

Pro gradu -tutkielma

**Syö tai tule syödyksi: Vaikuttaako ravitsemustila
metsämyyrän (*Myodes glareolus*)
ruokailukäyttäytymiseen ja lisääntymiseen
petoriskin alaisuudessa?**

Annamari Sallinen



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja evoluutiobiologia

12.02.2021

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta
Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Ekologia ja evoluutiobiologia

Annamari Sallinen: Syö tai tule syödyksi: Vaikuttaako ravitsemustila metsämyyrän (*Myodes glareolus*) ruokailukäyttäytymiseen ja lisääntymiseen petoriskin alaisuudessa?
Pro gradu -tutkielma: 52 s
Työn ohjaajat: Tutkimuskoordinaattori Marko Haapakoski ja professori Hannu Ylönen
Tarkastajat: Dosentti Esa Koskela ja FT Saana Sipari
2.2021

Hakusanat: kelpoisuus, luovutustiheys, ravintoarvo, ruokailu, saalistusriski

Saaliseläinten ruokailuun vaikuttavat muun muassa ravitsemustila ja petoriski. Ravitsemustilan vaikutusta ruokailupäätöksiin korkean petopaineen alaisuudessa on tutkittu vasta vähän. Tutkimuksessa pyrittiin selvittämään, vaikuttaako ravitsemustila metsämyyrän (*Myodes glareolus*) ruokailupäätökseen petoriskin alaisuudessa ja vaikuttaako se mahdollisen energiansaannin kautta myyrän lisääntymiseen. Myyrille annettiin laboratoriossa joko 30 % tai 8 % proteiinia sisältäviä pellettejä ja niiden ruokailukäyttäytymistä mitattiin Konneveden tutkimusaseman myyrätarhoissa keinotekoisilla ravintolaikuilla, jotka sisälsivät auringonkukansiemeniä ja hiekkaa. Ravintolaikkujen viereen laitettiin joko lumikon (*Mustela nivalis*) hajuista tai puhdasta purua. Laikuille jäänestä ravinnosta laskettiin luovutustiheys eli GUD (=Giving-up-density). GUD on osuus ravinnonmäärästä, jonka eläin jättää laikkuun, kun ravinnon etsimisen aika kasvaa sen vähetessä. Myyrien pariteltua tarhoissa naaraat siirrettiin laboratorioon synnyttämään, jossa poikueiden koko ja poikasten paino mitattiin. Luovutustiheyksissä oli eroja vain toisella ja kolmannella viikolla, mutta haju ja ravinto vaikuttivat yhdessä luovutustiheyksiin. Hyvän ravinnon myyrät suosivat puhdasta purua sisältäviä laikkuja ja huonon ravinnon myyrät lumikonhajuisia laikkuja. Eri ravitsemustaustalla olleet naaraat eivät eronneet toisistaan poikueen koossa tai poikasten painossa. Tulokset osoittavat, että huonon ravitsemustilan myyrät ottivat suurempia riskejä kuin hyvän ravitsemustilan myyrät. Ravintokäsittely ei vaikuttanut kuitenkaan myyrien lisääntymiseen.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science
Department of Biological and Environmental Science
Ecology and Evolutionary Biology

Annamari Sallinen: Eat or be eaten: Does the nutritional status affect to foraging behavior and reproduction of the bank vole (*Myodes glareolus*) under the risk of predation?

MSc thesis: 52 p

Supervisors: Research coordinator Marko Haapakoski and professor Hannu Ylönen

Inspectors: Docent Esa Koskela and FT Saana Sipari

2.2021

Keywords: fitness, giving-up-density, nutritional value, feeding, predation risk

Both nutritional status and risk of predation affect foraging of prey animals. There are only a few studies which have studied how an animal's nutritional status will affect its foraging decisions under high predation risk. The goal of the research was to study does the nutritional status affect to the bank vole's (*Myodes glareolus*) foraging decision under the risk of predation and does this affect to vole's reproduction via obtained energy. Voles were given either 30 % or 8 % protein-containing pellets in the laboratory, and their foraging behavior was subsequently measured using artificial food patches in field enclosures at Konnevesi research station. Patches contained sunflower seeds mixed to sand and next to them was put either clean bedding or the least weasels' (*Mustela nivalis*) beddings. Food which was left to patches, was measured as giving-up-density (GUD). GUD is a portion of food which animal leaves to the patch as the amount of food decreases and the time for searching food and risk of predation increase. When voles had mated in enclosures, females were moved to the laboratory to give birth. The size of the litter and the weight of pups were measured. GUDs differed from each other only during the second and the third week with both scent and food affecting the GUDs. Voles fed with good food preferred patches with clean bedding and voles fed with bad food preferred patches with weasel's scent. Females fed with good or bad food didn't differ from each other in litter size or pups' weight. Results indicate that voles with poor nutritional status took bigger risks than voles with better nutritional status, but nutritional status didn't affect to the voles' breeding.

SISÄLLYSLUETTELO

1 JOHDANTO.....	1
1.1 Saalistajan ja saaliin välinen vuorovaikutus.....	1
1.2 Saalistusriskin vähentäminen.....	2
1.3 Ravitsemustilan vaikutus koettuun saalistusriskiin.....	3
1.4 Tutkimuskohteet.....	4
2 AINEISTO JA MENETELMÄT	7
2.1 Luvan hakeminen ja saaminen.....	7
2.2 Myyriä kasvataminen.....	7
2.3 Laboratorio-osuus.....	7
2.4 Myyriä siirtäminen tarhoihin.....	8
2.5 Keinotekoiset ravintolaikut.....	11
2.6 Myyriä siirtäminen takaisin laboratorioon.....	15
2.7 Tilastolliset analyysit.....	15
3 TULOKSET.....	18
3.1 Ravinnon laadun vaikutus päivässä syödyn ravinnon määrään laboratoriossa	18
3.2 Sukupuolen ja ravinnon laadun vaikutukset päivässä syötyyn ravintoon ja painon muutokseen	19
3.3 Ravinto- ja hajumanipulaatioiden vaikutukset siementarjottimien käyttöön kenttäkokeissa.....	21
3.4 Ravinto- ja hajumanipulaatioiden vaikutukset luovutustiheyksiin.....	25
3.5 Naaraiden ravitsemustilan vaikutukset poikueiden kokoon ja poikasten painoon.....	29
4 TULOSTEN TARKASTELU JA JOHTOPÄÄTÖKSET.....	30
4.1 Ravinnon käyttö ja painon muutos.....	31

4.2 Siementarjottimien käyttö.....	32
4.3 Ravintolaikun luovutustiheydet.....	34
4.4 Elävän lumikon vaikutus.....	36
4.5 Poikueiden koot ja poikasten painot.....	38
4.6 Johtopäätökset.....	40
KIITOKSET.....	40
KIRJALLISUUS.....	41

1 JOHDANTO

1.1 Saalistajan ja saaliin välinen vuorovaikutus

Saalistaja ja saalis käyvät jatkuvaa evolutiivista kilpavarustelua toisiaan vastaan (Mäkeläinen ym. 2014, Ditmer ym. 2018, Furey ym. 2018, Zamora-Camacho ja Aragón 2020). Saalistaja yrittää saada saaliin kiinni saadakseen ravintoa (Abrams 2000, Lima 2002, Zamora-Camacho ja Aragón 2020), kun taas saalis yrittää välttää saaliiksi joutumisen, jotta sen henki säilyisi ja se voisi jatkaa sukua. Saalis voi esimerkiksi kehittyä nopeammaksi päästäkseen pakoon saalistajalta ja saalistaja taas kehittyä vuorostaan tehokkaammaksi saalistajaksi (Mäkeläinen ym. 2014). Tämä aiheuttaa sen, että saalistuksella on iso valintapaine sekä itse saalistajaan että saaliiseen (Abrams 2000, Lima 2002, Zamora-Camacho ja Aragón 2020). Saalistajan merkittävin vaikutus saaliiseen on luonnollisesti, kun se syö saaliinsa. Syödyksi joutuminen ei ole kuitenkaan ainut saalistuksen aiheuttama vaikutus saaliiseen (Preisser ym. 2005), vaan vaikutus voi tulla jo pelkästä koetusta saalistusriskistä (Lima ja Dill 1990, Lima 1998a, 2002, Haapakoski ym. 2012), kun saalis on melkein joutunut saaliiksi tai pelkästään aistinut saalistajan läsnäolon (Schmitz ym. 1997, Nelson ym. 2004, Preisser ym. 2005, Pangle ym. 2007, Sievert ym. 2019). Esimerkiksi pelkän pedon hajun on havaittu alentavan peltomyyrien (*Microtus agrestis*) painoa (Carlsen ym. 1999, Bolbroe ym. 2000). Siksi mikä tahansa eläimen ominaisuus, joka parantaa saalistajan välttämistä tai pakoa saalistajalta tai ylipäänsä selviytymistä parantaa samalla eläimen todennäköisyyttä päästä lisääntymään, mistä se saa muita isomman kelpoisuuden muihin yksilöihin nähden (Lind ja Cresswell 2005). Tämän takia saalislajit ovat kehittäneet erilaisia puolustusmekanismeja ja -taktiikoita (Endler 1991, Mäkeläinen ym. 2014).

Eläimen hajuaistilla on tärkeä merkitys petoriskin tunnistamisessa (Herman ja Valone 2000, Bleicher ym. 2019); useat saaliseläimet voivat tunnistaa kohonneen petoriskin hajusta (Sievert ym. 2019). Tämä on havaittu muun muassa rotilla, hiirillä

ja myyrillä (Apfelbach ym. 2005). Saalistajan ei tarvitse edes olla paikalla sillä hetkellä, vaan pelkkä saalistajan haju voi saada saaliissa pelkoreaktion (Ylönen ym. 2019).

Saalistajan aiheuttama muutos saaliseläimessä voi olla rakenteellinen tai fysiologinen, mutta yleisemmin saalistusriski vaikuttaa käyttäytymiseen (Werner ja Peacor 2003, Preisser ym. 2005). Saaliiden on muun muassa havaittu vähentävän aktiivisuuttaan tai ruokailua, kun saalistusriski on kasvanut (Brown 1988, Lima 1998a, Ylönen 2001, Mäkeläinen ym. 2014).

1.2 Saalistusriskin vähentäminen

Saalisyksilöt voivat vähentää saalistusriskiä käyttäytymällä eri tavalla. Tätä kutsutaan pedon välttämiskäyttäytymiseksi (Sih 1980, Lima ja Dill 1990, Boonstra ym. 1998, Lima 1998a, b, Ylönen ym. 2006). Pedon välttämiskäyttäytymistä ovat esimerkiksi ruokailussa tapahtuvat päätökset (Sih 1980, Ylönen ym. 2006) ja erilaiset aktiivisuuden muutokset (Abramsky ym. 1996, Ylönen ym. 2006). Käyttäytymismuutoksissa on kyse usein saalistajan havainnoimisesta ajoissa ja saalistusriskin arvioimisesta, jonka avulla saaliseläimet voivat muuttaa käyttäytymistään olemassa olevan tilanteen mukaan (Lima ja Dill 1990, Mäkeläinen ym. 2014). Käyttäytyminen muuttuu yleensä niin, että pedon olisi vaikeampi napata saalis tai havaita se (Lima 1998a). Ideaalissa tilanteessa saaliin käyttäytyminen mahdollistaa sen, että saalis ei kohtaa saalistajaa lainkaan. Tämä on mahdollista aktiivisuuden vähentämisellä tai käyttämällä aikaa valppaana oloon ruokailun, lisääntymisen tai muun aktiviteetin sijasta (Brown 1988, Ylönen ym. 2006). Tämä kuitenkin vie aikaa ruokailusta, mikä voi laskea yksilön kelpoisuutta siitä koituvien kustannusten takia. Näitä kustannuksia ovat vähentynyt energian saanti, energian investointi pedon välttämiskäyttäytymiseen tai ylipäänsä huonontunut energinen tila (Preisser ym. 2005). Toisaalta jos yksilö käyttää enemmän aikaa ruokailuun, kun valppaana oloon, sen riski joutua saaliksi kasvaa (Lind ja Cresswell 2005, Trebatická ym. 2008). Jos yksilö pysyy hengissä ja pystyy löytämään tasapainon näiden

kaikkien aktiviteettien välillä, se maksimoi kelpoisuuteensa. Tasapainon löytäminen täyttää myös sen energiavaatimukset (Koivisto ja Pusenius 2003). Tasapainon löytäminen ruokailun ja valppauden sekä muiden aktiviteettien välillä ei ole kuitenkaan helppoa. Saalisyksilöiden tulee päättää miten paljon aikaa niiden tulisi käyttää kuhunkin aktiviteettiin (Trebatická ym. 2008).

1.3 Ravitsemustilan vaikutus koettuun saalistusriskiin

Jos saaliiden ravitsemustila huononee ravinnon puutteen vuoksi, niillä on isompi todennäköisyys kuolla nälkään kuin joutua pedon saaliiksi (Oates ym. 2019). Siksi ne ottavat riskin ja hylkäävät pedon välttämiskäyttäytymisen ja ruokailevat välittämättä kasvaneesta saalistusriskistä. Tätä kutsutaan nälkiintyneenä saalistamisen - hypoteesiksi. Saaliit siis lisäävät ravinnon hankintaa. Tämä riippuu paitsi yksilön energisestä tilasta (Zamora-Camacho ja Aragón 2020) että saalistusriskin todennäköisyydestä (Lima ja Bednekoff 1999, Charalabidis ym. 2017). Ravinnon hankinta kasvaa, kun yksilö on nälkiintynyt ja se tarvitsee lisää ravintoa, mikä johtaa lisääntyneeseen ruokailuun, vaikka saalistaja olisikin paikalla (McNamara ja Houston 1986, Oates ym. 2019).

Ravitsemustila vaikuttaa myös ravinnosta saataviin hyötyihin (Bedoya-Perez ym. 2013). Jos ravitsemustila on huono, hyödyt ovat suuremmat (Berger-Tal ja Kotler 2010, Berger-Tal ym. 2010, Bedoya-Perez ym. 2013). Esimerkiksi nälässä olleet gerbiilit jättivät vähemmän ruokaa keinotekoisille ravintolaikuille kuin kylläiset gerbiilit, koska ravinnon etsiminen toi niille enemmän hyötyjä. Hyödyt tulevat kelpoisuuden lisääntymisestä, kun saalis voi parantaa selviytymistään, kasvuaan ja lisääntymistään ravinnosta saatavan energian turvin (Illius ym. 2002). Kelpoisuus voidaan nähdä muun muassa lisääntymisikään selviytyneiden jälkeläisten määränä.

Kun saaliiden ravitsemustila on hyvä eivätkä ne tarvitse paljon energiaa, saalisyksilöt voivat olla hyvinkin valikoivia siinä, mitä ne syövät (Bedoya-Perez ym.

2013). Tällöin ravinnon tyypillä ja laadulla voi olla hyvinkin paljon merkitystä. Valikoivuus ravintokohteissa voi kuitenkin muodostaa riskin saaliille, sillä tietynlaisen ravinnon etsiminen vie aikaa saalistajien havainnoimiselta (Metcalf ym. 1987, Leaver ja Daly 2003, Perea ym. 2011, Dechaume-Moncharmont ym. 2016, Charalabidis ym. 2017).

1.4 Tutkimuskohteet

Metsämyyrä (*Myodes glareolus*) on piennisäkäs, joka elää nimensä mukaisesti metsissä (Huitu 2008). Se on kaikkiruokainen, mutta syö mielellään siemeniä. Se on mieluisa saalis monelle saalistajalle, mutta erityisesti pienille näätäeläimille kuten lumikolle (*Mustela nivalis*), joka on erikoistunut saalistamaan myyriä (Korpimäki ym. 1991, Trebatická ym. 2010). Lumikko on metsämyyrän pahin vihollinen, koska se mahtuu myyrien käytäviin ja pesiin, mikä jättää myyrän vaille suojaa (Simms 1979, Sundell ja Norrdahl 2002, Trebatická ym. 2008). Monen metsämyyrän onkin havaittu joutuvan lumikon saaliiksi, kun myyrien populaatiot ovat olleet laskussa (Korpimäki ym. 1991, Norrdahl ja Korpimäki 1995, 2000, Sievert ym. 2019). Metsämyyrä ei kuitenkaan ole täysin avuton; se on nopealiikkeinen (Mäkeläinen ym. 2014) ja voi paeta lumikkoa kiipeämällä puuhun (Jędrzejewska ja Jędrzejewski 1990, Jędrzejewski ym. 1993, Trebatická ym. 2008, Mäkeläinen ym. 2014). Tämä on ajateltu olevan metsämyyrien keino paeta pieniä näätäeläimiä. Mäkeläinen ym. (2014) tutkivat, miten kaksi myyrälajia, metsämyyrä ja peltomyyrä (*Microtus agrestis*) pakenivat lumikkoa. Metsämyyrät pakenivat lumikkoa peltomyyrää useammin kiipeämällä puihin, jonne lumikot harvoin tulivat perässä (Mäkeläinen ym. 2014, Sievert ym. 2019). Kiipeämisen lisäksi metsämyyrä voi suojautua saalistajalta juoksemalla pakoon, hiipimällä pois tai jäätymällä paikalleen (Sundell ja Ylönen 2004, Mäkeläinen ym. 2014). Pakenemisen ja jäätyneen on havaittu olevan tehokkaita keinoja saalistajia vastaan, kun ärsyke, ympäristö ja saalistaja ovat oikeita (Eilam ym. 1999, Trebatická ym. 2010). Metsämyyrä kuitenkin näyttää suosivan liikkuvuuden vähentämistä ja paikalleen jäätymistä puolustuskeinoinaan

(Mäkeläinen ym. 2014). Jäätymisen paitsi tekee metsämyyrästä vaikeammin havaittavan myös antaa myyrälle enemmän aikaa arvioida tilannetta (Sundell ja Ylönen 2004, Mäkeläinen ym. 2014).

