

Einfluss des Lebensraums auf die Populationsdynamik des Neuntötters *Lanius collurio* am Fuss des Waadtländer Juras

Jean-Luc Zollinger



ZOLLINGER, J.-L. (2014): The influence of the habitat on the population dynamics of the Red-backed Shrike *Lanius collurio*. Ornithol. Beob. 111: 313–332.

Over a period of twenty years, 302 territories of Red-backed Shrikes were identified and described, in 291 of which breeding was confirmed. Over time land use in the study has changed, with an increase of oil-seed rape and a decrease of cereals and maize. 84 % of the territories contained hedges or small patches of thorn bushes. 80 % of territories were facing south or east, 60 % contained patches of steep slope. The shrub layer contained 58 bush and tree species but only 16 occurred with a frequency of >10 % and four thorny species dominated, occurring in >70 % of the territories. Territories contained a mean of 7.4 bush and tree species. 92 % of territories contained dominant lookout posts. The percentage of open ground or sparse vegetation was low. Cereals, permanent pasture and intensive meadows were the land-use types most frequently associated with territories (with or without reproduction). Probability of reproduction was highest where two types of crops were present: rape-maize, pasture-rape, pasture-maize, pasture-cereals. Pastures were over-represented in low-altitude territories but not in the densely occupied foothills of the Jura. There was no significant correlation between population density and the occurrence of the six main crops. In 20 % of territories reproduction was confirmed only once in 20 years, in 56 % four or more times. 62 territories were occupied in more than ten years. The proportion of suitable territories continues to decline, posing a threat to the long-term survival of the population.

Jean-Luc Zollinger, Chemin du Bochet 16, CH–1032 Romanel-sur-Lausanne, E-Mail jl.zollinger@bluewin.ch

Trotz zahlreicher gründlicher Untersuchungen ist die Populationsdynamik des Neuntötters *Lanius collurio* erst unvollständig verstanden, denn sie wird wahrscheinlich von Faktoren gesteuert, die auf unterschiedlichen zeitlichen und räumlichen Ebenen wirken (Schaub et al. 2011a): Der Bestand schwankt unter dem Einfluss von Umwelteigenschaften wie Klima, Lebensraumeignung, Attraktivität der Reviere und Nahrungsangebot sowie von anderen Faktoren wie Bestandsdichte, Überlebensraten und Ansiedlungsverhalten (Pasinelli et al. 2011). Das Problem wird dadurch kompliziert, dass

der Neuntöter mehr als die Hälfte des Jahres ausserhalb des Brutreviers verbringt (Cramp & Perrins 1993, Harris & Franklin 2000). Der Einfluss des Klimas wird diskutiert (Pasinelli et al. 2011, Schaub et al. 2011a, Metzmacher & Van Nieuwenhuyse 2012, Zollinger 2013), es scheint aber in den Brutgebieten nicht der ausschlaggebende Faktor zu sein.

Um Veränderungen in Verbreitung und Bestand einer Art zu verstehen, muss man ihre Abhängigkeit von ihren natürlichen und von ihren vom Menschen veränderten Lebensräumen kennen (Wiens & Rotenberry 1981, Gillings



Abb. 1. Revier mit grosser Qualität, das in 20 aufeinanderfolgenden Jahren besetzt war. Es enthält eine dornstrauchreiche Niederhecke, die jährlich sorgfältig gepflegt wird, umgeben von Dauerweide, die auch eine halbhohe Hecke mit zahlreichen Ansitzwarten enthält, und einer zweiten Kultur (im Wechsel vor allem Getreide und Intensivwiese) und grenzt an einen Weg mit offenem Boden. Ferreyres, 18. Mai 2013. Alle Aufnahmen J.-L. Zollinger. – *High-quality territory occupied in 20 consecutive years.*

& Fuller 1998). Entscheidend für den Neuntöter sind Lage, Zusammensetzung und Struktur des Reviers (Brambilla et al. 2007), Bodennutzung (angebaute Kulturpflanzen), Vorhandensein und Zugänglichkeit der Nahrung (Solari & Schudel 1988, Goławski & Goławska 2008) sowie Prädation (Lima 1992, Hunt 1996, Bollmann et al. 1997, Söderström 2001, Roos & Pärt 2004). Das Zusammenspiel dieser Faktoren bestimmt die Attraktivität des Reviers. Dieses beeinflusst die demografischen Parameter wie den Bruterfolg (Gelegegrösse, Nachwuchsrate, Fitness und Überlebensrate von Jung- und Altvögeln; Leugger-Eggimann 1997, Müller et al. 2005). Weil der Neuntöter ein riesiges Verbreitungsgebiet hat (Cramp & Perrins 1993, Lefranc & Worfolk 1997), ist auch die Vielfalt der Lebensräume beträchtlich; sie wird widergespiegelt von zahlreichen regionalen Studien (Lefranc 1979, Jakober & Stauber 1981, 1987, Brandl et al. 1986, Van Nieuwenhuysse & Vandekerkhove 1992, Olsson 1995, Zollinger & Zollinger 1999, Fornasari & Massa 2000,

Goławski 2006; Übersichten in Cramp & Perrins 1993, Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Neuere multifaktorielle Lebensraummodelle (Kuzniak & Tryjanowski 2000, Vanhinsbergh & Evans 2002, Latus et al. 2004, Müller et al. 2005, Titeux et al. 2007, Brambilla et al. 2007, 2009, Goławski & Meissner 2008, Morelli 2012) bestätigen die Erkenntnisse aus den oben zitierten beschreibenden Untersuchungen: Der Neuntöter bevorzugt landwirtschaftlich mässig intensiv genutzte Landschaften mit einem Mosaik von landwirtschaftlichen Kulturen, Mähwiesen, kurzgrasigen Weiden sowie Niederhecken und Feldgehölzen (im Idealfall mit Dornsträuchern) und einem ausreichenden Angebot an Sitzwarten für die Jagd. Erstaunlich selten sind Studien wie jene von Van Nieuwenhuysse & Vandekerkhove (1992) und Zollinger (2006), bei denen auch die Gehölzvegetation (Hecken, Gebüsche) und ihre natürliche Entwicklung und Pflege einbezogen wurden. Dieser nicht-parametrische Faktor beeinflusst die Wahl des Neststandorts massgeblich.



Abb. 2. Die sehr lange Hecke in der Bildmitte war 1993 bereits vorhanden und von Extensivwiese umgeben. Sie hat in 9 der ersten 10 Jahre ein Brutpaar beherbergt, aber nur in 4 der letzten 10 Jahre. Ihre Höhe hat sich in dieser Zeit verdoppelt bis verdreifacht, und sie wird heute als ungeeignet für den Neuntöter klassiert. Cuarnens, 5. Mai 2013. – *A long hedge occupied in 9 of the 10 first years but in only 4 of the last 10, today unsuitable after having grown to two or three times the original height.*

Bei vielen Zugvogelarten, so auch beim Neuntöter, werden die besten Lebensräume von den dominanten ♂ besetzt, die auch als erste aus dem Winterquartier zurückkommen (Jakober & Stauber 1983, Brandl et al. 1986, Lanyon & Thompson 1986, Siikamäki 1995, Holmes et al. 1996, Hunt 1996, Söderström & Karlsson 2010, eigene Beob.). Um seinen Bruterfolg zu optimieren, entscheidet das später eintreffende ♀ über seine Ansiedlung nach der Qualität des Reviers und nicht nach jener des dort ansässigen ♂ (Tye 1991, Siikamäki 1995); so stellt es sicher, dass die nötigen Ressourcen im Revier vorhanden sind (Krohn 1992). Beim Neuntöter, bei dem die erfahrenen ♂ die besten Reviere besetzen, ergibt sich daraus eine effiziente Bestandsregulation (Rodenhouse et al. 1997): Wenn sich eine zunehmende Population in schlechtere Reviere ausbreitet, sinkt die Fortpflanzungsrate.

Der Neuntöterbestand im Untersuchungsgebiet hat im Verlauf unserer Studie zugenommen (Zollinger 2014). Somit stellt sich die Frage, ob

ein Zusammenhang zwischen der Siedlungsdichte und der Lebensraumqualität besteht. Zu diesem Zweck müssen die Faktoren ermittelt werden, die über die Attraktivität eines Reviers entscheiden, denn Pulliam (2000) stellte fest, dass viele Arten oft in scheinbar guten Lebensräumen fehlen und dafür in aus unserer Sicht suboptimalen Habitaten vorkommen. Van Horne (1983) und Krohn (1992) mahnen zur Vorsicht gegenüber der Annahme, die lokale Dichte einer Art sei mit der Lebensraumqualität korreliert, denn diese Hypothese wurde bei intensiven Untersuchungen oft widerlegt. Weil die Einflüsse von Klima und Lebensraum oft unabhängig voneinander untersucht wurden, empfehlen Fornasari & Massa (2000) und Barnagaud et al. (2012), die Wechselwirkungen zwischen beiden zu beachten, um Veränderungen in der Verbreitung einer Art besser verstehen zu lernen.

In der vorliegenden Arbeit präsentiere ich eine zusammenfassende Beschreibung des Lebensraums im Untersuchungsgebiet und eine

Analyse der zeitlichen Veränderung in der Besetzung und in der Qualität der Brutreviere, wobei letztere anhand der Bodennutzung und der vom Beobachter aufgrund struktureller Merkmale abgeschätzten Eignung erfolgt. Dabei prüfte ich zwei Hypothesen: (1) Die Siedlungsdichte ist positiv mit dem Vorkommen von Weiden und intensiv genutzten Wiesen korreliert, negativ mit dem Vorkommen hochwüchsiger Kulturen (Getreide, Raps, Mais und Extensivwiesen). (2) Die Siedlungsdichte ist positiv mit der Anzahl geeigneter Reviere korreliert.

1. Untersuchungsgebiet und Methode

1.1. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet (geografisches Zentrum $46^{\circ} 38' N/6^{\circ} 28' E$) misst 30 km^2 und liegt im Kanton Waadt (Abb. 3). Die grössten Ortschaften sind La Sarraz und Cossonay. Die vier Sektoren werden von der Grenze der biogeografischen Regionen Jura und Mittelland (Gonseth et al. 2001) in zwei gleich grosse Teilflächen (TF) getrennt. Die TF Mittelland liegt zwischen 420 und 620 m ü.M., die TF Jura zwischen 540 und 980 m. Der Waldanteil

ist in der TF Jura mit 33,2 % grösser als in der TF Mittelland (21,1 %), dafür ist die landwirtschaftliche Nutzfläche in der TF Mittelland mit 70,5 % grösser als in der TF Jura (61,7 %). Die Siedlungsfläche beträgt in der TF Mittelland 8,0 %, in der TF Jura 5,1 %. Die zahlreichen Wälder sind über die sanft geneigten Hänge verteilt. Die mehrheitlich halboffene Landschaft ist reich strukturiert und von Weidenutzung und landwirtschaftlichen Kulturen geprägt. Im ganzen Untersuchungsgebiet ist die landwirtschaftliche Nutzung intensiv.

