

Tierärztliche Hochschule Hannover  
Institut für Terrestrische und Aquatische Wildtierforschung

**Raumnutzung und Überlebensraten bei  
juvenilen Feldhasen (*Lepus europaeus*)**

INAUGURAL - DISSERTATION  
zur Erlangung des Grades  
eines Doktors der Naturwissenschaften  
- Doctor rerum naturalium -  
( Dr. rer.nat. )

vorgelegt von  
**Ulrich Voigt**  
Hannover

Hannover 2019

Wissenschaftliche Betreuung: **Prof. Prof. h. c. Dr. Ursula Siebert**  
Institut für Terrestrische und Aquatische Wildtierforschung,  
Stiftung Tierärztliche Hochschule Hannover

**Apl. Prof. Dr. Bernd Schröder**  
Institut für Physiologie und Zellbiologie  
Stiftung Tierärztliche Hochschule Hannover

1. Gutachterin / Gutachter: Prof. Prof. h. c. Dr. Ursula Siebert  
Apl. Prof. Dr. Bernd Schröder

2. Gutachterin / Gutachter: Prof. Dr. Nicole Kemper  
Institut für Tierhygiene, Tierschutz und Nutztierethologie  
Stiftung Tierärztliche Hochschule Hannover

Tag der mündlichen Prüfung: 30.10.2019

## Veröffentlichungen

Teile dieser Dissertation wurden bereits in international anerkannten Wissenschaftsjournalen (Peer Review) veröffentlicht bzw. zur Veröffentlichung vorbereitet:

### Studie I

VOIGT U, SIEBERT U (2019): Living on the edge - circadian habitat usage in pre-weaning European hares (*Lepus europaeus*) in an intensively used agricultural area. PLoS ONE 14(9): e0222205. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222205>

(veröffentlicht: 09.09.2019)

### Studie II

VOIGT U, SIEBERT U (2019): Survival rates on juvenile European hares (*Lepus europaeus*) in an intensively used agricultural area. (Manuskript eingereicht: *European Journal of Wildlife Research*, 21. Mai 2019, Manuskript unter Begutachtung seit 19. August 2019)

Darüber hinaus sind Teile dieser Dissertation oder mit der Dissertation in fachlichem Zusammenhang stehende Themen veröffentlicht worden:

VOIGT U (2008): Survival rates and habitat use of juvenile brown hare (*Lepus europaeus*) – first results. In: AMCELA, Asociación Mexicana para la Conservación y Estudio de los Lagomorfos, A. C.: 3<sup>rd</sup> World Lagomorph Conference Morelia, Michoacan de Ocampo - México, 10.-13.11.2008, Abstract book, p. 29.

GRAUER A, STRAUß E, HEYEN B, KLEIN R, WENZELIDES L, GREISER G, MUCHIN A, WINTER A, VOIGT U (2008): Monitoring the brown hare (*Lepus europaeus*) in Germany. In: AMCELA, Asociación Mexicana para la Conservación y Estudio de los Lagomorfos, A. C.: 3<sup>rd</sup> World Lagomorph Conference Morelia, Michoacan de Ocampo - México, 10.-13.11.2008, Abstract book, p. 92.

SPECK S, FRANKE M, FRÖLICH K, SZENTIKS C, VOIGT U (2008): Investigations on health status in German European brown hares (*Lepus europaeus*) with regard to diseases possibly affecting juvenile mortality. In: AMCELA, Asociación Mexicana para la Conservación y Estudio de los Lagomorfos, A. C.: 3<sup>rd</sup> World Lagomorph Conference Morelia, Mexico, 10.-13.11.2008, Abstract book, p. 116.

VOIGT U (2010): Raumnutzung und Mortalitätsursachen bei Junghasen (*Lepus europaeus*). Fachtagung Feldhase - Der aktuelle Stand der Hasenforschung. Kassel, 19.-20.03.2010.

KAMIENIARZ R, VOIGT U, PANEK M, STRAUß E, NIEWĘGŁOWSKI H (2013): The effect of landscape structure on the distribution of brown hare *Lepus europaeus* in farmlands of Germany and Poland. *Acta Theriologica* 58 (1), 39-46.

SZENTIKS CA, FRANKE M, FRÖLICH K, STARK R, VOIGT U, SPECK S (2009): Ergebnisse der histopathologischen Untersuchungen von erlegten Feldhasen (*Lepus europaeus*) aus Niedersachsen. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* 34, 411-413.

SZENTIKS CA, FRANKE M, FRÖLICH K, STARK R, VOIGT U, SPECK S (2009): Investigations on health status in German European brown hares (*Lepus europaeus*) with regard to diseases possibly affecting juvenile mortality. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* 34, 415-416.

VOIGT U (2013): Beitrag zur Altersstruktur, zum Körpergewicht und Geschlechterverhältnis beim Feldhasen. In: GRÄBER R, STRAUß E, JOHANSHON S (2013): Wild und Jagd - Landesjagdbericht 2012/2013. Niedersächsisches Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz (Hrsg.), 108-116.

STRAUß E, VOIGT U, KLAGES I, SIEBERT U (2017): Long-term population trends on Brown Hare in intensively used agricultural landscape. In: BRO E, GUILLEMAIN M (eds): 33<sup>rd</sup> International Union of Game Biologists Congress Montpellier, 22.-25. August 2017. Abstract book, 378-379.

## Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung .....	1
2	Wissensstand .....	5
2.1	Säugeverhalten .....	5
2.2	Habitatnutzung .....	5
2.3	Mortalität .....	7
2.4	Ökologische Fallen (ecological traps) .....	16
2.5	Umweltmodulierte Prädation, Prädatorenfalle .....	19
3	Studie I .....	21
4	Studie II .....	43
5	Übergreifende Diskussion .....	62
5.1	Habitatnutzung .....	62
5.2	Überlebensraten .....	64
5.3	Erfassung, Fang und Handling von Junghasen .....	69
6	Schlussfolgerung und Ausblick .....	71
7	Zusammenfassung .....	73
8	Summary .....	75
9	Literaturverzeichnis .....	77

## Abbildungsverzeichnis

Studie I	Fig 1.	Habitat use-availability analysis. ....	31
	Fig 2.	Diurnal and seasonal percentage of leverets using edges. ....	33
	Fig 3.	Distance moved by pre-weaning leverets. . ....	34
	S1 Fig.	Location of the study area. ....	40
	S2 Fig.	Estimated age of leverets at first detection. . ....	40
Studie II	Fig. 1	Kaplan-Meier survival curves of leverets. ....	51

## Tabellenverzeichnis

Studie I	Table1	Defined habitat classes aggregated from single habitats and separated by edges or areal characteristics. . ....	28
	Table 2	Number of detected and radio-tracked animals. ....	30
	S1 Table	Use-availability analyses for aggregated habitat classes and both seasons in the daytime. ....	41
	S1 Table	Use-availability analyses for aggregated habitat classes and both seasons at nighttime. ....	41
Studie II	Table 1	Classification of daytime-user-type. ....	49
	Table 2	Number of detected and radio-tracked hares per year and season.....	50
	Table 3	Attribution of leverets' fate. ....	53

## 1 Einleitung

Die Populationen des Feldhasen (*Lepus europaeus*) unterliegen seit den 1960er Jahren in ganz Europa und in unterschiedlichem Ausmaß einem rückläufigen Trend (FLUX & ANGERMANN 1990, EDWARDS et al. 2000, FERNEX et al. 2011). Obwohl der Feldhase von der International Union for Conservation of Nature (IUCN) weltweit als "am wenigsten bedenklich" klassifiziert wird (HACKLÄNDER & SCHAI-BRAUN 2019), wurde er aufgrund seiner Populationsentwicklung in vielen mitteleuropäischen Ländern als eine gefährdete Art eingestuft (MITCHELL-JONES et al. 1999, SMITH et al. 2005, REICHLIN et al. 2006). Trotz dieses langfristigen Populationsrückgangs ist der Feldhase in seinem historischen Ausdehnungsgebiet immer noch weit verbreitet und kann als bedeutsame bejagbare Wildart angesehen werden (FLUX & ANGERMANN 1990, HACKLÄNDER & SCHAI-BRAUN 2018), was zu einem Konflikt zwischen Artenschutz und nachhaltiger Nutzung führen kann.

Dieser Rückgang war wesentlicher Impulsgeber für zahlreiche Studien, die sich sowohl mit der Grundlagenforschung aber vor allem mit der Populationsdynamik und der Kausalität des Rückgangs als auch mit Maßnahmen zur Stabilisierung bzw. einer Anhebung der Populationen beschäftigten. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen verbesserten grundlegend das Verständnis der ökologischen Zusammenhänge für diese Wildart in der heutigen Kulturlandschaft, wie z. B. bei den Habitatansprüchen (REITZ & LEOANRD 1994, VAUGHAN et al. 2003, MEICHTRY-STIER et al. 2014), in der Reproduktionsbiologie (FRYLESTAM 1980, ROELLIG et al. 2011), der Ernährung und Nahrungsenergie (HACKLÄNDER et al. 2002b, REICHLIN et al. 2006, STALDER et al. 2019), der jahreszeitlichen Aktivitätsmuster (HOMOLKA 1986, SCHAI-BRAUN et al. 2012), sowie dem Einfluss von landwirtschaftlichen Bearbeitungsmaßnahmen (KALUZINSKI & PIELOWSKI 1976, MARBOUTIN & AEBISCHER 1996), von Krankheiten (LAMARQUE et al. 1996, FRÖLICH et al. 2003, POSAUTZ et al. 2015), der Prädation und der Jagd auf das Überleben (ERLINGE et al. 1984, PÉPIN 1989, STOATE & TAPPER 1993, REYNOLDS & TAPPER 1995b, MARBOUTIN et al. 2003, PANEK et al. 2006, HUMMEL et al. 2017). Die Betrachtung einzelner populationsrelevanter Faktoren zeigten in monokausalen Betrachtungsweisen zunächst keine Erklärung für geringe Dichten oder mangelnde Populationszuwächse beim Feldhasen. So ergaben bisherige Studien aus Deutschland und Österreich keine Hinweise auf eine verringerte Fruchtbarkeit bei Rammlern bzw. Häsinnen, die infolge des Pestizideinsatzes oder anderen Umwelteinflüssen ursächlich für geringe oder fehlende Populationszuwächse stehen könnten (BENSINGER et al. 2000, BLOTTNER 2001, BLOTTNER et al. 2001, GÖRITZ et al. 2001).

Die langfristigen Bestandsrückgänge des herbivoren Feldhasen in Europa werden primär auf die Veränderungen in den Agrarlebensräumen zurückgeführt, die als Resultat einer intensivierten Landwirtschaft mit hohem Mechanisierungsgrad und effizientem Pestizideinsatz anzusehen sind (TAPPER & BARNES 1986, EDWARDS et al. 2000, SMITH et al. 2004, PÉPIN & ANGIBAUT 2007). Diese anhaltende Entwicklung führt folglich zu einer Reduktion der

Pflanzenvielfalt in den Agrarflächen sowie zu einem Verlust der Landschaftsheterogenität (VAUGHAN et al. 2003, JENNINGS et al. 2006) und letztlich zu einer verminderten Lebensraumqualität (HACKLÄNDER et al. 2002b, SCHAI-BRAUN et al. 2015). Andere Faktoren wie Niederschlag, niedrige Umgebungstemperaturen oder Prädation scheinen als Primärursache für den Negativtrend zwar eine untergeordnete Rolle zu spielen, können aber als sekundäre Faktoren additiv wirken (HACKLÄNDER et al. 2002a, SMITH et al. 2005).

Im Allgemeinen stellt die Überlebensrate bei Jungtieren bis zum reproduktiven Alter eine kritische Komponente in der Populationsdynamik bei Vögeln und Säugetieren dar. Schwankungen im Überleben können bedeutende Auswirkungen auf die jährliche Populationsentwicklung und die Überlebensfähigkeit einer Population haben (RONGET et al. 2018). Daher ist die Überlebensstrategie der Arten in Verbindung mit den beeinflussenden Umweltfaktoren im jeweiligen Lebensraum von existentieller Bedeutung.

In Zentraleuropa reproduziert der Feldhase in der Regel zwischen Januar und Oktober (FLUX & ANGERMANN 1990). Die Häsinnen gebären drei- bis viermal im Jahr, wobei die Wurfgröße je nach Saison zwischen ein und vier Jungtieren variiert (PÉPIN 1989). Die durchschnittliche Geburtenrate wird auf neun bis elf Jungtiere pro Häsinn und Jahr geschätzt (PÉPIN 1989, BENSINGER et al. 2000). Eine Reihe von Studien untersuchten die Überlebensraten beim Feldhasen als ein Schlüsselfaktor für die Populationsdynamik. Auf Populationsebene wurden diese indirekt auf der Basis von Schätzungen der Frühjahrs- und Herbstpopulationsdichte, der jährlichen Fortpflanzungsrate von Häsinnen, der Analyse von Jagdstrecken sowie von Wiederfangexperimenten berechnet (BROEKHUIZEN 1979, PÉPIN 1989, MARBOUTIN & PEROUX 1995, MARBOUTIN & HANSEN 1998, HAERER et al. 2001). Auch die Radio-Telemetrie wurde bei erwachsenen Feldhasen und älteren Jungtieren durchgeführt, um die Überlebensraten direkt zu bestimmen (MARBOUTIN et al. 1990, REITZ & LEONARD 1993, DEVILLARD & BRAY 2009, MISIOROWSKA & WASILEWSKI 2012). Alle Studien mit einer indirekten Rückrechnung belegten eine vergleichsweise hohe Sterblichkeitsrate zwischen 50 und 90 % für Junghasen innerhalb des ersten Lebensjahres. Dem gegenüber wurden die jährlichen Althasenverluste mit 20 bis 40 % deutlich geringer berechnet. Im Gegensatz dazu zeigten die telemetrischen Untersuchungen an adulten Hasen und vornehmlich Junghasen mit einem Alter ab zwei Monaten deutlich niedrigere Sterblichkeitsraten, insbesondere auch während der Dispersionsphase (GILLIS 1997, DEVILLARD & BRAY 2009). Daraus ist zu schließen, dass die Hauptverluste bei den Jungtieren zwischen der Geburt und einige Zeit nach der Entwöhnung stattfindenden Ausbreitungsphase auftreten. Für die verwandten Arten Schneeschuhhase (*Lepus americanus*) und Schneehase (*Lepus timidus*) wurden in den ersten Lebenswochen hohe Sterblichkeitsraten nachgewiesen (O'DONOGHUE 1994, DAHL 2005).

Über die genauen Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen Umweltfaktoren auf das Überleben von Junghasen bestand lange Zeit ein enormes Wissensdefizit und nur die richtungsweisenden Forschungsarbeiten in den letzten Jahren führten zu einem besseren Verständnis der ökologischen Zusammenhänge und hypothetischen Wirkungsmechanismen

(z. B. SMITH et al. 2005, JENSEN 2009, ZELLWEGER-FISCHER et al. 2011, MEICHTRY-STIER et al. 2014, SCHAI-BRAUN et al. 2015, HUMMEL et al. 2017).

Im Gegensatz zu einigen anderen Arten aus der Gruppe der Lagomorphen (SIBLY & BROWN 2009) investiert die Gattung *Lepus* als Nestflüchter in ein schnelles Heranwachsen der Jungtiere, um das Prädationsrisiko in den frühen Lebensphasen zu reduzieren, das als einer der wichtigsten Mortalitätsfaktoren angenommen wird (PÉPIN 1989, REYNOLDS & TAPPER 1995b, MARBOUTIN & HANSEN 1998). Wesentliche Voraussetzungen für eine schnelle Entwicklung spielen einerseits eine positive Energiebilanz bei den Jungtieren (HACKLÄNDER et al. 2002a) und die Nahrungsqualität für die Muttertiere (HACKLÄNDER et al. 2002b, SCHAI-BRAUN et al. 2015, HUMMEL et al. 2017), die die Energie über die Milch an die Jungtiere weitergeben, und andererseits verschiedene Anti-Prädationsstrategien sowohl bei den Häsinnen als auch bei den Jungtieren (HOLLEY 1993, FOCARDI & RIZZOTTO 1999). Letzteres beinhaltet morphologische Merkmale und insbesondere Verhaltensmechanismen, wie das gesamte Säugeverhalten, das sich durch eine minimale Kontaktzeit zwischen Weibchen und Wurf ohne zusätzliche elterliche Betreuung auszeichnet, sowie die unabhängige Suche nach sicheren Ruheplätzen bis zum nächsten Säugeakt (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976).

Es konnte gezeigt werden, dass Junghasen im Lebensalter von der Geburt bis zur Entwöhnung erst kurz nach Sonnenuntergang aktiv werden, den Tagesruheplatz verlassen und sich mit ihren Wurfgeschwistern treffen, um von der Häsin etwa zwei Stunden nach Sonnenuntergang gesäugt zu werden (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980, BROEKHUIZEN et al. 1986). Nach einem durchschnittlich dreiminütigen Säugeakt (MARTINET & DEMARNE 1984) trennt sich diese temporäre Gemeinschaft wieder und die Junghasen kehren spätestens in der zweiten Nachthälfte in ihr Versteck zurück. Dort verbleiben sie bis zur nächsten Abenddämmerung ohne mütterliche Fürsorge. Dieser Vorgang wird bis zur Entwöhnung in der fünften Lebenswoche wiederholt, wobei sich die genaue Position des Säugeplatzes selten verschiebt. Dieser unauffällige Lebensstil war bislang Gegenstand von nur wenigen Studien beim Feldhasen. Für die verwandten Arten Schneeschuhhase (RONGSTAD & TESTER 1971, O'DONOGHUE 1994) und Schneehase (DAHL & WILLEBRAND 2005) sind sehr ähnliche Verhaltensmuster beschrieben worden. Es besteht ein enger Zusammenhang zwischen dem Geburtsort und dem Ort des Säugens (BRAY et al. 2007) sowie den aufeinanderfolgenden Tagesverstecken der Junghasen bis zur Entwöhnung (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980). Es existieren zwar wenige Studien, die sich mit der Raumnutzung von Junghasen nach der Entwöhnungsphase bis zum Ende der Ausbreitungsphase beschäftigen (BRAY et al. 2007, AVRIL et al. 2011), aber die Fragen nach der täglichen Lebensraumnutzung, dem Überleben und den Todesursachen in den ersten Lebenswochen bleiben für den Feldhasen weitgehend unbeantwortet. Die Gründe dafür dürften in den Herausforderungen bei der Erforschung eines Wildtieres liegen, dessen erste Lebensphase von Unauffälligkeit, Bewegungslosigkeit und perfekter Ausnutzung von Deckungsstrukturen geprägt ist.

Die vorliegende Arbeit zielt darauf ab, einige der vorgenannten Wissenslücken zu schließen, indem sie die Habitatpräferenzen (Studie I) und das Überleben (Studie II) von Junghasen in den ersten Lebenswochen beschreibt. Basierend auf früheren Forschungsarbeiten wird in der vorliegenden Arbeit die Hypothese aufgestellt, dass Junghasen bis zur Entwöhnung tagsüber deckungsreiche Habitatstrukturen auswählen. Darüber hinaus wird erwartet, dass die von Junghasen am Tage zurückgelegte Distanz zwischen ihren Tagesverstecken mit zunehmendem Alter bis zur Entwöhnung nicht zunimmt und in der Nacht ansteigt. Weiterhin wird ein Unterschied in der Überlebensrate zwischen Deckung nutzenden und offenliegenden Jungtieren postuliert.

Die der Dissertation zugrundeliegende Arbeit gliedert sich in in einen bereits veröffentlichten Teil (Studie I) und in ein zur Veröffentlichung eingereichtes Manuskript (Studie II), die durch einen Literaturteil relevanter Themen ergänzt und übergreifend diskutiert sind.

Die Ergebnisse können zu einem besseren ökologischen Verständnis und der Populationsdynamik beim Feldhasen beitragen, möglicherweise in bestehende Populationsmodelle integriert werden und Anreize für eine verbesserte Implementierung von ökologischen Vorrangflächen (EFA) in der Europäischen Agrarpolitik schaffen.

## 2 Wissensstand

Nachfolgend wird der Wissensstand zu verschiedenen biologischen und ethoökologischen Themen des Feldhasens wiedergegeben, die in einem engeren Zusammenhang mit den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Fragestellungen stehen. Sie tragen zu einem umfassenderen Verständnis des Feldhasen in seinem ökologischen Beziehungsgefüge bei.

### 2.1 Säugeverhalten

Das Säugeverhalten steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Habitatnutzung von juvenilen Feldhasen in ihren ersten Lebenswochen. Die Literatur beschreibt dieses Verhalten in älteren Studien sowohl für den Feldhasen (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976, 1980, BROEKHUIZEN & MULDER 1983, BROEKHUIZEN et al. 1986) als auch für die verwandten Arten Schneehase und Schneeschuhhase (RONGSTAD & TESTER 1971, O'DONOGHUE & BERGMAN 1992). Juvenile Feldhasen verlassen in der Regel bis zu einem Alter von drei Tagen ihren Geburtsplatz, um ein eigenes Tagesversteck getrennt von ihren Wurfgeschwistern zu finden (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976). Ein ähnliches Verhalten wird für den Schneeschuhhasen mit durchschnittlich 2,7 Tagen angegeben (O'DONOGHUE 1994). Junge Feldhasen eines Wurfes sammeln sich nach jedem Sonnenuntergang innerhalb der ersten vier bis fünf Lebenswochen in der Nähe des Säugeplatzes, um einmal täglich an einem von der Häsinn festgelegten Ort gesäugt zu werden (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980). Dieser Säugeplatz wird bis zur Entwöhnung, die am Ende der vierten Lebenswoche beginnt, nur dann verlagert, wenn dieser nicht mehr verfügbar ist. Einige Zeit nach einem Säugeakt wechseln die Jungtiere wieder in ihr Tagesversteck zurück, verbleiben dort bis kurz vor der nächsten Säugung nach 24 Stunden und erhalten zwischendurch keine elterliche Betreuung (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976, 1980). Störungen innerhalb der abendlichen Säugephase, wie z. B. durch landwirtschaftliche Bearbeitungen oder die Anwesenheit von Prädatoren, können dazu führen, dass der Säugeakt um mehrere Stunden verzögert stattfindet oder ausgesetzt wird (BROEKHUIZEN et al. 1986). In der Natur sind systematische Geburtsbeobachtungen bei Feldhasen sehr schwierig durchzuführen. Die Geburten sind ebenso wenig untersucht wie die Kriterien, die zur Auswahl eines Geburtsortes durch die Häsinnen führen (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980).

### 2.2 Habitatnutzung

Der Feldhase kann dank seiner großen Anpassungsfähigkeit eine Vielzahl von verschiedenen Lebensräumen besiedeln (HACKLÄNDER & SCHAI-BRAUN 2018). SMITH et al. (2005) beschreiben in ihrem umfangreichen Review einen positiven Zusammenhang zwischen der Populationsdichte und der Heterogenität des jeweiligen Lebensraums. So zahlreich wie die Studien zur Habitatpräferenz beim Feldhasen sind, variieren auch die Ergebnisse aufgrund der unterschiedlichsten Studiengebiete, Lebensräume und der Jahreszeit. Vielen Studien ist

gemeinsam, dass stillgelegte Flächen wie Brachen und Blühstreifen bevorzugt werden (z.B. VAUGHAN et al. 2003, PETROVAN et al. 2013, SCHAI-BRAUN et al. 2013, SCHAI-BRAUN & HACKLÄNDER 2016). Darüber hinaus zeigen zahlreiche Studien, dass Feldhasen Rand-Habitate bevorzugen (PÉPIN 1989, GOSZCZYŃSKI & WASILEWSKI 1992, REYNOLDS & TAPPER 1995a, ROEDENBECK & VOSER 2008, TAPPER & YALDEN 2010).

Bei adulten Feldhasen muss hinsichtlich der Habitatnutzung zwischen zwei grundlegenden ökologischen Ansprüchen unterschieden werden. Diese sind einerseits Habitate des Nahrungserwerbs, die in der Regel nachts aufgesucht werden und offenen Boden mit geringerer Vegetationsdichte aufweisen, und andererseits Habitate mit ausreichend Deckung in denen Ruhephasen außerhalb der Hauptaktivität eingelegt werden (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980, TAPPER & BARNES 1986). Infolge dieser unterschiedlichen Anforderungen verändern Feldhasen ihr Habitat im gesamten Tagesverlauf (SMITH et al. 2004), wobei Beginn, Ende und Dauer der Aktivitätsphasen der jahreszeitlichen Tageslänge angepasst werden (SCHAI-BRAUN et al. 2013). Eine unterschiedliche Nutzung desselben Habitats wird auch durch abiotische Faktoren wie Temperatur und Niederschlag beschrieben (TAPPER & BARNES 1986, TAPPER & YALDEN 2010).

Nach telemetrischen Untersuchungen aus England (TAPPER & BARNES 1986) zeigt der Feldhase grundsätzlich eine Präferenz für das Grünland im Frühjahr und Sommer, wobei es trotzdem das ganze Jahr über als wichtiges Nahrungshabitat genutzt wird. Im Herbst hingegen erfolgt eine Gleichnutzung von Acker- und Grünlandflächen und im Winter werden eindeutig ackerbauliche Flächen bevorzugt. Letzteres wurde auch in Frankreich bestätigt und wird für ganz Europa angenommen (TAPPER & BARNES 1986, CHAPUIS 1990, MARBOUTIN & HANSEN 1998). Gehölze und Hecken werden während des Tages als Deckungshabitat am häufigsten genutzt (TAPPER & BARNES 1986). Nahrungs- und Deckungshabitate können auch gleichermaßen genutzt werden, wenn sie für die Ansprüche des Feldhasen geeignet sind (REITZ & LEOANRD 1994, MARBOUTIN & AEBISCHER 1996).

Als standorttreue Art hängt die Habitatwahl des Hasens in hohem Maße von der Verfügbarkeit an Ressourcen in der Nacht ab (vgl. BENTON et al. 2003). Obwohl sich der Aktionsraum eines Feldhasen saisonal verschieben kann (REITZ & LEOANRD 1994, SMITH et al. 2005), wird dieser nicht vergrößert solange der Energiegehalt aus den Nahrungsressourcen des Aktionsraumes abnimmt (SMITH et al. 2005). TAPPER & BARNES (1986) zeigten, dass sich die Präferenz für bestimmte Habitate in Abhängigkeit vom Pflanzenwachstum in den Ackerflächen änderte. Dabei wählten Feldhasen ihren Aktionsraum stets so aus, dass sie Zugang zu mehreren Feldern hatten, um auf diese Weise die Habitatheterogenität zu erhöhen. Daher weisen Gebiete mit großen landwirtschaftlichen Flächen auch große Aktionsräume bei den Feldhasen auf. In Ackerbaugebieten sind die Aktionsräume konsequenterweise größer in homogenen und intensiv bewirtschafteten Gebieten (TAPPER & BARNES 1986, REITZ & LEOANRD 1994, KUNST et al. 2001).

Über die Habitatnutzung juveniler Feldhasen bis zu deren Entwöhnung am Ende der vierten Lebenswoche existieren nur wenige Erkenntnisse oder umfangreiche Feldstudien (vgl. Kapitel 2.4 Ökologische Fallen (ecological traps), 3.4.2 Habitat usage und 5.1 Habitatnutzung Discussion).

## 2.3 Mortalität

Der Feldhase zeichnet sich unter anderem durch eine hohe Fortpflanzungsrate aus, die nach älteren Angaben in Abhängigkeit des Standorts und der Witterung bis über 600 % betragen kann (ZÖRNER 1996). Dadurch ist der Hase in der Lage geringe Überlebensraten bei den Jungtieren auszugleichen. Angenäherte Schätzungen der jährlichen Mortalitätsrate bei erwachsenen Feldhasen reichen von 48-65 % (ABILDGÅRD et al. 1972, BROEKHUIZEN 1979, KOVACS 1983, PÉPIN 1987) inklusive der Verluste durch Bejagung. MARBOUTIN & PEROUX (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 Altersstruktur von Jagdstrecken basiert.

Eine Untersuchung aus Polen zeigt, dass die Mortalitätsrate von Junghasen zwischen Geburt und Herbst zwischen 85 und 95 % betragen kann (WASILEWSKI 1991). Aus Südschweden wurden 73-84 % Verluste für Festlandpopulationen verglichen mit 35-56 % auf Inseln (FRYLESTAM 1980) verzeichnet. In Dänemark wird über eine Verlustspannbreite von 68-91 % in berichtet (HANSEN 1992). Nach PÉPIN (1989) variiert die postnatale Mortalität von der Geburt bis zur Herbstjagd im selben Gebiet und zwischen den Jahren von 52-75 % in Frankreich. Diese Werte wurden später auf 71-86 % korrigiert (MARBOUTIN et al. 2003). In einem Populationsmodell wurden Daten zur Altersstruktur von im Frühjahr erlegten Feldhasen aus 22 Gebieten Süd-Englands verwendet. Die Autoren berechneten dabei eine durchschnittliche Mortalitätsrate von 62,6 % von der Geburt an bis zu einem Alter von einem Jahr (MACDONALD et al. 2000). Mit unpublizierten Daten aus Ost-England zum Überlebensgeschehen von Junghasen wurden in einem Populationsmodell die Wahrscheinlichkeit für Junghasen das nächste Frühjahr zu erreichen mit 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 berechnet (WHITE et al. 2000). In der Zeit der höchsten Reproduktivität, bezogen auf Satzgröße und Satzanzahl, war danach die Junghasensterblichkeit am größten.

Ein weiterer wesentlicher Faktor im Überleben spielen auch ungünstige Wetterbedingungen (HACKLÄNDER & SCHAI-BRAUN 2018), wie z. B. anhaltende Kälte- und Nässephasen, die bei einer unzureichenden Versorgung mit Muttermilch als Energielieferant zu einer höheren thermoregulatorischen Belastung führen kann als bei Jungtieren mit fortgeschrittenem Alter.

Die Überlebensraten von juvenilen Feldhasen scheinen in Zusammenhang mit dem Habitat zu stehen, das sie in ihren ersten Lebenswochen nutzen. In einigen Studien wird der positive Zusammenhang zwischen lebensraumverbessernden Maßnahmen, insbesondere bei der Anlage von Blühstreifen, auf die Entwicklung der lokalen Hasenpopulation gesehen (HUMMEL et al. 2017).

Derartig heterogene Landschaftselemente bieten neben ganzjähriger Deckung, zeitweisem Schutz vor Prädatoren, widrigen Wetterbedingungen und landwirtschaftlichen Bearbeitungsmaßnahmen vor allem Nahrungsressourcen mit hohem Energiegehalt, die ein schnelles Wachstum von Jungtieren gewährleisten. Alle genannten Faktoren können die Überlebenswahrscheinlichkeit von Junghasen durch eine geringere Anfälligkeit für Prädation erhöhen (HACKLÄNDER et al. 2002b, SMITH et al. 2004, JENNINGS et al. 2006, SCHAI-BRAUN et al. 2015).

Umfangreiche Feldstudien zum Überleben von Junghasen in Zusammenhang mit habitatverbessernden Maßnahmen sind bislang nicht veröffentlicht.

### 2.3.1 Landwirtschaft

Insgesamt beschäftigten sich wenige und vor allem ältere Studien mit der direkten Mortalität durch landwirtschaftliche Bearbeitungstechniken bei Feldhasen jeglichen Alters. Diese scheint stark von den angebauten Kulturen, der Fruchtfolge und den damit verbundenen Praktiken abzuhängen (KALUZINSKI & PIELOWSKI 1976, PÉPIN 1989). So kann beispielsweise der durchschnittliche Verlust durch den Einsatz von landwirtschaftlichen Maschinen 15,5 % des jährlichen Zuwachses betragen (KALUZINSKI & PIELOWSKI 1976), insbesondere wenn der Anteil gepflügter Äcker für die Frühjahrsbestellung, auf denen sich Junghasen häufig aufhalten, hoch ist. Etwas neuere Studien bestätigten die Sterblichkeitsrate von 15 % aufgrund des Einsatzes von Landmaschinen (HANSEN 1997, MARBOUTIN & HANSEN 1998). BOTEV & BUBARSKI (1979) ermittelten eine Verlustrate bei Junghasen von rund 20 % durch landwirtschaftlichen Maschineneinsatz in Luzernefeldern in Nord-Bulgarien. Die Verlustrate durch Maschinen kann aber auch auf über 45 % beim Anbau von Luzernen ansteigen (MILANOVA & DIMOV 1990). In einer älteren Studie aus Rumänien werden im Grünfütteranbau Jungtierversluste zwischen 17 % und 42 % beschrieben (SCARLATESCU ET AL. 1967). Weiterhin führen die Autoren aus, dass der Anteil getöteter Junghasen mit Erhöhung der Maschinengeschwindigkeit von 3-4 km/h auf 7-8 km/h zunimmt, so dass die Verluste in Abhängigkeit von der Agrartechnik (Arbeitsbreite, Arbeitsgeschwindigkeit) im Grünfütteranbau stehen. Es wird davon ausgegangen, dass nur wenige Feldhasen durch die Getreideernte zu Tode kommen (KALUZINSKI & PIELOWSKI 1976, MARBOUTIN & AEBISCHER 1996), da die meisten Hasen alt genug sind, um den Maschinen zu entkommen. In Gebieten mit Monokulturen liegen die Bearbeitungsmaßnahmen im Vergleich zu heterogenen Landschaften räumlich und zeitlich nahe beieinander, was die Auswirkungen dieser Mortalitätsart verringern könnte (VAN STIPHOUT & WAGEMAKER 2013).