Lumikoilla ja metsämyyrillä on tehty paljon peto-saalis vuorovaikutuksen tutkimusta (Sundell ja Ylönen 2008, Mäkeläinen ym. 2014, Ylönen ym. 2019). Esimerkiksi Trebatická ym. (2008) tutkivat miten harmaakuvemyyrä (*Myodes rufocanus*) ja metsämyyrä käyttäytyivät ja käyttivät resursseja lumikon aiheuttaman saalistusriskin alaisena. Kummankin myyrän havaittiin olevan vähemmän aktiivisia, kun lumikko oli läsnä, ja ne siirtyivät alueille, jossa lumikon aiheuttama riski oli pienempi. Myös lumikon hajun vaikutusta myyrien käyttäytymiseen on tutkittu paljon. Lumikkojen jättämät hajumerkit ovat näätäeläimille tyypillisesti voimakkaita ja metsämyyrät tunnistavat ne (Trebatická ym. 2010, Ylönen ym. 2019). Lumikkojen puruista ja ulosteista eristettyä hajua onkin käytetty useaan eri otteeseen tutkimuksissa epäsuoran saalistusriskin luomiseksi myyrille (Ylönen 2001, Ylönen ym. 2006). Bolbroe ym. (2000) ja Bleicher ym. (2019) kuitenkin havaitsivat, että haju ei aiheuta niin voimakasta reaktiota myyrässä kuin oikean pedon näkeminen. Tämä johtunee siitä, että haju kertoo myyrälle, että lumikko on ollut paikalla, mutta mahdollisuus, että se tulee takaisin - on pieni (Koivisto ja Pusenius 2003). Tämä kuitenkin aiheuttaa myyrissä pelkoreaktiota. Ylönen ym. (2006) havaitsivat, että metsämyyrät vähensivät ruokailuaan, kun lumikon hajua oli ympäristössä. He myös havaitsivat, että metsämyyrät ottivat vähemmän auringonkukansiemeniä tarjottimilta, joihin oli suihkutettu lumikon hajua.

Paljon tutkimuksia on tehty liittyen siihen, kuinka saalistusriski vaikuttaa metsämyyrän käyttäytymiseen. Ruokailukäyttäytymiseen liittyvää tutkimusta on myös tehty jonkin verran, mutta näissä ei ole huomioitu ravitsemustilan vaikutusta ruokailupäätöksiin ja miten se vaikuttaa metsämyyrien lisääntymiseen. Lisäksi Konneveden tutkimusasemalla on havaittu, että metsämyyrät jäävät ruokailemaan saalistusriskistä huolimatta, kun niille on tarjottu syötäväksi auringonkukansiemeniä.

Halusin tässä tutkimuksessa selvittää, onko myyrien ravitsemustilalla vaikutusta ruokailupäätöksiin saalistusriskin alaisuudessa ja vaikuttaako ruokailun aikana tehty päätös mahdollisen energiansaannin kautta myyrien lisääntymiseen. Metsämyyrille annettiin laboratoriossa joko hyvää (30 % proteiinia sisältävää) tai huonoa (8 % proteiinia sisältävää) ravintoa. Näin myyrät saivat erilaiset ravitsemustilat, jotka oletettavasti vaikuttivat myyrien ruokailupäätöksiin kenttäkokeessa. Ruokailupäätöksiä mitattiin kenttäkokeessa keinotekoisilla ravintolaikuilla, joiden vieressä oli joko puhdasta tai lumikon hajuista purua. Kenttäkokeiden päätyttyä myyrien annettiin paritella tarhassa, jonka jälkeen naaraat siirrettiin laboratorioon synnyttämään. Siellä poikueiden koko ja poikasten paino mitattiin, jotta nähtäisiin, oliko ravintokäsittelyllä vaikutusta myyrien lisääntymiseen. Tutkimuskysymykseni olivat: 1) Vaikuttaako ravitsemustila metsämyyrän päätökseen jäädä ruokailemaan saalistusriskin alaisuudessa? 2) Vaikuttaako päätös metsämyyrän lisääntymiseen? Hypoteesini ensimmäiseen tutkimuskysymykseen olivat, että H1) Kyllä vaikuttaa; hyvää ravintoa saaneet myyrät reagoivat herkemmin saalistusriskiin ja huonoa ravintoa saaneet myyrät etsivät ravintoa pitempään välittämättä saalistusriskistä. H0 hypoteesina oli, että hyvää tai huonoa ravintoa saaneet myyrät eivät eroa ruokailupäätöksissään, kun ne ruokailevat saalistusriskin alaisuudessa. Hypoteesini toiseen tutkimuskysymykseen olivat, että H1) Päätös vaikuttaa metsämyyrän lisääntymiseen ja H0) Päätös ei vaikuta metsämyyrän lisääntymiseen. Liman ja Bednekoffin (1999) saalistusriskin hajauttamishypoteesi ennustaa, että saalisyksilöt lisäävät ravinnonhankintaa, kun saalistusriski on pieni ja pedon välttämiskäyttäytymistä, kun saalistusriski on iso (Koivisto ja Pusenius 2003). Tämän perusteella voisi olettaa, että myyrät käyttäisivät enemmän aikaa ravinnonhankintaan laikuilla, jossa ei ole lumikon hajua, kun taas laikuissa, joissa on lumikon hajua, myyrät olisivat enemmän valppaina. Nälkiintyneenä saalistus hypoteesi kuitenkin ennustaa, että nälkiintyneet eläimet eivät välitä saalistusriskistä vaan ruokailevat riskistä huolimatta (Oates ym. 2019). Näiden oletusten perusteella ennustan, että myyrät, jotka ovat saaneet hyvää ravintoa

ottavat huonoa ravintoa saaneita myyriä vähemmän riskejä ja ruokailevat vähemmän laikuilla, etenkin jos siinä on lumikon hajua. Huonoa ravintoa saaneet myyrät taas ruokailevat enemmän laikuilla, vaikka siellä olisikin lumikon hajua, koska myyrillä on heikompi ravitsemustila ja niiden tulee ottaa enemmän riskejä energiavaatimuksiensa tyydyttämiseksi.

2 AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1 Luvan hakeminen ja saaminen

Koska tässä tutkimuksessa tehtiin kokeita eläimillä, tutkimusta varten haettiin koe-eläinlupaa. Koe-eläinlupa ESAVI/13839/2019 saatiin tutkimusta varten ja kokeet ja eläinten käsittely tehtiin luvan mukaisesti.

2.2 Myyrien kasvattaminen

Käytin tutkimuksessani metsämyyriä, jotka kasvatettiin Keski-Suomessa sijaitsevan Konneveden tutkimusaseman laboratoriossa. Ne polveutuvat tutkimusaseman lähellä sijaitsevien myyrätarhojen loukutetuista yksilöistä. Poikasten vanhemmat paritettiin kahteen kertaan laboratoriossa helmikuun ja maaliskuun aikana. Poikaset syntyivät maaliskuun aikana 18 päivän kantoajan jälkeen (Siivonen ja Artimo 1972). Ne tulivat lisääntymisikäisiksi yhdeksän viikon ikäisinä (Huitu 2008) eli toukokuun aikoihin. Myyriä pidettiin standardoiduissa häkeissä, joiden päällä oli metallista tehty kansi myyrien karkaamisen estämiseksi. Myyrille annettiin hähkiin purua, heinää, pellettejä ja vettä.

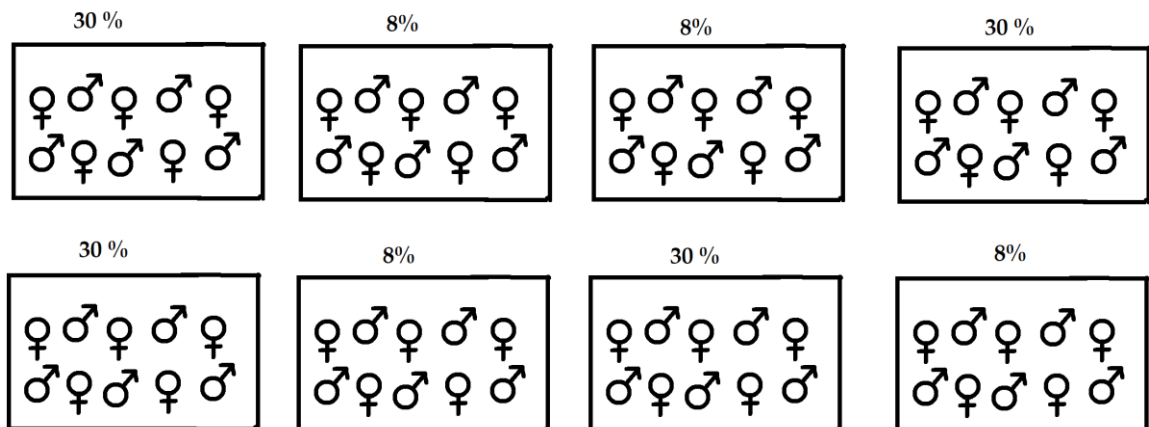
2.3. Laboratorio-osuus

Poikaset punnittiin vieroituksen yhteydessä, kun noin 20–25 päivää oli kulunut poikasten syntymästä. Poikasia syntyi viikoilla 9–13, joten ne vieroitettiin

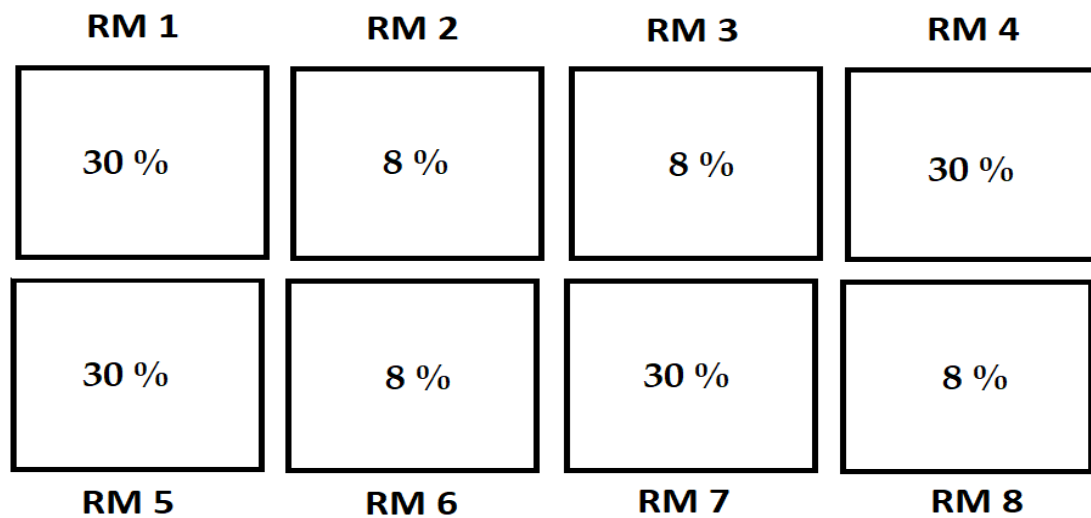
maaliskuun ja huhtikuun aikana. Tiedot poikasten painoista otettiin ylös. Poikaset jaettiin sattumanvaraisesti kahteen ryhmään, jotka koostuivat tasapuolisesti naaraista ja koiraista. Näin kumpaankin ryhmään tuli 40 myyrää. Poikasille annettiin sattumanvaraisesti syötäväksi joko 30 % proteiinia sisältävää ravintoa (hyvä ravinto) tai 8 % proteiinia sisältävää ravintoa (huono ravinto). Hyvää ravintoa saaneet yksilöt toimivat myös kontrolliryhmänä, jotta tutkimus oli helpompi toteuttaa. Ruoka-annokset punnittiin laboratorio-osuuden alussa ja lopussa, jotta nähtäisiin, paljonko ravintoa oli kulunut. Myyrien syömän ravinnon kulutusta ja painon muutosta seurattiin, koska haluttiin nähdä, miten hyvän ja huonon ravinnon antaminen oli vaikuttanut myyriin ja oliko ravintomanipulaatio tehonnut ja oliko myyrille tullut erilaiset ravintotaustat. Myyrille laitettiin myös tunnistusmerkki korvaan, jotta yksilöt voitaisiin tunnistaa uudelleen. Myyrät punnittiin uudelleen ennen tarhoihin siirtämistä.

2.4 Myyrien siirtäminen tarhoihin

Myyrät jaettiin edelleen kahdeksaan, 10 yksilöä sisältäviin ryhmiin, joissa oli viisi koirasta ja viisi naarasta kussakin ryhmässä (Kuva 1). Konneveden tutkimusasemalla on myyrätarhoja kahdessa paikassa. Minun tutkimuksessani käytettiin Rinteenmäellä sijaitsevia myyrätarhoja, joita oli kahdeksan. Myyrien jako tarhoihin tehtiin sattumanvaraisesti kolikkoa heittämällä. Näin yhteen tarhaan tuli joko hyvää (30 % proteiinia) tai huonoa (8 % proteiinia) ravintoa saaneita myyriä sattumanvaraisesti (Kuva 2). Tarhat tyhjennettiin ennen myyrien siirtämistä niihin. Myyrät laitettiin ryhmittäin ja sukupuolittain muovisiin ämpäreihin, joihin laitettiin vähän purua, heinää ja auringonkukansiemeniä (Kuva 3). Näin myyrät tunsivat olonsa turvallisiksi ja niillä oli vähän syötävää, kun ne siirrettiin aitauksiin. Ämpäreiden kansissa oli reikiä, jotta myyrille tuli kuljetuksen aikana happea. Myyrät siirrettiin ämpäreillä mahdollisimman nopeasti jokaiseen tarhaan 3.3 tai 3.4 loukunsuojiin (Kuva 4). Myyrien annettiin tottua tarhoihin päivän ajan.



Kuva 1. Myyrien sattumanvarainen jakautuminen kahdeksaan myyrätarhaan sen mukaan, saivatko ne hyvää (30 % proteiinia) tai huonoa (8 % proteiinia) ravintoa. Jokaiseen tarhaan laitettiin viisi naarasta ja viisi koirasta eli kymmenen myyrää.



Kuva 2. Kahdeksan myyrätarhaa, joihin meni sattumanvaraisesti joko hyvää (30 % proteiinia) tai huonoa (8 % proteiinia) ravintoa saaneita myyriä. RM tarkoittaa Rinteenmäkeä, eli paikkaa, missä myyrätarhat sijaitsivat.



Kuva 3. Ämpärit, joissa myyrät kuljetettiin laboriosta myyrätarhoille. Myyrät olivat ämpäreissä sukupuolittain ja ryhmittäin. Esimerkiksi ensimmäisessä ämpäriässä olivat urokset, jotka menivät tarhaan viisi.

RM 1

1.5	2.5	3.5	4.5	5.5
1.4	2.4	3.4	4.4	5.4
1.3	2.3	3.3	4.3	5.3
1.2	2.2	3.2	4.2	5.2
1.1	2.1	3.1	4.1	5.1

Kuva 4. Yksittäinen myyrätarha, jossa on viisi riviä ja jokainen rivi käsittää viisi loukunsuojaa, joiden sisällä on loukku. Myyrät vietiin loukunsuojoihin, jotka on ympyröity. RM 1 tarkoittaa ensimmäistä Rinteenmäellä olevaa myyrätarhaa.

