

Das Verhalten der Feldlerche^{*)}

JUAN D. DELIUS

Mit 46 Abbildungen

Diese Arbeit ist ein Teilergebnis 15-monatiger Feldarbeit, deren Problemstellung mit Absicht breit angelegt wurde: es sollte Material für eine Biologie der Feldlerche, *Alauda arvensis*, gesammelt werden. Die Wahl des Objektes war weitgehend zufällig; bodenbrütende Singvögel sind jedoch bisher bei ähnlichen Studien vernachlässigt worden.

Ergebnisse über die Populationsdynamik und das nichtreproduktive Verhalten habe ich in dieser Arbeit nicht berücksichtigt; sie sollen gesondert behandelt werden (DELIUS im Druck und in Vorbereitung). Angestrebt wurde ein übersichtliches Verhaltensinventar. An einigen Stellen habe ich versucht, mittels statistischer Methoden Einblicke in das Verhaltensgefüge zu erhalten. Vergleichende Betrachtungen habe ich auf die Familie Alaudidae beschränkt; solche in weiteren Rahmen wurden ausgelassen, da sich sonst die Arbeit sehr ausgeweitet hätte.

Den folgenden Personen und Institutionen möchte ich meinen Dank aussprechen: Prof. N. TINBERGEN F. R. S., Oxford, für die Überwachung der Arbeit sowie mannigfaltige Anregung, Prof. G. BIRUKOW, Göttingen, Prof. O. KOEHLER, Freiburg und Prof. Sir A. HARDY F. R. S., Oxford, für die Überlassung von Arbeitsplätzen an den jeweiligen Instituten, dem Deutschen Akademischen Austauschdienst für ein Stipendium, Sir W. PENNINGTON RAMSDEN, Bart., und dem Cumberland County Council für die Erlaubnis, in Ravensglass zu arbeiten, meinen Kollegen im Zeltlager in Ravensglass für hilfsbereite Kameradschaft und vielfältige Diskussion, Dr. M. G. BULMER, Oxford, und Dr. H. DINGES, Göttingen, für statistische Beratung und meiner Frau für mühevolltes Nachprüfen der statistischen Berechnungen sowie kritische Durchsicht des Textes.

Untersuchungsort und Methoden

a) **U n t e r s u c h u n g s g e b i e t** war ein weitgehend willkürlich abgegrenzter, etwa 25 ha großer Küstendünenstreifen innerhalb der Drigg Dunes and Gullery, ein als „Ravenglass Gullery“ bezeichnetes Naturschutzgebiet, das auf 54° 21'15" N und 3° 25'05" W bei Ravensglass, Cumberland in England liegt (Abb. 1). Die stark erodierte Dünenlandschaft ragt als Halbinsel in die Irische See. Bedeckt von nur schütterer Vegetation, vorwiegend *Ammophila*, wird sie in den Sommermonaten von etwa 30 000 Lachmöwen als Brutkolonie benutzt. Nach den Lachmöwen sind die Feldlerchen mit etwa 250 Paaren die häufigsten Brutvögel und besiedeln dicht die etwas geschützteren und vegetationsreicheren Dünentäler.

b) **M e t h o d e n**. Zur individuellen Kennzeichnung fing ich die Tiere, die sich im Beobachtungsgebiet ansiedelten, entweder am Nest oder am Mohnsamen-Futterplatz, einzelne auch mittels einer Lockattrappe. Junge griff ich etwa an ihrem 5. Lebenstage aus dem Nest.

^{*)} Der Erinnerung GUSTAV KRAMERS gewidmet.

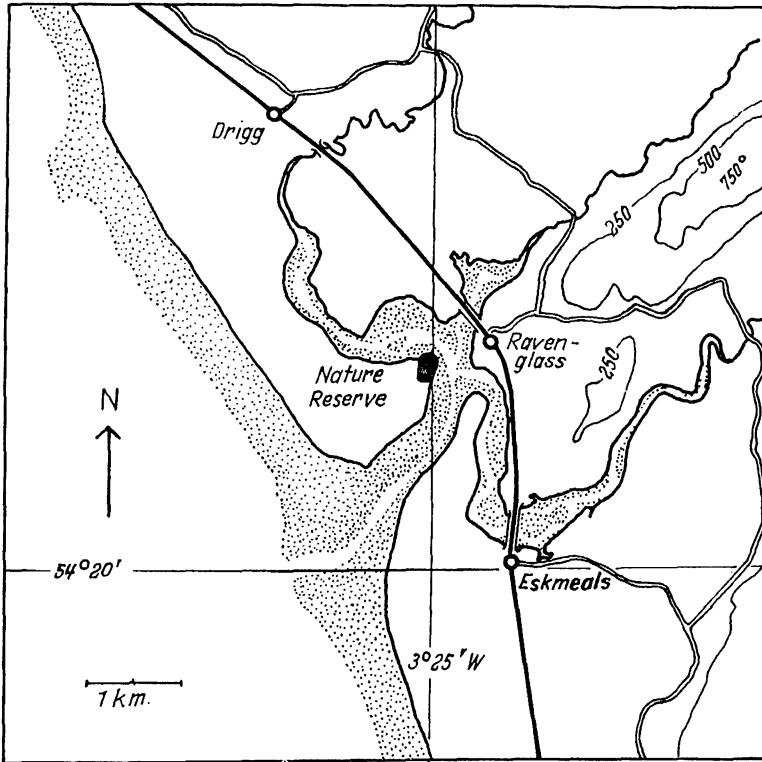


Abb. 1: Lage des Beobachtungsgebietes (schwarz eingezeichnet). Höhenlinien in Fuß über dem Meeresspiegel

Zur Buntberingung legte ich je 2 Celluloidfarbbringe den Alttieren in individuell verschiedenen Kombinationen an, den Jungen eine Kombination je Brut; wenn sie sich später im Beobachtungsgebiet ansiedelten, wurden sie gefangen und umberingt. Die 8 Ringfarben erwiesen sich als zureichend farbecht, und es wurden keine Ringverluste festgestellt. Ab

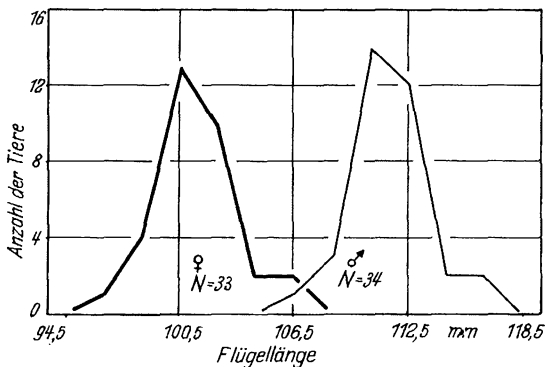


Abb. 2: Flügelmaße der ♂♂ und ♀♀

1959 versah ich alle Vögel zusätzlich mit Aluminiumringen des British Museum. 1960 und 1961 färbte ich Gefiederpartien einiger Vögel mit alkohollöslichen Pigmenten (Boyd 1950/51). Weiterhin beklebte ich die Aluminiumringe einiger Brutgeschwister mit verschiedenfarbigen Klebändern, um sie so vorübergehend unterscheiden zu können. Das Geschlecht der Alttiere bestimmte ich am Flügelmaß (durchschnittlich 112 mm für die ♂♂, 101 mm für die ♀♀; Abb. 2) und überprüfte es anschließend am Verhalten. Altersbestimmungen bei ausgewachsenen Lerchen sind nicht möglich, Einjährige unterscheiden sich nicht von Mehrjährigen, wie ich es an Wiederfängen festgestellt habe.

Für die Verhaltensbeobachtungen verließ ich mich weitgehendst auf die so markierten Tiere, ausnahmsweise vorübergehend auch auf solche, die an natürlichen Gefiederbesonderheiten persönlich erkennbar waren. Als einzigen Verhaltensunterschied zwischen markier-

ren und unmarkierten Lerchen stellte ich fest, daß gerade beringte etwas häufiger an ihren Beinen pickten. 1958 beobachtete ich 4—5 Std. täglich (10. März bis 30. Juli), 1959, 1960 und 1961 je 8—10 Std. (5. März bis 15. August 1959, 5. Februar bis 30. Juni 1960 und 14. bis 30. April 1961), praktisch alle durch einen auf einem Leichtmetallstativ mit Gelenkkopf montierten 10×50 -Feldstecher. Notizen machte ich — bis auf wenige — sofort. Die Lerchen gewöhnten sich schnell an den Beobachter und ließen ihn durchschnittlich auf 10—15 m heran. Von erhöhten Beobachtungssitzen aus konnte ich bei günstigen Revierverhältnissen Einzelvögel in der schütterten Vegetation beliebig lange im Auge behalten. Für einige besondere Beobachtungen am Futterplatz und für alle am Nest benutzte ich Verstecke, die bis 3—4 m herangerückt wurden.

Täglich verwannte ich etwa die Hälfte der Beobachtungszeit auf ein von zwei oder drei „Lieblingspaaren“ mit günstigen Revierbedingungen; in der restlichen Zeit kontrollierte ich die anderen 15—20 Paare und notierte auch ihr Verhalten. So sah ich etwa alle 2 bis 3 Tage sämtliche Paare des Beobachtungsgebietes.

c) **Auswertung und Darstellung.** Bei der Auswertung der quantitativen Daten habe ich mich vorzugsweise, neben den klassischen parametrischen (WEBER 1961), der nichtparametrischen statistischen Methoden (STEGEL 1956) bedient. Sie haben gegenüber ersteren den Vorteil, daß sie keine strengen Anforderungen an die Maße stellen, unabhängig von der Normalität der Verteilungen und einfach zu berechnen sind. Überall ist der jeweils benutzte Test und die errechnete Zufallswahrscheinlichkeit p angegeben, wenn p größer als 0,05 nur mit „nicht signifikant“. Statistische Prüfmethode setzen unabhängige Stichproben voraus. Wird diese Voraussetzung nicht eingehalten, ist die errechnete Zufallswahrscheinlichkeit p in einem ungewissen Maße verfälscht. Wenn eine Hypothese aus einer gegebenen Stichprobe entwickelt wird und man sie dann an derselben statistisch prüft, dann kann diese Stichprobe nicht als unabhängig bezeichnet werden. Dieses wird häufig übersehen, in der Praxis ist das auch meistens kaum zu vermeiden. In dieser Arbeit sind alle p , die mit diesem Fehler behaftet sind, mit * versehen.

Ankunft

Im Herbst und Winter halten sich die Lerchen nicht im Untersuchungsgebiet auf (s. S. 341). Ihre Ankunft im Frühjahr wurde nur 1961 beobachtet.

♂♂ und ♀♀ kommen getrennt an (Abb. 3). Der mittlere Ankunftstag der ♂♂ (20. Februar) dürfte etwa um 10 Tage früher liegen, da einige — mindestens

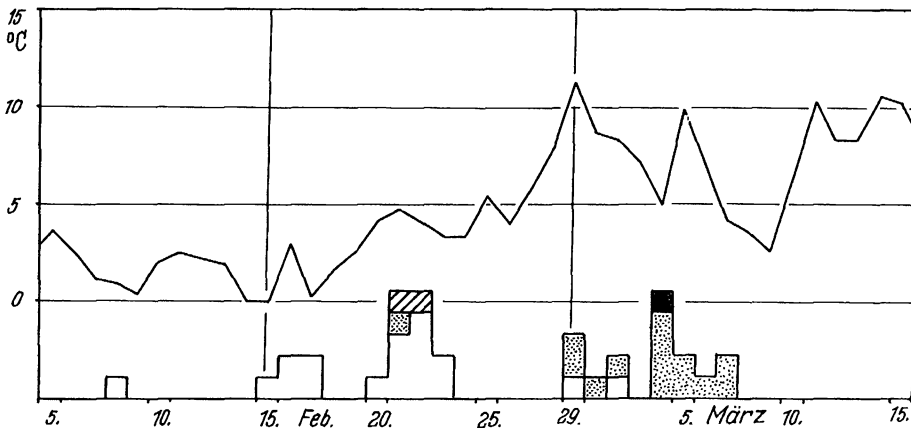


Abb. 3: Ankunft der Feldlerchen 1960 im Beobachtungsgebiet. Ein Quadrat stellt die Ankunft eines Individuums dar: leer, mehrjährige ♂♂; schraffiert, einjährige ♂♂; gepunktet, mehrjährige ♀♀; schwarz, einjährige ♀♀. Darüber: Lufttemperatur

5 von 16 ♂♂ — schon vor Beobachtungsbeginn am 5. Februar da waren, aber erst bei Wiederkehr nach einem Schlechtwettereinbruch erfaßt werden konnten. Trotzdem ist der Unterschied in der Ankunft zwischen ♂♂ und ♀♀ (mittlerer Ankunftstag 3. März) gut gesichert (Medianverfahren χ^2 , $p < 0,001$).

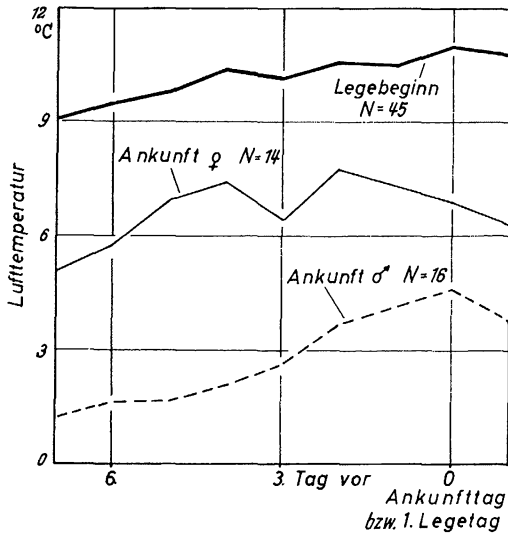


Abb. 4: Durchschnittlicher Lufttemperaturverlauf vor Ankunft und Legebeginn. Die verschiedenen Ankunfts- bzw. ersten Legetage sind synchronisiert. N = Anzahl der Fälle

ten zurück; dann verließen sie auch das Beobachtungsgebiet und kamen am nächsten „schönen“ Tage wieder. Die Ankunft der ♀♀ verlief grundsätzlich ähnlich, jedoch komplizierter, da das Revierbesetzen mit dem Paarungsverhalten zusammenfällt. Zur Feststellung etwaiger Altersunterschiede in den Ankunftsdaten sind die Zahlen zu klein (Abb. 3). Faßt man unberingte Neuansiedler als Einjährige auf — was eine gewisse Berechtigung hat —, so dürften sie etwas verzögert eingetroffen sein: 6 kamen mindestens gleichzeitig, 3 vielleicht und 3 sicher später an als die beringten Mehrjährigen.

Revier

Im Brutgebiet eingetroffen, beschränken etwa 90 % der Lerchen der Population ihre Aktivität sehr bald auf ein bestimmtes Areal. Sie dulden in diesem Revier, außer dem Partner und ihren Jungen, keine Artgenossen, es sei denn vorübergehend.

a) Beschreibung. Im Vergleich zu der Fläche, die sie im Winterschwarm durch Einhalten der Individualdistanzen einnehmen, ist das Brutrevier um den Faktor 10^4 größer und zudem ortsfest (HINDE 1961). Die Durchschnittsgröße von 41 Revieren im Beobachtungsgebiet betrug ungefähr 5.000 m^2 ; (die Grenzwerte waren 8.000 und 2.500 m^2) (Abb. 5). Diese Angabe darf jedoch nicht verallgemeinert werden: in einem Nachbargebiet waren z. B. drei Reviere im Durchschnitt etwa 15.000 m^2 groß, und eine einzelne Lerche im nahegelegenen Lake District besang eine Fläche von ungefähr 200.000 m^2 . Unter Revier kann man die Fläche verstehen, auf der die Inhaber ihr Futter suchen oder die sie gegen Eindringlinge verteidigen oder die sie besingen. Im Beobachtungsgebiet decken sich alle drei weitgehend, aber im Nachbargebiet war das Futterrevier erheblich kleiner als $1,5 \text{ ha}$, desgleichen bei der Einzellerche, bei der aber auch keine Eindringlinge auftraten, da sie völlig isoliert von ihresgleichen war. Das verteidigte Revier, das meist mit dem besungenen zusammenfällt, ist um so größer, je geringer die Besiedlungsdichte, und umgekehrt. Es ist unklar, welche der beiden Vari-

Welcher Faktor diesen Unterschied bewirkt, ist auf Grund des geringen Datenmaterials nicht entscheidbar; aber neben geschlechtsverschiedenen Schwellen für die Helltagverlängerung könnte auch die Temperatur eine Rolle spielen, die bei Ankunft der ♀♀ etwa um 3°C höher war (Abb. 4). Überhaupt trafen sie an „schönen“ Tagen ein, wobei kein einzelner Wetterparameter entscheidend zu sein schien, sondern ein Komplex von ihnen.

Die ♂♂ erschienen in Trüppchen von 10—20 gemischt mit solchen, die weiterzogen, manchmal, nachdem sie kurz gerastet hatten und von den ortsansässigen ♂♂ verjagt worden waren. Diese werden nämlich nach einigen Min. gemeinsamer Futtersuche plötzlich aggressiv und zeigen deutliches Revierverhalten, und zwar regelmäßig am Morgen; gegen Mittag — bei schlechtem Wetter schon eher — fielen sie häufig wieder in das Schwarmverhalten

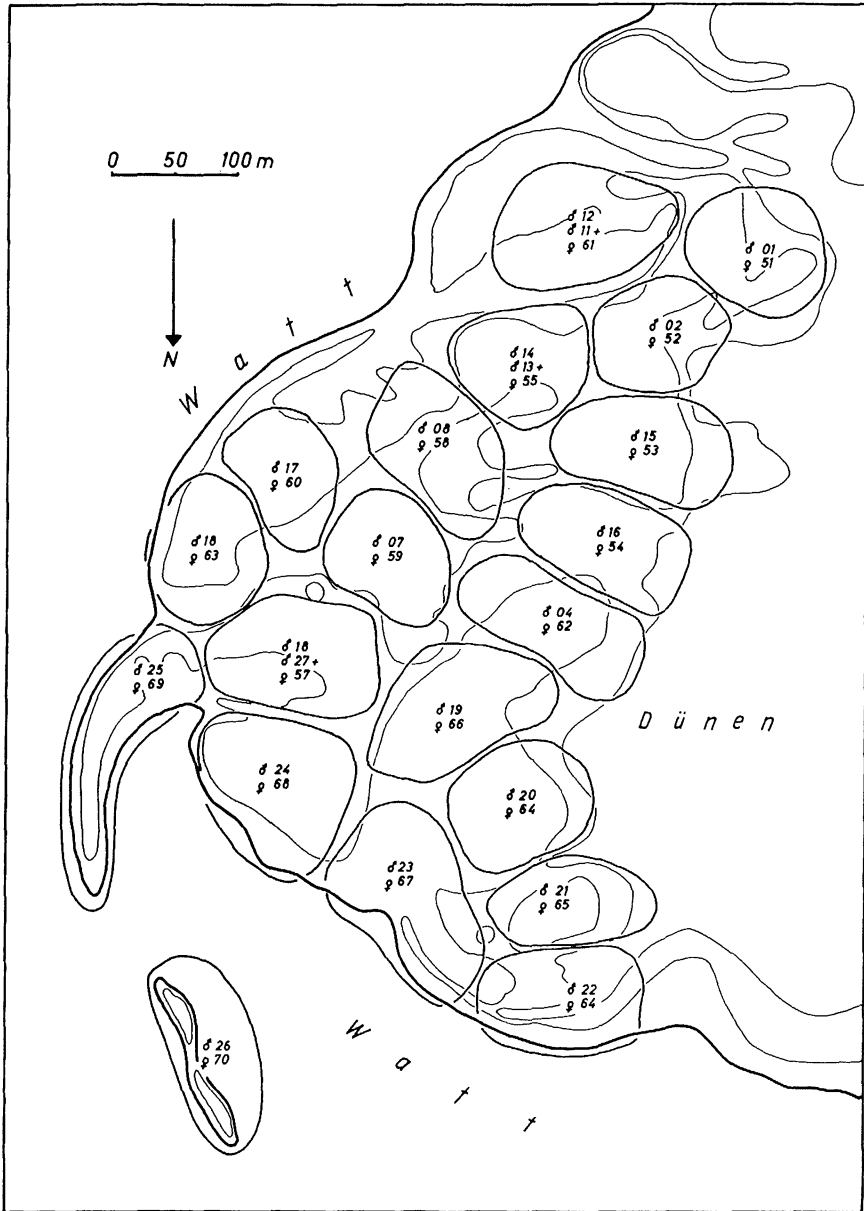


Abb. 5: Die Reviere im Beobachtungsgebiet 1959. Dicke Linie: Küste bei Springflut, mittlere Linien: Reviergrenzen, dünne Linien: annähernde Höhenlinien

ablen die Ursache, welche die Wirkung ist: die nicht unterschreitbare Reviereinstandgröße beschränkt wohl die Besiedlungsdichte nach oben hin (HUXLEY 1934). Andererseits schien sie bei den relativ dünn besiedelten Nachbargebieten den jährlichen Dichteschwankungen passiv zu folgen. Reviereinstandgrößen sind entweder unmittelbar durch die Bodengestaltung gegeben, oder sie entstehen durch Auseinandersetzungen mit Nachbarn. Jene beruhen darauf, daß die Ler-

chen für sie ökologisch wertlose größere Flächen nicht in ihre Reviere einbeziehen — so Sand-, Wasser- oder hochbewachsene Flächen —; diese sind keineswegs an dauernde Kämpfe gebunden, sondern werden im Laufe der Zeit derart mit Bodenmarken verknüpft, daß sie meist auch bei Abwesenheit des Nachbarn nicht überschritten werden. Je bestimmter die orientierenden Unregelmäßigkeiten sind, z. B. Dünenkämme oder Mikrovegetationsgrenzen, um so deutlicher sind die Reviergrenzen. Da also letzten Endes alle Reviergrenzen primär oder sekundär an Bodenmerkmale gebunden sind, bleibt auch die Ausbreitung mancher Reviere auch bei mehrfachen Besitzwechseln im Laufe der Jahre erstaunlich konstant.

Abgesehen hiervon sind die Reviergrenzen um so deutlicher, je kleiner die Reviere sind, mit anderen Worten, je dichter die Besiedlung ist.

b) **Ortsstreuung.** Brutreviere entstehen dank zweier Gegebenheiten: der Ortsstreuung und der Unverträglichkeit mit Artgenossen (TINBERGEN 1957).

Von rund 100 Fällen, in denen Revierbesitzer durchschnittlich über drei Monate der Brutzeit beobachtet wurden, wechselten nur zwei ihr Revier: ein auf gerade gelegten Eiern gefangenes ♀ und ein unverpaartes ♂. Alle übrigen verschoben ihre Reviergrenzen höchstens geringfügig (vgl. PICKWELL 1931, *Otocoris alpestris*). Nach Verfrachtungen bis zu 1 km waren die Lerchen innerhalb weniger Minuten wieder zurück im Revier.

Zwei Reviere, eines im Korn, das andere in einem Farnbestande, wurden schon im Juni, also etwa 1 Monat zu früh, aufgegeben, offenbar wegen immer dichter und höher werdenden Bewuchses; leider konnte ich nicht feststellen, ob die Lerchen noch neue Reviere bezogen. Ganz allgemein dürfte in landwirtschaftlich genutztem Gelände die Ortsstreuung durch die Biotopänderungen erheblich gestört werden. Im Beobachtungsgebiet versandete ein Revier und wurde danach nicht mehr besiedelt.

Auch von Brutzeit zu Brutzeit zeigen die Feldlerchen Tendenz zur Ortsstreuung; so fand MAKOWSKI (1954) einen Albino zwei Jahre an der gleichen Stelle.

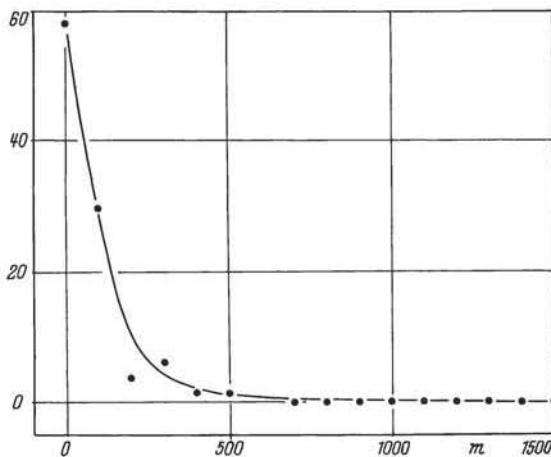


Abb. 6: Umsiedlungsentfernung (Abzisse) der Feldlerchen; Ordinate: Anzahl der Fälle

Stelle. Von 101 wiedergekehrten Vögeln bezogen 57 (56%) ihr vorjähriges Revier, die übrigen 44 (44%) siedelten sich im Mittel 130 m, im Höchstfall 380 m entfernt an, wobei gesagt werden muß, daß ein zusätzlicher Randstreifen von etwa 1 km Breite um das Beobachtungsgebiet auf beringte Vögel hin kontrolliert wurde (Abb. 6). Zwei Vögel gelangten bei zweifachem Umsiedeln in ihr ursprüngliches Revier zurück. Zehn von achtzehn Vögeln hielten über drei Brutzeiten an ihrem Revier fest, 3 von 12 über vier und 1 von 3 über fünf Brutzeiten.

Bei sieben genauer beobachteten Umsiedlern konnte bei vier von ihnen — bei weiteren 2 weniger eindeutig — klar festgestellt werden, daß sie versuchten, sich im Vorjahresrevier anzusiedeln, diese aber bereits besetzt vorfanden.

Eine etwas höhere Umsiedlungsrate und mittlere Umsiedlungsdistanz bei ♀♀ — verglichen mit den ♂♂ — ist statistisch nicht gesichert.

Einjährige Feldlerchen zeigen Geburtsortstreue: 11 als Nesthocker im Beobachtungsgebiet beringte wurden — von schätzungsweise 25 möglichen — im Beobachtungs- und Randgebiet gesehen; davon siedelten sich 6 im Untersuchungsgebiet und 4 im Randgebiet an; also höchstens 1,5 km vom Geburtsort entfernt.

Die Ortstreue der Brutvögel ändert sich nicht mit deren Alter, kleine trendlose Variationen in meinen Daten sind nicht signifikant. Über die Beziehungen über Ortstreue und Paartreue s. S. 314.

Ortstreue ist bei Vögeln weit verbreitet, für die Heidelerche (*Lullula arborea*) ist sie von KOCH (1936) und KOFFAN (1948—51) nachgewiesen.

Ortstreue setzt dreierlei voraus: Ansiedlung, Heimkehrtrieb und Orientierungsmechanismus (KRAMER 1961). In den ersten Lebensmonaten binden sich die Feldlerchen an den Aufwuchsort (vgl. LÖHRL 1959, MAUERSBERGER 1957). In der zweiten Phase — die erste Brutzeit — siedeln sie sich an einem begrenzten Brutort an und halten an ihm nach Möglichkeit fest, sie können sich aber in späteren Brutperioden auch an neue Reviere binden.

Nach welchen Kriterien die Lerchen in dieser zweiten Phase einen Ort bevorzugen, ist ungewiß. Außer Nähe zum Aufwuchsort (Geburtsortstreue) spielen sicher ökologische Wertigkeit, also Nahrungs- und Nistmöglichkeit, Unbesetztheit von gleichgeschlechtlichen Lerchen, oder bei den ♀♀ — manchmal auch bei ♂♂ — Vorhandensein eines Partners eine Rolle. Daneben wirken schon von Lerchen besetzte Landstriche stärker anziehend auf Reviersuchende als nicht besiedelte. Bei Umsiedlung kommt wohl noch Nähe zum alten Revier hinzu.

c) Unverträglichkeit drückt sich im Zusammenspiel der agonistischen Verhaltensweisen des Revierinhabers und Eindringlings aus: im eignen Revier diesseits der Grenze überwiegt die Angriffsbereitschaft, jenseits derselben, im Nachbarrevier, die Flucht tendenz. An den Reviergrenzen sind beide Tendenzen gleich stark. Hieraus erklärt sich das häufige, oft ganz rasche Wechseln der Rollen des Angreifers und des Fliehenden bei den gleichen Vögeln (TINBERGEN 1939 a und PICKWELL 1931). Weitere zeitweilig mitsprechende Faktoren (s. S. 310) können die Dominanzverhältnisse abändern, so daß Reviergrenzverschiebungen möglich sind.

