Der Ornithologische Beobachter

Band 85 / Heft 4 / Dezember 1988 *Der Ornithologische Beobachter 85: 309–371 (1988)*

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern
Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie (Prof. U. Glutz von Blotzheim)

Populationsökologie der Feldlerche *Alauda arvensis* in der intensiv genutzten Agrarlandschaft[1]

Alex Schläpfer

Inhalt

Einleitung 310

A. Siedlungsdichte, Revierverteilung und Kulturenpräferenz der Feldlerche in unterschiedlich strukturierten Agrarlandschaften der Nordwestschweiz und des Elsass. 311
1. Untersuchungsgebiet und Methodik . . . 312
1.1. Untersuchungsgebiet 312
1.1.1. Auswahlkriterien 312
1.1.2. Beschreibung der Untersuchungsflächen 312
1.2. Material und Methode 317
2. Resultate 319
2.1. Siedlungsdichte, Revierstruktur . . . 319
2.2. Revierverteilung, Reviersverschiebungen 322
2.3. Kulturenpräferenz 326
3. Diskussion 329
3.1. Methode 329
3.2. Siedlungsdichte, Revierstruktur und Raumnutzung 330

B. Territorialität, Brutbiologie und Populationsdynamik des Feldlerchenbestands einer kleinflächig strukturierten Agrarlandschaft der Nordwestschweiz . . . 331
4. Untersuchungsgebiet und Methodik . . . 332
4.1. Untersuchungsgebiet 332
4.2. Material und Methode 333
5. Resultate 334
5.1. Territorialität 334
5.1.1. Ankunft und Dauer der Revierbesetzung 334
5.1.2. Revierverteilung, Reviergrösse, Revierverschiebungen und Reviersstruktur 335
5.2. Brutbiologie 340
5.2.1. Saisonale Verteilung der Nester auf die einzelnen Kulturen 340
5.2.2. Verteilung der Nester im Raum . 342
5.2.3. Vegetation der Nestumgebung . 344
5.2.4. Brutperiode 346
5.2.5. Gelegegrösse 348
5.2.6. Nestbau, Eiablage, Brut- und Nestlingszeit 348
5.2.7. Bruterfolg, Produktivität . . . 349
5.3. Populationsdynamik 353
5.3.1. Bestand, Geschlechterverhältnis 353
5.3.2. Rückkehrrate Adulter und geburtortstreuer Jungvögel; Mortalität 354
6. Diskussion 355
6.1. Territorialität 355
6.2. Brutbiologie 357
6.2.1. Neststandort 357
6.2.2. Gelegegrösse, Brutperiode und Brutzyklus 358
6.2.3. Bruterfolg, Produktivität . . . 360
6.3. Populationsdynamik 361

C. Schlussfolgerungen 363
7. Modell zum Einfluss der Kulturenanordnung auf den Brutbestand der Feldlerche 363
8. Feldlerche und landwirtschaftliche Praxis 366

Dank 366
Zusammenfassung, Summary 367
Literatur 370

[1] Die Drucklegung dieser Arbeit und der Farbtafeln ist dank grosszügiger Unterstützung durch die *Stiftung Emilia Guggenheim-Schnurr der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* ermöglicht worden.

Auf dem Ackerfeld
ist jetzt alles wieder still.
Abendlerchensang.
Issa

Einleitung

Die Feldlerche, ursprünglich ein Steppenvogel des südeurasischen Raums, dürfte sich nach der Eiszeit in Mitteleuropa vor allem während der grossen Rodungsphase vom 7. bis 13. Jahrhundert ausgebreitet haben, da geeignete natürliche Habitate kaum vorhanden waren (Pätzold 1983). Hierbei hat sie zuerst Kuppen genügend grosser Rodungsinseln besiedelt, worauf der im Sundgau öfters anzutreffende Flurname «Lerchenberg» hindeutet (vgl. Kelten: Pätzold 1963; Habitatansprüche: Oelke 1968, Blana 1978). Heute besiedelt sie in stark variierender Dichte naturnahe Habitate (Strandhaferdünen, Salzwiesen), halbnatürliche Habitate (Heideflächen, Brachland, Kahlschläge usw.) sowie naturferne, stark anthropogen beeinflusste Habitate (Marsch, Agrarlandschaften; Übersicht in Glutz von Blotzheim & Bauer 1985), also beinahe alle offenen Landschaften von Düneninseln bis hinauf zu Plateaus in der Subalpinstufe. Da Agrarlandschaften den flächenmässig bedeutendsten Habitatstyp darstellen, hat die Feldlerche vermutlich ihr Bestandsoptimum im späten 19. Jahrhundert bis in die erste Hälfte des 20. Jahrhunderts in der vielfältigen, offenen Kulturlandschaft mit kleinparzelliger Acker- und Grünlandwirtschaft erreicht (Rjabow 1968, Walter 1973, Rheinwald 1977, Bezzel 1982). Seit Beginn des 20. Jahrhunderts, insbesondere mit der aufkommenden Mechanisierung, werden in diesen Agrarlandschaften enorme Produktionssteigerungen erzielt. Diese sich weiterhin beschleunigende Entwicklung äussert sich einerseits in der Beseitigung reichhaltiger Biotopstrukturen (Meliorationen, Güterzusammenlegungen, Aussiedlerhöfe usw.), Einbringung fremder Stoffe (Kunstdünger, Herbi-, Fungi- und Insektizide) sowie Einführung

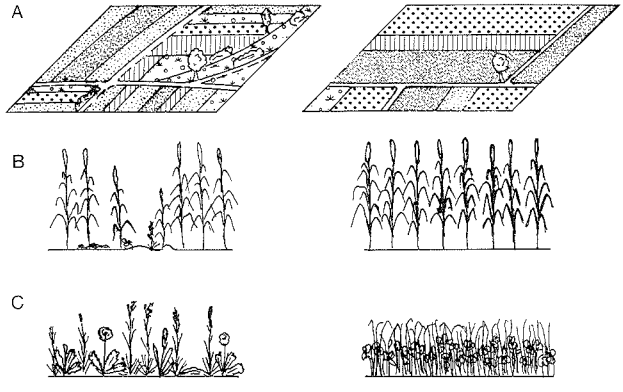


Abb. 1. Auswirkungen der Intensivierung in der Landwirtschaft. (A) Raumgliederung und Änderung der Kulturanteile durch Güterzusammenlegung, Melioration, Entfernung von Bäumen, Hecken und Büschen, Ausbau des Wegnetzes und Ausebnung des Mikroreliefs, (B) Wandel der Vegetationsstruktur von Getreide hin zu homogenen Beständen mit geringer Verunkrautung und (C) Verdrängung heterogener Naturwiesen durch homogene, dichte und raschwüchsige Kleegrasmischungen. – *Effects of farming improvement. (A) Alteration of the landscape by reducing plot numbers, removal of trees and hedges, draining, levelling the microrelief, building new roads etc., (B) change from uneven vegetation structures to structurally homogeneous crops free of weeds, (C) replacement of semi-natural grassland by fast-growing mixtures of clover and grass.*

neuer Anbaumethoden und Kulturpflanzen (z.B. Mais), andererseits in einer regionalen Anbauoptimierung, wodurch sich die traditionelle Kulturlandschaft zu einer weitgehend ausgeräumten, strukturarmen Agrarlandschaft gewandelt hat (Abb.1; Blaszyk 1966, Ewald 1978, Bezzel 1982, O'Connor & Shrubb 1986).

Bis anhin hat dieser Landschafts- und Nutzungswandel die Feldlerche nur lokal zur grossflächigen Aufgabe traditioneller Brutgebiete gezwungen (Schuster 1982). In den letzten Jahren ist jedoch in vielen Regionen ein schleichender, oft sogar frappanter Bestandsrückgang zu beobachten (Marchant 1978–83, van Dijk & van Os 1982, Garve & Flade 1983). Für diesen Rückgang wird in erster Linie die Intensivierung der landwirtschaftlichen Bodennutzung verantwortlich gemacht – mit in ihrer Dynamik kaum zu überblickenden Folgewirkungen auf Ressourcenangebot und -verteilung sowie auf Fortpflanzungs- und Lokomotionsmöglichkeiten (Blaszyk 1966, Ewald 1978; Übersichten: Bezzel 1982, Glutz von Blotzheim & Bauer 1985). Bis auf einige nahrungsökologische Untersuchungen (Rjabow 1968, Green 1978, 1980) und Arbeiten zur Brutbiologie und Schadenseinwirkung auf Rüben- und Gemüsesaaten (Edgar & Isaacson 1974, Hardman 1974, Davies 1981) existieren jedoch keine eingehenden Untersuchungen zu den ökologischen Ansprüchen der Feldlerche in der Agrarlandschaft. Die einzige Studie zu Populationsdynamik und Ethologie stammt aus den Küstendünen Englands (Delius 1963, 1965, 1969).

Ziel dieser Arbeit ist es, mittels vergleichend extensiver Erhebungen (Teil A) und mittels eines intensiven Ansatzes (Teil B) die Ökologie der Feldlerche in der Agrarlandschaft besser kennenzulernen sowie kausale Verknüpfungen zwischen der rückläufigen Bestandsentwicklung und der durch die landwirtschaftliche Nutzung ändernden Habitatqualität zu eruieren. Während in Teil A die in zehn unterschiedlich strukturierten Untersuchungsflächen ermittelten Siedlungsdichten, Revierverteilungen und Kulturpräferenzen verglichen werden, befasst sich Teil B anhand des Feldlerchenbestands eines kleinflächig strukturierten Gebietes eingehender mit populationsökologischen Aspekten wie Territorialität, Brutbiologie und Populationsdynamik. Gewisse thematische Überschneidungen lassen sich allerdings nicht vermeiden.

Wiederholt verwendete Abkürzungen

JV	Jungvögel	*Untersuchungsflächen:*	
R	Reviere	Ae	Aesch
UF	Untersuchungsfläche	Bl	Biel
GL	Grünland	Et	Ettingen
MH	Mais/Hackfrüchte/Gemüse	Gp	Gempen
SG	Sommergetreide	La	Landau
WR	Wintergetreide/Raps	Kn	Knoeringue
n	Anzahl Werte	Mö	Möhlin
$\bar{x}$	Mittelwert	Ri	Riburg
s	Standardabweichung	Si	Sierentz
v	Extremwerte	We	Wenslingen

A. Siedlungsdichte, Revierverteilung und Kulturenpräferenz der Feldlerche in unterschiedlich strukturierten Agrarlandschaften der Nordwestschweiz und des Elsass

Als Ursachen für unterschiedliche Dichten der Feldlerche in Agrarlandschaften werden Bodenart und -güte, Ackerlandanteil, dominierende Kultur, variierender Parzellierungsgrad und verschiedenartige Bewirtschaftungsintensität angeführt (Quellen s. Diskussion). In der vorliegenden Arbeit soll mittels extensiver Erhebungen auf landwirtschaftlich unterschiedlich genutzten Flächen versucht werden, die ökologischen Ansprüche der Feldlerche vergleichend zu erfassen, die verschiedenen Thesen bezüglich dichteregulierender Faktoren (speziell Boden, Kultur, Parzellierung) zu

klären und Grundlagen für eine umfassendere Untersuchung möglicher Ursachen eines Bestandsrückgangs zu erarbeiten.

1. Untersuchungsgebiet und Methodik

1.1. Untersuchungsgebiet

1.1.1. Auswahlkriterien

Als Untersuchungsgebiet wurden aufgrund der pedologischen Vielfalt und der unterschiedlichen Bewirtschaftungsweise der Raum Nordwestschweiz und das angrenzende Elsass gewählt mit Untersuchungsflächen (UF) in den drei die Landschaft prägenden Naturräumen – der Oberrheinischen Tiefebene, dem durch Lössablagerungen charakterisierten Hügelgebiet des Sundgaus und des unteren Baselbiets sowie dem Tafeljura (Abb. 2). Die UF-Auswahl erfolgte aufgrund folgender Kriterien: die Flächen sollten (a) möglichst wenig Bäume, Hekken usw. aufweisen und von Wäldern und Siedlungen genügend weit entfernt sein, da Vertikalstrukturen die Siedlungsdichte stark beeinflussen, (b) in den einzelnen Naturräumen eine ähnliche Bodenart bzw. -qualität aufweisen, um die Vergleichbarkeit zu gewährleisten, (c) mehr als 70 ha gross sein, (d) möglichst hohe Ackerlandanteile enthalten und (e) unterschiedliche Parzellarstrukturen aufweisen. Diese Kriterien beruhen auf den bisherigen Kenntnissen über den Einfluss von Vertikalstrukturen auf die Habitatwahl, und berücksichtigen die mögliche Bedeutung der Kulturenmischung sowie die dichtelimitierende Wirkung eines hohen Grünlandanteils in den Niederungen des kontinentalen Europas (Mildenberger 1950, Hildén 1965, Oelke 1968, Galland 1972, Blana 1978, Zenker 1982, Luder 1983).

Nach der Wahl der UF mit Hilfe topographischer Karten (1:25000), der Bodeneignungskarte der Schweiz (Frei et al. 1980) und Rekognoszierung im Feld wurden mittels Grundbuch- und Katasterplänen Karten mit den Besitzparzellen erstellt und im Feld den aktuellen Betriebsparzellen (Ewald 1969; unter Parzellen verstehen wir im folgenden stets Betriebs-/Wirtschaftsparzellen) entsprechend berichtigt und vervollständigt. Veränderte Parzellarstrukturen wurden in dieser Grundkarte alljährlich nachgeführt und die angebauten Kulturen ermittelt.

1.1.2. Beschreibung der Untersuchungsflächen

Allgemeine Daten zu Lage, Klima, Untergrund und horizontaler Strukturierung sind in Tab. 1 zusammengefasst, während über die räumliche Gliederung, die Lage der Vertikalstrukturen und die Anordnung der Kulturen einzelner UF Tafeln 14/15, über die Kulturanteile Abb. 3 Aufschluss geben. In späteren Kapiteln werden die einzelnen UF in der Regel nur noch mit der entsprechenden Abkürzung bezeichnet.

Landau (La) (Tafeln 14, 18)

Die UF liegt zentral auf der etwa 2,5–3,0 km breiten unteren Rheinterrasse, ist im W, S und E durch Feldwege, im N und SW durch Parzellengrenzen in der offenen Flur begrenzt und rundum mindestens 400 m weit von gleichstrukturierter Agrarlandschaft umgeben; einzig im S reichen einzelne Häuser 50–150 m an die UF heran.

Auf Schotter haben sich mittelgründige, skeletthaltige bis -reiche Böden gebildet, mit einzelnen flachgründigen Bereichen in 2–3 m tiefen Senken. Vertikalstrukturen beschränken sich auf zwei Aussiedlerhöfe mit Körnermaisgestellen (5 m hoch, 20–30 m lang), ungefähr 30 weit verstreute Obstbäume (5–10 m), zwei Hochspannungsleitungen, ein kleines Feldgehölz sowie eine kleine Obstbaumparzelle mit Mähwiesen im Zentrum – einziger Überrest der ehemaligen Mischwirtschaft.

Die naturnahe Vegetation beschränkt sich auf die sehr unregelmässig geschnittenen Wegrandgesellschaften. Die landwirtschaftliche Nutzung ist geprägt durch sehr grosse Blockparzellen und reinen Ackerbau mit einseitiger Fruchtfolge (Wintergetreide, Mais). Typisch sind unsauber gepflügte Ekken der Parzellen und randliche Einwüchse von Unkräutern von den Wegrändern in die sonst nahezu unkrautfreien Felder hinein. Der Mechanisierungsgrad auf dieser reinen Ackerbaufläche ist sehr hoch (3-Scharpflüge), die Saatbeetaufbereitung und die Vegetationsentwicklung gleichmässig unter starkem Einsatz von Kunstdünger und Spritzmitteln. Von den wenigen, meist nebenberuflich tätigen Bauern besitzt noch ein einziger Vieh (Kleegrasanbau zur Frischfuttergewinnung); sonst stellt Körnermaisanbau die Haupteinnahmequelle dar. Vor allem im Zuge der Güterregulierung zu Beginn der sechziger Jahre wurden viele kleine Betriebe mit Mischwirtschaft (Obstbau, Mähwiesen, Viehwirtschaft) zugunsten einiger Grossbetriebe mit reiner Ackerbauwirtschaft aufgegeben.

Sierentz (Si) (Tafeln 14, 18)

Die UF liegt auf der oberen Rheinterrasse und ist durch einen 1,5–2,0 m hohen Bahndamm, Feldwege, eine lockere Baumhecke entlang eines kleinen Entwässerungsgrabens und in knapp 100 m Distanz zum Wald durch eine parallele Linie quer über die Flur begrenzt. Die weitere Umgebung besteht aus ähnlich strukturiertem Agrarland, im W bis zum Abhang des Sundgauer Hügellandes (350 m), im SE und E zum Hardwald (300–400 m); im SW reicht die Siedlung mit einzelnen Häusern und Obstgärten bis an die UF heran.

Auf Schotter sind durch Einschwemmungen mittelgründige, skeletthaltige Böden mit leicht erhöhter Wasserdurchlässigkeit entstanden. Bis auf eine lange, flache Kuppe und eine kleine Senke ist die UF nahezu eben. Entlang des Bahndamms findet sich eine stillgelegte Kiesgrube und eine beinahe

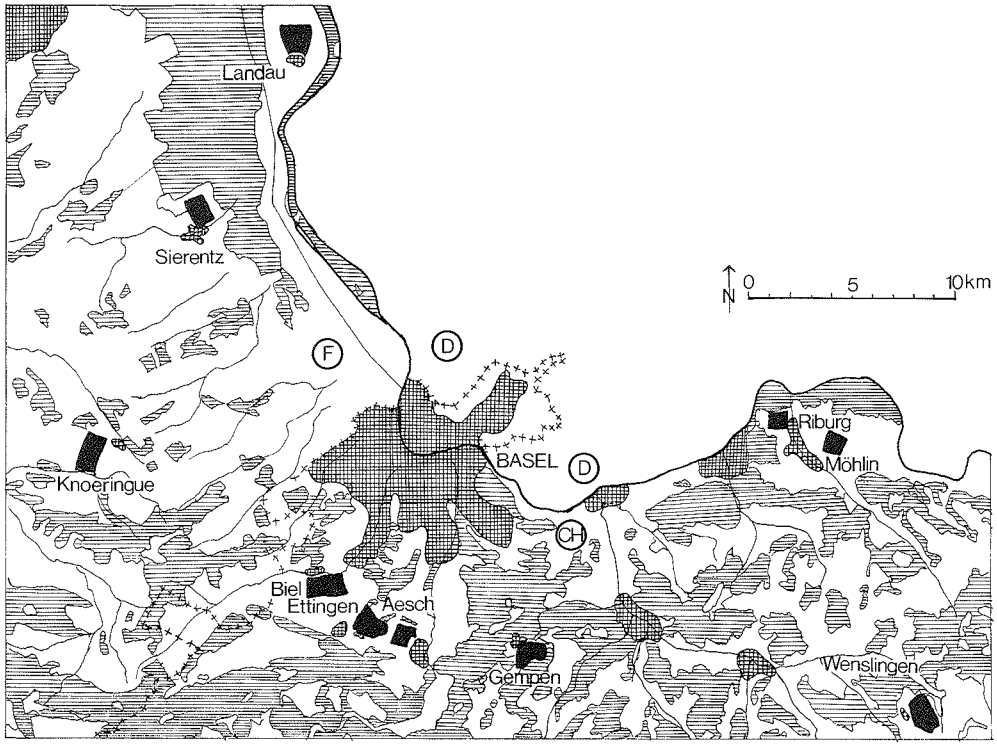


Abb. 2. Lage und Bezeichnung der Untersuchungsflächen (schwarz) in der Nordwestschweiz (CH) und im angrenzenden Elsass (F). In der Karte sind die wichtigsten Flüsse, grössere sowie die den UF benachbarten Ortschaften (Netzraster), Waldflächen (Horizontalschraffur) und die Landesgrenze (Kreuze) eingetragen. Die waldfreien Gebiete sind durch ein dichtes Netz von Siedlungen stark strukturiert. – *Map of the study areas (black) near Basle.*

aufgefüllte, schmale Müllgrube. Mit Ausnahme einer Hochspannungsleitung sind nur randlich einzelne Vertikalstrukturen vorhanden.
Die naturnahe Vegetation beschränkt sich auf die relativ breiten Wegsäume, eine Weide (1 ha) sowie vereinzelte kleine Mähwiesen. Trotz zunehmender Bedeutung von Mais und Wintergetreide ist die landwirtschaftliche Nutzung mit Viehwirtschaft (Weide, Kleegras) und abwechslungsreicherer Fruchtfolge (Sommergetreide, Gemüse) vielseitiger als in Landau, und es kommen gehäuft noch kleinere Parzellen vor. Bewirtschaftungsintensität und Mechanisierungsgrad sind jedoch nahezu identisch mit denjenigen in Landau; abgesehen von einem verunkrauteten, strukturreichen Übergang zu den Wegrandgesellschaften weisen die Kulturen sehr homogenen Wuchs und geringe Verunkrautung auf.

Knoeringue (Kn) (Tafeln 14, 18)

Die UF liegt auf einem leicht nordexponierten, waldfreien Plateau von über 8 km Länge und 1,2–2,1 km Breite im Hügelgebiet des Sundgaus und ist im N durch die alte Römerstrasse, im W und E durch bachbegleitende Baumhecken, Feldwege und Parzellengrenzen und im S durch die Hauptstrasse begrenzt. Im W und E schliesst mehr als 1 km weit offenes, meist grossparzelliges Agrarland an, im N bis zum 600 m entfernten Thalbach reicher strukturiertes Kulturland mit zunehmendem Grünlandanteil gegen den Bach hin sowie vereinzelten kleinen Waldstücken, im S knapp 650 m weit der 9–12% Neigung aufweisende Steilhang zum Gersbach mit Feldgehölzen, Obstwiesen und einzelnen Häusern.

Auf Löss haben sich sehr tiefgründige, skelettfreie Böden mit leicht gehemmter Wasserdurchlässigkeit entwickelt; bei anhaltenden Niederschlägen entstehen rasch oberflächliche Verschwemmungen und Vernässungszonen. Die UF gliedert sich in einen schwach geneigten (1–2%), meliorierten S-Teil und einen stärker geneigten (4–5%), traditionell strukturierten N-Teil. Vertikalstrukturen beschränken sich auf die relativ gleichmässig, weitver-

Tab. 1. Übersicht über die Untersuchungsflächen mit Angaben zur Meereshöhe, den durchschnittlichen Niederschlagsverhältnissen von April bis Juli 1983–86, der mittleren Vegetationsdauer, dem für die Bodenbildung wichtigen Untergrund, der Grösse der Untersuchungsfläche, dem Ackerlandanteil, der mittleren Parzellengrösse ($\bar{x}$ = Mittelwert, s = Standardabweichung, v = Extremwerte), der Strassendichte (Grenzwege zur Hälfte berechnet) und den Wegrandgesellschaften (IV o. VI = Schnitt vor allem im April oder Juni, E = Schnitt unmittelbar vor der Ernte der angrenzenden Kultur). – *Data characterising the study areas: level above sea; precipitation (1983–86 mean); duration of vegetation season (days); subsoil; surface; arable land; plot size (mean, standard deviation and range); density of roads and paths; roadside vegetation.*

	Landau	Sierentz	Knoeringue	Biel	Ettingen	Aesch	Gempen	Wenslingen	Möhlin	Riburg
Meereshöhe (m ü. M.)	226–229	250–254	405–459	315–355	317–362	310–314	687–731	578–637	336–354	296–300
Niederschlag (mm)[a]										
April	62	69	85	93	99	105	118	125	109	103
Mai	133	141	148	142	150	155	166	164	165	157
Juni	38	45	54	62	69	74	90	96	74	69
Juli	47	47	50	44	51	54	53	79	70	65
Vegetationsdauer (d)	225–235	225–235	210–215	210–215	210–215	215–225	190–200	190–200	205–210	210–215
Untergrund	Schotter	Schotter	Löss	Löss	Löss	Schotter	Kalk Mergel	Kalk Mergel	Löss Lehm	Schotter
Fläche (ha)	195	137	147	110	142	91	76	110	116	75
Ackerlandanteil (%)	96	93	71	92	93	90	83	72	80	83
Parzellengrösse (ha)										
$\bar{x}$	2,30	1,31	0,71	0,57	1,18	1,77	0,38	0,50	0,89	1,40
s	2,26	1,44	0,67	0,43	1,65	1,75	0,33	0,43	0,65	0,88
v	0,20–13,5	0,05–7,60	0,05–4,15	0,05–2,42	0,03–9,60	0,30–9,20	0,01–2,45	0,02–2,10	0,05–4,25	0,15–4,50
Strassendichte (m/ha)										
Teerstrasse	19	17	6	24	21	37	13	11	26	2
Mergelweg	27	36	24	56	27	26	48	56	33	59
Grasweg	14	14	15	0	24	9	18	12	18	6
Wegrandgesellschaften										
Breite (cm)	30–80	40–100	N 0–20 S 20–80	W 15–30 E 10–15	15–30	10–20	15–25	15–40	10–20	20–40
Schnitt	IV o. VI	E	(E)	(E)	(E)	–	E	(E)	V–VI	(E)

[a] Die *Niederschlagswerte* weichen beträchtlich vom langjährigen Mittel ab; als Vergleich seien die entsprechenden Daten für die Jahre 1983–86/1931–60 in Basel angegeben: April 92/55, Mai 127/76, Juni 57/93, Juli 55/86. – Die *mittleren Monatstemperaturen* weichen nur wenig vom langjährigen Mittel ab und entsprechen bis auf Gempen und Wenslingen mit etwa 2 °C tieferen Werten ungefähr denjenigen in Basel (Basel 1983–86/1931–60: April 9,1°/9,3°, Mai 12,8°/13,5°, Juni 17,0°/17,0°, Juli 20,4°/18,7°; Daten des Lufthygieneamts beider Basel).

streuten Obstbäume, eine Gebüschgruppe in einer Nasswiese, ein Wasserreservoir, einen Obstgarten, zwei Hochspannungsleitungen und diverse Weidezäune mit Holzpfosten.

Im N existiert bis auf einen neuen Stichweg mit randlichen Gräben kein festes Wegnetz; «wilde» Fahrspuren entlang festgelegter Wegrechte verlaufen nicht nur entlang von Parzellenkomplexen, sondern queren trotz durchgehender Saat auch diverse Parzellen; an vernässten Stellen bilden sich dabei tiefe Rinnen aus. Knapp die Hälfte der Parzellen weist die im Sundgau früher weitverbreitete Form eines Wölbackers auf, welcher durch jahrzehntelanges Pflügen von den beiden Parzellenlängsseiten gegen die Parzellenmitte hin entsteht (Ewald 1969). Diese Wölbung verhindert eine grossflächige Vernässung der Äcker in niederschlagsreichen Frühjahren, in denen an den als Entwässerungsgräben wirkenden Ackerrändern die Saat zwar überhaupt nicht aufkommt, hingegen im gewölbten Bereich mit nur geringfügig vermindertem Ertrag gerechnet werden kann. Im Zuge interner Zusammenlegungen wurde ein Teil dieser Äcker bereits plan gepflügt. Im S sind infolge der Meliorierung alle Äcker plan und bedeutend grösser. Diverse kleine Zuggräben entlang der mergeligen oder vergrasten Wege führen in die beiden S-N-orientierten Entwässerungsgräben. Auf der ganzen UF sind die Bestände stellenweise unregelmässig, sei es aufgrund der Wölbackerstruktur, sei es infolge Vernässung oder grober Saatbeetaufbereitung (Tafel 18). Mechanisierungsgrad, Dünger- und Spritzmitteleinsatz sind im S nur minim höher als im N, hinsichtlich Verunkrautung der Äcker sind keine markanten Unterschiede festzustellen. 1983/84 lagen jeweils 3–4 Parzellen brach.

Biel (Bl) (Tafeln 13, 15)

Die UF Biel besteht aus dem zentralen Teil des Höhenzugs «Egg», der sich im S Biels ostwärts abflachend nach Therwil hinzieht und im S durch das Gehölz des Schlifbachs, im N durch dasjenige der Birsig begrenzt ist. Die weitere Umgebung bilden Agrarland im W (> 2000 m) und S (> 600 m), Agrarland, Wald und Siedlungen im N sowie das Dorf Therwil im E.

Den Untergrund der (2) 4–6 (9)% Neigung aufweisenden UF bilden Löss und Schwemmlehme, die einen tiefgründigen, skelettfreien Boden mit gutem Wasserspeichervermögen und leicht gehemmter Durchlässigkeit entstehen liessen; bei anhaltenden Niederschlägen oder starken Gewittern neigen sie zu leichter Vernässung oder zu oberflächlicher Ausschwemmung.

Nebst Obstbäumen sind an Vertikalstrukturen nur die zentrale Hochspannungsleitung sowie vereinzelt Schrebergärten und Strauchschulen vorhanden. Im E bewirtschaften die Bauern infolge Güterzusammenlegung weitaus grössere Parzellen, etwa ⅔ des Wegnetzes sind geteert und es existieren nur noch sehr schmale oder überhaupt keine Wegrandgesellschaften mehr. Im W besteht bei bedeutend kleineren Parzellen das ganze Wegnetz aus unbefestigten Flurwegen mit Wegsäumen, die kaum je geschnitten werden. Das Kulturangebot ist im E und W sehr ähnlich und die Bewirtschaftungsintensität ist bei hohem Mechanisierungsgrad und starkem Dünger- und Spritzmitteleinsatz nahezu identisch. Die meisten Bauern pflegen eine Mischwirtschaft mit einer abwechslungsreichen Fruchtfolge.

Ettingen (Et) (Tafel 13)

Die UF liegt in hügeligem Gelände und ist von der reich strukturierten Umgebung durch Feldwege, vereinzelt durch Fluchtlinien in 100–150 m Distanz zu unregelmässigen Waldzipfeln abgegrenzt. Die nähere Umgebung besteht rundum aus einem mindestens 150 m breiten Kulturlandstreifen, an den im weiteren Umkreis Waldstücke, Rebberge, Siedlungen und grössere offene Agrarlandflächen anschliessen.

Ettingen stellt die topographisch am stärksten gegliederte UF dar mit Plateaus im W und E, einem gleichmässigen Hang mit Neigungen von 5–12% zwischen den beiden S-N-verlaufenden Teerstrassen, einer zentralen Mulde und einem 15–20% Neigung aufweisenden Steilhang vom Waldstück im N über Buschgruppe und Feldgehölz zum Waldstück im S. Auf Löss hat sich wie in Biel ein tiefgründiger, auf Oberflächenerosion anfälliger Boden gebildet.

Nebst unterschiedlicher Dichte an Vertikalstrukturen fällt der ebenfalls auf den Güterregulierungen beruhende Kontrast hinsichtlich Horizontalstruktur auf. Während die grossen Parzellen im N und E ausschliesslich für Getreide-, Mais- und Hackfruchtanbau genutzt werden, sind im SW auch Natur- und Kunstwiesen vorhanden, da eine eher traditionelle Mischwirtschaft vorherrscht. Die Intensität der landwirtschaftlichen Nutzung ist jedoch gleichermassen hoch (Dünger- und Spritzmitteleinsatz, Mechanisierungsgrad) und die Kulturen weisen mehrheitlich einen sehr homogenen Wuchs auf. Das vergleichbar ausgebaute Wegnetz zeichnet sich durch sehr schmale Säume aus, wobei im SW ein regelmässiges Netz von Graswegen hinzutritt.

Aesch (Ae) (Tafel 16)

Die UF befindet sich auf der obersten Schotterterrasse der Birs und ist durch den Hangfuss eines etwa 40 m hohen, recht steilen Hügels, Haupt- und Umfahrungsstrassen sowie einer Fluchtlinie in 100 m Distanz zu einem schmalen Föhrenwäldchen begrenzt. Im W schliessen sich ein obstbaumbestandener Hang und die UF Ettingen an, im S bis zum steilen Hangwald der ersten Jurafalte ein sanft ansteigendes Gelände mit Obstwiesen, im SE die Gemeinde Aesch mit stark expandierender Gewerbezone und im NE ein 300–600 m breiter Agrarlandstreifen mit Föhrenwäldchen und Einzelhof sowie die Gemeinde Reinach.

Auf Schotter haben sich eher flachgründige, skelettreiche und wasserdurchlässige Böden entwickelt; bis auf vereinzelte Bodenrippen ist die Fläche eben. Die UF ist nahezu frei von Vertikalstruktu-

ren, die SE-Grenze wird aber in den letzten Jahren zunehmend verbaut und mit Alleebäumen bepflanzt, so dass der offene Charakter der Fläche in steigendem Masse verloren geht.

Die Wegsäume sind unabhängig vom Ausbaustandard der Wege sehr schmal; Grünland ist ausschliesslich in Form von Kunstwiesen (Mischungen mit hohem Raygrasanteil, Luzerne) und Rasen (Sportplätze) vorhanden. Der Mechanisierungsgrad und der Einsatz von Hilfsstoffen ist extrem hoch und die Bestände sind bei einem alljährlich hohen Anteil an Wintergetreide und Raps sehr homogen. Bei deren Ansaat wird für die nachfolgenden Arbeitsgänge gezielt eine Fahrspur freigelassen. Zudem existiert ein starker Erholungsdruck durch Spaziergänger mit Hunden.

Gempen (Gp) (Tafeln 15, 17, Abb. 9)

Die UF befindet sich auf einem leicht gewellten, geringe Neigungen aufweisenden Tafeljuraplateau; auf Mergel und härteren Kalkschichten hat sich ein unregelmässiges Bodenmosaik aus mittelgründigen, skelettarmen und flachgründigen, skelettreichen Böden mit entsprechend variierendem Wasserspeichervermögen herausgebildet. Die kleinparzellige, durch ein radiales Wegnetz erschlossene Flur ist nahezu frei von Vertikalstrukturen. Das Kulturangebot ist aufgrund ausgeprägt gemischter Betriebsführung vielseitig, vereinzelt sind auch noch Naturwiesen vorhanden (detaillierte Beschreibung der UF s. Kap. 4.1.).

Wenslingen (We) (Tafeln 16, 17)

Die UF liegt zentral auf einem etwa 8 km² grossen Tafeljuraplateau und ist grösstenteils von Feldwegen begrenzt sowie von Parzellengrenzen und einem kurzen Stück Hauptstrasse. Im NW schliessen 300–700 m weit recht ähnlich gegliedertes Agrarland, im NE bis zu den steilen Hangwäldern baumbestandene Wiesen, im SE und SW 500–800 m weit baumreiches, zum Hangwald des Faltenjuras ansteigendes Kulturland und im NW das Dorf Wenslingen an.

Auf Mergel und härteren Kalkschichten haben sich mittelgründige, schwach skeletthaltige Böden mit mittlerem Wasserspeichervermögen ausgebildet. Das kuppenförmige Gelände mit höchstem Punkt im SE weist gleichmässige Hangneigungen von (3) 6–8% im N und W, bis 12% im NE auf mit ziemlich gleichförmiger Verteilung der Vertikalstrukturen.

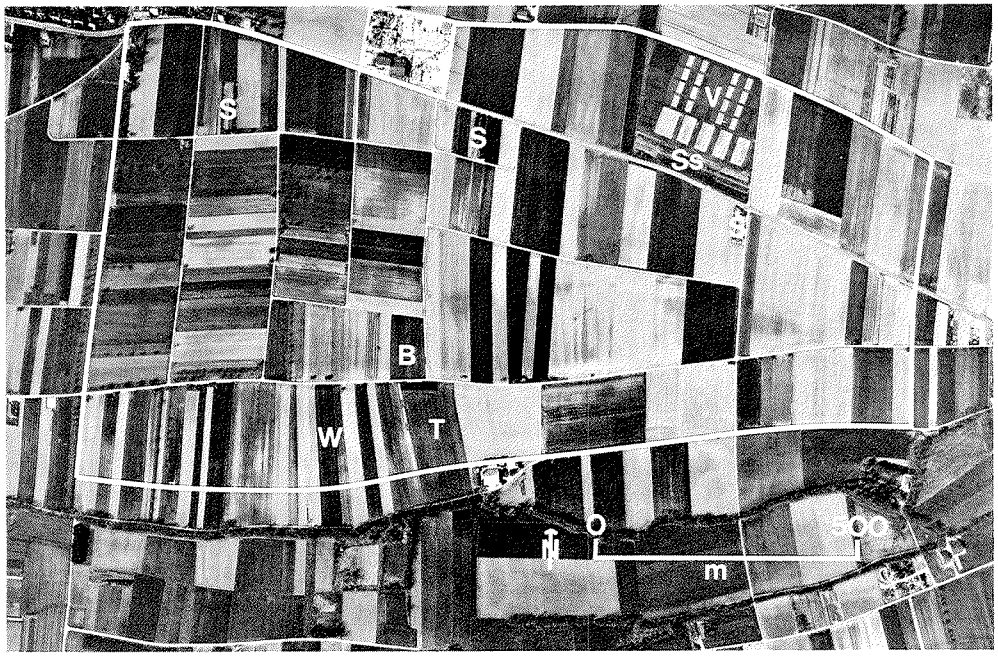
Bei vornehmlich gemischter Betriebsführung finden sich auf der ganzen UF grössere Naturwiesen. Bewirtschaftungsintensität, Mechanisierungsgrad und Kulturanteile sind ähnlich wie in Gempen, mit Ausnahme eines weit höheren Grünlandanteils infolge weniger starker Sonderung von Acker- und Obstbau innerhalb der Gemeinde; die Vegetationsentwicklung ist jedoch aufgrund eines flächenmässig geringeren Anteils skelettreicher Stellen eher gleichmässiger als in Gempen.