2.5 Keinotekoiset ravintolaikut

Brown kehitti 1988 menetelmän, jossa luovutustiheys (GUD eli Giving-up-density) eli jäljelle jäänyt ravinto kertoo ruokailijan päätöksistä ruokailun aikana ja heijastaa kustannuksia (Bedoya-Perez ym. 2013). Luovutustiheys saadaan käyttämällä keinotekoisia ravintolaikkuja. Keinotekoisien ravintolaikkujen lisäksi käytin Brownin (1988) kehittämää kaavaa:

$$H = C + P + MOC, \quad (1)$$

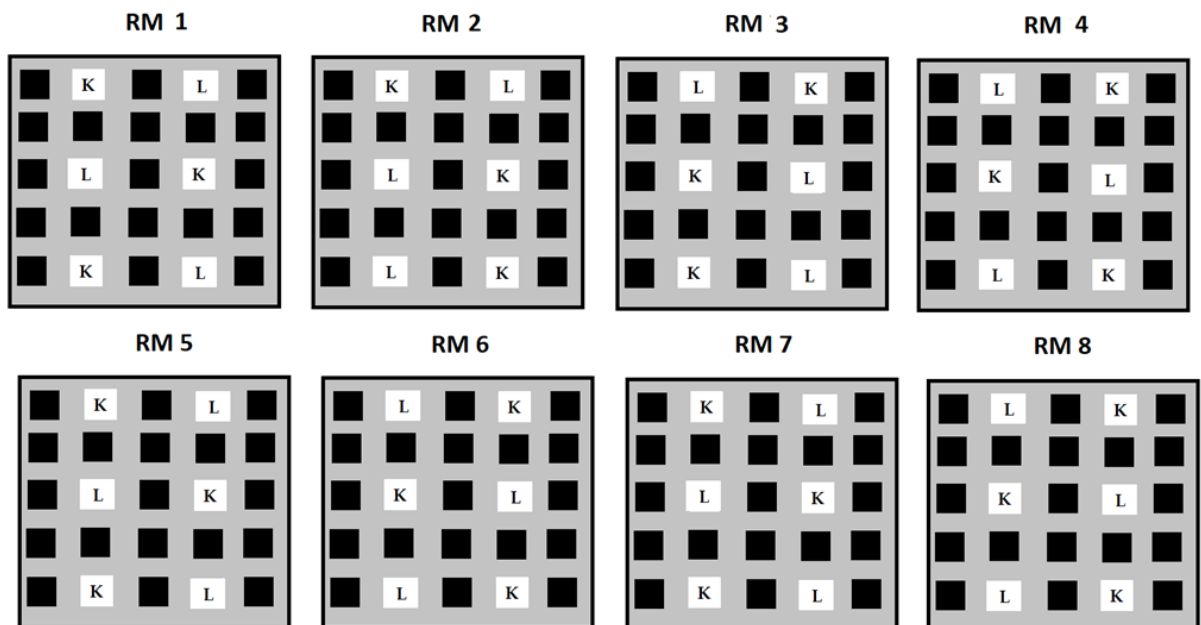
missä H on ruokailutehokkuus, mikä saadaan, kun lasketaan yhteen ruokailukustannukset (C), saalistusriski (P) ja menetetyt mahdollisuudet muualla (MOC). Menetetyt mahdollisuudet muualla ovat toimintoja, joita ruokailija olisi voinut tehdä ruokailemisen sijasta (Brown 1988, Olsson ja Molokwu 2007, Berger-Tal ym. 2014). Näitä voivat olla muun muassa lisääntyminen, lepääminen tai ruokailu muilla laikuilla. Menetettyjä mahdollisuuksia muualla ei voitu mitata tässä kokeessa, joten ne jäivät pois.

Keinotekoiset ravintolaikut tehtiin muovisiin karkkilaatikoihin, joissa oli kummallakin sivulla ympyränmuotoiset reiät (Kuva 5). Tätä kautta myyrät pääsivät laatikoihin. Auringonkukan siemenet ovat erittäin ravintopitoisia, koska ne sisältävät paljon rasvaa ja proteiinia (Bleicher ym. 2019). Ne ovat siis oiva ravinnonlähde, kun ruokailijalla on matala ravitsemustila. 40 ehjää auringonkukansiementä sekoitettiin huolellisesti litraan siivilöityä hiekkaa niin, että vain muutama siemen näkyi hiekan pinnalla. Näin ravinnon etsiminen tuotti myyrille kustannuksia. Laatikoida tehtiin 48, kuusi jokaiseen tarhaan. Laatikot vietiin tarhoille 2.1, 2.3, 2.5, 4.1, 4.3 ja 4.5 loukunsuojoihin. Näiden viereen laitettiin hanskoja käyttämällä myös avonainen muovirasia, joka sisälsi sattumanvaraisesti joko lumikon hajuista tai puhdasta purua (Kuva 6). Puhdas puru ja heinä toimivat kontrollina, kun taas lumikon hajua sisältävä puru loi myyrille epäsuoran saalistusriskin. Lumikonhajuista purua saatiin Konneveden tutkimusasemalla asuvien kolmen lumikon häkeistä otetusta purusta, jossa oli niiden virtsaa ja

ulosteita. Sekä puhdasta että lumikon hajuista purua otettiin 1 dl käyttämällä 1,75 dl kertakäyttömukeja. Kertakäyttömukit täytettiin purulla vähän yli puolen välin. Sitten purut laitettiin avonaisiin muovirasioihin puoleen väliin asti.



Kuva 5. Keinotekoinen ravintolaikku yhdessä tarhan loukunsuojassa. Vieressä hajumanipulaatio, jossa on lumikon häkeistä otettua purua.



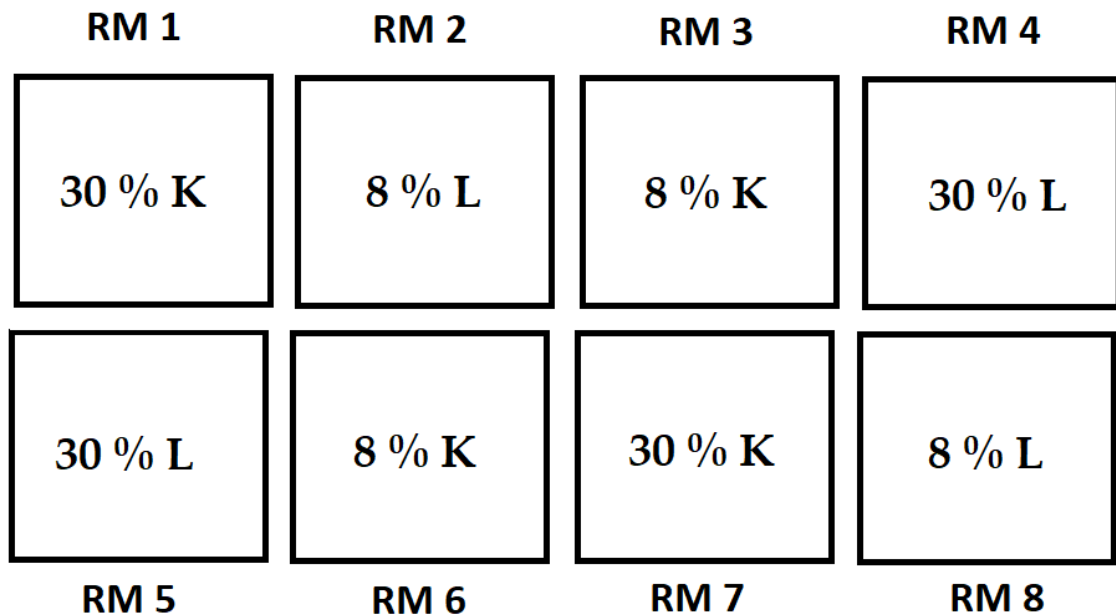
Kuva 6. Kahdeksan myyrätarhaa, joissa hajumanipulaatiot vuorottelevat sattumanvaraisesti. K tarkoittaa kontrollia eli puhdasta purua ja L lumikon haju. Samoilla paikoilla olivat myös keinotekoiset ravintolaikut.

Seuraavana päivänä katsottiin, olivatko myyrät käyneet ravintolaikuilla (Kuva 7) ja syöneet siemeniä. Laatikon sisältö kaadettiin siivilän läpi, jolloin laatikkoon jäljelle jääneet auringonkukansiemenet jäivät siivilään, ja ne voitiin kaataa tyhjiin kertakäyttömukeihin. Kertakäyttömukeihin laitettiin lappu, johon kirjoitettiin mistä tarhasta (RM (Rinteenmäki) 1,2,3,4,5,6,7 tai 8) ja mistä loukunsuojasta (2.1,2.3,2.5 tai 4.1,4.3, 4.5) auringonkukansiemenet oli kerätty. Niihin myös merkittiin, oliko keinotekoisien ravintolaikkujen vieressä kontrollia K (puhdasta purua) vai lumikon hajua L (lumikon hajuista purua, jossa virtsaa ja ulosteita). Lappuihin laitettiin myös päivämäärä. Kun tämä oli tehty, hiekka kaadettiin siivilän kautta takaisin laatikkoon ja siihen laitettiin uudet auringonkukansiemenet, jotka oli aiemmin laitettu valmiiksi kertakäyttömukeihin. Tämä toistettiin 6 kertaa 3 viikon aikana, 2 kertaa viikossa. Ravintolaikuista löydetty siemenet laskettiin ravintolaikuittain ja niiden määrä merkittiin muistiin paitsi lappuihin, jotka kirjoitettiin tarhoilla ja laitettiin laatikoista otettujen siementen kanssa pahvimukeihin, että erilliselle lapulle, johon kirjoitettiin myös tarhan numero, loukunsuojan numero, hajumanipulaatio ja päivämäärä. Kahdessa tarhassa kirjoitetussa lapussa ei lukenut tarhan numeroa, joten en tiennyt mistä tarhasta kyseiset siemenet oli kerätty. Siemenet laskettiin syödyiksi, jos niitä ei ollut tai niissä oli selvä myyrän puremajälki. Tällainen oli siemen, joista oli vain kuoret jäljellä tai kuori haljennut. Syötyjä siemeniä ei siis otettu mukaan laskuihin. Jäljelle jääneistä siemenistä muodostui luovutustiheys.



Kuva 7. Myyrän käyttämä keinotekoinen ravintolaikku.

Ensimmäisellä (14. ja 15.5) ja toisella (21. ja 22.5) viikolla puolelle tarhoista tehtiin pelkoaltistus, jotta pystyttiin tarkastelemaan, oliko pedon kohtaamisella vaikutusta luovutustiheyksiin. Samalla pystyttiin katsomaan, kuinka monta myyrää oli elossa. Loukkuun menneet myyrät laitettiin loukussa laatikkoon, johon mahtui neljä loukkuja. Pelkoaltistuksessa keskellä oli elävä lumikko omassa häkissään. Lopuille tarhoista tehtiin kontrollikäsitely. Kontrollissa myyrät altistettiin puhtaalle purulle. Myyrät olivat altistettuna 3 minuuttia. Lumikolle ja puhtaalle purulle altistetut myyrätarhat arvottiin siten, että molempiin ravintokäsittelyihin tuli kaksi lumikkotarhaa ja kaksi kontrollitarhaa. Kuvasta 8 näkyy, minkä tarhan myyrät altistettiin puhtaalle purulle ja mitkä elävälle lumikolle.



Kuva 8. Tarhat, joiden eri ravintotaustalla olevat myyrät altistettiin sattumanvaraisesti joko puhtaalle purulle (K) tai elävälle lumikolle (L).

2.6 Myyrien siirtämäinen takaisin laboratorioon

Myyrät olivat tarhoissa 28.5 asti, minkä jälkeen niitä alettiin loukuttamaan pois tarhoista. Kaikki kahdeksan tarhan loukut täytettiin auringonkukan siemenillä ja kauralla, jonka jälkeen ne aktivoitiin laittamalla loukun toinen luukku kiinni. Myyrät siirrettiin takaisin laboratorioon ämpäreissä, joissa oli sen tarhan numero, josta ne löytyivät. Kenttäkokeiden päätyttyä laatikot hiekkoineen vietiin pois ja purut tyhjennettiin tarhan ulkopuolelle. Laboratoriossa myyrien korvassa oleva yksilötunnus, sukupuoli, ravintotausta, paino ja päivämäärä otettiin ylös ja kirjoitettiin lapulle. Jos myyrä oli naaras ja se oli raskaana, sekin merkittiin ylös. Tuolloin vain yksi naaras oli raskaana. Myyrille annettiin syötäväksi tavallista ravintoa. Seuraavan viikon aikana naaraita seurattiin päivittäin ja katsottiin, olivatko ne saaneet poikasia tai olivatko ne tulleet raskaiksi. Kun naaraat olivat saaneet poikasia, poikasten syntymäpäivä ja määrä otettiin ylös. Myös vieroituspäivä merkittiin paperille, mikä oli 20 päivän kuluttua syntymästä. 20 päivän kuluttua poikasten paino mitattiin.

2.7 Tilastolliset analyysit

Käytin keräämäni aineiston analysoimisessa IBM SPSS Statistics 24 ohjelmaa. Ajattelin testata T-testillä, oliko myyrien laboratoriossa päivittäin syömässä ravinnossa eroja hyvää ja huonoa ravintoa saaneiden myyrien välillä. Ravinnon käyttöä mitattiin päivittäin, koska myyrät syntyivät eri aikoina ja niitä alettiin ruokkimaan joko hyvällä tai huonolla ravinnolla eri päivinä. Ravinnon käyttö ei ollut kuitenkaan normaalisti jakautunut hyvällä ($W_{(41)}=0,843$, $p<0,001$) eikä huonolla ($W_{(41)}=0,720$, $p<0,001$) ravinnolla, joten päätin tutkia asiaa sen sijaan Kruskal-Wallisin H testillä. Selitettävänä muuttujana oli päivässä syöty ravintomäärä ja selittävänä muuttujana hyvä ja huono ravinto.

Yksisuuntaista varianssianalyysiä käytin taas selvittääkseni, oliko sukupuolten välillä eroja päivittäin syödyn ravinnon määrässä. Päivässä syödyn ravinnon määrä

ei ollut sukupuolittain normaalisti jakautunut ($W_{(41)}=0,834$, $p<0,001$ ja $W_{(41)}=0,835$, $p<0,001$), mutta kummassakin ryhmässä oli enemmän kuin 30 havaintoyksikköä, joten sen ei pitäisi vaikuttaa tuloksiin. Varianssit olivat kuitenkin yhtä suuria (Levenen testi; $F_{(1,80)}=2,351$, $p=0,129$). Tässäkin testissä selitettävänä muuttujana oli päivässä syödyn ravinnon määrä, mutta selittävänä muuttujana oli sukupuoli.

Käytin kaksisuuntaista varianssianalyysia katsoakseni vaikuttiko sekä sukupuoli että annetun ravinnon laatu päivittäin syödyn ravinnon määrään, vaikka hyvä ja huono ravinto eivät olleet normaalisti jakautuneita. Tässäkin selitettävänä muuttujana oli päivässä syöty ravinto, mutta selitettävänä muuttujina oli ravinnon laatu ja sukupuoli. Tutkin kaksisuuntaisella varianssianalyysilla myös, miten paino oli muuttunut myyrillä päivittäin ja oliko annetulla ravinnolla tai sukupuolella siihen vaikutusta. Vaikka hyvä ravinto ($W_{(41)}=0,600$, $p<0,001$) ja naaraiden paino ($W_{(41)}=0,540$, $p<0,001$) eivät olleet normaalisti jakautuneita, huono ravinto ($W_{(41)}=0,961$, $p=0,170$) ja koiraiden paino ($W_{(41)}=0,978$, $p=0,594$) olivat. Lisäksi Levenen testi näytti, että varianssit olivat yhtä suuret (Levenen testi; $F_{(1,78)}=0,494$, $p=0,484$). Tässä selitettävänä muuttujana oli painon muutos päivässä ja selittävinä muuttujina oli ravinnon laatu ja sukupuoli.

Datan binäarisyyden vuoksi tein binäärisen testin, jotta voisin vertailla, miten eri ravintotaustalla olevat myyrät käyttivät ravintolaikkuja eli siementarjottimia erikseen ensimmäisellä sekä toisella ja kolmannella viikolla, jossa oli joko lumikon hajua tai puhdasta purua. Pystyin tällä myös tutkimaan, oliko hajulla ja ravintotaustalla interaktiota. Ensimmäisellä viikolla malli luokitteli oikein 72,3 % tapauksista. Malli oli myös merkitsevä ($\chi^2=7,119$, vapausaste=2, $p=0,028$) eli se sopi hyvin. Malli selitti 11 % (-2 Log todennäköisyys=103,746^a, Nagelkerke $R^2=0,105$) vaihtelusta. Kun tutkin interaktiota, malli oli myös silloin merkitsevä ($\chi^2=7,538$, vapausaste=1, $p=0,006$) ja sopi hyvin. Malli selitti 11 % (-2 Log todennäköisyys=103,237^a, Nagelkerke $R^2=0,111$) vaihtelusta. Toisella ja kolmannella viikolla malli luokitteli oikein 66,8 % tapauksista. Malli oli myös tuolloin merkitsevä ($\chi^2=11,508$, vapausaste=2, $p=0,003$) eli se sopi hyvin. Malli selitti

8 % (-2 Log todennäköisyys=229,902^a, Nagelkerke $R^2=0,082$) vaihtelusta. Kun tutkin interaktiota toisella ja kolmannella viikolla, malli ei ollut merkitsevä ($\chi^2=2,320$, vapausaste=1, $p=0,128$) joten se ei sopinut. Malli selitti 2 % (-2 Log todennäköisyys=239,091^a, Nagelkerke $R^2=0,017$) vaihtelusta. Selitettävänä muuttujana oli siementarjottimien käyttö. Jos siemeniä oli siementarjottimella alle 40, myyrä oli käyttänyt siementarjotinta. Jos siemeniä oli siementarjottimella 40, myyrä ei ollut käyttänyt siementarjotinta. Selittävinä muuttujina olivat ravintotausta ja hajumanipulaatio. Koska en tiennyt mistä tarhasta kahden siementarjottimen siemenet oli kerätty, jätin ne pois analyyseista.

Koska otoskoot olivat huomattavan isoja, tein keräämilleni luovutustiheyksille yleisen lineaarisen sekamalli analyysin. Testin avulla pystyin tarkastelemaan, vaikuttiko myyrien ravintotausta ja niiden kokema petopaine ravinnon määrään, jonka ne jättivät siementarjottimille. Analysoin ensimmäisen viikon luovutustiheydet erikseen, koska myyrät vielä totuttelivat tarhoihin, siementarjottimiin ja hajuihin. Toisen ja kolmannen viikon luovutustiheydet analysoin yhdessä. Selitettävänä muuttujana oli luovutustiheys eli jäljelle jääneiden siementen määrä ja selittävinä muuttujina myyrien ravintotausta, hajumanipulaatio ja päivä. Tarha oli sattumanvaraisena tekijänä. Analysoin erikseen luovutustiheydet toisella ja kolmannella viikolla missä myös altistusmanipulaatio oli selittävä muuttujana.