Vor der Paarbildung werden sich antragende ♀♀ von den revierbesitzenden ♂♂ meist nicht als Eindringlinge angesehen, danach wird nur das eigene ♀ geduldet. Eigene Junge werden bis zu ihrem Selbständigwerden gelitten (über Revierverhalten gegenüber anderen Vögeln s. S. 312), über den Anteil der Geschlechter an der Revierverteidigung S. 311). Unter Umständen haben ♀♀ unabhängig von den ♂♂ eigene Reviere, so die beiden ♀♀ eines bigamen ♂ (2 Fälle). Die Paarbildung besteht bis zum gewissen Grade in der Ansiedlung des ♀ im Revier des ♂, die Paarbindung im Zusammenfallen der Reviere (vgl. S. 313).

Das Revierverhalten bleibt keineswegs konstant über die ganze Brutzeit, sondern ändert sich stetig. Die ♂♂ fielen Februar und Anfang März, die ♀♀ noch Anfang April vom Revierverhalten in das ortsunfestes Schwarmverhalten zurück, wenn schlechtes Wetter einbrach. Auch später wurde das Revierverhalten, insbesondere die Unverträglichkeit, deutlich vom Wetter beeinflusst. Im Mai, Juni und Juli ließ die Unverträglichkeit stetig — unabhängig vom Wetter — nach, so daß im Juli kaum von Revieren die Rede sein konnte; es bildeten sich ortsunfestes Schwärme. Mitte August erwachte bei einigen schon vermauserten Lerchen vorübergehend erneutes Revierverhalten.

d) Revierlose Lerchen. Wie anfangs erwähnt, blieben etwa 10% der Lerchen meiner Population revierlos. Sie streichen regellos

offen über größere Gebiete, auffallenderweise jedoch allein. Beide Geschlechter sind vertreten; das offensichtliche Überwiegen der ♂♂ mag an Beobachtungsfehlern liegen, die durch deren auffälligeres Verhalten bedingt sind. Warum sie keine Reviere besaßen, ist unklar: einige ♂♂ mögen nirgendwo vermocht haben, Fuß zu fassen, manche ♀♀ fanden wohl keinen Partner, andere ♂♂ gaben ihre Reviere auf, weil sie keinen Partner fanden — ein solcher Fall wurde beobachtet —, weitere waren vielleicht noch unreif. Drei Lerchen begannen Revierverhalten zu zeigen, als sie für Artgenossen einsprangen, die während der Brutzeit umgekommen waren.

Gesang

Sowohl ♂♂ wie ♀♀ singen, ♂♂ jedoch ungleich häufiger. Mit Ausnahme von Abschnitt d bespreche ich hier nur den Gesang der ♂♂.

a) Beschreibung. Beim ♂ lassen sich drei verschiedene Gesangsarten unterscheiden: Flug-, Boden- und Hetzgesang. Am auffälligsten ist der in der Luft vorgetragene Fluggesang (Abb. 7a). Nach lautlosem Abflug steigt der Vogel steil mit kurzhubigen Flügelschlägen und stark gespreiztem Schwanz, nach Möglichkeit gegen den Wind, ununterbrochen singend auf. 10 grob vermessene Singflüge erreichten im Mittel 50 m Höhe, schätzungsweise mag aber der allgemeine Durchschnittswert bei etwa 80 m liegen. PICKWELL (1931) nennt bei der Ohrenlerche (*Otocoris alpestris*) 150 m. Darauf folgt eine Phase, in der das ♂ ohne merkbare Änderung der Flugweise und des Gesanges auf etwa gleicher Höhe bleibt; oft kreist er dabei langsam über dem Revier (HOWARD 1929). Nach PICKWELL (1931) hält sich die Ohrenlerche an keine Revieregrenzen. Diese Phase nimmt gewöhnlich den größten Teil der Zeit des Singfluges ein, im Durchschnitt etwa 2,5 Min. (wenige Sek. bis 9 Min., s. aber ALEXANDER 1941, ROLLIN 1942). In dieser und der vorhergehenden Phase zeigt der Vogel bei starkem Wind den periodischen Flügel-schluß des Singvogelbolzenfluges, der den Gesang dann deutlich zäsiert. Langsam, mit fast bewegungslosen, ganz ausgebreiteten Flügeln segelt der Vogel

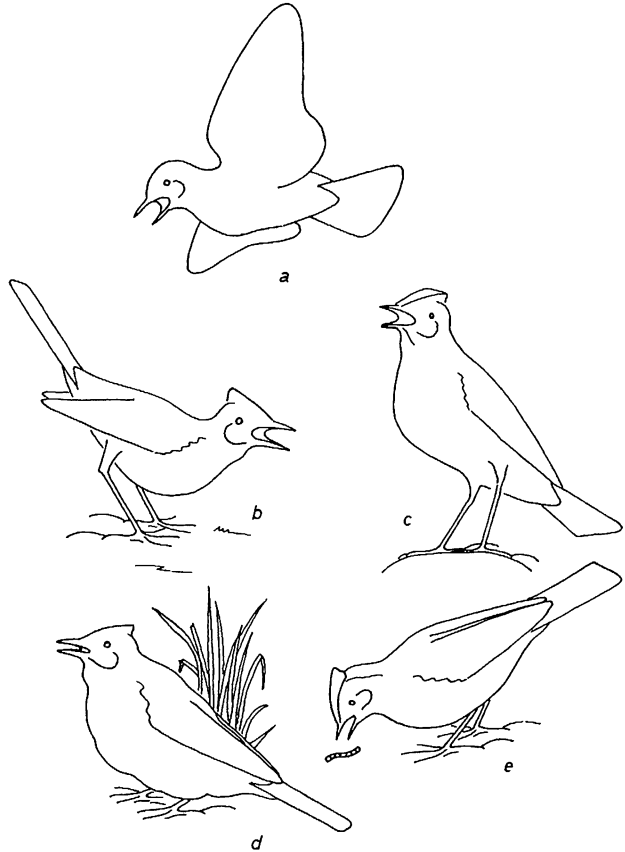


Abb. 7: Singende Feldlerchen. a) im Singflug, b) balzend, c) imponierend, d) in Ruhestellung, e) futtersuchend

dann herab, wobei er lang anhaltende flötende Töne einwebt. Entweder gleitet der Sänger so bis zur Landung hinab, oder er verstummt in 10—15 m Höhe, legt die Flügel halb an und stürzt, sich kurz vor der Landung auffangend, mit vorgebeugtem Körper herab.

Der Bodengesang, grundsätzlich dem Fluggesang ähnlich, ist in jeder Hinsicht äußerst variabel. Er ist an keine besondere Haltung oder Verhaltensweise gebunden und pausenreicher, leiser und melodioser als der Fluggesang. Ein ruhig aufgeplustert dasitzendes ♂ äußert ihn leise; futtersuchende unterbrechen ihn, so oft sie etwas aufpicken; balzende ♂♂ und solche, die aufrecht auf Bodenerhebungen stehen, singen ihn laut aus dem so weit aufgerissenen Schnabel, daß man den grell gefärbten Rachen sieht, manchmal beinahe pausenlos bis zu 15 Min. lang (Abb. 7 b). Bei allen wölbt sich die Kehle je nach Lautstärke mehr oder minder im Rhythmus des Gesanges vor. Dadurch werden die hellen Federbasen sichtbar, und die Kehle leuchtet weiß auf.

Der Hetzgesang, der sich wie ein gepreßter brüchiger Fluggesang anhört, erklingt bei Hetzflügen (S. 316), soweit das Geschlecht der Verfolgten bestimmbar war, hinter ♀♀ her; er ist vergleichsweise selten.

b) Jahreszeitliche Schwankungen

Der Fluggesang ist im August und Anfang September kaum zu hören, setzt aber Ende September wieder ein, wenn auch nicht so stark wie während der Brutzeit. Im November beginnt wieder eine Pause, die Ende Januar endet (ALEXANDER 1908, ROLLIN 1931, COX 1944, LANGE 1951). Der Bodengesang wird auch im August unterbrochen, setzt aber dann vielleicht etwas eher als der Fluggesang ein. Ob eine Winterpause stattfindet, ist unbekannt. Anfang Februar trat der Bodengesang häufig auf.

Diese Schwankungen hängen ohne Zweifel mit den Schwankungen der Gonadenaktivität zusammen; Androgene, insbesondere Testosteron, wirken gesangsfördernd (EISNER 1960).

Die Augustpause fällt mit der Regenerationsphase MARSHALLS (1961) und mit der einzigen jährlichen Mauser der Feldlerchen zusammen (WITHERBY 1916). Der Herbstgesang würde mit der Akzelerationsphase übereinstimmen, die im Winter von den Außenweltfaktoren vorübergehend gehemmt wird und zum Frühjahr wieder einsetzt. Es ist vielleicht erwähnenswert, daß die Regenerationsphase im Versuch als kaum von Außenweltfaktoren beeinflussbar gefunden wurde, ebensowenig wie das Einsetzen der Akzelerationsphase, deren weiterer Verlauf jedoch sehr außenbeeinflussbar ist. Das macht wohl verständlich, warum die Dauer des Herbstgesanges und das Einsetzen des Frühjahrsgesanges so stark variieren, wie es aus den oben erwähnten Arbeiten ersichtlich ist.

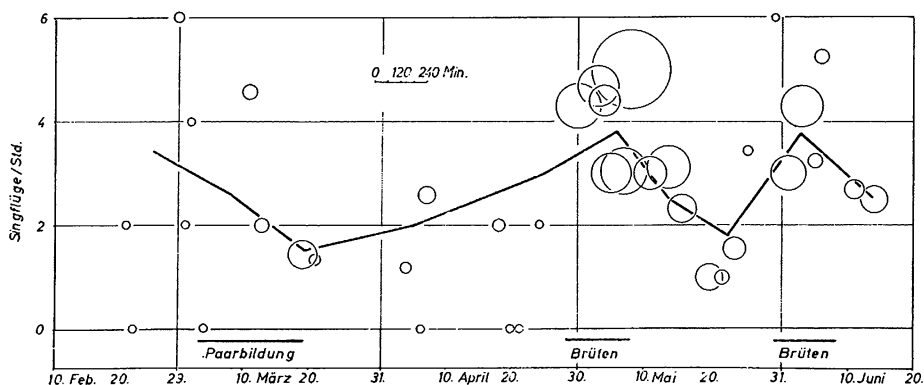


Abb. 8: Singflugfrequenzverlauf während der Brutzeit. Die Durchmesser der Kreise geben die Dauer der Einzelbeobachtungen an. Gesamtbeobachtungszeit 59 Std., im wesentlichen an einem ♂. Ausgewogener 15tägiger (Februar — April) bzw. 10tägiger (Mai — Juni) Durchschnitt

Tab. 1: Häufigkeit des Fluggesanges (Fl) vor und nach der Brutphase (v. n. Br) bzw. während der Brutphase (Br)

Fl je 30 Min.	v. n. Br	Br
0	9	1
1	15	13
2	9	27
3	4	12
4	0	2

monale Zyklen innerhalb der Brutzeit beim männlichen Vogel zu wenig bekannt ist (EISNER 1960). Die Gesangslänge scheint ähnlich beeinflusst zu werden (Tab. 2). Nach LANGE (1951) nimmt sie im Laufe der Brutsaison zu, ROLLIN

Auch innerhalb der Brutzeit schwankt die Gesangsproduktion (COX 1944, CLARK 1947, LANGE 1951, KOCH 1936, PICKWELL 1931). Abb. 8 zeigt 3 Gipfel im Fluggesang eines ♂: einen vor der Paarbildung und zwei während des Brütens seines ♀. Der Höchstwert vor der Paarbildung ist statistisch nicht sicher, wohl aber sind es die Brutphasenmaxima (Tab. 1; Mann Withney, $p^* < 0,001$). Offensichtlich wirkt die Anwesenheit des ♀ fluggesanghemmend, ihre Abwesenheit fördernd; jedoch ändert sich der Fluggesangsrhythmus nicht merkbar, wenn das ♀ vorübergehend kurz an- oder abwesend ist. Ob auf nervösen oder neurohormonalen Wegen bleibt offen, solange über hormonalen Zyklen innerhalb der Brutzeit beim männlichen Vogel zu wenig bekannt ist (EISNER 1960). Die Gesangslänge scheint ähnlich beeinflusst zu werden (Tab. 2). Nach LANGE (1951) nimmt sie im Laufe der Brutsaison zu, ROLLIN

Tab. 2: Variation der Gesangslänge in der Brutzeit

Brutphase	Revierbesetzung und Paarbildung	Brüten 1. Gelege	Füttern 1. Brut	Brüten 2. Gelege	Füttern 2. Brut
Durchschn. Länge in Min.	3,4 N = 11	2,4 N = 84	1,3 N = 34	2,1 N = 26	2,0 N = 9

KRUSKAL WALLIS-Test, $p^* < 0,001$

(1931) dagegen fand sie gleichbleibend. Die schlechte Quantifizierbarkeit des Bodengesanges hinderte die Feststellung, wieweit das gleiche Bild für ihn zutrifft.

c) Andere Faktoren. Wie Abb. 9 zeigt, bleiben Fluggesangsfrequenz und -länge tagsüber gleich. Für die Gesangslänge widerspricht das LANGE (1951), der morgens längeren Fluggesang als nachmittags beobachtete, für die Gesangsfrequenz einigen Angaben von ROLLIN (1943, 1949), der jedoch Gesangsminuten je Zeiteinheit gemessen hat. Da ich aber zumindest für Fluggesangsfrequenz sicher bin, daß sich der Tagesgang im Verlaufe der Brutzeit ändert, sind diese Widersprüche erklärlich, da die Daten in Abb. 9 nur für ♂♂ in der Brutphase Ende April bis Anfang Mai zutreffen. Im Februar und im April hatte die Fluggesangsaktivität ein deutliches morgendliches Maximum.

Der Fluggesang begann im April/Mai um etwa 3.30 Uhr. Ergänzt man entsprechend die Kurve in Abb. 9, ergibt sich eine Phasenverschiebung von höchstens 1 Std. gegenüber der Beleuchtungsrythmik (s. ASCHOFF und WEVER 1962).

Die Bodengesänge (Abb. 9 c) weisen, soweit die schlechte Quantifizierbarkeit ein Urteil erlaubt, im Gegensatz zum Fluggesang ein Hauptmaximum am Morgen und ein Nebenmaximum am Abend auf (LANGE 1951, NAUMANN o. J., BOURKE 1947, *Mirafra javanica*).

Niedrige Temperatur, starker Regen, schwere Bewölkung, Nebel und Sturm hemmen den Gesang, „schönes“ Wetter fördert ihn. Plötzliche starke Änderungen des Wetters hatten einen phasischen Effekt. Setzte nach heftigem

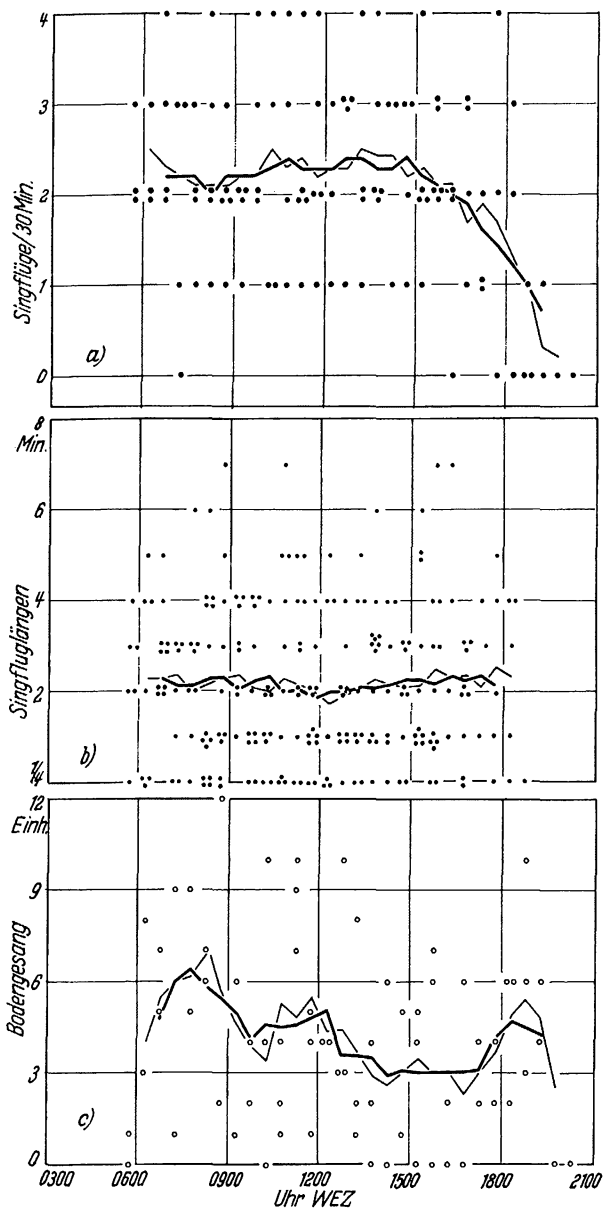


Abb. 9: Singflugfrequenz (a), Singflugdauer (b) und Bodengesang (c) abhängig von der Tageszeit. In a und c betrifft jeder Punkt 30 Min. Beobachtung, in b) stellt er die Länge eines Fluggesanges dar. a und b: Beobachtungen an 3 ♂♂, deren ♀♀ brüteten (17. April bis 8. Mai), c: an zwei ♂♂, der Bodengesang ist in willkürlichen Einheiten gemessen, die Intensität und Dauer erfasst. Gleitende Durchschnitte über 90 und 150 Min.

Regen plötzlich Sonnenschein ein, so erhöhte sich die Fluggesangsfrequenz sprunghaft und fiel schon nach etwa 15 Min. wieder auf den normalen Pegel zurück. Das Eindringen des

Beobachters ins Revier löste Flugsingen des Inhabers aus, das wiederum regte den Reviernachbarn zum Singen an. Für die allermeisten Singflüge konnte ich aber keinen auslösenden Reiz ausmachen. Einem Fluggesang folgte eine Hemmungsphase (Abb. 10), die Verteilung der Gesangspausenlänge weicht deutlich von der zufälligen Exponentialverteilung ab (χ^2 , $p < 0,01$) (HINDE 1958). Die Dauer dieser Hemmungsphase hängt von der Dauer des vorhergehenden Gesanges ab, wie Abb. 11 zeigt ($r_s = +0,40$,

$p < 0,001$). Die Regressionskurven verlaufen annähernd exponentiell. Umgekehrt läßt sich zwischen Gesangslänge und vorhergehender Gesangspause kein Zusammenhang feststellen ($r_s = +0,12$, $p < 0,2$). Die Verteilung der Gesangslängen ist annähernd exponentiell (ROLLIN 1942); eine geringe aber signifikante Abweichung (χ^2 , $p < 0,001$) deutet auf eine Selbstförderung während der ersten 3 oder 4 Min. hin. Zwischen Luft- und Bodengesangshäufigkeit besteht eine höchstens geringfügige Korrelation ($r_s = +0,20$, $p^* > 0,05$).

Obwohl ♂♂, die Futter im Schnabel trugen, ungehindert normal laut singen konnten, sind Fütter- und Gesangsfrequenz wahrscheinlich negativ

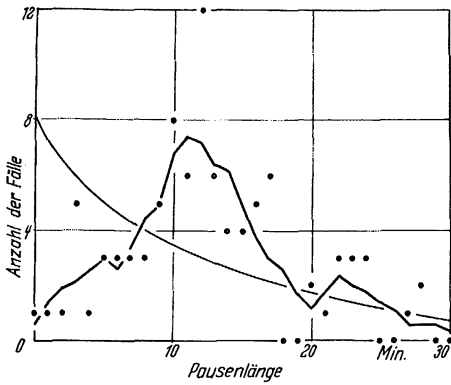


Abb. 10: Pausendauer zwischen den Singflügen. Durchgezogene Linie: berechnete exponentielle Zufallsverteilung. Gleitender Durchschnitt über 5 Min.

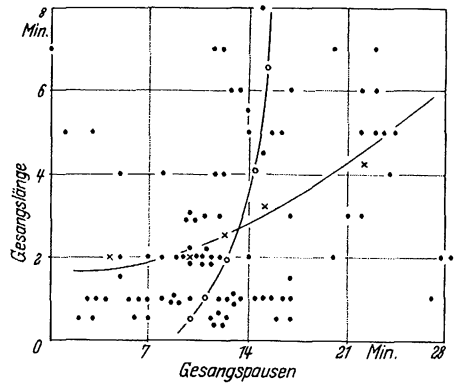


Abb. 11: Die Gesangspausenlänge in Abhängigkeit der vorhergehenden Gesangsdauer (Fluggesang)

korreliert ($r_s = -0,32$, $p^* < 0,05$); die Regressionskurven sind hyperbelähnlich.

d) **Gesang der ♀♀.** Im Liebhaberschrifttum finden sich Angaben über singende ♀♀ (z. B. GERBER 1954). Es klingt leiser, als bei den ♂♂, eintönig und abgehakt. Alle meine etwa 15 Beobachtungen fielen in die Phasen der Revierbesetzung bzw. Paarbildung und die der Sexualbereitschaft. In beiden Situationen sangen die ♀♀ sowohl im Fluge als auch am Boden, mehrmals auch, während sie das ♂ zur Paarung aufforderten.

Agonistisches Verhalten

a) **Beschreibung.** Die agonistischen Verhaltensweisen sind sehr variabel: sie treten in sehr verschiedener Vollständigkeit auf und gehen ineinander über, auch werden Verhaltenselemente anderer Funktionskreise eingewoben. Hier seien die häufigsten Varianten beschrieben und mögliche Abwandlungen angedeutet.

Schon die Anwesenheit des Revierinhabers wirkt auf Eindringlinge einschüchternd, vor allem, wenn er imponiert (Abb. 12 b). Dabei steht er häufig auf einer Bodenerhebung, aufrecht und mit geplustertem, hell aufleuchtendem Brustgefieder; denn die Mitte der Brustfedern ist heller als die Spitzen. Die Karpalgelenke sind leicht abgewinkelt, der Schwanz ist gefächert, die Haube aufgerichtet. So steht er unbeweglich und stumm, manchmal minutenlang, oder er äußert in Abständen den Angriffslaut: ein schnell wiederholtes *tschrrr*, *tschrrr*. Ob eine ähnliche Stellung, bei der die ♂♂ lauthals singen, homolog ist, bleibt unklar. Das Imponieren geht in seinen Varianten über ein einfaches Sichern — Hochrecken und Fixieren — fließend in das Angstsichern über.

Während die einander Animponierenden mehrere Meter Abstand halten, stehen sie beim Drohen (d) auf weniger als 1 m gegenüber. Sie ducken und strecken sich dabei vor, plustern sich leicht auf, heben die Hauben mehr oder weniger, winkeln die Flügel ab und fächern zuckend den Schwanz, der meist nach unten, manchmal nach oben geschlagen wird.

Mit aufgerissenem Schnabel stoßen sie den Haßlaut aus, ein heiseres leicht zu überhörendes *gjj*, *gjj*, oder seltener den Angriffs-laut. Der Vogel droht den Rivalen frontal oder breitseits an; letzteres wenn er bereit ist, das Drohen ab-

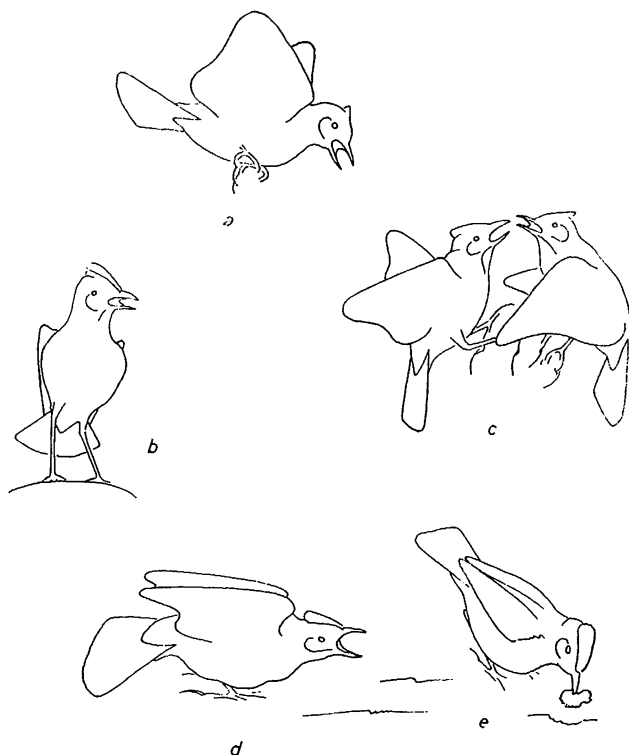


Abb. 12: Agonistisches Verhalten. a) Drohflug, b) Imponieren, c) Luftkampf, d) Drohen, e) Grasrupfen

zubrechen. Entweder bleiben die Lerchen am Ort, oder sie laufen mit weit ausgebreiteten Flügeln vorwärts, die dabei taumelnde Bewegungen ausführen. Drohen sie vorbeifliegende Lerchen an, dann bekommt diese Haltung eine aufwärtsgerichtete Orientierung.

Unvollständige Formen des Drohens sind häufig; so ein Vorwärtslaufen mit Haßlauten, was auch im Winterschwarm an das Einhalten von Individualdistanzen erinnert, ferner Schwanzspreizen mit Angriffslaut, Flügelaufwinkeln allein und anderes. Hinzu kommen alle Übergänge zu dem unten beschriebenen Fluchtverhalten.

Wenn der Reviervogel dem Eindringling entgegenfliegt, meist unter Angriffslauten, so geht er kurz vor ihm zum Drohflug über (a), einer Folge kurzer, bogiger, aufwärtsgerichteter Segelflüge mit weitgespreizten, etwas aufwärtsgebogenen Flügeln, von kurzem Flattern unterbrochen. Das Ganze erinnert an fliegende Schmetterlinge. Angriffslaute werden selten dabei gebracht; ob der Haßlaut regelmäßig mit dem Drohflug verbunden ist, konnte ich nicht mit Gewißheit feststellen.

Ebenso einschüchternd dürfte der Bogenflug wirken: unter Angriffslauten fliegt die Lerche im Bogen auf den Eindringling zu und landet gleich wieder. Übergänge zu Drohflügen und dem Verfolgungsflug sind häufig. Wirklich „handgemein“ ist nur der Luftkampf (c) zweier sich auf dem Boden gegenüberstehender, gleichzeitig auffliegender Rivalen. Fliegende Lerchen gehen sehr selten ohne zwischenzulanden zum Luftkampf über. Sie flattern Bauch gegen Bauch 2—3 m hoch und wieder herab, wobei sie versuchen zu beißen, sich zu verkrallen und wohl auch Flügelschläge auszuteilen. Fast immer trennen

sie sich vor der Landung, nur 2- oder 3mal sah ich sie verbissen auf dem Boden weiterkämpfen. Daß nur einer der Rivalen zum Luftkampf aufflog und der andere nicht folgte, geschah sehr selten. Außer einigen Federchen, die sie beim Kampf verlieren, scheinen sich die Kontrahenten keine Verletzungen beizubringen (SELOUS 1901, vgl. aber DARLING 1950 bei der Ohrenlerche). Insgesamt habe ich nur zwei dauernd und zwei vorübergehend verletzte Lerchen beobachtet, deren Schäden aber wahrscheinlich nicht von Kämpfen herrührten.