Möhlin (Mö)

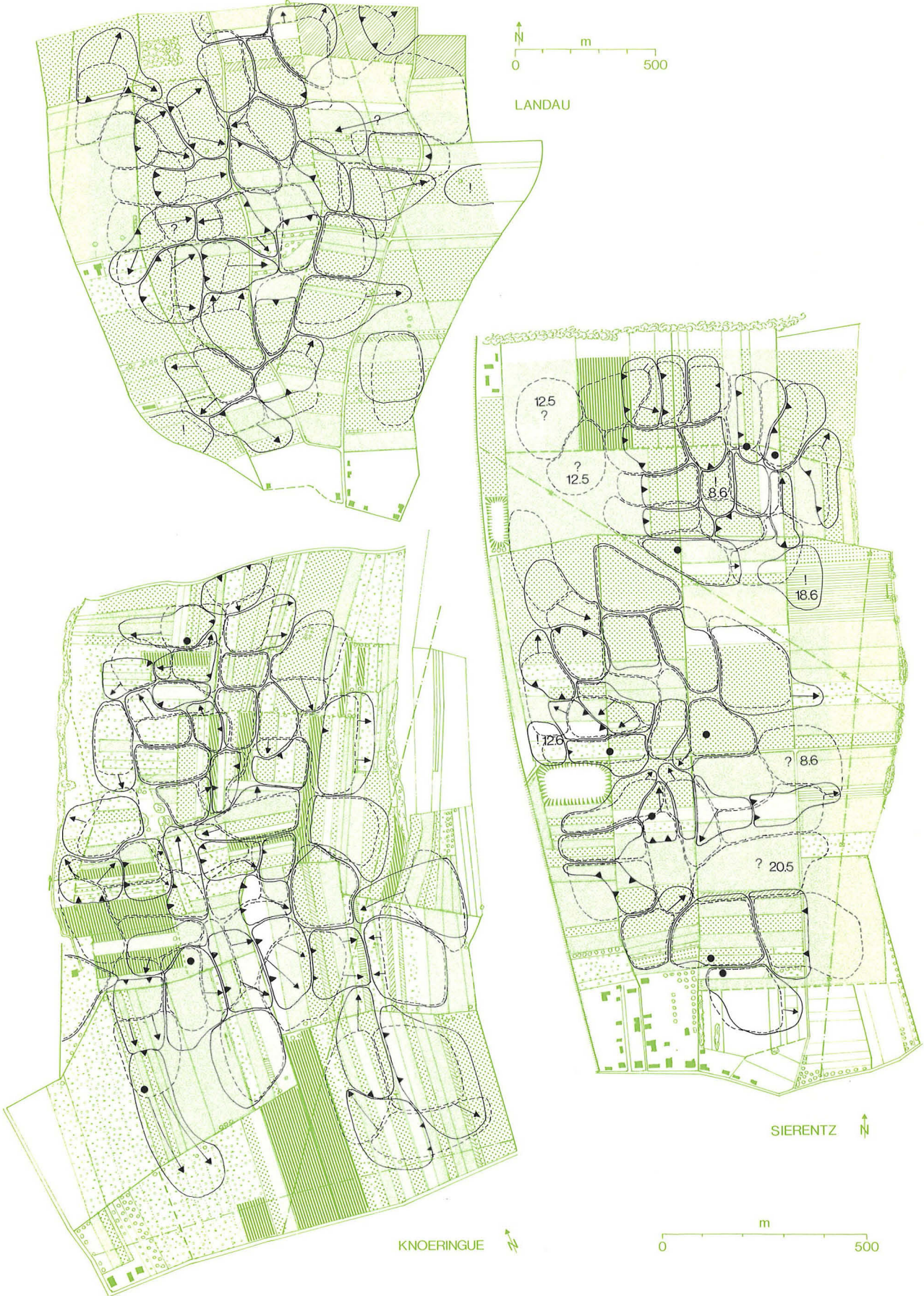
Die nahezu quadratische UF liegt zentral auf dem Schwemmkegel des Möhlinbachs und ist zumeist durch Feldwege, im NE jedoch durch ein Bahntrassee und im S durch eine Hauptstrasse begrenzt. Sie ist rundum von ähnlich strukturiertem eher baumreicherem Agrarland umgeben, im S etwa 800 m weit bis zur Autobahn, im E und N 700–1300 m weit

Tafel 13. *Oben:* Die Untersuchungsfläche Biel zerfällt in den zu Beginn der sechziger Jahre einer Güterregulierung unterzogenen Ostteil (T = Gemeinde Therwil) und den noch eher traditionell strukturierten Westteil (B = Biel, W = Witterswil); dementsprechend verschieden sind Dichte und Verteilung der Obstbäume. S = Schrebergärten, Ss = Strauchschule, V = Versuchsgelände des Forschungsinstituts für biologischen Landbau, ausgezogene Linie = Grenze der UF, Strichellinie = Gemeindegrenze. – *View of the Biel study area with relatively traditional farmland in the west and a part that was altered in structure in the 1960s in the east; the difference in tree density and distribution is obvious.* ▷
Unten: Die UF Ettingen gliedert sich in den traditionell strukturierten Südwestteil (E = Gemeinde Ettingen) und das Gebiet der übrigen Gemeinden (A = Aesch, R = Reinach, T = Therwil), in denen Güterregulierungen stattgefunden haben. Entsprechend selten sind Vertikalstrukturen im N und E (Buschgruppe, Feldgehölz), während die Flur im SW von Obstbaumreihen und kleinen Baum- (Bs) und Strauchschulparzellen (Ss) durchsetzt ist. Im E des zentralen Wegs in Muldenlage durchzieht eine Hochspannungsleitung die UF in N-S-Richtung. – *The Ettingen study area has very large plots and is more or less devoid of vertical structures, the only exception being a small traditionally farmed part in the south-west.*
(Flugaufnahmen des Kantonalen Vermessungsamts Basel-Landschaft, April 1984.)

Tafeln 14 und 15. Kulturenanordnung, Revierverteilung und Revierverschiebungen von April bis Juni sowie Neststandorte auf den Untersuchungsflächen Landau, Sierentz, Knoeringue, Biel und Gempen, 1983; die UF umfassen jeweils die gerasterten Flächen. ? = Revieraufgabe mit Datum der letzten Beobachtung; E = zu Saisonbeginn sporadischer Sänger ohne festes Territorium, mit Datum der Etablierung; ! = Revierneugründung; vgl. Text. – *Distribution of plots and Skylark territories, territory shifts between April and June, and nest sites, in 5 study areas in 1983. Both size and stability of territories vary considerably with plot size and crop diversity (? = territory abandoned, E = male singing sporadically without establishing a territory, ! = newly established territory).* ▷▷


S
S
S
Ss
B
W
T
O
m

T
E
R
A
Ss
Ss
BS


N
m
0
500
LANDAU
12.5
?
?
12.5
8.6
18.6
12.6
? 8.6
? 20.5
SIERENTZ
N
KNOERINGUE
N
m
0
500

BIEL

N

m

0 500

- Wintergetreide
- Sommergetreide
- Mais
- Raps
- Kartoffeln
- Rüben
- Gemüse
- Grünland
- Wald
- Gebüsch,Baum
- Nasswiese
- Kiesgrube
- Haus
- Zaun
- Entwässerungsgraben
- Hochspannungsleitung
- Teerstrasse
- Mergelweg
- Grasweg
- Kornermaisgestell
- Bahntrassee
- Reservoir

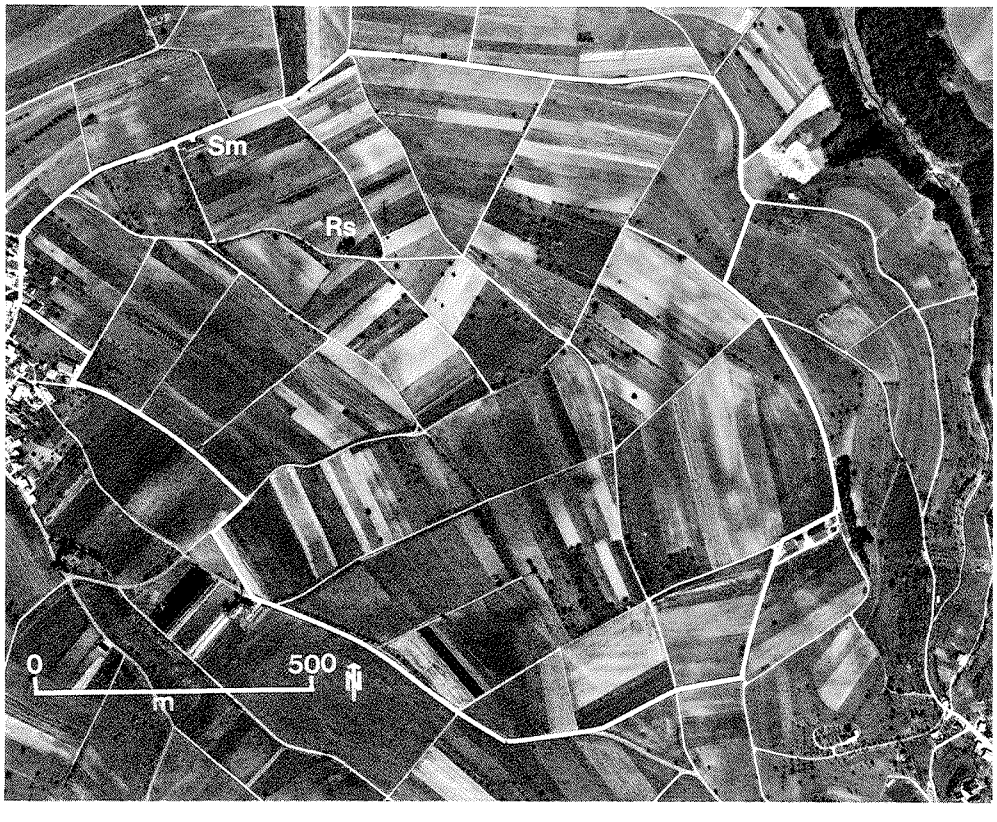
Reviergrenzen

- April
- Juni

- Nester
- Revierverschiebungen

GEMPEN

R
R
R
O
O
Ra
Ra
O


Sm
Rs
0
500
m
N

bis zu grösseren Wäldern und im W 200–400 m weit bis zum Dorf Möhlin.

Auf Schwemmlehmen haben sich tiefgründige Böden mit hohem Wasserspeichervermögen entwickelt, die bei Regenfällen zu schneller oberflächlicher Vernässung neigen; zusammen mit einem leicht kühleren Klima und starkem Ostwindeinfluss limitiert dies den Anbau gewisser Kulturen. Vertikalstrukturen sind relativ gleichmässig verstreut, nämlich zwei zentral und einen randlich gelegenen Einzelhof mit benachbarten 1,5–4,5 ha grossen Obstgärten, eine doppelt geführte Hochspannungsleitung, welche die NE-Ecke auf einer Länge von 470 m quert, fünf Geräteschuppen sowie eingestreute grosse Obstbäume; letztere finden sich meist entlang der Wege, aber auch mitten in Äckern und gehäuft in zwei grossen Wiesenparzellen.

Die gleichmässig und relativ kleinparzellierte Flur wird durch ein unterschiedlich ausgebautes Wegnetz erschlossen; die Wegsäume sind sehr schmal oder fehlen völlig, da bis unmittelbar an den Wegrand gepflügt wird. Dünger- und Spritzmitteleinsatz sowie Mechanisierungsgrad sind ausgesprochen hoch. Bei der Ansaat wird oft eine Fahrspur freigelassen und die Äcker sind grösstenteils beinahe unkrautfrei. Bei betont gemischter Betriebsführung dominieren allerdings Wintergetreide, Raps und Grünland, denn aufgrund pedologischer und klimatischer Ursachen ist nur ein eingeschränkter Anbau von Sommergetreide, Kartoffeln und Mais möglich. In der Nähe der 3 Höfe liegen etwa 1,5 ha grosse Weiden.

Riburg (Ri)

Die UF liegt auf der Schotterterrasse einer Rheinschlaufe und ist im NE, N, W und SW durch Feldwege, im SE durch Parzellengrenzen und eine Einfamilienhauszone begrenzt. Im N schliesst sich bis zum Wald (> 1 km^2) ein 150–200 m breiter Kulturlandstreifen an, im W 450–550 m weit Kulturland mit schmalem, an die UF heranreichenden Waldstreifen, im SW die Rheinsaline und Wald (> 2,5 km^2), im S Kulturland und lockere Streusiedlung, im SE das Dorf Möhlin und im E Kulturland, Gewerbe- und Einfamilienhauszone.

Auf Schotter hat sich ein mittelgründiger, skelettarmer Boden mit kaum erhöhter Wasserdurchlässigkeit gebildet. An Vertikalstrukturen findet sich ein grösseres Gebüsch am N-Rand, ein freistehendes Einfamilienhaus in der NE-Ecke, eine Scheune im W und zwei kleine Schuppen im S; an einer Wegkreuzung im SE stehen zwei hohe Hybridpappeln, mitten in einem Acker eine mächtige Buche und entlang einzelner Wege (Totallänge etwa 1100 m) in grossen Abständen gesamthaft 24 Einzelbäume, vorwiegend Nussbäume. Eine Hochspannungsleitung führt diagonal von NE zu den Salinen im SW, und im W ragt eine 3,9 ha grosse Grube in die UF hinein.

Die Flur besteht aus mehrheitlich grossen, blockförmigen Parzellen, welche durch ein regelmässiges, rechtwinkliges Wegnetz mit relativ breiten Wegsäumen erschlossen werden. Am zentralen W-E-Weg sind im Abstand von 100–200 m fünf 10–30 m^2 grosse Ödlandflächen vorhanden. Das Grünland liegt als 150–250 m breiter, arrondierter Mähwiesenstreifen vor der Einfamilienhauszone und zu flächenmässig geringen Teilen um Scheune und Schuppen. Bei fortgeschrittenem Mechanisierungsgrad sind Kunstdünger- und Spritzmitteleinsatz hoch; trotzdem ist die Vegetationsentwicklung an einigen vernässungsgefährdeten Stellen ungleichmässig. Die Sommergetreide- und Maisanteile sind zugunsten von Rüben und Gemüse flächenmässig gering.

1.2. Material und Methode

Daten zu dieser Arbeit wurden 1983 durchgehend von Ende Februar bis Ende Juli, 1984 bis 1986 von Mitte Februar bis Mitte/Ende August gesammelt. Als optische Hilfsmittel benutzte ich einen Feldstecher (Zeiss 10×40) und ein auf einem Holzstativ mit Gelenkkopf montiertes Fernrohr (Nicon Spotting Scope, 20×, 30×, 40×). Alle Beobachtungen wurden unverzüglich schriftlich festgehalten (Protokoll, Tageskarten, Tabellen).

Die Ermittlung der Siedlungsdichte erfolgte 1983 und 1984 auf allen Flächen, 1985 und 1986 nur noch

◁ **Tafel 16.** *Oben:* In der Untersuchungsfläche Aesch dominieren sehr grosse, meist blockförmige Parzellen. Bis auf die beiden Feldgehölze, zwei Telephonleitungen und eine hohe, weit in die UF hineinragende Lagerhalle sind keinerlei Vertikalstrukturen vorhanden; gut sichtbar sind die 0,5–2,0 m hohen Bodenrippen im Süden (R = Bodenrippe, Ra = Rasen, O = höchstens zwei Jahre alte Gebäude). – *The Aesch study area is dominated by large rectangular plots, two little woods, two telephone lines and a warehouse; open country is steadily taken over by a growing industrial zone in the south-east.*
Unten: In der UF Wenslingen ist bis auf einen geringen Teil im Südosten die traditionelle Struktur mit kleinen Blockparzellen oder langen, schmalen Parzellen noch weitgehend vorhanden (vgl. Tafel 17). Das grösstenteils aus Mergelwegen bestehende, dichte Wegnetz weist relativ breite, nicht oder erst vor der Ernte gemähte Wegsäume auf. An Vertikalstrukturen existieren nebst den weitverstreuten Einzelbäumen und Obstbaumreihen einzig eine Hochspannungsleitung, eine Schweinemästerei (Sm), ein Reservoir (Rs), drei kleine Geräteschuppen und ein mobiles Bienenhaus. – *The Wenslingen study area is structured in a traditional way. It has many small plots, a dense net of field-roads and scattered trees and small orchards; mixed farming dominates.* (Flugaufnahmen des Kant. Vermessungsamts Basel-Landschaft, April 1984.)

Tab. 2. Erfassungsgrad der Feldlerchenreviere mit der Kartierungsmethode; bei Einzelregistrierungen handelt es sich um Beobachtungen territorialer Individuen, die nach möglichst restriktiver Zusammenfassung aller Beobachtungen zu Papierrevieren keinem Revier zugeordnet werden konnten (n_R = Anzahl Reviere). – *Skylark territories recorded by means of standardized mapping method: number of mappings (1983 and 1984); territories defined by 2–4 mappings («paper territories»); recorded once; confirmed territories (n_R); % of paper territories.*

	Kartierungen (n)		Papier-reviere	Einzel-registrierung	Bestätigte Reviere	Erfassungs-grad
	1983	1984	(n_{2-4})	(n_1)	(n_R)	(%)
Landau	4		31	6	28	111
		4	27	7	23	117
Sierentz	4		42	3	41	102
		4	37	1	34	109
Knoeringue	4		44	1	42	105
		4	36	0	37	97
Biel	4		22	2	20	110
		4	22	0	21	105
Ettingen	4		17	4	14	121
		4	15	4	13	115
Aesch	3		11	3	10	110
		4	15	0	15	100
Gempen	4		24	2	23	104
		4	23	0	23	100
Wenslingen	3		33	5	30	110
		4	26	4	25	104
Möhlin	4		17	1	15	113
		4	16	3	15	107
Riburg	4		14	3	12	117
		4	12	1	9	133

auf den UF Sierentz, Biel, Aesch sowie Gempen, und zwar vom 25. März bis zum 5. Mai nach der von Busche (1982) vorgeschlagenen Revierkartierungsmethode mit (3)–4 Kartierungen und anschliessender Kontrollkartierung anhand der Papierreviere. Die Kartierungen erfolgten jeweils bei möglichst gutem, stabilem Wetter nach Beginn der Dämmerung (Abwarten der ersten Fluggesänge) bis spätestens 10.30 Uhr MEZ. Alle revieranzeigenden Verhaltensweisen, insbesondere die Start- und Landepunkte der Singflüge territorialer ♂ sowie deren Flugbahnen wurden notiert. Reviere von Randsiedlern wurden vollständig erfasst, entlang der UF-Grenze aufsummiert und anteilsmässig der UF zugerechnet. Der Zeitaufwand je Kartierung betrug je nach Jahreszeit, Witterung und UF 13–21 min/10 ha.

1983 erfolgten in Sierentz, Knoeringue, Landau, Biel, Aesch und Gempen, 1984 noch auf den beiden letzteren UF in regelmässigen Abständen über die ganze Brutsaison 6–10 weitere Kartierungen sowie Beobachtungen zu Raumnutzung und Brutbiologie. Hierzu verwendete ich vergrösserte Kartenausschnitte und Tabellen, um Aufschluss über die raumzeitliche Nutzung des Habitats zu erhalten. 1983 wurde mittels gezielter flächendeckender Beobachtung versucht, möglichst alle Nester mit Nestlingen zu finden, während 1984 systematische Revierbeobachtungen ermöglichten, jedes Paar mindestens alle vier Tage solange zu beobachten, dass ein Brutversuch mit grösster Wahrscheinlichkeit frühzeitig entdeckt oder aber ausgeschlossen werden konnte. Die Feldlerchen scheinen sich im allgemeinen schnell an den Beobachter zu gewöhnen, dulden aber meist nur Annäherungen auf 20–25 m.

Der Erfassungsgrad der Feldlerchenreviere, d.h. das Verhältnis der Anzahl Papierreviere zur Anzahl Reviere, die bei der Kontrollkartierung bestätigt werden konnten, erwies sich mit 97–133% als sehr hoch (Tab. 2). Die Papierreviere stimmten meist sehr gut mit den wirklich existierenden Revieren überein, vereinzelt ergaben sich durch die Kontrollkartierung bei annähernd richtiger Anzahl vorausgesagter Reviere noch klarere Reviergrenzen oder Abtausch einzelner Kartierungspunkte. Die Revierabgrenzung ist bei gleichmässig und dicht besiedelten UF in der Regel einfacher und die Erfassung genauer als in dünn oder unregelmässig besiedelten, in denen meist eine grössere Anzahl Einzelregistrierungen vorliegen. Bei letzteren kann es sich

um Durchzügler, um aterritoriale, sporadisch singende ♂ oder bereits um erste Umsiedler handeln (s. Kap. 2.2.).

Die Grösse der Reviere ermittelte ich durch Übertragen der kartierten revieranzeigenden Verhaltensweisen sowie von mindestens 2 halbstündigen flächendeckenden Beobachtungen (Aprilreviere) bzw. 2–4 mindestens halbstündigen Revierbeobachtungen je Monat (La, Si, Kn, Bl, Ae, Gp) auf Transparentpapier. Die Reviergrenzen wurden durch Verbindung der erfassten Randpunkte festgelegt. Waren bereits innerhalb des Monats auffallende Revierverschiebungen zu beobachten, so wurden die entsprechenden Flächen hälftig den jeweiligen Revieren zugeordnet.

Die Vegetationsentwicklung wurde mittels regelmässiger Schätzungen der Wuchshöhe und des Deckungsgrades der Kulturpflanzen sowie der Verunkrautung in den einzelnen Parzellen erfasst. Alle feststellbaren landwirtschaftlichen Arbeiten wurden registriert.

Die Ermittlung der Kulturendiversität erfolgte mittels eines 0,25 ha-Rasternetzes, welches in N-S-Richtung zufällig auf die UF gelegt wurde; die Kulturen wurden hierfür aufgrund ihrer saisonalen Vegetationsentwicklung in vier strukturelle Vegetationstypen gegliedert (Wintergetreide/Raps – Sommergetreide – Mais/Hackfrüchte/Gemüse – Grünland).

2. Resultate

2.1. Siedlungsdichte, Revierstruktur

Die Siedlungsdichte erreicht Werte von 0,92–3,03 R/10 ha (Tab. 3). Aufgrund der unregelmässigen Verteilung der Reviere innerhalb der UF und entsprechend variierenden Anteilen unbesiedelter Zonen schwankt die mittlere Reviergrösse etwas weniger stark zwischen 1,85–4,78 ha/R. Auffallend ist hierbei die in allen UF starke Streuung der Reviergrössen, so dass auch in UF mit hoher Dichte vereinzelt grosse Reviere bzw. trotz sehr geringer Dichte kleine Reviere vorhanden sind.

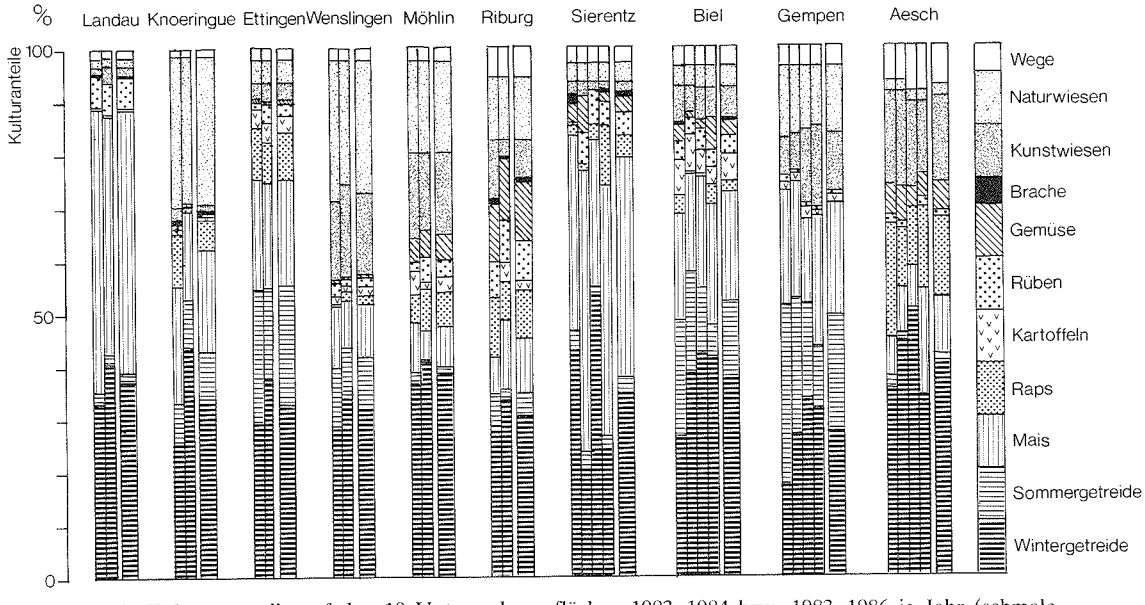


Abb. 3. Kulturenanteile auf den 10 Untersuchungsflächen 1983–1984 bzw. 1983–1986 je Jahr (schmale Säulen) sowie gemittelt (breite Säulen). Die Flächen weisen spezifische, ± stabile Kulturenspektren auf; als allgemeine Tendenz scheint sich einzig eine Zunahme des Wintergetreideanteils zu Lasten des Sommergetreides, eine Abnahme des Dauergrünlandanteils und jährlich ± stark schwankende Anteile Wintergetreide/Raps–Mais abzuzeichnen. – *Percentages of the different crop types in the 10 study areas. Thin columns denote single years (1983–1984 and 1983–1986, respectively), broad columns their mean. There is a general tendency of winter cereal increasing at the expense of spring cereal and of decreasing permanent grassland; the percentages of winter cereal, rape and maize fluctuate much.*

Tab. 3. Siedlungsdichte, Reviergrösse und Nutzfläche in 10 Untersuchungsflächen anhand der Aprilreviere (25. März – 5. Mai); R = Reviere, NF = im April innerhalb der UF durch territoriale Lerchen verteidigtes Gebiet; (S) = Schotter, (L) = Löss, (K) = Kalk/Mergel. – *Population density, territory size and total surface used by the population in 10 study areas in April. R = territories, NF = surface within the study area defended at any time by territorial birds; subsoil types: S = gravel, L = loess, K = limestone, marl. Columns: study area; year; surface of study area; number of territories; density; territory size; surface used (NF).*

Untersuchungsfläche	Jahr	Fläche (UF) (ha)	Reviere (n_R)	Dichte (R/10 ha)	Reviergrössen (ha) $\bar{x}$	s	v	Nutzfläche (NF) (ha)
Gempen (K)	1983	76	23	3,03	1,85	0,72	0,80–3,60	42,6
	1984		23	3,03	1,97	0,71	0,90–3,55	45,3
	1985		18	2,37	2,45	0,84	1,25–4,90	44,1
	1986		18	2,37	2,35	0,86	0,90–4,90	42,3
	1983–86		20,5	2,70	2,16	0,78	0,80–4,90	43,6
Knoeringue (L)	1983	147	42	2,86	2,09	0,96	0,80–4,95	87,8
	1984		37	2,52	2,22	1,08	0,80–5,75	82,2
	1983/84		39,5	2,69	2,16	1,02	0,80–5,75	85,3
Wenslingen (K)	1983	110	30	2,73	2,27	0,69	0,85–3,65	68,1
	1984		25	2,28	2,44	0,83	1,00–4,45	61,0
	1983/84		27,5	2,50	2,36	0,76	0,85–4,45	64,9
Sierentz (S)	1983	137	41	2,99	2,40	1,07	1,20–5,80	98,5
	1984		34	2,48	2,50	0,94	1,20–5,05	87,6
	1985		31	2,26	2,61	0,73	1,60–3,95	80,8
	1986		32	2,34	2,88	1,01	1,25–5,05	92,1
	1983–86		34,5	2,52	2,60	0,94	1,20–5,80	89,8
Biel (L)	1983	110	20	1,82	2,52	1,11	1,40–4,95	50,4
	1984		21	1,91	2,80	0,98	1,40–4,80	58,8
	1985		20	1,82	2,94	0,69	1,85–4,55	58,8
	1986		19	1,73	3,14	0,81	1,58–4,71	59,6
	1983–86		20	1,82	2,85	0,90	1,40–4,95	56,9
Riburg (S)	1983	75	12	1,60	3,56	1,33	1,90–5,40	42,7
	1984		9	1,20	3,52	1,49	1,35–6,50	31,7
	1983/84		10,5	1,40	3,54	1,41	1,35–6,50	37,2
Möhlin (L)	1983	116	15	1,29	3,88	1,00	1,95–5,80	58,2
	1984		15	1,29	3,35	1,03	1,95–5,80	50,2
	1983/84		15	1,29	3,61	1,02	1,95–5,80	54,2
Aesch (S)	1983	91	10	1,10	4,53	2,14	1,95–9,15	43,0
	1984		15	1,65	3,19	0,70	1,45–4,45	47,8
	1985		16	1,76	2,94	0,76	1,65–6,80	47,1
	1986		13	1,43	3,84	1,39	1,60–6,80	49,9
	1983–86		13,5	1,48	3,63	1,25	1,45–9,15	47,0
Landau (S)	1983	195	28	1,44	4,16	0,99	2,90–6,45	116,5
	1984		23	1,18	4,37	0,77	3,05–5,95	100,6
	1983/84		25,5	1,31	4,27	0,88	2,90–6,45	108,6
Ettingen (L)	1983	142	14	0,99	4,78	1,34	3,05–7,70	66,9
	1984		13	0,92	4,64	2,15	2,20–7,80	60,3
	1983/84		13,5	0,95	4,71	1,75	2,20–7,80	63,6

Die Bodenqualität stellt in unserem Untersuchungsgebiet keinen primär dichteregulierenden Faktor dar. Sowohl bei Bodenbildung auf Schotter mit 1,10–2,99 R/10 ha als auch auf Löss/Lehm mit 0,92–2,86 R/10 ha ist das ganze Dichtespektrum zu beobachten. Die auf Kalk/Mergel beobachteten Dichten von 2,28–3,03 R/10 ha sind kaum auf den Boden, sondern auf die im folgenden betrachteten Faktoren zurückzuführen.

Unterschiedliche Dichten bei ähnlichen Bodenqualitäten legen die Vermutung nahe, dass die Anteile einzelner Kulturen

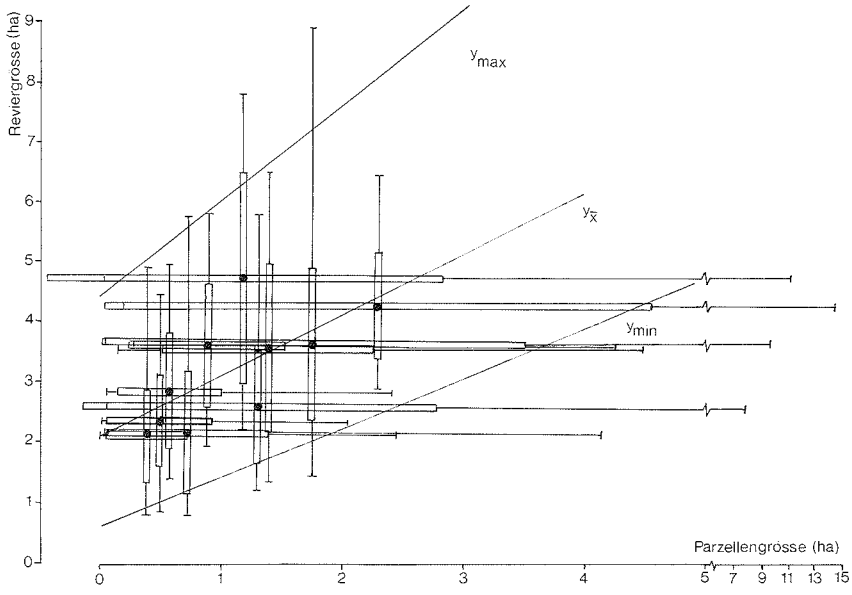


Abb. 4. Beziehung zwischen der Grösse der Aprilreviere (y) und der Parzellengrösse (x) in den 10 Untersuchungsflächen 1983/84. Angegeben sind Mittelwert (= Punkt), Standardabweichung (= Säule) und Extremwerte (= Linie) sowie die Regressionsgeraden für die Mittelwerte ($y_{\bar{x}}$) und die Extremwerte (y_{max}, y_{min}); $y_{\bar{x}} = 2{,}07 + 1{,}01x$, $r = 0{,}69$, $p < 0{,}025$; $y_{max} = 4{,}43 + 1{,}57x$, $r = 0{,}68$, $p < 0{,}025$; $y_{min} = 0{,}61 + 0{,}80x$, $r = 0{,}72$, $p < 0{,}01$. – *Correlation between April territory size (y) and mean plot size (x) of 10 study areas, 1983/84. Mean (dot), standard deviation (column), range (line), and regression lines for mean values ($y_{\bar{x}}$) and extreme values (y_{max}, y_{min}) are given.*

oder spezifische Kombinationen das Ressourceangebot und somit die Siedlungsdichte weit stärker beeinflussen als die Bodenqualität, d.h., dass die spezifische Bewirtschaftungsform die naturräumlichen Faktoren in starkem Masse überlagert. Das Kulturenspektrum variiert von UF zu UF beträchtlich (Abb. 3). Das Angebot kann bei nah beieinander liegenden UF auf unterschiedlichen Böden sehr ähnlich sein (Mö–Ri; Gp–Bl) während es bei weit voneinander entfernten UF trotz annähernd identischen Böden stark divergieren kann (La–Ae).

Eine Analyse der Dichte in Relation zu den Flächenanteilen der einzelnen Kulturen, zu den Flächenanteilen der vier strukturellen Vegetationstypen (s. Kap. 1.2.) und Zweierkombination hiervon ergab keine signifikanten Beziehungen. Auf UF mit beinahe identischer Bodenbildung und vergleichbarem Kulturenangebot auf der Gesamtfläche (La–Si; Bl–Et) kann die Dichte stark divergieren, andererseits bei unterschiedlichsten Kulturenspektren und Böden ähnlich hohe Werte erreichen (Gp–Si; La–Mö).

Die unregelmässige Verteilung der Reviere mit Verdichtungen in Bereichen mit ausgeprägter Kulturenvielfalt sowie die Tatsache, dass mit sehr wenigen Ausnahmen alle Reviere mindestens zwei Kulturen enthalten, liess einen Zusammenhang zwischen der Dichte und dem Parzellierungsgrad vermuten. Tatsächlich ergibt sich eine enge Beziehung, indem mit steigender mittlerer Parzellengrösse in den UF die mittlere Reviergrösse zunimmt (Abb. 4).

Da die mittlere Grösse der Parzellen aufgrund unregelmässiger Formen kein direktes Mass für die räumliche Verteilung der Kulturen darstellt, wurde in den einzelnen UF mittels eines Rasters die Parzellendichte und die Kulturendiversität ermittelt.

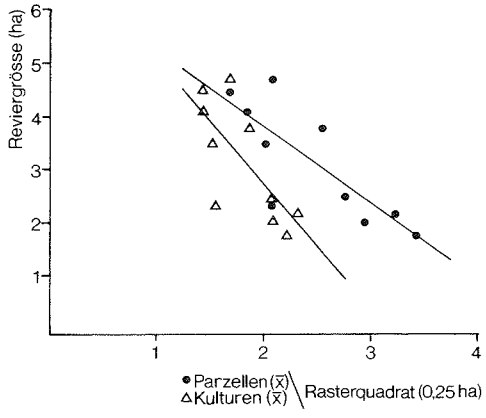


Abb. 5. Beziehung zwischen der mittleren Reviergrösse und der Anzahl Parzellen (P) bzw. der Anzahl der vier strukturellen Vegetationstypen (Kulturen, K) in Rastern von 0,25 ha Grösse. (10 UF 1983; $y_P = 6{,}74–1{,}43x$, $r = 0{,}79$, $p < 0{,}025$; $y_K = 7{,}48–2{,}34x$, $r = 0{,}74$, $p < 0{,}025$. – *Correlation between mean territory size and the number of plots (dots) and the number of crop types (triangles; classified according to structure in 4 types), respectively, on 50 by 50 m squares.*

Hierbei zeigt sich, dass die Reviergrösse mit sinkender Anzahl Parzellen bzw. Kulturen je Rasterquadrat zunimmt (Abb. 5). Je kleinflächiger und gleichförmiger die Kulturen im Raum verteilt sind, desto grösser ist die mittlere Kulturendiversität je Rasterquadrat und desto kleiner wird die mittlere Reviergrösse. Die Korrelationen sind hier eher besser als in der Beziehung zwischen Parzellen- und Reviergrösse (Abb. 4), woraus hervorgeht, dass der Verteilung der Kulturen im Raum die grössere Bedeutung zukommt.

Da die Reviere unregelmässige Formen aufweisen, wurde auch die Kulturenzusammensetzung jedes einzelnen Reviers ermittelt. Tab. 4 zeigt eindrücklich, dass die Reviere um so kleiner werden, je mehr verschiedenartige Kulturen die Feldlerchen darin zu integrieren vermögen. Je kleiner die Territorien sind, in denen die Vögel alle ihre Bedürfnisse befriedigt finden, um so grösser kann aber die Siedlungsdichte werden. Aprilreviere, die nur aus einem einzigen Vegetationstyp bestehen, treten selten auf und zwar ausschliesslich in UF mit Parzellen, die grösser als 7 ha sind (Wintergetreide/Raps oder Mais/Hackfrüchte/Gemüse). Auffallend ist die Tatsache, dass in grossparzelligen UF mit eher geringer Kulturendiversität die Reviergrössen in weit höherem Masse schwanken können, wobei vor allem die UF Si und Et stark von den gefundenen Beziehungen abweichen (Abb. 4/5, Tab. 4). In Et ist der hohe Anteil an Revieren mit grosser Kulturenvielfalt trotz grosser Parzellen und geringer Kulturendiversität darauf zurückzuführen, dass sich die Reviere sehr ungleichmässig über die UF verteilen und sich im SW – einem nicht flurbereinigten Gebiet – konzentrieren; Kulturenangebot und Revierverteilung sind daher sehr ungleichmässig und entsprechen nicht Mittelwerten. In Si hingegen sind die Reviere trotz geringer Kulturendiversität und -vielfalt je Revier weit kleiner als erwartet. Hier sind einzelne Bereiche mit kleinen Parzellen und hoher Kulturendiversität ± gleichmässig in der UF verteilt. Zudem gibt es Hinweise, dass das herrschende einseitige Kulturenangebot eine junge Erscheinung ist. In Verbindung mit dem Bestandsrückgang 1983–1985 (Tab. 3) deutet dies daraufhin, dass sich der Feldlerchenbestand in einer labilen Phase befindet und im Verhältnis zu den aktuellen Strukturen eher zu gross ist.

2.2. Revierverteilung, Revierverschiebungen

Die in ihrer Grösse stark variierenden Reviere verteilen sich zu Beginn der Brutsaison keineswegs gleichmässig über die UF, sondern zeigen in Abhängigkeit von Parzellierungsgrad, Kulturenmischung und Vertikalstrukturen ein spezifisches Muster mit Verdichtungen und Lücken. Im Saisonverlauf kommt es infolge unterschiedlicher Kulturenanteile innerhalb der Reviere zu teils markanten Revierverschiebungen (Tafeln 14 u. 15).

