" (Environmentally Modulated Predation, s. 6.2 Prädationsfalle oder predation-pit).

Eine Erweiterung des Experiments von NEWSOME et al. (1989) führten PECH et al. (1992) ebenfalls bei Kaninchen, Füchsen verwilderten Hauskatzen durch. Durch die Reduktion der Prädatoren wuchsen die Kaninchenpopulationen auf ein höheres Maß an gegenüber Gebieten ohne Prädatorenreduktion. Nachdem die Prädatoren nicht mehr bejagt wurden und sie wieder in die „Reduktionsgebiete“ einwandern konnten, stiegen die Kaninchenpopulationen trotzdem weiter an und gingen nicht auf das Niveau der Kontrollflächen zurück. Diese ist der entscheidende Hinweis für ein Zwei-Stadien-System. Im ersten Stadium existieren Kaninchen in geringen Dichten, in das sie aufgrund von Nahrungsknappheit, Myxomatoseausbrüchen oder lang anhaltenden Reproduktionspause geraten können und in diesem Stadium durch Prädatoren reguliert werden. Die Kaninchenpopulation kann nur durch ein Entkommen aus der „Prädationsfalle“ in das zweite Stadium höherer Dichte gelangen, das nicht mehr durch Prädatoren reguliert wird. Dieses Entkommen ist nur durch eine Reduktion der Prädatordichte oder durch eine eruptive Vermehrung der Kaninchenpopulation möglich.

3.3 Nahrungsanalysen

An dieser Stelle seien einige Anmerkungen zu Nahrungsanalysen bei Prädatoren gemacht, die in vielen Studien durchgeführt wurden, um den Einfluss auf die Beutetierpopulationen abzuschätzen. Die meisten Untersuchungen geben die Vorkommenshäufigkeit von Nahrungsresten in Losungen oder Mageninhalten an. Je größer die Stichprobe ist, desto genauer die Aussage. Diese Methode gibt einen guten Überblick wie das Nahrungsspektrum und die Nahrungspräferenzen über einen gewissen Zeitraum aussehen. Allerdings gibt diese Methode nicht wieder, wie viel der Prädator von jeder Nahrung frisst. So können z. B. Hasenreste in 10 Losungen von demselben ausgewachsenen Hasen stammen, während Mäusereste in ebenso vielen Losungen von 15 oder 20 Mäusen stammen. In machen Untersuchungen wird versucht, anhand der Menge oder Trockengewichte der unverdaulichen Nahrungsreste mittels Umrechnungsfaktor die tatsächlich aufgenommene Nahrungsmenge zu berechnen. Diese Methode ist recht ungenau, da verschiedene Nahrungsstoffe unterschiedlich gut verdaulich sind. Z. B. sind bei Beutetieren, die nicht ganz hinuntergeschluckt werden, keine Rückschlüsse anhand von Haaren oder einigen Federn auf die tatsächlich gefressene Fleischmenge zu ziehen. Mageninhalte erlauben die Ermittlung der aufgenommenen Nahrungsmenge schon eher, da man Mäuse, Regenwürmer, Insekten und Obst wesentlich weniger verdaut vorfindet. Darüber hinaus wird in vielen Untersuchungen fast immer die Vorkommensfrequenz als Jahresdurchschnitt angegeben ohne Berücksichtigung der saisonal stark divergierenden Zusammensetzungen. Außerdem lässt sich kaum feststellen, ob die Nahrungsbestandteile in Abhängigkeit von der Jahreszeit aktiv erbeutet oder als Aas aufgenommen wurden. Ohne die Einbeziehung von Populationsdaten der Beutetiere ist ein Einfluss auf diese kaum zu berechnen.

Allen Studien zu dieser Thematik ist gemein, dass Raubsäuger und Greifvögel in Abhängigkeit von verfügbaren Nahrungsressourcen, insbesondere ihrer Hauptbeutearten, die Arten Feldhase, Fasan und Rebhuhn in unterschiedlichem Maße konsumieren. Die allermeisten dieser Arbeiten stellen dabei die Effekte der Prädation auf die Beutetierpopulation nicht dar, so dass in der vorliegenden Studie auf eine detaillierte Besprechung von Nahrungsanalysen bei den Prädatoren verzichtet wird. Eine umfassende Literaturliste zur Ernährung von Prädatoren liegt beim IWFO artenscharf vor.

3.4 Prädationseinfluss auf einzelne Arten

Wie schon in Kap. 3 erwähnt und in Kap. 6.2 ergänzt, muss der Einfluss der Prädation näher betrachtet und definiert werden. Der Term „Einfluss“ wird oft gleichgesetzt mit einer zwangsläufigen Veränderung der Beutetierdichte und/oder deren Populationsdynamik. Tatsächlich greifen alle Prädatoren aufgrund ihrer karnivoren Ernährungsweise immer in die Population ihrer Beutetiere ein und haben dadurch einen Einfluss. Letztendlich ist aber die Konsequenz dieses Eingriffs für die Populationsentwicklung bedeutender als die Entnahme einzelner Beutetiere. Die Fragen der Limitierung oder Regulierung von Beutetierpopulationen durch Prädatoren rücken in diesem Zusammenhang in den Vordergrund und stehen eher für den Begriff „Einfluss“. Des Weiteren muss bei der Prädation auf bestimmte Tierarten zunächst zwischen den Prädatorenarten oder -gruppen wie z. B. Raubsäuger (hier Carnivora), Greifvögel, Eulen oder andere unterschieden werden und dieses in Abhängigkeit von deren Dichte und betreffenden Habitaten. Die Prädation auf einzelne Tierarten stellt immer eine sehr komplexe und dynamische Situation dar, die sich nur schwer in übertragbare Schemata (Gebiet und Tierart) bzw. nicht in starre Erklärungsmodelle fassen lässt.

3.4.1 Feldhase

Der Feldhase zeichnet sich unter anderem durch eine hohe Fortpflanzungsrate aus, die theoretisch bis zu 300 % beträgt. Dadurch ist der Hase in der Lage seine geringen Überlebensraten auszugleichen. Angenäherte Schätzungen der jährlichen Mortalitätsrate bei erwachsenen Feldhasen reichen von 48 bis 65 % (ABILDGÅRD et al. 1972, BROEKHUIZEN 1979, KOVACS 1983, PÉPIN 1987) inklusive der Verluste durch Bejagung. MARBOUTIN & PÉROUX (1995) geben 41-49 %

Gesamtsterblichkeit für adulte Feldhasen in unbejagten und 48-65 % in bejagten Populationen an. Mortalitätsraten für Junghasen (Feldhasen im ersten Lebensjahr) können erheblich davon abweichen, obwohl die Genauigkeit der Schätzungen von der Berechnungsmethode abhängt, die in der Regel auf der Alterstruktur von Jagdstrecken basiert.

WASILEWSKI (1991) berichtet aus Polen, dass die Mortalitätsrate von Junghasen zwischen Geburt und Herbst zwischen 85 und 95 % betragen. Aus Südschweden zeichnete FRYLESTAM (1980) 73-84 % Verluste für Festlandpopulationen auf verglichen mit 35-56 % auf Inseln. HANSEN (1992) referiert über eine Spannweite von 68-91 % in Dänemark. Nach PEPIN (1989) variiert die postnatale Mortalität von der Geburt bis zur Herbstjagd im selben Gebiet und zwischen den Jahren von 52-75 % in Frankreich. MARBOUTIN et al. (2003) korrigieren diese Werte später auf 71-86 %. MACDONALD et al. (2000) benutzten in ihrem Populationsmodell Daten zur Altersstruktur von im Frühjahr erlegten Feldhasen aus 22 Gebieten Süd-Englands. Sie berechneten eine durchschnittliche Mortalitätsrate von 62,6 % von der Geburt an bis zu einem Alter von einem Jahr. Mit bislang unpublizierten Daten aus Ost-England zum Überlebensgeschehen von Junghasen berechneten ANSELL et al. (2000) in ihrem Populationsmodell die Wahrscheinlichkeit für Junghasen das nächste Frühjahr zu erreichen von 40-50 % im Januar und Februar geborener, 10 % zwischen April und Juli geborener und 50-60 % für die kleine Anzahl im Oktober und November gesetzter Junghasen. In der höchsten Reproduktionsphase, bezogen auf Satzgröße und Satzanzahl, war danach die Junghasensterblichkeit am größten.

Oft wird die Frage diskutiert, ob die Prädation Beutetierpopulationen steuern kann oder umgekehrt. Tierarten wie der Rotfuchs und der Feldhase existieren seit Jahrtausenden nebeneinander. Prädation erscheint dabei als kompensatorische Mortalität zu wirken, weil sie nur in den Populationsüberschuss eingreift. Dieses Prinzip findet sich auch in der Nachhaltigen Nutzung von Wildtierbeständen durch den Menschen. Es ist jedoch extrem schwierig die Auswirkungen der Prädation auf den Feldhasen unter Feldbedingungen zu quantifizieren. Daher sind die meisten publizierten Ergebnisse mehr oder weniger indirekte Messungen.

Für Europa ist allgemein anerkannt, dass der Fuchs, dessen Nahrung zwischen 3-46 % aus Feldhasen besteht (PIELOWSKI 1976, VON SCHANTZ 1980, ERLINGE et al. 1984, GOSZCZYNSKI & WASILEWSKI 1992, REYNOLDS & TAPPER 1995a), der Hauptprädator des Feldhasen ist. Neuere Studien belegen, dass der Rotfuchs einen bedeutenden Einfluss auf die Hasendichte nimmt (SCHMIDT et al. 2004, SMITH et al. 2005). GOSZCZYNSKI & WASILEWSKI (1992) schätzten, dass die Fuchsprädation in Gebieten Polens mehr als 50 % der Wintermortalität ausmacht, verglichen mit einem 20 %igen Anteil an der Gesamtsummersterblichkeit. Sie zeigten, dass zwischen März und Oktober 17 % der Junghasen und 10 % der Althasen durch den Fuchs erbeutet wurden. ERLINGE et al. (1984) beschreiben für Schweden, dass der Fuchs 40 % des jährlichen Junghasenzuwachs prädiert, ziehen aber keine Rückschlüsse aus Ursache und Effekt zwischen Prädation und Populationsdichte des Feldhasen. HOFFMANN (2003) stellt fest, dass die Höhe der Fuchspopulation einen Grossteil der Varianzen der Feldhasendichte erklärt und dass andere Raubsäuger wie Iltis, Steinmarder und Dachs nur geringe Mortalitätsfaktoren für den Feldhasen darstellen. Nach einer bislang unveröffentlichten Studie von HANSEN (1997) in der Säugetiere durch Zäune ausgeschlossen wurden, trugen Vögel zu mindestens 15 % an den jährlichen Verlusten bei den Junghasen bei. Davon wurden 50 % durch Nebelkrähen (*Corvus corone cornix*), 20 % durch Koklraben (*Corvus corax*), 20 % durch Mäusebussarde (*Buteo buteo*), 8 % Habichte (*Accipiter gentilis*) sowie 2 % durch Waldohreulen (*Asio otus*) verursacht. Bei der Bewertung des Einflusses von Füchsen auf Hasenpopulationen muss der Nahrungsopportunistismus und -generalismus berücksichtigt werden. In Mäusejahren verlagert der Fuchs sein Nahrungsschwerpunkt in Richtung Kleinsäuger, weil diese aufgrund ihrer großen Dichte effizienter zu erbeuten sind als in mäusearmen Jahren (ANGELSTAM et al. 1984).

Dennoch können hohe Prädationsraten möglicherweise einen direkten Einfluss auf die Populationsdichte haben. REYNOLDS & TAPPER (1995b) simulierten anhand eines Computermodells für Süd-England, dass die Prädation durch Füchse den jährlichen Junghasenzuwachs um 75-100 % reduzieren kann und die Anzahl gefressener Hasen leicht den Ausgangsbestand übersteigen kann. Allerdings war das Ausmaß der Kompensation zwischen verschiedenen Mortalitätsfaktoren

unbekannt, so dass nicht überprüft werden konnte, ob die Prädation durch Füchse per se Hasenpopulationen limitieren kann oder nicht. Zumindest nimmt sie für die untersuchten Populationen einen wesentlichen Stellenwert ein. Auf Inseln ohne Fuchsvorkommen wurden höhere Hasendichten mit geringen Mortalitätsraten bestätigt als im Vergleich zum benachbarten Festland in Dänemark (ABILDGÅRD et al. 1972) und Schweden (FRYLESTAM 1980). Natürliche Experimente traten dort auf, wo Fuchspopulationen durch Krankheiten, wie z. B. der Sarcoptes-Räude, reduziert wurden (s. 3.1.2). Die nachfolgende Zunahme der Hasenpopulation (SPITTLER 1976, NINOV 1990, LINDSTRÖM et al. 1994) ging in eine Bestandsabnahme über als sich die Fuchspopulationen wieder erholten (SPITTLER 1976, NINOV 1990, LINDSTRÖM et al. 1994, AHRENS et al. 1995, SLAMEČKA et al. 1997, AHRENS 2000). Eine Umfrage in England und Wales ließ erkennen, dass Hasen seltener gesehen wurden wo Füchse häufiger beobachtet wurden (VAUGHAN et al. 2003). Ähnlich entgegengesetzte Beziehungen zwischen Füchsen und Hasenpopulationen wurden in Prädatoren-Ausschlussversuchen beobachtet (TAPPER et al. 1991). Nichtsdestotrotz zeigen diese Beobachtungen nicht Ursache und Wirkung zwischen der Fuchsprädation und einer niedrigen oder reduzierten Hasenpopulation. Wenn die zunehmende Fuchsprädation in einer Reduktion eines anderen Mortalitätsfaktors resultiert, der dichteabhängig ist, dann müssen Hasenpopulationen kompensatorisch reagieren.

Prädation kann in derselben Weise wie die Jagd eine Hasenpopulation unterhalb ihrer Kapazitätsgrenze halten. Die Schlüsselfrage lautet daher, ob die Mortalität durch Prädation additiv oder kompensatorisch auf die Hasenpopulation wirkt. Aufgrund der dichteabhängigen Kompensation sind hohe Prädationsraten per se kein Beweis für eine Limitierung der Beutetiere durch Prädatoren (LINDSTRÖM et al. 1986, REYNOLDS & TAPPER 1995b, KAUALA et al. 1999).

Es bleibt nach wie vor plausibel, dass unter bestimmten Umständen die Prädation durch Füchse die Hasenpopulation beeinflussen kann. Obwohl der Prädationsdruck bei einer hohen Anzahl Prädatoren zunimmt, ist die Anzahl der Räuber alleine nicht der einzige zu berücksichtigende Aspekt. VAUGHAN et al. (2003) weisen auf mögliche Interaktionen zwischen Habitatqualität, Prädation und landwirtschaftlichen Bearbeitungstechniken hin, die den Einfluss der Prädation auf Hasenpopulationen bestimmen. Sie stellten heraus, dass die Beziehung zwischen der Anzahl Hasen und großen Feldern, dauerhafter ganzjähriger Deckung und geringen bis mittleren Fuchsdichten mit der Hypothese übereinstimmt, dass Prädation durch Füchse die Anzahl an Hasen limitieren kann. Im Hinblick auf das Angebot an verfügbarer Alternativnahrung ist es sehr unwahrscheinlich, dass Fuchsdichten durch die Anzahl an vorkommenden Hasen bestimmt werden. Diese Dichteunabhängigkeit deutet darauf hin, dass die Fuchsprädation einen verhältnismäßig größeren Einfluss auf Hasenpopulationen geringerer Dichte hat und dadurch einen Populationswiederaufbau einschränkt.

So schlussfolgern auch SCHNEIDER (2001), SEYMOUR et al. (2004) und SMITH et al. (2004), dass die Zunahme des Prädatoreinflusses das Ergebnis von Veränderungen in der Landschaftszusammensetzung sein kann, z. B. durch eine gesteigerte Exposition infolge einer geringeren Verfügbarkeit an Deckung oder aber durch veränderte Interaktionen zwischen Beutetier und Prädatör. In der gleichen Weise variiert wahrscheinlich die Bedeutung der Prädation durch den Fuchs zwischen verschiedenen Landschaftstypen. Eine Reduktion in der Habitatheterogenität kann mit einem zunehmendem Prädationsrisiko assoziiert sein (SMITH et al. 2004).

SMITH et al. (2005) leiteten aus ihrer Literaturrecherche über 77 Studien aus 12 europäischen Ländern ab, dass die Prädation durch Füchse nicht die Hauptursache für den Populationsrückgang beim Feldhasen war, sondern dass eher durch Veränderungen in der Landschaft die Prädationseffekte verstärkt wurden. Eine Studie aus der ehemaligen Tschechoslowakei zeigte sogar, dass die Hasendichte durch ansteigende Habitatdiversität und ohne Manipulierung der Fuchspopulationen nahezu verdoppelt werden konnte (SLAMEČKA 1991).

3.4.2 „Gamebirds“

Die Reviews von VALKAMA et al. (2005) und GIBBONS et al. (2007) sind bislang die umfangreichsten Literaturstudien, die die Prädation auf verschiedene Vogelarten untersuchten. VALKAMA et al. (2005) arbeiteten vorhandene Literatur zur Beziehung zwischen Greifvögeln und Federwild (Raufußhühner,

Fasan und Rebhuhn) auf. Eine Auswertung verfügbarer Daten über Nahrungsanalysen von 52 europäischen Greifvögeln und Eulenarten ergab, dass bei 32 Arten - meistens Spezialisten für Kleinsäuger, Kleinvogel oder Insekten - niemals bis sehr selten Niederwildarten (Hasen, Kaninchen, Federwild) in ihrem Nahrungsspektrum vorkommen. Die zweite Gruppe von etwa 20 mittleren bis großen Greifvogel- und Eulenarten erbeuten Haar- und Federwild, aber für die der Anteil in der Nahrung sehr stark zeitlich und geographisch variiert. Nur bei drei dieser Greifvögel ist ein größerer Anteil Federwildes in der Nahrung vorhanden. Weitere sieben Arten können Federwild lokal in einem größeren Umfang nutzen. VALKAMA et al. (2005) weisen darauf hin, dass der Anteil einer bestimmten Beutetierart in der Nahrung eines Prädators nicht zwangsläufig den Einfluss dieses Prädators auf die Beutetierpopulation reflektiert.

VALKAMA et al. (2005) fanden bei ihren Recherchen 10 Studien, die verschiedene Greifvogel-Federwild-Systeme auf eine „numerical response“ (s. 6.1.1) untersucht haben. „Numerical response“ bedeutet, wie die Greifvogeldichte auf eine sich verändernde Beutetierdichte reagiert. In der Hälfte dieser Studien konnten keine solche Antworten gefunden werden, aber in den verbleibenden 4 Studien ließ sich eine „numerical response“ nachweisen, d. h. die Greifvögel reagierten auf eine Zunahme ihrer Beutetiere mit einer Zunahme ihrer Dichte und/oder des Bruterfolges. Dieses konnte für die Systeme „Haselhuhn-Habicht“ in West-Finnland (LINDÉN & WIKMAN 1980), „Waldhühner¹-Habicht“ in Nord-Finnland (TORNBERG & COLPAERT 2001), „Waldhühner²-Mäusebussard“ in West-Finnland (2001), „Alpenschneehuhn-Gerfalke“ in Island (NIELSEN 1999) sowie „Fasan-Habicht“ in Schweden (KENWARD et al. 1981, KENWARD 1986) bestätigt werden. Die „numerical response“ wurde in fast allen Systemen mit einer Zeitverzögerung von zwei bis drei Jahren festgestellt. Daher ist es möglich, dass Prädatoren Zyklen in der Populationsdynamik ihrer Beutetiere induzieren können.

Daten zur „functional response“ (s. 6.1.2) bei Greifvögeln sind kaum vorhanden. „Functional response“ beschreibt die Beziehung zwischen Beutetierdichte und Anzahl gefressener Beutetiere. Die meisten Studien in denen eine Beziehung zwischen Greifvögeln und Federwildpopulationen beschrieben wird, geben eine Schätzung der Prädationsrate an (Prozentsatz an der Beutetierpopulation), die von Greifvögeln konsumiert wird, aber nur mit wenigen Ausnahmen evaluieren sie die Auswirkungen auf die Herbstpopulationen oder den potentiell limitierenden Effekt auf den Ausgangsbestand in den Folgejahren. Eine „functional response“ des Typs III konnten für die Systeme „Schottisches Moorschneehuhn-Kornweihe“ in UK/Scotland (REDPATH & THIRGOOD 1997, THIRGOOD et al. 2000) und „Haselhuhn-Habicht“ in Süd-Finnland (LINDÉN & WIKMAN 1983) sowie des Typs II für „Schottisches Moorschneehuhn-Wanderfalke“ in UK/Scotland (REDPATH & THIRGOOD 1997, THIRGOOD et al. 2000) und „Alpenschneehuhn-Gerfalke“ in Island (NIELSEN 1999) nachgewiesen werden. Das System „Fasan-Habicht“ in Schweden (KENWARD et al. 1981, KENWARD 1986) ließ sich im Typ nicht weiter differenzieren und bei dem System „Rothuhn-Habicht“ in Spanien (MAÑOSA 1991, 1994) besteht Unklarheit, ob eine „functional response“ vorliegt. Die wenigen existierenden Studien mit „functional response“ zeigen, dass unter bestimmten Umständen die Prädation durch Greifvögel Federwildpopulationen limitieren kann und letztendlich auch die Jagdstrecke. Sowohl Anzahl als auch Umfang dieser Untersuchungen sind zu anspruchslos als dass man daraus beständige Schlüsse ziehen könnte. Darüber hinaus schließt die geographische Einseitigkeit zu Nord-Europa, wo Räuber-Beute-Gemeinschaften normalerweise etwas einfacher sind als im Süden, eine Extrapolation auf die vielfältigeren Ökosysteme in Zentral- und Südeuropa aus.

REIF et al. (2001) fand heraus, dass die Brutdichte und der Reproduktionserfolg bei Mäusebussarden in West-Finnland auf die Dichteschwankungen von Feldmäusen (*Microtus* spp.) reagieren. Die Autoren schlussfolgern aus ihren Untersuchungen, dass Mäusebussarde zusammen mit anderen generalistischen Prädatoren den Bruterfolg von Waldhühnern und anderen Niederwildarten (vornehmlich Jungtiere von Schneehasen) reduzieren können, wenn sie sich auf diese Alternativbeute aufgrund eines Rückgangs oder Populationstiefs in der Feldmauspopulation umstellen müssen. Daher können

¹ beinhaltet Haselhuhn (*Bonasa bonasia*), Birkhuhn (*Tetrao tetrix*), Auerhuhn (*Tetrao urogallus*) und Moorschneehuhn (*Lagopus lagopus*).