Im Gegensatz zum Ackerbau sind auf Grünlandflächen, die zur Silage- oder Heugewinnung genutzt und ab Mai wiederholt geschnitten werden, erhebliche Verluste zu erwarten (BARNES et al. 1983, MCLAREN et al. 1997, REID et al. 2007). COWAN (2004) sieht in der deutlichen Zunahme des Anbaus und Nutzung von Grünpflanzen (Gras) zur Silageerzeugung einen potentiell wichtigen Faktor für die Populationsrückgänge beim Feldhasen in Großbritannien.

Aus jüngerer Zeit fehlen umfangreiche Studien oder Berichte über direkte und indirekte Effekte von Pflanzenschutzmitteln auf Hasenpopulationen oder auf bestimmte Altersgruppen innerhalb der Populationen, obwohl einige Einzelfälle für adulte Feldhasen beschrieben wurden (CHLEWSKI 1976, RIMKUS & WOLF 1987, EDWARDS et al. 2000). Eine Studie aus Frankreich berichtet von überdurchschnittlich starken Insektizidbehandlungen gegen Blattlausbefall im Getreide im Juni 1975 (PÉPIN 1989). Der Anteil geborener Jungtiere im Juli und August desselben Jahres war um 12 % geringer als der Mittelwert aus den Jahren 1971-1974 bzw. 1976. Die Autoren konnten die Ursächlichkeit dieser Übereinstimmung jedoch nicht beweisen. Eine jüngere Studie untersuchte als Basis für weitergehende Studien die Zusammensetzung der Darmmikroflora bei Feldhasen (STALDER et al. 2019). Die Autoren hypothesieren die Bedeutung der Darmgesundheit in Zusammenhang mit Populationsschwankungen, indem die sich ändernden Umweltfaktoren, z. B. landwirtschaftliche Bewirtschaftungsweisen, zu einer Verschiebung der Nahrungsgrundlage führen können und in deren Folge die pathogene Darmmikroflora begünstigt werden könnte. In Fütterungsversuchen beim Feldhamster (*Cricetus cricetus*) führte eine monotone Ernährung mit Mais zu einer stark erhöhten Jungtiersterblichkeit (MATHILDE et al. 2017). SHEHATA et al. (2013) untersuchten den Einfluss von des Herbizids Glyphosat auf die Überlebensfähigkeit von Darmbakterien in vitro. Sie stellten fest, dass pathogene Darmbakterien resistenter gegenüber Glyphosat waren und sie vermuteten daher, dass es zu einer ungünstigen Verschiebung der Darmflora bei Wirbeltieren kommen könnte.

### 2.3.2 Prädation

Im Vorfeld der Betrachtungen muss der Einfluss der Prädation oder von Prädatoren 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 daher eine komplexe und dynamische Situation dar, die

sich nur schwer in übertragbare Schemata (Gebiet und Tierart) bzw. nicht in starre Erklärungsmodelle fassen lässt.

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, GOSZCZYŃSKI & 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). GOSZCZYŃSKI & 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. Die Autoren ziehen aber keine Rückschlüsse aus Ursache und Effekt zwischen Prädation und Populationsdichte des Feldhasen, da sich die Aussagen auf Kotanalysen beziehen und nicht bekannt ist, in welchem Ausmaß die Beutetiere auch tatsächlich von den Prädatoren getötet wurden oder es sich um Fallwild handelte. HOFFMANN (2003) stellt fest, dass die Höhe der Fuchspopulation einen Großteil der Varianzen der Feldhasendichte erklärt und dass andere Raubsäuger wie Iltis (*Mustela putorius*), Steinmarder (*Martes foina*) und Dachs (*Meles meles*) 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 Kolkkraben (*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 Sarcptes-Räude, reduziert wurden. Die

nachfolgende Zunahme der Hasenpopulation ging in eine Bestandsabnahme über als sich die Fuchspopulationen wieder erholten (DANELL & HÖRNFELDT 1987, LINDSTRÖM et al. 1994, SMEDSHAUG et al. 1999). 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 Fuchsprädatation und einer niedrigen oder reduzierten Hasenpopulation. Wenn die zunehmende Fuchsprädatation in einer Reduktion eines anderen Mortalitätsfaktors resultiert, der dichteabhängig ist, dann müssen Hasenpopulationen kompensatorisch reagieren.

Prädatation kann in derselben Weise wie die Jagd eine Hasenpopulation unterhalb ihrer Kapazitätsgrenze halten. Die Schlüsselfrage lautet daher, ob die Mortalität durch Prädatation additiv oder kompensatorisch auf die Hasenpopulation wirkt. Aufgrund der dichteabhängigen Kompensation sind hohe Prädatationsraten 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 Prädatation durch Füchse die Hasenpopulation beeinflussen kann. Obwohl der Prädatationsdruck 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, Prädatation und landwirtschaftlichen Bearbeitungstechniken hin, die den Einfluss der Prädatation auf Hasenpopulationen bestimmen. Die Autoren 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 Prädatation 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 Fuchsprädatation einen verhältnismäßig größeren Einfluss auf Hasenpopulationen geringerer Dichte hat und dadurch einen Populationswiederaufbau einschränkt.

So schlussfolgern verschiedene Autoren (SCHNEIDER 2001, SEYMOUR et al. 2004, 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 Prädatator. In der gleichen Weise variiert wahrscheinlich die Bedeutung der Prädatation durch den Fuchs zwischen verschiedenen Landschaftstypen. Eine Reduktion in der Habitatheterogenität kann mit einem zunehmendem Prädatationsrisiko assoziiert sein (SMITH et al. 2004).

Auch SMITH et al. (2005) leiteten aus ihrem Review mit 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).

Über die prädationsbedingten Mortalitätsraten juveniler Feldhasen bis zu deren Entwöhnung am Ende der vierten Lebenswoche existieren weder umfangreiche Feldstudien noch gesicherte Erkenntnisse.

### 2.3.3 Parasiten, Krankheiten 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, NEWHEY 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: NEWHEY et al. 2004). Zum Beispiel sind gastro-intestinale Nematoden weitverbreitet und verursachen normalerweise subklinische Effekte wie eine reduzierte Kondition und Wachstumsraten bei Nutztieren (COYNE & SMITH 1994). Gleichmaßen 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 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:

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 die verwandten Lagomorphen-Arten Schneehase (*Lepus timidus*) und Schneeschuhhase (*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 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), die als bedeutende und unvorhersagbare Einflussgröße auf die Abundanz sowie den langfristigen Populationsrückgang beim Feldhasen diskutiert wurden (VON SECK-LANZENDORF 1997, FRÖLICH et al. 2003). Mehrere Krankheiten wurden als additiv wirkende oder Haupttodesursachen bei adulten und subadulten Feldhasen beschrieben (LAMARQUE et al. 1996, LAVAZZA & COOKE 2018). Die häufigste Krankheit, Pseudotuberkulose, kann bis zu 35 % der Mortalität einer Feldhasenpopulation verursachen (RATTENBORG 1997).

Eine Studie zum Gesundheitsstatus und Krankheiten bei freilebenden Junghasen ergab, dass Bakterien der Gattung *Yersinia* und Endoparasiten (Kokzidien) unter bei Tieren unter sechs Monaten weit verbreitet waren (SZENTIKS et al. 2009a, b). Obwohl Yersinien also auch Kokzidien in der Lage sind, massive Erkrankungen bei Junghasen auszulösen, die auch zu

einem Rückgang der lokalen Population führen kann, wurden die tatsächlichen Effekte auf Individual- oder Populationsebene der vorgenannten Studie nicht geklärt.

Das European Brown Hare Syndrome (EBHS) stellt eine bedeutende virale Erkrankung für den Feldhasen dar, die bei infizierten Tieren hohe Mortalitätsraten von bis zu 90 % verursachen kann (FRÖLICH & LAVAZZA 2008). Die Krankheit wurde bei Junghasen bis zu einem Lebensalter von 40-50 Tagen nicht beobachtet, wohingegen sich ältere Jungtiere von bis zu 2-3 Monaten zwar infizieren können, aber keine klinischen Symptome zeigen und daher nicht oder nur wenig beeinflusst werden (SCICLUNA et al. 1994, DREWS et al. 2011). Die Gründe dafür sind nicht bekannt, dürfen aber nicht mit der Immunität der Jungtiere zusammenhängen (GAVIER-WIDÉN & MÖRNER 1993, ZANNI et al. 1993).

Die enzootische Intensität der beim Feldhasen vorkommenden Krankheiten muss im Zusammenhang mit Umwelteinflüssen gesehen werden, wie z. B. das Wetter und die Jahreszeit (BARRÉ et al. 1977) 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 infizierten 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 freilebenden 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 und populationsdynamische Effekte postuliert werden. In Gefangenschaft können junge Feldhasen während der Säugephase Verluste von bis zu 23 % erleiden (HACKLÄNDER et al. 2002a, RIGO et al. 2015), wovon 75 % enterale Erkrankungen ausmachen (RIGO et al. 2015).

VON BRAUNSCHWEIG (1997) betont, dass bei der Bewertung von Krankheitsbedingten Verlusten keinesfalls die Einbeziehung einer gewissen Dunkelziffer von Hasen vergessen werden darf, 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 *Obeliscoides 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 Feldhasen keine bedeutende Rolle in puncto Mortalität zu spielen, aber die Auswirkungen von Fadenwurmparasitismus auf Populationen in 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.

Aus Australien wird berichtet, dass sich Feldhasen mit bei Schafen vorkommenden Parasiten, wie z.B. Nematoden der Gattung *Trichostrongylus*, durch Aufenthalt im gleichen Lebensraum infizieren können (STOTT et al. 2009). 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.

Für andere Wildarten als den Feldhasen sind Zusammenhänge zwischen hohen Befallsraten von Parasiten auf die Fruchtbarkeit und Reproduktionsleistung bzw. geringe Überlebensraten beschrieben, wie z. B. für das Moorschneehuhn (*Lagopus lagopus*: WILSON & LESLIE 1911, POTTS et al. 1984, HUDSON 1986, SHAW 1990, HUDSON et al. 1992a, HUDSON et al. 1992b) oder den Fasan (*Phasianus colchicus*: MILLÁN et al. 2002, HOODLESS et al. 2003).

## 2.4 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.

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.

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 Megafauna - 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).

KLANSEK et al. (2008) argumentieren, dass im Zuge von lebensraumverbessernden Maßnahmen oft relativ kleine Habitatinseln entstehen, in denen sich die schützenden Arten konzentrieren als auch ein hohes Anziehungspotential für Prädatoren geschaffen wird. Besonders gefährdet sind die Populationen durch Prädation in isolierten, vereinzelt in die homogene Agrarsteppe eingestreuten Inselhabitaten (Habitat- oder Ökofalle). Durch die Konzentration von Beutetieren und Beutegreifern in solchen aufgewerteten Habitaten wird ein erhöhtes Erbeutungsrisiko für die zu fördernden Zielarten auch von anderen Autoren vermutet (PURCELL & VERNER 1998, BARKOW 2001, BARKOW et al. 2001, STRAUSS & GEHLE 2003).

Verschiedene Untersuchungen belegen, dass sich lebensraumverbessernde Maßnahmen durch die Anlage von Blühstreifen positiv auf die Entwicklung von Hasenpopulationen auswirken können, insbesondere wenn sie im Ackerland etabliert sind (HUTCHINGS & HARRIS 1996, HOLZGANG et al. 2005, MEICHTRY-STIER et al. 2014, LANGHAMMER et al. 2017).

In der Agrarlandschaft oft linear angelegte Habitatverbesserungsmaßnahmen, wie zum Beispiel Blühstreifen, beherbergen neben ganzjährigen Deckungsmöglichkeiten und qualitativ hochwertigen Nahrungsressourcen (JENNINGS et al. 2006, SCHAI-BRAUN et al. 2015) für den Feldhasen und viele Tierarten vor allem eine für Prädatoren attraktive Mäusedichte (BRINER

et al. 2005). Daher vermuten verschiedene Autoren für diese Landschaftselemente die Existenz eine ökologische Falle für Junghasen und Bodenbrüter (SALEK et al. 2010, ČERVINKA et al. 2013). Diese Annahme wird auch durch einen Freilandversuch aus der Schweiz gestützt bei dem der Prädationsdruck durch in der Landschaft verteilte Köder bewertet wurde (FERNEX et al. 2011). Am Rande von Blühstreifen und Feldern liegende Köder wurden häufiger durch Prädatoren aufgenommen oder waren nicht mehr auffindbar als Köder, die inmitten von Feldern und Blühstreifen ausgebracht wurden.

HUMMEL et al. (2017) konnten mit ihrer Arbeit in einem von Grünland dominierten Gebiet der Schweiz zeigen, dass Prädatoren (Säuger und Vögel) die Mitte von linear angelegten Blühstreifen weniger frequentieren als deren unmittelbaren Randbereiche. Zudem war die Wahrscheinlichkeit eines Prädatorenbesuchs in der Mitte von Blühstreifen negativ mit der Vegetationsdichte korreliert.

REID et al. (2010) untersuchten die Bedeutung der Habitatheterogenität in Grünlandgebieten für eine Unterart des Schneehasen (*Lepus timidus hibernicus*). Die Autoren begründen die Annahme des Vorliegens einer ökologischen Falle dadurch, dass in einem homogenen Lebensraum mit hoher Qualität und die Lebensraumansprüche des Schneehasen erfüllend, der Grünschnitt während der Hauptgeburtszeit im späten Frühjahr und Frühsommer stattfindet und daraus hohe Verluste bei den Junghasen entstehen.

Bei Rebhühnern wurde die Existenz einer ökologischen Falle im Bereich von mosaikartig angelegten Streifen zur Verringerung der Wintermortalität vermutet (BRO et al. 2004). Derartige Strukturen werden von Hühnervögeln bevorzugt zur Deckung und zum Nahrungserwerb aufgesucht. Aber auch Prädatoren präferieren dieses Areal aufgrund des höheren Angebots an ihren Hauptbeutetieren, so dass die Begegnungswahrscheinlichkeit von Prädatoren 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 & FULLER 1999) und SCHMIDT (1999) für verschiedene Singvögel fest, dass eine Zunahme der Nestsichte, 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 ähnliche 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).

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.

## 2.5 Umweltmodulierte Prädation, Prädatorenfalle

Der Begriff „predator-pit“ oder Prädatorenfalle, die ein Äquivalent zu der schon von SOUTHWOOD & COMINS (1976) postulierten „natural enemy ravine“ darstellt, wurde erstmals von und für eruptive Beutetier-Prädator-Systeme (Maus/Prädator- bzw. Kaninchen/Prädator-System) in Australien als Modell vorgeschlagen (SINCLAIR et al. 1990, PECH et al. 1992). NEWSOME et al. (1989) prägte in diesem Zusammenhang den Begriff der umweltmodulierten Prädation. In ihren Modellen existierte eine Schwellenwertdichte unterhalb der Prädatoren (Fuchs und verwilderte Hauskatzen) die Beutetierpopulation regulieren konnten was als Verschiebung der funktionalen Antwort (HOLLING 1959a, b) der Prädatoren interpretiert werden kann. Sobald sich die Umweltbedingungen so veränderten, dass die Beutetiere im Bestand stark zunahmten, entfiel die Regulation. Umgekehrt wurden Beutetierpopulationen, die bislang nicht durch Prädatoren reguliert wurden, durch äußere Einflüsse in ihrem Bestand so stark reduziert (Dürre induzierte Nahrungsknappheit), 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 Räuberdichten. 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 wie auch die des Feldhasen, dass hohe Besätze nicht durch Prädatoren reduziert werden und dagegen niedrige Besätze durch Prädatoren kontrolliert werden. Im letzteren Fall ist die Population unter

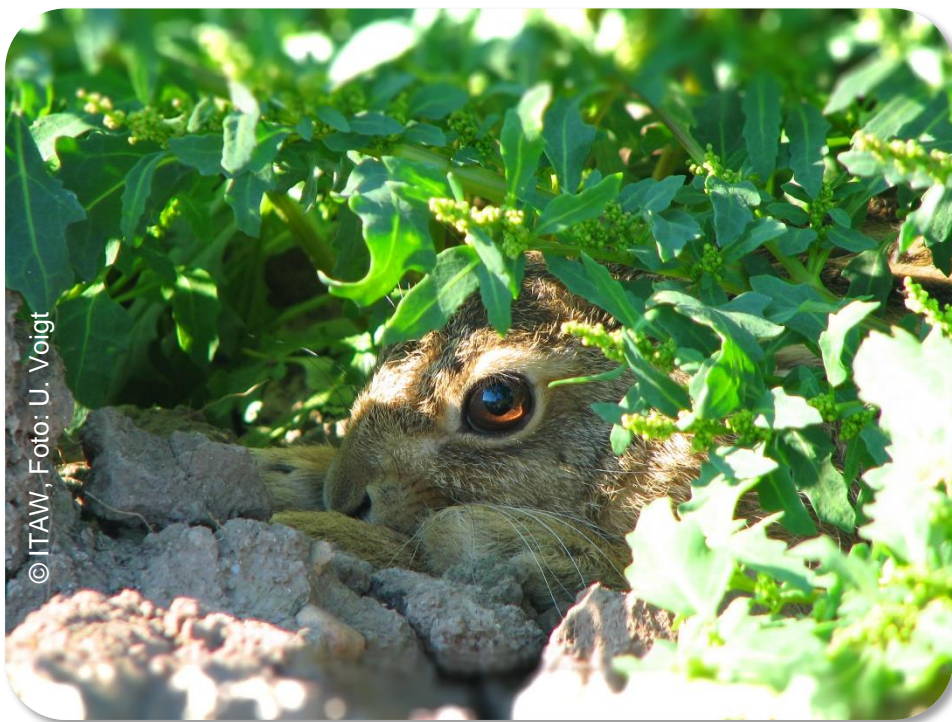
den derzeitigen Bedingungen nicht in der Lage, sich aus eigener Kraft wieder zu einer höheren Populationsdichte zu entwickeln.

### 3 Studie I

**Living on the edge - circadian habitat usage in pre-weaning European hares (*Lepus europaeus*) in an intensively used agricultural area.**

*Ulrich Voigt<sup>1</sup>, Ursula Siebert<sup>1</sup>*

<sup>1</sup>Institute for Terrestrial and Aquatic Wildlife Research,  
University of Veterinary Medicine Hannover Foundation, Hannover, Germany



Veröffentlicht:

09.09.2019, PLoS ONE 14(9): e0222205

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222205>

### 3.1 Abstract

Over the last decades, the European hare (*Lepus europaeus*) has become the subject of many interdisciplinary studies due to the sharp Europe-wide population decline. In European hares, the first stage of life until weaning and the subsequent dispersal have been sparsely studied, in particular, habitat selection, movements and survival rate, as juveniles' precocial lifestyle is dominated by concealment, motionlessness and inconspicuousness. In this study, free-living juvenile European hares (leverets) were detected systematically by thermography (n = 394), radio-tagged or marked (n = 122) from birth until the fifth week of life to research their habitat usage and pre-dispersal movements. The day-resting places and night locations, as well as the distance moved by leverets with aging, were evaluated by generalized linear mixed effect models. In addition, the habitat preference was assessed by a conservative use-availability analysis. Up to the fifth week of life, 30.5% of all leverets used cultivated areas in the daytime. In contrast, the remaining 69.4% animals inhabited linear or small planar structures in the daytime, with the edges of field tracks, hedges and some ruderal structures clearly being preferred. At nighttime, 93% of all juveniles, which occupied linear structures in the daytime, used the adjoining fields up to 20 m away from the next linear structure. Nocturnal distances of more than 60 m to the next edge rarely occurred before the end of the pre-weaning phase. The time of day and age have a significant influence on the distance moved by juvenile hares. With increasing age, leverets moved less during the day and roamed further at night. The results are largely consistent with the behavioral patterns found in the few previous studies on pre-weaning European hares and show the importance of hiding places for leverets in early life stages. This study should contribute to a better understanding of behavior in juvenile life-history stages of European hares that may help to identify vulnerable phases in their lifecycle. In addition, the findings can refine existing population models and improve conservation efforts.

### 3.2 Introduction

According to numerous studies over the last decades, the European hare (*L. europaeus*) has become an endangered species in many central European countries (FLUX & ANGERMANN 1990, MITCHELL-JONES et al. 1999, EDWARDS et al. 2000, SMITH et al. 2005). In connection with the fact that this threat is apparent and the hare is known as an important game species throughout its historical range, conflict arises between protection and sustainable use. The primary cause of long-term decline in hare populations throughout Europe is widely assumed to be the intensification of agriculture (SMITH et al. 2004), particularly by farmland management practices (TAPPER & BARNES 1986). Consequently, this persistent development results in the loss of crop and landscape diversity (VAUGHAN et al. 2003, JENNINGS et al. 2006), and ultimately in reduced habitat quality (HACKLÄNDER et al. 2002b). In addition, other factors such

as precipitation, low environmental temperatures or predation play a lesser role and can be considered as secondary factors (HACKLÄNDER et al. 2002a, SMITH et al. 2005).

Over the past decades, many European studies have been performed on adult and subadult European hares as well as related species. The findings significantly improved the understanding of the ecological relationships of this species in today's cultural landscape, e.g., habitat associations (REITZ & LEOANRD 1994, VAUGHAN et al. 2003), reproductive biology (FRYLESTAM 1980, ROELLIG et al. 2011), energetics and nutrition (HACKLÄNDER et al. 2002b, REICHLIN et al. 2006), activity patterns (HOMOLKA 1986, SCHAI-BRAUN et al. 2012), agricultural practices (KALUZINSKI & PIELOWSKI 1976, MARBOUTIN & AEBISCHER 1996), survival, predation and hunting (ERLINGE et al. 1984, PÉPIN 1989, STOATE & TAPPER 1993, REYNOLDS & TAPPER 1995b, MARBOUTIN et al. 2003), and, among others, also diseases (LAMARQUE et al. 1996, FRÖLICH et al. 2003). However, comparatively little is known about wild juveniles during the period of life from birth up to the stages of weaning and dispersal in evermore drastically changing agricultural landscapes.

In Central Europe, reproduction of *L. europaeus* usually lasts from January to October (FLUX & ANGERMANN 1990). The females give birth three to four times a year, with the litter size varying between one and four depending on the season (PÉPIN 1989). The average size of yearly born juveniles is estimated to be between nine and 11 per female (PÉPIN 1989, BENSINGER et al. 2000).

In contrast to many other lagomorphs (SIBLY & BROWN 2009), the genus *Lepus* invests as a precocial species in a rapid growth of the juveniles to escape the risk of predation, which is considered to be one of the most important mortality factors in the early stages of life (PÉPIN 1989, REYNOLDS & TAPPER 1995b, MARBOUTIN & HANSEN 1998). The prerequisites for a fast juvenile development are high-quality food resources (HACKLÄNDER et al. 2002a) for the mothers, which passes the energy on to the leverets via milk, and various anti-predation strategies among the juveniles and the females. The latter includes morphological traits and especially behavioral mechanisms, such as the entire nursing behavior, which is characterized by a minimum of contact time between the female and litter without any additional parental care, as well as the independent search for safe resting places until the next suckling act (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976).

It has been shown that leverets, i.e., juvenile hares from birth until weaning, become active shortly after sunset, leaving the day-resting place and gathering with their littermates to be nursed by the female about two hours after sunset, with little variation in timing (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980, BROEKHUIZEN et al. 1986). After an average three-minute suckling (MARTINET & DEMARNE 1984), this temporary community breaks up. At the latest, the leverets return to their hiding place for the remainder of the night and stay without parental care until the following nursing act. This procedure is repeated until weaning in the fifth week of life, with the exact position of the nursing place rarely shifting. This separated lifestyle has been the

focus of only a few studies on the European hare to date. However, it has been described more often for the related species *Lepus americanus* (RONGSTAD & TESTER 1971, O'DONOGHUE 1994) and *Lepus timidus* (DAHL & WILLEBRAND 2005).

There is a close relation between the place of birth and the suckling place (BRAY et al. 2007) as well as the consecutive day-hiding places of the leverets during the suckling period (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980). There is some preliminary evidence of dispersal after weaning (BRAY et al. 2007, AVRIL et al. 2011), but the questions concerning daily habitat use, survival and causes of death in the first weeks of life remain largely unanswered.

The reasons for this are likely to be found in the challenges involved in studying an animal in the wild whose lifestyle is shaped by inconspicuousness, motionlessness and use of shelter, reducing the detection probability and ultimately decreasing the risk of predation in the first weeks of life. The availability of thermal imaging technology over the past 15 years has resulted in new opportunities in wildlife research, particularly in detecting of concealed-living animals. Thus, this technique is used to detect leverets systematically as soon as the days' resting place was left for a short time to be nursed by the female.

The present study aimed to fill gaps in our current knowledge by characterizing the habitat preferences of leverets in a circadian context and investigating the early movements within the first weeks of life. Based on previous research, this study hypothesized that leverets select rich habitat structures for any kind of coverage. Furthermore, it was expected that the distance moved by leverets did not increase with aging up until weaning in the daytime and vice versa at nighttime. This may contribute to a better understanding of hares' early ecology and population dynamics, and it could lead to an improved farming and landscape management.

### **3.3 Materials and methods**

#### **3.3.1 Study area**

The study was performed from 2004 to 2010 in the Hildesheimer Boerde landscape, which belongs to the Central European loess zone, a part of the North German Plains (Study area: approx. N52.244118°/E10.116405°, S1 Fig). Hildesheimer Boerde is a slightly undulating, little structured, large-scale agricultural landscape and is mainly characterized by cultivation of winter cereals (44%), sugar beet (25%), maize (16%) and potatoes (up to 5%). On a seven-step scale, soil fertility and yield capacity achieve the "extremely high" category, the best value (STATE AUTHORITY FOR MINING 2018). Due to this intensively managed agriculture, forests are completely absent and grassland accounts for 5.7% (105 ha) of the total study area (1842 ha). Other wooded landscape elements, such as hedges, copses and lines of trees, are slightly more frequent but limited to road sides and field paths and account for 0.72% (13.5 ha) of the investigated area. An Atlantic climate prevails, with an average annual precipitation of 646 mm and temperature of 10.4 °C. The overall size of the study area was approximately 1,800 hectares. The population density estimated by spotlight counting (LANGBEIN et al. 1999)

averaged from 20 to 52 per km<sup>2</sup> in spring and 30 to 68 hares per km<sup>2</sup> in the fall. Nationwide, the study area featured a medium to high density of hares (STRAUSS et al. 2008). Hares are hunted once a year, mostly in the first two weeks of December.

### **3.3.2 Detection of leverets**

In the lapse of time between leaving the day's hideout and returning to it, young leverets can be detected by an observer. A thermography imager camera (Palm IR 250-D; Raytheon Company, US) equipped with a 100 mm telephoto lens was used to detect leverets. The 320x240 pixel microbolometer detector array was able to differentiate thermal radiation between objects and their direct surroundings of 0.2 °C, so warm objects like mammals could be detected easily. Although the thermal imaging camera ensures reliable detection of small and distant warm objects, an instant identification of different species, e.g., leverets, hedgehogs or rats, was difficult due to the low resolution. Behavior, size and shape of the detected object, as well as the experience of the observer determined a worthwhile approach in most cases. Once a warm target had been located, the animal was approached on foot until identification by flashlight was possible.

Two search techniques were performed depending on the field size, the height of vegetation and the associated reduced detectability of warm objects at ground level at a greater distance. Usually, the landscape was scanned from the back of a pick-up truck driven along field tracks and across untilled fields, e.g., bare soil, stubble fields or collapsed cover crops. Searching from both sides of the truck and using the elevated position of the camera at about 3.5 m above the ground resulted in a more favorable detection performance and probability, as the latter strongly depends on the elevation angle for distant objects. Alternatively, fields were crossed on foot and searched using a GPS-guided meander-like pattern at a maximum distance to each transect part of 200 m. The combination of the two variants resulted in an almost complete scan of the fields.

The investigation was performed in two seasons per year because detection of warm objects in dense crops and other vegetation is virtually impossible. Season I incorporated data from early February to late May, season II incorporated data collected after cereal harvest, from mid-July to the end of September, which coincided with the end of the hares' main reproductive phase. The searches were conducted exclusively at night, beginning 60 minutes after sunset at the earliest, and lasting between four and seven hours per night depending on the season.

### **3.3.3 Capturing, handling, tagging and age determination**

Capturing, handling, tagging and radio-tracking of juvenile hares were conducted under a permit held by the Lower Saxony Institute for Consumer Protection and Food Safety (LAVES, Dept. 3 Animal Health, permit number: 33.12-42502-04-16/2083). Leverets were caught directly by hand since they showed no defensive behavior nor escape response, and larger

juveniles were captured with a landing net (1 m in diameter) fitted with a 5m handle. To avoid further disturbance in the vicinity of the capture site, the subsequent procedure was carried out at a distance from that site by transporting the leveret in a small box. The capture site was digitally saved in a handheld GPS by automatically positioning for ten minutes at one second intervals, which lead to a horizontal accuracy of  $1.7 \text{ m} \pm 0.3 \text{ m}$ . Capturing took place one and a half hours after sunset at the earliest.

During handling, care was taken to provide a quiet environment, and the animal's head was always covered. In addition to the body weight, further biometric values such as ear length, hind foot length, skull width and length were recorded.

Depending on the body weight, juveniles were fitted with 1.4 g (Model PIP, 150 MHz, 12 cm antenna; Biotrack Ltd., UK) and 4.0 g (433 MHz; AWEK fl-electronic GmbH, Germany) adhesive VHF-transmitters, which weighed less than 2% of the body mass. The glued transmitter became detached after a few days or weeks from the animals' fur. For subsequent recognition after the transmitter had dropped off, each captured animal was provided with a marker in the left ear (Model 1005-3; National Band Tags & Co., US). Radio-tagging took place between 2007 and 2010, and only one animal per litter was tagged.

A surgical adhesive (EPIGLU®, Meyer-Haake GmbH Medical Innovations, Germany) was used for attaching the transmitters. The hair along the shoulder blades and neck of a juvenile was parted before applying some glue to the underside of a transmitter. The transmitter was then carefully glued onto the undercoat but not to the skin. Afterwards, the juvenile's hair was folded over each side and over the top of the transmitter and was glued once more to these sides while the antenna rested along the length of the animal's back and was directed slightly upwards. After a recovery time of approximately 50 seconds, the leveret was again placed in the capture box and immediately released at the initial capture site. To reduce the effect of repeated disturbance, tags were never re-glued to the same animal. Juveniles were held captive for a maximum of nine minutes.

The age at first capture was estimated from the nearly linear allometric relationship between skull length and weight (BRAY et al. 2002). To maintain accuracy of this calculation, some animals were captured and measured two to three times. Otherwise, the age of relocated animals was determined based on the time lapse since the initial detection.

