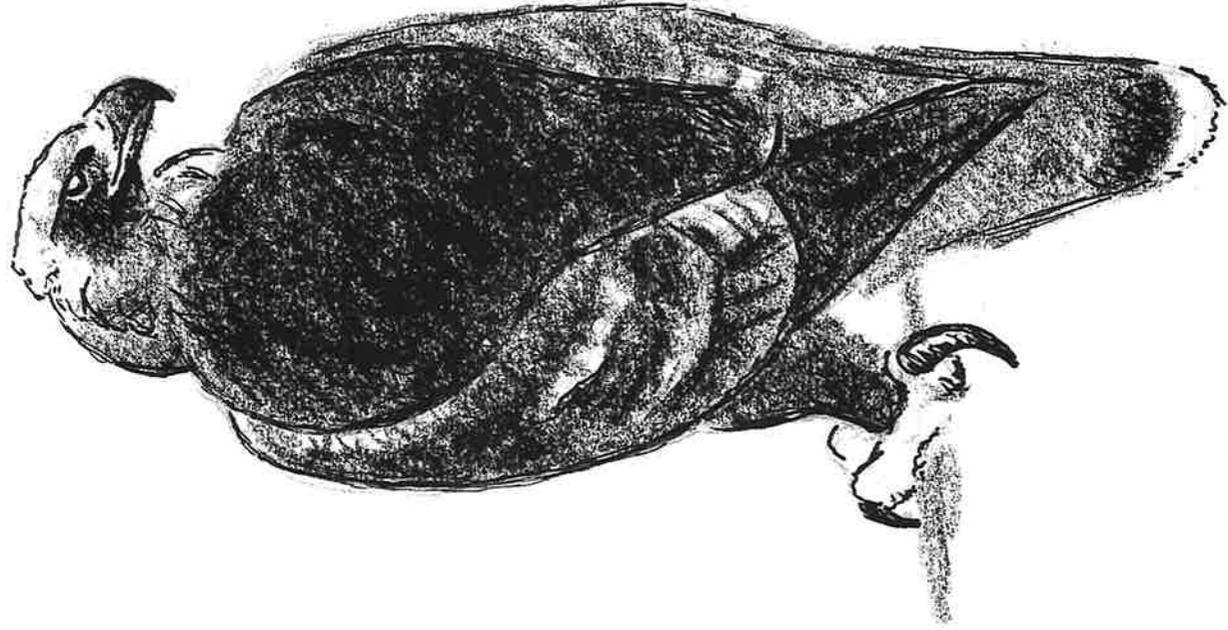


Heinrich Haller

Der Steinadler in Graubünden

Langfristige Untersuchungen zur Populationsökologie
von *Aquila chrysaetos* im Zentrum der Alpen



Val Chryza
3 juill. 1936

Robert Hammond

Der Steinadler in Graubünden

**Langfristige Untersuchungen zur Populationsökologie
von *Aquila chrysaetos* im Zentrum der Alpen**

Heinrich Haller

Der Ornithologische Beobachter

Beiheft 9

November 1996



Ala, Schweizerische Gesellschaft für Vogelkunde und Vogelschutz

Umschlag vorne

Holzschnitt mit Steinadlermotiv aus dem «Vogelbuch» von Conrad Gessner (1557). Beim abgebildeten Adler handelt es sich um einen Jungvogel, der nach Gessner aus «Pündten» (Graubünden) stammte.

Umschlag hinten

Karte der Revierpaarverteilung in Graubünden 1994; Feder vom Flügelansatz eines immat. ♂.

Frontispiz

Zeichnung von Robert Hainard (geboren in Genf 1906): Ad. Steinadler in der Val Cluoz(z)a, 3. Juli 1936. In jenem Jahr gelangte ein Jungadler zum Ausfliegen; seit 1971 ist der Bruterfolg in diesem wilden, ungestörten Tal des Schweizerischen Nationalparks jedoch äusserst gering. Diese vorerst unerklärliche Situation war der Ausgangspunkt für das 1980 entwickelte Modell vom dichteabhängigen Einfluss der Einzelvögel auf die territoriale Aktivität und die Fortpflanzungsrate der Revierpaare.

Impressum

Herausgeber	Ala, Schweizerische Gesellschaft für Vogelkunde und Vogelschutz
Autor	PD Dr. Heinrich Haller, Direktor des Schweizerischen Nationalparks, Chasa dal Parc, CH-7530 Zernez
Projektausführung an vier Institutionen	Zoologisches Institut der Universität Bern Institut für Wildbiologie und Jagdkunde der Universität Göttingen Naturmuseum St. Gallen Schweizerischer Nationalpark
Photos	Heinrich Haller (alle Farbbilder) Alexander Flury (Abb. 67), Otmar Derungs (Abb. 71)
Graphiken Umschlagsgestaltung	Bernhard Senn, Dr. Simon Capt (Abb. 13 und 14) Bernhard Senn
Redaktion	Dr. Christian Marti
Satz und Druck	Basler Druck und Verlag BDV, Basel
Zitervorschlag	Haller, H. (1996): Der Steinadler in Graubünden. Langfristige Untersuchungen zur Populationsökologie von <i>Aquila chrysaetos</i> im Zentrum der Alpen. Orn. Beob., Beiheft 9.
Bezug	Schweizerische Vogelwarte, CH-6204 Sempach Schweizerischer Nationalpark, CH-7530 Zernez
ISBN	3-9521064-0-2
ISSN	1420-5599

Trägerschaft der Forschungsarbeiten

- Schweizerischer Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekte Nr. 31-9390.88, 31-32120.91; Hauptgesuchsteller Prof. Dr. U. Glutz von Blotzheim)
- Schweizerische Vogelwarte Sempach
- Jagd- und Fischereinspektorat des Kantons Graubünden
- Schweizerischer Nationalpark

Druckkostenbeiträge

- Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Sektion Jagd und Wildforschung
- Schweizerischer Nationalpark
- Dr. Bertold Suhner-Stiftung für Natur-, Tier- und Landschaftsschutz
- Regierung des Kantons Graubünden
- Naturforschende Gesellschaft Graubünden
- Graubündner Kantonalbank
- Societed engiadinaisa da scienzas natürelas
- Vogelschutzverein Engadin

Inhalt

Kurzzusammenfassung	8	7. Jagdverhalten und Nahrung	87
Abstract	9	7.1. Methodik	87
1. Einleitung	11	7.2. Ergebnisse	87
Dank	13	7.2.1. Ernährung der Reviervögel...	88
2. Untersuchungsgebiet	15	7.2.2. Ernährung der Einzelvögel mit vergleichenden Daten zu Reviervögeln	94
3. Verbreitung und Bestandsverhältnisse im Laufe von 100 Jahren	19	7.3. Diskussion: Ernährung	99
3.1. Methodik	19	8. Fortpflanzung und Bruterfolg	105
3.2. Ergebnisse	24	8.1. Methodik	105
3.2.1. Historische Vorkommens- angaben und Bestands- entwicklung	24	8.2. Ergebnisse	105
3.2.2. (Siedlungsdichte	27	8.2.1. Datenreihen zum Bruterfolg...	106
3.3. Diskussion: Bestandsverhältnisse ...	29	8.2.2. Ursachen des variablen Bruterfolgs	111
4. Das Revier als Lebensraum der Paare	35	8.3. Diskussion: Fortpflanzung	112
4.1. Methodik	35	9. Reviertreue, Alter und Sterblichkeit	117
4.2. Ergebnisse	35	9.1. Methodik	117
4.2.1. Eigenschaften der Reviere	35	9.2. Ergebnisse	117
4.2.2. Charakteristik der Brutplätze	41	9.2.1. Verweildauer in Revieren	117
4.3. Diskussion: Revierverhältnisse	47	9.2.2. Todesursachen	118
5. Räumliches Verhalten, Aktivität und Territorialität der Reviervögel	53	9.3. Diskussion: Sterblichkeit	123
5.1. Methodik	53	10. Altersstruktur und Entwicklungsgrund- lagen der Population	127
5.2. Ergebnisse	53	10.1. Methodik	127
5.2.1. Verhalten der Reviervögel in Raum und Zeit	53	10.2. Ergebnisse	128
5.2.2. Territoriales Verhalten der Reviervögel	56	10.3. Diskussion: Populationsstrukturen...	129
5.3. Diskussion: Räumliches Verhalten der Reviervögel	61	11. Masse zur Körpergrösse	133
6. Räumliches Verhalten und Aktivität der Einzelvögel	63	11.1. Methodik	133
6.1. Methodik	63	11.2. Ergebnisse	133
6.2. Ergebnisse	70	11.3. Diskussion: Körpergrösse	136
6.2.1. Streuung und Heimatansied- lung der Einzeladler	70	12. Gesamtdiskussion	139
6.2.2. Verteilung und Flugaktivität der Einzeladler	79	12.1. Der Status der Steinadlerpopulation in den Alpen	139
6.3. Diskussion: Räumliches Verhalten der Einzelvögel	83	12.2. Populationsregulation beim Stein- adler in den Alpen	142
		12.3. Synökologische Betrachtungsweisen beim Steinadler in den Alpen	145
		12.4. Schlussbemerkungen für die Natur- schutzpraxis	151
		Zusammenfassung	153
		Summary	155
		Résumé	158
		Literatur	161

Kurzzusammenfassung

HALLER, H. (1996): **Der Steinadler in Graubünden. Langfristige Untersuchungen zur Populationsökologie von *Aquila chrysaetos* im Zentrum der Alpen.** Orn. Beob., Beiheft 9.

Von 1970 bis 1994 wurde eine Grundlagenstudie zur Populationsökologie des Steinadlers im Kanton Graubünden (7106 km² im SE der Schweiz) durchgeführt. Dabei wurden auch sämtliche verfügbaren historischen Daten berücksichtigt.

Nach einem Bestandstief zu Beginn des 20. Jahrhunderts hat die Population dank Schutzbestimmungen ständig zugenommen. 1994 lebten in Graubünden 107 Revierpaare (1 Paar/67 km² bzw. 1,49 Paare/100 km²). Die Population ist einer starken innerartlichen Konkurrenz unterworfen. Verpaarte Adler besetzen ganzjährig 28–90 km² grosse Territorien. Revierverteidigung findet fast immer gegenüber Einzeladlern statt und kann bei häufigem Auftreten bei den Reviervögeln territorialen Stress auslösen. Die Flugaktivität wird von thermischen Aufwinden wesentlich mitbestimmt.

Die Einzeladler streifen nach dem Selbständigwerden weit im Alpenraum umher: Mittels Radiotelemetrie wurden innerhalb von wenigen Monaten Streifgebiete bis 15000 km² gemessen. Im Alter von über zwei Jahren beflogen 4 unverpaarte Adler im Verlauf von mehreren Monaten Flächen von 1500–3500 km². Ringwiederfunde weisen aus, dass sich ältere Einzeladler bevorzugt in der Region ihres Geburtsortes aufhalten.

Jagdgebiete sind weitflächig offene oder halboffene Zonen, im Sommer meist in der

alpinen, im Winter in der subalpinen Höhenstufe. Die Nestlingsnahrung besteht zu 60 % aus Alpenmurmeltieren *Marmota marmota*. Im Winter ernähren sich Reviervögel zum überwiegenden Teil von Schalenwild (*Artiodactyla*). Dies gilt ganzjährig auch für die Einzeladler, die fast ausschliesslich von Kadavern leben. Der Steinadler ist in weiten Teilen der Alpen der wichtigste grosse Prädator. Alpine Adler sind grösser als ihre Artgenossen aus verschiedenen anderen Arealteilen.

Der durchschnittliche Bruterfolg hat im Verlauf des 20. Jahrhunderts mit zunehmender Bestandserholung abgenommen: Seit 1970 betrug die Nachwuchsrate (Anzahl flügge Junge pro Paar und Jahr) 0,48 (n = 386), die Brutgrösse (Anzahl flügge Junge pro erfolgreiche Brut) 1,23 (n = 150). Limitierender Faktor ist heute die dichteabhängige Wirkung der Einzeladler: Häufige territoriale Reaktionen der Reviervögel erhöhen die Rate des Nichtbrütens und jene der erfolglosen Bebrütungen. Geringe Fortpflanzungsraten sind typisch für Reviere mit starkem Einflug von Einzeladlern.

Wichtigste Todesursache war früher die direkte Nachstellung. Heute sind die meisten tot gefundenen Adler Opfer intraspezifischer Auseinandersetzungen: Territorialkämpfe mit geschlechtsreif gewordenen Einzeladlern enden nicht selten tödlich und bedeuten einen Aderlass für die Population.

Der Steinadler ist ein K-Strategie und unterliegt einer ausgeprägten Populationsregulation. Dank dem geeigneten Habitat bestehen gute Aussichten für das langfristige Überleben der Art in den Alpen. Voraussetzung ist allerdings, dass der uneingeschränkte Schutz aufrechterhalten bleibt.

Abstract

HALLER, H. (1996): **The Golden Eagle in the Grisons. Long-term studies on the population ecology of *Aquila chrysaetos* in the centre of the Alps.** Orn. Beob., Beiheft 9.

The population ecology of the Golden Eagle was studied in the Grisons (7106 km²), south-eastern Switzerland, from 1970 to 1994; all available historic data were also considered.

From its lowest point at the beginning of the 20th century the population has grown continuously, due to protection measures. 107 territorial pairs were found in 1994 (1 pair/67 km² and 1.49 pairs/100 km², respectively). The population is now subject to significant intraspecific competition. Paired eagles occupy territories of 28 to 90 km² throughout the year. These territories have to be defended, almost exclusively against single individuals, which may cause territorial stress amongst the owners if encounters are frequent. Flight activity is influenced strongly by thermal upwinds.

After becoming independent single eagles roam throughout the Alps: radio-tracking has shown total ranges of up to 15000 km² within a few months. 4 over two year old single eagles covered 1500 to 3500 km² within several months. Ringing recoveries document that older but still single birds prefer the region where they hatched.

Hunting grounds are largely open and semi-open areas, in summer mainly in the alpine, in winter in the subalpine zone. Alpine Marmots *Marmota marmota* account for 60 % of nestling food. In winter, territory owners live predominantly on ungulates (*Artiodactyla*). This holds for unpaired birds as well, but through-

out the year. Single eagles live almost exclusively on carrion. In wide areas of the Alps the Golden Eagle is the most important large predator. Alpine eagles are larger than birds from several other parts of the species' distribution.

With the recovery of the population, mean breeding success has declined in the 20th century; since 1970, production (number of fledged young per pair and year) has been 0.48 (n = 386), brood size (number of fledged young per successful brood) 1.23 (n = 150). The limiting factor now is the density-dependent effect of single eagles: frequent territorial defence of settled pairs increases the rate of non-breeding and of unsuccessful incubation. Poor breeding performance is typical of territories where there is particularly high pressure from single birds.

Formerly, the main cause of death was human persecution. Nowadays, most eagles found dead are victims of intraspecific interactions. Lethal territorial fights with single but sexually mature eagles impose a severe toll on the population.

The Golden Eagle follows a K-strategy and is subject to a pronounced population regulation. Due to the favourable Alpine habitat the long-term prospects of the population are good, provided today's rigorous protection measures are maintained.

Key words: *Aquila chrysaetos*, Alps, population history, spatial organization, activity, juvenile dispersal, hunting behaviour and nutrition, morphometry, reproduction, mortality, population dynamics and regulation, synecology, conservation.

1. Einleitung

Ausgangslage

Der Steinadler konnte als einziger der grossen Beutegreifer in den Alpen dem früheren Vernichtungsfeldzug gegen das «Raubwild» in einer lebenskräftigen Population standhalten. Wolf *Canis lupus* (Etter 1992), Luchs *Lynx lynx* (Eiberle 1972), Braunbär *Ursus arctos* (Metz 1990) und auch der aasabhängige Bartgeier *Gypaetus barbatus* (Girtanner 1870) sind in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ausgerottet worden. Der Steinadler war zwar nie unmittelbar von der Ausrottung bedroht, doch erreichte sein Bestand zu Beginn des 20. Jahrhunderts ein Minimum (Haller 1988). Im Verlauf der letzten Jahrzehnte hat sich die Population gänzlich erholt; sie unterliegt heute natürlichen populationsökologischen Bedingungen. Hieraus ergeben sich drei wichtige Perspektiven:

(1) Die für einen grossen Beutegreifer in Mitteleuropa einzigartige Bestandsentwicklung des Steinadlers erlaubt einen beispielhaften Einblick, wie sich ein Prädatör unter günstigen ökologischen Voraussetzungen entfalten kann und wie sich die Population reguliert.

(2) Der Steinadler ist in den Alpen der einzige autochthone grosse Prädatör und verdient daher besonderes Interesse bezüglich Artenschutz und Synökologie, zumal Karnivoren bei uns auf der Ebene der grossen Wirbeltiere stark untervertreten sind.

(3) Der Steinadler hat eine symbolische Bedeutung für den nach wie vor hohen Natürlichkeitsgrad der Alpen und ist als attraktive Art ein geeignetes Lehrbeispiel, wie die Naturnähe in unserer Umwelt gefördert werden kann.

Der Steinadler gehört zu den weltweit am besten untersuchten Greifvogelarten (vgl. Le-Franc & Clark 1983), doch setzen die Arbeiten von Newton (1986) am Sperber *Accipiter nisus*

und von Gargett (1990) am Kaffernadler *Aquila verreauxii* neue Massstäbe: Es gilt, umfangreiches Datenmaterial zu verschiedenen Fragestellungen zusammenzutragen, bis die Querverbindungen zum Ausdruck kommen. So spannend die früheren, vorzugsweise an Horsten durchgeführten Beobachtungen des Steinadlers sind, sie können kein objektives, umfassendes Bild der Lebensverhältnisse zeichnen. Weiterführende Arbeiten haben in den vergangenen Jahren beispielsweise M. Tjernberg in Schweden und J. Watson in Schottland geleistet (s. Literaturverzeichnis). Im Rahmen der persönlichen Arbeiten wurde bereits ab 1980 der Populationsteil aus unverpaarten Adlern gezielt untersucht. Verschiedene neuere Steinadlerarbeiten aus den Alpen (vor allem Jenny 1992, Bezzel & Fünfstick 1994, Zechner 1995) haben diese Sichtweise aufgenommen und dadurch den Einblick in die biologisch relevanten Zusammenhänge vertiefen können.

Zielsetzung

Im vorliegenden Werk werden die langjährigen persönlichen Arbeiten über den Steinadler aus Graubünden dargestellt. Anlass für diese Gesamtschau war die 25jährige Datenreihe 1970–1994. Darüber hinaus sollte die historische Entwicklung der Population so weit wie möglich zurückverfolgt werden. Das übergeordnete Ziel des Untersuchungsprogramms lag darin, wissenschaftliche Grundlagen zur Populationsökologie bzw. zur Bestandsentwicklung des Steinadlers in seinem Kernlebensraum in den Alpen zu beschaffen. Im Vordergrund standen dabei langfristige und breit angelegte Datenerhebungen bezüglich Revierpaarbestand, Raumbelegung, Bruterfolg und Sterblichkeit. Solche Studien erschienen im Hinblick auf die Erhaltung und den integralen Schutz des Ad-

lers notwendig: Grosse Beutegreifer bleiben wegen ihrer naturgegeben geringen Dichte stets latent gefährdet, zumal die alten Vorurteile vom Steinadler als Raubvogel und Schädling längst nicht überall überwunden sind.

Fragestellungen aus der anwendungsorientierten Grundlagenforschung betrafen vor allem die Statusbeurteilung und die Populationsregulation, aber auch die synökologische Bedeutung des Steinadlers in Graubünden und in den Alpen allgemein. Das Geschehen in einer Population grosser Beutegreifer bei Erreichen einer hohen Dichte war von besonderem Interesse. In der Dissertation des Autors (Haller 1982) sind, ausgehend von Untersuchungen in Graubünden, grundlegende Befunde über Zusammenhänge zwischen Populationsstatus und Fortpflanzungsleistung beim Steinadler bzw. über Präsenz von Einzelvögeln, territorialen Stress und Bruterfolg formuliert. Jenny (1992) konnte diese Theorie in seiner Doktorarbeit im Berner Oberland eindrücklich bestätigen und verfeinern. Im Rahmen von Nationalfondsstudien sollten schliesslich Informationen über das räumliche Verhalten der Einzeladler gesammelt werden. Diese haben als Brutreserve und als Auslöser von territorialem Stress bei den Reviervögeln grosse Bedeutung in der Populationsdynamik.

Inhaltlicher Rahmen

Das vorliegende Werk versteht sich als wissenschaftliche Originalarbeit, die den Steinadler in Graubünden umfassend dokumentieren soll. Da die Publikation der persönlichen Dissertation (Haller 1982) 14 Jahre zurückliegt und zwei spätere Steinadlerpublikationen (Haller 1988, 1994) zwar wohl Bündner Daten enthalten, sich aber in erster Linie auf den Kanton Bern bzw. das schweizerische Alpenvorland beziehen, werden die wichtigsten zu Graubünden passenden Befunde aus diesen Arbeiten hier einbezogen, wenn immer möglich erweitert bzw. aktualisiert. Die Resultate werden in neun themenspezifischen Kapiteln (Kap. 3–11) behandelt, die jeweils in die Teile Methodik, Ergebnisse und Diskussion gegliedert sind. Die Gesamtdiskussion (Kap. 12) ist drei Hauptfragen gewidmet, die auf der Grundlage der zu-

vor besprochenen Themen erörtert werden sollen. Die Schlussbemerkungen fassen die wichtigsten Folgerungen im Hinblick auf eine langfristige Erhaltung des Steinadlers in den Alpen zusammen.

Die Studie konzentriert sich auf Dinge, die für die Überlebensfähigkeit der Art von Bedeutung sind: Bestandsverhältnisse, Raumbelegung und räumliches Verhalten, Ernährung, Fortpflanzung und Sterblichkeit sowie die Populationsdynamik als übergeordnete Thematik. Die Untersuchungen zur Körpergrösse lassen ebenfalls Zusammenhänge mit existentiell relevanten Aspekten erkennen und wurden deswegen miteinbezogen. Rein beschreibende, wenn auch quantitative Darstellungen, zum Beispiel über die Charakteristik von Warten oder über die Periodik der verschiedenen Verhaltensäusserungen und deren Anteile an der gesamten Aktivität, wurden weggelassen. In Anbetracht der bereits erschöpfenden Untersuchungen über die Jungenaufzucht (z.B. Stemmler 1955, Buchli 1970, Ellis 1979) wurden mit Ausnahme der Brutkontrollen keine Planbeobachtungen an Horsten durchgeführt.

Die hier dokumentierten Arbeiten beziehen sich ausschliesslich auf Graubünden oder gingen von diesem Kanton aus. Weitere ergänzende Untersuchungsgebiete waren der Kanton Bern im W der Schweiz (1983–1987; Haller 1988), wo Jenny (1992) anschliessend seine Studien durchführte, sowie das Alpenvorland in der Ostschweiz und im Kanton Bern (1992–1994; Haller 1994). Die Datenerhebung wurde per 31. Dezember 1994 abgeschlossen, doch fanden Einzelbeobachtungen aus den Jahren 1995 und 1996 noch Berücksichtigung.

Institutioneller Rahmen und bisherige persönliche Arbeiten

Das langfristige Forschungsprogramm am Steinadler war in verschiedene Institutionen eingebettet: Zuerst und während langer Zeit in das Zoologische Institut der Universität Bern (Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie; Prof. Dr. U. Glutz von Blotzheim), dann in das Institut für Wildbiologie und Jagdkunde der Universität Göttingen (Prof. Dr. Dr. h.c. A. Festetics) und in die beiden aufeinanderfolgenden

beruflichen Wirkungsorte des Autors, das Naturmuseum St. Gallen und den Schweizerischen Nationalpark. Vergleichbare Beziehungen waren aber auch zum Jagd- und Fischereinspektorat Graubünden (Dr. P. Ratti) und zum Bündner Natur-Museum Chur (Dr. J. P. Müller) gegeben, zwei Institutionen, mit denen eng zusammengearbeitet wurde.

Der Autor hat sich als Wildtierbiologe mit verschiedenen einheimischen Spitzenprädatoren beschäftigt (Uhu *Bubo bubo*: Haller 1978; Steinadler: Haller 1982, 1988, 1994; Luchs: Haller & Breitenmoser 1986, Breitenmoser & Haller 1987, Haller 1992), doch war es der Steinadler, der zuerst und ohne Unterbrechung (wenn auch in Perioden unterschiedlicher Intensität) bis heute bearbeitet wurde. Ausgangspunkt der Untersuchungen war die Beobachtung eines Steinadlers 1967 bei Il Fuorn im Schweizerischen Nationalpark und jene eines Adlerpaars ein Jahr später bei Gadmen im Dischmatal. Von Davos aus folgten zahlreiche Exkursionen im Revier Dischma, vorerst mit dem Ziel, den Adler zu photographieren oder eine Feder zu finden. In den folgenden Jungforscherjahren war Dr. R. Melcher (1920–

1974) ein wichtiger fachlicher Begleiter (vgl. Haller 1975). 1971 wurde die erste Bebrütung überwacht, und später standen, ausgehend vom Raum Davos, immer mehr Paare unter Kontrolle. Das hobbymäßige Engagement wurde von zwei Phasen professioneller Tätigkeit unter der Leitung von Prof. Dr. U. Glutz von Blotzheim abgelöst: 1978–1982 für die Erarbeitung einer Dissertation zur Raumorganisation und Populationsdynamik des Steinadlers und 1989–1993 im Rahmen von Projekten des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, die in erster Linie der telemetrischen Überwachung von Einzelvögeln und der Morphometrie gewidmet waren. Die Motivation für das langfristige Engagement wurde einerseits von den spannenden und immer tiefer dringenden Fragestellungen abgeleitet. Andererseits gründete sie auf dem persönlichen Hang zu Erlebnissen in möglichst unberührter Natur bzw. auf der tiefen Verbundenheit mit dem Lebensraum Hochgebirge. Die Feldarbeit brachte Wildniserfahrungen mit sich, die für mitteleuropäische Verhältnisse Seltenheitswert haben.

Dank

Auf Seite 5 sind die Stellen und Organisationen aufgeführt, die die Trägerschaft der Forschungsarbeiten gebildet und die Drucklegung des Werkes ermöglicht haben. Leider können nicht alle der zahlreichen Personen, die in irgendeiner Weise die vorliegende Studie direkt oder indirekt unterstützt haben, namentlich erwähnt werden. Ein erster Dank gebührt Prof. Dr. Urs Glutz von Blotzheim, der zuerst als Doktorvater und später als Hauptgesuchsteller von Nationalfondsprojekten die organisatorische Basis für das professionelle Engagement geliefert hat. Ebenso verbunden bin ich den regionalen Partnern, dem Jagd- und Fischereinspektorat des Kantons Graubünden, der Direktion

des Schweizerischen Nationalparks und dem Bündner Natur-Museum. Ich danke den verantwortlichen Leitern Dr. Peider Ratti, Dr. Robert Schloeth und Dr. Klaus Robin sowie Dr. Jürg Paul Müller herzlich für ihre vielseitige und tatkräftige Unterstützung. Der freundschaftliche Kontakt zu den Wildhütern, Jagdaufsehern und Nationalparkwächtern gehört zu den besonders schönen Begleiterscheinungen dieser Arbeit. Ich danke allen und möchte folgende Namen nennen: Eugen Ballat, Batist Bischoff, Dario Clavuot, Göri Clavuot, Mario Conradin, Christoffel Degonda, Werner Degonda, Gion Denoth, Andreas Eggenberger, Christian Ettinger, Curdin Florineth, Kurt Gans-

ner, Hans Gartmann, Paul Gartmann, Daniel Godli, Walter Gross †, Heinz Guler, Georg Hummel †, Simon Jäger, Simon Luzi, Anton Marugg †, Chasper Michael, Martin Michael, Reto Möslle, Jon Morell, Ottin Plouda, Arturo Plozza, Alfons à Porta, Josef Schaniel, Sandro Secchi, Silvio Sprecher, Reto Strimer, Robert Strimer, Georg Sutter, Dario De Tann, Nicola De Tann, Andrea Weber und Renato Zala. Äusserst wertvoll war auch die Mitarbeit von Hannes Jenny und Mario Negri, die Daten von ihren Stabsstellen im Jagdinspektorat bzw. in der Nationalparkdirektion bereitstellten. Einen besonderen Dank verdient Ulrich Schnepf, Präparator des Bündner Natur-Museums, der bei der Untersuchung und Vermessung der toten Steinadler wichtige Arbeit geleistet hat. Eine bedeutungsvolle Rolle spielte auch die Schweizerische Vogelwarte Sempach, die nebst finanzieller Unterstützung Informationen vermittelte (z.B. über Ringwiederfunde) und wichtige logistische Unterstützung gewährte, wofür ich Dr. Hans Peter Pfister, Dr. Luc Schifferli, Dr. Niklaus Zbinden, Dr. Lukas Jenni, Dr. Beat Naef-Daenzer und Hans Schmid herzlich danke. Ganz besonderer Dank gebührt der Stiftung St. Galler Museen und dem Schweizerischen Nationalpark für das liberale Arbeitsverhältnis und die Bereitstellung von Infrastrukturen. Dadurch konnte die Arbeit in nützlicher Frist zu Papier gebracht werden. Meine Mitarbeiter am Naturmuseum St. Gallen halfen bei den Publikationsvorbereitungen tatkräftig mit: Bernhard Senn erstellte fast alle Graphiken, Hannes Geisser überarbeitete Abbildungen und Tabellentexte, Simone Louis besorgte das Lektorat und Wolf Bruland stand im Computerbereich zur Seite. Erika Zimmermann, Sekretärin des Schweizerischen Nationalparks, war bei den Schlusskorrekturen behilflich.

Zahlreiche weitere Institutionen haben zur vorliegenden Arbeit beigetragen: Vertreter der Naturhistorischen Museen Bern (Dr. Peter Lüps), Basel (Dr. Rafael Winkler) und Genf (Albert Keller) sowie des Zoologischen Instituts der Universität Neuenburg (Claude Fischer) haben bei der Bestimmung von Beutetierbelegen (Knochen und Haare) mitgearbeitet. Am Geographischen Institut der Universität Zürich wurden einerseits Altersbestimmungen von Nistmaterial durchgeführt (Dr. Hanspeter Holzhauser, Dendrochronologie; Dr. Waldemar A. Keller, Radiokarbon-datierung), andererseits prüfte Rudolf Haller unter der Leitung von Dr. Britta Allgöwer Einzeladlerdaten mit Hilfe eines Geographischen Informationssystems. Am Schweizerischen Zentrum für die kartographische Erfassung der Fauna in Neuenburg bearbeitete Dr. Simon Capt die Verbreitungskarten des Murmeltiers (Daten von Dr. Jürg Paul Müller) und der Gemse (Daten vom Jagd- und Fischereinspektorat Graubünden). Die Vogelwarte Radolfzell überliess Angaben zu Ringwiederfunden. Das Eidgenössische Institut für

Schnee- und Lawinenforschung und die Schweizerische Meteorologische Anstalt lieferten Daten zu Wetter und Klima, wobei Roland Meister bei der individuellen Zusammenstellung von Schneedaten zahlreiche Wünsche erfüllte. Das AO-Zentrum Davos (René Senn) bot Raum in einer Kühlzelle an, damit Wildtierkadaver als Köder für Fangaktionen gelagert werden konnten. Die Schweizerische Vogelwarte Sempach (Raymond Lévêque), die Schweizerische Dokumentationsstelle für Wildforschung in Zürich (Roman Kistler, Thomas Pachlatko) und die Kantonsbibliothek St. Gallen (Vadiana) (Doris Ueberschlag) waren die wichtigsten Stellen für die Beschaffung von Literatur.

Jörg Kindschi half stets in alpinistischen Belangen. Der Familie Crameri danke ich dafür, dass mir die Hütte auf Alp Dros Bunom im Winter zur Verfügung stand. Tarcisi Caviezel entwickelte für die Schlagfallen ein elektrisches Auslösesystem, das auf mehrere hundert Meter Distanz funktionierte. Karl Wagoner lieferte nach individuellen Wünschen abgestimmte Telemetriesender, deren Qualität eine Voraussetzung für die weiträumige Überwachung der Einzelvögel war. Für Peilflüge konnte stets auf Alfred Cajacob als Pilot gezählt werden. In Fragen der Vermessungstechnik war Hermann Wismer der Ansprechpartner. Dr. Hans-Jörg Blankenhorn, Dr. Urs und Christine Breitenmoser, Dr. Ueli Bühler, Dr. h.c. Remo Maurizio, Dorli Negri sowie Hans-Peter Pleisch danke ich für verschiedene Hilfestellungen. Dr. Kurt Bollmann schickte Daten über Beuteschläge, Dr. Paolo Pavan solche über den Bruterfolg eines Steinadlerpaars am Alpensüdrand. Reto Danuser, Otmar Derungs und Renato Testa stellten photographische Dokumente zur Verfügung; Dr. h.c. Robert Hainard, Prof. Dr. Heinz Wanner und das Bundesamt für Landestopographie erteilten Reproduktionsbewilligungen. Dr. Luc Schifferli übersetzte die beiden Zusammenfassungen auf englisch, und Dr. Bernard Volet verfasste das Résumé. Für die Mithilfe bei Übersetzungen danke ich auch Katherine Gilly und Dr. Verena Keller. Dr. David Jenny bin ich für den regen Gedankenaustausch und seine vielseitige Unterstützung sehr dankbar. Er hat auch das Manuskript kritisch durchgesehen, ebenso wie Dr. Beat Naef-Daenzer, der überdies in Fragen der statistischen Auswertung jederzeit kompetent zur Seite stand. Auch von den drei offiziellen Gutachtern sind manche wertvolle Verbesserungsvorschläge eingebracht worden. Ein besonders grosser Dank geht an Dr. Christian Marti für die vorzügliche redaktionelle Betreuung und sorgfältige Drucklegung der Arbeit. Meiner Familie, besonders meiner Frau Heidi, bin ich ganz speziell verbunden. Sie hat während all den Jahren durch tatkräftige Unterstützung, Verständnis und Verzicht die Arbeit in der vorliegenden Form erst ermöglicht.

2. Untersuchungsgebiet

Gebietsbeschreibung: Die Forschungsarbeiten bezogen sich auf den Kanton Graubünden im SE der Schweiz (Abb. 1), im Zentrum der Alpen. Sowohl hinsichtlich des gesamten Alpenbogens zwischen Nizza und Wien als auch entlang der meridionalen Transversale zwischen der Mündung des Rheins in den Bodensee und Bergamo bildet Graubünden die Mitte. Hauptort ist Chur; zentrale Ortschaft ist Savognin (46°36'N/9°36'E). Das Gebiet erstreckt sich über 7106 km² zwischen dem Oberalppass und dem Müntertal (Val Müstair) sowie zwischen dem Rätikon und dem Misox (Valle Mesolcina). Graubünden ist zentralalpines Bergland mit hoher Massenerhebung: 68 % der Gebietsfläche befinden sich oberhalb von 1800 m ü.M. (Gutersohn 1971). Diese Hochlagen bilden den typischen Lebensraum des Steinadlers. Östlich der Mitte des Kantons liegt das Hauptuntersuchungsgebiet, eine arrondierte Fläche im GROSSraum Flüelapass, die gegen Ende der Datenerhebung 27 Steinadlerreviere beherbergte. Aus diesem Gebiet wurden umfangreiche Daten zur Raumbelugung und zum Bruterfolg zusammengetragen. Die Reviere des Hauptuntersuchungsgebietes verteilen sich auf folgende Talschaften: Hinteres Prättigau, Landwasser- und Albulatal bis Tiefencastel (inkl. Val d'Err im Oberhalbstein), Engadin zwischen S-chanf und Sent (inkl. Ofenpassgebiet) und oberstes Müntertal. Im mittleren Engadin eingefangene und anschließend telemetrisch überwachte Einzeladler flogen über die Grenzen Graubündens hinaus, zum Teil bis an den südlichen Alpenrand und in die Nordalpen.

Nord- und Mittelbünden schliessen 60 % des Kantons ein und gehören zum Entwässerungssystem des Rheins. Breite und tief eingeschnittene Haupttäler sind das Vorderrheintal, die unteren Abschnitte im Einzugsgebiet des Hinterrheins, das Prättigau und vor allem das

Bündner Rheintal unterhalb des Zusammenflusses von Vorder- und Hinterrhein. Dieses senkt sich als Sammelbecken der genannten Zuflüsse bis auf 500 m ü.M. an der Grenze zum Kanton St. Gallen. Die zahlreichen Seitentäler dringen vor allem nach S weit in den Gebirgskörper ein und reichen überall bis in hochalpine Zonen hinauf. In einem westlichen Abschnitt, der vom Lugnez über das Safiental bis zum westlichen Einzugsgebiet des Hinterrheins verläuft, bedingen diese Verzweigungen in teils parallele, teils auseinanderstrebende, stets jedoch lange und schmale Täler eine besonders ausgeprägte Gliederung des Reliefs. Ganz im N, im Prättigau, sind die Oberflächenformen mit Ausnahme von randständigen Gebirgsstöcken viel weicher; die Talschaft ist breit und wenig gegliedert. In Nord- und Mittelbünden kulminieren die höchsten Gipfel auf 3200–3600 m ü.M.

Südbünden besteht aus dem Engadin und vier kleineren Talschaften, die in südlicher Richtung dem übrigen Kantonsgebiet angeschlossen sind. Das Engadin ist als höchstgelegener Abschnitt der inneralpinen Längsfurche, die sich von Chiavenna (I) über fast 300 km bis nach Kufstein (A) erstreckt, ein ausgeprägtes Hochtal, dessen Talgrund sich auf einer Distanz von 92 km von 1815 auf 990 m ü.M. senkt. Zu beiden Seiten zweigen Nebentäler ab, die im typischen Fall je ein Adlerrevier beherbergen. Das Unterengadin ist besonders stark gegliedert. Das Oberengadin besteht hingegen aus weiträumigen topographischen Einheiten. An dessen Südgrenze erhebt sich das stark vergletscherte Massiv des Piz Bernina bis 4049 m ü.M., Graubündens Kulminationspunkt. Die Südtäler Misox/Calancatal (Val Calanca), Bergell (Val Bregaglia) und Puschlav (Val Poschiavo) gehören zum Einzugsgebiet des Po, fallen steil ab und weisen besonders

grosse Höhenunterschiede auf. Die tiefste Stelle wird bei San Vittore im Misox bei 260 m ü.M. erreicht. Das im SE liegende, sich zur Etsch entwässernde Münstertal ist durch ein relativ moderates, aber hochgelegenes Relief geprägt.

Geologie und Klima: Die geologische Grundlage wechselt kleinräumig: Am Oberlauf des Vorderrheins, im Raum Flüelapass sowie im südlichen Bereich zwischen Rheinwaldhorn und Puschlav dominieren kristalline Gesteine. In weiten Teilen Nord- und Mittelbündens sowie im Unterengadin und Münstertal überwiegen Sedimente, hauptsächlich Bündnerschiefer und Dolomit. Graubünden ist allgemein felsreich, doch gibt es im Landwassertal, im vorderen Prättigau und im Schanfigg mehrere Adlerreviere mit geringem Angebot an geeigneten Brutfelsen.

Durch die Höhenzonierung von der collinen bis zur nivalen Stufe, aber auch durch die verschiedenen Expositionen sind die Klimaverhältnisse je nach Standort extrem unterschiedlich. Dazu kommen grossklimatische Einflüsse mit folgenden Tendenzen: Im N ozeanisch, in den inneren Tälern einschliesslich Münstertal kontinental und in den drei übrigen Südtälern insubrisch. Graubünden ist mit Ausnahme der nördlichen Öffnung im Raum Landquart-Prättigau von den vorherrschenden Westströmungen abgeschirmt, besonders die in den innersten Alpen gelegenen Talschaften. Dort sind die Niederschläge geringer. Bedingt durch

Sonneneinstrahlung und Massenerhebung ergeben sich höhere Temperaturspitzen und Vegetationsgrenzen. Vor allem in Südhanglagen fallen die Sonnenstrahlen selbst im Winter steil ein. Dies führt zu stärkerer Bodenerwärmung und zu thermischen Aufwinden, die für die Fortbewegung des Steinadlers von grundlegender Bedeutung sind. Klimadaten von Davos und vom nahegelegenen Weissfluhjoch vermitteln einen Einblick in den Höhengradienten und damit in die im Lebensraum des Adlers gegebenen Verhältnisse (Tab. 1).