² beinhaltet Haselhuhn (*Bonasa bonasia*) und Birkhuhn (*Tetrao tetrix*).

Mäusebussarde nach REIF et al. (2001) zu kurzfristigen Populationszyklen bei Niederwildarten zumindest in Nordeuropa beitragen.

3.4.3 Rebhuhn

Die Ökologie und Populationsdynamik des Rebhuhns (*Perdix perdix*) war Gegenstand intensiver Forschung in den letzten Jahrzehnten. Aus diesen Forschungsarbeiten kristallisierte sich heraus, dass die Hauptursache für den erheblichen Bestandsrückgang in der hohen Kükensterblichkeit in Folge des Mangels an ausreichender Insektennahrung (Einführung der Herbizide 1950) zu suchen ist. Viele Studien konnten diese Beziehung bestätigen, obwohl die Prädation durch den Fuchs sowie Rabenvögel auch einen Einfluss auf die Bestandsdichten im Herbst und Frühjahr haben (TAPPER et al. 1996). Allerdings sind recht wenige Arbeiten vorhanden, die nicht in die Rubrik „Ausschlussversuch“ fallen und sich mit der Prädation beim Rebhuhn beschäftigen.

POTTS (1986) beziffert die durch Prädation bedingte Verlustrate des Nestes und der brütenden Henne mit 80 %. Als Haupträuber von Rebhuhngelegen konstatiert POTTS Rabenvögel (10 %), Ratte (7 %), Igel (3 %) und Dachs (2 %), wohingegen Fuchs (22 %), Hermelin und Katze (je 5 %) sowie Hunde (4 %) als Prädatoren bei Rebhennen auf dem Nest genannt werden. Des Weiteren findet POTTS (1986) einen signifikant positiven Zusammenhang zwischen der Nestdichte und den Nestverlusten (meist Prädation), d. h. die Prädations- oder Verlustrate ist umso höher je mehr Nester vorhanden sind (dichteabhängig).

REITZ et al. (1993) fanden bei ihren Untersuchungen in Frankreich, dass Prädation die größte Mortalitätsursache erwachsener Rebhühner in der Brutzeit darstellt. Etwa 54 % der Gesamtmortalität wurde dabei durch Prädation verursacht, wovon 59 % auf Greifvögel entfielen.

BRO et al. (2001, 2006) führten umfangreiche Telemetriestudien an Rebhühnern in Frankreich durch. Sie erkennen die Kornweihe (*Circus cyaneus*) und Rohrweihe (*Circus aeruginosus*) als bedeutende Prädatoren, die bis zu 29 % der Mortalität bei brütenden Rebhennen ausmachen. An der Gesamtmortalität brütender Hennen ist die Prädation (Säuger, Vögel) mit 73 % beteiligt. Die Prädationsrate auf brütende Hennen war positiv mit der Abundanz von Rohr- und Kornweihe korreliert, was eine zusätzliche Mortalität in Gebieten mit Vorkommen von Weißen bedeutet. Die Prädationsrate war dagegen nicht mit der Abundanz von Fuchs und Marderartigen korreliert.

BRO et al. (2001) fanden keine überzeugende Beziehung zwischen Prädationsrate und Habitateigenschaften, konnten jedoch einen positiven Zusammenhang zwischen der Abundanz von Weißen und der mittleren Feldgröße beobachten. Dieses weist darauf hin, dass die Habitateigenschaften aufgrund der Prädatorendichte oder der Habitat abhängigen Prädation zu höheren Prädationsraten beitragen.

NEWTON & MARQUISS (1982), UNDERHILL-TAG (1993), SWANN & ETHERIDGE (1995) belegen durch Beuterefundes an Horsten von Mäusebussard (*Buteo buteo*), Wiesenweihe (*Circus pygargus*) und Sperber (*Accipiter nisus*), dass Rebhühner nur zu einem kleinen Anteil von 0,08 bis 2,2 % vorkamen.

PARISH & SOTHERTON (2007) schätzten aus ihren Untersuchungen an 42 wilden Rebhühnern in Schottland, die über einen Zeitraum von 12 Monaten überwacht wurden, dass im Vergleich zur Gesamtmortalitätsrate von 60 % etwa 19 % von Greifvögeln erbeutet wurden. Die Autoren berichten über Angriffe von Mäusebussarden und Sperbern, die aber keinen Jagderfolg hatten. Allerdings konnten sie den Hauptprädatoren nicht identifizieren.

WATSON (2004) und WATSON et al. (2007) berechneten die Winterverluste aus der Bejagung und Prädation (Fuchs und Greifvögel) anhand von Zähl- und Streckendaten sowie Prädationshinweisen an Kadavern in einer Langzeitstudie in Sussex, England. Die Prädation durch den Sperber war weit häufiger als durch den Mäusebussard. POTTS (1986) und AEBISCHER (1997) benutzten ein deterministisches Populationsmodell unter einer Auswahl von verschiedenen Managementszenarien und Bejagungsintensitäten, um den Prädationseffekt von Greifvögeln auf den Frühjahrsbestand beim Rebhuhn zu prognostizieren. Die durch Greifvögel verursachte Wintermortalität bei Rebhühnern wurde zwischen 9,5 % der Herbstdichte und 15 % der Dichte nach der Bejagung geschätzt, abhängig davon, wann die meisten Verluste durch Greifvögel erfolgten, d. h. vor oder nach der Bejagung

(WATSON et al. 2007). Andere Modelldurchläufe untersuchten die Konsequenzen einer intensiven Bejagung auf Basis von Aussetzaktionen. Ohne den Einfluss von Greifvögeln berechnete das Modell eine Reduzierung der Frühjahrsdichte von 68-85 %. Daraus folgerte WATSON et al. (2007), dass der Einfluss des Sperbers am größten war, wenn Rebhuhndichten auf ein sehr niedriges Niveau fielen, z. B. durch die Bejagung oder durch Habitatverluste. Eine Extrapolation dieser Ergebnisse auf andere Gebiete war nicht möglich, da es keine vergleichbaren Daten mit höheren Rebhuhn- und Greifvogeldichten sowie geringeren Streckenergebnissen gab (WATSON 2004). PARK et al. (2008) kritisiert diese Schlussfolgerungen wie folgt. Um die Winterverluste zu berechnen wurde angenommen, dass die Differenz zwischen Herbst- und Frühjahreinschätzung des Rebhuhnbestandes vollständig mit Verlusten aus Bejagung und Prädation erklärt werden können, d. h. keine Abwanderung oder Tod durch andere Ursachen besteht. Alle nicht auf die Jagdstrecke entfallenen Rebhühner wurden durch Füchse oder Greifvögel erbeutet. Die Prädationsrate durch Greifvögel wurde aus Hinweisen an gefundenen Kadavern geschätzt. Aufgrund der geringen Rebhuhndichten war die Stichprobengröße allerdings sehr gering und dürfte nicht repräsentativ für die Greifvogelprädation an der gesamten Rebhuhnpopulation sein. Von daher ist das Modell geeignet die relativen Effekte verschiedener Managementszenarien zu untersuchen, aber es besteht Unklarheit darüber wie viel Vertrauen der absoluten Reduktionsrate von Greifvögeln, besonders des Sperbers, auf den Frühjahrsbestand geschenkt werden darf.

In Finnland untersuchten PUTAALA et al. (2001) die Prädationsverluste von 144 wilden und 153 von Hand aufgezogenen Rebhühnern im Rahmen einer Telemetriestudie (1991-1995). Die Überlebensrate bei den wilden Rebhühnern am 7. Tag nach der Besenderung variierte mit 36 % bis 46 % zwischen zwei Gebieten im Frühjahr, wohingegen die der aufgezogenen um den Faktor 10 geringer war. Die Überlebensrate der aufgezogenen und im Herbst ausgesetzten Rebhühner schwankte zwischen den Jahren und bewegte sich zwischen 7,4 % und 42,1 %. Als Hauptursache konnten PUTAALA et al. (2001) die Prädation ausmachen, die einen Anteil von 84 % der Gesamtsterblichkeit für beide Aussetzungstypen hatte. Unter den Prädationsverlusten waren die Hälfte Greifvögeln zuzuordnen. Die Hauptprädatoren waren der Habicht (*Accipiter gentilis*) und Katzen (*Felis catus*).

BRO et al. (2004) untersuchten die Effektivität von mosaikartig angelegten Streifen (Mais-Kohlmischungen) im Agrarland, die die Wintermortalität bei Rebhühnern reduzieren sollten. Dabei beobachteten die Autoren im Herbst und Frühwinter eine Konzentration von Rebhühnern in der Nähe dieser Streifen im Gegensatz zu den Kontrollgebieten. Aus der Tatsache, dass Füchse und Kornweihen diese Flächen zum Nahrungserwerb oft aufsuchen sowie häufigen Totfunden von Rebhühnern in der Umgebung dieser Streifen, vermuten die Autoren das Vorliegen einer ökologischen Falle für Rebhühner. Dieses ließ sich jedoch aufgrund ungenügender Zählungen im Bereich dieser Streifen statistisch nicht verifizieren.

RANDS (1988) beschreibt die Nistplatzwahl und Nestprädation bei Rebhühnern (*Perdix perdix*) und Rothühnern (*Alectoris rufa*) in Süd-England. Die Prädationsrate bei Rebhuhnnestern war umso geringer je größer der Altgrasanteil und je größer der Abstand zu Lücken in den Heckenreihen (Knicks) war.

ŠÁLEK et al. (2004) weisen auf eigene, nicht publizierte Beobachtungen hin, dass neben Elstern (*Pica pica*) auch der Igel (*Erinaceus* spp.) Gelege des Rebhuhns prädiert.

3.4.4 Fasan

In Süd-Schweden erbeuteten Habichte ca. 19 % der 4300 ausgesetzten Fasane während des Herbstes und Winters (KENWARD 1977). Nach KENWARD et al. (1981) betrug die Wintermortalität etwa 64 % bei wilden Fasanehen und 76 % bei wilden Fasanehen, wobei der Habicht zu etwa 88 % bzw. 23 % beteiligt war. Ergebnisse aus sieben Untersuchungsgebieten in Schweden und Norddeutschland zeigten, dass eine schwach sigmoidale „numerical response“ (s. 6.1.1) bei der Prädation von Habichten auf Fasanepopulationen im Winter existiert, d. h. eine Zunahme der Greifvogeldichte bei steigender Beutetierdichte (KENWARD 1986). In einem Gebiet überstieg die Prädationsrate sogar 5 % pro Monat wo sich Habichte aufgrund einer hohen Dichte von Kaninchen räumlich ansammelten.

Desweiteren untersuchte KENWARD et al. (2001) im Rahmen einer Telemetriestudie die Prädation durch den Bussard bei ausgesetzten Fasane in Südengland von 1990 bis 1995. Daten von 136 besenderten Mäusebussarden, Beuterefund an 40 Horsten, Aufzeichnungen von 10 Berufsjägern sowie Vegetationsaufnahmen gingen in diese Studie ein. Von 20725 ausgesetzten Fasane wurden 4,3 % von Bussarden, 0,7 % von Eulen, 0,6 % von Sperbern, 3,2 % von Füchsen und 0,5 % von anderen Raubsäugern erbeutet. Obwohl die Prädationsrate an einigen Freilassungsorten 10 % überstieg, war sie an Orten mit guter Bodenbedeckung und großer Menge an freigelassenen Vögeln vernachlässigbar.

ERLINGE et al. (1984) beschreiben die Prädation auf den Feldhasen und Fasan für südschwedische Populationen. Dabei wurden mindestens 40 % des geschätzten jährlichen Zuwachses bei Feldhasen und nahezu 60 % der subadulten Fasane durch Prädatoren erbeutet. Die Autoren erkennen als vorherrschende Prädatoren Füchse und Katzen beim Feldhasen sowie Füchse (66 % an der Gesamtprädation) gefolgt von Habichten und Katzen beim Fasan. Nichtsdestotrotz machen Feldhasen und Fasane nur 3 bzw. 1 % der aufgenommenen Biomasse in der Nahrung von Prädatoren aus. Fasane nester wurden hauptsächlich von Rabenkrähen und Dachsen während der Legephase (70 % bzw. 10 %) und Brutphase (18 % bzw. 20 %) prädiert. Da sich die Aussagen von ERLINGE et al. (1984) auf Kotanalysen beziehen, ist nicht bekannt in welchem Ausmaß die Beutetiere auch tatsächlich von den Prädatoren getötet wurden oder es sich um Fallwild handelte und ob die Prädatoren überwiegend prädisponierte Beutetiere prädierten.

Zwischen 1990 und 2003 analysierten DRAYCOTT et al. (2008) Daten von 444 telemetrierten Fasanehen zur Brutzeit aus sechs verschiedenen Gebieten (5 Großbritannien, 1 Österreich), um das Schicksal und die Überlebensraten von Fasanehenestern in Abhängigkeit von verschiedenen Variablen wie Habitat, Prädatorenkontrolle, Hennenalter und -dichte sowie Monat zu bestimmen. Der Bruterfolg, d. h. die Anzahl geschlüpfter Gelege bezogen auf die Ausgangsnestanzahl, über alle Gelege und Jahre betrug 34 %. Dabei war die Prädation mit 43 % der Hauptgrund für den Brutmisserfolg bzw. 68 % bezogen auf alle Nestverluste. Landwirtschaftliche Bearbeitungsmaßnahmen trugen nur zu 5,5 %, aufgegebene Nester zu 10 % und prädierte Hennen in Abwesenheit am Nest zu 6,8 % zum Brutmisserfolg bei. Die Wahrscheinlichkeit des Nestes von der Legephase unbeschadet in die Brutphase zu gelangen betrug 28 %, die Brutphase zu überstehen 37 % und in der Gesamtheit nur 10 %. Die oben genannten Variablen hatten keinen Einfluss auf die Nestüberlebenswahrscheinlichkeit, außer in zwei Gebieten mit Prädatorenkontrolle. Dort war die Nestprädationsrate signifikant niedriger als in den übrigen vier Gebieten, in denen eine Prädatorenkontrolle auf einem geringen Niveau durchgeführt wurde. Als wichtigste Gelegeprädatoren erkannten DRAYCOTT et al. (2008) mit mindestens der Hälfte aller Prädationsereignisse den Fuchs (23 %) und Rabenvogel (24 %). Von allen erbeuteten Gelegen ließen sich 7 % dem Dachs zuordnen, 13 % anderen Raubsäugern und nicht identifizierbare waren mit 33 % vertreten.

Fasane und Rebhühner produzieren im Vergleich zu anderen Bodenbrütern (Feldlerche, Grauammer, Waldschnepfe) größere Gelege und haben dadurch eine längere Gesamtbrutzeit. Daher sind sie über

einen vergleichsweise längeren Zeitraum auch stärker durch Prädation gefährdet als andere Vogelarten des Agrarlandes. Ein weiterer Faktor der Hühnervögel während der Brutzeit verwundbar für Prädation macht, ist die bevorzugte Nutzung von Randhabitaten oder Grenzstrukturen in der sie den Großteil ihrer Zeit verbringen (ROBERTSON et al. 1993). Zugleich sind diese für opportunistische Beutegreifer (Fuchs, Rabenvögel) vorteilhafte Habitate und können Hühnervögel besonders anfällig für Prädation machen (STORCH et al. 2005, GIBBONS et al. 2007). HILL & ROBERTSON (1988) analysierten die Ergebnisse von acht Neststudien beim Fasan von 1941 bis 1984 aus. Die große Variation des Bruterfolgs von 10 bis 51 % stand hauptsächlich in Beziehung mit Unterschieden in der Nestprädation und landwirtschaftlichen Bearbeitungsmaßnahmen.

Verschiedene Studien belegen einen grundsätzlichen Verhaltensunterschied zwischen wilden und aufgezogenen, ausgesetzten Hühnervögeln. Dabei muss berücksichtigt werden, dass Prädation einerseits durch entsprechende, angeborene Verhaltensweisen vermieden wird und andererseits erlernte Muster in der Habitatnutzung und genaue Kenntnis der Umgebung eine erhebliche Rolle für das Überleben spielen. Daher sind die Verluste durch Prädatoren bei ausgesetzten Vögeln vergleichsweise höher als bei freilebenden Wildvögeln (HILL & ROBERTSON 1988, BRITTAS et al. 1992).

3.4.5 Andere Bodenbrüter, Singvögel

Das folgende Kapitel befasst sich mit dem in den letzten Jahren sehr umfangreich behandelten Themenkomplex Prädation an bodenbrütenden, nicht bejagbaren Arten und zeigt, dass Prädation eine allgemeine und natürliche Erscheinung in vielen Artengemeinschaften ist, insbesondere aber bei bedrohten oder im Bestand rückläufigen Arten von existentieller Bedeutung sein kann. Darüber hinaus soll es zu einem besseren und vor allem weit gefassten Verständnis über Räuber-Beute-Beziehungen beitragen, die vielfach nicht monokausal verbunden sind. Auch Analogieschlüsse auf die bejagbaren Arten Rebhuhn, Fasan und Feldhase können und dürfen hier nicht gezogen werden, da die Prädationsverluste verschiedener Arten lokal sehr unterschiedlich sein können (BELLEBAUM 2002, BARKOW 2005). Zudem ist sowohl die Zusammensetzung der Prädatorengemeinschaft als auch die Verfügbarkeit an Hauptbeutetieren stets unterschiedlich.

Eine umfassende Übersicht zur Prädation an bodenbrütenden Vogelarten vornehmlich für Deutschland geben LANGGEMACH & BELLEBAUM (2005) und BELLEBAUM (2002). Bei diesen Arbeiten kristallisiert sich heraus, dass Raubsäuger eine zunehmend dominierende Bedeutung im Prädationsgeschehen erlangen (Übersicht bei BELLEBAUM 2002, KÖSTER & BRUNS 2003, ENGL et al. 2004, MELTER & SÜDBECK 2004, SÜDBECK & KRÜGER 2004, TEUNISSEN et al. 2004, 2005b). Am häufigsten wurde der Fuchs als Prädatör genannt (SCHULZ 1998, BELLEBAUM 2002, KÖSTER & BRUNS 2003, BOSCHERT 2005, EIKHORST 2005, GRIMM 2005, JUNKER et al. 2005, KUBE et al. 2005, FREISE et al. 2006), der nicht nur das gesamte Gelege, sondern auch die Altvögel prädiert kann (z. B. LITZBARSKI 1998, GÄRTNER & KLAUS 2004, KUBE et al. 2005). Einige Autoren fanden allerdings in ihren Untersuchungen keinen stark negativen Einfluss des Fuchses auf Bodenbrüter (BRUNS et al. 2001).

Unter den Marderartigen treten Iltis (*Mustela putorius*) und Hermelin (*Mustela erminea*) in vielen Gebieten als Prädatoren auf und wurden stellenweise als wichtigste Verlustursache bei Wiesenbrütern festgestellt (BELTING et al. 1997, KÖSTER & BRUNS 2003, BELLEBAUM & BOCK 2004, THYEN et al. 2005). Die größeren Marderartigen Baum- (*Martes martes*) und Steinmarder (*Martes foina*) sowie der Dachs (*Meles meles*) sind an der Gesamtprädation beteiligt, aber nicht in bestandsgefährdenden Größenordnungen. In Einzelfällen traten größere Verluste durch Steinmarder auf (KUBE et al. 2005). In den eingefriedeten Flächen der Großtrappengebiete, die größere Raubsäuger ausschließen, waren trotz Anwesenheit beider Marderarten sowie Iltis und Hermelin keine Verluste von Trappeneiern oder -Jungvögeln durch diese nachzuweisen, während Gelege des Rebhuhns (*Perdix perdix*) mehrfach

durch kleinere Musteliden gefressen wurden (Zitiert aus LANGGEMACH & BELLEBAUM 2005: STAATLICHE VOGELSCHUTZWARTE BRANDENBURG, unveröff.).

Die beiden Neozoen Marderhund (*Nyctereutes procyonoides*) und Waschbär (*Procyon lotor*) scheinen als Nestprädatoren im Vergleich zu anderen Prädatoren noch keine bedeutende Rolle zu spielen. Im Gegensatz dazu geht vom Amerikanischen Nerz (*Mustela vison*) ein übergeordnetes Gefährdungspotential für Bodenbrüter aus (CRAIK 1997, MACDONALD et al. 1999, NORDSTRÖM et al. 2003, LAUBERGS & VIKSNE 2004, NORDSTRÖM & KORPIMAKI 2004).

Brutverluste durch Wildschweine (*Sus scrofa*) sind bislang nur vereinzelt nachgewiesen und scheinen nur in Einzelfällen von besonderer Bedeutung zu sein, wie z. B. mit 26 % der Prädationsverluste bei der Wiesenweihe (RYSILAVY 2005) (entspricht 8 % Gesamtverlust durch Schwarzwild) oder mit 19 % bei der Feldlerche (JEROMIN 2002). Der Anteil der Prädationsverluste durch Wildschweine dürfte in hohem Maße von Raum und Zeit abhängen.

Die Bedeutung von Rabenvögeln als Nestprädatoren bei Wiesenbrütern ist in vielen Studien untersucht worden. Danach bestätigte sich die Grundaussage eines geringen Einflusses sowohl für die Gelegeprädation (Übersichten bei: MÄCK & JÜRGENS 1999, BELLEBAUM 2002, LANGGEMACH & DITSCHERLEIN 2004) als auch für die Kükenverluste (BLÜHDORN 2002, LITZBARSKI 2002, TEUNISSEN et al. 2004, JUNKER et al. 2005). Vorgenanntes wird vor allem dadurch unterstützt, dass die Gelegeprädation hauptsächlich nachts vollzogen wird und dadurch Rabenvögel als Nestprädatoren geringeren Stellenwert haben (EIKHORST & MAURUSCHAT 2002, EIKHORST & BELLEBAUM 2004).

Auch der Igel (*Erinaceus europaeus*) kann lokal eine Rolle als Gelegeprädator spielen, vor allem auf Inseln auf denen er eingeführt wurde (vgl. 3.2; JACKSON 2001, JACKSON 2003).

TEUNISSEN et al. (2005a, 2008) und beschreiben für den Kiebitz (*Vanellus vanellus*) und die Uferschnepfe (*Limosa limosa*) die Anteile verschiedener Prädatoren an den Gelege- bzw. Kükenverlusten. Bei den Gelegeverlusten waren Raubsäuger zu 91,4 % beteiligt (im Durchschnitt: 58 % Fuchs, 21 % Hermelin, 1,6 % Igel, 2,4 % Steinmarder u. a.), wohingegen bei den Kükenverlusten der Prädationsschwerpunkt mit 70,8 % bei den Vögeln lag (im Durchschnitt: 17,3 % nicht identifizierter Vogel, 12,2 % Mäusebussard, 15,4 % Marderartige, 7,9 % Graureiher, 6,3 % Rabenkrähe u. a.). Allerdings konstatieren die Autoren für die artbezogenen Prädationsraten der Gelege eine enorme Abweichung zwischen den Gebieten und Jahren. Diese waren bei den Kükenverlusten weniger ausgeprägt. In Gebieten mit mehr als 50 % Gelegeverlust nahm die nächtliche Prädation den größeren Wert an. Insgesamt nahm der Prädationsdruck mit zunehmender Offenheit der Landschaft ab. In den Modellierungen der Untersuchung war die Prädation auf Küken für die Population der Wiesenvögel der wirkungsvollste Faktor, während die Wirkung der Gelegeprädation geringer oder vergleichbar zu anderen Faktoren (z. B. Verluste durch Mahd) war.