Beim Verfolgungsflug jagt die Lerche unter Angriffslauten im schnellen Fluge hinter dem davonfliegenden Rivalen her.

Alle Fluchtweisen sind meist sehr wenig ritualisiert und machen eine Beschreibung unnötig: Wegspringen, Weglaufen, Wegfliegen.

Wie das Imponieren Angriffsbereitschaft ausdrückt, so bedeutet das Angstsichern, d. h. aufrechtes Dastehen mit angelegtem Gefieder, Fluchtbereitschaft. Übergänge zum Imponieren, über das normale Sichern, sind häufig.

Neben dem Wegwenden und Weglaufen zeigen Lerchen, die gerade gedreht haben und fluchtbereit sind, das Grasrupfen (e). Der Vogel rupft Gras oder Moos aus und wirft es zur Seite; dieses kann aber zu einem schlichten Picken in den Boden reduziert sein. Die entsprechenden Bewegungen bei der Futtersuche und dem Nestbau sind viel weniger heftig. TINBERGEN (1939 b) hat es als „Übersprungfuttersuche“ bezeichnet. Schließlich wurde einige Male, auch von kampfbereiten ♀♀, das Schwanzhoch und seltener das Hüpfen gezeigt.

Weglaufende Lerchen unterbrechen häufig ihre Flucht und ducken sich: sie drücken sich flach in Bodenvertiefungen und behalten ihren Rivalen scharf im Auge.

b) **Beeinflussende Faktoren.** Verschiedene Verhaltensweisen, die demselben Funktionskreise angehören, brauchen nicht notwendigerweise eine gemeinsame kausale Grundlage haben. Aber bei den hier beschriebenen agonistischen Verhaltensweisen ist es der Fall. Sie treten alle zeitlich stark gedrängt auf, wohl deswegen, weil es lauter Reaktionen auf den Reizkomplex Artgenosse sind, und die Häufigkeiten ihres Auftretens je 30 Min. korrelieren durchweg sicherbar positiv ($r_s \approx + 0,40$ $p < 0,05$). Es liegt nahe, diese Verhaltensweisen aus dem Zusammenwirken zweier Variablen, der Flucht- und der Angriffsbereitschaft zu verstehen. Jeder Verhaltensweise entspricht ein Stärkeverhältnis oder besser Verhältnissfeld beider Tendenzen (MOYNIHAN 1955). Bei der Feldlerche kommt als dritte Variable der Umstand hinzu, ob der Vogel fliegt oder sich auf dem Boden befindet, da wie oben gezeigt, agonistische Verhaltensweisen parallel in Luft- und in Boden„ausgabe“ ausgebildet sind. Wieweit diese drei Variablen kausalen Prozessen entsprechen, kann hier nicht entschieden werden (BLURTON JONES, unveröffentlicht). In diesem System würde dann das Grasrupfen wohl eine Übersprungshandlung darstellen. Zur Abhängigkeit beider Bereitschaften davon, ob sich der Vogel im oder außerhalb des Reviers befindet, vgl. S. 303. Das jeweilige Verhalten des Rivalen beeinflusst diese gleichermaßen: „sicher“ auftretende Eindringlinge schüchterten Revierinhaber häufig ein. Für solches Überwiegen der Angriffsbereitschaft beim Eindringling konnte z. B. die Nähe seines Nestes, seines Partners oder seiner Jungen verantwortlich sein.

Persönliche Bekanntschaft alter Nachbarn hemmt die Angriffstendenz: Neulinge (3 beobachtete Fälle), die sich in Revieren verstorbener Feldlerchen ansiedelten, wurden von Reviernachbarn ungewöhnlich heftig angegriffen, und selbst Lerchen von weiter entfernten Revieren bedrängten die Neulinge, ob-

wohl sie über etliche andere Reviere zu fliegen hatten. Andererseits waren auch diese Neulinge besonders angriffsbereit, und sie hielten der Übermacht stand.

Offenbar können die Verhaltensweisen des einen Rivalen Einfluß auf die des anderen haben, ohne dessen Angriffs- oder Flucht tendenz zu beeinflussen: so z. B. log der eine Gegner stets zum Luftkampf auf, wenn der andere es tat.

Die agonistische Aktivität hat höchstens einen schwachen morgendlichen Gipfel (Abb. 13), der aber nicht gesichert ist ($\chi^2, p^* > 0,05$). Während der Brutzeit schwankt die Häufig-

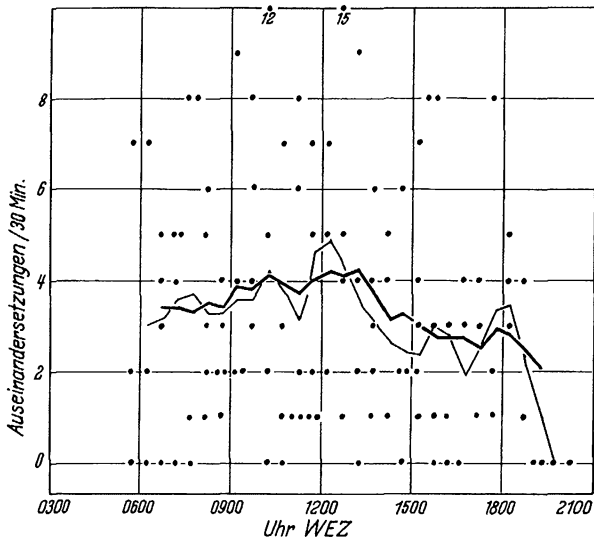


Abb. 13: Frequenz der agonistischen Auseinandersetzungen abhängig von der Tageszeit. Drohen, Drohflug und Luftkampf zusammengefaßt. Jeder Punkt 30 Min. Beobachtung, 3 ♂♂. Gleitende Durchschnitte über 90 und 150 Min.

keit der Auseinandersetzungen (Abb. 14). Sie steigt bei diesem ♂ von der Ankunft bis Anfang April an und nimmt dann laufend ab. Im Juli konnten kaum mehr Kämpfe beobachtet werden. Der anfängliche Anstieg ist wohl auf die Frühjahrswetterbesserung zurückzuführen: schlechtes Wetter wie Regen, Kälte, Sturm senkt die Angriffsbereitschaft.

c) Geschlechtsunterschiede. Die ♂♂ sind kampflustiger als die ♀♀: in 59 Std. war ein ♂ durchschnittlich 4mal/Std. in Auseinandersetzungen verwickelt, mehrere ♀♀ in 39 ähnlich verteilten Beobachtungsstunden weniger als 1mal/Std.

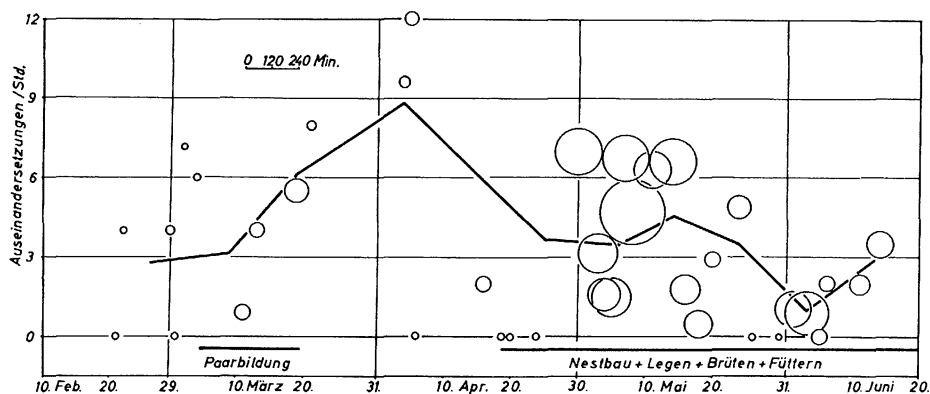


Abb. 14: Verlauf der agonistischen Auseinandersetzungsfrequenz während der Brutzeit. Drohen, Drohflug und Luftkampf je Std. zusammengefaßt. Die Kreisdurchmesser geben die Dauer der Einzelbeobachtungen an, Gesamtbeobachtungszeit 59 Std., im wesentlichen an einem ♂. Ausgewogener 15tägiger (Februar — April) bzw. 10tägiger (Mai — Juni) Durchschnitt

Die Partner griffen nicht unbedingt jeden Eindringling an, sondern bevorzugten das eigene Geschlecht. Binnen 21 Std. griff ein ♂ 54mal männliche 21mal weibliche Eindringlinge an (χ^2 , $p < 0,001$). Sein ♀ griff in 30 Std. 8mal männliche, 17mal weibliche Lerchen an (KOLMOGOROF-SMIRNOW, $p < 0,05$). Für das ♂ mag die Selektivität geringer, für das ♀ größer sein als die Zahlen widerspiegeln, da ♀♀ weniger häufig in fremde Reviere eindringen als ♂♂. Es wurde leider versäumt, letzteres quantitativ zu erfassen.

Wenn die ♀♀ Auseinandersetzungen mit Eindringlingen hatten, so sprangen häufig ihre ♂♂ für sie ein; das umgekehrte kam nur selten vor, außer wenn die ♂♂ fremde ♀♀ anbalzten: dann griffen die eigenen ♀♀ aufs heftigste an.

Verhalten gegenüber Artfremden

Es lassen sich zwei Gruppen von Artfremden unterscheiden: Lebensraumkonkurrenten und Feinde.

a) **Lebensraumkonkurrenten** gegenüber zeigten sie dieselben agonistischen Verhaltensweisen wie gegen Artgleiche.

Im Beobachtungsgebiet brüteten auch Steinschmätzer und Wiesenpieper: ihre Reviere überlappten völlig die der Feldlerchen. Die Wiesenpieper wurden häufig von den Lerchen angegriffen und flüchteten regelmäßig ohne Widerstand. Oft aber wurden sie lange Zeit nicht beachtet. Jedenfalls mieden die Pieper weder die Lerchen noch deren Reviere; auch wenn sie gerade wiederholt verjagt worden waren, schienen sie eher die Gesellschaft der Lerchen zu suchen. Die weit stärkeren Steinschmätzer wurden seltener angegriffen, vielmehr griffen diese die Feldlerchen an, aber auch hier war friedliche Koexistenz die Regel.

Die Funktion dieses agonistischen Verhaltens ist unbekannt. Die Motivation dürfte die gleiche wie bei den agonistischen Reaktionen vor Artgenossen sein: die artfremden Vögel stellen eine unvollständige Reizsituation dar, auf die nur dann reagiert wird, wenn andere angriffsfördernde Faktoren stark sind. Manche der Angriffe auf Wiesenpieper gehen sicher auf „*redirection*“ (MOYNIHAN 1955) zurück, d. h. Feldlerchen, die bei Revierkämpfen abgewiesen worden waren, griffen dann häufig die schwächeren Wiesenpieper an.

Andere Vögel wie Hänflinge, Stare, Möven und Limicolen blieben unbeachtet.

b) **Feinde**. Bei Erscheinen einiger dieser zeigten die Feldlerchen besondere Verhaltensweisen. Wenn ein Merlin, Wander-, Baum-, (LIEBE 1893) oder auch ein Turmfalk das Gebiet überflog, so drückten sich umherlaufende Feldlerchen flach auf den Boden und erstarrten bewegungslos, während sie den Raubvogel monokular fixierten, oder sie gingen langsam in Deckung und duckten sich dann. Einige wenige, die das Erscheinen des Raubvogels erst spät bemerkten, „frozen“ in abflugbereiter Haltung ein.

Einige Male vernahm ich einen leisen Warnruf. Nach Verschwinden des Raubvogels „tauten“ alle langsam wieder auf. Vorbeifliegende Möven genügten hierbei, um sie wieder erstarren zu lassen (Schwellenerniedrigung). Ein ♀, auf das der Merlin stieß, stob mit einem schrillen Angstschrei davon. Am wenigsten ängstigend wirkte der Turmfalke. Flugsingende ♂♂ unterbrachen ihren Gesang nicht, sondern schienen nur höher zu steigen. Ähnliches berichtet LIEBE (1893), der ergänzt, daß anderweitig herumfliegende Lerchen sich zu Boden stürzen und dort in Deckung gehen. TINBERGEN (mündl.) sah ein flugsingendes ♂ mehrere Male einem stoßenden Merlin durch kurze Sturzflüge

ausweichen; ebenso wichen sie Jungmöwen, die spielend nach ihnen stießen, aus. Nach MONTFORT (1949) flüchtete eine Feldlerche vor einem Sperber in einen Brunnen. Einen eine Lerche kröpfenden Merlin haßten mehrere Lerchen an.

Krähen wurden nur von brütenden oder fütternden Lerchen beachtet, wenn diese in Nest- oder Jungennähe kamen; sie drückten sich bzw. riefen dann den Warnlaut. Ein Kuckuck wurde einmal gemeinsam von einer Feldlerche und zwei Wiesenpiepern im Fluge verfolgt (vgl. SMITH und HOSKING 1955 bei der Heidelerle). Ein Neuntöter wurde laut HOMEYER (1893) ähnlich verfolgt.

Auf Wiesel und Hermelin hassen die Feldlerchen: mehrere verfolgten die Raubsäuger zusammen mit Wiesenpiepern und Steinschmätzern, im Schwarm niedrig über ihnen flatternd, dicht neben ihnen landend und wieder auffliegend, lautlos zumeist, nur selten leise warnend ohne Reviergrenzen zu beachten. Erstaunlicherweise blieben diese Raubsäuger manchmal völlig unbeachtet, sicher nicht, weil sie nicht gesehen wurden. Schafe und Kaninchen werden, wenn sie in Nestnähe geraten, angeflattert, Kaninchen sogar gepickt, jedoch sonst nicht beachtet.

Der Mensch löste bei den Lerchen Flucht oder Sichdrücken aus, dieses häufiger bei ♀♀ als bei ♂♂, näherte man sich ihnen auf 2—3 m, so flogen sie plötzlich hoch. Außerhalb der Zeit, in der sie Junge hatten, warnten die Lerchen selten, meistens die ♂♂ stillstehend mit häufig wiederholtem Warnlaut, wobei der Schwanz jedesmal ganz feinschlägig auf- und abzuckt.

Brütende und hudernde ♀♀ verließen das Nest meistens mit dem Verleiten, wenn ich mich näherte. Mit dem Schlagnetz gefangene Lerchen stießen gelegentlich einen schrillen Angstschrei aus. Gegriffene machten plötzliche Ausbruchsversuche, pickten oder bissen nicht und waren lautlos. DATHE (1955) gibt auch Schreckmauser für Feldlerchen an.

Paarbildung

Im winterlichen Schwarm bestehen wohl keine Paarbindungen. Sie müssen zu Beginn der Brutzeit neu geknüpft werden.

a) B e s c h r e i b u n g. Bei Ankunft der ♀♀ hatten alle in Frage kommenden ♂♂ schon feste Reviere. Gaben sie diese vorübergehend auf, zeigten sie kein Interesse mehr für die ♀♀. Diese verhielten sich verschieden je danach, ob sie im Vorjahr schon verpaart und ein Revier besessen hatten, oder nicht. Hatten sie damals ein Revier gehabt, so kehrten sie zu ihm zurück und trugen sich dem dort angesiedelten ♂ an, falls dieser noch unverpaart war, sonst wurden sie von dessen ♀ verjagt. In diesem Fall strichen die abgewiesenen ♀♀ ebenso wie die sich im Beobachtungsgebiet neu ansiedelnden ♀♀ einzeln von Revier zu Revier, d. h. von ♂ zu ♂ umher, bis sie mit einem ♂ verpaart waren.

Die ♀♀ trugen sich an, indem sie einige Meter nahe beim ♂ landeten, in Deckung gingen und ängstlich sicherten. Das ♂ näherte sich spätestens, wenn das ♀ Futter zu suchen begann und ging meist gleich zur Balz über; nur in 4 von 20 Fällen griff es an. Trotzdem verließen die meisten ♀♀ in diesem Stadium das Revier und strichen weiter. Blieben sie, so begannen sie bei der Futtersuche in der Nähe des ♂ zu bleiben, der sie häufig anbalzte. Flog jetzt das ♀ davon, so flog das ♂ hinterdrein und begann sie zu jagen, immer wieder bemüht, sie in sein Revier zurückzudrängen. Wenn sie dabei aus dem Revier des ♂ gerieten, beteiligten sich auch Nachbar-♂♂ an der Flugjagd. Manchmal kehrte das ♂ aber an der Reviergrenze um und flog langsam zu dessen Mitte zurück. Dieses schien gelegentlich die ♀♀ zum Umkehren zu be-

stimmen. Verließ ein ♀ trotz allem das ♂, so rief er den Locklaut. Je länger ein ♀ bei einem ♂ blieb, um so stärker wurde die Bindung zwischen beiden, d. h. desto wahrscheinlicher die Paarbildung. Wurde ein bestimmtes ♀ einige Stunden lang mit einem ♂ gesehen, so war mit deren festen Verpaarung zu rechnen, wenn sich dann ein so verpaartes ♂ doch noch um andere ♀♀ bemühte, so begann das ♀ unverkennbares Revierverhalten zu zeigen und griff alle eindringenden ♀♀, gelegentlich sogar ♂♂, heftig an.

Kam ein Partner eines Paares während der Brutzeit um, so verpaarte sich der Übriggebliebene meist neu. Herumstreichende ♀♀ verhielten sich wie oben beschrieben; die ♂♂ schienen sich weniger zu verpaaren, als einfach verwaiste Reviere einschließlich der Witwe in Besitz zu nehmen.

b) **Beeinflussende Faktoren.** Die meisten sich antragenden ♀♀ wurden morgens gesehen (16 von 17 Fällen, Binominal-Test, $p < 0,001$); nachmittags tun sie sich meistens in Schwärmen zusammen und verlassen manchmal sogar das Gebiet. Um solche ♀♀ kümmerten sich die ♂♂ nicht, höchstens griffen sie sie an. Von 37 Paarbildungen, die genau verfolgt wurden, konnten 30 vor dem 15. März, also 10 Tage nach der durchschnittlichen Ankunft der ♀♀, als abgeschlossen gelten, nur 7 danach. Die altangesiedelten ♀♀ mögen sich eher und schneller als die Neuansiedler verpaart haben; das ist allerdings nicht gesichert. Bei den ♂♂ war dieser Unterschied sicher nicht bedeutsam.

Bei der Paarbildung spielt das rechtzeitige Erkennen des Geschlechtes eine große Rolle. Auf den ersten Blick sieht man keinen Geschlechtsunterschied, aber man lernt, abgesehen vom Verhalten, Größe, Gefiederfärbung, Länge der Hinterzehe und andere Merkmale zugleich zu werten, so daß auch ich ♂♂ und ♀♀ mit einiger Sicherheit ansprechen konnte. Es ist unbekannt, wie die Feldlerchen zu unterscheiden vermochten; wie aus ihrem Verhalten zu entnehmen war, konnten sie schon aus 50 m Entfernung die Geschlechter gut bestimmen.

Die feste Paarbindung setzt weiterhin persönliches Kennenlernen voraus. Auch mir ist das im Laufe der Zeit gelungen und die Lerchen konnten es sicher noch weit besser. Wie ihr Verhalten zeigte, erkannten sie ihren Partner optisch sehr gut auf 30 m Entfernung, akustisch vielleicht noch weiter. Künstliche Färbung größerer Federpartien bei einigen Lerchen schien dieses Erkennen keineswegs zu beeinträchtigen.

c) **Paartreue.** Von 44 über drei Monate beobachteten Paare blieben 43 bestehen. Die Ausnahme war ein Paar, dessen ♀ ich auf gerade gelegten Eiern fing. Daraufhin verließ es seinen Partner.

Von 30 Paaren einer Brutsaison bestanden in der nächsten noch 16, die alle ihre vorjährigen Reviere bezogen, nur eins verschob seine Grenzen nur geringfügig. Bei den nicht paartreuen 14 siedelten in 6 Fällen beide Partner um, in 5 die ♀♀ und in 3 die ♂♂. Demnach gibt die Ortstreue für die Paartreue den Ausschlag. In keinem Falle siedelte sich ein vorjähriges Paar um, ohne sich zu trennen, obwohl das in 2 Fällen nachgewiesenermaßen möglich gewesen wäre, da die gerade angekommenen ♀♀ ihre noch unverpaarten ♂♂ in deren Revieren besuchten. Also scheinen Paarbindungen von einem Jahr zum anderen kaum eine Rolle zu spielen; in einem Falle wurde jedoch beobachtet, daß ein ♀, das in ihrem vorjährigen Revier mit einem neuen ♂ verpaart war, besonderes Interesse an ihrem vorjährigen in ein Nachbarrevier umgesiedelten ♂ zeigte.

d) **Polygamie.** Kein einziger Fall von Polyandrie wurde festgestellt, nicht einmal ein vorübergehender, und nur 2 Fälle von Bigamie auf 93 monogame Paare: ein schon verpaartes ♂ übernahm ein verwitwetes Nachbar-♀

und dessen Revier und vernachlässigte bald sein erstes ♀, so daß dieses zu keiner zweiten Brut schritt. Im folgenden Jahr war das ♂ wieder monogam mit dem „vernachlässigten“ ♀ verpaart. Die Entstehung des anderen Bigamie-Falles wurde nicht beobachtet.

e) **Unverpaarte Lerchen.** Unverpaart bleiben alle revierlosen ♂♂. Zum Teil müssen sie verpaarungsbereit sein: 2 verwitwete ♀♀ samt ihren Revieren wurden innerhalb weniger Tage von solchen ♂♂ übernommen. Ein revierbesitzendes ♂, das von seinem ♀ verlassen worden war, blieb auch 2 Monate partnerlos und gab dann sein Revier auf. Das Jahr darauf war es normal verpaart.

Auch ♀♀ blieben unverpaart, einige wahrscheinlich, weil sie bei ihrer Ankunft keine freien Revierbesitzer mehr vorfanden, andere vielleicht wegen physiologischer Unreife. Eines war jedenfalls fähig, erfolgreich für ein umgekommenes ♀ einzuspringen.

Geschlechtsverhalten

Hier sind alle Verhaltensweisen abgefaßt, die zwischen den Geschlechtern gezeigt werden, sie sind weitgehend auf die Partner eines Paares beschränkt.

a) **Verhalten der ♂♂.** Die auffälligste Balzhandlung ist das schon von SELOUS (1901) beobachtete Hüpfen; bekanntlich laufen die Lerchen sonst nur (TOOK 1947). Das ♂ hüpfet etwa 20 cm frontal zum ♀ orientiert mit angelegtem Gefieder, aufrecht und mit aufwärtsweisenden Kopf, einige Male 1—2 cm hoch, bleibt dabei auf einer Stelle oder hüpfet auch häufig auf das ♀ zu (Abb. 15 c). Neben diesem kennzeichnenden Hüpfen kommen alle Zwischenstufen zur Hüpfintentionsbewegung vor, einem kurzen Hochrecken des Kopfes, auch Übergänge zum Schwanzhoch sind häufig.

Das Schwanzhoch (b) zeigt das ♂ wenige Zentimeter bis mehrere Meter vom ♀ entfernt, dabei wendet es sich von ihr ab oder bewegt sich von ihr fort. Der Kopf wird vorgebeugt, so daß der zudem oft noch angewinkelte Schwanz

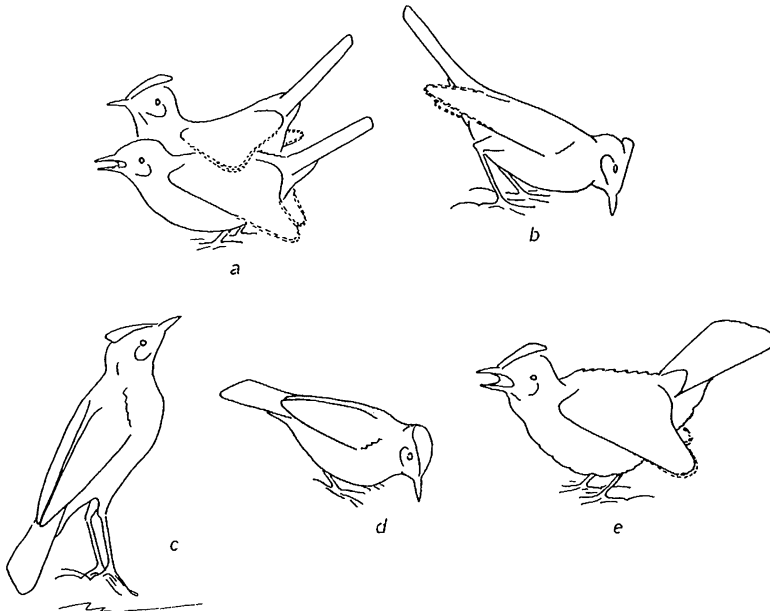


Abb. 15: Sexualverhalten. a) vorn zur Paarung aufforderndes ♀, hinten flügeltrillerndes ♂, b) Schwanzhoch ♂, c) Hüpfen ♂, d) Normalstellung ♀, e) Tankbalz ♂. Beachte Orientierung zum ♀

schräg aufwärts weist; dieses Anwinkeln des Schwanzes wird oft auch einzeln gezeigt. Beim Schwanzhoch, aber wiederum auch selbständig, tritt das Flügelzittern auf, ein feinschlägiges Vibrieren. Der dem ♀ zugewandte Flügel wird nicht selten abgewinkelt und führt weitläufigere flatternde Bewegungen aus (ROSE 1924). Während des Schwanzhochs und des Flügelzitterns fahren die ♂♂ mit der Futtersuche, Gefiederpflege u. a. fort; so können die beiden Handlungen minutenlang andauern.

Der Hetzflug ist vergleichsweise sehr selten. Beide Geschlechter beginnen ihn durch Anfliegen des Partners. Das ♂ jagt im schnellen Fluge hinter dem ♀ her, macht alle seine Wendungen mit und singt gepreßt dazu. Nach höchstens einer Minute landen beide: das ♀ geht zu seiner normalen Tätigkeit über, das ♂ hingegen zeigt ein auffälliges Kühlverhalten: mit angelegtem Gefieder und abgewinkelten Flügeln hechelt es einige Sekunden in aufrechter Haltung. Daß dieses Kühlverhalten ritualisiert sein muß, folgt schon daraus, daß es das ♀ nie zeigte, obwohl ihre Flugleistungen bei der Jagd genau so groß sind (vgl. TINBERGEN 1939 a). Ob dieser Hetzflug homolog mit den auf S. 313 behandelten Flugjagden ist, weiß ich nicht (s. CLARK 1948). Wenig auffällig ist das Anlaufen: während beide Futter suchen, rennt das ♂ auf das ♀ zu und pickt unter ihrem Schnabel nach Futter.

Der Fühlungsruf ist ein schnell wiederholtes *schrrr*, das dem Angriffslaut äußerst ähnlich sein kann; wenn ein Partner ihn äußert, so antwortet der andere meistens.

Der Lockruf ist ein in Abständen wiederholtes kläglich klingendes gedehntes *juuu . . .*; ich hörte es fast nur von ♂♂, die von ihren Partnern oder prospektiven Partnern verlassen worden waren, und nur 4- oder 5mal von brütenden ♀♀.