Die detaillierte Beschreibung des Gebiets (Zollinger 2006, 2013, 2014) wird hier durch Angaben zur Bodennutzung im Verlauf des Untersuchungszeitraums ergänzt. Die Daten der Agrarstatistik des Kantons Waadt 2000 (ältere Angaben sind nicht vorhanden) und 2012 (A.-L. Vanolli, pers. Mitt.) zeigen die Veränderungen in der Kulturlandschaft der Gemeinden in den beiden Teilflächen (Tab. 1).

In der TF Jura sind die Flächen der Intensiv- und der Extensivwiesen und die Anbaufläche des Rapses angestiegen, wogegen die Anbauflächen von Getreide und Mais zurückgegangen sind. In der TF Mittelland haben die Flächen von Extensivwiesen, Weiden und Raps zugenommen, wogegen die Anbaufläche von

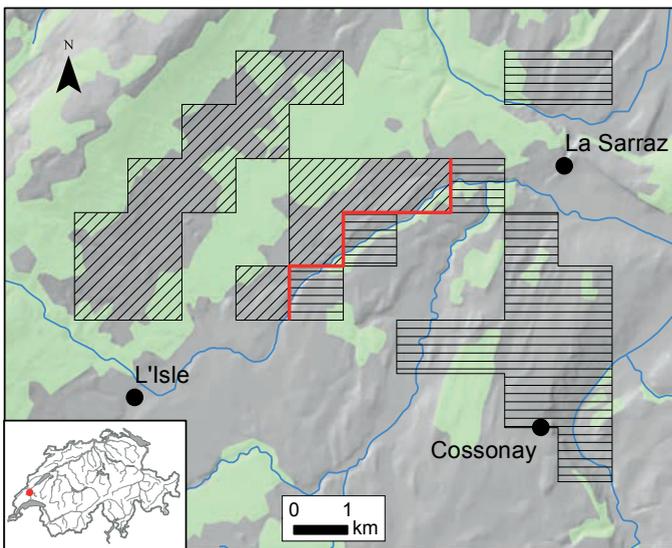


Abb. 3. Karte des Untersuchungsgebiets (30 Kilometerquadrate, schraffiert). Die rote Zickzacklinie teilt es in zwei Teilflächen, die den biogeografischen Regionen Jura (links, diagonal schraffiert) bzw. Mittelland (rechts, waagrecht schraffiert) angehören. Grün = Wald. Reproduziert mit Bewilligung von Swisstopo (20. März 2013). – *Map of the study area (30 km²). The red line divides it into two parts, belonging to the biogeographical region of the Jura (left, diagonal lines) and the Plateau (right, horizontal lines).*

Tab. 1. Veränderung der Anbauflächen (in ha) in den beiden Teilflächen (TF) des Untersuchungsgebiets von 2000 bis 2012. – *Changes in land-use (surface area of different crop types in ha) in the two parts of the study area from 2000 to 2012.*

	TF Jura		TF Mittelland	
	2000	2012	2000	2012
Intensivwiese	685,69	851,58	441,14	412,50
Extensivwiese	82,76	111,43	173,48	220,52
Raps	102,16	172,09	166,66	281,50
Getreide	843,90	662,01	1111,37	978,14
Mais	132,56	99,21	263,97	240,92
Weiden	169,30	154,81	176,25	223,33
Andere Kulturen	147,04	109,43	440,22	364,63

Getreide und von den anderen Kulturen reduziert wurde; jene des Mais hat nur leicht abgenommen. Im ganzen Untersuchungsgebiet hat in den zwölf Jahren die Getreideanbaufläche um 315 ha und jene des Mais um 56 ha abgenommen. Die Zunahme der Rapskulturen um 185 ha resultiert aus der wachsenden Nachfrage nach einheimischem Öl, jene der Wiesen und Weiden (total +289 ha) aus der Extensivierung der Milchwirtschaft und der Umsetzung mehrerer ökologischer Vernetzungsprojekte.

Bei den Strukturelementen der Agrarlandschaft (Hecken, Feldgehölze, Kleinbiotope) tragen zwei negative Entwicklungen zur Verschlechterung der Neuntöter-Lebensräume bei: Die Überalterung der Hecken (Aufwachsen von Bäumen) und die immer öfter mechanisch ausgeführte Pflege, die selten zu guten Strukturen für den Neuntöter führt.

1.2. Methode

Nach Wiens & Rotenberry (1981) muss ein Projekt zur Bestandserfassung eine detaillierte Lebensraumbeschreibung einschliessen, wobei die Parameter nach ihrem Einfluss auf die Art auszuwählen sind. Der Neuntöter scheint auf die Struktur und Artenzusammensetzung der Vegetation in seinem Lebensraum zu reagieren, da beide das Angebot und die Erreichbarkeit der Nahrung beeinflussen.

In der vorliegenden Untersuchung wurde jedes neue Revier im Jahr seiner ersten Beset-

zung vollständig beschrieben, mit der Topografie (Meereshöhe, Hangneigung, Exposition), dem Erscheinungsbild sowie der floristischen Zusammensetzung der Gehölze, der landwirtschaftlichen Nutzung und einigen weiteren Kriterien wie z.B. dem Vorhandensein von Sitzwarten, Freileitungen, Umzäunungen und Pflege im Winter. Die Beschreibungen sind mehrheitlich qualitativ, in einigen Fällen beruhen sie auf der Präsenz bzw. Absenz von Lebensraumelementen, auch wenn Block et al. (1987) kritisieren, dass die wissenschaftliche Genauigkeit bei solchen gutachterlichen Bewertungen der Zeitersparnis zum Opfer fällt.

Als Revier gilt in dieser Arbeit jeder Geländeausschnitt, der in mindestens einem Jahr vom Neuntöter beobachtet wurde. Falls ab dem 15. Juni Neuntöter beobachtet wurden, galt das betreffende Gebiet als Revier mit Brutaktivität.

Die ersten beiden Jahre 1993 und 1994 wurden mangels genauer Daten von der Auswertung ausgeschlossen. In den Jahren 1995 bis 2012 wurde die Eignung jedes bekannten Reviers zu Beginn des Frühlings (nach eventuellen Pflegeeingriffen) detailliert beschrieben, und einer von vier Einstufungsstufen zugewiesen (Zollinger 2006). Für diese Arbeit werden die beiden mittleren Stufen zusammengefasst. Damit gibt es die drei Stufen «günstig», «ungünstig» und «zerstört». Seit 1996 wurden ausserdem für jedes bekannte Revier die landwirtschaftlichen Kulturen im Umkreis von 50 m um den Reviermittelpunkt und das Vorhandensein von Krautsäumen in einem Erhebungsbogen festgehalten, ebenso wie die ornithologischen Beobachtungen (Zollinger 2014).

1.3. Statistische Analysen

Die Wahrscheinlichkeit der Fortpflanzung in Abhängigkeit vom Vorhandensein der sechs wichtigsten Kulturen (allein oder in Kombination, s. Abb. 7) wurde mit einem gemischten, linearen Binomialmodell geschätzt, das den Fortpflanzungsstatus (Auftreten von Brutaktivitäten: ja = 1, nein = 0) mit der Teilfläche (TF Jura oder Mittelland), dem Jahr und dem Vorhandensein der sechs Kulturen in Beziehung setzt, unter Berücksichtigung von Korrekturen für Mehrfachmessungen aus ein und demsel-

ben Revier und für die Varianz zwischen den Jahren.

Um mögliche Korrelationen zwischen der Siedlungsdichte und den sechs Kulturen zu ermitteln, wurde für diese ein Häufigkeitsindex nach Jahr und Teilfläche errechnet. Die Korrelation wurde mit einem linearen Modell getestet, mit der Dichte als abhängiger Variable und den Häufigkeitsindices der Kulturen, dem Jahr und der TF als unabhängiger Variable. Ein identisches Modell erlaubte die Überprüfung von Korrelationen zwischen der Dichte und der Häufigkeit geeigneter Reviere, wobei letztere die Häufigkeit der Kulturen unter den unabhängigen Variablen ersetzte.

Schliesslich wurden die Häufigkeitsindices der Kulturen in den Revieren der Neuntötter mit den Flächenanteilen dieser Kulturen im gesamten Untersuchungsgebiet mit einem gemischten Binomialmodell verglichen (Daten des Service de l'agriculture du canton de Vaud SAGR für die Jahre 2000 und 2012), um herauszufinden,

Tab. 2. Lebensräume in den beschriebenen Revieren des Neuntötters im Untersuchungsgebiet (n = 301). Die drei Heckentypen sind nach ihrer Höhe unterteilt. – *Central habitat elements in the 301 documented territories of Red-backed Shrikes.*

Lebensraum	Anzahl	Anteil (%)
Niederhecke	110	36,5
dornstrauchdominiert	94	
wenig Dornsträucher	7	
gemischt	9	
Halbhohe Hecke	55	18,3
dornstrauchdominiert	29	
wenig Dornsträucher	8	
gemischt	18	
Baumhecke	31	10,3
Kleine Dornstrauchbiotope	56	18,6
Dornsträucher	34	
Brombeerdickicht	22	
Andere Lebensräume	49	16,3
Feldgehölz	23	
Brache	13	
Waldränder	6	
Windschutzstreifen	3	
Bahnböschung	3	
Schilfröhricht	1	
Total	301	100

ob der Neuntötter in seinem Revier gewisse Kulturen bevorzugt.

Alle Analysen wurden mit dem Statistikprogramm R 3.0.0 ausgeführt (R Core Team 2013).

2. Ergebnisse

2.1. Beschreibung des Fortpflanzungsbiotops

In 83,7 % der 302 beschriebenen Reviere befinden sich als wesentliche Strukturelemente Hecken oder kleine dornstrauchdominierte Gehölze. Etwa 55 % der Hecken sind weniger als 5 m hoch. Der Neuntötter bevorzugt Reviere mit niedriger und dornstrauchreicher Gebüschvegetation. Unter den 16,3 % anderen Lebensräumen (teilweise ebenfalls mit Dornsträuchern) sind nur die kleinen Feldgehölze und Brachflächen wichtig; nie wurde ein Revier in einer Aufforstung gefunden (Tab. 2).