### **3.3.4 Monitoring leverets**

Since juveniles remain at their habitat and show no pronounced dispersal behavior in the first weeks of life, the telemetry technique 'homing' (WHITE & GARROTT 1990, MECH & BARBER 2002) was applied as the ultimate method for tracking leverets. Telemetry was performed by a 3-element yagi antenna and a receiver suitable for the used frequency type (150 MHz, SIKA, Biotrack Ltd., UK; 433 MHz, FME 434, AWEK fl-electronic GmbH, Germany). Each juvenile was located up to five times a week at different times during the day and night up until its death,

the falling off of a transmitter or transmitter failure was confirmed. The signal was always localized to a half square meter, and the position was stored in a handheld GPS. Visual confirmation was often omitted, especially in dense vegetation, to avoid disturbing the leverets or attracting predators. In such cases, life status was determined retrospectively by the well-documented exact positions, their changes over time or entry of a final stage. In the event of a signal loss, the tags were searched spaciouly by a truck-mounted telemetry system at an antenna height of 8 m to increase detection probability. The last location referred to as 'alive' was additionally checked by thermography several times at night to reduce the likelihood of a transmitter failure. If neither the transmitter nor the animal was found again, the animal was assumed dead. The same classification applied to the finding of carcasses or tissue parts such as bones, organs, fur with skin remnants or blood. Cases of signal loss and re-sighting the animal alive were noted as technical failure.

### **3.3.5 Data processing and analysis**

The entire study area was mapped, and each position of a leveret was assigned to one of eleven habitat classes (Table 1), 'location time' (night versus day), 'edge distance' (the distance to the next edge) and 'distance moved' (the distance between consecutive positions of the animals). All spatial calculations were performed using ArcGIS Desktop 10.6.1 (ESRI Inc., US). Waters, buildings and asphalted roads were not included in the analysis because they cannot be used by leverets as day-resting places. A web-based calculator (CONRAD 1998-2019) was used to assign the time of the hares' detection between the beginning of civil twilight in the morning and the end of civil dawn in the evening to day locations and vice versa to night locations.

All data preparation and analyses were modeled in R 3.5.2 (RCORETEAM 2018) by using the following R packages: lme4 for statistical models (BATES et al. 2015), mumin for calculating pseudo-R-squared values for mixed-effect models (BARTON 2018) and ggplot2 for the graphical output (WICKHAM 2016). Model selection was accomplished by AIC comparisons using maximum likelihood estimations.

**Table 1. Defined habitat classes aggregated from single habitats and separated by edges or areal characteristics.**

Geometric habitat properties	habitat class	habitat class abbreviation	description of individual habitats
in edge habitats (non-agricultural)	ditches-grassy	DG	ditches (pipe culverts included) and grass strips (apart from adjacent farm tracks)
	fallow-storage	FS	barns, fallow land, ruderal sites surrounding winddriven power generators or fences or human-related storage yards, silage
	copses-hedges	CH	wooded habitat such as trees and shrubs that stand together in groups and whose geometry is linear (hedges) or planar (copses)
	residential associated	RA	allotments, gardens, areas surrounding buildings, recreational areas (sports, riding etc.)
	road side ditch	RD	strips up to 5 meters wide along each side of the road; area of road asphalt is excluded
	field tracks	TR	asphalted, gravelled or unmade farm tracks with grassy double wayside or with one-sided grassy strips and a ditch on the other side
outside edge habitats (agricultural)	pasture	PA	pastures, meadows
	crops (four buffer classes)	C20	arable land with crops and non-tilled fields (divided into buffer classes starting from the adjacent edges: 0-20 m (C20), 20-60 m (C60), 60-100 m (C100) and >100 m (C>100))
		C60	
		C100	
C>100			

### 3.3.6 Habitat preferences

The selection of day-resting places and night locations by leverets was evaluated by a use-availability analysis (NEU et al. 1974) in accordance with Cherry (CHERRY 1996). This method combines the Chi<sup>2</sup> goodness-of-fit test (BYERS et al. 1984) at a significance level less than 0.001 with Bailey's simultaneous 95% confidence intervals (BAILEY 1980) for the observed usage value for each habitat class. The simultaneous Bailey intervals (BAILEY 1980) are based on large-to-moderate sample properties, but are fairly robust and not particularly sensitive to small sample sizes (CHERRY 1998). This method is considered reliable when comparing availability of each habitat type to the observed habitat usage (WHITE & GARROTT 1990). Additionally, the initial use-availability method (NEU et al. 1974) did not increase the type 1 error rates, particularly with regard to smaller positive values for each utilization habitat category (BINGHAM & BRENNAN 2004), thus providing confidence in the present analysis.

Some listed single habitats (Table 1) had to be allocated to habitat classes to meet the requirements of cell frequencies close to zero (BAILEY 1980). To this end, a 200 m buffer was placed around the corresponding localizations according to season and time of day. Both the number of localizations and the area percentage of the habitat classes were summarized within

the respective buffers. The size of the buffer resulted from the maximum circadian radius of movement, which was averaged among all leverets in the first weeks of life and is supported by the findings of a study on natal dispersal in young hares (BRAY et al. 2007). Leverets preferred a habitat class if usage and the corresponding confidence limit was higher than in the expected available habitat class percentage. In contrast, a class was avoided if the expected available value exceeded the confidence limit of the one actually used. Accordingly, the term 'equally use' applied if the expected value met the confidence limits.

### **3.3.7 Occupancy of linear habitats**

To analyze the relationship between the usage of linear or linear-like habitats, hereafter termed 'edge', and the diurnal location type and increasing age of leverets, a generalized linear mixed-effect model (GLMM) was performed by binominal distribution.

The response variable was in the edge habitat (1 = in the edge habitat versus 0 = outside the edge habitat; for attribution see Table 1) was fitted with the fixed effects of 'location time', estimated leveret's age and the random effects of individual animals and the corresponding year. A set of models with additional fixed and random effects like gender (male or female) and season (seasons I and II) was generated. However, it turned out that these variables did not improve model fit based on AIC and they were therefore excluded. The full model was used without interaction term. The analysis was performed by including only radio-tagged leverets with an age up until weaning, i.e., younger than 35 days.

### **3.3.8 Distance moved**

For contrast, a second model was used to assess the distance moved by juvenile hares as they grew older. To model this relationship, a linear mixed-effect model (LMM) was performed on log-transformed distances between consecutive positions (distance moved) as a response variable. The calculation and classification thereof were based on the distance between day-day fixes (day distance) and between day-night/night-day/night-night fixes (night distance). The distance between consecutive day-night positions and vice versa was very likely to have arisen at night, since leverets started their activity after dark at the earliest (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976). Therefore, the allocation of the day-night-fixes to the category of 'night points' was justified. To reduce the large scattering caused by a few locations or animals, hares with an age older than 30 days and fewer than three localizations, so-called outliers, were excluded from the analysis. The factor 'location time' (day or night) and the variables age and distance moved were entered as fixed effects. The individual animal was integrated as random effect. In a first exploratory step with some sets of variables, the seasons proved not to influence the quality of the model and thus were excluded.

The full model designed with a non-random intercept was compared to the null model by the likelihood ratio test using the one-way Anova test. While no exact equivalent to the  $R^2$  of linear

regression exists, a pseudo R-squared for generalized mixed-effect models was used to assess the model fit.

### 3.4 Results

#### 3.4.1 General results

In total, 394 individual juvenile hares were detected by thermography during the study period, of which 70% were found in season I and 30% in season II. Of these, 122 animals were equipped with radio-tags between 2007 and 2010 (Table 2).

**Table 2. Number of detected and radio-tracked animals.**

	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	Total
Season I	34 (-)	32 (-)	57 (-)	37 (6)	50 (32)	36 (22)	30 (21)	276 (81)
Season II	10 (-)	13 (-)	17 (-)	24 (5)	26 (13)	13 (12)	15 (11)	118 (41)
Total	44 (-)	45 (-)	74 (-)	61 (11)	76 (45)	49 (34)	45 (32)	394 (122)

The number of juveniles detected by thermography is given for each year and season; the number of radio-tracked animals is given in brackets.

Depending on the weather conditions, size of the leverets and the surface structure of the field, juveniles were detected by thermography between 4 and 247 m (an average of 126 m, SD = 50.8) regardless of the season. The estimated age at first detection for all animals ranged from birth to approximately 100 days with a median of six days (SE = 0.506, SD = 9.05), but there was a difference between season I and season II of five versus 11 days, respectively (Mann-Whitney U = 5816.0,  $n_1 = 226$ ,  $n_2 = 95$ ,  $p < 0.000$  two-tailed; see also S2 Fig.). There was no difference in age between those animals without radio tags and radio-tagged animals at the first capture. The retention time, which is defined as the interval from tagging to dropping out or loss of the vhf signal, had a mean of 11 days (SD = 7.7, 95th percentile = 24, a maximum of 50). In conjunction with the capture of older juveniles, this resulted in a period monitored by telemetry until the beginning of the fifth week of life and covered almost the entire period up until weaning. The gender ratio of all captures was balanced (48.3% males with  $n = 146$  and 51.7% females with  $n = 156$ ).

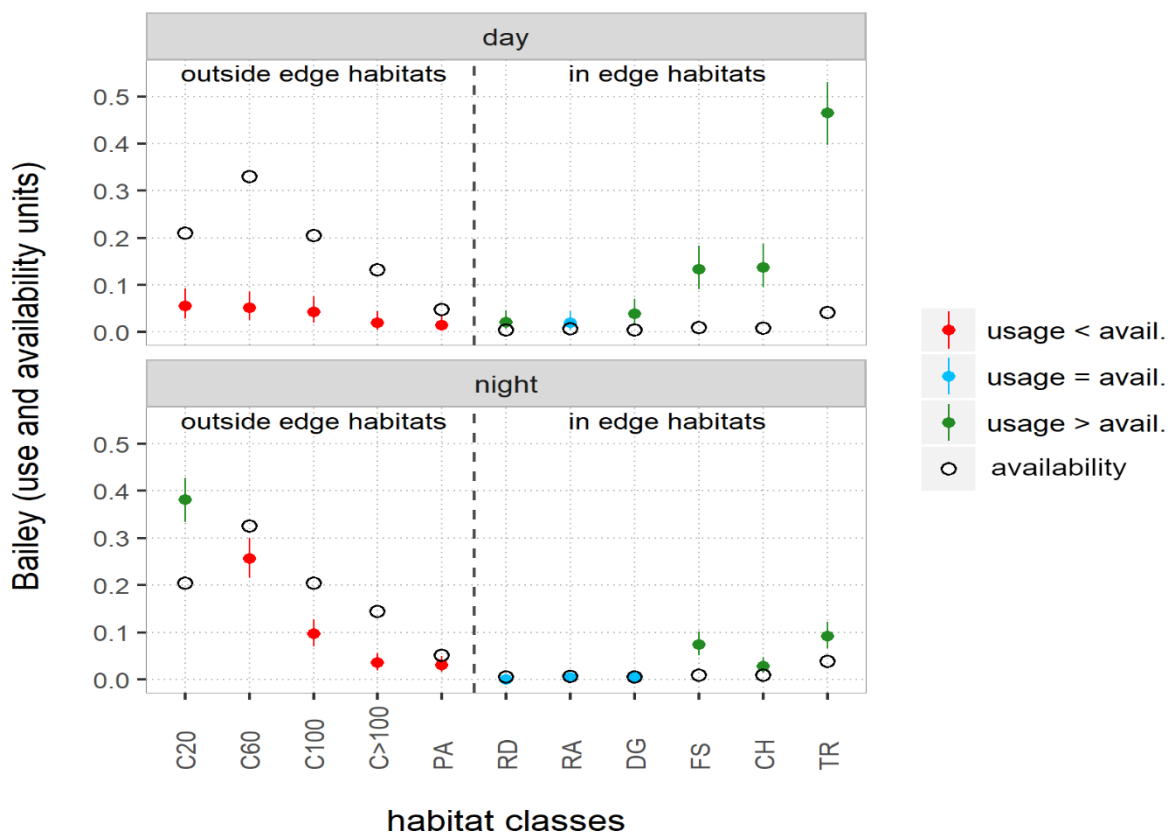
The birthplaces of juveniles could not be recorded with the exception of two direct observations, one during the day and one at dusk. Of all first detections, 38.0% ( $n = 122$ ) were registered up to an age of four days, and an additional 15.9% ( $n = 51$ ) were registered by the end of the first week of life. Given these ages, one can assume that the capture place of the former group was the approximate place of birth. This assumption is supported by the observation that these few-day-old animals did not move away from their place of first detection in the following days.

### 3.4.2 Habitat usage

The habitats occupied by leverets were closely related to the time of day. In total, 69.4% (n = 82) of all animals used the in edge habitats and 30.5% (n = 36) the outside edge habitats during the day, whereas at night there were 6.5% edge users and 93.5% non-edge users. However, the following results of habitat usage (S1 and S2 Tables) refer to the number of locations rather than animals recorded up to the fifth week of life.

#### Day locations

In general, radio-tagged leverets (radio locations n = 465) were relocated well-concealed at their day-resting sites and usually alone after they had left their place of birth.



**Fig 1: Habitat use-availability analysis (BAILEY 1980, CHERRY 1996):** Availability proportions of habitat classes (open circles) and percentage of use by leverets in the daytime (day) and at nighttime (night), each combined for the two seasons (solid circle with whiskers for the Bailey's 95% confidence limits: red = 'use < availability', blue = 'use=availability', green = 'use > availability'). Linear habitat classes (edge) are separated from areal habitats (non-edge, i.e., crop fields and pastures).

Juveniles occupied less agricultural areas than availability of these habitats (Fig 1, day). Equal usage was observed for the habitats residential, road-side ditch and ditches with grass strips (RA, RD and DG). In contrast, small-scale covered structures such as fallows (FS) and linear habitats like hedges, copses and field tracks (CH, TR) were occupied to a greater extent

although they were not as prevalent. The latter habitat was by far the most frequently used habitat, according to the Bailey units. The class of ditches with grass strips seemed to be used the least because these were solitary structures far away from field tracks. Therefore, the sum of these habitat areas was comparatively small. In the study area, however, more than 80% of all field tracks included a ditch and always a lateral grass strip, which were therefore assigned to the field tracks class. Leverets used individual shelters repeatedly in the daytime.

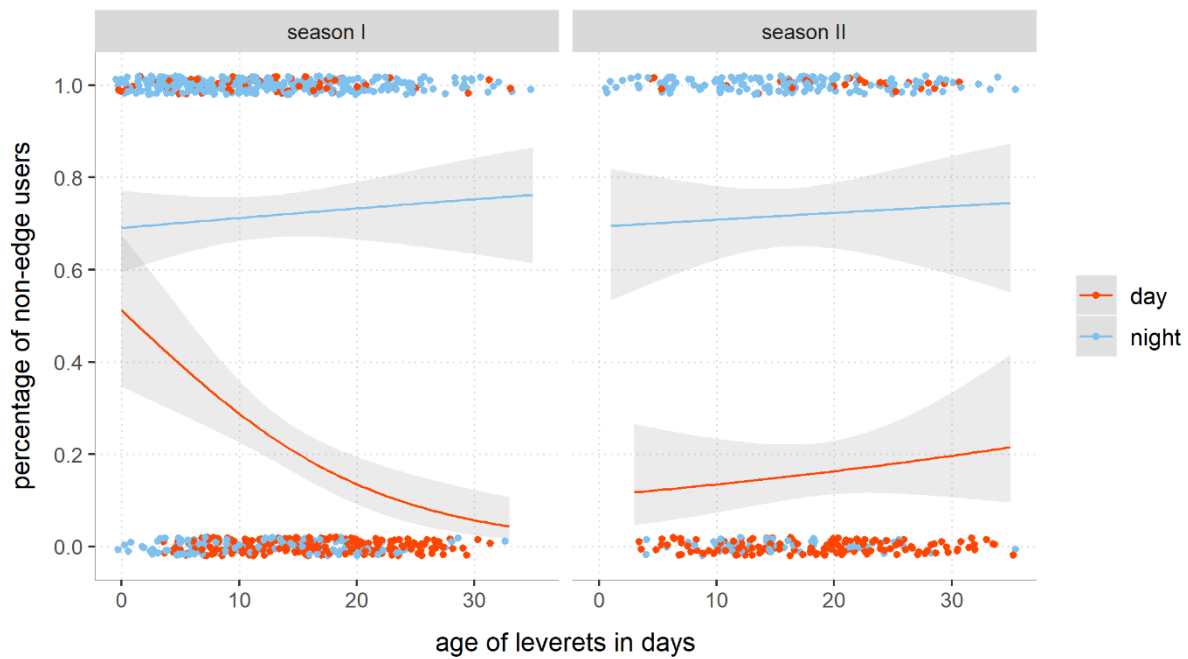
### Night locations

In comparison to the daytime, a very contrasting scene emerges (radio locations  $n = 882$ , Fig 1, night). The habitat class C20, which represented the closest range around an edge habitat, was used more than its availability. The same usage pattern emerged for all other agricultural areas (C60, C100, C>100) and pasture (PA) but this was less pronounced compared to the daytime pattern. The habitats fallow-storage, copses-hedges and field tracks (FS, CH and TR) showed only slight occupancy, since the leverets stayed in these structures during the day, mainly changes to habitat class C20, but also C60 and C100 at night. The remaining number of juveniles in the classes fallow-storage, copses-hedges and field tracks was related to the control time late at night. These animals had already been suckled and had returned to their day-resting places.

There was no difference in the occupancy pattern for the habitat classes regardless of the analysis was calculated either with the number of individuals instead of the number of radio localizations or separated into seasons.

### 3.4.3 Occupancy of linear habitats

The following results confirmed the aforementioned habitat usage. In contrast, this analysis dealt not with the habitat class, but also with the general influence of the edge on the leverets' choice of location. For both seasons, it clearly showed that, firstly, juveniles occupied the edges during the day and, secondly, leverets were significantly less frequently at night at these habitats ( $n_{\text{animals}} = 216$ ,  $n_{\text{obs}} = 1032$ ,  $\text{df.resid} = 1027$ ,  $p < 2e-16$ ,  $R^2 \text{ full model} = 0.801$ ). In season I, 43.6% of all leverets aged up to one week old were found in non-edge related habitats like fields and pastures (Fig 2).



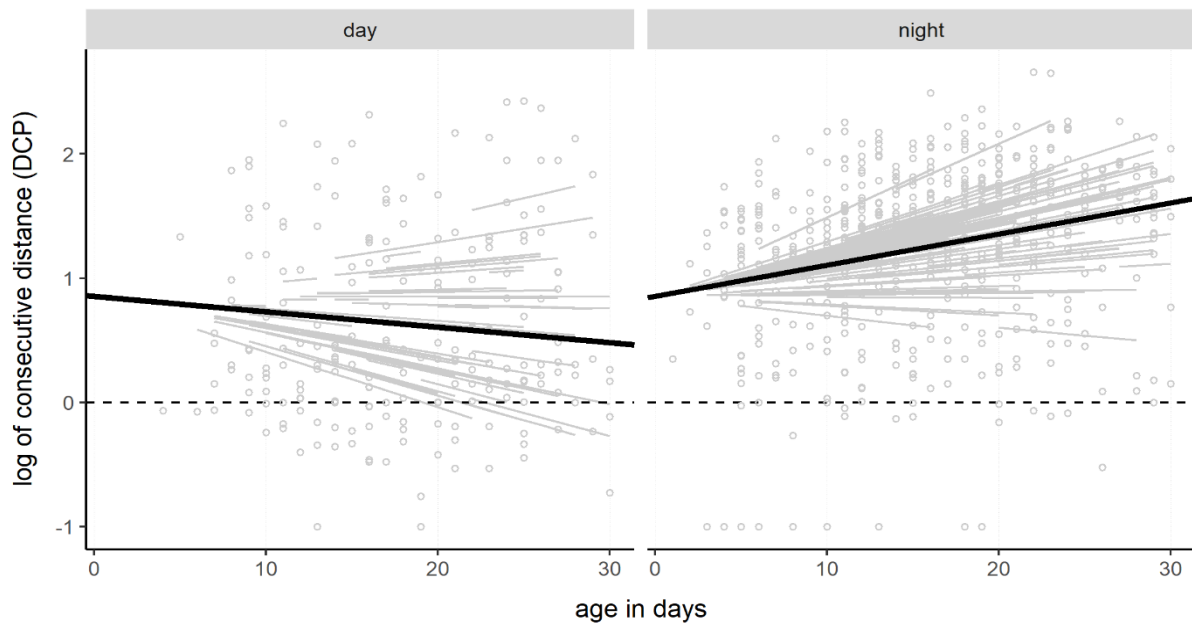
**Fig 2: Diurnal and seasonal percentage of leverets using edges.** The binomial generalized model shows the functional relationship between increasing age of juvenile hares and the usage of non-linear structures in the daytime (red dots and lines) and nighttime (blue dots and lines). The 95% confidence interval was shaded for day- and nighttimes.

In most cases, these were untilled fields with winter furrows or slightly cultivated ones. In some cereal fields, the seed drill had malfunctioned and as a result had produced double-density rows of seeds in which the juveniles could hide well during the day. About 76% ( $n = 13$ ) of these hares in open, non-covered habitats were predated within a few days, whereas the surviving leverets actively moved to the neighboring field edges within the first ten days of life. Starting from the second week of life, the proportion of non-edge users was reduced by more than half. Consequently, 80% ( $n = 18$ ) of all hares used edge habitats during the day up to an age of two weeks. From the third week of life, almost all animals were located at the edges in the daytime, where much coverage was available. This situation changed again between the fourth and fifth weeks of life, when weaning started. In season II, only a few non-edge users were found in the daytime during all weeks of life. In comparison with season I and the first ten days of life, this could be explained by the fact that this age group was comprised of fewer animals. There was no difference in the percentage of outside edges users between the seasons.

#### 3.4.4 Distance moved

The average distance moved amounts to 19.02 m ( $n = 211$ ,  $SD = 42.37$ ,  $SE = 2.92$ ) for the day-day locations and 38.87 m ( $n = 542$ ,  $SD = 48.02$ ,  $SE = 2.06$ ) for the day-night and night-night locations. The distance between two consecutive localizations during the daytime decreased by 1.03 m per day ( $\log_{10} = 0.01234$ ,  $SE = 0.00514$ ) and increased by 1.06 m per

day ( $\log_{10} = 0.02510$ ,  $SE = 0.00459$ ) at nighttime. Fig. 3 illustrates that trend well, although the great variability between the individual animals can be clearly seen. After the litter broke up, radio-tagged leverets were found in 76% of all observations at the same daytime resting place on consecutive days. This is also confirmed by the comparison of the models by Anova, which reveals that the age of leverets and 'location time' significantly affected the distance moved significantly ( $\text{Chi}^2 = 60.111$ ,  $df = 2$ ,  $p = 8.851\text{e-}14$ ).



**Fig 3. Distance moved by pre-weaning leverets.** The log-transformed distances between consecutive day-day and day-night locations are shown depending on the leverets' age. With increasing age, leverets moved less in the daytime and more at nighttime.

In short, young hares moved less during the day with increasing age and roamed further at night. The  $R^2$  for only fixed effects could be improved from 0.174 to 0.415 by using the full model.

### 3.5 Discussion

The results are largely consistent with the behavioral patterns found in the few previous studies on pre-weaning European hares (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980, BRAY et al. 2007) and show that leverets select rich habitat structures for any kind of coverage in the daytime.

This indicates the importance of hiding places for leverets in early life stages. In addition, the assumption could be confirmed that the distance moved by leverets did not increase with aging up until weaning in the daytime and vice versa at nighttime.

### 3.5.1 Habitat usage, occupancy and moved distance

In the wild, systematic birth observations of hares are very difficult to perform. Births are as little investigated as are the criteria that lead to the selection of a birthplace by female animals (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980). From a biological point of view, and assuming anti-predation strategies in hares, it would be counterproductive if the females gave birth in the open without any shelter. Juveniles would have to move over longer distances to the next hiding place and would thus be more conspicuous. Thus, proximity to edges or structurally rich areas would be preferred as birthplaces. This assumption is supported firstly by the fact that most of the few-day-old hares found in this study were located close to edges. Otherwise, more animals within this age group would have been detected at greater distances to edges. Secondly, most of the night detections were close to edges as well. Thirdly, the nursing site and place of birth are supposed to be close to each other (BRAY et al. 2007). In contrast, leverets can reportedly move up to 100 m from their daily hiding place to the nursing site within the first ten days of life (*L. timidus* (DAHL & WILLEBRAND 2005) and *L. europaeus* (BRAY et al. 2007)), which can be extended to a maximum of 250 m by the third week of life (BRAY et al. 2007). Covering a greater distance takes more time and probably attracts more attention in the environment. This exposure could in turn lead to an increased risk of predation.

Juveniles of the European hare generally leave their location at birth up to an age of three days to find their own daily hiding place at a certain distance from their birthplace and separated from the littermates (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976). An equivalent behavior and an age of one to four days or an average of 2.7 days is given for the snowshoe hare (RONGSTAD & TESTER 1971, O'DONOGHUE & BERGMAN 1992). The leverets gather after sunset once a day for the first four weeks of their lives to be fed by their mothers, but otherwise they receive no parental care.

In addition to the results of the present study, the few existing studies on habitat selection in young animals of different hare species (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976, O'DONOGHUE & BERGMAN 1992, DAHL & WILLEBRAND 2005) have established that juveniles always actively seek good cover opportunities, e.g., 92% of all snowshoe hares were found under shrubs, clumps of grass, logs or in deadfall during the day (O'DONOGHUE 1994). The comparability of those studies with the present study is certainly limited because actual habitat usage depends on the availability or features of habitats in the study area. Overall, the specific habitat type does not seem relevant but rather the existence of well-concealed shelters, which improve survival of the four-week suckling period in which young hares are confined to their habitat.

In contrast to heterogeneous habitats, such as forest borders or unspoilt areas, spaces with cover opportunities are inevitably limited to the edges of paths, ditches or other linear habitats in intensively farmed landscapes featuring large fields, which is also reflected in the results of this study. Nevertheless, leverets could also be found far from the edges in the fields in the daytime, which are poorly provided with adequate shelter compared to the edges.

Furthermore, because of their visibility, juveniles were often predated at least in the periods of low to moderate vegetation cover.

The reason for the leverets' sedentariness in the open habitats during the day may be that they were too young to look for protection in the edges on their own, that suckling did not take place due to some massive disturbances or that, due to suboptimal sowing, there were denser rows of seeds in some cereal fields, which are specifically frequented by juveniles. Thus, the preference for or occupancy of habitat edges or any kind of cover is likely to be influenced by shelter availability.

If there is only poor shelter available, it is to be assumed that it is still occupied, since there is no other option for the juveniles. However, this won't mean that the shelter is of high quality.

The results document the risk of being killed by agricultural practices in the daytime in the spring, especially on fields with winter cereal crops, which are usually not subject to soil tillage, is low for hares. However, there is a greater risk of mortality while the seed bed is being prepared for sowing sugar beet, maize and summer cereals, especially when work is extended to or after dusk when leverets are waiting to be nursed outside their day-resting places. This is specifically true for few-day-old or few-week-old hares, which are more likely to cower than escape from an imminent threat.

This study's observation that leverets move less frequently during the day as they grow older confirms the observations and findings already described as well as the principle of hiding during the day and being visible only briefly at night to avoid predation (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976, 1980, O'DONOGHUE & BERGMAN 1992).

In contrast, the distances between night-night and night-day locations (night distance) increase with age according to the 'distance moved' mobility GLMM analysis. The place of suckling is determined at the outset by the mothers (RONGSTAD & TESTER 1971, BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976, DAHL & WILLEBRAND 2005). When shelter at the places of birth or nursing of juveniles born in the field is not available, the young are forced to overcome the distances to the next cover for each suckling act. These results are supported by individual observations with thermography in the present study and in some previous case studies (RONGSTAD & TESTER 1971, BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980, HOLLEY 1992) in which leverets show a certain exploratory behavior before and after suckling. The distances covered are generally short. In the present study, the leverets were found or relocated at different times in relation to the suckling act at night, which may have biased the data. Due to the representative sample size, however, these traits are apparent.

Overall, no large values were achieved during the phase of pre-weaning, although a difference and a tendency can be determined in the case of 'edge distance' and 'distance moved'. This was expected because juveniles must behave inconspicuously until they have survived the suckling period due to their precocial system.

From individual observations in this study it is known that from an age of 30 days, the distances between successive day and night locations grew rapidly with a simultaneous increase in the distance to the places of birth and nursing. This period could indicate the end of weaning, which coincides with observations from other studies (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976, MARTINET & DEMARNE 1984).

Generally, a critical component of population dynamics in birds and mammals is seen in the survival of juveniles to reproductive age. Variation in survival could have significant effects on population growth and viability (RONGET et al. 2018). Therefore, the survival strategy of the species in connection with the influencing environmental factors in the respective habitat is of existential importance. Most lagomorphs have evolved survival mechanisms adapted to different environmental landscapes and situations (CHAPMAN & FLUX 2008), but being on the lower end of the food chain the occupied habitat must at least provide high quality forage and adequate cover. Moreover, the rapid and healthy growth process in juveniles is fundamentally related to quantity and quality of nutrition (PÉPIN 1979, BRAY et al. 2002, HACKLÄNDER et al. 2002b). In fact, mortality is a critical factor in the population growth of European hares (MARBOUTIN et al. 2003) or other leporids (O'DONOGHUE 1991) and may reach as high as 90% among juveniles per year. The maternal strategy in the precocial European hare is hardly shaped to minimize the risk of predation to the young during the most vulnerable stage of life. This leads to a specialized pre-weaning behavior and some other aspects in early life, for instance the synchronous meeting of juveniles, the highly concentrated milk supply (MARTINET & DEMARNE 1984) for the short infrequent nursing, the minimized time the litter is at any one spot, the time of suckling as well as the independent and widely dispersed hiding places of juvenile littermates far away from the nursing site. As habitat quality affects individual quality, it is consequently of great importance to identify these links between habitat composition and the resulting effects like usage and survival rates.

### **3.5.2 Detection, capture and handling**

In adult European hares, changes in spatial distribution and movement rates due to increasing predation risks have been observed (AVRIL et al. 2011, AVRIL et al. 2014). A human-related predation that may affect species behavior and distribution in various ways is described for hunting (FRID & DILL 2002), and one can assume the same for any kind of manipulating animals. Ultimately, this study fails to elucidate the extent to which capturing, tagging and relocation had an influence on the choice of the daytime resting places or the overall moved distance. However, in a study with the mountain hare (*L. timidus*), the impact of manipulating was not considered significant (DAHL & WILLEBRAND 2005). With the exception that the nursing place becomes inaccessible, this locality was fixed and not changed by the female (BROEKHUIZEN et al. 1986). Thus, it has to be assumed that the leverets' behavioral pattern regarding the search for cover changed only slightly as a result of the study manipulation. In

addition, agricultural processing, predation on litter mates or the mere presence of predators may have lead to a change in behavior, potentially resulting in more variance in the data.

Despite the availability of metric values of the exact distance of each location to the next edge are available, the used model on linear habitats should be sufficient in principle because, from a biological point of view, it should only emphasize the use of the edge and not the exact distance.

Although the applied method of thermography is quite time-consuming and an expensive acquisition, it is nevertheless suitable for systematic detection of leverets in wild populations a few days after birth. This was confirmed by the found distribution of the age at first detection in the present study. It is obvious that the denser the vegetation, the fewer animals can be detected. Thus, the usability and significance of this method are limited to periods of low vegetation, and it remains unclear whether the ascertained behavioral pattern changes with the thickening of vegetation and complete covering of the fields, i.e., to what extent the field track edges no longer serve as daytime hiding places. This knowledge gap could only be closed by experiments such as those carried out on pregnant snowshoe hares in temporary pens (RONGSTAD & TESTER 1971, O'DONOGHUE 1994).

### 3.6 Conclusions

The preference of leverets to hide in cover-rich structures, especially in field track edges, ditches and fallow-like strips, emphasises the importance and quality of these habitats. Due to of the lack of diversity in today's agricultural landscape, which is the main cause for the long-term decline in the European hare's population, these structures should be implemented more readily. According to the ecological focus areas (EFA) of the Common Agricultural Policy (CAP) or other national agricultural funding schemes, creating and designing new areal or strip-type habitats with flowing transitions between fields and their edges could improve the habitat quality and probably the survival rates of juvenile or adult hares. Even the protection of existing structures like field tracks or ditches, such as avoidance of driving along or mowing during the reproduction phase, could be important elements to support an increasing habitat quality.