Trotz Wahl möglichst offener UF sind überall *Vertikalstrukturen* vorhanden, welche die Ansiedlung beeinflussen oder gar limitieren, nämlich Baumhecken (Kn, Gp),

Tab. 4. Anzahl struktureller Vegetationstypen in den einzelnen Revieren (15 mögliche Kombinationen bei 4 Typen; WR = Wintergetreide/Raps, SG = Sommergetreide, MH = Mais/Hackfrüchte, GL = Grünland), Siedlungsdichte (R/10ha) und Reviergrösse (ha) anhand der Aprilreviere in den zehn Untersuchungsflächen 1983/84 bzw. 1983–86. Die UF sind nach zunehmender Reviergrösse geordnet (s. Tab. 3.; n = Anzahl Reviere). Die Korrelation der Anzahl struktureller Vegetationstypen zur Reviergrösse ist signifikant ($r = 0{,}54$, $p < 0{,}05$), diejenige zur Siedlungsdichte erreicht annähernd Signifikanz ($r = 0{,}45$, $t = 1{,}59$, $P_{0,05} = 1{,}86$). – *Mean crop composition of April territories on 10 study areas, in 1983/84 and 1983–86, respectively. Crop types are grouped in four classes according to their structural development (WR = winter cereal/rape, SG = spring cereal, MH = maize/roots/vegetable, GL = grassland). Last columns: mean number of crop types per territory; mean density; mean territory size. There is a signifacant correlation between number of crop types and territory size.*

	n	WR	MH	SG GL	WR SG	SG MH	MH GL	WR GL	WR MH	WR SG MH	WR SG GL	WR MH GL	SG MH GL	WR SG MH GL	Mittelwerte: Anzahl Veg.typen je Revier	Siedlungsdichte R/10ha	Reviergrösse ha
Gempen	82					1			2	3	2	13	7	54	3,6	2,7	2,2
Knoeringue	79			1	4		3	2	4	4	2	13	23	23	3,1	2,7	2,2
Wenslingen	54					4			1		2		15	32	3,5	2,5	2,4
Sierentz	138	4	8	1	1	2	5	1	59	2	1	17	20	17	2,4	2,5	2,6
Biel	80			1	2	1		1	10			25	5	35	3,3	1,8	2,9
Riburg	21						2	3	1	2	1	1	8	3	2,9	1,4	3,5
Möhlin	30							5	3		2	1	14	5	2,9	1,3	3,6
Aesch	54	5					3	8	14	3		20		1	2,4	1,5	3,6
Landau	51	1	4			3	2	2	25			6	7	1	2,2	1,3	4,3
Ettingen	27	1	1		1				4		3	8	1	8	3,0	1,0	4,7

Feldgehölze (La, Et), verstreut stehende Bäume oder Obstbaumreihen (La, Bl, Et, We, Mö, Ri), Einzelhöfe (Mö) sowie Hochspannungsleitungen (La, Si, Bl, Et, We, Mö, Ri). Zu langen Baumhecken und Feldgehölzen halten die Feldlerchen Abstände von mindestens 20m (Gp), 60m (Kn) bzw. 120m (Bl) ein; im ersteren Fall handelt es sich um eine lückige Baumhekke, die zwischen dem betreffenden Revier und der übrigen Population liegt, bei letzteren um randlich gelegene, bachbegleitende Baumhecken. Die unterschiedliche Distanz bei nahezu identischer Struktur des Bachgehölzes (10–14m hoch) in Kn bzw. Bl dürfte entweder auf die unterschiedliche Qualität und Grösse der nächstgelegenen Reviere oder auf die «optische Muldenlage» am Fuss des leicht ansteigenden, zentralen Hügelzuges (Bl) zurückzuführen sein. Vor dem Laubaustrieb können sich die Feldlerchen den Hecken bei der Nahrungssuche bis auf etwa 10m nähern und in seltenen Fällen in einer Distanz von bloss 32–45m nisten (Gp, s. Kap. 5.2.2.). Einzelbäume und -büsche werden in die Reviere einbezogen (La, Bl, We, Mö, Ri), sobald sie aber in dichteren Gruppen oder Reihen stehen, bilden sie meist Reviergrenzen und schränken dadurch eine hinsichtlich Kulturendiversität optimale Anordnung der Reviere ein (Bl, Et, We, Mö). Bei zu hoher Dichte an Obstbäumen, insbesondere bei kreuz- oder hufeisenförmiger Anordnung, wird schliesslich eine Fläche trotz günstigem Kulturenangebot nicht mehr besiedelt (Bl, äusserster Westen; We).

Entlang von Hochspannungsleitungen bilden sich bei der Ansiedlung meist Reviergrenzen heraus, bei weitausladenden Masten mit vielen Leitungen bleibt zudem oft ein Korridor zunächst unbesiedelt; dies dürfte vor allem durch die Verhaltensweisen der ♂ bedingt sein, die bei ihren territorialen Singflügen die unmittelbare Nähe von Leitungen meiden und deshalb ihre Reviere auf der einen oder andern Seite etablieren. Singflüge über oder quer durch Hochspannungsleitungen konnten im Frühling nur beobachtet werden, wenn ein von

jenseits der Freileitung in flachem Direktflug ins Revier eingedrungener Nachbar vom Revierinhaber in Drohflügen und Verfolgungsjagden vertrieben wurde. Im Verlauf der Saison kann die trennende Wirkung entfallen, wenn ein Revierinhaber aufgrund ungünstiger Struktur sein Revier verschieben muss, so dass es mitten unter die Leitung zu liegen kommt. Im Extremfall eines erst im Mai etablierten Reviers wurde das Nest nur 25 m vom Mast entfernt unmittelbar unter der Freileitung angelegt (Bl, Tafel 15). Stellen, an denen sich zwei Hochspannungsleitungen kreuzen, werden in einem Umkreis von etwa 100–150 m nicht besiedelt (Si, Kn). Ungünstige Kombination einer Hochspannungsleitung mit einer parallel laufenden, sehr lückigen Baumhecke kann einen 90–130 m breiten unbesiedelten Streifen bewirken (Si). Der Minimalabstand zu Wald beträgt 60 m (Si: Waldfläche 200 ha, Baumhöhe 8–12 m), 80 m (Gp: 10 ha, 12–16 m) und 140 m (Ri: 100 ha, 14–20 m). Gegen Ende der Brutsaison, vor allem bei der Beschaffung des Aufzuchtfutters, können allerdings frisch gemähte Grünlandbestände mit günstigem Nahrungsangebot bis nah zum Waldrand hin gezielt genutzt werden (s. Abb. 9).

In den UF haben *Hangneigungen* bis zu 10% keinen negativen Einfluss (höchste Dichten an einem 4–5% Neigung aufweisenden, nordexponierten Hang in Kn; teilweise kleine Reviere bei stetigen Hangneigungen gegen 10% in Et und We). Hingegen werden Senken je nach seitlicher Hangneigung und Durchmesser bald einmal gemieden.

Im Saisonverlauf kommt es zu auffälligen *Revierverschiebungen*, da im Gegensatz zu den Vertikalstrukturen die Kulturendiversität infolge alljährlich ändernder Kulturenanordnung Schwankungen unterworfen ist. Bei hoher *Kulturenmischung* bilden sich vorzugsweise kleine, stabile Reviere, während eine geringe Kulturenmischung eine lückige Besiedlung und infolge eingeschränkter Lokomotion durch die heranwachsende Vegetation hohe Verschiebungsraten, Nutzung ursprünglich wegen angrenzender Vertikalstrukturen unbesiedelter Räume und Revieraufgaben bewirkt. Zunehmender *Parzellierungsgrad* hat in der Regel eine steigende Kulturenmischung zur Folge, bei zufällig identischer Fruchtfolge in benachbarten Parzellen kann jedoch der positive Effekt verloren gehen (vgl. Teil B, Abb. 9 u. 10). Diese Zusammenhänge seien anhand einiger Beispiele erläutert (Tafeln 14 u. 15).

In *Landau* fallen zu Saisonbeginn grössere unbesiedelte Bereiche entlang der beiden Hochspannungsleitungen sowie Lücken in einer 12,7 ha grossen Maisparzelle und im E der UF auf. Bis auf zwei in grossen Maisparzellen eingekesselte Reviere weisen alle mindestens Anteile an Wintergetreide, Mais und Wegrändern auf (Tab. 4). Die Reviere sind linear entlang der Grenze zwischen Wintergetreide und Mais oder sternförmig um kleinere Wintergetreideparzellen angeordnet. Im Saisonverlauf sind sehr markante Revierverschiebungen zu beobachten, indem die Feldlerchen grosse Wintergetreideparzellen räumen – es sei denn, dass sie grössere Bestandslücken oder im Wachstum rückständige Stellen aufweisen (Tafel 18) – und teilweise Nachbarn verdrängen oder bisher ungenutzte Zonen in Maisparzellen besiedeln. Revieraufgabe erfolgt einzig bei einem durch Verschiebungen zunehmend eingekesselten Revier in einer Maisparzelle, während in noch freien Zonen vereinzelt Neuansiedlungen festzustellen sind.

Tafel 17. *Oben:* Blick aus Osten auf die Untersuchungsfläche Gempen. Im Vordergrund die Laubwälder ▷ am Steilhang des Plateaus, im Hintergrund rechts das Dorf Gempen. Auffallend sind die teils langen und schmalen, teils sehr kleinen Parzellen. – *View from east of the Gempen study area. In the foreground deciduous woods grow on the steep slopes of the plateau. In the right background is the village. The area is completely devoid of vertical structures; most plots are small or long and narrow.*
Unten: Blick aus Nordosten auf das Gebiet Wenslingen, eine Untersuchungsfläche mit mehrheitlich kleinen Parzellen und regelmässig verstreuten Obstbäumen. Im Vordergrund sind Felder des Plateaus von Anwil und der steile, bewaldete Einschnitt des Ergolztales, im Mittelgrund rechts das Dorf Wenslingen und im Süden die waldreiche Jurakette zu sehen. – *View from north-east of the region of Wenslingen with more or less evenly scatterd trees and small plots.*
(Flugaufnahmen vom 26. Juli 1988, A. Schläpfer.)

a

b

c

d

Die UF *Sierentz* ist bis auf grössere Streifen entlang der Hochspannungsleitungen sowie entlang des Bahntrassees bereits im April beinahe flächendeckend besiedelt. Die kleinsten Reviere befinden sich in kleinparzelligen, kulturreichen Sektoren um die Kiesgrube, in der Nähe der Siedlung sowie in einem relativ stark parzellierten Bereich in Waldrandnähe. Bis in den Juni sind durch Räumung grosser Wintergetreideparzellen beträchtliche Revierschrumpfungen festzustellen, da nur in wenigen Fällen ein Ausweichen in unbesiedelte, offenere Kulturflächen möglich gewesen ist. Vereinzelt kommt es sogar zu Revieraufgaben, da sich keine Gelegenheit zum Ausweichen geboten hat. Weiträumige Schleifenflüge dieser Revierinhaber anfangs Mai und heftige Auseinandersetzungen mit den unmittelbaren Nachbarn deuten darauf hin, dass vergeblich versucht wird, die Reviere in Maisparzellen hinein auszudehnen. Anfang Juni sind in offeneren Kulturen vereinzelt Neuansiedlungen festzustellen, wobei bis anhin ungenutzte Zonen besetzt, aber auch territoriale Lerchen verdrängt werden können.

Bei *Biel* besiedeln territoriale Feldlerchen im April zwei Kerngebiete, mit auffallenden Lücken im mit Streuobst durchsetzten W, entlang der zentralen Hochspannungsleitung sowie in der Umgebung des landwirtschaftlichen Versuchsgeländes. Die Abstände zu den bachbegleitenden Hecken sind vermutlich aufgrund der «optischen Muldenlage» grösser als erwartet. Ab Mitte April wurden in den Lücken zwischen den Kernzonen flugsingende ♂ ermittelt, die aber erst Anfang Mai festumrissenere Territorien etablierten. Im weiteren Saisonverlauf kommt es zu bedeutenden Verschiebungen in bisher ungenutzte Zonen. Im W werden zwei Reviere trotz vielfältiger Struktur mangels offener Kulturen aufgegeben, nicht zuletzt aufgrund des bis Mitte Juni verzögerten Grasschnitts. Auch hier beginnen die ♂ etwa zwei Wochen vor Aufgabe der Reviere, weite Schleifenflüge zu unternehmen, welche wohl der Erkundung potentieller Ersatzreviere dienen. Mitte Mai kommt es im E zu zwei Neuansiedlungen in Zonen, die zu Saisonbeginn nur aus für den Anbau spätwüchsiger Kulturen bereitgestellten Äckern bestanden.

Bei *Gempen* haben die Feldlerchen im April das Zentrum des Plateaus in kompakter Anordnung besetzt, während die Kuppe im SW in einer reihenförmigen Anordnung entlang der offenen Kuppenmitte besiedelt wird. Frei bleibt nur die in einer leichten Senke gelegene, mit Vertikalstrukturen durchsetzte NW-Zone. Der Abstand zu Waldrand und Obstwiesen ist durchwegs grösser als erwartet. Im Saisonverlauf bleibt die Anordnung der Reviere weitgehend stabil mit kleinräumigen Verschiebungen im Zentrum, jedoch beträchtlichen Ausdehnungen gegen den Waldrand hin. Vorzeitige Revieraufgaben finden nicht statt, und es ist nur eine einzige Neuansiedlung (Ende Mai) festzustellen.

Anhand der UF *Knoeringue*, die hinsichtlich Bewirtschaftungsintensität (Saatbeetaufbereitung, Spritzmitteleinsatz, Unkrautbefall, Kümmerwuchs) und Kulturenangebot auf der Gesamtfläche einen nahezu homogenen Eindruck macht, lassen sich die oben ermittelten Beziehungen zwischen Kulturenanordnung und Dichte bzw. Revierverschiebungen im Überblick darstellen. Auf der traditionell strukturierten Teilfläche N (kaum befestigte Wege, teilwiese Wölbäcker) sind die Reviere wesentlich kleiner und stabiler als auf der meliorierten Teilfläche S (Mergel- und Graswege, Entwässerungsgräben, grosse Parzellen), und bei getrennter Analyse entsprechen die Resultate der statistischen Auswertung in Abb. 4.

◁ **Tafel 18. (a)** Knoeringue: Blick vom Reservoir über die Untersuchungsfläche in ESE-Richtung. Der Grasweg bildet die Gemeindegrenze; rechts im Vordergrund traditionelle, langgestreckte Wölbäcker (Sommergetreide, Mais, Raps), deren Wölbung und randlichen Kümmerwuchs man knapp erkennen kann. Im Mittelgrund die plangepflügten Felder (Wintergetreide, Mais, Kartoffeln); nur noch wenige Bäume stehen weitverstreut in der Flur (Aufnahme vom 24. Juni 1983, A. Schläpfer). – *Knoeringen study area in late June. The grassy road forms the boundary between traditionally structured farmland on the right side and altered farmland on the left side.*
(b) Knoeringue: Vernässtes Wintergetreidefeld in plangepflügtem Acker. Der notreife, sehr heterogen aufgewachsene, lückige Bestand wird im Gegensatz zu gleichmässig dicht stehendem Wintergetreide von den Feldlerchen bis gegen Brutsaisonende in Territorien einbezogen und bis in den Juni regelmässig genutzt (Aufnahme vom 8. Juni 1983, A. Schläpfer). – *Unevenly grown plot of winter cereal affected by heavy spring rains. In contrast to plots of even growth, skylarks used it throughout the whole breeding season.*
(c) Landau, Aspekt Mitte Juni: Typisch für diese Fläche mit grossen Blockparzellen und sehr einseitiger Fruchtfolge (Wintergetreide, Mais) sind die unsauber gepflügten Ecken der Parzellen sowie die randlichen Einwüchse von Unkräutern vom Wegsaum in die sonst nahezu unkrautfreien Felder hinein (Aufnahme vom 12. Juni 1983, A. Schläpfer). – *Landau study area in mid June. Standing crops are irregular and weedy along plot margins.*
(d) Sierentz, früher Maiaspekt: Während der blühende Raps im Hintergrund bereits annähernd seine maximale Höhe erreicht hat, ist der Mais im Vordergrund eben erst gesät worden; die Graswege bilden grossflächig die einzigen potentiellen Neststandorte (Aufnahme vom 4. Mai 1984, A. Schläpfer). – *Aspect of the Sierentz study area in early Mai. Grassy roadsides are often the only possible nest sites.*

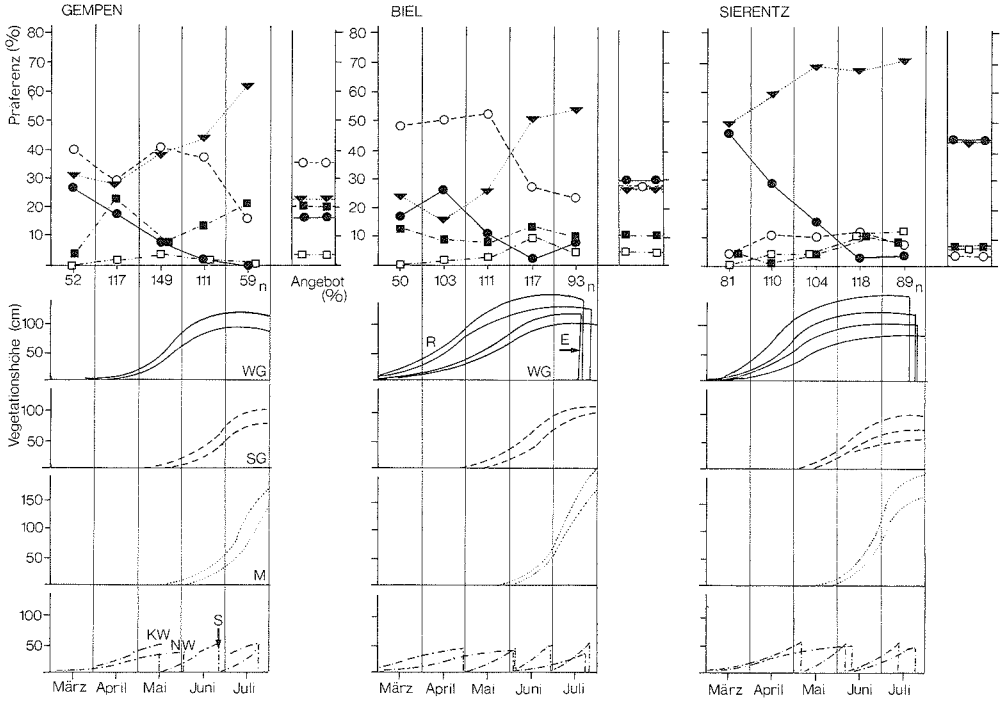


Abb. 6. Präferenz, Kulturenangebot sowie Vegetationsentwicklung der flächenmässig bedeutendsten Kulturen der vier strukturellen Vegetationstypen; Einzelheiten vgl. Text. – *Preference, crop type availability and growth of the main crop type of each of the four structural crop type classes.*
● = Wintergetreide, Raps/*winter cereal, rape;* ○ = Sommergetreide/*spring cereal;* ▼ = Mais, Hackfrüchte, Gemüse/*maize, roots, vegetable;* ■ = Grünland/*grassland;* □ = Saum, Brache/*roadside, fallow;* WG = Wintergetreide/*winter cereal;* SG = Sommergetreide/*spring cereal;* R = Raps/*rape;* M = Mais/*maize;* KW = Kunstwiese/*ley;* NW = Naturwiese/*permanent grass;* E = Ernte/*harvest;* S = Schnitt/*cutting;* n = Anzahl Kartierungspunkte/*number of mappings.*

2.3. Kulturenpräferenz

Das zeitliche Auftreten der Revierverschiebungen liess auf eine starke Abhängigkeit von der Vegetationsentwicklung der diversen Kulturen schliessen. In Anlehnung an Puchstein (1966, dort auch methodische Details) wurde die im Saisonverlauf variierende Antreffwahrscheinlichkeit der Feldlerchen in den vier strukturellen Vegetationstypen ermittelt. Hierzu wurde von jeder Kartierung jeweils die Erstbeobachtung je Revier einer Kultur zugeordnet (Anzahl Kartierungspunkte und mittlere Siedlungsdichte qualifizieren jeweils den Aussagewert der Analyse). Die prozentuale Verteilung der Beobachtungen in den verschiedenen Monaten gibt Aufschluss über die Antreffwahrscheinlichkeit in den einzelnen Kulturen (Präferenz); sie zeigt kulturenspezifische Trends (Abb. 6, z.B. Gp Mai: 149 Kartierungspunkte, hiervon 41% in Sommergetreide, 18% in Mais/Hackfrüchten/ Gemüse, 9% in Grünland, 8% in Wintergetreide/Raps, 4% in Wegsaum). Da jedoch Kulturenanteile und Dichten zwischen den UF erheblich variieren, ist eine Umrechnung auf kulturenspezifische Dichten notwendig (Partizipation, Abb. 7, z.B. Sommergetreide in Si: 8,8% der Beobachtungen auf 3,4% der Fläche bei einer Gesamtdichte von 3,0 R/10 ha ergibt eine

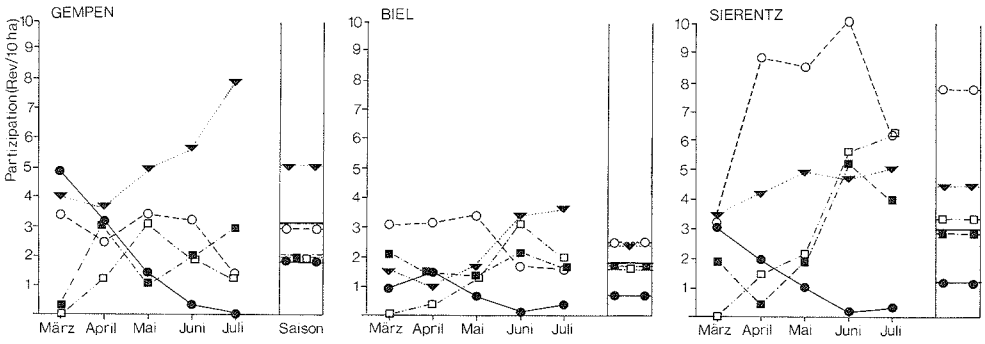


Abb. 7. Partizipation (Kulturenspezifische Dichte, Rev/10 ha) in Gempen, Biel und Sierentz 1983. Die Linienzüge geben Aufschluss über die spezifische Dichte in den jeweiligen Vegetationstypen im Saisonverlauf im Vergleich zur mittleren kulturenspezifischen Dichte und zur Siedlungsdichte (dicke Linie im Angebot) auf der Untersuchungsfläche (Signaturen s. Abb. 6). – *Crop specific density (territories/10 ha) in three study areas.*

Partizipation von 7,8 R/10 ha. Die Intensität der Nutzung ist somit in hohem Grade von der spezifischen Kulturenzusammensetzung abhängig; je nach Angebot können verschiedene Kulturen limitierend wirken (s. Abb. 7: Mais in Gp, Sommergetreide in Si).

Für die bereits zur Zeit der Ansiedlung der Feldlerchen im Wachstum begriffenen *Wintergetreide*/*Raps*-Kulturen (WR) ist von April bis Juli ein stetiger Rückgang der Beobachtungen charakteristisch. Der teilweise Anstieg im Juli beruht auf Beobachtungen von Feldlerchen in bereits geernteten Feldern. Die Abnahme der Antreffwahrscheinlichkeit setzt spätestens bei einer Bestandshöhe von 20–25 cm ein und erreicht nach dem Ährentrieb Mitte Mai/Anfang Juni Minima. Sie kann aber schon früher beginnen, wenn andere günstige Kulturen vorhanden sind (z. B. lockere Luzerne und niedriges Kleegras Anfang/Mitte April in Gp). Der Rückgang der Antreffwahrscheinlichkeit erfolgt relativ fliessend; Beobachtungen in über 40 cm hohen Beständen beschränken sich auf Vegetationslükken oder Flüge in oder aus der Nestregion. Raps wird aufgrund schnellerer Vegetationsentwicklung und sperrigerer Struktur noch früher geräumt als Wintergetreide (Abb. 6). Der kulturenspezifische Dichtewert ist der geringste aller Kulturen und schwankt zwischen 37% (Bl) und 59% (Gp) der für die UF gültigen Dichte (Abb. 7). Hohe WR-Anteile, insbesondere grosse Parzellen, die bereits zu Saisonbeginn nicht flächendeckend genutzt werden, dürften daher die Gesamtdichte negativ beeinflussen. Die aus lokomotorischen Gründen eingeschränkte oder verunmöglichte Nutzung von WR erklärt somit die beachtlichen Verschiebungsraten in Revieren mit dominierenden Anteilen dieser Kulturen bzw. die Aufgabe von Revieren, in denen andere Kulturen völlig fehlen (Tafeln 14/15).

Beim *Sommergetreide* (SG) kann man eine stetig hohe Antreffwahrscheinlichkeit bis Ende Mai (Bl) bzw. gegen Mitte/Ende Juni (Si) feststellen. Im Gegensatz zum Wintergetreide geht sie in Abhängigkeit von der Vegetationsentwicklung relativ schlagartig zurück, eher früh in homogenen, schnellwachsenden Beständen (Bl) oder sehr lockeren, infolge Frühjahrsvernässung heterogenen 50 cm hohen Beständen (Si). Die Antreffwahrscheinlichkeit liegt bis in den Juni über dem Angebot, selbst wenn dieses mit 35,5% (Gp) sehr hoch ist (Abb. 6). Bei Kartierung und Dauerbeobachtung fiel auf, dass SG vor allem von der Saatbeetaufbereitung (Ackern, Eggen, Düngen usw.) bis zum Erreichen einer Vegetationshöhe von 10–25 cm frequentiert

wurde (Nestbau s. Kap. 5.2.). Ausweichbewegungen aus dichten Beständen sind in der Regel erst ab Mitte Juni zu beobachten. Die kulturenspezifische Dichte ist bei einem hohen SG-Anteil (35,5%, Gp) mit 97% am niedrigsten, bei einem geringen SG-Anteil (3,4%, Si) mit 259% am höchsten (Abb. 7). Ein geringes SG-Angebot scheint somit stark limitierend zu wirken, da einzelne kleine, auf der UF verstreute SG-Parzellen eine extrem hohe Partizipation aufweisen (s. Revieranordnung bei Si und La auf Tafel 14 sowie Bedeutung als Neststandortkultur).

Bei *Mais/Hackfrüchten/Gemüse*-Kulturen (MH), die lange brach liegen und erst gegen Ende der Brutperiode eine bedeutende Vegetationsentwicklung zeigen, steigt die Antreffwahrscheinlichkeit stetig, wobei das Muster variiert. In UF mit hohem WR-Anteil (Si) erreicht sie bereits im Mai sehr hohe Werte, in UF mit ausgeprägter Kulturenvielfalt vor allem im Juni (Bl) und Juli (Gp). Die Antreffwahrscheinlichkeit zeigt keine direkte Beziehung zur Vegetationsentwicklung dieser spätwüchsigen Kulturen. Bis auf vereinzelte Häufungen von Beobachtungen bei der Ansaat von Rüben und während des frühen Keimlingsstadiums von Rüben und Mais handelt es sich somit eher um ein Ausweichen aus strukturell ungünstigen Kulturen als um ein gezieltes Aufsuchen dieser lange Zeit sehr vegetationsarmen Parzellen. Hingegen sind die Feldlerchen selbst bei fortgeschrittenem Höhenwachstum am Saisonende noch in diesen Kulturen zu beobachten, sei es infolge bodennah sehr offener (bis 1,5 m hoher Mais) oder freiflächenreicher, heterogener Struktur (Hackfrüchte). Der Rückgang der Beobachtungsfrequenz nach der Getreideernte war wegen der Aufgabe der territorialen Organisation nicht mehr festzustellen. Aufgrund dieser «Ausweichfunktion» weisen offene Kulturen selbst in UF mit sehr hohen Flächenanteilen überdurchschnittliche kulturenspezifische Dichten von 132% (Bl) bis 170% (Gp) auf (Abb. 7). Weit überschnittliche Werte auf UF mit geringem Anteil offener Kulturen deuten darauf hin, dass die Intensität der Nutzung dieser Kulturen durch die Feldlerchen in der Phase unmittelbar vor der Ernte des Getreides, vor allem bei Mangel an günstigen Grünlandflächen (Gp), hoch sein kann.

Beim *Grünland* (GL) ergibt sich aufgrund grosser Heterogenität hinsichtlich Artenzusammensetzung, Struktur und Schnittfolge für die verschiedenen UF kein einheitliches Bild. In Si liegen im April kaum Beobachtungen aus dem Grünland vor, da die Bestände bereits recht hoch und dicht sind. Nach dem Schnitt der ersten Kleegrasparzellen im Mai steigt die Frequenz an; im Juni/Juli werden nach der Mahd der zweischürigen Luzernefelder und Naturwiesen sehr hohe Werte erreicht. In Bl hingegen dominieren schnellwüchsige Kleegrasbestände mit hohem Grasanteil, die alle 3–5 Wochen gemäht oder als Umtriebswiesen genutzt werden, so dass ab April immer einige frischgeschnittene, bis 15 cm hohe Streifen vorhanden sind; die Antreffwahrscheinlichkeit bleibt über die ganze Saison relativ stabil. In Gp werden die Anfang April noch sehr niedrigen Naturwiesen-, Kleegras- und Luzernefelder stark frequentiert. Bis Ende Mai nimmt die Antreffwahrscheinlichkeit jedoch ab, da erst gegen Ende des Monats die ersten Kleegrasbestände gemäht werden, und steigt erst im Juni/Juli nach der Mahd der Heuwiesen und Luzernefelder wieder an. Die jeweilige Nutzungsdauer und -intensität nach einer Mahd ist in hohem Masse von der Vegetationsentwicklung der entsprechenden Grünlandkultur abhängig und ist in der Regel in Luzerne am längsten, gefolgt von Naturwiesen, Kleegras und sehr schnellwüchsigen Kunstwiesen mit hohem Grasanteil. Die Nutzungsintensität ist also im Saisonverlauf unterschiedlich raschen Zyklen unterworfen, die mit dem Partizipationsverfahren nur ungenügend erfasst werden können. Aufgrund der nur in mehreren kurzen Phasen möglichen Nutzung ist die kulturenspezifische Dichte nicht sehr hoch, erreicht aber bei geringem Angebot Werte von 95% (Si), bei höherem Angebot niedrigere Werte (z. B. Gp 66%). Da über die

ganze Saison immer nur ein Teil der Fläche nutzbar ist, deutet die annähernd die Gesamtdichte erreichende kulturenspezifische Dichte darauf hin, dass die jeweils nutzbaren Grünlandflächen intensiv besucht werden; grossflächige Grünlandbestände können aber wegen ihrer in Intervallen von 3–6 Wochen vorübergehend jede Nutzung ausschliessenden Struktur nicht besiedelt werden.

Wegränder und Brachen (1–2 Parzellen in Si und Bl) gewinnen in allen UF bis in den Mai an Bedeutung. Bei geringem Grünlandanteil steigt die Antreffwahrscheinlichkeit im Juni/Juli nochmals stark an (Si), hingegen sinkt sie bei hohem Grünlandanteil nach der Mahd wieder (Gp). Während die saum- und brachlandspezifische Dichte in reichstrukturierten UF nur 64% (Gp) erreicht, steigt sie in grossparzelligen UF mit geringer Kulturenvielfalt ab Juni sehr stark an; Wegränder bieten also im Verlauf der Saison zunehmend wichtige Ressourcen (Abb. 7, Tafeln 14/15).

Die Partizipation gibt nur Hinweise auf die mögliche Nutzung der verschiedenen Kulturen und liefert eine gute Erklärung für die Revierstabilität bzw. -verschiebungen in Abhängigkeit von Jahreszeit und Revierstruktur (Tafeln 14/15, Tab. 4). Die Umrechnung auf kulturenspezifische Dichten ergibt aber keine absolut gültigen Werte, sondern nur Aufschluss über die Bedeutung der entsprechenden Kulturen im jeweiligen Kulturenangebot. Zudem kann die ökologische Bedeutung einer Kultur (Nahrung, Futter, Schutz; Nistplatz s. Kap. 5.2.) stark von der darin verbrachten Zeit divergieren.

Eine Analyse der Ansprüche an die Neststandortkultur und der zeitlichen und räumlichen Lage der Nester erfolgt in Teil B. An dieser Stelle sei nur auf die Verteilung der Nester und ihre Lage zu Parzellenrändern und Wegen in Si, Kn, Bl und Gp verwiesen (Tafeln 14/15); unverkennbar ist, insbesondere bei grösseren Parzellen, eine Bevorzugung von Randbereichen; dabei sind echte Wegrandnester in Bl und Gp (Abb. 9) selten, in Si hingegen aufgrund breiterer Wegsäume (Tafel 18), randlich erhöhter Verunkrautung der Parzellen (vor allem im Mais) und einseitigerem Kulturenangebot häufiger. Herausragende Bedeutung als Neststandort kommt dem Sommergetreide zu, während Grünland eher eine Ausweichkultur darstellt.

3. Diskussion

3.1. Methode

Die Ermittlung der Siedlungsdichte zwischen dem 25. März und 5. Mai mittels vierfacher Kartierung und anschliessender Kontrollkartierung ergibt einen sehr hohen Erfassungsgrad von 97–133%, der denjenigen der meisten Singvogelarten übertrifft (Blana 1978) und die Resultate von Busche (1982) aus einem kultivierten Niedermoor in Norddeutschland bestätigt. Diese Kartierungsmethode ist also nicht nur in Gebieten mit hohen Feldlerchendichten anwendbar, sondern auch in eher dünn besiedelten Agrarlandschaften, allerdings unter der Einschränkung nicht allzu starker zeitlicher Streuung der Kartierungen im Saisonverlauf, da sonst aufgrund von Revierverschiebungen das Erstellen der Papierreviere erschwert oder verunmöglicht bzw. die Bestände wegen Revieraufgaben und Neuansiedlungen überschätzt werden könnten. Ferner stellt sie die Annahme, dass die maximale Papierrevieranzahl den effektiven Bestand am besten wiedergibt (Berthold 1976, Blana 1978), in Frage, da dies einen über die ganze Saison ± stabilen Bestand mit ± starrem Verteilungsmuster voraussetzt. Wenn letzteres nicht zutrifft, können Bestände erheblich überschätzt werden. Es empfiehlt sich deshalb, die Kartierungen in möglichst kurzer Folge durchzuführen und generell die Papierreviere einer Kontrolle im Feld zu unterziehen.

Wie bei andern Vogelarten sind Dichtewerte (R/10ha) erst dann aussagekräftig, wenn die Grösse der Untersuchungsfläche angegeben wird; noch informativer werden die Daten, wenn auch Mittelwert und Stan-

dardabweichung der effektiv ermittelten Reviergrösse (s. Kap. 1.2.) mitgeteilt werden. Die vielgestaltige Landschaftsstruktur (Verteilung Wald – Flur – Siedlung, Vertikalstrukturierung der Flur, Topographie usw.) hat nämlich zur Folge, dass in weiten Teilen Mitteleuropas optimale Feldlerchenhabitate meist nur kleinflächig vorkommen; dies bewirkt, dass bei für Dichteerhebungen empfohlenen Flächengrössen von > 70 ha (Berger & Gössling-Bednarek 1973) bereits nicht mehr so hohe Dichten ermittelt werden, wie sie bei der Wahl optimaler Flächen von 40 ha noch möglich sind (Wahl von 40 ha grossen Rechteckflächen in Optimalbereichen der UF hätte z. B. 1983 folgende Werte ergeben: Kn 5,8 R/10 ha, Gp 4,5 R/10 ha, Si 3,8 R/10 ha; vgl. hohe Dichten bei ± kleinen Probeflächen: Peitzmeier 1969, Busche 1975, Luder 1983). Aufgrund grossflächig variierender Habitatqualität und entsprechend variierenden Abundanzen sowie infolge eines höheren Anteils von Randsiedlern sind daher bei kleinen Probeflächen teilweise bedeutend höhere Dichten zu erwarten. Entsprechend risikoreich sind Extrapolationen auf grössere Gebiete, nicht zuletzt wegen der Schwierigkeit, mögliche Feldlerchenhabitate annähernd genau abzugrenzen (Topographie, Vertikalstrukturen; Hildén 1965, Blana 1978, Scherner 1981, Zenker 1982)

3.2. Siedlungsdichte, Revierstruktur und Raumnutzung

Die Siedlungsdichten von 0,9–3,0 R/10 ha entsprechen den seit einigen Jahren bekannten Werten für Agrarlandschaften Mitteleuropas mit hohen Ackerlandanteilen (Luder 1983; Übersicht in Glutz von Blotzheim & Bauer 1985). Bedeutend höhere Werte sind aus Dünen (6,7–7,3 R/10 ha, Wiesen in Niedermoorgebieten (16,2 R/10 ha) oder Marschen und Aussendeichflächen Norddeutschlands bekannt (Delius 1965, Busche 1975, 1982, Gloe 1979). In küstenfernen Agrarlandschaften sind Dichten von > 4 R/10 ha selten und meist auf UF von < 40 ha erhoben worden (5,7 R/10 ha, Hardman 1974; 5,3 R/10 ha, T. Imhof in Luder 1983; 4,5–4,8 R/10 ha, Christen 1984; Peitzmeier 1969, Garve & Flade 1983). Diverse Autoren verknüpfen hohe Dichten mit starker Parzellierung und guter Kulturenmischung, ohne aber quantitative Angaben zu machen (Mildenberger 1950, Galland 1972, Blana 1978, Zenker 1982). Andererseits bewirkt ein einseitiges Kulturenangebot eine starke Abnahme der Dichte, z. B. ein hoher Grünland- oder Hackfruchtanteil (Luder 1983 bzw. Pätzold 1975). Verschiedentlich wird eine generell geringere Dichte mit grösserer Bodenfeuchtigkeit in Verbindung gebracht (Oelke 1968, Galland 1972, Garve & Flade 1983), ohne jedoch die damit verknüpfte Änderung des Kulturenangebots (steigender Grünlandanteil usw.) zu beachten. Demgegenüber fand Busche (1975) sehr hohe Dichten selbst auf staunassen Böden in der Marsch. Feuchtigkeit scheint daher nicht als solche, sondern über die bei fortschreitender Vegetationsentwicklung ungünstigeren Lokomotionsmöglichkeiten, vor allem in Wiesen, zu wirken, welche Revierverschiebungen bzw. frühzeitige Revieraufgaben erzwingen (s. Kap. 2.3.; Delius 1963). Dies könnte die von Oelke (1968) festgestellten grossräumigen Änderungen der Siedlungsdichten im Saisonverlauf erklären.