Interessanterweise zeigte sich, dass die Höhe der Verluste sowohl von Eiern als auch von Jungvögeln weitestgehend von der Anzahl im Brutgebiet lebender Beutegreifer unabhängig war. Landschaftliche und landwirtschaftliche Faktoren schienen in diesem Kontext eine wesentlich größere Rolle zu spielen und zudem auch das Ausmaß zu bestimmen, in dem bodenbrütende Vögel von Beutegreifern erbeutet werden konnten. In flurbereinigten, trockengelegten Arealen waren die Verluste durch Beutegreifer beispielsweise deutlich größer als in weitgehend naturbelassenen Gebieten mit zahlreichen Teichen. Außerdem erwies sich die vorhandene Deckung als Einflussgröße von erheblicher Bedeutung: Wo Wiesen, die bodenbrütenden Vögeln als Sichtschutz vor Beutegreifern dienen konnten, erst spät in der Saison gemäht wurden, verzeichneten die Wissenschaftler erheblich geringere Verluste als auf früh abgeernteten Flächen.

Der Verlust von Habitaten sowie deren Qualitätsrückgang als eine Folge der landwirtschaftlichen Intensivierung werden weithin als die primäre Rückgangsursache vieler Vogelarten in der

Agrarlandschaft angesehen (TUCKER et al. 1994, CHAMBERLAIN et al. 2000, ROBINSON & SUTHERLAND 2002). Bei im Bestand rückläufigen Bodenbrütern wurden hohe Nestprädationsraten festgestellt, z. B. mit 57 % beim Kiebitz (MILSOM 2005), 34 % bei der Feldlerche (DONALD et al. 2002), 37 % bei der Grauammer (BRICKLE et al. 2000) und 42 % bei der Goldammer (BRADBURY et al. 2000). In vielen dieser Studien konnte zwar die Prädation als Hauptursache für den Brutmisserfolg bestätigt werden, jedoch wurden über die Identität des Prädators oder die relative Bedeutung der einzelnen Prädatorenarten nur wenig Informationen bereitgestellt bzw. gar nicht erhoben. COTÉ & SUTHERLAND (1997), NEWTON (1998) und EVANS (2004) beschreiben in ihren Reviews, dass die Prädation von Nestern einen signifikant, negativen Effekt auf die Populationsdynamik vieler Vogelarten verursachen kann. Darüber hinaus gibt es zunehmend Belege für die Limitierung von Bodenbrüterpopulationen durch Prädation (GIBBONS et al. 2007). Hohe Prädationsraten resultieren im Wesentlichen aus den hohen Populationsdichten opportunistischer Beutegreifer, insbesondere des Fuchses oder der Rabenvögel (EVANS 2004, BAILLIE et al. 2007, GIBBONS et al. 2007) oder durch eine zunehmende Prädationsanfälligkeit von Gelegen infolge einer Habitatverschlechterung (EVANS 2004, WHITTINGHAM & EVANS 2004). Beide Faktoren sind eng miteinander verbunden.

BOLTON et al. (2007) fanden heraus, dass eine Prädatorenkontrolle (Fuchs und Rabenvögel) nur dann das Potential aufweist, die Nestüberlebensrate von Kiebitzen (*Vanellus vanellus*) zu erhöhen, wenn sie in Gebieten mit hohen Prädatordichten durchgeführt wird.

DONALD et al. (2002) berichten aus Süd-England, dass eine intensive Prädatorenkontrolle einen stark positiven Effekt auf die Überlebensrate von Nestern der Feldlerche (*Alauda arvensis*) zur Folge hatte.

MACDONALD & BOLTON (2008) geben eine Literaturübersicht zur Nestprädation bei Watvögeln (*Charadriiformes*), deren Populationen in Europa teilweise erhebliche Bestandrückgängen erfahren haben. In einer Vielzahl von Studien dienten Spuren am Nest nach einer erfolgten Prädation zur Bestimmung des Prädationszeitraumes und -verursachers. Darüber hinaus kam in einer kleineren Anzahl Überwachungskameras und/oder Temperaturlogger am bzw. im Nest zum Einsatz, die eine erheblich bessere Bewertung des Prädationsgeschehens erlauben. Je nach verwendeter Methode zeigen die Studien, dass nachtaktive Raubsäuger zum überwiegenden Anteil an der Nestprädation beteiligt sind. Mehr als die Hälfte der durchgesehenen Studien berichten über Gelegeverluste von über 50 %, die allein der Prädation zuzurechnen waren. Dabei kommt dem Fuchs und den Marderartigen (vornehmlich Hermelin) eine besondere Prädationsbedeutung zu.

4 Krankheiten, Parasiten und Prädation

Eine der Schlüsselfragen in der Ökologie bezieht sich auf das Ausmaß mit dem Parasiten Wildtierpopulationen regulieren können (ROYAMA 1992). Die meisten Forschungsarbeiten konzentrierten sich auf populationsregulierenden Mechanismen, die durch Prädation, Konkurrenz oder Ressourcenknappheit, Krankheiten sowie des Wetters getrieben wurden. Der Einfluss von Parasitismus wurde oft wenig Beachtung geschenkt, weil die Wirt-Parasit-Beziehung aufgrund ihrer Koevolution als neutral oder gutartig betrachtet wurde (LACK 1954, TOMPKINS et al. 2002).

Eine Vielzahl von Studien belegen den Einfluss von Parasiten und Krankheiten auf eine erhöhte Mortalitätsrate bei verschiedenen Tierarten (FLANDERS & BADGLEY 1960, MOSS et al. 1990, BROWN et al. 1995, SCHWEIGMANN et al. 1995, THOMAS et al. 1998, LENBURY et al. 1999, WILLIAMS & DAY 2001, FAGAN 2002, CHOO et al. 2003, NEWAY et al. 2005, IRVINE 2006, SEPPALA et al. 2006, SEPPALA et al. 2008). Obwohl Krankheiten und Parasiten massive klinische Effekte verursachen und in deren Folge die Tiere verenden können, üben Parasiten oftmals einen primär nicht letalen, sondern subtilen aber bedeutsamen Einfluss auf die populationsregulierenden Schlüsselparameter Fitness, Reproduktion und Überleben aus ohne dabei klinische Symptome zu zeigen (GUNN & IRVINE 2003). Sie besitzen daher das Potential die Populationsdynamik ihrer Wirte kurzfristig wesentlich zu beeinflussen (ANDERSON 1978). Für einige Säugetierarten ist es nachgewiesen, dass Parasiten die Fitness, die

Fekundität und/oder das Überleben ihrer Wirte reduzieren können (z.B. Schafe: GULLAND et al. 1993, Rentier: ALBON et al. 2002, Schneehase: NEWAY et al. 2004). Zum Beispiel sind gastro-intestinale Fadenwürmer (Nematoden) weitverbreitet und verursachen normalerweise subklinische Effekte wie eine reduzierte Kondition und Wachstumsraten bei Nutztieren (COYNE & SMITH 1994). Gleichermaßen können auch Wildtiere erheblich mit Parasiten belastet sein und ähnliche Auswirkungen auf ihren Wirt haben wie dieses GULLAND (1995) in seinem Review zeigt. Es gibt bislang keine Studie, die eine Verbindung zwischen Krankheit und langfristigem Populationsrückgang beim Feldhasen, Fasan und Rebhuhn in Deutschland aufzeigt.

Sofern das Überleben und die Reproduktion von infizierten Tieren betroffen sind, bestimmt die Prävalenz (Vorkommenshäufigkeit) in der Population die Bedeutung für die Wirtsdynamik. Ist die Prävalenz des Erregers hoch (Epidemiologischer Ausbruch), d. h. es existieren viele Individuen mit einer reduzierten Fitness, dann wird zumindest in der Theorie die Dynamik der Gesamtpopulation beeinflusst. Effekte auf einzelne Individuen sind bei Freilandpopulationen in der Regel sehr schwer nachzuweisen und werden zudem dadurch erschwert, dass die Richtungsursache meist nicht exakt zu bestimmen ist:

Verursachen Parasiten eine schlechte körperliche Verfassung oder sind Individuen mit geringer Kondition anfälliger für Infektionen? Indirekt können Parasiten ihren Wirt beeinflussen in dem sie ihn anfälliger für Prädation machen (IVES & MURRAY 1997, MURRAY 2002).

Die genauen Wirkketten sind oftmals unverstanden, denkbar sind aber vielfach Verhaltensänderungen durch die eine Prädation begünstigt wird. Verhaltensänderungen in Wirtsorganismen können entweder ein Ergebnis der Reaktion des Wirtes auf den Parasiten sein oder eine Folge der Gastgeber-Manipulation durch den Parasiten und so für den Parasiten nutznießend sein. Wie man glaubt, wird der letztere Fall besonders von Parasiten mit komplizierten Lebenszyklen ausgewählt, die einen oder mehrere Zwischenwirte einbeziehen.

In Europa wurde bislang nur äußerst wenig Forschungsarbeit geleistet, um die Rolle von Parasiten als Treiber für die Populationsdynamik beim Feldhasen zu eruieren. Die meisten Untersuchungen über den Feldhasen waren eher deskriptiver Natur als analytisch epidemiologischer oder sie wurden zur Bestimmung des Übertragungsrisikos von Krankheiten auf den Menschen durchgeführt (z. B. TREML et al. 2007). Umfangreiche Literatur zu dieser Thematik existiert für den Schneehasen (*Lepus timidus*) und den Schneeschuhhasen (*Lepus americanus*) (MURRAY et al. 1997, NEWAY et al. 2004, NEWAY et al. 2005).

Neben einem großen Spektrum an Parasiten (IRVIN 1970, FORSTNER & ILG 1982, SOVERI & VALTONEN 1983, SEDLAK et al. 2000) treten beim Europäischen Feldhasen eine Reihe von viralen und bakteriellen Infektionskrankheiten auf (BORG 1987, POLI et al. 1991, FUCHS & WEISSENBOCK 1992, DUFF et al. 1994, FRÖLICH et al. 1996, LAMARQUE et al. 1996, RATTENBORG 1997, DEUTZ & HINTERDORFER 2000, HAERER et al. 2001, Übersicht in: WIBBELT & FRÖLICH 2005).

Einige der beim Feldhasen vorkommenden Krankheiten müssen im Zusammenhang mit Umwelteinflüssen gesehen werden, wie z. B. das Wetter, die Jahreszeit sowie die Populationsdichte und Altersstruktur. Einige Krankheiten werden durch feuchte Witterungsbedingungen begünstigt, andere beeinflussen die Jugendsterblichkeit mehr als die der Erwachsenen und wieder andere sind dichteabhängig (LAMARQUE et al. 1996, TREML et al. 2007).

So zitiert WINCENTZ (2009) die vorläufigen Ergebnisse von ASFERG et al. (ASFERG, WINCENTZ & HAMMER in Vorbereitung). Von 546 erlegten dänischen Hasen aus drei Jagdjahren waren 92 % mit Coccidien (*Eimeria spp.*) infiziert und von diesen waren 15 % sehr massiv. Der Anteil der schwer infizierter Feldhasen variierte erheblich zwischen acht untersuchten Populationen (alle mit N>30: 2,8 % in Hjelm bis 28,6 % in Bornholm). Die Infektionsrate mit Coccidien war bei den Junghasen

signifikant höher als bei den Althasen (25 % gegen 9 %). Im Vergleich dazu war die Infektionsrate mit 83 % von 108 tot aufgefundenen Hasen in der gleichen Periode etwas niedriger, aber hier waren 33 % schwer infiziert (55 % Junghasen, 23 % Althasen). Diese Ergebnisse sollen zeigen, dass Infektionsraten in frei lebenden Feldhasen recht hoch sind und dass Ergebnisse aus Autopsien von Fallwildhasen mit großer Sorgfalt zu interpretieren sind, bevor die ermittelten Infektionsraten auf die Wildpopulation übertragen werden.

VON BRAUNSCHWEIG (1997) betont, dass bei der Bewertung von "Verlusten durch Krankheiten" keinesfalls vergessen werden darf, "auch eine gewisse Dunkelziffer von Hasen" mit einzubeziehen, welche eine Krankheit überstanden hätten, wenn sie nicht, in krankem Zustand, vorher von Prädatoren erbeutet worden wären.

Ohne Zweifel stellen Infektionskrankheiten einen Mortalitätsfaktor beim Feldhasen dar: HAERER et al. (2001) behaupten, dass 15 % der Gesamtmortalität durch Krankheiten verursacht wird. Zudem kann die Prävalenzrate von Jahr zu Jahr erheblich schwanken und erscheint in benachbarten Populationen ohne erkennbare Synchronisation (FRÖLICH et al. 2003). Krankheiten treten sporadisch auf und Parasiten kommen häufig vor, aber beide scheinen eine geringe Rolle bei der Formung der Populationsdynamik zu spielen. Obwohl sie zu einer additiven Mortalität führen können, beeinflussen sie wahrscheinlich nicht den Langzeittrend der Populationen (HAERER et al. 2001, FRÖLICH et al. 2003). Die negativen Einflüsse von Krankheiten und Parasiten auf Feldhasenpopulationen werden vielmehr auf lokaler Ebene gesehen und äußern sich als Kurzzeitschwankungen der Populationsdichten von Jahr zu Jahr.

In Nordamerika weisen Schneeschuhhasen einen regelmäßigen 10jährigen Populationszyklus auf und sind damit eine der intensiv untersuchtesten Wildtierpopulationen. Obwohl das Zusammenspiel von Prädation und Nahrungsverfügbarkeit Populationen destabilisieren können, war es dennoch unklar worin die treibende Kraft der Zyklen besteht (KREBS et al. 2001, BOUTIN et al. 2002). Die Beobachtung, dass Schneeschuhhasen pathogene gastro-intestinale Fadenwürmer tragen, führte zu einer Studie, die deren Einfluss und die Konsequenz für die Populationsregulation untersuchte. Die Resultate zeigten, dass die Körpermasse negativ mit Belastungen von *Obeliscooides cuniculi* zwischen Mai und Juni zusammenhing. Außerdem zeigten die Hasen, die mit einem Anthelminthikum behandelt wurden, zwar keine Zunahme in der Körpermasse, wohl aber in ihrer Überlebensrate. Dieses führte zu weiteren Studien, die die erhöhte Anfälligkeit für Prädation und damit reduzierter Überlebensrate über eine parasitär induzierte Verhaltensänderung untersuchten. Die Einbeziehung dieses Aspektes in eine simulierte Populationsdynamik ergab eine zunehmende Instabilität (IVES & MURRAY 1997, MURRAY et al. 1997, MURRAY et al. 1998, MURRAY 2002) immer dann, wenn zu dem Hasen-Prädator-System der Faktor Parasiten hinzugegeben wurde, d. h. subletale Effekte durch die Nematodeninfektionen erhöhten das Prädationsrisiko. Dabei wirkten die Faktoren Prädation und Parasiten stets multiplikativ.

WATSON & HEWSON (1973) und NEWAY et al. (2005) beschreiben für den Schneehasen (*Lepus timidus*) un stabile Populationsdynamik mit 7 bis 12 Jahre andauernde Fluktuationen in der Abundanz. Diese Hasen wiesen einen bedeutsamen Befall mit den gastro-intestinalen Fadenwürmer *Graphidium strigosum* und *Trichostrongylus retortaeformis* auf (IASON & BOAG 1988). Es folgten Studien, um den Effekt der Parasiten sowie der Befallsintensität auf die Reduzierung des Körpergewichts, der Reproduktion und Überlebensrate zu analysieren. Daten von 589 untersuchten Schneehasen zeigten, dass diese Fadenwürmer innerhalb der Wirtspopulation häufig vorkamen, aber nur einen geringen Zusammenhang zwischen Befall und abnehmendem Körpergewicht erbrachten (NEWAY et al. 2005). Jedoch bewies der experimentelle Ansatz, dass die parasiteninduzierte Reduktion der Fekundität relativ hoch war (NEWAY et al. 2004) und sich zusätzlich negativ auf die Überlebensrate auswirkten. Nach Ansicht von FLUX (1967) scheint der Fadenwurmparasitismus beim Europäischen Feldhasen keine bedeutende Rolle in puncto Mortalität zu spielen, aber die Auswirkungen von Fadenwurmparasitismus auf Populationen von anderen Lagomorphen können wesentlich subtiler sein.

Der Ernährungsstatus beim Schneeschuhhasen kann die Anfälligkeit zur Prädation beeinflussen, selbst wenn ausreichend Nahrung vorhanden ist (MURRAY 2002). MURRAY et al. (1997) beschreiben eine erhöhte Prädationsanfälligkeit des Schneeschuhhasens bei einem Befall mit *Obeliscoides cuniculi*. Eine Störung in der Körpergewichtszunahme als Folge eines Befalls mit *Trichostrongylus retortaeformis* wurde beim Kaninchen (BULL 1964, DUNSMORE 1981), beim Schneehasen (NEWHEY et al. 2004) und Schneeschuhhasen (JACOBSON et al. 1978) festgestellt. Darüber hinaus war aufgrund des Parasitenbefalls mit *Trichostrongylus retortaeformis* die Fekundität beim Kaninchen (DUNSMORE 1981) und beim Schneehasen (NEWHEY et al. 2004) herabgesetzt.

STOTT et al. (2009) berichten aus Australien, dass sich Feldhasen mit bei Schafen vorkommenden Parasiten, wie z.B. Nematoden der Gattung *Trichostrongylus*, durch Aufenthalt im gleichen Lebensraum infizieren können. Es wurden dabei aber nur milde histopathologische Veränderungen festgestellt. Die Autoren sind der Ansicht, dass der pathologische Einfluss der parasitischen Nematoden nicht die elementare Ursache für den Rückgang des Feldhasens ist, aber ein bislang unerkannter beitragender Faktor sein kann.

Hohe Befallsraten mit dem Nematoden *Trichostrongylus tenuis* sind z. B. in Wildpopulationen des Moorschneehuhns mit einer reduzierten Wirtsfruchtbarkeit sowie einer geringeren Überlebensrate verbunden (WILSON & LESLIE 1911, POTTS et al. 1984, HUDSON 1986). Darüber hinaus konnte auch in Experimenten gezeigt werden, dass eine Zunahme des Parasiten *T. tenuis* mit einer Abnahme des Körpergewichtes, der Altvogelüberlebensrate, der Gelegegröße, der Schlupf- und Aufzuchttrate beim Moorschneehuhn assoziiert ist (SHAW 1990, HUDSON et al. 1992a, HUDSON et al. 1992b). Dabei waren legende und brütende Hennen sowie deren Nester weitaus mehr durch Prädation gefährdet (HUDSON et al. 1992b, DOBSON & HUDSON 1995) als nicht mit dem Parasiten befallene Hennen. HUDSON et al. (1992a) stellen auf der Basis eines mathematischen Modells die Bedeutung der Interaktion zwischen Moorschneehühnern, Parasiten und Prädatoren heraus. Insbesondere dann, wenn Prädatoren selektiv schwer befallene Individuen fressen, führen niedrige Prädationsraten zu einer Zunahme der Wirts bzw. Beutepopulation.

MILLÁN et al. (2002) führten in Nord-Spanien eine Untersuchung zur Wiederansiedlung von Fasanen durch, die die Bedeutung des Parasitenbefalls und der Prädatoren im Hinblick auf die Mortalitätsrate herausstellte. Die Kondition der mit Parasiten belasteten Fasane unterschied sich nicht von parasitenfreien Individuen. Obwohl die Art und Weise der Beeinflussung des Wirtes durch die Parasiten unklar blieb, zeigte sich, dass parasitierte Tiere mehr vom Fuchs gefressen wurden als zu erwarten gewesen wäre. Die Prädation durch den Fuchs stand mit 63 % über den Verlusten anderer Ursachen.

HOODLESS et al. (2003) referieren über die Effekte einer experimentellen Reduktion von Zecken (*Ixodes ricinus*) mittels eines Akarizids auf den Bruterfolg und die Überlebensrate ausgesetzter Fasanenhennen in Süd-England. Über die drei Untersuchungsjahre gesehen war die Gelegeüberlebensrate bei den behandelten Tieren signifikant höher und daher konnten auch mehr Küken ausgebrütet werden ($3,30 \pm 0,86$) als bei den Kontrolltieren ($0,70 \pm 0,36$). Im Zeitraum von April bis Juli war die Überlebensrate der behandelten Hennen mit 10 bis 15 % signifikant höher.

5 Prädatorengilden

ROOT (1967) führte den Begriff Gilde ein, um damit eine Gruppe von Arten zu bezeichnen, die dieselben Umweltressourcen in ähnlicher Weise nutzt, wie z. B. Beutetierarten oder bestimmte Habitatausstattungen. Eine Prädatorengilde besteht also aus allen lokal vorkommenden Prädatorenarten (Greifvögel, Eulen und Raubsäuger), ungeachtet ihrer Interaktionen. Aufgrund dieser gemeinsamen Nutzung gleicher Ressourcen kommt es innerhalb von Gilden zwangsläufig zu Konkurrenz zwischen Individuen verschiedener Arten (Interspezifische Konkurrenz), die im Falle des Tötens und Fressens anderer Prädatoren als „intraguild predation“ (IGP) bezeichnet wird.

Die Idee, dass Greifvogelarten sich häufig gegenseitig töten können, wurde in Reviews zur Ernährung von Greifvögeln geboren, die speziell auf das Vorkommen von Greifvogelarten als Beute fokussiert waren (MIKKOLA 1976, MIKKOLA 1983, VOOUS & CAMERON 1988). Diese fundamentalen Studien stellten zwar heraus, dass die Prädation unter Greifvögeln und Eulen bedeutender sein musste, als bisher angenommen wurde, aber sie quantifizierten nicht die Effektgröße oder den Populationseinfluss einer solchen Prädation. Seit der Konzeptualisierung der IGP wuchs die Anzahl der diesbezüglichen Studien stark an, die dieses Phänomen als eine grundlegende Determinante hinsichtlich der Struktur in Prädatorengemeinschaften von wirbellosen Tieren, Fischen und Raubsäugetieren (Reviews in: POLIS & HOLT 1992, PALOMARES & CARO 1999, ARIM & MARQUET 2004) bestimmen konnten.