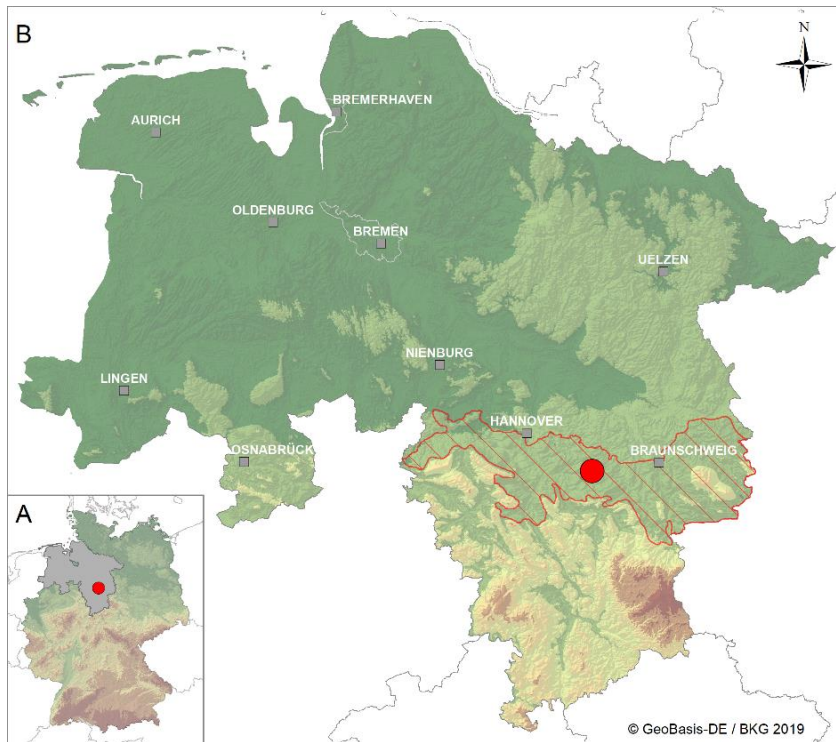
Based on these field experiences, future research should combine thermal imaging technology with drone technology to extend the entire coverage period and the search to include denser vegetation. In addition, this would offer the opportunity to verify the study area more randomly, which would ultimately improve the prerequisites for statistical methods. However, legal restrictions as well as incidents involving the public due to drone use could hinder future research.

This study aims to further the understanding behavioral patterns in juvenile life-history stages, which may help to identify vulnerable phases in the lifecycle of European hares for identifying major causes of death, to refine existing population models and to improve conservation efforts.

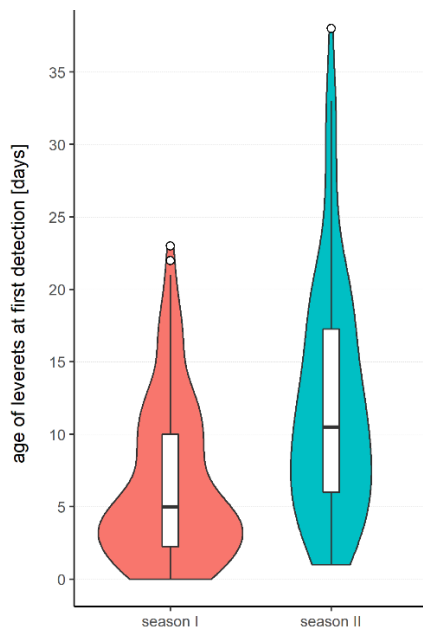
### **3.7 Acknowledgments**

We gratefully acknowledge the hunter association of Lower Saxony for their consent to this project. Moreover, we are very grateful to the hunting tenants and farmers G. Fasterding, M. Schrader, F. Roehrbein, D. Bartsch for their hospitality and acceptance, and thanks especially go to J. Hindersin, I. Klages, A. Krug, M. Marklewitz and R. Reding for their energetic support.

### 3.8 Supporting information



**S1 Fig. Location of the study area.** A) Base map with location of the study area (red dot) in the federal state Lower Saxony (grey shading) in Germany. B) The elevation map shows the geographic position of the study area (red dot) in the North German Plains. The study area is situated in the natural region 'Hildesheimer Börde' (red hatched area), which is characterized by an intensively used agricultural landscape. For orientation some cities (grey squares) are shown.



**S2 Fig. Estimated age of leverets at first detection.** The violin and box plot prove that thermography is a useful tool for detecting leverets within their first days of life. 75% of all juveniles found were less than ten and 17 days old in season I (red violin=spring) and season II (blue violin=summer), respectively.

**S1 Table. Use-availability analyses for aggregated habitat classes and both seasons in the daytime. The type of use is classified as preference/occupancy (+), equal use/no selection (=) or avoidance/non-occupancy (-).**

Habitat class		Area (ha)	Percentage of area	Number of locations	Percentage observed	Expected numbers	Bailey's 95% confidence limits		Type of use
							lower	Upper	
C20	crops 0-20 m	187	0.210	26	0.056	97.81	0.02925	0.09185	-
C60	crops 20-60 m	293	0.330	24	0.052	153.47	0.02612	0.08652	-
C100	crops 60-100 m	182	0.205	20	0.043	95.15	0.02005	0.07568	-
C>100	crops >100 m	118	0.133	9	0.019	61.69	0.00526	0.04411	-
PA	pasture	42	0.047	7	0.015	21.95	0.00312	0.03789	-
RD	roadside ditch	4	0.005	10	0.022	2.17	0.00642	0.04715	+
RA	resid. assoc.	6	0.007	9	0.019	3.06	0.00526	0.04411	=
DG	ditches-grassy	4	0.005	18	0.039	2.27	0.01711	0.07017	+
FS	fallow-storage	8	0.009	62	0.133	4.35	0.09121	0.18246	+
CH	copses-hedges	7	0.008	64	0.138	3.57	0.09485	0.18730	+
TR	tracks	37	0.042	216	0.465	19.50	0.39713	0.52991	+
total		888	1.000	465	1.000	465			

**S2 Table. Use-availability analyses for aggregated habitat classes and both seasons at nighttime. The type of use is classified as preference/occupancy (+), equal use/no selection (=) or avoidance/non-occupancy (-).**

Habitat class		Area (ha)	Percentage of area	Number of locations	Percentage observed	Expected numbers	Bailey's 95% confidence limits		Type of use
							lower	upper	
C20	crops 0-20 m	309	0.204	336	0.381	179.98	0.33417	0.42786	+
C60	crops 20-60 m	492	0.325	226	0.256	286.87	0.21501	0.29935	-
C100	crops 60-100 m	309	0.204	85	0.096	179.72	0.06975	0.12719	-
C>100	crops >100 m	218	0.144	31	0.035	126.89	0.01954	0.05594	-
PA	pasture	78	0.051	27	0.031	45.15	0.01617	0.05032	-
RD	roadside ditch	8	0.005	0	0.000	4.57	0.00000	0.00626	=
RA	resid. assoc.	10	0.006	3	0.003	5.65	0.00009	0.01294	=
DG	ditches-grassy	7	0.005	3	0.003	4.06	0.00009	0.01294	=
FS	fallow-storage	13	0.008	65	0.074	7.43	0.05046	0.10148	+
CH	copses-hedges	14	0.009	25	0.028	8.17	0.01452	0.04748	+
TR	tracks	58	0.038	81	0.092	33.51	0.06585	0.12209	+
total		1514	1.000	882	1.000	882			



## 4 Studie II

### Survival rates on juvenile European hares (*Lepus europaeus*) in an intensively used agricultural area.

*Ulrich Voigt<sup>1</sup>, Ursula Siebert<sup>1</sup>*

<sup>1</sup>Institute for Terrestrial and Aquatic Wildlife Research,  
University of Veterinary Medicine Hannover Foundation, Hannover, Germany



Manuskript eingereicht: European Journal of Wildlife Research, 21. Mai 2019; Manuskript unter Begutachtung seit 19. August 2019

## 4.1 Abstract

The primary cause of the long-term decline in European hares' (*Lepus europaeus*) population throughout Europe is widely assumed to be the intensification of agriculture. A critical component in this population dynamics is seen in the survival of leverets from birth to reproductive age. In European hares, the first stage of life until weaning has been studied sparsely, in particular habitat selection, movements and survival rate, as juveniles' precocial lifestyle is dominated by any kind of anti-predation behaviour.

In this study, free-living juvenile European hares were detected systematically by thermography (n=394), radio-tagged or marked (n=229) from birth until the fifth week of life to research the early juvenile survival and proximate causes of mortality. Kaplan-Meier survival curves are computed overall and in relation to the strata of season, gender and type of day-resting-place. The overall 40 days-survival rate of radio-tagged juveniles were 0.33, and 0.63, 0.52, 0.44 and 0.37 for the first, second, third and fourth week of life, respectively. Approximately 21.6% and 50% of all clearly confirmed deaths occurred during the first 7 and 13 days after birth. By the end of the 4th week of life, mortality caused by predation, suspected predation, agricultural practices and unexplained cases was 41.7%, 36.7%, 11.7% and 10.0%, respectively. There was no significant difference in survival between the sexes and seasons. In contrast, young hares died more frequently by choosing a hiding place without shelter at daytime.

## 4.2 Keywords

*Lepus europaeus*, juvenile survival, Kaplan-Meier, predation, telemetry, thermography

## 4.3 Introduction

Since the 1960s, the population of the European hare (*Lepus europaeus*) has declined dramatically across Europe (FLUX & ANGERMANN 1990, EDWARDS et al. 2000). Although the European hare is classified globally as "least concern" by the International Union for Conservation of Nature (IUCN) (HACKLÄNDER & SCHAI-BRAUN 2019), in consequence of the population development, the hare has become an endangered species in many central European countries (REICHLIN et al. 2006). Despite this long-term decline, the European hare is still widespread in its historical range and is known as an important game species (FLUX & ANGERMANN 1990, HACKLÄNDER & SCHAI-BRAUN 2018), which leads to a conflict between protection and sustainable use. In this context, the number of studies on adult and subadult European hares and related species has increased in various biological disciplines in recent decades. The findings significantly improved the understanding of the ecological relationships of this species in today's cultural landscape, e.g. habitat associations (REITZ & LEOANRD 1994, VAUGHAN et al. 2003, MEICHTRY-STIER et al. 2014), reproductive biology (FRYLESTAM 1980, ROELLIG et al. 2011), energetics and nutrition (HACKLÄNDER et al. 2002b, REICHLIN et al. 2006,

STALDER et al. 2019), activity patterns (HOMOLKA 1986, SCHAI-BRAUN et al. 2012), agricultural practices (KALUZINSKI & PIELOWSKI 1976, MARBOUTIN & AEBISCHER 1996), survival, predation and hunting (ERLINGE et al. 1984, PÉPIN 1989, STOATE & TAPPER 1993, REYNOLDS & TAPPER 1995b, MARBOUTIN et al. 2003, PANEK et al. 2006, HUMMEL et al. 2017), and, among many other things, also diseases (LAMARQUE et al. 1996, FRÖLICH et al. 2003, POSAUTZ et al. 2015).

The primary cause of this long-term decline in hares' population throughout Europe is widely assumed to be the intensification of agriculture (SMITH et al. 2004, PÉPIN & ANGIBAULT 2007), particularly by farmland management practices (TAPPER & BARNES 1986). In addition, other factors such as precipitation, low environmental temperatures or predation act on a smaller scale or as secondary factors (HACKLÄNDER et al. 2002a, SMITH et al. 2005).

Consequently, this persistent development is resulting in the loss of crop and landscape diversity (VAUGHAN et al. 2003, JENNINGS et al. 2006), and ultimately in reduced habitat quality (HACKLÄNDER et al. 2002b, SCHAI-BRAUN et al. 2015). In the long run, survival can no longer compensate for mortality and the continuity of the populations are affected negatively. However, the hypothetical effect mechanisms and interactions between the multiple environmental factors on the survival of hares were not precisely known, and only excellent research in recent years has led to a better understanding of this interrelationships (e.g. SMITH et al. 2005, JENSEN 2009, ZELLWEGGER-FISCHER et al. 2011, MEICHTRY-STIER et al. 2014, SCHAI-BRAUN et al. 2015, HUMMEL et al. 2017).

Generally, a critical component of population dynamics in birds and mammals is seen in the survival of juveniles to reproductive age. Variation in survival could have significant effects on population growth and viability (RONGET et al. 2018). Therefore, the survival strategy of the species in connection with the affecting environmental factors in the respective habitat is of existential importance. A number of studies investigated the survival of European hares as they are a key factor for population dynamics. Normally, these were indirectly calculated at a population scale from estimates of spring and autumn population densities, annual female reproduction, analysis of hunting bags and catch-mark-recapture experiments (PÉPIN 1989, MARBOUTIN & PEROUX 1995, MARBOUTIN & HANSEN 1998, HAERER et al. 2001). Telemetry was also performed on adult hares and older young animals to measure direct survival rates (MARBOUTIN et al. 1990, REITZ & LEONARD 1993, DEVILLARD & BRAY 2009, MISIOROWSKA & WASILEWSKI 2012). All studies with the indirect recalculation of juvenile losses reveal a high mortality rate of juveniles between 50% and 90% within the first year of life. In contrast, telemetry studies of adult and especially older juveniles showed much lower mortality rates, even during the dispersal phase (GILLIS 1997, DEVILLARD & BRAY 2009), with slight area-dependent variations. From this, it becomes obvious that the main losses occur during the phases of pre-weaning and pre-dispersal. In particular, food quality and a positive energy balance may play a major role in this process (HACKLÄNDER et al. 2002b, SCHAI-BRAUN et al. 2015, HUMMEL et al. 2017) as well as various anti-predation strategies in the precocial European hare (HOLLEY 1993, FOCARDI & RIZZOTTO 1999). For the related species of the

Snowshoe hare (*Lepus americanus*) and the Mountain hare (*Lepus timidus*) a high mortality rate has been proven in the first weeks of life (O'DONOGHUE 1994, DAHL 2005). But there are no studies on the European hare that have calculated the survival of young animals of this age group neither from systematically captured juvenile animals from the wild nor in an experimental approach under field conditions.

The reasons for this are likely to be found in the challenges involved in studying an animal in the wild whose lifestyle is shaped by inconspicuousness, motionlessness and perfect use of shelter, reducing the detection probability and ultimately decreasing the risk of predation in the first weeks of life.

The present study aims to fill the gaps of knowledge by characterizing the survival of leverets within the first weeks of life. This may contribute to a better understanding in hares' early ecology and population dynamic, and possibly also be a stimulus for applied research on improved ecological focus areas (EFA).

## 4.4 Materials and methods

### 4.4.1 Study area

The study was performed from 2004 to 2010 in the Hildesheimer Börde landscape, which belongs to the Central European loess zone, a part of the North German Plains (approx. N52.244118°/E10.116405°). Hildesheimer Börde is a slightly undulating, less structured, large-scale agricultural landscape and is mainly characterized by cultivation of winter cereals (44%), sugar beets (25%), maize (16%) and potatoes (up to 5%). On a seven-step scale, soil fertility and yield capacity achieve the "extremely high" category, the best value (STATE AUTHORITY FOR MINING 2018). Due to this intensively managed agriculture, forests are completely absent and grassland as well as copses are found rarely and in isolation. Other wooden landscape elements, such as hedges and lines of trees, are slightly more frequent but limited to road sides and field paths. An Atlantic climate prevails, with an average annual precipitation of 646mm and temperature of 10.4°C. The overall size of the study area was approximately 1,500 hectares. The population density estimated by spotlight counting (LANGBEIN et al. 1999) averaged from 20 to 52 per km<sup>2</sup> in spring and 30 to 68 hares per km<sup>2</sup> in autumn. Nationwide, the study area featured a medium to higher density of hares (STRAUSS et al. 2008). Hares are hunted once a year, mostly in the first two weeks of December.

### 4.4.2 Detection of leverets and seasons

In the lapse of time between leaving the day's hideout and returning to it, young leverets are detectable by an observer, following the nursing behaviour (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980, BROEKHUIZEN et al. 1986). A thermography imager camera (Raytheon Palm IR 250-D) equipped with a 100mm telephoto lens was used to detect leverets. The 320x240 pixel micro bolometer detector array was able to differentiate thermal radiation between objects and their

direct surroundings of 0.2K, so warm objects like mammals could be detected easily. Although the thermal imaging camera ensures a reliable detection of small and distant warm objects, an instant identification of different species, e.g. leveret, hedgehog or rat, was difficult due to the low resolution. Behaviour, size and shape of the detected object, as well as the experience of the observer, determined a worthwhile approach in most cases. Once a warm target was located, an approach took place on foot until identification by flashlight was possible.

Two search variants were performed depending on the field size, the height of vegetation and the associated reduced detectability of warm objects at ground level at a greater distance. Usually, the landscape was scanned from the back of a pickup truck, driven along field roads and across untilled fields, e.g. bare soil, stubble fields or collapsed cover crops. Searching on both sides of the truck and leveraging the elevated position of the camera at about 3.5m above the ground resulted in a more favourable detection performance and probability, as the latter strongly depends on the elevation angle for distant objects. Alternatively, fields were crossed on foot and searched by a GPS-guided meander-like pattern at a maximum distance to each transect part of 200m. The combination of the two variants resulted in an almost complete scan of the fields.

The investigation was performed in two seasons (SEA I and SEA II) per year because detection of warm objects in dense crops and other vegetation is nearly impossible. Season I incorporate data from early February to late of May, season II incorporates data collected after cereal harvest, from mid of July to the end of September, which coincides with the end of hares' main reproductive phase. The searches were conducted exclusively at night, beginning 60 minutes after sunset at the earliest, and lasting between 4 and 7 hours per night depending on the season.

#### **4.4.3 Capture, handling, tagging and age determination**

Capturing, handling, tagging and radio-tracking of juvenile hares were conducted under a permit held by the Lower Saxony Institute for Consumer Protection and Food Safety (Department 3 Animal Health, permit number: 33.12-42502-04-16/2083). Leverets were caught directly by hand, since they showed no response of defence or escape, and larger juveniles were captured by a landing net (diameter 1m) fitted with a 5m handle. To avoid further disturbance around the capturing place, the subsequent procedure was carried out distant to that site by transporting the leveret in a small box. The capture location was saved into a handheld GPS by averaging positions over 10 minutes (horizontal accuracy  $1.7\text{m} \pm 0.3\text{m}$ ). Catching took place one and a half hour after sunset at the earliest.

During handling, care was taken to provide a quiet environment, and the animal's head was always covered. In addition to the body weight, further biometric values such as ear length, hind foot length, skull width and length were recorded.

For subsequent recognition after the transmitter dropped off, each captured animal was provided with a marker in the left ear (National Band Tags & Co., Model 1005-3). Depending on the body weight, juveniles were fitted with 1.4g (PIP, 150MHz, 12cm antenna, Biotrack Ltd., UK) and 4.0g (433MHz, AWEK fl-electronic, GER) adhesive VHF-transmitters, which weighed less than 2% of body mass. Radio-tagging took place between 2004 and 2010, and only one animal per litter was selected as experimentee.

The thermosetting components of non-surgical superglues have the potential to react with the skin and cause thermal burns, but no published study has assessed these effects in mammals. Therefore, a surgical adhesive (EPIGLU® Meyer-Haake) was used for attaching the transmitters without using primer. The fur of the interscapular region was parted, and some glue was applied to the underside of a transmitter. The transmitter was then carefully glued into the undercoat but not to the skin, aligned along the body axis. Afterwards, the juvenile's hair was folded over each side and over the top of the transmitter and was glued once more to these sides while the antenna rested along the back and was directed slightly upwards. After a cure time of approximately 50s, the leveret was again placed in the capture box and released immediately at the initial capture site. To reduce the effect of repeated disturbance, tags were never re-glued to the same animal. Juveniles were held captive for a maximum of 9 minutes.

The age at first capture was estimated from the allometric relation between skull length and weight (BRAY et al. 2002), always checked for consistency. To maintain accuracy of this calculation, some animals were captured and measured two to three times. Otherwise, the age of relocated animals was determined based on the time gap since the initial detection.

#### **4.4.4 Monitoring leverets**

Since juveniles remain at their habitat and show no pronounced dispersal behaviour in the first weeks of life, homing (WHITE & GARROTT 1990, MECH & BARBER 2002) was applied as the ultimate method for tracking life status of leverets. Telemetry was performed by a 3-element yagi antenna and a receiver suitable for the used frequency type (150MHz, SIKA, Biotrack Ltd., UK; 433MHz, FME 434, AWEK fl-electronic, GER). Each juvenile was located up to five times a week, at different times during the day and night, until death of the animal, transmitter fall-off or transmitter failure was confirmed. The signal was always localized to a half square meter, and the averaged position was stored in a handheld GPS. Visual confirmation was often omitted, especially in dense vegetation, to avoid disturbing the leverets or attracting predators. In such cases, life status was determined retrospectively by the well-documented exact positions, their changes over time or entry of a final stage. Lost tags were searched spaciouly by a truck-mounted telemetry system at an antenna height of 8m to increase detection probability. The last location known as alive was additionally checked by thermography several times at night to reduce the likelihood of a transmitter failure.

#### 4.4.5 Data processing and analysis

All data preparation and analyses were modelled in R 3.5.3 (RCORETEAM 2018) by using the following R packages: 'survival' for computing survival analyses (THERNEAU 2018), 'survminer' (KASSAMBARA & KOSINSKI 2018) and 'ggplot2' (WICKHAM 2016) for summarizing and visualizing the results of survival analysis.

Survival curves were computed for the radio-tagged leverets using the nonparametric Kaplan-Meier estimator (KAPLAN & MEIER 1958). This procedure allows the use of censored data as well as staggered entry of animals into the study (POLLOCK et al. 1989).

The survival object within the survival function was created by the arguments time, time2 and event. Time and time2 are defined as the corresponding leverets' age in days, starting from tagging until the occurrence of an event which means censoring or death. Animals were considered as censored from the time of detachment or loss of the radio-transmitter, even if the animal was found dead or alive later on, e.g. shot in the following hunting seasons or directly by visual confirmation.

In cases of a radio loss and the unsuccessful search by thermography in the following nights around the last locations known as alive, the animal was assigned to the event death. The same classification applies to the finding of carcasses or tissue parts such as bones, organs, fur with skin remnants or blood.

In telemetry studies, it is often quite difficult to clearly identify the cause of death, in particular the distinction between true predation and scavenging. Based on the circumstantial evidence, all cases of the present study were carefully examined and the category predation or assumed predation was assigned very restrictively. Furthermore, the assessment of event types or causes of death also considered the place of the relocated radio tag, e.g. close to a fox's den or a built-up area, as well as any tracks or spoor left in the vicinity.

According to the nursing behaviour, leverets usually hide well during the day and are relatively well protected from predators. Since about 1/3 of all young animals do not follow this pattern and this has an effect on the probability of survival, this fact was taken into account in the analysis. The daytime locations were categorized into "concealed" and "open" according to Table 1.

**Table 1 Classification of daytime-user-type.**

Type of day-resting place	Description of user type
Type 1 - concealed	Animals found either well concealed in vegetation/crops or animals have changed their day-resting place from open to concealed with aging
Type 2 - open	Animals were found in vertical openness or on bare soil at daytime

The observed number of death events of the survival curves were compared with the nonparametric log-rank test (POLLOCK et al. 1989), each for the variables season (SEA), gender (SEX) and daytime-user-type (DUT).

Day-locations were assigned between civil twilight start in the morning and civil twilight end in the evening (web based calculator: CONRAD 1998-2019). In the reverse case, hare positions become night-locations.

The survival of the litter mates was not calculated due to the potential dependence of mortality as well as the staggered entry of the remaining siblings of one litter into the study.

## 4.5 Results

### 4.5.1 General results

In total 394 individual hares were detected by thermography during the study period, of which 70% were found in season I and 30% in season II. Of these, 229 animals were radio-tagged and marked between 2004 and 2010 (Table 2).

**Table 2 Number of detected and radio-tracked hares per year and season.**

	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	Total
Season I	34 (9)	32 (22)	57 (26)	37 (24)	50 (35)	36 (26)	30 (25)	276 (167)
Season II	10 (-)	13 (3)	17 (6)	24 (11)	26 (17)	13 (13)	15 (12)	118 (62)
Total	44 (9)	45 (25)	74 (32)	61 (35)	76 (52)	49 (39)	45 (37)	394 (229)

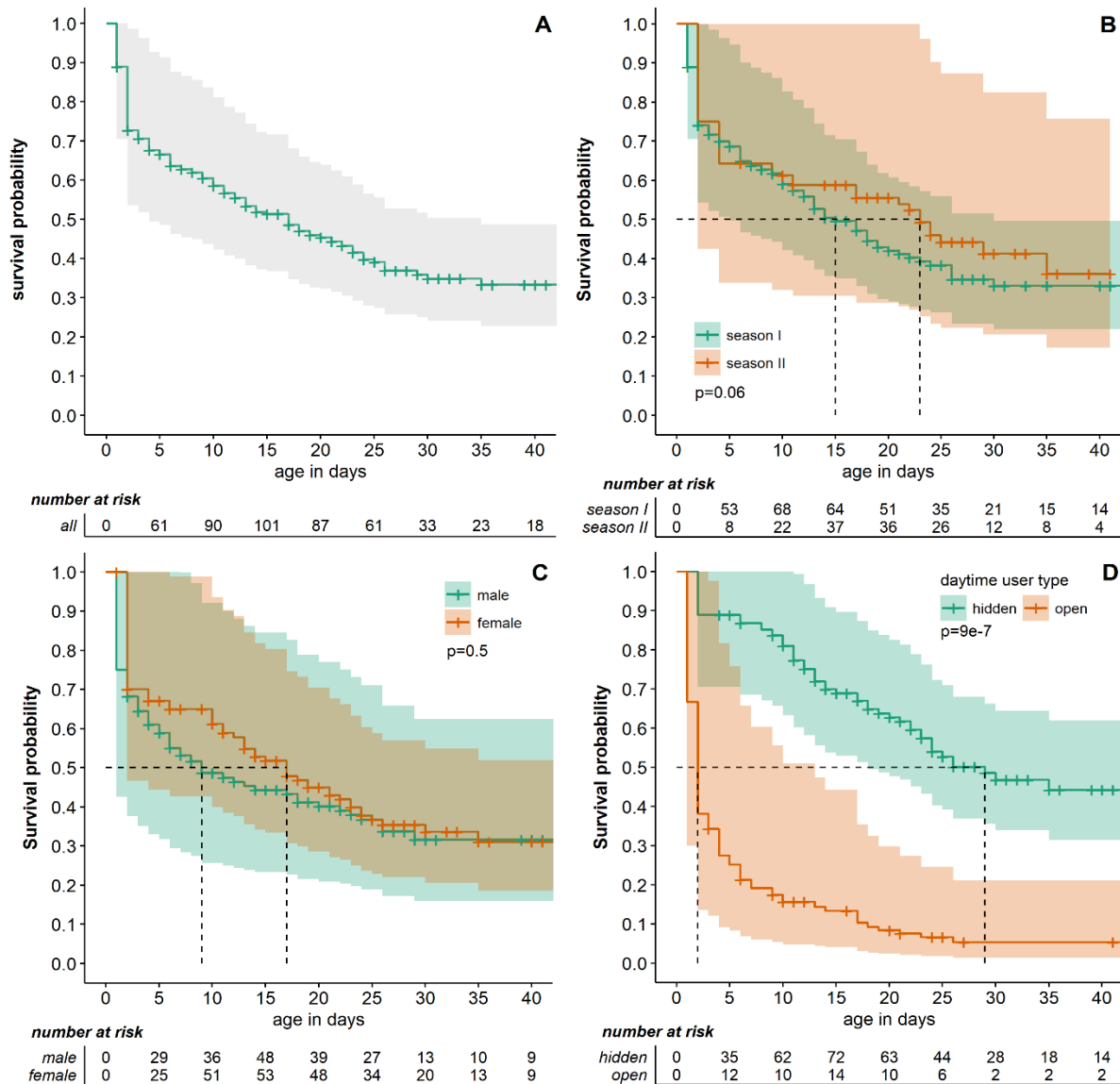
The number of juveniles detected by thermography is given for each year and season; the number of radio-tracked and marked animals for the survival analysis is given in brackets.

Depending on the weather conditions, size of the leverets and the surface structure of the field, juveniles could be detected by thermography between 4 and 247m (average of 26m) regardless of the season. The estimated age at first detection for all animals ranged from birth to approx. 100 days at a median of 6 days (SE=0.506, SD= 9.05), but there was a difference between season I and season II by 5 and 11 days, respectively (Mann-Whitney U=5816.0,  $n_1=226$ ,  $n_2=95$ ,  $p<0.000$  two-tailed; see also additional file 1). There was no difference in age between all animals and radio-tagged animals at first capture. The retention time, which is defined as interval from tagging to drop-off or loss of the vhf signal, had a mean of 11 days (SD=7.7, 95th percentile=24, maximum 50). This results in a period monitored by telemetry until the beginning of the fifth week of life and covers almost the entire period until weaning. The sex ratio of all captures was balanced (48.3% males and 51.7% females).

### 4.5.2 Survival rates

The different survival curves according to Kaplan-Meier illustrate the large losses among the young animals in the first weeks of life (1A-D).

The entire survival rate of radio-tagged juveniles amounted to 0.33 at the end of the first 40 days of life, and 0.63, 0.52, 0.44 and 0.37 for the first, second, third and fourth week of life, respectively (1A).



**Fig. 1 Kaplan-Meier survival curves of leverets.** Survival is computed generally for all observed hares (A), and for the strata gender (B), season (C) and the daytime-user-type (D). Along with each curve, the (point-wise) 95% confidence band, the median survival (dashed line), and ticks for the censored observations are shown.

The curves A (survival ~ total), B (survival ~ SEX) and C (survival ~ SEA) have no abrupt steps and uniformly decreasing survival across all age groups in common, with the exception of the

first 2 to 3 days of life. This also applies to user type "open" (survival ~ DUT), but only from the 10th day of life. A consistent decreasing course indicates that there are no time points within the complete suckling period in which leverets are subject to a comparatively increased mortality.

Males seem to have a slightly lower survival rate between the 4th and 20th day of life than females (1B). This is also expressed by the median survival, which is 9 days for males and 17 days for females. However, there is no significant difference between the sexes in the overall survival rate due to the wide confidence intervals (log-rank test:  $N=215$ ,  $\text{Chi}^2=0.5$ ,  $\text{df}=1$ ,  $p=0.5$ ).

The seasonal survival curves are very similar (1C) and there is no significant difference between the seasons (log-rank test:  $N=229$ ,  $\text{Chi}^2=3.4$ ,  $\text{df}=1$ ,  $p=0.06$ ). The median survival is 15 days for season I and 23 days for season II. The slight decrease in season II from the 30th day, and the flat course occurring before refers to the small sample size in these age groups.

For types 1 and 2 of day users, the survival curves take a completely dissimilar course (1D), and the log rank test reveals a significant difference in survival between these groups (log-rank test:  $N=164$ ,  $\text{Chi}^2=24.1$ ,  $\text{df}=1$ ,  $p=9\text{e-}07$ ). The survival rate of type 2 drops to 19.2% within the first week of life ( $\text{SE}=0.112$ ,  $\text{LCI}=0.06$ ,  $\text{UCI}=0.603$ ), whereas the survival rate of type 1 remains at 86.8% ( $\text{SE}=0.1044$ ,  $\text{LCI}=0.685$ ,  $\text{UCI}=1.0$ ). Until the 28th day of life the survival of type 2 decreases further to 5.3% ( $\text{SE}=0.037$ ,  $\text{LCI}=0.013$ ,  $\text{UCI}=0.211$ ). The median survival amount 29 days and 2 days for the type 1 and type 2 users, respectively. Despite the smaller sample size for type 2 and the large confidence interval width, the results reveal that animals die more frequently without cover potentialities during the day than animals that can hide during the day.

But not all animals of type 2 die inevitably within the first days of life, because some of them shift their location at daytime from the open habitat to the next cover where they can reduce the risk of being spotted and predated during the day.

### 4.5.3 Causes of mortality

In telemetry studies without permanent monitoring or video surveillance for direct evidence, the determination of the actual fate is possible only to a limited extent. This applies especially to the identification of specific predators. Despite the short monitoring interval of maximum two days in this study, the fate of the hares was tried to assign a category (Table 3).

**Table 3 Attribution of leverets' fate.** Number and causes of classified events among juvenile European hares from birth until end of weaning.

Event group	Cause of event	Number of animals	Percent of event group
censored	unknown	105	62.1
	tag detachment with survived animal	64	37.9
dead	unknown	6	10.0
	predation assumed	22	36.7
	predation	25	41.7
	agricultural	7	11.7

Of the 229 leverets' radio-tagged, 60 animals (26.2%) died provable during the time they were being monitored. This is contrasted with the large number of 105 animals, whose fate could not be determined more precisely. It remains speculative what proportion of them can still be counted among the deaths. The number of cases with a transmitter detachment and confirmed survival of the animal was 37.9% of all censored animals.