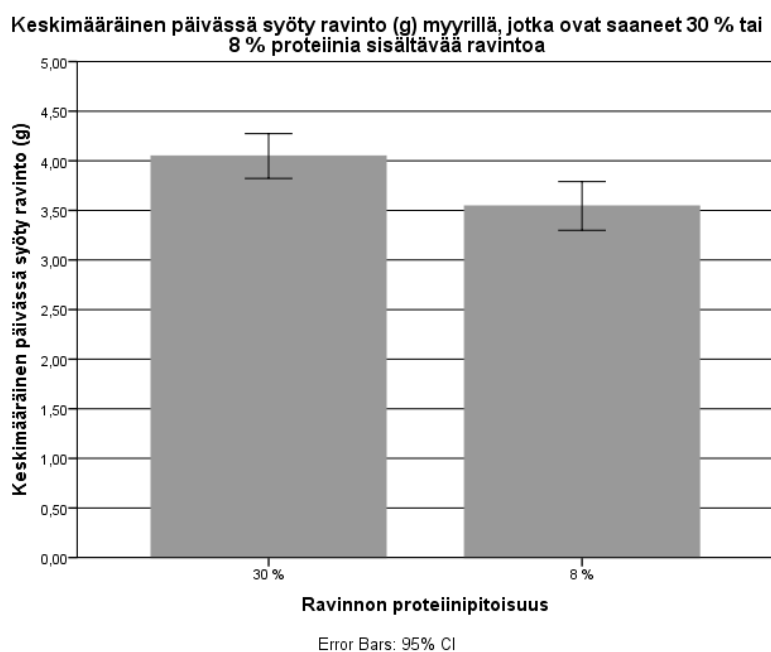
Alun perin ajattelin testata myyrien poikueiden kokoa ja poikasten painoa toistomittaus varianssianalyysillä, mutta vain kymmenen naarasta lisääntyi ja näistä vain muutama oli hyvällä ravinnolla olleita naaraita. Otoskoot olivat siis pieniä ja eivät normaalisti jakautuneita ainakaan, kun tarkastelin poikueiden kokoja hyvää ($W_{(3)}=0,750$, $p<0,001$) ravintoa saaneilla naarilla. Huonoa ($W_{(6)}=0,908$, $p=0,421$) ravintoa saaneilla naarilla oli havaittavissa normaalijakautuneisuutta. Kun tarkasteltiin poikasten painoa yksittäin, ne olivat normaalisti jakautuneita sekä hyvää ($W_{(13)}=0,917$, $p=0,227$) että huonoa ($W_{(23)}=0,969$, $p=0,655$) ravintoa saaneilla naarilla. Analysoin silti sekä poikueiden koot että poikasten painot Friedmanin

testillä, joka ei vaadi normaalijakautuneisuutta. Selitettävänä muuttujana oli poikueiden koko ja poikasen paino ja selittävänä muuttujana oli emon ravitsemustila.

3 TULOKSET

3.1 Ravinnon laadun vaikutus päivässä syödyn ravinnon määrään laboratoriossa

Ravinnon laadun ja päivässä syödyn ravinnon määrän välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero (Kruskal-Wallis H-testi, $\chi^2_{(1)}=22,822$, $p<0,001$). Keskimääräinen sijoitus hyvälle ravinnolle oli 54,06 ja huonolle ravinnolle 28,94 eli hyvää ravintoa oli syöty keskimääräisesti enemmän (Kuva 9).

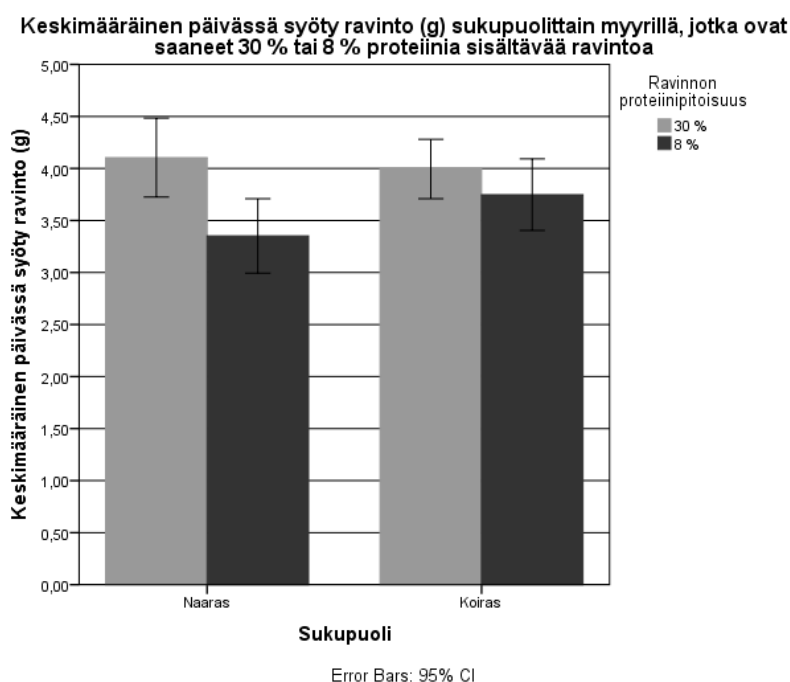


Kuva 9. Myyriä keskimääräinen päivässä syöty ravinto hyvässä tai huonossa (30 % tai 8 % proteiinia sisältävä ravinto) ravinnossa 0,50 gramman tarkkuudella mitattuna.

3.2 Sukupuolen ja ravinnon laadun vaikutukset päivässä syötyyn ravintoon ja painon muutokseen

Sukupuolten välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa päivässä syödyn ravinnon määrässä ($F_{(1,80)}=0,809$, $p=0,371$). Naaraat söivät hyvää ravintoa keskimäärin 4,10 g ja huonoa ravintoa 3,35 g päivässä. Koiraat söivät hyvää ravintoa keskimäärin 3,99 g ja huonoa ravintoa 3,75 g päivässä. Naaraat söivät keskimäärin 3,72 g ravintoa ja koiraat 3,87 g päivässä. Hyvää ravintoa syötiin 4,05 g ja huonoa ravintoa 3,54 g päivässä. Päivässä kului keskimäärin ravintoa 3,80 g.

Kuvasta 10 näkee, miten eri sukupuolet söivät keskimäärin hyvää ja huonoa ravintoa päivässä. Kumpikin sukupuoli söi hyvää ravintoa enemmän, mutta koiraat söivät paljon myös huonoa ravintoa (Kuva 10).

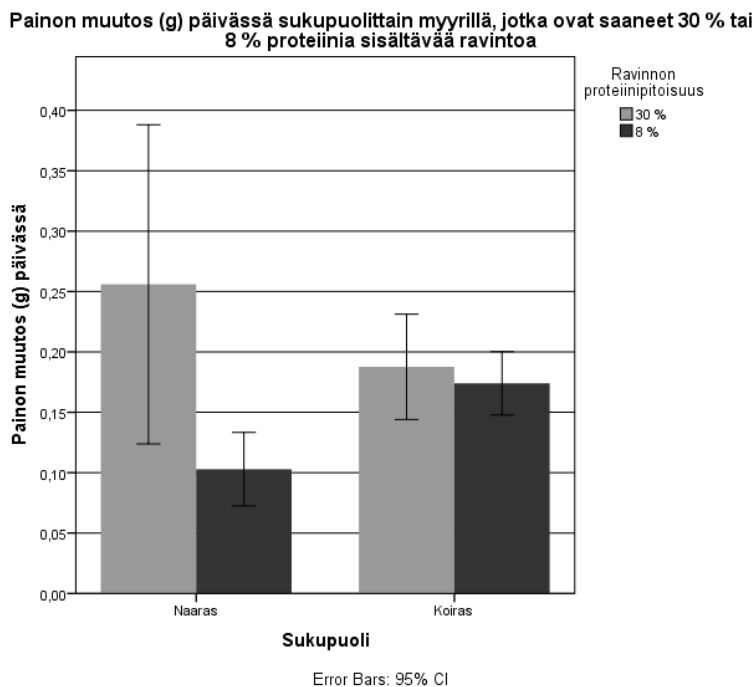


Kuva 10. Myyrien keskimääräinen päivässä syöty ravinto 0,50 g tarkkuudella mitattuna riippuen myyrän sukupuolesta (naaras tai koiras) ja siitä, onko myyrille annettu hyvää tai huonoa (30 % tai 8 % proteiinia) ravintoa.

Sukupuolet eivät eronneet merkitsevästi päivässä syödyn ravinnon määrässä ($F_{(1,78)}=0,770$, $p=0,383$). Myöskään sukupuolen ja ravinnon laadun välillä ei havaittu merkitsevää eroa ($F_{(1,78)}=2,384$, $p=0,127$), mutta syödyn ravinnon laadussa oli merkitsevä ero ($F_{(1,78)}=9,295$, $p=0,003$).

Naaraiden paino muuttui päivässä keskimäärin 0,26 g kun ne söivät hyvää ravintoa ja 0,10 g kun ne söivät huonoa ravintoa. Koiraiden paino muuttui päivässä keskimäärin 0,19 g kun ne söivät hyvää ravintoa ja 0,17 g kun ne söivät huonoa ravintoa. Keskimäärin sekä naaraiden että koiraiden paino muuttui päivässä 0,18 g. Keskimäärin myyrien paino muuttui päivässä 0,22 g kun ne söivät hyvää ravintoa ja 0,14 g kun ne söivät huonoa ravintoa. Keskimäärin myyrien paino muuttui päivässä 0,18 g.

Naarailla paino nousi enemmän, kun ne söivät hyvää ravintoa kuten myös koirilla, mutta koirilla paino nousi naaraita enemmän, kun ne söivät huonoa ravintoa (Kuva 11).



Kuva 11. Painon muutos päivässä eri sukupuolilla, jotka ovat saaneet joko hyvää (30 %) tai huonoa (8 %) ravintoa.

Sukupuolten välillä ei ollut merkitsevää eroa päivittäisessä painon muutoksessa ($F_{(1,78)}=0,002$, $p=0,968$), mutta ravinnon laadulla oli ($F_{(1,78)}=6,013$, $p=0,016$). Myös ravinnon laadun ja sukupuolen välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero ($F_{(1,78)}=4,209$, $p=0,044$).

3.3 Ravinto- ja hajumanipulaatioiden vaikutukset siementarjottimien käyttöön kenttäkokeissa

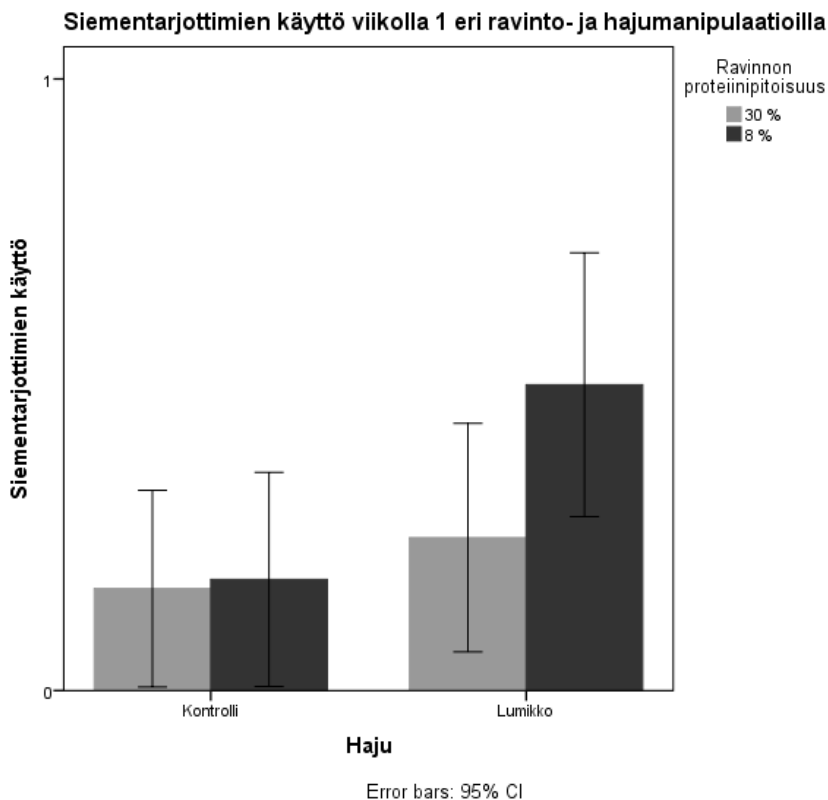
Ensimmäisellä viikolla myyrät käyttivät 26 siementarjotinta (28 %) ja 68 siementarjottimelle ne eivät menneet (72 %). Myyrät eivät menneet 0,35 kertaa todennäköisemmin siementarjottimelle, jos siinä oli lumikon hajua ($B=-1,058$, Waldin testi=4,541, vapausaste=1, $p=0,033$, $Odot(B)=0,347$) ja se oli merkitsevä. Myyrät eivät menneet 0,49 kertaa todennäköisemmin siementarjottimelle, jos ne olivat saaneet huonoa ravintoa ($B=-0,721$, Waldin testi=2,219, vapausaste=1, $p=0,136$, $Odot(B)=0,486$), mutta se ei ollut merkitsevä.

Ensimmäisellä viikolla ravitsemustilan ja hajun välillä oli interaktiota, koska niiden välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero ($B=-1,386$, Waldin testi=7,508, vapausaste=1, $p=0,006$, $Odot(B)=0,250$). Myyrät eivät menneet 0,25 kertaa todennäköisemmin siementarjottimelle, jos siinä oli lumikon hajua ja ne olivat saaneet huonoa ravintoa.

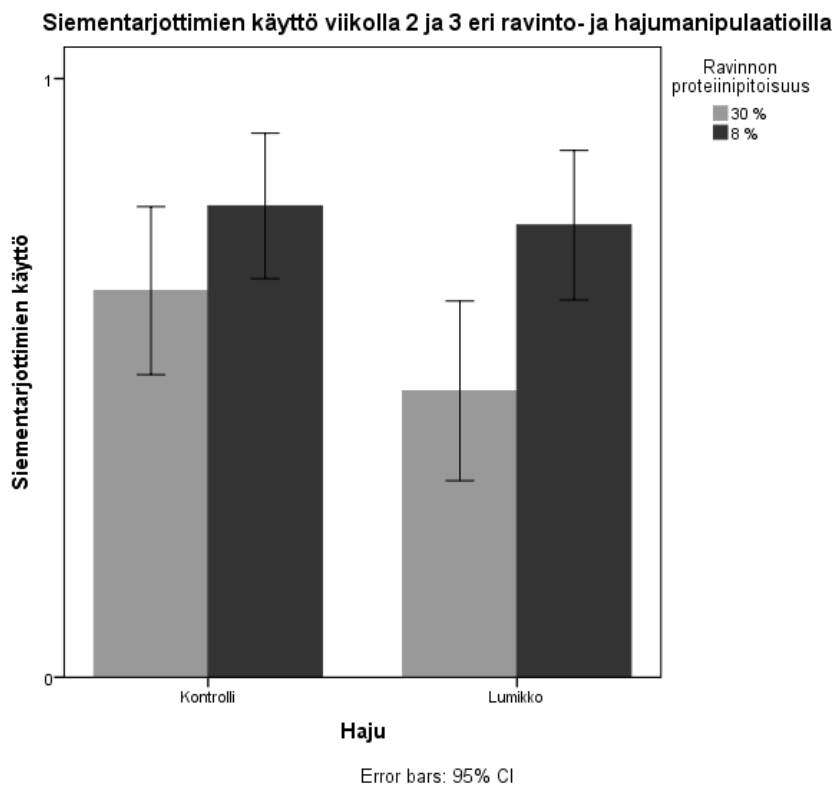
Toisella ja kolmannella viikolla myyrät käyttivät 127 siementarjotinta (67 %) ja 63 siementarjottimelle ne eivät menneet (33 %). Myyrät eivät menneet 1,61 kertaa todennäköisemmin siementarjottimelle, jos siinä oli lumikon hajua ($B=0,473$, Waldin testi=2,198, vapausaste=1, $p=0,138$, $Odot(B)=1,606$) mikä ei ollut merkitsevä. Myyrät eivät menneet 0,38 kertaa todennäköisemmin siementarjottimelle, jos ne olivat saaneet huonoa ravintoa ($B=-0,978$, Waldin testi=9,204, vapausaste=1, $p=0,002$, $Odot(B)=0,376$) mikä oli taas merkitsevä.

Kun katsottiin hajun ja ravinnon yhteisvaikutusta toisella ja kolmannella viikolla myyrät eivät menneet 0,57 kertaa todennäköisemmin siementarjottimelle, jos siinä oli lumikon hajua ja ne olivat saaneet huonoa ruokaa ($B=-0,558$, Waldin testi=2,207, vapausaste=1, $p=0,137$, $\text{Odot}(B)=0,572$) mikä ei ollut merkitsevää.