SERGIO & HIRALDO (2008) werteten das Verhalten und den demographischen Einfluss der IGP auf Individuen und Populationen tag- und nachtaktiver Greifvögel in Nordamerika und Europa aus. Sie zeigen in ihrem Review, dass dieses Phänomen bei Greifvögeln verhältnismäßig weit verbreitet ist. Ihrer Recherche liegen 39 empirische und experimentelle Studien aus 63 Populationen zugrunde, die sich mit 11 „Killerarten“ und 15 „Opferarten“ befassen. Die Ergebnisse von mehreren Studien mit den gleichen Zielarten aus verschiedenen Gebieten waren über weite geographische Regionen konsistent. Individuen der „Opferarten“ reagierten auf den höheren Prädationsdruck je nach Art mit einer Gebietsmeidung, verringerten Territorienbesetzung, geringerem Bruterfolg sowie Veränderungen im Kurzzeitverhalten (reduzierte Rufaktivität und Flucht in Refugien nach einer Entdeckung durch Prädatoren). IGP kann zu Limitierung bei den Mesoprädatoren (Prädatoren mittlerer Größe wie z. B. Füchse, Waschbären, Marder etc.) führen, die wiederum positive Auswirkungen auf die Beutetierart des Mesoprädators hat (PALOMARES et al. 1995, CROOKS & SOULE 1999, ROEMER et al. 2002). Solche „3-Trophiestufeneffekte“ könnten als Werkzeug des Artenschutzes benutzt werden, um Populationendichten von Niederwildarten zu erhöhen, wenn diese durch Mesoprädatoren limitiert werden (z. B. PALOMARES et al. 1995, ROGERS & CARO 1998, MÜLLER & BRODEUR 2002).

Ein kaum untersuchtes Forschungsfeld ist das Potential der IGP, die Biodiversität und Struktur ganzer Gemeinschaften zu beeinflussen indem trophische Kaskaden ausgelöst werden, insbesondere die räumlich heterogenen auf Mesoprädatoren (z. B. RAY et al. 2005, inkl. aller Referenzen). Übereinstimmend mit dem Vorgenannten konnte gezeigt werden, dass die Diversität einer Eulengemeinschaft streng mit dem Vorkommen einer Top-Prädatoreule korreliert ist (SERGIO et al. 2007).

SELÅS (1998) berichtet über den Einfluss der Nahrungskonkurrenz des Fuchses auf die Langzeitveränderungen der Brutdichte beim Habicht (*Accipiter gentilis*) in Süd-Norwegen. Sowohl die Brutdichte des Habichts als auch die Anzahl seiner Hauptbeutetiere, der Rauhfußhühner (Auer- und Birkhuhn), nahmen in demselben Zeitraum zu in dem der Fuchs durch den Seuchenzug der *Sarcoptes*-Räude in den 1980er Jahren stark reduziert wurde. Während des Wiederaufbaus der Fuchspopulation in den 1990er Jahren nahmen die Rauhfußhühner, die über 10 Jahre eine kontinuierlich hohe Dichte aufzeigten, sowie Habichte in ihrem Bestand ab. SELÅS kam zu dem Schluss, dass der Fuchs die Brutdichte des Habichts negativ durch eine Limitierung der Rauhfußhuhnpopulation beeinflusst.

FEDRIANI et al. (2000) berichten über die Interaktionen von den drei sympatrischen Raubsäugetieren Kojote (*Canis latrans*), Graufuchs (*Urocyon cinereoargenteus*) und Rotluchs (*Lynx rufus*) in Californien. Kojoten kamen am häufigsten vor und dominierten aufgrund ihres größeren Körpergewichts über den Graufuchs und Rotluchs. Kojoten waren in der Lage die Anzahl und die Verteilung von Graufüchsen zu limitieren, nicht aber die der Rotluchse.

6 Hypothesen und Modelle zur Prädation

6.1 Numerical/functional Response

HOLLING (1959a) fand bei seinen Forschungsarbeiten zur Prädation von Kleinsäugetern auf die Kiefernbuschhornblattwespe (*Diprion pini*) heraus, dass die Prädationsraten mit steigender Beutetierdichte zunahm. Dieses resultierte aus zwei Effekten:

1. jeder Prädator konsumierte mehr Beute, wenn er einer höheren Beutetierdichte ausgesetzt war
2. die Prädatordichte stieg mit der Zunahme der Beutedichte an

HOLLING betrachtete diese Effekte als zwei Antworttypen von Prädatorpopulation auf die Beutetierdichte: die „numerical response“ oder numerische Reaktion (NR) und die „functional response“ oder die funktionelle Reaktion (FR).

6.1.1 Numerical Response

Numerical response (NR) beschreibt die Reaktion der Prädatordichte auf eine veränderte Beutetierdichte. Der Terminus NR ist eigentlich etwas verwirrend, weil er aus zwei verschiedenen Mechanismen resultieren kann:

1. Zunahme der Reproduktionsrate beim Prädator, wenn Beutetiere präsent sind (NR per se)
2. Anziehung von Prädatoren durch Beutetieraggregationen („aggregational response“)

Die Reproduktionsraten von Prädatoren hängen normalerweise von ihrer Prädationsrate ab. Je mehr Beute konsumiert wird, desto mehr Energie kann der Prädator für die Reproduktion reservieren. Die Mortalitätsrate reduziert sich daher mit Zunahme des Beuteverzehr. Das einfachste Modell der NR bei Prädatoren basiert auf der Annahme, dass die Reproduktionsraten von Prädatoren proportional zu der Anzahl der konsumierten Beutetiere sind. Dieses ist vergleichbar mit der Konvertierung von Beute in neue Prädatoren, z. B. 10 Beutetiere ergeben 1 Prädator. Aggregationen von Prädatoren aufgrund der Beutetierdichte werden oft „aggregational response“ (AR) genannt, da dieser Begriff nicht mehrdeutig ist. AR konnte für viele Räuber-Beute-Systeme bei Wirbellosen nachgewiesen werden.

6.1.2 Functional Response

HOLLING (1959b) schlug ein Modell der „functional response“ (FR) vor, welches bei Ökologen sehr populär blieb. Dieses Modell veranschaulicht das Prinzip von Zeitbudget in der Verhaltensökologie. Grundsätzlich beschreibt die FR die Beziehung zwischen der Beutetierdichte und der Anzahl gefressener Beutetiere. Es nimmt an, dass ein Prädator seine Zeit in zwei Aktivitäten investiert:

1. Suche nach Beute
2. Bearbeitung der Beute, inkl. jagen, töten, fressen und verdauen

HOLLING (1959b) unterschied drei große Typen der functional response:

Type I FR wird bei passiven Prädatoren gefunden, z. B. Spinnen. Die Anzahl an gefangenen Fliegen im Netz ist proportional zur Dichte der Fliegen. Die prädationsbedingte Mortalität ist konstant.

Type II FR ist die typischste und mathematisch mit Typ I verwandt. Die Suchrate nach Beutetieren ist konstant. Das Plateau der Kurve entspricht der Sättigung mit Prädatoren. Die Beutetiermortalität nimmt mit der Beutetierdichte ab. Prädatoren, die mit diesem Typ in ihre Beutetierpopulation eingreifen, verursachen bei geringen Beutedichten maximale Mortalität.

Type III FR tritt bei Prädatoren auf, die ihre Suchaktivität steigern, wenn die Beutedichte zunimmt. Z. B. reagieren viele wirbellose Prädatoren auf Kairomone (Chemische Verbindung die von Beutetieren ausgesendet werden) mit einer Zunahme der Aktivität. Polyphage Wirbeltierprädatoren, wie z. B. einige Greifvögel oder Füchse, können sich auf die am häufigsten vorkommende Beutetierart in ihrem Jagdverhalten umstellen, da sie zu visuellem Lernen (Wiedererkennung) befähigt sind. Wenn die Prädatorendichte konstant ist, können diese Räuber ihre Beutedichte nur regulieren, wenn sie einem FR Typ III entsprechen, weil dieses der einzige Typ ist, bei dem mit steigender Beutedichte die Beutetiermortalität zunehmen kann. Der regulative Effekt von Prädatoren ist auf das Beutedichte-Intervall begrenzt in dem die Beutemortalität ansteigt. Wenn die Beutedichte den oberen Schwellenwert dieses Intervalls übersteigt, nimmt die prädationsbedingte Mortalität ab. Die Beutetierdichte steigt dann weiter an bis andere Faktoren wie Krankheiten oder Nahrungsknappeit das Populationswachstum stoppen.

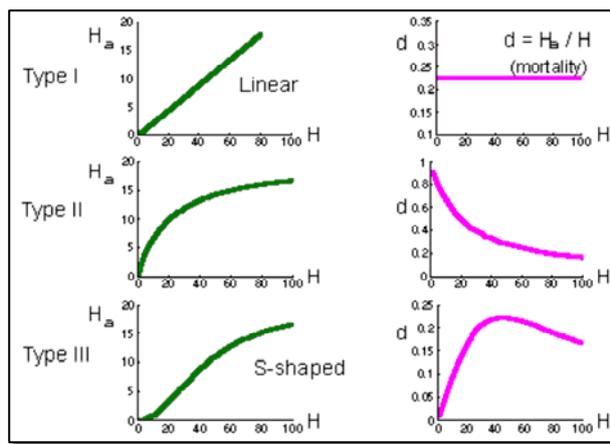


Abb. 2: 3 Grundtypen der functional response. Grüne Graphen stellen die Anzahl der attackierten/gefressenen Beutetiere (H_a) in Bezug zur Beutetierdichte (H) dar. Die roten Graphen beschreiben die Mortalitätswahrscheinlichkeit (d) in Bezug zur Beutetierdichte (H).

(Quelle: <http://home.comcast.net/~sharov/PopEcol/lec10/funcresp.html>, Alexei Sharov 12.01.1996)

6.2 Prädatorenfalle/predator-pit oder umweltmodulierte Prädation

Der Begriff „predator-pit“ oder Prädatorenfalle, die ein Äquivalent zu der schon von SOUTHWOOD & COMINS (1976) postulierten „natural enemy ravine“ darstellt, wurde erstmals von SINCLAIR et al. (1990) und PECH et al. (1992) für eruptive Beutetier-Prädatoren-Systeme (Maus/Prädatoren- bzw. Kaninchen/Prädatoren-System) in Australien als Modell vorgeschlagen. NEWSOME et al. (1989) prägte in diesem Zusammenhang den Begriff der umweltmodulierten Prädation. In ihren Modellen existierte eine Schwellendichte unterhalb der Prädatoren (Fuchs und verwilderte Hauskatzen) die Beutetierpopulation regulieren konnten (Verschiebung der funktionalen Antwort der Prädatoren). Sobald sich die Umweltbedingungen so veränderten, dass die Beutetiere im Bestand stark zunahm, entfiel die Regulation. Umgekehrt wurden Beutetierpopulationen, die bislang nicht durch Prädatoren reguliert wurden, durch äußere Einflüsse in ihrem Bestand so stark reduziert (Dürre induzierte Nahrungsknappeit), dass dann der Regulationseffekt durch Prädatoren wieder greifen konnte.

GUTHÖRL & KALCHREUTER (1995) folgern, dass für den Hasen in Mitteleuropa ein ähnliches Szenario mit der Konsequenz einer „predator pit“ vorliegen könnte. Die negativen Umweltfaktoren, die die Beutedichte hier beeinflussen, seien weniger Trockenheit oder Dürre, sondern strenge Winter und feuchtkalte Witterungsperioden zur Aufzuchtzeit sowie Habitatveränderungen durch die intensive Landwirtschaft. Zudem führe das hohe Nahrungsangebot für opportunistische Räuber in der Kulturlandschaft zu hohen Räuberichten. Dies gilt insbesondere für den Fuchs, der infolge der oralen Tollwutimmunsierung zusätzlich in seiner Populationsdichte anwuchs. Schließlich begründen GUTHÖRL & KALCHREUTER (1995) ihre Hypothese mit Hilfe einer Darstellung und Analyse der Jagdstrecken von Fuchs und Hase in Österreich, der Schweiz und den einzelnen Bundesländern

Deutschlands. Sie korrelierten die gleitenden dreijährigen Mittelwerte beider Strecken, fanden jedoch nur in Teilen statistisch signifikante Zusammenhänge.

Im übertragenen Sinne bedeutet das Vorgenannte für alle Niederwildpopulationen, dass hohe Besätze nicht durch Prädatoren reduziert werden und dagegen niedrige Besätze durch Prädatoren kontrolliert werden. Im letzteren Fall ist die Population unter den derzeitigen Bedingungen nicht in der Lage, sich aus eigener Kraft wieder zu einer höheren Populationsdichte zu entwickeln.

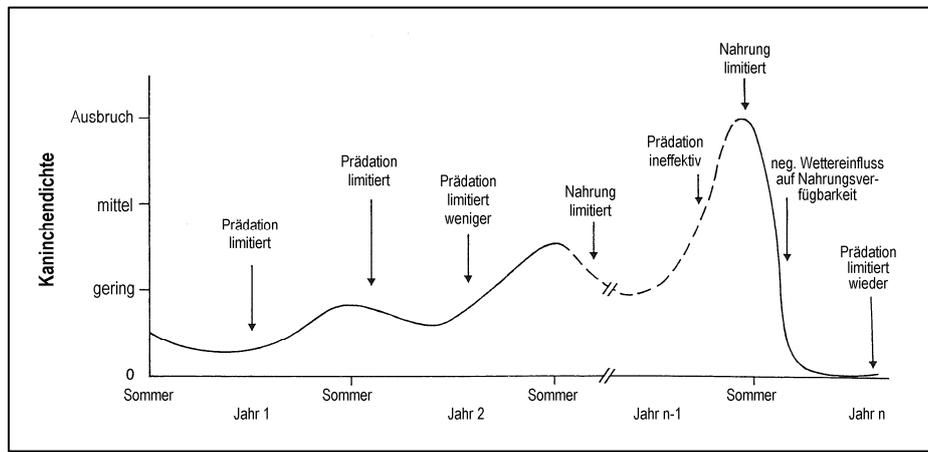


Abb. 3: Modell der Prädatorenfalle nach NEWSOME et al. (1989) am Beispiel des Kaninchens. Die Entwicklung der Kaninchenpopulation wird zunächst durch Prädation reguliert und erlangt erst dann einen Ausbruch, wenn der Regulationsschwellenwert (gestrichelte Linie) überschritten wird.

6.3 Ökologische Fallen (ecological traps)

Obwohl das Konzept der ökologischen Falle in der wissenschaftlichen Literatur unregelmäßig seit über 30 Jahren erscheint (DWERNYCH & BOAG 1972, SYMONS 1990, GAVIN 1991, PASITSCHNIKARTS & MESSIER 1995, DONOVAN & THOMPSON 2001, FLASPOHLER et al. 2001a, b, SEMEL & SHERMAN 2001, SMITH et al. 2001, WOODWARD et al. 2001, BATTIN 2004), wurde dieser Thematik vergleichsweise wenig Aufmerksamkeit geschenkt und die Beweise für die Existenz blieben weitgehend anekdotenhaft. Nach SCHLAEPFER et al. (2002) benötigen Tierarten normalerweise Auslösereize, um Verhaltensentscheidungen zu treffen, wie z. B. bei der Bewertung eines guten Bruthabitats. In einer plötzlich vom Menschen veränderten Umgebung ist es möglich, dass ein Auslösereiz, der ehemals zuverlässig einer guten Habitatqualität entsprach, eine Diskrepanz zur tatsächlichen Qualität darstellt.

Die Theorie der ökologischen Falle besagt, dass die Anwesenheit einer Falle eine lokale Population reduzieren kann, wenn die Population unter einen kritischen Schwellenwert fällt, bevor die Anpassung an die neuartige Umwelt eingetreten ist. Eine Reihe von empirischen Studien, nahezu alle mit Vögeln, weisen auf das Vorhandensein von Fallen hin und demonstrieren die Erkennungsschwierigkeit im Feld. Beweise für eine ökologische Falle wurden in erster Linie in Lebensräumen gefunden, die durch menschliche Aktivitäten verändert wurden, entweder direkt (z. B. durch das Ausmähen von Vogelnestern im Grünland) oder indirekt (z. B. durch Invasion von exotischen Arten über globalen Transport). Zusammengefasst deuten die Ergebnisse von theoretischen und empirischen Studien darauf hin, dass Fallen relativ häufig in sich schnell ändernden Landschaftsformen vorkommen. Es ist daher wichtig, ökologische Fallen zu erkennen und sie von Sink-Habitaten zu unterscheiden.

Die Auswirkungen von Biotopverbesserungsmaßnahmen auf die Wildtierpopulationen werden maßgeblich von den verfügbaren Flächengrößen und -anteilen bestimmt. Positive Effekte auf Wildkrautgesellschaften sowie auf die Meso- und Makrofauna lassen sich schon durch relativ kleinflächige Maßnahmen realisieren. Dagegen sind positive Effekte auf die Populationen der

Mega fauna - und hierbei vornehmlich die Wirbeltiere höherer Trophiestufen - nach Untersuchungen aus der Schweiz nur dann zu erwarten, wenn Brachflächen und ökologisch wertvolle Strukturen in einem größeren Umfang (>5%) vernetzt installiert werden (JENNY et al. 2002).

Kleinräumige Maßnahmen zur Biotopverbesserung wie das Belassen von Altgrasstreifen, die Anlage von Feldgehölzen und Hecken, Wildäckern oder Remisen fördern lokal die Offenlandfauna (OELKE et al. 1992, SPITTLER 2000, BARKOW 2001, GRAF 2001, GRANVAL 2001). Mobile Tierarten werden von solchen Strukturelementen stark angezogen, konzentrieren sich auf kleiner Fläche und täuschen dort eine hohe Populationsdichte vor (Konzentrationseffekte). Hohe Kleinsäugerdichten in Brachstrukturen erzeugen ein hohes Anziehungspotential für Füchse, Marder und andere Beutegreifer. Besonders gefährdet sind die Populationen durch Prädation in isolierten, vereinzelt in die homogene Agrarsteppe eingestreuten Inselhabitaten (Habitat- oder Ökofalle). Die Konzentration von Beutetieren und Beutegreifern in solchen aufgewerteten Habitaten führt zu einem erhöhten Erbeutungsrisiko für die zu fördernden Zielarten (PURCELL & VERNER 1998, BARKOW 2001, BARKOW et al. 2001, STRAUSS & GEHLE 2003). Daher ist ein ausreichend hoher Flächenanteil mit mosaikartig verteilten, ökologisch wertvollen Bereichen in der Agrarlandschaft zu schaffen, um durch einen hohen Grenzlinienanteil und Vernetzungsgrad den Prädationsdruck zu minimieren. Darüber hinaus ist bei der Anlage von Brachestreifen, Hecken oder anderen Linienstrukturen auf eine ausreichende Breite dieser Streifen zu achten, da Prädatoren solche Grenzlinien bevorzugt zur Nahrungssuche nutzen.

KOKKO & SUTHERLAND (2001) legen dar, dass eine ökologische Falle zu einem verhaltensvermitteltem „Allee Effekt“ führen kann, bei dem das Populationswachstum aufgrund der nicht idealen Habitatauswahl stagniert oder abnimmt. Diese Reduktion ist bei geringen Populationsdichten am größten, weil weitere Individuen diese Habitatpräferenz haben, wenn die Konkurrenz um z. B. Bruthabitate verringert ist.

BRO et al. (2004) vermuteten die Existenz einer ökologischen Falle im Bereich von mosaikartig angelegten Streifen zur Verringerung der Wintermortalität bei Rebhühnern. Derartige Strukturen werden von Hühnervögeln bevorzugt zur Deckung und zum Nahrungserwerb aufgesucht. Aber auch Prädatoren präferieren diese Areal aufgrund des höheren Angebots an ihren Hauptbeutetieren, so dass die Begegnungswahrscheinlichkeit von Prädatator und Beutetier zunimmt. Die Vermutungen von BRO et al. (2004) ließen sich jedoch aufgrund ungenügender Zählungen im Bereich dieser Streifen statistisch nicht verifizieren.

So stellt POTTS (1986) für das Rebhuhn sowie CHAMBERLAIN & FULLER (1999), CHAMBERLAIN et al. (CHAMBERLAIN & FULLER 1999) und SCHMIDT (1999) für verschiedene Singvögel fest, dass eine Zunahme der Nestdicht, z. B. aufgrund des Verlustes an geeigneten Brutmöglichkeiten, in einer höheren Prädationsrate resultieren kann. Nach MISENHELTER & ROTENBERRY (2000) kann die Entkopplung von Habitatattraktivität und Habitateignung zu einer ökologischen Falle führen.

In Spanien zum Beispiel favorisieren viele Singvögel des Agrarlandes Brachflächen zum Nisten. Da dieser Habitattyp relativ selten vorkommt, ist einerseits die Brutdichte in diesen Flächen sehr hoch und zum anderen stellen diese Areale eine Attraktivität für Prädatoren dar. In der Folge sind die vorhandenen Nester und die jeweiligen Elterntiere der Prädation exponiert (PESCADOR & PERIS 2001). Eine ähnlich Situation entsteht bei Feldlerchen (*Alauda arvensis*), die bevorzugt in stillgelegten Flächen brüten, aber aufgrund des Mangels dieses Habitattyps hohe Nestverluste durch Prädation erleiden (DONALD et al. 2002).

KLANSEK et al. (2008) argumentieren, dass im Zuge von Habitatverbesserungsmaßnahmen oft relativ kleine Habitatinseln entstehen, auf denen sich die Arten denen der Schutz galt, konzentrieren. Dieses hat auch lokale Konzentrationen von Beutegreifern zur Folge, die auf „solchen überschaubaren Flächen“ neben ihren Hauptbeutetieren auch ihre Alternativbeute sehr effektiv erbeuten können und so den Bestandserhalt gefährden können. Die so entstandenen ökologischen Fallen sind nach

KLANSEK et al. kontraproduktiv zu den Schutzbemühungen und Habitatverbesserungen für die gefährdeten Arten. Flankierende Maßnahmen wie Prädatorenkontrollen sind dabei empfehlenswert.

Nach KLINGER (2008) können isoliert liegende Flächen mit dichter Vegetationsbedeckung als eine ökologische Falle wirken, indem sie zur Brut schreitende Enten (DUEBBERT & LOKEMOEN 1980, FLESKES & KLAAS 1991) und Raubsäuger (MILONSKI 1958, SCHRANCK 1972, CHOROMANSKI-NORRIS et al. 1989, GREENWOOD & SOVADA 1996) anziehen und konzentrieren mit dem Ergebnis von hohen Nestprädationsraten (LABISKY 1957, HINES & MITCHELL 1983, CLARK & NUDDS 1991). Studien zur Nistplatzwahl beim Fasan entlang von linienhaften Strukturen (CHESNESS et al. 1968, HAENSLY et al. 1987, MANKIN & WARNER 1992) unterstützen die Hypothese der ökologischen Falle.