Vegetation: Graubünden ist zu 24 % von Wäldern bedeckt, die sich gürtelartig den Talhängen entlangziehen. Der Wald ist besonders in schattigen Lagen mehr oder minder geschlossen ausgebildet und weniger stark aufgelockert worden als in weiten Gebieten der schweizerischen Nordalpen. Die obere Waldgrenze wird durch Fichten, in den inneren Tälern vor allem durch Arven und Lärchen sowie Bergföhren gebildet und hat durch die lückige Bestockung und durch das verbreitete Vorkommen von Felsen, Lawinenzügen und Weideflächen halboffenen Charakter. Mit der klimatischen Waldgrenze, die in Nordbünden und im unteren Misox auf rund 1900 m ü.M. liegt, im Engadin und Münstertal jedoch bis 2300 m ansteigt, erfolgt der Übergang zur offenen alpinen Zone. Dort dominieren Grasheiden, die durch die Höhenverteilung in Graubünden (Gutersohn 1971) besonders weitflächig ausgebildet sind. Nach oben lösen sich

Tab. 1. Klimadaten von Davos (1560 m ü.M.) und vom nahegelegenen Weissfluhjoch (2660 m ü.M.). – *Climatic data from Davos (1560 m asl) and the nearby Weissfluhjoch (2660 m asl). (A) air temperature in °C in January and July; (B) precipitation in mm in January and July; (C) mean annual number of days with precipitation; (D) mean duration of snow cover in days.*

		Davos	Weissfluhjoch	Quelle
(A) Lufttemperatur in °C	Januar	-5,5	-8,9	Aschwanden et al. 1996
	Juli	11,4	4,9	Aschwanden et al. 1996
(B) Niederschlag in mm	Januar	75,6	81,1	Aschwanden et al. 1996
	Juli	134,1	141,1	Aschwanden et al. 1996
(C) mittlere Anzahl Tage mit Niederschlag im Jahresverlauf		126	147	Aschwanden et al. 1996
(D) mittlere Dauer der permanenten Schneedecke in Tagen		166	269	Föhn & Beck 1991

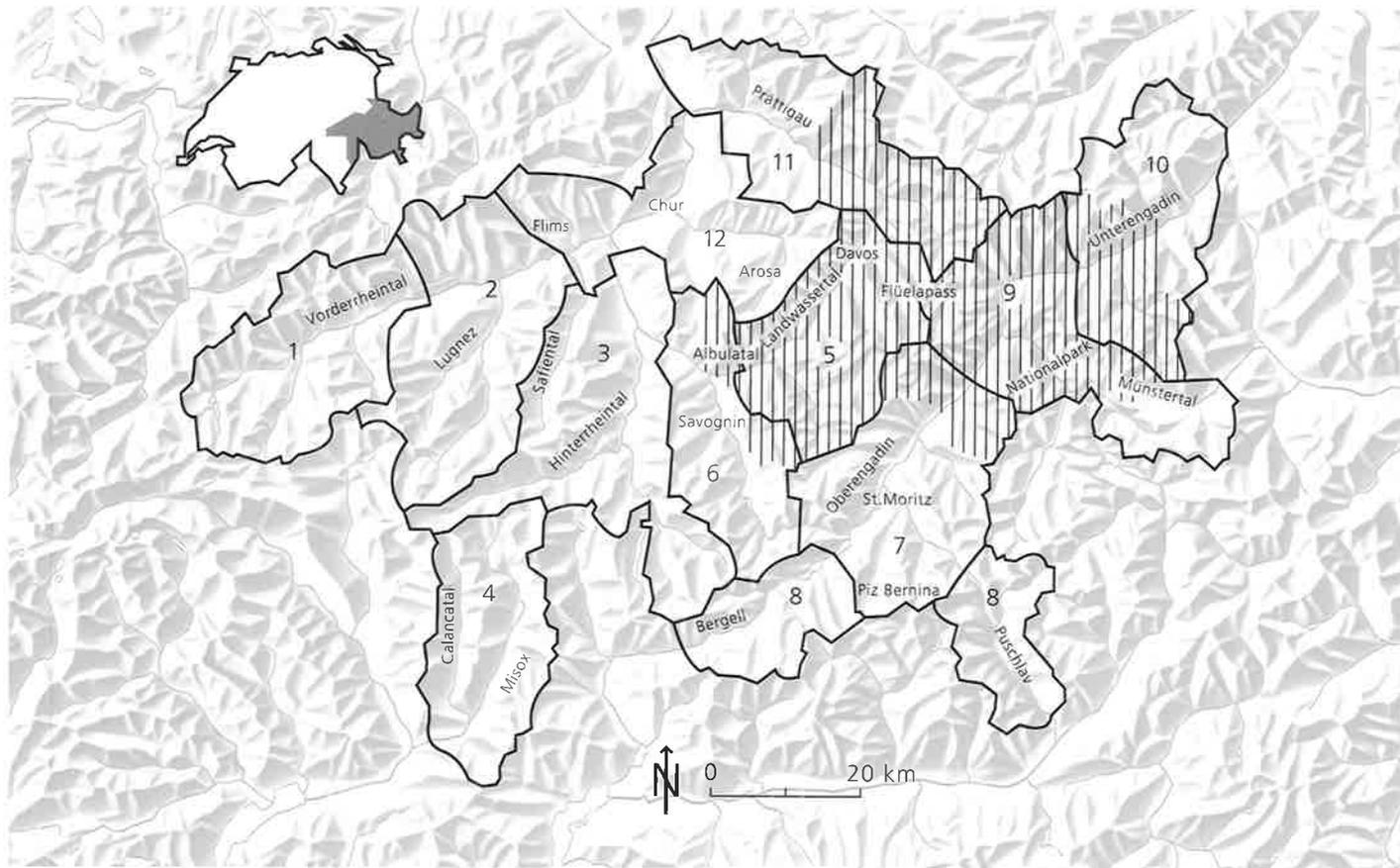


Abb. 1. Lage von Graubünden innerhalb der Schweiz sowie wichtige geographische Bezeichnungen. Das Hauptuntersuchungsgebiet ist schraffiert. Die nummerierten Unterteilungen beziehen sich auf die 12 Jagdbezirke des Kantons (Namen s. Tab. 3, S. 28), die als Teilflächen definiert sind. Grundkarte (Reliefton und Gewässer) reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 15. 9. 1994. – *Location of the Canton of the Grisons within Switzerland and important geographical names. The hatched area shows the main study area, the subdivisions indicate 12 regions defined as «Teilflächen».*

die Rasen in Flecken auf, bis schliesslich im Gesteinsschutt auf 2600–2900 m ü.M. die klimatische Schneegrenze erreicht wird.

Mensch: Mit durchschnittlich 24 Einwohnern/km² (1990) ist Graubünden von Menschen dünner besiedelt als andere Bergkantone. In den Bezirken Hinterrhein, Inn (Unteren-gadin) und Münstertal betragen die Bevölkerungsdichten sogar weniger als 10 Einwohner/km². Die verbreiteten steilen und abgelegenen Zonen abseits land- und forstwirtschaftlicher sowie touristischer Nutzung werden nicht regelmässig begangen. Die Hauptaktivitätsbereiche der Menschen liegen in den grossen Tälern und an wenig geneigten sonnseitigen Hängen tieferer Lagen. Die Landnutzung beruht mehrheitlich auf Graswirtschaft, wobei Gross- und Kleinvieh den Sommer auf Hochweiden oberhalb der Waldgrenze verbringen. Grundlage der Volkswirtschaft ist der Tourismus, der den Kanton flächendeckend erfasst hat und in einzelnen Zentren wie Davos, St. Moritz, Arosa und Flims–Laax zum bestimmenden Faktor geworden ist. Der Skisport beansprucht touristisch am meisten Landschaft; 3,7 % der Gesamtfläche des Kantons sind gemäss touristischem Inventar als Skigebiete ausgeschieden. Einen Gegensatz dazu schafft der 1914 gegründete Schweizerische Nationalpark im Engadin, wo 169 km² Gebirgslandschaft der natürlichen Entwicklung überlassen sind (vgl. Abb. 14, S. 33). Hier wurde alpenweit der erste integrale Steinadlerschutz verwirklicht.

Fauna: Das Nahrungsangebot des Steinadlers wird durch mittelgrosse und grosse Wildtiere der halboffenen oder offenen Zonen gebildet. In der alpinen Stufe Graubündens erreicht das Alpenmurmeltier *Marmota marmota* einen Verbreitungsschwerpunkt bezogen auf sein gesamtes Areal (vgl. Abb. 13, S. 32). Bestandsschätzungen gibt es nicht; die jährlichen Jagdstrecken betragen seit 1985 zwischen 3500 (1993, 1994) und 4900 (1989) Tiere. Im Gegensatz zum Murmeltier ist Schalenwild (*Artiodactyla*) eine ganzjährig verfügbare Nah-

rungsressource; die Einstandsplätze sind aber oft jahreszeitlichen Wechseln unterworfen. Die wichtigste Huftierart für die Ernährung des Steinadlers ist die Gemse *Rupicapra rupicapra*, deren Bestand auf etwa 25000 geschätzt wird und von denen alljährlich zwischen 3000 (1986) und 4600 (1994) während der Bündner Hochjagd erlegt werden (vgl. Abb. 14). Reh *Capreolus capreolus*, Steinbock *Capra ibex* und Rothirsch *Cervus elaphus* sind die weiteren als Nahrungsgrundlage für den Steinadler bedeutungsvollen Schalenwildarten mit geschätzten Beständen von 16000, 6100 und 12000 Tieren im Jahre 1990. Bei den einzelnen Arten gibt es zwar Unterschiede in der schwerpunktmässigen Verteilung im Kanton, bezüglich der Gesamtheit der jagdlich wichtigen Wildtiere sind die Bestände jedoch auf hohem Niveau ziemlich ausgeglichen. Dafür sorgen auch Jagdbanngebiete, die gleichförmig über den Kanton verteilt sind und deren Lage bei Bedarf verändert wird. Weitere, in ihrem Bestand aber nicht bezifferbare, verbreitete Beutetierarten sind Raufussshühner, besonders Birkhühner *Tetrao tetrix* und Alpenschneehühner *Lagopus mutus*, sowie Schneehasen *Lepus timidus* und Feldhasen *Lepus europaeus*. Haustiere sind trotz hohem Bestand für die Ernährung des Adlers in Graubünden von geringer Bedeutung.

Der Steinadler ist der einzige grosse Prädator im Untersuchungsgebiet. Der Luchs ist zwar in der Schweiz wiederangesiedelt worden, doch gibt es in Graubünden derzeit keinen Bestand. Weitere grössere Beutegreifer sind der Rotfuchs *Vulpes vulpes*, dessen Bestand in den neunziger Jahren mit jährlichen Jagdstrecken zwischen 2200 (1990) und 3800 (1994) Tieren einen Hochstand erreichte, und der Uhu, der lokal in Brutnachbarschaft zum Adler vorkommt. Aas wird vom Steinadler und Rotfuchs genutzt, vor allem aber auch von den zahlreichen Rabenvögeln, besonders von Kolkraben *Corvus corax*. Zwischen 1991 und 1996 wurden im Nationalpark 11 junge Bartgeier im Rahmen des internationalen Wiederansiedlungsprojektes freigelassen.

3. Verbreitung und Bestandsverhältnisse im Laufe von 100 Jahren

3.1. Methodik

Um die Verbreitungsgeschichte des Steinadlers in Graubünden dokumentieren zu können, wurden die historischen Quellen eingehend durchgesehen. Die wichtigsten Informationen fanden sich in Unterlagen des Staatsarchivs Graubünden (X 8 1 2), des Jagd- und Fischereiinspektorates Graubünden und der Direktion des Schweizerischen Nationalparks, in den Jahresberichten der Naturforschenden Gesellschaft Graubündens (Neue Folge ab 1854), im Bündnerischen Monatsblatt (ab 1850), in der Reise-, Jagd- und natürlich der Fachliteratur. Die beiden Werke von Stemmler (1932, 1955) sind dabei als ergiebige Fundgruben besonders hervorzuheben. Bildliche Dokumente wurden ebenso berücksichtigt wie Angaben über Flurnamen. Bei zwei traditionellen, durch Flurnamen bezeichneten Horsten wurden Proben aus der untersten Reisigschicht gesammelt und bezüglich ¹⁴C-Alter untersucht. Die für die Altersbestimmung erforderliche Präparation, Aufbereitung und Datierung des Probenmaterials erfolgten im Radiokarbonlabor des Geographischen Institutes der Universität Zürich.

Die Verteilung der Reviere bis 1960 wurde rekonstruiert. Die verfügbaren Angaben bestimmten bis dahin Grösse und Form der kartographisch dargestellten Flächen. Dabei sollte die Voraussetzung erfüllt sein, dass alle vorhandenen Paare erfasst worden sind. Die Revierverteilung 1965–1971 geht auf eine gezielte, von P. Ratti und R. Melcher betreute Bestandsaufnahme der Wildhüter und Jagdaufseher zurück, die unter Berücksichtigung später gefundener Horste bestehender Revierpaare für Graubünden Ost und die Zeit um 1970 vermutlich zu einer ziemlich lückenlosen Übersicht führte. Das gilt ohne Einschränkung für

die späteren Kartierungen, die in 10jährigem Intervall vom Autor in Zusammenarbeit mit den Jagdaufsichts- und Nationalparkorganen systematisch zuerst in der östlichen Kantons-hälfte und dann auf dem gesamten Kantonsgebiet durchgeführt wurden. Diese Bestandsaufnahmen wurden zwischen März und Mai unternommen, wobei die ständige Erwartung, neue Revierpaare zu finden, zu vielen Neuentdeckungen führte. Oft war es dann so, dass Räume, die vorher einem Paar zugeordnet worden waren, zwei Paare beherbergten.

Als sehr nützlich hat sich das stete individuelle Ansprechen der beobachteten Vögel (mit Feldstecher Zeiss 15×60 und Fernrohr Bausch & Lomb 20–60×60) erwiesen. Die gut beobachtbaren, reviertreuen Steinadler, deren Gefieder oft permanente oder temporäre Merkmale (Färbung, Grossfederlücken; Abb. 2 und 3) aufweist, lassen sich im Flug recht gut individuell erkennen. Dies ermöglicht nicht nur die rasche Unterscheidung der vorhandenen Revierpaare, sondern erleichtert auch das Auffinden von Horsten während der Bebrütung entscheidend. Flog beispielsweise ein Adler in Richtung eines potentiellen Brutgebietes, von wo später ein anderes Adlerindividuum abstrich, so war dies oft ein Hinweis auf eine Bebrütungsablösung bzw. auf den Horststandort.

Die Zuordnung der Reviere zum Kanton Graubünden und seinen Teilgebieten richtete sich nach der Lage der aktuellen Horste innerhalb der betreffenden Grenzen. Revierpaare im Grenzbereich von Graubünden, die über Horste innerhalb des Kantons verfügen, in der betreffenden Beobachtungsperiode jedoch Plätze ausserhalb davon bezogen hatten, wurden mitberücksichtigt. Einem aktuellen Horst liegt meist ein Brutnachweis zugrunde, doch genügte es grundsätzlich, in der entsprechenden Beobachtungsperiode einen Altadler am Horst



Abb. 2. ♂ Susasca im einheitlich braunen Altersgefieder (Altersklasse ad. 2; s. Kap. 10.1); 29. Juni 1992. Damals war das ♂ mindestens 18 Jahre alt. Die Mauserlücke in den ersten Handschwingen des rechten Flügels erlaubte wochenlang eine individuelle Identifikation auf grosse Distanz. – *The ♂ Susasca in June 1992 in brown adult plumage (age class ad. 2), at the age of at least 18 years. The missing primaries of the right wing in the course of moulting allowed individual identification at great distances for several weeks.*



Abb. 3. ♀ Susauna 1 ohne irgendwelche Reste von Jugendmerkmalen (Altersklasse ad. 2); 26. Juni 1990. Zu diesem Zeitpunkt war das ♀ mindestens 14 Jahre alt. Es konnte in der Folge noch zwei Jahre im Revier bestätigt werden, wurde dann aber durch ein anderes Individuum ersetzt. – *The ♀ Susauna in June 1990 without any remains of the immature plumage (age class ad. 2), at the age of at least 14 years. Two years later she was succeeded by a new ♀.*

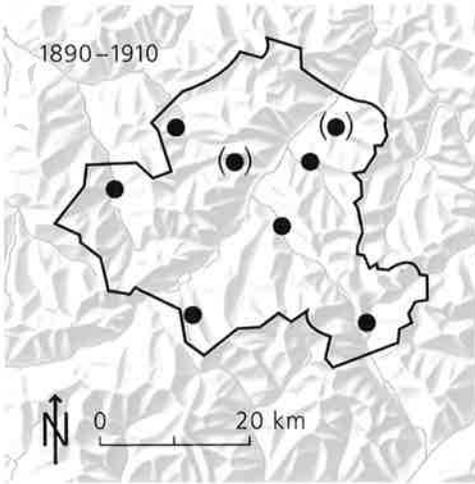


Abb. 4. Verteilung der Revierpaare im Oberengadin und in angrenzenden Talschaften 1890–1910. Die Punkte stehen (wie in den folgenden Abbildungen) für aktuelle Horste in der entsprechenden Periode; Punkte in Klammern bezeichnen nicht genau lokalisierte Brutplätze. Grundkarte (Relieftopographie und Gewässer) reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 15. 9. 1994 (ebenso bei den Abb. 5–9). – *Distribution of (territory-holding) eagle pairs in the upper Engadine and in adjacent valleys, 1890–1910. Dots in brackets mark territories where the location of eyries is not known precisely.*

festgestellt zu haben. Je 1 aktueller Horstplatz in jedem Revier bildete die Basis für die Kartierungen und die Auswertungen bezüglich Revierpaarabstände und Brutplatzcharakteristik.

Bei zwei gleichwertigen Brutnachweisen aus derselben Periode wurde der erste prioritär behandelt. Anlässlich der eigenen Bestandserhebungen konnte einzig im Revier Landquart

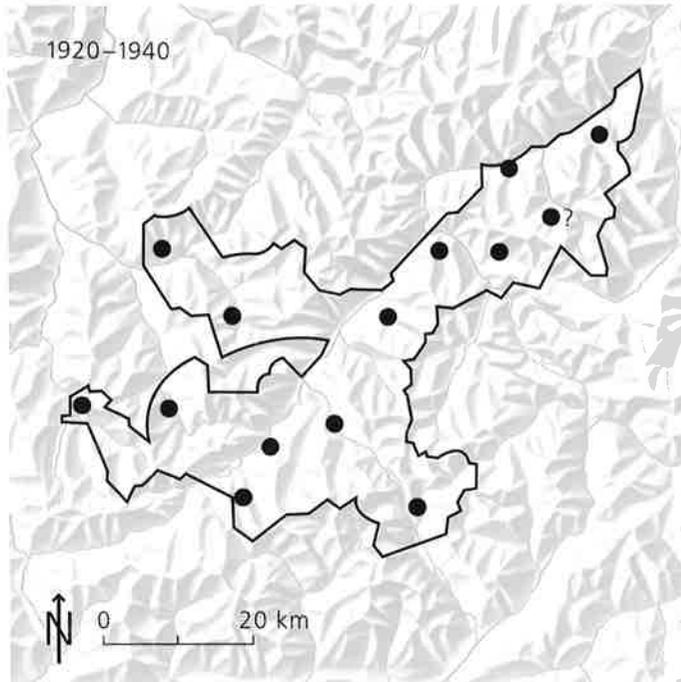


Abb. 5. Verteilung der Revierpaare im Engadin und in angrenzenden Talschaften 1920–1940. Das Fragezeichen markiert ein nachgewiesenes Paar, das wahrscheinlich in der Val Foraz horstete. – *Distribution of eagle pairs in the Engadine and in adjacent valleys, 1920–1940.*

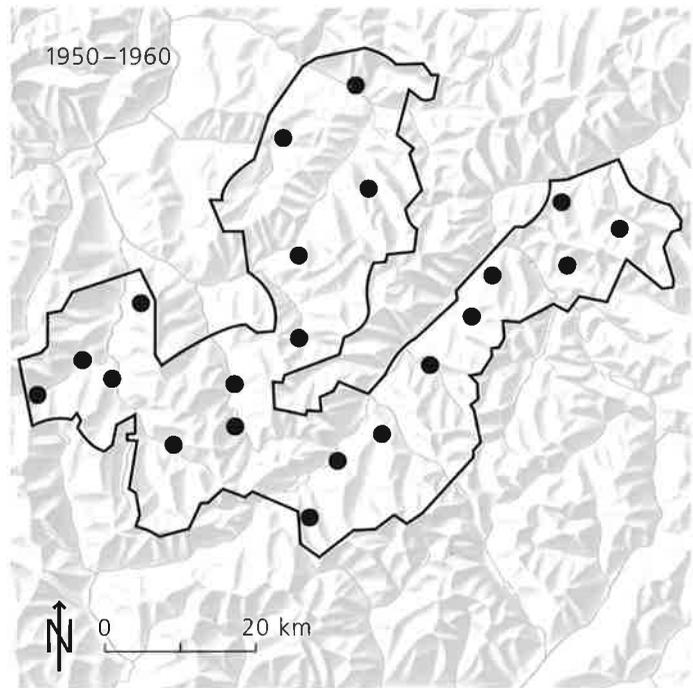


Abb. 6. Verteilung der Revierpaare im Engadin und in Mittelbünden 1950–1960. – *Distribution of eagle pairs in the Engadine and its neighbourhood in the north, 1950–1960.*

kein aktueller Horst festgestellt werden: Dort etablierte sich 1991 ein Revierpaar vorübergehend und 1994 ein anderes Paar bleibend, doch wurde bis im Frühling 1995 kein Horst erbaut.

Die Siedlungsdichte wurde durch den Quotienten aus Gebietsgrösse (einschliesslich vom Adler nicht nutzbarer Zonen) und Anzahl Paare berechnet ($= \text{km}^2/\text{Paar}$). Diese Angabe ist in der Steinadlerliteratur üblich und wird deshalb dem äquivalenten Wert «Anzahl Paare/100 km^2 » in der Regel vorgezogen. Für die zahlenmässige Umschreibung der Revierpaarverteilung wurde der G-Wert benutzt, der von Brown & Rothery (1978) formuliert und zum Beispiel von Bühler & Oggier (1987) und Bühler (1991) angewendet worden ist. Der G-Wert ist der Quotient aus dem arithmetischen und dem geometrischen Mittel des Quadrates der Distanz zum nächsten Nachbarn. Je gleichförmiger eine Verteilung ist, um so näher liegt G bei 1. Über eine Näherung an die χ^2 -Verteilung wurden die G-Werte auf Regularität getestet (Details in Bühler & Oggier 1987). Zu-

sätzlich wurde die Häufigkeit von Lückenplätzen in der Revierpaarverteilung bestimmt, und zwar durch den Quotienten aus «theoretischer» und «effektiver» Dichte (Bühler & Oggier 1987, Bühler 1991). Die theoretische Dichte lässt sich wie folgt berechnen: 100 km^2 dividiert durch das Quadrat des arithmetischen Mittels der Distanz zum nächsten Nachbarn. Der Quotient der beiden Dichtewerte, der Lückenanteil, variiert zwischen 0,87 bei ganz einheitlicher und weit über 100 bei extrem geklumpfter Verteilung.

Für räumliche Vergleiche wurde Graubünden oder ein Abschnitt davon in Teilflächen gegliedert, die ganz oder partiell mit den Grenzen der 12 Jagdbezirke (Abb. 1) übereinstimmen. Diese sind zwischen 441 und 767 km^2 gross (Tab. 3). Das Brutfelsangebot auf diesen Flächen wurde auf der Basis der aktuellen Plätze 1990–1992 für jedes Revier in drei Stufen geschätzt; anschliessend wurde daraus der Mittelwert gebildet. Als Indikator für die Kammerung der Landschaft diente der Quotient

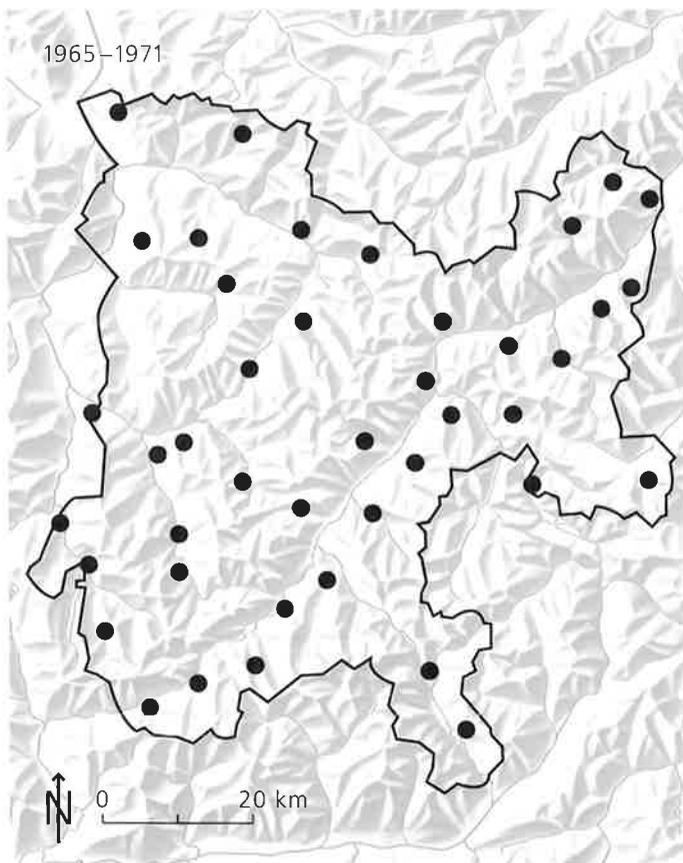


Abb. 7. Verteilung der Revierpaare in Graubünden Ost 1965–1971. – *Distribution of eagle pairs in the eastern part of the Grisons, 1965–1971.*

aus der Anzahl Talsysteme, die 1990–1992 ≥ 2 Adlerpaare beherbergten, und der Grösse der Teilflächen, wobei im Zähler der Faktor 1000 eingefügt wurde.

3.2. Ergebnisse

3.2.1. Historische Vorkommensangaben und Bestandsentwicklung

Flurnamen geben erste Hinweise auf das Vorkommen des Steinadlers in Graubünden (s. Schorta 1964). Die früheste urkundliche Erwähnung stammt aus dem Jahre 1529 und bezieht sich auf den «Crap l'Evla» (Krapp da leffla) (= Adlerfels) bei Ziteil, Salouf, eine 2500 m hoch gelegene Warte des Adlers. Be-

reits 1591 ist ein traditioneller Brutplatz des Steinadlers urkundlich erwähnt: Der «Grip da l'Aivla» (Crap da l'Egla bzw. Crap da Leygla) bei Surlej, Silvaplana, wo zwischen 1923 und 1985 zahlreiche Bruten dokumentiert worden sind. Die Altersbestimmung der untersten Äste des Horstes ergab hier (und ebenso an einem grossen Horst am «Sass Falcun» bei Tarasp) das ^{14}C -Alter «modern»; das Probenmaterial geht somit nicht weiter zurück als höchstens ins Jahr 1850. Durch regelmässige Kontrollen sind Horstalter von 83 Jahren (Val da l'Acqua) und 67 Jahren (S-chanf, Murtiröl) belegt. Im Safiental ist der Flurname «Girenflue» (Giren-Fluh bzw. Gyrenflue; Gir = [grosser] Raubvogel, meist der Steinadler), ein potentieller Brutfels ohne bekannten Horst

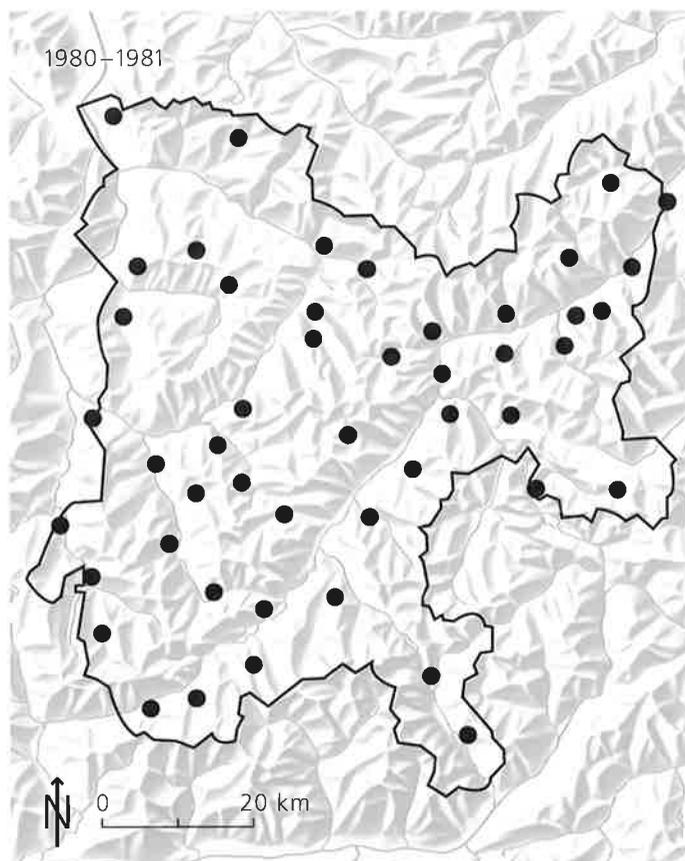


Abb. 8. Verteilung der Revierpaare in Graubünden Ost 1980–1981. – *Distribution of eagle pairs in the eastern part of the Grisons, 1980–1981.*

oberhalb Safien-Platz, erstmals 1718 aktenkundig (Tschupp & Tschupp 1985).

Bruten des Steinadlers sind in Graubünden seit dem ersten Viertel des 19. Jahrhunderts belegt: 1819 wurde ein Jungadler bei Scheid ausgehorstet (Steinmüller 1821); 1823 und 1824 ereilte dasselbe Schicksal je einen Jungadler bei «Stradella» im Bündner Oberland (Conrad von Baldenstein 1981). Ab 1860 vergrössert sich die Zahl der dokumentierten Bruten zunehmend; sie lässt von diesem Zeitpunkt an quantitative Auswertungen zu (Abb. 62, S. 110). Studer & Fatio publizierten 1889 die erste Verbreitungskarte, die den Steinadler als Brutvogel im ganzen Kantonsgebiet mit Ausnahme des untersten Puschlavs ausweist.

Für den Raum Oberengadin mit angrenzen-

den Talschaften lässt sich um die Jahrhundertwende (Zeitraum 1890–1910) eine Karte der Verteilung der Revierpaare rekonstruieren (Abb. 4): Von 6 Plätzen, die verschiedenen Revieren zuzuordnen sind, gibt es Brutnachweise; von 2 weiteren bekannten Paaren (Bever und S-chanf) fehlen indes konkrete Daten bezüglich der Horste. Aus den Jahren 1920–1940 liegen im Bereich Ober- und rechtsseitiges Unterengadin einschliesslich benachbarter Talschaften (v.a. in Mittelbünden) Brutangaben aus 13 Revieren vor, für ein 14. Paar (S-charl) gibt es konkrete Hinweise (Abb. 5). 1950–1960 umfasste die Fläche der bekannten Revierverteilung bereits 21 Paare im mehrheitlich rechtsseitigen Engadin und in grösseren Teilen von Mittelbünden bis nach Nordbünden

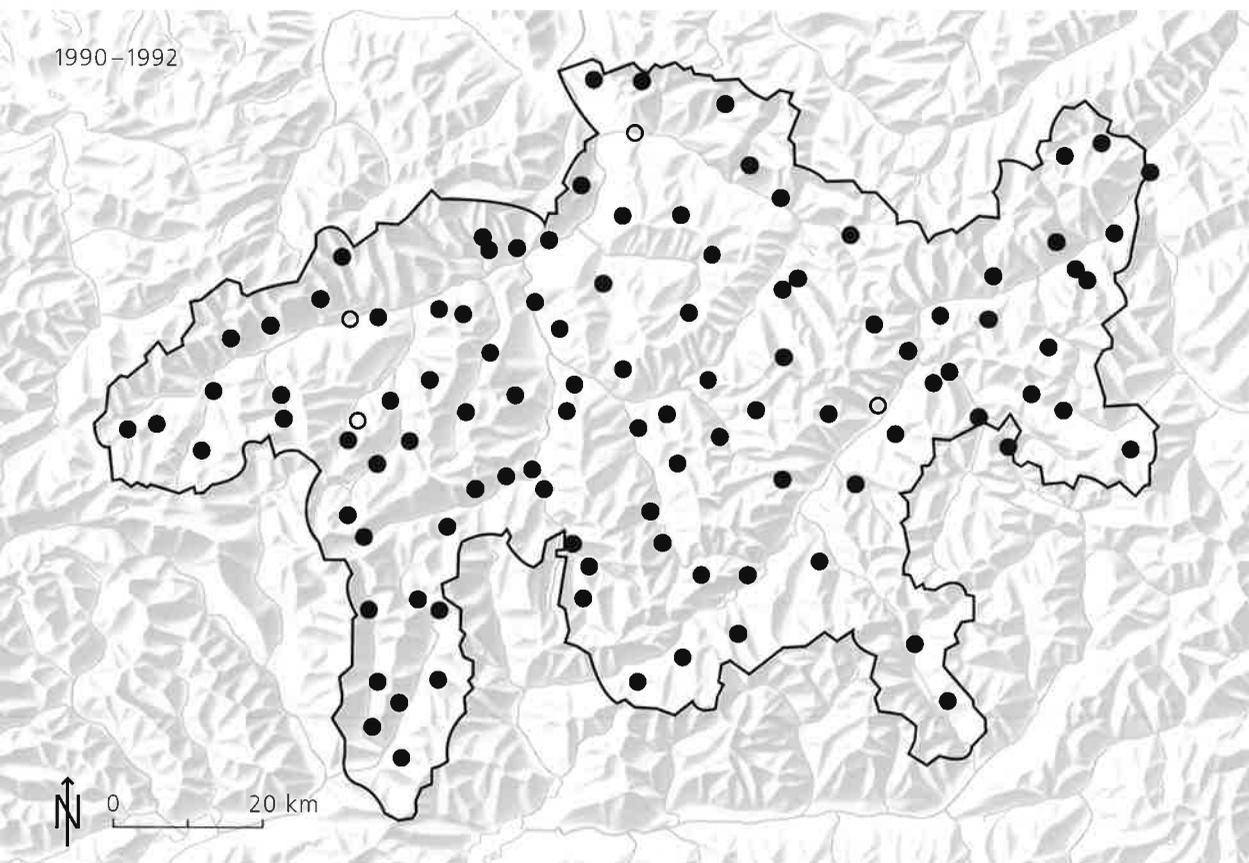


Abb. 9. Verteilung der Revierpaare in Graubünden 1990–1992. Bis Ende 1994 haben sich 4 weitere Paare angesiedelt (Kreise). – *Distribution of eagle pairs in the Grisons, 1990–1992; circles indicate 4 new sites established by the end of 1994.*

(Abb. 6). Von 1965–1971 (mit späteren Ergänzungen) liegt erstmals eine gezielte Bestandsaufnahme auf repräsentativer Fläche vor: 42 Revierpaare auf 4585 km² in Graubünden Ost (Abb. 7). 1980–1981 beherbergte dieser Raum 48 Revierpaare (Abb. 8), 10 Jahre später waren es 61 Revierpaare, 1994 sogar 63 Paare. 1990–1992 wurde erstmals eine gründliche Revierkartierung im gesamten Kanton Graubünden durchgeführt: Dabei wurden 103 Revierpaare registriert (Abb. 9). Bis Ende 1994 hat sich der Bestand durch 4 neu angesiedelte Paare auf 107 erhöht. 1995–1996 sind 2 weitere, in den Vorjahren noch nicht ansässige Revierpaare

dazugekommen, doch besteht für diese Angabe kein Anspruch auf Vollständigkeit.

Die Bestandszunahme zeigt markante Unterschiede zwischen den einzelnen Teilgebieten. Im Oberengadin hat sich der Bestand in den letzten 100 Jahren kaum verändert (Haller 1988): Von 5 Revieren im Bereich der rechten Haupttalseite waren 3 in allen sechs Untersuchungsperioden besetzt; aus den beiden anderen Revieren fehlen konkrete Angaben bezüglich je einer Periode. Aus dem Revier Silvaplana gibt es allerdings Hinweise auf ein Brüten um die Jahrhundertwende (Daut 1923); vom Revier Chamuera fehlt ein konkreter

Tab. 2. Dichte und Verteilung der Revierpaare in Graubünden im Verlauf des 20. Jahrhunderts. – *Density and distribution of eagle pairs in the Grisons (or parts of it) during the 20th century.* (1) area (km²); (2) number of pairs; (3) km²/pair; (4) mean distance to nearest neighbour (km); (5) G-value; (6) p for regularity; (7) quotient of theoretical and effective density.

		(1) Fläche (km ²)	(2) Anzahl Paare	(3) km ² / Paar	(4) mittl. Distanz zum näch- sten Nach- barn (km)	(5) G- Wert	(6) p für regel- mässige Verteilung	(7) Lücken- anteil ^a	
1890–1910	Oberengadin und angrenzende Täler	1154	8	144	10,60	0,762	n.s.	1,28	
1920–1940	Engadin und angrenzende Täler	1650	14	118	10,46	0,875	<0,005	1,08	
1950–1960	Engadin und Mittelbünden	2321	21	111	8,20	0,835	<0,005	1,64	
1965–1971	Graubünden Ost	4585	42	(40½) ^b	113	7,92	0,800	<0,0005	1,80
1980–1981	Graubünden Ost	4585	48	(46½) ^b	99	7,35	0,794	<0,0005	1,83
1990–1991	Graubünden Ost	4585	61	(59½) ^b	77	6,09	0,774	<0,0005	2,08
1990–1992	Graubünden	7106	103	(102) ^b	70	5,49	0,757	<0,0005	2,31

^a Lückenanteil = theoretische dividiert durch effektive Dichte.

^b Revierpaare im Grenzbereich der Bezugsfläche wurden für die Berechnung «km² pro Paar» mit dem Faktor ½ bewertet.

Horstnachweis aus dem Zeitraum 1920–1940. Im Oberengadin bis Chapella und in den angrenzenden beiden Südtälern Bergell und Puschlav ergab sich bei 11 Revierpaaren seit Beginn der systematischen Bestandserhebung um 1970 keine Bestandsveränderung. Im Einzugsgebiet des Schweizerischen Nationalparks lebten 50 Jahre lang 4 Revierpaare, bis sich 1989 2 zusätzliche Paare etablierten. In Nordbünden hat sich der Bestand zwischen 1970 und 1990 von 6 auf 11 Revierpaare verdoppelt; einschliesslich eines weiter westlich gelegenen Gebietes im Bereich des Zusammenflusses von Vorder- und Hinterrhein ergibt sich unter Einbezug von Reviergründungen bis 1994 sogar eine Zunahme von 10 auf 22 Paare (vgl. Abb. 73, S. 130, und Haller 1994).

3.2.2. Siedlungsdichte

Die Siedlungsdichte hat in den letzten 100 Jahren ständig zugenommen und sich insgesamt etwa verdoppelt (Tab. 2): 1890–1910 betrug die Dichte auf 1154 km² Untersuchungsfläche 1 Revierpaar/144 km² (0,69 Paare/100 km²), 1990–1992 erreichte dieser Wert auf 7106 km² 1 Revierpaar/70 km², Ende 1994 sogar 1 Re-

vierpaar/67 km² (1,49 Paare/100 km²). Die Distanz zum nächsten Nachbarpaar verminderte sich dabei von 6,4–17,0 (Mittelwert M_8 10,6) km auf 1,1–11,5 (M_{103} 5,5) km (1990–1992). Die Verteilung der Revierpaare ist regelmässig, doch hat der G-Wert seit 1920–1940 kontinuierlich abgenommen. Das Signifikanzniveau des Tests auf Regelmässigkeit ist indes durch die zunehmende Stichprobengrösse stets grösser geworden. Parallel zu dieser Entwicklung nahm der Lückenanteil seit 1920–1940 stetig zu.