Kuvista 12 ja 13 näkyy, miten myyrät käyttivät siementarjottimia. Huonoa ravintoa saaneet myyrät käyttivät siementarjottimia eniten kaikkina viikkoina. Tämä näkyy isompina pylväinä. Ensimmäisellä viikolla hyvää ja huonoa ravintoa saaneet myyrät käyttivät melkein yhtä vähän siementarjottimia, joissa ei ollut lumikon hajua (Kuva 12). Sen sijaan siementarjottimia, joissa oli lumikon hajua, huonoa ravintoa saaneet myyrät käyttivät enemmän, kuin hyvää ravintoa saaneet myyrät. Toisella ja kolmannella viikolla siementarjottimia oli käytetty enemmän, mutta hyvää ravintoa saaneet myyrät käyttivät niitä vähemmän etenkin, jos niissä oli lumikon hajua (Kuva 13).



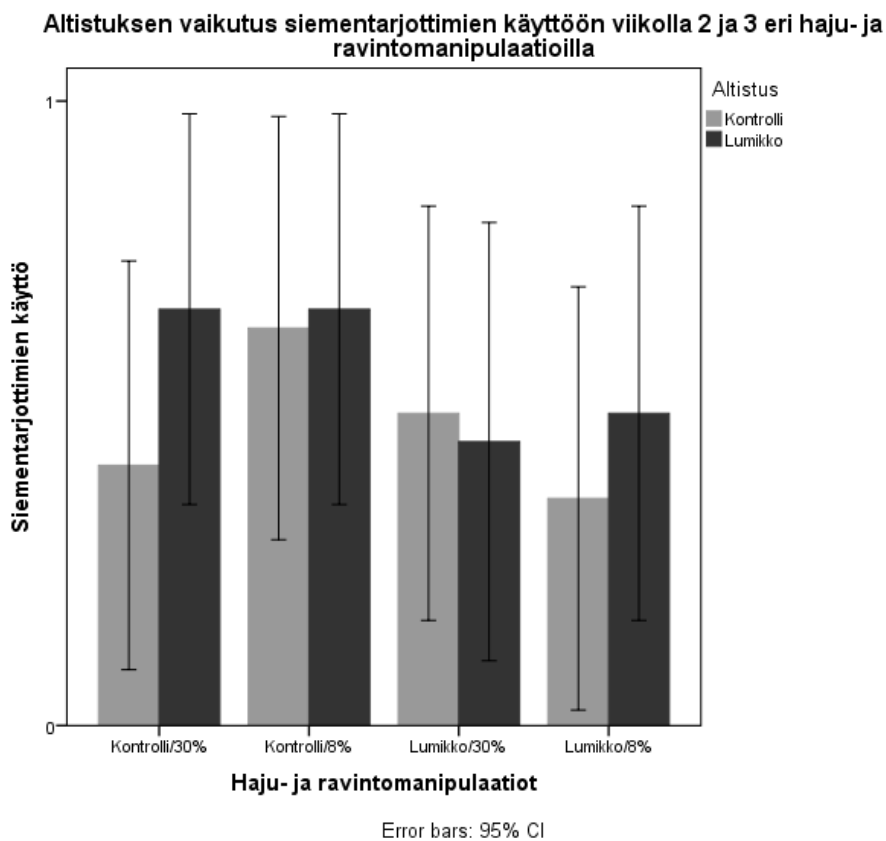
Kuva 12. Siementarjottimien käyttö ensimmäisellä viikolla. Siementarjottimien käyttöön vaikuttaa siementarjottimien vieressä oleva hajumanipulaatio, joka on joko Kontrolli (puhdas puru) tai Lumikko (lumikon hajuinen puru). Siementarjottimien käyttöön vaikuttaa myös se onko myyrä saanut hyvää (30 %) tai huonoa (8 %) ravintoa. Siementarjottimien käyttö on koodattu seuraavasti: 1= käytetty, 0= ei käytetty. Mitä lähempänä pylväs on 1:stä sitä enemmän siementarjottinta on käytetty ja mitä lähempänä se on 0:llaa sitä vähemmän sitä on käytetty.



Kuva 13. Siementarjottimien käyttö toisella ja kolmannella viikolla. Siementarjottimia on joko käytetty (1) tai ei (0). Mitä isompi pylväs, sitä enemmän siementarjottimia on käytetty. Mitä pienempi pylväs on, sitä vähemmän siementarjottimia on käytetty. Hajumanipulaationa toimii joko puhdas (Kontrolli) tai lumikon hajuinen puru (Lumikko) siementarjottimen vieressä. Ravintomanipulaationa taas toimii saatu hyvä (30 %) tai huono (8 %) ravinto.

Kuvasta 14 näkee, miten toisella viikolla tehty altistusmanipulaatio vaikutti siementarjottimien käyttöön. Myyrät, jotka saivat hyvää ravintoa ja joiden siementarjottimen vieressä oli puhdasta purua, käyttivät siementarjottimia

enemmän, kun ne altistettiin lumikolle (Kuva 14). Myyrät, jotka saivat huonoa ravintoa ja joiden siementarjottimien vieressä oli puhdasta purua, käyttivät enemmän siementarjottimia, kun ne altistettiin lumikolle. Myyrät, jotka saivat hyvää ravintoa ja joiden siementarjottimien vieressä oli lumikon hajua, käyttivät siementarjottimia enemmän, kun ne altistettiin puhtaalle purulle. Huonoa ravintoa saaneet myyrät ja joiden siementarjottimien vieressä oli lumikon hajua, käyttivät siementarjottimia enemmän, kun ne altistettiin lumikolle. Altistaminen lumikolle lisäsi siementarjottimien käyttöä muilla paitsi myyrillä, jotka olivat saaneet hyvää ravintoa ja joiden siementarjottimien vieressä oli lumikon hajua.



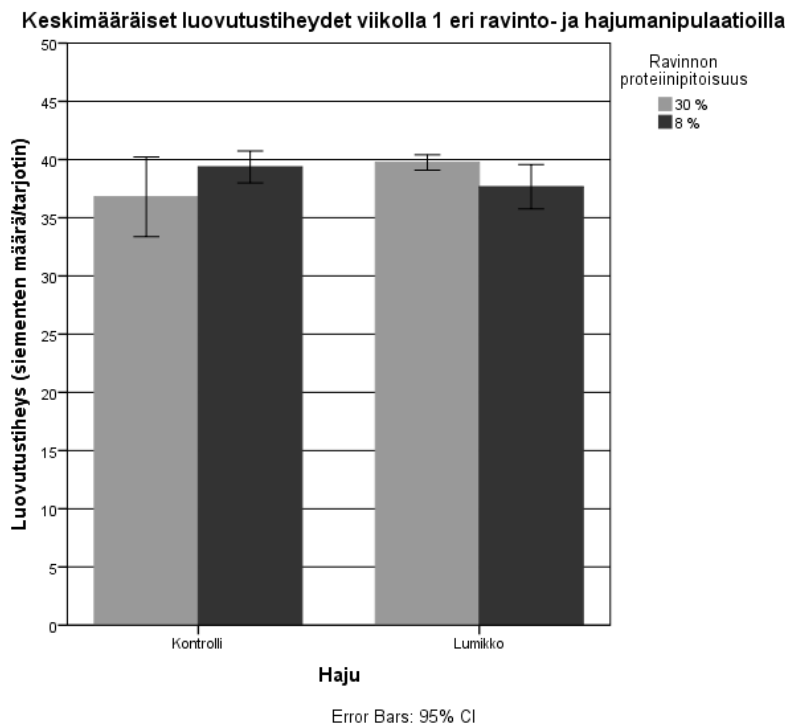
Kuva 14. Toisella viikolla tehdyn altistuksen vaikutus siementarjottimien käyttöön toisella ja kolmannella viikolla eri haju- ja ravintomanipulaatioissa. Hajumanipulaationa joko puhdas puru (Kontrolli) tai lumikon hajuinen puru (Lumikko) siementarjottimien vieressä. Ravintomanipulaationa myyrille annettu hyvä tai huono (joko 30 % tai 8 % proteiinia) ravinto. Myyrät altistettiin joko

puhtaalle purulle (Kontrolli) tai elävälle lumikolle (Lumikko). Mitä lähempänä pylväs on 1:stä sitä enemmän siementarjotinta on käytetty ja mitä lähempänä se on 0:llä sitä vähemmän sitä on käytetty.

3.4 Ravinto- ja hajumanipulaatioiden vaikutukset luovutustiheyksiin

Ensimmäisellä viikolla päivällä ($F_{(1,88)}=0,875$, $p=0,352$), ravinnolla ($F_{(1,88)}=0,041$, $p=0,841$) sekä hajun ja päivän ($F_{(1,88)}=0,001$, $p=0,975$) ja hajun ja ravinnon ($F_{(1,88)}=3,417$, $p=0,068$) välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa.

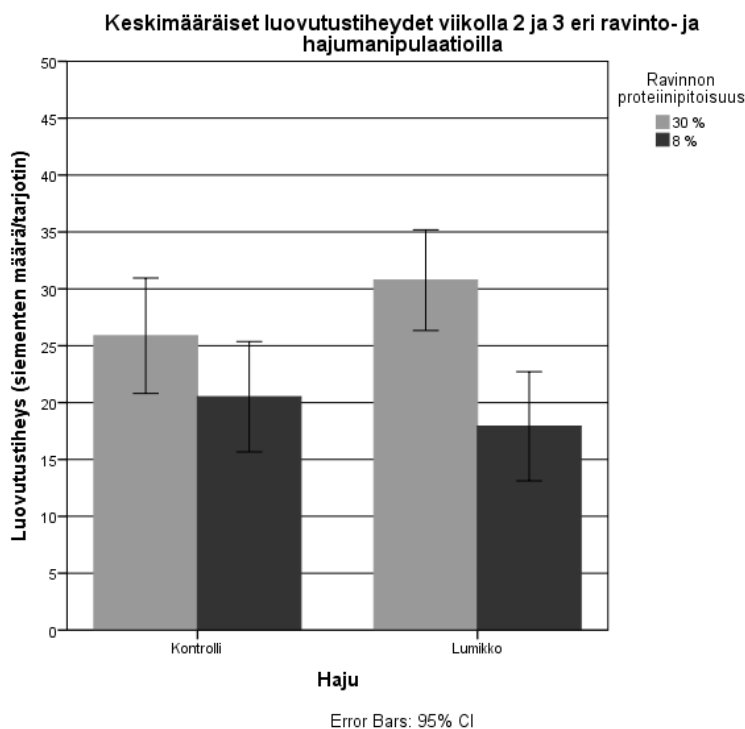
Ensimmäisen viikon luovutustiheydet ovat nähtävissä kuvasta 15. Sekä hyvää että huonoa ravintoa saaneet myyrät jättivät aika paljon siemeniä siementarjottimille (Kuva 15). Luovutustiheydet olivat siis aika suuria eli myyrät olivat käyneet syömässä siemeniä vain vähän. Hyvää ravintoa saaneet myyrät ruokailivat enemmän siementarjottimilla, jossa ei ollut lumikon hajua, kun taas huonoa ravintoa saaneet myyrät ruokailivat enemmän siementarjottimilla, joissa oli lumikon hajua. Erot hyvää ja huonoa ravintoa saaneiden myyrien ruokailussa olivat kuitenkin hyvin pieniä, joten ne eivät olleet merkitseviä.



Kuva 15. Keskimääräiset luovutustiheydet ensimmäisellä viikolla. Luovutustiheys on siementen määrä, jonka myyrät jättivät siementarjottimille. Mitä vähemmän siemeniä on, sitä enemmän siementarjottimilla on syöty. Kuvaaja tarkastelee hajuja ravintomanipulaation vaikutusta luovutustiheyksiin. Hajumanipulaationa on joko puhdas (Kontrolli) tai lumikon hajuinen puru (Lumikko) ja ravintomanipulaationa myyrille annettu hyvä (30 % proteiinia) tai huono (8 % proteiinia) ravinto.

Toisella ja kolmannella viikolla hajulla ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa ($F_{(1,179)}=1,069$, $p=0,303$), mutta päivällä ($F_{(4,179)}=128,129$, $p<0,001$) ja ravinnolla ($F_{(1,179)}=22,743$, $p<0,001$) oli. Myös päivän ja ravinnon ($F_{(3,179)}=32,963$, $p<0,001$) sekä hajun ja ravinnon ($F_{(1,179)}=17,857$, $p<0,001$) välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero.

Toisen ja kolmannen viikon luovutustiheydet ovat nähtävissä kuvasta 16. Siemeniä oli jätetty siementarjottimille vähemmän kuin ensimmäisellä viikolla eli myyrät oli käyneet syömässä enemmän, ja ne jättivät jälkeensä pienempiä luovutustiheyksiä (Kuva 16). Hyvää ravintoa saaneet myyrät ruokailivat enemmän siementarjottimilla, joissa ei ollut lumikon hajua ja huonoa ravintoa saaneet myyrät ruokailivat enemmän siementarjottimilla, joissa oli lumikon hajua.



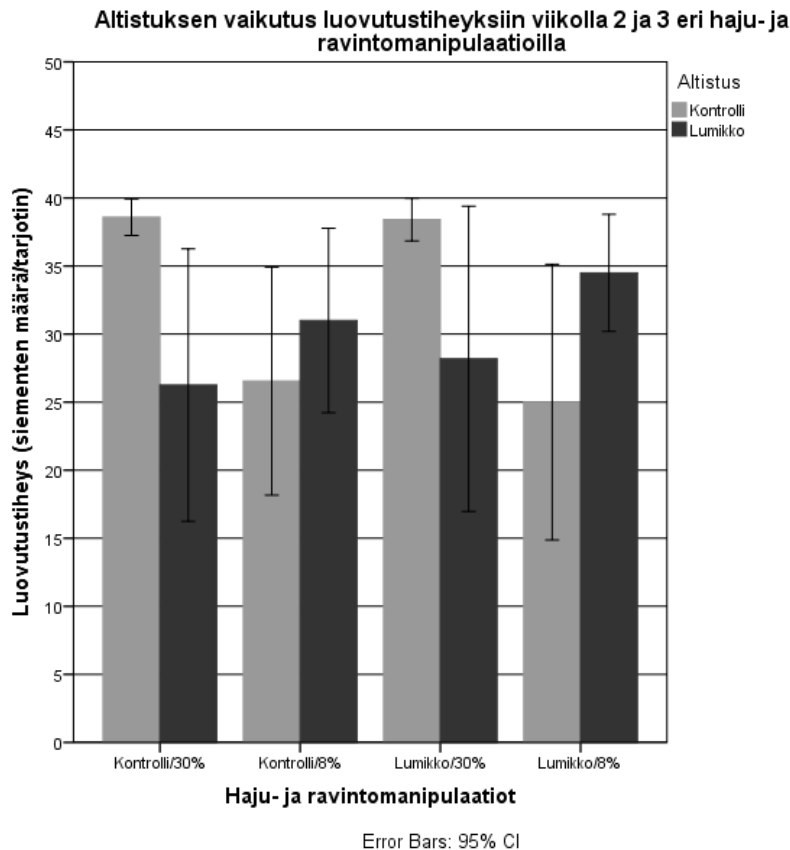
Kuva 16. Keskimääräiset luovutustiheydet toisella ja kolmannella viikolla. Kuvaaja tarkastelee kuinka eri hajua (puhdas vs. lumikon hajuinen puru) ja ravintomanipulaatiot (30 % tai 8 % proteiinia sisältävä ravinto) vaikuttivat luovutustiheyksiin eli siementarjottimille jääneiden siementen määrään. Mitä pienempi pylväs on, sitä pienempi on luovutustiheys eli jäljelle jääneiden siementen määrä ja sitä enemmän siemeniä on syöty.

Kuvista 15 ja 16 on nähtävissä, että hyvää ravintoa saaneet myyrät olivat yhtä poikkeusta lukuun ottamatta jättäneet huonoa ravintoa saaneita myyriä enemmän siemeniä siementarjottimille kaikkina viikkoina. Siemeniä jätettiin etenkin siementarjottimille, joissa oli lumikon hajua. Ne söivät siis eniten siemeniä siementarjottimilta, joissa ei ollut lumikon hajua. Huonoa ravintoa saaneet myyrät jättivät kaikkina viikkoina eniten siemeniä siementarjottimille, joissa ei ollut lumikon hajua. Ne siis söivät enemmän siementarjottimilta, joissa oli lumikon hajua.

Kun toisella viikolla tehty altistusmanipulaatio otettiin mukaan testiin hajua ($F_{(1,87)}=1,155$, $p=0,285$) ja alistus ($F_{(1,87)}=0,004$, $p=0,950$) eivät olleet merkitseviä ja päivällä ja ravinnolla ($F_{(1,87)}=0,259$, $p=0,612$) sekä hajulla ja ravinnolla ($F_{(1,87)}=0,036$, $p=0,849$) ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa. Vain päivä ($F_{(1,87)}=12,438$, $p=0,001$) ja ravinto ($F_{(1,87)}=17,148$, $p<0,001$) olivat yksinään merkitseviä.