The losses clearly attributable to predation were 42% of the known juvenile hare mortalities, and apart for predation assumed 37%, agricultural processing methods (cultivating, ploughing, mowing) 12%, and other mortality causes 10% (disease, hypothermia or unexplained cause).

Less than 3% of the investigated area are used for hay production and therefore no losses were recorded by mowing. To what extent pesticides influence the survival of juveniles could not be clarified in this study.

Specific predators were identified in 16 of 25 predator kills, accounting to Red fox (*Vulpes vulpes*), Beech marten (*Martes foina*), Carrion crow (*Corvus corone*), Common buzzard (*Buteo buteo*), two species of owls, and in 2 cases cats (*Felis sylvestris catus*). However, some of the predated could have been scavenged by predators after they had died of other causes.

The impact of pesticides or diseases as a possible cause of death or sublethal effects were not investigated.

## 4.6 Discussion

### 4.6.1 Survival rates

The abundance and fluctuations in European hare populations are primarily caused by changes in survival rates among juveniles (PIELOWSKI & RACZYŃSKI 1976, MARBOUTIN & HANSEN 1998, JENNINGS et al. 2006). This study found low survival rates in juveniles of European hares with an average of 33% of all animals surviving the nursing period, regardless of the wide confidence limits. Usually, hares are reproductive from January until October (FRYLESTAM 1980, BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1981). Some European studies reveal survival rates in juveniles between 14% and 50% for different habitats (PIELOWSKI & RACZYŃSKI 1976, FRYLESTAM 1980, JENSEN 2009), and 37% on average in farmland (PÉPIN 1989). Although the value of the present study ranked within that of other studies, it not directly comparable due to the lack of data between season I and season II (May till August).

Several studies reveal both a lack of animals born in the first third of the reproductive period from February to April and a peak of births and surviving leverets between May and August (PÉPIN 1989, HANSEN 1992, MARBOUTIN & PEROUX 1995).

In contrast, telemetry studies of older juveniles showed much lower mortality rates (MARBOUTIN et al. 1990, REITZ & LEONARD 1993) than the back-calculation from hunting bags for the annual juvenile survival rate, even during dispersal (GILLIS 1997, DEVILLARD & BRAY 2009), with slightly area-dependent variations. From this, it becomes obvious that the main losses in juveniles occur during the periods of pre-weaning and pre-dispersal.

Whereas these results are in line with the low survival rates found in the present study. It has to be considered that the own results only reflect the period of pre-weaning, but the mortality factors continue to affect the young animals after this period.

The course of all survival curves does not reveal any abrupt changes with the exception of up to three days after birth. Although the overall loss rate of pre-weaning hares is quite high, there does not seem to be any particularly endangered points in time for this period, but mortality affects all age groups equally. This is plausible, since leverets following the nursing pattern are in hiding during the day and leave this place at night for a short period of time to be suckled. During the nursing period, which usually lasts four to five weeks, leverets take up almost no appreciable amounts of green fodder until the 12th day of life. The transition in consumption from less females` milk to more vegetable food is depicted as a smooth process, which increases from the 17th day of life (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980). From this time, it could be assumed that the change in diet will also lead to a change in the behaviour of the leverets, which become more conspicuous for predators or die more frequently in connection with digestive problems. However, this could not be proven in the present study.

The already described abrupt drop in the survival rate in the first days of life is also plausible. This can be explained by the fact that leverets of the genus *Lepus* leave their birth area

between the second and fourth day of life to discover their own daily hiding place. In this study, almost all juveniles of this age class were found in the field areas on the bare field or low vegetation height. Both together, the change of place from the area of birth and the low coverage, can lead to an increased mortality rate due to an increased conspicuousness and visibility for predators. In addition, the survival of littermates in Snowshoe hare (*L. americanus*) is not to be assumed independent before the litter breaks up, so litters tended to all live or die as a unity more often than expected by chance (O'DONOGHUE 1994). Of course, another factor could also be unfavourable weather conditions (HACKLÄNDER & SCHAI-BRAUN 2018), such as persistent cold and wet phases, which juveniles have less to contend with after birth than with advanced age.

This is supported by the worse survival rate of the daytime user type 2 (without coverage) as well as those animals which were born without cover but moved to the next adjacent shelter, and therefore receiving a better chance to survive.

Furthermore, it could be demonstrated that baits were eaten less frequently inside crop fields and wildflower strips than at the edge of these areas (FERNEX et al. 2011). Conversely, this means that the edges of agricultural areas are subject to higher predation pressure. However, juvenile hares are staying at these areas a short time before and after nursing at night and run the risk of being predated.

Although the visual examination of the survival curve would suggest a worse course for the males, no difference in survival between the sexes could be demonstrated. In contrast, studies show that young males die more frequently than young females (MARBOUTIN & PEROUX 1995, MARBOUTIN & HANSEN 1998) in areas without predation and that males dispersed more frequently than females (BRAY et al. 2007, AVRIL et al. 2011). Usually, a lower survival rate of males than females is expected, because the dispersal behaviour of males rather leads to visibility and conspicuity, which consequently could increase the predation risk (BROEKHUIZEN 1979, JENSEN 2009).

#### **4.6.2 Causes of mortality - predation**

Along with the intensification of agriculture, predation is cited as the most frequent cause of loss in European hares (SCHMIDT et al. 2004, PANEK et al. 2006), especially the Red fox (*V. vulpes*) plays an important role (ERLINGE et al. 1984, REYNOLDS & TAPPER 1995b, JENSEN 2009). But also the potential importance of habitat quality on the impact of predation is highlighted (VAUGHAN et al. 2003).

In telemetry studies without permanent monitoring and additional technical sensors like mortality or activity, estimating fate or cause of death can be problematic. It cannot be distinguished between an active predation event and scavenging after the animal has died due to another cause. A further complicating factor is that often only a small sample of events is indicated in order to determine the actual cause of death (CRESSWELL & WHITFIELD 1994). Also,

in this study and after a careful and restrictive examination, there were relatively few cases which were suitable for a classification of a cause of death (26%). Thus, the results representing only the minimum measure of the respective loss category. One can assume that some animals of the unknown groups of death and censor, can be added to predation or other causes of loss. For closing these gaps, it has to be required well-structured surveillance experiments in arable and grassland areas with different predator communities that can assess the impact of scavenging in telemetry studies.

The predation among the daytime-user type 1 probably only occurs at night by predatory mammals and owls, as leverets live hidden during the day. On the other hand, the influence of weasels (*Mustela* spp.) during the day cannot be excluded and is just as likely.

#### 4.6.3 Causes of mortality- agriculture

The low impact of agricultural processing on the mortality rate can be explained by the fact that a relatively high proportion of winter cereals is cultivated in the study area. As a rule, soil tillage for summer crops is limited in time and space, and usually takes place during the day, i.e. at a time when at least 65% of all leverets are in the non-cultivated edge structures. This leads to the assumption that the probability is comparatively low that tillage will occur when a non-mobile young animal is staying in the field to be cultivated. Despite the small sample size in this study, this assumption is supported by the fact that, firstly, a maximum of 8% of the causes of death can be attributed to agricultural cultivation in spring (season I) and, secondly, most of the leverets staying in these fields are predated within a short time after birth before they fall victim to agriculture practices. Furthermore, juveniles tend to leave these fields to seek for shelter in the margins of field tracks, ditches or other natural vegetation.

In season II, hares were searched and radio-tagged only after harvesting of cereals, therefore no statements can be made about the losses caused by the harvesting process. The first tillage of the harvested cereal fields takes place at the latest 10 days after the harvest, thus it can be assumed that in this short interim period comparatively few leverets are born in the stubble fields and die as a result of cultivating. These areas are not cultivated again until the sowing of winter cereals or the sowing of catch crops in in October and mid of September. Between October and January, the reproduction phase of the hare is largely interrupted and the influence of agricultural cultivation on the risk of death is consequently also reduced.

In contrast, substantial losses can be expected in areas dominated by grass (BARNES et al. 1983, MCLAREN et al. 1997) grown for silage or hay with repeated cutting from May onwards. Naturally, the mortality rate due to agricultural processing is strongly dependent on the crops cultivated, the crop rotation and the associated practices (PÉPIN 1989). For example, the average loss from the use of machinery can amount to 15.5% of annual growth (KALUZINSKI & PIELOWSKI 1976), but can also reach over 45% in the cultivation of alfalfa and alfalfa (MILANOVA & DIMOV 1990).

In the present study, no evidence could be provided that pesticides or diseases constitute neither as causes of death nor causes sublethal or predisposing effects among leverets.

More recently, there has been a lack of published reports of direct harmful effects of pesticides on hare populations or even on certain age groups, although some individual cases have been described for adult hares (CHLEWSKI 1976, RIMKUS & WOLF 1987, EDWARDS et al. 2000). In France, a study reports an insecticide treatment against aphid infestation in cereals in a given month that was associated with a poor representation of the cohort born at that time in the population (PÉPIN 1989). Several diseases have been identified as additional or main causes of death for adult or subadult European hares (LAMARQUE et al. 1996, LAVAZZA & COOKE 2018). In captivity, young hares can suffer losses of up to 23% during the nursing period (HACKLÄNDER et al. 2002a, RIGO et al. 2015), and 75% of them due to enteric diseases (RIGO et al. 2015).

Recent studies underline the importance of a balanced intestinal microbiota in hares (STALDER et al. 2019) or a potential linkage between pesticides and sublethal effects in other vertebrates, e.g. monotonous diets (MATHILDE et al. 2017) or a change in the beneficial intestinal microbiota (SHEHATA et al. 2013). Especially in connection with diseases and habitat quality this connection should be investigated in subsequent studies.

Although the applied method of thermography is quite time-consuming and expensive in acquisition, it is nevertheless suitable for systematic detection of leverets in wild populations a few days after birth, which is confirmed by the array of the age at first detection. It is obvious that, the denser the vegetation, the fewer animals can be detected. Thus, the usability and significance of this method or results are limited to periods of low vegetation, and it remains unclear whether the ascertained survival pattern changes with the closing of vegetation and complete covering in the fields. This gap could only be closed by field experiments, for example such as those carried out on pregnant Snowshoe hares in temporary pens (RONGSTAD & TESTER 1971, O'DONOGHUE 1994).

## 4.7 Conclusions

For stabilization or increasing the populations of the European hare, habitat conditions must be optimized to ensure sufficient survival of hares in their early stages of life. Although the management of predators can have positive effects on the hare population within a small area (REYNOLDS & TAPPER 1995b, PANEK et al. 2006), e.g. through optimized and adapted hunting, this is not an adequately practicable approach for a large contiguous area due to the numerous number of predator species, the motivation of hunters and the lack of legal hunting opportunities for some species. In conjunction with an increase in agricultural diversity, the establishment of cover resources and the improvement of the natural food quality achieve particular importance so that leverets can escape the high risk of dying or predation through a rapid growth.

The instruments of habitat improvements (ecological focus areas, EFA) are still present in the current Common Agricultural Policy (CAP) or other national agricultural funding schemes, but for various administrative and impractical reasons these opportunities do not seem to be sufficiently exploited in relation to actual benefits for hares. The habitat improving measures should be designed unattractive to predators (MEICHTRY-STIER et al. 2014, HUMMEL et al. 2017), in line with the preference of leverets' habitat usage and the nursing behaviour in the European hare. The latter also means that the distances to be overcome between the day hiding place and the suckling place must remain low, which would make leverets less conspicuous for nocturnal predators.

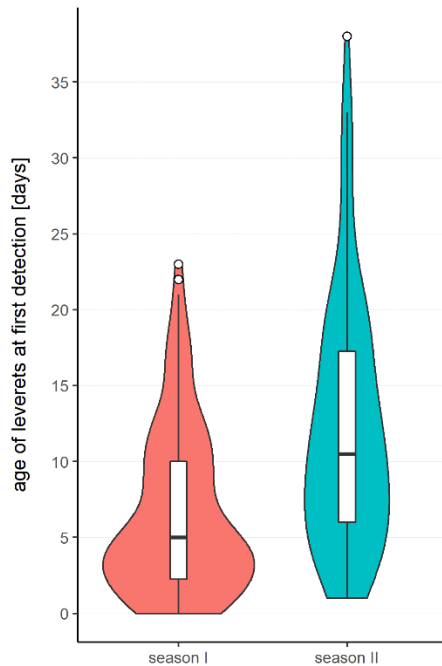
Based on the field experiences, future research should combine thermal imaging technology with drone technology to extend the entire coverage period by the search in denser vegetation. In addition, the combination would offer the opportunity of verifying the study area more randomly, which ultimately improves the prerequisites for statistical methods. This study aims to further the understanding of survival patterns in juvenile life-history stages, which may help to identify vulnerable phases in the lifecycle of European hares for the identification of major causes of death, to refine existing population models and to improve the conservation efforts. Thus, there is a clear need for studies to evaluate the existing ecological knowledge of the early life of European hares in more practical approaches, which are adapted to regional differences in agricultural production methods.

### **4.8 Acknowledgements**

We would like to thank the hunter association of Lower Saxony for their consent to this project. Moreover, we are very grateful to the hunting tenants and farmers G. Fasterding, M. Schrader, F. Roehrbein, D. Bartsch for hospitality and acceptance, and especially many thanks to J. Hindersin, I. Klages, A. Krug and M. Marklewitz for their energetic support and their enthusiasm working with hares.

## 4.9 Additional files

### 4.9.1 Additional file 1



**Additional file 1 Estimated age of leverets at first detection.** The violin and box plot prove that thermography is a useful tool for detection leverets within their first days of life, 75% of all juveniles found were less than 10 and 17 days old in season I (red violin=spring) and season II (blue violin=summer).

### 4.9.2 Additional file 2

The survival table is given for each strata (all hares, gender, season and daytime-user-type) in 5-day intervals. The time is equated with the age of the animals. The number of animals at risk, dead (n.event), censored and the corresponding confidence intervals are indicated for each time.

#### 4.9.2.1 Summary of survival for all animals

```
Call: survfit(formula = Surv(time = age_start, time2 = age_end, event = censor) ~1,
data = levsurv)
```

time	n.risk	n.event	censored	survival	std.err	lower	95% CI upper	95% CI
0	0	0	0	1.000	0.0000	1.000	1.000	1.000
5	61	9	21	0.665	0.1074	0.485	0.913	0.913
10	90	10	19	0.585	0.0974	0.422	0.811	0.811
15	101	13	25	0.513	0.0875	0.368	0.717	0.717
20	87	11	31	0.454	0.0792	0.323	0.639	0.639
25	61	11	25	0.391	0.0704	0.274	0.556	0.556
30	33	5	20	0.348	0.0654	0.241	0.503	0.503
35	23	1	8	0.333	0.0643	0.228	0.486	0.486
40	18	0	6	0.333	0.0643	0.228	0.486	0.486

Median survival

strata	median	lower	upper
1 All	17	4	35

### 4.9.2.2 Summary of survival for season I and II

```
Call: survfit(formula = Surv(time = age_start, time2 = age_end, event = censor)
~season, data = levsurv)
```

season=1									
time	n.risk	n.event	censored	survival	std.err	lower	95% CI	upper	95% CI
0	0	0	0	1.000	0.0000	1.000	1.000	1.000	1.000
5	53	7	21	0.686	0.1128	0.497	0.947	0.947	0.947
10	68	9	17	0.590	0.1015	0.421	0.827	0.827	0.827
15	64	12	21	0.496	0.0889	0.349	0.705	0.705	0.705
20	51	9	19	0.420	0.0788	0.291	0.607	0.607	0.607
25	35	4	16	0.383	0.0740	0.262	0.560	0.560	0.560
30	21	4	9	0.331	0.0685	0.220	0.496	0.496	0.496
35	15	0	5	0.331	0.0685	0.220	0.496	0.496	0.496
40	14	0	4	0.331	0.0685	0.220	0.496	0.496	0.496

season=2									
time	n.risk	n.event	censored	survival	std.err	lower	95% CI	upper	95% CI
0	0	0	0	1.000	0.000	1.000	1.000	1.000	1.000
5	8	2	0	0.643	0.210	0.338	1.000	1.000	1.000
10	22	1	2	0.612	0.203	0.320	1.000	1.000	1.000
15	37	1	4	0.588	0.196	0.306	1.000	1.000	1.000
20	36	2	12	0.555	0.186	0.287	1.000	1.000	1.000
25	26	7	9	0.442	0.153	0.224	0.872	0.872	0.872
30	12	1	11	0.413	0.146	0.206	0.825	0.825	0.825
35	8	1	3	0.361	0.136	0.172	0.757	0.757	0.757
40	4	0	2	0.361	0.136	0.172	0.757	0.757	0.757

Median survival

strata	median	lower	upper
1 season=1	15	5	30
2 season=2	23	2	NA

### 4.9.2.3 Summary of survival for gender

```
Call: survfit(formula = Surv(time = age_start, time2 = age_end, event = censor) ~sex, data = levsurv)
```

14 observations deleted due to missingness

sex=male									
time	n.risk	n.event	censored	survival	std.err	lower	95% CI	upper	95% CI
0	0	0	0	1.000	0.000	1.000	1.000	1.000	1.000
5	29	5	8	0.589	0.186	0.317	1.000	1.000	1.000
10	36	6	9	0.486	0.158	0.257	0.921	0.921	0.921
15	48	4	11	0.443	0.146	0.233	0.845	0.845	0.845
20	39	4	17	0.401	0.134	0.209	0.770	0.770	0.770
25	27	3	13	0.368	0.124	0.190	0.711	0.711	0.711
30	13	3	9	0.316	0.110	0.160	0.625	0.625	0.625
35	10	0	2	0.316	0.110	0.160	0.625	0.625	0.625
40	9	0	3	0.316	0.110	0.160	0.625	0.625	0.625

sex=female									
time	n.risk	n.event	censored	survival	std.err	lower	95% CI	upper	95% CI
0	0	0	0	1.000	0.0000	1.000	1.000	1.000	1.000
5	25	4	9	0.671	0.1418	0.443	1.000	1.000	1.000
10	51	4	5	0.612	0.1325	0.400	0.935	0.935	0.935
15	53	9	10	0.518	0.1158	0.334	0.803	0.803	0.803
20	48	7	13	0.449	0.1033	0.286	0.705	0.705	0.705
25	34	8	12	0.366	0.0883	0.228	0.588	0.588	0.588
30	20	2	11	0.336	0.0837	0.207	0.548	0.548	0.548
35	13	1	6	0.311	0.0812	0.186	0.518	0.518	0.518
40	9	0	3	0.311	0.0812	0.186	0.518	0.518	0.518

Median survival

strata	median	lower	upper
1 sex=m	9	1	NA
2 sex=w	17	2	NA

#### 4.9.2.4 Summary of survival for the daytime user type I and II

```
Call: survfit(formula = Surv(time = age_start, time2 = age_end, event = censor) ~dut, data = levsurv)
```

65 observations deleted due to missingness

dut=daytime user type 1 (hidden)									
time	n.risk	n.event	censored	survival	std.err	lower	95% CI	upper	95% CI
0	0	0	0	1.000	0.0000		1.000		1.000
5	35	1	5	0.889	0.1048		0.706		1.000
10	62	5	4	0.809	0.1014		0.633		1.000
15	72	11	10	0.689	0.0926		0.530		0.897
20	63	6	20	0.628	0.0876		0.478		0.825
25	44	9	15	0.527	0.0798		0.392		0.709
30	28	4	12	0.468	0.0763		0.340		0.644
35	18	1	7	0.442	0.0763		0.315		0.620
40	14	0	6	0.442	0.0763		0.315		0.620

dut=daytime user type 2 (open)									
time	n.risk	n.event	censored	survival	std.err	lower	95% CI	upper	95% CI
0	0	0	0	1.0000	0.0000		1.0000		1.000
5	12	8	1	0.2514	0.1417		0.0833		0.759
10	10	5	3	0.1567	0.0944		0.0481		0.510
15	14	2	2	0.1333	0.0818		0.0401		0.443
20	10	5	2	0.0839	0.0543		0.0236		0.299
25	6	2	3	0.0661	0.0442		0.0178		0.245
30	2	1	2	0.0529	0.0373		0.0133		0.211
35	2	0	0	0.0529	0.0373		0.0133		0.211
40	2	0	0	0.0529	0.0373		0.0133		0.211

Median survival

strata	median	lower	upper
1 dut2=1	29	18	NA
2 dut2=2	2	1	13

This is an R Markdown document:

Allaire JJ , Xie Y, McPherson J, Luraschi J, Ushey K, Atkins A, Wickham H, Cheng J, Chang W,

Iannone R. rmarkdown: Dynamic Documents for R. R package version 1.12. 2019.

<https://rmarkdown.rstudio.com>

## 5 Übergreifende Diskussion

In der vorliegenden Arbeit (Studie I und II) wurden erstmals freilebende Junghasen eines Alters zwischen Geburt und Entwöhnung mittels der Thermografie systematisch erfasst und in der Folgezeit telemetrisch überwacht. Die Jungtiere zeigten eine ausgeprägte Präferenz sowohl für linienhafte Deckungsstrukturen während des Tages als auch des Nahbereichs dieser Habitats während der frühnächtlichen Säugephase. Weiterhin wurde eine durchschnittliche Verlustrate von 67 % innerhalb der ersten 40 Lebenstage festgestellt. Diese Ergebnisse fügen sich weitgehend in das Bild vorangegangenen Studien beim Feldhasen und den verwandten Arten Schneeschuhhase und Schneehase ein (z. B. BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976, 1980, PÉPIN 1989, MARBOUTIN et al. 2003, BRAY et al. 2007, FERNEX et al. 2011, HUMMEL et al. 2017, vgl. auch Kapitel 2). Sie zeigen grundsätzlich den überlebenswichtigen Stellenwert von Deckungsmöglichkeiten in der frühen Lebensphase von Junghasen.

### 5.1 Habitatnutzung

Juvenile Feldhasen verlassen in der Regel bis zu einem Alter von drei Tagen ihren Geburtsplatz, um ein eigenes Tagesversteck getrennt von ihren Wurfgeschwistern zu finden (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976). Ein ähnliches Verhalten wird für den Schneeschuhhasen mit durchschnittlich 2,7 Tagen angegeben (RONGSTAD & TESTER 1971, O'DONOGHUE & BERGMAN 1992). Die Jungtiere eines Wurfs sammeln sich nach jedem Sonnenuntergang innerhalb der ersten vier bis fünf Lebenswochen in der Nähe des Säugeplatzes, um einmal täglich an einem von der Häsin festgelegten Ort gesäugt zu werden. Zwischendurch erhalten sie keine elterliche Betreuung. In der Natur sind systematische Geburtsbeobachtungen bei Feldhasen sehr schwierig durchzuführen. Die Geburten sind ebenso wenig untersucht wie die Kriterien, die zur Auswahl eines Geburtsortes durch die Häsinnen führen (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980). Aus biologischer Sicht und unter der Annahme der Existenz von Anti-Prädationsstrategien beim Feldhasen wäre es kontraproduktiv, wenn Junghasen in der freien Landschaft ohne jegliche Deckungsmöglichkeit in der näheren Umgebung geboren würden. Die Jungtiere müssten größere Entfernungen zum nächsten Versteck zurücklegen und wären dadurch auffälliger für Prädatoren. Daher ist es denkbar, dass die Nähe zu deckungsreichen Randstrukturen als Geburtsort bevorzugt wird. Diese Annahme wird durch die eigenen Ergebnisse wie folgt gestützt. Erstens wurden die meisten der ein bis drei Tage alten Junghasen nahe an Randstrukturen gefunden. Andernfalls hätten mehr Tiere innerhalb dieser Altersgruppe in größeren Abständen zu den Rändern entdeckt werden müssen. Zweitens wurden die meisten nächtlichen Erstfunde älterer Hasen ebenfalls in der Nähe von Randlinien lokalisiert. Drittens sollen der über Wochen gleichbleibende Säugeplatz und der tatsächliche Geburtsort nahe beieinanderliegen (BRAY et al. 2007). Demgegenüber ist für Junghasen beschrieben, dass sie innerhalb der ersten zehn Lebenstage eine Distanz von bis zu 100 m von ihrem täglichen Versteck zum Säugeplatz zurücklegen können (Schneehase: DAHL &

WILLEBRAND 2005, Feldhase: BRAY et al. 2007), die beim Feldhasen bis zur dritten Lebenswoche auf maximal 250 m ausgedehnt werden kann (BRAY et al. 2007). Die Überwindung einer größeren Distanz benötigt mehr Zeit und erregt wahrscheinlich mehr Aufmerksamkeit in der Umwelt als kürzer Entfernungen. Diese Exposition könnte wiederum zu einem erhöhten Prädationsrisiko führen.

Übereinstimmend mit den Ergebnissen der vorliegenden Studie haben die wenigen bestehenden Studien zur Habitatwahl bei Jungtieren verschiedener Hasenarten (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976, O'DONOGHUE & BERGMAN 1992, DAHL & WILLEBRAND 2005) ergeben, dass die Jungtiere immer aktiv nach Deckungsmöglichkeiten suchen. So wurden z. B. 92 % aller telemetrierten Jungtiere beim Schneeschuhhasen tagsüber versteckt unter Sträuchern, Grashalmen oder Baumstämmen gefunden (O'DONOGHUE 1994). Die Vergleichbarkeit dieser Studien mit der vorliegenden Studie ist sicherlich nur eingeschränkt möglich, da die tatsächliche Lebensraumnutzung von der Verfügbarkeit bestimmter Strukturen in den jeweiligen Untersuchungsgebieten abhängt. Insgesamt scheint nicht ein bestimmter Habitattyp präferiert zu werden, sondern nur das Vorhandensein von verfügbaren Versteckmöglichkeiten innerhalb des begrenzten Lebensraums von Junghasen, die das Überleben während der vier- bis fünfwöchigen Säugeperiode verbessern.

Im Gegensatz zu heterogenen Lebensräumen, wie Waldrändern oder unberührten Landschaften, sind Habitate mit Deckmöglichkeiten in den großflächigen, intensiv bewirtschafteten Kulturlandschaften zwangsläufig auf die Wegesränder, Gräben, Blühstreifen oder andere lineare Landschaftselemente beschränkt (MARSHALL 2004), was sich auch in den Ergebnissen der eigenen Studie I und II widerspiegelt. Dennoch wurden auch tagsüber Junghasen inmitten von Feldflächen gefunden, die im Vergleich zu den Randstrukturen nur wenig Deckung boten. Diese Sesshaftigkeit der Junghasen in den offenen Feldflächen am Tage kann einerseits dadurch erklärt werden, dass die Hasen zu jung waren, um selbstständig Deckung in den nächstgelegenen Rändern zu suchen. Andererseits nutzte ein Teil dieser Junghasen exakt die Stellen, an denen durch eine fehlerhaft gedrihte Saatreihe mehr Deckung zur Verfügung stand als in der übrigen Fläche desselben Schlags. Darüber hinaus ist es ebenfalls denkbar, dass der Säugeakt aufgrund massiver Störungen nicht stattfand und die Junghasen vergeblich auf den Säugeakt warteten.

Aufgrund des Vorgenannten ist es wahrscheinlich, dass die Präferenz oder Besetzung bestimmter Habitate durch die Verfügbarkeit von Unterschlupfmöglichkeiten beeinflusst wird. Wenn nur unzureichende Deckungsmöglichkeiten existieren, ist davon auszugehen, dass sie trotzdem besetzt sind, da es für Junghasen keine anderen Möglichkeiten gibt. Dieses bedeutet nicht, dass diese Art von Deckung von hoher Qualität ist (JOHNSON 2005, BOYCE et al. 2016).

Das Prinzip sich tagsüber zu verstecken und nachts nur kurz sichtbar zu sein - vermutlich um das Prädationsrisiko zu reduzieren (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976, 1980, O'DONOGHUE & BERGMAN 1992) – wird durch die eigenen Ergebnisse der GLMM-Analyse zur Mobilität (VOIGT

& SIEBERT 2019) gestützt nach der sich Junghasen tagsüber mit zunehmendem Alter weniger häufig zwischen den einzelnen Tageslokalisationen bewegen. Im Gegensatz dazu nehmen die Entfernungen zwischen Nacht-Nacht- und Nacht-Tag-Lokalisationen mit zunehmendem Alter entsprechend der GLMM-Analyse zu. Der Ort des Säugens wird von vornherein durch die Häsin bestimmt (RONGSTAD & TESTER 1971, BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976, DAHL & WILLEBRAND 2005). Wenn keine Deckungsstrukturen in der Nähe des Geburts- oder Säugeortes den Jungtieren zur Verfügung stehen, sind diese gezwungen, die Entfernungen zur nächsten Deckung für jeden Säugeakt zu überwinden. Diese Ergebnisse werden durch individuelle Beobachtungen mit Thermografie in der vorliegenden Studie und in einigen früheren Fallstudien (RONGSTAD & TESTER 1971, BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980, HOLLEY 1992) unterstützt, in denen die Junghasen ein gewisses Erkundungsverhalten vor und nach dem Säugen zeigen. Obwohl die dabei zurückgelegten Strecken stets gering waren, resultiert daraus eine stärkere Variation der aufeinanderfolgenden nächtlichen Fundorte in Raum und Zeit. Aufgrund des vorliegenden Stichprobenumfangs sind die ermittelten Werte jedoch repräsentativ.

Insgesamt wurden in der Zeit bis zur Entwöhnung keine großen Distanzen zurückgelegt, obwohl zwischen Tag und Nacht ein Unterschied in der Entfernung zur nächsten Randstruktur sowie eine Tendenz der über die Zeit zurückgelegten Strecke mit dem Älterwerden der Junghasen festgestellt werden konnte. Dieses wurde auch erwartet, denn Junghasen müssen sich als nestflüchtende Art unauffällig verhalten, um die Säugezeit zu überleben.

Aus einzelnen Beobachtungen in dieser Studie ist bekannt, dass ab einem Alter von 30 Tagen die Entfernungen zwischen aufeinanderfolgenden Tag- und Nachtstandorten bei gleichzeitiger Vergrößerung der Entfernung zu dem ursprünglichen Geburts- bzw. Säugeplatz stark zunehmen. Dieser Zeitraum weist auf das Ende der Entwöhnung hin, dass mit den Beobachtungen aus anderen Studien übereinstimmt (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976, MARTINET & DEMARNE 1984).

## 5.2 Überlebensraten

Die Populationsdichte und deren Schwankungen sind beim Feldhasen in erster Linie auf Veränderungen in den Überlebensraten bei den Jungtieren zurückzuführen (PIELOWSKI & RACZYŃSKI 1976, MARBOUTIN & HANSEN 1998, JENNINGS et al. 2006). Die vorliegende Arbeit ergab geringe Überlebensraten bei juvenilen Feldhasen, wobei durchschnittlich 33 % aller Jungtiere die Säugezeit überlebten. Einige europäische Studien zeigen Überlebensraten bei Junghasen zwischen 14 % und 50 % bezogen auf verschiedene Lebensräume (PIELOWSKI & RACZYŃSKI 1976, FRYLESTAM 1980, JENSEN 2009) und durchschnittlich 37 % im Ackerland (PÉPIN 1989). Obwohl die berechnete Überlebensrate der vorliegenden Studie sich im Bereich anderer Studien bewegt, ist sie aufgrund des Fehlens von Daten zwischen den beiden Erfassungszeiträumen von Mai bis August nicht direkt vergleichbar.

Anhand von Analysen der Populationsstruktur konnten mehrere Studien zeigen, dass sowohl ein Mangel an Tieren besteht, die im ersten Drittel der Fortpflanzungszeit von Februar bis April geboren wurden, als auch einen Höhepunkt bei den Geburten und überlebenden Junghasen zwischen Mai und August (PÉPIN 1989, HANSEN 1992, MARBOUTIN & PEROUX 1995).