Im Gebietsvergleich zeigen sich Unterschiede in der Siedlungsdichte, wobei die Streuung in den letzten 20 Jahren grösser geworden ist (Abb. 10). Auf je 8 Teilflächen in Graubünden Ost variierte die Populationsdichte um 1970 zwischen 0,76 und 1,06 Revierpaaren/100 km², um 1980 zwischen 0,78 und 1,26 Revierpaaren/100 km² und um 1990 zwischen 0,84 und 1,73 Revierpaaren/100 km². Beim Vergleich der Standardabweichungen dieser Dichtewerte ergab sich ein Unterschied zwischen 1970 und 1990 (F-Test, $p < 0,05$). Die Revierdichte differiert auf den 12 Teilflächen des gesamten Kantons noch stärker (Tab. 3): Am dichtesten besiedelt ist der Jagdbezirk Hinterrhein–

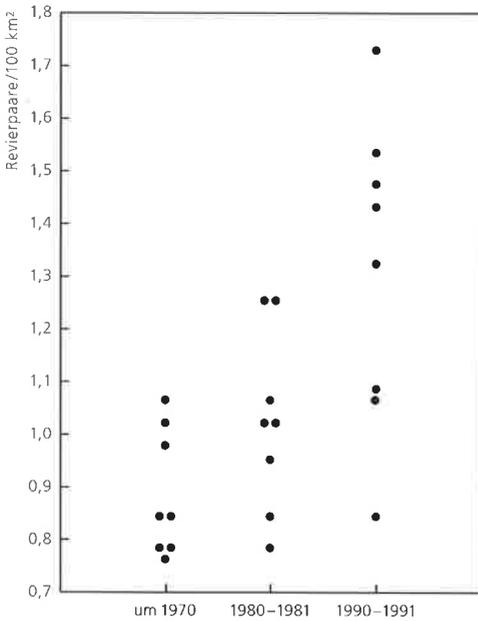


Abb. 10. Entwicklung der Revierpaardichte (Paare/100 km²) in je 8 Teilflächen von Graubünden Ost 1970–1990. Grenzen der Teilflächen wie in Abb. 1, S. 17; Teile der Jagdbezirke 3 und 12 sind zu einer Teilfläche zusammengefasst. – *Changes since the seventies in eagle density (pairs/100 km²) in 8 regions (Fig. 1) of the eastern part of the Grisons.*

Heinzenberg mit 1 Revierpaar/53 km² bzw. 1,89 Paaren/100 km² ($n = 14\frac{1}{2}$ Paare). Der Jagdbezirk Oberengadin weist mit 1 Revierpaar/120 km² bzw. 0,84 Paare/100 km² die geringste Raumbelastung auf ($n = 5\frac{1}{2}$). Ein linearer Zusammenhang mit der mittleren Höhe der Reviere bzw. der Horstplätze ist nicht auszumachen. Hingegen lässt sich die mittlere Horsthöhe mit der Höhe der Talsohlen in den entsprechenden Teilgebieten in Verbindung bringen, wobei die Standardabweichung der Horsthöhen mit den Reliefunterschieden verknüpft ist.

Die Siedlungsdichte um 1970 ist für 8 Teilflächen mit dem Brutfelsangebot korreliert ($r = 0,741$, $p < 0,05$) (Abb. 11). Dieser Zusammenhang ist um 1990 nicht mehr gegeben ($p > 0,2$). Dafür zeigt sich nun bezüglich 11 Teilflächen (Jagdbezirke 7 und 8 wurden aus methodischen Gründen vereint) eine Korrelation mit der Kammerung der Landschaft ($r = 0,756$, $p < 0,01$) (Abb. 12): Je stärker ein Gebiet in Abschnitte gegliedert ist, die Adlerreviere beherbergen können, desto mehr Paare finden Platz. 20 Jahre früher, bei geringerer Siedlungsdichte, war die Kammerung der Landschaft noch keine relevante Grösse ($p > 0,4$).

Tab. 3. Revierpaardichte und mittlere Höhenlage der Horste (1 Platz pro Paar berücksichtigt) in 12 Teilflächen (Jagdbezirke) von Graubünden 1990–1992. – *Density of eagle pairs and mean altitude of eyries (only 1 site per pair included) in 12 regions of the Grisons, 1990–1992.*

	Fläche (km ²) <i>area</i> (km ²)	Anzahl Paare <i>number of</i> <i>pairs</i>	km ² /Paar <i>km²/pair</i>	mittlere Horsthöhe (m ü.M. ± s) <i>mean altitude of eyries</i> (m asl ± SD)
1 Vorderrhein	563	9	63	1840 ± 178,40
2 Glenner	688	10	69	1595 ± 418,39
3 Hinterrhein–Heinzenberg	767	14½	53	1757 ± 306,13
4 Moesa	491	8½	58	1706 ± 210,19
5 Albula–Davos	525	7	75	1977 ± 164,69
6 Albula–Surses	441	6½	68	1894 ± 361,56
7 Oberengadin	658	5½	120	2325 ± 172,71
8 Bregaglia–Poschiavo	519	5½	94	1968 ± 238,45
9 Val Müstair–Sur Tasna	636	11	58	2051 ± 128,45
10 Suot Tasna–Ramosch	561	8	70	1929 ± 196,94
11 Herrschaft–Prättigau	643	7	92	1657 ± 192,33
12 Imboden–Plessur–V Dörfer	609	9½	64	1592 ± 286,00
Graubünden total	7106	102	70	1838 ± 305,43

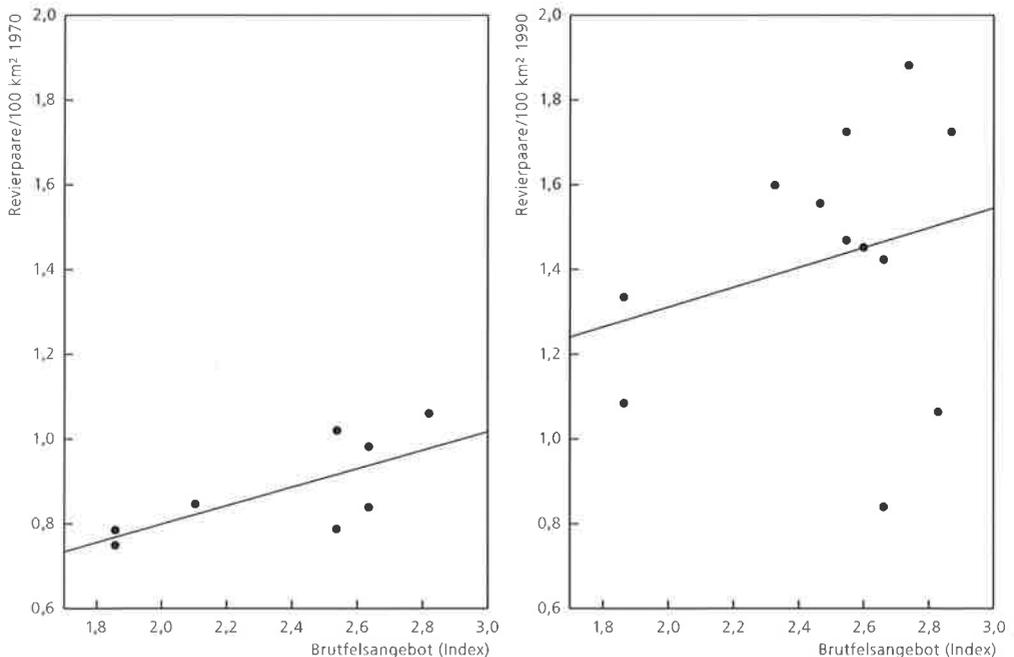


Abb. 11. Durchschnittliches Brutfelsangebot (Index berechnet auf der Basis der aktuellen Reviere 1990–1992) und Revierpaardichte (Paare/100 km²) um 1970 (links) und 1990 (rechts) in Teilflächen von Graubünden. 1970: $y = 0,341 + 0,229x$; $r = 0,741$, $p < 0,05$; $n = 8$. 1990: $y = 0,844 + 0,236x$; $r = 0,252$, $p > 0,2$; $n = 12$. – Mean availability of breeding rocks and density of eagle pairs (pairs/100 km²) in regions of the Grisons around 1970 (left) and 1990 (right).

3.3. Diskussion: Bestandsverhältnisse

Die Raumbelugung des Steinadlers folgt traditionellen Mustern, wobei auserwählte Plätze über Jahrhunderte besetzt sein können. Die Horste sind aber wohl nur in Ausnahmefällen mehr als 100 Jahre alt (vgl. Davies & Vogel 1992). Mit zunehmender Grösse werden die Reishäufen instabil und drohen abzustürzen. Fällt ein Horst hinunter, so wird gelegentlich an der alten Stelle ein neues Nest aufgebaut. Baumhorste sind besonders gefährdet, durch Stürme und Schneedruck in die Tiefe gerissen zu werden: In der Landschaft Davos sind von 8 Baumhorsten 3 abgestürzt, von denen keiner länger als 30 Jahre Bestand hatte.

Der Rückgang der Steinadlerpopulation in den Alpen im Verlauf des 19. Jahrhunderts und um die Jahrhundertwende ist durch verschiedene Autoren verbürgt (Wüst 1981, Haller 1988,

Gamauf 1991; vgl. auch Abb. 66, S. 119). Für das Verweisen einzelner Reviere gibt es jedoch nur vereinzelt Zeugnisse, und dass ein Revier längere Zeit lediglich durch einen einzelnen Reviervogel besetzt gewesen wäre, ist in Graubünden gänzlich unbekannt. Aus der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts liegen Daten zur Verteilung von Bündner Revierpaaren vor, allerdings relativ kleinräumig und nicht gezielt erhoben. Extrapolationen sind von daher nur mit Einschränkungen möglich. Aufgrund der historischen Dokumentation lässt sich aber die Bestandszunahme im Verlauf des 20. Jahrhunderts grob beschreiben: Nach einem Bestandsstief in den ersten Jahrzehnten setzte mit dem Abflauen der Verfolgung (Kap. 9) eine Phase langsamer, aber kontinuierlicher Bestandsverdichtung ein, die durch den vollständigen Jagdschutz seit dem Jahre 1952 wesentlich unterstützt wurde und sich Ende der achtziger Jahre

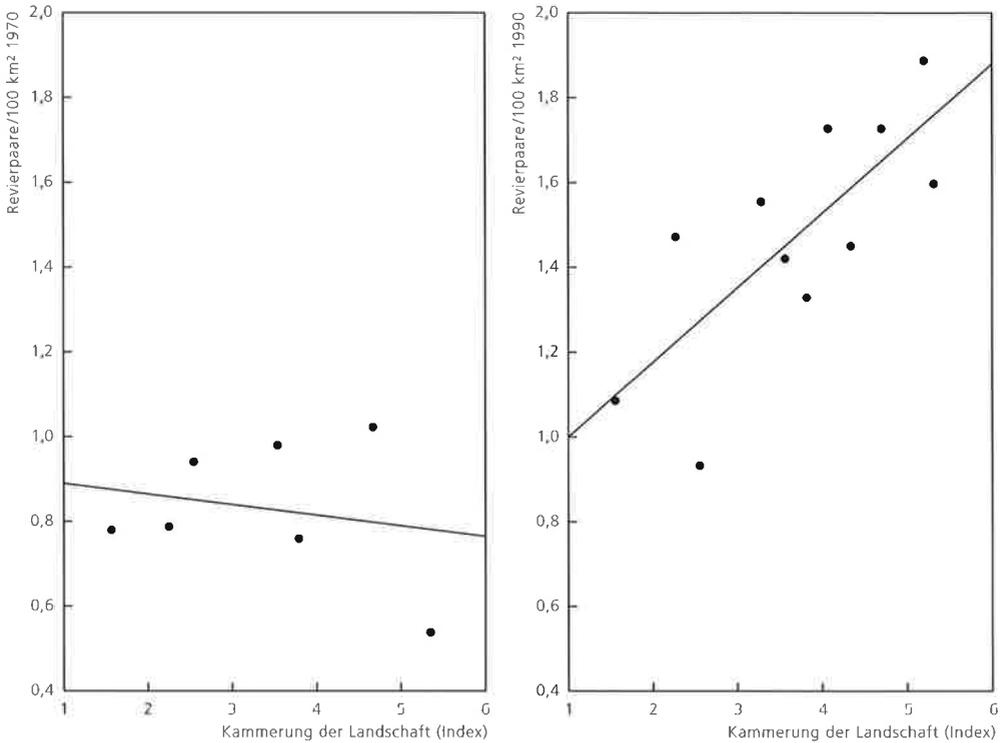


Abb. 12. Kammerung der Landschaft (Index aus der Flächengröße und der Anzahl Talsysteme mit ≥ 2 Paaren 1990–1992) und Revierpaardichte (Paare/100 km²) um 1970 (links) und 1990 (rechts) in Teilflächen von Graubünden. 1970: $y = 0,915 - 0,025x$; $r = -0,217$, $p > 0,4$; $n = 7$. 1990: $y = 0,826 + 0,175x$; $r = 0,756$, $p < 0,01$; $n = 11$. – Subdivision in landscape compartments and density of eagle pairs (pairs/100 km²) in regions of the Grisons around 1970 (left) and 1990 (right).

in einem Bestandsschub verstärkte. Mit Ausnahme dieser jüngsten Zunahme lässt sich die skizzierte Entwicklung mehr oder minder zeitgleich auch im Kanton Bern (Haller 1988), in den Bayerischen Alpen (Wüst 1981) und in Österreich (Gamauf 1991) nachweisen.

Sowohl in Graubünden als auch im Berner Oberland darf davon ausgegangen werden, dass sich die Anzahl Revierpaare zwischen dem Bestandstief zu Beginn des 20. Jahrhunderts und heute mindestens verdoppelt hat (Haller 1988). Obwohl sich aufgrund der Angaben in Studer & Fatio (1889) und der Unterlagen von Coaz (1930) keine Bestandsangaben ableiten lassen, wird doch klar, dass der Steinadler auch in dieser kritischen Zeit fast in allen Talschaften des Kantons vorkam. Die damalige

Befürchtung urbaner Bevölkerungskreise, der Adler sei unmittelbar von der Ausrottung bedroht (z.B. Anon. 1902), erweist sich in der Rückschau für Graubünden und die übrige Schweiz als zu pessimistisch. Auch in den Revierjagdgebieten Bayerns und Österreichs wurde der Revierpaarbestand unterschätzt: Berichte über das zeitweilige Verschwinden des Adlers im Berchtesgadener Land (z.B. Erhard 1922) beruhten auf ungenügenden Informationen (Wüst 1981). Schätzungen aus Österreich, die von 2–3 Revierpaaren zu Beginn unseres Jahrhunderts ausgingen (Tratz 1950), sind jedenfalls unrealistisch (vgl. Corti 1959), obwohl hier Beutegreifer besonders intensiv verfolgt wurden (Kap. 9.3).

Die Bestandszunahme hat bereits in der Pe-

Tab. 4. Gegenwärtige Revierpaardichte und Nachwuchsrate in Teilen der vitalen Alpenpopulation und in südeuropäischen Gebirgen mit suboptimalem Populationsstatus. – *Present density of eagle pairs and production in parts of the population in the Alps (in optimal status) compared to populations in montaneous regions in southern Europe (in suboptimal status).*

		Anzahl Paare	km ² /Paar	Anzahl kontrollierte Paar-Jahre	flüge juv./ Paar und Jahr	Quelle
		<i>number of pairs</i>	<i>km²/pair</i>	<i>number of pair-years</i>	<i>number of fledglings per pair and year</i>	<i>reference</i>
<i>Alpen / Alps</i>						
Graubünden CH	1970–1994	102 ^a	70 ^a	386	0,48	diese Studie
Berner Oberland CH	1987–1991	33	84	165	0,38	Jenny 1992
Westschweizer Voralpen CH	1975–1984	18	89	120	0,51	Henninger et al. 1986
Wendelfelser Land D	1983–1992	12	74	113	0,25	Bezzel & Fünfstück 1994
Ostalpen I	1989–1994	40	83	82	0,50	Tormen & Cibien 1995
Niedere Tauern A	1992–1995	11½	135	52	0,35	Zechner 1995
Haute-Savoie F	1975–1984	28	70–100	190	0,34	Estève & Matérac 1987
Queyras F	1980–1986	6	100	36	0,39	Michel 1987
Südalpen F	1979–1984	57 (67)	60–100	212	0,41	Huboux 1984a
<i>südeuropäische Gebirge / South-European mountain regions</i>						
Massif Central F	1974–1981	6 ^b	550 ^b	120	0,74	Cugnasse & Austruy 1987
Languedoc F	1974–1980	?	ca. 200 ^c	34	1,03	Clouet & Goar 1981
Zentraler Apennin I	1980–84/1981–88	23/24	ca. 680 ^c	53/135	0,89/0,72	Allavena et al. 1987/1991
	1982–1991	21		166	0,75	Zocchi & Panella 1996
Zentraler Apennin I	1979–1985	9	444 (333)	41	0,58	Magrini et al. 1987
Zentraler Apennin I	1993–1994	10	400	20	0,35	Vogeley 1996
Sizilien I	1979–1985	9 (13)	444 (308)	31	1,10	Seminara et al. 1987

^a Periode 1990–1992.

^b Teilstichprobe aus Austruy & Cugnasse 1981.

^c Berechnung Jenny 1992.

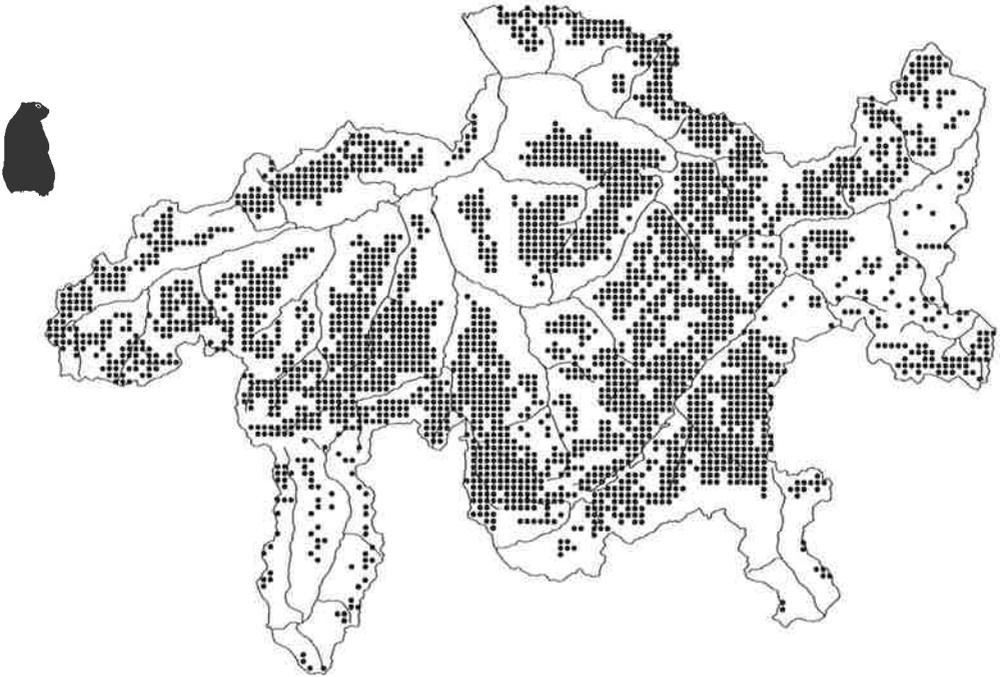


Abb. 13. Verbreitung des Alpenmurmeltieres in Graubünden 1980–1985. Jeder Punkt bedeutet mindestens eine ständige Murmeltierkolonie bezogen auf das Kilometernetz des schweizerischen Koordinatensystems. Daten von J. P. Müller, Bündner Natur-Museum, Chur; Karte von S. Capt, Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel. – *Distribution of the Alpine Marmot in the Grisons, 1980–1985.*

riode 1920–1940 im Engadin und in seiner Umgebung zu einer besonders gleichförmigen Revierverteilung geführt: Die Paare besetzten die bestgeeigneten Plätze, die auch durch genügenden Abstand von Nachbarpaaren charakterisiert sind. Der bis heute kontinuierlich gestiegene Lückenanteil ist Ausdruck des nicht ebenmässig verteilten Angebotes geeigneter Lebensräume, das bei zunehmender Dichte eine tendenziell diskontinuierliche Verteilung der Reviere bzw. der Horststandorte zur Folge hat.

Unterschiede in der aktuellen Siedlungsdichte stehen mit dem Angebot geeigneter Lebensräume in Zusammenhang. Die Beziehungen zwischen der Populationsdichte und den Standortfaktoren sind allerdings äusserst komplex und im Fall des letztlich wohl wichtigsten Parameters, der verfügbaren Nahrung, schwierig

zu erfassen. Dass sich insofern keine Korrelationen erkennen liessen, könnte zum einen mit den verfügbaren Daten aus den verschiedenen Teilflächen zusammenhängen, die lediglich auf Verbreitungsangaben, Bestandsschätzungen und Abschusszahlen beruhen. Zum anderen wirken Effekte der Territorialität, die die Beziehung zur Nahrungsgrundlage überlagern (Kap. 5.3, 8.3 und 12.2). Eine gute Nahrungsversorgung (Kap. 7) ist jedenfalls eine grundlegende Voraussetzung für das verbreitete Vorkommen des Steinadlers. In Graubünden ist diese Bedingung durch die Bestände von Murmeltier und Schalenwild seit mindestens 60 Jahren erfüllt, wobei sich die Verhältnisse in den letzten Jahrzehnten weiter verbessert haben. Von daher ergaben sich Kapazitäten für eine Zunahme der Revierpaare, doch brauchte

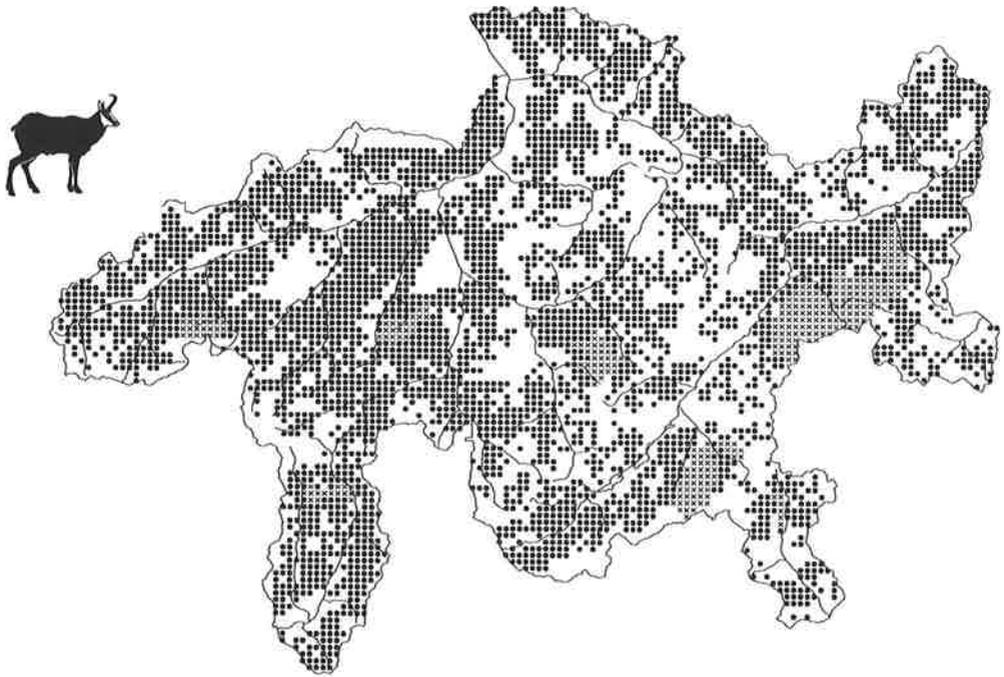


Abb. 14. Verbreitung der Gemse in Graubünden 1981–1990. Jeder Punkt bedeutet mindestens eine Erlegung von Gemswild in den Jahren 1981–1986 und 1990 bezogen auf das Kilometernetz des schweizerischen Koordinatensystems. Kreuze markieren Eidgenössische Jagdbanngebiete und den Schweizerischen Nationalpark (im E des Kantons). Daten des Jagd- und Fischereiinspektorates Graubünden; Karte von S. Capt, Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel. – *Distribution of the Chamois in the Grisons, 1981–1990.*

es hierfür auch den unmittelbaren Auslöser, den verstärkten Populationsdruck (Kap. 10).

Bei den gegenwärtigen Lebensbedingungen (grosses, gut verteiltes Nahrungsangebot, hohe Adlerdichte) sind über die Nahrung hinaus weitere Faktoren mitbeteiligt: Ein verbreitetes Brutfelsangebot fördert die Siedlungsdichte; ungünstige Brutmöglichkeiten werden nur in sonst grossräumig geeignetem Gelände akzeptiert. Bei hoher Dichte wird die Kammerung der Landschaft wichtig. Klare topographische Grenzen und eingeschränkter Sichtkontakt zwischen den benachbarten Paaren lassen offenbar eine dichtere Raumbelegung zu. Die dokumentierten, im Verlauf der letzten Jahrzehnte wechselnden Korrelationen mit dem Brutfelsangebot bzw. der Kammerung der Landschaft belegen, dass verschiedene Fakto-

ren in variierender Bedeutung die Populationsdichte mittelbar und unmittelbar beeinflussen.

Einen Einblick in das komplexe Verhältnis zwischen Revierpaarverteilung und Standortfaktoren mögen die Verbreitungskarten von Alpenmurmeltier (Abb. 13) und Gemse (Abb. 14) geben. Die Verbreitungszentren des Murmeltiers, der Hauptbeute des Steinadlers im Sommerhalbjahr (Kap. 7), decken sich nicht mit den Zonen besonders hoher Adlerpaardichte (Abb. 9). Andererseits zeigen sich bei der Verbreitungskarte der Gemse Übereinstimmungen mit der Verteilung der Adlerreviere: Im Gebiet zwischen Lugnez und Hinterrhein ist bei beiden Arten ein besonders dichtes, im Raum Davos–Oberengadin jedoch ein unterdurchschnittliches Vorkommen aus-

zumachen. Diese Parallelitäten erklären sich allerdings weniger mit der Abhängigkeit des Adlers von der Gemse als Beutetier, sondern vielmehr durch die Ähnlichkeit der Lebensraumansprüche der beiden Arten. Wo ausgeprägtes Relief mit Felsen unterhalb und oberhalb der klimatischen Waldgrenze grossräumig vorhanden ist, findet sich eine gleichförmige Verteilung aller Ressourcen sowohl für Adler als auch für Gamsen. Dies schlägt sich in einer lückenlosen Individuenverteilung bzw. in einer hohen Dichte nieder. Unter solchen Voraussetzungen tendieren die Adlerpaare zu einer gleichmässigen Verteilung, wodurch die Revierpaare bei gegebener Dichte den grösstmöglichen Abstand voneinander einhalten und somit die Belastungen und Risiken gegenseitiger Interferenz minimieren.

Der Vergleich der Siedlungsdichtewerte aus verschiedenen Arealteilen des Steinadlers verdeutlicht, dass die gleichmässige, lückenlose Verteilung von geeigneten, nahrungsreichen Jagdflächen und günstigen Horstmöglichkeiten zu höchsten Dichten führt. In den Alpen erreicht die Populationsdichte gegenwärtig in weiten Gebieten $<100 \text{ km}^2$ pro Revierpaar (Tab. 4). Die hervorragende Eignung Graubündens als Lebensraum des Steinadlers zeigt sich in den hier festgestellten Dichten, die bezogen sowohl auf grosse als auch kleine Stichproben (ganzes Kantonsgebiet bzw. Jagdbezirk Hinterrhein–Heinzenberg) zu den höchsten zählen, die bisher aus dem Alpenraum nachgewiesen worden sind. Allerdings hat erst die jüngste Bestandsentwicklung zu dieser Situation geführt; Anfang der achtziger Jahre war beispielsweise das Berner Oberland etwas dichter besiedelt als die östliche Hälfte des Kantons Graubünden (Haller 1994). Im Vergleich zu den durch viel Reliefenergie geprägten zentralen Westalpen und manchen Teilen der viel niedrigeren Randalpen beherbergt Graubünden mit seiner hohen Massenerhebung und der trotzdem insgesamt nur schwachen Vergletscherung einen besonders hohen Anteil an geeignetem Adlerlebensraum. So können die

Revierpaare lückenlos und infolge des gegebenen guten Nahrungsangebotes relativ eng aneinanderschliessen.

In anderen Alpentteilen sind ähnliche Bedingungen zu finden, wenn auch etwas kleinräumiger. Zum Beispiel im Saanenland (Berner Oberland) einschliesslich angrenzender Gebiete des Kantons Waadt wurde auf kleiner Bezugsfläche ebenfalls eine Raumbelugung von $<60 \text{ km}^2$ pro Revierpaar dokumentiert (Haller 1988, 1994; Jenny 1992; Beaud et al. 1995). Im Aostatal (I) wurden auf 350 km^2 nicht weniger als 8 Revierpaare (1 Paar/ 44 km^2) festgestellt (Fasce & Fasce 1988). Bei solchen kleinräumigen Werten sind allerdings oft methodische Vorbehalte anzubringen: So beherbergt der Schweizerische Nationalpark (169 km^2) Horste von 6 Steinadlerpaaren (1 Revierpaar/ 28 km^2). Die Adlerdichte ist hier aber nicht höher als in anderen Gebieten (Abb. 9), denn sämtliche dieser Reviervögel beanspruchen auch Gelände ausserhalb des Nationalparks.

Noch höhere Siedlungsdichten als in den Alpen sind aus Schottland (Watson 1957, Brown & Watson 1964, Watson et al. 1989, Watson et al. 1992) und den westlichen USA (Phillips et al. 1984, Phillips & Beske 1990) dokumentiert. Die höchsten Dichten betragen 1 Paar/ 29 km^2 in Montana/Wyoming, USA, (Phillips et al. 1990) bzw. 1 Paar/ 30 km^2 in Schottland (Watson et al. 1992). Sie beziehen sich auf grossräumig offene, vom Menschen höchstens extensiv genutzte Gebiete, wo so gut wie das gesamte Gelände als Lebensraum für den Steinadler zur Verfügung steht, eine optimale Ernährungssituation herrscht und überall Brutplätze errichtet werden können. In einigen Gebirgen Südeuropas, so im Massif Central und im Languedoc oder im Apennin bzw. auf Sizilien, wurden Populationsdichten festgestellt, die bis 20mal geringer sind (Tab. 4). Ursachen für solche ausgedünnte Populationen sind die angespannte Nahrungsversorgung und menschliche Nachstellung bzw. Störung sowie ein beschränktes Angebot geeigneter Lebensräume.

4. Das Revier als Lebensraum der Paare

4.1. Methodik

Unter einem Revier verstehen wir das regelmässig von einem Adlerpaar beflogene Gebiet, worin sich beide Partner (gemäss eigener Definition) zu mindestens 95 % aufhalten. Dieses Gebiet stimmt in der Regel mit dem territorial beanspruchten Bereich überein (Haller 1982, Jenny 1992). Einzelne Ausflüge blieben für die Festlegung der Reviergrenzen unberücksichtigt. Diese sind auch für den darüberliegenden Luftraum gültig. Jahreszeitlich bevorzugte Teile des Reviers werden zum Beispiel als Winter-Aktionsraum bezeichnet.

Begünstigt durch die topographischen Voraussetzungen und die relativ eng aneinandergelagerten Reviere war es im Hauptuntersuchungsgebiet möglich, einen flächigen Überblick über die Raumbelugung der Adlerpaare zu gewinnen. Einerseits fussen die Kartierungen der beflogenen Bereiche bzw. der Reviergrenzen auf Ganztagesexkursionen, die darauf ausgerichtet waren, Übersicht über die räumlichen Aktivitäten der Adler zu gewinnen. Andererseits wurden alle übrigen Adlerkontakte (z.B. solche anlässlich der Brutkontrolle) einkalkuliert. Die Grenzen der Reviere der einzelnen Paare, die äussersten regelmässig beflogenen Flächen, von wo die Adler wieder ins Revierinnere zurückkehrten, wurden auf einer Arbeitskarte eingetragen und dauernd aktualisiert. Die Flächenberechnung wurde mittels Digitalisierung auf einem geographischen Informationssystem am Amt für Umweltschutz des Kantons St. Gallen durchgeführt.

Die Habitatanalysen beschränken sich weitgehend auf die Brutplatzcharakteristik, wobei pro Revier 1 aktueller Horst berücksichtigt wurde. Normalerweise war es derjenige Platz, wo während der entsprechenden Untersuchungsperiode der erste Brutnachweis (minde-

stens Bebrütung festgestellt) erbracht werden konnte. Die Stichprobe der Horste vor 1900 geht auf Flurnamen zurück, die sich auf Brutplätze beziehen. Nur an einem kleineren Teil dieser Felsen sind Horste erhalten, so dass deren Standortcharakteristik rekonstruiert werden musste. Die Höhenlage der Horste wurde auf 20 m (bei Extremwerten auf 10 m) genau erfasst; bei der Exposition wurden 8 Sektoren unterschieden.

4.2. Ergebnisse

4.2.1. Eigenschaften der Reviere

Die Adlerreviere verfügen über einen hohen Anteil (>50 %) von offenen oder halboffenen, nicht dicht bewaldeten, zum Nahrungserwerb genutzten Flächen, die vom Menschen nur extensiv land- und forstwirtschaftlich genutzt werden. Touristische Einrichtungen finden sich zwar verbreitet, stark vom Fremdenverkehr beeinflusstes Gelände bleibt jedoch auf kleine und meist periphere Revierteile beschränkt. Die Adlerreviere sind in vielen Fällen in Landschaftskammern eingefügt; die Reviergrenzen verlaufen häufig entlang von Berggraten. Die 4 Davoser Steinadlerpaare verteilen sich im wesentlichen auf die 3 grossen Seitentäler Flüela, Dischma (Abb. 15) und Sertig und einen weniger stark gegliederten Hauptalabschnitt im unteren Landwassertal. Die heutige Populationsdichte erlaubt indes kaum eine freie Wahl topographischer Einheiten, so dass Reviere vor allem in Haupttälern unabhängig von auffälligen Landschaftsstrukturen irgendwo, meist aber entlang der Fallinie eines Hanges, aneinandergrenzen. Die stark beflogene gemeinsame Grenze der beiden extrem nahe beieinanderliegenden Reviere Flimsenstein und Trin (Abstand zwischen den aufgefrischten



Abb. 15. Dischmatal, 24. Juli 1993. Die Aufnahme wurde vom Standort der Aussichtswarte in Abb. 16 gemacht und gibt einen guten Überblick über das Revier Dischma, das sich durch seine geringe Gliederung für Untersuchungen zur räumlichen Aktivität eines Steinadlerpaars besonders eignet. – *The Dischma valley, as seen from the conspicuous perch in Fig. 16. Due to its low level of spatial structuring, the Dischma territory is particularly suitable for the study of Golden Eagle range activity.*



Abb. 16. ♀ Dischma auf der nördlichsten von 7 regelmässig eingenommenen Aussichtswarten (vgl. Abb. 28, S. 55) in der Krone einer abgestorbenen Arve; 5. Februar 1987. Der bereits zum Aufnahmezeitpunkt mindestens 20jährige Vogel wurde bis zum Abschluss der vorliegenden Arbeit (1996) im Revier bestätigt und ist damit der älteste Steinadler, der bisher in den Alpen in freier Wildbahn nachgewiesen werden konnte (vgl. Tab. 21, S. 118). Der Überlebenskampf hat Spuren hinterlassen: Am linken Fang fehlt die Aussenkralle, am rechten Fang ist nur noch die Innenkralle vorhanden. – *The ♀ Dischma on the northernmost of 7 frequently used conspicuous perches, the top of a dead Arolla pine, in February 1987. At that time she was at least 20 years old. She has been frequently observed until the end of this study in 1996 and is so far the oldest Golden Eagle ever recorded in the Alps. The struggle for survival has taken its toll: 4 claws are missing.*

1975

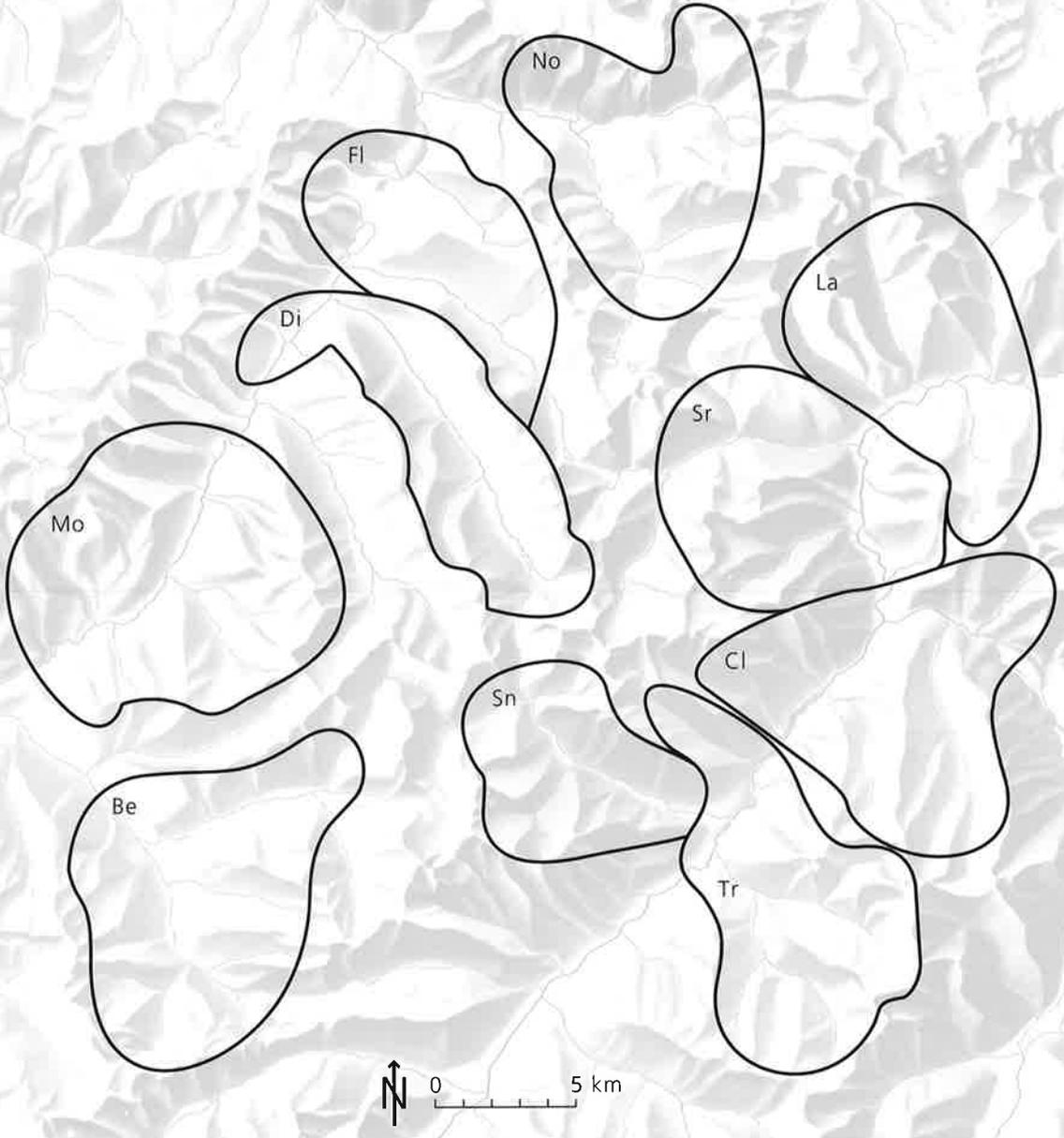


Abb. 17. Raumbelugung der Revierpaare im Grossraum Flüelapass um 1975. Eingetragen sind die Grenzen der Reviere Novai (No), Flüela (Fl), Dischma (Di), Monstein (Mo), Bergün (Be), Trupchun (Tr), SUSAUNA (Sn), Cluozza (Cl), Sarsura (Sr) und Lavin (La). Grundkarte (Reliefton und Gewässer) reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 15. 9. 1994 (ebenso bei Abb. 18). – *Distribution and home ranges of eagle pairs in the region of the Flüelapass around 1975.*

1990

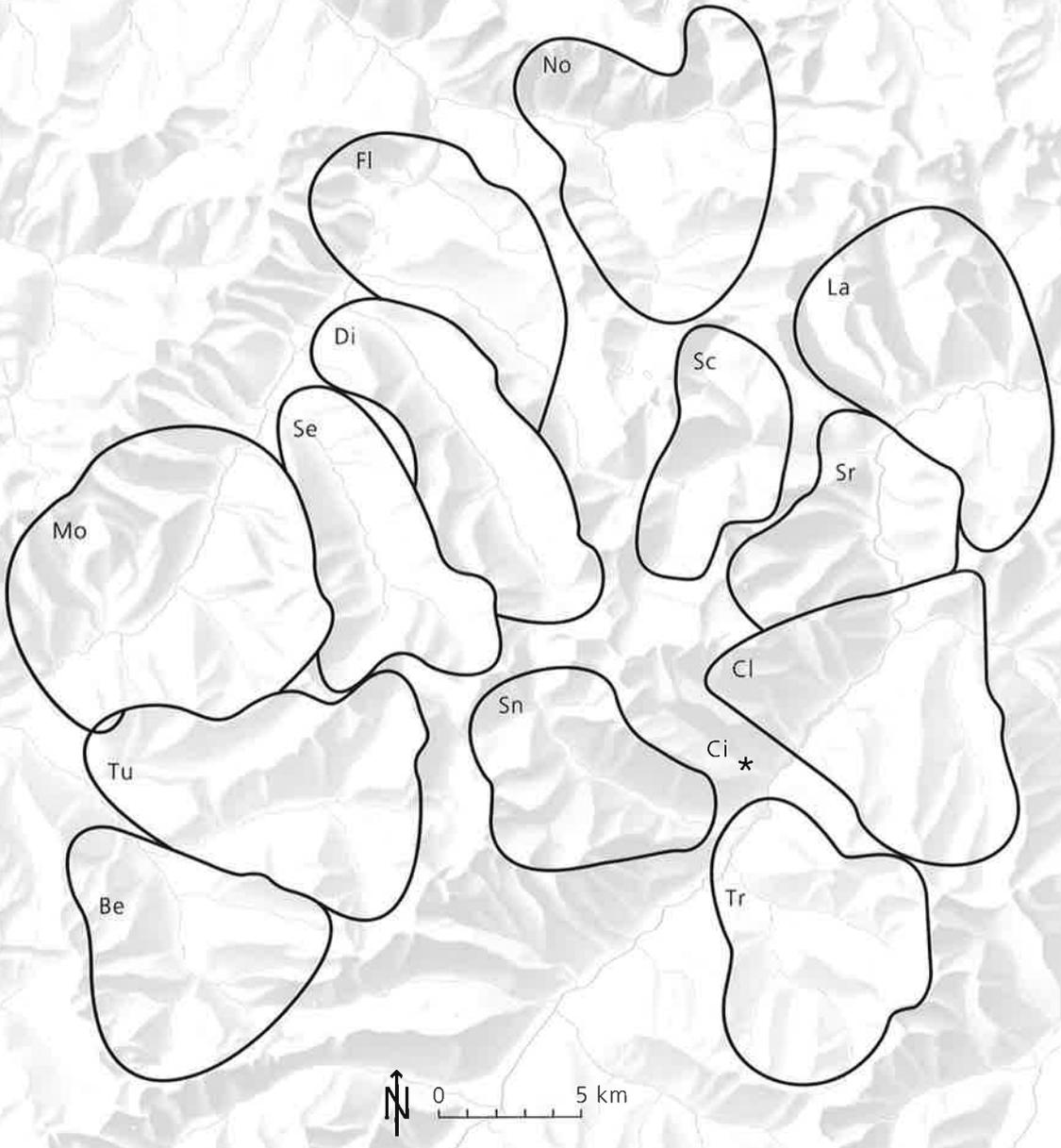


Abb. 18. Raumbelegung der Revierpaare im Grossraum Flüelapass um 1990. Eingetragen sind die Grenzen der Reviere Novai, Flüela, Dischma, Sertig (Se), Monstein, Bergün, Tuors (Tu), Trupchun, Susauna, Cluozza, Sarsura, Susasca (Sc) und Lavin. Das Sternchen bezeichnet eine Reviergründung im Jahre 1994 (Cinuos-chel, Ci). – *Distribution and home ranges of eagle pairs in the region of the Flüelapass around 1990. The asterisk marks a territory newly established in 1994.*

Horsten der beiden im Kontrolljahr 1992 nicht-brütenden Paare: 1,1 km) verläuft schräg am Hang beinahe längs zur Talrichtung.