6.4 Kompensatorische/Additive Sterblichkeit

Die Sterblichkeit einer Population ergibt sich aus verschiedenen Ursachen, wie z. B. Altersschwäche, Krankheit, Parasitenbefall, Nahrungsmangel, Prädatoren, Bejagung etc. Erhöht sich ein oder mehrere Mortalitätsfaktor(en), können diese Verluste von der Population kompensiert (ausgeglichen) werden. Dieses kann auf verschiedenste Art geschehen. Im einfachsten Fall wird davon ausgegangen, dass die Gesamtsterblichkeitsrate einer Population umso höher ist, je größer die Population, d. h. bei geringen Dichten sterben vergleichsweise weniger Individuen als bei hohen Dichten. Dadurch, dass ein Mortalitätsfaktor die Population bereits reduzierte, ist folglich auch die Gesamtmortalität reduziert worden. Sowohl bei Rebhühnern in England (MURTON 1971), wie auch an Feldhasen in Dänemark (ABILDGÅRD et al. 1972) zeigte sich übereinstimmend, dass nicht die Art der Todesfaktoren entscheidend für die Gesamtsterblichkeit waren, sondern die jeweilige Besatzdichte im Herbst.

Liegt jedoch die Populationsdichte weit unterhalb der Biotopkapazität verursacht die Zunahme eines Mortalitätsfaktors eine zusätzliche (additive) Sterblichkeit, die zunächst nicht ausgeglichen werden kann. Die Übergänge zwischen kompensatorischer und additiver Mortalität sind sicherlich fließend.

6.5 Arterhaltungswert und Allee-Effekt

Nach HOLLDACK & GERSS (1988) genügt für die Beurteilung des Gefährdungspotentials einer bedrohten Art der rein zahlenmäßige Vergleich erbeuteter Individuen dieser Art und der Hauptbeuteart des Prädators nicht aus. Es muss vielmehr der steigende Arterhaltungswert (AEW) berücksichtigt werden, der sogar eine überproportionale Abnahme der Erbeutungsrate bedeutungslos machen kann, da er exponentiell beim Schwinden einer Beuteart anwächst, d. h. mit anderen Worten, der Verlust jedes Individuums einer gefährdeten Spezies ist für den Erhalt dieser Art um so gefährlicher, je kleiner ihr Bestand ist. An sich ist das keine überraschende Feststellung, die aber beim Artenschutz bisher systematisch vernachlässigt wurde und bei der Bewertung der Prädation auf die jeweilige Beutetierdichte individuell berücksichtigt werden muss.

Der Ökologe W. C. Allee publizierte als einer der ersten umfassend über die ökologische Bedeutung von Tieransammlungen. Aufgrund der beschriebenen positiven Beziehung zwischen der Bevölkerungsdichte, Fortpflanzung und dem Überleben von Individuen wird dieses häufig als "Allee-Effekt" bezeichnet (ALLEE 1931). Er entsteht, wenn die Individuen einer Population bei geringer Dichte eine unterdurchschnittliche Rekrutierungsrate haben, weil es möglicherweise schwierig ist, einen Partner für die Kopulation zu treffen, d.h. es gibt eine umgekehrte Dichteabhängigkeit bei tiefen Populationsdichten.

ALLEE (1931) wies darauf hin, dass vor allem Arten mit einem hochentwickelten Sozialverhalten und einer differenzierten Aufgabenverteilung schon dann zum Aussterben verurteilt sind, wenn der Bestand noch erheblich über dem letzten Paar liegt. Das Erlöschen der Population tritt selbst dann ein, wenn nach dem Erreichen der „Allee-Grenze“ jeder weitere Verlust verhindert wird.

6.6 Mesopredator release hypothesis

Mesopredator-release-Hypothese ist ein recht neues Konzept, das immer mehr Zustimmung gewinnt, obgleich sie wissenschaftlich diskutiert und erforscht wurde. Als Mesoprädatoren werden mittelgroße Beutegreifer wie z. B. Füchse, Waschbären, Marderhunde, Katzen etc. bezeichnet. Die Mesopredator-release-Hypothese gibt an, dass durch Entfernung eines Top-Prädators aus einem Ökosystem, die Anzahl von Mesoprädatoren stark erhöht wird und dadurch die Prädation auf kleinere Beutetiere zunimmt (GROOM et al. 2006, SANICOLA 2007). In der Folge erleiden die Populationen des „gemeinsamen“ Beutetiers größere Verluste als wenn der Top-Prädator den oder die Mesoprädatoren reguliert (COURCHAMP et al. 1999). Dieses kann zu einem dramatischen Rückgang oder sogar zur Auslöschung der Beutetierpopulation führen, insbesondere auf Inseln. Daher kann auch eine Reduzierung der Dichte des Top-Prädators die Bestände von mittelgroßen Räubern begünstigen und letztendlich negative Effekte auf die trophisch unteren Beutegemeinschaften ausüben (CROOKS & SOULE 1999, PALOMARES & CARO 1999). Ein wesentlicher Kritikpunkt an dieser Hypothese besteht darin, dass sie als „top-down-control“ (Kontrolle von oben nach unten in der Nahrungskette) konzipiert ist und die Einflüsse von in der am Anfang der Nahrungskette stehenden Gemeinschaften in höhere trophische Ebenen (bottom-up control) ausschließt (ELMHAGEN & RUSHTON 2007). Dieses steht im Widerspruch zu der Tatsache, dass höhere trophische Ebenen durch die Primärproduktion (Nahrungskette) immer wesentlich beeinflusst werden.

7 Zusammenfassung

Die vorliegende Literaturrecherche fasst die Ergebnisse und Schlussfolgerungen von rund 350 Literaturquellen zum Thema Prädation zusammen. Dass Prädatoren einen Einfluss auf Niederwildarten wie Feldhase, Rebhuhn und Fasan haben, ist durch die hier verwendete Literatur dargelegt worden und auch in der wissenschaftlichen Fachwelt weitgehend anerkannt. Sogar der seitens des Naturschutzes über viele Jahrzehnte hinweg vertretene Standpunkt „Prädation hätte keinen Einfluss“ musste nach neueren Untersuchungen revidiert werden, da viele Wiesenbrüterarten durch Prädatoren zusätzlich reduziert wurden.

Letztendlich ist aber die Stärke und darauf aufbauend die Konsequenz dieses Einflusses bedeutender als das Vorhandensein eines solchen. Prädation kann in derselben Weise wie die Jagd eine Niederwildpopulation unterhalb ihrer Kapazitätsgrenze halten. Die Schlüsselfrage lautet daher, ob die Mortalität durch Prädation zusätzlich oder kompensatorisch auf die Besätze einwirkt. Aufgrund der dichteabhängigen Kompensation sind hohe Prädationsraten per se kein Beweis für eine Limitierung der Beutetiere durch Prädatoren.

Bislang richtete sich der Fokus wissenschaftlicher Untersuchungen nur in äußerst geringen Umfang auf den kombinierten Einfluss von Prädation und Veränderungen in der Landschaftsstruktur. Zahlreiche Studien erbrachten hervorragende Ergebnisse zu kleinen Teilaspekten der Prädation, stellen diese aber nicht in den ökologischen Kontext oder in Beziehung zur Populationsdynamik der Niederwildarten.

Die Recherche lässt erkennen, dass die Prädation auf einzelne Tierarten immer eine sehr komplexe und dynamische Situation darstellt. Räuber-Beute-Systeme haben zwar grundsätzlich hierarchischen Charakter, jedoch sind sie auch netzartig angelegt und dadurch werden Veränderungen im System durch andere kompensiert – oft zum Nachteil von Arten mit geringer Dichte. Aus diesem Grund lassen sich Ergebnisse zur Prädationsthematik nicht ohne Weiteres in übertragbare Schemata (Gebiet und Tierart) bzw. nicht in starre Erklärungsmodelle fassen. Auch Analogieschlüsse von anderen Tierarten wie z. B. Wassergeflügel oder Wiesenbrüter können nicht direkt auf andere „Nieder“-Wildarten übertragen werden. Zudem ist sowohl die Zusammensetzung der Prädatorengemeinschaft stets unterschiedlich als auch die Verfügbarkeit an Hauptbeutetieren. Die Übertragbarkeit ist nur dann gewährleistet, wenn die Bedingungen inkl. deren Vernetzung bei denen die Untersuchungen stattgefunden haben, vergleichbar sind (Prädatorengemeinschaft, Lebensraum, Landnutzung, Krankheiten, Parasiten, Klima etc.). Verlustursachen können nicht monokausal dargestellt werden und müssen mit anderen Faktoren z. B. Landwirtschaft, Habitat und Krankheiten zusammen betrachtet werden. So verdichten sich Hinweise, dass kranke Tiere bevorzugt gefressen werden und Krankheiten zusammen mit der Prädation einen populationswirksamen Einfluss nehmen können.

Für einige Niederwildarten wird hierzulande in der intensiv genutzten Agrarlandschaft in Kombination mit höheren Prädatordichten eine Prädationsfalle vermutet, die ein Anwachsen der Niederwildpopulationen verhindert.

Die Bedeutung von Parasiten und Krankheiten auf das Verhalten heimischer Niederwildarten ist nicht untersucht, insbesondere bei Rebhühnern und Fasänen. Es gibt Hinweise, dass befallene oder kranke Tiere Verhaltensänderungen zeigen, die zu einer höheren Prädationsrate führen.

Während die Effekte der IGP (=Intraguild-Prädation, Prädation fressen kleinere Prädatoren) bei mittelgroßen Prädatoren, vornehmlich Greifvögel, recht gut beschrieben wurden, sind die indirekten Sekundäreffekte der IGP auf kleinere Beutetierpopulationen nicht untersucht, obwohl die Effekte erheblich sein könnten.

Für die Arten Rebhuhn und Fasan konnten erhebliche Verluste bei Gelegen, brütenden Hennen und während der Kükenaufzucht belegt werden. Die einzelnen Verursacher dieser Prädation wurden dagegen in nur wenigen Studien festgehalten. Dabei werden vor allem Fuchs, Hermelin, Greifvögel, Rabenvögel, Katzen und Ratten genannt. In noch weniger Arbeiten sind auch die langfristigen Auswirkungen auf die Beutetierpopulation beschrieben worden. Allen Arbeiten ist gemeinsam, dass zwischen den Studiengebieten und auch innerhalb eines Gebietes von Jahr zu Jahr teilweise extrem

hohe Schwankungen in den Prädationsraten vorhanden waren. Dieses ist Ausdruck des bereits besagten dynamischen Räuber-Beute-Habitat-Netztes.

Für den Feldhasen existieren bislang sehr wenige Studien, die sich mit der eigentlichen Schlüsselproblematik - der hohen Junghasensterblichkeit - beschäftigen.

Bei allen drei Arten – Feldhase, Rebhuhn und Fasan – sind die der Prädation zugrunde liegenden Mechanismen für hiesige Verhältnisse nicht bekannt. Durch dieses Wissensdefizit können keine gezielten und effektiven Maßnahmen zur Stabilisierung und Anhebung von Niederwildbesätzen durchgeführt werden.

Eine Schlüssellehre aus vielen Studien ist, dass ein erfolgreiches Management von Prädatoren ausnahmslos vom Verständnis des exakten ökologischen Kontextes abhängt in denen Räuber-Beute-Beziehungen stattfinden. Ansonsten sind die Maßnahmen des Managements häufig unzureichend ggf. sogar kontraproduktiv.

8 Forschungs- und Handlungsbedarf

Aus den Ergebnissen und Schlussfolgerungen der in dieser Studie verwendeten Literatur ergeben sich folgende dringende Forschungsbedürfnisse bzw. Arbeitsthemen zur Prädation auf die Niederwildarten Feldhase, Rebhuhn und Fasan:

1. Die Mechanismen zwischen Habitatveränderungen, Landnutzungstechniken, Reproduktionserfolg und Prädation sind für hiesige Verhältnisse nicht verstanden und bedürfen dringender Forschungsarbeiten. Nur durch dieses Verständnis können gezielt Lösungen entwickelt, getestet und in Bejagungsempfehlungen oder –vorgaben implementiert werden, die letztendlich zu einer Verminderung des Prädationsdrucks führen sollen. Zum Beispiel: Können Habitate so bearbeitet werden, dass sie für Prädatoren weniger attraktiv werden oder Nester und Küken weniger leicht erbeutet werden können?

Weiterer Forschungsbedarf besteht auch in der Frage wie eine Prädationskontrolle, die hierzulande analog zur scharfen Bejagung des Fuchses, Schwarzwildes und Rabenvögeln gesehen werden kann, mit anderen Faktoren wie Habitatqualität und -management zusammenwirkt.

Wie hoch sind die Arterhaltungswerte bei den einzelnen Niederwildarten und wo liegen die Grenzen der Lebensraumtragfähigkeit für hiesige Verhältnisse?

2. Darüber hinaus sind zusätzliche Feldexperimente angezeigt, in denen Greifvogel- als auch Raubsäugerpopulationen in einem entsprechenden räumlichen und zeitlichen Maßstab manipuliert werden können, insbesondere vor dem Hintergrund der Populationszunahmen von Weihen (*Circus* spp.).
3. Es ist weitere Forschung zur Entwicklung von praktikablen Methoden notwendig, um die Prädation auf Niederwildarten zu reduzieren (Konditionierung auf Gelegeungenießbarkeit oder Angebot von Alternativnahrung). Gleichzeitig sollte der Konflikt zwischen den verschiedenen Interessengruppen verringert werden (Jagd, Artenschutz, Ethik).
4. Bei der Beurteilung des Prädationseinflusses muss zukünftig das Monitoring über Vorkommen und Dichten der verschiedenen Prädatorenarten verstärkt werden. Die Dichten der Marderartigen wie auch vielfach der Greifvögel und Eulen sind aufgrund der sehr schwierigen Erfassung nicht hinreichend bekannt.
5. Verschiedene Autoren heben die Notwendigkeit nach weiterer Forschung zur Bestimmung der „Schlüsselprädatoren“ hervor, d. h. welche Räuber (auch Greife und Eulen) verursachen zu welchen Jahreszeiten welche Verluste (Gelege, brüt. Henne etc.). Mit dem dann vorhandenen Wissen würde die Effektivität einer Prädatorenbejagung erheblich verbessert werden.
6. Ermittlung der Nestüberlebensraten bei den Federwildarten Rebhuhn und Fasan in Gebieten mit niedrigeren und höheren Dichten jeweils im Acker- und Grünland inkl. der Erfassung der Prädatorenfauna.
7. Nahezu alle detaillierten Studien zur Dynamik von Greifvogel-Federwild-Systemen wurden in Nord-Europa durchgeführt. Ähnliche Studien sind auch für Zentral- und Südeuropa notwendig, wo die Prädatoren-Beutetier-Systeme offensichtlich vielschichtiger sind.

8. Angesichts der potentiell katastrophalen Folgen von ökologischen Fallen gepaart mit zunehmenden Beweisen für ihre Existenz, ist eine größere Aufmerksamkeit und mehr Forschungsbedarf gefordert, um diese rechtzeitig zu erkennen oder im Vorfeld durch geeignete Maßnahmen nicht entstehen zu lassen. Dieses gilt ganz besonders für das Rebhuhn, das in sporadisch und kleinräumig angelegten Brachesteifen ein höheres Mortalitätsrisiko besitzt als ohne die vermeintliche Habitatverbesserung.
9. Hinsichtlich der Reaktion (numerical/functional) von Prädatoren wie Fuchs, Hermelin und Greifvögel auf Schwankungen ihrer Beutetierdichten besteht dringende Notwendigkeit weitere Studien zu entwickeln. Ganz besonders gilt dies für die Kulturlandschaften Zentral- und Südeuropas.
10. Ein weiterer Aspekt, der bislang auch noch wenig Berücksichtigung fand, ist die Rolle der Prädation von Nichtbrütern in der Prädatorengemeinschaft auf den Bruterfolg bzw. das Überleben von Feldhase, Rebhuhn und Fasan.
11. Effekte der Intra-Guild-Prädation sind für hiesige Landschaften nicht untersucht. Angesichts des Potentials für den Artenschutz ist weitere Forschung dringend angezeigt. Darüber hinaus stehen sie gerade vor dem Hintergrund, dass der Uhu (*Bubo bubo*) einen IGP-Einfluss auf die Arten Schwarzmilan, Wanderfalke, Habicht, Waldkauz und Rauhfußkauz ausübt, diese Top-Prädatoreule im Bestand hierzulande zunimmt und dass dieser IGP-Einfluss auf Raubsäuger bislang noch nicht untersucht wurde, besonders im Fokus des Forschungsbedarfs.
12. Die Bedeutung von Parasiten und Krankheiten auf das Verhalten heimischer Niederwildarten ist nicht untersucht, insbesondere bei Rebhühnern und Fasanen. Es gibt Hinweise, dass befallene oder kranke Tiere Verhaltensänderungen zeigen, die zu einer höheren Prädationsrate führen. Dabei würden sich Daten aus Monitoringprogrammen (WTE, WILD) und Untersuchungen der Besätze ergänzen. Forschungsbedarf besteht für die genannten Federwildarten wie auch für den Feldhasen.
13. Ein neuerer Überblick zur Effektivität von Räuber-Ausschlussversuchen sollte bei Vögeln und Säugern erstellt werden, da die bisherigen redaktionell bedingt 12 bis 14 Jahre alt sind (CÔTÉ & SUTHERLAND 1997, NEWTON 1998) und in der Zwischenzeit einige weitere Studien durchgeführt wurden. Dieser Überblick sollte die Umstände in denen Prädatorenausschlüsse am effektivsten sind, näher bestimmen, um eine bessere Wirkung zu erreichen.
14. Untersuchungsbedarf besteht auch in den Fragen nach den Effekten des Ausbleibens einer Prädatorenbejagung auf das Niederwild. Gibt es eine Selbstlimitierung bei den Prädatoren ohne negative Beeinflussung Niederwildpopulationen?

Die Folgerung, ein Prädatorenmanagement als Artenschutzstrategie durchzuführen, ist keine wissenschaftliche Konsequenz, sondern eine Bewertung und somit eine ethische Frage im Spannungsfeld Artenschutz - Naturschutz - Jagd.

Die verschiedenen Vorschläge für weitere Forschungsarbeiten wurden dargestellt und können für künftige Studien als Leitfaden dienen.

9 Literatur

- ABILDGÅRD, F., ANDERSEN J., BARNDORFF-NIELSEN O. (1972): The hare population (*Lepus europaeus* Pallas) of Illumø, Denmark. A report on the analysis of the data from 1957-1970. *Danish Review of Game Biology* 6 (5), 1-32.
- ACKERMANN, D. (1993): Die Jagd auf der ostfriesischen Insel Juist. *Die Pirsch* 14/1993, 54-55.
- AEBISCHER, N.J. (1997): Gamebirds: management of the Grey Partridge in Britain. In: BOLTON M. (Hrsg.). *Conservation and the use of wildlife resources*. London, Chapman & Hall, 131-151.
- AHRENS, M. (2000): Zur Situation des Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) im Land Brandenburg sowie einige Möglichkeiten zur Stabilisierung und Hebung der Besätze. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* 25, 215-225.
- AHRENS, M., GORETZKI J., STUBBE C., TOTTEWITZ F., GLEICH E., SPARING H. (1995): Untersuchungen zur Entwicklung des Hasenbesatzes auf Wittow/Rügen. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* 20, 191-200.
- ALBON, S.D., STIEN A., IRVINE R.J., LANGVATN R., ROPSTAD E., HALVORSEN O. (2002): The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 269 (1500), 1625-1632.
- ALLEE, W.C. (1931): *Animal Aggregations. A study in General Sociology*. University of Chicago Press, Chicago.
- ANDERSON, R.M. (1978): The regulation of host population growth by parasitic species. *Parasitology* 76 (2), 119-157.
- ANGELSTAM, P., LINDSTRÖM E., WIDEN P. (1984): Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia* 62 (2), 199-208.
- ANGERBJÖRN, A. (1989): Mountain hare populations on islands - effects of predation by red fox. *Oecologia* 81 (3), 335-340.
- ANSELL, R., BAKER P., HARRIS S., MCLAREN G., MOBERLY R., G. N., SMART J., WHITE P. (2000): Report on Contract 5 Management of the population of foxes, deer, hares and mink and the impact of hunting with dogs and Report on Contract 6 Methods of controlling foxes, deer, hare and mink for Lord Burns' committee of inquiry into hunting with dogs. Report of the Committee of Inquiry into Hunting with Dogs (by T. Burns, V. Edwards, J. Marsh, L. Soulsby & M. Winter). The Stationary Office, Norwich
- ARIM, M., MARQUET P.A. (2004): Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters* 7 (7), 557-564.
- BAILLIE, S.R., MARCHANT J.H., CRICK H.Q.P., NOBLE D.G., BALMER D.E., BARIMORE C., COOMBS R.H., DOWNIE I.S., FREEMAN S.N., JOYS A.C., LEECH D.I., RAVEN M.J., ROBINSON R.A., THEWLIS R.M. (2007): *Breeding Birds in the Wider Countryside: Their Conservation Status 2006*. Research Report No. 470. Thetford: BTO.
- BALSER, D.S., DILL H.H., NELSON H.K. (1968): Effect of predator reduction on waterfowl nesting success. *Journal of Wildlife Management* 32 (4), 669-8.
- BANKS, P.B., DICKMAN C.R., NEWSOME A.E. (1998): Ecological costs of feral predator control: Foxes and rabbits. *Journal of Wildlife Management* 62 (2), 766-772.
- BANKS, P.B., NORDSTROM M., AHOLA M., SALO P., FEY K., KORPIMAKI E. (2008): Impacts of alien mink predation on island vertebrate communities of the Baltic Sea Archipelago: review of a long-term experimental study. *Boreal Environment Research* 13, 3-16.
- BARKOW, A. (2001): *Die ökologische Bedeutung von Hecken für Vögel*. Diss. Univ. Göttingen 177 S.
- BARKOW, A. (2005): Prädation an Singvogelnestern in Hecken: Der Einfluß von Neststandort, Heckenstruktur, Jahreszeit und Prädatoren. *Vogelwelt* 126, 346-352.
- BARKOW, A., BAIRLEIN F., MÜHLENBERG M. (2001): First class aus zweiter Hand? - Der Einfluss von Prädation, Störung und Mahd auf den Bruterfolg von Singvogelpopulationen in Hecken. *Vogelkundliche Berichte Niedersachsen* 33, 143-146.
- BATTIN, J. (2004): When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* 18 (6), 1482-1491.
- BEASOM, S.L. (1974): Relationships between Predator Removal and White-Tailed Deer Net Productivity. *Journal of Wildlife Management* 38 (4), 854-859.
- BEAUCHAMP, W.D., NUDDS T.D., CLARK R.G. (1996): Duck nest success declines with and without predator management. *Journal of Wildlife Management* 60 (2), 258-264.
- BEGON, M., HARPER J.L., TOWNSEND C.R. (1990): *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 2. Aufl., Blackwell, Oxford.
- BELLEBAUM, J. (2002): Prädation als Gefährdung bodenbrütender Vögel in Deutschland - Eine Übersicht. *Vogelschutz* 39, 95-117.