In Ergänzung dazu zeigten telemetrische Untersuchungen bei mehr als zwei Monate alten Junghasen deutlich niedrigere Sterblichkeitsraten (MARBOUTIN et al. 1990, REITZ & LEONARD 1993) als es die Rückrechnungswerte aus den Jagdstrecken für die Jahresgesamtüberlebensrate bei Junghasen ergeben (GILLIS 1997, DEVILLARD & BRAY 2009). Daraus kann geschlossen werden, dass die Hauptverluste bei Jungtieren in der Zeit vor der Ausbreitungsphase (Dispersal) auftreten. Obwohl diese Ergebnisse im Einklang mit den geringen Überlebensraten in der vorliegenden Studie stehen, ist zu berücksichtigen, dass die eigenen Ergebnisse nur die Zeit vor der Entwöhnung widerspiegeln, aber die Mortalitätsfaktoren sich auch nach dieser Zeit auf die Jungtiere auswirken können.

Der Verlauf aller Überlebenskurven zeigt keine abrupten Veränderungen mit Ausnahme von bis zu drei Tagen nach der Geburt. Obwohl die Gesamtverlustrate bis zur Entwöhnung in der fünften Lebenswoche relative hoch ist, scheint es für diesen Zeitraum keine besonders gefährdeten Zeitpunkte zu geben, d. h. die Mortalität betrifft alle Altersgruppen gleichermaßen. Dieses ist plausibel, da sich Junghasen tagsüber verstecken und diesen Ort nachts nur für eine kurze Zeitspanne zu verlassen, um gesäugt zu werden. Während der Säugeperiode, die in der Regel vier bis fünf Wochen andauert, nehmen Junghasen bis zum 12. Lebenstag fast keine nennenswerten Mengen an Grünäsung auf. Der Übergang dieses Konsums von weniger Muttermilch zu mehr pflanzlicher Nahrung wird als ein kontinuierlicher Prozess beschrieben, der ab dem 17. Lebenstag stärker zunimmt (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980). Ab diesem Zeitpunkt ist davon auszugehen, dass die Ernährungsumstellung auch zu einer Verhaltensveränderung bei den Junghasen führt, durch die sie für Prädatoren auffälliger werden könnten oder sie häufiger im Zusammenhang mit Verdauungsproblemen sterben (RIGO et al. 2015).

Auch der festgestellte abrupte Abfall in der Überlebensrate in den ersten Lebenstagen ist plausibel. Dies lässt sich dadurch erklären, dass die Junghasen eines Wurfes bis zum dritten Lebenstag ihren ursprünglichen Geburtsplatz verlassen, um ihr eigenes Tagesversteck zu suchen (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980). In dieser Studie wurden fast alle Jungtiere dieser Altersklasse in den offenen Agrarflächen ohne Deckung oder in niedriger Vegetationshöhe gefunden. Sowohl der Wechsel vom Geburtsort als auch die geringe Vegetationsbedeckung können aufgrund einer erhöhten Auffälligkeit und Sichtbarkeit zu einem erhöhten Prädationsrisiko führen. Darüber hinaus wird das Überleben der Wurfgeschwister beim verwandten Schneeschuhhasen bis zur Auftrennung des Wurfes als abhängig angesehen, so dass Tiere eines Wurfes als eine Einheit leben oder sterben (O'DONOGHUE 1994). Dieses wird einerseits durch die festgestellte geringe Überlebensrate der Junghasen des Tagesnutzertyps 2 (ohne Tagesdeckung) gestützt und andererseits durch jene Tiere, die in deckungsloser

Umgebung geboren wurden, aber in den folgenden Tagen zur nächstliegenden Randstruktur wechselten und damit eine bessere Überlebenschance erhielten.

Obwohl man bei einer rein visuellen Betrachtung der Überlebenskurve für männliche Junghasen einen schlechteren Verlauf vermuten würde als für weibliche Tiere, konnte kein Unterschied im Überleben zwischen den Geschlechtern nachgewiesen werden. Im Gegensatz dazu zeigen Studien in Gebieten ohne Prädatoren, dass junge Rammler häufiger sterben als junge Häsinnen (MARBOUTIN & PEROUX 1995, MARBOUTIN & HANSEN 1998) und dass Rammler häufiger dispergieren als Häsinnen (BRAY et al. 2007, AVRIL et al. 2011). Allerdings stammen diese Ergebnisse von älteren Jungtieren und einer anderen Gebietskulisse als die der vorliegenden Studie. In der Regel wird eine geringere Überlebensrate bei Männchen erwartet, da durch das Ausbreitungsverhalten die Sichtbarkeit und Auffälligkeit erhöht ist und folglich das Prädationsrisiko steigt (BROEKHUIZEN 1979, JENSEN 2009).

Nach HUMMEL et al. (2017) hängt das Risiko für einen Junghasen prädiert zu werden nicht nur von der Prädatoren- und Vegetationsdichte ab, sondern kann auch dadurch beeinflusst werden, ob Prädatoren in der näheren Umgebung der Tagesverstecke von Junghasen nach Beute wie Mäusen zu suchen, die naturgemäß häufiger vorhanden sind als Junghasen. Wie die Gelege und Küken von bodenbrütenden Kiebitzen, anderen Watvögeln und Feldlerchen Nach Auffassung verschiedener Autoren sind Junghasen wahrscheinlich nicht das Hauptbeuteziel von Prädatoren, aber sie werden bei jeder Begegnung nebenbei gefressen (YANES & SUÁREZ 1996, SEYMOUR et al. 2003, MEISNER et al. 2014).

Die Studien von HUMMEL et al. (2017) und FERNEX et al. (2011) sprechen offensichtlich dafür, dass der Prädationsdruck am Rand von linienhaften Blüh- oder Brachestreifen deutlich höher ist als in der Mitte dieser Landschaftselemente. Die Autoren vermuten, dass Junghasen innerhalb dieser Strukturen gut gegen Prädation von Säugern und Vögeln geschützt sind. Allerdings gilt es dabei zu berücksichtigen, dass Junghasen diese Strukturen höchstwahrscheinlich nur als Tagesversteck nutzen, aber nach der abendlichen Dämmerung diesen Ort verlassen müssen, um an anderer Stelle gesäugt zu werden. Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zur Habitatnutzung belegen diesen täglichen Wechsel eindeutig. Dabei könnte die Distanz zwischen Tagesversteck und Säugeplatz eine wichtige Rolle in der Entdeckbarkeit von Junghasen für nachtaktive Prädatoren spielen und so das Prädationsrisiko erhöhen. Die Ergebnisse der Schweizer Studien von HUMMEL et al. (2017) und FERNEX et al. (2011) bedeuten auch, dass die Ränder von landwirtschaftlichen Flächen einem erhöhten Prädationsdruck ausgesetzt sind. Wie die vorliegende Untersuchung zeigen konnte, nutzen Junghasen diese Bereiche in der Nacht häufiger als andere Flächen, weil sie sich tagsüber in den angrenzenden Weg- und Grabenrändern verstecken.

In Zusammenhang mit dem Vorgenannten könnte die Nutzungsfrequenz linienhafter Strukturen und deren unmittelbare Umgebung durch Prädatoren die Antreffwahrscheinlichkeit mit Junghasen erhöhen, insbesondere innerhalb der täglichen Säugephase. Diese

Antreffhäufigkeit und letztendlich das Prädationsrisiko könnte unter anderem auch dadurch erhöht sein, wenn sich das Verhältnis zwischen der Fläche eines Feldes und der sie umgebenden Grenzlinie vergrößert. Gerade dieser Aspekt könnte in intensiver bewirtschafteten Ackerbaugebieten mit einem geringen Grenzlinienanteil für das Vorliegen einer ökologischen Falle sprechen, da Junghasen durch ihre Verhaltensmuster gezwungen sind die wenigen deckungspendenden Strukturen aufzusuchen.

Die Zeitspanne, in der sich Junghasen außerhalb ihres Tagesversteckes aufhalten um gesäugt zu werden, könnte das Prädationsrisiko ebenfalls beeinflussen. Abendliche Störungen um den Säugeplatz, wie beispielsweise landwirtschaftliche Bearbeitungen, Hundespaziergänge oder Katzen in Ortsrandlagen, können möglicherweise zu einem verzögerten Säugeakt führen oder gänzlich ausgesetzt werden.

Durch eine potentiell erhöhte Kontaktrate zwischen Prädatoren und Junghasen oder dem Muttertier, könnte auch eine Stimulierung von Verteidigungsstrategien erzeugt werden, wie sie von (PREISSER et al. 2005, PREISSER 2009) beim Schneeschuhhasen vermutet wird. Die veränderten Verhaltensmuster können beispielsweise in einer reduzierten Energieaufnahme oder zunehmender Anfälligkeit gegenüber Prädatoren resultieren. Der demographische Einfluss dieser Interaktion wird mindestens genauso hoch eingeschätzt wie die direkte Konsumierung von Beutetieren (PREISSER et al. 2005). Untersuchungen, die das Ausmaß dieser Interaktionen zwischen Niederwildarten und Prädatoren bewerten, fehlen allerdings bisher.

Im ökologischen Kontext ist das Säugeverhalten des Feldhasens als Anti-Prädationsstrategie zu verstehen. Dieses Verhalten umfasst nicht nur den reinen Saugakt, sondern in Verbindung mit der Reproduktionsstrategie auch den hohen Energiegehalt der Muttermilch, die kurze Kontaktzeit zwischen der Häsinnin und ihren Nachkommen, die Reaktion auf Störungen zur Säugezeit und vor allem die Habitatnutzung der nestflüchtenden Jungtiere während der gesamten Säugephase.

### **5.2.1 Mortalitätsursachen - Prädation**

Neben der Intensivierung der Landwirtschaft wird die Prädation als häufigste Todesursache beim Feldhasen zitiert (SCHMIDT et al. 2004, PANEK et al. 2006), wobei insbesondere der Rotfuchs (*Vulpes vulpes*) von großer Bedeutung ist (ERLINGE et al. 1984, REYNOLDS & TAPPER 1995b, JENSEN 2009). Aber auch die Qualität des Lebensraums beeinflusst das Ausmaß des Prädationseinflusses (VAUGHAN et al. 2003).

In telemetrischen Untersuchungen ohne permanente Überwachung und ohne zusätzliche Sensoren für Mortalität oder Aktivität kann sich die Einschätzung des Schicksals oder der genauen Todesursache der telemetrierten Tiere recht problematisch gestalten. Es kann nicht zwischen einer aktiven Erbeutung lebender Tiere und der Aufnahme eines bereits an einer anderen Ursache verendeten Tieres unterschieden werden. Erschwerend kommt hinzu, dass

oft nur eine geringe Anzahl von Ereignissen vorliegt, um die tatsächliche Todesursache zu ermitteln (CRESSWELL & WHITFIELD 1994). Nach einer sorgfältigen und restriktiven Beurteilung gab es auch in der vorliegenden Studie relativ wenige Fälle, die eindeutig einer Todesursache zugeordnet werden konnten (26 %). Somit sind die Ergebnisse nur als Mindestmaß der jeweiligen Verlustkategorie anzusehen. Es ist aber davon auszugehen, dass einige der als unbekannt eingestuften Fälle der Gruppe der Prädation und anderen Todesursachen hinzuzurechnen sind. Um diese Lücken zu schließen, wären gut strukturierte Überwachungsversuche in Acker- und Grünlandgebieten mit unterschiedlichen Prädatorengemeinschaften erforderlich.

Die Prädation bei den Junghasen Tagesnutzertyps 1 (mit Tagesdeckung) findet wahrscheinlich nur nachts durch Raubsäuger oder Eulen statt, da die Junghasen tagsüber versteckt leben (vgl. 5.2). Andererseits kann der Einfluss von Wiesel (*Mustela* spp.) oder zufälligen Begegnungen durch Katzen während des Tages nicht ausgeschlossen werden.

### 5.2.2 Mortalitätsursachen - Landwirtschaft

Die vorliegende Studie II belegt einen vergleichsweise geringen Sterblichkeitsanteil bei Junghasen durch direkte landwirtschaftliche Bearbeitungsmaßnahmen. Dieses lässt sich durch den hohen Anbauanteil von Wintergetreide erklären, da diese Flächen von der Einsaat im Herbst bis zur Ernte im Sommer des Folgejahres selten einer Bodenbearbeitung unterliegen. Die Bodenbearbeitung für Sommerkulturen wie Zuckerrüben, Mais und Sommergetreide hingegen ist zwar zeitlich stark begrenzt und findet in der Regel tagsüber statt, d. h. zu einem Zeitpunkt an dem sich mindestens 65 % aller Junghasen in den nicht kultivierten Randstrukturen wie z. B. Weg- und Grabenrändern befinden (VOIGT & SIEBERT 2019). Allerdings könnte ein erhöhtes Sterblichkeitsrisiko insofern bestehen, als dass die Bearbeitungen zeitgleich auf einer großen Fläche durchgeführt wird und zudem die Arbeiten bis in die Dämmerung hinein oder nach der Abenddämmerung verlängert werden. Zu dieser Zeit warten die Jungtiere darauf außerhalb ihrer Tagesverstecke gesäugt zu werden (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1976, 1980). Dies gilt insbesondere für wenige Tage alte oder wenige Wochen alte Junghasen, die eher auf ihre Tarnung vertrauen als der unmittelbaren Bedrohung zu entkommen versuchen. Insgesamt kann aber eine geringe Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass eine Bodenbearbeitung gerade dann stattfindet, wenn sich ein nicht bewegliches Jungtier auf dem zu kultivierenden Feld aufhält. Trotz des geringen Stichprobenumfangs der vorliegenden Studie II wird diese Annahme dadurch gestützt, dass einerseits maximal 8 % aller Todesursachen auf die Landwirtschaft im Frühjahr (Saison I) zurückzuführen sind und zum anderen die meisten auf diesen Feldern verweilenden Junghasen innerhalb kurzer Zeit nach der Geburt prädatiert wurden bevor sie einer möglichen landwirtschaftlichen Bearbeitung zum Opfer fielen konnten. Darüber hinaus neigen Junghasen dazu, die offenen Agrarflächen zu verlassen, um am Rande von Feldwegen, Gräben oder anderen deckungsreichen Strukturen Schutz zu suchen (VOIGT & SIEBERT 2019).

Aus der vorliegenden Studie lassen sich keine Aussagen zu den Verlusten durch den Ernteprozess treffen, da die Erfassung und Markierung von Junghasen methodisch bedingt erst nach der Getreideernte durchgeführt wurde. Die erste Bearbeitung der abgeernteten Getreidefelder erfolgt spätestens zehn Tage nach der Ernte, so dass davon ausgegangen werden kann, dass in dieser kurzen Zwischenzeit vergleichsweise wenige Junghasen in den Stoppelfeldern geboren werden und durch eine Bearbeitung sterben. Erst mit der Aussaat des Wintergetreides oder der Aussaat von Zwischenfrüchten von Mitte September bis Mitte Oktober, unterliegen diese Flächen wieder einer stärkeren Bodenbearbeitung. Zwischen Oktober und Januar wird die Fortpflanzungsphase des Hasen weitgehend unterbrochen und damit auch das Sterberisiko von Junghasen durch landwirtschaftliche Praktiken reduziert. Insgesamt hängt die durch landwirtschaftliche Bearbeitungsmaßnahmen verursachte Sterblichkeitsrate stark von den angebauten Kulturen, der Fruchtfolge und den damit verbundenen Praktiken ab (PÉPIN 1989). So kann beispielsweise der durchschnittliche Verlust durch den Einsatz von landwirtschaftlichen Maschinen 15,5 % des jährlichen Zuwachses betragen (KALUZINSKI & PIELOWSKI 1976), aber auch auf über 45 % beim Anbau von Luzernen ansteigen (MILANOVA & DIMOV 1990). Im Gegensatz zum Ackerbau sind auf Grünlandflächen, die zur Silage- oder Heugewinnung genutzt und ab Mai wiederholt geschnitten werden, erhebliche Verluste zu erwarten (BARNES et al. 1983, MCLAREN et al. 1997, REID et al. 2007).

In der vorliegenden Studie wurde weder ein Zusammenhang zwischen Pestiziden oder Krankheiten als Todesursache noch eine subletale oder prädisponierende Wirkung bei den Junghasen untersucht. Aus jüngerer Zeit fehlen umfangreiche Studien oder Berichte über direkte und indirekte Effekte von Pestiziden auf Hasenpopulationen oder auf bestimmte Altersgruppen innerhalb der Populationen, obwohl einige Einzelfälle für adulte Feldhasen beschrieben wurden (CHLEWSKI 1976, RIMKUS & WOLF 1987, EDWARDS et al. 2000). In Frankreich berichtet eine Studie über eine Insektizidbehandlung gegen Blattlausbefall im Getreide in einem bestimmten Monat, die mit einem geringen Anteil der zu dieser Zeit geborenen Jungtiere in Verbindung steht (PÉPIN 1989). Mehrere Krankheiten wurden als additiv wirkende oder Haupttodesursachen bei adulten und subadulten Feldhasen beschrieben (LAMARQUE et al. 1996, LAVAZZA & COOKE 2018). Jüngste Studien unterstreichen die Bedeutung einer ausgewogenen Darmmikroflora bei Feldhasen (STALDER et al. 2019) oder einer möglichen Verknüpfung zwischen Pestiziden und subletalen Effekten bei anderen Wirbeltieren, z. B. monotone Ernährung (MATHILDE et al. 2017) bzw. eine Veränderung zu Ungunsten der nützlichen Darmmikroflora (SHEHATA et al. 2013). Insbesondere im Zusammenhang mit Krankheiten und der Lebensraumqualität sollte dieser Zusammenhang in weiteren Studien untersucht werden.

### **5.3 Erfassung, Fang und Handling von Junghasen**

Obwohl die Anwendung der eingesetzten Wärmebildtechnik relativ zeitaufwendig und teuer ist, eignet sie sich dennoch für die systematische Erfassung von freilebenden Junghasen ab

einem Alter von wenigen Tagen nach der Geburt. Dieses wurde durch die Altersverteilung bei den Erstfunden von Junghasen Studie bestätigt. Es ist offensichtlich, dass bei dichter oder dichter werdender Vegetation weniger Tiere erfasst werden können. Damit beschränkt sich die Anwendbarkeit und Bedeutung dieser Methode auf Zeiträume geringer Vegetation, und es bleibt unklar, ob sich die festgestellten Verhaltensmuster und Überlebensraten mit dem Schließen der Vegetation und vollständigen Bedeckung in den Agrarflächen ändert, d. h. inwieweit beispielsweise die Feldwegränder nicht mehr als Tagesversteck dienen. Diese Wissenslücke könnte nur durch gezielte Freilandexperimente wie die beim Schneeschuhhasen geschlossen werden (RONGSTAD & TESTER 1971, O'DONOGHUE 1994).

Bei erwachsenen Feldhasen wurden Veränderungen der räumlichen Verteilung und des Bewegungsmusters durch einen zunehmenden Prädationsdruck beobachtet (AVRIL et al. 2011, AVRIL et al. 2014). Eine anthropogene Beeinflussung des Verhaltens und des Raumnutzungsmusters wird für die Jagd beschrieben (FRID & DILL 2002) und man kann ähnliche Effekte für jede Art von manipulierten Tieren annehmen. Letztendlich lässt sich in der vorliegenden Studie nicht abschätzen, inwieweit das Fangen, die Markierung durch Radio-Telemetriesender und Ohrmarken oder das Wiederaufsuchen von telemetrierten Tieren in der Folgezeit einen Einfluss auf die Wahl der Tagesruheplätze, die Mobilität oder die Mortalität genommen hat. In einer Studie zum Überleben bei juvenilen Schneehasen wurden die Manipulation am Tier als ineffektiv angesehen (DAHL & WILLEBRAND 2005). In der Regel wird der Säugeplatz durch die Häsin bestimmt und während der gesamten Säugezeit eines Wurfes nicht verändert, außer wenn der Säugeplatz nicht mehr zugänglich ist (BROEKHUIZEN et al. 1986). Es ist daher davon auszugehen, dass sich das Verhaltensmuster von Junghasen bei der Suche nach Deckungsmöglichkeiten durch die Studienmanipulation nur geringfügig verändert hat. Darüber hinaus können landwirtschaftliche Bearbeitungsmaßnahmen, Prädationsversuche auf den Wurf oder einzelne Wurfgeschwister oder die reine Existenz Prädatoren zu einer Verhaltensänderung geführt haben, die möglicherweise zu einer größeren Varianz in den Ergebnissen geführt hat.

## 6 Schlussfolgerung und Ausblick

Ziel der vorliegenden Studie war es, das Raumnutzungsverhalten und das Überleben von Junghasen in ihren ersten Lebenswochen zu analysieren. Die Ergebnisse belegen eine starke Abhängigkeit der Junghasen von deckungspendenden Tagesverstecken sowie sehr hohe Verlusten bis zur Entwöhnung, die unter anderem auch in Zusammenhang mit den Tagesverstecken stehen. Die Befunde führen zu dem Schluss, dass die Jungtiersterblichkeit im ersten Lebensabschnitt eine herausragende Bedeutung für den Populationsaufbau im Jahresverlauf einnimmt und möglicherweise auch für die Populationsdynamik. Die Verbesserung der Überlebensrate bei Junghasen könnte z. B. durch eine Qualitätssteigerung des Lebensraumes und der Nahrungsressourcen erreicht werden. Darüber hinaus können die Ergebnisse, durch ein besseres Verständnis des ökologischen Beziehungsgefüges, bestehende Populationsmodelle verbessern und den Erhaltungszustand dieser Wildart und Artenschutz fördern. Hinsichtlich der ökologischen Vorrangflächen (ÖVF) der Gemeinsamen Agrarpolitik (GAP) oder anderer nationaler Agrarförderprogramme könnte die Etablierung und Gestaltung neuer flächen- oder streifenförmiger Habitats mit fließenden Übergängen zwischen den Agrarflächen und deren Rändern die Lebensraumqualität und wahrscheinlich auch die Überlebenssituation von Junghasen, aber auch die von Althasen deutlich verbessern. Auch der Schutz bestehender Strukturen wie Feldwegränder, Gräben oder Blühstreifen könnte ein wichtiges Element zur Unterstützung einer gesteigerten Lebensraumqualität bilden, wie z. B. das Verbot eines Befahrens oder Mähens von Randstrukturen während der Reproduktionsphase des Feldhasen oder auch die Einhaltung der ursprünglichen Weg- und Grabenbreiten. Darüber hinaus wäre 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.

Aufgrund der starken Exposition gegenüber Pflanzenschutzmitteln sollte ein möglicher Einfluss auf die Gesundheit bei Junghasen künftig untersucht werden. Der Fokus sollte dabei auf den indirekten Effekten liegen, die z. B. die Darmgesundheit oder das Immunsystem negativ beeinflussen und zu einem erhöhten Mortalitätsrisiko führen könnten. Dieses schließt ebenfalls Verhaltensänderungen ein. Weitergehende Studien sollten die Wärmebildtechnik mit der Drohnentechnologie kombinieren, um den gesamten Vegetationszeitraum abzudecken und die Suche von Junghasen in dichter Vegetation zu verbessern. Ferner würde dies die Möglichkeit bieten, das Untersuchungsgebiet stichprobenartig zu verifizieren, was letztlich die Voraussetzungen zur Anwendung statistischer Modelle und Analysen verbessern würde.

Auf Grundlage des bisherigen Wissensstandes und vor dem Hintergrund des weiterhin rückläufigen Populationstrends beim Feldhasen ist es dringend angezeigt, die zukünftige Forschung interdisziplinär auszurichten, um die Effektivität von habitatverbessernden Maßnahmen unter verschiedenen landwirtschaftlichen Regimen zu untersuchen und zu optimieren.



## 7 Zusammenfassung

Voigt, Ulrich: Raumnutzung und Überlebensraten bei juvenilen Feldhasen (*Lepus europaeus*).

Der Feldhase (*Lepus europaeus*) ist in den letzten Jahrzehnten aufgrund des europaweiten Populationsrückgangs Gegenstand vieler interdisziplinärer Studien geworden. Die Hauptursache für diesen langfristigen Rückgang wird in der Intensivierung der Landwirtschaft und dem Landschaftswandel angesehen. Eine entscheidende Komponente in dieser Populationsentwicklung scheint das Überleben der Junghasen von der Geburt bis zum reproduktiven Alter zu spielen. Beim Feldhasen wurde die erste Lebensphase bis zur Entwöhnung und der anschließenden Ausbreitungsphase bislang nur spärlich untersucht, insbesondere was die Habitatwahl, die Mobilität und die Überlebensrate betrifft. Die Erforschung unter Feldbedingungen wird durch den juvenilen Lebensstil erschwert, der durch Tarnung, Bewegungslosigkeit und Unauffälligkeit als Anti-Prädationsstrategie geprägt ist. Vor diesem Hintergrund beschäftigt sich die vorliegende Arbeit mit den Überlebensraten und dem Raumnutzungsverhalten bei freilebenden juvenilen Feldhasen von der Geburt bis zur fünften Lebenswoche, nach der die Entwöhnung nahezu abgeschlossen ist.

Dazu wurden Junghasen zwischen Februar und Mai bzw. Juli und September erstmalig systematisch mittels Thermografie (N = 394) aufgespürt, mit Radio-Telemetriesendern versehen oder markiert und danach am Fangort wieder freigelassen, um die genannten Ziele zu untersuchen. Die Überlebenskurven wurden nach Kaplan-Meier sowohl für alle Tiere (N = 229) berechnet als auch getrennt nach der Saison, dem Geschlecht und Art des Tagesruheplatzes. Die mittlere Überlebensrate der telemetrierten Junghasen betrug gesamthaft 0,33 sowie 0,63 in der ersten, 0,52 in der zweiten, 0,44 in der dritten und 0,37 in der vierten Lebenswoche. In den ersten 7 Tagen nach der Geburt traten 21,6 % aller eindeutig bestätigten Todesfälle auf und bis zum Ende der zweiten Lebenswoche etwa 50 %. Am Ende der vierten Lebenswoche betrug die Mortalität durch Prädation 41,7 %, durch vermutete Prädation 36,7 %, durch landwirtschaftliche Bearbeitungspraktiken 11,7 % und unerklärliche Fälle 10,0 %. Es gab keinen signifikanten Unterschied zwischen den Überlebensraten zwischen den Geschlechtern und den Jahreszeiten. Im Gegensatz dazu starben Junghasen häufiger, wenn sie ein Tagesversteck ohne Deckungsmöglichkeit wählten und frei sichtbar waren.

Die Tagesruheplätze und die Lokalisationen in der Nacht sowie die Entfernungen, die Junghasen mit dem Älterwerden zwischen den Tages- bzw. Nachtpositionen zurücklegten, wurden mit verallgemeinerten linearen Mixed-Effekt-Modellen (GLMM) bewertet ( $N_{\text{Tiere}} = 122$ ). Darüber hinaus wurde die Habitatpräferenz durch eine konservative Habitat-Nutzungs-Verfügbarkeitsanalyse untersucht. Bis zur fünften Lebenswoche nutzten 30,5 % aller Junghasen tagsüber Kulturfleichen. Im Gegensatz dazu suchten die restlichen 69,4 % aller Tiere tagsüber lineare oder kleine planare Strukturen auf, wobei die Randstreifen von Feldwegen, Hecken und Ruderalstrukturen eindeutig bevorzugt wurden. In der Nacht nutzten

93 % aller Junghasen, die tagsüber lineare Strukturen aufsuchten, die angrenzenden Agrarflächen im Nahbereich bis zu 20 m von der nächsten linearen Struktur auf. Entfernungen von mehr als 60 m zur nächsten Randstruktur kamen in der Nacht bis zum Ende der Entwöhnungsphase nur selten vor. Die durchschnittlich zurückgelegte Strecke zwischen den Tag-Tag-Lokalisationen beträgt 19,02 m ( $n = 211$ ,  $SD = 42,37$ ,  $SE = 2,92$ ) und 38,87 m ( $n = 542$ ,  $SD = 48,02$ ,  $SE = 2,06$ ) zwischen den Tag-Nacht- bzw. Nacht-Nacht-Lokalisationen. Der Vergleich der GLMMs mittels einer ANOVA ergab sich, dass die Tageszeit und das Alter von Junghasen einen signifikanten Einfluss auf die zurückgelegte Distanz haben ( $\chi^2 = 60,111$ ,  $df = 2$ ,  $p = 8,851e-14$ ). So verringerte sich der Abstand zwischen zwei aufeinanderfolgenden Tageslokalisationen verringerte sich um 1,03 m pro Tag ( $\log_{10} = 0,01234$ ,  $SE = 0,00514$ ) und erhöhte sich nachts um 1,06 m pro Tag ( $\log_{10} = 0,02510$ ,  $SE = 0,00459$ ). Dieses wird auch durch die Beobachtung bestätigt, dass mit der Auflösung des Wurfes nach dem dritten Lebenstag etwa 76 % aller Jungtiere an aufeinanderfolgenden Tagen dasselbe Tagesversteck nutzten.

Die Ergebnisse stimmen weitgehend mit den Verhaltensmustern der wenigen vorangegangenen Studien beim Feldhasen und den verwandten Arten Schneeschuhhase (*Lepus americanus*) und Schneehase (*Lepus timidus*) überein. Sie zeigen, dass das Vorhandensein von Deckungsmöglichkeiten einen überlebenswichtigen Stellenwert in der frühen Lebensphase einnimmt. Diese Studie soll zu einem besseren Verständnis der Verhaltensmuster des Feldhasens beitragen, wodurch besonders gefährdete Abschnitte in den frühen Lebensphasen identifiziert werden können.

## 8 Summary

Voigt, Ulrich: Habitat use and survival rates of juvenile European hares (*Lepus europaeus*).

Over the last decades, the European hare (*Lepus europaeus*) has become the subject of many interdisciplinary studies due to the sharp Europe-wide population decline. The primary cause of the long-term decline in European hares' population throughout Europe is widely assumed to be the intensification of agriculture. A critical component in this population dynamics is seen in the survival of leverets from birth to reproductive age. In European hares, the first stage of life until weaning and the subsequent dispersal have been sparsely studied, in particular, habitat selection, movements and survival rate, as juveniles' precocial lifestyle is dominated by concealment, motionlessness and inconspicuousness. Against this background, the present work research the survival rates and habitat use of free-living juvenile European hares from birth until the fifth week of life where weaning is almost complete.

For these purposes, young hares were systematically detected by means of thermography ( $n = 394$ ) between February and May or July and September for the first time, fitted with radio-transmitters or marked and then released at the place of capture to research the aforementioned aims.

Kaplan-Meier survival curves ( $n = 229$ ) are computed overall and in relation to the strata of season, gender and type of day-resting-place. The overall 40 days-survival rate of radio-tagged juveniles were 0.33, and 0.63, 0.52, 0.44 and 0.37 for the first, second, third and fourth week of life, respectively. Approximately 21.6 % and 50 % of all clearly confirmed deaths occurred during the first 7 and 13 days after birth. By the end of the 4th week of life, mortality caused by predation, suspected predation, agricultural practices and unexplained cases was 41.7 %, 36.7 %, 11.7 % and 10.0 %, respectively. There was no significant difference in survival between the sexes and seasons. In contrast, young hares died more frequently by choosing a hiding place without shelter at daytime.

The day-resting places and night locations, as well as the distance moved by leverets with aging, were evaluated by generalized linear mixed effect models ( $n_{\text{animals}} = 122$ ). In addition, the habitat preference was assessed by a conservative use-availability analysis. Up to the fifth week of life, 30.5 % of all leverets used cultivated areas in the daytime. In contrast, the remaining 69.4 % animals inhabited linear or small planar structures in the daytime, with the edges of field tracks, hedges and some ruderal structures clearly being preferred. At nighttime, 93 % of all juveniles, which occupied linear structures in the daytime, used the adjoining fields up to 20 m away from the next linear structure. Nocturnal distances of more than 60 m to the next edge rarely occurred before the end of the pre-weaning phase.

The average distance moved amounts to 19.02 m ( $n = 211$ ,  $SD = 42.37$ ,  $SE = 2.92$ ) for the day-day locations and 38.87 m ( $n = 542$ ,  $SD = 48.02$ ,  $SE = 2.06$ ) for the day-night and night-night locations. A comparison of the GLMMs by Anova reveals that the age of leverets and

'location time' significantly affected the distance moved significantly ( $\text{Chi}^2 = 60.111$ ,  $\text{df} = 2$ ,  $p = 8.851\text{e-}14$ ). The time of day and age have a significant influence on the distance moved by juvenile hares. With increasing age, leverets moved less during the day and roamed further at night. Thus, the distance between two consecutive localizations during the daytime decreased by 1.03 m per day ( $\log_{10} = 0.01234$ ,  $\text{SE} = 0.00514$ ) and increased by 1.06 m per day ( $\log_{10} = 0.02510$ ,  $\text{SE} = 0.00459$ ) at nighttime. This is also confirmed by the observation after litter broke up, radio-tagged leverets were found in 76 % of all observations at the same daytime resting place on consecutive days.