Adlerreviere schliessen in der Regel zwei und mehr Höhenstufen ein. Auch bei den in tiefegelegene Haupttäler hinunterreichenden Revieren (mit Brutorten unter 1200 m ü.M.) erstrecken sich die Jagdgebiete bis weit oberhalb der Waldgrenze. In den obersten Talschaften mit hochgelegener Talsohle (z.B. im Oberengadin) umfassen die Reviere den subalpinen und alpinen Bereich. 5 Reviere in den innersten Alpentälern (zwischen Rheinwaldhorn und Julierpass) liegen fast gänzlich in der alpinen Zone. Die Adler leben im allgemeinen an den Talhängen und besuchen den Talgrund nur ausnahmsweise zur Nahrungsaufnahme. Im Sommerhalbjahr frequentieren die Vögel bevorzugt den Bereich von 1700–3000 m ü.M. zwischen der subalpinen Stufe und der alpinen bzw. nivalen Gipfflur. Im Winter werden vor allem bei starkem Wind ebenfalls alpine Gebiete bis gegen 3000 m ü.M. befliegen, das Aktivitätszentrum liegt jedoch in der hochmontanen und vor allem in der subalpinen Stufe auf 1500–2200 m ü.M. Die tiefstgelegenen Nachweise von Steinadlern beziehen sich auf den Talsohlenbereich des Rheintals auf 550 m ü.M.; die höchsten Adlerbeobachtungen wurden von Segelfliegern (z.B. K. Wicki) ge-

macht, die in Thermikschläuchen aufkreisende Vögel bis 4500 m ü.M. feststellten.

26 um 1990 kartierte Reviere des Hauptuntersuchungsgebietes umfassten 29–88 (M_{26} 53) km² (Häufigkeitsverteilung vgl. Abb. 48, S. 81). 3 weitere Bündner Reviere waren um 1990 28, 62 und 90 km² gross. Die Reviere sind rundlich oder länglich, wobei der grösste Durchmesser bis 15 km beträgt (Abb. 17 und 18). Mit der Bestandsverdichtung haben diverse Paare Teile ihres Reviers (zum Teil sogar mit Horststandorten) verloren. Als 1973 Paar Flüela neu auftrat und einen Teil des vorher von Paar Dischma kontrollierten Raums beanspruchte, entbrannte während Wochen eine intensive territoriale Aktivität (wodurch die damalige Brut des Dischmapaars missglückte). Durch die Etablierung von Paar Susasca im Jahre 1979 verkleinerte sich das von Paar Sarsura beflogene Gebiet von 67 auf 38 km², und die Reviergrösse von Paar Bergün nahm nach dem Zuzug von Paar Tuors 1988 von 85 auf 56 km² ab. Die Gründung von Revier Sertig 1989 hatte dagegen nur geringfügige Auswirkungen auf die Reviergrenzen der Nachbarpaare.

Paar Trupchun hat im Frühjahr 1990 seinen Revieranspruch von 71 auf 56 km² reduziert, ohne dass ihm ein zusätzliches Paar den nur noch sporadisch befliegenen, peripher gelege-

Tab. 5. Vergleich traditioneller und neuer (seit 1970 gegründeter) Reviere. – Comparison of traditional and since 1970 newly established territories. (A) mean territory size (km²) ± SD; (B) mean distance to nearest neighbour (m) ± SD; (C) mean altitude of eyries (m asl) ± SD; (D) availability of rocks for nesting (territories with many rocks : other territories); (E) site of eyries (rock >50 m : rock <50 m + tree).

	traditionelle Reviere <i>traditional sites</i>	neue Reviere <i>new sites</i>	statistische Signifikanz <i>statistical significance</i>
(A) mittlere Reviergrösse (km ²) ± s	59,2 ± 16,28 n = 17	46,8 ± 13,28 n = 12	W-Test, p < 0,025; einseitig
(B) mittlerer Abstand zum nächsten Nachbarn (m) ± s	5813 ± 2042 n = 64	4981 ± 1944 n = 29	z-Test, p < 0,05; einseitig
(C) mittlere Höhenlage der Horste (m ü.M.) ± s	1893 ± 270 n = 64	1808 ± 298 n = 29	z-Test, n.s.
(D) Brutfelsangebot (felsreiche Reviere : übrige Reviere)	46 : 18	8 : 21	4-Felder- χ^2 -Test, p < 0,001
(E) Horstlage (Fels >50 m : Fels <50 m + Baum)	33 : 31	9 : 20	4-Felder- χ^2 -Test, n.s.

nen Revierteil im Bereich Val Punt Ota streitig gemacht hätte. Ein solches hat sich dann 1994 angesiedelt. Ab 1989 wurden hier regelmässig Köder ausgelegt, um Einzeladler für die radiotelemetrische Überwachung zu fangen (Kap. 6.1). Ob die dadurch hohe Präsenz von Einzeladlern mit der weitgehenden Abkoppelung dieses Revierteils im Zusammenhang steht, lässt sich nicht beurteilen. Sicher ist jedoch, dass sich im Frühjahr 1990 keine Partnerwechsel ereigneten. Paar Bivio schränkte seine Aktivitäten bei gleichbleibendem Bestand an Beutetieren ab etwa 1987 ebenfalls auf einen arrondierten Revierteil ein, worauf 1991 ein weiteres Paar die aufgegeben Zone besetzte.

Grösse und Form der Reviere werden durch die naturräumlichen Voraussetzungen (z.B. durch die Lage von Jagd- und Brutgebieten), aber auch durch die Besiedlungsgeschichte bestimmt. Der Vergleich der traditionellen und der (seit 1970) neu gegründeten Plätze zeigt Unterschiede (Tab. 5): Traditionelle Reviere sind allgemein grösser als neu gegründete ($59 : 47 \text{ km}^2$), und der Abstand zum nächsten Nachbarn (Distanz zwischen aktuellen Horsten) ist generell grösser bei traditionellen als bei neuen Paaren ($5,8 : 5,0 \text{ km}$).

4.2.2. Charakteristik der Brutplätze

Geeignete Horststandorte (Abb. 22, 23 und 25) finden sich in Graubünden fast überall an Talhängen. In Frage kommen mehr oder minder überdachte Stellen in Felsen unterschiedlicher Grössenordnung und Gesteinsart sowie in alten Nadelbäumen nahe am Stamm und meist in der oberen Hälfte. Die Dimension der Horste variiert beträchtlich, von einer wenige Zentimeter hohen Auflage von Nistmaterial, auf der der brütende Adler gerade Platz findet, bis zu 3 m hohen, riesigen Anhäufungen von Knüppeln und Reisern. Pro Revier gibt es meist mehrere Horste, alte, nicht mehr aktuelle Standorte und intakte Plätze, die meist abwechselnd (manchmal auch periodisch aufeinanderfolgend) benutzt werden (Abb. 20). Felshorste sind zahlreicher als Baumhorste. Solche waren während langer Zeit fast unbekannt, haben in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts jedoch

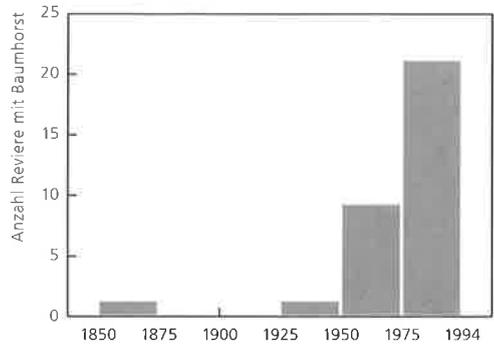


Abb. 19. Die zunehmende Anzahl Reviere mit mindestens einem bekannten Baumhorst in 25-Jahres-Ab schnitten seit 1850. Der Revierpaarbestand Graubündens ist in den letzten 100 Jahren dauernd grösser geworden und hat sich etwa verdoppelt; er betrug 1994 107 Paare. – Increase since 1850 in numbers of territories per 25 years with at least one known arboreal nest site. The number of eagle pairs in the Grisons approximately doubled during the last century to 107 in 1994.

markant zugenommen (Abb. 19): Im Hauptuntersuchungsgebiet wurden von 26 Revierpaaren zwischen 1970 und 1994 (nur ein Teil der Paare seit 1970 vorhanden bzw. ununterbrochen kontrolliert, vgl. Tab. 17, S. 107) 93 Horste zur Brut benützt (mindestens Bebrütung festgestellt): 75 Horste (81 %) lagen in Felsen, 18 Horste (19 %) auf Bäumen (7 Arven, 6 Fichten, 4 Lärchen und 1 Waldföhre). In 20 der 103 Bündner Reviere um 1990 fanden sich Baumhorste, doch sind diese nur in 4 Revieren in der Überzahl. Auch die Weisstanne und die Bergföhre wurden als Horstbäume festgestellt.

Im Revier Vals sind insgesamt 13, im Revier Pigniu 12 Horststandorte bekannt. Allerdings sind die meisten dieser Plätze alt, und sie werden gegenwärtig nicht mehr befliegen. In 23 Revieren, die seit 15 und mehr Jahren besetzt sind, wurden in der Periode 1970–1994 1–8 ($M_{23} 4,0$) Horste zur Brut benützt (Abb. 21). Wechselhorste können nur wenige Meter auseinanderliegen; im Dischmatal gibt es zwei Horstbäume, die je zwei Horste tragen. Die maximale Entfernung zwischen Wechselhorsten desselben Paares beträgt 6,1 km, eine Distanz, die sich auf verschiedene

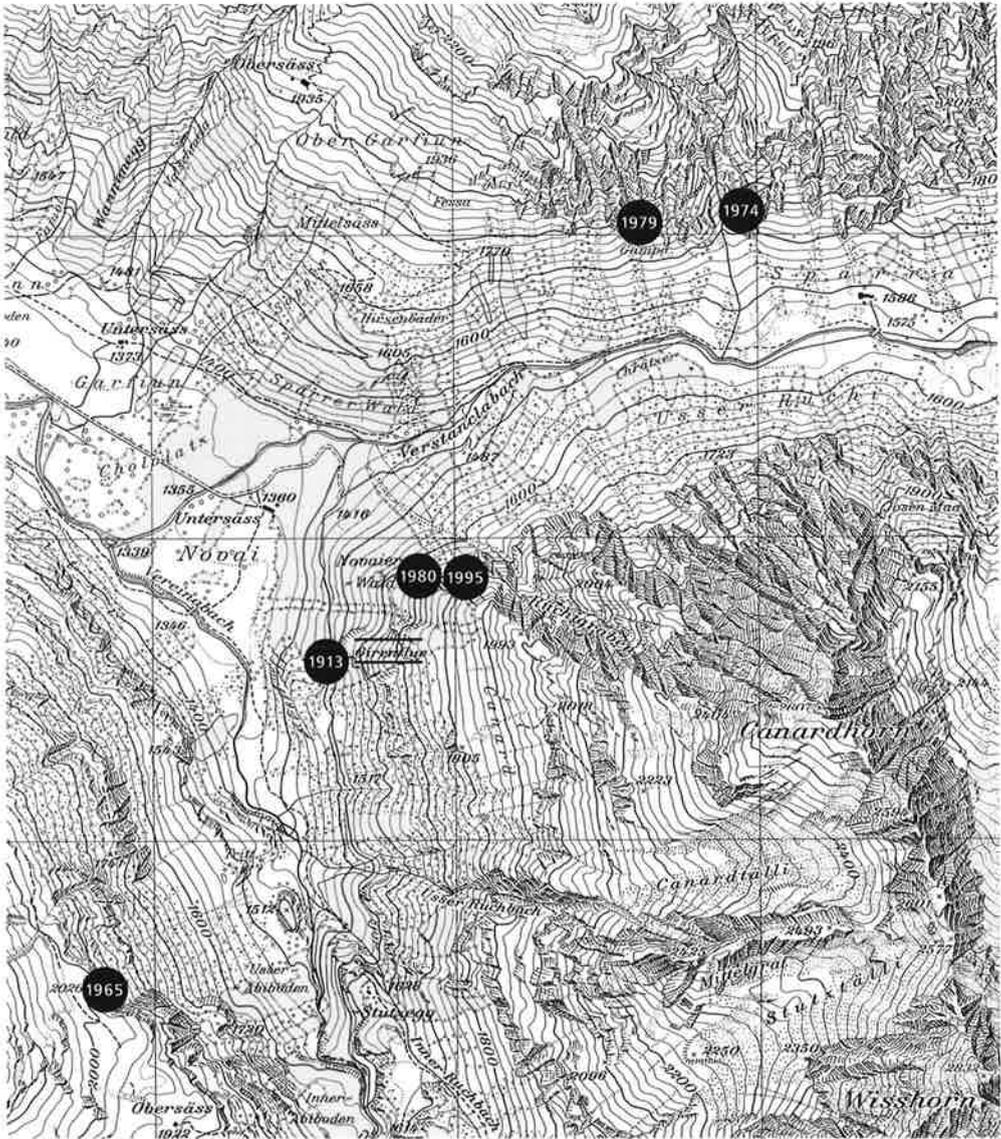


Abb. 20. Lage der 6 Adlerhorste im Revier Novai. Ausschnitt aus der Landeskarte 1 : 25000, Blatt 1197 (Davos). Die Linien des Koordinatennetzes verlaufen im Abstand von je 1 km. Der Flurname «Girenflue» bezeichnet einen alten, heute noch bestehenden Horst, der 1913 besetzt war. Ab den sechziger Jahren wurden weitere Horste gefunden; die Jahreszahl gibt die bis 1995 letzte Brut am betreffenden Platz an. Karte reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 28. 9. 1995. – Location of the 6 eagle eyries in the Novai territory. «Girenflue» marks an old still existing nest which was occupied in 1913. After the sixties more eyries have been found; the year given indicates the last breeding record until 1995.

Täler im Revier Girensplitz bezieht (Horste im Stägentobel und in der Chrüzbleis). Im Revier Err haben in 18 Jahren 10 erfolgreiche und 3 verunglückte Bruten stets im selben Horst stattgefunden (B. Bischoff).

Die Höchstzahl von 8 benützten Horsten bezieht sich auf Revier Klosters, wo das Brutgebiet im Verlauf der Untersuchungsperiode vorübergehend gewechselt wurde, offenbar in Zusammenhang mit dem in den späten siebziger Jahren aufgekommene Hängegleitersport. Es waren damals Deltas, die in engster Nachbarschaft zu den Adlerhorsten auftraten: Die Piloten starteten von der Bergbahnstation direkt oberhalb des traditionellen Brutgebietes und nutzten die guten Thermikverhältnisse im Bereich der Brutfelsen aus. In den Perioden 1955–1975 sowie 1988–1995 bezogen die Adler ausschliesslich Horstplätze in diesem bereits durch (alte) Flurnamen dokumentierten Brutgebiet oberhalb von Mezzaselva. Zwischen 1977 und 1987 wurde mit Ausnahme von 1978 stets einige Kilometer weiter östlich auf je einem Baumhorst im Schlappintobel bzw. oberhalb Klosters gebrütet, ausserhalb des Bereichs der Flugsportler. Auch 1978 wurde hier ein Horst vorbereitet; nach einem grossen Schneefall wechselte das Paar den Horst wenige Tage vor der Eiablage und brütete in einem so gut wie kaum hergerichteten alten Horst im traditionellen Brutgebiet. Seit 1988 wird wieder ausschliesslich hier genistet, und zwar mit grossem Erfolg: 5 gelungene Bruten in 7 Jahren. Offenbar haben sich die Adler an die nun sehr zahlreichen Gleitschirme gewöhnt.

In den Haupt- und den grösseren Seitentälern gibt es Horste irgendwo am Hang, in kleineren Seitentälern oft nahe an den Hangschultern am Talaustritt. Die Höhenlage der Horste variiert stark, doch befinden sich die meisten Plätze im obersten Waldgürtel, zwischen 1700 und 2200 m ü.M., in günstiger Lage für den Beutetransport aus den höhergelegenen Jagdgebieten (Abb. 24 und 25). Die unter 1400 m ü.M. gelegenen Horste befinden sich im Bereich der tief eingeschnittenen Täler in Nordbünden (in einem Fall auch in der unteren Val Calanca). Die hohen Standorte über 2200 m ü.M. sind auf die zentralen Gebirgsräume beschränkt.

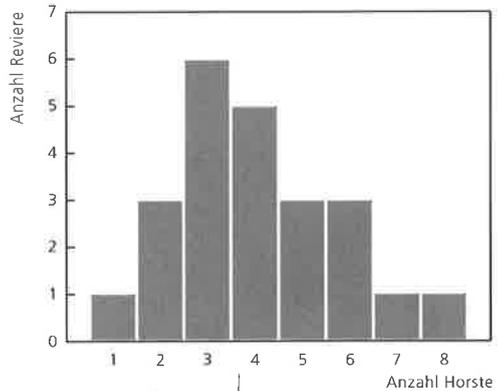


Abb. 21. Anzahl besetzter Horste (mindestens Bebrütung festgestellt) pro Revier im Hauptuntersuchungsgebiet und in 4 weiteren Bündner Revieren (Frisal, Vrin, Langwies, Bernina) 1970–1994. Reviere, die nach 1980 gegründet worden sind, blieben unberücksichtigt. – Total number of eyries occupied per territory in the main study area and in 4 additional territories outside it, 1970–1994, excluding territories established after 1980.

Die tiefstgelegenen zur Brut benützten Horste Graubündens befinden sich auf 750 m ü.M. in der Ruin Aulta (G. Sutter) und auf 880 m bei Rueun bzw. 1000 m bei Waltensburg. Die höchsten erfolgreich besetzten Horste liegen auf 2480 m ü.M. in der Val Susauna, auf 2500 m in der Val Trupchun und auf 2630 m bei Bivio am Julierpass. Die Höhenlage der Baumhorste erstreckt sich zwischen 900 und 2200 m ü.M.

Die Vertikalverteilung der Horste hat sich seit 1950 kaum verändert (Abb. 24): Die mittlere Horsthöhe betrug in den fünfziger Jahren $1868 \pm 246,1$ m ü.M. und um 1990 $1838 \pm 305,4$ m. Einzig die wenigen mehr als 2400 m hoch gelegenen Plätze existierten vor Jahrzehnten offenbar noch nicht. Traditionelle und neue Brutplätze unterscheiden sich bezüglich Höhenlage fast ebensowenig (Tab. 5). Gegenüber den durch Flurnamen charakterisierten Adlerfelsen (die auf die Zeit vor 1900 zurückgehen) zeigen sich unter der Voraussetzung der Vergleichbarkeit der Stichproben allerdings Unterschiede: Diese alten Plätze lagen im Mittel nur $1645 \pm 295,0$ m hoch (z-Test, $p < 0,01$).



Abb. 22. ♀ Monstein hudert auf einem Felshorst; 5. Juni 1993. Das Nest liegt am vorderen Rand einer Höhle und ist durch einen grossen Überhang geschützt. Am Unterrand des Horstes blühen Alpenreben *Clematis alpina*. – The ♀ Monstein brooding in a cliff eyrie. The nest is at the front edge of a cave sheltered by an overhanging rock.



Abb. 23. ♀ Monstein (dasselbe Individuum wie in Abb. 22) hudert auf einem Horst im obersten Teil einer Fichte; 31. Mai 1995. Verschiedene Hinweise deuten darauf hin, dass sich dieses Tier bereits Anfang 1979 als etwa 4-jähriger Vogel im Revier Monstein ansiedelte, nachdem das zuvor ansässige ♀ krankheitshalber ausgefallen war. Der Adler war gegenüber dem Beobachter bemerkenswert wenig scheu, ein Verhalten, das bereits anlässlich regelmäßiger Horstkontrollen im Jahre 1980 auffiel. – *The same individual as in Fig. 22 (♀ Monstein) brooding on an eyrie near the top of a spruce in May 1995. This eagle probably occupied the territory as an approximately four year old bird in 1979. This individual showed only little shyness towards the observer.*

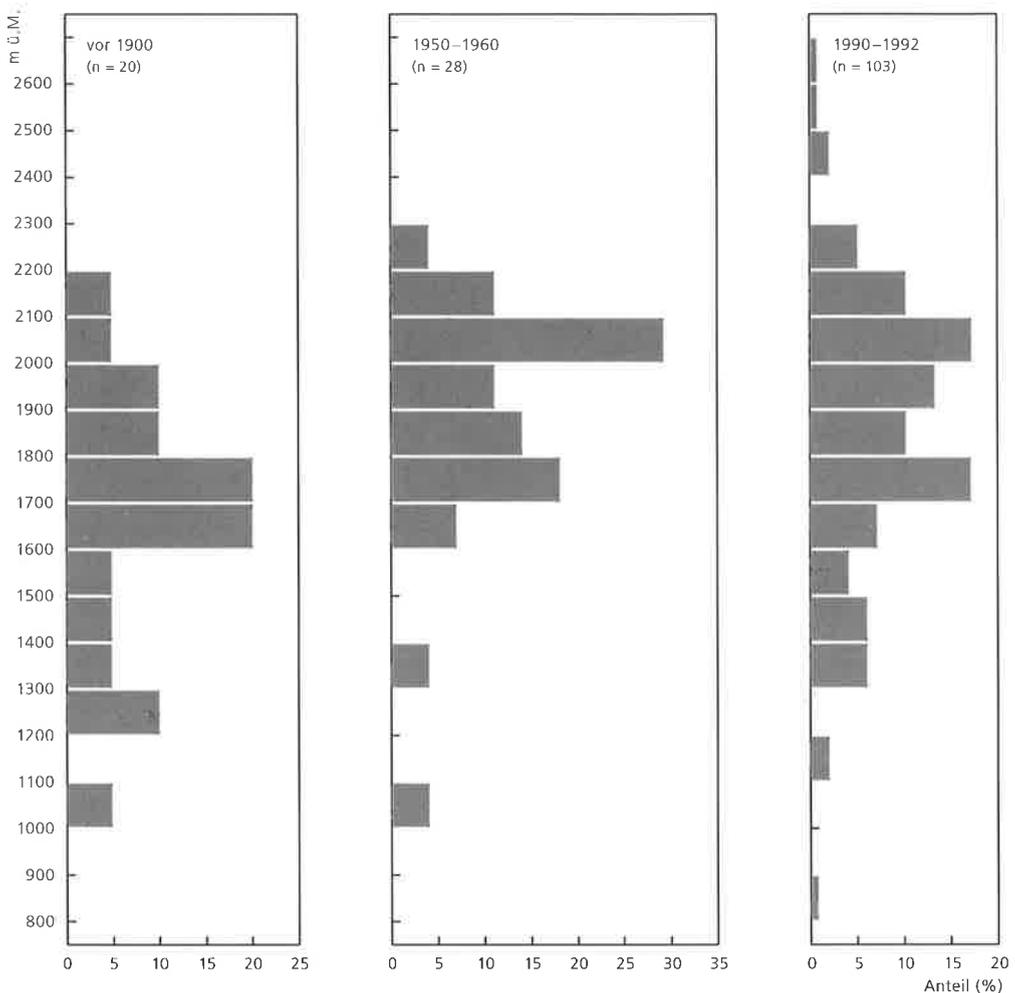


Abb. 24. Prozentuale Höhenverteilung der Horste (nur 1 Platz pro Revier berücksichtigt) in verschiedenen Zeitabschnitten. Die Daten vor 1900 gehen auf Flurnamen zurück. – *Altitudinal distribution of eyries in different periods (only 1 site per territory). Data before 1900 refer to old names of sites.*

Horste wurden in allen Expositionen gefunden, wenn auch in unterschiedlicher Häufigkeit. Die Expositionsverteilung von 103 Horsten (pro Revier nur 1 Platz berücksichtigt): N 8, NE 9, E 6, SE 17, S 13, SW 13, W 25, NW 12. Die früher noch häufiger gewählte Westlage wird heute weniger stark bevorzugt; in den nun zahlreicheren Revieren steht diese Exposition nicht mehr frei zur Verfügung (Tab. 6). Bei den Brutfelshöhen zeigt sich Entsprechendes nur beschränkt: Unterschiede im

Brutfelsangebot sind zwar zwischen traditionellen und neuen Revieren gegeben (Tab. 5); Horste in kleinen Felsen (die aber in der Regel trotzdem nur mit Seilhilfe zu erreichen sind) waren aber früher nicht wesentlich seltener. In den fünfziger Jahren bezogen sich von 27 Plätzen 12 auf Felsen <50 m; bei den durch Flurnamen bezeichneten, alten Brutfelsen traf dies auf 9 von 20 Horsten zu. Brutplätze in hohen Felsen mit Abgründen bis mehrere hundert Höhenmeter bieten zwar einen hervorragenden

Tab. 6. Anteile der Horstexposition West in verschiedenen Stichproben (pro Revier 1 Horst berücksichtigt; die Daten vor 1900 gehen auf Flurnamen zurück). In allen Stichproben ist die Horstexposition West unter den 8 unterschiedlichen Sektoren am häufigsten. – *Number and percentage of eyries facing west (1 site per territory). This exposure was most frequent in all samples comparing 8 categories.*

	Anzahl Horste	davon solche in W-Exp.	%
	<i>number of eyries</i>	<i>western exposure</i>	
vor 1900	20	10	50
1950–1960	28	11	39
1990–1992	103	25	24
traditionelle Reviere <i>traditional sites</i>	64	17	27
seit 1970 neu bezogene Reviere <i>new sites (since 1970)</i>	29	5	17

Schutz vor menschlichem Zugriff, doch sind diese Standorte oft allgemein bekannt. Kleine, im Wald befindliche Brutfelsen und Baumhorste liegen meist sehr versteckt; sie werden daher ohne gezielte Suche kaum gefunden und bleiben so ungestört.

Der Zugang zu den meisten Brutgebieten ist beschwerlich, besonders zur Bebrütungszeit, wenn in der Regel noch viel Schnee liegt. Auch bei den einzelnen Horsten, die nahe an menschlichen Aktivitätszonen liegen, wird der unmittelbare Horstbereich kaum begangen. Ein Felshorst in einer 20 m hohen Wand liegt nur 25 m über dem Grund eines kleinen, beim Horst fast horizontal verlaufenden Tälchens. Ein anderer Felshorst hat seinen Standort lediglich 50 Höhenmeter oberhalb eines befahrbaren Weges nahe einer Alphütte. Ein dritter Platz befindet sich in Felsen 100 m horizontal vom Portal eines Tunnels einer Nationalstrasse entfernt. Einzelne Baumhorste wurden in wenig steilen, felsarmen parkartigen Arven-Lärchenwäldern nahe der Waldgrenze gefunden, in einem Fall nur 4 m über dem Boden.

Zwei Adlerhorste entstanden durch die Übernahme und den Ausbau von Brutplätzen

des Kolkkraben. Andererseits waren Turmfalken *Falco tinnunculus* mindestens einmal Folgebrüter in Adlerhorsten. In zwei vom Steinadler aufgebauten Horsten zog später der Uhu Junge auf. Nachdem das ansässige Adlerpaar sein Revierzentrum talaufwärts verlagert hatte, pflanzte sich 1988 ein Uhu paar in einem vier Jahre zuvor noch vom Adler besetzten Horst bei Marmorera erfolgreich fort (B. Bischoff). 1991 brütete der Uhu wieder an diesem Platz, doch wurde das Gelege am 7. Mai verlassen, unmittelbar nachdem ein neu etabliertes Steinadlerpaar den Brutfelsen mehrfach nahe umflogen hatte. Ein anderes neu aufgetretenes Steinadlerpaar verdrängte 1987/1988 ein Uhu paar bei Tschivrv: Seit die Adler denselben 600 m breiten und 250 m hohen Felskomplex als Brutgebiet beanspruchen wie vormals die Uhus, haben sich die Grosseulen aus diesem Bereich zurückgezogen (W. Gross).

4.3. Diskussion: Revierverhältnisse

Der Vergleich der Lebensräume des Steinadlers in seinem riesigen holarktischen Areal lässt die wichtigsten Ressourcen erkennen: Grosse offene oder halboffene (nicht dichtbewaldete) Jagdflächen, die vom Menschen lediglich extensiv genutzt werden, die Verfügbarkeit adäquater Beutetiere und geeignete Stellen für die Errichtung von Horsten. Verlässliche Informationen zu den quantitativen Raumansprüchen sind in der Literatur nach wie vor selten, ein Umstand, der auch auf methodische Probleme zurückzuführen ist. Die Angaben zur Reviergrösse in den Bayerischen Alpen (Bezzel & Fünfstick 1994) passen indes mit 35–70 (M_{11} 53) km² zu den in Graubünden festgestellten Werten. Im gesamten Artareal messen die kleinsten bisher beschriebenen Reviere 12–20 km² (Gordon 1955, Collopy & Edwards 1989, Ikeda 1991), wobei saisonal nur Teile davon genutzt werden können (Kap. 5 und 7). Andererseits gibt es Adlerpaare, die mehr als 200 km² regelmässig befliegen (Besson 1967, Zechner 1995). Im Zuge der Bestandszunahme der Alpenpopulation sind allerdings viele Reviere verkleinert worden, und heute ist in Graubünden kein Revier mit mehr



Abb. 25. In der Felswand rechts typischer Adlerhorst knapp unterhalb der Waldgrenze; Revier Sarsura, 14. Oktober 1978. Die Aufnahme bietet einen Ausblick in das Nachbarrevier Lavin mit der Val Sagliains und dem Piz Linard 3411 m ü.M. im Hintergrund und zeigt einen typischen Ausschnitt aus dem Steinadlerlebensraum des Hauptuntersuchungsgebietes. – *In the rock face on the right a typical eagle eyrie just below the timberline. The outlook over a part of the neighbouring territory shows the typical habitat of the Golden Eagle in the main study area.*



Abb. 26. ♀ *Sarsura* mit etwa 50 Tage altem Nestling am selben Horst wie in Abb. 25; 24. Juni 1991. Das Gesicht des ad. ♀ zeigt Merkmale hohen Alters: Die geringe Fülligkeit und die fahle Färbung der Hautpartien im Bereich des Schnabels sowie den Unteraugenwulst. – *The ♀ Sarsura and its 50 days old eaglet in the same nest as in Fig. 25. The slack skin and the pale colouring around the bill as well as a bulge below the eye indicate the old age of this ♀.*

als 100 km² bekannt, obwohl solche Flächenbelegungen vor Jahrzehnten offenbar die Regel waren (Glutz von Blotzheim 1962, Buchli 1970).

Der Raumannspruch wird von verschiedenen Faktoren (nicht nur vom Nahrungsangebot) beeinflusst. Ein Zusammenhang zwischen Reviergrösse und Beutetierbestand war nicht erkennbar; einzelne grosse Reviere wie Bernina, Cluozza und Lavin weisen gegenüber kleinen Revieren wie Ova Spin, Susasca und Nügli eine mehrfache Zahl an potentiellen Beutetieren auf. Paar Trupchun verfügt auch nach der Revierverkleinerung im Jahre 1990 über einen Raum mit ganzjährig weit überdurchschnittlichem Nahrungsangebot: Im Sommer sind es mehr als 1000 Stück Schalenwild und eine starke Murmeltierpopulation, im Winter liegt der Huftierbestand bei mindestens 700 Individuen.

Die Unterschiede in den Dimensionen traditioneller und neuer Reviere weisen darauf hin, dass die Reviergrösse vor allem auch von Traditionen abhängig ist. Grosse Reviere verfügen in der Regel über zentral gelegene, südorientierte Aufwindplätze, die raumgreifende, energiesparende Dislokationen ermöglichen. Solche Thermikhänge finden sich beispielsweise im Revier Monstein am Steigrügg, im Revier Lavin am Piz Chapisun und im Revier Bernina am Piz Albris. Dies ist ein Hinweis, dass der optimal beflegbare Raum, die Erreichbarkeit der verschiedenen Revierteile in nützlicher Frist und mit vertretbarem Energieaufwand, einen zentralen Faktor bei der Festlegung des Raumannspruchs bedeuten könnte.

Besonders grosse Reviere sind unter den heute gegebenen Bedingungen mit häufigen Territoriumsverletzungen - durch Einzeladler keinesfalls nur von Vorteil (Kap. 5 und 6): Der Aufwand für territoriale Aktionen steigt mit der Grösse der verteidigten Fläche stark an. Insofern erscheinen die spontanen, nicht durch neu etablierte Paare erzwungenen Revierverkleinerungen der Paare Trupchun und Bivio verständlich. Seit die Adler der Val Trupchun und anderer Reviere weniger grosse Flächen beanspruchen, hat der Bruterfolg tendenziell zugenommen (Tab. 20, S. 113). Verschiedene Paare halten indes nach wie vor an grossen Re-

vieren fest (z.B. Paare Bernina, Cluozza, Lavin). Der Bruterfolg ist zwar gering, der Revierbesitz garantiert aber einigermaßen stabile Lebensverhältnisse (Kap. 8.3 und 9.3).

Mit der Bestandserholung im Verlauf des 20. Jahrhunderts bzw. der höheren Dichte der Revierpaare geht eine verstärkte Konkurrenz einher, die einzelne Paare zwingt, mit eingeschränkten Ressourcen zurechtzukommen oder neue zu erschliessen. Dabei wird die Nähe zum Menschen nicht mehr so ausgeprägt gemieden wie noch vor Jahrzehnten. Dies gründet auch auf der gestiegenen Toleranz der Bevölkerung gegenüber den Beutegreifern und der ausgeprägten Lernfähigkeit des Steinadlers. Diese Eigenschaft wird durch Erfahrungen mit Beizadlern belegt (Baumgart & Zenker 1969, Loew & Santantonio 1993) und ist für die auf langes individuelles Leben ausgerichtete Art von existentieller Bedeutung. Die weniger strikte Feindvermeidung bezieht sich vor allen Dingen auch auf den Neststandort, bei dem Steinadler allgemein recht flexibel sind (vgl. Phillips & Beske 1990). Durch das verbreitete Angebot von geeigneten Felsen oder Hochwäldern zur Errichtung von Horsten sind die Brutmöglichkeiten für Steinadler in Graubünden kaum eingeschränkt.

Die Höhenverteilung der Horste ist Ausdruck davon, dass der Steinadler mit verschiedenen Lebensbedingungen zurechtkommen kann. Die 1991 bei Bivio überwachte Brut auf 2630 m Höhe ist eine der höchstgelegenen der Alpen. Horststandorte in Lagen zwischen 2500 und 2700 m ü.M. sind ebenfalls in den italienischen und französischen Alpen sowie im Wallis gefunden worden (Brichetti 1982, Martinot 1983, Framarin 1986, Oggier 1994), doch wurden hier entweder keine erfolgreichen Bruten festgestellt, oder dann liegen die Nachweise lange zurück. Eine weitere hoch gelegene erfolgreiche Brut fand der Autor 1994 auf 2460 m Höhe bei Zmutt, Zermatt VS. Die vor 100 und mehr Jahren im Durchschnitt offenbar weniger hoch gelegenen Horste könnten durch die damals (bei geringerer Siedlungsdichte) grösseren Reviere erklärt werden: Dort ist der Brutplatz mit Vorteil tiefer angelegt, damit Beute von weither energiesparend herangebracht werden kann.

In Zusammenstellungen über Horstexpositionen aus verschiedenen Alpentteilen (Couloumy 1987, Bocca 1989, Pedrini 1991, Bezzel & Fünfstück 1994, Tormen & Cibien 1995, diese Studie) sind stets alle Himmelsrichtungen vertreten. Entsprechend dem variierenden Angebot geeigneter Felswände weichen die Verteilungen erheblich voneinander ab. Trotzdem wirken klimatische Faktoren bei der Brutplatzwahl mit: Die frühere Bevorzugung der Westexposition könnte damit zu tun haben, dass im Untersuchungsgebiet in diesen Lagen ein optimales Verhältnis gegeben ist zwischen einem moderaten Mikroklima und günstigen Aufwindbedingungen für energiesparende Dislokationen zum Horst und von diesem weg. Im Vergleich verschiedener geographischer Räu-

me werden die klimatischen Abhängigkeiten deutlicher: Horste im hohen Norden sind hauptsächlich in südlichen Richtungen orientiert (Alaska/Kanada: Ritchie & Curatolo 1982, Poole & Bromley 1988, Morneau et al. 1994; Schweden: Tjernberg 1983b). In heißen Klimaten werden Südexpositionen hingegen oft gemieden, so in Südspanien (Jordano 1981), Sizilien (Seminara et al. 1987), Montenegro/Serbien (Grubač 1988) und in Israel (Bahat 1991). Bereits Mosher & White (1976) wiesen darauf hin, dass Nestlinge im Alter von weniger als sechs Wochen gegenüber Hitze-stress sehr empfindlich sind, und zeigten als erste Zusammenhänge mit Horstexpositionen entlang eines Breitengradienten in Nordamerika auf.