Vereinzelt finden sich in der Literatur auch Hinweise auf kulturenspezifische Dichten und Revierverschiebungen. In einer grossparzelligen Agrarlandschaft NW-Englands (mittlere Parzellengrösse $\bar{x} = 4{,}1 \pm 2{,}1$ ha) mit mehr als achtjährigem Fruchtfolgeturnus stellten Robson & Williamson (1972) bei einer Gesamtdichte von 3,4 R/10 ha (UF = 88,5 ha) eine klare Bevorzugung von Dauerweiden (5,1 R/10 ha) vor Mähwiesen (4,3 R/10 ha), feuchtem, struppigem Weideland (3,0 R/10 ha), Getreide (1,6 R/10 ha) und Hackfrüchten (1,1 R/10 ha) fest; hierbei verschoben die Feldlerchen ihre Reviere von Jahr zu Jahr jeweils entsprechend dem Fruchtfolgewechsel. In einem kleinparzelligeren Gebiet mit nur vierjähriger Fruchtfolge und höherer

Dichte (5,7 R/10ha) konnten hingegen keine solchen regelmässigen Verschiebungen ermittelt werden; das auffallend konstante, unregelmässige Verteilungsmuster wird in erster Linie auf die Brutortstreue zurückgeführt (Hardman 1974); leider enthalten beide Arbeiten weder Angaben über die Methodik hinsichtlich Zuordnung der Reviere zu den einzelnen Kulturen noch über die Kulturendiversität. In einem reinen Akkerbaugebiet waren die Reviere zu Saisonbeginn vor allem entlang der Parzellengrenzen Wintergetreide – Rüben angeordnet; im Laufe der Saison kam es dann zu auffallenden Verschiebungen in die Rübenfelder hinein (Frank 1984).

Meine Ergebnisse zeigen, dass für hohe Dichten nicht die Bodenart und -feuchte, sondern vielmehr die entsprechend der Bodengüte mögliche Kulturenwahl, die räumliche Anordnung der Kulturen, die in hohem Masse durch die Bewirtschaftung bedingte Vegetationsentwicklung und das damit verknüpfte Ressourcenangebot ausschlaggebend sind. Entscheidende Faktoren sind hierbei – meist gekoppelt – die mittlere Parzellengrösse und die Kulturendiversität. Steigende Kulturendiversität erlaubt der Feldlerche, mit einem kleineren Revier auszukommen; trotz geringer Grösse enthält das Revier unter diesen Bedingungen eine Vielfalt an Kulturen, wodurch eine hohe Revierstabilität gewährleistet wird (Abb. 4 u. 5, Tafeln 14/15, Tab. 4). Jede Kultur weist eine spezifische saisonale Vegetationsentwicklung mit schwankendem Angebot und wechselnder Nutzbarkeit der Ressourcen auf (s. Kap. 2.3. u. 5.1.2.). Viele Kulturen sind nur während Teilen der Brutsaison nutzbar, da zu dichte Vegetation die Lokomotion verunmöglicht (Raps, Wintergetreide, Sommergetreide, in variierendem Ausmass Grünlandtypen); bei andern bleibt die Lokomotion bis gegen Ende der Brutzeit so gut wie uneingeschränkt, eine lange, vegetationsfreie Phase zu Saisonbeginn bietet hingegen keine Nistplätze und vermutlich auch wenig Nahrung (Mais, Hackfrüchte). Gewisse grossflächige Monokulturen schliessen daher eine längerfristige Besiedlung aus (bereits im Frühling hochwüchsiges Grünland) oder bewirken grossräumige Umsiedlungen im Saisonverlauf (Raps, Wintergetreide).

Im Vergleich zu Dünen (Delius 1963, 1965), Marschen und Weidegebieten, Habitate, die aufgrund genügend grosser, kleinräumiger Heterogenität oder eines geringen Höhenwachstums der Vegetation im Saisonverlauf ± flächendeckend und mit gleichbleibender Intensität genutzt werden können und in denen entsprechend kleine, stabile Reviere entstehen, ändert sich in der Agrarlandschaft das Bild ständig. Dies wird am Schluss der Arbeit anhand eines Modells erläutert und diskutiert.

B. Territorialität, Brutbiologie und Populationsdynamik des Feldlerchenbestands einer kleinflächig strukturierten Agrarlandschaft der Nordwestschweiz

Um den Rückgang von Populationen kausal erklären zu können, ist es nötig, die für die Populationsdynamik wichtigsten Faktoren (Dichte, Verteilung, Geschlechterverhältnis, Produktivität, Mortalität, Dis- und Emigration) in Raum und Zeit zu erfassen. Die intensive Untersuchung einer eher traditionell strukturierten Fläche hat zum Ziel, die Einnischung einer Feldlerchenpopulation in die Mosaikstruktur der Agrarlandschaft genauer zu ermitteln, insbesondere hinsichtlich ihrer Raumnutzung, ihrer Brutbiologie und in Ansätzen hinsichtlich ihrer Populationsdynamik, um Änderungen der Habitatqualität und deren Einfluss auf die Bestandsentwicklung der Feldlerche abschätzen zu können.

4. Untersuchungsgebiet und Methodik

4.1. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet (vgl. Abb. 2 u. Tafel 17) liegt auf einem Tafeljuraplateau SE von Gempen, ungefähr 700 m ü. M., 47°28'N/7°40'E, und umfasst eine Landwirtschaftsfläche von 95 ha, wovon aufgrund der Ergebnisse von Oelke (1968) und Blana (1978) in ausreichendem Abstand zum Wald 76 ha als Untersuchungsfläche (UF) ausgeschieden wurden (Abb. 9 u. Tafel 15). Im W ist das Gebiet durch Feldwege und Parzellengrenzen, im NW durch eine verkehrsarme Strasse und im NE, E und S durch Waldränder begrenzt. Die weitere Umgebung besteht aus Laubmischwäldern an den steilen Plateauhängen im N und E, aus ausgedehnten Laub-Nadel-Mischwäldern im S, grossflächigen Streuobstwiesen mit kleinen Feldgehölzen im W sowie einer lockeren, von Streuobstwiesen und Hecken durchzogenen Siedlungszone im NW. Topographisch stellt das Gebiet eine Kuppenlage dar, mit grösstenteils freiem Horizont. Das Gelände weist mit Ausnahme des nordexponierten Hangs im S (5–6%) nur geringe Neigungen von 0–3% auf.

Der Untergrund besteht aus Mergel sowie härteren Kalkschichten, die ein unregelmässiges Bodenmosaik aus Cambisolen und Rendzinen entstehen liessen. Dementsprechend wechseln mittelgründige, skelettarme Böden mit gutem Wasser- und Nährstoffspeichervermögen mit flachgründigen, skelettreichen Böden, die nur geringes Wasser- und Nährstoffspeichervermögen aufweisen. Erstere neigen bei anhaltenden Niederschlägen zu leichter Vernässung, vor allem an Hanglagen, während letztere bei starker Sonneneinstrahlung rasch austrocknen (Frei et al. 1980).

Das Klima ist im Vergleich zum unteren Mittelland ziemlich kühl, ermöglicht aber in geschützten Lagen noch erwerbsmässigen Obst- (Kirschen-) und intensiven Ackerbau mit eingeschränktem Anbau von Zwischenfutter. Die nahezu nebelfreie Lage gleicht die eher geringen Sommertemperaturen aus. Die Vegetationsperiode dauert 190–200 Tage und die Temperaturmittel von April bis Oktober betragen 12–13°C. Die jährliche Niederschlagsmenge ist angesichts des hydrologischen Karstcharakters des Gebiets mit 100–110 cm eher gering (Schreiber et al. 1977, Grosjean 1980). Aufgrund der Kuppenlage ist das Gebiet sehr windexponiert. Vor allem bei stürmischem Westwind können sehr starke Böen (Windstärke 4–5) auftreten, während im Frühling nicht selten über mehrere Tage anhaltende Winde aus NE–E (Windstärke 2–4) aufziehen.

Die Fläche ist nahezu frei von Vertikalstrukturen, mit Ausnahme einer kleinen, 2–3 m hohen Buschgruppe an der SE-Grenze, einer 4–8 m hohen Obstbaumparzelle im NE (Rodung Frühling 1986), einer 3–5 m hohen Hecke entlang der N-Grenze, diverser 6–10 m hoher, 50–100 m langer Eschen-Ahorn-Hecken im NW, sehr kleiner Buschgruppen im SW, sowie eines kleinen, 6–8 m hohen Feldgehölzes und einer 3 m hohen Funkstation auf der Kuppe im SW. Isoliert im Zentrum steht eine Klimamessstation mit Windmesser. Ferner durchzieht im S eine Telephonleitung das Gebiet in W-E-Richtung.

Die Horizontalstruktur ist geprägt durch eine noch weitgehend traditionelle Parzellierung. Da kein Flurzwang mehr herrscht, hat die Vielfalt an Parzellenformen und die für die Gewannflur typische Aufsplitterung der Besitzverhältnisse eine relativ gute Durchmischung der Kulturen zur Folge. Das Wegnetz ist schwach ausgebaut mit einer geteerten Erschliessungsstrasse, befestigten radialen Mergelwegen und einigen stark vergrasten, kurzen Stichwegen.

Die naturnahe Vegetation beschränkt sich auf die Wegrandgesellschaften sowie einzelne zweischürige Glatthaferwiesen in unterschiedlicher Ausprägung. Die Wegrandgesellschaften bestehen aus meist 15–25 cm breiten Säumen, welche in Nachbarschaft zu Grünfutterbeständen beim ersten Grasschnitt mitgemäht, am Rande von Getreidefeldern hingegen in der Regel erst kurz vor der Ernte geschnitten werden. Von den 15 Landbesitzern bewirtschaftet knapp die Hälfte nur einzelne kleine Parzellen. Die kleinen bis mittleren Betriebe üben eine ausgeprägt gemischte Betriebsführung (Viehwirtschaft, Ackerbau, Obstbau) aus mit Naturwiesen zur Heugewinnung, Luzerne- und Kleegrasbeständen für die Frischfutter-/Heugewinnung und einem hinsichtlich Fruchtfolge abwechslungsreichen Ackerbau (Kulturenanteile s. Abb. 12). In der UF sind nur noch wenige, weit verstreute Naturwiesen vorhanden. Es handelt sich vorwiegend um kleine Eck- oder Randparzellen, bei denen der Aufwand für das Ackern und Spritzen wegen der ungünstigen Parzellenform unverhältnismässig gross wäre. Auf dem flächenmässig dominierenden Ackerland werden verschiedene Wintergetreide- (Weizen, Roggen, Gerste, Triticale) und Sommergetreidearten (Gerste, Hafer), Mais, Kartoffeln und Futterrüben angebaut. Die Bauern legen Wert auf eine optimale Fruchtfolge, in die in grösseren Abständen auch die Ansaat 2–3(4) jähriger Kunstwiesen mit Klee-Gras-Mischungen integriert wird. Diese Ansaat, bei der als Deckfrucht Sommergerste oder Hafer verwendet wird, erfolgt meist im Frühling, seltener im Sommer ins ausreifende Getreide. Da die Böden zu Trockenheit neigen, säen einzelne Bauern Luzerne-Gras-Mischungen (UFA 320) an, am häufigsten werden jedoch Rotklee-Gras-Mischungen mit Knaulgras, Wiesenschwingel, Lieschgras und Raygräsern (UFA 300, seltener 330) angebaut. Vegetationsentwicklung und Schnittfolge dieser Kunstwiesen variieren in hohem Grad in Abhängigkeit von Bodenfeuchte und Witterung. In warmen, feuchten Frühjahren sind die Bestände sehr schnell dicht und hoch; in trockenen Perioden entstehen hingegen eher unregelmässige Bestände mit vielen kleinen Lücken.

Neben Witterungseinflüssen führt auch die von

Landwirt zu Landwirt vor allem hinsichtlich Mechanisierungsgrad, Dünger- und Spritzmitteleinsatz stark unterschiedliche Bewirtschaftungsintensität zu Ungleichmässigkeiten in der Geschwindigkeit der Vegetationsentwicklung und in der Verunkrautung der einzelnen Parzellen. Nicht sehr feine Saatbeetaufbereitung und ungenaue Saatspuren lassen oft lückige, unregelmässige Bestände aufkommen, was durch skelettreiche Stellen, die eine homogene Saat verunmöglichen, verstärkt wird. Eine Trinkwasserschutzzone im E der UF schränkt das Ausbringen von Jauche ein. Mit Ausnahme von jährlich 2–4 Winterrapsparzellen wird auf Zwischenfutterbau verzichtet. Schliesslich ändern aus marktwirtschaftlichen Gründen von Jahr zu Jahr unabhängig von der Fruchtfolge auch die Flächenanteile der einzelnen Kulturen.

Die Vertikalstrukturierung der UF hat sich, abgesehen von der Entfernung einiger kleiner Gebüsche auf Lesesteinhaufen, wie sie heute nur noch randlich vorkommen, seit den fünfziger Jahren wenig verändert (Ewald 1978; Gespräche mit Ortsansässigen). Erhebliche Veränderungen ergaben sich hingegen bei den Anteilen der einzelnen landwirtschaftlichen Kulturen. So betrug der Anteil zweischüriger Naturwiesen anfangs der fünfziger Jahre über 30%, in der Vorkriegszeit noch weit mehr. Diese Naturwiesen wurden durch Getreide und Hackfrüchte, in den letzten Jahren vermehrt durch Mais und Kunstwiesen verdrängt.

4.2. Material und Methode

Die Datenerhebung erfolgte 1984 bis 1986 jeweils von Ende Februar bis Mitte/Ende August; dazu kommen ergänzende Daten aus den Jahren 1983 und 1987. Die Beobachtungsintensität variierte vor allem in Abhängigkeit von der Witterung, der Anzahl vorhandener Nester, dem Kenntnisstand der Brutzyklen aller Paare innerhalb der Population und schwankte zwischen 4–7 Tagen pro Woche mit jeweils 6–12 Stunden Beobachtungszeit pro Tag. Als optische Hilfsmittel dienten ein Feldstecher (Zeiss 10×40) und ein auf einem Holzstativ mit Gelenkkopf montiertes Fernrohr (Nicon Spotting Scope 20×, 30×, 40×). Alle Beobachtungen wurden unverzüglich festgehalten (Protokoll, Tabellen, Tageskarten).

Für die Anfertigung einer *Kartierungsgrundlage* wurde in Ergänzung zum Grundbuchplan ein Luftbild der Eidg. Landestopographie (12.5.82) verwendet und dieses schliesslich durch Abschreiten der Parzellen aktualisiert. 1984 ermöglichte ein Falschfarbenluftbild des Forstamts Baselland durch flächentreue Umzeichnung die Erstellung einer genauen, die unregelmässigen Parzellenformen korrekt darstellenden Karte im Massstab 1:5000. Zur Klärung von Fragen zur Territorialität und Raumnutzung wurden über die ganze Saison sämtliche Beobachtungen von Feldlerchen auf Ausschnittsvergrösserungen dieser Grundkarte festgehalten.

Für die möglichst frühzeitige *Erfassung aller Nester* drängte sich eine systematische Überwachung der Reviere über die ganze Brutzeit auf. Hierzu entwickelte ich ein Nachführprotokoll, in welches täglich die Beobachtungen in den einzelnen Revieren (Beobachtungsdauer, Verhalten ♂/♀, potentieller Status des Paares, Brutverlauf usw.) eingetragen wurden. Mindestens alle vier Tage wurde jedes Paar so intensiv beobachtet, dass unentdeckte Bruten mit grösstmöglicher Sicherheit ausgeschlossen werden konnten. Das Nachführprotokoll ermöglichte gezielte Beobachtungen derjenigen Paare, bei denen die grösste Unsicherheit bezüglich ihres Brutstatus herrschte. Mit dieser Methode dürften mehr als 90% der Brutversuche erfasst worden sein.

Die Nester wurden mit in der Höhe der Vegetationsentwicklung angepassten Bambusstäben jeweils in Entfernungen markiert, die erhöhtes Prädationsrisiko ausschliessen sollten, gleichzeitig aber ein Wiederfinden der Nester ohne Suche ermöglichten. Bei den Nestkontrollen achtete ich darauf, das Nest aus grosser Distanz einzusehen, keine Spur in Vegetation bzw. Ackerboden zu legen und das Nest ohne erhöhte Trittintensität in dessen unmittelbarer Umgebung zu passieren. Bei diversen Kleegrasnestern und bei stark durchnässtem Boden musste auf eine tägliche Kontrolle verzichtet werden. 1985 wurde bei fast allen Nestlingen, in den übrigen Jahren jeweils bei einem Teil, in genügender Distanz vom Nest mittels einer Federwaage das Gewicht ermittelt und die Länge der 9. Handschwinge gemessen. Nestlinge wurden möglichst spät, aber vor dem Auftreten von Fluchttendenzen, im Alter von 6–7 Tagen vollzählig beringt.

Der selektive *Fang von Feldlerchen zur Brutzeit* ist äusserst aufwendig und zeitraubend. Nachtfangversuche mit Schleppnetzen (Waller 1968; vgl. Naumann nach Pätzold 1963) während der kurzen Schwarmphase nach Ankunft im Brutgebiet misslangen, einerseits wegen misslicher Witterungsbedingungen (Wind), andererseits, weil in vielen Äkkern vorjährige Maisstoppeln die Netze rasch zerrissen. Ebenso misslangen Versuche, Feldlerchen an bevorzugten Nahrungsplätzen (z.B. Winterraps bei Schneelage) aus Verstecken in Japannetze zu treiben. Verschiedene Fangmethoden während der territorialen Phase, wie Bodenschlagfallen und Trichterreusen am Nest (vgl. Delius 1963, Jenny 1984), kamen aufgrund ungünstiger Vegetationsstruktur nicht in Betracht. Letztlich erfolgte der Fang ausschliesslich mit der von Martin (nach Bub 1976) vorgeschlagenen Methode, indem ich ein 12m langes Japannetz spitzwinklig so hinter das Nest stellte, dass den Feldlerchen der bisherige Anflug- bzw. Anpirschweg weiterhin offenstand. Die fütternden Vögel wurden dann aus einem möglichst nah aufgestellten Versteck aufgescheucht, wenn sie das Nest im Schutze der Vegetation erreicht hatten. Hierbei waren grosse individuelle Verhaltensunterschiede beim Nestbesuch wie auch hinsichtlich der Reaktion auf die Netze festzustellen.

Bei der *Beringung* wurde jeweils das eine Bein mit einem Aluminiumring und einer Leitfarbe, das andere mit einer Kombination von zwei kontrastierenden Farbringen versehen. Die Feldlerchen gewöhnten sich schnell an die Ringe, denn nur während den ersten paar Tagen nach der Beringung konnte häufigeres Picken an den Beinen festgestellt werden. Farbringverluste traten in den drei Jahren nur bei zwei Individuen auf, wobei ein ♂ sich aller drei Ringe entledigte. Als Farben wurden Rosa, Orange, Rot, Gelb, Schwarz, Weiss, Hellblau und Hellgrün verwendet, die sich alle auch nach drei Jahren als sehr lichtbeständig erwiesen. Die Erkennbarkeit war bis auf die Paare Rosa-Rot bzw. Hellblau-Hellgrün sehr gut. Hingegen erwies sich das Ablesen der Ringe teilweise, vor allem bei ♀ in vegetationsreichen Revieren, als sehr zeitraubend.

Die Erfassung der *Vegetationsentwicklung* beruht auf regelmässigen Schätzungen von Wuchshöhe, Deckungsgrad und Verunkrautung der einzelnen Parzellen. Landwirtschaftliche Arbeiten (Pflügen, Säen, Düngen, Spritzen, Mähen, Harken usw.) wurden direkt erfasst und durch Angaben einzelner Bauern ergänzt.

Die bei der Behandlung der *Reviergrösse* verwendeten Begriffe (Maximalfläche, Maximalrevier, Monatsrevier und Mittlere Reviergrösse) werden in der Einleitung zu Kapitel 5.1. erläutert.

5. Resultate

5.1. Territorialität

Die Feldlerche verteidigt Allzweckreviere, die normalerweise alle für die Dauer der Brutsaison notwendigen Requisiten enthalten. Die Reviermarkierung erfolgt einerseits durch die Singflüge der ♂, andererseits durch aggressive Auseinandersetzungen (Imponieren, Drohen, Luftkämpfe) entlang bestehender oder zu etablierender Reviergrenzen (Delius 1965, Glutz von Blotzheim & Bauer 1985). ♂ und ♀ sind streng territorial, wobei sich ihr aggressives Verhalten vorzugsweise gegen Individuen desselben Geschlechts richtet. Ausser der Untersuchungsfläche (UF) und dem als Revier (R) bezeichneten, von einem Paar, seltener auch ledigen ♂, verteidigten Raum, verwenden wir folgende Begriffe: *Maximalfläche* (MaF) = die sich im Saisonverlauf aus der grössten Ausdehnung der Einzelreviere ergebende Fläche, d.h. effektiv genutzte Fläche innerhalb der UF; *Maximalrevier* (MaR) = maximale Ausdehnung eines jeden Reviers im Saisonverlauf; *Monatsrevier* (MR) = Revier, das im betreffenden Monat durch territoriale Lerchen verteidigt wird; *Mittlere Reviergrösse* ($\bar{x}_R$) = Mittel, das sich aus der Maximalfläche und der Anzahl Reviere (n_R) ergibt (MaF: n_R).

5.1.1. Ankunft und Dauer der Revierbesetzung

Zeitpunkt und Ablauf der Reviergründung sind alljährlich sehr ähnlich (Abb. 8). Der Hauptharst der ♂ kommt binnen weniger Tage auf dem Plateau an, wo sie selbst bei geschlossener Schneedecke – zumindest am frühen Morgen – territoriale Verhaltensweisen zeigen. 1985 und 1986 erschien die Hälfte der ♂-Population innerhalb von 2–5 Tagen, der Rest gestaffelt bis spätestens Mitte April.

Die ersten ♀ treffen etwa eine Woche nach den ersten ♂ ein, wobei sie vorerst in kleinen Trupps umherstreifen. Die ♀ siedeln sich dann unterschiedlich schnell in den Revieren an. Die Paarbindung ist vorerst jedoch recht locker, denn die ♀ schliessen sich bei kühler, schlechter Witterung erneut zu kleinen Trupps und vor allem bei Schneefall zu einem Schwarm zusammen, dem sich bei geschlossener Schneedecke auch einzelne territoriale ♂ zugesellen. Bis spätestens Ende April ist die Paarbildung jedoch abgeschlossen.

Sowohl 1985 als auch 1986 wanderten Ende Mai/Anfang Juni jeweils noch einzelne Paare bzw. ♂ ein, die aber von den ansässigen Feldlerchen stets vertrieben wurden, so dass ihnen nie eine Ansiedlung zwischen etablierten Revieren gelang. Die einwandernden Individuen, wohl Lerchen, die ihr ursprüngliches Revier infolge ungünstiger Vegetationsstruktur aufgeben mussten, waren gezwungen, Reviere in Randlagen zu gründen oder bestehende kleine Lücken zu nutzen (Abb. 9).

Abgesehen von diesen Einwanderern bleibt die Revierzahl über die ganze Saison jeweils stabil, selbst unverpaarte ♂ bleiben streng territorial, so dass die Auflösung der Reviere in einer sehr kurzen Zeitspanne

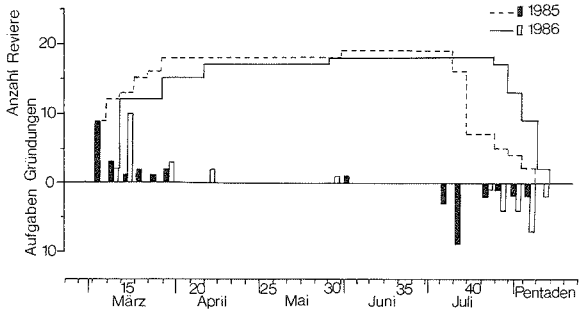


Abb. 8. Anzahl Reviere (gestrichelte und ausgezogene Linie) sowie Reviergründungen und -aufgaben (Säulen) je Pentade in den Jahren 1985 und 1986. Der Bestand bleibt über mehr als 3 Monate bis auf vereinzelte Einwanderer stabil. – *Number of territories (lines), and of territories being established or abandoned (columns) in 1985–1986. The population is stable for more than three months except for a few immigrants.*

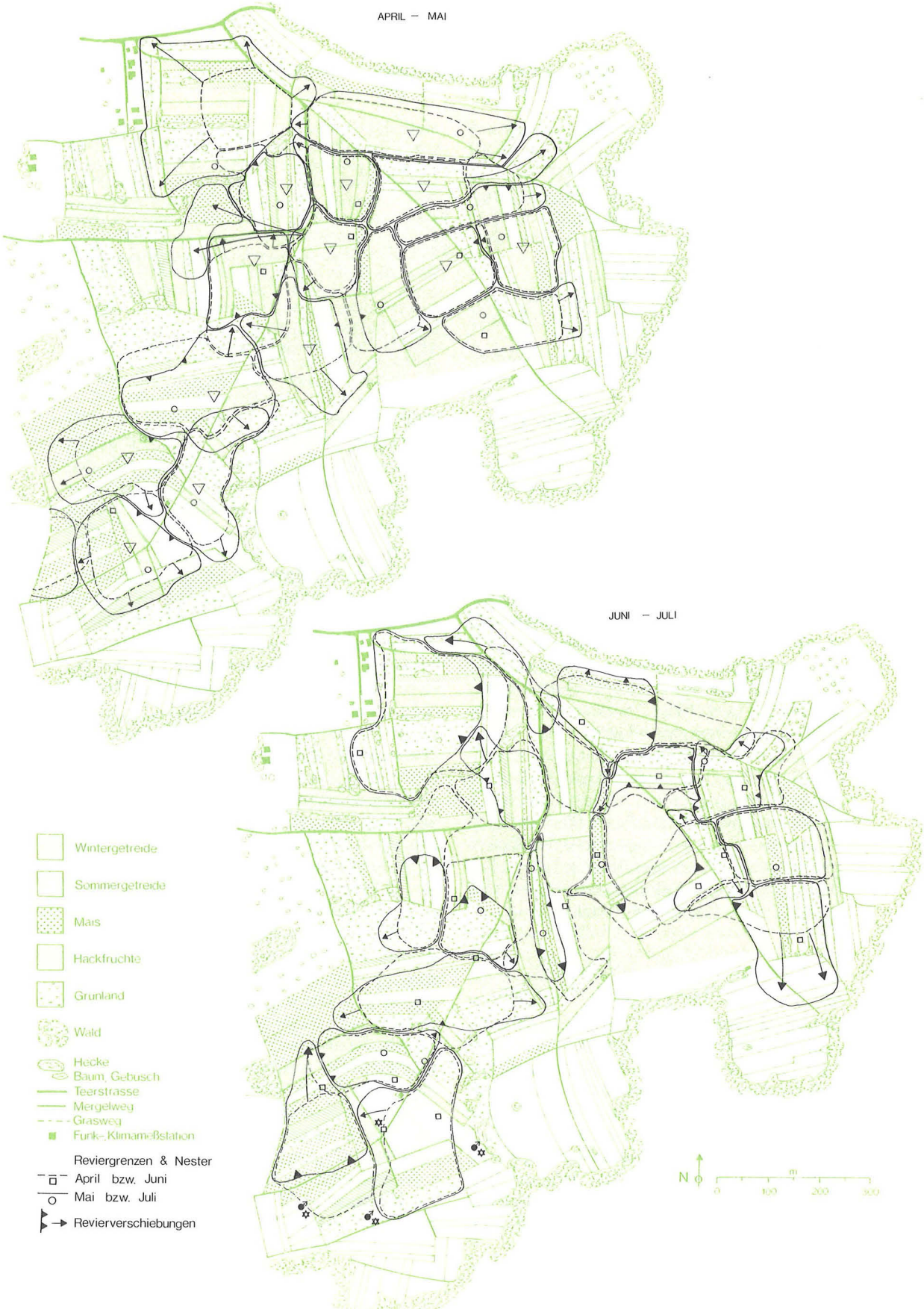
von nur 4–5 Pentaden Ende Juli/Anfang August stattfindet. Hierbei geben zuerst unverpaarte ♂ und Paare, die weder Nestlinge noch unselbständige Jungvögel zu betreuen haben, ihre Reviere auf, während sich Paare mit späten Bruten am längsten territorial verhalten. Das Ende der Brutsaison scheint durch abrupt abnehmende Chancen, noch erfolgreich Bruten hochzuziehen, bedingt zu sein, worauf eventuelle Aufgaben von Gelegen und gutentwickelter Nestlinge bei bereits vorangeschrittener Auflösung der territorialen Organisation hindeuten (s.S.360); es konnten weder direkte Beziehungen zwischen dem Zeitpunkt der Auflösung des Reviers und dessen Gründung noch zwischen Auflösung und Bruterfolg gefunden werden; unabhängig davon scheinen alle Paare Brutversuche zu unternehmen, solange es die Bedingungen zulassen. Auch zwischen erfolgreicher Paarbildung und Ankunftsdatum liess sich keine direkte Beziehung feststellen.

5.1.2. Revierverteilung, Reviergrösse, Revierverschiebungen und Rvierstruktur

Die Besiedlung der UF läuft alljährlich nach ähnlichem Muster ab (Abb. 9). Mehr oder weniger geschlossen werden zuerst Plateaumitte und südwestliche Kuppe besetzt, während die randlich oder in leichten Senken gelegenen Reviere erst zuletzt bezogen werden. Zu Beginn der Brutperiode ist die Revierverteilung von Jahr zu Jahr sehr ähnlich (vgl. Teil A). Die allseitig von Nachbarn umgebenen Reviere sind eher kleiner als periphere Reviere. Insbesondere bei geringer Dichte bleiben, wohl wegen des Gefälles, der exponierten NW-Windlage und des mergeligen, zu oberflächlicher Vernässung neigenden Bodens, stets dieselben Gebietsteile im Westen der UF unbesiedelt.

Die Reviergrösse, die innerhalb der Population erheblich variiert, ist in hohem Masse von der Kulturenvielfalt abhängig. In Jahren mit ungünstiger Kulturenverteilung und geringer Revierdichte sind die Reviere um so kleiner, je grösser die Kulturendiversität ist (Abb. 10: 1985). Die Kulturendiversität ergibt sich aus Grösse und Form der Parzellen, wobei in Gempen bei der gewählten Rastergrösse eine enge Beziehung zwischen der Anzahl Parzellen (x) und der Anzahl Kulturen (y) besteht ($y_{1.6-3.9} = 0{,}87x - 0{,}61$, $r = 0{,}85$, $p<0{,}01$). Obwohl die Reviere während der Brutsaison nicht stabil bleiben, ist diese Abhängigkeit sowohl bei den Aprilrevieren als auch bei den Maximalrevieren festzustellen. Auffallend ist hierbei, dass kleine Aprilreviere mit hoher Strukturvielfalt im Laufe der Saison sowohl relativ als auch absolut stabiler bleiben als grosse Aprilreviere mit geringer Kulturendiversität, die infolge geringer Dichte weit grössere Revierausdehnung bzw. -verschiebungen aufweisen. Die Maximalreviere sind im Mittel beträchtlich grösser und weisen eine höhere Kulturendiversität auf als die Aprilreviere.

In Jahren mit hoher Dichte und günstiger Kulturenanordnung (Abb. 10: 1983) hingegen ist im April die mittlere Reviergrösse


APRIL – MAI
JUNI – JULI
Wintergetreide
Sommergetreide
Mais
Hackfrüchte
Grünland
Wald
Hecke
Baum, Gebusch
Teerstrasse
Mergelweg
Grasweg
Funk-Klimameßstation
Reviergrenzen & Nester
April bzw. Juni
Mai bzw. Juli
Revierverschiebungen
N
m
0
100
200
300

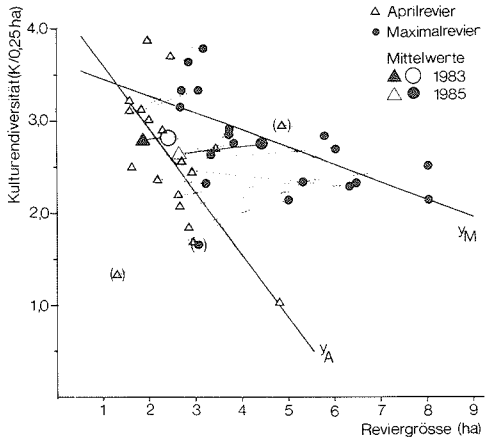


Abb. 10. Einfluss der Vielfalt an landwirtschaftlichen Kulturen auf die Reviergrösse 1985 (Jahr mit geringer Dichte und ungünstiger Kulturenanordnung). Für die revierspezifische Kulturendiversität wurden diejenigen Rasterfelder (0,25 ha) berücksichtigt, die zu über 50% innerhalb des entsprechenden Reviers lagen (s. Kap. 1.2.). Sowohl bei den Aprilrevieren (y_A) als auch bei den Maximalrevieren (y_M) ist die Reviergrösse (x) umso kleiner, je grösser die mittlere Kulturendiversität ist. Mit abnehmender Kulturenvielfalt nimmt die mittlere Reviergrösse zu: $y_A = 4{,}28–0{,}68x$, $r = 0{,}58$, $p < 0{,}01$; $y_M = 3{,}62–0{,}18x$, $r = 0{,}61$, $p < 0{,}01$; Werte in Klammern sind für die Berechnung der Korrelation nicht berücksichtigt (Reviere mit Umsiedlung bzw. Lage zwischen zwei Besiedlungszentren). Zum Vergleich sind die Mittelwerte von 1983 (Jahr mit hoher Dichte und ± günstiger Kulturenanordnung), in welchem sich mangels Verschiebungsmöglichkeiten für Revierinhaber mit ungünstiger Revierstruktur keine Korrelation ergab, angeführt (Erläuterungen s. Text). – *Correlation between crop diversity and territory size in 1985 (year with low density and unfavourable crop distribution pattern). Both April (y_A) and maximum territories (= maximum size of a territory in the whole breeding season, y_M) are smaller when mean crop diversity is higher. Mean values of 1983, when density was higher and crop distribution pattern more favourable, are shown for reference. There was no such correlation in 1983, since owners of territories with an unfavourable crop distribution pattern could not shift them (see model, fig. 21).*

kleiner und die Kulturendiversität grösser, aber die Änderungen im Saisonverlauf sind weit geringer. Es zeichnet sich keine signifikante Korrelation zwischen Kulturendiversität und Reviergrösse ab, da es den Revierinhabern mit kleinen, aber ungünstigen Revieren infolge ± stabiler Revieranordnung und weniger Ausweichmöglichkeiten nicht gelingt, ihre Reviere auszudehnen oder zu verlagern. Die Situation in den Jahren 1983 und 1985 stellen Extremfälle eines Kontinuums dar, wobei jeweils nur in Jahren mit geeigneten Verschiebungsmöglichkeiten für die Mehrheit der ♂ signifikante Beziehungen zwischen Kulturendiversität und Reviergrösse auftreten (vgl. Modell, Abb. 21).

Nebst dem ausgeprägten interindividuellen Reviergrössengefälle sind im Laufe der Saison eine Variation der mittleren Reviergrösse (Abb. 11) und Revierverschiebungen (Abb. 9) zu beobachten, die sich wie folgt erklären: Im April sind die Reviere bei relativ geringer Streuung eher klein. Im Mai nehmen mittlere Reviergrösse und Variation durch Revierverschiebungen als Folge der Verdrängung oder Einkesselung durch Nachbarn bzw. durch Gründung grosser Reviere in zunächst freigebliebenen, suboptimalen Räumen, vor allem in Waldrandnähe, zu. Die von Mai auf Juni zu beobachtenden Revierverschiebungen sind in erster Linie auf das Heranwachsen von Winter- und Sommergetreide in Revieren mit ungenügender Kulturendiversität, den Schnitt von Grünfutterbeständen oder randliche

Abb. 9. Revierverteilung, Revierverschiebungen und Neststandorte bei Gempen in den Monaten April bis Juli 1985. Die Pfeile bezeichnen jeweils die auffallendsten Verschiebungen in den einzelnen Revieren; ▽ = vor dem 15. März besetzte Aprilreviere; ✡ = Neststandort bzw. ♂-Aufenthaltsgebiet des eingewanderten Paares (s. Abb. 8 und S. 354). Das als Untersuchungsfläche ausgeschiedene Gebiet umfasst alle Parzellen mit Raster. – *Territory distribution, territory shifts and nest sites between April and July 1985. Arrows indicate the major shifts: ▽ = territories occupied before March 15; ✡ = nest site and male home range of an immigrant pair.*

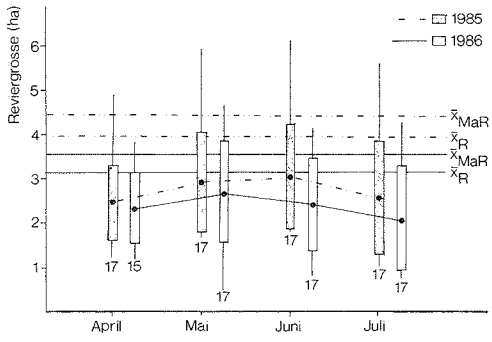


Abb. 11. Reviergrössen im Saisonverlauf 1985/86. Für die Monatsreviere sind jeweils Mittelwerte (Punkt), Standardabweichung (Säule) und Extremwerte angegeben; die Ziffern bezeichnen die Anzahl Reviere. Der Kurvenverlauf ist in beiden Jahren sehr ähnlich, infolge ungünstiger Anordnung der Kulturen ist jedoch 1985 die mittlere Reviergrösse ($\bar{x}_R$) bei gleichem Bestand um 0,78 ha grösser als 1986, die mittlere Maximalreviergrösse ($\bar{x}_{MaR}$) sogar um 0,90 ha. Die Differenz $\bar{x}_{MaR} - \bar{x}_R$ gibt Aufschluss über die Überlappungsfläche aufgrund der Revierverschiebungen. – *Territory size during two breeding seasons (1985–1986). Mean (dot), standard deviation (column), range (line) and number of territories are given. Mean territory size ($\bar{x}_R$) and mean maximum territory size ($\bar{x}_{MaR}$) were higher in 1985 due to the unfavourable crop distribution pattern.*

Lage wichtiger Ressourcen (Nistplatzkultur) zurückzuführen. Dank zunehmender Stabilität der Revieranordnung, nachlassender intraspezifischer Konkurrenz und stark reduziertem Angebot an günstigen Kulturen sinkt dann von Juni auf Juli die mittlere Reviergrösse bei weiterhin hoher Streuung auf die Anfangswerte.