The results are largely consistent with the behavioral patterns found in the few previous studies on pre-weaning European hares as well as the related species snow shoe hare (*Lepus americanus*) and mountain hare (*Lepus timidus*). They reveal that the existence of day hiding places is vitally important for juveniles in early life stages. This study should contribute to further the understanding behavioral patterns in juvenile life-history stages, which may help to identify vulnerable phases in the lifecycle of European hares.

## 9 Literaturverzeichnis

- 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.
- ALBON SD, STIEN A, IRVINE RJ, LANGVATN R, ROPSTAD E, HALVORSEN O (2002): The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci. 269 (1500), 1625-1632. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2064>.
- ANDERSON RM (1978): The regulation of host population growth by parasitic species. Parasitology 76 (2), 119-157. <https://doi.org/10.1017/s0031182000047739>.
- ANGELSTAM P, LINDSTROM E, WIDEN P (1984): Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. Oecologia 62 (2), 199-208. <https://doi.org/10.1007/BF00379014>.
- AVRIL A, LÉONARD Y, LETTY J, PÉROUX R, GUITTON J-S, PONTIER D (2011): Natal dispersal of European hare in a high-density population. Mamm. Biol. 76 (2), 148-156. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.07.001>.
- AVRIL A, LETTY J, LEONARD Y, PONTIER D (2014): Exploration forays in juvenile European hares (*Lepus europaeus*): dispersal preludes or hunting-induced troubles? BMC Ecol. 14, 6. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-14-6>.
- BAILEY BJR (1980): Large sample simultaneous confidence intervals for the multinomial probabilities based on transformations of the cell frequencies. Technometrics 22 (4), 583-589. <https://doi.org/10.1080/00401706.1980.10486208>.
- BARKOW A (2001): Die ökologische Bedeutung von Hecken für Vögel. Diss. Univ. Göttingen 177 S.
- BARKOW A, BAIRLEIN F, MÜHLENBERG M (2001): First class aus zweiter Hand? - Der Einfluß von Prädation, Störungen und Mahd auf den Bruterfolg von Singvogelpopulationen in Hecken. Vogelkdl Ber Niedersachs 33 (2), 143-146.
- BARNES RFW, TAPPER SC, WILLIAMS J (1983): Use of pastures by brown hares. J. Appl. Ecol. 20 (1), 179-185. <https://doi.org/10.2307/2403384>.
- BARRÉ N, LOUZIS C, TUFFERY N (1977): Epidemiological study of the infection with *Yersinia pseudo-tuberculosis* in wild animals in France. Rev. Med. Vet. 128, 1545-1567.
- BATES D, MAECHLER M, BOLKER B, WALKER S (2015): Fitting linear mixed-effects models using lme4. J. Stat. Softw. 67 (1), 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- BATTIN J (2004): When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. Conserv. Biol. 18 (6), 1482-1491. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00417.x>.
- BENSINGER S, KUGELSCHAFTER K, ESKENS U, SOBIRAJ A (2000): Studies on the fertility of the European hare (*Lepus europaeus* PALLAS, 1778) in Germany. Z. Jagdwiss. 46 (2), 73-83. <https://doi.org/10.1007/BF02241570>.
- BENTON TG, VICKERY JA, WILSON JD (2003): Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? Trends Ecol. Evol. 18 (4), 182-188. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9).
- BINGHAM RL, BRENNAN LA (2004): Comparison of type I error rates for statistical analyses of resource selection. J. Wildl. Manage. 68 (1), 206-212. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0206:COTIER\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0206:COTIER]2.0.CO;2).
- BLOTTNER S (2001): Gestörte Fortpflanzungsfähigkeit des Feldhasen? Notwendigkeit und Schwierigkeit der Unterscheidung zwischen physiologischen, ökologischen und

- anthropogenen Einflüssen. Z. Jagdwiss. 47, 77-83.  
<https://doi.org/10.1007/BF02239819>.
- BLOTTNER S, LANGE A, GÖRITZ F, FAßBENDER M, BROICH A, QUEST M, GILLES M, T. L, HILDEBRANDT TB (2001): Untersuchungen zur reproduktiven Fitness an lebenden männlichen Feldhasen aus unterschiedlichen Habitaten. Z. Jagdwiss. 47, 84-91.  
<https://doi.org/10.1007/BF02239820>.
- BORG K (1987): A review of wildlife diseases from Scandinavia. J. Wildl. Dis. 23 (4), 527-533.  
<https://doi.org/10.7589/0090-3558-23.4.527>.
- BOTEV NH, BUBARSKI N (1979): Effects of agricultural mechanization and pesticides on European hare populations. Hunting and Fishing 2/1979, 16-18.
- BOUTIN S, KREBS CJ, BOONSTRA R, SINCLAIR ARE, HODGES KE (2002): Understanding the snowshoe hare cycle through large scale field experiments. In: BERRYMAN A (Hrsg.) Population cycles: the case for trophic interactions. Oxford University Press. Oxford; New York, 69-91.
- BOYCE MS, JOHNSON CJ, MERRILL EH, NIELSEN SE, SOLBERG EJ, VAN MOORTER B (2016): REVIEW: Can habitat selection predict abundance? J. Anim. Ecol. 85 (1), 11-20.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12359>.
- BRAY Y, CHAMPELY S, SOYEZ D (2002): Age determination in leverets of European hare *Lepus europaeus* based on body measurements. Wildl. Biol. 8 (1), 31-39.  
<https://doi.org/10.2981/wlb.2002.005>.
- BRAY Y, DEVILLARD S, MARBOUTIN E, MAUVY B, PÉROUX R (2007): Natal dispersal of European hare in France. J. Zool. 273 (4), 426-434. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00348.x>.
- BRINER T, NENTWIG W, AIROLDI J-P (2005): Habitat quality of wildflower strips for common voles (*Microtus arvalis*) and its relevance for agriculture. Agric. Ecosyst. Environ. 105 (1), 173-179. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.04.007>.
- 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. J. Appl. Ecol. 41 (5), 846-857. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00939.x>.
- BROEKHUIZEN S (1979): Survival in adult European hares. Acta Theriol. 24, 465-473.  
<https://doi.org/10.4098/AT.arch.79-43>.
- BROEKHUIZEN S, BOUMAN E, WENT W (1986): Variation in timing of nursing in the brown hare (*Lepus europaeus*) and the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). Mamm. Rev. 16 (3-4), 139-144. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1986.tb00034.x>.
- BROEKHUIZEN S, MAASKAMP F (1976): Behaviour and maternal relations of young European hares during the nursing period. In: PIELOWSKI Z, PUCEK Z (Hrsg.) Ecology and management of European hare populations. Polish Hunting Association. Warsaw, 59-67.
- BROEKHUIZEN S, MAASKAMP F (1980): Behavior of does and leverets of the European hare (*Lepus europaeus*) whilst nursing. J. Zool. 191 (4), 487-501.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1980.tb01480.x>.
- BROEKHUIZEN S, MAASKAMP F (1981): Annual production of young in European hares (*Lepus europaeus*) in the Netherlands. J. Zool. 193 (4), 499-516.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1981.tb01500.x>.
- BROEKHUIZEN S, MULDER JL (1983): Differences and similarities in nursing behaviour of hares and rabbits. Acta Zool. Fenn. 174, 61-63.

- BROWN CR, BROWN MB, RANNALA B (1995): Ectoparasites reduce long-term survival of their avian host. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* 262 (1365), 313-319.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0211>.
- BULL PC (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, 147 S.
- BYERS CR, STEINHORST RK, KRAUSMAN PRC (1984): Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.* 48 (3), 1050-1053.  
<https://doi.org/10.2307/3801467>.
- ČERVINKA J, ŠÁLEK M, PADYŠÁKOVÁ E, ŠMILAUER P (2013): The effects of local and landscape-scale habitat characteristics and prey availability on corridor use by carnivores: A comparison of two contrasting farmlands. *J. Nat. Conserv.* 21 (2), 105-113. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.11.004>.
- CHAMBERLAIN DE, FULLER RJ (1999): Density-dependent habitat distribution in birds: issues of scale, habitat definition and habitat availability. *J. Avian Biol.* 30 (4), 427-436.  
<https://doi.org/10.2307/3677015>.
- CHAPMAN JA, FLUX JEC (2008): Introduction to the Lagomorpha. In: ALVES PC, FERRAND N, HACKLÄNDER K (Hrsg.) *Lagomorph Biology*. Springer. Berlin Heidelberg, 1-9.
- CHAPUIS JL (1990): Comparison of the diets of two sympatric lagomorphs, *Lepus europaeus* (Pallas) and *Oryctolagus cuniculus* (L.) in an agroecosystem of the Ile-De-France. *Z. Säugetierkd.-Int. J. Mamm. Biol.* 55 (3), 176-185.
- CHERRY S (1996): A comparison of confidence interval methods for habitat use-availability studies. *J. Wildl. Manage.* 60 (3), 653-658. <https://doi.org/10.2307/3802084>.
- CHERRY S (1998): Statistical tests in publications of the Wildlife Society. *Wildl. Soc. Bull.* 26 (4), 947-953.
- CHESNESS RA, NELSON MM, LONGLEY WH (1968): The effect of predator removal on pheasant reproductive success. *J. Wildl. Manage.* 32 (4), 683-697.  
<https://doi.org/10.2307/3799542>.
- CHLEWSKI A (1976): Estimation of the degree of danger to the European hare caused by pesticides. In: PIELOWSKI Z, PUCEK Z (Hrsg.) *Ecology and management of European hare populations*. Polish Hunting Association. Warsaw, 231-236.
- CHOO K, WILLIAMS PD, DAY T (2003): Host mortality, predation and the evolution of parasite virulence. *Ecol. Lett.* 6 (4), 310-315. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00425.x>.
- CHOROMANSKI-NORRIS J, FRITZELL EK, SARGEANT AB (1989): Movements and habitat use of franklin ground-squirrels in duck-nesting habitat. *J. Wildl. Manage.* 53 (2), 324-331.  
<https://doi.org/10.2307/3801131>.
- CLARK RG, NUDDS TD (1991): Habitat patch size and duck nesting success: the crucial experiments have not been performed. *Wildl. Soc. Bull.* 19, 534-543.
- COWAN D (2004): An overview of the current status and protection of the brown hare (*Lepus europaeus*) in the UK. Department for Environment, Food and Rural Affairs. 30 S.
- COYNE MJ, SMITH G (1994): Trichostrongylid parasites of domestic ruminants. In: SCOTT ME, SMITH G (Hrsg.) *Parasitic and infectious diseases: epidemiology and ecology*. Academic Press. San Diego, CA, 235-247.
- CRESSWELL W, WHITFIELD DP (1994): The effects of raptor predation on wintering wader populations at the Tynningharn estuary, southeast Scotland. *Ibis* 136 (2), 223-232.  
<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1994.tb01088.x>.

- DAHL F (2005): Life and death of the mountain hare in the boreal forest of Sweden. Doctoral thesis. Swedish University of Agricultural Sciences Umeå.
- DAHL F, WILLEBRAND T (2005): Natal dispersal, adult home ranges and site fidelity of mountain hares *Lepus timidus* in the boreal forest of Sweden. *Wildl. Biol.* 11 (4), 309-317. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2005\)11\[309:ndahra\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2005)11[309:ndahra]2.0.co;2).
- 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. <https://doi.org/10.1007/BF00379412>.
- DEUTZ A, HINTERDORFER F (2000): Diseases in Brown hare: post-mortem findings, range of pathogens and zoonotic aspects. *Tierarztl. Umsch.* 55 (11), 628-635.
- DEVILLARD S, BRAY Y (2009): Assessing the effect on survival of natal dispersal using multistate capture-recapture models. *Ecology* 90 (10), 2902-2912. <https://doi.org/10.1890/08-0559.1>.
- DONALD PF, EVANS AD, MUIRHEAD LB, BUCKINGHAM DL, KIRBY WB, SCHMITT SIA (2002): Survival rates, causes of failure and productivity of skylark *Alauda arvensis* nests on lowland farmland. *Ibis* 144 (4), 652-664. <https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2002.00101.x>.
- DONOVAN TM, THOMPSON FR (2001): Modeling the ecological trap hypothesis: A habitat and demographic analysis for migrant songbirds. *Ecol. Appl.* 11 (3), 871-882.
- DREWS B, SZENTIKS CA, ROELLIG K, FICKEL J, SCHROEDER K, DUFF JP, LAVAZZA A, HILDEBRANDT TB, GOERITZ F (2011): Epidemiology, control and management of an EBHS outbreak in captive hares. *Vet. Microbiol.* 154 (1-2), 37-48. <https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2011.06.021>.
- DUEBBERT HF, LOKEMOEN JT (1980): High duck nesting success in a predator-reduced environment. *J. Wildl. Manage.* 44 (2), 428-437. <https://doi.org/10.2307/3807974>.
- DUFF JP, CHASEY D, MUNRO R, WOOLDRIDGE M (1994): European brown hare syndrome in England. *Vet. Rec.* 134 (26), 669-673. <https://doi.org/10.1136/vr.134.26.669>.
- DUNSMORE JD (1981): The role of parasites in population regulation of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Australia. In: CHAPMAN JA, PURSELY DP (Hrsg.) *Worldwide Furbearer Conference, Frostburg, Maryland USA, 3.-11. August 1980*. Dommelly and Sons, Falls Church, Virginia, 654-669.
- DWERNYCH LW, BOAG DA (1972): Ducks nesting in association with Gulls - an ecological trap? *Can. J. Zool.* 50 (5), 559-563. <https://doi.org/10.1139/z72-076>.
- EDWARDS PJ, FLETCHER MR, 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. *Agric. Ecosyst. Environ.* 79 (2-3), 95-103. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00153-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00153-X).
- ERLINGE S, FRYLESTAM B, GÖRANSSON G, HÖGSTEDT G, OLOF L, JON L, NILSSON IN, TORBJÖRN VON S, SYLVÉN M (1984): Predation on brown hare and ring-necked pheasant populations in southern Sweden. *Holarctic Ecol.* 7 (3), 300-304. <https://doi.org/10.2307/3682752>.
- FAGAN WF (2002): Can vertebrate predation alter aggregation of risk in an insect host-parasitoid system? *J. Anim. Ecol.* 71 (3), 487-496. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00615.x>.
- FERNEX A, NAGEL P, WEBER D (2011): Sites with reduced predation risk to young hares within an agricultural landscape. *Mammalia* 75 (4), 395-397. <https://doi.org/10.1515/Mamm.2011.053>.

- FLANDERS SE, BADGLEY ME (1960): A host-parasite interaction conditioned by predation. *Ecology* 41 (2), 363-365. <https://doi.org/10.2307/1930230>.
- FLASPOHLER DJ, TEMPLE SA, ROSENFELD RN (2001a): Effects of forest edges on ovenbird demography in a managed forest landscape. *Conserv. Biol.* 15 (1), 173-183. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.99397.x>.
- FLASPOHLER DJ, TEMPLE SA, ROSENFELD RN (2001b): Species-specific edge effects on nest success and breeding bird density in a forested landscape. *Ecol. Appl.* 11 (1), 32-46. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[0032:SSEON\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0032:SSEON]2.0.CO;2).
- FLESKES JP, KLAAS EE (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. 19 S.
- FLUX JEC (1967): Reproduction and body weights of hare *Lepus europaeus* Pallas in New Zealand. *New Zealand Journal of Science* 10 (2), 357-401.
- FLUX JEC, ANGERMANN R (1990): Chapter 4: The Hares and Jackrabbits. In: CHAPMAN JA, FLUX JEC (Hrsg.) *Rabbits, Hares and Pikas: Status Survey and Conservation Action Plan*. The World Conservation Union, Gland, Switzerland. 61-94.
- FOCARDI S, RIZZOTTO M (1999): Optimal strategies and complexity: A theoretical analysis of the anti-predatory behavior of the hare. *Bull. Math. Biol.* 61 (5), 829-848. <https://doi.org/10.1006/bulm.1999.0114>.
- FORSTNER MJ, ILG V (1982): Untersuchungen über die Endoparasiten des Feldhasen (*Lepus europaeus*) und Versuche zu ihrer Bekämpfung. *Z. Jagdwiss.* 28 (3), 169-177.
- FRID A, DILL L (2002): Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conserv. Ecol.* 6 (1).
- FRÖLICH K, LAVAZZA A (2008): European brown hare syndrome. In: HACKLÄNDER K, ALVES PC, FERRAND N (Hrsg.) *Lagomorph Biology: Evolution, Ecology and Conservation*. Springer Verlag, Berlin, 253-261.
- FRÖLICH K, MEYER HHD, PIELOWSKI Z, RONSHOLT L, VON SECK-LANZENDORF S, STOLTE M (1996): European brown hare syndrome in free-ranging hares in Poland. *J. Wildl. Dis.* 32 (2), 280-285. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-32.2.280>.
- FRÖLICH K, WISSER J, SCHMÜSER H, FEHLBERG U, NEUBAUER H, GRUNOW R, NIKOLAOU K, PRIEMER J, THIEDE S, STREICH WJ, SPECK S (2003): Epizootiologic and ecologic investigations of European brown hares (*Lepus europaeus*) in selected populations from Schleswig-Holstein, Germany. *J. Wildl. Dis.* 39 (4), 751-761. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-39.4.751>.
- FRYLESTAM B (1980): Reproduction in the European hare in Southern Sweden. *Holarctic Ecol.* 3, 74-80.
- FUCHS A, WEISSENBOCK H (1992): Comparative histopathological study of rabbit hemorrhagic-disease (RHD) and european brown hare syndrome (EBHS). *J. Comp. Pathol.* 107 (1), 103-113. [https://doi.org/10.1016/0021-9975\(92\)90100-9](https://doi.org/10.1016/0021-9975(92)90100-9).
- GAVIER-WIDÉN D, MÖRNER T (1993): Descriptive epizootiological study of European brown hare syndrome in Sweden. *J. Wildl. Dis.* 29 (1), 15-20. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-29.1.15>.
- GAVIN TA (1991): Why ask why - the importance of evolutionary biology in wildlife science. *J. Wildl. Manage.* 55 (4), 760-766. <https://doi.org/10.2307/3809529>.
- GILLIS EA (1997): Natal dispersal and post-weaning survival of juvenile snowshoe hares during a cycle population increase. Master Thesis. Univ. of British Columbia 96 S.
- GÖRITZ F, FAßBENDER M, BROICH A, QUEST M, LANGE A, BLOTTNER S, GILLES M, LENGWINAT T, SPITTLER H, HILDEBRANDT TB (2001): Untersuchungen zur reproduktiven Fitness

- lebender weiblicher Feldhasen aus unterschiedlichen Habitaten. Z. Jagdwiss. 47 (2), 92-99. <https://doi.org/10.1007/bf02239821>.
- GOSZCZYŃSKI J, WASILEWSKI M (1992): Predation of foxes on a hare population in central Poland. Acta Theriol. 37 (4), 329-338. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.92-33>.
- GRAF W (2001): Das Offenlandarten-Projekt des LJV Hessen e.V. In: INTERNATIONAL COUNCIL FOR GAME AND WILDLIFE CONSERVATION (CIC) (Hrsg.) Workshop "Wildfreundliche Nutzung von Flächenstilllegungen", Bonn, 5.-7. October 2001. CIC Exekutiv Office, Budapest, 74-91.
- GRANVAL P (2001): The beneficial effects of set-aside to restore biodiversity. In: INTERNATIONAL COUNCIL FOR GAME AND WILDLIFE CONSERVATION (CIC) (Hrsg.) Workshop "Wildfreundliche Nutzung von Flächenstilllegungen", Bonn, 5.-7. October 2001. CIC Exekutiv Office, Budapest, 65-73.
- GREENWOOD RJ, SOVADA MA (1996): Prairie duck populations and predation management. Transactions of the 61st North American Wildlife and Natural Resources Conference, Tulsa, Oklahoma, 22.-27. March 1996. Vol. 61, 31-42.
- GULLAND FMD (1995): The impact of infectious diseases on wild animal populations: a review. In: GRENFELL BT, DOBSON AP (Hrsg.) Ecology of infectious diseases in natural populations. Cambridge University Press. Cambridge ; New York, 20-51.
- GULLAND FMD, ALBON SD, PEMBERTON JM, MOORCROFT PR, CLUTTONBROCK TH (1993): Parasite-associated polymorphism in a cyclic ungulate population. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci. 254 (1339), 7-13. <https://doi.org/10.1098/rspb.1993.0119>.
- GUNN A, IRVINE RJ (2003): Subclinical parasitism and ruminant foraging strategies - a review. Wildl. Soc. Bull. 31 (1), 117-126.
- GUTHÖRL V, KALCHREUTER H (1995): Zum Einfluß des Fuchses auf das Vorkommen des Feldhasen. Dieter Hoffmann, Mainz, 118 S.
- HACKLÄNDER K, ARNOLD W, RUF T (2002a): Postnatal development and thermoregulation in the precocial European hare (*Lepus europaeus*). J Comp Physiol B 172 (2), 183-190. <https://doi.org/10.1007/s00360-001-0243-y>.
- HACKLÄNDER K, SCHAI-BRAUN S (2018): *Lepus europaeus* Pallas, 1778 European Hare. In: SMITH AT, JOHNSTON CH, ALVES PC, HACKLÄNDER K (Hrsg.) Lagomorphs: Pikas, Rabbits, and Hares of the World. Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland, USA, 187-190.
- HACKLÄNDER K, SCHAI-BRAUN S (2019): *Lepus europaeus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T41280A45187424. Stand: 03 April 2019.
- HACKLÄNDER K, TATARUCH F, RUF T (2002b): The effect of dietary fat content on lactation energetics in the European hare (*Lepus europaeus*). Physiol. Biochem. Zool. 75 (1), 19-28. <https://doi.org/10.1086/324770>.
- HAENSLY TF, CRAWFORD JA, MEYERS SM (1987): Relationships of habitat structure to nest success of ring-necked pheasants. J. Wildl. Manage. 51 (2), 421-425. <https://doi.org/10.2307/3801029>.
- HAERER G, NICOLET J, BACCIARINI L, GOTTSTEIN B, GIACOMETTI M (2001): Causes of mortality, zoonoses and reproductive performance in European brown hare in Switzerland. Schweiz. Arch. Tierheilkd. 143 (4), 193-201.
- HANSEN K (1992): Reproduction in European hare in a Danish farmland. Acta Theriol. 37 (1-2), 27-40. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.92-3>.
- HANSEN K (1997): European hare (*Lepus europaeus*) reproduction and leveret survival in a mosaic of diverse crops and pure cereals. Unpublished manuscript.

- HINES JE, MITCHELL GJ (1983): Gadwall nest-site selection and nesting success. *J. Wildl. Manage.* 47 (4), 1063-1071. <https://doi.org/10.2307/3808165>.
- HOFFMANN D (2003): Populationsdynamik und -entwicklung des Feldhasen in Schleswig-Holstein im Beziehungsgefüge von Klima, Prädation und Lebensraum. Dissertation. Universität Trier Kiel, 220 S.
- HOLLEY AJF (1992): Studies on the biology of the brown hare (*Lepus europaeus*) with particular reference to behaviour. Doctoral Thesis. Durham University 240 S.
- HOLLEY AJF (1993): Do brown hares signal to foxes? *Ethology* 94 (1), 21-30. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1993.tb00544.x>.
- HOLLING CS (1959a): The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.*, 293-320. <https://doi.org/10.4039/Ent91293-5>.
- HOLLING CS (1959b): Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* 91, 385-398. <https://doi.org/10.4039/Ent91385-7>.
- HOLZGANG O, HEYNEN D, KÉRY M (2005): Rückkehr des Feldhasen dank ökologischem Ausgleich? *Schriftenr der FAL* 56, 150-160.
- HOMOLKA M (1986): Daily activity pattern of the European hare (*Lepus europaeus*). *Folia Zoologica* 35 (1), 33-42.
- HOODLESS AN, KURTENBACH K, NUTTALL PA, RANDOLPH SE (2003): Effects of tick *Ixodes ricinus* infestation on pheasant *Phasianus colchicus* breeding success and survival. *Wildl. Biol.* 9 (3), 171-178. <https://doi.org/10.2981/wlb.2003.046>.
- HUDSON PJ (1986): The effect of a parasitic nematode on the breeding production of red grouse. *J. Anim. Ecol.* 55, 85-92. <https://doi.org/10.2307/4694>.
- HUDSON PJ, DOBSON AP, NEWBORN D (1992a): Do parasites make prey vulnerable to predation? Red grouse and parasites. *J. Anim. Ecol.* 61 (3), 681-692. <https://doi.org/10.2307/5623>.
- HUDSON PJ, 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. *J. Anim. Ecol.* 61, 477-486. <https://doi.org/10.2307/5338>.
- HUMMEL S, MEYER L, HACKLÄNDER K, WEBER D (2017): Activity of potential predators of European hare (*Lepus europaeus*) leverets and ground-nesting birds in wildflower strips. *Eur. J. Wildl. Res.* 63 (6), 102. <https://doi.org/10.1007/s10344-017-1158-6>.
- HUTCHINGS MR, HARRIS S (1996): The current status of the brown hare (*Lepus europaeus*) in Britain. [http://jncc.defra.gov.uk/pdf/pub96\\_brownhare\\_all\\_Reduced\\_PRINT.pdf](http://jncc.defra.gov.uk/pdf/pub96_brownhare_all_Reduced_PRINT.pdf), Stand: 21 May 2019.
- IASON GR, BOAG B (1988): Do intestinal helminths affect condition and fecundity of adult Mountain hares. *J. Wildl. Dis.* 24 (4), 599-605. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-24.4.599>.
- IRVIN AD (1970): A note on the gastro-intestinal parasites of British hares (*Lepus europaeus* and *L. timidus*). *J. Zool.* 162 (4), 544. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1970.tb01295.x>.
- IRVINE RJ (2006): Parasites and the dynamics of wild mammal populations. *Animal Science* 82 (6), 775-781. <https://doi.org/10.1017/asc2006106>.
- IVES AR, MURRAY DL (1997): Can sublethal parasitism destabilize predator-prey population dynamics? A model of snowshoe hares, predators and parasites. *J. Anim. Ecol.* 66 (2), 265-278. <https://doi.org/10.2307/6027>.

- JACOBSON HA, KIRKPATRICK RL, MCGINNES BS (1978): Disease and physiologic characteristics of 2 Cottontail populations in Virginia. *Wildl. Monogr.* (60), 6-53.
- JENNINGS N, SMITH RK, HACKLÄNDER K, HARRIS S, WHITE PCL (2006): Variation in demography, condition and dietary quality of hares *Lepus europaeus* from high-density and low-density populations. *Wildl. Biol.* 12 (2), 179-189. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2006\)12\[179:vidcad\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2006)12[179:vidcad]2.0.co;2).
- 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.
- JENSEN T-LW (2009): Identifying causes for population decline of the brown hare (*Lepus europaeus*) in agricultural landscapes in Denmark. PhD Thesis. National Environmental Research Institute, Aarhus University, Denmark and Department of Population Biology, University of Copenhagen, Denmark 197 S.
- JOHNSON M (2005): Habitat quality: a brief review for wildlife biologists. *Transactions of the Western Section of the Wildlife Society* 41, 31-41.
- KALUZINSKI J, PIELOWSKI Z (1976): The effect of technical agricultural operations on the hare population. In: PIELOWSKI Z, PUCEK Z (Hrsg.) *Ecology and management of European hare populations*. Polish Hunting Association. Warsaw, 205-211.
- KAPLAN EL, MEIER P (1958): Nonparametric-Estimation from Incomplete Observations. *J Am Stat Assoc* 53 (282), 457-481. <https://doi.org/10.2307/2281868>.
- KAUHALA K, HELLE P, HELLE E, KORHONEN J (1999): Impact of predator removal on predator and mountain hare populations in Finland. *Ann. Zool. Fenn.*, 139-148.
- 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. 53 S.
- KLINGER SR (2008): Ring-necked pheasant management plan for pennsylvania 2008-2017. Pennsylvania Game Commission, Bureau of Wildlife Management, Harrisburg, Pennsylvania. 121 S.
- KOKKO H, SUTHERLAND WJ (2001): Ecological traps in changing environments: Ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect. *Evol. Ecol. Res.* 3 (5), 537-551.
- KOVACS G (1983): Survival pattern in adult brown hares. *Acta Zool. Fenn.* 174, 69-70.
- KREBS CJ, BOONSTRA R, BOUTIN S, SINCLAIR ARE (2001): Conclusions and future research directions. In: KREBS CJ, BOUTIN SA, BOONSTRA R (Hrsg.) *Ecosystem dynamics of the boreal forest*. Oxford University Press. New York, 491-501.
- KUNST PJG, VAN DER WAL R, VAN WIEREN S (2001): Home ranges of brown hares in a natural salt marsh: comparisons with agricultural systems. *Acta Theriol.* 46 (3), 287-294. <https://doi.org/10.1007/bf03192435>.
- LABISKY RF (1957): Relation of hay harvesting to duck nesting under a refuge-permittee system. *J. Wildl. Manage.* 21, 194-200. <https://doi.org/10.2307/3797585>.
- LACK DL (1954): *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford, 343 S.
- LAMARQUE F, BARRATT J, MOUTOU F (1996): Principle diagnoses for determining causes of mortality in the European hare (*Lepus europaeus*) found dead in France between 1986 and 1994. *Gibier Faune Sauvage* 13, 53-72.

- LANGBEIN J, HUTCHINGS MR, HARRIS S, STOATE C, TAPPER SC, WRAY S (1999): Techniques for assessing the abundance of Brown hares *Lepus europaeus*. *Mamm. Rev.* 29 (2), 93-116. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.1999.00040.x>.
- LANGHAMMER M, GRIMM V, PÜTZ S, TOPPING CJ (2017): A modelling approach to evaluating the effectiveness of Ecological Focus Areas: The case of the European brown hare. *Land Use Pol.* 61, 63-79. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2016.11.004>.
- LAVAZZA A, COOKE BD (2018): Diseases of lagomorphs. In: SMITH AT, JOHNSTON CH, ALVES PC, HACKLÄNDER K (Hrsg.) *Lagomorphs: Pikas, Rabbits, and Hares of the World*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland, USA, 18-21.
- LENBURY Y, RATTANAMONGKONKUL S, TUMRASVIN N, AMORNSAMANKUL S (1999): Predator-prey interaction coupled by parasitic infection: Limit cycles and chaotic behavior. *Math. Comput. Model.* 30 (9-10), 131-146. [https://doi.org/10.1016/S0895-7177\(99\)00186-7](https://doi.org/10.1016/S0895-7177(99)00186-7).
- LINDSTRÖM E, ANDRÉN H, ANGELSTAM P, CEDERLUND G, HÖRNFELDT B, JÄDERBERG L, LEMNELL PA, MARTINSSON B, SKÖLD K, SWENSON JE (1994): Disease reveals the predator: Sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. *Ecology* 75 (4), 1042-1049. <https://doi.org/10.2307/1939428>.
- LINDSTRÖM E, ANDRÉN H, ANGELSTAM P, WIDEN P (1986): Influence of predators on hare populations in Sweden - a critical review. *Mamm. Rev.* 16 (3-4), 151-156. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1986.tb00036.x>.
- MACDONALD DW, TATTERSHALL FH, JOHNSON PJ, CARBONE C, REYNOLDS JC, LANGBEIN J, RUSHTON SP, SHIRLEY MDF (2000): *Managing British mammals: case studies from the hunting debate*. Wildlife Conservation Research Unit. University of Oxford. 165 S.
- MANKIN PC, WARNER RE (1992): Vulnerability of ground nests to predation on an agricultural habitat island in east-central Illinois. *Am. Midl. Nat.* 128 (2), 281-291. <https://doi.org/10.2307/2426462>.
- MARBOUTIN E, AEBISCHER NJ (1996): Does harvesting arable crops influence the behaviour of the European hare *Lepus europaeus*? *Wildl. Biol.* 2 (2), 83-91. <https://doi.org/10.2981/wlb.1996.036>.
- MARBOUTIN E, BENMERGUI M, PRADEL R, FIECHTER A (1990): Survival patterns in wild and captive-reared leverets (*Lepus europaeus* Pallas) determined by telemetry. *Gibier Faune Sauvage* 7, 325-342.
- MARBOUTIN E, BRAY Y, PEROUX R, MAUVY B, LARTIGES A (2003): Population dynamics in European hare: breeding parameters and sustainable harvest rates. *J. Appl. Ecol.* 40 (3), 580-591. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00813.x>.
- MARBOUTIN E, HANSEN K (1998): Survival rates in a nonharvested brown hare population. *J. Wildl. Manage.* 62 (2), 772-779. <https://doi.org/10.2307/3802354>.
- MARBOUTIN E, PEROUX R (1995): Survival pattern of European hare in a decreasing population. *J. Appl. Ecol.* 32 (4), 809-816. <https://doi.org/10.2307/2404820>.
- MARSHALL E (2004): Agricultural landscapes: field margin habitats and their interaction with crop production. *J. Crop Improv.* 12, 365-404. [https://doi.org/10.1300/J411v12n01\\_05](https://doi.org/10.1300/J411v12n01_05).
- MARTINET L, DEMARNE Y (1984): Nursing behaviour and lactation in the brown hare (*Lepus europaeus*) raised in captivity. *Acta Zool. Fenn.* 171, 187-190.
- MATHILDE LT, YVES H, ODELINE D, JEAN-PATRICE R, CAROLINE H (2017): Diets derived from maize monoculture cause maternal infanticides in the endangered European hamster due to a vitamin B3 deficiency. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* 284 (1847), 20162168. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2168>.