5. Räumliches Verhalten, Aktivität und Territorialität der Reviervögel

5.1. Methodik

Die Protokollierung der beobachteten Adler erfolgte chronologisch, wenn immer möglich detailliert nach einem festgelegten System: Notiert wurden Individuum, Tageszeit bzw. Dauer, Gebiet und Aktivität, wobei Veränderungen fortlaufend zu registrieren waren. Abkürzungen für Individuen und Aktivitäten sowie Numerierungen für Raumzuordnungen erlaubten rasche Datenaufnahmen. Die in der vorliegenden Arbeit enthaltenen Angaben zur Tageszeit beziehen sich auf die mitteleuropäische Zeit MEZ. Die Raumbesetzung verschiedener Paare konnte eingehend untersucht werden. Deren Bezugsräume wurden in (numerierte) Einheitsflächen eingeteilt (Abb. 27 und 28), welche (meist in rechteckiger Form und in Längsrichtung entlang der Talachse orientiert) einen Kompromiss darstellen zwischen einheitlicher landschaftlicher Charakteristik und den Möglichkeiten der räumlichen Zuordnung von Steinadlerbeobachtungen.

Die bezüglich ihres räumlichen Verhaltens genau untersuchten Paare wurden in Ganztagesexkursionen von günstigen Beobachtungspunkten aus überwacht und mit dem Wagen oder oft zu Fuss verfolgt. Für die Mobilität im Gelände erwies sich das Flair des Autors für den Laufsport als vorteilhaft. Bei fehlendem Kontakt wurden die Vögel im ganzen in Frage kommenden Gebiet gesucht. Besonderes Augenmerk galt auch dem Auftreten von Einzelvögeln innerhalb und ausserhalb von Revieren sowie der Territoriumsverteidigung. Unter einer territorialen Aktion bzw. einem Luftkampf verstehen wir einen Angriff eines oder beider Revierinhaber auf einen Fremdadler, wobei Körperkontakt festgestellt werden musste. Bei den revierspezifischen Datenzusammenstellungen aus den Jahren 1979 bzw.

1980 (Abb. 30) wurde das Kriterium des Körperkontaktes durch den Nachweis der unverzüglichen Verfolgung erweitert.

5.2. Ergebnisse

5.2.1. Verhalten der Reviervögel in Raum und Zeit

Dank den topographisch überaus günstigen Beobachtungsbedingungen im Revier Dischma (Abb. 15, S. 36) konnte ein detaillierter Einblick in die raum-zeitliche Aktivität eines Adlerpaars während der Nestlingszeit 1979 gewonnen werden (Abb. 27 und 28). Damals war ein Baumhorst nahe am linken Talausgang mit einem Jungadler besetzt. ♂ und ♀ waren während 74 bzw. 80 % von 102 bzw. 76 Stunden Sichtkontakt fluginaktiv; in 22 bzw. 39 % der gesamten Aktivität wurden sie, oft gemeinsam, auf 8 (mit einer Ausnahme von beiden Geschlechtern regelmässig eingenommenen) Aussichtswarten festgestellt (Abb. 16, S. 37). Unterschiede in den Anteilen von Sitzen und Fliegen zeigten sich weder tageszeitlich noch im Verlauf der Nestlingsperiode. Hingegen fiel bei der Aktivität insgesamt und vor allem bei jener in der Luft im Tagesablauf ein räumlicher Rhythmus auf. Wenn auch die linke Talflanke überbetont blieb, entspricht dieser dem von Urfer-Henneberger (1970) ebenfalls im Dischmatal untersuchten, vom Sonnenstand abhängigen Aufwindsystem: Am Vormittag (07.00–11.00 Uhr) hielten sich die Adler hauptsächlich auf der linken, der Morgensonne zugewandten Talseite auf (♂ 93 %, ♀ 82 % der gesamten Aktivität ohne Aussichtswarten). Über Mittag und am frühen Nachmittag (11.00–15.00 Uhr) wurde auch der rechte Talhang regelmässig aufgesucht (♂ 34 %, ♀ 35 % der gesamten Aktivität ohne Aussichtswarten). Am Abend (15.00–19.00 Uhr) war das Adler-

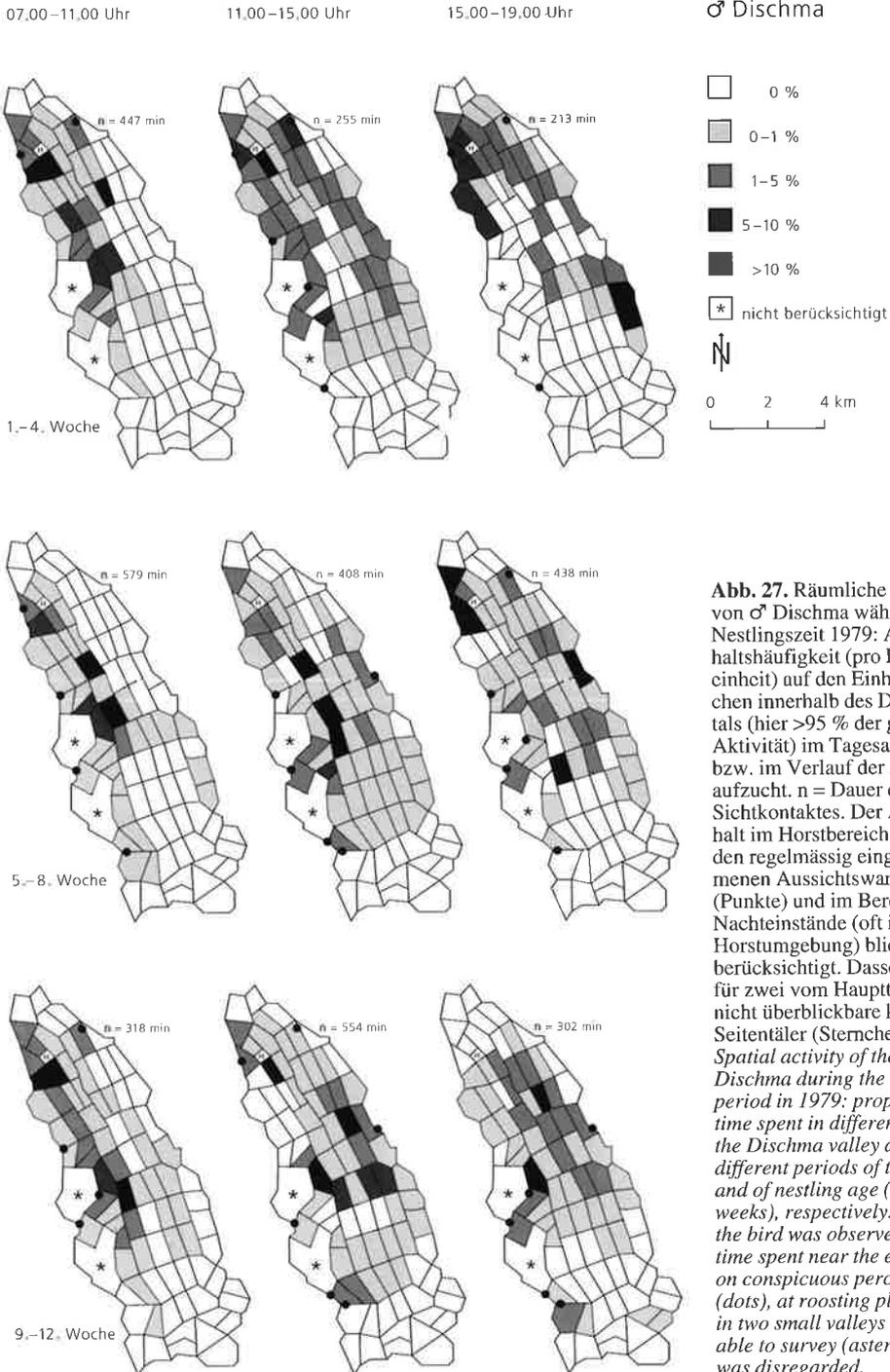
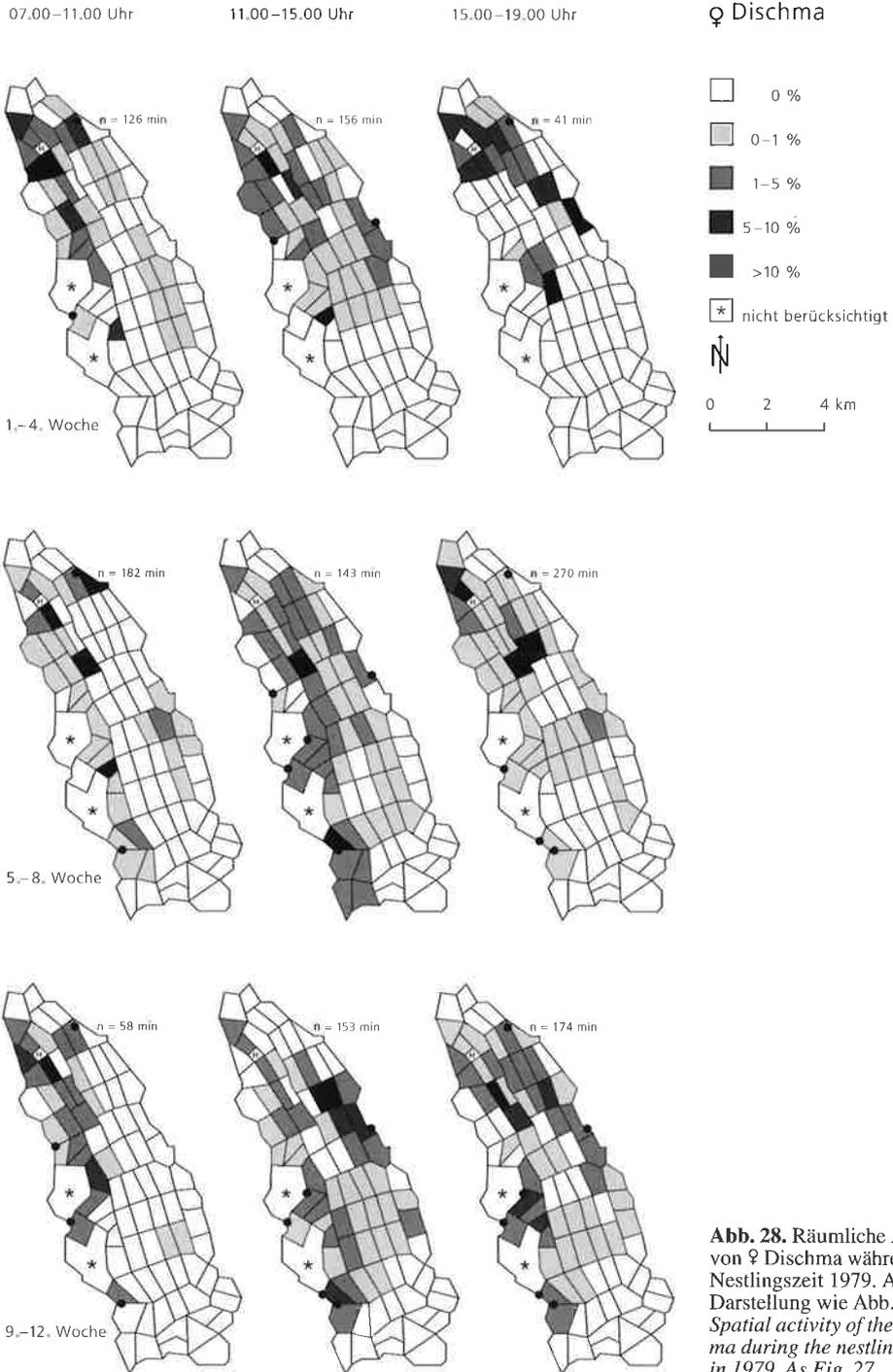


Abb. 27. Räumliche Aktivität von ♂ Dischma während der Nestlingszeit 1979: Aufenthaltshäufigkeit (pro Flächeneinheit) auf den Einheitsflächen innerhalb des Dischmatal (hier >95 % der gesamten Aktivität) im Tagesablauf bzw. im Verlauf der Jungenaufzucht. n = Dauer des Sichtkontaktes. Der Aufenthalt im Horstbereich (H), auf den regelmässig eingenommenen Aussichtswarten (Punkte) und im Bereich der Nachbarstämme (oft in der Horstumgebung) blieb unberücksichtigt. Dasselbe gilt für zwei vom Haupttal aus nicht überblickbare kleine Seitentäler (Sternchen). – *Spatial activity of the ♂ Dischma during the nesting period in 1979: proportion of time spent in different units of the Dischma valley during different periods of the day and of nestling age (in weeks), respectively. n = time the bird was observed. The time spent near the eyrie (H), on conspicuous perches (dots), on regularly entered viewpoints (asterisks), was disregarded.*



paar immer noch häufig auf der linken Talseite anzutreffen, doch stieg nun die Bedeutung des jetzt direkt besonnten rechten Talhanges weiter (♂ 43 % der gesamten Aktivität ohne Aussichtswarten; ♀ 36 %, ohne Berücksichtigung einer zwei Stunden dauernden Nahrungsaufnahme auf der linken Talseite am 20. Juli: 48 %).

Beim ♂ veränderte sich die räumliche Aktivität ausserhalb des Horstbereichs im Verlauf der Nestlingsperiode nicht wesentlich. Das ♀ hielt sich in den ersten Lebenswochen des Jungadlers meistens am Horst oder in dessen nächster Umgebung auf; bei Ausflügen bzw. in der fortgeschrittenen Nestlingszeit beflog es dasselbe Gebiet wie das ♂. Die Witterung hatte einen Einfluss auf die Flugaktivität: Bei sonnigem Wetter wechselten die Adler nicht selten mehrfach am Tag zwischen vorderem und hinterem Talabschnitt hin und her. Bei Niederschlag waren sie meistens auf Warten anzutreffen, ohne jedoch Schutz zu suchen. Am 14. Juli (oft Regen und Nebel) hielt sich das ♂ nach Aktivitätsbeginn um 07.38 Uhr

bis 16.05 Uhr ununterbrochen in einem etwa 1,5 km² grossen Raum am nördlichen Rand des Hauptjagdgebietes auf und benützte etwa 15 Warten (kleinräumige Anstands Jagd).

In grossen, landschaftlich gegliederten Revieren (z.B. Monstein, Abb. 30) wurde zur Nestlingszeit nur ein Teil der verfügbaren Fläche regelmässig beflogen. Dies gilt vor allem auch für den Hochwinter: 8 untersuchte Winter-Aktionsräume (mit mindestens 95 % Aufenthaltsanteil) waren zwischen 9 und 29 (M₈ 19) km² gross (Haller 1982). Die Aktivität wird bei den im Hochwinter besonders schwachen thermischen Aufwinden räumlich und zeitlich stark eingeschränkt: Einerseits war die gesamte Aktivität zu knapp 70 %, die Flugaktivität gar zu 85 % an Sonnenhänge gebunden (Tab. 7). Andererseits wurde die Periode der Flugaktivität von Paar Dischma auf 4–6 Stunden in der Tagesmitte beschränkt, wobei das schwerfälligere ♀ seine Flugzeit besonders restriktiv auf die bezüglich Thermik günstigsten Stunden konzentrierte (Abb. 29; bei anderen Paaren ähnlicher Tagesgang der Flugaktivität). ♂ sind generell häufiger in der Luft zu sehen als ♀. Bei suboptimalen Windbedingungen wird deutlich, dass ♀ im Vergleich zu ♂ mehr Mühe haben, durch Aufkreisen Höhe zu gewinnen. In 13 von 15 genau beobachteten Fällen stieg das ♂ rascher auf als das ♀.

Bei ungünstigen Flugbedingungen wird für Höhengewinn unter Umständen viel Zeit benötigt: ♀ Rhäzüns brauchte am frühen Nachmittag des 31. März 1992 bei starkem Regen 88 min, um 150 Höhenmeter zum Horst aufzusteigen und die Bebrütung zu übernehmen. In dieser Zeit wurden 26 Zwischenhalte auf Warten eingeschaltet, wobei das ♀ bei 3 Wartebäumen einige Meter im Astwerk emporkletterte. Adler, die sich nahe am Talgrund aufhalten, gehen bei ungünstigen Flugbedingungen nicht selten mit unterstützenden Flügelschlägen zu Fuss hangaufwärts, um von weiter oben besser abfliegen zu können.

5.2.2. Territoriales Verhalten der Reviervögel

Adlerpaare verteidigen im allgemeinen das von ihnen regelmässig beflogene Gebiet über das ganze Jahr gegenüber fremden Artgenos-

Tab. 7. Aufenthaltshäufigkeit von 4 Revierpaaren an Sonnenhängen während der Aktivitätsperiode (09.00–17.00 Uhr) im Hochwinter 1979/1980 (Dezember/Januar). – *Diurnal activity of 4 eagle pairs on slopes exposed to the sun during December and January, 1979/1980. (1) total activity (min); (1a) percentage of activity on slopes exposed to the sun; (2) flight activity (min); (2a) percentage of flight activity on slopes exposed to the sun.*

		(1) Aktivität - insgesamt (min)	(1a) davon am Sonnenhang (%)	(2) Flugaktivität (min)	(2a) davon am Sonnenhang (%)
Flüela	♂	566	36	126	72
	♀	1049	23	114	72
Dischma	♂	672	81	267	94
	♀	952	85	227	93
Susasca	♂	837	64	84	89
	♀	1243	81	95	88
Lavin	♂	639	92	222	79
	♀	481	94	162	85
Total	♂	2714	69	699	85
	♀	3725	68	598	86

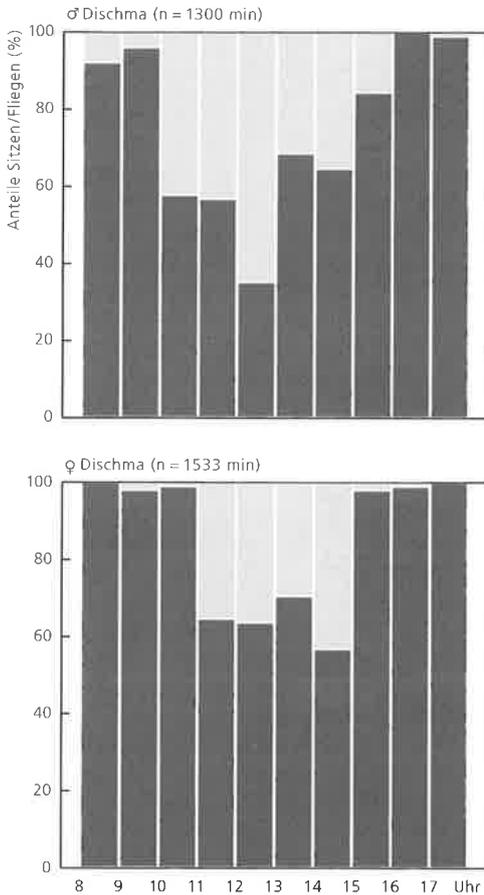


Abb. 29. Anteile von Sitzen (dunkel) und Fliegen (hell) pro Tagesstunde bei ♂ und ♀ Dischma während der täglichen Aktivitätsperiode im Hochwinter 1979/1980 (Dezember–Februar). – Percentage of time spent sitting (dark) and flying (light) per hour during the daytime activity of ♂ and ♀ Dischma in winter 1979/1980.

sen. Die Territorialität der Reviervögel äusserste sich in verschiedenen Verhaltensweisen von blosser Präsenz auf Aussichtswarten (Abb. 16, S. 37) über Girlandenflüge, Verfolgung von Fremdadlern bis zu aggressiven Luftkämpfen, die im Extremfall zu Verletzungen und sogar zum Tod führen können (Kap. 9). Bei den eingeschränkten Dislokationsmöglichkeiten im Spätherbst und Hochwinter vermochten territoriale Adler entfernt bzw. höher fliegende

Fremdvögel oft nicht einzuholen. In einigen wenigen Fällen unterblieb aber eine Reaktion von Reviervögeln gegenüber Einzeladlern selbst im direkten Umfeld eines besetzten Horstes. So hielten sich je 2 jüngere Einzeladler (keine letztjährigen Jungvögel) am 31. März und am 7. April 1995 im Revier Serenastga bis über eine Stunde lang im Umkreis von <2 km um einen besetzten Horst auf. Sie flogen umher und sasssen auf Warten, zum Teil in <100 m Abstand von einem Brutvogel, ohne dass dieser angegriffen hätte. In der Regel wurden Fremdadler jedoch unverzüglich und zielgerichtet aus Entfernungen von bis zu 11 km (also auch aus entfernten Revierteilen) angefliegen, je nach den gegebenen Bedingungen im gestreckten Gleitflug, im Schlagflug oder mit beiden Flugarten in kurzer Folge alternierend; bei weit entferntem Ziel musste unter Umständen Aufkreisen eingeschaltet werden.

Stossflüge der Reviervögel auf Fremdadler wurden gelegentlich mit bis über 2 km langen Sturzflügen eingeleitet. Meist wurden die Eindringlinge von einem oder beiden Standvögeln in hastigem Schlagflug verfolgt, manchmal kilometerweit. Während des Nachfliegens stiessen der oder die Revierinhaber durch kurzzeitige Beschleunigungen 1–10 (M_{45} 2,9) mal auf den Fremdadler. Ausserhalb dieser Stichprobe wurde sogar eine Angriffserie mit 15maligem Körperkontakt festgestellt. Im Abwehrreflex drehte sich der Fremdadler unmittelbar vor dem Zusammentreffen zum Angreifer, wobei sich die Kontrahenten nicht selten verkrallten und mitunter sekundenlang (in einem Fall bis wenige Meter über dem Boden) abtrudelten (vgl. Abb. 71, S. 125). Solche Angriffe wurden von einem Paarpartner allein oder auch abwechselnd zu zweit ausgeführt. Bei 129 über das gesamte Jahr verteilten territorialen Aktionen mit Körperkontakt waren 76mal einzelne Paarpartner und 53mal beide Vögel beteiligt, wenn auch beim Auftreten zu zweit nicht immer beide Vögel direkt in die Kämpfe verwickelt waren. In 27 Fällen griff das ansässige ♂, in 24 Fällen das ♀ an.

Regelmässig wurden auch andere Greifvögel (besonders heftig Habichte *Accipiter gentilis*) und zum Teil auch Rabenvögel attackiert. Zwischen den jungen Bartgeiern am Aussetzungs-

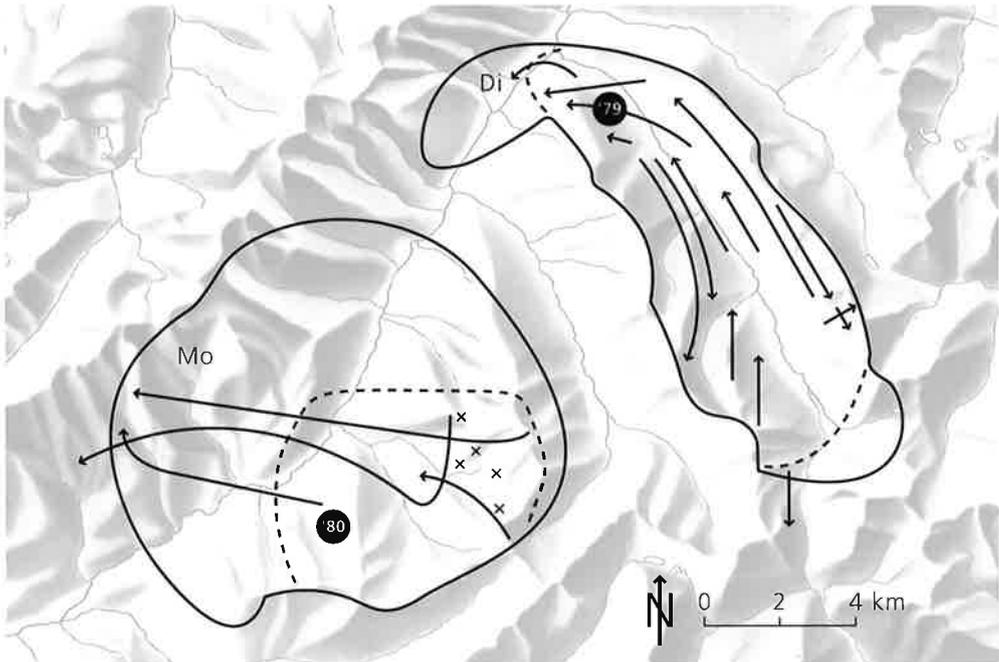


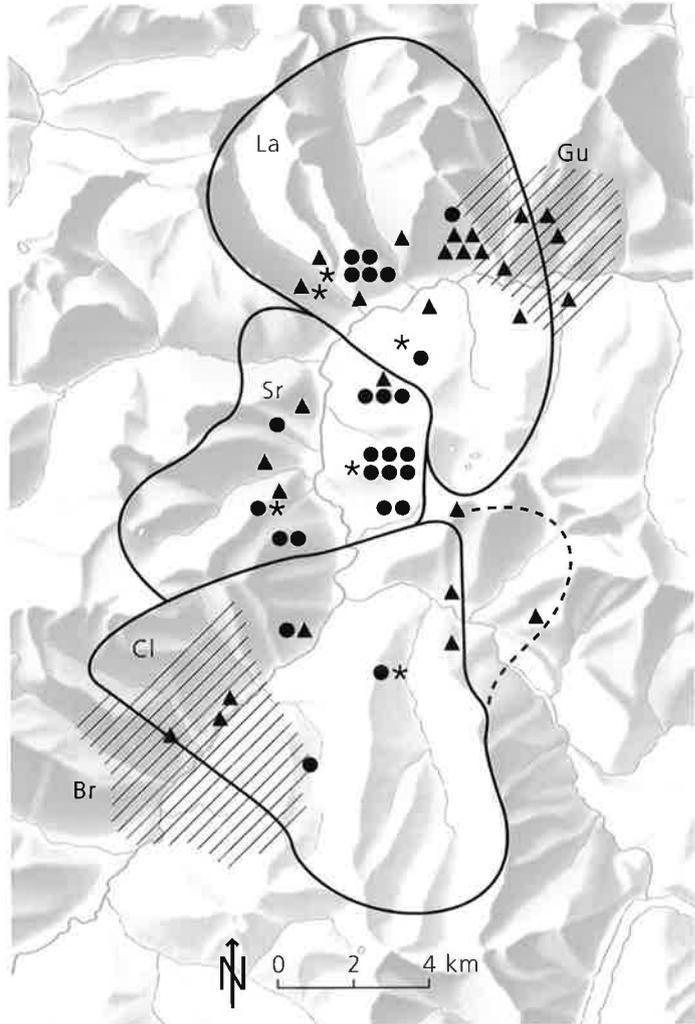
Abb. 30. Territoriale Aktionen der Paare Dischma (Di) und Monstein (Mo) gegenüber Fremdadlern während der Nestlingszeit 1979 bzw. 1980. Pfeile = räumlicher Verlauf der Verteidigungsaktionen; Kreuze = Fremdadlerkontakte, bei denen es nicht zu einem Angriff kam; ausgezogene Linien = Reviergrenzen; gestrichelte Linien = zur Nestlingszeit regelmässig beflogenes Gebiet. Die schwarzen Punkte mit Jahreszahl weisen auf die im Untersuchungs-jahr besetzten Horste hin. Anzahl Beobachtungstage: Dischma: 48; Monstein: 15. Beobachtungen desselben Fremdadlers mit mehr als einer Stunde Unterbrechung wurden als verschiedene Ereignisse gewertet. Grundkarte (Relieftop und Gewässer) reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 15. 9. 1994. – *Territorial actions of the Dischma pair (Di; 48 days of observation) and the Monstein pair (Mo; 15 days of observation) against intruding eagles during the nesting periods of 1979 and 1980, respectively. Arrows = territorial actions (air-routes); crosses = contacts of low aggression; continuous lines = territory boundaries; broken lines = main area covered by the parents during nesting period. The black dots indicate occupied eyries and years of observation.*

platz im Nationalpark und Adlern der angrenzenden Paare konnten speziell im ersten Aussetzungsjahr 1991 wiederholt Geplänkel in der Luft beobachtet werden, ohne dass es aber zu aggressiven Auseinandersetzungen gekommen wäre. In seltenen Fällen griffen Reviervögel (und Einzeladler) Hubschrauber, Segel- und Modellflugzeuge sowie vor allem auch Gleitschirme und Deltas an (vgl. Bruderer 1976 und Kap. 9). Dabei ist es vorgekommen, dass Adlerkrallen den Stoff des Hängegleiters beschädigt haben. Selbst bei der vielbeschriebenen Nichtverteidigung der Brut gegenüber Menschen gibt es Ausnahmen: Als Wildhüter

M. Michael 1995 im Revier Langwies versuchte, zur Beringung des Jungadlers zum Horst zu gelangen, griff das ad. ♀ 3mal stossflugartig mit vorgestreckten Fängen an und drehte jeweils erst auf wenige Meter Distanz ab.

Das Territorialverhalten wird offenbar durch die Topographie, die direkte Verbindung zum Horstbereich, beeinflusst (Abb. 30). Im übersichtlichen Revier Dischma waren während der Nestlingszeit 1979 15mal Fremdadler zu sehen, von denen 12 von den Revierinhabern verjagt wurden. 2 Einzeladler blieben unbemerkt, und 1 Territoriumsverletzung durch einen Reviernachbarn war so kurz, dass es zu

Abb. 31. Anzahl und räumliche Verteilung von Angriffsfügen gegen Fremdadler mit Körperkontakt (Dreiecke) und von Paarungen (Punkte) in den Revieren Cluozza (Cl; Januar–Mai 1978–1981 und 1990; gestrichelte Linie = Reviergrenze vor 1985), Sarsura (Sr; Januar–Mai 1978–1981) und Lavin (La; Januar–Mai 1978–1981). Ausgezogene Linien = aktuelle Reviergrenzen; Sternchen = Horststandorte (bezogen auf die Untersuchungsjahre); schraffierte Flächen = Einzeladlergebiete Brail (Br) und Guarda (Gu). Der Beobachtungsaufwand war in den beiden Revieren Sarsura und Lavin identisch. Grundkarte (Relieftop und Gewässer) reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 15. 9. 1994. – *Number and spatial distribution of flight attacks against intruders (triangles) and of copulations (dots) in the territories Cluozza, Sarsura and Lavin. Asterisks = actual nest sites. The hatched areas indicate sites preferred by single eagles. In the two territories Sarsura and Lavin intensity of observation was identical.*



keiner Reaktion der ansässigen Vögel kommen konnte. In 3 weiteren Fällen bewirkten Fremdadler, die sich am Rande des nestlingszeitlichen Aktionsraums von Paar *Dischma* aufhielten, ebenfalls Reaktionen; einmal kam es zu einem Angriffsflug bis 1,5 km ausserhalb der Grenzen des regelmässig beflogenen Gebietes.

Im gegliederten Revier Monstein konnten während der Nestlingszeit 1980 18 Fremdadler gesehen werden. Im Westteil (Sichtverbindung

zum Horst) lösten Einzeladler in allen 3 Fällen Verteidigungsaktionen des ansässigen Revierpaars aus; die Anflüge erfolgten aus kilometerweiter Distanz und führten einmal über die Grenze des regelmässig beflogenen Gebietes hinaus (Abb. 30). Im Südostteil, der durch zwei Bergkämme vom Horst abgeschlossen ist und damals unmittelbar an ein (im Sommer) regelmässig von Einzelvögeln genutztes Gebiet angrenzte, griffen die Revierinhaber bei 5 Kontakten mit unverpaarten Adlern nicht an,

obwohl dieses Gelände (im Gegensatz zum westlichen Revierteil) zum Hauptjagdgebiet der Reviervögel gehörte. Ein anderer Fremdadler wurde zwar aus Distanz angefliegen, anschliessend aber nicht mehr behelligt. Weitere 9 fremde Adler blieben unbemerkt (offenbar 4 Individuen) bzw. unbeachtet.

Im Bereich von Revier Lavin waren im Winter 1979/1980 (Dezember–März) 14mal Fremdadler zu sehen; 10 wurden vertrieben, die restlichen 4 entgingen offenbar der Aufmerksamkeit des Revierpaars. 2 weitere Fremdadler und 1 Ende März vorübergehend territoriales subad. ♂ wurden gut 1,5 km ausserhalb des regelmässigen Aktivitätsbereichs angefliegen bzw. attackiert.

1979–1981 waren bei 92 Fremdadlereinflügen in 7 Reviere des Hauptuntersuchungsgebietes 88mal Einzeladler und lediglich 4mal Reviervögel benachbarter Paare beteiligt. Die Territoriumsverletzungen durch Nachbarvögel dauerten kaum länger als 5 min und waren so gut wie ausschliesslich auf den Grenzbereich beschränkt; grössere Eindringtiefen als 1,5 km konnten nicht festgestellt werden. Die verschiedenen Reviere sind somit voneinander getrennt, wobei gemeinsame Grenzen beiderseitig häufig befliegen werden. Ein regelmässig von zwei oder mehr Paaren genutztes (aber nicht gleichzeitig beflogenes) Gebiet konnte nur in einem Fall festgestellt werden, an einem südwestexponierten, abseits der Revierzentren gelegenen Aufwindplatz östlich Filisur, der regelmässig von Paar Filisur, gelegentlich aber auch von Paar Monstein genutzt wurde. Nach seiner Revieretablierung im Jahre 1988 konnte hier ebenfalls Paar Tuors beobachtet werden.

Die Häufigkeit territorialer Auseinandersetzungen hängt von der Zahl unmittelbarer Kontakte mit Einzeladlern ab: Paar Lavin, an dessen östlicher Reviergrenze ein von Einzeladlern im Winter und Frühjahr oft aufgesuchtes Gebiet anschliesst, war besonders häufig in Luftkämpfe verwickelt, insbesondere in der Kontaktzone zwischen Revier und Bereich der Einzeladler (Abb. 31). Die überdurchschnittliche Grösse von Revier Lavin und die periphere Lage der Horste hatte zur Folge, dass die Verteidigungsaktionen in grösserem Abstand (M_{16} 3,8 km) vom aktuellen Horst stattfanden

als im südlich angrenzenden Revier Sarsura (W-Test, $p < 0,05$). Dieses ist klein und wird von Nachbarterritorien fast lückenlos umschlossen; die Horste liegen zentraler als im Revier Lavin. Bei gleichem Beobachtungsaufwand wurden nur einzelne territoriale Aktionen im Umkreis von maximal 3 km um den Horst festgestellt.

Setzt man die tageszeitliche Verteilung der balz- und brutzeitlichen Luftkämpfe graphisch um und ergänzt die Darstellung mit den Nachweisen einerseits von Einzeladlern und andererseits von Kopulationen im Tagesverlauf (Abb. 32), so zeigt sich folgender Zusammenhang: In der Stunde vor Mittag wird eine Häufung der territorialen Reaktionen deutlich, parallel zum gesteigerten Auftreten der Einzeladler. Deren Präsenz verstärkte sich am frühen Nachmittag zwar noch, doch ging die territoriale Aktivität langsam zurück, derweil die Frequenz der Paarungen zunahm.

Zahlreiche direkte Beobachtungen belegen, dass die Territorialität die Aktivität von Brutvögeln wesentlich bestimmen kann: So war Paar Scuol am 29. April 1991 am frühen Nachmittag eine Stunde lang durch die Vertreibung von 2 jüngeren Einzeladlern aus dem Revier absorbiert; 4 verschiedene Angriffssequenzen verteilten sich auf die Zeit zwischen 13.08 und 13.45 Uhr. In jenem Jahr machte Paar Scuol einen Brutversuch, die Bebrütung blieb indes erfolglos. Im Revier Dischma konnte am 26. April 1992 ein fremder Altadler beobachtet werden, vermutlich derselbe, der hier am 8. und 9. Mai 1992 je eine Stunde dauernde territoriale Auseinandersetzungen mit den Reviervögeln provozierte. Wahrscheinlich kam es zu weiteren territorialen Aktionen, die sich offenbar auf den Bruterfolg auswirkten: Am 6. Mai hielt die Bebrütung noch an, am 10. Mai war der Horst jedoch verlassen.

Häufige Territoriumsverteidigungen wirken sich nicht nur auf das Zeitbudget der Reviervögel aus, sondern beeinflussen offenbar auch das Zusammenleben der Paarpartner (Abb. 31 und 32). Kopulationen waren im Vergleich zu territorialen Aktionen im Revier Lavin weniger zahlreich als im Revier Sarsura (4-Felder- χ^2 -Test, $p < 0,01$); bezüglich Bruterfolg zeigten sich entsprechende Unterschiede (Kap. 8).

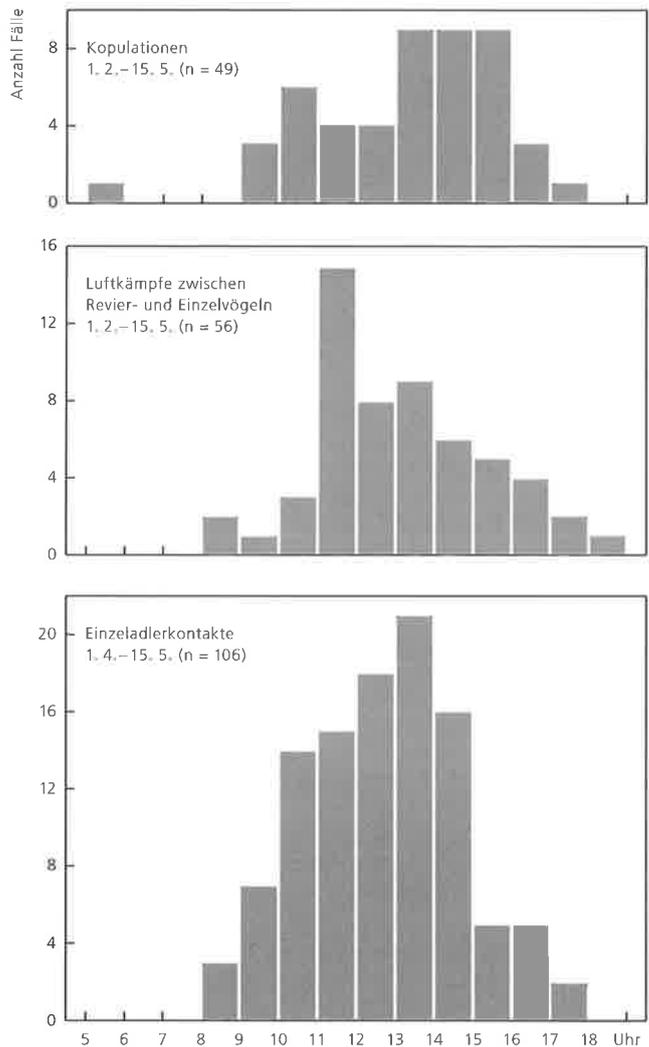


Abb. 32. Tageszeitliche Verteilung von Einzeladlerkontakten, von Luftkämpfen zwischen Revier- und Einzelvögeln und von Kopulationen während der Vorbrut- und/oder der Bebrütungsperioden 1988–1994. – *Diurnal frequency distribution of observations of single eagles, aerial fights (with body contact) between territorial and single eagles, and copulations during the pre-breeding and/or breeding periods, 1988–1994.*

5.3. Diskussion: Räumliches Verhalten der Reviervögel

Die Flugleistungen grosser Greifvögel beruhen auf der Ausnutzung von Aufwinden. Besonders die thermischen Strömungen ermöglichen Höhengewinn durch Aufkreisen, so dass anschliessend bzw. alternierend Gleitflugphasen über grössere Distanzen eingeschaltet werden können (Pennycuick 1972, Haller 1983, Spaar

1995). Der Steinadler ist als Beutegreifer, der häufig von Warten aus jagt, nicht in gleicher Weise wie Geier an gute Thermikbedingungen gebunden. Solche werden aber wenn immer möglich ausgenutzt und bestimmen den Tagesgang der Aktivität, besonders im Winter. Im Vergleich mit anderen Arealteilen am Alpennordrand oder gar in flachen Gebieten des hohen Nordens gibt es in den strahlungsreichen inneren Alpen mehr Thermik (Kap. 2): Hier

sind Steinadler in der Regel sehr beweglich; gegebenenfalls befliegen sie in kurzer Folge alle Revierteile.