So versuchten 1986 und in extremer Weise 1985 die zentralen Paare, ihre Reviere durch aggressives Verhalten aus dem zentralen Wintergetreide«meer», in dem die Lokomotion immer schwieriger wurde, heraus auszudehnen, um grössere Anteile an offeneren Kulturen, potentiellen Nistplatzkulturen oder guten Nahrungsgründen zu erobern. Dies gelang einzelnen Paaren, vor allem dort, wo die bedrängten Nachbarn ihrerseits in relativ günstige Bereiche ausweichen konnten (teilweise Nutzung waldrandnaher Parzellen). In andern Fällen glückte dies nicht, und die Paare blieben in ungünstigen, meist stark geschrumpften Revieren eingekesselt, nutzten weit entfernte Parzellen oder mussten sogar ihr Revier aufgeben und randlich ein neues beziehen. Als Folge der ungünstigen Kulturenanordnung und der damit zusammenhängenden zahlreicheren und grösseren Revierverschiebungen war die Maximalfläche 1985 mit 66,5 ha trotz gleicher Revierzahl bedeutend grösser als 1986 mit 53,2 ha.

Die Eignung der einzelnen Kulturen als Neststandort, für den Nahrungserwerb usw. verändert sich im Laufe der Saison in Abhängigkeit von Vegetationsentwicklung und landwirtschaftlicher Bearbeitung. Jede Kultur bietet zu spezifischen Zeiten Optima, bald für die terrestrische Lokomotion und den Nahrungserwerb, bald zum Schutz von Nest, Gelege und Brut. Revierverschiebungen ergeben sich aus Schwund oder Nutzungserschwernissen von Ressourcen im eigenen Revier oder bei Nachbarn (Abb. 16).

Hinweise auf die Bedeutung der einzelnen Kulturen geben die ändernden Flächenanteile in den Monatsrevieren (Abb. 12). Trotz alljährlich variierendem Angebot sind dieselben Tendenzen festzustellen, nämlich eine starke Abnahme der Nutzung von Wintergetreide ab Mitte Mai; beim Sommergetreide nach einem Nutzungsmaximum Ende Mai/Anfang Juni ebenfalls Abnahme ab Mitte Juni gegenüber einer Zunahme des Anteils beim Grünland (Kleegras, Luzerne, Naturwiesen) ab Mai/Juni (in Abhängigkeit von der ersten Mahd) und beim Mais vor allem ab Juni. Als Mass für die Nutzungsintensität kann der relative Anteil, den die Feldlerchen in den einzelnen Monaten vom saisonalen Angebot verteidigen, angesehen werden. Zu Saisonbeginn beziehen sie ungefähr 60–85% des Angebots an Getreide, hingegen nur 50–70% des Angebots an Mais und Grünland in die Territorien ein. Im Mai liegen dann über 85% der Wiesen, Getreide- und Hackfruchtäcker innerhalb der Monatsreviere, während die Lerchen Mais und dichtes Kleegras nur zu gut 50% verteidi-

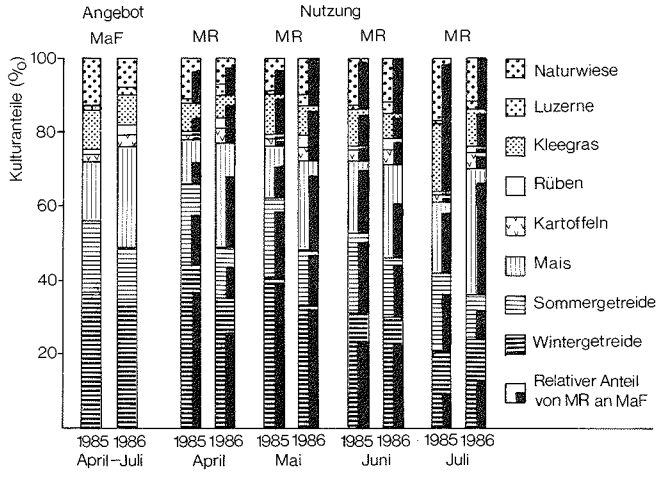


Abb. 12. Flächenanteil der einzelnen Kulturen an der Maximalfläche (MaF = Kulturenangebot) und Kulturenzusammensetzung der Monatsreviere April–Juli (MR = Nutzung). Die Rasterung der MR gibt Aufschluss über die ändernden Anteile der einzelnen Kulturen im Laufe der Saison; die schwarzen Balken dagegen zeigen die relativen Flächenanteile, die im entsprechenden Monat vom Kulturenangebot genutzt werden, da ja infolge der flexiblen Territorialität die Reviergrösse im Saisonverlauf variiert (Beispiel: Im Juli 1985 nimmt das Wintergetreide nur 21% der Revierfläche ein und bloss 45% des Angebots wird verteidigt, während das Kleegras 18% einnimmt und zu 100% verteidigt wird). – *Percentage of crop types (MaF) in the area effectively used during the breeding season and mean crop type composition of territories between April and July (MR) in 1985–86. The proportion of crops defended changes markedly because of territory shifts and varying territory sizes.*

gen. Im weiteren Verlauf kommt es dann zu extrem intensiver Nutzung des Grünlandes, oft sogar bis in Wald- und Siedlungsnähe; reviergrenznahe Flächen in günstigem Stadium werden hart umkämpft. Gleichzeitig erreicht der Anteil verteidigter Flächen von Mais mit über 85% Höchstwerte, während jener bei Sommergetreide auf 60%, bei Wintergetreide sogar auf etwa 45% fällt. Die sehr intensive Grünlandnutzung weist auf die Bedeutung und über längere Zeit limitierende Wirkung dieser Kul-

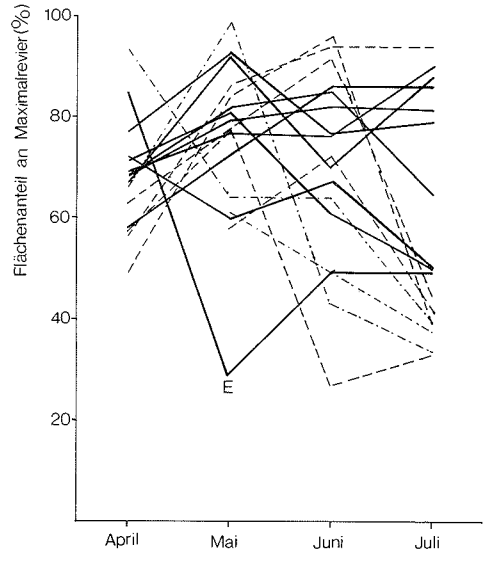


Abb. 13. Prozentualer Flächenanteil der Monatsreviere an den jeweiligen Maximalrevieren (1986, n = 17). Auffallend ist die starke Schrumpfung der Reviere unverpaarter ♂ sowie die hohe Verschiebungsrate bei Paaren ohne Bruterfolg. – *Percentage of monthly territory size compared with maximum size. Territories of unpaired ♂ shrink throughout the breeding season, and unsuccessful pairs have high shift rates.* ━ = Paare mit Bruterfolg/*pairs with breeding success;* – – – = Paare ohne Bruterfolg/*pairs without breeding success;* –.– = unverpaarte ♂/*unpaired ♂*; E = eingekesseltes Paar mit Erstbrut im Juni/*pair completely surrounded by others, first brood in June.*

turform hin, während das hochschiessende Wintergetreide an Attraktivität verliert und der Mais die Bedürfnisse der Feldlerche nur teilweise zu befriedigen vermag. Auf Populationsebene ist aber nicht nur das Flächenverhältnis der verschiedenen Kulturen, sondern vor allem deren räumliche Verteilung entscheidend. Eine optimale Verteilung der Kulturen ist aufgrund des strengen Territorialverhaltens der Feldlerche dann vorhanden, wenn in jedem einzelnen Revier ein ausgewogenes Verhältnis der Kulturen vorhanden ist. In der Reviergründungsphase versuchen alle Lerchen zumindest einen kleinen Anteil an Winter- und Sommergetreide, Mais/Hackfrüchten und Grünland zu erkämpfen. Je homogener die Verteilung der Kulturen bezogen auf die mittlere Reviergrösse ist, um so geringer sind Verschiebungsrate und Reviergrössengefälle.

Revierverschiebungen treten unabhängig von der Reviergrösse auf, bei ursprünglich kleinen Revieren fallen sie aber flächenmässig entsprechend geringer aus (Abb. 10). Hingegen besteht ein Zusammenhang zwischen der Verschiebungsrate und dem Bruterfolg in den betreffenden Revieren (Abb. 13, Rechnungsbeispiel: Schrumpfung von 77% auf 27% ergibt eine Verschiebungsrate von 65%). Reviere mit erfolgreicher Jungenaufzucht weisen beinahe über die ganze Saison eine weit über 50%ige Deckung ihres Maximalreviers auf, mit Schwankungen von 0–25% pro Monat (abgesehen vom Sonderfall des eingekesselten Paares E). Sie zeichnen sich also durch vergleichsweise kleine Schrumpfungs- bzw. Ausdehnungsraten aus. Bei Revieren von Paaren ohne Bruterfolg bzw. Revieren unverpaarter ♂ dagegen sind weit stärkere Schwankungen mit einem Deckungsanteil von 27–98% zu beobachten, wobei monatlich Schrumpfungsraten bis zu 65% auftreten können. Bei Gruppierung der jeweils grössten monatlichen Verschiebungsraten je Revier in Ratenklassen von 20% ergibt sich ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Gruppen (χ^2-Homogenität, $\chi^2 = 10{,}75$, $p<0{,}01$). Reviere mit Bruterfolg sind somit relativ stabil, während hohe monatliche Verschiebungsraten bei Revieren mit ungenügender Kulturendiversität den Bruterfolg stark negativ beeinflussen.

5.2. Brutbiologie

5.2.1. Saisonale Verteilung der Nester auf die einzelnen Kulturen

Bei der Verteilung der Nester auf die verschiedenen Kulturen sticht sofort die charakteristische Abfolge Wintergetreide, Sommergetreide, Mais/Kartoffeln ins Auge, die durch locker über die ganze Saison

Tafel 19. *Oben links:* Vierergelege am Ende der Bebrütungszeit im Schutz eines verdorrten Grasbüschels in schollig gepflügtem Maisacker; der Mais war bei Legebeginn gut handhoch (Knoeringue, 12. Juli 1983). – *Clutch under a tuft of grass in a maize field; the maize was not higher than 25 cm when the eggs were laid.* ▷
Oben rechts: Achttägige Nestlinge am Fusse 120–140 cm hoher Maisstengel, umgeben von vorjährigen Maisstoppeln. In solch unkrautfreien Maisbeständen nisten die Feldlerchen meist unmittelbar zwischen den Maisstengeln, wenn sie eine Höhe von 35–50 cm erreicht haben; dennoch sind die Nestlinge oft starker Sonnenstrahlung ausgesetzt (Sierentz, 14. Juli 1983). – *8 days old nestlings in a nest at the foot of 120–140 cm high maize plants – a typical site in weedless fields.*
Unten links: Viertägige, auf Geräusche hin sperrende Nestlinge in Frühjahrssaat von Klee/Gras mit Gerste als Anwuchsschutz; in derselben Parzelle wurde auch im Folgejahr ein Nest angelegt, wobei die Vegetation Ende Nestlingszeit 30–40 cm hoch war und so dicht, dass selbst für die fütternden Lerchen die Zugänglichkeit beeinträchtigt war (Gempen, 7. Juni 1984). – *4 days old nestlings in clover-grass with barley (growth protection) sown in spring.*
Unten rechts: Schrägsicht auf ein Gelege in gut 35 cm hohem Sommergetreide am Ende der Brutphase; dieses späte Nest lag in einem eher lockerwüchsigen Getreidefeld, zeigt jedoch den typischen Aspekt der Neststandorte im Getreide (Gempen, 27. Juni 1984). Winter- und Sommergetreide sind sowohl hinsichtlich Anzahl Brutversuche als auch hinsichtlich Bruterfolg die wichtigsten Neststandortkulturen. – *View of a complete clutch in c. 35 cm high spring cereal; cereals are the most important crop types for breeding.*

a

b

c

verteilte Gelege in Wiesen, Luzerne- und Kleegrasbeständen überlagert wird (Abb. 14).

Im *Wintergetreide* erfolgt die Eiablage in den Pentaden 22–34, wobei die gemittelte Summenkurve eine leicht linksschiefe Normalverteilung erahnen lässt. Diese Abfolge von einzelnen frühen Bruten, einer Häufung von Bruten in den Pentaden 25–28 und einem Ausklingen mit vereinzelt sehr späten Gelegen ist in jedem Jahr zu beobachten, wobei in Abhängigkeit von den Witterungsbedingungen und der Vegetationsentwicklung bedeutende Verschiebungen und auffallende Lücken bzw. Synchronisationen vorkommen können. So starteten die Feldlerchen 1985 bereits in der Pentade 22 (Mitte April) mit der Eiablage, welche sich in der Folge über 9 Pentaden erstreckte, während sie 1986 erst in der Pentade 25 begannen, wobei sich trotz spätem Beginn die Eiablage auch in diesem Jahr über 10 Pentaden bis Mitte Juni hinzog. Die enge Verknüpfung dieser Verschiebung mit der verzögerten Vegetationsentwicklung wird dadurch untermauert, dass 1986 im Vergleich zum Vorjahr nicht nur der Start, sondern auch der Mittelwert aller Wintergetreidebruten um etwa 3 Pentaden später lag. Die gesamte Vegetationsentwicklung verschob sich aufgrund der kühlen und nassen Periode April/Mai um knapp drei Wochen. Der Frühling 1984 hingegen war geprägt durch eher trockene Witterungsphasen und eine im Vergleich zu 1986 viel raschere Vegetationsentwicklung. Die Eiablage begann wie 1984 erst Anfang Mai, war aber bereits innerhalb von 7 Pentaden abgeschlossen.

Beim *Sommergetreide* ist eine streng symmetrische Summenkurve zu beobachten, wobei die Streuung sowohl über alle drei Jahre als auch in den einzelnen Jahren weitaus geringer ist als im Wintergetreide. Die Phase des Legebeginns erstreckt sich maximal über 8 Pentaden von Ende Mai bis Anfang Juli, setzt höchstens um 2 Pentaden versetzt ein und dauert je nach Vegetationsentwicklung in den einzelnen Jahren 5–7 Pentaden. In Jahren mit verzögerter Vegetationsentwicklung und späten Wintergetreidebruten (1986) beginnt sie später als in Jahren mit früher, schneller Vegetationsentwicklung (1985).

In *Mais und Kartoffeln* erstreckt sich der Legebeginn über die Pentaden 35–40 (Ende Juni bis Mitte Juli), mit Ausnahme eines Nestes, welches 1986 bereits im Mai in einem noch ungepflügten, mit Quecke verunkrauteten Maisacker angelegt wurde. Die Anlage der Nester in diesen Kulturen ist in hohem Masse vom Unkrautbesatz abhängig; in unkrautfreien Maisäckern beginnt die Eiablage frühestens Anfang Juli. Bei beiden in Kartoffeln angelegten Nestern fiel die Eiablage in Pentade 38.

Da in zweischürigen *Naturwiesen, Luzerne- und Kleegrasbeständen* der Nestbau von einer Vielzahl von Faktoren abhängt, ist über die Jahre kein regelmässiges Vertei-

◁ **Tafel 20. (a)** Nest mit drei 4tägigen pulli zwischen zwei Saatreihen in stark verunkrautetem Sommergetreidefeld. Kurz zuvor versprühtes Herbizid bewirkte ein Erlahmen des schützenden Unkrauts *(Ranunculus* spec.). Obwohl die Nestlinge sich immer in den schattigsten Teil der Nestmulde drängten, wurden sie infolge Hitzestress stark untergewichtig und zeigten noch im Alter von sieben Tagen ungerichtetes Bettelverhalten; schliesslich vermochten zwei das Nest im Alter von elf Tagen zu verlassen, während das Dritte starb (Gempen, 24. Juni 1984). – *Nest in spring cereal with nestlings 4 days old. The protecting weeds dried up after herbicides were applied. The nestlings growed slowly under heavy sunshine; two left the nest at the age of 11 days, the third died.*
(b) Nach Nordosten exponiertes Nest im Grasbüschel einer umgebrochenen Scholle; es lag nicht besser einsehbar mitten in einem nahezu unkrautfreien Brachacker, mehr als 15 m von der nächsten Kultur entfernt (Knoeringue, 23. Juni 1983). – *Nest in a tuft of grass under a clod in a fallow field; the distance to the nearest crop was more than 15 m.*
(c) Nest mit achttägigen Nestlingen in etwa 60 cm hohem Wintergetreide. Die Jungvögel hüpfen den fütternden Adulten jeweils entgegen und werden das Nest in Kürze verlassen; auffallend der stark verkotete, steinige Nestvorplatz (Aesch, 14. Mai 1984). – *Nest in winter cereal with nestlings 8 days old.*
(Alle Aufnahmen von A. Schläpfer.)

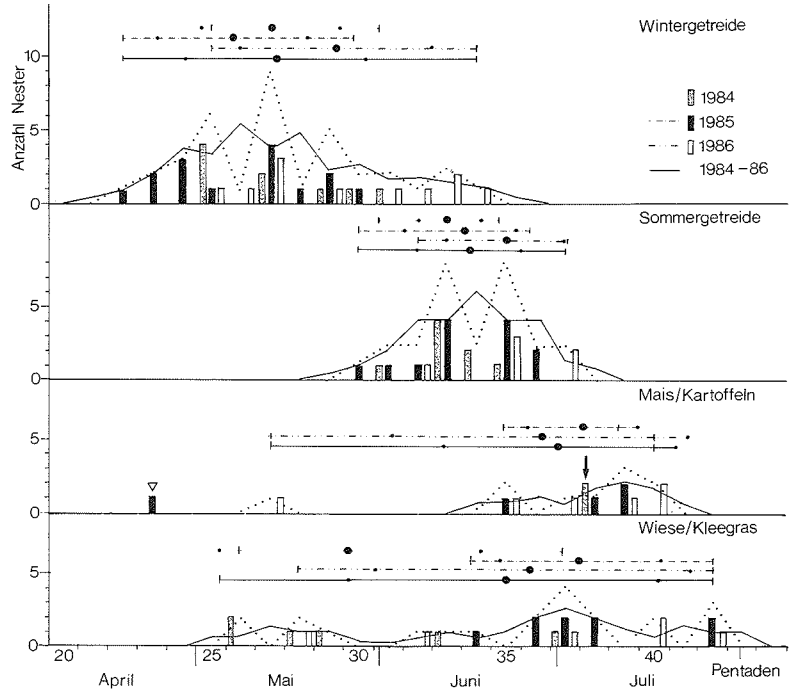


Abb. 14. Abfolge des Legebeginns im Saisonverlauf gegliedert nach Neststandort (Wintergetreide, n = 35; Sommergetreide, n = 27; Mais/Kartoffeln, n = 10; Grünland, n = 21; ▽ = Nest in Winterraps, ↓ = Nester in Kartoffeln). Über den Säulendiagrammen sind jeweils Mittelwert (●), Standardabweichung (•) und Extremwerte für die einzelnen Jahre dargestellt sowie Pentadensummenkurve 1984–86 (·····) und gleitende Summenkurve über 3 Pentaden 1984–86 (—). – *Onset of laying (number of nests) with respect to season and crop type (winter cereal, spring cereal, maize/potatoes, grassland; ▽ = nest in winter rape, ↓ = nest in potatoes). The horizontal lines represent the time range (large dot = mean, small dots = standard deviation) for each year. The curves show 5-day sums for 1984–86 (·····) and gliding means for three 5-day periods (—), respectively.*

lungsmuster zu erkennen. Der Nestbau kann je nach Revierstruktur und Vegetationsentwicklung von Jahr zu Jahr unterschiedlich vor dem ersten, aber auch nach dem ersten oder zweiten Schnitt dieser Bestände erfolgen, und die Eiablage kann sich abgesehen vom April, in welchem Wintergetreide eindeutig vorgezogen wird, über die ganze Brutsaison hinziehen. In der Regel wird in Grünfutterbeständen aber nur gebaut, wenn im Revier eine günstigere Neststandortkultur fehlt. Das Schicksal der Bruten belegt, dass sich die ♀ wegen ungünstiger Revierstruktur mit suboptimalen Neststandorten begnügen müssen und u. U. erst nach einer Revierverschiebung erfolgreich brüten können.

Bei Betrachtung der Neststandortabfolge in den einzelnen Jahren ist ersichtlich, dass es zwischen Winter- und Sommergetreide fast keine Überschneidungen gibt und das Gros der Maisbruten erst mit fortschreitendem Wachstum des Sommergetreides begonnen wird. Frühe Maisbruten in der «Sommergetreidephase» befinden sich in stark verunkrauteten Maisparzellen oder in Revieren, in denen keine anderen Neststandortkulturen zur Verfügung stehen.

5.2.2. Verteilung der Nester im Raum

Die detaillierte Analyse der Verteilung der Nester im Raum lässt trotz 1985 und 1986 stark variierenden Voraussetzungen (ver-

Tab. 5. Entfernungen zwischen Folgenestern derselben ♀, die für den Wechsel der Neststandortkultur nötige Minimaldistanz und Abstände zwischen Nachbarnestern 1985/86 (∅ = Durchmesser der minimalen Kreisfläche, welche alle Nester eines ♀ umfasst; synchron = gleichzeitig aktives oder belegtes Nest eines Nachbarpaares; absolut = in derselben Brutsaison nächstgelegenes, aber nicht gleichzeitig aktives Nest eines Nachbarpaares). – *Distance between two consecutive nests of the same female, minimal distance required if another crop type has to be chosen, and distances between neighbouring nests.*

	1985			1986		
	n	$\bar{x} \pm s$	Extreme	n	$\bar{x} \pm s$	Extreme
Abstand zwischen Folgenestern (m)						
Folgenester 1–2	14	90,6 ± 41,2	46–168	12	74,8 ± 50,1	29–170
Folgenester 2–3	9	121,9 ± 90,6	53–296	3	64,7 ± 23,2	39– 84
Minimale Kreisfläche ∅ (m)	14	157,8 ± 73,0	46–296	12	83,0 ± 46,7	29–170
Nötige Minimaldistanz (m)						
Folgenester 1–2	14	29,9 ± 23,7	0– 67	12	37,5 ± 33,7	6–108
Folgenester 2–3	9	56,9 ± 61,1	0–170	3	32,0 ± 10,6	24– 44
Minimaldistanz zu Nachbarnest (m)						
synchron	17	91,6 ± 25,2	52–174	13	121,4 ± 61,2	63–270
absolut	17	62,1 ± 23,2	19– 93	13	116,1 ± 63,4	55–270

schiedene ♀-Dichte, Nesterzahl, Kulturenanordnung und von letzterer abhängig auch änderndes Ausmass der Revierverschiebungen) folgende Gesetzmässigkeiten erkennen:

(1) Für die Dispersion der Nester sind in hohem Masse Angebot und Verteilung der Neststandortkulturen verantwortlich, wird die Entfernung zwischen Folgenestern doch wesentlich durch den dabei nötigen Kulturenwechsel bestimmt. Aber auch die ♀-Dichte spielt eine Rolle, indem der Abstand zwischen synchronen Nestern bei höherer Dichte (1985) tiefer liegt als bei geringer (1986, Tab. 5).

(2) Bleibt die Revieranordnung ± stabil (1986), so entspricht der Abstand zwischen Folgebruten etwa dem doppelten durch den Kulturwechsel notwendigen Minimalabstand und gut der Hälfte des Abstands zwischen Nachbarnestern. Kommt es im Laufe der Brutperiode zu markanten Revierverschiebungen (1985, Abb. 9), wird der Abstand zwischen den Nestern von Folgebruten wesentlich grösser, nicht zuletzt, weil die nötige Minimaldistanz für einen erneuten Nestbau stark ansteigt. Hingegen nimmt der absolute Abstand zwischen Nachbarnestern infolge der Revierverschiebungen ab, während er bei stabilen Verhältnissen nahezu gleich hoch bleibt – es entsteht keine räumliche Konzentration der Nester (Tab. 5).

(3) Die Verteilung der Nester innerhalb der betreffenden Parzellen ist nicht mit einer Zufallsverteilung kongruent. Vielmehr bevorzugen die ♀ unter Meidung der unmittelbaren Randzone und des zentralen Bereichs der Parzellen den randnahen Teil der Parzellenlängsseite, insbesondere die Eckzone der Parzellen (Abb. 15).

(4) Bei der Neststandortwahl übt die Nachbarkultur entscheidenden Einfluss aus. Die Auswertung von 63 Nestern ergab, dass die ♀ in 31 von 33 möglichen Fällen Nachbarkulturen bevorzugen, die im Vergleich zur Neststandortkultur eine lockerere, niedrigere Vegetationsstruktur aufweisen. Unabhängig hiervon ziehen sie eine von der Neststandortkultur verschiedene Nachbarkultur einer identischen vor. Bei Nestern in Wintergetreide wählen die ♀ mit Vorliebe Sommergetreide, Luzerne und Maisäcker als Nachbarkultur, während sie Naturwiesen und Kleegras meiden; bei Nestern im Sommergetreide suchen sie vor allem geschnittene Grünlandparzellen und Mais/Hackfrüchte als Nachbarparzellen aus, während sie im Mais Nester vorzugsweise in Nachbarschaft zu gemähten Grünfutterbeständen anlegen, Mais selbst aber stark meiden.

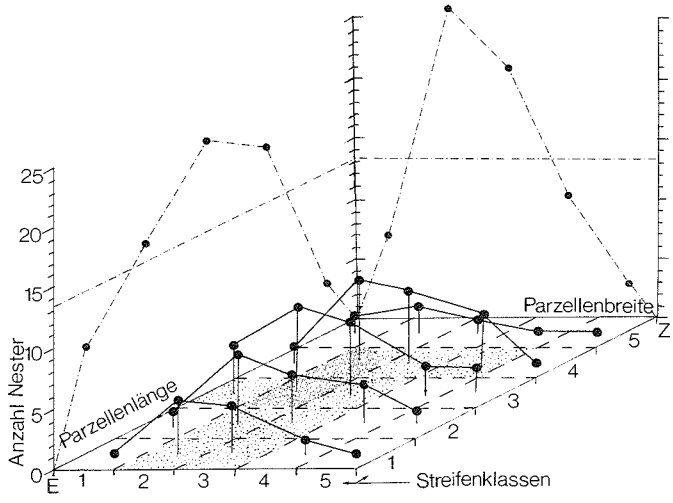


Abb. 15. Relative Lage der Feldlerchennester innerhalb der Neststandortparzelle. Dargestellt ist ein Parzellenviertel, eingeteilt in 5 Streifenklassen entlang eines Gradienten von der Parzellenecke (E) zum Parzellenzentrum (Z) (n = 67; heller Raster = n >3, dunkler Raster = n >6). Zusätzlich sind am Rande die summierten Werte für die ganzen Längs- und Querstreifen angegeben (horizontale Linie = Mittelwert); die Verteilung ist signifikant von einer Gleichverteilung verschieden (Länge $\chi^2 = 14{,}1$, $p > 0{,}025$; Breite $\chi^2 = 28{,}1$, $p > 0{,}01$. – *Nest position within a plot. The diagram represents a quarter of the plot, divided in five strips along a gradient from the corner (E) to the center (Z) of the plot. Squares with light shading: number of nests >3, with dark shading: >6. Curves show the number of nests in the respective strips. The nest distribution differs significantly from an even distribution.*

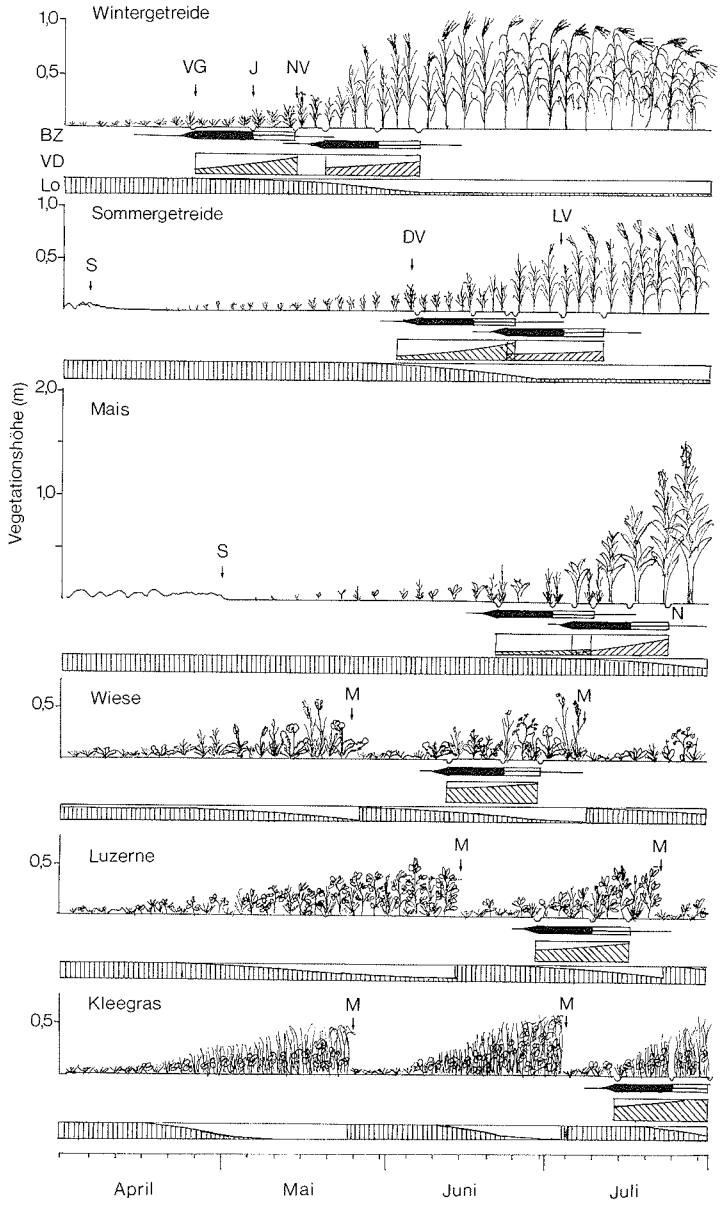
(5) Vertikalstrukturen üben ebenfalls Einfluss auf die Dispersion der Nester aus, indem die Feldlerchen in Abhängigkeit von deren Höhe und Ausdehnung zunehmend grössere Abstände einhalten. Der Abstand zu Vertikalstrukturen, die sich näher als 100 m vom Nest befinden, beträgt bei Niederhecken und Gebüschen im Mittel 51 m (5–30 m lang, 2–4 m hoch; n = 14, s = 17 m, v = 23–93 m), bei Baumhecken und Feldgehölzen im Mittel 59 m (>40 m lang, 8–12–20 m hoch; n = 14, s = 24, v = 25–95 m). Kleine Abstände zu Baumhecken treten vor allem im April/Mai vor dem Blattaustrieb der Bäume auf, zu einem Zeitpunkt also, da die Hecken noch sehr lichtdurchlässig sind, wenig Schatten werfen und nur in geringem Masse als optische Barrieren wirken (Abb. 9).

5.2.3. Vegetation der Nestumgebung

Die Ansprüche an die Vegetationsstruktur am Neststandort scheinen auf den ersten Blick gering (Tafeln 19/20). Die annähernde Normalverteilung der Nester in einzelnen Kulturen (Abb. 14) lässt jedoch auf eine für den Nestbau kulturenspezifisch optimale Zeitspanne schliessen, zumal Bebrütungs- und Nestlingszeit meist in die Phase der «explosiven» Vegetationsentwicklung der entsprechenden Kultur fallen (Abb. 16).

In Getreide und Mais wählen die ♀ bei frühen Nestern oft dichtere, im Wachstum

Abb. 16. Relative Entwicklung der Vegetation der Nestumgebung im Saisonverlauf, zeitliche Einnischung früher und später Nester (N) in die jeweiligen Kulturen sowie Lokomotionsmöglichkeiten. BZ *(schwarze Balken)* = Brutzyklus mit VG = Vollgelege, J = Schlüpfen der pulli, NV = Nestverlassen der Jungvögel. VD *(schrägschraffierte Balken)* = Entwicklung der Vegetationsdichte in Aufsicht (%-Deckung der Vegetation über einer Kreisfläche, in deren Zentrum das Nest liegt; ∅ 1 m) mit S = Saat, DV = dichtere Stellen



und LV = Lücken in der Vegetation, M = Mahd. Lo *(vertikal schraffierte Balken)* = relatives Mass für die terrestrische Lokomotion. Höhe und Dichte der Vegetation sind Durchschnittswerte regelmässiger Messungen der Vegetationsentwicklung (alle 2–3 Wochen, $n_{Parzellen} = 150$) bzw. gezielter Messungen der Vegetation der Nestumgebung bei Beginn und Ende der Brutzyklen. – *Seasonal development of the vegetation, temporal position of early and late nests (N) in the various crop types, and ground locomotion facility. BZ = Breeding cycle with VG = clutch completed, J = hatching, NV = leaving the nest. VD = development of vegetation density with S = sowing, DV = dense vegetation, LV = gaps in vegetation, M = cutting. Lo = relative measure of ground locomotion facility.*

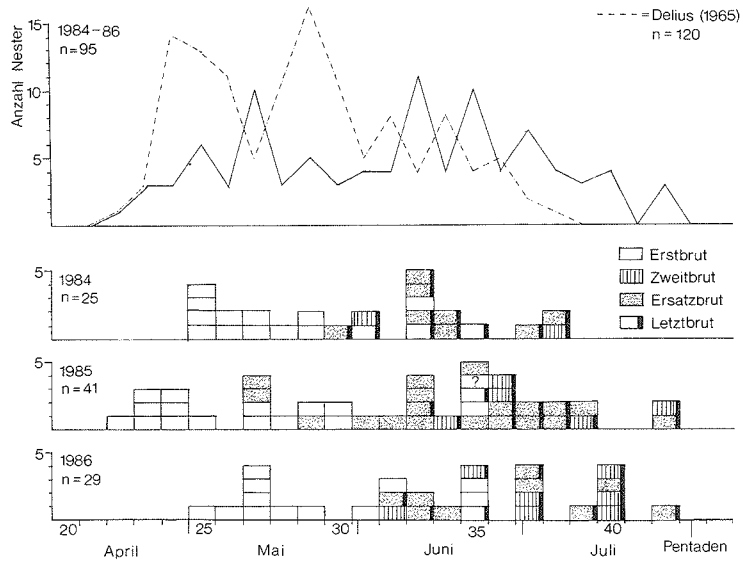


Abb. 17. Saisonale Verteilung des Legebeginns in den einzelnen Jahren (Pentadensummen) sowie Summenkurve 1984–86. Der Vergleich mit den entsprechenden Daten von Delius (1965) zeigt eine weit stärkere Dehnung der Legebeginne mit schwächer ausgeprägten Gipfeln aufgrund geringerer Synchronisation von Erst- und Folgebruten. Erstbruten sind im Laufe der Saison länger zu finden, und vergleichsweise wenig Paare beginnen früh in der Saison ihre Letztbrut (? = Eingewandertes ♀). – *Seasonal distribution of laying onset (5-day sums). Compared with data from Delius (1965), the laying season is more extended and laying peaks are smaller, because first and subsequent broods are less synchronized. Many late first broods occur but few pairs start their last brood early in the season (? = immigrant female).*

vorgerückte Vegetationsbereiche innerhalb des Feldes (z. B. verdichtete Saat), während sie bei späten Bruten entweder im Wachstum rückständige Stellen (gehemmtes Wachstum wegen Trockenheit, schlechter Anwuchs infolge Vernässung usw.) oder Bestandslücken (z. B. Traktorspur, Ansaatfehler) bevorzugen. Diese generelle Tendenz wird überlagert durch den Unkrautbesatz, Unkräuter, in erster Linie Gräser, erlauben oft früheren Nestbau als die unkrautfreie Hauptkultur. Im Mais können einzelne Grashorste den Nestbau zu einem Zeitpunkt ermöglichen, da der Mais kaum handhoch ist, in seltenen Fällen sogar vor dem Pflügen des betreffenden Feldes. In unkrautfreien Maisparzellen hingegen beginnen die ♀ mit dem Nestbau erst, wenn der Mais eine Höhe von 35–50 cm erreicht hat, und bevorzugen hierbei Stellen unmittelbar am Fuss der Maisstengel.

Infolge verschiedenartiger Vegetationsstruktur und unterschiedlicher Schnitthäufigkeit lässt sich bei Grünfutterbeständen kein generelles Zeitdiagramm darstellen; Abb. 16 zeigt daher drei konkrete Bruten in Naturwiese, Luzerne und Kleegras, wobei in allen Fällen eine erfolgreiche Brut gelang – in letzterem trotz Mahd während der Nestlingszeit (Tafel 19). Die Vegetationsdichte ist bereits beim Nestbau relativ hoch; im Vergleich zu andern Kulturen kommt es im Verlauf des Brutzyklus zu einem geringeren Höhenwachstum, dafür aber zu einer ausgeprägten Verdichtung der Vegetation in ihrer ganzen Höhe.

5.2.4. Brutperiode

Die Eiablage erstreckt sich in den drei Jahren vom 18. April bis zum 29. Juli (Abb. 17). Beginn und Ende können von Jahr zu Jahr

um drei bis vier Pentaden variieren. Die Brutzeit kann auch bei spätem Beginn relativ früh enden (z.B. 1984). Auffallend ist die (nicht auf Beobachtungslücken zurückzuführende) unregelmässige Folge der Eiablage über die Saison mit Häufungen und Lücken. Die angedeutete Zweigipfligkeit (Maxima um die 27. bzw. 34. Pentade) ist jahrweise unterschiedlich stark durch witterungsbedingte Unterbrechungen in den einzelnen Phasen, den Bruterfolg und das Nistplatzangebot abgeschwächt. Die Verteilung der Erst- und Letztbruten zeigt in den einzelnen Jahren ebenfalls variierende Muster, wobei auffällt, dass in allen drei Jahren einzelne ♀ erst Mitte Juni mit der Erstbrut beginnen (eingekesselte Paare, fehlendes Nistplatzangebot, Neuansiedlung fremder Lerchen s. Kap. 5.1.1.). Die Eiablage endet in der Regel zwischen Mitte Juni und Anfang Juli. Beim Vergleich mit den Daten aus Dünen (Delius 1965) fällt auf, dass dort die Erstgelege innerhalb von nur 7 Pentaden (Mitte April bis Mitte Mai) liegen gegenüber 14 Pentaden in meiner UF und dass die Eiablage bei gleichem Beginn 4 Pentaden früher (Anfang Juli) endet.

Das Intervall zwischen zwei Folgegelegen scheint vom Schicksal der vorhergehenden Brut abhängig zu sein (Abb. 18). Nach Gelegeverlusten während der Eiablage begann das ♀ im einzelnen beobachteten Fall bereits am 4. Tag mit dem Folgegelege, während es bei Verlusten vollständiger Gelege im Mittel 10,4 Tage (n = 8), bei Nestlingsverlusten 11,6 Tage (n = 21; χ-Homogenität n.s.) dauert. In etwa der Hälfte der Fälle entspricht das Intervall dem der Dünenpopulation, bei der andern Hälfte folgt die Ersatzbrut ± stark verzögert, bei sehr grosser Streuung.