Bei der Tankbalz (e) plustert sich das ♂ ganz groß auf und zieht den Hals ein; der Körper steht etwa waagrecht, der Schwanz ist leicht gefächert und schräg aufwärts gerichtet, die Flügelspitzen hängen tief herab und zittern, der dem ♀ zugewandte ist leicht abgewinkelt. Mit kleinen Schrittschritten läuft er um das ♀ herum und singt dabei mit aufgerissenem Schnabel laut. STRESEMANN (1956) Beschreibung der Feldlerchenbalz bezieht sich wohl auf diese Handlung (vgl. GENGLER 1903, BARRET et al. 1948, STRESEMANN 1957, ROKITANSKY und ASCHENBRENNER 1956 bei der Haubenlerche).

b) Verhalten der ♀♀. Außer den schon beschriebenen mit den ♂♂ gemeinsamen Geschlechtshandlungen (Anlaufen, Fühlungsruf und Hetzflug) verfügen die ♀♀ nur über eine nur ihnen eigene: die Paarungsaufforderung (a): Das ♀ läuft auf das ♂ zu, geduckt mit waagrecht gehaltenem Körper, leicht geplustert — besonders der Rücken —, der Schwanz aufwärts gewinkelt, der Hals eingezogen, mit herabhängenden Flügeln, die feinschlägig zittern. Dabei hörte ich es häufig leise singen; ob das immer geschieht, weiß ich nicht.

c) B e g a t t u n g. Das ♀ nähert sich in der soeben beschriebenen Weise zur Paarung auffordernd dem ♂. Dieses hüpfert heran und stellt sich seitlich neben das jetzt verharrende ♀ und betrillert ihren Rücken mit einem Flügel (a), offenbar ein abgewandeltes Flügelzittern. Dann springt das ♂ auf, hält sich in aufrechter Stellung flügelschwirrend im Gleichgewicht und schlägt den Schwanz unter den des ♀, welches mit seitlichen Schwanzbewegungen dies erleichtert. Nach der Kloakenberührung springt das ♂ ab und entfernt sich rasch, das ♀ behält noch einige Sekunden die Paarungsstellung bei, ehe es die vorige Tätigkeit wieder aufnimmt (HOWARD 1929).

d) B e e i n f l u s s e n d e F a k t o r e n. Hüpfen und Schwanzhoch, die beiden häufigsten Balzweisen, gehören eng zusammen: von 38 Hüpffolgen

ging bei 30 innerhalb der gleichen Minute der Schwanz hoch, bei weiteren 3 innerhalb 2 Minuten. Dabei ging in 28 Fällen das Hüpfen voran. Das Schwanzhoch ist etwa dreimal häufiger als das Hüpfen, kommt also auch für sich alleine vor: 33mal war es mit Hüpfen verbunden und 60mal nicht. Diese Verknüpfung geht wohl darauf zurück, daß beide Handlungen Reaktionen auf das gleiche Reizmuster sind: Nähe des ♀, sei es, daß er zu ihr lief oder sie zu ihm.

Die Paarungsaufforderung des ♀ ist eng mit den Nestbauhandlungen gekoppelt: die beobachteten Fälle verteilen sich zeitlich ähnlich wie diejenigen

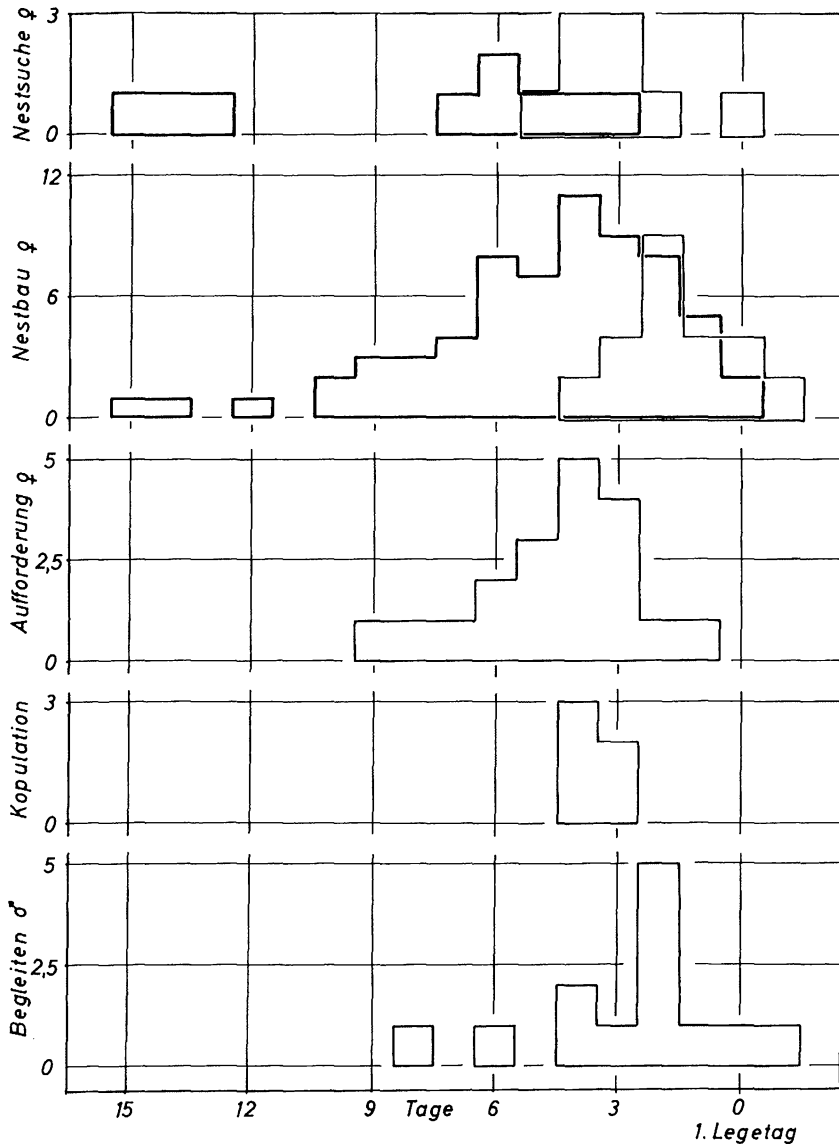


Abb. 16: Häufigkeit verschiedener Verhaltensweisen synchronisiert auf den ersten Legetag. Ordinaten: Zahl der Beobachtungen. Bei Nestsuche und Nestbau dicke Linie: Erstnester, dünne Linie: Zweitnester

des Nestbaus relativ zur Ablage des ersten Eies. Der häufigste Wert beider Handlungen liegt bei 4 Tagen vor der Ablage (Abb. 16), aber auch in feinerem Zeitraster, etwa 5 Min., treten sie zusammen auf.

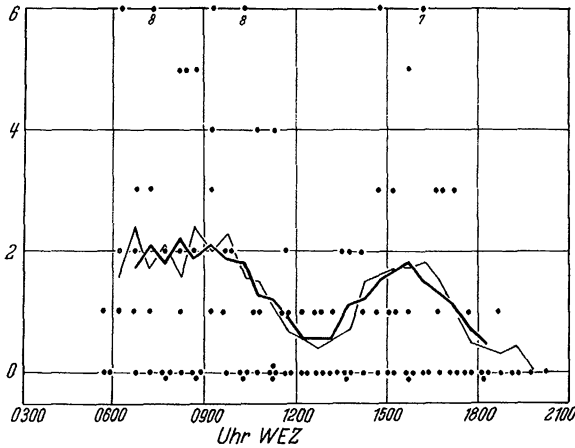


Abb. 17: Abhängigkeit der Frequenz der Balzhandlungen (Schwanzhoch und Hüpfen) von der Tageszeit. Jeder Punkt 30 Min. Beobachtung, 3 ♂♂. Gleitende Durchschnitte über 90 und 150 Min.

Die Balzaktivität der ♂♂ schwankt tagesperiodisch. Abb. 17 weist ein morgendliches und ein abendliches Maximum (χ^2 , $p^* < 0,01$) auf. Die ♀♀ fordern vorwiegend morgens zur Paarung auf (19 Fälle, einer nachmittags, KOLMOGOROF-SMIRNOW, $p^* < 0,001$).

Auch während der Brutzeit ändert sich die Balzaktivität (Abb. 18). Sie ist bei der Paarbildung und jeder Nestbauphase erhöht. Die sexuelle Aktivität der ♀♀ beschränkt sich auf die Nestbauphase (Abb. 16).

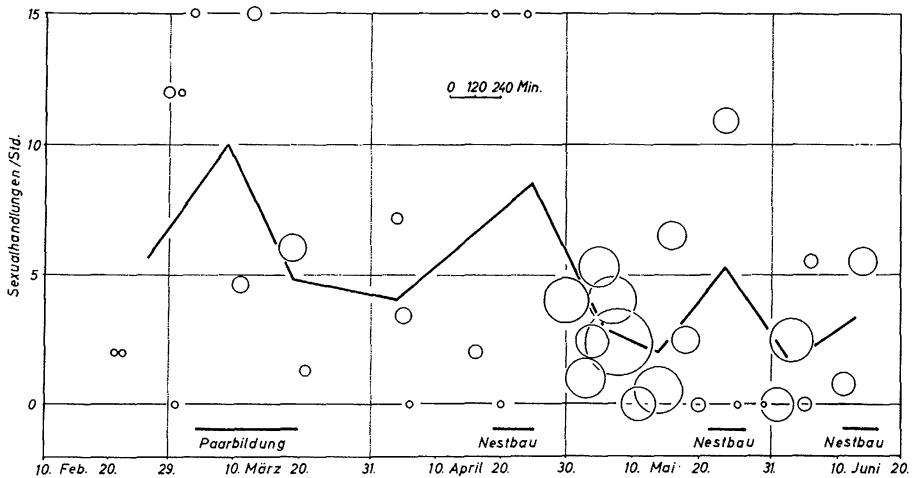


Abb. 18: Balzhandlungsfrequenz (Schwanzhoch und Hüpfen) während der Brutzeit. Die Kreisdurchmesser geben die Dauer der Einzelbeobachtungen an, Gesamtbeobachtungszeit 59 Std., im wesentlichen an einem ♂. Ausgewogener 15tägiger (Februar — April) bzw. 10tägiger (Mai — Juni) Durchschnitt

Es besteht eine positive Korrelation zwischen den 30 Min. Frequenzen der agonistischen Auseinandersetzungen und denen der Balz ($r_s = +0,47$, $p < 0,01$), warum, ist unbekannt.

Die allermeisten Balzhandlungen der ♂♂ gelten den eigenen ♀♀; fremde ♀♀ werden angegriffen oder seltener auch mit der Tankbalz begrüßt. Von 25 Tankbalzen galten nur 4 dem eigenen ♀, alle 21 übrigen fremden ♀♀ (Binomial bei Nullhypothese 1 : 1, $p < 0,01$). Selten balzten ♂♂ fremde ♀♀ normal an; wenn doch, so schloß sich meist gleich eine Tankbalz an. Sehr häu-

fig war mit der Tankbalz jedoch aggressives Verhalten verbunden. Die Ähnlichkeit der Tankbalzhaltung der ♂♂ mit der Paarungsaufforderungshaltung der ♀♀ ist auffallend (vgl. MARLER 1956). Die Funktionen dieses Verhaltens sind unklar; die ♀♀ reagierten nicht oder flohen.

Die Begattung ist auf den 3. und 4. Tag vor der Ablage des ersten Eis einer Brut beschränkt (Abb. 16). Eine erfolgreiche Paarung scheint für die Besamung aller Eier eines Geleges zu genügen. Außer auf zur Paarung auffordernde ♀♀ versuchten ♂♂ gelegentlich, auch auf im Sande badende oder seltener noch auf ihr Gefieder putzende ♀♀ aufzuspringen. Geplustertes Gefieder und Verharren der ♀♀ an einem Orte scheinen also wesentlich auslösende Reize zu sein, worauf auch einige Versuche mit ausgestopften Lerchenbälgen hindeuten (vgl. RITTINGHAUS 1956).

Wenn ♂♂ manchmal tagelang keinerlei Notiz von den auffordernden ♀♀ nahmen, so muß eine innere Bereitschaft vorhanden sein, wenn die oben erwähnten Reize eine Reaktion auslösen sollen. Da aber der Ablagetermin der Eier nur von den ♀♀ abhängt (S. 326) und dieser wiederum im engen zeitlichen

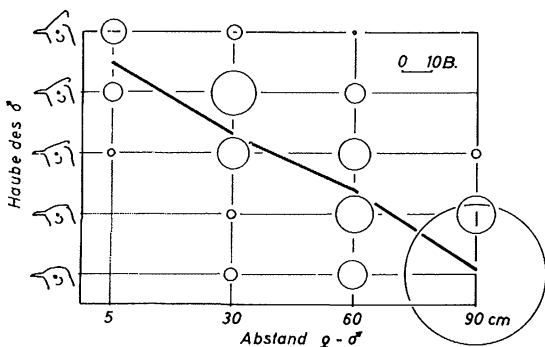


Abb. 19: Die Haube des ♂ abhängig von dessen Abstand vom ♀. Die Durchmesser der Kreise geben die Anzahl der Beobachtungen für jeden Punkt wieder. Ein Lerchenpaar, Beobachtungsabstände 15 Sek.

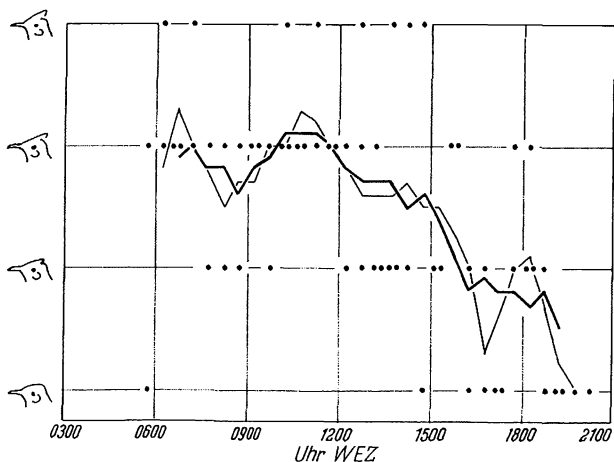


Abb. 20: Die Haube des ♂ abhängig von der Tageszeit. Jeder Punkt gibt die durchschnittliche Haubenstellung einer 30-Min.-Beobachtung an, 2 ♂♂. Gleitende Durchschnitte über 90 und 150 Min.

Zusammenhang mit der Paarung steht, müssen die ♂♂ wohl in den allermeisten Fällen innerhalb 2 oder 3 Tagen der Aufforderung der ♀♀ Folge leisten.

Bei der Beschreibung des Geschlechtsverhaltens der ♂♂ wurde mehrmals das Aufrichten der Haube erwähnt (vgl. aber S. 308 ff.). Je näher das ♂ beim ♀ ist, um so mehr hebt sich die Haube (Abb. 19, r,

$r = -0,45$, $p < 0,001$). Ebenso hebt sie sich um so höher, je näher der Rivale ist. Der bei Ammern (*Emberiza*) von ANDREW (1956) wahrscheinlich gemachte Zusammenhang zwischen Haubenaufrichtung und Flucht tendenz wurde bei Lerchen nicht bestätigt: Angreifer und Flüchtender stellten ihre Hauben im Mittel gleich stark auf. Weiterhin zeigen die bodensingenden ♂♂ eine aufgerichtete Haube. Wie Abb. 20 zeigt, stellen ♂♂ in den Morgen-

stunden ihre Haube leichter auf als nachmittags ($\chi^2 p < 0,01$). Ganz allgemein scheint die Haube Handlungsbereitschaft anzuzeigen. Auch die ♀♀ können ihre Haube aufrichten, aber sie scheinen eine höhere Reaktionschwelle zu haben, denn sie tun es nur selten.

e) **Agonistisches Verhalten zwischen den Partnern.** Kämpferische Auseinandersetzungen eines Paares sind nicht häufig. Die meisten von ihnen beschränken sich auf ein kurzes, unvollständiges Drohen: Aufsperrn des Schnabels mit Drohlaut. Es kam vor, wenn sich das balzende ♂ dem ♀ zu sehr näherte, wenn diese das unwillige ♂ kopulationsauffordernd bedrängte, oder wenn beide nach derselben Futterquelle trachteten. Drang das ♀ in fremde Reviere ein, so wurde es nicht selten von seinem ♂ angefliegen und zurückgejagt, manchmal nachdem es sich mit dem Revierinhaber auseinandergesetzt und dieser es verjagt hatte. Manchmal war für die immer kurzen Auseinandersetzungen zwischen ♂ und ♀ kein Anlaß erkennbar. Eine Rangordnung zwischen den Partnern bestand nicht, das Dominanzverhältnis schlug oft innerhalb Minuten um.

Nestbau

Nur die ♀♀ bauen Nester (LEBEURIER und RAPINE 1935; für die Heide-lerche KOFFAN 1960, WADEWITZ 1953; für die Haubenlerche LÖHRL 1944; für die Ohrenlerche SUTTON 1932, PICKWELL 1942; für die Kurzzehenlerche DATHE 1952).

a) **Beschreibung.** Die ♀♀ unterbrechen die Futtersuche oder sonstige Beschäftigungen und laufen in dicht bewachsenen Teilen des Reviers umher, dabei kriechen sie hie und da förmlich durch den Bewuchs, bleiben häufig stehen und sichern lange. Einige ♀♀ erhöhen dabei auffällig ihre Flugaktivität. Sie zeigen das Muldensuchen in Schüben von Minuten bis halbe Stunden. Das Sammeln (Abb. 21 a) besteht aus Rupfen, selten Auflesen, von Niststoffen.

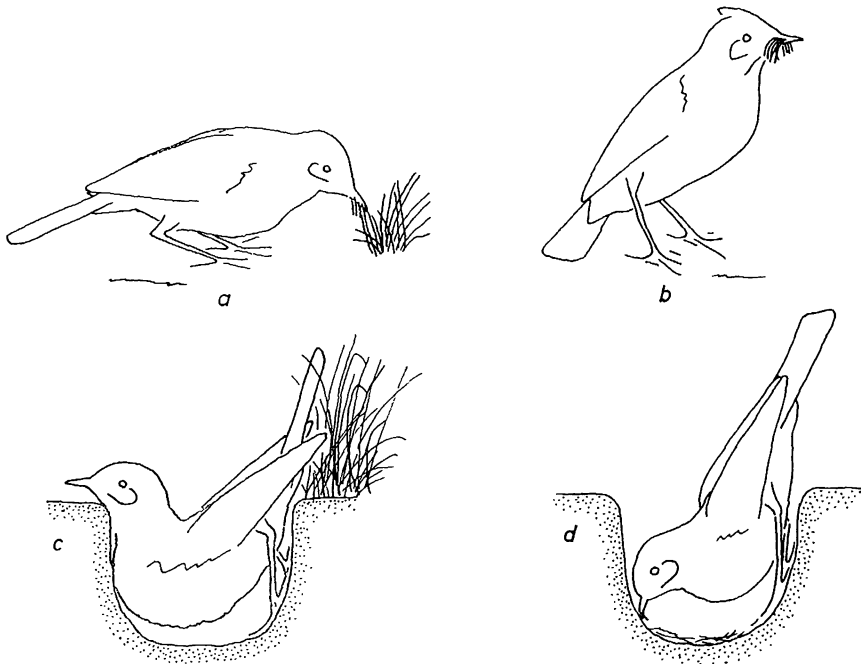


Abb. 21: Nestbauverhalten. a) Niststoffe sammeln, b) Genist eintragen, c) Strampeln, d) Steilhoch

Die ♀♀ packen einen oder mehrere Halme oder Moosfetzen mit dem Schnabel und reißen sie mit bis 10mal wiederholten ruckartigen Bewegungen ab, ohne dabei schon Gesammeltes fallen zu lassen. Sie scheinen es mit der Zunge in den Schnabelwinkel zu befördern. Manchmal allerdings ließen sie alles kopfschüttelnd fallen und nahmen es nicht wieder auf. Das Sammelverhalten kann abweichend in verschiedenen Unvollständigkeitsgraden vorkommen, im Extremfalle so, daß es nicht vom Rupfen unterscheidbar ist, welches bei der Futter-suche gezeigt wird.

Beim Eintragen (b) fliegt oder läuft das ♀ mit dem Genistbündel zum Nest und läßt es über der Nestmulde fallen. Dieser Handlungsablauf kann an irgendeiner Stelle durch Fallenlassen des Nestmaterials unterbrochen sein.

Das Strampeln (c) wird, wie alle folgenden Handlungen, durch das Ins- nestgehen eingeleitet. Ist die Nestmulde schon einige Zentimeter tief, hüpfen sie hinein. Die Lerche kuschelt sich nieder, beugt den Körper nach unten durch, legt Hals und Kopf flach auf den Muldenrand — der Schwanz ist schräg nach oben gerichtet — und der Hinterkörper fährt meist ungefähr 10mal rasch nacheinander hoch, offenbar weil die Beine ebenso schnell abwechselnd nach hinten strampeln, bzw. je nach Beschaffenheit der Nestwand mehr oder weniger aufwärts scharren. Für diese Deutung sprechen die Form der Bewegung, der Zustand der Nestmulden nach dem Strampeln und die Tatsache, daß beim Strampeln in flachen Mulden manchmal Erdreich rückwärts herausfliegt. Auch aus der Bewegungsform und dem Zustand des Brustgefieders häufig strampelnder ♀♀ schließe ich, daß die Brust dabei stark gegen die Nestwand gedrückt wird. Die Zahl der Atemzüge steigt von etwa 60 auf 90 pro Min. und mehr; bei hoher Außentemperatur hechelt der Vogel nach dem Strampeln (SUFFERN 1951, ATKINSON 1951).

Das Drehen besteht aus einem Richtungswechsel des im Neste stehenden ♀, es wendet sich ohne Seitenbevorzugung im wechselnd großen Winkel, im Mittel etwa 50°.

Beim Steilhoch (d) erhebt sich das ♀ aus der Hockstellung, streckt die Beine, beugt sich soweit vor, daß Kopf und Hals fast in der Nestmulde verschwinden, und macht kleine Kopfbewegungen zur Seite oder aufwärts. Dabei steckt sie, wie ich in einem über dem Nest angebrachten Spiegel sah, Halmspitzen in die Nestwand oder zieht Halme hoch, die sie dann manchmal auf den Nestrand fallen läßt. Danach steigt der Vogel aus dem Nest und läuft oder fliegt davon.

b) N e s t b a u a b l a u f. Die Feldlerchen bauen für jede ihrer aufeinanderfolgenden Bruten ein neues Nest. Die Baudauer des ersten Nestes ist länger als die der Zweitnester derselben Brutzeit (LABITTE 1957 a bei der Haubenlerche). Beim Bau der Erstnester trugen die ♀♀ 8 bis 10, bei Zweit-

Tab. 3: Auspolsterungsdauer für Erst- und Zweitnester

Auspolsterungsdauer	Erstnester	Zweitnester
länger als 3,5 Tage	7	1
kürzer als 3,5 Tage	1	8

FISHERS Test < 0,005

nestern nur 4 bis 5 Tage ein (MANN WITHNEY, $p < 0,001$). So war auch die Zeitspanne des Eintragens kürzer, geschlossen aus der Zeit, die gebraucht wurde, um die Mulden fertig auszu-polstern (Tab. 3).

Auch rücken die Verteilungen des Suchens und Sammelns beim zweiten Nestbau enger zusammen als beim ersten und beide rücken zum Legebeginnntag hin (Abb. 16, durchschnittlicher Suchtag für Erstnester 8. Tag

vor Legebeginn, für Zweitnester 3. Tag. MANN WITHNEY, $p < 0,01$; Sammeln dgl., 5. und 1,5. Tag. t-Test, $p < 0,001$). Die verkürzte Bauzeit bei Zweitnestern wird teilweise wieder eingeholt durch schnelleres Bauen (zahlreichere Bauhandlungen/Zeiteinheit), weniger unvollendete Handlungen und die längeren Tage. Aber trotzdem enthalten die fertigen Zweitnester im Durchschnitt weniger Baustoffe als die ersten. Funktionsmäßig ist das nicht nachteilig, da sich die Temperatur im Laufe der Brutzeit erhöht. Unterschiede zwischen frühen und späten Zweitnestern und ihrem Bauablauf konnten nicht festgestellt werden.

Suchen und Sammeln setzen immer etwa gleichzeitig ein, beide sind zeitlich anfangs nur schwach verknüpft, im Laufe der Zeit aber immer stärker; doch erreicht das Suchen seinen Höchstwert früher als das Sammeln (Abb. 16: Unterschiede der Verteilungen von Suchen und Sammeln mit $p < 0,05$ — Erstnester — und $p < 0,005$ — Zweitnester — gesichert, MANN WITHNEY). Dem Sammeln schließt sich zunehmend das Eintragen an, wobei das Verhältnis Eintragen/Sammeln etwa gleichzeitig mit dem Sammeln gipfelt (Tab. 4).

Strampeln, Drehen und Steilhoch sind zu Beginn mit dem Suchen, später mit dem Eintragen zeitlich verknüpft. Diesen Handlungen geht das Eintragen immer voran. Auf 40 Eintragshandlungen folgten 13 Ins-Nest-Gehen, und diesem durchschnittlich $13 \times$ Strampeln, $12 \times$ Drehen und $5 \times$ Steilhoch. Sie erreichen ihre Höchstwerte wahrscheinlich gleichzeitig mit dem Eintragen. Auch

Tab. 4: Das Verhältnis Eintragen/Sammeln im Nestbauablauf

	vor dem	während	nach	Gesamt
	dem	Sammelhöhepunkt	nach	
Sammeln	86	169	71	326
Eintragen	40	132	33	205
Verhältnis in %	46,5	78	46,5	63

Der Sammelhöhepunkt fällt bei Erstnestern auf den 4. und 5., bei Zweitnestern auf den 1. und 2. Tag vor Legebeginn (Abb. 16). Verhältnisunterschiede mit $p < 0,01$ (χ^2) gesichert

Tab. 5: Das Verhältnis Eintragen/Sammeln bei Moos und Grashalmen

	Sammeln	Eintragen	Verhältnis in %
Moos	24	3	12,5
Grashalme	34	28	82,5
Gesamt	58	31	54

Verhältnisunterschied mit $p < 0,001$ (χ^2) gesichert. Die Zahlen für Moos und Grashalme wurden in denselben Beobachtungsperioden gewonnen

die Wahl der Baustoffe ändert sich während des Bauablaufs. Synchronisiert man alle Tage, an denen ich ♀♀ Moos sammeln sah, dann waren ihnen schon 10 Bautage vorausgegangen, weitere 33 folgten ihnen. Desgleichen notierte ich bei Grashalmen 32 vorausgegangene und 23 nachfolgende Bautage (χ^2 , $p^* < 0,001$). Weiter zeigt Tab. 5, daß vom gesammelten Moos weniger eingetragen wird, als Gras. Tatsächlich fanden sich in den Nestern nur wenige Fetzen Moos (HINDE und STEEL 1962). Die Nestbautätigkeit ist deutlich tagesperiodisch mit einem ausgeprägten morgendlichen Gipfel. In 13 von 17 Fällen wurden nestbauende ♀♀ morgens beobachtet, in 4 nachmittags bei annähernd gleichmäßig verteilter Beobachtungszeit (Binomial-Test, $p < 0,05$).