Die Exposition von 79,7 % der Reviere liegt im Sektor Ost bis Süd. 60 % der Reviere befinden sich auf einer Geländekante, oft an Feldrainen, die zwei benachbarte Kulturen trennen. Das Gelände um das Revierzentrum herum ist jedoch meist nur schwach geneigt (unter 10 % Neigung in 64 % der Fälle hangaufwärts und in 59 % der Fälle hangabwärts vom Revierzentrum). Steilere Reviere finden sich vor allem in den Weiden entlang der kleinen Flüsse Venoge und Veyron.

64 % der Reviere weisen eine Baumschicht (Höhe >5 m) auf, allerdings mit sehr unterschiedlicher Ausdehnung; teilweise sind es nur wenige tote oder lebende Bäume, oft Feldahorne oder Vogelkirschen. Im Mittel sind es 3 Baumarten, in 54 % der Reviere 1–3 Arten. Alle hier betrachteten 300 Reviere haben eine Strauchschicht (1–5 m hoch). Insgesamt wurden darin 58 Straucharten gefunden, 36 davon allerdings nur selten (<5 % der Fälle). Von den verbleibenden 22 Arten sind 16 in mehr als 10 % der Reviere vorhanden (Tab. 3), vier davon in über 70 % der Fälle. Nester wurden zwar nicht gesucht, doch kann aus der Beobachtung des Nestbauverhaltens geschlossen werden, dass die meisten Nester in den vier Dornstraucharten (Hunds-Rose, Weiss- und Schwarzdorn, Brombeere) angelegt werden;

Tab. 3. Häufigkeit (in %) der 16 häufigsten Baum- und Straucharten in der Strauchschicht der beschriebenen 300 Reviere, in abnehmender Häufigkeit. Deutsche Pflanzennamen nach Lauber et al. (2012). – *Frequency of occurrence of the 16 most important species of trees and bushes in the shrub layer in the documented territories of Red-backed Shrike (n = 300 territories).*

Deutscher Name	Wiss. Name	%
Hunds-Rose	<i>Rosa canina</i>	82,3
Weissdorn	<i>Crataegus</i> sp.	76,0
Brombeere	<i>Rubus</i> sp.	73,0
Schwarzdorn	<i>Prunus spinosa</i>	72,7
Gemeines Pfaffenhütchen	<i>Euonymus europea</i>	53,0
Schwarzer Holunder	<i>Sambucus nigra</i>	49,7
Hartriegel	<i>Cornus sanguinea</i>	47,3
Haselstrauch	<i>Corylus avellana</i>	42,7
Feld-Ahorn	<i>Acer campestre</i>	27,7
Gemeine Esche	<i>Fraxinus excelsior</i>	27,7
Wolliger Schneeball	<i>Viburnum lantana</i>	27,0
Geissblatt, Heckenkirsche	<i>Lonicera</i> sp.	25,7
Gemeiner Liguster	<i>Ligustrum vulgare</i>	21,0
Gemeine Waldrebe	<i>Clematis vitalba</i>	18,3
Süskirsche	<i>Prunus avium</i>	12,0
Eiche	<i>Quercus</i> sp.	10,7

Nester in Schwarzem Holunder oder Hartriegel sind Ausnahmen.

Die Reviere enthalten im Mittel 7,4 Straucharten, meist zwischen 3 und 10 und im Extremfall 1 oder 19 Arten (Abb. 4). 54 Reviere (18 %) weisen mehr als 10 Arten auf.

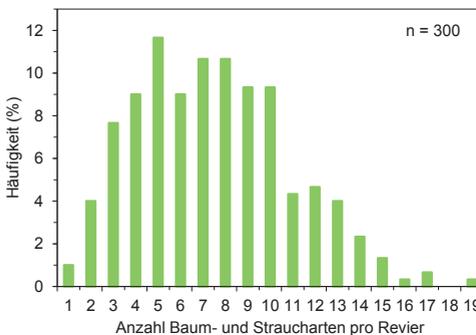


Abb. 4. Artenreichtum der Strauchschicht in den 300 detailliert beschriebenen Neuntötterrevieren. – *Species richness in the shrub layer of 300 documented territories of Red-backed Shrike.*

Neuntötter benötigen in ihren Revieren senkrechte oder horizontale Strukturen (Zaunpfähle, trockene Pflanzenstängel, abgestorbene Äste bzw. Umzäunungen, Freileitungen) als Ansitzwarten für die Jagd (Solari & Schudel 1988, Olsson 1995, Jakober & Stauber 1997). 92,4 % der Reviere verfügen über eine oder mehrere solche Strukturen (Tab. 4).

Auch der Anteil offenen Bodens ist wichtig für die Revierwahl, da der Neuntötter gern von erhöhten Jagdwarten auf seine Beute hinunterstösst (Jakober & Stauber 1987, Van Nieuwenhuyse & Vandekerckhove 1992, Olsson 1995). Die untersuchten Reviere weisen allerdings nur wenig nackte Bodenstellen auf: <1 % in 55,8 % der Fälle, 1–5 % in 31,5 % und >5 % in 12,6 % der Fälle. Deshalb werden die Bewirtschaftungssträsschen (25,8 % der Fälle) und unbefestigten Feldwege vom Neuntötter sehr gern genutzt (Morelli 2011).

2.2. Kulturen in den Revieren

Da alle Reviere in der Landwirtschaftszone liegen, wurden die Kulturen um das Revierzentrum oder um den angenommenen Neststandort herum seit 1996 systematisch aufgenommen; unter landwirtschaftlichen Kulturen werden dabei auch Weiden und Wiesen verschiedenen Typs verstanden. Insgesamt wurden in diesen 17 Jahren 3642 Reviere beschrieben, 2197 in der TF Jura und 1445 in der TF Mittelland. In 1575 dieser Reviere wurden Brutaktivitäten

Tab. 4. Anzahl und Häufigkeit verschiedener Strukturelemente in 302 Neuntötterrevieren, nach Daten, die im Jahr der vollständigen Revierbeschreibung erhoben wurden. – *Number and frequency of different structural elements in 302 territories of Red-backed Shrikes.*

Strukturelement	Anzahl	Anteil (%)
Dominierende Jagdwarte	279	92,4
Weidezaun mit Pfählen	146	48,3
Freileitung	56	18,5
Weg		
Mergel- oder Kiesbelag	64	21,2
asphaltiert	43	14,2
betoniert	35	11,6
Wasserfläche näher als 100 m	44	14,6

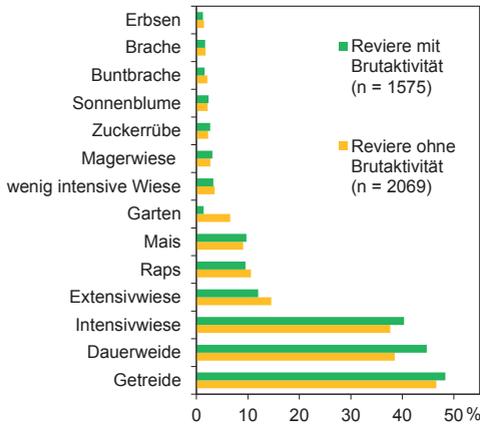


Abb. 5. Häufigkeit der 14 Kulturen mit einem Anteil von mehr als 1 % von 1996 bis 2012. – *Percentage of territories containing different crop types for territories with recorded breeding activity and those without (only singing males or pairs observed).*

ten festgestellt (971 in der TF Jura, 604 in der TF Mittelland), in den anderen 2067 Revieren nicht. Somit konnten Reviere mit und ohne Brutaktivität und solche in den beiden Hauptlebensräumen beschrieben werden.

Zwischen 1996 und 2012 waren 14 Kulturtypen häufiger als 1 % (Tab. 5). Getreide,

Dauerweide und Intensivwiese dominieren mit mehr als 35 % mittlerer Frequenz den Brutzeitlebensraum des Neuntötters, nicht nur im Untersuchungsgebiet, sondern auch im Wallis (Schifferli et al. 1999). Bei den sechs wichtigsten Kulturen waren die mittleren Frequenzen im Untersuchungszeitraum von Weiden und Mais stabil; jene von Raps hat zu- und jene des Getreides leicht abgenommen. Bei den Wiesen nehmen die intensiv bewirtschafteten ab, die extensiv genutzten zu. Diese Tendenz verstärkt sich seit 2010 dank den ökologischen Vernetzungsprojekten im ganzen Untersuchungsgebiet.

Die Häufigkeitsverteilung der Kulturen ist in den Revieren mit und ohne Brutaktivität sehr ähnlich (Abb. 5). Weiden sind etwas häufiger in Revieren mit Brutaktivität, Gärten etwas häufiger in solchen ohne. Das Vorhandensein von Dauerweiden, üblicherweise als wichtige Eigenschaft attraktiver Reviere betrachtet, liefert je nach Betrachtungsweise unterschiedliche Ergebnisse. Im Zeitraum 1996–2012 und bezogen auf das ganze Untersuchungsgebiet blieben von Revieren mit Dauerweide $40,4 \pm 10,03$ % ohne Brutaktivität, wogegen in $44,6 \pm 6,2$ % Brutaktivitäten festgestellt wurden.

Zwischen den beiden Teilflächen bestehen in den Revieren mit und ohne Brutaktivität deut-

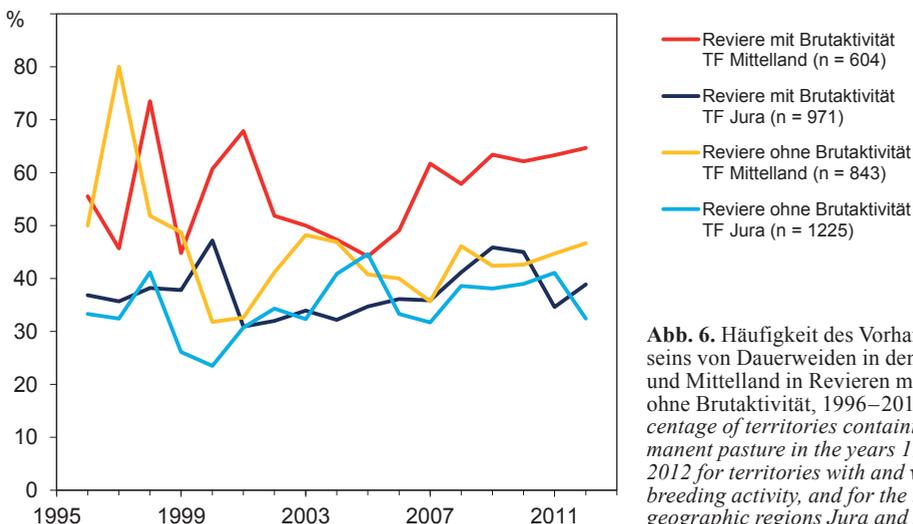


Abb. 6. Häufigkeit des Vorhandenseins von Dauerweiden in den TF Jura und Mittelland in Revieren mit und ohne Brutaktivität, 1996–2012. – *Percentage of territories containing permanent pasture in the years 1996 to 2012 for territories with and without breeding activity, and for the two biogeographic regions Jura and Plateau.*

liche Unterschiede (Abb. 6): In der TF Jura wiesen zwischen 1996 und 2012 im Mittel nur $37,5 \pm 4,84$ % der Reviere mit Brutaktivität Dauerweiden auf; dieser geringe Anteil war über die Jahre recht stabil und nur in Jahren mit schwacher Brutpopulation wie 2000 mit 47 % etwas höher. In der TF Mittelland ist die entsprechende Häufigkeit mit $56,7 \pm 8,89$ % deutlich höher und auch variabler. Die zwei Zeitabschnitte mit Werten von über 60 % entsprechen jenen eines starken Populationsrückgangs (1998–2003 und 2007–2011). Die Neuntöter besiedeln in diesen Phasen also vor allem die Reviere mit Dauerweiden, besonders stark im Mittelland. In den Revieren ohne Brutaktivität ist die Tendenz ähnlich: Ohne Berücksichtigung des «Ausreissers» 1997 im Mittelland beträgt die mittlere Häufigkeit $45,3 \pm 10,63$ %, gegenüber von $34,9 \pm 5,62$ % in der TF Jura. Dies zeigt, dass das Vorhandensein von Dauerweiden allein noch nicht ausreicht, um die Attraktivität eines Brutreviers zu gewährleisten.