Nach erfolgreicher Brut beginnen die ♀ erneut zu legen, wenn die Jungvögel 22–45 Tage alt sind (n = 11, $\bar{x}$ = 34,4 ± 8,2). In der Regel geschieht dies erst, nachdem die Jungvögel ihre volle Unabhängigkeit erreicht haben, also mindestens 28 Tage alt sind (Delius 1965). Nur in zwei Fällen begann die Eiablage noch während der Führungszeit am 22. und 23. Alterstag, wobei

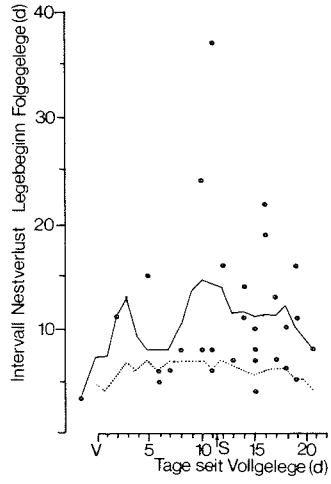


Abb. 18. Intervall zwischen Nestverlust und Legebeginn des Ersatzgeleges (1985/86, n = 30, — = gleitender Durchschnitt über 5 Tage; V = Vollgelege, S = Schlüpfen der pulli). Die Werte liegen beinahe doppelt so hoch wie in den Dünen und streuen weit stärker (nach Delius 1965: n = 43, ····· = gleitender Durchschnitt über 3 Tage). – *Time interval between nest loss and start of replacement clutch (—, gliding 5-day means). Compared with data from birds breeding in dunes (·····, gliding 3-day means, after Delius 1965), the intervals are nearly twice as long and more variable. (V = clutch completed, S = hatching.)*

zumindest in einem Fall das Füttern des ♂ auf eine anhaltend erfolgreiche Aufzucht hindeutete. Fehlende Folgegelege während der Führungszeit der Jungvögel deuten auf eine recht erfolgreiche Aufzucht hin, gleichzeitig aber auch auf die eingeschränkten Möglichkeiten, sehr schnell mit einer weiteren Brut zu beginnen; Hinweise auf Schachtelbruten gibt es nicht. Die weit grösseren Abstände zwischen Folgebruten in der Agrarlandschaft im Vergleich zu den Dünen lassen vermuten, dass einerseits in vielen Revieren das Nistplatzangebot zeitweise limitierend wirkt, andererseits bei vermutlich gutem Aufzuchterfolg während der Führungsphase das Nahrungsangebot keine Schachtelbruten im weiteren Sinne zulässt.

Die Zahl der Brutversuche je ♀ kann in Abhängigkeit vom Beginn der Brutsaison,

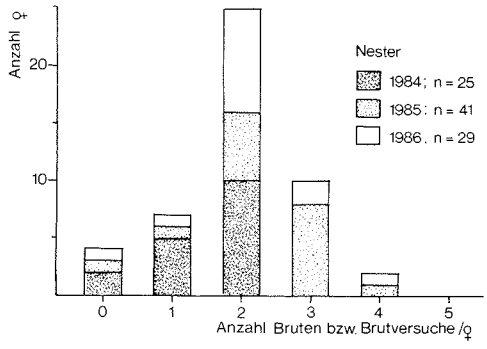


Abb. 19. Anzahl Bruten/Brutversuche verpaarter ♀ im Verlauf der Brutsaison (1984–86). Das Verteilungsmuster kann von Jahr zu Jahr stark variieren. – *Number of breeding attempts by paired females. There is great yearly variation.*

vom Nistplatzangebot und vor allem vom Bruterfolg in den einzelnen Jahren sehr verschieden sein (Abb. 19).

5.2.5. Gelegegrösse

Da im Verlauf der Brutphase nie Verluste einzelner Eier beobachtet werden konnten, wurden für die Berechnung der Gelegegrösse alle Nester berücksichtigt, die vor oder während der Eiablage bzw. als Gelege gefunden wurden. Die mittlere Gelegegrösse über die ganze Saison beträgt 3,73 Eier ($n = 90$) und variiert in den einzelnen Jahren zwischen 3,63–3,96 Eiern, wobei zwischen den Jahren 1984/85 und 1986 ein signifikanter Unterschied besteht ($\chi^2 = 12{,}9$, $p < 0{,}025$). Der Trend zu grösseren Gelegen war 1986 über die ganze Saison zu erkennen; er beruht daher nicht auf einer grösseren Anzahl später Brutversuche, sondern dürfte mit der geringeren Dichte territorialer ♂ bzw. an Brutpaaren zusammenhängen (s. Kap. 5.3.1.). Im Gegensatz zu den beiden Vorjahren zeitigten die ♀ erstmals auch 5er Gelege.

Die Gelegegrösse nimmt im Verlauf der Brutsaison stetig von 3,29 im April ($n = 7$) auf 3,90 im Juli ($n = 20$) zu. Die Zunahme tritt auch in der Brutfolge der einzelnen ♀ zwischen dem ersten und dritten Brutversuch zu Tage (3,61 Eier, $n_1 = 44$; 3,81 Eier, $n_2 = 32$; 4,00 Eier, $n_3 = 12$), wobei nur der Unterschied zwischen Zweit- und Drittbrutversuch statistisch knapp gesichert ist ($\chi^2 = 6{,}36$, $p < 0{,}05$). Eine Aufgliederung in frühe und späte Brutversuche zeigt, dass dieser Trend der Zunahme auch innerhalb der Erst- und Zweitbrutversuche festzustellen ist, während frühe Gelege von Drittbrutversuchen noch 4,25 ($n = 8$), späte aber nur noch 3,5 Eier ($n = 4$) bringen. Die Gelegegrössezunahme ist somit eher ein Kalender- als ein Brutfolgeeffekt.

5.2.6. Nestbau, Eiablage, Brut- und Nestlingszeit

Die ♀ bauen für jeden Brutversuch ein neues Nest, wobei die Nestbaudauer für Erstbruten 6–10 Tage ($\bar{x} = 7{,}8$, $n = 7$) beträgt, bei Folgebruten 2–6 Tage ($\bar{x} = 3{,}8$, $n = 9$); dies ermöglicht unter günstigen Umständen bereits 4 Tage nach einem Gelegeverlust eine erneute Eiablage.

Die Eiablage findet in einem ± regelmässigen 24h-Rhythmus statt, wobei die ♀ ihre Eier fast ausschliesslich zwischen der Morgendämmerung und ungefähr 10.00 Uhr ablegen. Einzige Ausnahme war ein ♀, welches bei einem Kälteeinbruch Ende April 1985 mit drei Frostnächten und zweimaligem Schneefall mit jeweils mehrstündiger, ± geschlossener 2–3 cm hoher Schneedecke sein 3er Gelege in einem 48h-Rhythmus tätigte.

Die Brutdauer (Legetag des letzten Eies bis und mit Schlüpftag des letzten Jungen) beträgt 10–14 Tage ($\bar{x} = 11{,}4$, $n = 16$). Da Brutzeiten von über 12 Tagen nur zu Beginn der Brutsaison, solche von 10 Tagen nur an deren Ende auftreten, ist im Saisonverlauf eine geringfügige Abnahme der mittleren Brutdauer zu beobachten; hingegen konnte weder zum Neststandort noch zur Gelegefolge eine signifikante Beziehung gefunden werden. Hinsichtlich Unbilden der Witterung sind die ♀ sehr resistent. Aufgabe des Geleges wegen Kälte oder Hitze war nie zu beobachten, und auch Gelegeaufgabe infolge Vernässung ist sehr sel-

ten (je einmal frühe Gelegeaufgabe aufgrund der Einschwemmung von Feinsand nach Gewitter bzw. wegen Staunässe). In der Regel schlüpfen alle pulli am selben Tag, vereinzelt fällt der letzte pullus, in der Folge meist Nesthäkchen in 4er und 5er Bruten, erst am folgenden Morgen aus.

Die Nestlingsdauer (Schlüpfen des ersten bis Auslaufen des letzten Nestlings) schwankt zwischen 7 und 12 Tagen ($\bar{x}$ = 8,9, n = 29). Weder zu Jahreszeit, noch zu Neststandort oder Gelegefolge konnte eine signifikante Beziehung festgestellt werden. Meistens verlassen alle Jungvögel das Nest am selben Tag, oft innerhalb von 2 bis 4h am späten Nachmittag; in seltenen Fällen verteilt sich das Nestverlassen auf zwei Tage, vor allem, wenn ein Nesthäkchen vorhanden ist oder die pulli während der Aufzucht unter Hungerstress gelitten haben. Frühes Nestverlassen ist in der Regel bei Nestern mit hoher nachmittäglicher Sonneneinstrahlung zu beobachten, d.h. vor allem bei Nestern in Mais, aber auch in Getreide, deren schützende Vegetation (Unkraut/Gras) infolge von Herbizidspritzungen welkt und verdorrt und somit die nötige Beschattung der pulli fehlt. Bei solch ungünstigen Neststandorten verkriechen sich die Nestlinge (frühestens am 6., meist jedoch erst am 7. Tag) in dichte, vor Sonneneinstrahlung schützende Vegetation in unmittelbarer Nestumgebung, wo sie 1–2 Tage eng aneinandergeschmiegt sitzenbleiben; manchmal weichen sie auch nur tagsüber auf diese Weise aus und kehren jeweils am Abend in die Nestmulde zurück. Bei Nestern in dichten, hohen Kleegrasbeständen bilden sich durch die Fütterungsaktivität der Adulten 0,5–2,3m lange, trichterförmige «Tunnels», die zur Einflugstelle in einer Vegetationslücke oder am Parzellenrand hinführen. Bei solchen Nestern halten sich die den fütternden Adulten jeweils ein Stück entgegenhüpfenden Nestlinge ab dem (6.) 7. Tag in der Trichtermündung auf. Bei gut geschützten, von mehreren Seiten zugänglichen Nestern dauert die Nestlingszeit 8–10 Tage. Länger als 10 Tage ist sie nur, wenn die Nestlinge bereits sehr früh unter Hitze-/Hungerstress leiden oder die Nestumgebung für die Lokomotion der noch flugunfähigen Jungvögel sehr ungünstig ist (Naturwiesen, Kleegras).

Die Dauer des Brutzyklus eines 4er-Geleges (Nestbaubeginn bis Nestverlassen) erstreckt sich somit über eine Zeitspanne von 22–35 Tagen und nimmt im Laufe der Saison, vor allem durch Verkürzung der Nestbauzeit, leicht ab.

5.2.7. Bruterfolg, Produktivität

Der Gesamtbruterfolg beträgt im Mittel 36% mit beträchtlichen jährlichen Schwankungen zwischen 30 und 47% (Tab. 6). Ein direkter Bezug zur Brutpaardichte liess sich nicht feststellen. Dagegen ist in Jahren mit geringem Bruterfolg die Anzahl Brutversuche bedeutend höher als in Jahren mit gutem Bruterfolg (Abb. 19). Bedeutenden Einfluss auf den Bruterfolg üben Jahreszeit und Neststandortkultur aus. Während die Erfolgsrate im Getreide bei relativ geringen jährlichen Schwankungen über 40% beträgt, beläuft sie sich im Mais bei hohen jährlichen Schwankungen auf 36%, im Grünland sogar auf bloss 25%. Gekoppelt mit der unterschiedlichen Anzahl Brutversuche ergeben sich kulturenspezifische Anteile an der Jahresproduktion flügger Jungvögel; diese bleiben beim Wintergetreide mit 39% und beim Sommergetreide mit 33% relativ stabil, während sie beim Mais mit im Mittel 12% und beim Grünland mit 16% von Jahr zu Jahr extrem variieren. Ein Vergleich mit dem Kulturenangebot zeigt die herausragende Bedeutung des Sommergetreides als Neststandort (Abb. 12). Innerhalb der Gelegefolge ist 1985/86 eine stetige Zunahme des Bruterfolgs von 29% bei Erstbrutversuchen auf 48% bei Drittbrutversuchen zu beobachten, von den Viertbrutversuchen war aber keiner erfolgreich.

Der Schlüpferfolg beträgt bei geringer Variation 71%. Von den Verlusten sind 54% auf Raub, 17% auf taube oder beschädigte Eier, 15% auf Mahd, 7% auf Vernässung und 7% auf unbekannte Ursachen zurückzuführen. Hierbei sind kulturenspezifi-

Tab. 6. Schlüpferfolg, Ausfliegeerfolg, Bruterfolg und kulturenspezifischer Anteil an der Jahresproduktion (1984–86). – *Hatching success, fledging success, breeding success and percentage of annual productivity according to crop type (1984–86).*

n_G = Anzahl Gelege/*number of clutches,*
n_E = Anzahl Eier/*number of eggs,*
n_S = Anzahl schlüpfende pulli/*number of hatchlings,*
n_A = Anzahl nestverlassender Jungvögel/*number of fledglings;*
Verlustfaktoren/*losses:*
T = taube oder beschädigte Eier/*infertile or damaged eggs,*
R = Raub/*predation,*
N = Nestaufgabe infolge Nässe/*wet nests given up,*
LW = Landwirtschaftliche Arbeiten/*losses due to farming activity,*
R/H = Raub von pulli, die unter Hungerstress infolge Kälte oder Nässe litten/*predation of nestlings under stress from cool or wet weather,*
H/H = Hungertod der pulli wegen Hitzestress/*starvation due to heat,*
? = unbekannte Ursachen/*reasons unknown.*

	Gelege	Eier	Schlüpferfolg		Verlustfaktoren (n)					Ausfliegeerfolg		Verlustfaktoren (n)						Bruterfolg	Anteil an Jahresproduktion	Jahr
	n_G	n_E	n_S	%	T	R	N	LW	?	n_A	%	R	R/H	N/H	H/H	LW	?	%	%	
Winter-	9	32	23	72	2	3			4	16	70	6		1				50	37	1984
getreide/	15	51	41	80	3	7				15	37		9	13			4	29	33	1985
winter	11	42	31	74	3	8				19	61	4		8				45	46	1986
cereal	35	125	95	76	8	18			4	50	53	10	9	22			4	40	39	1984–86
Sommer-	8	29	28	97	1					16	57	8		4				55	37	1984
getreide/	12	47	35	74	4	4	4			17	49	13		1			4	36	38	1985
spring	6	24	20	83	1	3				10	50	9			1			42	25	1986
cereal	26	100	83	83	6	7	4			43	52	30		5	1		4	43	33	1984–86
Mais,	2	8	7	88	1					7	100							88	16	1984
Kartoffeln/	4	13	0	0		10	3			0	0							0	0	1985
maize,	6	23	15	65	1	7				9	60	5		1				39	22	1986
potatoes	12	44	22	50	2	17	3			16	73	5		1				36	12	1984–86
Wiese,	6	22	7	32		11		4		4	57	3						18	10	1984
Klee-Gras/	9	34	23	68	1			7	3	13	57	8			2			38	29	1985
grassland	6	25	20	80	1			4		3	15	4			2	7	4	12	7	1986
	21	81	50	62	2	11		15	3	20	40	15			4	7	4	25	16	1984–86
Total	25	91	65	71	4	14		4	4	43	66	17		5				47		1984
	41	145	99	66	8	21	7	7	3	45	45	21	9	14	2		8	31		1985
	29	114	86	75	5	19		4		41	48	22		9	3	7	4	36		1986
	95	350	250	71	17	54	7	15	7	129	52	60	9	28	5	7	12	37		1984–86
Delius (1965)		319	216	68	9	86	4[a]		4	144	67	65					6[b]	46		1959/60

[a] Verluste durch Wind. [b] Verschiedene Verlustursachen.

sche Unterschiede festzustellen, indem im Getreide bei überdurchschnittlichem Schlüpferfolg Verluste beinahe ausschliesslich auf Raub und taube Eier zurückzuführen sind, während im Mais durch erhöhten Räuberdruck die Schlüpfrate auf 50% sinkt und im Grünland bei ebenfalls unterdurchschnittlicher Schlüpfrate beinahe 50% der Verluste von frühzeitiger Mahd herrühren. Witterungsbedingte Gelegeaufgaben ergeben sich nur bei extrem starken Niederschlägen (Aufgabe eines Geleges auf staunassem Untergrund im Sommergetreide bzw. infolge Einschwemmung von Feinsand im Mais). Ein Nest im Kleegras wurde vermutlich aufgrund allzu schneller Vegetationsentwicklung aufgegeben.

Der Ausfliegeerfolg beträgt im Mittel 52%, unterliegt aber von Jahr zu Jahr beträchtlichen Schwankungen. Wichtigste Verlustursache ist mit 49% Raub, gefolgt von witterungsbedingten Ausfällen mit 35%, unbekannten Ursachen mit 10% und Mahd mit 6%. Die Verlustursachen variieren aufgrund unterschiedlicher Vegetationsstruktur und spezifischer saisonaler Lage auffallend zwischen den Kulturen. Im Wintergetreide ist der mittlere Ausfliegeerfolg von 53% starken jährlichen Schwankungen unterworfen, wobei 69% der Ausfälle witterungsbedingt sind; vor allem in Jahren mit frühem Brutbeginn und späten Kälteeinbrüchen (1985) kann die Witterung enorme Nestlingsverluste bewirken. Im Sommergetreide ist der Ausfliegeerfolg mit 52% nahezu konstant; 75% der Ausfälle sind auf Raub zurückzuführen, nur wenige auf die Witterung. Im Mais beträgt die Erfolgsrate 72% und ist im Gegensatz zu den anderen Kulturen höher als der Schlüpferfolg; vermutlich nimmt der optische Sichtschutz im Lauf des Brutzyklus zu und vermindert dadurch das Prädationsrisiko der bei Baubeginn oft auffallenden Nester. Bei Nestern in Grünfutterbeständen variiert der mittlere Ausfliegeerfolg von 40% erheblich; 50% der Verluste gehen auf Raub zurück, 22% auf Mahd und je 13% auf unbekannte Ursachen bzw. Hungertod infolge Hitzestress. Ausfall durch Hitzestress war allerdings oft Folge erhöhter Sonneneinstrahlung nach Mahd der schützenden Vegetation.

Als Räuber traten in erster Linie Hermelin (vor allem ab Juni bei Nestern in Sommergetreide und Grünfutterbeständen) und Rabenkrähe (während Schlechtwetterperioden bei Nestern in niedrigem Wintergetreide und bei optisch auffälligen Nestern im Mais) in Erscheinung. Vereinzelt gelang der Nachweis von Raub durch Dachs und Wühlmäuse. Zudem lassen Sichtbeobachtungen vermuten, dass auch Katze, Fuchs und Igel als gelegentliche Nesträuber in Betracht kommen.

Brutverluste durch landwirtschaftliche Arbeiten beschränken sich auf die Mahd der Grünfutterbestände. Theoretisch nimmt das Risiko der Mahd, welche in diesen Kulturen zum wichtigsten den Bruterfolg limitierenden Faktor werden kann, mit fortschreitendem Brutzyklus und steigender Schnitthäufigkeit zu. Meine Daten lassen jedoch weder eine Häufung der Brutverluste gegen Ende eines Brutzyklus noch eine höhere Ausfallquote im Kleegras (3–4 Schnitte) im Vergleich zu Naturwiesen und Luzerne (2 Schnitte) erkennen. Für eine erfolgreiche Grünlandbrut ist weniger das Intervall zwischen zwei Schnitten entscheidend, als vielmehr das Intervall zwischen frühest möglichem Nestbau nach einer Mahd und dem erneuten Schnitt (Abb. 16). Bei schnellwüchsigem Kleegras kann die Vegetationsentwicklung weit schneller einen erneuten Nestbau ermöglichen als in Naturwiesen. Zudem hängt die Schnittfolge nicht allein von der Vegetationsentwicklung ab, sondern ist in hohem Masse zufallsbedingt (Witterung, Futterbedarf). In den übrigen Kulturen fiel ein einziger Nestling landwirtschaftlichen Arbeiten zum Opfer; nach einer Herbizidspritzung verdorrte das schattenspendende Unkraut, und einer von drei Nestlingen erlag der starken Sonneneinstrahlung.

Brutverluste verteilen sich nicht gleichmässig über den Brutzyklus. Während Verluste durch Mahd und Raub mit leicht steigender Tendenz über den ganzen Brut-

Tab. 7. (a) Produktivität (Anzahl nestverlassender Jungvögel) pro ♀ mit Brutversuchen, pro Brutpaar (= Nachwuchsrate), pro territoriales ♂ und pro Flächeneinheit sowie **(b)** durchschnittliche Anzahl Gelege, Eier, schlüpfende pulli und nestverlassende Jungvögel pro ♀ mit Brutversuchen 1984–86. – **(a)** *Productivity (number of fledglings) per female with at least one breeding attempt, per breeding pair, per territorial male, and per unit surface;* **(b)** *mean number of clutches, eggs, nestlings and fledglings per female with at least one breeding attempt.* – UF = Untersuchungsfläche/*study area*, JV = nestverlassende Jungvögel/*fledglings*.

(a)	Nestverlassende Jungvögel	♀ mit Brutversuchen		Brutpaare		Territoriale ♂		UF (76 ha)
	n_{JV}	n	$\bar{x}_{JV}$	n	$\bar{x}_{JV}$	n	$\bar{x}_{JV}$	JV/10 ha
1984	43	17	2,53	19	2,26	23	1,87	5,66
1985	45	18	2,50	18	2,50	18	2,50	5,92
1986	41	13	3,15	14	2,93	18	2,28	5,40
1984–86	129	48	2,69	51	2,53	59	2,19	5,66

(b)	Brütende ♀	Gelege		Eier		Schlüpfende pulli		Nestverlassende Jungvögel	
	n	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$
1984	17	25	1,47	91	5,35	65	3,82	43	2,53
1985	18	41	2,28	149	8,28	99	5,50	45	2,50
1986	13	29	2,23	114	8,77	86	6,62	41	3,15
1984–86	48	95	1,98	354	7,38	250	5,21	129	2,69
Delius (1965)	37		2,70		9,96		6,78		4,54

zyklus hin auftreten, konzentrieren sich die wenigen witterungsbedingten Gelegeverluste auf den Beginn der Brutzeit, die häufigeren Nestlingsverluste vor allem auf den 4. bis 6. Nestlingstag. Witterungsabhängige Verluste treten also zu einem Zeitpunkt auf, da die Nestlinge bei steigendem Futterbedarf noch über ungenügende thermoregulatorische Fähigkeiten verfügen. Das ♀ gerät in einen Zeitkonflikt zwischen erhöhter Huder- bzw. Fütterungsleistung, so dass die Nestlinge zusehends abmagern und bei anhaltend schlechten Bedingungen innerhalb von ½ bis 2 Tagen verhungern.

Die Produktivität je ♀ mit Brutversuch weicht nur geringfügig von der Nachwuchsrate (Anzahl flügger Jungvögel pro Brutpaar und Saison) ab, da meist alle ♀ mindestens einen Brutversuch unternehmen (Tab. 7). Hierbei zeichnet sich eine Dichteabhängigkeit der Produktivität/♀ ab, mit einer Abnahme der Anzahl flügger Jungvögel von 3,15 bei 13 ♀ auf 2,50 bei 18 ♀. Ein Vergleich der Jahre 1984 und 1985 zeigt, dass bei nahezu identischer Dichte aber unterschiedlichem Bruterfolg durch eine erhöhte Anzahl Brutversuche eine ähnlich hohe Produktivität erreicht wird (Tab. 7). Bei geringer Dichte (1984) können die ♀ zudem durch eine signifikant höhere Gelegegrösse (s. Kap. 5.2.5.) die Produktivität zusätzlich steigern.

Diese beiden Strategien, erhöhte Anzahl Brutversuche bei geringem Bruterfolg einerseits, erhöhte Gelegegrösse bei geringer Dichte andererseits, ermöglichen es der Feldlerche, bei unterschiedlichsten Ausgangsbedingungen zu Beginn und während der Brutzeit eine relativ konstante Produktivität je 10 ha Grundfläche zu erzielen, die im Mittel 5,66 Jungvögel/10 ha beträgt. Im Vergleich zur Produktivität/♀ weist die Produktivität/10 ha geringere Fluktationen auf, wobei letztere am grössten ist bei hoher ♀-Dichte und geringer Produktivität/♀, am niedrigsten bei geringer ♀-Dichte und hoher Produktivität/♀. Hohe ♀-Dichten ermöglichen also trotz abnehmender Produktivität/♀ eine höhere Gesamtproduktivität. Dies lässt vermuten, dass die Population in den Jahren 1984–86 die Kapazitätsgrenze nicht erreicht hat. Die leicht verminderte

Tab. 8. **(a)** Bestand und Anteil beringter Individuen in der Population und **(b)** Brut- und Geburtortstreue sowie Mortalitätsrate (Annahme: 100%ige Brutortstreue) von ♂ und ♀ (T = total). – **(a)** *Population size and percentage of ringed individuals;* **(b)** *site fidelity of adults and one-year old birds and adult mortality, supposing that all adults alive return (T = total).*

(a)	1983		1984		1985		1986		1987	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Anzahl territorialer Individuen (Mai)	23	19–21	23	18–20	18	18	18	14	20	17
Anzahl beringter Individuen	0	0	7	10	9	14	11	7	10	10
Anteil beringter Individuen (%)	0	0	30	50–56	50	78	61	50	50	59
Geschlechterverhältnis (%)	52 : 48		54 : 46		50 : 50		56 : 44		54 : 46	

(b)	1985						1986						1987					
	Adulte			Jungvögel			Adulte			Jungvögel			Adulte			Jungvögel		
	♂	♀	T	♂	♀	T	♂	♀	T	♂	♀	T	♂	♀	T	♂	♀	T
Anzahl im Vorjahr beringter Individuen	7	10	17			43	9	14	23			45	11	7	18			41
Anzahl Rückkehrer	4	4	8	0	3	3	8	4	12	2	1	3	7	5	12	3	5	8
Rückkehrrate (%)	57	40	47			7	89	29	52			7	64	71	67			20
«Mortalität» (%)	43	60	53				11	71	48				36	29	33			

Gesamtproduktivität bei hoher ♂-Dichte deutet allerdings auf eine bereits wirksame dichteabhängige Regulation hin (1984).

Eine systematische Erfassung der Überlebensrate der Jungvögel nach dem Nestverlassen bis zum Erreichen der Flugfähigkeit (15./16. Tag; Delius 1965) bzw. der Selbständigkeit (28.–30. Tag) war leider aus methodischen und zeitlichen Gründen nicht möglich. Das Fehlen von Folgebruten in dieser Phase (s. Kap. 5.2.4.) sowie die höhere Rückkehrrate geburtortstreuer Jungvögel (s. Kap. 5.3.2.) lassen jedoch die Annahme zu, dass die Mortalität in dieser Entwicklungsphase relativ gering sein könnte.

5.3. Populationsdynamik

5.3.1. Bestand, Geschlechterverhältnis

Sowohl beim ♂- als auch beim ♀-Bestand sind im Verlauf der 5 Jahre, abgesehen von einem markanten Bestandsrückgang bei den ♂ nach dem Winter 1984/85, bei den ♀ nach dem Winter 1985/86, nur geringe Fluktuationen zu beobachten (Tab. 8).

Das Geschlechterverhältnis war nur 1985 nach dem Bestandsrückgang der ♂ ausgeglichen, während in den übrigen Jahren die ♂ leicht in der Überzahl sind. Auch unverpaarte ♂ sind jeweils fast über die ganze Brutzeit territorial (s. Kap. 5.1.). Sie üben während der Paarbildungsphase zeitweise einen stark störenden Einfluss auf die Nachbarpaare aus, indem sie wiederholt in deren Reviere eindringen oder deren ♀ an den Reviergrenzen abzuwerben versuchen. Im späteren Saisonverlauf beschränken sie ihre Aktivität aber zunehmend auf ihr eigenes Revier. 1984 verfolgte eines dieser unverpaarten ♂ das Fütterungsgeschehen an einem reviergrenznahen Nachbarnest sehr intensiv, begleitete das Paar, insbesondere das ♀, auf dessen Futterflügen, äusserte hierbei gelegentlich lauten Fluggesang und balzte das futtertragende ♀ in Nestnähe wiederholt mittels Tankbalz an. Das ♀ lief in der Regel unbeeindruckt sichernd zum Nest, reagierte aber hin und wieder aggres-

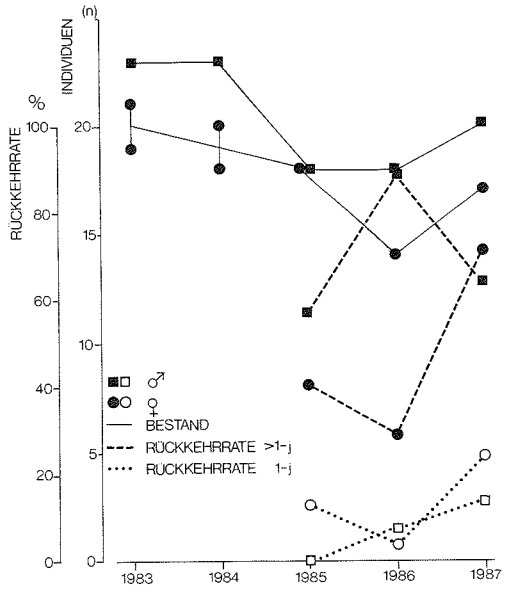


Abb. 20. Bestand und Rückkehrrate der Adulten sowie Rückkehrrate geburtortstreuer einjähriger Vögel, nach Geschlecht gegliedert. Die Trends der Rückkehrrate geburtortstreuer Vögel folgen den jeweiligen Bestandstrends der Adulten; eingeschränkt tritt dieser Trend auch bei der Rückkehrrate der Adulten auf. – *Numbers and return rate of adults and one-year old birds. The trends in the return rate of one-year old birds are similar to those of adult return rates and numbers.*

siv, indem es das wegversperrende, balzende ♂ heftig anrannte. Trotz intensiver Beobachtung an drei Tagen konnte das unverpaarte ♂ nie mit Futter im Schnabel beobachtet werden. Das fütternde ♂ tolerierte den aufsässigen Nachbarn und versuchte nie, ihn zu vertreiben.

Partner- und Revierwechsel innerhalb der Brutperiode konnte nur bei ♀ 6/9 (1986) nachgewiesen werden, welches nach einem erfolglosen Brutversuch mit dem einjährigen geburtortstreuen ♂ 9 mit dem ebenfalls einjährigen geburtortstreuen ♂ 6 eine Brut zum Ausfliegen brachte.

Bigynie trat höchstens einmal auf, als im Juni 1985 im SE der UF ein neues Paar einwanderte. Während mehrerer Tage herrschte in den Revieren 19–21 hektische Aktivität, da die ansässigen ♂ das einwandernde ♂ in Verfolgungsflügen und heftigen Kämpfen zu vertreiben versuchten. An solchen Vertreibungsjagden nahmen gleichzeitig bis drei der ansässigen ♂ teil. Dem neuen ♂ gelang die Ansiedlung nicht. Es hielt sich während der restlichen Brutzeit in weitem Bogen entlang der waldrandnahen Peripherie der Reviere 19 und 21 auf, häufig in diese einfliegend und Verfolgungsjagden provozierend. Das einwandernde ♀ hingegen schritt im zentralen Revier 19 zur Brut, welche in der Pentade 38 (Anfang Juli) schlüpfte und die es gemeinsam mit ♂ 19 aufzog. Letzteres hatte seinerseits noch in der Pentade 35 mit ♀ 19 pulli eines gemeinsamen Nestes gefüttert, das jedoch nach einer längeren Regenperiode ausgeraubt wurde; der weitere Verbleib von ♀ 19 blieb unbekannt. Zwischen dem Raub des ersten Nestes und dem Schlüpfen der pulli im Nest des eingewanderten ♀ vergingen 11 Tage, eine eventuelle Verpaarung von ♂ 19 mit dem zweiten ♀ hätte also während der Bebrütung oder frühen Nestlingsaufzucht durch ♀ 19 stattfinden müssen. Leider konnte weder Balz noch Kopulation zwischen ♂ 19 und dem eingewanderten ♀ beobachtet werden (Abb. 9).

5.3.2. Rückkehrrate Adulter und geburtortstreuer Jungvögel, Mortalität

Die durchschnittliche Rückkehrrate der ♂ beträgt nach drei Untersuchungsjahren 70% (57–89%), jene der ♀ 42% (29–71%, Tab. 8). Die jährlichen bzw. geschlechtsspezifischen Rückkehrraten sind aufgrund zu kleiner Stichproben nicht signifikant verschieden (Vierfelder-χ^2), die Fluktuationen daher zufallsbedingt eher zu hoch. (Der Kehrwert der Rückkehrrate kann nur unter Annahme strenger Brutortstreue als Mortalitätsrate betrachtet werden, s. unten). Für beide Geschlechter zusammen beträgt die Rückkehrrate 55% und schwankt weniger ausgeprägt (47–67%); dies könnte daher rühren, dass die jährlichen Rückkehrraten von ♂ und ♀ unabhängig voneinander fluktuieren (Abb. 20: 1986).

Die Rückkehrrate geburtortstreuer Jung-

vögel schwankt bei ziemlich konstanter Anzahl beringter Jungvögel von 7–20% und beträgt über die drei Jahre 11%. Augenfällig ist hierbei, dass die Rückkehrrate jeweils mit der geschlechtsspezifischen Bestandsentwicklung und den Rückkehrraten der Adulten im entsprechenden Jahr übereinstimmt. Im Gegensatz zu den Adulten ist jedoch bei geburtortstreuen Jungvögeln die Rückkehrrate bei den ♀ eher höher als bei den ♂ (Abb. 20, Tab. 8).

Da zwar die Beringung aller Nestlinge, nicht aber aller adulten Feldlerchen gelang, kann das Ausmass der Immigration nicht exakt festgestellt werden. Rechnet man für unberingte Individuen jeweils mit derselben Mortalität wie für die beringten Individuen, so ergeben sich für die ♂ Immigrationsraten von 20–25%, für die ♀ solche von 35–42%. Die wiederholte Immigration einzelner Paare bzw. ♂ im Verlauf des Juni deutet darauf hin, dass es selbst während der Brutzeit zu Umsiedlungen kommen kann (s. Kap. 2.2. u. 5.1.). Zudem weist die enge Koppelung von Bestandseinbruch, niedrigen Rückkehrraten und geringer Anzahl geburtortstreuer Jungvögel in den Jahren 1985/86 darauf hin, dass die Sterblichkeit in diesen beiden Jahren überdurchschnittlich hoch gewesen sein dürfte (sehr kalte Winter mit anhaltenden Frostphasen und grossflächig geschlossenen Schneedecken in Westeuropa).

Hinweise auf eine eventuelle Dismigration beringter Adult- bzw. Jungvögel liessen sich leider nicht erbringen, da eine Kontrolle der vereinzelten Feldlerchenvorkommen im Umkreis von 3 km zu aufwendig gewesen wäre und die nächstgelegenen grösseren Populationen bereits über 3 km entfernt liegen.

Bei der errechneten mittleren Mortalität von 30% bei den ♂ beläuft sich der Anteil der aus den eigenen Reihen ersetzten ♂ auf 8,4%, der Anteil immigrierter ♂ auf 21,6%; bei den ♀ mit einer 58%igen Mortalität betragen diese Zahlen 18% bzw. 40%. Bei beiden Geschlechtern wird folglich knapp ein Drittel der nichtwiederkehrenden Adulten aus den eigenen Reihen ersetzt (Tab. 9). Für die Selbsterhaltung der Population dürfte die Mortalität der nestverlassenden Jungvögel bis zur nächsten Brutsaison bei den ♂ 72%, bei den ♀ 55% nicht übersteigen. Bei den ♂ könnte dieser Wert durchaus erreicht werden, während er bei den ♀ geringer sein müsste als die Rückkehrrate der adulten ♀. Dies dürfte eher unwahrscheinlich sein. Die im Vergleich zu den ♂ tendenziell höhere Rückkehrrate bei einjährigen ♀ im Gegensatz zur weit geringeren Rückkehrrate adulter ♀ lässt vermuten, dass die adulten ♀ nebst erhöhter Mortalität (vgl. Geschlechterverhältnis) als Anpassung an die Agrarlandschaft eine weniger ausgeprägte Brutortstreue aufweisen.

Tab. 9. Für die Selbsterhaltung der Population nötige Überlebensrate der Jungvögel nach dem Nestverlassen bis zur nächsten Brutsaison (Daten 1984–87). – *Maximum mortality rate of young birds, between leaving the nest and the following breeding season, that still allows the population to remain stable.*

	♂	♀
Bestand (n) / *population size*	59	51
Adultenmortalität (%) / *mortality of adults*	30	58
Nötiger Ersatz (n) / *required replacement*	18	29
Beobachteter Ersatz (n) / *observed replacement*	5	9
Nestverlassende Jungvögel (n; 1 ♂: 1 ♀) / *fledglings*	65	65
Maximal mögliche Mortalitätsrate (%) / *maximum mortality rate*	72	55

6. Diskussion

6.1. Territorialität

Detaillierte Angaben über das Territorialverhalten der Feldlerche liegen nur für eine Stranddünen-Population vor. In dieser Population verhielten sich die Brutpaare, vereinzelt auch unverpaarte ♂, während der etwa viermonatigen Brutperiode streng territorial. Revierverschiebungen waren geringfügig und wurden nur bei etwa 10% der Reviere beobachtet. Flächendeckende Nut-

zung und wiederholt erfolglose Ansiedlungsversuche von geburtortstreuen Rückkehrern oder Immigranten lassen vermuten, dass es sich bei den 20–22 Brutpaaren und einem Nichtbrüteranteil von rund 10% um eine gesättigte Population handelte. Die Grösse der Allzweckreviere (alle für Selbsterhaltung und Fortpflanzung notwendigen Ressourcen beinhaltend) blieb über Jahre sehr konstant. Ihre Stabilität und geringfügige Grössenvariation (Gefälle von 0,96 ± 0,15 ha) deutet auf eine in räumlicher und zeitlicher Hinsicht ziemlich homogene Verteilung sämtlicher Ressourcen hin (Delius 1963, 1965).

Aus der Kulturlandschaft liegen über das Territorialverhalten der Feldlerche nur vereinzelte Hinweise vor, z.B. dass (1) die mittlere Reviergrösse nicht dem Kehrwert der Dichte entspricht – also oft nur Teile des dichterelevanten Gebiets effektiv genutzt werden (Pätzold 1963), (2) Parzellengrösse und Kulturenmischung Einfluss auf die Revieranordnung und -grösse haben (Mildenberger 1950, Galland 1972, Zenker 1982), (3) vor allem bei grossflächigen, homogenen Kulturen Revierverschiebungen auftreten können (Vermutung bei Delius 1963; Frank 1984), (4) bei grossflächigen Kulturen kulturenspezifische Dichten/Reviergrössen zu beobachten sind (Pätzold 1963) und (5) im kontinentalen Mitteleuropa mit zunehmendem Anteil hochwüchsiger Wiesen die Dichte stark abnimmt (Luder 1983).