- MCLAREN GW, HUTCHINGS MR, HARRIS S (1997): Why are brown hares (*Lepus europaeus*) rare in pastoral landscapes in Great Britain? *Gibier Faune Sauvage* 14, 335-348.
- MECH LD, BARBER SM (2002): A critique of wildlife radio-tracking and its use in National Parks: a report to the National Park Service. U. S. Geological Survey, Jamestown, ND. 80 S.
- MEICHTRY-STIER KS, JENNY M, ZELLWEGER-FISCHER J, BIRRER S (2014): Impact of landscape improvement by agri-environment scheme options on densities of characteristic farmland bird species and brown hare (*Lepus europaeus*). *Agric. Ecosyst. Environ.* 189, 101-109. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.02.038>.
- MEISNER K, SUNDE P, CLAUSEN KK, CLAUSEN P, FÆLLED CC, HOELGAARD M (2014): Foraging ecology and spatial behaviour of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a wet grassland ecosystem. *Acta Theriol.* 59 (3), 377-389. <https://doi.org/10.1007/s13364-014-0178-9>.
- MILANOVA ZB, DIMOV SB (1990): Losses of offsprings in the population of *Lepus europaeus* Pall. 1978 at mechanized harvest of alfalfa. *Ekologiya* 23, 47-51.
- MILLÁN J, GORTÁZAR C, TIZZANI P, BUENESTADO FJ (2002): Do helminths increase the vulnerability of released pheasants to fox predation? *J. Helminthol.* 76 (3), 225-229. <https://doi.org/10.1079/JOH2002125>.
- MILONSKI M (1958): The significance of farmland for waterfowl nesting and techniques for reducing losses due to agricultural practices. Transactions of the 23rd North American Wildlife and Natural Resources Conference, St. Louis, Missouri, 3.-5. March 1958. Vol. 23, 215-228.
- MISENHELTER MD, ROTENBERRY JT (2000): Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in sage sparrows. *Ecology* 81 (10), 2892-2901. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2892:Cacoho\]2.0.Co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2892:Cacoho]2.0.Co;2).
- MISIOROWSKA M, WASILEWSKI M (2012): Survival and causes of death among released brown hares (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) in Central Poland. *Acta Theriol.* 57 (4), 305-312. <https://doi.org/10.1007/s13364-012-0081-1>.
- MITCHELL-JONES AJ, AMORI G, BOGDANOWICZ W, KRYSUFEK B, REIJNDERS PJH, SPITZENBERGER F, STUBBE M, THISSEN JBM, VOHRALÍK V, ZIMA J (1999): The Atlas of European Mammals. T. & A.D. Poyser, London.
- MOSS R, TRENHOLM IB, WATSON A, PARR R (1990): Parasitism, predation and survival of hen red grouse *Lagopus lagopus scoticus* in spring. *J. Anim. Ecol.* 59, 631-642. <https://doi.org/10.2307/4885>.
- MURRAY DL (2002): Differential body condition and vulnerability to predation in snowshoe hares. *J. Anim. Ecol.* 71 (4), 614-625. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00632.x>.
- MURRAY DL, CARY JR, KEITH LB (1997): Interactive effects of sublethal nematodes and nutritional status on snowshoe hare vulnerability to predation. *J. Anim. Ecol.* 66 (2), 250-264. <https://doi.org/10.2307/6026>.
- MURRAY DL, KEITH LB, CARY JR (1998): Do parasitism and nutritional status interact to affect production in snowshoe hares? *Ecology* 79 (4), 1209-1222. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1209:DPANSI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1209:DPANSI]2.0.CO;2).
- NEU CW, BYERS CR, PEEK JM (1974): A technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.* 38 (3), 541-545. <https://doi.org/10.2307/3800887>.
- NEWAY S, SHAW DJ, KIRBY A, MONTIETH P, HUDSON PJ, THIRGOOD SJ (2005): Prevalence, intensity and aggregation of intestinal parasites in mountain hares and their potential impact on population dynamics. *Int. J. Parasitol.* 35 (4), 367-373. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2004.12.003>.

- NEWY S, THIRGOOD SJ, HUDSON PJ (2004): Do parasite burdens in spring influence condition and fecundity of female mountain hares *Lepus timidus*? *Wildl. Biol.* 10 (3), 171-176. <https://doi.org/10.2981/wlb.2004.023>.
- NEWSOME AE, PARER I, CATLING PC (1989): Prolonged prey suppression by carnivores - predator-removal experiments. *Oecologia* 78 (4), 458-467. <https://doi.org/10.1007/BF00378734>.
- O'DONOGHUE M (1991): Reproduction, juvenile survival and movements of Snowshoe hares at a cyclic population peak. M. Sc. Thesis. University of British Columbia 128 S.
- O'DONOGHUE M (1994): Early survival of juvenile snowshoe hares. *Ecology* 75 (6), 1582-1592. <https://doi.org/10.2307/1939619>.
- O'DONOGHUE M, BERGMAN CM (1992): Early movements and dispersal of juvenile snowshoe hares. *Can. J. Zool.* 70 (9), 1787-1791. <https://doi.org/10.1139/z92-246>.
- OELKE H, KUKLIK H-W, NIELITZ U (1992): Die Vögel der Börden im nordwestlichen und nordöstlichen Harzvorland. *Beitr. Naturk. Niedersachsens* 45, 153-176.
- PANEK M, KAMIENIARZ R, BRESIŃSKI W (2006): The effect of experimental removal of red foxes *Vulpes vulpes* on spring density of brown hares *Lepus europaeus* in western Poland. *Acta Theriol.* 51 (2), 187-193. <https://doi.org/10.1007/BF03192670>.
- 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. <https://doi.org/10.2307/3545958>.
- PECH RP, SINCLAIR ARE, NEWSOME AE, CATLING PC (1992): Limits to predator regulation of rabbits in australia - evidence from predator-removal experiments. *Oecologia* 89 (1), 102-112. <https://doi.org/10.1007/BF00319021>.
- PÉPIN D (1979): Body weight of hares in the Paris Basin (France). In: MYERS K, MAC INNES CD (Hrsg.) *Proceedings of World Lagomorph Conference*, Guelph, Canada, 12.-16. August 1979. 229-238.
- PÉPIN D (1987): Dynamics of a heavily exploited population of brown hare in a large-scale farming area. *J. Appl. Ecol.* 24 (3), 725-734. <https://doi.org/10.2307/2403976>.
- PÉPIN D (1989): Variation in survival of Brown hare (*Lepus europaeus*) leverets from different farmland areas in the Paris basin. *J. Appl. Ecol.* 26 (1), 13-23. <https://doi.org/10.2307/2403647>.
- PÉPIN D, ANGIBAULT JM (2007): Selection of resting sites by the European hare as related to habitat characteristics during agricultural changes. *Eur. J. Wildl. Res.* 53 (3), 183-189. <https://doi.org/10.1007/s10344-007-0087-1>.
- PESCADOR M, PERIS S (2001): Effects of land use on nest predation: an experimental study in Spanish croplands. *Folia Zoologica* 50 (2), 127-136.
- PETROVAN SO, WARD AI, WHEELER PM (2013): Habitat selection guiding agri-environment schemes for a farmland specialist, the brown hare. *Anim. Conserv.* 16 (3), 344-352. <https://doi.org/10.1111/acv.12002>.
- PIELOWSKI Z (1976): The role of foxes in the reduction of the European hare population. In: PIELOWSKI Z, PUCEK Z (Hrsg.) *Ecology and management of European hare populations*. Polish Hunting Association. Warsaw, 135-148.
- PIELOWSKI Z, RACZYŃSKI J (1976): Ecological conditions and rational management of hare populations. In: PIELOWSKI Z, PUCEK Z (Hrsg.) *Ecology and management of European hare populations*. Polish Hunting Association. Warsaw, 269-286.
- POLI A, NIGRO M, GALLAZZI D, SIRONI G, LAVAZZA A, GELMETTI D (1991): Acute hepatitis in the European brown hare (*Lepus europaeus*) in Italy. *J. Wildl. Dis.* 27 (4), 621-629. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-27.4.621>.

- POLLOCK KH, WINTERSTEIN SR, BUNCK CM, CURTIS PD (1989): Survival analysis in telemetry studies: the staggered entry design. *J. Wildl. Manage.* 53 (1), 7-15.  
<https://doi.org/10.2307/3801296>.
- POSAUTZ A, LONCARIC I, LUNDIN M, HOFFMANN D, LAVAZZA A, KELEMEN Z, BEIGLBÖCK C, WALZER C, KÜBBER-HEISS A (2015): Health screening of free-ranging European brown hares (*Lepus europaeus*) on the German North-Sea island Pellworm. *Acta Vet. Scand.* 57 (1), 43-43. <https://doi.org/10.1186/s13028-015-0132-0>.
- POTTS GR (1986): *The Partridge. Pesticides, Predation and Conservation.* Collins, London, 274 S.
- POTTS GR, TAPPER AC, HUDSON PJ (1984): Population fluctuations in red grouse: analysis of bag records and a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 53, 21-36.  
<https://doi.org/10.2307/4339>.
- PREISSER EL (2009): The physiology of predator stress in free-ranging prey. *J. Anim. Ecol.* 78 (6), 1103-1105. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01602.x>.
- PREISSER EL, BOLNICK DI, BENARD MF (2005): Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology* 86 (2), 501-509.  
<https://doi.org/10.1890/04-0719>.
- PURCELL KL, VERNER J (1998): Density and reproductive success of California Towhees. *Conserv. Biol.* 12 (2), 442-450. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.96354.x>.
- RATTENBORG E (1997): Diseases in the Danish brown hare population (*Lepus europaeus*). *Gibier Faune Sauvage* 14, 530-531.
- REICHLIN T, KLANSEK E, HACKLÄNDER K (2006): Diet selection by hares (*Lepus europaeus*) in arable land and its implications for habitat management. *Eur. J. Wildl. Res.* 52 (2), 109-118. <https://doi.org/10.1007/s10344-005-0013-3>.
- REID N, McDONALD RA, MONTGOMERY WI (2007): Factors associated with hare mortality during coursing. *Anim. Welfare* 16, 427-434.
- REID N, McDONALD RA, MONTGOMERY WI (2010): Homogeneous habitat can meet the discrete and varied resource requirements of hares but may set an ecological trap. *Biol. Conserv.* 143 (7), 1701-1706. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.041>.
- REITZ F, LEOANRD Y (1994): Characteristics of European hare *Lepus europaeus* use of space in a french agricultural region of intensive farming. *Acta Theriol.* 39 (2), 143-157.  
<https://doi.org/10.4098/AT.arch.94-18>.
- REITZ F, LEONARD V (1993): La survie estivale et automnale du lièvre d'Europe (*Lepus europaeus*) dans une plaine de grande culture du Bassin parisien. *Gibier Faune Sauvage* 10, 167-172.
- REYNOLDS JC, TAPPER SC (1995a): The ecology of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to small game in rural southern England. *Wildl. Biol.* 1 (2), 105-119.  
<https://doi.org/10.2981/wlb.1995.0016>.
- REYNOLDS JC, TAPPER SC (1995b): Predation by foxes *Vulpes vulpes* on brown hares *Lepus europaeus* in central southern England, and its potential impact on annual population growth. *Wildl. Biol.* 1 (3), 145-158. <https://doi.org/10.2981/wlb.1995.019>.
- RIGO N, TROCINO A, POPPI L, GIACOMELLI M, GRILLI G, PICCIRILLO A (2015): Performance and mortality of farmed hares. *Animal* 9 (6), 1025-1031.  
<https://doi.org/10.1017/S175173111500021X>.
- RIMKUS G, WOLF M (1987): Contamination of game by harmful substances in Schleswig-Holstein. 2. Communication: residues of dieldrin, heptachlor epoxide and other cyclo-diene insecticides in liver fat of hares. *Z. Lebensm. Unters. Forsch. - Eur. Food Res. Technol.* 184, 308-312. <https://doi.org/10.1007/BF01027669>.

- ROEDENBECK IA, VOSER P (2008): Effects of roads on spatial distribution, abundance and mortality of brown hare (*Lepus europaeus*) in Switzerland. *Eur. J. Wildl. Res.* 54 (3), 425-437. <https://doi.org/10.1007/s10344-007-0166-3>.
- ROELLIG K, MENZIES BR, HILDEBRANDT TB, GOERITZ F (2011): The concept of superfetation: a critical review on a 'myth' in mammalian reproduction. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 86 (1), 77-95. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00135.x>.
- RONGET V, GAILLARD J-M, COULSON T, GARRATT M, GUEYFFIER F, LEGA J-C, LEMAÎTRE J-F (2018): Causes and consequences of variation in offspring body mass: meta-analyses in birds and mammals. *Biol. Rev.* 93 (1), 1-27. <https://doi.org/10.1111/brv.12329>.
- RONGSTAD OJ, TESTER JR (1971): Behavior and maternal relations of young snowshoe hares. *J. Wildl. Manage.* 35 (2), 338-346. <https://doi.org/10.2307/3799610>.
- ROYAMA T (1992): Analytical population dynamics. 1 Aufl., Chapman & Hall, London ; New York, 371 S.
- SALEK M, KREISINGER J, SEDLACEK F, ALBRECHT T (2010): Do prey densities determine preferences of mammalian predators for habitat edges in an agricultural landscape? *Landscape Urban Plann.* 98 (2), 86-91. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.07.013>.
- SCARLATESCU G, ALMASAN H, BALBUTIA T, BODEA M, DRAGOMIR N (1967): Studies on game losses due to agricultural activity. *Actes du VIIème Congrès, Union Int. des Biologistes du Gibier, Beograd-Ljubljana, September 1965.* 321-324.
- SCHAI-BRAUN SC, HACKLÄNDER K (2016): Family Leporidae (hares and rabbits). In: WILSON DE, LACHER TE, MITTERMEIER RA (Hrsg.) *Handbook of the Mammals of the World.* Lynx Edicions. Vol. 6, Lagomorphs and Rodents I. Barcelona, Spain, 62-148.
- SCHAI-BRAUN SC, REICHLIN TS, RUF T, KLANSEK E, TATARUCH F, ARNOLD W, HACKLÄNDER K (2015): The European hare (*Lepus europaeus*): A picky herbivore searching for plant parts rich in fat. *PLoS ONE* 10 (7), e0134278. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134278>.
- SCHAI-BRAUN SC, RÖDEL HG, HACKLÄNDER K (2012): The influence of daylight regime on diurnal locomotor activity patterns of the European hare (*Lepus europaeus*) during summer. *Mamm. Biol.* 77 (6), 434-440. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2012.07.004>.
- SCHAI-BRAUN SC, WEBER D, HACKLÄNDER K (2013): Spring and autumn habitat preferences of active European hares (*Lepus europaeus*) in an agricultural area with low hare density. *Eur. J. Wildl. Res.* 59 (3), 387-397. <https://doi.org/10.1007/s10344-012-0684-5>.
- SCHLAEPFER MA, RUNGE MC, SHERMAN PW (2002): Ecological and evolutionary traps. *Trends Ecol. Evol.* 17 (10), 474-480. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02580-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02580-6).
- SCHMIDT KA (1999): Foraging theory as a conceptual framework for studying nest predation. *Oikos* 85 (1), 151-160. <https://doi.org/10.2307/3546801>.
- SCHMIDT NM, ASFERG T, FORCHHAMMER MC (2004): Long-term patterns in European brown hare population dynamics in Denmark: effects of agriculture, predation and climate. *BMC Ecol.* 4, 15. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-4-15>.
- SCHNEIDER MF (2001): Habitat loss, fragmentation and predator impact: Spatial implications for prey conservation. *J. Appl. Ecol.* 38 (4), 720-735. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00642.x>.
- SCHRANCK BW (1972): Waterfowl nest cover and some predation relationships. *J. Wildl. Manage.* 36 (1), 182-186. <https://doi.org/10.2307/3799210>.

- SCHWEIGMANN NJ, 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. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 90 (3), 429-431. <https://doi.org/10.1590/S0074-02761995000300022>.
- SCICLUNA MT, LAVAZZA A, CAPUCCI L (1994): European brown hare syndrome in northern Italy: results of a virological and serological survey. Rev. Sci. Tech. Off. Int. Epizoot. 13 (3), 893-894. <https://doi.org/10.20506/rst.13.3.801>.
- 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. Vet. Parasitol. 93 (1), 13-28. [https://doi.org/10.1016/S0304-4017\(00\)00325-3](https://doi.org/10.1016/S0304-4017(00)00325-3).
- SEMEL B, SHERMAN PW (2001): Intraspecific parasitism and nest-site competition in wood ducks. Anim. Behav. 61, 787-803. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1657>.
- SEPPALA O, KARVONEN A, VALTONEN ET (2006): Host manipulation by parasites and risk of non-host predation: is manipulation costly in an eye fluke-fish interaction? Evol. Ecol. Res. 8 (5), 871-879.
- SEPPALA O, VALTONEN ET, BENESH DP (2008): Host manipulation by parasites in the world of dead-end predators: adaptation to enhance transmission? Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci. 275 (1643), 1611-1615. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0152>.
- SEYMOUR AS, HARRIS S, RALSTON C, WHITE PCL (2003): Factors influencing the nesting success of lapwings *Vanellus vanellus* and behaviour of red fox *Vulpes vulpes* in lapwing nesting sites. Bird Study 50 (1), 39-46. <https://doi.org/10.1080/00063650309461288>.
- SEYMOUR AS, HARRIS S, WHITE PCL (2004): Potential effects of reserve size on incidental nest predation by red foxes *Vulpes vulpes*. Ecol. Model. 175 (1), 101-114. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.10.012>.
- SHAW JL (1990): Effects of the caecal nematode *Trichostrongylus tenuis* on egg-laying by captive red grouse. Res. Vet. Sci. 48, 59-63. [https://doi.org/10.1016/S0034-5288\(18\)31510-8](https://doi.org/10.1016/S0034-5288(18)31510-8).
- SHEHATA AA, SCHRÖDL W, ALDIN AA, HAFEZ HM, KRÜGER M (2013): The effect of glyphosate on potential pathogens and beneficial members of poultry microbiota in vitro. Curr. Microbiol. 66 (4), 350-358. <https://doi.org/10.1007/s00284-012-0277-2>.
- SIBLY RM, BROWN JH (2009): Mammal reproductive strategies driven by offspring mortality-size relationships. Am. Nat. 173 (6), E185-199. <https://doi.org/10.1086/598680>.
- SINCLAIR ARE, OLSEN PD, REDHEAD TD (1990): Can predators Regulate Small Mammal populations - evidence from house mouse outbreaks in Australia. Oikos 59 (3), 382-392. <https://doi.org/10.2307/3545150>.
- SLAMEČKA J (1991): The influence of oecological arrangements on brown hare population. In: CÁNYI S, ERNHAFT J (Hrsg.) Transactions of the XXth Congress of the International Union of Game Biologists, Gödöllő, Hungary. Vol. 1, 340-346.
- SMEDSHAUG CA, SELAS V, LUND SE, SONERUD GA (1999): The effect of a natural reduction of red fox *Vulpes vulpes* on small game hunting bags in Norway. Wildl. Biol. 5 (3), 157-166. <https://doi.org/10.2981/wlb.1999.020>.
- SMITH EA, MULDER MB, HILL K (2001): Controversies in the evolutionary social sciences: a guide for the perplexed. Trends Ecol. Evol. 16 (3), 128-135. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02077-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02077-2).
- SMITH RK, JENNINGS NV, ROBINSON A, HARRIS S (2004): Conservation of European hares *Lepus europaeus* in Britain: is increasing habitat heterogeneity in farmland the answer? J. Appl. Ecol. 41 (6), 1092-1102. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00976.x>.

- SMITH RK, VAUGHAN JENNINGS N, 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. *Mamm. Rev.* 35 (1), 1-24. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00057.x>.
- SOUTHWOOD TRE, COMINS HN (1976): Synoptic Population Model. *J. Anim. Ecol.* 45 (3), 949-965. <https://doi.org/10.2307/3591>.
- SOVERI T, VALTONEN M (1983): Endo-parasites of hares (*Lepus timidus* L. and *Lepus europaeus* Pallas) in Finland. *J. Wildl. Dis.* 19 (4), 337-341. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-19.4.337>.
- SPITTLER H (2000): Niederwildgerechte Flächenstilllegung. *LÖBF-Mitteilungen* 1/2000, 12-19.
- STALDER GL, PINIOR B, ZWIRZITZ B, LONCARIC I, JAKUPOVIC D, VETTER SG, SMITH S, POSAUTZ A, HOELZL F, WAGNER M, HOFFMANN D, KUEBBER-HEISS A, MANN E (2019): Gut microbiota of the European brown hare (*Lepus europaeus*). *Sci. Rep.* 9. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39638-9>.
- STOATE C, TAPPER SC (1993): The impact of three hunting methods on brown hare (*Lepus europaeus*) populations in Britain. *Gibier Faune Sauvage* 10, 229-240.
- STOTT P, O'CALLAGHAN M, PHILLIPS P, VERBYLA A (2009): The experimental establishment of ruminant nematodes in European hares (*Lepus europaeus*). *Vet. Parasitol.* 159 (1), 82-85. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2008.10.016>.
- STRAUSS E, GEHLE T (2003): Flächenstilllegung und Artenvielfalt: Erkenntnisse aus der Wildtierforschung über die Bewertung von Populationsentwicklungen. In: STIFTUNG DW (Hrsg.) *Die Zukunft der Flächenstilllegung im Rahmen der EU-Agrarpolitik*. Elbwerkstädten. Hamburg, 95-108.
- STRAUSS E, GRAUER A, BARTEL M, KLEIN R, WENZELIDES L, GREISER G, MUCHIN A, NOSEL H, WINTER A (2008): The German wildlife information system: population densities and development of European hare (*Lepus europaeus* PALLAS) during 2002-2005 in Germany. *Eur. J. Wildl. Res.* 54 (1), 142-147. <https://doi.org/10.1007/s10344-007-0112-4>.
- SYMONS D (1990): Adaptiveness and Adaptation. *Ethol. Sociobiol.* 11 (4-5), 427-444. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(90\)90019-3](https://doi.org/10.1016/0162-3095(90)90019-3).
- SZENTIKS CA, FRANKE M, FRÖLICH K, STARK R, VOIGT U, SPECK S (2009a): Ergebnisse der histopathologischen Untersuchungen von erlegten Feldhasen (*Lepus europaeus*) aus Niedersachsen. *Beitr. Jagd Wildforsch.* 34, 411-413.
- SZENTIKS CA, FRANKE M, FRÖLICH K, STARK R, VOIGT U, SPECK S (2009b): Investivagtions on health status in German European brown hares (*Lepus europaeus*) with regard to diseases possibly affecting juvenile mortality. *Beitr. Jagd Wildforsch.* 34, 415-416.
- TAPPER S, YALDEN DW (2010): *The Brown Hare*. The Mammal Society, Southampton, UK.
- TAPPER SC, BARNES RFW (1986): Influence of farming practice on the ecology of the Brown hare (*Lepus europaeus*). *J. Appl. Ecol.* 23 (1), 39-52. <https://doi.org/10.2307/2403079>.
- TAPPER SC, BROCKLESS M, POTTS GR (1991): The Salisbury Plain predation experiment: the conclusion. *The Game Conservancy Review of 1990*. Fordingbridge, Hampshire. 87-91 S.
- THOMAS F, RENAUD F, DE MEEUS T, POULIN R (1998): Manipulation of host behaviour by parasites: ecosystem engineering in the intertidal zone? *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* 265 (1401), 1091-1096. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0403>.
- TOMPKINS DM, DOBSON AP, ARNEBER P, BEGON M, CATTADORI IM, GREENMAN JV, HEESTERBEEK JAP, HUDSON PJ, D. N, PUGLIESE D, RIZZOLI A, ROSA R, ROSSO F,

- WILSON K (2002): Parasites and host population dynamics. In: HUDSON PJ, RIZZOLI A, GRENFELL BT, HEESTERBEEK H, DOBSON AP (Hrsg.) *The Ecology of Wildlife Diseases*. Oxford University Press. New York, 45-62.
- 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. <https://doi.org/10.17221/2050-VETMED>.
- VAN STIPHOUT L, WAGEMAKER D (2013): Crucial periods for brown hares (*Lepus europaeus*) in a multi predator environment with regard to their seasonal energy demand. Research report. Univ. of Applied Sciences Van Hall Larenstein. Leeuwarden. 50 S.
- VAUGHAN N, LUCAS E-A, HARRIS S, WHITE PCL (2003): Habitat associations of European hares *Lepus europaeus* in England and Wales: implications for farmland management. *J. Appl. Ecol.* 40 (1), 163-175. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00784.x>.
- VOIGT U, SIEBERT U (2019): Living on the edge - circadian habitat usage in pre-weaning European hares (*Lepus europaeus*) in an intensively used agricultural area. *PLoS ONE* 14 (9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222205>.
- 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. In: ZIMEN E (Hrsg.) *The Red Fox: Symposium on Behaviour and Ecology*. Springer Netherlands. Dordrecht, 53-64.
- VON SECK-LANZENDORF S (1997): Der Einfluss des Ökofaktors Erkrankungen auf die Populationsentwicklung des Feldhasen (*Lepus europaeus*) im Forschungsrevier Czempin in Polen. Dissertation. Freie Universität Berlin.
- WASILEWSKI M (1991): Population-dynamics of the European hare *Lepus europaeus* Pallas, 1778 in central Poland. *Acta Theriol.* 36 (3-4), 267-274. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.91-27>.
- WATSON A, HEWSON R (1973): Population densities of mountain hares (*Lepus timidus*) on western Scottish and Irish moors and on Scottish hills. *J. Zool.* 170 (Jun), 151-159. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1973.tb01371.x>.
- WHITE GC, GARROTT RA (1990): Chapter 4 - Estimating Animal Locations. In: WHITE GC, GARROTT RA (Hrsg.) *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Academic Press. San Diego, 41-78.
- WHITE P, BAKER PJ, G. G, SMART JCR, MOBERLY RL, MCLAREN G, ANSELL RJ, HARRIS S (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. 154 S.
- WIBBELT G, FRÖLICH K (2005): Infectious diseases in European brown hare (*Lepus europaeus*). *Wildlife Biology in Practice* 1, 86-93.
- WICKHAM H (2016): *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- WILLIAMS PD, DAY T (2001): Interactions between sources of mortality and the evolution of parasite virulence. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* 268 (1483), 2331-2337. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1795>.
- WILSON EA, LESLIE AS (1911): Grouse disease. In: LESLIE AS, SHIPLEY AE (Hrsg.) *Committee of Inquiry on Grouse Disease. The grouse in health and disease*. Smith, Elder & Company, London, United Kingdom. Vol. I. 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 AA, FINK AD, THOMPSON FR (2001): Edge effects and ecological traps: Effects on shrubland birds in Missouri. *J. Wildl. Manage.* 65 (4), 668-675. <https://doi.org/10.2307/3803018>.
- YANES M, SUÁREZ F (1996): Incidental nest predation and lark conservation in an Iberian semiarid shrubsteppe. *Conserv. Biol.* 10 (3), 881-887. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10030881.x>.
- ZANNI ML, BENASSI MC, SCICLUNA MT, LAVAZZA A, CAPUCCI L (1993): Clinical evolution and diagnosis of an outbreak of European brown hare syndrome in hares reared in captivity. *Rev. Sci. Tech. Off. Int. Epizoot.* 12 (3), 931-940. <https://doi.org/10.20506/rst.12.3.727>.
- ZELLWEGGER-FISCHER J, KÉRY M, PASINELLI G (2011): Population trends of brown hares in Switzerland: The role of land-use and ecological compensation areas. *Biol. Conserv.* 144 (5), 1364-1373. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.11.021>.
- ZÖRNER H (1996): *Der Feldhase: Lepus europaeus*. 3 Aufl., Spektrum Akademischer Verlag, 172 S.



## Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die Dissertation „Raumnutzung und Überlebensraten bei juvenilen Feldhasen (*Lepus europaeus*)“ selbstständig verfasst habe. Bei der Anfertigung wurden folgende Hilfen Dritter in Anspruch genommen:

**Es wurden keine Hilfen Dritter in Anspruch genommen.**

Ich habe keine entgeltliche Hilfe von Vermittlungs- bzw. Beratungsdiensten (Promotionsberater oder anderer Personen) in Anspruch genommen. Niemand hat von mir unmittelbar oder mittelbar entgeltliche Leistungen für Arbeiten erhalten, die im Zusammenhang mit dem Inhalt der vorgelegten Dissertation stehen. Ich habe die Dissertation an folgenden Institutionen angefertigt:

**Institut für Terrestrische und Aquatische Wildtierforschung,**  
Stiftung Tierärztliche Hochschule Hannover  
Bischofsholer Damm 15, 30173 Hannover

Die Dissertation wurde bisher nicht für eine Prüfung oder Promotion oder für einen ähnlichen Zweck zur Beurteilung eingereicht. Ich versichere, dass ich die vorstehenden Angaben nach bestem Wissen vollständig und der Wahrheit entsprechend gemacht habe.

.....

Datum, eigenhändige Unterschrift



## Danksagung

Mein besonderer Dank gilt zu allererst Frau Prof. Prof. h. c. Dr. Ursula Siebert für die Betreuung dieser Arbeit, insbesondere für ihre unendliche Geduld und das entgegengebrachte Vertrauen während dieses langen Zeitraumes. Herrn Prof. Dr. Bernd Schröder sei ebenfalls für die freundliche Übernahme der Betreuung gedankt.

Für die allumfassende Unterstützung und stets konstruktiven Anregungen danke ich meinen wissenschaftlichen Kollegen Dr. Egbert Strauß, Dr. Oliver Keuling und in ganz besonderem Maße Raoul Reding sehr herzlich.

Für die tatkräftige Unterstützung bei den Feldarbeiten und ihre Begeisterung im Umgang mit Junghasen bedanke ich mich herzlich bei M. Franke, J. Hindersin, K. Jochum, I. Klages, A. Krug und M. Marklewitz.

Weiterhin sei dem Niedersächsischen Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz als Mittelgeber und der Landesjägerschaft Niedersachsen e.V. für die Zustimmung gedankt.

Ganz besonderer Dank gilt den beteiligten Jägern und Landwirten G. Fasterding, M. Schrader, F. Roehrbein und D. Bartsch für Ihre tatkräftige Unterstützung, Gastfreundschaft und Akzeptanz.

Herrn Prof. Dr. Dr. habil. K. Pohlmeier danke ich in vielerlei Hinsicht, jedoch besonders für die prägende Wegbegleitung vom ersten Hasen an.

Ich danke besonders der Familie von Dalwigk, die mir stets eine Richtung vorgab und ohne die ich das Studium der Biologie sowie die Jagd als Einstiegshilfe in das Berufsleben nicht begonnen hätte.

An letzter Stelle stehend, aber dafür im Herzen ganz weit vorn, gebührt unendlicher Dank meiner Familie, dessen angemessener Umfang kaum in Worte zu fassen ist. Der Verzicht in den letzten Jahren war groß und umso glücklicher bin ich, in dieser Phase dennoch so viel Vertrauen, Unterstützung, Verständnis und Liebe erfahren zu haben.