Wie oben schon beschrieben, konzentrierte sich das Suchen auf die dichter bewachsenen Teile des Reviers. Hier steuert das ♀ auf dichte Grasbüten oder Bodenvertiefungen zu, in denen es sich niederkuschelt, strampelt, sich dreht und das Steilhoch zeigt. Zu Anfang besucht jedes ♀ viele solcher Mul-

den: bis gegen 20 zählte ich; später beschränken sie sich auf einige wenige, und tragen dann meist nur in 4—5 ein, und erst zuletzt wird nur an einer gebaut. Auch das Sammeln beschränkt sich häufig auf einige wenige Plätze im Revier, auch wenn passendes Genist vielerorts zu finden ist; z. B. sammelte ein ♀ 22mal nacheinander an derselben Stelle.

c) **Nest.** Die beim Suchen aufgefundenen Mulden sind nur selten tief genug, um ohne weiteres das Nest aufzunehmen: meistens vertiefen die ♀♀ sie durch Strampeln (CHAPPEL 1946, PICKWELL 1942: bei der Ohrenlerche; KOFFAN 1960: Heidelerche). Welche Faktoren die endgültige Ortswahl bestimmen, ist unbekannt. Wahrscheinlich sind es viele, da selbst ein einzelnes ♀ ihre Nester in sehr verschiedenen Kleinbiotopen anlegte. Alle lagen aber im Revier, doch ohne Bevorzugung der Mitte und ohne daß irgendeine Beziehung zwischen der Lage der verschiedenen Nester eines ♀ erkennbar war. Die lichte Weite der Nester betrug recht konstant 6 cm, die Tiefe schwankte erheblich um 5,5 cm. Die 0,5 bis 1 cm dicke Polsterung bestand aus etwas Moos, dünnen und derben Grashalmen und gelegentlich auch Flechten; ein ♀ flocht mehrere Male einige Federchen ein. Die von CONGREVE (1950) beschriebenen Schwellen aus Steinchen konnte ich bei keinem Nest beobachten (vgl. aber JOURDAIN 1927: Wüstenlerchen, PICKWELL 1931: Ohrenlerche).

d) **Nestbau und andere Verhaltensweisen.** Zur engen Kopplung des Nestbau- und Paarungsverhaltens der ♀♀ und indirekt mit dem der ♂♂ vgl. S. 317, zum Weibchengesang in dieser Phase S. 308. Das Junggefüttern verhindert nicht die Nestbauhandlungen, Sammeln und Füttern können binnen 5 Min. abwechseln. Dieser Umstand macht verschachteltes Brüten möglich. Brütende ♀♀ werden hingegen nicht nestbauend gesehen. Das Legen von Eiern hemmt höchstens zum Teil das Nestbauen (s. Abb. 16, vgl. auch LÖHRL 1944 bei der Haubenlerche, KOFFAN 1960 Heidelerche). In 3 Fällen bauten ♀♀ vollständige Nester während des Legens, als das ursprüngliche Nest zerstört wurde. In einem Falle wurde ein vollständiges Gelege völlig überbaut. Wenn ich vorzeitig fremde Eier ins Nest legte, baute des ♀ weiter.

e) **Verhalten der ♂♂.** Sie beteiligten sich nicht am Nestbau, aber einige ♂♂ folgten dem bauenden ♀ auf Schritt und Tritt, flatterten über ihnen, wenn sie ins Nest gingen oder standen, mit den Flügeln das Gleichgewicht haltend, auf höheren Pflanzenstengeln in Nestnähe und sangen laut. Andere ♂♂ jedoch zeigten nichts dergleichen. KOFFAN (1960) hat bei der Heidelerche dieses Verhalten als Nestzeigen gedeutet; für die Feldlerche trifft diese Funktionsdeutung nicht zu, da die ♂♂ es nur in späten Abschnitten des Nestbaus ausübten, als der Nestort von den ♀♀ bereits festgelegt war. Ohnehin folgen sie immer den ♀♀, nie aber umgekehrt. Im engeren Zusammenhang mit der sexuellen Aktivität, die bei den ♂♂ zu diesem Zeitpunkt erhöht ist, schien das oben beschriebene Verhalten nicht zu stehen (Abb. 16).

Eiablage

a) **Verhalten.** Die ♀♀ kamen ins Nest und verhielten sich etwa 10 Min. lang wie beim Brüten. Dann stellten sie sich mit gelockertem Gefieder etwas hoch, machten 5—10 Preßbewegungen, drückten den Hinterleib abwärts, standen einige Sekunden schwer atmend mit wieder angelegtem Gefieder da und setzten sich. Diese Folgedauert etwa 5 Min. Nach ungefähr weiteren 15 Min. Scheinbrütens verließ der Vogel das Nest. Manche ♀♀ zeigten danach minutenlang Ruheverhalten: sie blieben geduckt und still irgendwo sitzen.

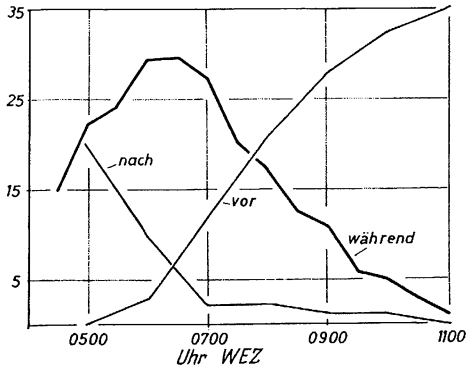


Abb. 22: Zeitpunkt der Eiablage. Dicke Linie: halbstündliche Häufigkeit der Zeitspannen, innerhalb welcher ein Ei gelegt wurde. Dünne Linien: Zahl der Fälle, in denen Eier vor bzw. nach gegebener Uhrzeit gelegt wurden

Die Eier erschienen in den frühen Morgenstunden, meist zwischen 5 und 8 Uhr (Abb. 22). Der Legeabstand betrug ziemlich genau 24 Std. Wesentliche Abweichungen davon konnte ich nicht feststellen, sie mögen aber vereinzelt (LABITTE 1958) vorkommen. In Ravenglass wurden Gelege von 5 bzw. 4 bzw. 3 und 2 Eiern gefunden, letztere waren sicher von Krähen und Raubsägern geplünderte Teilgelege. Die mittlere Gelegegröße betrug 3,64 Eier ($N=112$) (WÖRNER 1931, BROWN 1945). Je Brutzeit macht jedes ♀ 2,73 Gelege, von 4 bis 1 variierend. Demnach legt ein ♀ ungefähr 10 Eier je Jahr.

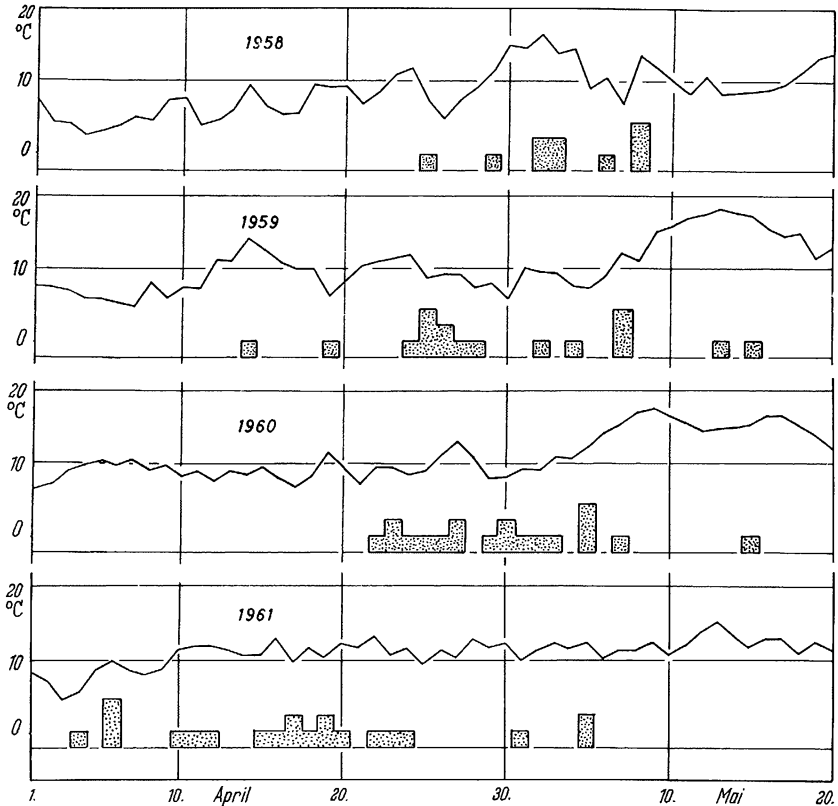


Abb. 23: Legebeginn der Erstgelege in den Jahren 1958—1961 und durchschnittliche Tagestemperatur. Jedes Quadrat stellt ein Gelege dar

b) Faktoren, die die Gelegegröße beeinflussen, werden hier nur kurz besprochen, da sie an anderer Stelle (DELIUS im Druck) ausführlich behandelt werden.

Die Gelegegröße variiert mit der Jahreszeit (v. KALITSCH 1930, VERWEY 1931, HAUN 1931 und LABITTE 1957 b). Wahrscheinlich aber hängen die Größenänderungen nicht unmittelbar von der Jahreszeit ab, sondern von der Gelegefolge. Aber auch zwischen den Brutzeiten bestehen Unterschiede, die sich erstaunlicherweise über die ganze Brutzeit verfolgen lassen. Die ♀♀ hatten eine „persönliche“ Gelegegröße (intraindividuelle Varianz 0,208, interindividuelle 0,693, F-Test, $p < 0,01$) (vgl. CURIO 1959 a). Ein Einfluß des Alters der ♀♀ auf die Gelegegröße läßt sich nicht feststellen (Neuansiedler als Einjährige betrachtet, t-Test, $p > 0,05$). Bei der Größe von Zweitgelegen ist keine Beziehung zur Vorgeschichte, d. h. Verlust des Vorgeleges in den verschiedenen Stadien, festzustellen. Ob die Lerchen „bestimmte“ oder „unbestimmte“ Leger (STRESEMANN 1927/34) sind, bleibt offen. CHAPPEL (1947/8) veranlaßte eine Lerche durch wiederholte Wegnahme des 4. Eies, nacheinander insgesamt 10 Eier zu legen. Als ich die Eier vom ersten an, so wie sie gelegt wurden, entfernte, hörte das ♀ nach dem 4. Ei zu legen auf. Versuche, das Legen durch Hinzugeben künstlicher Eier vorzeitig zu stoppen, schlugen in 2 Fällen fehl (vgl. WEIDMANN 1956).

c) Ablagezeitpunkt. Der Zeitpunkt des ersten Legens in einer Brutzeit ist verschieden (Abb. 23). Offenbar wirken mehrere Faktoren zusammen (MARSHALL 1961), darunter die Lufttemperatur: im warmen Frühjahr 1957 begann es besonders früh (GOODACRE und LACK 1959, BEER, mündl.). Auch aus Abb. 23 ist diese Beziehung ersichtlich (vgl. Abb. 4); die mittlere Tagestemperatur muß auf etwa 10°C ansteigen, damit die Lerchen zu legen beginnen. Auch hierin gibt es persönliche Unterschiede: bestimmte ♀♀ sind ziemlich regelmäßig entweder Früh-, Normal- oder Spätleger (Abb. 24, KENDALLS τ für 1958, 1959 = 0,76, $p < 0,01$; für 1959—1960 = 0,72, $p < 0,001$; für 1960—1961 = 0,68, $p < 0,001$). Sogar über 3 Jahre ist diese

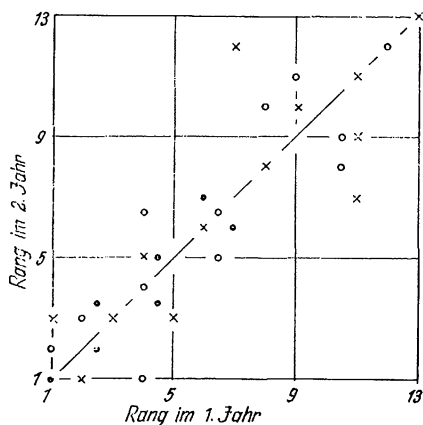


Abb. 24: Abhängigkeit der Reihenfolgen des Legebeginns dreier ♀♀-Kollektive in zwei aufeinanderfolgenden Brutzeiten. Volle Punkte: 7 ♀♀ 1958/1959; leere Kreise: 12 ♀♀ 1959/1960; Kreuze: 13 ♀♀ 1960/1961

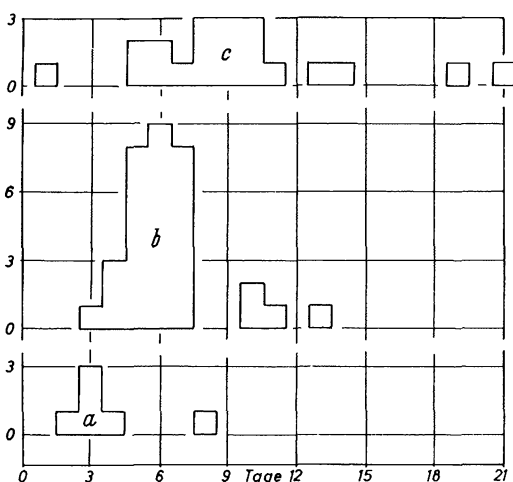


Abb. 25: Ablagezeitpunkt der Zweitgelege. Abszissen: Tage nach Verlust des Vorgeleges während des Legens (a); nach Verlust des bebrüteten Geleges oder der Nestlinge (b); nach der Nestflucht der Jungen (c). Ordinaten: Anzahl der Gelege

Reihenfolgenkonstanz festzustellen (KENDALLS $W = 0,77$, $p < 0,01$). Die ♂♂ haben hierauf höchstens geringen Einfluß; ♀♀ mit dem alten oder einem neuen Partner ergaben den gleichen Korrelationskoeffizienten (KENDALLS $\tau = 0,73$, $p < 0,028$). ♂♂, die die ♀♀ wechselten, schienen ihnen keine Reihenfolge aufzuzwingen (KENDALLS $\tau = 0,07$, $p > 0,5$). Das mag dadurch zustandekommen, daß die ♀♀ individuell verschiedene Schwellen gegenüber den legeauslösenden Faktoren haben. Einjährige ♀♀ legen ihre Erstgelege durchschnittlich eine Woche später als alte ab (t-Test, $p < 0,001$; Neuansiedler als Einjährige betrachtet).

Der Legebeginn von Zweitgelegen hängt nicht von der Lufttemperatur ab, die ohnehin in der späteren Brutzeit weit über 10°C liegt. Das Bebrüten des Vorgeleges sowie das Füttern der Jungen der Vorbrut hemmen nachhaltig die Oozytenentwicklung (Abb. 25, Verteilungen sind mit $p < 0,01$ gesichert verschieden, MANN WITHNEY). Wieweit bei den ♀♀, die bei der Ablage des Vorgeleges gestört wurden, das Oozytenwachstum unterbrochen wird und ein neuer Zyklus beginnt, muß dahingestellt bleiben. Wie das Ende der Brutzeit reguliert wird, ist weitgehend unbekannt (MARSHALL 1961). Für Feldlerchen sind einige Fälle von Wintergelegen bekannt (HARY 1939, THORBURN 1954), die bezeichnenderweise mit abnormen Erwärmungsperioden zusammenfielen (HACHISUKA 1924, *Alaemon alaudipes*).

Brüten

Nur die ♀♀ brüten (VERHAYEN 1957, KOCH 1930; ebenso Haubenlerche HARTLEY 1946, HAUN 1930, LIEBE 1878; Heidelerche: STEINFATT 1939, KOCH 1936; Ohrenlerche: BARTH und HAFTORN 1948, PICKWELL 1942, SUTTON und PARMELEE 1955, DRURY 1961; BOURKE 1947 gibt brütendes *Mirafra javanica* ♂ an). Die folgenden Ausführungen beziehen sich auf die ♀♀, falls nicht anders vermerkt. Einige im folgenden erwähnte, aber nicht beschriebene Verhaltensweisen sind im Kapitel Nestbau ausführlich geschildert.

a) B e s c h r e i b u n g. Das ♀ landet einige Meter vom Nest entfernt, nie in diesem selbst, springt hinein und dreht sich dem Nesteingang zu. Auf die Eier läßt sie sich mit vor allem am Bauch stark gelockertem Gefieder schaukelnd nieder, ein sekundenlanges Sichwiegen um die Längsachse, welches wahrscheinlich ein abgewandeltes Strampeln darstellt. Dabei senkt sich der Vogel auf den Nestboden, die Frequenz der Schaukelbewegung nimmt zu, die Amplitude ab; und das Gefieder wird wieder angelegt. Dabei dürften die Brutflecken genau auf die Eier gepaßt werden. Geschaukelt wird aber auch beim ununterbrochenen Festsitzen auf den Eiern. Dann geht ihm ein angedeutetes Höherstellen oder das Steilhoch voraus.

Das nun sitzende ♀ bleibt still, oder döst, indem sie die Augen sekundenlang einzeln schließt und der Kopf sich etwas senkt. Doch schlafen die ♀♀ tagsüber nicht, d. h. sie stecken den Kopf nicht kurz zitternd in den Flügel, wie sie es regelmäßig nachts beim Brüten tun. Dösende ♀ neigten zum Gähnen: sie ziehen den Kopf ein und reißen kurz den Schnabel weit auf.

Während des Brütens spähen sie gelegentlich, d. h. fixieren beidäugig ein naheliegendes Halmstück, Sandkorn, einen Tautropfen oder Ameisen und picken auch wohl danach, auch putzen sie ihr Gefieder, so weit sie es im Sitzen erreichen können. Sie sichern: Halsrecken und monokulares Fixieren in die Ferne, bei dem gelegentlich noch das Gefieder angelegt, die Haube aufgerichtet und das Zungenbein eingezogen wird. Mandibulieren ist ein schnelles Öffnen und Schließen des Schnabels, wahrscheinlich von Zungenbewegungen begleitet, sie hecheln mit offenem Schnabel und geplustertem Gefieder, oder sie rufen den Fühlungslaut.

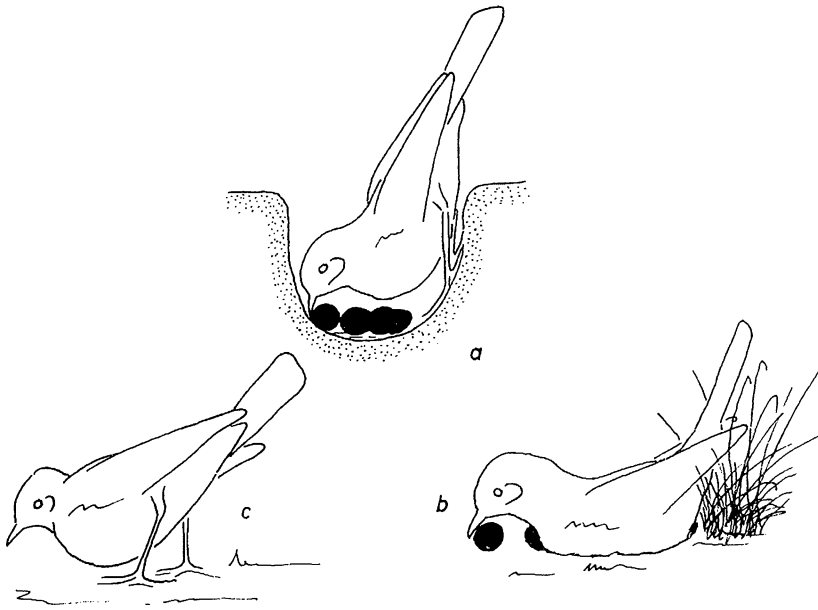


Abb. 26: Brutverhalten. a) Eierwenden, b) Eieinrollen, c) Verleiten

Nur beim Steilhoch erhebt sich das ♀ ganz von den Eiern. Neben den beim Nestbau beschriebenen Bewegungen zeigt das ♀ dabei jetzt noch das Eierwenden (Abb. 26 a). Wie man im Spiegel über dem Nest sieht, rollt das Tier mit der Unterseite des Schnabels die einzelnen Eier durch zitternde Kopfbewegungen. Seltener putzt sich das ♀ beim Steilhoch das Bauchgefieder. Ab und zu wird das Steilhoch von Drehen unterbrochen.

Das Verlassen des Nestes beginnt mit Vorstrecken des Halses, Anlegen des Gefieders und Einziehen des Zungenbeines. Dann steigt das ♀ aus dem Nest und fliegt meist ein paar Schritte von ihm entfernt auf.

Eine besondere Verhaltensweise ist das Eieinrollen, bei der aus dem Nest geratene Eier von den Feldlerchen zurückbefördert werden, was POULSEN (1953) bestreitet. Das brütende ♀ stellt sich im Nest hoch, reckt den Hals und legt den Schnabel vor das Ei (b). Dann rollt sie es durch Einziehen des Halses mit feinen seitlichen Kopfschlägen brustwärts. Hier rutscht das Ei sachte zwischen Gefieder und Nestwand zum Nestboden. Werden die ♀♀ beim Brüten von Feinden, auch vom Menschen, überrascht, so verlassen sie dieses entweder wie oben beschrieben, oder aber sie ducken sich und fliegen plötzlich beim Nähertreten des Feindes vom Nest selbst auf. Oft verleiten sie auch: sie landen nahe dem Nest und rennen dann geduckt mit vorgebeugtem Körper hurtig vom Nest weg (e), wobei sie immer wieder kurze Flutterflüge einlegen oder innehalten. Werden sie verfolgt, zeigen sie dieses Verhalten solange, bis sie mehrere Meter vom Nest entfernt sind. In den Brutpausen sucht das ♀ eifrig nach Futter, sichert sehr häufig auch in Richtung zum Nest und wenn — etwa durch Anwesenheit des Beobachters — der Zugang zu diesem versperrt ist, fliegt es häufig auf und flattert in Nestnähe am Orte.

b) Brutbeginn. Bei allen daraufhin erfaßten Brutten ($N = 50$) brüteten sämtliche ♀♀ nach dem Legen des letzten Eis in annähernd normalem Rhythmus. Wohl alle beginnen damit, nachdem sie das vorletzte Ei gelegt haben ($N = 11$), vorerst aber noch mit abweichendem Brutrhythmus. Einzelne ♀♀ schliefen in der Nacht vor Ablage des vorletzten Eies auf den Eiern, alle aber in der dar-

auffolgenden. Kurze, bis 5 Min. lange Nestbesuche kamen während der ganzen Legezeit vor, zum Teil noch mit Nestbauen gekoppelt. Das von BROWN (1924 a) angegebene Brüten vor dem Legen beruht sicher auf einer Fehldeutung seiner Beobachtungen.

Das weitgehend synchrone Schlüpfen der Jungen deutet darauf hin, daß sich das kurzfristige Brüten vor Ablage des letzten Eis nicht voll auswirkt; auch sind dann die Brutflecken wohl noch nicht voll entwickelt: Eine Woche vor dem Legen war an den ventralen Federrainen der ♀♀ nichts besonderes festzustellen. Ein am 4. Tag nach dem Legen auf dem Nest gefangenes ♀ hatte einen wohlentwickelten Brutfleck: die Aterie schien ödematös geschwollen und war dunkelrot. Später gefangene brütende ♀♀ zeigten das gleiche Bild. Bei ♀♀, die 3 Tage nach dem Schlüpfen der Jungen gefangen wurden, waren die Brutflecken schon blaß und faltig. Auch wenn den ♀♀ vorzeitig Junge untergeschoben wurden, begann die Rückbildung. Dieses deutet darauf hin, daß für das Vorhandensein des Brutfleckens ein Kontakt der Eier mit dem ventralen Federrain nötig ist. Es ist demnach möglich, daß Brüten vor dem Legen des letzten Eies nicht voll wirksam ist, weil der Brutfleck noch nicht genügend entwickelt ist.

c) *B r u t r h y t h m u s*. Beim Brüten wechseln Sitzzeiten und Pausen ab; ihre Längen schwanken tagesperiodisch (Abb. 27). Der U-ähnliche Verlauf der

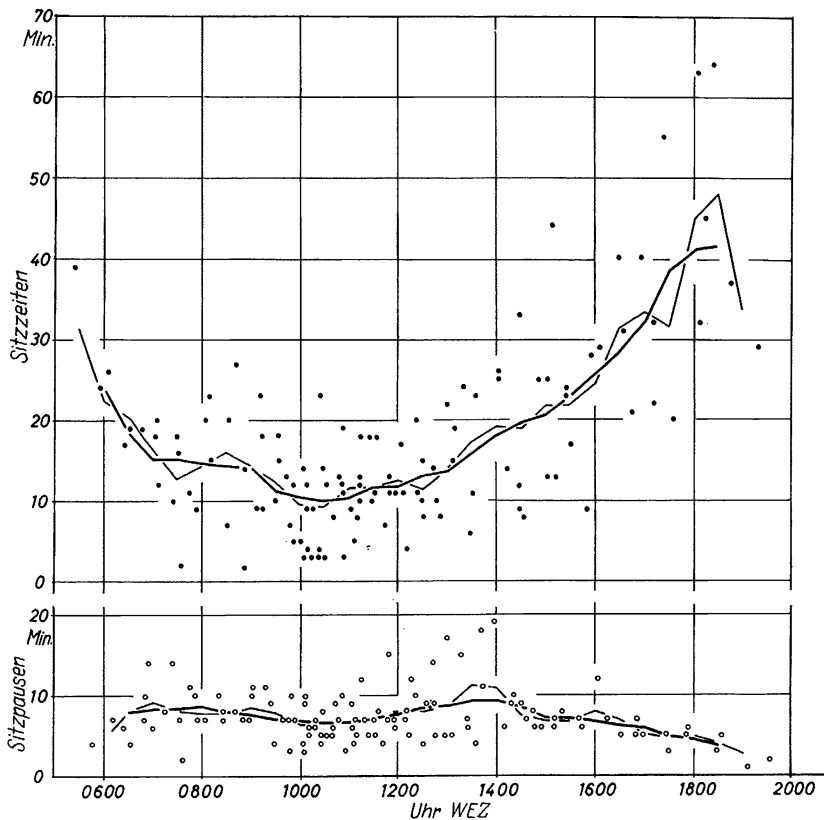


Abb. 27: Tageszeitliche Schwankungen der Sitzzeiten und -pausenlängen. 56 Beobachtungsstunden an einem ♀ (25. April bis 5. Mai). Gleitende Durchschnitte über 60 und 120 Min.

Sitzzeitlänge ist mit $p < 0,001$ (χ^2) gesichert, er paßt sich zwischen 5 und 19 Uhr der Parabel $y = 0,00016 x^2 - 0,208 x + 76,12$ an ($x =$ Uhrzeit in Minuten, $y =$ Sitzzeitenlänge). Wahrscheinlich entspricht der Kurvenverlauf genauer einem Bruchteil einer Sinuskurve mit einer Periodenlänge von 24 Std., die gegen die Beleuchtungsrhythmik um etwa 1 Std. ($= 15^\circ$) vorverschoben ist (ASCHOFF und WEVER 1962, und s. S. 306). Die weniger ausgeprägten Schwankungen der Sitzpausen scheinen zwei Gipfel und 3 Täler aufzuweisen, die aber nicht sicherbar sind. Nachts scheinen die ♀♀, wenn sie nicht gestört werden, mehrere Stunden ununterbrochen zu sitzen.

Abb. 28 zeigt die Tagesrhythmik der Brutleistung, das ist die Zeit in Minuten je Stunde, die das ♀ sitzt. Sie faßt gleichermaßen die Sitzzeiten- und Sitzpausenrhythmen zusammen (CURIO 1959 b). Die naheliegende Annahme, daß der Tagestemperaturverlauf für die Rhythmik der Sitzzeiten durch eine negative Korrelation verantwortlich ist, trifft wohl zumindest teilweise zu, denn die Abweichungen der Sitzzeiten von den Mittelwerten in Abb. 27 korrelieren positiv mit den jeweiligen Abweichungen der Temperatur von dem durchschnittlichen Tagestemperaturverlauf ($r_s = -0,42$, $p < 0,001$). Die Temperatur kann aber nicht der einzige Faktor sein, denn das Minimum der Sitzzeitentageskurve liegt um 11 Uhr, die Tagestemperaturspitze jedoch um etwa 13 Uhr. Bei den Sitzpausen besteht eine, wenn auch schwächere positive Korrelation zwischen deren Abweichungen und denen der Tagestemperatur ($r_s = +0,21$, $p < 0,02$). Die Abweichungen der aufeinanderfolgenden Sitzzeiten und -pausen zeigen keine Beziehungen zueinander ($r_s \approx \pm 0,10$, $p > 0,05$).