In der TF Jura sind in den Revieren mit Brutaktivität die drei häufigsten Kulturen stärker vertreten als in den Revieren ohne Brutaktivität (29,3 gegenüber 25,7 %), was in der TF Mittelland nicht der Fall ist (15,9 gegenüber 16,2 %). Die Reviere in der TF Jura sind unabhängig vom Auftreten von Brutaktivität häufiger von

allen Typen von Wiesen und Getreide umgeben als jene in der TF Mittelland, wogegen der Anteil der Weiden vergleichbar ist.

Zwischen den Anteilen der sechs wichtigsten Kulturen in den Revieren und in der gesamten Landschaft bestehen in beiden Teilflächen grosse Unterschiede. In der TF Mittelland sind Weiden in den Revieren mit und ohne Brutaktivität stark übervertreten, anders als in der TF Jura. Hier sind Getreide und Intensivwiesen in den Revieren häufiger als in der Umgebung, und zwar sowohl in Revieren mit als auch in solchen ohne Brutaktivität. In acht anderen Kombinationen von Kulturen und Region entsprechen sich das Angebot in der Landschaft und das Vorkommen in den Revieren.

Im Umkreis von 50 m um das Revierzentrum wurden 1–5 Kulturen gefunden, allerdings in 83,9 % der Fälle nur 1–2. In der TF Jura enthalten die Reviere häufiger zwei Kulturen als nur eine (52 gegenüber 31 %); im Mittelland ist dieses Verhältnis ausgeglichen (42 gegenüber 40 %). In beiden Teilen des Untersuchungsgebiets weisen Reviere ohne Brutaktivität häufiger zwei Kulturen auf. Auf Jahre mit einem grossen Anteil von Revieren mit zwei Kulturen folgen oft solche mit einem grossen Anteil von Revieren mit nur einer Kultur und umgekehrt, wahrscheinlich aufgrund des Fruchtwechsels.

Tab. 5. Häufigkeit (in %) von 12 Kulturtypen in den TF Jura und Mittelland, getrennt nach Revieren mit und ohne Brutaktivität. – *Percentages of occurrence of different crop types in territories with and without breeding activity, for the two regions Jura and Plateau.*

	Reviere mit Brutaktivität		Reviere ohne Brutaktivität	
	Jura (n = 971)	Mittelland (n = 604)	Jura (n = 1226)	Mittelland (n = 843)
Intensive und halb intensive Wiesen	33,0	9,7	28,2	12,4
Getreide	32,0	16,4	28,0	18,6
Dauerweiden	23,1	21,7	20,9	17,6
Extensive Wiesen, Magerwiesen	11,2	3,4	10,9	6,2
Raps	5,1	4,5	5,7	4,9
Mais	4,4	5,3	3,5	5,6
Gärten	1,2	1,5	5,4	1,2
Brachen	1,1	0,6	1,5	0,3
Zuckerrüben	1,1	0,3	0,6	1,6
Erbsen	0,7	0,6	0,6	0,8
Buntbrachen	0,3	1,3	0,3	1,9
Sonnenblumen	0,2	2,2	0,0	2,1

Krautsäume sind ökologische Ausgleichsflächen (öAF) zwischen zwei Kulturen oder zwischen Kulturen und Hecken, Feldgehölzen oder Waldrändern. Sie sind eine Pufferzone zwischen Neststandort und landwirtschaftlicher Nutzfläche und enthalten je nach ihrer floristischen Zusammensetzung eine mehr oder weniger reichhaltige Wirbellosenfauna. Neststandorte befinden sich oft in linearen Strukturen, und so können Krautsäume um sie herum fehlen (vor allem in Dauerweiden, längs von Strassen oder Extensivwiesen) oder auf einer oder beiden Seiten vorhanden sein. Im ganzen Untersuchungsgebiet wiesen 38,7 % der Hecken einen oder zwei Krautsäume auf. In der TF Mittelland waren es 24,8 %, in der TF Jura mit 47,2 % fast doppelt so viele, einerseits weil

der Anteil Dauerweide hier geringer ist, andererseits weil die einseitigen Krautsäume im Verlauf der 17 Jahre zugenommen haben.

2.3. Landwirtschaftliche Kulturen und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit

Die Fortpflanzungswahrscheinlichkeit ist das Verhältnis von Revieren mit Brutaktivität zur Gesamtzahl der verfügbaren Reviere. Über die 17 Jahre betrug sie im Mittel 0,43. Sie wurde für jede der wichtigsten sechs Kulturen (Tab. 5) und für Kombinationen von je zwei von ihnen separat errechnet. In Revieren mit nur einer Kultur ist die Fortpflanzungswahrscheinlichkeit am grössten in solchen mit Mais und Weide. In Revieren mit zwei Kulturen ha-

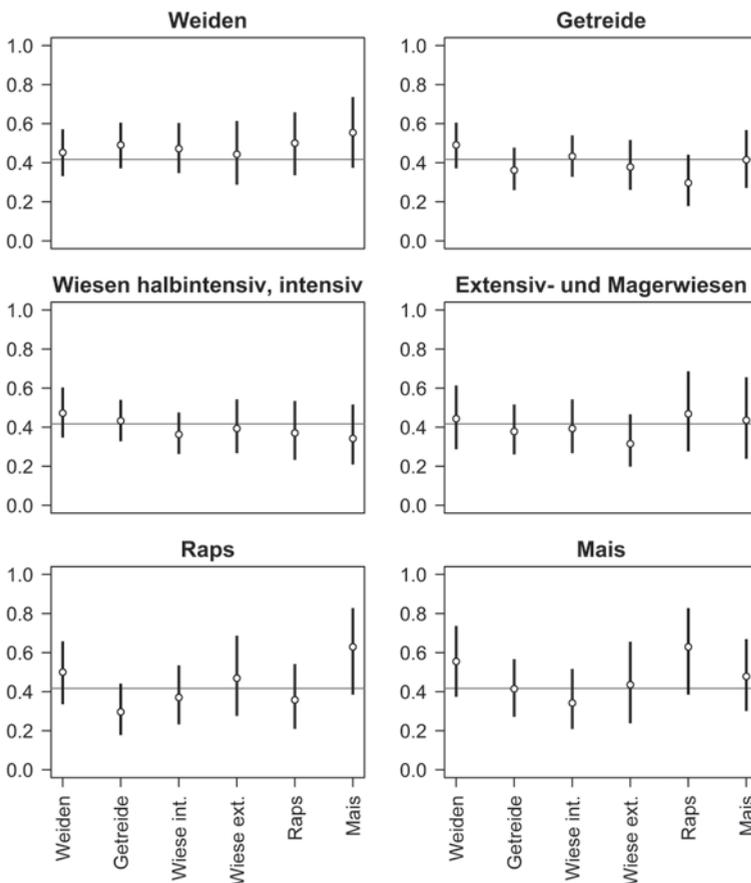


Abb. 7. Fortpflanzungswahrscheinlichkeit in verschiedenen Kulturen (Titel der Teil-Abbildung) oder Kombinationen von Kulturen (Titel der Teil-Abbildung und Kultur auf der Abszisse) in der TF Jura, mit den 95%-Vertrauensbereichen. Die horizontale Linie markiert den Mittelwert von 0,43. Wiese int. = intensive und halb intensive Wiesen, Wiese ext. = extensive Wiesen und Magerwiesen. – *Probability of breeding in different crops in the Jura region (with 95 % confidence interval CI).*

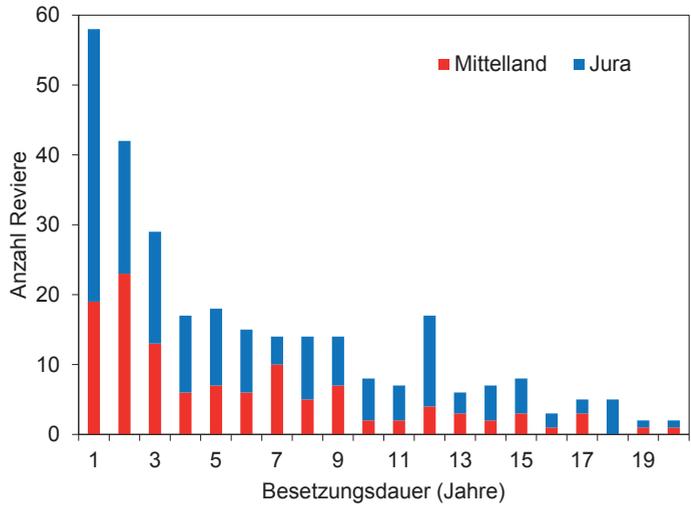


Abb. 8. Besiedlungsdauer der 291 ausgewerteten Reviere mit Brutaktivität 1993–2012. – Number of years territories were occupied 1993–2012 (only the 291 territories with breeding activity).

ben die Kombinationen mit Weide die besten Fortpflanzungswahrscheinlichkeiten zur Folge, ausserdem – und überraschend – die Kombination von Raps mit Mais (Abb. 7 für die TF Jura). Weiden allein oder die Kombination von Weiden zusammen mit Intensivwiesen liegen kaum über dem Mittelwert, und Extensivwiesen allein schneiden enttäuschend schlecht ab. Die Kombination von Getreide und Raps ist in den Revieren ohne Brutaktivität überrepräsentiert.