Die Raumorganisation gründet auf der Territorialität (Cramp & Simmons 1980). Bereits Dixon (1937) beschrieb die territoriale Struktur einer Steinadlerpopulation in Kalifornien, und mittlerweile liegen detaillierte Befunde auch aus dem Alpenraum vor (Haller 1982, Jenny 1992, Zechner 1995): Verpaarte Steinadler sind ganzjährig, normalerweise auf der gesamten Fläche des regelmässig beflogenen Raumes, gegenüber fremden Artgenossen intolerant.

Diese Lebensweise erweist sich bei mehr oder minder gleichförmiger Verteilung und langfristiger Nutzung der Ressourcen als optimal: Ein Paar kann sein Revier allein nutzen und bestimmt über seinen Prädationseffekt, der sich nicht nur in der Art, Zahl und Verteilung der geschlagenen Beute ausdrückt, sondern ebenfalls in der Auslösung von Feindabwehrstrategien (vgl. Haller 1992). Durch die gegenseitige Respektierung der territorialen Ansprüche benachbarter Paare (die sich vermutlich individuell kennen und mehr oder minder eng miteinander verwandt sind; vgl. Kap. 6, Heimatansiedlung) könnte ein kontrollierter, subtiler Jagddruck erreicht werden, der langfristig die Aussichten für den jagdlichen Überraschungseffekt als Grundlage für erfolgreiche Beuteangriffe optimieren würde. Räumliche Überschneidungen bei benachbarten Revierpaaren kommen vor, sind aber selten und spielen sich oft im hohen Luftraum ab, insbesondere im Bereich von Aufwindplätzen an der Peripherie der Reviere, wo kaum Konkurrenzsituationen entstehen (thermische Aufwinde sind uneingeschränkt verfügbar).

Die Territorialität bringt allerdings nicht nur Nutzen, sondern sie verursacht auch Kosten, nämlich für die Reviermarkierung und allenfalls -verteidigung. Die Aufrechterhaltung der Gebietsansprüche führt unter Umständen zu sozialem bzw. territorialem Stress (Jenny 1992). Bei der Etablierung von neuen Adlerpaaren wird der Aufwand für die Revierbe-

setzung besonders offenkundig: Solche Vögel sind oft stundenlang fast ununterbrochen in der Luft und vollführen einen Girlandenflug nach dem anderen; es wurden pro Tag und Individuum bis mehrere hundert Girlandenbögen gezählt. Verteidigungsaktionen richten sich in erster Linie gegen die weit umherstreifenden, im Vergleich zu Reviervögeln weniger ortskundigen und oft in Territorien einfliegenden Einzeladler (Kap. 6). Sie sind vor allem auch im Hinblick auf die Beunruhigung der potentiellen Beutetiere ein Störfaktor und können im Alter der Geschlechtsreife zu Konkurrenten um den Revierbesitz werden. Dies sind wohl die Gründe für die zeit- und energieaufwendigen territorialen Reaktionen der Reviervögel auf einfliegende Einzeladler. Falls diese zu zahlreich auftreten, können sich die Reviervögel ihrer weniger gut erwehren, und die Bereitschaft zu Luftkämpfen nimmt ab. Es gelingt den Territoriumsinshabern allgemein nicht, grosse Reviere ebenso von Einzeladlern freizuhalten wie kleine Reviere (Abb. 48, S. 81).

Trotz der obigen Begründungen für die Revierverteidigung ist die Bilanz der territorialen Aktivität, die sich über das Zeitbudget und den Energieaufwand hinaus oft in entscheidender Weise auf die Reproduktionsrate auswirkt (Kap. 8), nicht in jedem Fall plausibel zu erklären. Daran ändert auch die Tatsache nichts, dass Einzeladler eine direkte Gefahr für die Brut darstellen können; 3 Fälle von Nestlingsprädation offenbar durch (fremde) Artgenossen sind belegt (Kap. 8.2.1). Bei seltenen Gelegenheiten scheuen sich Fremdadler nicht, selbst einen besetzten Horst direkt anzufliegen: Jenny (1992) schilderte eine solche Situation, die mit einer heftigen Reaktion von seiten des brütenden Altvogels und schliesslich mit dem Bebrütungsabbruch verbunden war. Eine ähnliche Beobachtung machte der Autor am 20. April 1994 bei Appenzell am Alpennordrand, als ein immat. Adler zum brütenden ♀ in die Horstnische flog. Dieses verliess den Platz umgehend, kehrte aber nach 9 min wieder dorthin zurück und brütete erfolgreich weiter.

6. Räumliches Verhalten und Aktivität der Einzelvögel

6.1. Methodik

Adlerfang: Einzeladler streichen im Alpenraum weit umher (Haller 1982). Deshalb war ein Einblick in ihr räumliches Verhalten einzig mittels Radiotelemetrie zu erlangen. Zwischen 1989 und 1992 wurden 10 Einzeladler bei Brail im mittleren Engadin (Abb. 33) in einem damals von Einzeladlern bevorzugt aufgesuchten Gebiet (kurz: Einzeladlergebiet) gefangen und – ausgerüstet mit einem Telemetriesender – wieder freigelassen. 3 Fangplätze wurden in Höhenlagen zwischen 1940 und 2600 m ü.M. eingerichtet; Fangperiode waren die Wintermonate November–März. Die Fänge erfolgten selektiv im Hinblick auf die gewünschte Alters- und Geschlechterverteilung der Adler. Einer der Vögel (♂ 2) konnte in einjährigem Abstand 2mal behändigt werden, obwohl der Sender in der Zwischenzeit erwartungsgemäss mit der Mauser der sendertragenden Schwanzfedern abgeworfen worden war. Ein weiterer Einzeladler (♀ 5), der durch eine verletzte Nickhaut sehbehindert war, wurde zur Untersuchung eingefangen, anschliessend aber ohne Sender (jedoch beringt) wieder freigelassen.

2 Fänge wurden von Adlergammen aus getätigt (Bub 1974, Pendleton et al. 1987, Palmer 1988): Bei dieser abenteuerlichen Methode werden die Vögel vom unmittelbar bei einem Köder versteckten Fänger von Hand an einem Lauf gepackt. In 10 Fällen wurden Adler mit einem runden Schlagnetz von 180 cm Durchmesser behändigt. Dieses war auf einem zusammenklappbaren Brett montiert und konnte von einem Versteck in 20–120 m Abstand ausgelöst werden, entweder mechanisch von Hand mit einer in Plastikröhren in der Schneedecke verlaufenden Schnur oder durch ein elektrisches System. Sämtliche Fangeinrichtungen wurden mit Schnee, Pflanzenteilen und

Haaren der Ködertiere bestens getarnt. Fellstücke, Haare und Blut sollten die Adler auf die Fangstelle aufmerksam machen. Als Köder diente verendetes Schalenwild, insbesondere Rehe, die von Wildhütern, Jagdaufsehern oder Nationalparkwächtern zur Verfügung gestellt und in einer möglichst naturgetreuen Fallwildsituation plaziert wurden.

Zwischen November und Januar dauerte es manchmal mehr als eine Woche, bis der Köder vom Adler angenommen wurde. Zuerst kamen jeweils Tannenhäher *Nucifraga caryocatactes*, Elstern *Pica pica* und Rabenkrähen *Corvus corone*, später auch Kolkkraben. Je einmal konnten ein Hermelin *Mustela erminea* und ein Habicht am Kadaver beobachtet werden (jedoch nie Füchse, doch sollten diese durch eigenes Urinieren über dem Kadaver ferngehalten werden). Wurde dieser von einem Steinadler angefliegen, waren oft bald weitere 1–2 Adler zur Stelle (vgl. Abb. 35 und 59, letztere S. 101). Im Februar/März, bei stärkerem Einzeladlerdurchflug (Abb. 50, S. 83) und weniger anhaltendem Frost (das Fleisch war nicht mehr dauernd beinhart gefroren), wurden die Köder regelmässiger angenommen als im Hochwinter. Schliesslich wurden von 40 während der Fangperiode ausgelegten Stück Fallwild 31 Kadaver mindestens einmal vom Steinadler genutzt.

Bestand nach vorgängigen Kontrollen vom Tal aus Aussicht auf einen Fang, wurde das Versteck vor der Morgendämmerung bezogen und bis zum Hereinbrechen der Nacht in der Regel nicht wieder verlassen, ausser bei Auslösung des Schlagnetzes. Wichtig für einen erfolgreichen Fangversuch war die Position des Adlers beim Zugreifen von Hand bzw. beim Auslösen des Schlagnetzes. Da Adler die Flügel binnen Sekundenbruchteilen lüften können, müssen Fanghand und Schlagnetz von hinten



Abb. 33. Mittleres Engadin im Raum Cinuos-chel–Brail mit Blick nord- bzw. engadinabwärts in das Adlerfanggebiet in der Bildmitte bzw. im links anschließenden, am Grund beschatteten Tal (Val Punt Ota); 1. Februar 1991. Die Sonnenhänge entlang der Längsfurche des Engadins sind im Winter eine bevorzugte Durchzugsroute für Einzeladler. – *The central Engadine where eagles were captured for marking. The route along the Engadine, with its sun-exposed slopes, is frequently used by roaming single eagles in winter.*



Abb. 34. ♂ 2 auf Lärchenwipfel; Val Punt Ota, 29. November 1990. Die Gefiedermerkmale weisen den Vogel als juvenil aus, doch spricht auch der Wartenstandort im schwachen Geäst für einen unerfahrenen Jungvogel. Dieses Individuum ist auch in Abb. 41 und 42 (S. 76) zu sehen. – ♂ 2 on top of a larch. The plumage is characteristic for a juvenile eagle. Perching on weak branches is an additional indication of an inexperienced bird.

überraschen. Die beste Voraussetzung hierfür bieten jene Momente, wenn der Adler zur Nahrungsaufnahme mit seinem Kopf in den Kadaver eindringt.

Gefangene Adler wurden einzeln in ein sogenanntes Falkenhemd mit Klettverschlüssen gezwängt (Abb. 36) und mit einer lichtundurchlässigen Haube versehen. So liessen sie sich problemlos untersuchen und vermessen sowie mit dem Sender ausrüsten. Bei allen Sendern erfolgte die Montage mittels eines Verbindungselementes auf zwei Schwanzfedern, wobei die eine Feder fest mit dem Sender verleimt war. Die andere half mittragen, konnte aber unabhängig von der ersten vermausert werden. So konnte das in der Telemetrie verbreitete Problem der Entfernung der Sender auf elegante Weise gelöst werden. Alle gefangenen Adler wurden beringt und mit Sichtmarken im Gefieder versehen. Als solche dienten Federeinschnitte (Flügel Fenster), wobei an individuenspezifischer Stelle am distalen Teil von drei benachbarten Grossfedern die Fahnen (bei der mittleren Feder beide, bei den äusseren Federn die anliegenden) auf einer Länge von 4–5 cm weggeschnitten wurden (Kemp 1977).

Radiotelemetrie: Es wurde sowohl mobile Handpeilung (senderspezifische Frequenzen im Bereich 146–148 MHz) als auch Satelliten-Telemetrie (Frequenz 401,65 MHz) angewendet. Die Sender für Satelliten-Telemetrie (sogenannte PTTs) lassen sich durch einen internen Code identifizieren. 8mal wurden auf die individuellen Bedürfnisse abgestimmte, 50 g schwere Sender der Firma Karl Wagener, Köln, (Typ G/2–3S) für die mobile Handpeilung montiert. 5 dieser Sender waren mit einem Aktivitätsschalter versehen (vgl. Kenward 1987): Bei horizontaler Schwanzhaltung (im Flug) war die Pulsrate schnell, bei steiler Schwanzhaltung (im Sitzen) langsam. 1991 erhielten 3 Adler 60 g schwere PTTs der Firma Toyocom, Tokio, (Typ T 2038 mit verstärkter Hülle), die auf Intervalle von 8 Stunden Aktivzeit in der Tagesmitte und 16 Stunden Ruhezeit geschaltet waren.

Zwei TIROS-Satelliten des französisch-amerikanischen ARGOS-Systems, die sich auf po-

laren Umlaufbahnen in 830 bzw. 870 km Höhe bewegen, waren auf den Empfang der PTT-Signale eingerichtet. Mit Hilfe der Bordelektronik und Empfangsstationen wurden die Daten dem «processing center» in Toulouse zugeleitet, von wo die computermässig berechneten und geordneten Informationen (PTT-Nr., geographische Position, genaue Zeit und Qualität der Ortung) zum Projektausführenden gelangten.

Die mobile Handpeilung beruhte auf der persönlichen Verfolgung der mit Sendern ausgerüsteten Einzeladler während Abschnitten ihrer Dismigration, wobei auf eine jahrelange Erfahrung beim grossräumigen Peilen gezählt werden konnte (Haller & Breitenmoser 1986, Haller 1992). Ebenso wichtig wie die hohe Mobilität mit einem geländetauglichen Fahrzeug war die Bereitschaft, regelmässig auf höhere Berggipfel aufzusteigen, um von dort weiträumig den Signalkontakt zu suchen. Das 3147 m hohe Flüela-Schwarzhorn avancierte zum «Hausberg» und wurde für Peilungen in den Jahren 1989–1993 51mal bestiegen. Die maximale Empfangsdistanz betrug 110 km Luftlinie. Wiederholt wurden auch Peilflüge mit einem einmotorigen Flugzeug von Bad Ragaz SG aus durchgeführt.

Die Überwachungsdauer der Sender für die mobile Handpeilung variierte zwischen 19 und 457 Tagen (Tab. 8). Einzig beim ersten eingesetzten Sender lag offenbar ein Defekt vor; die anderen jüngeren Adler hätten durchaus länger verfolgt werden können. Aufgrund des grossen Überwachungsaufwandes waren aber Prioritäten zu setzen, so dass verschiedene Vögel nur während begrenzter Abschnitte der Dismigration gezielt gepeilt wurden. Die maximale Senderleistung war ohnehin auf 3–6 Monate beschränkt. In zwei Fällen betrug die Lebensdauer des Senders aber deutlich über ein Jahr. Bei der Lokalisierung der handgepeilten Vögel wurden 5 Genauigkeitsstufen zwischen grossräumlicher Standortangabe und Sichtbeobachtung unterschieden. 2 der 3 Satellitensender lieferten Daten während 37 bzw. 48 Tagen, wobei die Qualität der einzelnen Lokalisationen oft dem Minimum entsprach («Location class 0» und nur 2 «messages» empfangen). Von einem dritten PTT-ausgerüsteten Einzel-

Tab. 8. Radiotelemetrische Kontrolle und Raumbelugung von Einzeladlern. – *Radiotracking and space covered by single eagles. (1) period with radio contact; (2) number of days; (3) period of continuous monitoring; (4) number of days with locations; (5) number of days with locations after continuous monitoring; (6) total range (minimum area polygon, km²); (7) maximum distance between locations along the axis W–E and N–S (km); (8) maximum distance between locations (km); (9) distance between capture site and last location during continuous monitoring (km).*

	(1) Zeitspanne des Signalkontaktes	(2) Anzahl Tage	(3) Dauer der systematischen Überwachung	(4) Anzahl Tagespeilungen (TP)	(5) Anzahl TP nach Ende der systematischen Überwachung	(6) Fläche des Polygons der äussersten Peilpunkte (km ²)	(7) grösste Distanz zwischen Lokalisationen in den Richtungen		(8) grösste Distanz zwischen Lokalisationen (km)	(9) Distanz zwischen Fangplatz und letzter systematischer Lokalisation (km)
							W–O (km)	N–S (km)		
<i>mobile Handpeilung / hand-operated telemetry</i>										
♀ 1 (juv.)	27. 1. – 14. 2. 1989	19	27. 1. – 14. 2. 1989	16	0	2727	112	43	112	82
♀ 3 (juv.)	13. 3. – 16. 7. 1990	126	13. 3. – 12. 4. 1990	19	2	2302	91	36	94	59
♂ 2 (juv.) (I) ^a	29. 1. – 2. 5. 1991	94	29. 1. – 7. 3. 1991	34	2	8861	81	157	160	83
♂ 1 (immat.)	14. 3. – 13. 4. 1990	31	14. 3. – 13. 4. 1990	22	0	13156	161	140	190	109
♂ 2 (immat.) (II) ^a	10. 2. '92 – 12. 4. '93	428	10. 2. – 3. 3. 1992	43	32	2242	84	38	84	17
♀ 4 (immat.)	25. 1. – 8. 8. 1992	197	25. 1. – 9. 3. 1992	30	5	1585	54	47	61	40
♀ 2 (subad.)	3. 11. '89 – 2. 2. '91	457	3. 11. '89 – 8. 2. '90	76	17	3411	59	94	97	2
♂ 6 (subad.)	30. 1. – 25. 8. 1992	209	30. 1. – 13. 3. 1992	32	12	2811	99	51	100	85
<i>Satelliten-Telemetrie / satellite telemetry</i>										
♂ 3 (juv.)	15. 3. – 20. 4. 1991	37	16. 3. – 20. 4. 1991	19	–	11798	279	157	312	262
♂ 5 (immat.)	25. 3. – 11. 5. 1991	48	26. 3. – 11. 5. 1991	34	–	15125	216	100	226	43

^a Erste bzw. zweite Überwachungsphase von ♂ 2.



Abb. 35. Immat. Adler beim Überflug von einer Warte zur nächsten; Zernez, Munt Baselgia, 11. Januar 1992. Die weissen Flügelspiegel und die weisse Schwanzwurzel haben möglicherweise eine Bedeutung als soziale Signale. So finden sich an geeigneten Nahrungsplätzen oft in kurzer Zeit mehrere Jungadler ein. – *An immature eagle flying from one perch to the next. The white panels in the underwing and the white base of the tail might be social signals which would explain why, at suitable feeding places, several immature eagles often arrive shortly after each other.*



Abb. 36. ♂ 4 (immat.) und ♂ 3 (juv.) nach dem Fang, bereit zur Vermessung und zur Sendermontage; Val Punt Ota, 16. März 1991. Diese beiden Vögel waren europaweit die ersten Steinadler, die mittels Satelliten-Telemetrie überwacht wurden. – *Two captured eagles, ready for measuring and tagging, March 1991. These birds were the first Golden Eagles in Europe monitored by satellite telemetry.*

adler (σ^7 4, immat.) ergaben sich nur wenige und unbrauchbare Koordinatenangaben. Satellitentelemetrische Daten geringer Qualität können von der tatsächlich eingenommenen Position erheblich abweichen (Grubb et al. 1994). Eine weitere Fehlerquelle ist durch die variierende Höhenlage der zu lokalisierenden Adler gegeben (vgl. Keating et al. 1991).

Die telemetrierten Adler wurden während einer bestimmten Zeitspanne nach dem Fang systematisch verfolgt bzw. überwacht und wenn möglich täglich oder in Abständen von wenigen Tagen lokalisiert. Standortbestimmungen nach Ende der systematischen Überwachung entstanden durch zufällige Kontakte im allerdings sehr grossen Kontrollgebiet im Bereich Graubünden einschliesslich angrenzender Talschaften im N, E und S. Bei mehreren Standortbestimmungen desselben Adlers pro Tag wurde die erste als Tagespeilung (TP) bezeichnet. Insgesamt liegen 325 TP (ohne σ^7 4) vor (Tab. 8). Der von einem telemetrierten Einzeladler durchflogene Raum wird als Streifgebiet bezeichnet und durch die Fläche des Polygons der äussersten Peilpunkte definiert. Komplexere Auswertemethoden erwiesen sich beim vorliegenden Datenmaterial als nicht sinnvoll. Aufgrund der Peilungen an zwei aufeinanderfolgenden Tagen oder im Verlauf einer Tagesaktivität liessen sich die täglichen Flugstrecken theoretisch (als lineare horizontale Luftliniendistanzen) bestimmen. Die Verteilung von Einzeladlerdaten nach Expositionen wurde von R. Haller am Geographischen Institut der Universität Zürich mit einem geographischen Informationssystem geprüft (Haller 1996). Aus den (zu) kleinen Stichproben konnten indes keine Bevorzugungen abgeleitet werden.

Nichtmarkierte Einzeladler: Über die telemetrische Überwachung hinaus wurden beob-

achtete Einzeladler konsequent registriert, wobei individuelle Merkmale (vgl. Tjernberg 1977), Altersklassen (Kap. 10.1) und Geschlecht nach Möglichkeit aufzunehmen waren. Mit Erfahrung liessen sich bei fliegenden Adlern σ^7 und ♀ in vielen Fällen auseinanderhalten; bei sämtlichen 11 gefangenen Adlern war das Geschlecht vom nahegelegenen Versteck aus richtig bestimmt worden. Für quantitative Auswertungen wurde dasselbe Individuum pro Tag nur einmal gezählt. Nachweise von individuell nicht unterschiedenen Vögeln, die eine Stunde und mehr auseinanderlagen, galten als verschiedene Ereignisse. Solche Richtlinien waren wesentlich, denn die Erhebungen sollten quantitativen Aufschluss über das wechselnde Auftreten von Einzeladlern in räumlicher und zeitlicher Hinsicht geben.

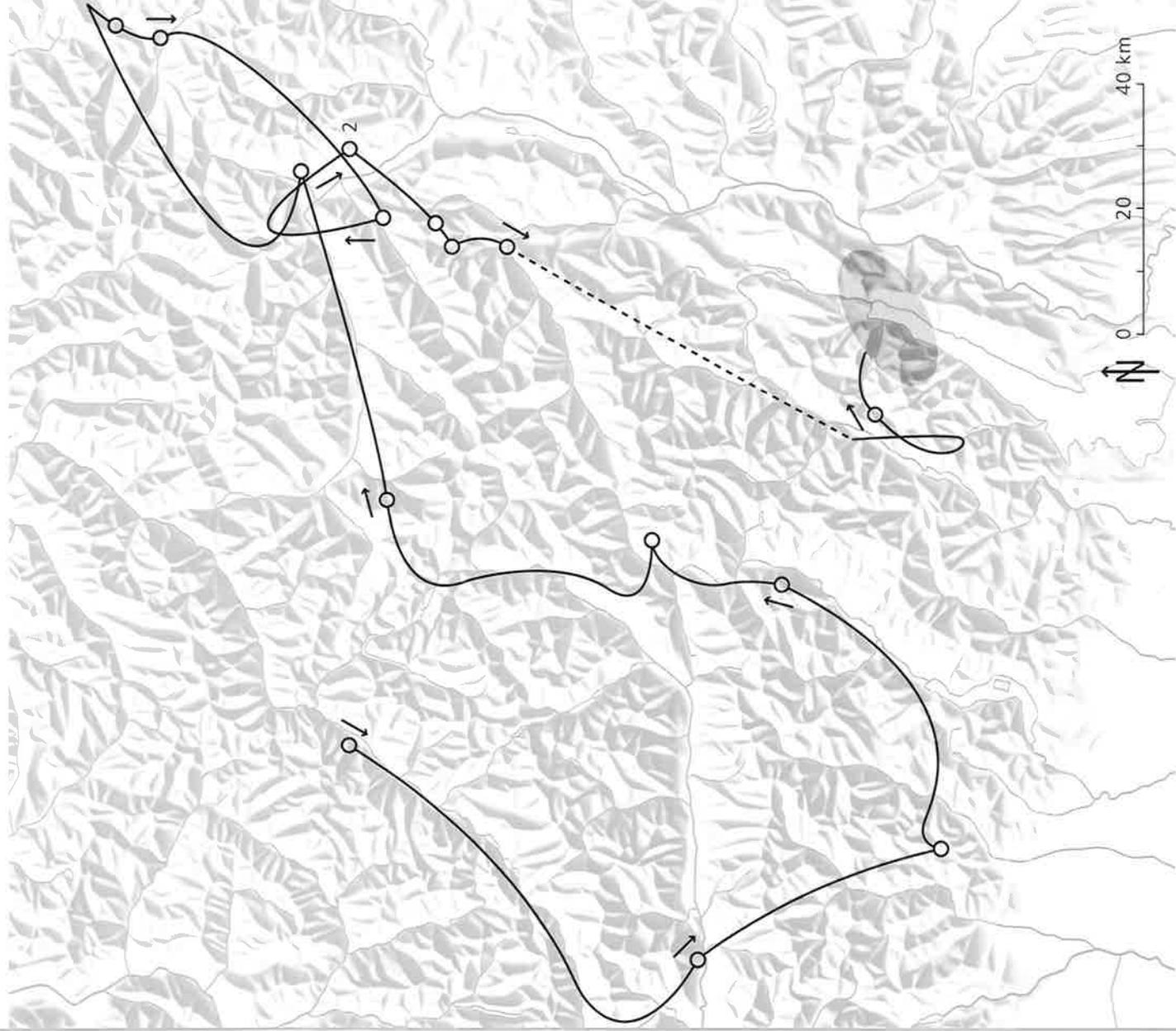
Beringung: Zwischen 1978 und 1995 wurden im Rahmen dieses Adlerprojektes 32 Nestlinge beringt. Zusammen mit den von der Schweizerischen Vogelwarte Sempach und der Vogelwarte Radolfzell mitgeteilten Wiederfunden der übrigen in der Schweiz und in Österreich am Horst beringten Jungadler ergaben sich neben ergänzenden Informationen zur Dismigration wichtige Befunde zur Heimatansiedlung der Jungadler.

6.2. Ergebnisse

6.2.1. Streuung und Heimatansiedlung der Einzeladler

Die Jungadler brechen im Verlauf des ersten Winters zur Dismigration auf, die sich aus den beiden Komponenten (Jugend-)Streuung und (innerartlichem) Ausweichen zusammensetzt. Die Jungvögel verlassen das elterliche Revier manchmal bereits im November, gelegentlich

Abb. 37. Radiotelemetrisch (mobile Handpeilung) überwachte Dismigration von σ^7 1 (knapp zwei Jahre alt) ► vom 14. März bis 13. April 1990 (ausgezogene Linien; Kreise = Nachteinstände; 2 = zwei aufeinanderfolgende Nachteinstände im selben Bereich; gestrichelte Linie = zweitägige Überwachungslücke; Raster = Aufenthaltsgebiet 2.–14. April). Grundkarte (Relieftopon und Gewässer) reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 15. 9. 1994. – *Movements (continuous lines) of σ^7 1 at the age of just under two years, tracked by radiotelemetry in March/April 1990 (circles = roosting places; 2 = two successive roosting places within the same area; broken line = two-day observation gap; shaded area = range covered during April 2–14).*



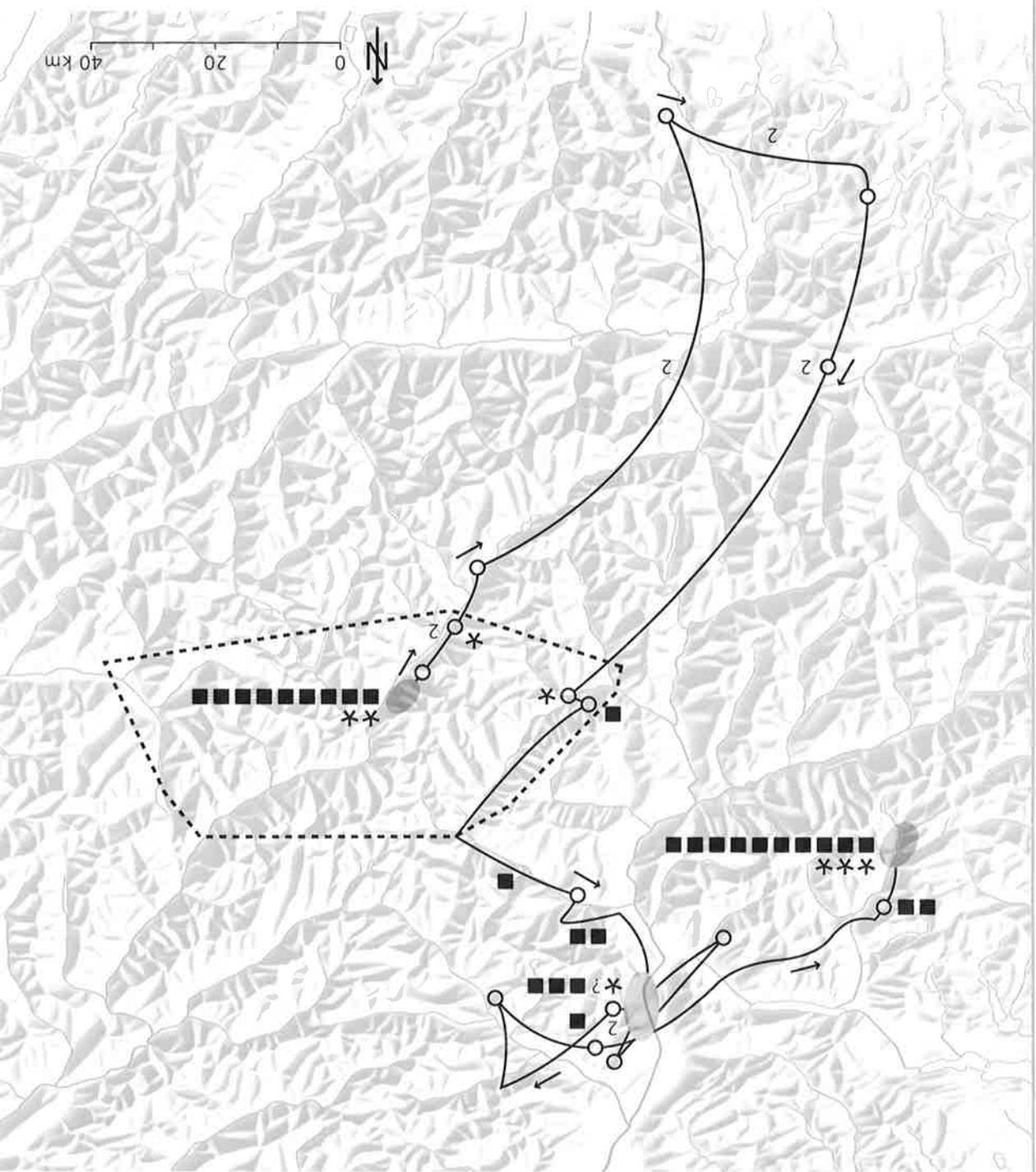
aber erst im April, und können wenige Tage vor erneutem Brutbeginn der Eltern bei diesen noch betteln. In ihren ersten beiden Lebensjahren streifen die Jungadler weit umher (Tab. 8, Abb. 37 und 38): 4 männliche Vögel im Alter zwischen acht Monaten und zwei Jahren durchflogen trotz relativ kurzen Überwachungsperioden (31–94 Tage) bis 15000 km² grosse Räume. 2 weibliche Jungadler bestrichen binnen 19 und 126 Tagen (Dauer des Signalkontaktes) bzw. binnen 19 und 31 Tagen (systematische Überwachung) Flächen von 2000–3000 km², dehnten ihre Flüge später aber offenbar weiter aus.

Besonders weite Flüge innerhalb eines Streifgebietes von 13156 km² wurden vom knapp 2jährigen ♂ 1 mit mobiler Handpeilung direkt dokumentiert (Abb. 37): Am 15. März 1990, dem ersten Tag nach dem Fang, flog der Adler entlang der Längsfurche des Engadins talaufwärts, passierte den von dieser Seite flachen Malojapass und wanderte via Bergell ins Veltlin. Am zweiten Tag überquerte ♂ 1 die Bergamasker Alpen und gelangte bis gegen deren Südrand bei Bergamo, bereits 93 km Luftlinie vom Fangplatz entfernt. In weiteren vier Tagesetappen dismigrierte der Jungadler 145 km weit die Val Camonica aufwärts und via oberes Veltlin ins Vinschgau bis Meran. Von hier aus führte ein dreitägiger Abstecher zum Brenner und wieder zurück in den Raum Meran. Anschliessend wechselte der Einzeladler in einigen kleineren Etappen südwärts in die Val di Non, geriet dann zwei Tage ausser Kontrolle und wurde in der Val Giudicarie wiedergefunden. In der ersten Hälfte April verblieb ♂ 1 während 12 Tagen in einem relativ eng begrenzten Raum (maximaler Durchmesser knapp 25 km) am oberen Ende des Lago di

Garda, etwa 140 km vom Brenner und 110 km vom Fangplatz entfernt. Später konnte der Jungadler hier und im Bereich Graubünden einschliesslich angrenzender Talschaften nicht mehr gefunden werden: Offenbar war er weitergeflogen.

Von ♂ 2 (Abb. 34, 41 und 42) liegen entsprechende Beobachtungen zur weiträumigen Dismigration vor (Abb. 38): Dieser Jungadler war bereits ab November des ersten Lebensjahres regelmässig am Fangplatz zu beobachten; er war mit grosser Wahrscheinlichkeit in einem nahe gelegenen Revier geboren worden. Am 29. Januar 1991 wurde der Adler eingefangen. Nach einigen Tagen Aufenthalt im Oberengadin flog der Vogel binnen zwei Tagen an den Alpensüdrand bei Lecco, 100 km vom Fangplatz entfernt. Anschliessend querte er ins untere Tessin und war drei Tage später wieder weit nordwärts nach Mittelbünden gestreift. Die Dismigration setzte sich via Landwassertal und Prättigau nordwärts fort nach Liechtenstein, wo der Adler im weiteren Bereich einer grossen Winterfütterungsstelle für Rotwild 12 Tage blieb. In der Folge drang er im Walgau am weitesten gegen den nördlichen Alpenrand vor, kehrte dann aber um und traversierte westwärts in den Kanton Glarus. Dort wurde der Vogel Anfang März eine Woche lang am Rande des Freiberges Kärfp gepellt. Dieses Eidgenössische Jagdbannggebiet besteht ununterbrochen seit dem Jahre 1548 und beherbergt einen grossen Gamsbestand. Im März 1991 war einiges Fallwild zu verzeichnen. Die Aufenthalte von ♂ 2 im Bereich Fangplatz, im Glarnerland und wahrscheinlich auch in Liechtenstein lassen sich in Zusammenhang bringen mit Nahrungsquellen, die auch andere Einzeladler anzogen. 2 weitere Nahrungsobjek-

Abb. 38. Dismigration von ♂ 2 als 3/4jähriger Jungvogel vom 28. Januar bis 7. März 1991 (ausgezogene Linien; ► Raster = mehrtägige Aufenthalte [≥3 Tage]; Sternchen = Nahrungsobjekte [Schalenwildkadaver]; Vierecke = andere Einzeladler) sowie Aufenthaltsgebiet desselben Individuums im Alter von 2–3 Jahren vom 10. Februar 1992 bis 12. April 1993 (Polygon der äussersten Peilpunkte, gestrichelt; 43 TP). Grundkarte (Relieftop und Gewässer) reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 15. 9. 1994. – *Movements (continuous lines) of dispersing ♂ 2 at the age of 9 months in winter 1991 (circles = roosting places; 2 = two-day flights or two successive roosting places within the same area; shaded areas = stays for ≥3 days; asterisks = prey items [ungulate carcasses]; rectangles = other single eagles) and total range covered by the same individual at the age of 2–3 years between February 1992 and April 1993 (minimum area polygon, broken line).*



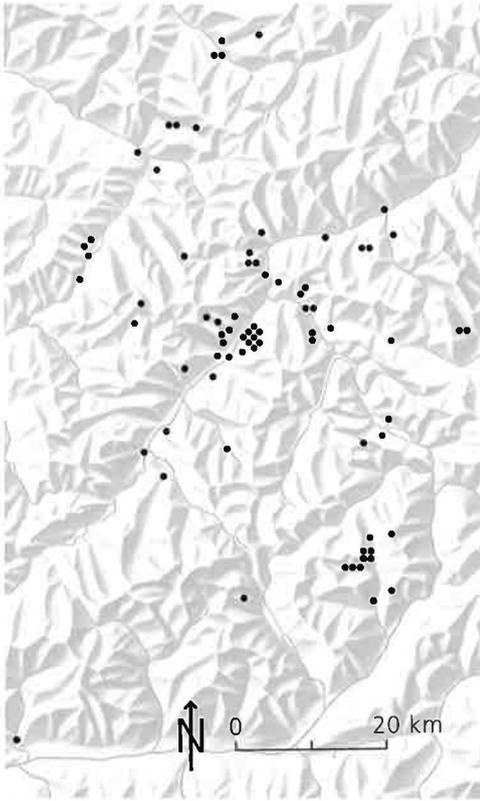


Abb. 39. Aufenthaltsgebiet von ♀ 2 im 4. und 5. Lebensjahr. Punkte = Tagespeilungen zwischen 3. November 1989 und 2. Februar 1991. Grundkarte (Relieftop und Gewässer) reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 15. 9. 1994. – *Total range of ♀ 2 in her 4th and 5th year of age. Dots = radio locations between November 1989 and February 1991 (1 per day).*

te bei Bever und Filisur, je 1 ad. Reh bzw. Gemsjährling, die beide von Rotfüchsen gerissen wurden, erlaubten keine anhaltende Nutzung. Im Mai 1991 konnte ♂ 2 im Oberhalbstein und am Julierpass festgestellt werden; im Verlaufe des Sommers wurde die sendertragende Feder an unbekannter Stelle vermausert.

Mehrjährige Einzeladler (Abb. 43) fliegen im Vergleich zu Jungvögeln nicht mehr so weit im Alpenraum umher (Tab. 8, Abb. 38 und 39): Alle 4 Individuen, die im Alter von mehr als

zwei Jahren telemetrisch überwacht wurden, hielten sich in Räumen von 1500–3500 km² auf. Überdies dauerten die Kontrollperioden der älteren Einzelvögel wesentlich länger als jene der jüngeren. ♂ 6 konnte durch eine Zufallsbeobachtung 15 Monate nach dem letzten Senderkontakt erneut in Graubünden festgestellt werden, allerdings ausserhalb des während der telemetrischen Überwachung bestrichenen Gebietes, nämlich 50 km vom Fangplatz entfernt bei Landquart (K. Gansner).

Bei ♂ 2, das ein Jahr nach der ersten Überwachungsphase als immat. Vogel nochmals gefangen und mit einem neuen Sender ausgerüstet werden konnte, liess sich dieser Wechsel im räumlichen Verhalten besonders schön dokumentieren (Abb. 38). Trotz beinahe 5mal längerer Kontrolle während der zweiten Überwachungsphase reduzierte sich das gemessene Streifgebiet von 8861 auf 2242 km². Der Einzeladler hielt sich nun in der weiteren Region des Fangortes zwischen Mittelbünden, Hinterprättigau, Ober- und Unterengadin sowie oberem Vinschgau auf. Nach gut einjährigem Betrieb setzte der Sender im Frühling 1993 aus. Noch länger funktionierte einzig der Sender von ♀ 2, das während der Überwachungsperiode theoretisch die Geschlechtsreife erreichte. 76 Tagespeilungen zwischen November 1989 und Februar 1991 verteilten sich auf 2811 km² zwischen Montafon und Veltlin mit bevorzugt aufgesuchten, von Reviervögeln (damals) kaum beanspruchten Einstandsgebieten im mittleren Engadin sowie in der Val Grosina im oberen Veltlin (Abb. 39). Bei ♂ 6 zeichneten sich 3 solche Aktivitätszentren ab: 2 im Unterengadin, im Raum Ardez bzw. im Bereich des Dreiländerecks Schweiz–Österreich–Italien, sowie ein drittes etwa 70 bzw. 50 km entfernt westlich Meran.