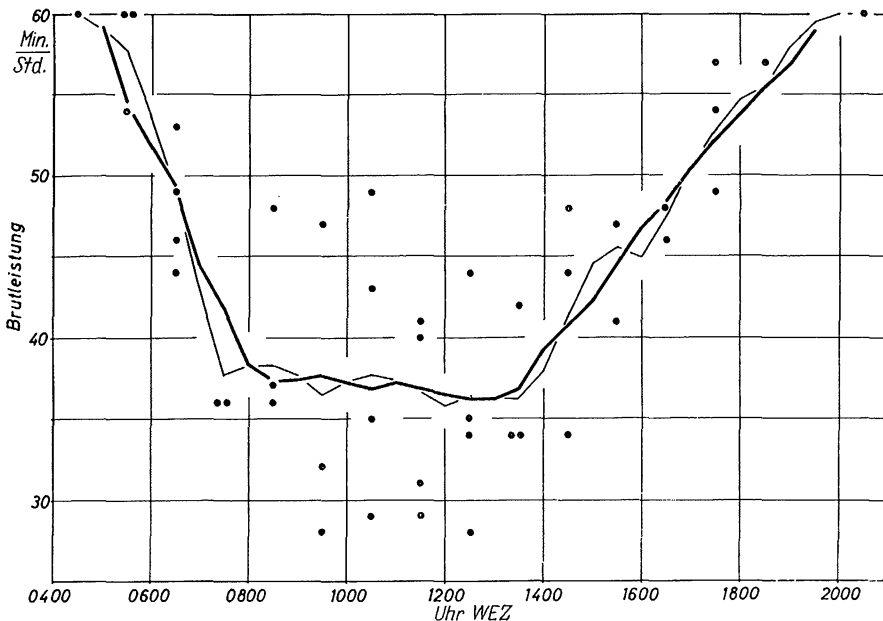


Abb. 28: Brutleistung in Abhängigkeit der Tageszeit. Jeder Punkt eine 60-Min.-Beobachtung an einem ♀ (25. April bis 5. Mai). Gleitende Durchschnitte über 60 und 120 Min.

Dies deutet darauf hin, daß beide unabhängig von verschiedenen Faktoren beeinflusst werden, so daß die funktionswichtigen Brutleistungen in entsprechend komplexer Weise geregelt sein müssen. Mit fortschreitender Brut erhöhen sich die Brutleistungen (Abb. 29) (χ^2 , $p < 0,02$), im wesentlichen dank der kürzeren Sitzpausen; die Sitzzeiten verlängern sich nur geringfügig.

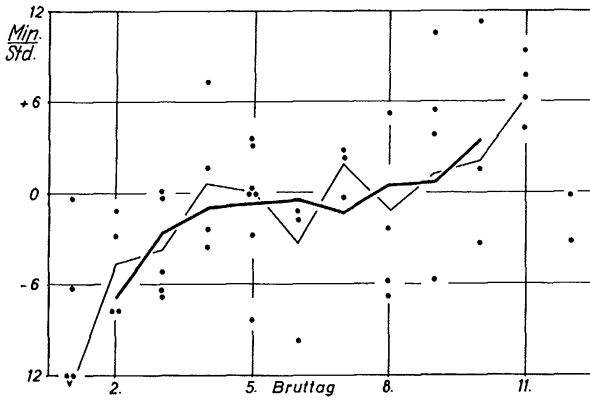


Abb. 29: Brutleistungszunahme mit fortschreitender Bebrütung. Ordinate: Abweichung der Brutleistung von der in Abb. 28 wiedergegebenen 120-Min.-Kurve. Tagesdurchschnitt und gleitender Durchschnitt über 3 Tage

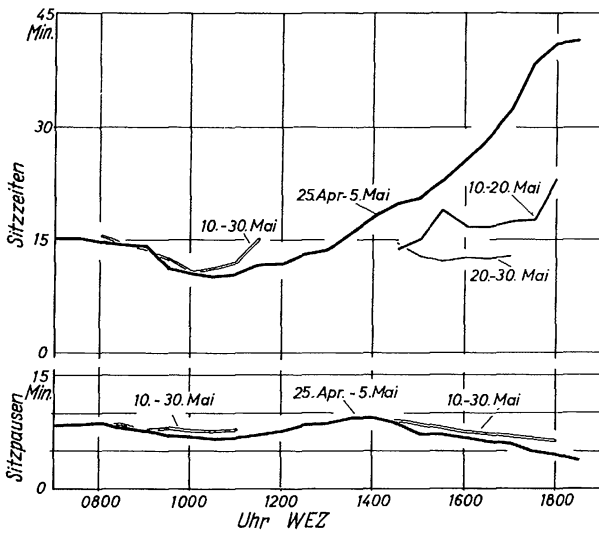


Abb. 30: Jahreszeitliche Änderungen der Tagesrhythmik der Sitzzeiten und -pausen. 25. April bis 5. Mai aus Abb. 27, 10. bis 30. Mai aus 39 Beobachtungsstunden an zwei ♀♀. Gleitende Durchschnitte über 120 Min.

flüssen. Die Frequenzen der verschiedenen Verhaltensweisen beim Brüten korrelieren in keinem Falle signifikant mit dem Fortschreiten der Bruttage. Bei zwei Verhaltensweisen, bei denen das Gegenteil zutrifft, ist es nicht ausgeschlossen, daß sich meine Bewertungsnormen fortlaufend geändert haben. Innerhalb einer Sitzzeit verteilen sich folgende Verhaltensweisen gleichmäßig: Gähnen, Gefiederputzen, Mandibulieren und Steilhoch, während Schaukeln in den ersten 3—5 Minuten überdurchschnittlich häufig ist (χ^2 , $p < 0,001$). Das Drehen beschränkt sich praktisch auf die erste Minute nach Sitzzeitbeginn. Der Fühlungslaut häuft sich gleichfalls gegen Anfang der Sitzzeiten und ist wohl mit dem Ins-Nest-Gehen verbunden, denn eine Synchronisierung auf den Sitzzeit-

Die die Sitzzeiten beschreibende Parabel scheint sich zunehmend im Laufe der Brutzeit zu verflachen, ohne daß sich der Scheitelpunkt ändert, während sich die Pausen im allgemeinen etwas verlängern. Für die Sitzzeiten sind die Unterschiede statistisch gesichert (abgewandeltes Medianverfahren, χ^2 , $p^* < 0,001$; Abb. 30).

Ein ♀, dem an Stelle seines Geleges naturgetreue Holzzer ins Nest gelegt wurden, brütete normal weiter, ohne sich durch die thermischen Unterschiede stören zu lassen. Als dieses Kunstgelege jedoch gegen eifarbiges eigroßes Zylinder umgetauscht wurde, verkürzten sich die Sitzzeiten von durchschnittlich 17 auf 6,3 Min.

(Medianverfahren, Fishers Exact Test, $p < 0,025$); auch die Brutpausen wurden kürzer, doch ist der Abfall von durchschnittlich 9,2 auf 6,1 Min. statistisch nicht gesichert.

d) Faktoren, die das Brutverhalten beein-

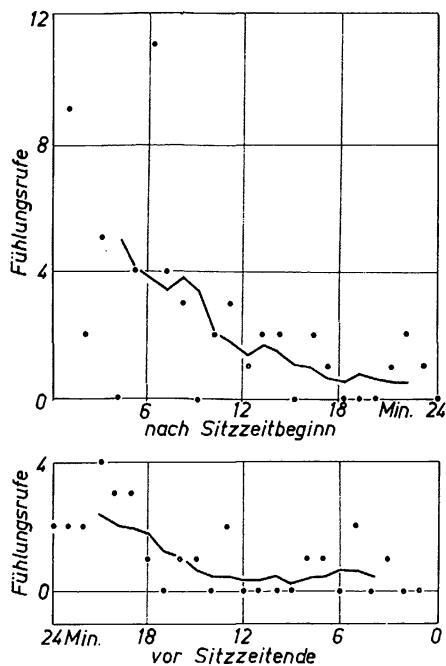


Abb. 31: Häufigkeit des Fühlungsrufs nach Sitzzeitbeginn und vor Sitzzeitende. Synchronisierung von 20 Sitzzeiten, die länger als 24 Min. waren. Abszisse: Summe der Anzahl der Fühlungsrufe / Min. Gleitender Durchschnitt über 7 Min.

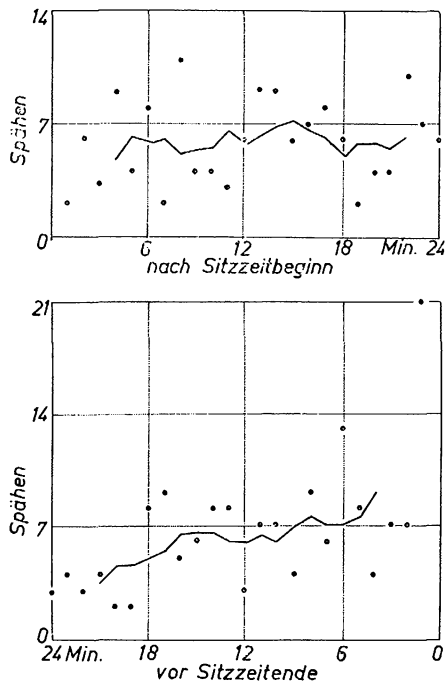


Abb. 32: Häufigkeit des Spähens nach Beginn und vor dem Ende der Sitzzeit. Synchronisierung von 20, mindestens 24 Min. langen Sitzzeiten. Abszisse: Summe der Anzahl des Spähens / Min. Gleitender Durchschnitt über 7 Min.

anfang ergibt eine stärkere Korrelation als die auf Sitzzeitende synchronisierte (Abb. 31, $\chi^2 = 32,4$, $p^* < 0,001$ bzw. $\chi^2 = 11,1$, $p^* < 0,01$). Das Spähen wird dagegen gegen Ende der Sitzzeit deutlich häufiger und bereitet wohl das Verlassen des Nestes vor (Abb. 32, $r_s = + 0,28$, $p > 0,05$ bzw. $r_s = - 0,58$, $p < 0,001$).

Mit der Länge der Sitzzeit korrelieren die Verhaltensweisen des brütenden ♀ verschieden. Die meisten — Steilhoch, Dösen, Mandibulieren, Fühlungsruf und Spähen (Abb. 33) — ergeben erwartungsgemäß eine direkte Beziehung, wenn die absoluten Zahlen der Handlungen gegen die Sitzzeitlänge aufgetragen werden und keine, wenn man die Zahlen der Handlungen je Zeiteinheit (Frequenz) ebenfalls gegen Sitzzeitende aufträgt. Das Schaukeln zeigt dem gegenüber im ersten Falle eine positive, im zweiten eine negative Korrelation (Abb. 34). Die Erklärung hierzu ist die oben erwähnte Häufung des Schaukelns in den ersten 5 Min. der Sitzzeit, offensichtlich unabhängig davon, ob sie kurz oder lang ist. Mit dem Drehen verhält es sich ähnlich. Gähnen (Abb. 35) und Gefiederputzen korrelieren in beiden Fällen positiv, der Grund hierfür ist in dem mit den Sitzzeiten ähnlichen Tagesrhythmus zu suchen (s. unten).

Der Fühlungsruf reizt den Partner zum Antworten. In rund 33 Beobachtungsstunden wurden von 238 Rufen des ♀ 74 vom ♂ beantwortet: bei zufälligem Zusammenfallen der Rufe in der angegebenen Reihenfolge innerhalb von 15 Sek. wäre die zu erwartende Anzahl 5 (χ^2 , $p < 0,001$). 12 Rufe des ♀ waren offensichtlich Reaktionen auf Singflüge des ♂, weitere sicher Antworten auf dessen Fühlungsruf, noch weitere solche auf das Sichten des ♂.

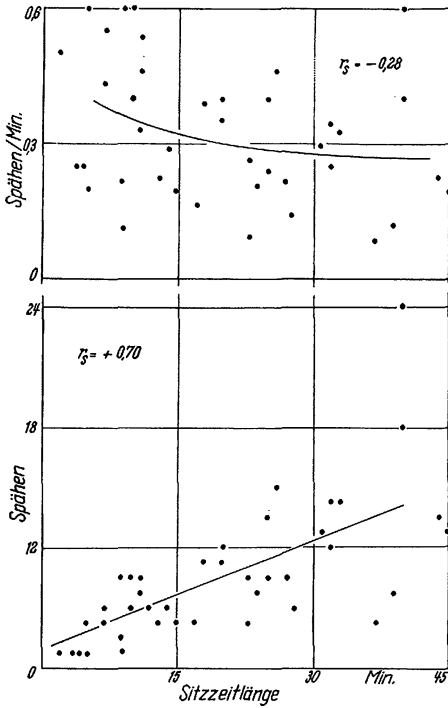


Abb. 33: Abhängigkeit der Häufigkeit (unten) und der Frequenz des Spähens (oben) von der Länge der Sitzzeit. Annähernde Regressionskurven

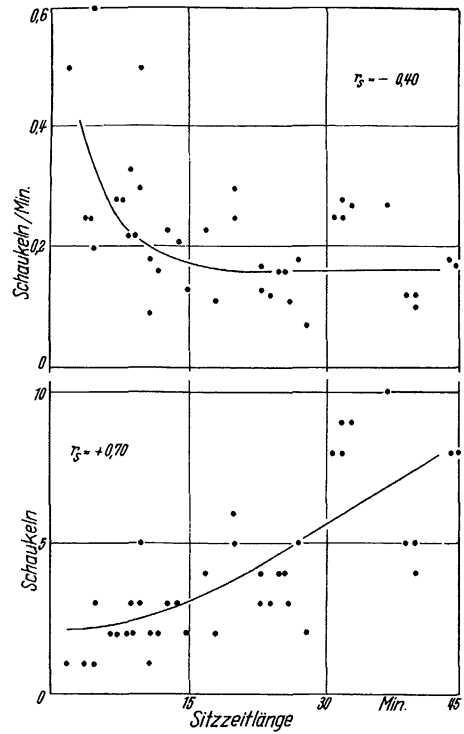
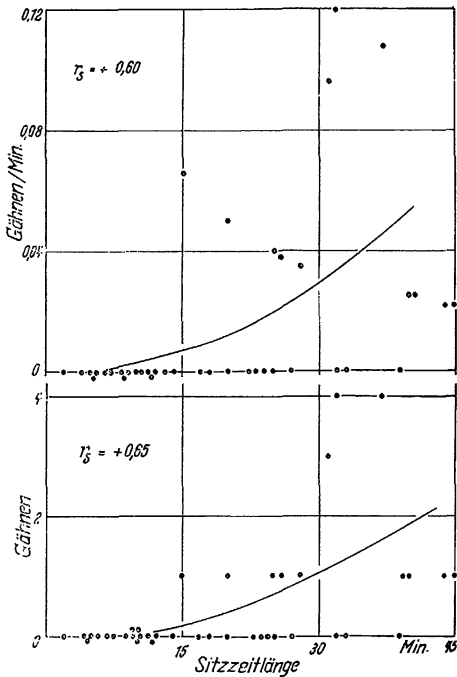


Abb. 34: Abhängigkeit der Häufigkeit (unten) und der Frequenz des Schaukelns (oben) von der Länge der Sitzzeit. Annähernde Regressionskurven



Das Hecheln ist sehr wahrscheinlich durch hohe Temperatur bedingt, ich sah es nur zwischen 11 und 13 Uhr; in 17 von 21 Fällen war es für die Tageszeit überdurchschnittlich warm (Binomial, $p < 0,01$).

Gähnen und Gefiederputzen tritt besonders in den frühen Morgenstunden und den späten Abendstunden auf und deutet wohl auf Müdigkeit hin. Die brütenden ♀♀ schliefen Anfang Mai im Mittel um 20 Uhr ein ($N=4$, Extremwerte 19—21 Uhr), d. h. sie steckten ihren Kopf unter den Flügel. Um im Mittel 6.30 Uhr wachten sie wieder auf ($N=3$, Extremwerte 6.25

Abb. 35: Abhängigkeit der Häufigkeit (unten) und der Frequenz des Gähnens (oben) von der Länge der Sitzzeit. Annähernde Regressionskurven

bis 6.45 Uhr). Im Nest versandete Eier legten ♀♀, solange sie sie noch sehen konnten, durch das auf S. 327 als Eierwenden beschriebene Verhalten wieder frei. Geriet das Nest in Unordnung, so konnten sie durch häufiges Drehen, Schaukeln, Wegstecken und Hochziehen von Halmen in der Steilhochhaltung den Schaden beheben, ohne die Eier oder Jungen zu gefährden. Ein Eintragen von Niststoffen wurde unter diesen Umständen nie beobachtet.

Das Eiereinrollen ließ sich während der ganzen Brutphase auslösen, am schnellsten, wenn alle Eier aus dem Nest entfernt wurden; verglichen jedoch mit Möwen z. B. ist bei Feldlerchen diese Reaktion schlecht auslösbar. Das Verleiten konnte ebenfalls über die ganze Brutphase hervorgerufen werden, vielleicht eher mit fortschreitender Brut, wenn man sich plötzlich genug dem brütenden ♀ näherte. Die Auslösbarkeitsschwelle scheint individuell verschieden zu sein und hängt wohl auch davon ab, ob man sich dem Vogel kurz nach dem Sitzzeitanfang oder gegen Ende einer Sitzzeit näherte, im ersten Fall ist sie niedriger als im zweiten.

♀♀, denen der Zugang zum Nest durch eine Falle versperrt war, oder die sich fürchteten, ins Nest zu gehen, weil fremde Objekte in Nestnähe lagen, pickten häufig auf den Boden, ohne Futter aufzunehmen, und kuschelten sich sekundenlang auf dem Boden wie zum Brüten.

e) **Brutdauer.** Vom Legetag des letzten Eies bis zum Tag des Schlüpfens — beide eingeschlossen — vergingen im Durchschnitt in 32 Brutten 11,1 Tage. Da das Brüten schon am Legetag des vorletzten Eies beginnt, aber andererseits der Schlüpftag nur als halber Bruttag zählt, stimmt diese Zeitdauer mit der wirksamen Brutdauer überein. Seltene Abweichungen (10 bis 12 Tage) bleiben unerklärt. Wurde das Gelege vorzeitig entfernt, so war jegliches Brutverhalten nach etwa 1 Std. erloschen und durch Zurücklegen der Eier ins Nest nicht wieder zu wecken. Kurzfristiges Entfernen der Eier veränderte das Verhalten des ♀ nicht nachhaltig. Als 2 ♀♀ das schon mehrere Tage bebrütete Gelege gegen frische Eier ausgetauscht wurde, brüteten sie insgesamt 14 Tage und gaben dann auf. Dieses Verhalten verhindert im Normalfall wohl überlanges Brüten auf tauben oder abgestorbenen Eiern.

Jungenpflege

a) **Schlüpfen.** Bei 10 genauer beobachteten Brutten dauerte das Schlüpfen aller Eier 4 bis 15, im Mittel 8 Std. Weitere ungefähr 25 Brutten schlüpften innerhalb 24 Std., keine brauchte mehr. Die Jungen schlüpfen etwa in der Legereihenfolge der Eier, aber Abweichungen davon sind nicht selten.

Stunden nach Erscheinen feiner Risse in der Eischale bricht der Eizahn durch, und in weniger als 1 Std. ist die stumpfe Schalenhälfte kreisrund längs des Äquators abgesprengt. Das nun in der spitzen Schalenkappe sitzende Junge befreit sich aus ihr in der nächsten halben Std. Ich konnte keinerlei Laute des kriechenden Vogels vernehmen. In 5 Fällen vergingen von der ersten Pickstelle bis zum Freiliegen eine bis 3 Std. Das brütende ♀ half nicht mit.

Die Eischalen werden vom ♀, gelegentlich auch vom ♂, im Schnabel fortgetragen und in 10—20 m Entfernung abgeworfen. Kleinere Bruchstücke verschlang das ♀. Ungeschlüpfte Eier wurden im Nest belassen.

b) **Das Wegtragen von Eischalen** war in der ganzen Brut- und Nesthockerzeit auslösbar, nach KOFFAN (1960) bei der Heidelerleche auch schon während des Nestbaus. Außer Genist-, Ei- oder Jungenähnlichem wurde alles Erdenkliche weggetragen: Steinchen, Papierschnitzel, Flaschenverschlüsse, Holzstückchen, Muschelschalen, ein Mausebalg und anderes, was ich ins Nest oder auf dessen Rand gelegt hatte. Da dergleichen verschieden

lang liegen blieb, ließ sich der Aufforderungswert einiger Eischalenmodelle so untersuchen. In 4 Versuchsreihen legte ich immer 4 Eischalenmodelle im lateinischen Quadrat angeordnet auf den Rand von 4 Nestern, 5 cm auswärts von der Mulde, und sah 30 Min. später nach, welche Modelle weggetragen worden waren (Tab. 6). Die Zahl der Versuche für die verschiedenen Modelle sind deshalb verschieden, da einige bei zahlreicheren Versuchsreihen benutzt wurden als andere. Abweichungen der Zahl der Versuche von der durch die Versuchsanordnung erwarteten viermultiplen Zahlen beruhen auf den Ausfall einiger Nester während der Versuchsreihen. Signifikant in der Tabelle sind nur die Unterschiede zwischen der Gruppe Eischale und der Gruppe Eiwinkel, Weißwinkel, Weißschale und Schalenwinkel und Rolle.

Tab. 6a: Wegtragen verschiedener Eischalenmodelle. In N Versuchen wurde das Modell n mal (+) weggetragen, daneben prozentuelle Angabe, bzw. nicht weggetragen (—)

Modell	n +	%	n —	N
Eischale	38	100	0	38
Eiwinkel	21	91	2	23
Weißwinkel	25	61	16	41
Weißschale	12	60	8	20
Schalenwinkel	7	39	11	18
Rolle	9	50	9	18

b): Signifikanz der obigen Ergebnisse (χ^2 und FISHERS Test)

	Eiwinkel	Weißwinkel	Weißschale	Schalenimitation	Rolle
Eischale	nicht s.	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
Eiwinkel		$p < 0,01$	$p < 0,05$	$p < 0,001$	$p < 0,01$
Weißwinkel			nicht s.	nicht s.	nicht s.
Weißschale				nicht s.	nicht s.
Schalenwinkel					nicht s.

Eischale: 0,5 cm² große Lachmöveneisshalenstücke, deren Färbung den Lercheneisshalen sehr ähnlich ist.

Eiwinkel: Blechwinkel ähnlicher Größe, mit Möveneisshale beklebt.

Weißwinkel: Blechwinkel wie oben, jedoch mit weißer Ölfarbe bemalt.

Weißschale: Unregelmäßige Blechstücke von 0,5 cm² mit weißer Ölfarbe angemalt.

Schalenwinkel: Blechwinkel wie oben, mit Ölfarbe lercheneifarben angemalt.

Rolle: Unbemalte Holzzyylinder von Eigröße.

Das weist darauf hin, daß wohl die Farbe oder Färbungsmuster und vielleicht die Textur einen wichtigen Auslösefaktor darstellen.

Erstaunlich erscheint es, daß die Reaktion auf weiß relativ niedrig ist, wo doch die Kotballen (s. unten), die während der Nesthockerzeit so prompt weggetragen werden, weiß sind. Tab. 7 zeigt jedoch, daß das Wegtragen — Weiß-

Tab. 7: Eischalenwegtragen während der Brutzeit und der Huderzeit

	Bruttage			Hudertage
	1.—5.	6.—8.	9.—12.	1.—8.
Weggetragen	9 (36 %)	16 (57 %)	18 (58 %)	20 (95 %)
Nicht weggetragen	16 (64%)	12 (43 %)	13 (42 %)	1 (5 %)
Versuche	25 (100 %)	28 (100 %)	31 (100 %)	21 (100 %)

$$\chi^2, p < 0,01$$

winkel, Weißschale, Schalenwinkel und Rolle sind hier zusammengefaßt — nach dem Schlüpfen sehr stark zunimmt, wohl weil während der Nesthockerphase auch das ♂ das Nest besucht und diese Reaktion zeigt. Aber vielleicht erniedrigt sich zusätzlich die Reaktionsschwelle.

Das Wegtragen scheint kaum ermüdbar zu sein: in 2 Versuchen entfernen die brütenden ♀♀ 10 bzw. 20 Papierschnitzel in weniger als 20 Min.; und als einmal ein Eischalenmodell auf dem Nestrande festgesteckt wurde, schien die Frequenz der Versuche des ♀, das Modell wegzutragen, sich über 2 Std. nicht zu vermindern. Auch in den oben erwähnten Versuchsserien lassen sich keine Ermüdungserscheinungen feststellen (TINBERGEN u. Mitarbeiter 1962 a).

Individuelle Unterschiede in der Bereitschaft, Eischalen wegzutragen, sind wahrscheinlich: so trug ein ♀ in 13 Versuchen 12mal (92 %), ein anderes in 15 Versuchen 6mal (40%) dieselben Eischalenmodelle weg.

Wurzeln, Strohhalbstücke, Federchen, Flechten und dergleichen, die ich ins Nest legte, wurden allesamt weggetragen. Das Unterscheidungsvermögen war gegen Eier gleichzeitig recht gut, denn angenähert eiförmige Steinchen, Eier mit einem etwa 1 mm großen Loch und eigroße Holzzylinder, die täuschend ähnlich eifarben waren, wurden aus dem Nest weggetragen. Ein ♀ bebrütete allerdings den Holzzylinder in einem Versuch und trug ihn im nächsten fort. Eine der oben erwähnten Rollen wurde einmal eingerollt anstatt weggetragen. Holzeier natürlicher Form, Größe und Färbung wurden ohne weiteres bebrütet (TINBERGEN u. Mitarbeiter 1962 b). In der Literatur finden sich Angaben über das Wegtragen von toten Jungen (HESSE 1917, LEWIS 1959, MOUNTFORT 1940), aber 2 eigene Versuche mit einem toten Jungen gingen negativ aus.

c) H u d e r n. Sobald das erste Junge geschlüpft ist, ändert sich das Verhalten des ♀. Der Brutrhythmus geht schlagartig in den Huderrhythmus über (Abb. 36). Die den Übergang auslösenden Reize sind offenbar Anblick der geschlüpften Jungen, sowie deren Berührung. 2 brütenden ♀♀, denen ich vor-

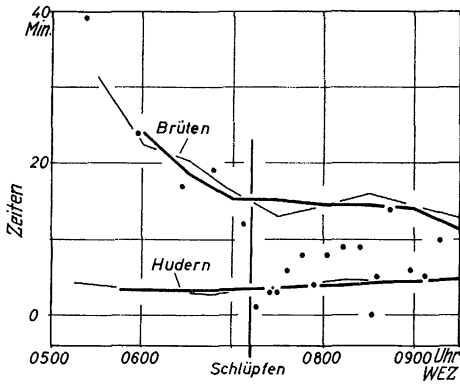


Abb. 36: Umschlagen der Bruthrhythmik in die Huderrhythmik beim Schlüpfen. Kurven aus Abb. 27 bzw. 37. Die Punkte geben die Sitz- bzw. Huderzeiten am Schlüpfstag wieder

zeitig Junge ins Nest legte, änderten ihr Verhalten ähnlich plötzlich. Die Huderzeiten sind kürzer als die Sitzzeiten und schwanken tagsüber nur wenig (Abb. 37). Die Huderpausen sind durchschnittlich ebenso lang wie die Sitzpausen, streuen aber stärker. Tagesperiodische Änderungen sind nicht sicherbar (Abb. 37). Zwischen den Längen der nachfolgenden und vorhergehenden Huderpausen und -zeiten bestehen keine signifikanten Korrelationen. Die Huderleistungen (Abb. 38) weisen zwei tageszeitabhängige Höchstwerte auf, die mit $p^* < 0,05$ (χ^2) knapp gesichert sind. Durchschnittlich sind sie geringer als die Brutleistungen. Sie nehmen im

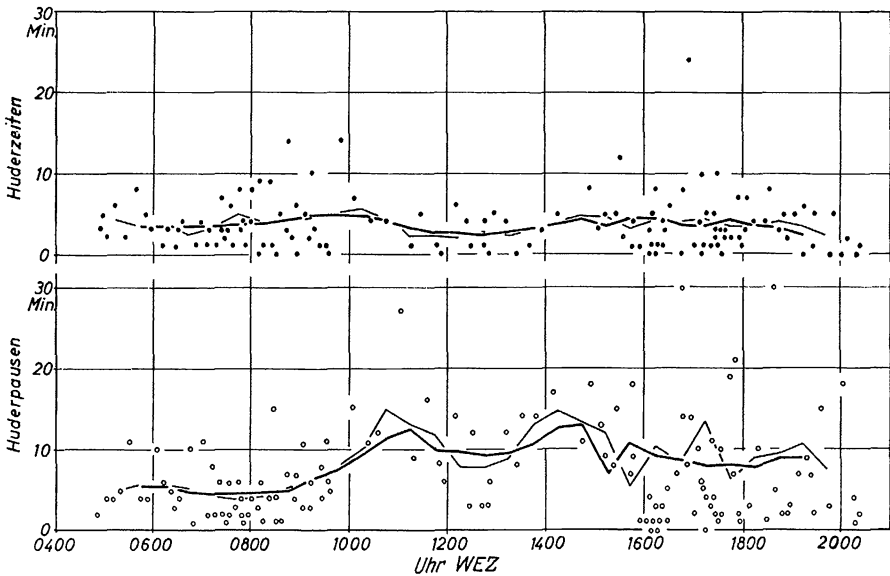


Abb. 37: Huderzeiten und -pausen abhängig von der Tageszeit. 48 Beobachtungsstd. an einem ♀. Gleitende Durchschnitte über 90 und 150 Min.