- BELLEBAUM, J., BOCK C. (2004): Bruterfolge und Gelegerfolge beim Kiebitz *Vanellus vanellus* in Brandenburg. IN: Michael-Otto-Institut im NABU, Bergenhusen: Schutz von Feuchtgrünland für Wiesenvögel in Deutschland, Rendsburg, 25.02-26.02.2002. 79-85.
- BELTING, H., KÖRNER F., MARXMEIER U., MÖLLER C. (1997): Wiesenvogelschutz am Dümmer und die Entwicklung der Brutbestände sowie der Bruterfolge von wiesenbrütenden Limikolen. Vogelkundl. Ber. Niedersachs. (29), 37-50.
- BENSINGER, S., KUGELSCHAFTER K., ESKENS U., SOBIRAJ A. (2000): Untersuchungen zur jährlichen Reproduktionsleistung von weiblichen Feldhasen (*Lepus europaeus* PALLAS, 1758) in Deutschland. Z Jagdwiss 46 (2), 73-83.
- BLOTTNER, S., LANGE A., GORITZ F., FASSBENDER M., BROICH A., QUEST M., GILLES M., LENGWINAT T., HILDEBRANDT T.B. (2001): Investigation of reproductive fitness in living male European brown hares from different habitats. Zeitschrift Für Jagdwissenschaft 47 (2), 84-91.
- BLÜHDORN, I. (2002): Bestandsentwicklung und Brutbiologie einer Kiebitzkolonie (*Vanellus vanellus*) während der Extensivierung ihres Brutgebiets. Universität Münster.
- BOLTON, M., TYLER G., SMITH K., BAMFORD R. (2007): The impact of predator control on lapwing *Vanellus vanellus* breeding success on wet grassland nature reserves. Journal of Applied Ecology 44 (3), 534-544.
- BORG, K. (1987): A review of wildlife diseases from Scandinavia. Journal of Wildlife Diseases 23 (4), 527-533.
- BOSCHERT, M.E. (2005): Gelegerverluste beim Großen Brachvogel *Numenius aquatica* am badischen Oberrhein - Ein Vergleich zwischen 2000 bis 2002 und früheren Zeiträumen unter besonderer Berücksichtigung der Prädation. Vogelwelt 126, 321-332.
- BOUTIN, S., KREBS C.J., BOONSTRA R., SINCLAIR A.R.E., HODGES K.E. (2002): Understanding the snowshoe hare cycle through large scale field experiments. In Population cycles. In: BERRYMAN A. A. (Hrsg.). Population cycles : the case for trophic interactions. Oxford ; New York, Oxford University Press, 69-91.
- BRADBURY, R.B., KYRKOS A., MORRIS A.J., CLARK S.C., PERKINS A.J., WILSON J.D. (2000): Habitat associations and breeding success of yellowhammers on lowland farmland. Journal of Applied Ecology 37 (5), 789-805.
- BRAMLEY, G.N. (1996): A small predator removal experiment to protect North Island weka (*Gallirallus australis greyi*) and the case for single-subject approaches in determining agents of decline. New Zealand Journal of Ecology 20 (1), 37-43.
- BRÄSECKE, R. (1995): Das Rebhuhnforschungsprojekt Wesel - erste Zwischenergebnisse nach fünfjähriger Tätigkeit. Beiträge zur Jagd- und Wildforschung 20, 243-254.
- BRICKLE, N.W., HARPER D.G.C., AEBISCHER N.J., COCKAYNE S.H. (2000): Effects of agricultural intensification on the breeding success of corn buntings *Miliaria calandra*. Journal of Applied Ecology 37 (5), 742-755.
- BRITTAS, R., MARCSTROM V., KENWARD R.E., KARLBOM M. (1992): Survival and breeding success of reared and wild ring-necked Pheasants in Sweden. Journal of Wildlife Management 56 (2), 368-376.
- BRO, E., ARROYO B., MIGOT P. (2006): Conflict between grey partridge *Perdix perdix* hunting and hen harrier *Circus cyaneus* protection in France: a review. Wildlife Biology 12 (3), 233-247.
- BRO, E., MAYOT P., CORDA E., REITZ F. (2004): Impact of habitat management on grey partridge populations: assessing wildlife cover using a multisite BACI experiment. Journal of Applied Ecology 41 (5), 846-857.
- BRO, E., REITZ F., CLOBERT J., MIGOT P., MASSOT M. (2001): Diagnosing the environmental causes of the decline in Grey Partridge *Perdix perdix* survival in France. Ibis 143 (1), 120-132.
- BROEKHUIZEN, S. (1979): Survival in adult European hares. Acta Theriologica 24, 465-473.
- BROWN, C.R., BROWN M.B., RANNALA B. (1995): Ectoparasites reduce long-term survival of their avian host. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 262 (1365), 313-319.
- BRUNS, H.A., HÖTKER H., CHRISTIANSEN J., HÄLTERLEIN B., PETERSEN-ANDERSEN W. (2001): Brutbestände und Bruterfolg von Wiesenvögeln im Beltringharder Koog (Nordfriesland) in Abhängigkeit von Sukzession, Beweidung, Wasserständen und Prädatoren. Corax 18 (Sonderheft 2), 67-80.
- BULL, P.C. (1964): Ecology of helminth parasites of the wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.) in New Zealand. New Zealand. Dept. of Scientific and Industrial Research. Bulletin (158), 1-147.
- CHAMBERLAIN, D.E., FULLER R.J. (1999): Density-dependent habitat distribution in birds: issues of scale, habitat definition and habitat availability. Journal of Avian Biology 30 (4), 427-436.
- CHAMBERLAIN, D.E., FULLER R.J., BUNCE R.G.H., DUCKWORTH J.C., SHRUBB M. (2000): Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. Journal of Applied Ecology 37 (5), 771-788.
- CHESNESS, R.A., NELSON M.M., LONGLEY W.H. (1968): Effect of predator removal on pheasant reproductive success. Journal of Wildlife Management 32 (4), 683-&.
- CHIRON, F., JULLIARD R. (2007): Responses of songbirds to magpie reduction in an urban habitat. Journal of Wildlife Management 71 (8), 2624-2631.

- CHOO, K., WILLIAMS P.D., DAY T. (2003): Host mortality, predation and the evolution of parasite virulence. *Ecology Letters* 6 (4), 310-315.
- CHOROMANSKI-NORRIS, J., FRITZELL E.K., SARGEANT A.B. (1989): Movements and habitat use of franklin ground-squirrels in duck-nesting habitat. *Journal of Wildlife Management* 53 (2), 324-331.
- CLARK, R.G., NUDDS T.D. (1991): Habitat patch size and duck nesting success: the crucial experiments have not been performed. *Wildlife Society Bulletin* 19, 534-543.
- CÔTÉ, I.M., SUTHERLAND W.J. (1997): The effectiveness of removing predators to protect bird populations. *Conservation Biology* 11 (2), 395-405.
- COURCHAMP, F., LANGLAIS M., SUGIHARA G. (1999): Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. *Journal of Animal Ecology* 68 (2), 282-292.
- COYNE, M.J., SMITH G. (1994): Trichostrongylid parasites of domestic ruminants. In: SCOTT MARILYN E. und GARY SMITH (Hrsg.). *Parasitic and infectious diseases: epidemiology and ecology*. San Diego, CA, Academic Press, 235-247.
- CRAIK, C. (1997): Long-term effects of North American Mink *Mustela vison* on seabirds in western scotland. *Bird Study* 44, 303-309.
- CROOKS, K.R., SOULE M.E. (1999): Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400 (6744), 563-566.
- DANELL, K., HÖRNFELDT B. (1987): Numerical responses by populations of Red fox and Mountain hare during an outbreak of sarcoptic mange. *Oecologia* 73 (4), 533-536.
- DEUTZ, A., HINTERDORFER F. (2000): Diseases in Brown hare: post-mortem findings, range of pathogens and zoonotic aspects. *Tierärztliche Umschau* 55 (11), 628-635.
- DION, N., HOBSON K.A., LARIVIERE S. (2003): Does removal of duck nest predators affect the temporal patterns of predation for simulated nests of grassland songbirds? *Canadian Field-Naturalist* 117 (3), 347-351.
- DION, N., HOBSON K.A., LARIVIERE S. (1999): Effects of removing duck-nest predators on nesting success of grassland songbirds. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 77 (11), 1801-1806.
- DOBSON, A., HUDSON P. (1995): The interaction between the parasites and predators of Red Grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Ibis* 137 (1), 87-96.
- DONALD, P.F., EVANS A.D., MUIRHEAD L.B., BUCKINGHAM D.L., KIRBY W.B., SCHMITT S.I.A. (2002): Survival rates, causes of failure and productivity of Skylark *Alauda arvensis* nests on lowland farmland. *Ibis* 144 (4), 652-664.
- DONEHOWER, C.E., BIRD D.M., HALL C.S., KRESS S.W. (2007): Effects of gull predation and predator control on tern nesting success at Eastern Egg Rock, Maine. *Waterbirds* 30 (1), 29-39.
- DONOVAN, T.M., THOMPSON F.R. (2001): Modeling the ecological trap hypothesis: A habitat and demographic analysis for migrant songbirds. *Ecological Applications* 11 (3), 871-882.
- DÖRING, V., HELFRICH R. (1986): Zur Ökologie einer Rebhuhnpopulation (*Perdix perdix*, Linné, 1758) im Unteren Naheland (Rheinland-Pfalz; Bundesrepublik Deutschland). *Schriften des Arbeitskreises für Wildbiologie und Jagdwissenschaft an der Justus-Liebig-Universität Gießen*, 15, Ferdinand Enke, Stuttgart. 365 S.
- DRAYCOTT, R.A.H., HOODLESS A.N., WOODBURN M.I.A., SAGE R.B. (2008): Nest predation of Common Pheasants *Phasianus colchicus*. *Ibis* 150 (s1), 37-44.
- DUEBBERT, H.F., KANTRUD H.A. (1974): Upland duck nesting related to land-use and predator reduction. *Journal of Wildlife Management* 38 (2), 257-265.
- DUEBBERT, H.F., LOKEMOEN J.T. (1980): High duck nesting success in a predator-reduced environment. *Journal of Wildlife Management* 44 (2), 428-437.
- DUFF, J.P., CHASEY D., MUNRO R., WOOLDRIDGE M. (1994): European brown hare syndrome in England. *Veterinary Record* 134 (26), 669-673.
- DUNSMORE, J.D. (1981): The role of parasites in population regulation of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Australia. In: CHAPMAN J.A. und D.P. PURSELY (Hrsg.). *Worldwide Furbearer Conference*, Frostburg, Maryland, 1980. Dommelly and Sons, Falls Church, Virginia, 654-669.
- DWERNYCH, L.W., BOAG D.A. (1972): Ducks nesting in association with Gulls - an ecological trap? *Canadian Journal of Zoology* 50 (5), 559-563.
- EDWARDS, P.J., FLETCHER M.R., BERNY P. (2000): Review of the factors affecting the decline of the European brown hare, *Lepus europaeus* (Pallas, 1778) and the use of wildlife incident data to evaluate the significance of paraquat. *Agriculture Ecosystems & Environment* 79 (2-3), 95-103.
- EIKHORST, W. (2005): Schlupf- und Aufzueherfolg beim Kiebitz *Vanellus vanellus* innerhalb und außerhalb des NSG "Borgfelder Wümmewiesen". *Vogelwelt* 126, 359-364.

- EIKHORST, W., BELLEBAUM J. (2004): Prädatoren kommen nachts - Gelegeverlust in Wiesenvogelschutzgebieten Ost- und Westdeutschlands. *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen* 41, 81-89.
- EIKHORST, W., MAURUSCHAT I. (2002): Wiesenvögel in der Wümmeniederung. In: NRW MUNVL (Hrsg.). *Zur Situation freuchtgrünlandabhängiger Vogelarten in Deutschland*. klr.mediapartner Lengerich, 79-96.
- EKERHOLM, P., OKSANEN L., OKSANEN T., SCHNEIDER M. (2004): The impact of short-term predator removal on vole dynamics in an arctic-alpine landscape. *Oikos* 106 (3), 457-468.
- ELMHAGEN, B., RUSHTON S.P. (2007): Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? *Ecology Letters* 10 (3), 197-206.
- ENGL, M., LEIBL F., MOOSER K. (2004): Bestandsentwicklung, Brutbiologie und Reproduktionserfolg des Großen Brachvogels *Numenius arquata* im Mettenbacher und Grießenbacher Moor, Kreis Landshut. *Ornithol. Anz.* 43, 217-235.
- ERLINGE, S., FRYLESTAM B., GORANSSON G., HOGSTEDT G., LIBERG O., LOMAN J., NILSSON I.N., VONSCHANTZ T., SYLVEN M. (1984): Predation on brown hare and ring-necked pheasant populations in southern Sweden. *Holarctic Ecology* 7 (3), 300-304.
- ESKENS, U., KUGEL B., BENSINGER S., BITSCH N. (1999): Untersuchungen über mögliche Einflußfaktoren auf die Populationsdichte des Feldhasen. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 45 (1), 60-65.
- EVANS, K.L. (2004): The potential for interactions between predation and habitat change to cause population declines of farmland birds. *Ibis* 146 (1), 1-13.
- FAGAN, W.F. (2002): Can vertebrate predation alter aggregation of risk in an insect host-parasitoid system? *Journal of Animal Ecology* 71 (3), 487-496.
- FEDRIANI, J.M., FULLER T.K., SAUVAJOT R.M., YORK E.C. (2000): Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia* 125 (2), 258-270.
- FERNANDEZ-DUQUE, E., VALEGGIA C. (1994): Metaanalysis - a valuable tool in conservation research. *Conservation Biology* 8 (2), 555-561.
- FLANDERS, S.E., BADGLEY M.E. (1960): A host-parasite interaction conditioned by predation. *Ecology* 41 (2), 363-365.
- FLASPOHLER, D.J., TEMPLE S.A., ROSENFELD R.N. (2001a): Effects of forest edges on ovenbird demography in a managed forest landscape. *Conservation Biology* 15 (1), 173-183.
- FLASPOHLER, D.J., TEMPLE S.A., ROSENFELD R.N. (2001b): Species-specific edge effects on nest success and breeding bird density in a forested landscape. *Ecological Applications* 11 (1), 32-46.
- FLESKES, J.P., KLAAS E.E. (1991): Dabbling duck recruitment in relation to habitat and predators at Union Slough National Wildlife Refuge, Iowa. U.S. Fish and Wildlife Service, Fish and Wildlife Technical Report 32.
- FLUX, J.E.C. (1967): Reproduction and body weights of hare *Lepus europaeus* Pallas in New Zealand. *New Zealand Journal of Science* 10 (2), 357-401.
- FORSTNER, M.J., ILG V. (1982): Untersuchungen über die Endoparasiten des Feldhasen (*Lepus europaeus*) und Versuche zu ihrer Bekämpfung. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 28 (3), 169-177.
- FRANK, H. (1970): Die Auswirkung von Raubwild- und Raubzeugminderung auf die Strecken von Hase, Fasan und Rebhuhn in einem Revier mit intensivster landwirtschaftlicher Nutzung. *Transactions of the IX International Congress of Game Biologists, Moscow, UdSSR, 1969.* 472-479.
- FREISE, F., EXO K.-M., OLTMANN B. (2006): Ist das NSG Leyhörn als Brutgebiet für Säbelschnäbler *Recurvirostra avosetta* geeignet? *Vogelwelt* 127 (3), 175-186.
- FRÖLICH, K., MEYER H.H.D., PIELOWSKI Z., RONSHOLT L., VONSECKLANZENDORF S., STOLTE M. (1996): European brown hare syndrome in free-ranging hares in Poland. *Journal of Wildlife Diseases* 32 (2), 280-285.
- FRÖLICH, K., WISSER J., SCHMUSER H., FEHLBERG U., NEUBAUER H., GRUNOW R., NIKOLAOU K., PRIEMER J., THIEDE S., STREICH W.J., SPECK S. (2003): Epizootiologic and ecologic investigations of European brown hares (*Lepus europaeus*) in selected populations from Schleswig-Holstein, Germany. *Journal of Wildlife Diseases* 39 (4), 751-761.
- FRYLESTAM, B. (1979): Population ecology of the European hare in southern Sweden. Ph.D. Thesis. Department of Animal Ecology Lund.
- FRYLESTAM, B. (1980): Reproduction in the European hare in Southern Sweden. *Holarctic Ecology* 3, 74-80.
- FUCHS, A., WEISSENBOCK H. (1992): Comparative histopathological study of rabbit hemorrhagic-disease (rhd) and european brown hare syndrome (ebhs). *Journal of Comparative Pathology* 107 (1), 103-113.
- GARRETTSON, P.R., ROHWER F.C. (2001): Effects of mammalian predator removal on production of upland-nesting ducks in North Dakota. *Journal of Wildlife Management* 65 (3), 398-405.

- GÄRTNER, S., KLAUS S. (2004): Der Einfluss von Beutegreifern auf das Auerhuhn (*Tetrao urogallus*). Beitr. Jagd-Wildforsch. 29, 295-302.
- GAVIN, T.A. (1991): Why ask why - the importance of evolutionary biology in wildlife science. Journal of Wildlife Management 55 (4), 760-766.
- GIBBONS, D.W., AMAR A., ANDERSON G.Q.A., BOLTON M., BRADBURY R.B., EATON M.A., EVANS A.D., GRANT M.C., GREGORY R.D., HILTON G.M., HIRONS G.J.M., HUGHES J., JOHNSTONE I., NEWBERY P., PEACH W.J., RATCLIFFE N., SMITH K.W., SUMMERS R.W., WALTON P., WILSON J.D. (2007): The predation of wild birds in the UK: a review of its conservation impact and management. RSPB Research Report no 23. RSPB, Sandy.
- GILLIS, E.A. (1998): Survival of juvenile hares during a cyclic population increase. Can J Zool 76 (10), 1949-1956.
- GÖRITZ, F., FAßBENDER M., BROICH A., QUEST M., LANGE A., BLOTTNER S., GILLES M., LENGWINAT T., SPITTLER H., HILDEBRANDT T.B. (2001): Investigations of reproductive fitness in living female European brown hares from different habitats. Z Jagdwiss 47 (2), 92-99.
- GOSZCZYNSKI, J., WASILEWSKI M. (1992): Predation of foxes on a hare population in central Poland. Acta Theriologica 37 (4), 329-338.
- GRAF, W. (2001): Das Offenlandarten-Projekt des LJV Hessen e.V. In: (CIC) INTERNATIONAL COUNCIL FOR GAME AND WILDLIFE CONSERVATION (Hrsg.). Workshops "Wildfreundliche Nutzung von Flächenstilllegungen", Budapest. 74-91.
- GRANVAL, P. (2001): The beneficial effects of set-aside to restore biodiversity. In: (CIC) INTERNATIONAL COUNCIL FOR GAME AND WILDLIFE CONSERVATION (Hrsg.). Workshops "Wildfreundliche Nutzung von Flächenstilllegungen", Budapest. 65-73.
- GREENWOOD, R.J., SOVADA M.A. (1996): Prairie duck population management. Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference 61. 31-42.
- GRIMM, M. (2005): Bestandsentwicklung und Gefährdungsursachen des Großen Brachvogels *Numenius arquata* in einem brandenburgischen EU-Vogelschutzgebiet. Vogelwelt 126, 333-340.
- GROOM, M.J., MEFFE G.K., CARROLL C.R., MEFFE G.K.P.O.C.B. (2006): Principles of conservation biology. 3rd ed. Aufl., Sinauer Associates ; Basingstoke : Palgrave, Sunderland, Mass., xix, 779 p. S.
- GULLAND, F.M.D. (1995): The impact of infectious diseases on wild animal populations: a review. In: GRENFELL B. T. und A. P. DOBSON (Hrsg.). Ecology of infectious diseases in natural populations. Cambridge ; New York, Cambridge University Press.
- GULLAND, F.M.D., ALBON S.D., PEMBERTON J.M., MOORCROFT P.R., CLUTTONBROCK T.H. (1993): Parasite-associated polymorphism in a cyclic ungulate population. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 254 (1339), 7-13.
- GUNN, A., IRVINE R.J. (2003): Subclinical parasitism and ruminant foraging strategies - a review. Wildlife Society Bulletin 31 (1), 117-126.
- GUTHÖRL, V., KALCHREUTER H. (1995): Zum Einfluß des Fuchses auf das Vorkommen des Feldhasen. Dieter Hoffmann, Mainz, 118 S.
- GWCT (2009a): Gamekeeping and hare numbers. http://www.gwct.org.uk/research__surveys/species_research/mammals/brown_hare_bap_species/1237.asp. Stand: 07.04.2009.
- GWCT (2009b): Predator control and moorland birds. http://www.gwct.org.uk/research__surveys/species_research/birds/waders/262.asp. Stand: 07.04.2009.
- GWCT (2009c): Predator removal benefits - moorland birds. http://www.gwct.org.uk/research__surveys/species_research/birds/waders/1651.asp. Stand: 07.04.2009.
- HACKLÄNDER, K., ARNOLD W., RUF T. (2002a): Postnatal development and thermoregulation in the precocial European hare (*Lepus europaeus*). Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology 172 (2), 183-190.
- HACKLÄNDER, K., FRISCH C., KLANSEK E., STEINECK T., RUF T. (2001): Die Fruchtbarkeit weiblicher Feldhasen (*Lepus europaeus*) aus Revieren mit unterschiedlicher Populationsdichte. Zeitschrift für Jagdwissenschaft 47 (2), 100-110.
- HACKLÄNDER, K., KLANSEK E., STEINECK T., RUF T. (2003): Reproduction and juvenile mortality in European hare (*Lepus europaeus*) populations in intensive agricultural landscapes. Mamm. Biol. 68 (Spec. Iss.), 29-30.
- HACKLÄNDER, K., TATARUCH F., RUF T. (2002b): The effect of dietary fat content on lactation energetics in the European hare (*Lepus europaeus*). Physiological and Biochemical Zoology 75 (1), 19-28.
- HAENSLY, T.F., CRAWFORD J.A., MEYERS S.M. (1987): Relationships of habitat structure to nest success of ring-necked Pheasants. Journal of Wildlife Management 51 (2), 421-425.
- HAERER, G., NICOLET J., BACCARINI L., GOTTSTEIN B., GIACOMETTI M. (2001): Causes of mortality, zoonoses and reproductive performance in European brown hare in Switzerland. Schweizer Archiv Fur Tierheilkunde 143 (4), 193-201.
- HANSEN, K. (1992): Reproduction in European hare in a Danish farmland. Acta theriologica 37 (1-2), 27-40.