Die Daten aus Gempen zeigen, dass die ungleichmässige Ressourcenverteilung im Raum (unterschiedliche Kulturenvielfalt und Kulturenanteile auf derselben Grundfläche infolge verschiedener Parzellengrössen und -formen sowie verschiedenartiger Fruchtfolge) und die kulturenspezifische Variabilität des Angebots in der Zeit (Nistplatz, Lokomotion, Futter usw.) einerseits starken Einfluss auf die Revierverteilung ausüben, andererseits ein ausgeprägtes Reviergrössengefälle und auffällige Revierverschiebungen im Saisonverlauf bewirken.

Die territoriale Nutzung der UF dauert ungefähr gleich lang wie diejenige in den Dünen, bleibt aber nicht konstant flächendeckend, sondern ist in Abhängigkeit von der Revierstruktur anpassungsfähig. Innerhalb der Population entsteht eine flexible Territorialität («shifting territoriality») mit relativ stabilen Territorien bis hin zu solchen, deren Fläche zeitweise nur zu 30% genutzt und monatlich um bis zu 60% verschoben wird, und die oft frühzeitig aufgegeben werden.

Bei der Reviergründung im Frühjahr scheint einerseits die Treue zum vorjährigen Revier ausschlaggebend zu sein (Schläpfer in Vorb.), andererseits versuchen die Lerchen soweit möglich Anteile an den vier (gegenüber dem Vorjahr allenfalls verschobenen) strukturellen Vegetationstypen (Wintergetreide, Sommergetreide, Mais/Hackfrüchte sowie Grünland) zu erobern; hierbei streuen die Reviergrössen noch relativ wenig. Im weiteren Saisonverlauf gewinnen dann die Flächenanteile der verschiedenen Kulturen innerhalb der einzelnen Reviere zunehmend an Bedeutung, da in Abhängigkeit von der Vegetationsstruktur die Möglichkeiten für Lokomotion, Nestbau usw. kulturenspezifisch variieren. Bei geringer Kulturendiversität (grosse Parzellen, zufällig ungünstige Fruchtfolge benachbarter Parzellen) kommt es zu charakteristischen Revierverschiebungen, wobei aufgrund ungünstiger werdender Struktur zuerst das Wintergetreide, dann das Sommergetreide aufgegeben wird, während Grünlandparzellen in Wechselbeziehung mit der Schnittfolge zyklisch genutzt werden.

Die Revierstruktur hat entscheidenden Einfluss auf die mögliche Anzahl Brutversuche und damit auf die Produktivität. Die Reviergrösse ihrerseits ist in ausschlaggebendem Masse von Grösse und Anordnung der Parzellen sowie der Kulturendurchmischung abhängig; je geringer, d.h. ungünstiger die Kulturendiversität, um so mehr muss die Feldlerche ihr Revier dehnen, um darin alle notwendigen Ressourcen zu finden. Für Reviergrösse und Dichte sind somit nicht die Anteile der einzelnen Kulturen auf einer Fläche von 100 ha entschei-

Tafel 21. Feldlerche füttert vier achttägige Nestlinge in Klee/Grassaat. Das zuvor gut geschützte Nest wurde am vierten Nestlingstag infolge Mahd freigelegt; dank eines Steins blieb in Nestnähe ein relativer hoher Grashorst stehen, so dass trotz stark verändertem Neststandort eine erfolgreiche Aufzucht gelang (Gempen, 16. Juli 1984, A. Schläpfer). – *Skylark feeds 8 days old nestlings in clover-grass. The field was cut four days ago, but the brood was successful owing to relatively tall grass near the nest.*

dend, sondern deren spezifische Anordnung auf möglichst kleinem Raster (vgl. Kap. 2.1.). Hohe Dichten dürften daher in der Agrarlandschaft in jenen Gebieten erreicht werden, in welchen verschiedene Kulturen möglichst kleinflächig und gleichmässig verteilt sind, da nur im Zusammenspiel der Kulturen über die gesamte Brutzeit sämtliche Ressourcen (potentielle Nistplätze, Futter, Schutz usw.) vorhanden sind. Bei Vorherrschen einer Kultur nehmen Produktivität und Dichte stark ab (Anzahl Brutversuche s. Kap. 5.2.), da die Besiedlung wegen ungünstiger Vegetationsstruktur gar nicht über die ganze Brutzeit möglich ist (Wintergetreide, Grünland) oder das Nahrungsangebot viel stärkeren Schwankungen unterliegt, wobei optimales Nahrungsangebot und optimaler Nistplatz zusätzlich auseinanderklaffen können.

Die Feldlerchen geben also trotz veränderter Ressourcenverteilung ihr strenges Territorialverhalten in der Agrarlandschaft nicht auf. Auf Populationsebene wird zwar versucht, mittels flexibler Territorien eine ungünstige Ressourcenverteilung auszugleichen, hingegen ist weder eine erhöhte Toleranz hinsichtlich Nestabstand (s. Kap. 5.2.2.) noch eine gemeinsame, gleichzeitige Nutzung günstiger Nahrungsquellen (z.B. frisch gemähter Grünfutterbestand) zu beobachten.

6.2. Brutbiologie

6.2.1. Neststandort

Hinweise auf eine Abfolge der Bruten Wintergetreide – Leguminosen mit nur geringer Bedeutung des Sommergetreides und der Hackfrüchte sowie auf unterschiedlich hohe Anzahl Bruten im Saisonverlauf geben Lebeurier & Rapine (1935), Labitte (1957) und Pätzold (1963). Bei günstiger Struktur können auch grasige Wege und Wegränder als Neststandort in Betracht kommen (Lebeurier & Rapine 1935, Frank 1984). Allerdings dürfte deren Bedeutung infolge erhöhter Antreffwahrscheinlichkeit und nicht flächendeckender Nestersuchmethode überschätzt werden. Suboptimale Neststandortwahl in mehrschürigen Futterwiesen in einer Agrarlandschaft mit hohem Mais-/Kleegrasanteil hat Jenny (1984) festgestellt. Ferner spielen bei der Neststandortwahl auch optische Orientierungshilfen (Blumen, Steine usw.), Vegetationslücken und die Lage zum Feldrand eine bedeutende Rolle (Pätzold 1963, Jenny 1984).

Die Befunde bei Gempen zeigen, dass für die Verteilung der Nester in Raum und Zeit einerseits die Ansprüche an die Nestvegetation, andererseits die räumliche Verteilung der günstigen Neststandortkulturen entscheidend sind. Jede Kultur weist eine spezifische Vegetationsentwicklung auf, die nur während einer bestimmten Phase ein für einen erfolgreichen Brutzyklus günstiges Mikroklima und ausreichenden Sichtschutz gewährt – es existieren kulturenspezifische Optima für den Nestbau. Je nach Vegetationsentwicklung, Kulturenangebot, Bewirtschaftungsintensität und Klima dürften Lage und Dauer dieser kulturenspezifischen Optimalphasen sowohl relativ als auch absolut von Gebiet zu Gebiet variieren.

Auf dem Gempenplateau sind die ♀ aufgrund günstiger zeitlicher Lage der kulturenspezifischen Optimalphasen trotz Schwankungen im Nistplatzangebot kaum genötigt, auf suboptimale Neststandorte in Grünfutterbeständen oder an Wegrändern auszuweichen (s. Kap. 5.2.1.; Frank 1984, Jenny 1984). Hierbei spielt jedoch die räumliche Verteilung der einzelnen Kulturen eine wichtige Rolle. Eine ungleichmässige Verteilung bewirkt ein grosses Gefälle hinsichtlich Revierstruktur und somit auch hinsichtlich Nistplatzangebot. Die strenge Territorialität der Feldlerche unter Wahrung minimaler Abstände zwischen synchronen Nachbarnestern verhindert indessen eine räumliche Konzentration der Nester in optimalen Kulturen (vgl. Grauammer, Hegelbach 1984). Dies hat zur Folge, dass in einzelnen Revieren während gewisser Phasen das Nistplatzangebot limitierend wirkt. Den Revierinhabern stehen in solchen Phasen drei Möglichkeiten offen. Ent-

weder versuchen sie, dem Nachbarn durch Verdrängung grössere Anteile einer günstigen Neststandortkultur abzuringen (s. Kap. 5.1.2.), oder die ♀ weichen auf suboptimale Neststandorte aus (z.B. Nestbau in Grünfutterbeständen, zu früher Nestbau in Mais), oder sie warten mit dem Nestbau, bis eine Kultur innerhalb des Reviers das für den Nestbau günstige Stadium erreicht hat. Ein zeitweise limitiertes Nistplatzangebot bewirkt somit erhöhte innerartliche Aggressivität, verminderten Bruterfolg und geringere Produktivität infolge verminderter Anzahl Brutversuche (Abstände zwischen Folgebruten, s. Kap. 5.2.4.).

Vertikalstrukturen üben starken Einfluss auf die Reviergründung der Feldlerche aus, indem mit steigender Höhe und Ausdehnung dieser Vertikalstrukturen zunehmend grosse Distanzen eingehalten werden (Hildén 1965, Oelke 1968, Blana 1978, Zenker 1982). Die Autoren vermuten, dass dieser hemmende Einfluss bei der Nistplatzwahl noch weit stärker wirkt. Meine Daten zeigen, dass Feldlerchen in stärker strukturierten Habitatteilen durchaus sehr nah zu Gebüschen, Baumhecken und Feldgehölzen Nester anlegen und erfolgreich Junge aufziehen können. Die Nistplatzwahl hinsichtlich Vertikalstrukturen ist somit plastischer als erwartet und die Abstände sind nicht nur von der Höhe und Ausdehnung der Vertikalstrukturen abhängig, sondern auch von der Qualität des Habitats und den darin möglichen Reviergrössen.

Aus diesen Ergebnissen lässt sich ableiten, dass die Intensivierung der Landwirtschaft auf zweierlei Ebenen limitierend auf das Nistplatzangebot wirkt. Einerseits führen Güterzusammenlegungen dazu, dass auch bei Vorkommen derselben Kulturen deren Diversität auf kleiner Fläche abnimmt, was Revierverschiebungen und eine erhöhte Dispersion der Nester erzwingt und letztlich eine Abnahme der Siedlungsdichte bewirkt. Andererseits verringert die Förderung möglichst unkrautfreier, schnellwachsender, homogener Kulturen die Dauer des potentiellen Nestbaus in den diversen Kulturen (Abb. 16). Die Möglichkeiten für Früh- und Spätbruten innerhalb einer Kultur werden zunehmend rarer; dies dürfte zu einer höheren Synchronisation des Nestbaubeginns, eventuell auch zu einer höheren Rate von Nestern mit ungünstigen Standortverhältnissen führen. Der aktuelle Trend zur Abnahme des Sommergetreideanteils wird zudem das Nistplatzangebot verschlechtern und vermehrtes Ausweichen auf Grünlandkulturen bewirken.

6.2.2. Gelegegrösse, Brutperiode und Brutzyklus

Die Gelegegrösse passt mit 3–5 Eiern mit einem Mittelwert von 3,73 Eiern gut ins bisher in Mittel- und Westeuropa ermittelte Bild (Literaturübersicht in Glutz von Blotzheim & Bauer 1985).

Die auffallende Variabilität der Gelegegrösse im Saisonverlauf – für viele offenbrütende Singvögel typisch – haben bei der Feldlerche bereits von Kalitsch (1930), Haun (1931) und Labitte (1957) festgestellt. Delius (1965) fand in den Dünen eine sprunghafte Gelegegrössezunahme von der Erst- zu den sich kaum überschneidenden Zweit- und Drittbrutversuchen. In unserer UF verläuft die Zunahme viel flacher als in den Dünen und entspricht in etwa derjenigen in einer bretonischen Agrarlandschaft (Labitte 1957 in Glutz von Blotzheim & Bauer 1985). Die gestaffelte Eiablage innerhalb der Population führt zu einer starken Überlappung zwischen Brutversuchen und bereits innerhalb der Erst- und Zweitbrutversuche zu einem markanten Anstieg der Gelegegrösse, so dass zwischen Erst- und Zweitbrutversuchen kein signifikanter Unterschied mehr besteht. Die Zunahme der Gelegegrösse scheint also weniger durch die Brutfolge als durch das steigende Ressourcenangebot im Saisonverlauf bedingt zu sein.

Die Brutperiode von Mitte April bis Ende Juli ist eher lang, entspricht jedoch in etwa der bisher ermittelten Zeitspanne in Mitteleuropa (Literaturübersicht in Glutz von Blotzheim & Bauer 1985). Allerdings kann das Verteilungsmuster der Eiablage

bei ähnlich langer Brutperiode auffallend variieren, in Abhängigkeit vom habitatsspezifischen Nistplatz- und Nahrungsangebot, der Witterung und dem fortlaufend erzielten Bruterfolg.

Erachtet man das Muster des Legebeginns in Dünen (Delius 1965) als arttypisches Muster, welches demjenigen in Steppenhabitaten am ehesten entspricht, fällt auf, dass in stark anthropogen beeinflussten Habitaten beträchtliche Abweichungen auftreten. So ist bei Gempen eine Dehnung der Brutperiode zu beobachten, welche mit einer Verschiebung der beiden Eiablagegipfel verknüpft ist. Dies beruht einerseits auf einer breiteren Streuung der Erstbruten, andererseits auf den längeren Abständen zwischen Folgebruten. Die Streuung der Erstbruten ist sowohl auf mangelndes Nistplatzangebot in einzelnen Revieren infolge ungünstiger Revierstruktur als auch auf witterungsbedingte Unterbrechungen oder Verzögerungen der Eiablage infolge Vernässung des Oberbodens bei anhaltenden Niederschlägen zurückzuführen (Davies 1981, Jenny 1984). Die Dehnung der Brutperiode hingegen ergibt sich in erster Linie aus dem phasischen Nistplatzangebot, welches den ♀ oft nicht ermöglicht, gleich nach einem Gelege- oder Nestlingsverlust eine Ersatzbrut zu starten. Folglich können die ♀ im Vergleich zu den Dünen viel später eine Ersatzbrut beginnen, die mittlere Brutzahl nimmt ab, und ein Grossteil der Population versucht noch spät in der Saison Junge aufzuziehen.

Als extremes Gegenbeispiel lässt sich eine Grünlandpopulation der norddeutschen Niederungen anführen, die bei einer kurzen Brutperiode von Mitte April bis Mitte Juni nur ein Eiablagemaximum Anfang Mai aufweist (Raddatz in Glutz von Blotzheim & Bauer 1985). Die auffallende Synchronisation innerhalb der Population dürfte auf die grossflächig homogene Vegetationsentwicklung zurückzuführen sein, die geringe Anzahl Folgebruten auf ein mangelndes Nistplatzangebot, eine kurze Phase optimalen Futterangebots oder einen sehr hohen Erstbruterfolg.

Das Muster des Legebeginns ist somit bei der Feldlerche in hohem Masse von der Revierstruktur, dem Kulturenangebot sowie dem zu Saisonbeginn erzielten Bruterfolg abhängig und kann je nach Habitat von Jahr zu Jahr stark variieren (Abb. 17). Es ist gekennzeichnet durch eine hohe Plastizität, die vom ursprünglichen Muster weg zu einer extremen Synchronisation der Erstbruten in grossflächig homogenen Habitaten mit gleichmässiger Vegetationsentwicklung führen kann, oder zu einer Dehnung der Legebeginne unter Ausnützung des grossen Nachgelegepotentials in heterogenen Habitaten mit unterschiedlichen Vegetationsstrukturen und einer hohen Variabilität der Revierstruktur.

Nestbauzeit, Legeabstand, Brutdauer und ± synchrones Schlüpfen entsprechen beinahe exakt den bisher ermittelten Werten (Delius 1963, Pätzold 1975). Ein Eiablagerhythmus von 48 Stunden und Brutzeiten von 14 Tagen liessen sich nur bei extremen Kälteeinbrüchen feststellen. Letzteres entspricht der experimentell nachgewiesenen maximalen Brutdauer (Delius 1963) und dürfte daher die obere physiologische Grenze darstellen. Nesthäkchen kommen – im Gegensatz zu Hauben- und Heidelerche (Witsack 1968, Mackowicz 1970) – selten und beinahe ausschliesslich in 5er Gelegen vor. Die Feldlerche vermag folglich den Bruterfolg kaum einem ungünstigen Futterangebot während der Aufzuchtzeit anzupassen – bei Futterknappheit gehen meist alle pulli ± gleichzeitig zugrunde. Die im Vergleich zu bisherigen Daten (Delius 1963, Pätzold 1975, Davies 1981) leicht höhere Variabilität der Nestlingszeit ist von einem komplexen Zusammenspiel verschiedener Faktoren abhängig; entscheidend sind vor allem Neststandort (Mikroklima, Lokomotionsmöglichkeiten für die pulli in unmittelbarer Nestumgebung, Zugänglichkeit für die Adulten) und Gewichtsentwicklung der pulli. Suboptimale Bedingungen können sowohl eine Verkürzung als auch eine Verlängerung der Nestlingszeit bewirken. Der Brutzyklus der Lerche weist somit keine adaptiven Anpassun-

gen an die oft zufällig ändernden Umweltbedingungen in der Agrarlandschaft auf.

6.2.3. Bruterfolg, Produktivität

Die Produktivität ist bei Gempen mit 2,69 Jungvögeln/♀ weit geringer als in den Dünen mit 4,54, JV/♀ (Tab. 7; die Differenz der Nachwuchsrate, d.h. der Anzahl flügger Jungvögel pro Brutpaar und Saison, ist etwas geringer, da bei Gempen meist alle ♀ brüten, in den Dünen jedoch 10% Nichtbrüter vorhanden sind). Dies beruht auf bedeutend kleinerer Gelegezahl und auf niedrigerem Ausfliegeerfolg; beides kann durch teilweise höhere Gelegegrösse und guten Schlüpferfolg nur zum Teil wettgemacht werden. Wichtigste limitierende Faktoren sind hierbei das phasische Nistplatzangebot, welches die Anzahl Brutversuche einschränkt, sowie die erhöhte Nestlingsmortalität aufgrund ungünstiger Witterungsbedingungen, suboptimaler Neststandortwahl oder landwirtschaftlicher Arbeiten. Die flächenrelevante Produktivität liegt aufgrund niedrigerer Dichte mit 5,66 JV/10 ha bedeutend tiefer als diejenige in Dünen mit etwa 32–36 JV/10 ha (nach Delius 1965).

Diese geringe Produktivität/♀ bei eher höherer Mortalität lässt allerdings nicht den Schluss zu, dass die Selbsterhaltung der Population akut gefährdet ist. Das seltene Auftreten von Schachtelbruten und die geringere Dichte an Jungvögeln, die zudem über die ganze Saison verstreut die Nester verlassen und dadurch einem geringeren Prädationsdruck ausgesetzt sein dürften, könnte eine höhere Überlebensrate der Jungvögel bis zum Erreichen der Selbständigkeit ermöglichen als in Dünen, wo sie bloss 22% betragen soll (Delius 1965); diese These stützt die in einer schweizerischen Agrarlandschaft ermittelte Rate von 44% (Jenny 1984, sehr kleine Stichprobe; beide Autoren betonen die Schwierigkeiten, diese Rate auch nur annähernd genau zu erfassen!).

Der Bruterfolg liegt bei Gempen bedeutend höher als in den bisher untersuchten Agrarlandschaften, erreicht aber den Wert in Dünen bei weitem nicht (Tab. 10). Während Schlüpferfolg und Verlustursachen in der Gelegephase ähnliche Werte erreichen wie im naturnahen Habitat mit nur leichtem Trend zu höheren Verlustquoten durch Witterung, taube Eier und landwirtschaftliche Arbeiten, ist der Ausfliegeerfolg deutlich geringer. Zu den ebenfalls sehr hohen Raubverlusten kommen eine beträchtliche Anzahl witterungsbedingter Verluste und vermehrt Aufgaben aus unbekannten Ursachen. In letztere Kategorie fallen 3 Nester, die Anfang August vermutlich infolge Auflösung der territorialen Organisation auf Populationsebene trotz gutem Ernährungszustand bzw. normalem Brutverlauf plötzlich im Stich gelassen wurden.

In Agrarlandschaften mit geringerem Bruterfolg ist ein grosser Teil der Verluste auf landwirtschaftliche Arbeiten zurückzuführen. So gehen in einer grossparzelligen Agrarlandschaft auf Löss mit einem über 95%igen Anteil an Wintergetreide und Rüben, grasigen Feldwegen und ausschliesslichem Nestbau in der Wegrandvegetation beinahe 20% der Eier durch Überfahren mit Traktoren verloren (Frank 1984), während in einer Agrarlandschaft des schweizerischen Mittellandes mit einem hohen Nesteranteil (78%) im Grünland etwa 45% der Eier und 48% der Nestlinge durch Mahd zerstört werden (Jenny 1984). Auffallend ist, dass bei ähnlich hohem Schlüpf- bzw. Ausfliegeerfolg in Agrarlandschaften wie in Dünen stets die Prädationsverluste dominieren.

Nebst kulturspezifischen (Mahd, Überfahren mit Traktor, Prädation) und saisonalen Verlustursachen (Witterung) kann auch die relative Gelegegrösse einen den Bruterfolg beeinflussenden Faktor darstellen. In der Gelegefolge nimmt innerhalb der Brutversuchsklassen der Bruterfolg mit steigender Gelegegrösse ab, da bei ungünstigen Bedingungen Einzelverluste bzw. Totalverluste durch Hunger oder Raub hungernder pulli vermehrt auftreten. Dies hat zur Folge, dass bei einer mittleren Gelegegrösse von 3,76 Eiern nur 3,3 Jungvögel das Nest verlassen (Daten 1985/86). In

Tab. 10. Schlüpf-, Ausfliege- und Bruterfolg sowie Verlustursachen (V) in nordwestenglischen Küstendünen sowie einigen Agrarlandschaften in England und in Mitteleuropa. – *Hatching success, fledging success, breeding success and reasons for losses (V) in dunes of northwest England and in Central European farmlands.* – n_E = Anzahl Eier, auf der die Prozentangaben beruhen / *number of eggs in calculation;* V (Verluste/*losses*): T = Tritt, Traktor/*trampled upon, tractor*, M = Mahd/*cutting grass*, N = Nässe/*wet weather*, H = Hunger/*starvation*.

	Delius (1965) V%	diese Studie V%	Frank (1984) V%	Jenny (1984) V%	Hardman (1974)
Schlüpferfolg/*hatching success*	68%	71%	53%	38%	
V: Taube Eier/*infertile eggs*	2,9	4,9	2,8	2,5	
Raub/*predation*	27,2	15,7	24,5	5,0	
Landwirtschaft/*agricultural practice*	0	4,4	19,7 T	44,6 M	
Neststandort Witterung/*nest site, weather*	1,3	2,0 N	0	9,9 N	
Unbekannte Ursachen/*unknown*	0,6	2,0	0	0	
Ausfliegeerfolg/*fledging success*	67%	52%	max 66%	48%	
V: Raub/*predation*	30,4	23,5	31,3	0	
Witterung/*weather*	1,0 H	16,8	0	3,6 N	
Landwirtschaft/*agricultural practice*	1,3 T	2,9	0	48,4 M	
Krankheit/*disease*	0,3	0	0	0	
Unbekannte Ursachen/*unknown*	0	4,8	2,7	0	
Bruterfolg/*breeding success*	46%	37%	max 35%	18%	28%
Überlebensrate bis zur Selbständigkeit/*survival to independence*	10%	?		8%	
n_E	319	350	74	77	207

den Dünen hingegen ermittelte Delius (1965) bei einer mittleren Gelegegrösse von 3,55 Eiern 3,5 nestverlassende Jungvögel je erfolgreiches Nest. Die Diskrepanz in der Kulturlandschaft deutet daraufhin, dass es während der Nestlingszeit öfters zu Futterengpässen kommt, wobei sich die altersabhängige Nestlingsmortalität mit der «Time-Allocation»-These von Cody (1966) erklären liesse.

In einer kleinparzelligen Agrarlandschaft mit hoher Kulturendiversität wie bei Gempen ist die Verminderung des Bruterfolgs durch landwirtschaftliche Arbeiten somit geringer als bisher vermutet (Pätzold 1975, Bezzel 1982). Hingegen kann in Agrarlandschaften mit einseitiger Neststandortwahl an Wegrändern oder im Grünland infolge ungünstiger Revierstruktur oder einseitigem Kulturenangebot der Bruterfolg erheblich sinken. Die Produktivität/♀ hängt jedoch infolge des hohen Folgegelegepotentials vor allem von der Anzahl Brutversuche (Nistplatzangebot) im Saisonverlauf ab (bis 6 Brutversuche, Jenny 1984). In reichstrukturierten Gebieten kann ein geringer Bruterfolg zu Saisonbeginn eher durch Folgegelege ausgeglichen werden – die flächenrelevante Produktivität bleibt über die Jahre relativ stabil (Abb. 19, Kap. 5.2.7.). Je geringer die Kulturenvielfalt, desto geringer die potentielle Anzahl Brutversuche, es sei denn, ein Ausweichen an Wegränder oder ins Grünland sei möglich (Davies 1981, Frank 1984, Jenny 1984). Ist jedoch der Bruterfolg so gering oder starken Schwankungen unterworfen, wie aus bisherigen Untersuchungen hervorgeht, so resultiert für solche Gebiete eine geringere oder zumindest stärker variierende Produktivität.

6.3. Populationsdynamik

Unsere Daten sind vorläufig nur mit jenen der von Delius (1965) untersuchten Strand-

dünen-Population zu vergleichen. In dieser stabilen, hinsichtlich Bestandsdichte an der Kapazitätsgrenze liegenden Population mit 20–22 Brutpaaren ermittelte Delius während 5 Jahren eine jährliche Gesamtmortalität (unter Annahme einer 100%igen Brutortstreue) von 33,5%, einen aterritorialen Nichtbrüteranteil von 10% (vorwiegend ♂) und eine angedeutete geschlechtsspezifische Mortalität von 30% bei den ♂ bzw. 38% bei den ♀. Die Mortalität schwankte jährlich zwischen 29–32%, ausser im Jahre 1963, in dem sie nach dem extrem kalten Winter 47% betrug.

Bei der bestenfalls in Jahren mit hohem Bestand gesättigten Population auf dem Gempenplateau war ein asynchroner Bestandsrückgang von 23 ♂ auf 18 ♂ bzw. von 19 ♀ auf 14 ♀ festzustellen, wobei das Geschlechterverhältnis meist zugunsten der ♂ verschoben war mit einem ± hohen Anteil territorialer Junggesellen. Hingegen waren bis auf das einwandernde Paar 1985 keine aterritorialen Feldlerchen zu beobachten.

Die mittlere Rückkehrrate der ♂ entspricht mit 70% derjenigen in der Dünenlandschaft, diejenige der ♀ hingegen liegt mit 42% um 20% tiefer. Die hohen Immigrationsraten der ♀ lassen hierbei auf eine erhöhte Dismigration – vielleicht auch mehrjähriger ♀ – schliessen, während der geringere ♀-Bestand wie in den Dünen eine effektiv höhere Mortalität vermuten lässt. Trotz der ausgeprägten Brutortstreue der Feldlerche in den Dünen sind daher aufgrund der Rückkehrraten ermittelte Mortalitätsraten – insbesonders diejenigen der ♀ – als Minimalwerte aufzufassen (Verdacht der Emigration, Erhebung in Jahren mit Bestandsrückgang).

Hinweise auf eine höhere ♀-Mortalität während der Brutzeit liegen nicht vor, da bei jeweils über 4monatiger Beobachtungszeit nur bei 2 von 51 ♀ bzw. 1 von 59 ♂ Ausfall durch Tod vermutet werden konnte. Viele Angaben deuten daraufhin, dass die Sterblichkeit auf dem Zug und in den Winterquartieren bedeutend höher ist als während der Brutzeit; Verluste scheinen vor allem bei dauerhaften, grossflächig auftretenden Schneelagen und Frost vorzukommen. Da die Feldlerchen nach Geschlechtern getrennt ziehen und zumindest in den Randzonen der Überwinterungsgebiete fast ausschliesslich ♂ überwintern (Übersicht und Quellen s. Glutz von Blotzheim & Bauer 1985), liegt die Vermutung auf der Hand, dass sich die Schwergewichtszentren der Überwinterungsgebiete von ♂ und ♀ unterscheiden. Die Geschlechter dürften somit verschiedenen, voneinander unabhängigen Mortalitätsfaktoren unterworfen sein, die weiterziehenden ♀ u.a. auch eher den Nachstellungen durch Jäger in SW-Frankreich (d'Elbée in Glutz von Blotzheim & Bauer 1985).

Die Rückkehrrate geburtortstreuer Jungvögel stimmt mit 10,9% (14/129) gut mit derjenigen in den Dünen von 8,8% (15/171; χ^2 n.s.) überein. Allerdings gelang es in den dichtbesiedelten Dünen nur zwei Dritteln der zurückgekehrten Jungvögel (10/15), Territorien zu errichten – 6 davon im Untersuchungsgebiet selbst und 4 in dessen unmittelbarer Umgebung –, während die übrigen Rückkehrer aterritorial im Gebiet umherwanderten. In Gempen dagegen gelang es allen Rückkehrern, sogleich in der UF Territorien zu etablieren; sowohl ♂ als auch ♀ schritten bereits im ersten Jahr zur Brut. Erstaunlicherweise ist aber die Rückkehrrate bei einjährigen ♀ eher höher als bei einjährigen ♂ (9:5) – dies im Gegensatz zu den meisten bisherigen Beobachtungen bei Vögeln (Greenwood 1980, Hegelbach 1984). Die Selbstrekrutierungsrate ist mit knapp 30% ähnlich hoch wie in den Dünen.

Unsere Berechnungen zeigen, dass die Überlebensrate der Jungvögel nach dem Nestverlassen eher höher liegt als von Delius (1965) für die Dünen veranschlagt, und bei den ♂ bei ihrer vergleichbar hohen Brutortstreue vermutlich zur Erhaltung der Population ausreicht. Hingegen scheinen die geschlechtsspezifischen Unterschiede der Rückkehrraten grösser zu sein, so dass die Population nicht selbsttragend wäre, wenn die niedere Rückkehrrate der ♀ effektiver Mortalität entspräche. Wäre dies

tatsächlich der Fall, so wäre bei den Feldlerchenbeständen in der Agrarlandschaft in naher Zukunft mit enormen Bestandseinbussen zu rechnen. Näher liegt aber die Vermutung, dass aufgrund eines limitierten Nistplatzangebots, ungünstiger Revierstrukturen und individuell schlechtem Bruterfolg in einer Saison die Brutortstreue der ♀ weniger ausgeprägt ist als in den Dünen und sich die ♀ im Frühjahr eher in günstigen freien Revieren am Zugweg ansiedeln als ♂. Weitere Untersuchungen über die grossräumige Dismigration von Adulten und Jungvögeln wären für die Beurteilung der Populationsdynamik der Feldlerche in der Agrarlandschaft begrüssenswert, wobei es zu bedenken gilt, dass der Aufwand für statistisch hinreichende Stichproben eine Arbeit in einem Team erfordert.

C. Schlussfolgerungen

7. Modell zum Einfluss der Kulturenanordnung auf den Brutbestand der Feldlerche

Im folgenden werden anhand eines Modells (Abb. 21) die wichtigsten Ergebnisse über die Einnischung der Feldlerche in mosaikartig strukturierte Agrarlandschaften erörtert und Thesen über den möglichen Ablauf des Bestandsrückgangs infolge Güterregulierung diskutiert.

Stadium A. In Agrarlandschaften sind hohe Dichten möglich, wenn in allen Revieren die wichtigsten strukturellen Vegetationstypen vorhanden sind (Abb. 20, Tab. 8). Jedes Paar kann über die ganze Saison die Kulturen so nutzen, dass sie sich optimal ergänzen. So verfügt jedes Revier über ein vielseitiges Nistplatzangebot in den drei wichtigsten Neststandortkulturen (Wintergetreide, Sommergetreide, Mais/Hackfrüchte) mit Ausweichmöglichkeiten ins Grünland, teilweise an Wegränder. Im ganzen Saisonverlauf sind für die Nahrungssuche geeignete Kulturen verfügbar. Mögliche individuelle Unterschiede hinsichtlich Territorialverhalten, Nahrungsbedarf oder Bruterfolg lassen sich durch geringfügige Verschiebungen in die benötigten Kulturen ausgleichen, wobei sich der Druck auf mehrere Nachbarn verteilt und vermutlich derjenige mit dem geringsten aktuellen (Paare ohne synchronen Brutversuch) bzw. künftigen Eigenbedarf (unverpaarte ♂; Abb. 13) nachgibt. Die Revieranordnung bleibt daher nahezu stabil, das Reviergrössengefälle ist gering und die Verschiebungstendenzen gehen je nach Jahreszeit vom Revierzentrum aus in unterschiedliche Richtungen.

Stadium B_1. Das Modell postuliert als Situation B_1 eine völlige Neuordnung der Kulturen infolge Güterregulierung zwischen zwei Brutsaisons und unter Beibehaltung des Kulturenangebots, so dass die Lerchen bei ihrer Rückkehr eine grundlegend veränderte Situation antreffen. Falls Reviertreue angenommen werden darf (Schläpfer in Vorb.), werden zunächst die vorjährigen Reviere wieder besetzt. Von diesen weist nur noch das zentrale Revier eine optimale Struktur auf, 8 Reviere haben Anteile an zwei Kulturen, 16 Reviere nur an einer einzigen. Entsprechend stark limitiert ist in den meisten Revieren das Nistplatzangebot; das Nahrungsangebot ist bedeutend einseitiger und die Reviere mit nur einer Kultur müssen je nach Vegetationsstruktur zu unterschiedlichen Zeitpunkten aufgegeben werden (s. Kap. 2.3., Tafeln 14/15, Abb. 9). Hieraus ergeben sich die im Modell dargestellten saisonspezifischen und grossräumigen Verschiebungstendenzen. Die ehemals stabile Revieranordnung kann unter diesen Umständen nicht aufrechterhalten werden – es kommt zu einer territorialen Neuordnung.

Stadium B_2. Im Saisonverlauf versuchen die Feldlerchen, möglichst strukturreiche Reviere zu etablieren (Kap. 5.1.2.), wobei

sie nach meinen Beobachtungen Territorien, die ein Längen-Breiten-Verhältnis von 3:1 überschreiten, kaum aufrechterhalten; die meisten Feldlerchen müssen sich allerdings mit zwei, einzelne sogar mit nur einer Kultur begnügen. Durch Verschiebungsdruck und variierende Revierstruktur nimmt das Reviergrössengefälle zu; die wenigen reichstrukturierten zentralen Reviere sind kleiner als vorher, da die Revierinhaber dem steten Druck von Nachbarn mit ungünstiger Revierstruktur ausgesetzt sind, während Reviere mit wenigen Kulturen grösser sein können. In den Zentren grosser Parzellen, vor allem bei hochwüchsigen Kulturen, entstehen bereits früh in der Saison Lücken; einzelne Reviere mit sehr einseitigem Kulturenangebot müssen aufgegeben werden, in offenen Kulturen oder in gemähtem Grünland sind dagegen Neuansiedlungen möglich. In dichtbesiedelten Bereichen dürfte es bei Revierverschiebungen im Laufe der ganzen Saison immer wieder zu erhöhter Aggressivität kommen. Nistplätze sind infolge mangelnder Durchmischung der Neststandortkulturen in vielen Revieren nur beschränkt verfügbar. Zwar bestehen z.T. Ausweichmöglichkeiten auf suboptimale Neststandorte im Grünland oder an Wegrändern, wo aber der Bruterfolg unterdurchschnittlich ist (Kap.5.2.7.; Frank 1984, Jenny 1984). In einzelnen Revieren kann mangels Nistplatz ein günstiges Nahrungsangebot nicht genutzt werden, während in andern zwar potentielle Nistplätze vorhanden, die Nahrungsressourcen jedoch ungenügend sind oder – durch Nachbarreviere versperrt – ausserhalb des Reviers liegen; zudem ist das Nahrungsangebot infolge geringer Anzahl Kulturen oft sehr einseitig. Das Nahrungsangebot der Gesamtfläche kann somit von der Brutpopulation nicht optimal ausgeschöpft werden.

Das Zusammenwirken all dieser Faktoren (erhöhte Mobilität und Aggressivität, räumlich limitiertes Nistplatzangebot, einschränkend wirkendes Territorialverhalten, einseitiges Nahrungsangebot usw.) wird eine reduzierte Flächenproduktivität und eine verminderte Nachwuchsrate zur Folge haben. Je nach Ausgangslage bedingt eine Vergrösserung der Parzellen (A → B) einen ± erheblichen Bestandsrückgang (Abb.4), bis sich der Bestand auf einem neuen Niveau einpendelt.

Stadium C. In einem solchermassen reduzierten Bestand ist zu Saisonbeginn eine lückige Verteilung der Reviere mit einer relativ grossen Streuung der Reviergrössen zu beobachten. Alle Reviere weisen zumindest zwei Kulturen auf. Im Laufe der Saison erweisen sich einige Reviere als ± stabil, bei andern kommt es zu fliessenden Verschiebungen, teilweise in unbesiedelte Flächen, teilweise unter Verdrängung von Nachbarn, die ihrerseits in günstige Bereiche ausweichen können. Revieraufgaben treten regelmässig auf, sind aber eher selten. Einem ungenügenden Nistplatzangebot in Revieren mit geringer Kulturenvielfalt können die Feldlerchen durch Verschiebungen eher ausweichen als in B_2. Bei identischen Neststandorten wie in A ist zwar die Nahrungsvielfalt trotz grösserer Reviere oft kleiner, kann aber vermutlich durch relativ grössere Anteile an einzelnen Kulturen ausgeglichen werden. Die Konkurrenz um Nahrung ist in weiten Teilen gering, so dass die Überlebenschance flügger Jungvögel in Situation C bedeutend besser sein könnte als in A. Die Nachwuchsrate steigt im Vergleich zu B_2 wieder an und kann unter Umständen wieder zur Aufrechterhaltung der reduzierten Population ausreichen.