Kuvasta 17 on nähtävissä, miten toisella viikolla tehty altistus puhtaalle purulle tai elävälle lumikolle vaikutti luovutustiheyksiin toisella ja kolmannella viikolla. Kun hyvää ravintoa saaneet myyrät, joiden siementarjottimien vieressä oli puhdasta purua, altistettiin lumikolle, ne jättivät vähemmän siemeniä eli söivät enemmän (Kuva 17). Huonoa ravintoa saaneet myyrät jättivät vähemmän siemeniä, jos niiden siementarjottimien vieressä oli puhdasta purua ja ne altistettiin puhtaalle purulle. Hyvää ravintoa saaneet myyrät jättivät vähemmän siemeniä, kun niiden siementarjottimien vieressä oli lumikon hajua ja ne altistettiin lumikolle. Huonoa ravintoa saaneet myyrät jättivät vähemmän siemeniä, kun niiden siementarjottimien vieressä oli lumikon hajua ja ne altistettiin puhtaalle purulle.

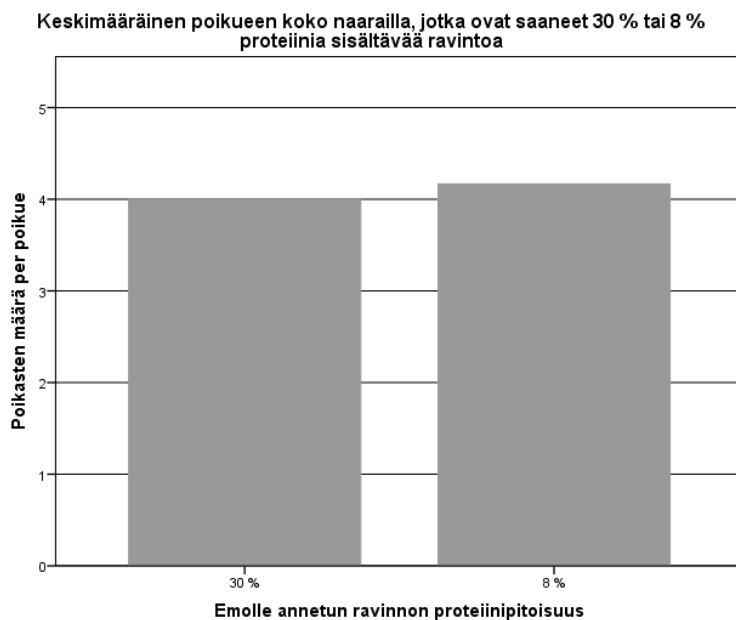
Altistaminen elävälle lumikolle lisäsi siis ruokailua hyvää ravintoa saaneilla myyrillä riippumatta siitä, oliko siementarjottimien vieressä puhdasta vai lumikon hajuista purua.



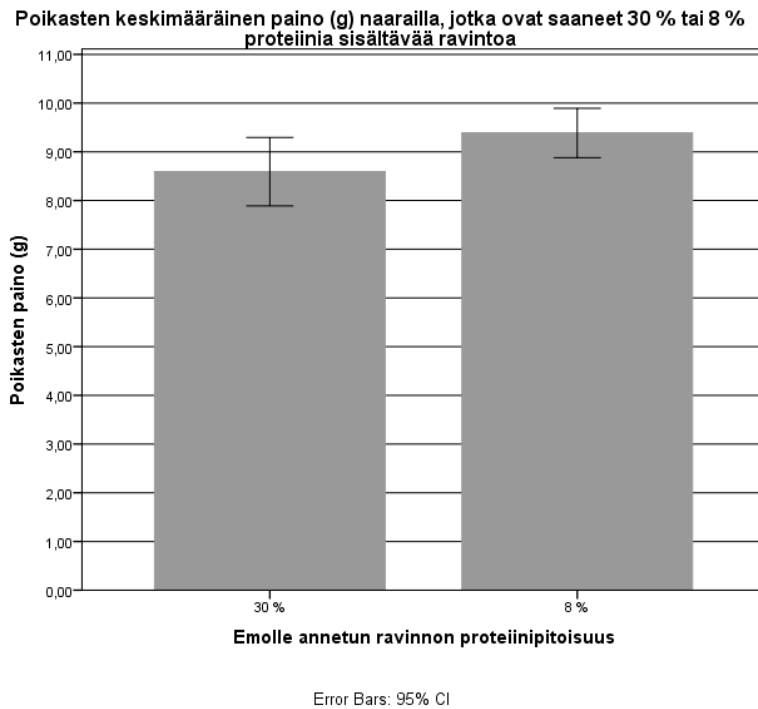
Kuva 17. Toisella viikolla tehdyn altistuksen vaikutus keskimääräisiin luovutustiheyksiin toisella ja kolmannella viikolla riippuen siitä onko myyrä saanut hyvää (30 %) vai huonoa (8 %) ravintoa ja mikä oli siementarjottimen vieressä hajumanipulaationa: Kontrolli vai Lumikko (puhdas tai lumikon hajuinen puru). Osa myyristä altistettiin puhtaalle purulle (Kontrolli) ja osa elävälle lumikolle (Lumikko). Luovutustiheydet ovat siementen määrä, jonka myyrät ovat jättäneet siementarjottimelle. Mitä vähemmän siemeniä on jätetty, sitä enemmän siementarjottimilla on syöty.

3.5 Naaraiden ravitsemustilan vaikutukset poikueiden kokoon ja poikasten painoon

Naaraat, jotka saivat joko hyvää tai huonoa ravintoa, eivät eronneet tilastollisesti merkittävästi poikueiden koossa ($\chi^2 (1)=0,000$, $p=1,000$). Kummallakin ravintotaustalla olevat myyrät saivat keskimäärin 4 poikasta (Kuva 18). Eri ravintotaustalla olleet naaraat eivät eronneet myöskään poikasten painoissa tilastollisesti merkittävästi ($\chi^2 (1)=1,923$, $p=0,166$), mutta huonoa ravintoa saaneet naaraat saivat painavampia poikasia (Kuva 19).



Kuva 18. Poikueiden keskimääräinen koko naarilla, joille on annettu joko hyvää (30 %) tai huonoa (8 %) ravintoa.



Kuva 19. Poikasten keskimääräinen paino (g) naarailla, jotka ovat saaneet joko hyvää (30 %) tai huonoa (8 %) ravintoa.

4 TULOSTEN TARKASTELU JA JOHTOPÄÄTÖKSET

Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää vaikuttaako myyrien ravitsemustila niiden ruokailukäyttäytymiseen petoriskin alaisuudessa ja vaikuttaako tämä ruokailussa tehty päätös edelleen niiden lisääntymiseen. Tässä tutkimuksessa metsämyyrille annettiin ennen kenttäkoetta joko 30 % tai 8 % proteiinia sisältävää ravintoa. Oletuksena oli, että annettu ravinto vaikuttaisi ruokailupäätöksiin saalistusriskin alaisuudessa siten, että hyvää ravintoa saaneet myyrät reagoisivat herkemmin saalistusriskiin kuin huonoa ravintoa saaneet myyrät, jotka ruokailisivat saalistusriskistä huolimatta kuten nälkiintyneenä saalistus hypoteesi ennustaa. Oletuksena oli myös, että ruokailupäätös ja tämän kautta saatu energia vaikuttaisivat myyrien lisääntymiseen.

Tutkimuksen tulokset osoittivat, että kun metsämyyrille annettiin laboratoriossa joko 30 % tai 8 % proteiinia sisältävää ravintoa, ne söivät sitä eri lailla riippuen annetun ravinnon laadusta. Saatu ravinto vaikutti paitsi yksinään, että yhdessä sukupuolen kanssa painon muutokseen. Ravintomanipulaatio siis toimi ja myyrät saivat erilaiset ravintotaustat. Lisäksi tämä annettu ravinto vaikutti myyrien ruokailukäyttäytymiseen luonnollisissa ulkotarhoissa tehdyissä kokeissa yhdessä hajumanipulaation kanssa toisella ja kolmannella viikolla. Ensimmäinen hypoteesi toteutui siis osittain, koska ravitsemustila vaikutti metsämyyrän päätökseen jäädä ruokailemaan saalistusriskin alaisuudessa vain toisella ja kolmannella viikolla. Huonoa ravintoa saaneet myyrät ruokailivat kuitenkin enemmän siementarjottimilla, joissa oli lumikon hajua, kun taas hyvää ravintoa saaneet myyrät ruokailivat enemmän siementarjottimilla, joissa ei ollut lumikon hajua. Tämä on mitä nälkiintyneenä saalistus hypoteesi ennustaa; huonossa ravitsemustilassa olevat yksilöt lisäävät ravinnon hankintaa, vaikka saalistusriski olisi suuri. Samanlaista käytöstä on havaittu myös muissa tutkimuksissa, joissa ravitsemustilan vaikutusta ruokailuun saalistusriskin alaisuudessa on tutkittu. Päätös ei kuitenkaan vaikuttanut metsämyyrien lisääntymiseen, joten toinen hypoteesi ei toteutunut. Se ei kuitenkaan tarkoita, ettei vaikutuksia ole. Vaikka hypoteesia ei täysin hyväksytty, tutkimus antaa viitteitä siitä, että saaliseläimen ravitsemustilalla on vaikutusta sen ruokailupäätöksiin saalistusriskin alaisuudessa.

4.1 Ravinnon käyttö ja painon muutos

Kun tarkasteltiin myyrien ravinnon käyttöä ja painon muutosta, havaittiin, että annetun ravinnon laatu vaikutti sukupuolta enemmän ravinnon syömiseen ja painon muuttumiseen päivittäin. Hyvää ravintoa syötiin enemmän ja sitä söivät molemmat sukupuolet enemmän. Koiraille kuitenkin maistui hyvin myös huono ravinto. Monilla jyrsoijilla on havaittu kasvua painossa, kun niille on annettu paljon energiaa sisältävää ruokaa lisäravintona (Watts 1970, Cole ja Batzli 1978, Neuhaus 2000, Eifler ym. 2003, Lebl ym. 2010). Myös tässä tutkimuksessa myyrien paino

nousi, kun ne saivat hyvää ravintoa. Sukupuolella havaittiin olevan myös vaikutusta painon kertymiseen, kun sitä katsottiin yhdessä annetun ravinnon laadun kanssa. Esimerkiksi naaraiden paino nousi huomattavasti enemmän, kun ne söivät hyvää ravintoa, mutta koiraiden paino nousi yhtä hyvin huolimatta syödyn ravinnon laadusta.

Lisäravinnon antamisella on havaittu olevan positiivisia vaikutuksia selkärankaisten selviytymiseen ja lisääntymiseen (Boutin 1990, Haapakoski ym. 2012). Myös myyrät ovat aloittaneet lisääntymisen aiemmin keväällä, kun niille on annettu lisäravintoa (Haapakoski ym. 2012). Naaraat luultavasti suosivat hyvää ravintoa koiraita enemmän lisääntymisen takia. Oletettavasti huonoa ravintoa saaneilla myyrillä oli huonompi lähtötilanne tutkimuksen kenttäjaksoa varten, mutta myös hyvää ravintoa saaneet myyrät ovat voineet kärsiä kunnan heikkenemisestä kenttäkokeiden aikana, koska myös hyvää ravintoa saaneiden myyrien painon havaittiin laskevan tutkimuksessa, jossa niitä altistettiin pitkään pedon läsnäololle (Haapakoski ym. 2012). Toisaalta huonoa ravintoa saaneet myyrät olivat pienempiä, joten niiden ei tarvinnut hankkia niin paljon ravintoa kuin hyvää ravintoa saaneiden myyrien. Lisääntyäkseen ne kuitenkin tarvitsivat energiaa, joten ne ottivat enemmän riskejä.

4.2 Siementarjottimien käyttö

Siementarjottimien käyttö lisääntyi ensimmäiseltä viikolta toiselle ja kolmannelle viikolle. Siementarjottimien vähäinen käyttö ensimmäisellä viikolla on voinut johtua siitä, että myyrille ei ollut tarhoissa vielä kasvillisuutta antamassa suojaa mikä on johtanut siihen, että myyrät ovat tunteneet itsensä suojattomiksi ja aristelleet käydä siementarjottimilla. Muutenkin myyrät saattoivat olla varovaisia lumikon hajun suhteen, koska haju vaikutti ravintoa enemmän siementarjottimien käyttöön ensimmäisellä viikolla. Toisaalta syynä voi olla myös se, että myyrät olivat vielä ravitsemuksellisesti hyvässä tilassa eikä niiden siten vielä tarvinnut hankkia ravintoa. Ehkä kummatkin seikat vaikuttivat siementarjottimien käyttöön, sillä

ensimmäisellä viikolla hajun ja ravinnon välillä havaittiin yhteisvaikutusta siementarjottimien käytössä.

Ensimmäisellä viikolla hyvää ja huonoa ravintoa saaneet myyrät käyttivät yhtä vähän siementarjottimia, joissa ei ollut lumikon hajua. Sen sijaan siementarjottimia, joissa oli lumikon hajua, huonoa ravintoa saaneet myyrät käyttivät enemmän kuin hyvää ravintoa saaneet myyrät, koska ne jättivät vähemmän siemeniä siementarjottimille. Tästä voidaan päätellä, että huonoa ravintoa saaneet myyrät kokivat aliravitsemusta, minkä vuoksi niiden piti lisätä ruokailua. Hyvää ravintoa saaneilla myyrillä oli parempi ravitsemustila, joten niiden ei tarvinnut ruokailla niin paljon. Ensimmäisellä viikolla huonoa ravintoa saaneet myyrät ruokailivat lumikon hajuisilla siementarjottimilla nälkiintyneenä saalistus hypoteesin mukaisesti; ne eivät välittäneet saalistusriskistä ja lisäsivät ruokailua. Myös hyvää ravintoa saaneet myyrät ruokailivat toisella ja kolmannella viikolla oletusten mukaisesti enemmän siementarjottimilla, joissa ei ollut lumikon hajua. Hyvää ravintoa saaneet myyrät ruokailivat kuitenkin huonoa ravintoa saaneita myyriä vähemmän myös toisella ja kolmannella viikolla. Silti hyvää ravintoa saaneet myyrät käyttivät siementarjottimia enemmän kuin ensimmäisellä viikolla eli nekin olivat alkaneet kokea aliravitsemusta. Niillä ei kuitenkaan ollut niin huono ravitsemustilanne kuin huonoa ravintoa saaneilla myyrillä ja ne pyrkivät välttelemään siementarjottimia, joissa oli lumikon hajua. Tämä myös selittää sen miksi toisella ja kolmannella viikolla ravinto vaikutti hajua enemmän siementarjottimien käyttöön. Huonoa ravintoa saaneet myyrät käyttivät siementarjottimia hyvää ravintoa saaneita myyriä enemmän kaikkina viikkoina, mutta oletusten vastaisesti huonoa ravintoa saaneet myyrät ruokailivat toisella ja kolmannella viikolla enemmän siementarjottimilla, joissa ei ollut lumikon hajua. Erot olivat kuitenkin pienet. Lisäksi ensimmäisellä viikolla sekä hyvää että huonoa ravintoa saaneet myyrät kävivät yllättävää kyllä enemmän ruokailemassa siementarjottimilla, joissa oli lumikon hajua. Ehkä ensimmäisellä viikolla ruokailuun vaikutti hajun tai saadun ravinnon lisäksi se mitä siementarjottimia myyrät saattoivat löytämään.

4.3 Ravintolaikun luovutustiheydet

Ravintolaikun, eli siementarjottimen, ruokailutehokkuutta mitattiin laikun luovutustiheydellä. Luovutustiheys oli siementen määrä, jonka myyrät jättivät laikulle. Ensimmäisellä viikolla luovutustiheydet olivat isoja ja niissä näkyi vain vähän eroja. Myyrät olivat siis käyneet ruokailemassa vain vähän. Tämä voi johtua siitä, että myyrät eivät vielä löytäneet kaikkia ravintolaikkuja ensimmäisellä viikolla. Silti ruokailussa näkyi eroja hyvää ja huonoa ravintoa saaneiden myyrien välillä. Hyvää ravintoa saaneet myyrät ruokailivat enemmän siementarjottimilla, joissa ei ole ollut lumikon hajua, kun taas huonoa ravintoa saaneet myyrät ruokailivat enemmän siementarjottimilla, joissa oli lumikon hajua. Tämä on mitä näлкиintyneenä saalistus hypoteesi ennustaa. Näissä tuloksissa pitää kuitenkin ottaa huomioon se mahdollisuus, että lumikon haju on itseasiassa johdattanut huonoa ravintoa saaneita myyriä ravintolaikuille, kun taas hyvää ravintoa saaneet myyrät ovat yrittäneet välttää lumikon hajua. Hyvää ja huonoa ravintoa saaneilla myyrillä oli havaittavissa samanlaista käyttäytymistä myös toisella ja kolmannella viikolla, mutta luovutustiheydet olivat pienempiä kaikilla siementarjottimilla eli niissä oli käyty enemmän. Lisäksi toisella ja kolmannella viikolla sekä siementarjottimien vieressä ollut haju että myyrälle annettu ravinto vaikuttivat yhdessä luovutustiheksiin. Nämä tulokset osoittavat, että myyrille annetulla ravinnolla ja saalistusriskillä on ollut vaikutusta myyrien ruokailupäätöksiin. Näyttäisi myös siltä, että huonoa ravintoa saaneet myyrät olivat tehokkaampia ruokailijoita (Brown 1989, Garb ym. 2000), tai vaihtoehtoisesti ottivat enemmän riskejä, koska ne jättivät vähemmän siemeniä siementarjottimille. Hyvää ravintoa saaneet myyrät ruokailivat aika tehottomasti, ainakin ensimmäisellä viikolla. Hyvää ravintoa saaneet myyrät pitivät selvästi vaarallisimpina niitä siementarjottimia, joiden vieressä oli lumikon hajua, koska ne jättivät sinne enemmän siemeniä ja muutenkin näyttivät pyrkivän välttämään niitä (Halliday ym. 2014). Ne siis vähensivät ruokailua riskialttiissa ympäristössä ja ruokailivat enemmän siementarjottimilla,

joissa ei ollut lumikon hajua. Ne ovat luultavasti käyttäneet aikaa enemmän valppaana olemiseen kuin ruokailuun.