- HANSEN, K. (1997): European hare (*Lepus europaeus*) reproduction and leveret survival in a mosaic of diverse crops and pure cereals. Unpublished manuscript.
- HARDING, E.K., DOAK D.F., ALBERTSON J.D. (2001): Evaluating the effectiveness of predator control: the non-native red fox as a case study. *Conservation Biology* 15 (4), 1114-1122.
- HENKE, S.E., BRYANT F.C. (1999): Effects of coyote removal on the faunal community in western Texas. *Journal of Wildlife Management* 63 (4), 1066-1081.
- HILL, D., ROBERTSON P. (1988): Breeding Success of Wild and Hand-Reared Ring-Necked Pheasants. *Journal of Wildlife Management* 52 (3), 446-450.
- HINES, J.E., MITCHELL G.J. (1983): Gadwall nest-site selection and nesting success. *Journal of Wildlife Management* 47 (4), 1063-1071.
- HOFFMANN, D. (2003): Populationsdynamik und -entwicklung des Feldhasen in Schleswig-Holstein im Beziehungsgefüge von Klima, Prädation und Lebensraum. Dissertation. Universität Trier Kiel, 220 S.
- HOLLDACK, K., GERSS W. (1988): Die Bedeutung des Arterhaltungswertes (AEW) für die Bewertung der Predation. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 34 (3), 205-211.
- HOLLING, C.S. (1959a): The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *The Canadian Entomologist*, 293-320.
- HOLLING, C.S. (1959b): Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist* 91, 385-398.
- HOODLESS, A.N., KURTENBACH K., NUTTALL P.A., RANDOLPH S.E. (2003): Effects of tick *Ixodes ricinus* infestation on pheasant *Phasianus colchicus* breeding success and survival. *Wildlife Biology* 9 (3), 171-178.
- HUDSON, P.J. (1986): The effect of a parasitic nematode on the breeding production of red grouse. *Journal of Animal Ecology* 55, 85-92.
- HUDSON, P.J., DOBSON A.P., NEWBORN D. (1992a): Do parasites make prey vulnerable to predation? Red grouse and parasites. *Journal of Animal Ecology* 61 (3), 681-692.
- HUDSON, P.J., NEWBORN D., DOBSON A. (1992b): Regulation and stability of free-living host-parasite system: *Trichostrongylus tenuis* in red grouse. I. Monitoring and parasite reduction experiments. *Journal of Animal Ecology* 61, 477-486.
- IASON, G.R., BOAG B. (1988): Do intestinal helminths affect condition and fecundity of adult Mountain hares. *Journal of Wildlife Diseases* 24 (4), 599-605.
- IRVIN, A.D. (1970): Gastro-intestinal parasites of british hares (*Lepus europaeus* and *L. timidus*). *Journal of Zoology* 162 (DEC), 544-8.
- IRVINE, R.J. (2006): Parasites and the dynamics of wild mammal populations. *Animal Science* 82 (6), 775-781.
- IVAN, J.S., MURPHY R.K. (2005): What preys on piping plover eggs and chicks? *Wildlife Society Bulletin* 33 (1), 113-119.
- IVES, A.R., MURRAY D.L. (1997): Can sublethal parasitism destabilize predator-prey population dynamics? A model of snowshoe hares, predators and parasites. *Journal of Animal Ecology* 66 (2), 265-278.
- JACKSON, D. (2003): Waders, hedgehogs and machair: research and conservation lessons from the Outer Hebrides. *Wader Study Group Bulletin* 100, 14-19.
- JACKSON, D.B. (2001): Experimental removal of introduced hedgehogs improves wader nest success in the Western Isles, Scotland. *Journal of Applied Ecology* 38 (4), 802-812.
- JACOBSON, H.A., KIRKPATRICK R.L., MCGINNES B.S. (1978): Disease and physiologic characteristics of 2 Cottontail populations in Virginia. *Wildlife Monographs* (60), 6-53.
- JARNEMO, A., LIBERG O. (2005): Red fox removal and roe deer fawn survival - A 14-year study. *Journal of Wildlife Management* 69 (3), 1090-1098.
- JENNY, M., WEIBEL U., LUGRIN B., JOSEPHY B., REGAMEY J.-L., ZBINDEN N. (2002): Rebhuhn Schlussbericht 1991 - 2000. Schriftenreihe Umwelt, Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL), Bern. 143 S.
- JEROMIN, K. (2002): Zur Ernährungsökologie der Feldlerche (*Alauda arvensis* L. 1758) in der Reproduktionsphase. [S.l. : s.n.] Kiel.
- JUNKER, S., EHRSBERGER R., DÜTTMANN H. (2005): Einfluss von Landwirtschaft und Prädation auf die Reproduktion des Kiebitzes *Vanellus vanellus* in der Stollhammer Wisch (Landkreis Wesermarsch, Niedersachsen). *Vogelwelt* 126, 370-372.
- KALCHREUTER, H. (2003): Die Sache mit der Jagd. 5. Aufl., Franckh-Kosmos, Stuttgart, 558 S.

- KAUHALA, K. (2004): Removal of medium-sized predators and the breeding success of ducks in Finland. *Folia Zoologica* 53 (4), 367-378.
- KAUHALA, K., HELLE P. (2000): The interactions of predator and hare populations in Finland - a study based on wildlife monitoring counts. *Ann Zool Fenn* 37 (3), 151-160.
- KAUHALA, K., HELLE P., HELLE E., KORHONEN J. (1999): Impact of predator removal on predator and mountain hare populations in Finland. *Ann Zool Fenn* 36 (3), 139-148.
- KEITH, L.B., CARY J.R., RONGSTAD O.J., BRITTINGHAM M.C. (1984): Demography and ecology of a declining Snowshoe hare population. *Journal of Wildlife Management* 90, 1-43.
- KENWARD, R.E. (1977): Predation on released pheasants (*Phasianus colchicus*) by goshawks in central Sweden. *Swedish Game Research* 10, 79-112.
- KENWARD, R.E. (1986): Problems of goshawk predation on pigeons and some other game. *Proceedings of the International Ornithological Congress* 18, 666-678.
- KENWARD, R.E., HALL D.G., WALLS S.S., HODDER K.H. (2001): Factors affecting predation by buzzards *Buteo buteo* on released pheasants *Phasianus colchicus*. *Journal of Applied Ecology* 38 (4), 813-822.
- KENWARD, R.E., MARCSTROM V., KARLBOM M. (1981): Goshawk winter ecology in Swedish pheasant habitats. *Journal of Wildlife Management* 45 (2), 397-408.
- KING, C.M., MOORS P.J. (1979): Life-history tactics of mustelids, and their significance for predator control and conservation in New-Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 6 (4), 619-622.
- KINNEAR, J.E., ONUS M.L., BROMILOW R.N. (1988): Fox Control and Rock-Wallaby Population-Dynamics. *Australian Wildlife Research* 15 (4), 435-450.
- KINNEAR, J.E., ONUS M.L., SUMNER N.R. (1998): Fox control and rock-wallaby population dynamics - II. An update. *Wildlife Research* 25 (1), 81-88.
- KLANSEK, E., WILDAUER L., LAMPE T., SCHREIBER B., REIMOSER F. (2008): Gutachten zur Anwendung der Richtlinie 79/409/EWG des Rates vom 2. April 1979 über die Erhaltung der wildlebenden Vogelarten. EU-Vogelschutzrichtlinie Habicht (*Accipiter gentilis*) Mäusebussard (*Buteo buteo*). Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie, Veterinärmed. Univ. Wien.
- KLINGER, S.R. (2008): Ring-necked pheasant management plan for pennsylvania 2008-2017. Pennsylvania Game Commission, Bureau of Wildlife Management, Harrisburg, Pennsylvania.
- KOKKO, H., SUTHERLAND W.J. (2001): Ecological traps in changing environments: Ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect. *Evolutionary Ecology Research* 3 (5), 537-551.
- KORSCH, J. (1985): About the influence of predator-control on the Capercaillie population in 2 reviere of the black-forest. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 156 (6-7), 106-111.
- KÖSTER, H., BRUNS H.A. (2003): Haben Wiesenvögel in Binnenländischen Schutzgebieten ein "Fuchsproblem"? *Vogelschutz* 40, 57-74.
- KOVACS, G. (1983): Survival pattern in adult brown hares. *Acta Zoologica Fennica* 174, 69-70.
- KREBS, C.J., BOONSTRA R., BOUTIN S., SINCLAIR A.R.E. (2001): Conclusions and future research directions. In: KREBS C. J., S. A. BOUTIN und R. BOONSTRA (Hrsg.). *Ecosystem dynamics of the boreal forest*. New York, Oxford University Press, 491-501.
- KUBE, J., BRENNING U., KRUCH W., H.-W. N. (2005): Bestandsentwicklung von bodenbrütenden Küstenvögeln auf Inseln in der Wismar-Bucht (westliche Ostsee): Lektionen aus 50 Jahren Prädatorenmanagement. *Vogelwelt* 126, 299-320.
- LABISKY, R.F. (1957): Relation of hay harvesting to duck nesting under a refuge-permittee system. *Journal of Wildlife Management* 21, 194-200.
- LACK, D.L. (1954): *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford, 343 S.
- LAMARQUE, F., BARRAT J., MOUTOU F. (1996): Principal diagnoses for determining causes of mortality in the European brown hare (*Lepus europaeus*) found dead in France between 1986 and 1994. *Gib Faune Sauv* 13 (53-72).
- LANGGEMACH, T., BELLEBAUM J. (2005): Prädation und der Schutz bodenbrütender Vogelarten in Deutschland. *Vogelwelt* 126, 259-298.
- LANGGEMACH, T., DITSCHERLEIN E. (2004): Zum aktuellen Stand der Bejagung von Aaskrähne, Elster und Bejagung in Deutschland. *Ber. Vogelschutz* 41, 17-44.
- LAUBERGS, A., VIKSNE J. (2004): Elevated artificial nest sites for Mallard *Anas platyrhynchos* in Latvia. *Acta Universitaria Lativensis, Biology* 676, 107-118.
- LENBURY, Y., RATTANAMONGKONKUL S., TUMRASVIN N., AMORNAMANKUL S. (1999): Predator-prey interaction coupled by parasitic infection: Limit cycles and chaotic behavior. *Mathematical and Computer Modelling* 30 (9-10), 131-146.

- LINDÉN, H., HELLE E., HELLE P., WIKMAN M. (1996): Wildlife triangle scheme in Finland: methods and aims for monitoring wildlife populations. *Finish Game Res.* 49, 4-11.
- LINDÉN, H., WIKMAN M. (1980): Brood size of the Goshawk in relation to tetraonid densities. *Suomen Rüsta* 27, 63-69.
- LINDÉN, H., WIKMAN M. (1983): Goshawk predation on Tetraonids - availability of prey and diet of the predator in the breeding-season. *Journal of Animal Ecology* 52 (3), 953-968.
- LINDSTRÖM, E. (1992): Diet and demographics of the red fox (*Vulpes vulpes*) in relation to population density - the sarcoptic mange event in Scandinavia. In: MCCULLOUGH D. R. und R. H. BARRET (Hrsg.). *Wildlife 2001: Populations*. London, Elsevier, 922-931.
- LINDSTRÖM, E., ANDREN H., ANGELSTAM P., CEDERLUND G., HÖRNFELDT B., JÄDERBERG L., LEMNELL P.A., MARTINSSON B., SKÖLD K., SWENSON J.E. (1994): Disease reveals the predator: Sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. *Ecology* 75 (4), 1042-1049.
- LINDSTRÖM, E., ANDREN H., ANGELSTAM P., WIDEN P. (1986): Influence of Predators on Hare Populations in Sweden - a Critical-Review. *Mammal Review* 16 (3-4), 151-156.
- LITTLE, R.M., CROWE T.M. (2004): Effects of a predator control experiment on grey-winged Francolin (*Scleroptila africanus*) populations. *Ostrich* 75 (4), 285-287.
- LITZBARSKI, H. (1998): Prädatorenmanagement als Artenschutzstrategie. *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg* 7 (1), 92-97.
- LITZBARSKI, H. (2002): Rabenvögel und Wiesenbrüterschutz in Brandenburg. *Beitr. Jagd-Wildforsch.* 27, 285-290.
- LLOYD, P. (2007): Predator control, mesopredator release, and impacts on bird nesting success: a field test. *African Zoology* 42, 180-186.
- MACDONALD, D.W., BARRETO G.R., FERRERAS P., KIRK B., RUSHTON S., YAMAGUCHI N., STRACHAN R. (1999): The impact of American mink, *Mustela vison*, as predators of native species in British freshwater systems. In: COWAN D.P. und FEAREM C.J. (Hrsg.). *Advances in vertebrate pest management*. Fürth, Filander Verlag, 5-24.
- MACDONALD, D.W., TATTERSHALL F.H., JOHNSON P.J., CARBONE C., REYNOLDS J.C., LANGBEIN J., RUSHTON S.P., SHIRLEY M.D.F. (2000): Managing British mammals: case studies from the hunting debate. *Wildlife Conservation Research Unit*, University of Oxford.
- MACDONALD, M.A., BOLTON M. (2008): Predation on wader nests in Europe. *Ibis* 150 (s1), 54-73.
- MÄCK, U., JÜRGENS M.-E. (1999): Aaskrähe, Elster und Eichelhäher in Deutschland Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- MANKIN, P.C., WARNER R.E. (1992): Vulnerability of ground nests to predation on an agricultural habitat island in east-central Illinois. *American Midland Naturalist* 128 (2), 281-291.
- MAÑOSA, S. (1991): *Biologia tro`fica, u` s de l'ha`bitat i biologia de la reproduccio` de l'astor Accipiter gentilis (Linnaeus, 1758) a la Segarra*. Ph.D. Thesis. Universitat de Barcelona.
- MAÑOSA, S. (1994): Goshawk diet in a Mediterranean area of northeastern Spain. *Journal of Raptor Research* 28 28, 84-92.
- MARBOUTIN, É., BRAY Y., PÉROUX R., MAUVY B., LARTIGES A. (2003): Population dynamics in European hare: breeding parameters and sustainable harvest rates. *Journal of Applied Ecology* 40 (3), 580-591.
- MARBOUTIN, É., PÉROUX R. (1995): Survival pattern of European hare in a decreasing population. *Journal of Applied Ecology* 32 (4), 809-816.
- MARCSTRÖM, V., KEITH L.B., ENGREN E., CARY J.R. (1989): Demographic responses of arctic hares (*Lepus timidus*) to experimental reductions of red foxes (*Vulpes vulpes*) and martens (*Martes martes*). *Canadian Journal of Zoology- Revue Canadienne De Zoologie* 67 (3), 658-668.
- MARCSTRÖM, V., KENWARD R.E., ENGREN E. (1988): The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles - an experimental-study. *Journal of Animal Ecology* 57 (3), 859-872.
- MECKSTROTH, A.M., MILES A.K. (2005): Predator removal and nesting waterbird success at San Francisco Bay, California. *Waterbirds* 28 (2), 250-255.
- MELTER, J., SÜDBECK P. (2004): Bestandsentwicklung und Bruterfolg von Wiesenlimikolen unter Vertragsnaturschutz: "Stollhammer Wisch" 1993-2002. *Natursch. Landschaftspf. Niedersachs.* 41, 50-74.
- MIKKOLA, H. (1976): Owls killing and killed by other owls and raptors in Europe. *British Birds* 69, 144-154.
- MIKKOLA, H. (1983): *Owls of Europe*. Poyser, Calton, 397 S.
- MILLÁN, J., GORTÁZAR C., TIZZANI P., BUENESTADO F.J. (2002): Do helminths increase the vulnerability of released pheasants to fox predation? *Journal of Helminthology* 76 (3), 225-229.

- MILONSKI, M. (1958): The significance of farmland for waterfowl nesting and techniques for reducing losses due to agricultural practices. Transactions of the North American Wildlife Conference 23, 215-228.
- MILSON, T.P. (2005): Decline of northern Lapwing *Vanellus vanellus* breeding on arable farmland in relation to the loss of spring tillage. Bird Study 52, 297-306.
- MISENHELTER, M.D., ROTENBERRY J.T. (2000): Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in sage sparrows. Ecology 81 (10), 2892-2901.
- MOSS, R., TRENHOLM I.B., WATSON A., PARR R. (1990): Parasitism, predation and survival of hen red grouse *Lagopus lagopus scoticus* in spring. Journal of Animal Ecology 59, 631-642.
- MOSS, R., WATSON A., PARR R. (1996): Experimental prevention of a population cycle in red grouse. Ecology 77 (5), 1512-1530.
- MÜLLER, C.B., BRODEUR J. (2002): Intraguild predation in biological control and conservation biology. Biological Control 25 (3), 216-223.
- MÜLLER, P. (1996): Klimawandel, Flächennutzungsdynamik und Prädation als populationssteuernde Faktoren beim Feldhasen. Schriftenreihe des Landesjagdverbandes Bayern e.V., 2, 5-24 S.
- MÜLLER, P. (1997): Fuchspopulation, Niederwild und Bodenbrüter. Game Conservancy Deutschland, Nachrichten 1/1997, 3-19.
- MURRAY, D.L. (2002): Differential body condition and vulnerability to predation in snowshoe hares. Journal of Animal Ecology 71 (4), 614-625.
- MURRAY, D.L., CARY J.R., KEITH L.B. (1997): Interactive effects of sublethal nematodes and nutritional status on snowshoe hare vulnerability to predation. Journal of Animal Ecology 66 (2), 250-264.
- MURRAY, D.L., KEITH L.B., CARY J.R. (1998): Do parasitism and nutritional status interact to affect production in snowshoe hares? Ecology 79 (4), 1209-1222.
- MURTON, R.K. (1971): Man and birds. Collins, London, 364 S.
- MUSIL, D.D., CONNELLY J.W. (2009): Survival and reproduction of pen-reared vs translocated wild pheasants *Phasianus colchicus*. Wildlife Biology 15 (1), 80-88.
- NABU (2003): Feldvögel durch starke Bestandsrückgänge bedroht. Ber. Vogelschutz 40, 164-165.
- NEWAY, S., SHAW D.J., KIRBY A., MONTIETH P., HUDSON P.J., THIRGOOD S.J. (2005): Prevalence, intensity and aggregation of intestinal parasites in mountain hares and their potential impact on population dynamics. International Journal for Parasitology 35 (4), 367-373.
- NEWAY, S., THIRGOOD S.J., HUDSON P.J. (2004): Do parasite burdens in spring influence condition and fecundity of female mountain hares *Lepus timidus*? Wildlife Biology 10 (3), 171-176.
- NEWSOME, A.E., PARER I., CATLING P.C. (1989): Prolonged prey suppression by carnivores - predator-removal experiments. Oecologia 78 (4), 458-467.
- NEWTON, I. (1998): Population Limitation in Birds. Academic Press, London.
- NEWTON, I., MARQUISS M. (1982): Food, Predation and Breeding-Season in Sparrowhawks (*Accipiter nisus*). Journal of Zoology 197 (Jun), 221-240.
- NIELSEN, O.K. (1999): Gyrfalcon predation on ptarmigan: numerical and functional responses. Journal of Animal Ecology 68 (5), 1034-1050.
- NINOV, N. (1990): Der Einfluß einiger ökologischer Faktoren auf die Dynamik der Hasenbesätze in Bulgarien. Beiträge zur Jagd- und Wildforschung 17, 136-140.
- NORDSTRÖM, M., HOGMANDER J., LAINE J., NUMMELIN J., LAANETU N., KORPIMAKI E. (2003): Effects of feral mink removal on seabirds, waders and passerines on small islands in the Baltic Sea. Biological Conservation 109 (3), 359-368.
- NORDSTRÖM, M., HOGMANDER J., NUMMELIN J., LAINE J., LAANETU N., KORPIMAKI E. (2002): Variable responses of waterfowl breeding populations to long-term removal of introduced American mink. Ecography 25 (4), 385-394.
- NORDSTRÖM, M., KORPIMAKI E. (2004): Effects of island isolation and feral mink removal on bird communities on small islands in the Baltic Sea. Journal of Animal Ecology 73 (3), 424-433.
- NORDSTRÖM, M., LAINE J., AHOLA M., KORPIMAKI E. (2004): Reduced nest defence intensity and improved breeding success in terns as responses to removal of non-native American mink. Behavioral Ecology and Sociobiology 55 (5), 454-460.
- NORRDAHL, K., KORPIMAKI E. (1995): Effects of predator removal on vertebrate prey populations - birds of prey and small mammals. Oecologia 103 (2), 241-248.
- OELKE, H., KUKLIK H.-W., NIELITZ U. (1992): Die Vögel der Börden im nordwestlichen und nordöstlichen Harzvorland. Beitr. Naturk. Niedersachsens 45, 153-176.