Die im Modell geschilderte Entwicklung von A über B zu C stellt ein instabiles Übergangsstadium dar und bringt eine reine Hypothese zum Ausdruck, während die ± stabilen Zustände in den Situationen A und C konkrete Ergebnisse dieser Untersuchung zusammenfassen. Die Verteilung in C zeigt zugleich, dass in grossparzelligen Gebieten bei Kartierung über einen längeren Zeitraum ohne detaillierte Kenntnis der Zusammenhänge die Dichte leicht überschätzt werden kann.

Die anhand des Schemas erläuterte Limitierung der Dichte durch die Anordnung

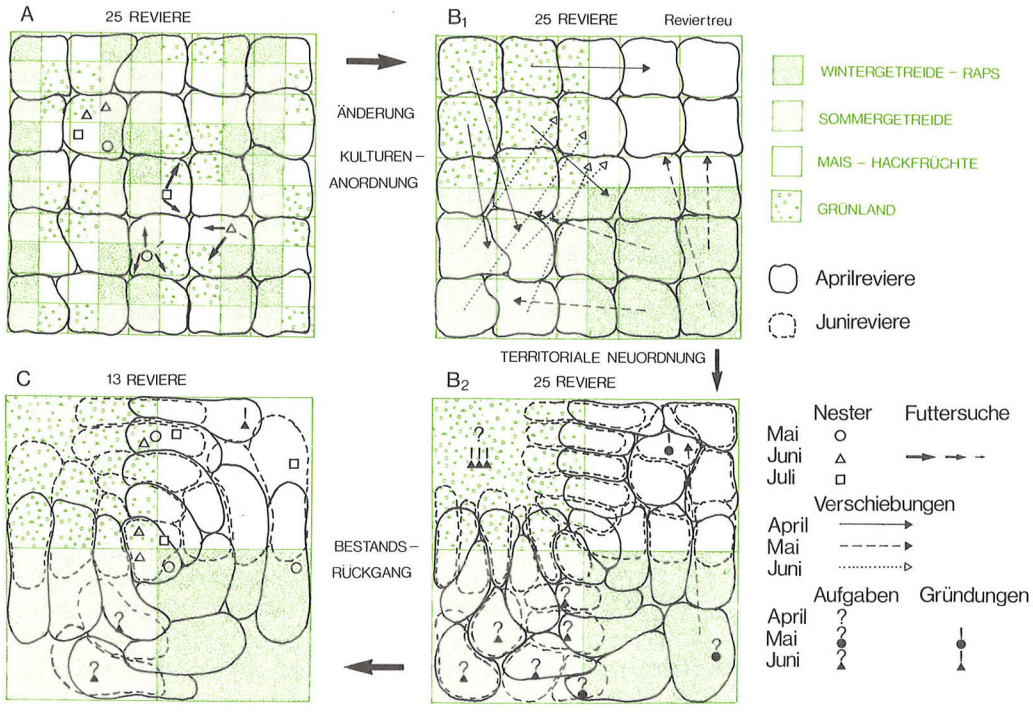


Abb. 21. Modell, das den Einfluss unterschiedlicher Kulturenanordnung bei identischem Kulturenangebot auf Bestandsgrösse, Revieranordnung und Revierstabilität darstellt und den möglichen Ablauf des Bestandsrückgangs infolge einer Güterregulierung aufzuzeigen versucht. In kleinparzellierten Agrarlandschaften mit gleichmässiger Kulturenmischung (A) sind hohe Dichten möglich, die Reviere bleiben ± stabil und es existiert nur ein geringes Reviergrössengefälle. In grossparzelligen Agrarlandschaften sind die Dichten bedeutend geringer und es ist ein erhebliches Reviergrössengefälle vorhanden mit stabilen, kleinen Revieren in Teilgebieten mit guter Kulturenmischung bis hin zu sehr grossen Revieren mit hohen Verschiebungsraten und Revieraufgaben (C). In beiden Fällen (A & C) dürfte sich bei langfristiger Konstanz des Angebots ein stabiler Bestand mit unterschiedlicher Flächenproduktivität/Dichte (s. Kap. 5.2.7.) und variierendem Territorialverhalten (s. Kap. 2.2.) einstellen, während in der instabilen Phase nach der Güterregulierung (B) infolge verminderter Nachwuchsrate der Bestand rasch abnehmen dürfte (Erläuterungen im Text). – *Model explaining the influence of the crop distribution pattern on Skylark abundance, territory distribution and stability, and how the rearrangement of plots results in a decline of the Skylark population. The total area covered by each crop type remains unchanged. (A) On farmland with small plots and even crop distribution high densities are possible; territories remain unchanged throughout the breeding season. (C) Where plots are large, Skylark densities are much lower and territory sizes are variable. Some that include different crop types may be small and stable, but large ones have high shift rates, and others may even be abandoned. In both cases (A) and (C), stable populations with different density, productivity and territorial behaviour should eventually be established, if crop availability remains constant in a long term. At (B), the population will decline rapidly during an unsteady phase after the farmland has been altered, because of low productivity (see text).*

der Kulturen kann auf unterschiedliche Art gemildert sein; so wenn die Limitierung durch relativ dauerhaftes und erfolgversprechendes Nistplatzangebot an Wegrändern gedämpft wird; oder wenn einzelne kleine Parzellen einer strukturell wichtigen Kultur in ein grossparzelliges, einförmiges Gebiet eingestreut sind (z. B. Sommergetreideparzellen als bedeutende Neststandortkultur in Sierentz, Tafel 14). Zeitweise hohe Dichten in einzelnen Kulturen führen bei Hochrechnungen und Missachtung der Kulturenmischung leicht zu unklaren Vorstellungen über die Bedeutung einzelner

Kulturen (z. B. Robson & Williamson 1972). Verteilung und Stabilität der Reviere sind immer von der spezifischen Kulturenanordnung und der Konstanz der Fruchtfolge abhängig; für minimale Reviergrössen sind jedoch die Flächenanteile der verschiedenen Kulturen innerhalb des Reviers entscheidend, wobei vor allem Grünland (Luzerne, 1–3jährige Kleegrasbestände) eine bedeutende Rolle zu spielen scheint (Knight & Shepherd 1985, O'Connor & Shrubb 1986), insbesondere hinsichtlich des Angebots an Nestlingsnahrung (Schläpfer in Vorb.).

8. Feldlerche und landwirtschaftliche Praxis

Die Intensivierung der Landwirtschaft durch (1) grossräumige Umstrukturierung (Güterzusammenlegung, Melioration usw.), (2) Änderung der Kulturenanteile (Entflechtung Ackerbau – Viehwirtschaft, regionale Spezialisierung, neue Kulturen) sowie (3) Intensivierung der Anbaumethoden (Mechanisierung, Dünger- und Spritzmitteleinsatz) wird vermutlich weiterhin einen negativen Einfluss auf die Bestandsentwicklung der Feldlerche ausüben. Grundlegend limitierend wirken Güterzusammenlegungen zu Betrieben mit grossen Wirtschaftsparzellen (> 5 ha), unabhängig von der jeweiligen Kulturenanordnung. Ebenfalls stark limitierend wirkt ein zunehmend einseitiges Kulturenangebot infolge Aufgabe der Mischwirtschaft (Abnahme des Grünlandanteils in Ackerbaugebieten) oder aufgrund ungleicher Erträge (Abnahme des Sommergetreides zugunsten des Wintergetreides). Der Einfluss der Intensivierung der Anbaumethoden auf das Nahrungsangebot lässt sich aufgrund meiner Untersuchungen nicht beurteilen. Völlige Beseitigung des Unkrauts und zunehmend homogenere Kulturen verkürzen jedoch den Zeitraum optimalen Nistplatzangebots (Teil B); dies kann zu einer höheren Synchronisation der Eiablage führen, was das Risiko erhöht, aber nicht generell eine geringere kulturenspezifische Nachwuchsrate nach sich ziehen muss.

Für eine hohe Dichte optimal dürfte ein konstanter Fruchtwechsel sein, der auf Rasterflächen von maximal 2 ha alle vier strukturellen Hauptkulturen aufweist; die Parzellen dürften also bei Blockform nicht grösser als etwa 2 ha sein (Abb. 21). Ein optimales Flächenverhältnis der verschiedenen Kulturen in Bezug auf die mittlere Reviergrösse lässt sich ohne detaillierte nahrungsökologische Studien nicht angeben. Hinweise auf grossflächig höhere Dichten in Gebieten mit Mischwirtschaft liegen bis anhin aus England vor (O'Connor & Shrubb 1986). In Gebieten mit sehr einseitigem Kulturenangebot (z. B. Wintergetreide – Mais) könnte ein extensiv genutzter, heterogener, als Neststandort erfolgreich genutzter Wegrand bestandserhaltend bzw. -fördernd wirken; ebenso dürften magere, heterogene und nicht sehr hochwüchsige Heuwiesen, welche die Feldlerchen während annähernd der ganzen Saison nutzen können, einen positiven Einfluss ausüben.

Dank. Mein herzlicher Dank geht an alle Personen, die in irgendeiner Weise zum Gelingen der vorliegenden Arbeit beigetragen haben. Ganz besonders danken möchte ich Prof. Dr. U.N. Glutz von Blotzheim, der die Arbeit geleitet, mir jederzeit mit beherzigenswertem Rat zur Seite gestanden und das Manuskript kritisch durchgelesen hat. Dr. R. Luder gab etliche Hinweise, welche mir den Einstieg ins Thema erleichterten. Zahlreiche Beamte in Altkirch, Mulhouse, Liestal, Solothurn und Möhlin stellten Grundbuchpläne zusammen und händigten mir geeignete Kopien aus. M. Fischer, Forstamt Baselland, stellte mir freundlicherweise einen Arbeitsplatz zur Auswertung von Falschfarbenluftbildern zur Verfügung. Allen Bauern, insbesondere J. Berger und H. Gerber in Gempen, danke ich für ihr anhaltendes Verständnis, welches sie meiner Tätigkeit auf ihren Feldern entgegengebracht haben, sowie für die zahlreichen Gespräche über aktuelle Probleme und Tendenzen in der Landwirtschaft. M. Baumann hat mir die verfügbaren Witterungsdaten der Region für die Jahre 1983–1986 zusammengestellt. Wichtige Ansätze und methodische Lösungen ergaben sich in Gesprächen mit P. Keusch und Dr. Ch. Marti. Wertvolle Hinweise und aktive Unterstützung im Felde gewährten mir R. Hürzeler, P. Illi, B. Rieder, B. Schelbert und M. Weggler.

Pilot X. Urben ermöglichte mit einem zielsicheren Flug Aufnahmen der Untersuchungsflächen aus der Feldlerchenperspektive. Schliesslich bin ich Dr. E. Sutter sehr dankbar für die sorgfältige Durchsicht des Manuskripts und anregende Verbesserungsvorschläge, Dr. W. Suter für die aufwendige Überarbeitung des englischen Texts und der Stiftung Emilia Guggenheim-Schnurr der Naturforschenden Gesellschaft in Basel für ihren stattlichen Druckkostenbeitrag, der die Publikation der ganzen Arbeit im Zusammenhang ermöglicht hat. Ferner danke ich meinem Grossvater, der mich bereits in jungen Jahren für die Vogelwelt zu begeistern vermochte, und L. Aebischer, M. Bodio, S. Hausmann, T. Kaiser, Dr. P. Loeb, W. Müller sowie all meinen ungenannten Freunden für ihr Verständnis und ihre moralische Unterstützung. Und nicht zuletzt bin ich meiner Mutter und W. Schacher in Dankbarkeit verbunden für ihre Geduld und ihr stetes Wohlwollen, ohne das diese Arbeit kaum möglich gewesen wäre.

Zusammenfassung, Summary

Die Intensivierung der Landwirtschaft wird allgemein als Ursache für den Rückgang der Feldlerche in vielen Agrarlandschaften Mittel- und Westeuropas betrachtet. Vorliegende Arbeit untersucht vergleichend bisherige Thesen für die unterschiedlichen Siedlungsdichten (Bodenqualität, Kulturenangebot, Parzellierungsgrad, Bewirtschaftungsweise). Genauere Kenntnisse der ökologischen Ansprüche sollen Grundlage bilden für ein besseres Verständnis der Einnischung der Feldlerche in das Kulturenmosaik und die Wirkungsweise der Intensivierung auf die Bestandsentwicklung.

Teil A
Siedlungsdichte, Revierverteilung und Kulturenpräferenz wurden 1983–1986 auf 10 Untersuchungsflächen in unterschiedlich strukturierten Agrarlandschaften der Nordwestschweiz und des Elsass ermittelt.

Siedlungsdichte. Bedeutenden Einfluss auf Reviergrösse (1,8–4,8 ha) und Siedlungsdichte (0,9–3,0 Reviere/10 ha) hat das Verteilungsmuster der strukturell unterschiedlichen Kulturen (Wintergetreide/Raps, Sommergetreide, Mais/Hackfrüchte/Gemüse, Grünland). Steigende Parzellengrösse bzw. abnehmende Kulturenvielfalt (gemessen auf einer Rasterfläche von 0,25 ha) haben eine signifikante Zunahme der Reviergrösse zur Folge. Für hohe Siedlungsdichten ist charakteristisch, dass trotz kleineren Revieren solche mit Anteil an 3–4 Kulturen dominieren. Bodenqualität, naturräumliche Faktoren, Flächenanteile der verschiedenen Kulturen und Einzelkulturen spielen eine vergleichsweise untergeordnete Rolle.

Revierverteilung und Revierverschiebungen. Bei der Reviergründung werden zu Vertikalstrukturen Abstände eingehalten. Zu lückiger Besiedlung führen ferner grosse Parzellen (besonders Mais, Grünland) und geringe Kulturenmischung. Wird die Lokomotion durch die heranwachsende Vegetation behindert, kommt es zu Revierverschiebungen, zunehmender Nutzung suboptimaler Räume und teils zu vorzeitigen Revieraufgaben. Je grösser die Parzellen und je geringer die Kulturenmischung, um so zahlreicher und weitreichender sind die Revierverschiebungen.

Kulturenpräferenz. Wintergetreide und Raps werden nur im April dem Angebot entsprechend genutzt und verlieren ihre Attraktivität ab einer Bestandshöhe von 20–25 cm; ersteres wird aber erst nach dem Ährentrieb völlig gemieden. Sommergetreide wird vom Einbringen der Saat bis zu einer Bestandshöhe von 10–25 cm stark bevorzugt; Anteil und Parzellenverteilung sind für die Siedlungsdichte von ausschlaggebender Bedeutung, denn im Juni stellt es die wichtigste Neststandortkultur dar. Mais-, Hackfrucht- und Gemüseäcker, Wegrandgesellschaften und Brachen bilden zeitweise wichtige Ausweichhabitate; ihre Bedeutung als Neststandort ist in hohem Masse von Struktur und Verunkrautung abhängig. Die schnellwüchsigen und in kurzen Intervallen mehrmals geschnittenen Grünfutterbestände werden nach der Mahd kurzfristig intensiv besucht, bieten sich aber nur eingeschränkt für erfolgreiche Bruten an.

Teil B
Die 1983–1987 an 14–18 Brutpaaren durchgeführte Untersuchung befasst sich mit Territorialität, Brutbiologie und Populationsdynamik des Feldlerchenbestands einer kleinflächig strukturierten Agrarlandschaft. Die Untersuchungsfläche (76 ha) liegt bei Gempen im Tafeljura; die Bewirtschaftung des teilweise flachgründigen Bodens ist geprägt durch eine ausgewogene Mischwirtschaft, mit hohen Anteilen an Winter- und Sommergetreide, Mais und Klee/Gras; der Dünger- und Spritzmitteleinsatz auf den über Mergelwegen erschlossenen Feldern ist relativ hoch.

Territorialität. Der Bestand bleibt von Mitte April bis Ende Brutsaison bis auf vereinzelte Einwanderer konstant, die Territoriumsgrenzen sind aber nicht stabil. Die Feldlerchen reagieren vielmehr durch flexible Territorialität auf Strukturänderungen ihres Habitats und versuchen so, Selbsterhaltung und Produktivität zu optimieren. Revierverschiebungen treten insbesondere infolge beeinträchtigter Lokomotion durch die Vegetationsentwicklung oder randlicher Lage wichtiger Ressourcen auf. Trotz Revierverschiebungen und in einzelnen Revieren zeitweise limitiertem Nistplatzangebot wird auf Populationsebene eine starke Dispersion gleichzeitig aktiver Nester aufrechterhalten. Hohe Revierverschiebungsraten beeinflussen den Bruterfolg negativ.

Nistplatzwahl. Jede Kultur weist in Abhängigkeit von Struktur, Homogenität und Unkrautbesatz eine für den Nestbau optimale Phase auf. Zwischen den

Optimalphasen von Winter- und Sommergetreide sowie Mais treten auf Populationsebene kaum Lücken auf. Folgegelege werden nur bei frühem Verlust früher Erstbruten in derselben Kultur angelegt. Wiesen, Luzerne und Klee/Gras dienen fast ausschliesslich Ende Saison oder bei Fehlen günstigerer Kulturen als Neststandort.

Brutperiode. Für die Agrarlandschaft charakteristisch sind (1) die starke zeitliche Streuung der Erstbruten, (2) die zeitliche Dehnung der Brutperiode sowie (3) die begrenzte Anzahl möglicher Brutversuche pro ♀. Wegen des innerhalb des Reviers räumlich und zeitlich begrenzten Nistplatzangebots dauert es von einem Brutverlust bis zum Legebeginn für die Folgebrut fast doppelt so lang wie in natürlichen Habitaten. Folgegelege nach erfolgreichen Bruten entstehen in der Regel erst, wenn die Jungvögel unabhängig geworden sind.

Brutbiologie. Adaptive Anpassungen an die Agrarlandschaft lassen sich nicht erkennen. Die mittlere Gelegegrösse war im Jahr mit der geringsten ♀-Dichte mit 4,0 Eiern signifikant grösser als in den beiden anderen Jahren mit 3,6 Eiern. Die Gelegegrösse nimmt im Laufe der Saison von 3,3 (April) auf 3,9 (Juli) zu.

Produktivität. ♀ legen im Mittel 7,4 Eier (2 Gelege); die Produktivität/♀ beträgt 2,7 Jungvögel. Der Gesamtbruterfolg (37%) steigt vom Erst- zum Drittbrutversuch von 29% auf 48%. Die alljährliche Flächenproduktivität ist mit etwa 5,7 Jungvögeln/10 ha nahezu stabil. Die Produktivität der Population steigt mit zunehmender ♀-Dichte trotz abnehmender individueller Produktivität leicht an. Gelege- und Nestlingsverluste sind saison- und kulturenspezifisch. Die Bruten in Getreide stellen etwa 70% der Populationsproduktivität. Direkte Brutverluste durch landwirtschaftliche Arbeiten beschränken sich auf Ausfälle durch Grünlandmahd.

Populationsdynamik. Abgesehen von einem markanten Bestandsrückgang bei den ♂ nach dem Winter 1984/85 und bei den ♀ nach dem Winter 1985/86 schwankte der Bestand in engen Grenzen. Mit Ausnahme von 1985 waren die ♂ stets in der Überzahl. Die Rückkehrrate Adulter betrug bei grossen Schwankungen von Jahr zu Jahr bei ♂ durchschnittlich 70%, bei ♀ 42%. Das Geschlechterverhältnis und die Rückkehrrate der geburtortstreuen Einjährigen folgen in den einzelnen Jahren jeweils den Bestandstrends der Adulten; die Rückkehrrate der nestjung beringten Jungvögel beträgt im Mittel 11%. Die errechnete Immigrationsrate macht bei ♂ 22%, bei ♀ 40% aus; der Selbstrekrutierungsgrad der Population beläuft sich bei ♂ und ♀ auf knapp ⅓.

Schlussfolgerungen

Die Untersuchung zeigt, dass die unterschiedliche, zeitlich gegeneinander verschobene Entwicklung der landwirtschaftlichen Kulturen ein im Laufe der Saison spezifisch variierendes Ressourcenangebot bewirkt. Grosse Kulturenvielfalt auf kleinem Raum gewährleistet optimale Verhältnisse; sie erlaubt der Feldlerche, mit einem kleinen Revier auszukommen, und fördert Siedlungsdichte und Revierstabilität. Bei geringer Kulturenmischung nimmt das Reviergrössengefälle zu; ein steigender Anteil strukturarmer Reviere führt zu geringer Dichte und zahlen- und umfangmässig zunehmenden Revierverschiebungen im Saisonverlauf.

Mittels eines graphischen Modells (Abb. 21) werden die wichtigsten Ergebnisse der Untersuchung zusammengefasst und Thesen über den Ablauf des Bestandsrückgangs infolge Güterregulierung erläutert; hieraus werden Empfehlungen für bestandserhaltende Massnahmen in Agrarlandschaften abgeleitet.

Population ecology of the Skylark *Alauda arvensis* in intensely used farmland

The improvement of farming methods is generally considered responsible for the decline of Skylark numbers in farmlands of Western und Central Europe. In this paper current hypotheses explaining population density variation by soil quality, crop types, plot size, and management techniques are tested. A better knowledge of the ecological needs of the Skylark should help to understand the niche occupied within the mosaic of crops and how modernized farming methods affect populations.

Part A

Density, territory distribution and crop preference of Skylarks were recorded from 1983 to 1986 in 10 structurally different study areas near Basel.

Abundance. The distribution pattern of structurally different crops (winter cereals/rape, spring cereals, maize/roots/vegetable, grassland) has a major influence on territory size (1,8–4,8 ha) and density (0,9–3,0 territories/10 ha). Territory size increases with increasing plot sizes and decreasing crop diversity (expressed per 0,25 ha). Although territory sizes are small when densities are high, such territories usually contain 3–4 crop types. Soil quality, climatic factors, variation in the relative sizes of structurally different plots within study areas, or the presence of specific crop types are of minor importance.

Territory distribution and shifts. When establishing territories, Skylarks keep away from vertical structures. Where there are large plots (especially maize or tall grassland) and low crop diversity, territories are grouped discontinuously. When ground locomotion is hindered by vegetation growth, Skylarks shift territories, use more suboptimal areas or give up territories. With large plots and low crop diversity, territories are shifted more frequently and over longer distances.

Crop preference. Winter cereals and rape are used according to their availability only in April. They become unattractive as they grow higher than 20–25 cm. However, winter cereals are completely

avoided only when the ears are fully developed. Spring cereals are much preferred while plant height does not exceed 10–25 cm. In June, most nests are in spring cereals, and thus Skylark density mainly depends on the proportion and distribution pattern of spring cereals. Plots of maize, roots and vegetable, road verges and fallow land may sometimes become important secondary habitats. Their suitability for nesting highly depends on the structure and degree of weediness. Fast-growing grasslands, that are regularly cut in short intervals, are intensively used for feeding when freshly cut. Their suitability for nest-building and successful breeding is however limited.

Part B

A Skylark population of 14–18 breeding pairs was studied for five years (1983–1987) with respect to resource utilization, breeding biology and population dynamics. Limiting factors and the effects of the improvement of farming methods on the Skylark populations are analyzed. The 76 ha study area was situated on a plateau in the Jura hills, where small-scale farming is still practised. Soils are shallow at places, and there are mixed cultivations mainly of winter and spring cereals, maize and grass/clover. The farmers apply relatively high quantities of fertilizer and pesticides.

Territoriality. Apart from a few later arrivals, the population remains stable from mid April until the end of the breeding season. Territory boundaries, however, change during this period. Skylarks react to the alteration of their habitat structure by shifting their territories. Doing so, they try to optimize survival and reproduction. Territory shifts occur mainly when ground locomotion is hindered by growing vegetation or when important resources are situated near the territory margins. Even when territories are shifted, or when there is a shortage of suitable nest sites in some territories, the even dispersion of simultaneously active nests is maintained within the population. High rates of territory shifts have a negativ influence on breeding success.

Nest site selection. With respect to growth stage, homogeneity or weediness, each crop type is optimally suited for nest-building during a certain time span only. The best times in winter cereal, spring cereal and maize follow each other immediately. Two consecutive clutches may be laid in the same crop type only, when an early first clutch is lost soon after laying. Nests are built in meadows, lucerne or in clover/grass only late in the breeding season or when more suitable crops are not available.

Breeding season. Broods on farmland are characterized by (1) an extreme temporal variation in the onset of first laying, (2) a long breeding season and (3) the limited number of broods a female can attempt. Suitable nest sites are limited in space and time within a territory throughout the breeding season, and the time between nest loss and the onset of a replacement clutch is nearly twice as long as in natural habitats. Clutches following a successful brood are usually started only when the fledglings are fully independent.

Breeding biology. Skylarks apparently have no adaptations to breeding in farmland. In the year when female density was lowest, mean clutch size (4,0) was higher than in the two other years (3,6). Clutch size increases seasonally from 3,3 (April) to 3,9 (July).

Productivity. Mean egg production per female is 7,4 (2 clutches), and productivity is 2,7 fledglings. Mean breeding success is 37%, it increases from first (29%) to third breeding attempt (48%). Productivity per area does not vary much from 5,4 to 5,9 fledglings/10 ha. The productivity of the population increases slightly with increasing female density in spite of decreasing individual productivity. Clutch and nestling loss frequencies depend on season and crop type. Broods in cereals account for roughly 70% of the population productivity. Cutting grass is the only farming activity directly responsible for nest losses.

Population dynamics. Males declined markedly after the winter 1984/85 and females after 1985/86. Otherwise the population remained fairly stable. There was always a surplus of males except in 1985. On average 70% of males and 42% of females returned, but there were large fluctuations. The return rate of one-year old birds was 11%; their sex ratio corresponded with that of returning adults. Immigration rate is calculated as 22% in males and 40% in females; almost one third of both males and females in the population are native.

Conclusions

The differences in the seasonal development between crop types are responsible for specific resource variations during the breeding season. Small-scale farming with high crop diversity offers optimal conditions. Territories can be kept small, and density and territory stability are high. Territory size variability increases with low crop diversity. Where territories are structurally poor, density is lower, and the incidence of territory shifts and shifting distances are higher. The availability of two or more crop types within a territory is important throughout most of the breeding season.

The main findings on space utilization by Skylarks during the breeding season and hypotheses on how the Skylark decline is due to changes in farmland structure are illustrated by a graphic model (fig. 21); recommendations for saving the species on farmland are given.

Literatur

BERGER, M. & A. GÖSSLING-BEDNAREK (1973): Statistische Auswertung der Siedlungsdichte von Feldlerchen. Vogelwelt 94: 21–26.

BERTHOLD, P. (1976): Methoden der Bestandserfassung in der Ornithologie: Übersicht und kritische Betrachtung. J. Orn. 117: 1–69.

BEZZEL, E. (1982): Vögel in der Kulturlandschaft. Stuttgart, 350 S.

BLANA, H. (1978): Die Bedeutung der Landschaftsstruktur für die Vogelwelt. Beitr. Avifauna Rheinland 12: 225 S.

BLASZYK, P. (1966): Moderne Landwirtschaft und Vogelwelt. Int. Rat Vogelschutz, Dtsch. Sekt. 6: 36–46.

BUB, H. (1976): Vogelfang und Vogelberingung zur Brutzeit. Neue Brehm-Bücherei 470, Wittenberg Lutherstadt, 2. Aufl., 112 S.

BUSCHE, G. (1975): Zur Siedlungsdichte und Ökologie von Sommervögeln in der Marsch Schleswig-Holsteins. Corax 5: 51–101. – (1982): Zur Revier-Erfassung bei der Feldlerche *(Alauda arvensis)* nach der Kartierungsmethode. Vogelwelt 103: 71–73.

CHRISTEN, W. (1984): Zur Siedlungsdichte der Feldlerche *Alauda arvensis* in naturnahem und ausgeräumtem Kulturland. Orn. Beob. 81: 73–74.

CODY, M.L. (1966): A general theory of clutch size. Evolution 20: 174–184.

DAVIES, S. (1981) Skylarks at Gibraltar Point, Lincolnshire. Ring. & Migr. 3: 173–179.

DELIUS, J.D. (1963): Das Verhalten der Feldlerche. Z. Tierpsychol. 20: 297–348. – (1965): A population study of Skylarks *Alauda arvensis*. Ibis 107: 466–492. – (1969): A stochastic analysis of the maintenance behaviour of Skylarks. Behaviour 33: 137–178.

VAN DIJK, A.J. & B.L.J. VAN OS (1982): Vogels van Drenthe. Assen.

EDGAR, W.H. & A.J. ISAACSON (1974): Observation on skylarks damage to sugar beet and lettuce seedlings in East Anglia. Proc. Ass. Appl. Biol. 76: 335-337.

EWALD, K.C. (1969): Agrarmorphologische Untersuchungen im Sundgau unter besonderer Berücksichtigung der Wölbäcker. Tätber. natf. Ges. Basell. 27: 7–178. – (1978): Der Landschaftswandel. Zur Veränderung schweizerischer Kulturlandschaften im 20. Jahrhundert. Tätber. natf. Ges. Basell. 30: 55–308.

FRANK, D. (1984): Populationsuntersuchungen an der Feldlerche *(Alauda arvensis)* in intensiv genutzten landwirtschaftlichen Gebieten. Unveröff. Dipl.arb. Math.-Nat. Fak. Univ. Köln, 67 S.

FREI, E. et al. (1980): Bodeneignungskarte der Schweiz. Eidg. Justiz- und Polizeidepartement, Bern, 145 S.

GALLAND, B. (1972): Vogelsiedlungsdichten im südniedersächsischen Kulturland (Leinetal/Kreis Alfeld). Beitr. Naturk. Nieders. 25: 34–42.

GARVE, E. & M. FLADE (1983): Die Vögel der Südheide und der Aller-Niederung. Celler Ber. Vogelkde 4: 25–29.

GLOE, P. (1979): Siedlungsdichte und Brutplatzwahl der Brutvögel des Alten Meldorfer Sommerkooges. Corax 7: 3–36.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & K.M. BAUER (1985): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 10 Passeriformes, Alaudidae – Prunellidae. Wiesbaden (Feldlerche S. 232–281).

GREEN, R.E. (1978): Factors affecting the diet of farmland Skylarks. J. Anim. Ecol. 47: 913–928. – (1980): Food selection by Skylarks and grazing damage to sugar beet seedlings. J. appl. Ecol. 17: 613–630.

GREENWOOD, P.J. (1980): Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Anim. Behav. 28: 1140–1162.

GROSJEAN, G. (1980): Die Schweiz – Der Naturraum in seiner Funktion für Kultur und Wirtschaft. Geograph. Inst. Univ. Bern, 31 S.

HARDMAN, J.A. (1974): Biology of the skylarks. Ann. appl. Biol. 76: 337–341.

HAUN, M. (1931): Statistische Untersuchungen über die Eierzahl in den Gelegen der drei Lerchenarten *(Alauda arvensis, Galerida cristata* und *Lullula arborea)* sowie der Goldammer *(Emberiza citrinella)*. Beitr. FortPflBiol. Vögel 7: 135–138.

HEGELBACH, J.H. (1984): Untersuchungen an einer Population der Grauammer *(Emberiza calandra* L.): Territorialität, Brutbiologie, Paarbindungssystem, Populationsdynamik und Gesangsdialekt. Diss. Phil. Fak. Univ. Zürich, 137 S.

HILDÉN, O. (1965): Habitat selection in birds. Ann. zool. fenn. 2: 53–75.

JENNY, M. (1984): Untersuchungen an einem Feldlerchenbestand der intensiv genutzten Agrarlandschaft. Unveröff. Diplomarb. Zool. Mus. Univ. Zürich, 63 S.

VON KALITSCH, L. (1930): Eierzahl der Feldlerche. Beitr. FortPflBiol. Vögel 6: 209.

KNIGHT, A.C. & K.B. SHEPHERD (1985): The Effect of Agricultural Improvement on some Upland breeding Birds in Wales. Newtown, Royal Society for the Protection of Birds.

LABITTE, A. (1957): Notes biologiques sur l'Alouette des champs *(Alauda arvensis* L.) dans le centre nord-ouest de la France. Oiseau 27: 59–71.

LEBEURIER, E. & J. RAPINE (1935): Ornithologie de la Basse-Bretagne. L'alouette des champs. Oiseau 5: 258–283.

LUDER, R. (1983): Verteilung und Dichte der Bodenbrüter im offenen Kulturland des schweizerischen Mittellandes. Orn. Beob. 80: 127–132.

MACKOWICZ, R. (1970): Biology of the Woodlark in the Rzepin Forest (Western Poland). Acta zool. cracov. 15: 61–160.

MARCHANT, J.H. & P.A. HYDE (1978): Bird population changes for the years 1976–77. Bird Study 25: 245–252. – (1980): Bird population changes for the years 1977–78. Bird Study 27: 35–40. –

(1980): Bird population changes for the years 1978–79. Bird Study 27: 173–178. – (1981): Bird population changes for the years 1979–1980. Bird Study 28: 147–152. – (1982): Bird population changes for the years 1980–81. Bird Study 29: 143–148. – (1983): Bird population changes for the years 1981–82. Bird Study 30: 127–133.

MILDENBERGER, H. (1950): Untersuchungen über die Siedlungsdichte der Vögel in der ackerbaulich genutzten Kulturlandschaft. Bonn. zool. Beitr. 1: 221–238.

O'CONNOR, R.J. & M.SHRUBB (1986): Farming and birds. Cambridge, 290 S.

OELKE, H. (1968): Wo beginnt bzw. wo endet der Biotop der Feldlerche? J. Orn. 109: 25–29.

PÄTZOLD, R. (1963): Die Feldlerche. Neue Brehm-Bücherei 323, Wittenberg Lutherstadt, 104 S., 2. erw. Aufl. 1975, 144 S., 3. unv. Aufl. 1983.

PEITZMEIER, J. (1969): Die Vogelwelt der westfälischen Getreidelandschaften. Bonn. zool. Beitr. 20: 151–163.

PUCHSTEIN, K. (1966): Zur Vogelökologie gemischter Flächen. Vogelwelt 87: 161–176.

RHEINWALD, G. (1977): Der Einfluss des Menschen auf die heimische Vogelfauna. Decheniana 130: 254–258.

RJABOW, W.F. (1968): Die Nahrung der Feldlerche in der Kustanai-Steppe. Falke 15: 112–118.

ROBSON, R.W. & K.WILLIAMSON (1972): The Breeding Birds of a Westmorland Farm. Bird Study 19: 202–214.

SCHERNER, E.R. (1981): Die Flächengrösse als Fehlerquelle bei Brutvogel-Bestandsaufnahmen. Ökol. Vögel 3: 145–175.

SCHREIBER, K.F. et al. (1977): Wärmegliederung der Schweiz. Eidg. Justiz- und Polizeidepartement, Bern, 69 S.

SCHUSTER, S. (1982): Rasterkartierung Bodensee – eine halbquantitative Brutvogel-Bestandsaufnahme. Vogelwelt 103: 24–31.

WALLER, J. (1968): 6. Drag netting. Ringer's Bull. 3: 13.

WALTER, H. (1973): Zum anthropogenen Charakter der rheinischen Vogelwelt. Charadrius 9: 40–51.

WITSACK, W. (1968): Beiträge zur Biologie der Haubenlerche. I. Fortpflanzungsbiologie. Naturkdl. Jber. Mus. Heineanum 3: 47–66.

ZENKER W. (1982): Beziehungen zwischen dem Vogelbestand und der Struktur der Kulturlandschaft. Beitr. Avifauna Rheinland 15: Feldlerche 68–71.

Alex Schläpfer, Murbacherstrasse 36, CH-4056 Basel

Schriftenschau

BEZZEL, E. (1988): **Vögel.** BLV Bestimmungsbuch mit Schnellbestimm-System. Mit Sonderteil: Seltene Arten, Jungvögel, Nester und Eier. BLV-Verlag München, Wien, Zürich, 239 S., 92 Farbtaf., zahlr. Skizzen, DM 26.–. – Der hervorragende Ornithologe Bezzel wird nicht müde, in Zusammenarbeit mit dem rührigen BLV-Verlag immer wieder neue Vogelbücher zu schaffen, wobei er bestrebt ist, die Eintönigkeit der Sparte «Bestimmungsbuch» durch originelle Ideen zu durchbrechen. In den drei «Intensivführern» (Orn. Beob. 82/1985 S. 84 und 83/1986 S. 110; hier Druckfehler: Ablauf-Bewegung statt richtig Abauf-Bewegung) wusste er geschickt, allgemeine ökologische Gesetzmässigkeiten in die Artendarstellung einzuflechten, und diesmal soll ein «Schnellbestimmungs-System» dem unerfahrenen Anfänger den Einstieg in die Artenkenntnis erleichtern. Doch ich kann es nicht verhehlen: Dieses Buch gibt mir einige Rätsel auf! Schon beim ersten Blick auf den Umschlag: Eine wunderschöne Aufnahme eines Gartenrotschwanzes, der aber verblüffenderweise einen auffallenden weissen Flügelspiegel aufweist! Hat sich da tatsächlich ein ♂ der westasiatischen Unterart *samamisicus* in dieses Anfängerbuch verirrt oder handelt es sich eventuell um einen Bastard zwischen Garten- und Hausrotschwanz? Die Frage bleibt leider ungelöst! Eine zweite Frage: Ist der Verfasser wirklich überzeugt davon, dass sein erstaunlich ausgeklügeltes Bestimmungssystem den Anfänger so rasch zur sichern Artkenntnis führt? Diesem System folgend, kann der Anfänger durch die Beantwortung von drei Fragen aus der Fülle der Vogelarten eine kleine Anzahl heraussondern, unter denen er die von ihm beobachteten auf der beschränkten Anzahl Tafeln rasch herausfinden wird. Die drei Kriterien, auf die es ankommt: 1. Grösse: In welche der sechs Kategorien von «kleiner als Sperling» bis «grösser als Haushuhn bis Schwan» gehört der fragliche Vogel? 2. Gestalt: Sind Schnabel, Beine oder Schwanz lang oder alle diese Teile normal gestaltet? 3. Gefiederzeichnung: Ist der Vogel auffallend hell-dunkel, also kontrastreich, gefärbt oder ziemlich einheitlich, nicht kontrastierend? Mit entsprechenden Symbolfiguren auf Randleisten findet der Beobachter die paar Tafeln, deren eine den gesuchten Vogel darstellt. Doch, wird ein Anfänger den rindenfarbigen Baumläufer zu den kontrastreichen Arten zählen, wenn er die beschattete, an die Rinde gepresste helle Unterseite nicht sieht? Und auch die Zugehörigkeit zu den langschnäbligen Arten wird ihm schon auf kurze Entfernung entgehen. Das sind nach Bezzels System also zwei Fehler von drei Antworten. Doch Bezzel rechnet auch mit derartigen Fehlermöglichkeiten. Auf der letzten Tafel der Serie, wo der Beobachter seinen Baumläufer vergeblich suchte, findet er eine ganze Reihe weiterer Arten, darunter unsern Baumläufer, mit Verweisen