Tässä tutkimuksessa tarkasteltiin ravitsemustilan ja saalistusriskin vaikutusta myyrien ruokailukäyttäytymiseen, mutta siemenen syöntiin vaikuttaa kuitenkin monta eri tekijää: ruokailijoiden persoonallisuus, tiheys (Will ja Tackenberg 2008, Fischer ja Türke 2016), käyntikerrat ravintolaikuilla ja ruokailun kesto (Cousens ym. 2008, 2010, Fischer ja Türke 2016), joita tässä tutkimuksessa ei mitattu. Nämä ovat voineet kuitenkin vaikuttaa luovutustiheyksiin. Myyrien joukossa on myös voinut olla rohkeita ja/tai ujoja yksilöitä, jotka eroavat paljon toisistaan ruokailukäytökseltään (Mazza ym. 2019). Esimerkiksi Mazza ym. (2019) havaitsivat, että ujommat yksilöt käyttivät enemmän aikaa valppauteen ja suosivat turvallisia ravintolaikkuja yrittäen välttää riskialttiita ravintolaikkuja. Rohkeammat yksilöt taas ruokailivat enemmän ja käyttivät sekä riskialttiita että turvallisia ravintolaikkuja. Lisäksi ympäristöllisten tekijöiden kuten kasvillisuuden peiton on havaittu kasvattavan ruokailua (Meiss ym. 2010, Fischer ja Türke 2016). Kenttäkokeiden alussa kasvillisuutta ei ollut ollenkaan mikä on voinut myös vaikuttaa siementarjottimien vähäiseen käyttöön ensimmäisellä viikolla. Jotkut ravintolaikut ovat myös voineet olla suojaisimpia kuin toiset, koska tarhojen ympäristöissä oli eroja. Joissakin oli enemmän pensaikkoa suojana ja jotkin olivat aika avoimia, joissa myyrät pitivät ravintolaikkuja varmaan aika riskialttiina (Nersesian ym. 2012).

Aikaisemmissa tutkimuksissa, joissa metsämyyrien ruokailua on tutkittu saalistusriskin alaisuudessa, metsämyyrät ovat jättäneet enemmän siemeniä siementarjottimille, joissa on ollut lumikon hajua (Ylönen ym. 2006). Ne ovat siis ruokailleet enemmän siementarjottimilla, joissa ei ole ollut lumikon hajua. Tämä on mitä Liman ja Bednekoffin (1999) saalistusriskin hajauttamishypoteesi ennustaa; eläimet ruokailevat enemmän paikoissa, joissa saalistusriski on pieni ja välttävät ruokailua paikoissa, joissa saalistusriski on iso (Koivisto ja Pusenius 2003). Tämä ei kuitenkaan ota huomioon ruokailijan ravitsemustaustaa. Pedon välttäminen vie

yleensä aikaa ruokailusta mikä johtaa vähentyneeseen ruokailuun ja sitä kautta huonompaan energiseen tilaan. Jos ruokailijalla on jo ennestään huono energinen tila, nälkiintyneenä saalistus hypoteesi ennustaa, että se lisää ruokailua huolimatta saalistusriskistä, koska nälkään kuoleminen on sille isompi riski kuin saaliiksi tuleminen (Oates ym. 2019). Aliravitsemus siis lisää ravinnon hankkimista (Illius ja Gordon 1999, Illius ym. 2002) ja ruokailija vaihtaa turvallisuuden ravintoon (Halliday ym. 2014). Tämän perusteella voidaan ennustaa, että aliravitut yksilöt ruokailevat riskialttiimmista paikoista ja hyväksyvät isomman saalistusriskin kuin hyvin ravitut yksilöt, jotka ruokailevat turvallisimmista paikoista ja vähentävät saalistusriskiä. Tätä on havaittu monilla eri lajeilla kuten gnuilla (Sinclair ja Arcese 1995, Oates ym. 2019), nuijapäillä (Werner ja Peacor 2003, Oates ym. 2019), pienillä nisäkkäillä (Brown ja Kotler 2004, Oates ym. 2019), liemikilpikonnilla (*Chelonia mydas*) (Heithaus ym. 2007, Oates ym. 2019) ja kultakaloilla (*Carassius auratus*) (Balaban-Feld ym. 2019). Balaban-Feld ym. (2019) esimerkiksi havaitsivat, että aliravitut kalat ottivat enemmän riskejä kuin hyvin ruokitut kalat. Myös tässä tutkimuksessa myyrillä oli havaittavissa samaa käyttäytymistä, etenkin toisella ja kolmannella viikolla kun huonoa ravintoa saaneet myyrät, joilla oli myös oletettavasti huonompi energinen tila, ruokailivat hyvää ravintoa saaneita myyriä enemmän etenkin siementarjottimilla, joissa oli lumikon hajua. Hyvää ravintoa saaneet myyrät taas välttelivät siementarjottimia, joissa oli lumikon hajua.

4.4 Elävän lumikon vaikutus

Toisella viikolla tehty pelkoaltistus elävää lumikkoa käyttäen ei vaikuttanut merkitsevästi siementarjottimien käyttöön ja luovutustiheyksiin, mutta se lisäsi siementarjottimien käyttöä kaikilla myyrillä lukuun ottamatta niitä yksilöitä, jotka olivat saaneet hyvää ravintoa ja joiden siementarjottimien vieressä oli lumikon hajua. Elävälle lumikolle altistaminen sen sijaan pienensi luovutustiheyksiä vain myyrillä, jotka olivat saaneet hyvää ravintoa riippumatta siitä, oliko

siementarjottimien vieressä puhdasta vai lumikon hajuista purua. Nämä myyrät ruokailivat siis pidempään ja jättivät vähemmän siemeniä siementarjottimille.

Koivisto ja Pusenius (2003) havaitsivat, että lumikon läsnäolo laski myyrillä enemmän ruokailua, kuin pelkkä lumikon haju. Tästä päätellen altistaminen lumikolle olisi pitänyt vähentää ruokailua, mutta se lisäsi sitä sekä hyvää että huonoa ravintoa saaneilla myyrillä, kun katsottiin siementarjottimien käyttöä. Ravinnon hankinnan lisääntyminen huonoa ravintoa saaneilla myyrillä on oletusten mukaista, koska nälkiintyneenä saalistus hypoteesi ennustaa sitä. Hyvää ravintoa saaneilla myyrillä se taas ennustaa riskin välttämistä ja siten vähemmän ruokailua. Lumikon näkeminen on voinut lisätä tarvetta valppauteen hyvää ravintoa saaneilla myyrillä, mutta koska tämä vie aikaa ruokailusta niiden energian tarve on kasvanut, mikä on johtanut lisääntyneeseen ruokailuun (Trebatická ym. 2008). Lumikon näkeminen ei kuitenkaan lisännyt siementarjottimien käyttöä hyvää ravintoa saaneilla myyrillä, joilla oli siementarjottimien vieressä lumikon hajua. Tämä mahdollisesti johtuu siitä, että lumikon haju siementarjottimen vieressä yhdistettynä lumikon näkemiseen sai myyrät näkemään siementarjottimet liian riskialttiina ravinnon hankkimiselle. Kun katsottiin luovutustiheyksiä altistaminen elävälle lumikolle lisäsi ruokailua vain myyrillä, jotka olivat saaneet hyvää ravintoa. Syy siihen, että lumikon näkeminen ei näkynyt luovutustiheyksissä huonon ravinnon myyrillä on luultavasti se, että se vaikutti enemmän siementarjottimilla käyntiin kuin luovutustiheyksiin. On muutenkin syytä ottaa huomioon, että myyriin kohdistui useita eri vihjeitä saalistusriskistä. Saalistusriski voi aiheuttaa erilaisia vaikutuksia riippuen siitä, mitkä vihjeet ovat kysymyksessä (Nersesian ym. 2012). Tämä mahdollisesti vaikuttaa siihen miksi siementarjottimien käyttämisessä vaikutuksia näkyi sekä hyvää että huonoa ravintoa saaneilla myyrillä ja luovutustiheyksiä katsellessa vain hyvää ravintoa saaneilla myyrillä. Vihjeiden välillä on paljon vuorovaikutusta, mikä johtaa siihen, että kaksi yhdistelmää vihjeitä (esim. haju ja pedon näkeminen) ei tuota täysin samaa vaikutusta (Nersesian ym. 2012). Vaikka eläinten on havaittu reagoivan eniten epäsuorien ja suorien vihjeiden

yhdistelmiin ne luultavasti käyttävät sekä epäsuoria että suoria vihjeitä saalistusriskin arvioimisessa (Kotler ym. 1999, Apfelbach ym. 2005, Griffin ym. 2005, Nersesian ym. 2012). Tässä tutkimuksessa myyrät saivat suoran vihjeen lumikosta, kun ne altistettiin elävälle lumikolle; ne pystyivät haistamaan ja kuulemaan lumikon ja lumikko oli lähellä niitä (Thorson ym. 1998, Schmidt 2006, Nersesian ym. 2012). Epäsuorana vihjeenä taas toimi lumikon hajuinen puru.

4.5 Poikueiden koot ja poikasten painot

Metsämyyrät voivat saada kolmesta seitsemään poikasta (Siivonen ja Artimo 1972). Tässä tutkimuksessa poikueiden koko vaihteli kolmesta poikasesta kuuteen poikaseen, mutta keskimäärin naaraat saivat neljä poikasta per poikue riippumatta ravintokäsittelystä. Poikueiden koossa ei siis ollut suuria eroja hyvää ja huonoa ravintoa saaneilla naarailla. Myöskään poikasten painoissa ei ollut suuria eroja eri ravintotaustalla olevien naaraiden välillä. Koska lisäravinnon antaminen on vaikuttanut myönteisesti myyrien lisääntymiseen aiemmissa tutkimuksissa, (Haapakoski ym. 2012) voitaisiin olettaa, että hyvää ravintoa saaneet myyrät olisivat lisääntyneet paremmin, mutta tässä tutkimuksessa huonoa ravintoa saaneet myyrät lisääntyivät hyvää ravintoa saaneita myyriä enemmän. Ne myös saivat vähäsen painavampia poikasia. Poikasten isompi koko kertoo paremmasta laadusta mikä vuorostaan kertoo, että huonoa ravintoa saaneilla myyrillä oli parempi lisääntymismenestys (Mappes ym. 1995, Koskela ym. 1998). Ravinnon antaminen laboratoriossa on voinut parantaa niiden kuntoa (Grand ja Millar 1990, Xuehui ym. 2012) tai lisääntynyt ruokailu tarhoissa on mahdollistanut resurssien käytön lisääntymiseen (Illius ym. 2002). Xuexhui ym. (2012) havaitsivat tutkimuksessaan, että myyrien poikueiden koko kasvoi, kun ravintoa ensin rajoitettiin ja myyriä ruokittiin uudelleen. Syitä hyvää ravintoa saaneiden myyrien huonoon lisääntymiseen voi olla altistuminen lumikolle. Lumikolle altistumisen on havaittu viivästyttävän lisääntymistä myyrillä (Haapakoski ym. 2012) ja hyvää ravintoa saaneet myyrät reagoivat elävän lumikon näkemiseen sekä luovutustiheyksissä että

siementarjottimien käytössä. On myös mahdollista, että jotkut myyrät ovat saaneet niin vähän ravintoa tarhoissa, että edes ravinnon saaminen laboratoriossa ei riittänyt palauttamaan niiden energiavarastoja, minkä vuoksi ne eivät lisääntyneet.

Optimaalinen poikue koko hypoteesi ennustaa tasapainoa poikueen koossa ja poikasten laadussa (Lack 1947, Sikes 1998, Xuehui ym. 2012). Tämä tarkoittaa pienempiä poikasia isoissa poikueissa ja isompia poikasia pienissä poikueissa (Mappes ym. 1995, Sikes 1998, Xuehui ym. 2012). Optimaalinen poikuekoko toteutui myyrien poikueissa; poikasten paino oli pienempi isommissa poikueissa ja suurempi pienemmissä poikueissa. Myyrät, jotka saivat pienempiä poikueita ovat voineet olla heikommassa kunnossa (Haapakoski ym. 2012). Myös se, että myyrät saivat keskimäärin enemmän naaraita kuin koiraita, kertoo myyrien huonosta ravitsemustilasta (Labov ym. 1986, Xuehui ym. 2012). On nimittäin havaittu, että eläimet satsaavat enemmän koiraispoikasiin, kun niillä on hyvä ravitsemustila.

Erojen puute poikueiden koossa ja poikasten painossa on voinut johtua siitä, että otoskoot olivat liian pieniä. Otoskokojen pienuus johtui taas siitä, että myyrien selviytyvyys tarhoissa oli heikkoa; vain puolet naaraita selviytyivät takaisin laboratorioon ja vain puolet näistä naaraita lisääntyivät. Lisäksi vain muutama oli hyvällä ravinnolla olleita naaraita. Myyrien heikko selviytyvyys saattoi johtua tarhojen rankoista olosuhteista; lunta alkoi sataa sinä päivänä, kun myyrät siirrettiin tarhoihin. Tämä oli muutenkin kriittistä aikaa myyrien selviytymisen kannalta, koska suojaava lumikerros oli jo sulanut (Merritt 1978, Huitu ym. 2003, Haapakoski ym. 2012). Myyrille annettiin tarhaan vietäessä mukaan kourallinen auringonkukansiemeniä ja kauraa, mutta juuri muuta ravintoa myyrillä ei ollut. Osa myyristä myös hävisi kenttäkokeiden aikana. Tarhoissa ei juuri ollut kasvillisuutta antamassa myyrille suojaa pedoilta, joten ne ovat voineet joutua petojen saaliiksi. Ne ovat voineet myös karata tarhasta. Ainakin peltomyyrien on havaittu pääsevän tarhaan kiipeämällä oksia pitkin ja metsämyyrät ovat peltomyyriä taitavampia kiipeilijöitä (Mäkeläinen ym. 2014). Rankat ympäristöolosuhteet ovat myös voineet aiheuttaa myyrille fysiologista stressiä,

jonka on voinut osaltaan huonontaa myyrien kuntoa (Kitaysky ym. 1999, Schoech ym. 2004, Levay ym. 2010, Hernández ym. 2019, Navarro-Castilla ja Barja 2019). Nämä kaikki ovat kuitenkin sellaisia ongelmia, joihin usein törmätään, kun tehdään kokeita elävillä eliöillä luonnollisissa olosuhteissa.

4.6 Johtopäätökset

Tutkimus osoitti, että ruokailijan ravitsemustilalla on vaikutusta ruokailupäätöksiin saalistusriskin alaisuudessa. Vaikutuksia ei havaittu kuin toisella ja kolmannella viikolla. Vaikutuksia ei näkynyt ensimmäisellä viikolla todennäköisesti siksi, että myyrät vasta totuttelivat uuteen elinympäristöönsä tarhoissa, siementarjottimiin ja hajumanipulaatioihin. On myös mahdollista, että myyrät eivät olleet tarpeeksi aliravittuja ensimmäisellä viikolla. Olosuhteet olivat otolliset ruokailupäätöksien ja -käyttäytymisen mittaamiseen, mutta ne osoittautuivat myyrille liian ankariksi. Luonnon oloihin ei tietenkään pystytä vaikuttamaan, mutta tutkimus saattaisi tuoda erilaisia tuloksia hitusen paremmissa olosuhteissa, varsinkin myyrien lisääntymisen osalta. Ehkä tuolloin saataisiin isompia eroja eri ravintotaustalla olevien myyrien käyttäytymisen ja lisääntymisen välille. Tutkimuksen otoskokoä voitaisiin myös kasvattaa siltä varalta, että tutkimuksen toteutuksen aikana olosuhteet muuttuvat rajusti. Tulevaisuudessa olisi kiinnostavaa tutkia saataisiinko samanlaisia tuloksia ravintolaikkujen luovutustiheyksissä, jos siementarjottimet olisivat avoimia tai suojassa tai jos niissä olisi joko helpommin löydettäviä ja rasvapitoisia auringonkukansiemeniä tai vaikeasti löydettävää hirssiä.

KIITOKSET

Haluan kiittää ohjaajiani tutkimuskoordinaattori Marko Haapakoskea ja professori Hannu Ylöstä saamastani ohjeistuksesta ja opastuksesta Pro gradua tehdessäni sekä

Thorbjörn Sievertiä ja Olga Ylöstä, jotka auttoivat minua kenttäkokeiden suunnittelussa ja tekemisessä sekä Helinä Nisua, joka auttoi minua laboratoriossa.