2.4. Besiedlungsdauer der Reviere

In diese Analyse wurde jedes Revier vom Jahr seiner ersten Besiedlung durch ein Brutpaar einbezogen. Seine physische Existenz kann älter sein, aber nicht alle Reviere hatten während

der ganzen Untersuchungszeit (1993–2012) Bestand: 25 sind zerstört worden, während unzählige andere neu entstanden sind.

291 der 302 beschriebenen Reviere (118 in der TF Mittelland und 173 in der TF Jura) erlaubten den Vergleich der Besiedlungsdauer in den beiden Teilflächen (Abb. 8): 58 Reviere (19,9 % der Reviere) beherbergten nur in einem

Tab. 6. Anteil von Revieren, die eine gewisse Anzahl von Jahren besetzt waren, aufgeteilt nach den beiden Teilflächen und gegliedert nach drei Zeiträumen. – Percentage of territories occupied for a certain amount of years.

	Mittelland (%)	Jura (%)
1–3 Jahre	46,6	42,8
4–10 Jahre	36,4	32,9
11–20 Jahre	17,0	24,3

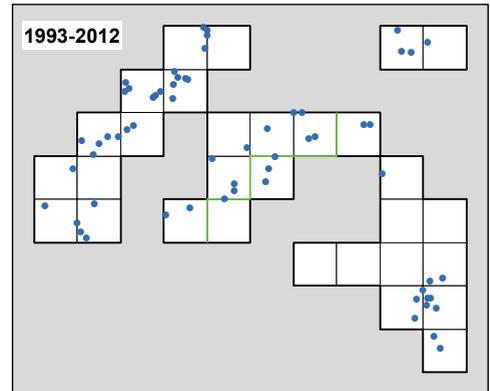


Abb. 9. Verbreitungskarte der 62 Reviere, die mehr als 10 Jahre lang besiedelt waren (blaue Punkte). Die grüne Zickzacklinie teilt die TF Jura (links) von der TF Mittelland. – Distribution of the 62 territories occupied more than ten years (blue dots). The green line divides the regions of the Jura and the Plateau.

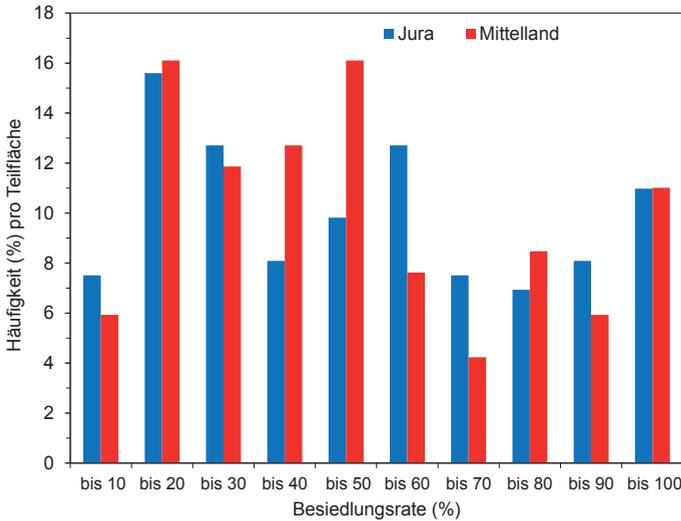


Abb. 10. Besiedlungsrate der 291 Neuntöterbrutreviere, getrennt nach den Teilflächen Jura und Mittelland. – Rate of occupancy of the 291 territories for the two regions Jura and Plateau.

einzigem Jahr ein Brutpaar, 44,3 % bestanden höchstens 3 Jahre lang.

Die Besiedlungsdauer ist in der TF Mittelland mehrheitlich kurz (≤ 10 Jahre bei 83 % der Reviere), in der TF Jura etwas höher (Tab. 6).

Die 62 Reviere, die mehr als 10 Jahre lang besiedelt waren (Abb. 9), zeichneten sich durch eine hohe und konstante ökologische Qualität aus. 42 % davon enthielten Dauerweiden. 42 dieser Reviere befanden sich in der TF Jura (davon 20 im Gebiet zwischen Mont-la-Ville und La Praz), und 31 % von ihnen wiesen Weiden auf. In der TF Mittelland enthielten 65 % der 20 Reviere Weiden, im Gebiet Côtes de Cossonay sogar 100 %. In der TF Jura enthielt nur ein Quadratkilometer kein mehr als 10 Jahre lang besiedeltes Revier, in der TF Mittelland waren es sechs solcher Rasterflächen, vor allem in der landwirtschaftlich genutzten Ebene zwischen Cossonay und La Sarraz.

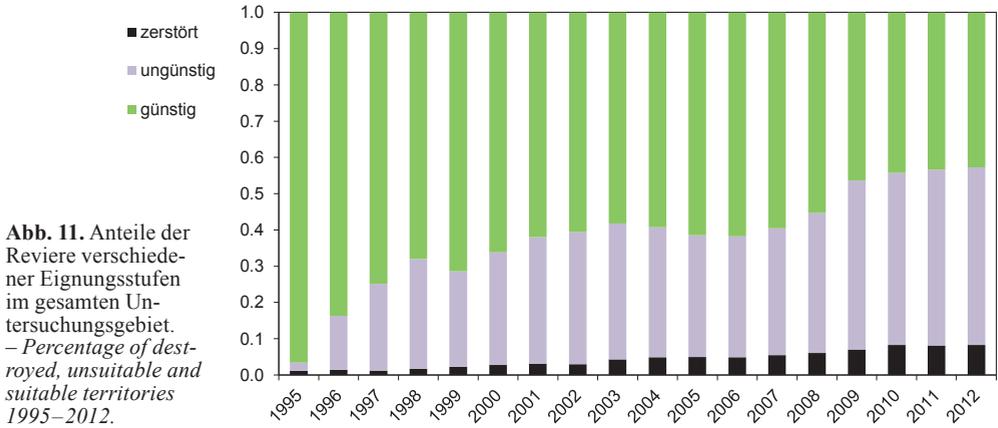
Insgesamt 38 Reviere sind seit 2006 entstanden, einige davon mit hervorragender Qualität. Kurzzeitig besiedelte Reviere sind also nicht bloss neue Reviere, sondern mehrheitlich solche geringer Qualität, die nur in Jahren mit grossem Bestand genutzt wurden.

Die Besiedlungsrate ist das Verhältnis zwischen der Anzahl Jahre, in denen das Revier besiedelt war, und seiner Existenzdauer (Existenz

in Jahren vom Jahr seiner ersten Besiedlung an) und zeigt die Nutzung durch die Neuntöter noch besser als die reine Besiedlungsdauer (Abb. 10). Die Besiedlungsrate ist in 28 % der 291 Reviere tief (10–30 %); unabhängig davon, ob sie älter sind oder kürzlich begründet wurden, ihre Qualität ist gering, und sie werden bei Unterhaltsmassnahmen beeinträchtigt. In der TF Mittelland haben 57 % der Reviere einen niedrigen Besiedlungsgrad von 10–50 %, doch gibt es auch 17 % attraktive Reviere mit einem Besiedlungsgrad von über 80 %. In der TF Jura liegt der Besiedlungsgrad in 46 % der Reviere über 50 % (gegenüber nur 37 % in

Tab. 7. Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von Brutaktivitäten in Abhängigkeit von der Revierqualität. – Probability of breeding activity in suitable and unsuitable territories.

Teilfläche	Revierqualität	Wahrscheinlichkeit	95%-Vertauensintervall	
			Min.	Max.
Jura	ungeeignet	0,124	0,086	0,177
	geeignet	0,615	0,528	0,698
Mittelland	ungeeignet	0,120	0,083	0,171
	geeignet	0,605	0,502	0,694



der TF Mittelland); fast die Hälfte der Reviere sind also mindestens jedes zweite Jahr besetzt, was eines der Qualitätskriterien darstellen könnte, wie von Matthysen (1990) und Sergio & Newton (2003) vorgeschlagen wurde.

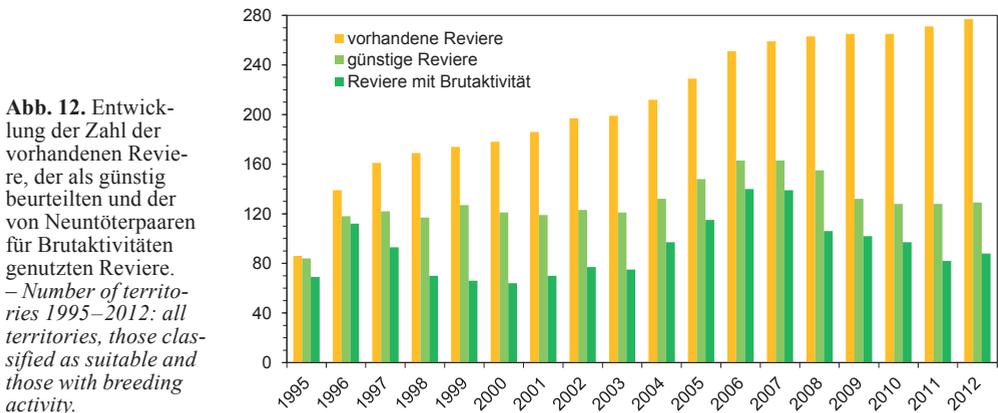
2.5. Attraktivität der Reviere

Das Brutgebiet des Neuntöters hat sich zwischen 1995 und 2012 langsam verändert. Der kumulierte Anteil der zerstörten Reviere stieg in diesen 18 Jahren auf 8 %. Der Anteil ungünstiger Reviere erhöhte sich schrittweise. Jener der günstigen Reviere sank kontinuierlich und liegt seit 2010 unter 45 % (Abb. 11). Umgekehrt blieben jedes Jahr 14–54 %, im Mittel 37 % der nach der Beurteilung durch den Be-

obachter günstig scheinenden Reviere unbesiedelt.

Die Fortpflanzungswahrscheinlichkeit ist in geeigneten Revieren etwa 5-mal so gross wie in ungünstigen (Tab. 7). Die Unterschiede zwischen den Teilflächen sind nicht signifikant, was die Bedeutung des Vegetationszustands für die Wahl der Reviere belegt.