♂ Kr, das durch eine Behinderung (nach aussen abstehendes, steifes linkes Bein) aus Distanz sofort individuell zu erkennen war, hielt sich mit Eintritt der Geschlechtsreife offenbar ebenfalls in einem begrenzten Raum auf: Dieser nicht telemetrisch überwachte Adler wurde zwischen 1989 und 1994 mehrfach im mittleren Engadin festgestellt und versuchte im September 1989 als subad. Vogel zusammen mit einem ungefähr ebenso alten ♀ erfolg-

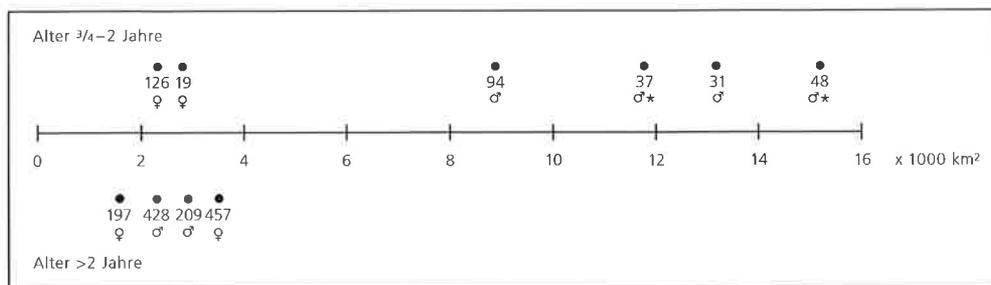


Abb. 40. Radiotelemetrisch überwachte Einzeladler, die in Graubünden zwischen 1989 und 1992 mit Sendern ausgerüstet wurden: Streifgebiete (Fläche des Polygons der äussersten Peilpunkte) bei jüngeren und älteren Individuen. Die Zahlen geben die Zeitspannen der Signalkontakte in Tagen an; die Sternchen bezeichnen Vögel, die mittels Satelliten-Telemetrie kontrolliert wurden. – *Single eagles monitored by radio-transmitters, mounted between 1989 and 1992 in the Grisons: total ranges (minimum area polygon) of younger (9 months–2 years) and older (>2 years) individuals. Numbers = period of time (days) with radio contact; asterisks = birds monitored by satellite telemetry.*

los, im Bereich Val Punt Ota ein Revier zu gründen. Zwischen November 1991 und Februar 1992 gelang es dann aber ♂ Kr, vorübergehend Inhaber des benachbarten Reviers Cluozza zu werden. Es wurde im März/April 1992 aus diesem Revier wieder verdrängt, konnte aber später noch in der Region als Einzelvogel festgestellt werden; die letzte Beob-

achtung stammt vom 8. März 1994 (G. Clavuot).

Die telemetrisch überwachten Tiere (Abb. 40) zeigen ein analoges Muster in der räumlichen Verteilung zwischen Jung- und Altvögeln wie Rückmeldungen von beringten Adlern (Abb. 45). Am Horst markierte und nach weniger als zwei Jahren wiedergefundene, selbstän-

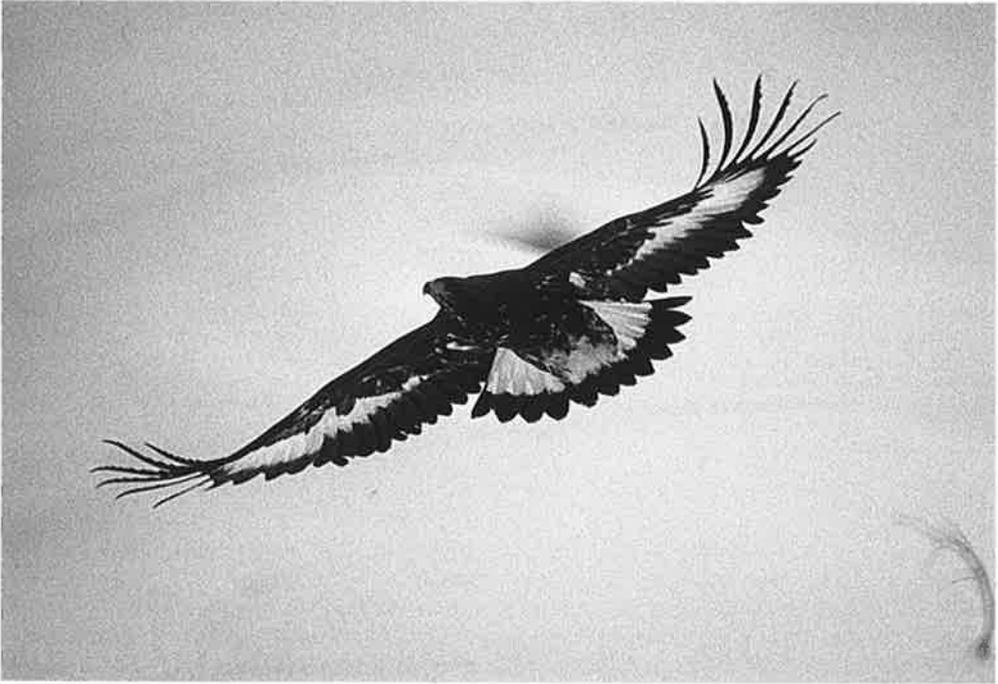
Zu den Bildern auf der nächsten Doppelseite

Abb. 41. (links oben). Sechs Monate altes ♂ beim Abflug; Val Punt Ota, 28. November 1990. Dieser Adler konnte zwei Monate später als ♂ 2 gefangen und anschliessend längerdauernd telemetrisch überwacht werden. Typisch für diese Altersklasse sind die langen Schwanzfedern und Handschwingen. – *A juv. ♂ at the age of six months just after take-off. Two months later this bird was captured as ♂ 2, equipped with a radio-transmitter and monitored for a long period. The long tail feathers and primaries are typical for this age class.*

Abb. 42. (links unten). Dasselbe Individuum wie in Abb. 41 (♂ 2) zwei Jahre später; S-chanf, 1. Dezember 1992. Das Grossgefieder ist zum überwiegenden Teil vermausert worden: Die Handschwingen und Schwanzfedern sind nun etwas kürzer (vgl. Tab. 23, S. 134) und die weissen Flügelspiegel von dunklen Federn durchbrochen. – *The same bird as in Fig. 41 (♂ 2) two years later, in December 1992. Most of the flight- and tail-feathers have been moulted: now the primaries and the tail feathers are slightly shorter and the white panels along the underwings are interspersed by dark feathers.*

Abb. 43. (rechts oben). Subad. ♀ im Gleitflug; Schlappintal, 25. Oktober 1990. Typisch für diese Altersklasse ist die links und rechts aussen weisse Schwanzwurzel, die in der Mitte durch Adultfedern ersetzt ist. Die Flügelspiegel sind nur noch in Resten auf der Flügelunterseite vorhanden. – *Subad. ♀ gliding. The white base of the tail on both sides, replaced in the centre by adult feathers, is typical for this age class.*

Abb. 44. (rechts unten). Schlappintal, 22. Oktober 1990. Der hintere, grossflächig zur alpinen Höhenstufe gehörende Talabschnitt ist peripherer Jagdraum von Paar Klosters und wird ausserhalb des Winters regelmässig von Einzeladlern beflogen. – *The Schlappin valley, at the edge of the Klosters territory, shows a wide alpine landscape in its upper parts. Except in winter, this valley is frequently used by roaming single eagles.*





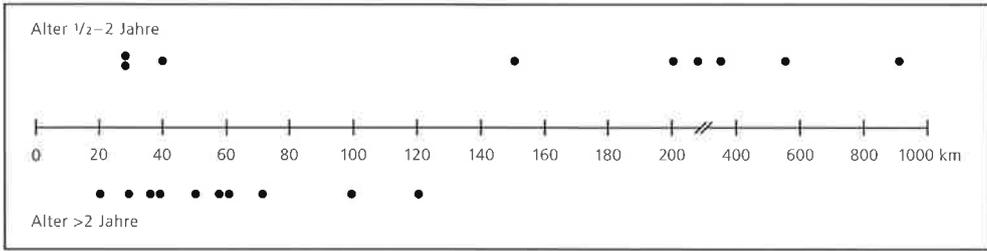


Abb. 45. Rückmeldungen von in der Schweiz und in Österreich nestjung beringten Steinadlern: Distanzen zwischen Geburtsort und Wiederfundplatz bei jüngeren und älteren Individuen. Diese Graphik (und ebenso Abb. 46) schliesst alle Beringungsergebnisse (1934–1995) ein. – *Recoveries of Golden Eagles ringed in Switzerland and Austria as nestlings: distances between birthplace and site of recovery of younger and older individuals. All ringing recoveries (1934–1995) included.*

dige Einzeladler wurden in 6 von 9 Fällen aus Entfernungen von 150 km und mehr gemeldet. Einer dieser Vögel, ein von F. Niederwolfgruber in Tirol beringter Jungadler, flog 914 km weit bis nach Serbien. Dies ist der einzige Be-

leg einer Verbindung zwischen der alpinen Steinadlerpopulation und einem ausseralpinen Arealteil. Bei 10 über zwei Jahre alten, beringten Adlern betrug die Abwanderungstrecken vom Geburtsort zwischen 20 und 120 km.

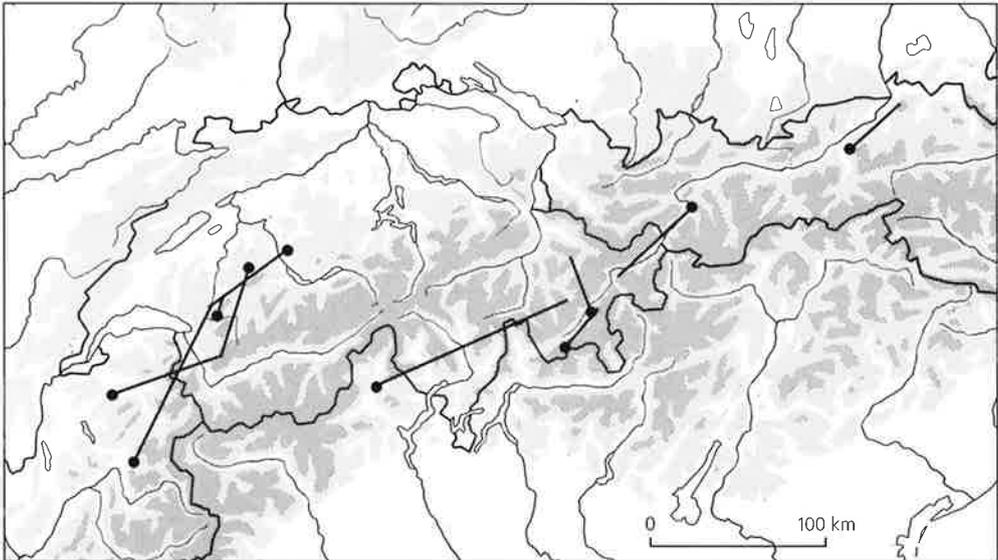


Abb. 46. Rückmeldungen von in der Schweiz und in Österreich nestjung beringten Steinadlern, die zwei und mehr Jahre alt geworden sind: Strecken zwischen Geburtsort und Wiederfund (= Punkt). Beringer: T. Blanc (4), H. Haller (2), C. Lenggenhager (2), E. Moser (1), F. Niederwolfgruber (1). Die Grundkarte (Höhenzonen ab 800 bzw. 2000 m ü.M., Gewässer und Landesgrenzen) stammt vom Geographischen Institut der Universität Bern. – *Recoveries of Golden Eagles ringed in Switzerland and Austria as nestlings which survived for two years or more: straight lines between birthplace and site of recovery (= dot); all data (1934–1995) included.*

Die Karte mit den Beringungs- und den entsprechenden Wiederfundplätzen (Abb. 46) zeigt, dass ältere, meist geschlechtsreife Adler sich nicht nur in relativ geringer Distanz zum Geburtsort befanden, sondern sich auch in einem entsprechenden Landschaftstyp aufgehalten hatten (was angesichts des von den Nord- zu den Zentral- und Südalpen wechselnden Landschaftsaspektes nicht selbstverständlich ist): 5 Vögel aus den Westschweizer Nordalpen wurden dort und im benachbarten Frankreich wiedergefunden. 3 von 4 Vögeln aus Graubünden konnten später in diesem zentralalpinen Kanton und im angrenzenden Tirol bestätigt werden; einzig das am weitesten entfernte Individuum (offenbar ein ♀) drang in einen von der Geburtsregion abweichenden Landschaftstyp am Nordrand der Südalpen vor. Ein im unteren Inntal beringter Jungadler wurde nach 2½ Jahren aus demselben Raum rückgemeldet. Zu diesen Heimatansiedlern darf auch ♂ 2 hinzugezählt werden.

6.2.2. Verteilung und Flugaktivität der Einzeladler

Die Einzeladler flogen im Frühjahr, zur Zeit der hauptsächlich telemetrischen Überwachung, oft entlang der grossen Täler. Bevorzugt wurden besonders die alpinen Längsfurchen wie das Engadin, das Vinschgau oder das Vorderrheintal. Die Flugaktivität gipfelte während der thermikreichen Mittagsstunden (Abb. 32, S. 61). In der schneefreien Zeit waren die Einzeladler vor allem in Gebirgsabschnitten mit Hochtälern in der alpinen Höhenstufe anzutreffen, zum Beispiel im Keschgebiet, im hinteren Schlappintal (Abb. 44) oder in der Val Tuoi. Das Sertigtal und die Val Punt Ota sind ehemalige Einzeladlergebiete, die in den letzten Jahren von Revierpaaren besetzt worden sind.

Einzeladler waren nicht in jedem Frühling gleich häufig: Bei den Revierpaar- und Brutkontrollen im April und in der ersten Hälfte Mai wurden 1980–1981 und 1988–1992 zwischen 0,5 und 1,4 Einzeladler pro Tag (zufällig) beobachtet. Die Häufigkeit des Auftretens von Einzeladlern lässt sich mit der Schneesituation erklären. Diese wurde durch einen Index charakterisiert, der die auf 2000 m ü.M.

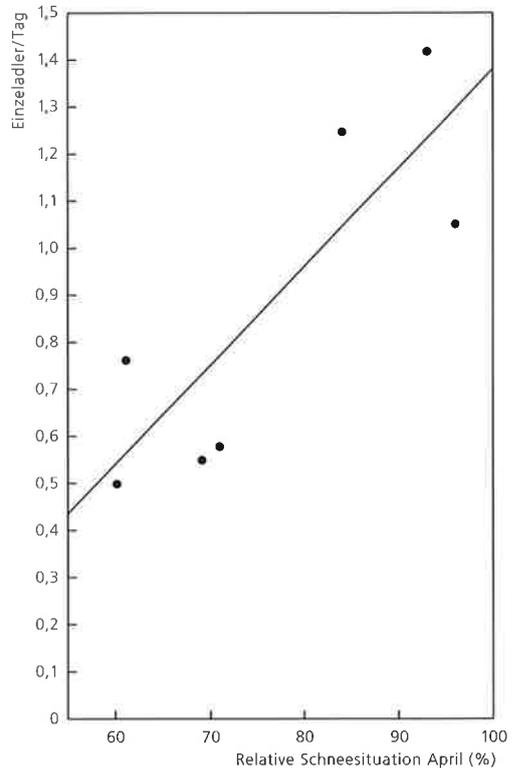


Abb. 47. Schneesituation im April 1980–1981 und 1988–1992 in Relation zur Anzahl der in den betreffenden Jahren im April und in der 1. Hälfte Mai pro Tag beobachteten Einzeladler (während der Revierpaar- und Brutkontrollen). $y = -0,709 + 0,021x$; $r = 0,834$, $p < 0,02$; $n = 7$. – Average number of single eagles observed per day in April/May, 1980–1981 and 1988–1992 (when surveying territories and breeding pairs), in relation to snow conditions in April of the same years.

reduzierte mittlere Schneehöhe der Messstationen im Untersuchungsgebiet als prozentualen Anteil des entsprechenden Mittelwertes aus den gesamten Schweizer Alpen ausdrückt (Abb. 47). In Jahren mit relativ viel Schnee wurden im Untersuchungsgebiet häufig Einzeladler beobachtet; in Jahren mit relativ wenig Schnee waren es entsprechend weniger. Der Zusammenhang zwischen der Häufigkeit von Einzeladlern und der Schneemenge wurde bereits von Jenny (1992) beschrieben und gründet darauf, dass hohe Schneelagen grosse

Tab. 9. Häufigkeitsverteilung von Einzeladlern und Schalenwildsituation in 3 benachbarten Regionen der Zentralalpen im Frühling 1981 (März–Mai). – *Number of single eagles recorded and abundance of ungulate prey in 3 adjacent regions of the Central Alps during spring 1981. (A) number of days of observation; (B) number of single eagles observed per day; (C) index of snow conditions; (D) average altitude of the region (m asl); (E) abundance of ungulate prey, decreasing southwards from «Nord- und Mittelbünden» to «Veltlin».*

	Nord- und Mittelbünden	Engadin	Veltlin (inkl. Zuflüsse)
(A) Anzahl Beobachtungstage	21,5	9,5	18
(B) beobachtete Einzeladler pro Tag	1,86	1,16	0,22
(C) auf 2000 m ü.M. reduzierte mittlere Schneehöhe im April in bezug auf den entsprechenden Wert der gesamten Schweizer Alpen (%)	127	33	48
(D) mittlere Höhenlage des Gebietes (m ü.M.)	1800	2100	1700
(E) Schalenwildsituation	hoher Bestand, viel Fallwild	hoher Bestand, wenig Fallwild	tiefer Bestand, fast kein Fallwild

Sterblichkeit beim Schalenwild zur Folge haben (Schröder 1971). Huftierkadaver sind vor allem im Winter die hauptsächliche Nahrungsquelle für Einzeladler (Kap. 7). Der Zusammenhang ist wesentlich weniger deutlich, wenn nur auf die Schneedaten aus dem Untersuchungsgebiet Bezug genommen wird: Der Ver-

gleich mit den anderen Alpenteilen zeigt, dass die mobilen Einzelvögel auf die relative Verfügbarkeit der Nahrung stärker reagieren als auf das absolute Angebot.

Die wechselnde Häufigkeit der Einzeladler je nach Nahrungsangebot zeigt sich auch in Abb. 38. Das nahrungsabhängige Verteilungsmuster der Einzeladler kam anlässlich der grossräumigen Revierpaar- und Brutkontrolle im Frühjahr 1981 besonders gut zum Ausdruck (Tab. 9): In Nordbünden war bei überdurchschnittlicher Schneelage viel Fallwild und eine hohe Präsenz von Einzeladlern zu verzeichnen. Infolge der zentralen Lage im Gebirge fällt im Engadin auf gleicher Höhe allgemein weniger Schnee, und dieser Effekt war 1981 besonders deutlich. Trotz wenig Fallwild konnten aber in diesem Hochtal regelmässig Einzeladler festgestellt werden; vermutlich waren viele von ihnen Kundschafter von N her. Weiter südlich, im Veltlin, gab es in den dortigen tiefer gelegenen Gebieten kaum Schnee, so gut wie kein Fallwild und fast keine umherstreichenden Einzeladler.

Für die Beurteilung der Häufigkeiten von Einzeladlern ist die Lage der Testfläche zu berücksichtigen. In von Reviervögeln kaum beanspruchten Zonen sind Einzeladler häufiger zu beobachten als innerhalb von Revieren. Solche Unterschiede ergaben sich zwischen dem Einzeladlergebiet Sertig und dem benach-

Tab. 10. Beobachtungshäufigkeit von Einzeladlern in Einzeladlergebieten und in benachbarten Revieren im Sommer (Sertig/Dischma; 15. 5.–31. 8. 1979) sowie im Winter (Unterengadin; Dezember–März, 1979/1980 Territorien, 1980/1981 Einzeladlergebiete). – *Number of single eagles observed in single eagle ranges («Einzeladlergebiete») and in adjacent territories («Reviere») in summer (Sertig/Dischma) and in winter (Brail + Guarda / Sarsura + Lavin). (1) days of observation; (2) number of single eagle observations.*

	(1) Beobachtungstage	(2) Anzahl Einzeladlerkontakte ^a	(3) pro Tag
Einzeladlergebiet Sertig	10	16	1,6
Revier Dischma	48	14	0,3
Einzeladlergebiete Brail + Guarda	47	92	2,0
Reviere Sarsura + Lavin	34	30	0,9

^aDasselbe Individuum pro Tag nur einmal berücksichtigt.

barten Revier Dischma bzw. den Einzeladlergebieten Brail und Guarda und den dazwischenliegenden Revieren Sarsura und Lavin (χ^2 -Anpassungstest, $p < 0,001$ bzw. $< 0,01$) (Tab. 10). Entsprechende Unterschiede zeigten sich auch bezüglich der Gruppengrösse von Einzeladlern: Anlässlich der Revierpaar- und Brutkontrollen 1988–1992 wurden innerhalb von Revieren Einzeladler 60mal allein und 3mal zu zweit registriert; im Einzeladlergebiet Brail hielten sich die unverpaarten Adler in den Wintern 1988–1990 jedoch in 19 von 55 Fällen in Gruppen von 2–4 Vögeln auf (4-Felder- χ^2 -Test, $p < 0,001$). Mehrere Einzelvögel zusammen können an regelmässigsten an Nahrungsplätzen in Gebietsabschnitten ausserhalb von Revieren beobachtet werden.

Die während der Revierpaar- und Brutkontrollen im Frühling gesammelten Daten zur Häufigkeit von Einzeladlern lassen erkennen, dass Einzeladler in grossen Revieren zahlreicher anzutreffen sind als in kleinen (Abb. 48). Die Territorialität der Paare beeinflusst aber nicht nur die Verteilung, sondern auch die Aktivität der Einzelvögel. Längere Wartenstandorte oder gar Nachteinstände wurden kaum je in zentralen Revierteilen eingenommen; der Aufenthalt am Boden konzentrierte sich auf Gebiete ausserhalb oder in Randzonen von Territorien. Im Winter 1980/1981 (Dezember–März) wurden individuell wandernde Einzelvögel in den Einzeladlergebieten Brail (226 min Einzeladlerkontakt) und Guarda (252 min Kontakt) zu 61 bzw. 77 % auf Warten (d.h. nicht im Fluge) festgestellt. Im dazwischenliegenden kleinen Revier Sarsura (Dezember–März 1979/1980: 117 min Einzeladlerkontakt) betragen die Anteile der Aktivität auf Warten und in der Luft 8 : 92 %. Im grossen und gegliederten, an das Einzeladlergebiet Guarda direkt angrenzenden Revier Lavin wurden bei Einzelvögeln in derselben Referenzperiode (118 min Kontakt) mit 51 % Aufenthalt auf Warten gleiche Anteile von Sitzen und Fliegen registriert.

Die täglichen Flugstrecken der telemetrierten Einzeladler variierten bei den mit mobiler Handpeilung überwachten Vögeln zwischen 0 und 72,6 km. Diese längste dokumentierte Tageswegstrecke unternahm ♂ 6 am 11. März

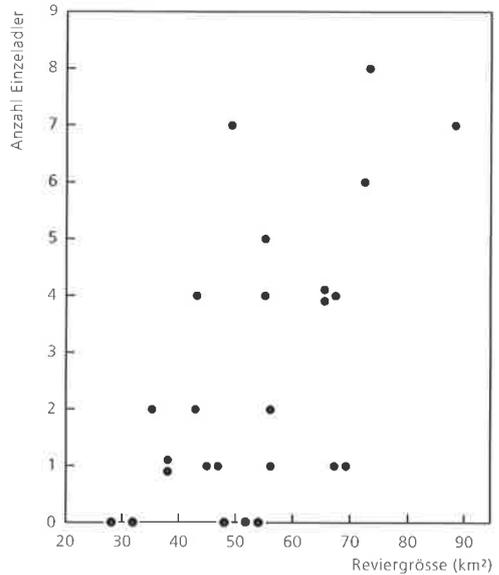


Abb. 48. Reviergrössen und Anzahl der in den betreffenden Revieren im April und in der 1. Hälfte Mai 1988–1992 beobachteten Einzeladler (während der Revierpaar- und Brutkontrollen). Spearman-Rangkorrelation $r_s = 0,549$, $p < 0,01$; $n = 25$. – Number of single eagles observed in April/May 1988–1992 in territories of established pairs in relation to the size of their territories.

1992 beim Wechsel zwischen zwei bevorzugt aufgesuchten Einstandsgebieten (Abb. 49). Die Wanderung folgte verschiedenen Sonnenhangsystemen, zuerst von Ardez engadinaufwärts bis Zernez, dann via Il Fuorn–Buffalora–Val Mora–Val Vau ins Münstertal und entlang der Längsfurche des Vinschgau weiter bis Meran. Der effektiv bewältigte Flugweg betrug 110 km in 4 h 09 min (M 26,5 km/h). Entlang dieser Strecke wurden 3 territoriale Reaktionen ansässiger Paare festgestellt, davon 1 Angriff mit Körperkontakt im Revier Nügliä. 4 andere Einzeladler übernachteten am 10./11. März im gleichen Bereich wie ♂ 6.

Die durchschnittlichen täglichen Flugstrecken der mit mobiler Handpeilung kontrollierten Einzeladler schwankten zwischen 8,3 km (♂ 2, in der zweiten Überwachungsperiode) und 18,8 km (♂ 6). Die entsprechenden Werte der beiden brauchbaren Satellitensender betru-

gen 24,9 bzw. 43,4 km. Dieser Unterschied ist darauf zurückzuführen, dass die Satellitenpeilungen weniger genau und auf den Frühling beschränkt waren. Die mittleren täglichen Flugstrecken der handgepeilten Einzeladler nahmen nach der Wintersonnenwende stetig zu und erreichten im März parallel zu den nun günstigeren Flug- bzw. Windbedingungen mit 20 km beinahe den dreifachen Wert (Abb. 50). Bedingt durch die verstärkte Flugaktivität im Frühling nahm auch die Häufigkeit der Beobachtungen von Einzeladlern zu.

Die Satellitenpeilungen erlaubten keine genaue Erfassung der Flugstrecken. Aber auch bei den handgepeilten Vögeln war dies allgemein schwierig und gelang nur in Ausnahmefällen so detailliert wie von ♂ 6 geschildert. Bei der Korrelation mit meteorologischen

Daten ergaben sich zusätzliche Schwierigkeiten, weshalb eine quantitative Auswertung nicht möglich war. Immerhin wurde deutlich, dass grössere Flugdistanzen (>10 km) nie bei Schlechtwetter mit starken Niederschlägen, sondern stets bei geeignetem Flugwetter zurückgelegt wurden. Solches ist bei verschiedenen Wetterlagen gegeben: Zum einen an Tagen mit starker Sonneneinstrahlung und thermischen (Auf-)Winden an entsprechenden Expositionen; zum anderen an Tagen mit unterschiedlicher Bewölkung und Temperatur, aber mit erheblichem (Höhen-)Wind. Günstige Flugbedingungen wurden aber längst nicht immer ausgenützt, beispielsweise wenn genügend Nahrung und ausreichend Freiraum ausserhalb von Territorien vorhanden war.

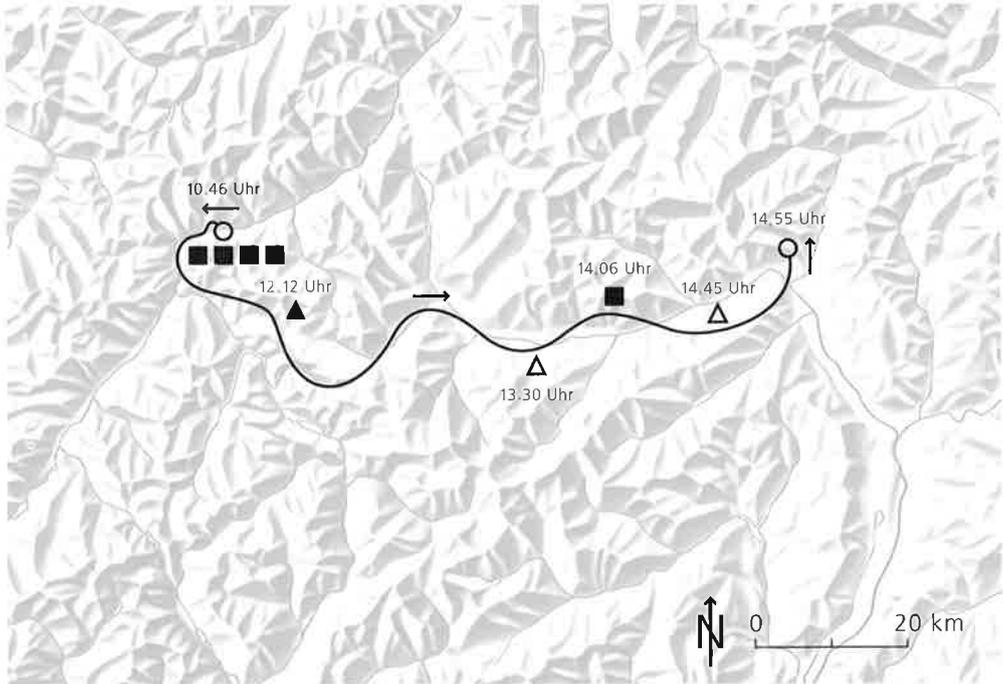


Abb. 49. Dislokation von ♂ 6 (subad.) am 11. März 1992 (ausgezogene Linie), territoriale Reaktionen von Revierpaaren (schwarzes Dreieck = Angriff mit Körperkontakt; weisse Dreiecke = Girlandenflüge) und Nachweise anderer Einzeladler (schwarze Quadrate). Kreise = Nacheinstände von ♂ 6. Grundkarte (Relieftop und Gewässer) reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 15. 9. 1994. – *Movements (continuous line) of ♂ 6 (subad.) on 11th March 1992, territorial reactions of paired eagles (black triangle = attack with body contact; white triangles = undulating flights) and observations of other single eagles (black rectangles). Circles = roosting places of ♂ 6.*

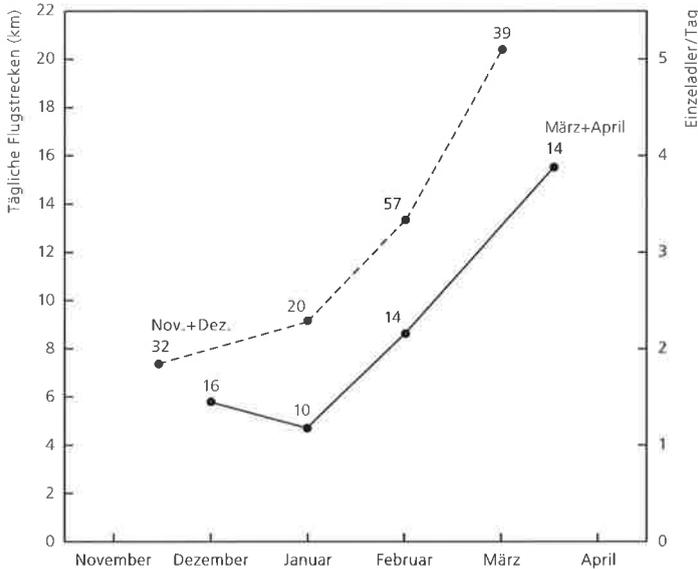


Abb. 50. Mittlere tägliche Flugstrecken (tF) von radiotelemetrisch überwachten Einzeladlern (mobile Handpeilung, 1989–1993) (gestrichelte Linie, Skala links) und Anzahl pro Tag beobachteter Einzeladler in Einzeladlergebieten des Engadins (Brail und Guarda, 1980–1981) (ausgezogene Linie, Skala rechts) im Verlauf der Wintermonate. Die den Punkten zugeordneten Zahlen geben die Anzahl tF bzw. die Anzahl Beobachtungstage an. – *Average daily movements (tF) of single eagles monitored by radiotelemetry (broken line, scale on the left) and average numbers of single eagles observed per day in areas not occupied by territorial pairs in the Engadine (continuous line, scale on the right) during winter. Numbers beside the points indicate the numbers of tF and observation days, respectively.*

6.3. Diskussion: Räumliches Verhalten der Einzelvögel

Trotz der allgemein weit fortgeschrittenen Kenntnisse zur Populationsökologie von Greifvögeln ist der Zeitraum vom Selbständigwerden der Jungvögel bis zur Paarbildung nur in wenigen Einzelfällen gezielt untersucht worden (z.B. Newton 1986, Ferrer 1993). Dies trifft besonders auf die grossen, erst im Alter von mehreren Jahren geschlechtsreif werdenden Arten zu, deren vorterritoriale Lebensphase entsprechend lange dauert. Dabei haben die unverpaarten jüngeren Adler eine grosse Bedeutung als Nachfolgeneration bzw. Brutreserve; eigene Arbeiten (Haller 1982) sowie Folgestudien (Jenny 1992) haben grundlegende Effekte von Einzeladlern auf die Populationsdynamik nachgewiesen.

Die bisherigen Literaturangaben zur Lebensweise des Steinadlers ausserhalb revierbezogener Aktivitäten betreffen fast ausschliesslich saisonal wandernde Tiere und beschränken sich meist auf Beobachtungen an vom Brutareal entfernten Überwinterungsplätzen und entlang der Zugroute sowie auf Ringfundergebnisse (Europa: z.B. Deppe 1974, Tjernberg 1977 und 1986, Saurola 1981; Nordamerika: z.B. Millsap & Vana 1984, Steenhof et al. 1984, Sherrington 1993). Die vorliegenden Untersuchungsergebnisse beziehen sich dagegen auf unverpaarte Individuen und Revierpaare im gleichen Areal, auf deren Koexistenz und gegenseitige Beeinflussung. Einzeladler der alpinen Population streifen zwar regelmässig in benachbarte Mittelgebirge (v.a. in den Jura, seltener in den Schwarzwald oder die Vogesen), weiter entfernte Gebiete (Areale an-

derer Populationen) werden jedoch kaum befliegen.

Die Radiotelemetrie eröffnet die Möglichkeit, Einzelvögel adäquat zu untersuchen. Die Methode wurde subtil angewendet (geringe Sendergewichte, Sendermontage auf den Schwanzfedern), um angesichts der starken innerartlichen Konkurrenz (Kap. 9) keine zusätzlichen Belastungen zu provozieren. Die Satelliten-Telemetry wurde 1991 in einer ausgesprochenen Pionierphase angewendet (Nowak 1991). Bezogen auf dieses frühe Entwicklungsstadium der Methode waren die Ergebnisse zufriedenstellend. In jüngster Vergangenheit ist die technische Entwicklung bezüglich Funktionsdauer, Gewicht und Zuverlässigkeit der Sender rasch vorangekommen und hat sensationelle Ergebnisse geliefert (z.B. Weimerskirch et al. 1994, Meyburg et al. 1995, Brodeur et al. 1996).

Die Lebensraumbedürfnisse der Einzeladler weichen von denjenigen der Reviervögel insofern ab, als sie nicht an einen Brutplatz in einem ganzjährig und langfristig das Überleben garantierenden Gebiet gebunden sind. Die Einzelvögel benötigen geeignete Freiräume ausserhalb von bzw. zwischen Territorien. In Graubünden befliegen die Einzeladler im Sommerhalbjahr bevorzugt grossflächig alpines Gelände, das vom Waldareal und somit von den Horsten weit entfernt ist. Im Winter bieten die grossen Talschaften den besten Lebensraum, besonders die alpinen Längsfurchen, die durch ihre W-E-Erstreckung zusammenhängende sonnenexponierte Lagen aufweisen. Das verbreitete Angebot an Aufwindplätzen ermöglicht weiträumige Dislokationen auch in der kalten Jahreszeit, wenn die thermischen Aufwinde schwach bzw. auf optimale Standorte beschränkt sind. Neben der Frühlingsthermik ist es die zumeist günstige Nahrungssituation (Schalenwildkadaver), die hier im März und April zur stärksten Einzeladlerpräsenz führt, bevor die Vögel ab Mai auch höhere Lagen aufsuchen und sich so besser verteilen.

Einzeladler und Reviervögel unterscheiden sich vor allem im räumlichen Verhalten. Unverpaarte Individuen bewegen sich viel grossräumiger und sind untereinander verträglich. Soziale Kontakte sind sogar dienlich, um gün-

stige Aufwindplätze und Nahrungsquellen (die weit verteilt sind, aber in der Regel verschiedene Individuen zu sättigen vermögen) ansteuern zu können. Die Einzelvögel wechseln zwischen den trittsteinartig verteilten Freiräumen, indem sie Territorien über- bzw. umfliegen, streifen oder durchqueren. Ob ♀ in der ersten Phase der Selbständigkeit weniger weit umherwandern als ♂, lässt sich aufgrund der verfügbaren Daten nicht beurteilen. Die grossen Flächenbelegungen sind nicht nur durch die Ernährungsweise (weiträumige Suchflüge nach Huftierkadavern; vgl. Kap. 7), sondern ebenfalls durch die räumliche Intoleranz der Reviervögel bedingt.

Die Wirkung des Ausweichens gegenüber Reviervögeln zeigt sich auch im Vergleich mit anderen Gebieten: In einem (ausserhalb des Brutareals gelegenen) Überwinterungsgebiet des Steinadlers in Uppland (Schweden) wurden individuell beflogene Flächen von 20–65 km² ermittelt (Tjernberg 1977), allerdings ohne Radiotelemetrie. Im Jura beflog ein Jungadler während der Wintermonate ein Gebiet von 80–90 km² (Buser 1979). Die viel grösseren Streifgebiete in den Alpen sind zum Teil auf die unterschiedliche Methodik und die Grösse des für Steinadler verfügbaren Lebensraums, vor allem aber auf die hohe Dichte der Revierpaare zurückzuführen, die die Einzeladler zu dauernden Ausweichbewegungen zwingen. Das Territorialverhalten der Reviervögel hat allerdings nicht nur Auswirkungen auf Standortwahl, Aktivität und Sterblichkeit (Kap. 9) der Einzeladler; auch die Reviervögel werden durch ihre territorialen Reaktionen in Zeiteinteilung und Energieverbrauch sowie weiteren Folgewirkungen bis hin zur Reduktion des Bruterfolgs (Kap. 8) beeinflusst.

Im Verlauf der individuellen Entwicklung zeichnen sich verschiedene Phasen der Raumbelegung ab: Nach dem Selbständigwerden wandern zumindest die männlichen Jungadler weit im Alpenraum umher und dringen manchmal über die Grenzen des alpinen Brutareals hinaus. Von ♂ 2 (und auch von ♂ 4) gibt es Belege, dass sie den Kontakt zur Heimatregion (bzw. zu aussichtsreichen Nahrungsplätzen) auch in dieser Zeit nie ganz haben abbrechen lassen. Solche zwischenzeitliche Heimatbesu-

che scheinen für die spätere Etablierung bzw. Reviergründung wichtig, sind aber wesentlich seltener als beim Spanischen Kaiseradler *Aquila adalberti* (Ferrer 1993). Vom dritten Lebensjahr an wird der Bezug zur Heimatregion wieder enger: Die Einzeladler schränken ihren Aktionsradius auf eine Fläche von einigen tausend Quadratkilometern ein. In diesem Bereich kennen sich die Vögel aus, und von hier aus bestehen wohl die grössten Chancen, Territoriumsinhaber zu werden. Jungadler aus Finnland zeigen ein ähnliches räumliches Verhalten: Vögel im ersten Lebensjahr wurden zahlreich in weiten Teilen des osteuropäischen Tieflandes wiedergefunden; 2jährige Individuen waren bereits wesentlich seltener, und von älteren Adlern liegt aus diesem Raum (im Gegensatz zu Fennoskandien) eine einzige Rückmeldung eines 3jährigen Tieres vor (Saurola 1981). In Idaho (USA) dokumentierten Steenhof et al. (1984) ebenfalls, dass Steinadler Reviere in der Heimatregion besetzten.

Die Ringwiederfunde aus den Alpen belegen, dass sich die geschlechtsreif werdenden Einzeladler von Ausnahmen abgesehen in der (u.U. weiteren) Region ihres Geburtsortes (Grössenordnung 10 000 km²) einfinden. Diese Heimatansiedlung scheint im Vergleich zur Fremdansiedlung Vorteile zu bringen, wobei sich vor allem die Vertrautheit mit den lokalen

Bedingungen auf das Überleben und den Bruterfolg positiv auswirken dürfte. Shields (1987) gibt eine allgemeine Übersicht über Nutzen und Kosten geringer bzw. grosser Ansiedlungsdistanzen. Die vorliegenden Daten erlauben keine quantitative Beurteilung. Fest steht, dass innerhalb der Alpen nicht nur der Landschaftsaspekt variiert, sondern ebenfalls das Nahrungsangebot, wenigstens während der Nestlingszeit (Tab. 16, S. 103). Regionale Anpassungen erscheinen deshalb sinnvoll. Das philopatrische Verhalten schafft diesen regionalen Bezug. Es hat aber auch einen Effekt auf den Populationsdruck, der in bestimmte Bahnen gelenkt wird. Insofern ist die Heimatansiedlung auch mitverantwortlich für die geringe Ausbreitungsdynamik des Steinadlers.

Die grosse raum-zeitliche Variabilität im Auftreten der Einzelvögel, ihre wechselnde Raumbelugung im Verlauf der individuellen Entwicklung und die sich auf das Verhalten der Einzeladler auswirkende Territorialität der Reviervögel machen es schwierig, den Populationsteil aus unverpaarten Adlern gesamthaft zu fassen. Ihr Anteil an der ganzen Population kann nicht genau bestimmt werden; er dürfte jedoch bei den gegenwärtigen Populationsverhältnissen in der Grössenordnung von einem Drittel liegen (vgl. Bezzel & Fünfstück 1994).