Laufe der Zeit ab, d. h. die Pausen werden immer länger, die Huderzeiten immer kürzer, und unter normalen Witterungsbedingungen hudert das ♀ die Jungen von deren 5. Lebenstage an nicht mehr (Abb. 39, χ^2 , $p < 0,01$). Regen und vielleicht niedrige Lufttemperaturen vermögen die Huderleistungen zu steigern bzw. Hudern wieder zu aktivieren (Tab. 8).

Der Form nach unterscheidet sich Hudern vom Brüten wenig: das ♀ sitzt etwas lockerer und das Eierwenden bzw. „Jungenwenden“ wird nicht gezeigt. Ich konnte auch kein Einrollen von Jungen beobachten, aber WILLFORD (1925) hat es gesehen. Er berichtet über ein Beschatten der Jungen bei starkem Sonnenschein. Dabei stand das ♀ hechelnd mit geplustertem Gefieder über der Nestmulde.

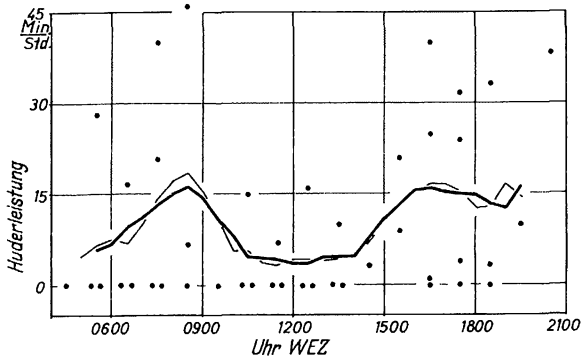


Abb. 38: Tageszeitabhängige Schwankungen der Huderleistung. Jeder Punkt eine 60-Min.-Beobachtung an einem ♀. Gleitende Durchschnitte über 120 und 180 Min.

Typisch für die Jungenpflegephase ist das Warnen der Elterntiere (S. 313) — besonders des ♀ —, es veranlaßt die Jungen, die älter als 4 Tage sind, zum Sichdrücken; sie tun es auch, wenn sie plötzlich beschattet werden oder später, wenn sich ihnen ein ungewöhnliches Objekt nähert oder wenn sie Alarmlaute anderer Vögel hören.

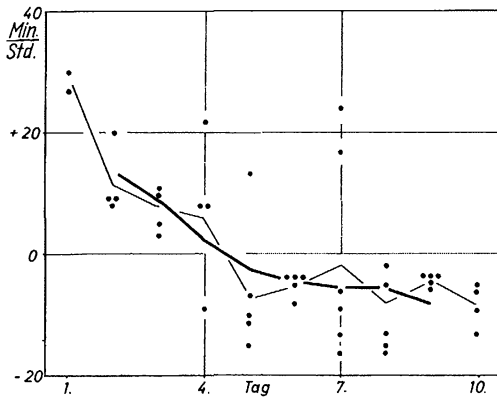


Abb. 39: Huderleistungsabnahme mit zunehmendem Alter der Jungen. Ordinate: Abweichungen der Huderleistungen von der 180-Min.-Kurve in Abb. 38

Tab. 8: Huderleistungen an 3 Tagen zu den gleichen Uhrzeiten

	5. Tag Trocken	7. Tag Regen	8. Tag Trocken
Huderleistung; Hudermin. je 30 Min.	0	18	0
	1	12	0
	3	25	0
	1	1	0

MANN WITHNEY, $p = 0,002$

d) Füttern. Wenige Minuten nach dem Schlüpfen des ersten Jungen beginnt das ♀ zu füttern. Minuten bis Stunden später füttert auch das ♂. Aber schon früher, ja bereits kurz nach Brutbeginn kommt das ♂ mit Futter im Schnabel zum Nest und äußert den Fütterlaut, ein wiederholtes weiches *tju tju*. Diese Besuche häufen sich gegen den Schlüpftermin (Abb. 40). Die ♀♀ verhalten sich ähnlich, jedoch viel seltener so. Beide verschluckten, nachdem sie ins Nest geschaut hatten, das Mitgebrachte selber. Niemals fütterte das ♂ das brütende ♀, sondern letzteres verließ hastig das Nest, sobald sich das ♂ näherte, desgleichen später beim Hudern. Umgekehrt ging das fütternde ♂ eiligst vom Nest, wenn das ♀ mit Futter herbeikam.

Beim ♀ fördern die geschlüpften Jungen, insbesondere ihr Sperren, das Fütterverhalten, denn nach dem Schlüpfen kommt es plötzlich viel häufiger mit Futter zum Nest. Beim ♂ mag das Fütterverhalten des ♀ bahrend wirken, und nach den ersten Fütterungen natürlich auch die Anwesenheit der Jungen, denn auch das ♂ bringt dann rasch viel häufiger Futter heran.

Als ich einem ♀ 4 Tage vor dem Schlüpfen die Eier gegen Junge einer anderen Brut austauschte, begann das ♀ unverzüglich zu füttern, das ♂ mit etwa normaler Latenz.

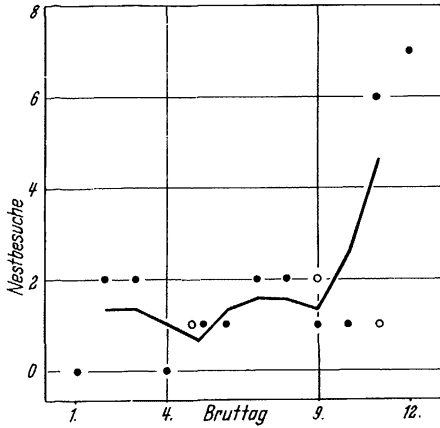


Abb. 40: Häufigkeit der Nestbesuche des ♂ (volle Punkte) und des ♀ (leere Kreise) mit Futter oder Futterlaut während der Brutphase. Jeder Punkt eine 5-Std.-Beobachtung. Gleitender Durchschnitt über 3 Tage

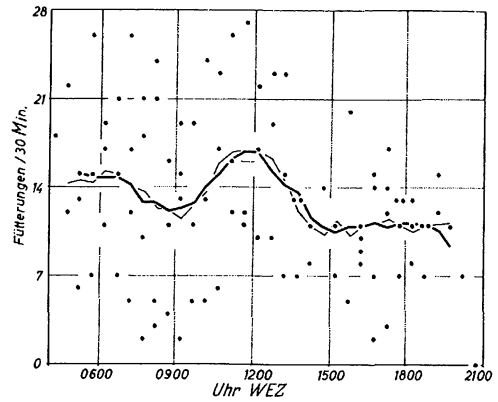


Abb. 41: Variation der Fütterfrequenz im Laufe des Tages. Jeder Punkt eine 30-Min.-Beobachtung eines Paares mit vier Jungen. Gleitende Durchschnitte über 90 und 150 Min.

Wenn sich die futtersammelnden Feldlerchen mit schon einigen Futterbrocken im Schnabel anschicken, einen weiteren aufzulesen, legen sie ihr Bündel erst auf den Boden ab, nehmen den neuen auf und dann das alte Bündel. Das wiederholt sich, bis sie genug beisammen haben, um es einzutragen (ASHFORD 1915). In Nähe des Nestes angelangt, rufen sie den Futterlaut, besonders in den ersten Tagen, wenn die Jungen noch blind sind. Dann verfüttern sie die mitgebrachten Futterbrocken an eines der sperrenden Jungen, selten an mehrere. Die Fütterfrequenz zeigt keinen sicherbaren Tagesgang (Abb. 41), nimmt aber mit dem Alter der Nestlinge zu (Abb. 42, Medianverfahren, χ^2 , $p < 0,001$). Zudem erhöht sich die Futtermenge vor allem dadurch, daß die Lerchen immer größere Beutestücke fangen. Tauscht man jüngere gegen ältere Nestlinge aus und umgekehrt ($N = 4$), so adaptieren die fütternden Lerchen die Beutegröße und Futtermenge sehr rasch. Die Anteile am Füttern von ♂ und ♀ scheinen sich im Laufe der Zeit zu ändern (Abb. 43). Sicher füttert das ♂ während der Nesthockerzeit weniger als das ♀.

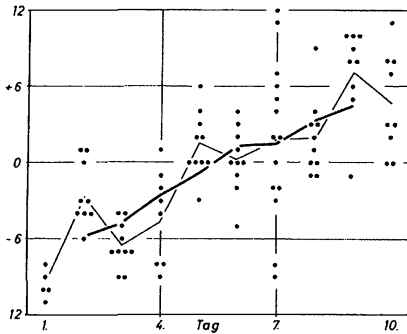


Abb. 42: Fütterungszunahme mit dem Alterwerden der Jungen. Ordinate: Abweichungen der Fütterfrequenz von der 150-Min.-Kurve in Abb. 41. Tagesdurchschnitt und gleitender Durchschnitt über 3 Tage

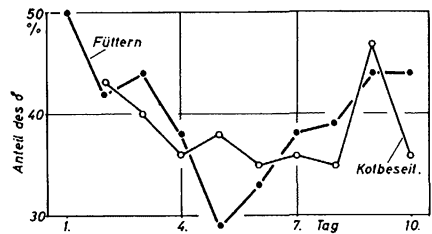


Abb. 43: Schwankungen des Anteiles des ♂ beim Füttern und der Kotbeseitigung mit zunehmendem Alter der Jungen. Ein Paar, 1222 Fütterungen und 275 Kotbeseitigungen

e) Sperrverhalten der Jungen. Die blinden Jungen sperren vorerst nur auf akustische Reize. Hohe Laute sind wirksamer als niedrige. Beim Sperren recken sie ungerichtet leicht pendelnd den Kopf hoch und reißen den sehr auffällig schwarz-gelb gemusterten Rachen auf. Im Laufe des 4. Lebenstages öffnen sie die Augen und schon etwa 1 Std. später löst praktisch jedes sich in Nestnähe bewegendes Objekt Sperren aus. Zu dieser Zeit bringen sie auch den Sperrlaut, ein heiseres *ch ch ch*. Im Laufe des 5. Tages richtet sich der Rachen dem auslösenden Objekt entgegen. Gleichzeitig wird die optische Reaktion spezifischer, d. h. sie sperren zuletzt nur noch die Elterntiere an. Ähnlich verengt sich etwa in diesem Alter die anfangs unspezifische akustische Auslösbarkeit, so daß zuletzt nur noch der Fütterlaut der Alttiere wirksam ist. Auf Bodenerschütterungen reagieren sie nicht, auf Berührung der Schnabelwülste oder anderer Körperteile nur selten.

Optische und akustische Reize sind summierbar, d. h. 2 einzeln heteromodale Reize heben einander bei gleichzeitiger Darbietung über die Schwelle. Weiterhin konnte ich reaktionsspezifische Anfangsreibung und Ermüdung feststellen, beide unabhängig davon, welcher von beiden Reizen benutzt wurde und in welcher Reihenfolge. Daneben konnte aber eine reizspezifische Ermüdung beobachtet werden; wenn ein oft genug wiederholter Reiz unbeantwortet blieb, war der andere voll wirksam. Dies galt nicht nur für Reize verschiedener Modalität, also optische und akustische, sondern auch für verschiedene Reize derselben Modalität. Ein Überdauern der Reaktionen nach Reizungsende wurde gelegentlich beobachtet, d. h. nach einer Reizversuchsreihe sperren einzelne Junge noch ein- oder zweimal spontan (vgl. PRECHTL 1953).

Hunger hatte neben Schwellenerniedrigung auch noch den Effekt der Verhaltensregression: ältere Jungen begannen bei großem Hunger wieder zu sperren wie in ihrer ersten Nesthockerzeit, dieses Rückschlagen war auch für kranke Junge typisch. Berührung der Zungenbasis löste schon bei gerade geschlüpften Jungen ein kräftiges Schlucken aus (DEWAR 1908). Während des Sperrrens schien die Speichelsekretion stark erhöht zu sein. Junge, die das Nest verlassen hatten, zeigten beim Sperren gelegentlich ein synchrones Flügelschwirren.

f) Nestreinigung. Den Kot der Nestlinge verschluckt der Altvogel oder trägt ihn fort, fast immer gleich nach dem Füttern. Sie lesen den Kot unmittelbar von der Kloakenmündung des Jungen auf, später vom Nestboden oder vom Nestrand, wohin ihn die älteren Jungen mit einer entsprechenden Bewegung ablegen. Zur Entleerung auffordernde Handlungen der Eltern konnte ich nicht beobachten.

Sie fraßen den Kot an Ort und Stelle. Trugen sie ihn im Schnabel weg, meistens fliegend, so ließen sie ihn in 75 % der Fälle erst nach der Landung fallen, zeitweilig immer wieder an derselben Stelle, anschließend wetzten sie den Schnabel am Boden. Anfangs werden alle Kotballen gefressen, später, wenn sie fester überhäutet sind, immer weniger, denn um so leichter lassen sie sich wegtragen (Abb. 44). Beim schon erwähnten Austausch verschieden alter Jungen änderten die Lerchen ihr Kotbeseitigungsverhalten im obigen Sinne voraussagbar. Die Kotbeseitigung schwankt nicht mit der Tageszeit (Abb. 45) und auch nicht mit zunehmendem Alter der Jungen (Abb. 46). Diese scheinen durch Vergrößerung der Ballen die Mehrfütterung abzufangen. Tatsächlich waren die Kotballen am Ende der Nesthockerzeit etwa 10- bis 15mal so groß wie die ersten.

Der Anteil der Partner an der Kotbeseitigung ist ähnlich wie bei der Fütterung und scheint ebenso zu schwanken (Abb. 43). Das ist zu erwarten, denn je öfter einer füttert, um so mehr Kotballen findet er vor und beseitigt

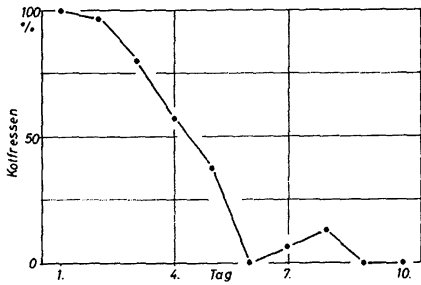


Abb. 44: Prozentsatz der gefressenen Kotballen abhängig vom Alter der Jungen. Ein Paar, 275 Kotbeseitigungen

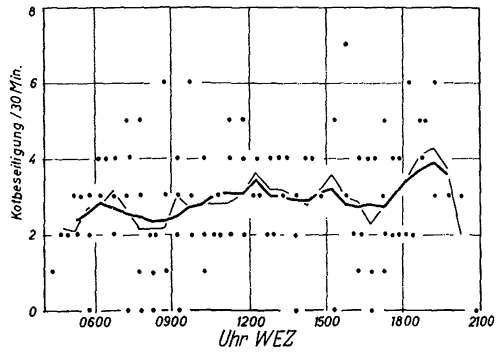
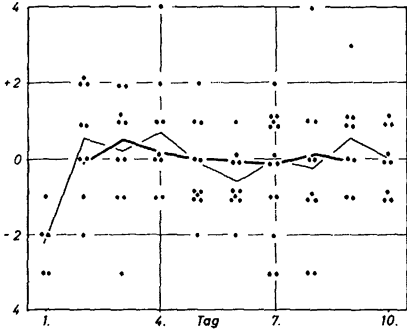


Abb. 45: Tageszeitliche Schwankungen der Kotbeseitigungsfrequenz. Jeder Punkt eine 30-Min.-Beobachtung eines Paares mit 4 Jungen. Gleitende Durchschnitte über 90 und 150 Min.

Abb. 46: Kotbeseitigung abhängig vom Alter der Jungen. Ordinate: Abweichungen der Kotbeseitigungsfrequenz von der 150-Min.-Kurve in Abb. 45. Tagesdurchschnitt und gleitender Durchschnitt über 3 Tage

sie. Wahrscheinlich fußt das Wegtragen der Kotballen und das der Eischalen auf demselben Verhaltensmechanismus.

g) *Nestflucht*. Die Nestlinge von 32 Bruten blieben 7 bis 11, meist 8, im Mittel 8,5 Tage im Nest. Schon am sechsten hüpfen sie heraus, den fütternden Eltern entgegen, kehren aber jeweils zum Nest zurück. Am 7. Tag blieben sie dann häufig länger draußen und verkrochen sich irgendwo nahebei im Bewuchs, kamen aber wenigstens zum Übernachten wieder ins Nest zurück. Am 8. Tag verhielten sie sich ähnlich, hüpfen und liefen aber weiter vom Nest weg und bettelten *iiii*, *iiii*, was sich gut vom Sperrlaut unterscheiden läßt.

Wie oben beschrieben, ist die Nestflucht eine aktive Leistung der Jungen. In einigen Fällen wurde aber beobachtet, daß die Eltern mit Futter im Schnabel die Jungen vom Nest fortlockten (GROEBBELS 1940).

Die Nestlinge einer Brut verließen das Nest erstaunlich geschlossen, in 10 genauer beobachteten Fällen binnen höchstens 4 Std.

h) *Pflege der Nestflüchter*. Bis zu ihrem Selbständigwerden am 30. Lebenstag werden die Jungvögel auch noch außerhalb des Nestes von den Eltern betreut.

Nach dem Nestverlassen erhöht sich die Fütterungsrate nicht mehr wesentlich. Am 15. Tag beginnen die Jungen, die eben flügge geworden sind, mit der ersten selbständigen Futteraufnahme, am 19. waren sie schon ständig futtersuchend zu sehen. Wahrscheinlich geben ihnen die Eltern seit dem Flüggewerden — vom 12. bis 15. Lebenstag — immer weniger; jedenfalls kamen die Eltern immer seltener; oft mußten die Jungen 1—2 Std. warten. Sie pflegten dann dem fütternden Elternvogel über längere Strecken hüpfend zu folgen, und dieser schob dann jedes Bröckchen, das er aufblas, einzeln in ihren Rachen.

Anschließend gingen sie wieder in Deckung oder begannen selber Futter zu suchen.

Der Anteil des ♂ am Füttern stieg im Normalfall stark an: am 10. Tag nach dem Ausfliegen waren es 64, am 16. 82, am 24. 100 %. Abweichungen hiervon waren möglich, wenn das ♀ nicht oder nicht gleich zur nächsten Brut schritt. Brütende ♀♀ konnte ich nicht fütternd beobachten, wohl aber Nestbauende, die innerhalb derselben 5 Min. ohne Verwechslung Niststoffe eintragen und zu füttern vermögen. Füttern beide Partner, so scheinen sie sich jeweils stundenweise auf bestimmte Junge zu beschränken: das ♂ fütterte etwa die Jungen A und B, das ♀ das Junge C. Aber schon am nächsten Tag kann die Verteilung ganz anders sein. Die Jungen rufen — wohl wenn sie hungrig sind — häufig in dieser Phase den vorher erwähnten Bettellaut, der den Eltern offensichtlich zur Orientierung dient. Die Jungen bewegen sich nämlich sehr weiträumig im Gelände und können sich schon vor dem Flüggewerden in weniger als 15 Min. bis zu 50 m fortbewegen. Meistens folgen sie dabei den fütternden Eltern, die sich offenbar merken, wo die Jungen bleiben, denn sie vermögen sie zielsicher aufzusuchen, auch wenn sie nicht rufen. Ab und zu wechseln die Jungen, entweder selbständig oder weil sie aufgeschreckt wurden, ihren Standort, ohne daß die Eltern es hätten bemerken können. Dann sind die fütternden Lerchen offensichtlich ratlos, bis sie den leicht lokalisierbaren Bettellaut der Jungen hören; das zeigten auch einige Verfrachtungsversuche.

Die beschriebenen Bewegungen der Jungen beschränken sich keineswegs auf das elterliche Revier; in benachbarten Revieren werden sie offenbar gar nicht bemerkt oder nicht beachtet; nur einmal sah ich ein Alttier einen fremden Jungvogel angreifen. Es kommt wohl noch hinzu, daß zur Zeit der Nestflucht der ersten Jungen das Revierverhalten der Lerchen schon sehr nachläßt. Trotzdem wurden Alttiere, die versuchten, ihre Jungen im fremden Revier zu füttern, ab und zu heftigst angegriffen. Da die Eltern lieber im eigenen Revier fütterten, neigten auch die Jungen dazu, dort zu bleiben. Füttern von fremden Jungen konnte ich nie beobachten, obwohl etliche Male die Situation dazu gegeben schien. Wonach die Eltern die Jungen unterscheiden, ist unklar, die individuelle Variation der Bettellaute mag dabei mitsprechen.

Kotwegtragen kam nur vereinzelt in den ersten Tagen nach der Nestflucht vor, wenn die Jungen längere Zeit in einem Versteck blieben. — Als die Jungen etwa 28 Tage alt waren, wurden sie plötzlich, vor allem vom ♂, unversehens hier und da kräftigst angegriffen, kurz darauf jedoch unter Umständen wieder gefüttert. So trennten sich die Jungen etwa am 30. Lebenstag endgültig von den Eltern und schlossen sich in kleinere Grüppchen zusammen, die dann in der nächsten Umgebung herumstrichen. Sie waren äußerst scheu, verhielten sich unauffällig und waren sehr schwer zu beobachten. Von den Alttieren wurden sie nicht beachtet, die Jungen schienen vor diesen das Beobachtungsgebiet zu verlassen. Ein 10 Wochen alter Jungvogel wurde noch im Jugendgefieder bodensingend beobachtet.

Schwarmverhalten

Im Juli begannen sich die Reviere aufzulösen; die nun nicht mehr brütenden Lerchen taten sich in kleinen Trüppchen von 3 bis 5 Individuen zusammen. Anfang August waren diese zu Schwärmen von 20 bis 30 Feldlerchen angewachsen, die nicht nur aus beringten Vögeln bestanden. Ihre Bindung zum Brutgebiet war dann schon sehr locker. Mitte August konnte ich

nur noch vereinzelt Lerchen in Ravenglass beobachten. Einige schon früh vermauserte schienen zu diesem Zeitpunkt wieder Interesse für ihre Reviere zu bekunden.

Innerhalb der Schwärme sah ich keine Anzeichen für ein Fortbestehen der Paarbindungen, vielmehr gesellten sich die Partner eines Paares häufig verschiedenen Schwärmen zu. Ob es in den Gruppen zu einer Trennung von ♂♂ und ♀♀ kam, war nicht eindeutig festzustellen, doch ist es möglich.

Die Vögel im Schwarm hatten eine sehr große Fluchtdistanz, was die Beobachtung erschwerte. Die meiste Zeit verbrachten sie bei eifriger Futtersuche. Dabei hielten sie Individualdistanzen ein (TINBERGEN 1957, SIMMONS 1952: *Ammomanes deserti*), indem sie sich zu sehr nähernde Artgenossen leicht androhten, die dann immer gleich auswichen. Kämpferische Auseinandersetzungen sah ich nicht. So entstanden kleine „bewegliche Reviere“ von etwa 30 cm Ø (GERBER 1949: Haubenlerche). Ich konnte keinen besonderen Laut außer dem Flugruf *tschirit* von den Schwarmvögeln hören; sie äußerten ihn im Fluge oder kurz vor dem Auffliegen. Oft sangen sie leise während der Futtersuche.

Von Ende August bis zur Ankunft der Brutvögel im Frühjahr waren nach Angaben der Ortsbewohner keine Feldlerchen in der Umgebung zu beobachten. Ringfunde und Beobachtungen (BOURNE, mündl.) deuten darauf hin, daß britische Feldlerchen im Winter zwar nicht regelmäßig ziehen, aber im Raume der britischen Inseln herumstreichen.

Lautgebung

Hier seien die in den verschiedenen Kapiteln erwähnten Rufe und Laute noch einmal zusammenhängend kurz besprochen.

Luft-, Boden- und Hetzgesang, vgl. S. 304 ff. Hier sei noch einmal auf die großen interindividuellen Unterschiede des Luftgesanges und die intraindividuellen des Bodengesanges hingewiesen. Einzelne ♂♂ erkannte ich sicher an ihrem Luftgesang. — In den Gesang waren Laute eingewoben, die stark an manche Rufe erinnerten, besonders an den Fühlungsruf und den Lockruf; oft hörte man auch Laute, die stark an Limicolen- und Steinschmätzerrufe erinnerten (BROWN 1924 b, LLOYD 1948). Vogelliebhabern sind Feldlerchen als gute Nachahmer bekannt (PERZINA 1892). Jungvögel bringen schon im Alter von zweieinhalb Monaten einen wohlentwickelten Bodengesang (NAUMANN o. T.).

Der Angriffslaut (S. 308) ist oft nicht leicht, weder nach dem Klang noch nach der Situation, in der er laut wird, vom Fühlungsruf (S. 316 u. S. 331) zu unterscheiden; jener klingt harscher, härter wie *tschrr*, *tschrrr*-, der andere weicher, melodioser: *schrr*, *schrrr*. Mir scheint, daß diese Laute die Endwerte einer einzigen Rufskala sind; es gibt alle Zwischenstufen und vielleicht noch eine dritte Abart, die dann der Situation nach als Fluchtlaut zu bezeichnen wäre. Diese Fragen werden wohl nur Tonaufnahmen und -spektrogramme lösen können.

Der Haßlaut (*gjj gjj*, S. 308) ist dem Sperrlaut der Jungen überraschend ähnlich (*cb cb*, S. 339), vielleicht weil beide mit aufgerissenem Schnabel hervorgebracht werden. Einige Male sah ich Junge ihre Geschwister ansperren, und zwar wahrscheinlich aggressiv. So könnte sich, indem das Sperren gelegentlich die Funktion wechselte, der Haßlaut aus dem Sperrlaut entwickelt haben. Ebenso mag der Lockruf (*juu juu*, S. 316) aus dem Bettellaut der Jungen (*iuu iuu*, S. 340) entstanden sein, wobei der Funktionswechsel lange nicht so groß wäre, denn in beiden Fällen scheint das Locken der wesentliche Zweck des Rufes zu sein.

Der Angstschrei (S. 313) wurde sowohl von Alttieren als auch von Jungen ausgestoßen, wenn sie plötzlich bedrängt wurden.

Der Warnruf (*tlütütü tlütütü*, S. 313) war typisch für die Jungenpflegephase (S. 337), wie auch der Fütterlaut (*tju tju*, S. 337), der als akustischer Auslöser für das Sperren der Jungen dient.