Die Zahl der verfügbaren Reviere ist im Verlauf der Untersuchungsperiode in unregelmäßigem Rhythmus angestiegen (Abb. 12), und zwar stärker als die Zahl der zerstörten Reviere, die in Abb. 12 nicht berücksichtigt sind. Der Anteil als günstig beurteilter Reviere und der Reviere mit Brutaktivität an der Gesamtzahl der vorhandenen Reviere hat kontinuierlich abgenommen, was eine Verschlechterung der



Lebensbedingungen für den Neuntötter belegt. Die Zahl günstiger Reviere war immer grösser als jene der besetzten Reviere, doch war die Differenz in den beiden Zeiträumen mit dem höchsten Neuntötterbestand nur gering (6 Reviere 1996, 24 Reviere 2006): In diesen beiden Jahren betrug der Anteil der besiedelten günstigen Gebiete in der TF Mittelland 100 resp. 90,5 %, in der TF Jura 92,7 resp. 92 %.

Der Anteil der vom Beobachter als günstig eingestuften Reviere an der Gesamtzahl der Reviere mit Brutaktivität ist im Lauf des Untersuchungszeitraums auf etwa 80 % gesunken. Somit besiedeln 20 % der Brutpaare ungünstig scheinende Reviere, wogegen 37,2 (13,6–53,6) % der günstigen Reviere unbesiedelt bleiben.

2.6. Siedlungsdichte und Lebensraumqualität

Zwischen der Siedlungsdichte des Neuntötters und dem Anteil der sechs wichtigsten Kulturen wurden keine deutlichen Korrelationen gefunden, ausser einer leicht positiven Tendenz für die Kombination von Raps mit Mais. Dass kein direkter Zusammenhang zwischen dem Vorkommen von Weiden und der Eignung eines Reviers für den Neuntötter besteht (Kap. 2.3) zeigt, dass hochwachsende Kulturen nicht zwingend einen negativen Einfluss haben.

Im zweiten Modell zeigt sich eine signifikant positive Korrelation zwischen der Siedlungsdichte und dem Anteil geeigneter Reviere. Die vom Beobachter abgeschätzte Eignung eines Reviers ist das bessere Kriterium zu Bestimmung der Revierqualität als die Zusammensetzung der Kulturen.

3. Diskussion

3.1. Attraktivität der Reviere

Die Ergebnisse bestätigen die bekannte Vorliebe des Neuntötters für strukturreiche Bruthabitats (Jakober & Stauber 1981, Müller et al. 2005, Gołowski 2006) mit Gruppen von Büschen und dornstrauchdominierten Niederhecken (Van Nieuwenhuysse & Vandekerckhove 1992, Vanhinsbergh & Evans 2002) und einem ausreichenden Angebot an vertikalen und ho-

rizontalen Sitzwarten (Olsson 1995, Schifferli 2001). Allerdings erwies sich die Ermittlung der Attraktivität eines Reviers in den von uns untersuchten Lebensräumen der Ebene als komplexer als in den Optimalhabitats der Alpentäler (Schifferli 1989, Müller et al. 2005) oder der extensiv genutzten Landwirtschaftsgebiete (Gołowski 2006, Brambilla et al. 2007, Gołowski & Gołowska 2008): Der Neuntötter lebt hier am Rand der intensiven Landwirtschaft mit einem Mosaik von Kulturen, worin die Reste naturnaher Elemente den kleinsten Anteil einnehmen.

Bei mehr als 20 festgestellten Kulturen und Kombinationen von bis zu fünf Kulturen pro Revier ist die Zusammensetzung der Vegetation in den Revieren sehr abwechslungsreich, sogar in den höchstgelegenen Teilen des Untersuchungsgebiets, was eine gewisse Plastizität in der Wahl der Reviere belegt (Morelli 2012). Die meisten Reviere enthalten eine oder zwei der sechs wichtigsten Kulturen. Die Fortpflanzungswahrscheinlichkeit liegt in Revieren mit Weide in Kombination mit einer der anderen fünf Kulturen und vor allem in solchen mit der Kombination von Mais und Raps etwas über dem Durchschnitt. Die Hypothese, die Siedlungsdichte sei positiv mit dem Vorhandensein von Weide und negativ mit hochwachsenden Kulturen korreliert, musste verworfen werden; die Mechanismen der Regulation sind offensichtlich subtiler und weniger gut erkennbar (Block & Brennan 1993). Das Fehlen eines Zusammenhangs zwischen der Siedlungsdichte und dem Vorhandensein von Weiden widerspricht den Ergebnissen aus den optimalen Lebensräumen im Wallis (Schifferli et al. 1999), steht aber in Übereinstimmung mit jenen aus der gesamten Schweiz (Schaub et al. 2011b). Diese zeigten, dass die Beziehungen zwischen Siedlungsdichte und Lebensraum regional unterschiedlich sein können. Dies wurde auch von Whittingham et al. (2007) für England gefunden. Die Befunde von Schaub et al. (2011b) könnten auch erklären, weshalb schweizweit eine negative Korrelation zwischen Ackerland und Siedlungsdichte besteht, in unserem Untersuchungsgebiet aber nicht.

In Jahren hoher Siedlungsdichte scheinen die Kombinationen «Raps mit Mais» und «Wei-



Abb. 13. Baumhecke, die zwischen 1993 und 2010 nie ein Revier beherbergt hat, vor und nach der Revitalisierung vom März 2011. Die gefälltten Bäume wurden sorgfältig entfernt, die Dornsträucher geschont. Drei Monate nach dem Eingriff hat hier ein Neuntöterpaar drei Junge grossgezogen. Mont-la-Ville, 5. Februar und 10. August 2011. – *A hedge with trees before and after intervention (tree-cutting and freeing thorny bushes). A pair of Red-backed Shrikes nested here three months after the intervention.*



de mit Mais» übervertreten zu sein, was zu einem Anstieg des Anteils subpotimaler Reviere führt. Die weniger erfahrenen Individuen, die sich gezwungenermassen hier ansiedeln, haben dann auch einen geringen Bruterfolg (Holmes et al. 1996, Rodenhouse et al. 1997). Dies wirkt sich negativ auf die mittlere Fortpflanzungsrate der Population aus. Umgekehrt werden in Jahren mit geringem Bestand mehrheitlich die optimalen Reviere mit Weide oder mit Weide in Kombination mit Intensivwiese,

Raps oder Getreide besiedelt. So ergibt sich eine dichteabhängige Regulation (Rodenhouse et al. 1997): Gute Reviere weisen ein grösseres und besser zugängliches Nahrungsangebot auf (Leugger-Eggimann 1997, Schifferli 2001, Goławski & Meissner 2008); aus diesem Grund ist der Anteil der Weiden in diesen Jahren in den Revieren der TF Mittelland grösser. Um die Attraktivität der Reviere mit Kulturenkombinationen besser verstehen zu können, müssten das Angebot und die Zugänglichkeit der



Abb. 14. Das sorgfältige Zurückschneiden des Strauchsaums und das Auflichten der Feldahorne in der Baumschicht haben zur optimalen Attraktivität dieser Hecke beigetragen. Vorher war sie nur in sechs von elf Jahren besiedelt gewesen. Mont-la-Ville, 5. Juli 2013. – *A revitalised hedge, now attractive for Red-backed Shrikes.*

Nahrung bekannt sein. Dies ist für die Weiden und verschiedenen Wiesentypen der Fall (Solarli & Schudel 1988, Leugger-Eggimann 1997, Gołowski & Gołowska 2008), jedoch nicht für die hochwachsenden Kulturen Raps, Mais, Getreide und Sonnenblumen. Besonders wichtig wären Untersuchungen über die Wirbellosen im Raps, da dieser auf immer grösserer Flächen angebaut wird und zur Blütezeit eine Vielzahl von Insekten anzieht. Diese werden z.B. von der Dorngrasmücke *Sylvia communis*, vom Schwarzkehlchen *Saxicola torquatus*, vom Braunkehlchen *S. rubetra* und vom Neuntöter gern erbeutet. In Grossbritannien haben Whittingham et al. (2009) gezeigt, dass der Raps stark mit dem Vorkommen von 10 Vogelarten der Landwirtschaftszone verknüpft ist.

Siedlungsdichte und Bruterfolg hängen stark von der Gehölzvegetation ab, wie die positive Korrelation dieser beiden Parameter mit der Eignung des Reviers zeigt. Der kontinuierliche Rückgang des Anteils geeigneter Reviere lässt eine Bedrohung der untersuchten Population erkennen, auch wenn ihre Zahl immer noch

grösser ist jene der Reviere mit Brutaktivität. Dies dürfte für den ganzen Jurasüdfuss gelten. Bei dieser Auswertung der Attraktivität der Reviere (ein Parameter der Habitatqualität) erweist sich der Parameter «Eignung» als wichtiger als der Parameter «Bodennutzung». Dieses Ungleichgewicht wird sich noch verstärken: Ein Teil der Hecken und Biotope wird zunehmend mechanisch gepflegt, andere dagegen werden der natürlichen Dynamik überlassen. Das Aufkommen von Bäumen stellt ein grosses Problem dar, sowohl wirtschaftlich (ein fachgerechter Unterhalt ist teuer) als auch aus ökologischer Sicht (die Lebensräume von Neuntöter und Dorngrasmücke verschlechtern sich). Um eine Lösung für dieses Problem zu testen, haben wir 2011 auf Initiative von Forstaufseherin América Croisier mit einem Pilotprojekt in der Gemeinde Mont-la-Ville begonnen, die mit 56 bekannten Revieren einen Schwerpunkt der Neuntöterverbreitung darstellt: In Heckenabschnitten mit Dornsträuchern unter dem Schirm von Bäumen bestand die Aufwertung im Schaffen von 10–15 m langen Lücken

durch das vorsichtige Fällen von Bäumen unter grösstmöglicher Schonung der Strauchschicht. Der Neuntötter hat die geeignetsten dieser neuen dornstrauchreichen Niederhecken sofort besiedelt.

3.2. Besiedlung der Reviere

In 44 % der Reviere wurde in den letzten 20 Jahren nicht mehr als 3-mal gebrütet. Im Untersuchungsgebiet hat der Neuntötter also aus verschiedenen Gründen einen grossen Anteil möglicher Reviere nicht besiedelt: Die Situation ist ungünstig, der Neststandort unzureichend, der Zustand der Gehölzvegetation schlecht, die Kombination von Kulturen ungeeignet oder die Nahrungsressourcen sind nicht ausreichend etc. Die Besiedlungsdauer eines Reviers wird von verschiedenen Faktoren beeinflusst: Dessen Alter, dessen anfänglicher ökologischer Qualität, der Bestandsgrösse und schliesslich immer mehr von der lokalen Landschaftspflege (mit Blick auf die Planung und Ausführung kleinräumiger Meliorationsmassnahmen und die Mechanisierung des Unterhalts). Auch wenn die Reviere in der TF Jura etwas länger besiedelt sind als in der TF Mittelland, leiden doch beide Teilflächen unter denselben Problemen der Habitatverschlechterung. Allerdings könnte der geologische Untergrund die Unterschiede verstärken. Bei der TF Mittelland liegen tiefgründige und fruchtbare Böden über Molassegestein; schnellwüchsige Straucharten wie Hasel, Esche und Hartriegel dominieren die Hecken sehr rasch. Auf den kargen Böden über Kalkgestein der TF Jura können die langsamwüchsigen, teilweise dornigen Sträucher der Konkurrenz länger trotzen. Wenn die Hecken nicht gepflegt werden, nimmt die Lebensraumeignung für den Neuntötter im Mittelland schneller ab als im Jura. Zusammenfassend kann in der TF Jura dank strukturreicher Landschaft und attraktiver Reviere mit der Erhaltung oder gar einer Zunahme der Neuntötterpopulation gerechnet werden, wogegen in der TF Mittelland eine Stagnation zu erwarten oder gar ein Rückgang zu befürchten ist.