- OLESEN, C.R., ASFERG T. (2006): Assessing potential causes for the population decline of European brown hare in the agricultural landscape of Europe – a review of the current knowledge. NERI Technical Report, 600. National Environmental Research Institute, Denmark, 32 S.
- OLSEN, H. (2002): Patterns of Predation on Ground Nesting Birds. PhD Thesis. Royal Veterinarian and Agricultural University, Copenhagen.
- PADYSAKOVA, E., SALEK M., POLEDNIK L., SEDLACEK F., ALBRECHT T. (2009): Removal of American mink increases the success of simulated nests in linear habitat. *Wildlife Research* 36 (3), 225-230.
- PALOMARES, F., CARO T.M. (1999): Interspecific killing among mammalian carnivores. *Am Nat* 153 (5), 492-508.
- PALOMARES, F., GAONA P., FERRERAS P., DELIBES M. (1995): Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations - an example with Lynx, Mongooses, and Rabbits. *Conservation Biology* 9 (2), 295-305.
- PANEK, M., KAMIENIARZ R., BRESINSKI W. (2006): The effect of experimental removal of red foxes *Vulpes vulpes* on spring density of brown hares *Lepus europaeus* in western Poland. *Acta Theriologica* 51 (2), 187-193.
- PANEK, P., KAMIENIARZ R. (1999): Relationships between density of brown hare *Lepus europaeus* and landscape structure in Poland in the years 1981-1995. *Acta Theriologica* 44 (1), 67-75.
- PARISH, D.M.B., SOTHERTON N.W. (2007): The fate of released captive-reared grey partridges *Perdix perdix*: implications for reintroduction programmes. *Wildlife Biology* 13 (2), 140-149.
- PARK, K.J., GRAHAM K.E., CALLADINE J., WERNHAM C.W. (2008): Impacts of birds of prey on gamebirds in the UK: a review. *Ibis* 150, 9-26.
- PARKER, H. (1984): Effect of corvid removal on reproduction of willow ptarmigan and black grouse. *Journal of Wildlife Management* 48 (4), 1197-1205.
- PASITSCHNIKARTS, M., MESSIER F. (1995): Risk of predation on waterfowl nests in the Canadian prairies - effects of habitat edges and agricultural practices. *Oikos* 73 (3), 347-355.
- PEARSE, A.T., RATTI J.T. (2004): Effects of predator removal on mallard duckling survival. *Journal of Wildlife Management* 68 (2), 342-350.
- PECH, R.P., SINCLAIR A.R.E., NEWSOME A.E., CATLING P.C. (1992): Limits to predator regulation of rabbits in australia - evidence from predator-removal experiments. *Oecologia* 89 (1), 102-112.
- PEGEL, M. (1986): Der Feldhase (*Lepus europaeus* PALLAS) im Beziehungsgefüge seiner Um- und Mitweltfaktoren. Vol. 16, Ferdinand Enke, Stuttgart, 224 S.
- PEGEL, M. (1987): Das Rebhuhn (*Perdix perdix* L.) im Beziehungsgefüge seiner Um- und Mitweltfaktoren - Systematische Untersuchungen über die Existenz- und Gefährdungskriterien einheimischer Wildtiere. Vol. 2/ 18, Ferdinand Enke, Stuttgart.
- PEGEL, M. (1994): Biotopverbesserungsmaßnahmen für das Rebhuhn - Modellfall: Feldraine. Tätigkeitsbericht IV. Staatliche Lehr- und Versuchsanstalt für Viehhaltung und Grünlandwirtschaft Aulendorf, Baden-Württemberg.
- PÉPIN, D. (1987): Dynamics of a heavily exploited population of brown hare in a large-scale farming area. *Journal of Applied Ecology* 24 (3), 725-734.
- PÉPIN, D. (1989): Variation in survival of Brown hare (*Lepus europaeus*) leverets from different farmland areas in the Paris Basin. *Journal of Applied Ecology* 26 (1), 13-23.
- PESCADOR, M., PERIS S. (2001): Effects of land use on nest predation: an experimental study in Spanish croplands. *Folia Zoologica* 50 (2), 127-136.
- PETHIG, H. (1995): Exogene Einflußfaktoren von Rebhuhnpopulationen (*Perdix perdix* L.) in zwei Untersuchungsgebieten der Niederrheinebene. Dissertation. Universität des Saarlandes 246 S.
- PIELOWSKI, Z. (1976): The role of foxes in the reduction of the European hare population. In: PIELOWSKI Z. und Z. PUCEK (Hrsg.). *Ecology and management of European hare populations*. Warsaw, Polish Hunting Association, 135-148.
- PLIKAT, K. (1991): Hundert Jahre Hasenjagd auf Langeoog. *Wild und Hund* 1/1991, 8-10.
- POLI, A., NIGRO M., GALLAZZI D., SIRONI G., LAVAZZA A., GELMETTI D. (1991): Acute hepatitis in the European brown hare (*Lepus europaeus*) in Italy. *Journal of Wildlife Diseases* 27 (4), 621-629.
- POLIS, G.A., HOLT R.D. (1992): Intraguild predation - the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 7 (5), 151-154.
- POTTS, G.R. (1986): *The Partridge. Pesticides, Predation and Conservation*. Collins, London, 274 S.
- POTTS, G.R., TAPPER A.C., HUDSON P.J. (1984): Population fluctuations in red grouse: analysis of bag records and a simulation model. *Journal of Animal Ecology* 53, 21-36.

- PREISSER, E.L., BÖLNICK D.I., BENARD M.F. (2005): Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology* 86 (2), 501-509.
- PURCELL, K.L., VERNER J. (1998): Density and reproductive success of California Towhees. *Conservation Biology* 12 (2), 442-450.
- PUTAALA, A., TURTOLO A., HISSA R. (2001): Mortality of wild and released hand-reared grey partridges (*Perdix perdix*) in Finland. *Game and Wildlife Science* 18 (3/4), 291-304.
- RANDS, M.R.W. (1988): The effect of nest site selection on nest predation in Grey partridge *Perdix perdix* and Red-Legged partridge *Alectoris rufa*. *Ornis Scandinavica* 19 (1), 35-40.
- RATTENBORG, E. (1997): Diseases in the Danish brown hare population (*Lepus europaeus*). *Gib Faune Sauv* 14, 530-531.
- RAY, J.C., REDFORD K.H., STENECK R.S., BERGER J. (2005): Large carnivores and the conservation of biodiversity. Island Press, Washington, DC, 526 S.
- REDPATH, S.M., THIRGOOD S.J. (1997): Birds of prey and Red grouse. TSO, London, 148 S.
- REIF, V., TORNBORG R., JUNGELL S., KORPIMAKI E. (2001): Diet variation of common buzzards in Finland supports the alternative prey hypothesis. *Ecography* 24 (3), 267-274.
- REITZ, F., MAYOT P., LÉONARD Y., METTAYE G. (1993): Importance de la prédation dans les causes de mortalité printanière et estivale de la perdrix grise (*Perdix perdix*) en petite Beauce du Loir-et-Cher. In: MIGOT P. und PH. STAHL (Hrsg.). Actes du colloque prédation et gestion des prédateurs. O.N.C. U.N.F.D.C. France, 63-70.
- REYNOLDS, J.C., TAPPER S.C. (1995a): The ecology of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to small game in rural southern England. *Wildlife Biology* 1 (2), 105-119.
- REYNOLDS, J.C., TAPPER S.C. (1995b): Predation by foxes *Vulpes vulpes* on brown hares *Lepus europaeus* in central southern England, and its potential impact on annual population growth. *Wildlife Biology* 1 (3), 145-158.
- RISBEY, D.A., CALVER M.C., SHORT J., BRADLEY J.S., WRIGHT I.W. (2000): The impact of cats and foxes on the small vertebrate fauna of Heirisson Prong, Western Australia. II. Afield experiment. *Wildlife Research* 27 (3), 223-235.
- ROBERTSON, P.A., WOODBURN M.I.A., NEUTEL W., BEALEY C.E. (1993): Effects of land-use on breeding pheasant density. *Journal of Applied Ecology* 30 (3), 465-477.
- ROBINSON, R.A., SUTHERLAND W.J. (2002): Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39 (1), 157-176.
- ROEMER, G.W., DONLAN C.J., COURCHAMP F. (2002): Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: How exotic species turn native predators into prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99 (2), 791-796.
- ROESE, A. (1990): Vergleichende Untersuchung über Ökologie und Rückgangsursachen des Rebhuhns (*Perdix perdix* L.) in Niedersachsen. Teil 2. Forschungsbericht Landesjägerschaft Niedersachsen.
- ROGERS, C.M., CARO M.J. (1998): Song sparrows, top carnivores and nest predation: a test of the mesopredator release hypothesis. *Oecologia* 116 (1-2), 227-233.
- ROOT, R.B. (1967): The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37, 317-350.
- ROYAMA, T. (1992): Analytical population dynamics. 1 Aufl., Chapman & Hall, London ; New York, 371 S.
- RYSLAVY, T. (2005): Prädation bei Bruten der Wiesenweihe *Circus pygargus* in Brandenburg. *Vogelwelt* 126, 381-384.
- ŠÁLEK, M., MARHOUL P., PINTIŘ J., KOPECKÝ T., SLABÝ L. (2004): Importance of unmanaged wasteland patches for the grey partridge *Perdix perdix* in suburban habitats. *Acta Oecologica* 25 (1-2), 23-33.
- SANICOLA, S. (2007): Mesopredator Release. http://www38.homepage.villanova.edu/jameson.chace/Urban%20Ecology/sanicole_files/v3_document.htm. Stand: 23.05.2007.
- SARGEANT, A.B., SOVADA M.A., SHAFFER T.L. (1995): Seasonal predator removal relative to hatch rate of duck nests in waterfowl production areas. *Wildlife Society Bulletin* 23 (3), 507-513.
- SCHLAEFFER, M.A., RUNGE M.C., SHERMAN P.W. (2002): Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution* 17 (10), 474-480.
- SCHMIDT, K.A. (1999): Foraging theory as a conceptual framework for studying nest predation. *Oikos* 85 (1), 151-160.
- SCHMIDT, K.A., GOHEEN J.R., NAUMANN R., OSTFELD R.S., SCHAUBER E.M., BERKOWITZ A. (2001): Experimental removal of strong and weak predators: Mice and chipmunks preying on songbird nests. *Ecology* 82 (10), 2927-2936.
- SCHMIDT, N.M., ASFERG T., FORCHHAMMER M.C. (2004): Long-term patterns in European brown hare population dynamics in Denmark: effects of agriculture, predation and climate. *BMC Ecology* 4 (15), 1-7.

- SCHNEIDER, M.F. (2001): Habitat loss, fragmentation and predator impact: Spatial implications for prey conservation. *Journal of Applied Ecology* 38 (4), 720-735.
- SCHRANCK, B.W. (1972): Waterfowl nest cover and some predation relationships. *Journal of Wildlife Management* 36 (1), 182-8.
- SCHULZ, R. (1998): Seeregenpfeifer (*Charadrius alexandrinus*) im Wattenmeer: Zwischen Überflutung und Prädation. *Seevögel* 19 (Sonderheft 1), 71-74.
- SCHWEIGMANN, N.J., PIETROKOVSKY S., CONTI O., BOTTAZZI V., CANALE D., WISNIVESKYCOLLI C. (1995): The interaction between poultry and *Triatoma-infestans* Klug, 1834 (Hemiptera, reduviidae) in an experimental-model. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz* 90 (3), 429-431.
- SEDLAK, K., LITERAK I., FALDYNA M., TOMAN M., BENAK J. (2000): Fatal toxoplasmosis in brown hares (*Lepus europaeus*): possible reasons of their high susceptibility to the infection. *Veterinary Parasitology* 93 (1), 13-28.
- SELAS, V. (1998): Does food competition from red fox (*Vulpes vulpes*) influence the breeding density of goshawk (*Accipiter gentilis*)? Evidence from a natural experiment. *Journal of Zoology* 246, 325-335.
- SEMEL, B., SHERMAN P.W. (2001): Intraspecific parasitism and nest-site competition in wood ducks. *Animal Behaviour* 61, 787-803.
- SEPPALA, O., KARVONEN A., VALTONEN E.T. (2006): Host manipulation by parasites and risk of non-host predation: is manipulation costly in an eye fluke-fish interaction? *Evolutionary Ecology Research* 8 (5), 871-879.
- SEPPALA, O., VALTONEN E.T., BENESH D.P. (2008): Host manipulation by parasites in the world of dead-end predators: adaptation to enhance transmission? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275 (1643), 1611-1615.
- SERGIO, F., HIRALDO F. (2008): Intraguild predation in raptor assemblages: a review. *Ibis* 150, 132-145.
- SERGIO, F., MARCHESI L., PEDRINI P., PENTERIANI V. (2007): Coexistence of a generalist owl with its intraguild predator: distance-sensitive or habitat-mediated avoidance? *Animal Behaviour* 74, 1607-1616.
- SEYMOUR, A.S., HARRIS S., WHITE P.C.L. (2004): Potential effects of reserve size on incidental nest predation by red foxes *Vulpes vulpes*. *Ecological Modelling* 175 (1), 101-114.
- SHAW, J.L. (1990): Effects of the caecal nematode *Trichostrongylus tenuis* on egg-laying by captive red grouse. *Research in Veterinary Science* 48, 59-63.
- SINCLAIR, A.R.E., OLSEN P.D., REDHEAD T.D. (1990): Can predators Regulate Small Mammal populations - evidence from house mouse outbreaks in Australia. *Oikos* 59 (3), 382-392.
- SLAMEČKA, J. (1991): The influence of oecological arrangements on brown hare population. In: . In: CSÁNYI S. und J. ERNHAFT (Hrsg.). *Transactions XXth Congress of the International Union of Game Biologists, Hungary, 21-26.08.1991. Vol. 1*, 340-346.
- SLAMEČKA, J., HELL P., JURČIK R. (1997): Brown hare in the west Slovak lowland *Acta Scientiarum Natura Brno* 31, 1-115.
- SMEDSHAUG, C.A., SELAS V., LUND S.E., SONERUD G.A. (1999): The effect of a natural reduction of red fox *Vulpes vulpes* on small game hunting bags in Norway. *Wildlife Biology* 5 (3), 157-166.
- SMITH, E.A., MULDER M.B., HILL K. (2001): Controversies in the evolutionary social sciences: a guide for the perplexed. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (3), 128-135.
- SMITH, R.K., JENNINGS N.V., HARRIS S. (2005): A quantitative analysis of the abundance and demography of European hares *Lepus europaeus* in relation to habitat type, intensity of agriculture and climate. *Mammal Review* 35 (1), 1-24.
- SMITH, R.K., JENNINGS N.V., ROBINSON A., HARRIS S. (2004): Conservation of European hares *Lepus europaeus* in Britain: is increasing habitat heterogeneity in farmland the answer? *Journal of Applied Ecology* 41 (6), 1092-1102.
- SOLOMON, M.E. (1949): The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18 (1), 1-35.
- SOUTHWOOD, T.R.E., COMINS H.N. (1976): Synoptic Population Model. *Journal of Animal Ecology* 45 (3), 949-965.
- SOVERI, T., VALTONEN M. (1983): Endo-parasites of hares (*Lepus timidus* L. and *Lepus europaeus* Pallas) in Finland. *Journal of Wildlife Diseases* 19 (4), 337-341.
- SPITTLER, H. (1972): Über die Auswirkung der durch die Tollwut hervorgerufenen Reduzierung der Fuchspopulation auf den Niederwildbesatz in Nordrhein-Westfalen. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 18 (2), 76-95.
- SPITTLER, H. (1976): Zum Einfluß des Raubwildes auf den Hasenbesatz. In: PIELOWSKI Z. und Z. PUCEK (Hrsg.). *Ecology and management of European hare populations. Warsaw, Polish Hunting Association*, 149-151.
- SPITTLER, H. (2000): Niederwildgerechte Flächenstilllegung. *LÖBF-Mitteilungen* 1/2000, 12-19.
- STORCH, I., WOITKE E., KRIEGER S. (2005): Landscape-scale edge effect in predation risk in forest-farmland mosaics of central Europe. *Landscape Ecology* 20 (8), 927-940.

- STOTT, P., O'CALLAGHAN M., PHILLIPS P., VERBYLA A. (2009): The experimental establishment of ruminant nematodes in European hares (*Lepus europaeus*). *Veterinary Parasitology* 159 (1), 82-85.
- STRAUSS, E., GEHLE T. (2003): Flächenstilllegung und Artenvielfalt: Erkenntnisse aus der Wildtierforschung über die Bewertung von Populationsentwicklungen. In: STIFTUNG DEUTSCHE WILDTIER (Hrsg.). Die Zukunft der Flächenstilllegung im Rahmen der EU-Agrarpolitik. Hamburg, Elbwerkstädten, 95-108.
- SÜDBECK, P., KRÜGER T. (2004): Erhaltungssituation und erforderliche Schutzmaßnahmen für Wiesenvögel in Niedersachsen - Bilanz und Ausblick. *Natursh. Landschaftspfl. Niedersachs.* 41, 106-123.
- SUMMERS, R.W., GREEN R.E., PROCTOR R., DUGAN D., LAMBIE D., MONCRIEFF R., MOSS R., BAINES D. (2004): An experimental study of the effects of predation on the breeding productivity of capercaillie and black grouse. *Journal of Applied Ecology* 41 (3), 513-525.
- SWANN, R.L., ETHERIDGE B. (1995): A comparison of breeding success and prey of the Common Buzzard *Buteo buteo* in 2 areas of Northern Scotland. *Bird Study* 42, 37-43.
- SYMONS, D. (1990): Adaptiveness and Adaptation. *Ethology and Sociobiology* 11 (4-5), 427-444.
- TAPPER, S.C., BROCKLESS M., POTTS G.R. (1991): The Salisbury Plain predation experiment: the conclusion. *The Game Conservancy Review of 1990*, Fordingbridge, Hampshire.
- TAPPER, S.C., POTTS G.R., BROCKLESS M.H. (1996): The effect of an experimental reduction in predation pressure on the breeding success and population density of grey partridges *Perdix perdix*. *Journal of Applied Ecology* 33 (5), 965-978.
- TEUNISSEN, W., SCHEKKERMAN H., WILLEMS F., MAJOR F. (2008): Identifying predators of eggs and chicks of Lapwing *Vanellus vanellus* and Black-tailed Godwit *Limosa limosa* in the Netherlands and the importance of predation on wader reproductive output. *Ibis* 150 (s1), 74-85.
- TEUNISSEN, W., SCHEKKERMANN H., WILLEMS F. (2005a): Predatie bij weidevogels. Op zoek naar de mogelijke effecten van predatie op de weidevogelstand. Gutachten im Auftrag von Sovon ogelonderzoek Nederland, Alterra.
- TEUNISSEN, W.A., SCHEKKERMAN H., PAASSEN A.V. (2004): Weidevogels en predatie. Nieuwsbrief Project weidevogels en predatie seizoen 2003. 2. SOVON, Beek-Ubbergen.
- TEUNISSEN, W.A., SCHEKKERMAN H., PAASSEN A.V. (2005b): Weidevogels en predatie. Nieuwsbrief Project weidevogels en predatie seizoen 2004. 3. SOVON, Beek-Ubbergen.
- THIRGOOD, S.J., REDPATH S.M., ROTHERY P., AEBISCHER N.J. (2000): Raptor predation and population limitation in red grouse. *Journal of Animal Ecology* 69 (3), 504-516.
- THOMAS, F., RENAUD F., DE MEEUS T., POULIN R. (1998): Manipulation of host behaviour by parasites: ecosystem engineering in the intertidal zone? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 265 (1401), 1091-1096.
- THYEN, S., BÜTTGER H., EXO K.-M. (2005): Nistplatzwahl von Rotschenkeln *Tringa totanus* im Wattenmeer: Konsequenzen für Reproduktion, Prädation und Salzrasen-Management. *Vogelwelt* 126, 365-369.
- TOMPKINS, D.M., DOBSON A.P., ARNEBER P., BEGON M., CATTADORI I.M., GREENMAN J.V., HEESTERBEEK J.A.P., HUDSON P.J., D. N., PUGLIESE D., RIZZOLI A., ROSA R., ROSSO F., WILSON K. (2002): The ecology of wildlife diseases. In: HUDSON P. J., A. RIZZOLI, B. T. GRENFELL, H. HEESTERBEEK und A. P. DOBSON (Hrsg.). New York, Oxford University Press, 197.
- TORNBERG, R., COLPAERT A. (2001): Survival, ranging, habitat choice and diet of the Northern Goshawk *Accipiter gentilis* during winter in Northern Finland. *Ibis* 143 (1), 41-50.
- TREML, F., PIKULA J., BANDOUCHOVA H., HORAKOVA J. (2007): European brown hare as a potential source of zoonotic agents. *Veterinari Medicina* 52 (10), 451-456.
- TUCKER, G.M., HEATH M.F., TOMIALOJC L. (1994): Birds in Europe : their conservation status. *Birdlife International*.
- UNDERHILL-DAY, J.C. (1993): The foods and feeding rates of Montagu's Harriers *Circus pygargus* breeding in arable farmland. *Bird Study* 40 (1), 74 - 80.
- VALKAMA, J., KORPIMAKI E., ARROYO B., BEJA P., BRETAGNOLLE V., BRO E., KENWARD R., MANOSA S., REDPATH S.M., THIRGOOD S., VINUELA J. (2005): Birds of prey as limiting factors of gamebird populations in Europe: a review. *Biological Reviews* 80 (2), 171-203.
- VAUGHAN, N., LUCAS E.A., HARRIS S., WHITE P.C.L. (2003): Habitat associations of European hares *Lepus europaeus* in England and Wales: implications for farmland management. *Journal of Applied Ecology* 40 (1), 163-175.
- VON BRAUNSCHWEIG, A. (1997): Rahmenbedingungen beachten - Armer kranker Hase. *Wild und Hund Exklusiv* 6, 70-75.
- VON SCHANTZ, T. (1980): Prey consumption of a red fox population in southern Sweden. *Biographica* 18, 53-64.
- VOOUS, K.H., CAMERON A. (1988): Owls of the northern hemisphere. Collins, London, 320 S.
- WAGNER, F.H. (1975): Predator-control scene as of 1974. *Journal of Range Management* 28 (1), 4-10.

- WASILEWSKI, M. (1991): Population-dynamics of the European hare *Lepus europaeus* Pallas, 1778 in central Poland. Acta Theriologica 36 (3-4), 267-274.
- WATSON, A. (2004): The effects of raptor predation on Grey partridges. DPhil Thesis. University of Oxford, 237 S.
- WATSON, A., HEWSON R. (1973): Population-densities of Mountain hares (*Lepus timidus*) on western scottish and irish moors and on scottish hills. Journal of Zoology 170 (Jun), 151-159.
- WATSON, M., AEBISCHER N.J., POTTS G.R., EWALD J.A. (2007): The relative effects of raptor predation and shooting on overwinter mortality of grey partridges in the United Kingdom. Journal of Applied Ecology 44 (5), 972-982.
- WHITE, P.J.C., STOATE C., SZCZUR J., NORRIS K. (2008): Investigating the effects of predator removal and habitat management on nest success and breeding population size of a farmland passerine: a case study. Ibis 150 (s1), 178-190.
- WHITTINGHAM, M.J., EVANS K.L. (2004): The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. Ibis 146 (Suppl. 2), 210-220.
- WIBBELT, G., FRÖLICH K. (2005): Infectious diseases in European brown hare (*Lepus eurpaeus*). Wildlife Biology in Practice 1, 86-93.
- WILLIAMS, P.D., DAY T. (2001): Interactions between sources of mortality and the evolution of parasite virulence. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 268 (1483), 2331-2337.
- WILSON, E.A., LESLIE A.S. (1911): Grouse disease. In: LESLIE A.S. und A.E. SHIPLEY (Hrsg.). Committee of Inquiry on Grouse Disease. The grouse in health and disease. Smith, Elder & Company, London, United Kingdom, 185-206.
- WINCENTZ, T. (2009): Identifying causes for population decline of the brown hare (*Lepus europaeus*) in agricultural landscapes in Denmark. PhD thesis. Aarhus Univ., Univ. of Copenhagen 194 S.
- WOODWARD, A.A., FINK A.D., THOMPSON F.R. (2001): Edge effects and ecological traps: Effects on shrubland birds in Missouri. Journal of Wildlife Management 65 (4), 668-675.