Der Flugruf (*tschirit tschirit*, S. 342) wird ausschließlich außerhalb der Brutzeit von den Vögeln im Schwarm gebracht und scheint dessen Zusammenhalt beim Abflug zu fördern.

Folgende Laute äußert fast nur das ♂: alle 3 Gesangsarten, Lockruf und weniger ausgesprochen der Warnruf; alle anderen gehören beiden Geschlechtern an, nur sind die ♂♂ allgemein ruffreudiger.

Zusammenfassung

Über 4 Brutzeiten, insgesamt 15 Monate, wurde eine aus individuell markierten Feldlerchen bestehende Population in Ravenglass, Cumberland, England, untersucht.

Die Frühjahrsankunft der Feldlerchen im Beobachtungsgebiet wird beschrieben. Die ♀♀ treffen einen Monat später als die ♂♂ ein; der Zeitpunkt ist wetterabhängig.

Während der Brutzeit halten sich die Lerchenpaare in Revieren, deren Beschaffenheit beschrieben wird. Die Zusammenhänge zwischen Reviergröße und Besiedlungsdichte werden erörtert. Die Ortstreue der Feldlerchen wird in Zahlen beschrieben, ihre Unverträglichkeit gegenüber Artangehörigen besprochen. Einjährige Lerchen siedeln sich in der Umgebung des Geburtsortes an. Etwa 10 % der Population bleiben revierlos.

Es werden 3 Gesangsweisen unterschieden: der Fluggesang, der im kreisenden Flug über dem Revier erklingt, der Bodengesang, der in verschiedenen Haltungen vorgetragen wird, und der Hetzgesang. Der Jahreszyklus des Gesangs wird besprochen. Die Singflugfrequenz und -länge ist bei den ♂♂ während der Paarbildung und des Brütens der ♀♀ erhöht; sie sind nicht tageszeitabhängig. Die Bodengesangshäufigkeit hat wahrscheinlich einen morgendlichen und einen abendlichen Höchstwert. Die Gesangsfreudigkeit ist wetterabhängig. Die Zusammenhänge zwischen Fluggesangslängen und -pausen werden untersucht. Ausnahmsweise singen auch die ♀♀, und zwar während der Paarbildung und der Nestbauphase.

Die Feldlerchen verfügen über eine Anzahl agonistischer Verhaltensweisen, die sie vorwiegend bei Revierstreitigkeiten einsetzen. Die mit stark aggressiver Tendenz sind z. T. ritualisiert, die mit Flucht tendenz weniger. Die kämpferischen Auseinandersetzungen führen zu keinen ernsten Beschädigungen. Die Dominanz ist weitgehend durch das Verhältnis Revierinhaber — Eindringling festgelegt. Das agonistische Verhalten läßt sich gut der MOYNIHAN'schen Motivationstheorie anpassen bei Annahme einer zusätzlichen Dimension: Flugaktivität. Die agonistische Aktivität ist im April am größten und nimmt dann laufend ab. Die ♂♂ sind etwa 4mal so häufig in Auseinandersetzungen verwickelt wie die ♀♀. Beide Geschlechter neigen dazu, selektiv ihre Geschlechtsgenossen anzugreifen.

Artfremde Singvögel, die im selben Gebiet brüten, wurden geduldet, doch kamen Auseinandersetzungen mit ihnen vor, mittels derselben Verhaltensweisen wie gegenüber Artgleichen. Bei Erscheinen von Raubvögeln „frören“ die Lerchen „ein“ oder sie drückten sich; flugsingende ♂♂ stiegen höher. Krähen wurden nur von brütenden oder jungepflegenden Altvögeln beachtet, wenn sie in Nestnähe gerieten. Auf Raubsäuger und sitzende Raubvögel reagieren Feldlerchen mit Hassen. Brütende und hudernde ♀♀ zeigen das Verleiten.

Die Paarbildung wird beschrieben. Sie findet in den ersten 10 Tagen nach Ankunft der ♀♀ statt und besteht wesentlich aus ihrer Ansiedlung in den Revieren der ♂♂. Die zu beobachtende Paartreue ist wohl vorwiegend auf Ortstreue zurückzuführen. Monogamie ist die Regel. Revierlose Lerchen bleiben unverpaart, können sich aber im Laufe der Brutzeit mit verwitweten Lerchen verpaaren.

Die ♂♂ verfügen über mehrere Balzhandlungen, die ♀♀ nur über eine: die Begattungsaufforderung. Außer der Tankbalz gelten alle Balzhandlungen des ♂ vorwiegend dem eigenen ♀. Die Balzaktivität der ♀♀ schwankt tageszeitlich, zur Paarbildungs- und Nestbauzeit ist sie erhöht. Die Paarungsauf-

forderung des ♀ tritt nur in der Nestbauphase auf. Zwischen der Balzhandlungen und agonistischen Auseinandersetzungen besteht eine positive Korrelation. Zwischen den Partnern gibt es kein Dominanzverhältnis. Die Nähe des ♀ und die Tageszeit beeinflussen unter anderem das Hauben-aufstellen des ♂.

Nur die ♀♀ bauen Nester. Durch eine Anzahl zeitlich verkettet ablaufender Handlungen werden natürliche Mulden vertieft und mit Gras ausgepolstert. Beim Bau des ersten Nestes der Brutsaison verläuft der Nestbau zeitlich anders, als bei den späteren. Im Laufe des Nestbaus werden wechselnde Niststoffe bevorzugt. Die ♀♀ bauen vorwiegend morgens. Die ♂♂ zeigen zu dieser Zeit ein besonderes Verhalten, das beschrieben wird.

Die Eier werden in den frühen Morgenstunden in 24stündigem Abstand gelegt. Im Durchschnitt enthält die Gelegegröße 3,6 Eier. Je Brutzeit macht ein ♀ im Mittel 2,7 Gelege. Die Gelegegröße ändert sich mit der Jahreszeit. Die Eizahl der einzelnen ♀♀ ist individualtypisch. Der Ablagetermin der Erstgelege wird durch die herrschende Lufttemperatur mitbestimmt. ♀♀ eines Kollektivs legen von Jahr zu Jahr in derselben Reihenfolge ab. Jüngere ♀♀ legen später als ältere. Bei Zweitgelegen wird der Legetermin von der Vorgeschichte des ♀ beeinflusst.

Das Brüten der ♀♀ setzt nach dem Legen des vorletzten Eis ein. Sitzzeiten- und -pausenlänge sind tageszeitabhängig. Sie korrelieren negativ oder positiv mit der Lufttemperatur. Die Brutleistungen nehmen im Laufe des Brütens zu. Die Brutrhythmik ändert sich mit dem Fortschreiten der Brutsaison. Die Brutdauer beträgt 11 Tage; während dieser Zeit haben die ♀♀ wohlentwickelte Brutflecken. Das Verhalten des brütenden ♀ wird beschrieben und quantitative Zusammenhänge mit der Brutrhythmik werden dargestellt. Die brütenden ♀♀ zeigen das Eieinrollen.

Die Jungen schlüpfen selbständig und synchron. Die Eierschalen werden von den Alttieren fortgetragen. Es werden Versuche beschrieben, in denen die wirksamen Reize für die Wegtragereaktion untersucht wurden. Das Brüten geht nach dem Schlüpfen der Jungen schlagartig in Hudern über. ♂ und ♀ erhöhen sprunghaft ihre Fütteraktivität, die sie schon in der Brutphase zeigten und die Kotbeseitigung setzt ein. Die Huderleistungen haben einen Morgen- und einen Abendgipfel und nehmen mit zunehmendem Alter der Jungen ab; die Fütterungsrate nimmt zu. Die Futtermenge und Beutegröße sind dem Alter der Jungen angepaßt.

Das Futtersammelverhalten der Eltern und das Sperrverhalten der Jungen wird beschrieben. Optische und akustische Reize lösen Sperren aus. Der Anteil des ♂ am Füttern und Kotbeseitigen in der Nesthockerphase ist geringer als der des ♀. Der Kot wird anfangs gefressen, später weggetragen. Im Alter von 8 Tagen verlassen die Jungen das Nest. Im Normalfalle übernimmt das ♂ zunehmend deren Pflege bis zum Selbständigwerden im Alter von ungefähr einem Monat. Die Jungen bewegen sich weiträumig im Gelände, der Bettellaut dient den Eltern zur Orientierung. Etwa am 14. Lebenstag werden die Jungen flügge.

Im Juli beginnen die Lerchen, sich in Schwärmen zusammenzuschließen, in denen sie Individualdistanzen einhalten. Paarbindungen bestehen nicht mehr. Die Schwärme verlassen im Laufe des August das Brutgebiet bis zum nächsten Frühjahr.

Die verschiedenen Laute und Rufe der Feldlerche werden zusammenfassend besprochen.

Summary

A population of individually marked Skylarks was studied over four breeding seasons in Ravenglass, Cumberland, England.

The spring arrival of the Skylarks in the study area is described. The ♀♀ arrive one month after the ♂♂. The arrival is weather dependant.

During the breeding season the Skylark pairs restrict their activity to territories; characteristics of the latter are described. The relationship between territory size and population density is discussed. The Skylark's tendency to return to previous territories is quantitatively described. One year old Skylarks tend to settle in the neighbourhood of their birthplace. About 10 % of the population remain without territories.

3 types of song are described: the aerial song, given while circling over the territory, the ground song, given in a number of postures and the pursuit song. The yearly cycle of song is discussed. The frequency and length of the aerial song of the ♂♂ is greater during pair formation and during the incubation by the ♀; length and frequency do not vary with time of day. It is probable that the frequency of ground song shows peaks in the morning and in the evening. Weather affects song production. The relationship between the duration of aerial song bouts and the pauses between them is described. The ♀♀ only sing occasionally during the pairing and the nestbuilding phase. The Skylarks have a number of agonistic postures and these are mainly used in territorial fights. Those which are predominantly aggressive are partially ritualized, those with high escape tendency less so. The fights do not lead to serious injuries. The tendency to attack or flee is largely determined by nearness to the own territory. The agonistic behaviour fits well with MOYNIHAN's motivation theory if an additional dimension is added i.e. the tendency to fly. The ♂♂ are involved in about 4 times as many fights as the ♀♀. Both sexes tend to attack birds of their own sex.

Skylarks only occasionally engage in interspecific fights, although their territories usually overlap with those of other songbirds. But when interspecific fights do occur, the Skylark behaviour is similar to that shown in intraspecific fights. Birds of prey flying overhead cause the Skylarks to freeze or to crouch but some ♂♂ in song flight climbed higher. Only incubating or birds caring for young reacted to crows approaching the nest. Predatory mammals and sitting birds of prey were mobbed communally by the Skylarks. Incubating ♀♀ show distraction displays.

Pair formation, which takes place during the first 10 days after the arrival of the ♀♀, is described. It consists mainly of the ♀♀ settling in the territories of the ♂♂. The apparent loyalty to a mate seems to depend mainly on this yearly return to the same territory. Monogamy is usual. Skylarks without territory remain unpaired but they may pair up later in the season with widowed larks.

Towards the ♀♀ the ♂♂ show a variety of courtship displays, the ♀♀, on the other hand have only one, the copulation soliciting posture. With the exception of the fluffed posture all courtship displays of the ♂♂ are predominantly shown to their mates. The courtship activity of the ♂♂ varies with time of day and is heightened during pair formation and the nestbuilding phase. There is a positive correlation between courtship frequency and agonistic activity. The copulation soliciting posture of the ♀ is strictly linked with nestbuilding. Between the members of a pair there is no dominance relationship. Amongst other things, the nearness of the ♀ and the time of day influence the crest raising of the ♂.

Nestbuilding is done only by ♀♀ and occurs mostly in the morning. By means of a series of temporally linked patterns the ♀♀ deepen natural hollows and line them with grass. The building of the first nest of the season shows a different temporal pattern from that of the following nests. Nest material preference changes during the course of nestbuilding. While the ♀♀ are nestbuilding the ♂♂ show a characteristic behaviour; the latter is described.

Oviposition takes place in the early morning at 24 hourly intervals. The average clutch size is 3.6 eggs. Each season a ♀ lays an average of 2.7 clutches, the clutch size changing during the season. Each ♀ has a typical clutch size range. The laying date of the first clutch of the season depends on the air temperature. The ♀♀ of a group tend to lay in the same order from year to year. Young ♀♀ lay later than old ones. The laying date of later clutches depends on the fate of earlier broods. Incubation, which is confined to the ♀♀, starts after the laying of the penultimate egg and lasts 11 days. Incubation bouts and pauses show daily fluctuations and the former shows a negative correlation and the latter a positive correlation with air temperature. The incubation rhythm changes as the season advances, and the incubation performance improves through the incubation period of any one clutch. During incubation the ♀♀ possess well developed brood patches and show egg retrieving. The behaviour of an incubating ♀ is described and quantitative relationships with the incubation rhythm are analysed.

The young hatch synchronously and unaided by the female. The eggshells are carried away by the parents; experiments are described in which the stimuli eliciting egg shell removal were investigated. At hatching the incubation behaviour of the ♀ changes suddenly to covering behaviour. Both the ♂ and ♀ show a rapid increase in the feeding activities they already have been showing during the incubation phase and the removal of faeces starts. The covering performance shows a morning and an evening maximum and decreases with increasing age of the young, while the feeding rate increases. The amount of food and the size of the prey brought is adapted to the age of the young. The food gathering technique of the parents and the foodbegging behaviour of the young are described. Optical and acoustical stimuli evoke gaping. The ♀'s share of feeding and faeces removal is greater than that of the ♂. At the beginning faeces are eaten, later they are carried away. When the young are 8 days old they leave the nest. Normally the ♂ takes an increasing share in the care of the young from the time they leave the nest until they become independent a month later. The young move over a large area and their begging call helps the parents to locate them. When the young are about 14 days old they begin to fly. In July the Skylarks begin to flock, pair bonds break up and all the birds keep individual distances. The flocks leave the study area in August returning in the spring.

The different calls and notes of Skylarks are listed.

Literaturverzeichnis

- ALEXANDER, C., and H. (1908): Some observations on the song periods of birds. *Brit. Birds* **1**, 367 • ALEXANDER, W. (1941): Long song of Skylark. *Brit. Birds* **35**, 160 • ANDREW, R. (1956): Fear responses in *Emberiza* spp. *Anim. Behaviour* **4**, 125 • ASCHOFF, J., und R. WEVER (1962): Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. *J. Orn.* **103**, 2 • ASHFORD, W. (1915): Lark's method of gathering food for young. *Brit. Birds* **9**, 154 • ATKINSON, R. (1951): Skylark making "forms". *Brit. Birds* **44**, 408 • BARRET, J., P. CONDER and A. THOMPSON (1948): Notes on Crested Larks. *Brit. Birds* **41**, 162 • BARTH, A., and S. HAF-TORN (1948): Om fjellerke (*Eremophila alpestris flava* (Gm.) pa Hardangervidda. *Fauna* **1**, 47 •

- BLURTON-JONES, N. Unveröff. Diss.: The agonistic behaviour of Great Tits. Oxford • BOURKE, P. (1947): Notes on the Horsfield Bush Lark. *Emu* 47, 1 • BOYD, H. (1950/51): Notes on colour marking of geese. *Ann. Rep. Severn Wildfowl Trust* 4, 14 • BROWN, R. H. (1924a): Brooding prior to laying. *Brit. Birds* 18, 72 • DERS. (1924 b): Dunlin alarm note in Skylark song. *Brit. Birds* 18, 118 • DERS. (1945): Large clutches of Skylark, Meadowpipit and Yellow Bunting. *Brit. Birds* 39, 53 • CHAPPEL, B. (1946): Skylark nesting in artificial depression. *Brit. Birds* 39, 278 • DERS. (1947/48): The dissimilar egg and other problems. *Ool. Record* 21, (3), 12; (4), 12; 22, (1), 16 • CLARK, R. (1947): Seasonal fluctuation in the song of Skylark. *Brit. Birds* 40, 34 • DERS. (1948): Display flight of Skylark. *Brit. Birds* 41, 244 • CONGREVE, W. (1950): Skylark nest with doorsteps of chalk nodules. *Brit. Birds* 43, 17 • COX, P. R. (1944): A statistical investigation into bird song. *Brit. Birds* 38, 3 • CURIO, E. (1959a): Beiträge zur Populationsökologie des Trauerschnäppers (*Ficedula h. hypoleuca Pallas*). *Zool.-Jhb. Syst.* 87, 185 • DERS. (1959 b): Verhaltensstudien am Trauerschnäpper. *Z. Tierpsychol., Beih.* 3 • DARLING, G. (1950): Death of a Horned Lark in territorial combat. *Wilson Bull.* 62, 134 • DATHE, H. (1952): Beitrag zur Brutbiologie der Kurzzehenlerche, *Calandrella brachydactyla* (Leisler). *Beitr. z. Vogelk.* 2, 15 • DERS. (1955): Über die Schreckmauser. *J. Orn.* 96, 5 • DELIUS, J. D. (im Druck): Populationsdynamik der Feldlerche • DERS. (i. Vorb.): Das nicht-reproduktive Verhalten der Feldlerche • DEWAR, J. M. (1908): The flanges and mouthspots of nestlings. *Brit. Birds* 1, 258 • DRURY, W. (1961): Studies of the breeding biology of Horned Lark, Waterpipit, Lapland, Longspur and Snowbunting on Bylot Island, Northwest Territories, Canada. *Bird Banding* 32, 1 • EISNER, E. (1960): The relationship of hormones to the reproductive behaviour of birds, referring especially to parental behaviour. *Anim. Behav.* 8, 155 • GENGLER, J. (1903): Einen Beitrag zur Naturgeschichte der Haubenlerche. *Verh. Orn. Ges. in Bayern* 1, 96 • GERBER, R. (1949): Die Haubenlerche. *Urania* 12, 441 • DERS. (1954): Zu „Gesang der Vögel“. *Ornith. Mitt.* 6, 33 • GOODACRE, M., and D. LACK (1959): Early breeding in 1957. *Brit. Birds* 52, 74 • GRÖBBELS, F. (1940): Feldlerche lockt ihre Jungen aus der Nestnähe weg. *Z. Fortpfl. biol. Vögel* 16, 64 • HACHISUOKA, K. (1924): Notes on birds collected in Egypt. *Ibis* 1924, 124 • HARTLEY, P. (1946): Notes on the breeding biology of the Crested Lark. *Brit. Birds* 39, 142 • HARY, E. (1939): Skylark nesting in October in Lancashire. *Brit. Birds* 33, 198 • HAUN, M. (1930): Beobachtungen über das Brutleben von Hauben- und Heidelerche. *Z. Fortpfl. der Vögel* 6, 79 • DERS. (1931): Statistische Untersuchungen über die Eierzahl in den Gelegen der 3 Lerchenarten *Alauda arvensis*, *Galerida cristata* und *Lullula arborea* sowie der Goldammer (*Emberiza citrinella*). *Z. Fortpfl. der Vögel* 7, 32 • HESSE, E. (1917): Feldlerche ein Nestjunges forttragend. *Ornith. Mitt.* 25, 143 • HINDE, R. A. (1958): Alternative motor patterns in Chaffinch song. *Anim. Behaviour* 6, 211 • DERS. (1961): Behaviour. In: *Biology and Comparative Physiology of Birds*. (ed. A. J. Marshall), Academic Press London 2, 373 • HINDE, R. A., and E. A. STEEL (1962): Selection of nest material by female Canaries. *Anim. Behaviour* 10, 67 • HOMEYER, A. v. (1893): Nach Ungarn und Siebenbürgen. IV. *Ornith. Monatsschr.* 18, 13 • HOWARD, H. (1929): An introduction to the study of bird behaviour. University Press, Cambridge • HUXLEY, J. (1934): A natural experiment on the territorial instinct. *Brit. Birds* 27, 270 • JOURDAIN, F. (1927): Wall building birds. *Brit. Birds* 20, 223 • KALITSCH, L. v. (1930): Eierzahl der Feldlerche. *Z. Fortpfl. biol. Vögel* 6, 213 • KOCH, J. (1930): Broedbiologische gegevens van *Alauda a. arvensis* L. en *Phoenicurus ph. phoenicurus* (L.). *Org. Cl. Ned. Vogelk.* 3, 101 • DERS. (1936): Eenige biologische gegevens van den boomleuwerik *Lullula a. arborea* (L.). *Org. Cl. Ned. Vogelk.* 9, 76 • KOFFAN, K. (1948/51): Preliminary report on my studies of *Lullula arborea*. *Aquila* 55—58, 292 • DERS. (1960): Observations on the nesting of the Woodlark (*Lullula arborea* L.). *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 6, 371 • KRAMER, G. (1961): Long-distance orientation. In: *Biology and Comparative Physiology of Birds*. (ed. A. J. Marshall). Academic Press, London 2, 341 • LABITTE, A. (1957 a): Contribution à l'étude de la biologie de l'alouette hupée en Pays Drouais (E. et L.). *Oiseau* 27, 143 • DERS. (1957 b): Notes biologiques sur l'alouette des champs (*Alauda arvensis* L.) dans le centre nord ouest de la France. *Oiseau* 27, 59 • DERS. (1958): Observation sur *Lullula arborea* en Pays Drouais (Eure et Loire). *Oiseau* 28, 39 • LANGE, H. (1951): On sangens laengid hos sanglark, *Alauda arvensis*. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 45, 34 • LEBEURIER, E., et J. RAPINE (1935): Ornithologie de la Basse Bretagne. *Oiseau* 5, 258 • LEWIS, C. (1959): Skylark carrying dead half feathered fledgling. *Brit. Birds* 52, 387 • LIEBE, T. (1878): Lerchen als Stubenvögel. *Ornith. Monatsschr.* 3, 136 • DERS. (1893): Der Baumfalk (*Falco subbuteo*). *Ornith. Monatsschr.* 18, 126 • LLOYD, S. (1948): Skylark imitating Whimbrel. *Brit. Birds* 41, 357 • LÖHRL, H. (1944): Zur Brutbiologie der Haubenlerche. *Z. Fortpfl. der Vögel* 20, 97 • DERS. (1959): Zur Frage des Zeitpunktes einer Prägung auf die Heimatregion beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*). *J. Orn.* 100, 132 • MAKOWSKI, H. (1953): Notizen über Vogelalbinos. *Ornith. Mitt.* 5, 130 • MARLER, P. (1956): Behaviour of the Chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Behaviour*, Suppl. 5 • Marshall, A. J. (1961): Breeding seasons and migration. In: *Biology and Comparative Physiology of Birds*. (ed. A. J. Marshall). Academic Press, London 2, 307 • MAUERSBERGER, G. (1957): Umsiedlungsversuche am Trauerschnäpper (*Musicapa hypoleuca*), durch-

- geführt in der Sowjetunion. J. Orn. **98**, 445 • MONTFORT, F. v. (1949): Manoeuvre salvatrice d'une Alouette des champs. Gerfaut **39**, 118 • MOUNTFORT, G. (1940): Skylark carrying young bird. Brit. Birds **33**, 79 • MOYNIHAN, M. (1955): Some aspects of reproductive behaviour in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus ridibundus* L.) and related species. Behaviour Suppl. **4** • NAUMANN, J. (o. J.): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. Kohler, Gera **3**, 19 • PERZINA, E. (1892): Europas gefiederte Imitatoren. Ornith. Monatsschr. **17**, 87 • PICKWELL, G. (1931): The Prairie Horned Lark. Trans. Acad. Sci. St. Louis **27** • DERS. (1942): *Otocoris alpestris praticola* Henshaw, Prairie Horned Lark. In: Life histories of north american fly catchers, larks, swallows and their allies. (ed. A. C. Bent). Smithsonian Inst., Washington • POULSEN, H. (1953): A study of incubation responses and some other behaviour patterns in birds. Vidensk. Medd. dansk. naturh. Foren, Kbh. **115** • PRECHTL, H. (1953): Zur Physiologie der angeborenen auslösenden Mechanismen. I. Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel. Behaviour **5**, 32 • RITTINGHAUS, H. (1956): Vermag das Betteln des Jungvogels sexuelles Verhalten beim Altvogel auszulösen? Vogelwelt **77**, 116 • ROKITANSKY, G., und L. ASCHENBRENNER (1956): Afrikanische Lerchenarten als Käfigvögel. Gefiederte Welt **80**, 2 • ROLLIN, N. (1931): Varying length of Lark song. Scot. Nat. Edinb. **1931**, 47 • DERS. (1942): Skylark song. Brit. Birds **36**, 146 • DERS. (1943): Output of Skylark and Willow Warbler song. Brit. Birds **37**, 85 • DERS. (1949): Song output of unstimulated Skylark. Brit. Birds **49**, 219 • ROSE, G. (1924): Zucht der Feldlerche in Gartenvoliere und anderes. Gefiederte Welt **53**, 24 • SELOUS, E. (1901): Bird watching. Dent, London • SIEGEL, S. (1956): Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill, New York • SIMMONS, K. (1952): Social behaviour in the Desert Lark, *Ammomanes deserti* (Licht.). Ardea **40**, 67 • SMITH, S., and E. HOSKING (1955): Birds fighting. Faber and Faber, London • STEINFATT, O. (1939): Nestbeobachtungen bei der Heidelerche in der Rominter Heide. Dt. Vogelwelt **64**, 34 • STRESEMANN, E. (1927/34): Aves. In: Handbuch der Zoologie. (ed. W. Kükenenthal und T. Krumbach). de Gruyter, Berlin, **7** • DERS. (1956): Schaubalz der Feldlerche, *Alda arvensis*. J. Orn. **97**, 441 • DERS. (1957): Schaubalz der Haubenlerche. J. Orn. **98**, 123 • SUFFERN, C. (1951): Skylark making „forms“. Brit. Birds **44**, 387 • SUTTON, G. (1932): The birds of Southampton Island. Mem. Carn. Mus. **12** • SUTTON, G., and D. PARMELEE (1955): Nesting of Horned Lark on Baffin Island. Bird Banding **26**, 1 • THORBURN, N. (1954): Nest with 2 eggs in turnip field. Field Naturalist **1954**, 4 • TINBERGEN, N. (1939 a): The behaviour of the snow Bunting (*Plectrophenax nivalis subnivalis* Brehm) in spring. Trans. Linn. Soc. B. Y. **5** • DERS. (1939 b): On the analysis of social organisation among vertebrates with special reference to birds. Amer. Midl. Nat. **21**, 210 • DERS. (1957): The functions of territory. Bird Study **4**, 14 • DERS. (1959): Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): A progress report. Behaviour **15**, 1 • TINBERGEN, N., G. J. BROEKHUYSEN, F. FEEKES, J. C. W. HOUGHTON, H. KRUK and E. SZULC (1962): Egg shell removal by the Black-headed Gull, *Larus ridibundus*, L., a behaviour component of camouflage. Behaviour **19**, 74 • TINBERGEN, N., H. KRUK, M. PAILLETTE and R. STAMM (1962 b): How do Black-headed Gulls distinguish between eggs and egg-shells? Brit. Birds **55**, 120 • TOOK, G. (1947): Skylark hopping. Brit. Birds **40**, 127 • VERHEYEN, R. (1957): Les Passaraux de Belgique. 2. Aufl. Brüssel • VERWEY, J. (1931): Eierzahl der Feldlerche und einiger anderer Vogelarten. Z. Fortpfl. der Vögel **7**, 66 • WADEWITZ, G. (1953): Die Heidelerche. Falke **4**, 150 • WEBER, E. (1961): Grundriß der biologischen Statistik. 4. Aufl. Fischer, Jena • WEIDMANN, U. (1956): Observations and experiments on egg-laying in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*). Brit. J. anim. Behav. **4**, 150 • WILLFORD, A. (1925): The effect of hot sun on young birds (*Alda arvensis*). Brit. Birds **18**, 293 • WITHERBY, H. (1916): The moults of the british passerines. Brit. Birds **9**, 314 • WÖRNER, E. (1931): Große Eierzahl im letzten Brutjahr. Z. Fortpfl. der Vögel **7**, 62.