Die Besiedlungsrate ist das bessere Qualitätsmass für ein Revier als die Besiedlungsdauer. Etwa 35 % der Reviere sind im Mittel we-

niger als in einem von drei Jahren besetzt, und dies nur in Jahren mit hohem Bestand und von jungen, unerfahrenen ♂. Brambilla et al. (2009) stellen fest, dass Orte in einer ungeeigneten Landschaft zerstreut sind und nach einem mit einem geografischen Informationssystem GIS erstellten Modell besetzt sein müssten, isolierte Brutpaare beherbergen. Titeux et al. (2007) betonen, dass die Analyse der Faktoren, die Individuen dazu bringen, ungeeignete Reviere zu besetzen, zu einem besseren Verständnis der Grenzen der ökologischen Nische einer Art führen kann.

3.3. Schlussfolgerung

Im Untersuchungsgebiet, wo sich der Lebensraum des Neuntötters zu verschlechtern scheint, hat sich die Suche nach den Eigenschaften, die die Qualität des Habitats beschreiben, als schwieriger erwiesen als erwartet. Die Ergebnisse tragen somit nur teilweise zum Verständnis der Regulation und Dynamik des Bestandes bei. Eine solche Studie müsste quantitativ sein, mit einem hochauflösenden Raster arbeiten und in einem ausreichend grossen Untersuchungsgebiet durchgeführt werden (Whittingham et al. 2009), und sie müsste die Intensität der Verzögerungseffekte berücksichtigen (Norris & Marra 2007). Schaub et al. (2011b) sind der Ansicht, dass dazu Meta-Analysen nötig sind. Diese müssen auf verschiedenen räumlichen und zeitlichen Ebenen des gesamten Jahreszyklus alle bekannten Parameter einbeziehen, die die Populationsdynamik beeinflussen. Die unbekannt Parameter sind ein Geheimnis, das den Forscherdrang der Personen anstachelt, die sich für den Neuntötter interessieren. Dabei soll nicht vergessen werden, dass die Vögel auch ganz individuelle Vorlieben haben können, die sich unseren Modellierungen entziehen können.

Auf regionaler Ebene zeigt die vorliegende Arbeit die schleichende Verschlechterung des Lebensraums vor allem wegen des Qualitätsverlusts der Hecken und wichtigen Kleinlebensräume wie Sträucher und Dornestrüpp, von denen viele nicht als ökologische Ausgleichsflächen gelten. Die Tatsache, dass fast im gesamten Untersuchungsgebiet ökologische Vernetzungsprojekte umgesetzt werden,

die Situation der Vögel sich aber weiter verschlechtert, zeigt die Unzulänglichkeiten der gegenwärtigen Landwirtschaftspolitik (Birrner et al. 2011). Wenn die Hecken im Rahmen dieser Projekte nicht massiv aufgewertet werden, ist zu befürchten, dass die Zunahme des Neuntötterbestands, die in dieser Studie festgestellt wurde, ein kurzfristiges Phänomen darstellt und bald von einem massiven Bestandsrückgang gefolgt sein wird.

Dank. Ich danke Fränzi Korner-Nievergelt für die Durchführung der statistischen Tests und die Erarbeitung von Abb. 7, Gabriele Hilke-Peter für die Erstellung von Abb. 3 und 9. Anne-Laure Vanolli vom Service de l'agriculture du canton de Vaud SAGR stellte die Daten der Agrarstatistik zur Verfügung, Ursula Spiess, Christian Marti und Simon Birrer halfen mit Literatur und Ratschlägen. Verena Keller verfasste das englische Abstract und die Legenden, Niklaus Zbinden die deutsche Zusammenfassung. Christian Marti übersetzte das französische Manuskript ins Deutsche und bearbeitete Text und Grafiken für den Ornithol. Beob. Ein herzlicher Dank geht an die Kolleginnen und Kollegen der Schweizerischen Vogelwarte Sempach, ohne deren Hilfe die ganze Arbeit viel schwieriger und komplizierter gewesen wäre!

Zusammenfassung, Résumé

Im Zeitraum von 20 Jahren wurden 302 Orte als potenzielle Reviere des Neuntötters identifiziert und detailliert beschrieben. In 291 dieser Reviere kam es zu Brutaktivitäten. Innerhalb des Beobachtungszeitraums ergaben sich Veränderungen in der Bodennutzung. Die Fläche von Wiesen und Raps nahm zu, diejenige von Getreide und Mais ab. In 84 % der Reviere gibt es Hecken oder kleine Dornstrauchgebüsche. In 60 % der Fälle liegen diese an Böschungen und haben zu 80 % eine Exposition zwischen Süd und Ost. Von den 58 festgestellten Straucharten erreichen nur 16 eine Frequenz von mehr als 10 %, und die mittlere Artenzahl beträgt 7,4. Dominiert werden die Strauchgruppen und Hecken in mehr als 70 % der Reviere durch 4 Arten. 92 % der Reviere weisen hohe Warten auf; vegetationsarme Flächen sind selten. Im Bereich der vom Neuntötter besiedelten Reviere sind die häufigsten Bodennutzungen Getreideanbau, Dauerweide und Kunstwiese. Die Wahrscheinlichkeit, dass es in einem Revier zu Brutaktivitäten kommt, ist in bei folgenden Kulturenkombinationen am höchsten: Raps mit Mais oder Weide mit Raps, mit Mais oder mit Getreide. Weiden sind in den tiefegelegenen Revieren übervertreten, nicht aber in den Gebieten mit der höchsten Siedlungsdichte am Jurafuss. Zwischen der Siedlungsdichte und den Anteilen der sechs wichtigsten Kulturen besteht kein

Zusammenhang. In 20 % der Reviere wurde nur in einem Jahr Brutaktivität festgestellt, in 56 % mindestens in vier Jahren, und 62 Reviere waren während mehr als 10 Jahren besetzt. Weil die Zahl der geeigneten Reviere abnimmt, geht die Neuntötterpopulation einer ungewissen Zukunft entgegen.

Dynamique d'une population de Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* au pied du Jura vaudois: description et influence de l'habitat

En vingt ans, 302 territoires différents de Pie-grièche écorcheur ont été identifiés et décrits en détail: 291 ont abrité la reproduction de l'espèce. Dans la région étudiée, l'utilisation du sol s'est modifiée durant cette période avec une augmentation des prairies et du colza, et une diminution des céréales et du maïs. 84 % des territoires abritent des haies ou petits biotopes épineux, pour 80 % orientés entre le sud et l'est, fréquemment installés (60 %) sur une rupture de pente. La strate arbustive (58 espèces dont 16 avec une fréquence >10 %) est dominée par quatre espèces épineuses présentes dans >70 % des territoires, ceux-ci abritant en moyenne 7,4 espèces. 92 % des territoires disposent de postes d'observation dominants et la proportion de sol peu végétalisé est faible. Les céréales, le pâturage permanent et la prairie intensive sont les trois cultures les plus fréquemment associées au territoire (qu'il y ait ou non reproduction), et la probabilité de reproduction est la plus élevée dans les combinaisons de deux cultures: colza-maïs, pâturage-colza, pâturage-maïs, pâturage-céréales. Le pâturage est surreprésenté dans les territoires de basse altitude mais pas dans les secteurs densément peuplés du piémont jurassien, et il n'y a aucune corrélation significative entre la densité de population et les six cultures principales. Par contre, la densité est positivement corrélée avec le nombre de territoires favorables (critère de praticabilité) dont la proportion ne cesse de baisser, d'où une réelle menace pour la viabilité future de cette population. Enfin, 20 % des territoires n'ont abrité qu'une seule reproduction mais 56 % quatre ou plus, dont 62 territoires occupés plus de dix ans.

Littérature

- BARNAGAUD, J.-Y., V. DEVICOR, F. JIGUET, M. BARBET-MASSIN, I. LE VIOL & F. ARCHAU (2012): Relating habitat and climatic niches in birds. *PLoS ONE* 7(3): e32819, DOI: 10.1371/journal.pone.0032819.
- BIRRER, S., M. JENNY & N. ZBINDEN (2011): Bestandsentwicklung der einheimischen Brutvögel im Landwirtschaftsgebiet 1990–2009. *Agrarforsch. Schweiz* 2: 66–71.
- BLOCK, W. M. & L. A. BRENNAN (1993): The habitat concept in ornithology. *Curr. Ornithol.* 11: 35–91.