KIRJALLISUUS

- Abrams P.A. 2000. The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. *Ann Rev Ecol Syst* 31: 79-105.
- Abramsky Z., Strauss E., Subach A., Kotler B.P. & Riechmann A. 1996. The effect of barn owls (*Tyto alba*) on the activity and microhabitat selection of *Gerbillus allenbyi* and *G. pyramidum*. *Oecologia* 105: 313-319.
- Apfelbach R., Blanchard C.D., Blanchard R.J., Hayes R.A. & McGregor I.S. 2005. The effects of predator odors in mammalian prey species: a review of field and laboratory studies. *Neurosci Biobehav Rev* 29: 1123-1144.
- Balaban-Feld J., Mitchell W.A., Kotler B.P., Vijayan S., Tov Elem L.T. & Abramsky Z. 2019. State-dependent foraging among social fish in a risky environment. *Oecologia* 190: 37-45.
- Bedoya-Perez M.A., Carthey A.J.R., Mella V.S.A., McArthur C. & Banks P.B. 2013. A practical guide to avoid giving up on giving-up densities. *Behav Ecol Sociobiol* 67: 1541-1553.
- Berger-Tal O., Embar K., Kotler B.P. & Saltz D. 2014. Past experiences and future expectations generate context-dependent costs of foraging. *Behav Ecol Sociobiol* 68: 1769-1776.
- Berger-Tal O. & Kotler B.P. 2010. State of emergency: behavior of gerbils is affected by the hunger state of their predators. *Ecology* 91: 593-600.
- Berger-Tal O., Mukherjee S., Kotler B.P. & Brown J.S. 2010. Complex state-dependent games between owls and gerbils. *Ecol Lett* 13: 302-310.
- Bleicher S.S., Haapakoski M., Morin D.J., Käpylä T. & Ylönen, H. 2019. Balancing food, activity and the dangers of sunlit nights. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 73, 95, doi:10.1007/s00265-019-2703-y.
- Bolbroe T., Jeppesen L.L. & Leirs H. 2000. Behavioural response of field voles under mustelid predation risk in the laboratory: more than neophobia. *Ann Zool Fenn* 37: 169-178.
- Boonstra R., Hik D., Singleton G.R. & Tinnikov A. 1998. The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle. *Ecol Monogr* 68: 371-394.
- Boutin S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Can J Zool* 68: 203-223.

- Brown J.S. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behav Ecol Sociobiol* 22: 37-47.
- Brown J.S. 1989. Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. *Ecol Monogr* 59: 1-20.
- Brown J.S. & Kotler B.P. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecol Lett* 7: 999-1014.
- Carlsen M., Lodal J., Leirs H. & Jensen T.S. 1999. The effect of predation risk on body weight in the field vole *Microtus agrestis*. *Oikos* 87: 277-285.
- Charalabidis A., Dechaume-Moncharmont F.-X., Petit S. & Bohan, D.A. 2017. Risk of predation makes foragers less choosy about their food. *PLoS. One.* 12, e0187167, doi: 10.1371/journal.pone.0187167.
- Cole F.R. & Batzli G.O. 1978. Influence of supplemental feeding on a vole population. *J Mammal* 59: 809-819.
- Cousens R., Dytham C. & Law R. 2008. *Dispersal in plants – a population perspective*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Cousens R.D., Hill J., French K. & Bishop I.D. 2010. Towards better prediction of seed dispersal by animals. *Funct Ecol* 24: 1163-1170.
- Dechaume-Moncharmont F.-X., Brom T. & Cézilly F. 2016. Opportunity costs resulting from scramble competition within the choosy sex severely impair mate choosiness. *Anim Behav* 114: 249-260.
- Ditmer M.A., Fieberg J.R., Moen R.A., Windels S.K., Stapleton S.P. & Harris T.R. 2018. Moose movement rates are altered by wolf presence in two ecosystems. *Ecol Evol* 8: 9017-9033.
- Eifler M.A., Slade N.A. & Doonan T.J. 2003. The effect of supplemental food on the growth rates of neonatal, young and adult cotton rats (*Sigmodon hispidus*) in northeastern Kansas, USA. *Acta Oecol* 24: 187-193.
- Eilam D., Dayan T., Ben-Eliyahu S., Schulman I., Shefer G. & Hendrie C.A. 1999. Different behavioural and hormonal responses of voles and spiny mice to owl calls. *Anim Behav* 58: 1085-1093.
- Endler J.A. 1991. Interactions between predators and prey. In: Krebs J.R. & Davies N.B. (eds.), *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, Blackwell Scientific, Oxford, pp. 169-196.
- Fischer C. & Türke M. 2016. Seed preferences by rodents in the agri-environment and implications for biological weed control. *Ecol Evol* 6: 5796-5807.
- Furey N.B., Armstrong J.B., Beauchamp D.A. & Hinch S.G. 2018. Migratory coupling between predators and prey. *Nat Ecol Evol* 2: 1846-1853.
- Garb J., Kotler B.P. & Brown J.S. 2000. Foraging and community consequences of seed size for coexisting Negev Desert granivores. *Oikos* 88: 291-300.

- Grand T.C. & Millar J.S. 1990. The effects of intermittent dietary restriction on weight gain and body fat in white-footed mice, *Peromyscus leucopus*. *Physiol Behav* 48: 221-224.
- Griffin P.C., Griffin S.C., Waroquiers C. & Mills L.S. 2005. Mortality by moonlight: predation risk and the snowshoe hare. *Behav Ecol* 16: 938-944.
- Haapakoski M., Sundell J. & Ylönen H. 2012. Predation risk and food: opposite effects on overwintering survival and onset of breeding in a boreal rodent. *J Anim Ecol* 81: 1183-1192.
- Halliday W.D., Morris D.W., Devito J.A. & Start D.M. 2014. Male and female voles do not differ in their assessments of predation risk. *Ecoscience* 21: 61-68.
- Heithaus M.R., Frid A., Wirsing A.J., Dill L.M., Fourqurean J.W., Burkholder D., Thomson J. & Bejder L. 2007. State-dependent risk-taking by green sea turtles mediates top-down effects of tiger shark intimidation in a marine ecosystem. *J Anim Ecol* 76: 837-844.
- Herman C.S. & Valone T.J. 2000. The effect of mammalian predator scent on the foraging behavior of *Dipodomys merriami*. *Oikos* 91: 139-145.
- Hernández M.C., Navarro-Castilla Á., Wilsterman K., Bentley G.E. & Barja, I. 2019. When food access is challenging: evidence of wood mice ability to balance energy budget under predation risk and physiological stress reactions. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 73, 145, doi:10.1007/s00265-019-2756-y.
- Huitu O. 2008. Mikä onkaan Suomen yleisin nisäkäs. Teoksessa: Katajisto J. (toim.), *Nisäkkäät: Luonnossa*, osa 1, Helsinki, s. 31.
- Huitu O., Koivula M., Korpimäki E., Klemola T. & Norrdahl K. 2003. Winter food supply limits growth of northern vole populations in the absence of predation. *Ecology* 84: 2108-2118.
- Illius A.W. & Gordon I.J. 1999. Physiological ecology of mammalian herbivory. In: Jung H.-J.G. & Fahey G.C. (eds.), *Nutritional ecology of herbivores: proceedings of the Vth International Symposium on the Nutrition of Herbivores, Savoy, III*: American Society of Animal Science, pp. 71-96.
- Illius A.W., Tolkamp B.J. & Yearsley J. 2002. The evolution of the control of food intake. *Proc Nutr Soc* 61: 465-472.
- Jędrzejewska B. & Jędrzejewski W. 1990. Antipredatory behaviour of bank voles and prey choice of weasels - enclosure experiments. *Ann Zool Fenn* 27: 321 - 328.
- Jędrzejewski W., Rychlik L. & Jędrzejewska B. 1993. Responses of bank voles to odours of seven species of predators: experimental data and their relevance to natural predator-vole relationships. *Oikos* 68: 251-257.

- Kitaysky A.S., Wingfield J.S. & Piatt J.F. 1999. Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding black-legged kittiwakes. *Funct Ecol* 13: 577-584.
- Koivisto E. & Pusenius J. 2003. Effects of temporal variation in the risk of predation by least weasel (*Mustela nivalis*) on feeding behavior of field vole (*Microtus agrestis*). *Evol Ecol* 17: 477-489.
- Korpimäki E., Norrdahl K. & Rinta-Jaskari T. 1991. Responses of stoats and least weasels to fluctuating vole abundances: is the low phase of the vole cycle due to mustelid predation? *Oecologia* 88: 552-561.
- Koskela E., Jonsson P., Hartikainen T. & Mappes T. 1998. Limitation of reproductive success by food availability and litter size in the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. *P Roy Soc B-Biol Sci* 265: 1129-1134.
- Kotler B.P., Brown J.S. & Knight M.H. 1999. Habitat and patch use by hyraxes: there's no place like home? *Ecol Lett* 2: 82-88.
- Labov J.B., Huck U.W., Vaswani P. & Lisk R.D. 1986. Sex ratio manipulation and decreased growth of male offspring of undernourished golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Behav Ecol Sociobiol* 18: 241-249.
- Lack D. 1947. The significance of clutch-size. *Ibis* 89: 302-352.
- Leaver L.A. & Daly M. 2003. Effect of predation risk on selectivity in heteromyid rodents. *Behav Process* 64: 71-75.
- Lebl K., Kürbisch K., Bieber C. & Ruf T. 2010. Energy or information? The role of seed availability for reproductive decisions in edible dormice. *J Comp Physiol B* 180: 447-456.
- Levay E.A., Tammer A.H., Penman J., Kent S. & Paolini A.G. 2010. Calorie restriction at increasing levels at leads to augmented concentrations of corticosterone and decreasing concentrations of testosterone in rats. *Nutr Res* 30: 366-373.
- Lima S.L. 1998a. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions: what are the ecological effects of anti-predator decision-making? *Bioscience* 48: 25-34.
- Lima S.L. 1998b. Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Adv Study Behav* 27: 215-290.
- Lima S.L. 2002. Putting predators back into behavioral predator-prey interactions. *Trends Ecol Evol* 17: 70-75.
- Lima S.L. & Bednekoff P.A. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *Am Nat* 153: 649-659.

- Lima S.L. & Dill L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can J Zool* 68: 619-640.
- Lind J. & Cresswell W. 2005. Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behav Ecol* 16: 945-956.
- Mappes T., Koskela E. & Ylönen H. 1995. Reproductive costs and litter size in the bank vole. *P Roy Soc B-Biol Sci* 261: 19-24.
- Mazza V., Jacob J., Dammhahn M., Zaccaroni M. & Eccard, J.A. 2019. Individual variation in cognitive style reflects foraging and antipredator strategies in a small mammal. *Sci. Rep.* 9, 10157, doi:10.1038/s41598-019-46582-1.
- McNamara J.M. & Houston A.I. 1986. The common currency for behavioral decisions. *Am Nat* 127: 358-378.
- Meiss H., Le Lagadec L., Munier-Jolain N., Waldhardt R. & Petit S. 2010. Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agr Ecosyst Environ* 138: 10-16.
- Merritt J.F. 1978. Population ecology and energy relationships of *Clethrionomys gapperi* in a Colorado Subalpine Forest. *J Mammal* 59: 576-598.
- Metcalfe N.B., Huntingford F.A. & Thorpe J.E. 1987. Predation risk impairs diet selection in juvenile salmon. *Anim Behav* 35: 931-933.
- Mäkeläinen S., Trebatická L., Sundell J. & Ylönen H. 2014. Different escape tactics of two vole species affect the success of the hunting predator, the least weasel. *Behav Ecol Sociobiol* 68: 31-40.
- Navarro-Castilla Á. & Barja I. 2019. Stressful living in lower quality habitats? Body mass, feeding behavior and physiological stress levels in wild wood mouse populations. *Integr Zool* 14: 114-126.
- Nelson E.H., Matthews C.E. & Rosenheim J.A. 2004. Predators reduce prey population growth by inducing changes in prey behavior. *Ecology* 85: 1853-1858.
- Nersesian C.L., Banks P.B. & McArthur C. 2012. Behavioural responses to indirect and direct predator cues by a mammalian herbivore, the common brushtail possum. *Behav Ecol Sociobiol* 66: 47-55.
- Neuhaus P. 2000. Weight comparisons and litter size manipulation in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) show evidence of costs of reproduction. *Behav Ecol Sociobiol* 48: 75-83.
- Norrdahl K. & Korpimäki E. 1995. Mortality factors in a cyclic vole population. *P Roy Soc B-Biol Sci* 261: 49-53.
- Norrdahl K. & Korpimäki E. 2000. The impact of predation risk from small mustelids on prey populations. *Mammal Rev* 30: 147-156.
- Oates B.A., Merkle J.A., Kauffman M.J., Dewey S.R., Jimenez M.D., Vartanian J.M., Becker S.A. & Goheen, J.R. 2019. Antipredator response diminishes during

- periods of resource deficit for a large herbivore. *Ecology* 100, e02618, doi:10.1002/ecy.2618.
- Olsson O. & Molokwu M.N. 2007. On the missed opportunity cost, GUD, and estimating environmental quality. *Isr J Ecol Evol* 53: 263-278.
- Pangle K.L., Peacor S.D. & Johannsson O.E. 2007. Large nonlethal effects of an invasive invertebrate predator on zooplankton population growth rate. *Ecology* 88: 402-412.
- Perea R., González R., San Miguel A. & Gil L. 2011. Moonlight and shelter cause differential seed selection and removal by rodents. *Anim Behav* 82: 717-723.
- Preisser E.L., Bolnick D.I. & Benard M.F. 2005. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology* 86: 501-509.
- Schmidt K.A. 2006. Non-additivity among multiple cues of predation risk: a behaviorally-driven trophic cascade between owls and songbirds. *Oikos* 113: 82-90.
- Schmitz O.J., Beckerman A.P. & O'Brien K.M. 1997. Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78: 1388-1399.
- Schoech S.J., Bowman R. & Reynolds S.J. 2004. Food supplementation and possible mechanisms underlying early breeding in the Florida Scrub-Jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Horm Behav* 46: 565-573.
- Sievert T., Haapakoski M., Palme R., Voipio H. & Ylönen, H. 2019. Secondhand horror: effects of direct and indirect predator cues on behavior and reproduction of the bank vole. *Ecosphere* 10, e02765, doi:10.1002/eca2.2765.
- Sih A. 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science* 210: 1041-1043.
- Siivonen L. & Artimo A. 1972. Metsämyyrä. Teoksessa: Siivonen L. (toim.), *Suomen nisäkkäät 1*, Kustannusosakeyhtiö Otava, Helsinki, s. 330-341.
- Sikes R.S. 1998. Tradeoffs between quality of offspring and litter size: differences do not persist into adulthood. *J Mammal* 79: 1143-1151.
- Simms D.A. 1979. North American weasels: resource utilization and distribution. *Can J Zool* 57: 504-20.
- Sinclair A.R.E. & Arcese P. 1995. Population consequences of predation-sensitive foraging: the Serengeti wilderbeest. *Ecology* 76: 882-891.
- Sundell J. & Norrdahl K. 2002. Body size dependent refuges in voles: an alternative explanation of the Chitty effect. *Ann Zool Fenn* 39: 325-333.
- Sundell J. & Ylönen H. 2004. Behaviour and choice of refuge by voles under predation risk. *Behav Ecol Sociobiol* 56: 263-269.

- Sundell J. & Ylönen H. 2008. Specialist predator in a multi-species prey community: boreal voles and weasels. *Integr Zool* 3: 51-63.
- Thorson J.M., Morgan R.A., Brown J.S. & Norman J.E. 1998. Direct and indirect cues of predatory risk and patch use by fox squirrels and thirteen-lined ground squirrels. *Behav Ecol* 9: 151-157.
- Trebatická L., Ketola T., Haapakoski M., Opperbeck A. & Ylönen H. 2010. Is fear a factor in voles? Short term physiological and behavioural response to predation stress. *Open Ecol J* 3: 16-21.
- Trebatická L., Sundell J., Tkadlec E. & Ylönen H. 2008. Behaviour and resource use of two competing vole species under shared predation risk. *Oecologia* 157: 707-715.
- Watts C.H.S. 1970. Effect of supplementary food on breeding in woodland rodents. *J Mammal* 51: 169-171.
- Werner E.E. & Peacor S.D. 2003. Review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84: 1083-1100.
- Will H. & Tackenberg O. 2008. A mechanistic simulation model of seed dispersal by animals. *J Ecol* 96: 1011-1022.
- Xie X., Wen Y., Niu H., Shi D. & Zhang Z. 2012. Re-feeding evokes reproductive overcompensation of food-restricted Brandt's voles. *Physiol Behav* 105: 653-660.
- Ylönen H. 2001. Predator odours and behavioural responses of rodents: an evolutionary perspective. In: Pelz H-J., Cowan D.P. & Feare C.J. (eds.), *Advances in vertebrate management*, 2. Filander, Furth, pp. 123-138.
- Ylönen H., Eccard J.A., Jokinen I. & Sundell J. 2006. Is the antipredatory response in behaviour reflected in stress measured in faecal corticosteroids in a small rodent? *Behav Ecol Sociobiol* 60: 350-358.
- Ylönen H., Haapakoski M., Sievert T. & Sundell J. 2019. Voles and weasels in the boreal Fennoscandian small mammal community: what happens if the least weasel disappears due to climate change? *Integr Zool* 14: 327-340.
- Zamora-Camacho F.J. & Aragón P. 2020. Larval newts adjust foraging rate to perceived predator and competitor proximity. *Aquat Ecol* 54: 271-280.