- BLOCK, W. M., K. A. WITH & M. L. MORRISON (1987): On measuring bird habitat: influence of observer variability and sample size. *Condor* 89: 241–251.
- BOLLMANN, K., H.-U. REYER & P. A. BRODMANN (1997): Territory quality and reproductive success: can Water Pipits *Anthus spinoletta* assess the relationship reliably? *Ardea* 85: 83–98.
- BRAMBILLA, M., F. CASALE, V. BERGERO, G. M. CROVETTO, R. FALCO, I. NEGRI, P. SICCARDI & G. BOGLIANI (2009): GIS-models work well, but are not enough: Habitat preferences of *Lanius collurio* at multiple levels and conservation implications. *Biol. Conserv.* 142: 2033–2042.
- BRAMBILLA, M., D. RUBOLINI & F. GUIDALI (2007): Between land abandonment and agricultural intensification: habitat preferences of Red-backed Shrikes *Lanius collurio* in low-intensity farming conditions. *Bird Study* 54: 160–167.
- BRANDL, R., W. LÜBCKE & W. MANN (1986): Habitatwahl beim Neuntöter (*Lanius collurio*). *J. Ornithol.* 127: 69–78.
- CRAMP, S. & C. M. PERRINS (eds) (1993): The birds of the Western Palearctic. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 7, flycatchers to shrikes. Oxford Univ. Press, Oxford.
- FORNASARI, L. & R. MASSA (2000): Habitat or climate? Influences of environmental factors on the breeding success of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*). *Ring* 22 (1): 147–156.
- GILLINGS, S. & R. J. FULLER (1998): Changes in bird populations on sample lowland English farms in relation to loss of hedgerows and other non-crop habitats. *Oecologia* 116: 120–127.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 13, Passeriformes (4. Teil). Aula, Wiesbaden.
- GOLAWSKI, A. (2006): Biologia łęgowa gąsiora *Lanius collurio* w ekstensywnym krajobrazie rolniczym wschodniej Polski. *Not. Ornitol.* 47: 1–10.
- GOLAWSKI, A. & S. GOLAWSKA (2008): Habitat preference in territories of the red-backed shrike *Lanius collurio* and their food richness in an extensive agriculture landscape. *Acta Zool. Acad. Sci. Hungarica* 54: 89–97.
- GOLAWSKI, A. & W. MEISSNER (2008): The influence of territory characteristics and food supply on the breeding performance of the red-backed shrike *Lanius collurio* in an extensively farmed region of eastern Poland. *Ecol. Res.* 23: 347–353.
- GONSETH, Y., T. WOHLGEMUTH, B. SANSONNENS & A. BUTTLER (2001): Die biogeographischen Regionen der Schweiz: Erläuterungen und Einteilungsstandard. Umwelt-Materialien Nr. 137. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern.
- HARRIS, T. & K. FRANKLIN (2000): Shrikes and Bush-Shrikes. Helm Identification Guides. Helm, London.
- HOLMES, R. T., P. P. MARRA & T. W. SHERRY (1996): Habitat-specific demography of breeding black-throated blue warblers (*Dendroica caerulescens*): implications for population dynamics. *J. Anim. Ecol.* 65: 183–195.
- HUNT, P. D. (1996): Habitat selection by American Redstarts along a successional gradient in northern hardwoods forest: evaluation of habitat quality. *Auk* 113: 875–888.
- JAKOBER, H. & W. STAUBER (1981): Habitatsansprüche des Neuntötters *Lanius collurio* – Ein Beitrag zum Schutz einer gefährdeten Art. *Ökol. Vögel* 3: 223–247.
- JAKOBER, H. & W. STAUBER (1983): Zur Phänologie einer Population des Neuntötters (*Lanius collurio*). *J. Ornithol.* 124: 29–46.
- JAKOBER, H. & W. STAUBER (1987): Habitatsansprüche des Neuntötters (*Lanius collurio*) und Massnahmen für seinen Schutz. *Beih. Veröff. Nat. schutz Landsch.pfl. Bad.-Württ.* 48: 25–53.
- JAKOBER, H. & W. STAUBER (1997): Neuntöter *Lanius collurio*. S. 242–267 in: J. Hölzinger (Hrsg.): Die Vögel Baden-Württembergs. Bd 3.2, Singvögel 2. Ulmer, Stuttgart.
- KROHN, W. B. (1992): Sequence of habitat occupancy and abandonment: potential standards for testing habitat models. *Wildl. Soc. Bull.* 20: 441–444.
- KUŹNIAK, S. & P. TRYJANOWSKI (2000): Distribution and breeding habitat of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in an intensively used farmland. *Ring* 22 (1): 89–93.
- LANYON, S. M. & C. F. THOMPSON (1986): Site fidelity and habitat quality as determinants of settlement pattern in male painted buntings. *Condor* 88: 206–210.
- LATUS, C., SCHULTZ, A. & K. KUJAWA (2004): Occurrence of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) depends on natural factors and mode of land use in the Quillow catchment, Germany. *Biol. Lett.* 41: 87–93.
- LAUBER, K., G. WAGNER & A. GYGAX (2012): Flora helvetica. Haupt, Bern.
- LEFRANC, N. (1979): Contribution à l'écologie de la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* dans les Vosges moyennes. *L'Oiseau et R.F.O.* 49: 245–298.
- LEFRANC, N. & T. WORFOLK (1997): Shrikes – a guide to the shrikes of the world. Pica Press, Mountfield.
- LEUGGER-EGGIMANN, U. (1997): Parental expenditure of Red-backed Shrikes *Lanius collurio* in habitats of varying farming intensity. *Diss. Univ. Basel.*
- LIMA, S. L. (1992): Strong preferences for apparently dangerous habitats? A consequence of differential escape from predators. *Oikos* 64: 597–600.
- MATTHYSEN, E. (1990): Behavioral and ecological correlates of territory quality in the Eurasian Nuthatch (*Sitta europaea*). *Auk* 107: 86–95.
- METZMACHER, M. & D. VAN NIEUWENHUYSE (2012): Dynamique de population de la Pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*) dans le sud-est de la Belgique: modélisation de l'influence du climat. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 67: 353–374.
- MORELLI, F. (2011): Importance of road proximity for the nest site selection of the Red-backed Shrike.

- ke *Lanius collurio* in an agricultural environment in central Italy. *J. Mediterr. Ecol.* 11: 21–29.
- MORELLI, F. (2012): Plasticity of habitat selection by red-backed shrikes (*Lanius collurio*) breeding in different landscapes. *Wilson J. Ornithol.* 124: 51–56.
- MÜLLER, M., G. PASINELLI, K. SCHIEGG, R. SPAAR & L. JENNI (2005): Ecological and social effects on reproduction and local recruitment in the red-backed shrike. *Oecologia* 143: 37–50.
- NORRIS, D. R. (2005): Carry-over effects and habitat quality in migratory populations. *Oikos* 109: 178–186.
- NORRIS, D. R. & P. P. MARRA (2007): Seasonal interactions, habitat quality, and population dynamics in migratory birds. *Condor* 109: 535–547.
- OLSSON, V. (1995): The Red-backed Shrike *Lanius collurio* in southeastern Sweden: Habitat and territory. *Ornis svecica* 5: 31–41.
- PULLIAM, H. R. (2000): On the relationship between niche and distribution. *Ecol. Lett.* 3: 349–361.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- RODENHOUSE, N. L., T. W. SHERRY & R. T. HOLMES (1997): Site-dependent regulation of population size: a new synthesis. *Ecology* 78: 2025–2042.
- ROOS, S. & T. PÄRT (2004): Nest predators affect spatial dynamics of breeding red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *J. Anim. Ecol.* 73: 117–127.
- SCHAUB, M., H. JAKOBER & W. STAUBER (2011a): Demographic response to environmental variation in breeding, stopover and non-breeding areas in a migratory passerine. *Oecologia* 168: 445–459.
- SCHAUB, M., M. KÉRY, S. BIRRRER, M. RUDIN & L. JENNI (2011b): Habitat–density associations are not geographically transferable in Swiss farmland birds. *Ecography* 34: 693–704.
- SCHIFFERLI, L. (1989): Die naturnahen Walliser Kulturlandschaften: Biotope von nationaler Bedeutung für Vogelarten. *Bull. Murithienne* 107: 9–19.
- SCHIFFERLI, L. (2001): Birds breeding in a changing farmland. *Acta Ornithol.* 36: 35–51.
- SCHIFFERLI, L., R. J. FULLER & M. MÜLLER (1999): Distribution and habitat use of bird species breeding on Swiss farmland in relation to agricultural intensification. *Vogelwelt* 120, Suppl.: 151–161.
- SERGIO, F. & I. NEWTON (2003): Occupancy as a measure of territory quality. *J. Anim. Ecol.* 72: 857–865.
- SIKAMÄKI, P. (1995): Habitat quality and reproductive traits in the Pied Flycatcher – an experiment. *Ecology* 76: 308–312.
- SÖDERSTRÖM, B. (2001): Seasonal change in Red-backed Shrike *Lanius collurio* territory quality – the role of nest predation. *Ibis* 143: 561–571.
- SÖDERSTRÖM, B. & H. KARLSSON (2010): Increased reproductive performance of red-backed shrikes *Lanius collurio* in forest clear-cuts. *J. Ornithol.* 152: 313–318.
- SOLARI, C. & H. SCHUDEL (1988): Nahrungserwerb des Neuntötters *Lanius collurio* während der Fortpflanzungszeit. *Ornithol. Beob.* 85: 81–90.
- TITEUX, N., M. DUFRENE, J. RADOUX, A. H. HIRZEL & P. DEFOURNY (2007): Fitness related parameters improve presence-only distribution modelling for conservation practice: The case of the Red-backed Shrike. *Biol. Conserv.* 138: 207–213.
- TURCHIN, P. (1999): Population regulation: a synthetic view. *Oikos* 84: 153–159.
- TYE, A. (1992): Assessment of territory quality and its effect on breeding success in a migrant passerine, the Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ibis* 134: 273–285.
- VANHINSBERGH, D. & A. EVANS (2002): Habitat associations of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in Carinthia, Austria. *J. Ornithol.* 143: 405–415.
- VAN HORNE, B. (1983): Density as a misleading indicator of habitat quality. *J. Wildl. Manage.* 47: 893–901.
- VAN NIEUWENHUYSE, D. & K. VANDEKERKHOVE (1992): Caractéristiques et typologie des territoires de la Pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*) en Lorraine belge. *Aves* 29: 137–154.
- WHITTINGHAM, M. J., J. R. KREBS, R. D. SWETNAM, R. M. THEWLIS, J. D. WILSON & R. P. FRECKLETON (2009): Habitat associations of British breeding farmland birds. *Bird Study* 56: 43–52.
- WHITTINGHAM, M. J., J. R. KREBS, R. D. SWETNAM, J. A. VICKERY, J. D. WILSON & R. P. FRECKLETON (2007): Should conservation strategies consider spatial generality? Farmland birds show regional not national patterns of habitat association. *Ecol. Lett.* 10: 25–35.
- WIENS, J. A. & J. T. ROTENBERRY (1981): Censusing and the evaluation of avian habitat occupancy. *Stud. Avian Biol.* 6: 522–532.
- ZOLLINGER, J.-L. (2006): Evolution de l'habitat et des effectifs d'une population de Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* sur le Plateau vaudois. *Nos Oiseaux* 53: 3–18.
- ZOLLINGER, J.-L. (2013): Dynamique évolutive d'une population de Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* au pied du Jura vaudois. Mémoire non publié, déposé à la Station ornithologique suisse, 73 p.
- ZOLLINGER, J.-L. (2014): Dynamique d'une population de Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* au pied du Jura vaudois: répartition et abondance. *Nos Oiseaux* 61: 63–78.
- ZOLLINGER, J.-L. & C. ZOLLINGER (1999): Distribution et habitat de la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* en plaine: l'exemple du Moyen-Pays occidental (Vaud). *Nos Oiseaux* 46: 11–34.

Manuskript eingegangen 23. März 2014
Bereinigte Fassung angenommen 2. Juli 2014