7. Jagdverhalten und Nahrung

7.1. Methodik

Durch die systematischen Beobachtungen zur Raumbelugung ausgewählter Paare konnten die bejagten Zonen abgegrenzt werden. Dies gelang auch im Sommer, obwohl in dieser Jahreszeit die Mobilität der Adler und die Beobachtungsdistanzen am grössten sind. Beobachtungen Beute transportierender Adler erlaubten oft Rückschlüsse auf den Herkunftsort der Nahrung. Die Daten zur Ernährung während der Nestlingszeit gehen allerdings nur in relativ wenigen Fällen auf Direktbeobachtungen jagender Adler zurück, sondern stammen zum grössten Teil von an Horsten und in deren Umgebung aufgesammelten Beuteüberresten. Ausschliesslich trifft dies für die früheren Nachweise anderer Autoren zu; ihre Angaben wurden konsequent zusammengetragen. Die wichtigsten Quellen sind die Daten in Stemmler (1955), Iselin & Hämmerle (1960) und Buchli (1970) sowie die Unterlagen von R. Melcher. Einzelne Beuteüberreste, deren Artzuordnung nicht sofort klar war, wurden an den Natur- bzw. Naturhistorischen Museen Chur, St. Gallen, Bern und Basel bestimmt.

Die Daten zur Ernährung von Adlerpaaren ausserhalb der Nestlingszeit und von Einzelvögeln beruhen auf Direktbeobachtungen. Diese erfolgten so gut wie immer aus Distanz, doch wurden vermutete oder sichere Beutenachweise nach Wegflug der Adler an Ort und Stelle verifiziert. Eine Serie Nahrungsproben (Kropf- und Mageninhalt) tot gefundener Adler wurde von C. Fischer vom Zoologischen Institut der Universität Neuenburg untersucht. Einzelne Haaranalysen führte auch A. Keller am Naturhistorischen Museum Genf durch. Die verschiedenen quantitativen Beutelisten beruhen auf insgesamt 798 Nahrungsbelegen. Bei einzelnen zum Ziele des Adlerfangs ausge-

legten Ködern wurde die aufgenommene Nahrungsmenge gemessen.

Beuteschlagversuche wurden konsequent erfasst, wobei (zur Ermittlung der Erfolgsrate) ausschliesslich persönliche Beobachtungen die Datengrundlage bildeten. Dasselbe gilt auch bezüglich des Kropfzustandes von Revier- und Einzelvögeln: Bei günstigen Beobachtungsbedingungen kann festgestellt werden, ob der Kropf eines fliegenden Adlers gefüllt oder leer ist (Abb. 55, S. 97, und 57, S. 100). Pro Individuum und Tag wurde nur eine Angabe in die Datenauswertung einbezogen. Falls bei mehreren Sichtkontakten desselben Adlers pro Tag wenigstens einmal Kropffüllung notiert werden konnte, wurde dieser Nachweis berücksichtigt.

7.2. Ergebnisse

Nahrungsspektrum: Bei der Analyse des Kropf- bzw. Mageninhaltes von 12 Steinadlern konnten 6mal Huftiere (davon 3mal Gemse) und 5mal Murmeltiere festgestellt werden. Dazu kamen 2 Kleinnager und 1 Mauswiesel *Mustela nivalis*. Die Gesamtheit der Beutelisten reicht bis zum Kormoran *Phalacrocorax carbo* und Auerhahn *Tetrao urogallus* ♂ sowie zum ausgewachsenen Rotfuchs und kleineren Haushund. Theobald (1863) erwähnte sogar, dass 1849 am Umbrailpass Leichen von im Kampf gefallenen Soldaten angenommen wurden. Gewöllinhalte und der Hinweis in Buchli (1970) legen nahe, dass gelegentlich auch Pflanzenteile gefressen werden. Unmittelbar vor der Eiablage sind ♀ wiederholt bei der Aufnahme von Schnee beobachtet worden.

Nahrungsmenge: Die im Laufe des manchmal stundenlang anhaltenden Kröpfens aufge-

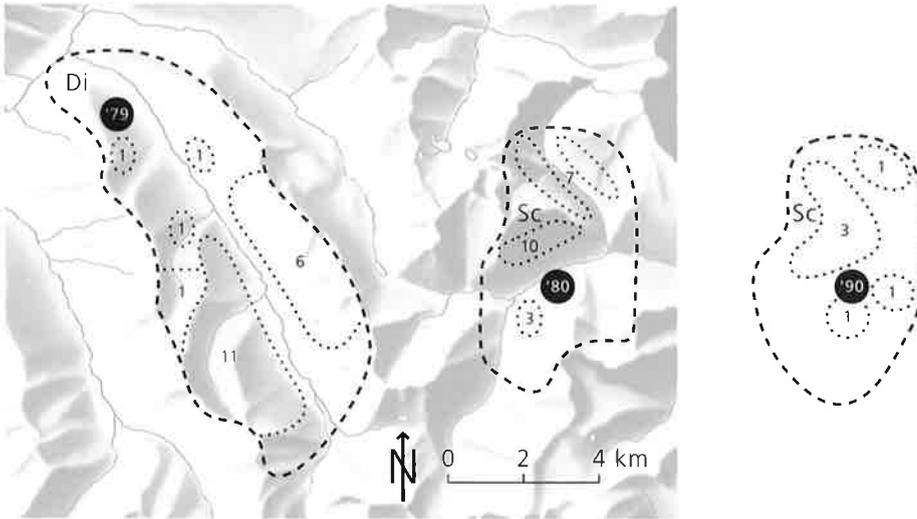


Abb. 51. Jagdlich genutzte Gebiete während der Nestlingszeit im Revier Dischma 1979 und im Revier Susasca 1980 bzw. 1990. Punktlinien = Grenzen der bejagten Flächen, wobei die Zahlen für die aus der betreffenden Fläche stammenden Beuteobjekte stehen, die in den meisten Fällen zu den Horsten (schwarze Punkte mit Jahreszahl) transportiert wurden. Gestrichelte Linien = Grenzen des regelmässig beflogenen Gebietes zur Nestlingszeit. Daten aus der Val Susasca 1990 aus Gottschalk (1990). Grundkarte (Reliefton und Gewässer) reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 15. 9. 1994. – *Area covered for foraging during the nestling period in the Dischma territory in 1979 and the Susasca territory in 1980 and 1990, respectively. Dotted lines = hunting areas; figures indicate the number of prey items (which were mostly brought to the nest) from these areas. Black dots with year = nest; broken lines = main area covered during nestling period.*

nommene Fleischmenge beträgt oft um 1000 g, bei ♀ bis 1300 g. Der grösste bei einem tot gefundenen Adler festgestellte Kropf- und Mageninhalt bezog sich auf ein ♂: 656 g, davon 524 g im Kropf. Die Verdauung setzt offenbar rasch ein; regelmässige Kotabgaben folgten oft bereits eine halbe Stunde nach Beginn der Nahrungsaufnahme. Bei Gelegenheit füllen Adler ihren Kropf wiederholt an aufeinanderfolgenden Tagen (Abb. 56–59, S. 100–101). An einem Schalenwildkadaver konnten bis 4 (Einzel-)Adler am selben Tag nacheinander kröpfend beobachtet werden, und oft sind auch andere Karnivoren (v.a. Rabenvögel) mit von der Partie. So werden selbst Grossbeuten in der Regel rasch genutzt.

Der Nahrungsbedarf für die Aufzucht von zwei Jungvögeln wurde von Iselin & Hämmerle (1960) an einem Horst im Dischmatal auf umgerechnet 25 Murmeltiere geschätzt. Buchli (1970) zählte aber im Münstertal bei einer

Brut mit einem Jungen 34 Beutetiere (davon 28 Murmeltiere). In der Val Chamuera fanden sich am 19. Juni 1980 6 nur zum Teil abgefressene Hinterteile von Murmeltieren und der fast vollständige Körper von 1 Steinkitz beim (einzigen) Jungadler am Horst.

7.2.1. Ernährung der Reviervögel

In der *Nestlingszeit* umfassten die Hauptjagdgebiete von 4 kontrollierten Paaren 27–40 % des zu dieser Zeit beflogenen Aktionsraums. Diese bevorzugt bejagten Flächen waren 6–16 km² gross und lagen zwischen dem Bereich der Waldgrenze und der oberen alpinen Stufe (Abb. 51; Haller 1982). Paar Dischma beispielsweise, das 1979 einen Horst nahe am Talausgang bezogen hatte, jagte hauptsächlich im hinteren Abschnitt des Dischmats, 4,5–9 km vom Brutplatz entfernt. Die Beutetiere oder Teile davon wurden unter Ausnüt-

Tab. 11. Beutenachweise aus dem Horstbereich, Graubünden 1970–1994. Körpergewichte vor allem nach Glutz von Blotzheim & Bauer 1980 sowie Haller 1988. – *Prey items brought to the nest by eagles in the Grisons, 1970–1994.*

		Körper- gewicht (g) <i>body weight (g)</i>	Anzahl Beutetiere <i>number of prey items</i>	Biomassen- anteil (%) <i>percentage of total biomass</i>
Feldhase	<i>Lepus europaeus</i>	3200	2	<1
Schneehase	<i>Lepus timidus</i>	2500	13	4
Hasen unbestimmt	Leporidae undet.		4	1
Eichhörnchen	<i>Sciurus vulgaris</i>	345	1	<1
Alpenmurmeltier	<i>Marmota marmota</i>	4000	150	73
Rotfuchs	<i>Vulpes vulpes</i>	3000 ^a	4	1
Hauskatze	<i>Felis silvestris</i> f. <i>catus</i>	3200	1	<1
Reh	<i>Capreolus capreolus</i>	3700 ^a	8	4
Steinbock	<i>Capra ibex</i>	4000 ^a	3	1
Hausschaf	<i>Ovis ammon</i> f. <i>aries</i>	4000 ^a	5	2
Gemse	<i>Rupicapra rupicapra</i>	3700 ^a	20	9
Alpenschneehuhn	<i>Lagopus mutus</i>	420	13	<1
Birkhuhn	<i>Tetrao tetrix</i>	1050	13	2
Auerhenne	<i>Tetrao urogallus</i> (♀)	1800	1	<1
Tannenhäher	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	168	1	<1
Alpendohle	<i>Pyrhocorax graculus</i>	207	2	<1
Rabenkrähe	<i>Corvus corone</i>	507	2	<1
Vogel in Drosselgrösse unbestimmt		90	6	<1
	<i>bird undet.</i>			
Total			249	100

^a Jungtiere.

zung von Hangaufwinden im flachen Gleitflug, oft mit unterstützenden Flügelschlägen und zuweilen gar mit zwischengeschaltetem Aufkreisen an geeigneten Plätzen, talauswärts transportiert. Diese Bevorzugung der grossen zusammenhängenden, weitgehend ungestörten Jagdflächen an den gegenüberliegenden Flanken im hinteren Talabschnitt zeigte sich auch in anderen Jahren, mit und ohne Jungenaufzucht. Hier finden sich grosse Murmeltiervorkommen (Verteilungsmuster in Müller et al. 1988), doch sind diese keinesfalls auf die hauptsächlich bejagten Gebiete beschränkt. In der Val Susasca wurde auch die Horstumgebung bejagt, vor allem die dem Brutplatz gegenüberliegende Talflanke. Die Verteilung der hauptsächlich bejagten Zonen blieb zwischen den beiden Untersuchungsjahren 1980 und 1990 (Gottschalk 1990) weitgehend konstant.

Während der Nestlingszeit ist das Murmeltier mit 60 % der Stückzahl aller nachgewie-

senen Nahrungsobjekte (n = 249) und 73 % Anteil Biomasse das wichtigste Beutetier in Graubünden (Tab. 11). Geschlagen wurden alle Altersklassen beider Geschlechter. Gemskitze erreichten 9 % Gewichtsanteil, gefolgt von Rehkitzen und Schneehasen mit je 4 %. Birkhühner und Lämmer waren noch mit je 2 % Biomassenanteil vertreten. Der Murmeltieranteil in der Nestlingsnahrung kann lokal 80 % und mehr betragen: Stemmler (1955) sammelte an einem Horst bei Silvaplana 25 Murmeltierbälge und 3 weitere Beutebelege. Im Münstertal ermittelte Buchli (1970) einen Murmeltieranteil von 82 %, und im Revier Monstein fanden sich 1980 unter 19 Beuteobjekten 15 Murmeltiere (79 %) (Haller 1982).

Quantitative Angaben zur Nestlingsnahrung liegen ab 1930 vor. Weiter zurück gibt es nur Einzeldaten: Aus dem Revier Bernina sind zwischen 1871 und 1895 11 Beuten nachgewie-

Tab. 12. Die wichtigsten Beutetiergruppen als Nestlingsnahrung in Graubünden im Verlauf des 20. Jahrhunderts. % = Anteil bezogen auf n = Anzahl Beutetiere. – *Main prey items brought to the nest by eagles in the Grisons during the 20th century.*

		1930–1949		1950–1969		1970–1989		1990–1994	
		n	%	n	%	n	%	n	%
Beutetiere insgesamt <i>total number of prey items</i>		130	100	231	100	169	100	80	100
Hasen	Leporidae	15	12	9	4	14	8	5	6
Alpenmurmeltier	<i>Marmota marmota</i>	56	43	139	60	100	59	50	63
Schalenwild	Artiodactyla	20	15	26	11	21	12	10	13
Rauhfußhühner	Tetraoninae	25	19	28	12	20	12	7	9
Total		116	89	202	87	155	91	72	91

wiesen: 7 Murmeltiere, 2 junge Gemen, 1 Feldhase und 1 Schneehase. In einem Horst in der Val Cristallina fanden sich 1897 6 Murmeltiere, 1 Hase, 1 Wiesel und 1 Lamm. Ein Vergleich von Stichproben aus verschiedenen Zeitabschnitten bekräftigt die Stellung des Murmeltiers als Hauptbeute und von Schalenwild, Rauhfußhühnern sowie Hasen als weiteren Nahrungsquellen (Tab. 12). In den dreissiger und vierziger Jahren betrug der Murmeltieranteil 43 % der Beutestückzahl. Seit 1950 sind es 60 %, wobei die Anteile der übrigen drei wichtigen Beutetiergruppen in den letzten Jahrzehnten ebenfalls konstant geblieben sind.

Die Nestlingsnahrung besteht somit hauptsächlich aus mittelgrossen und kleineren Beutetieren, die so gut wie ausschliesslich geschlagen werden. Beobachtungen von Reviervögeln, die verendete Huftiere nutzten, liegen zwar auch aus dem Hochsommer vor. Von 17 Nahrungsobjekten, die zwischen Mai und Oktober von Paaren ohne diesjährige Jungvögel nachgewiesen wurden, beziehen sich aber nur 3 auf Schalenwildkadaver; 11 Beuten waren geschlagene Murmeltiere.

Die Schlagversuche erfolgen einerseits vom Ansitz aus, andererseits werden sie, manchmal reflexartig, aus dem Suchflug heraus unternommen. Die Stösse zielen zum grössten Teil auf Beutetiere am Boden, gelegentlich auch auf fliegende Krähenvögel oder auffliegende Hühner. Bei den beiden Paaren Dischma und Susasca betrug das Verhältnis der beiden Jagd-

arten während der Nestlingszeit 1979 bzw. 1980 47:24. Gelegenheiten für Beuteschläge bei der Flugjagd sind zwar seltener, doch zeigte sich mit einem Verhältnis von erfolglosen zu erfolgreichen Stossflügen von 17:7, gegenüber 44:3 bei der Ansitzjagd, eine höhere Erfolgsrate (4-Felder- χ^2 -Test, $p < 0,01$). Dafür dürfte der Energieaufwand für die Jagd vom Anstand aus in der Regel geringer sein, abgesehen davon, dass Sitzen auf Aussichtswarten auch eine territoriale Funktion hat. Die Ansitzjagd wurde selbst von den höchstgelegenen Aussichtswarten in 3000 m ü.M. betrieben, wobei Anflugstrecken von bis zu 3,2 km zum vorher ins Auge gefassten Beuteobjekt gemessen wurden. Diese Distanz bezog sich auf ein Schneehuhn im Sommerkleid. Schalenwildkadaver wurden aus Entfernungen bis zu 3,9 km gezielt angefliegen. In den Seitentälern führen die Anflüge oft von einer Talseite zur gegenüberliegenden, anfänglich im raschen Segelflug mit angewinkelten Flügeln, ab Talmitte im Sturzflug mit angelegten Schwingen, wobei in den letzten paar hundert Metern vor dem Ziel die Fänge vorgestreckt werden. Bei einem solchen Stossversuch von ♂ Dischma wurde über 3 km Distanz eine durchschnittliche Flugeschwindigkeit von 136 km/h ermittelt.

Im Dischmatal wurden während der Nestlingszeit 1979 (Jagdgebiet weit vom Horst entfernt) 32 Stossflüge des ♂, jedoch keiner vom ♀ registriert. Bei 3 weiteren Beuteschlagversuchen konnte das Geschlecht des Adlers nicht angesprochen werden; am 18. Juli transportier-

te das ♀ eine vermutlich selbst geschlagene Beute zum Horst. In der Val Susasca (Jagdgebiet im Umkreis von 4 km um den Horst) wurden während der Nestlingszeit 1980 29 Beuteschlagversuche des ♂, 11 des ♀ und 1 vom Paar gemeinsam ausgeführter Stossflug beobachtet.

Konnte ein Steinadler ein Murmeltier packen, war es in der Regel durch Walken mit den Fängen binnen Sekunden tot. Flüchtende Tiere haben den im Körper verkrallten Adler aber auch schon einige Meter mitgezogen. Falls es dem Adler nicht gelingt, das Murmeltier überraschend auf Anhieb zu greifen, ist die Beutechance meist dahin. In einem Fall griff ein Murmeltier den nach erfolglosem Beuteschlagversuch am Boden sitzenden Adler sogar durch einen Sturmflug an und konnte den Feind zum Abflug veranlassen.

Im Winter wurde das gesamte beflogene Gebiet auf der Nahrungssuche genutzt; die Verteilung der Beuteplätze entspricht dem Nahrungsangebot (s. Haller 1982). Alle 22 im Winter 1979/1980 im Raum Davos–Unterengadin festgestellten Beuteplätze lagen im Bereich der subalpinen Stufe. Die Gesamtliste enthält jedoch Beutenachweise zwischen den Niederungen der Haupttäler bis weit in die alpine

Höhenstufe. Das Schalenwild stellt im Winter (November–März) die Nahrungsgrundlage der Steinadlerpaare, insbesondere die Gemse, aber auch Rehe, Rothirsche (im Winter nur als Aas nutzbar) und Steinböcke, die insgesamt 84 % der festgestellten Nahrungsobjekte (n = 62) ausmachten (Tab. 13).

Im Vergleich zur Nestlingszeit (89 Beobachtungstage bei den Paaren Dischma, Monstein und Susasca 1979 bzw. 1980: 84 Stossflüge) wurden im Winter trotz mindestens ebenso guter Aktivitätsüberwachung im Tagesdurchschnitt 7mal weniger Beuteschlagversuche beobachtet (89 Tage bei den Paaren Flüela, Dischma Sarsura, Susasca und Lavin 1979/1980: 12 Stossflüge). Im Winter ist der Anteil von Aas an der aufgenommenen Nahrung grösser als im Sommer: Das Verhältnis geschlagene Tiere (S) : Aas (A) lag beim Schalenwild, das zwischen November und März von Reviervögeln genutzt wurde, bei insgesamt 27:24. Entsprechend zur Wintersterblichkeit des Schalenwilds sind diesbezüglich jedoch grosse saisonale Unterschiede zu berücksichtigen. Von Anfang Dezember bis Mitte Februar 1979/1980 betrug das Verhältnis S : A bei vier Paaren im Raum Davos–Unterengadin 7:1, von Mitte Februar bis Ende März 1980 (bei überdurchschnittlichen Fallwildzahlen) jedoch

Tab. 13. Ernährung von Reviervögeln im Winter (1. November–31. März), Graubünden 1970–1994. % = Anteil bezogen auf n = Anzahl Beutetiere. – *Food of territorial eagles in the Grisons during winter, 1970–1994.* (1) animals killed, age; (2) carcasses; (3) entrails of animals shot by hunters.

		(1) geschlagene Tiere			(2) Aas	(3) Aufbrüche ^a	Total	
		<1 Jahr	>1 Jahr	undet.			n	%
Feldhase	<i>Lepus europaeus</i>			4			4	6
Rothirsch	<i>Cervus elaphus</i>				8	1	9	15
Reh	<i>Capreolus capreolus</i>	6	2		4		12	19
Steinbock	<i>Capra ibex</i>	2			4		6	10
Hauschaf	<i>Ovis ammon f. aries</i>				1		1	2
Gemse	<i>Rupicapra rupicapra</i>	15	2		8		25	40
Birkhuhn	<i>Tetrao tetrix</i>			3			3	5
Vogel unbestimmt (ca. 200 g)				2			2	3
<i>bird undet. (approx. 200 g)</i>								
Summe							62	100

^a Eingeweide von Tieren, die auf der Jagd erlegt worden sind.



Abb. 52. Schädel von zwei Gemskitzen, die von Reviervögeln geschlagen wurden. Je ein Kralleneingriff ist beim linken Schädel (Val Sagliains, 27. März 1980) am Oberkiefer und beim rechten Schädel (Dischmatal, 30. März 1978) am Unterkiefer zu erkennen. – *Two skulls from Chamois fawns killed by territorial eagles. Claw punctures are recognizable in the jawbones of both skulls.*



Abb. 53. Zeugen innerartlicher Beschädigungskämpfe: Tödlicher Eingriff einer Steinadlerkralle im Brustbein links (Val Nuna, Frühjahr 1985, ♀ offenbar immat.) und vernarbte Einstiche im Brustbein rechts (Malix, 3. Dezember 1993, ad. ♂). Die vor dem linken Brustbein montierte Hinterkralle eines Adlermännchens verdeutlicht die bogenförmige Knochenverletzung, die genau der Krümmung der Kralle entspricht. – *Signs of injuries due to intraspecific fights: on the left, lethal puncture in a sternum caused by a Golden Eagle claw and on the right, a puncture in a sternum that healed.*

1 : 7. Vom April liegen 14 Nahrungsbelege verpaarter Steinadler vor, davon 8 Stück Schalenwild (S : A = 3 : 5) und 5 Murmeltiere.

Beim getöteten Schalenwild handelt es sich fast ausschliesslich um Jungtiere im ersten Lebensjahr (Tab. 13), doch ist auch der Schlag einer erwachsenen gesunden Rehgeiss und einer 4½jährigen Gemsgeiss mit akuter Lungenentzündung (A. Marugg) verbürgt. ♂ und ♀ können kooperieren und das Beutetier durch eine Folge alternierender Stossflüge jagen. Angriffe auf Schalenwild sind vor allem bei hohem Schnee erfolgreich, wenn die Fluchtmöglichkeiten der angegriffenen Tiere eingeschränkt sind. Im Februar 1980 töteten die benachbarten Paare Dischma und Flüela nach grösserem Neuschneefall innerhalb von 3 Tagen 3 Rehkitze. Dieselben Umstände gelten für 2 Rehe, die Ende Januar 1960 an 2 aufeinanderfolgenden Tagen bei Sils i.E. geschlagen wurden (R. Melcher). Am 27. März 1980 schlug Paar Lavin ein Gemskitz trotz zahlreich vorhandenem Fallwild, das ebenfalls genutzt wurde.

Andererseits wird Schalenwild im Winter im steilen Fels angegriffen und über dem Abgrund fallengelassen (Haller 1996): Es sind Gems- oder Steinkitze, die an abschüssiger Stelle mit den Fängen gepackt und wenige Sekunden lang in den Luftraum hinausgetragen werden. Am 1. April 1971 geschah dies mit einem Steinkitz an der Südflanke des Piz Lagrev auf gut 2600 m ü.M. ♀ Fedoz drehte aus dem partnerschaftlichen hangnahen Gleitflug heraus brüsk gegen das wenige Meter von seiner Mutter entfernte, in exponierter Lage auf einem Felsband stehende Steinkitz und ergriff dieses am Rücken. Allerdings konnte der Adler die schwere Beute nur 2–3 Sekunden lang halten. Die zurückgelegte Distanz genügte nicht, um das Kitz über eine Steilwand hinunterzustürzen. Es fiel etwa 15 m tief auf ein bänderartiges Schneefeld und überlebte. Bevor die Adler nachstossen konnten, war die Geiss in Riesensätzen zu ihrem Kitz geeilt.

Aus der Val Punt Ota ist seit Jahren bekannt, dass Adler hin und wieder Steinkitze auf die beschriebene Weise angreifen, und zwar konzentriert an einem 300 m breiten und 70–100 m hohen Felsen, dessen Oberkante auf 2100 m

ü.M. liegt. Durch seine exponierte Lage bietet der von Grasbändern durchsetzte, nur von einigen wenigen Bäumen bestandene und vom Steinwild im Winter häufig aufgesuchte Felsen am linken Talaustritt hervorragende Stossmöglichkeiten für den Adler (Haller 1996). Hier wurden im Dezember/Januar 1991/1992 innerhalb von 22 Tagen 3 frisch geschlagene Tiere im Abstand von maximal 125 m gefunden, die auf die oben geschilderte Art zum Absturz und zu Tode kamen. Das schwerste Kitz war ein ♂ mit 14,5 kg Lebendgewicht; das leichteste Tier, ein ♀, wog 8 kg und wurde 250 m weit durch die Luft getragen. Die 3 Fälle in der Val Punt Ota bezogen sich allerdings nicht auf Revier-, sondern auf Einzelvögel, die die selten so günstige Gelegenheit für den Beuteschlag erkannten und auch ausnutzten.

Mit 1 Ausnahme liessen sich bei 16 geschlagenen und genau untersuchten Huftieren (14 Gems- und Rehkitze >6 Monate, 1 Gemsjährling, 1 Reh ad.) in allen Fällen Kralleneinsteiche am Schädel nachweisen (Abb. 52). Die Eingriffe variierten von millimetergrossen Stichen bis zu Löchern von 1 cm Durchmesser und waren an verschiedenen Schädelteilen zu finden. Bei den überwältigten Tieren lagen nicht immer tödliche Verletzungen vor. Schockzustände können Beutetiere bewegungsunfähig machen. Der diesbezüglich extremste Fall betrifft eine Junggemse oberhalb Mulin, die am 8. April 1992 von ♀ Trin zu Boden geworfen wurde, nachdem sich der Adler auf dem Rücken der hangabwärts flüchtenden Gemse verkrallt hatte und etwa 30 m flügel-schlagend mitgeritten war. Die Gemse lag bewegungslos am Boden, und ♀ Trin stand auf dem Körper und rupfte mit den typischen ruckartigen Schnabelbewegungen einige Minuten lang Haarbüschel aus, um eine Stelle für die Eröffnung des Brustraums freizumachen. Da sprang die Gemse plötzlich auf und entkam mit offenbar lediglich leichteren Verletzungen.

7.2.2. Ernährung der Einzelvögel mit vergleichenden Daten zu Reviervögeln

Die unverpaarten Adler stützen sich für ihre Nahrungsversorgung vor allen Dingen auf Aas, insbesondere im Winter (Tab. 14, Abb. 54–59).

Tab. 14. Ernährung von Einzeladlern in Graubünden und in angrenzenden Gebieten (Beutenachweise anlässlich telemetrischer Überwachung über die Kantonsgrenzen hinaus) 1975–1994. Angegeben ist die Anzahl festgestellter Beutetiere. S = geschlagene Tiere; A = Aas; J = Aufbrüche (Jagd). – *Food of single eagles in the Grisons and in adjacent regions, 1975–1994. S = animals killed; A = carcasses; J = entrails of shot animals.*

		November–März			April–Oktober			Total
		S	A	J	S	A	J	
Alpenmurmeltier	<i>Marmota marmota</i>				2	1		3
Rothirsch	<i>Cervus elaphus</i>		7	3		1		11
Reh	<i>Capreolus capreolus</i>		7					7
Steinbock	<i>Capra ibex</i>	3 ^a	6			2	1	12
Hausziege	<i>Capra aegagrus f. hircus</i>		1					1
Hausschaf	<i>Ovis ammon f. aries</i>		3			3		6
Gemse	<i>Rupicapra rupicapra</i>		9			1	1	11
Alpenschnepf	<i>Lagopus mutus</i>				1			1
Haushuhn	<i>Gallus gallus f. domestica</i>				1			1
Vogel unbestimmt (<300 g)	<i>bird undet. (<300 g)</i>				1			1
Beute unbestimmt (<5000 g; kein Huftier)	<i>prey undet. (<5000 g; not ungulate)</i>				3			3
Köderplatz für Füchse	<i>bait for red foxes</i>		3					3
Schlachtabfälle	<i>scraps of meat</i>		1					1
Summe		3	37	3	8	8	2	61

^a <1 Jahr alt.

67 % der nachgewiesenen Nahrungsobjekte (n = 61) entfielen auf Schalenwild. Die 3 bei den Reviervögeln erwähnten, am gleichen Platz in der Val Punt Ota geschlagenen Steinkitze sind jedoch die einzigen Grossbeuten (Schalenwild mit Ausnahme der frisch geborenen Tiere), die nachgewiesenermassen von Einzelvögeln getötet worden sind. Die übrigen genutzten Huftiere, 33 im Winter und 7 im Sommer, wurden alle als Kadaver angenommen. Zum Aas sind noch 5 Aufbrüche von auf der Jagd geschossenem Schalenwild sowie 4 im Winter genutzte Plätze mit Fleischabfällen hinzuzuzählen. Im Sommer wurden vermehrt Beuten geschlagen, davon 2 von 3 nachgewiesenen Murmeltieren sowie eine Reihe von zum Teil unbestimmten kleineren Beuten. Das Verhältnis geschlagene Tiere : Aas stieg im Sommer auf 8 : 10. Von 10 im August/September ausgelegten Ködern wurde nur einer angenommen. Während der winterlichen Fangperioden war die Ausnutzung von ausge-

legtem Aas (Kap. 6.1) höher (4-Felder- χ^2 -Test, $p < 0,001$).

Am Nahrungsplatz kam es nicht selten zu Auseinandersetzungen zwischen den Einzeladlern, die einen Kadaver während des Kröpfens allein beanspruchten. ♀ erwiesen sich dabei gegenüber ♂ als dominant: Bei 21 Kämpfen an der Beute mit bekannter Beteiligung der Geschlechter vertrieben 13mal anfliegende ♀ zuvor anwesende ♂ (Abb. 59). Diese gehörten zum Teil sogar einer älteren Klasse an. Nur in 1 Fall gelang es einem (immat.) ♂ nach 2 Fehlversuchen, sich gegenüber einem (juv.) ♀ durchzusetzen, doch war dieses nach 94 min dauernder Nahrungsaufnahme weitgehend gesättigt.

Unterschiede im Nahrungserwerb und in der Effizienz des Jagdverhaltens zwischen Revier- und Einzelvögeln deuten sich auch aufgrund der Zusammenstellung von Stossflügen und erfolgreichen Beuteschlägen an (Tab. 15). Die Datengrundlage reicht allerdings für eine stati-



Abb. 54. Juv. ♀ äugt von seiner Warte zu einem nahegelegenen Schalenwildkadaver; Val Punt Ota, 20. Dezember 1990. Typisch für diesen Jungvogel im ersten Lebensjahr ist das (abgesehen von den Flügelspiegeln und der weissen Schwanzbasis) einheitlich dunkelbraune Gefieder ohne Oberflügelstreifen. Im Vergleich zum Altvogel in Abb. 26 (S. 49) erscheint der Gesichtsausdruck jugendlich, mit fülligen und lebhaft gefärbten Hautpartien. – *From its perch a juv. ♀ looks at an ungulate carcass nearby. The uniformly dark brown-coloured feathers without worn upper wing coverts are typical for a first-year bird, as well as the well filled and fresh-looking skin parts at the base of the bill.*



Abb. 55. Immat. ♂ nimmt Nahrung von einem Rehkadaver auf; Val Punt Ota, 29. November 1990. Ein Teil des aufgenommenen Fleisches wird im Kropf gespeichert, der bereits ziemlich stark gefüllt ist. – Immat. ♂ feeding on a roe-deer carcass. Part of the ingested flesh is stored in the crop, which is already rather full.

Tab. 15. Stossflüge (n) und erfolgreicher Beuteerwerb (+) von Revier- und Einzelvögeln 1977–1994. – Number of attacks (n) and successful captures (+) by territorial and single eagles, 1977–1994. (1) territorial eagles during the nestling period; (2) territorial eagles outside the nestling period; (3) single eagles.

	(1) Reviervögel während der Nestlingszeit		(2) Reviervögel ausserhalb der Nestlingszeit		(3) Einzelvögel	
	n	+	n	+	n	+
Angriff auf / attack against:						
Feldhase <i>Lepus europaeus</i>			1	1		
Alpenmurmeltier <i>Marmota marmota</i>	19	3	8	2	5	0
Rotfuchs <i>Vulpes vulpes</i> (ad.)			1	0		
Hauskatze <i>Felis silvestris</i> f. <i>catus</i>					1	0
Schalenwild <i>Artiodactyla</i>			17	2	17	0
Wildhühner <i>Phasianidae</i> (game birds)	7	0	18	0	3	0
Beute vom Rotfuchs abjagen food-piracy from a red fox					1	1
Total	26	3 (12 %)	45	5 (11 %)	27	1 (4 %)

stische Auswertung nicht aus. Bei den Reviervögeln zeigte sich trotz Erfolglosigkeit bei zahlreichen Schlagversuchen auf Wildhühner eine Beutefangrate von 11–12 % (n = 71). In einzelnen Fällen wurden erfolglose Angriffe von Reviervögeln auf ausgewachsenes Rotwild in steilen Einständen festgestellt. Dabei können Rothirsche zu rasanten Fluchtreaktionen verleitet und in Ausnahmefällen vielleicht sogar zum Absturz gebracht werden. Diese Versuche erscheinen jedenfalls weniger chancenlos als die von Jungadlern vor und nach dem Selbstständigwerden gelegentlich vorgetragenen Attacken, Scheinangriffe und offenbar spielerisch motivierten Anflüge gegen nicht adäquate Beutetiere. Bei Einzelvögeln konnten 27 Stossflüge direkt beobachtet werden. Lediglich 1 Versuch war erfolgreich; er betraf aber nicht einen eigentlichen Beuteangriff, sondern eine Auseinandersetzung mit einem Rotfuchs, dem ein Nahrungsobjekt abgejagt werden konnte. Bezogen auf die gesamte Datengrundlage sind eine ganze Reihe von Beuteschlägen selbst durch juv. Einzelvögel belegt, so von diesjährigen Jungadlern bereits am 25. Juli 1990 (Alpenschnepf bei Vrin; A. Caminada) bzw. am 31. August 1984 (Alpenmurmeltier in der Val Trupchun; R. Mösle).

Angaben zur Häufigkeit von Kropffüllungen erlauben relative Vergleiche zur Nahrungsversorgung. Bei insgesamt 481 zwischen 1983 und 1994 beurteilten Kropfzuständen von Reviervögeln wurde eine Rate gefüllter Kröpfe von 17 % ermittelt, wobei sich zwischen verschiedenen Jahreszeiten Unterschiede zeigten: Von Januar bis März erreichte der Anteil vorstehender Kröpfe 25 %, von Juni bis Oktober jedoch nur 12 % (4-Felder- χ^2 -Test, $p < 0,05$). Daten zum Vergleich der Häufigkeit des Kröpfens zwischen den beiden Geschlechtern ergaben sich in 24 Fällen, bei denen beide Paarpartner gleichzeitig beobachtet werden konnten, aber nur einer von ihnen einen vorstehenden Kropf aufwies: Das Verhältnis der Häufigkeit der Kropffüllung bei ♂ und ♀ betrug 5 : 19. In weiteren 12 Fällen hatten beide Partner Nahrung aufgenommen. Bei Einzelvögeln wurden zwischen 1983 und 1994 189 Kropfzustände beurteilt: Die Füllrate betrug ebenfalls 17 %. Es machten sich keine Unterschiede nach Jahreszeiten, Altersklassen und Geschlechter bemerkbar, doch ist einzuschränken, dass die Datenmengen mit zunehmender Unterteilung des Materials die kritische Grösse für verlässliche Auswertungen oft unterschreiten.

7.3. Diskussion: Ernährung

Das Nahrungsangebot ist eine zentrale, aber nicht die einzige relevante Ressource für Steinadler. Wichtig sind auch der Zugang zu den Nahrungsquellen, geeignete Raumstrukturen und die Erfüllung der Sicherheitsbedürfnisse. In weiten Teilen der Alpen ist die Ernährungssituation des Steinadlers durch den saisonalen Wechsel gekennzeichnet. Dass die Murmeltiere Winterschlaf halten, könnte der Hauptgrund dafür sein, dass sie von den Adlern räumlich ungleichmässig und in gewissen Gebieten kaum genutzt werden. Besonders zur Nestlingszeit konzentriert sich der Jagddruck auf offene oder zumindest halboffene Flächen, die optimale Chancen für Stossflüge bieten und einen energiesparenden Beutetransport zum Horst erlauben. In dieser Zeit sorgt hauptsächlich das ♂ für die Nahrungsbeschaffung, wofür es mit seinem relativ kleinen, leichten und im Flug entsprechend wendigen Körper prädestiniert ist (Kap. 11).

Sämtliche der methodisch unterschiedlichen

Stichproben weisen Murmeltiere im Sommer und Schalenwild im Winter als Nahrungsgrundlage aus. Die Erhebungen zur Nahrungszusammensetzung sind als zuverlässig zu beurteilen (vgl. Collopy 1983), obwohl einzelne Kleinbeuten leicht übersehen werden. Bezogen auf die aufgenommene Biomasse spielen sie jedenfalls in Graubünden keine wesentliche Rolle. Nahrungsobjekte in derselben Grössenordnung wie der Prädator oder noch wesentlich grösser (Huftierkadaver) erscheinen unter Berücksichtigung des Aufwandes für das Auffindigmachen bzw. Überwältigen der Beute ökonomisch ideal.

Das verbreitete Vorkommen des Alpenmurmeltiers und die hohen Schalenwildbestände in Graubünden stellen eine im Vergleich zu anderen Arealteilen insgesamt gute Nahrungsgrundlage sicher. Diese ist seit einigen Jahrzehnten stabil, da beide Beutetiergruppen im Bestand kaum fluktuieren und die Jagdbetriebsvorschriften auf eine ausgleichende Wirkung ausgerichtet sind. Der in den dreissiger und vierziger Jahren geringere Murmeltier-

Zu den Bildern auf der nächsten Doppelseite

Abb. 56. (links oben). Immat. ♀ auf einer Warte im lichten Lärchenwald nach der Nahrungsaufnahme; Val Punt Ota, 14. Januar 1992. Der jugendliche Gesichtsausdruck entspricht demjenigen des juv. Adlers in Abb. 54. Bei diesem knapp 2jährigen Vogel sind jedoch die Oberflügelstreifen ausgebildet, und das mittlere Schwanzfederpaar gehört zur zweiten Generation. Die Weissfärbung ist auch in den Flügeln noch fast vollständig vorhanden (Abb. 57–59). – *Immat. ♀ after feeding, sitting on a perch in a sparse larch forest. The youthful-looking face is similar to that of the juvenile eagle in Fig. 54. However, in this bird at the age of just under two years, the upper wing coverts are worn and the two central tail feathers have been replaced by the second generation. The white panels in the underwing are still present (Fig. 57–59).*

Abb. 57. (links unten). Dasselbe Individuum wie in Abb. 56 (immat. ♀) fliegt flügel-schlagend durch lichten Lärchenwald von einem Beuteplatz weg; Val Punt Ota, 18. Januar 1992. Der prall gefüllte Kropf wird noch augenfälliger, sobald sich der Adler in Seitenansicht präsentiert. – *The same individual as in Fig. 56 (immat. ♀) leaving a feeding place and flapping through a sparse larch forest. The firmly rounded crop is more conspicuous if the eagle is seen from the side.*

Abb. 58. (rechts oben). Dasselbe Individuum wie in den Abb. 56 und 57 (immat. ♀) am Nahrungs- und Fangplatz; Val Punt Ota, 13. Januar 1992. Der Adler steht auf der Plattform mit dem Köder und dem fängisch gestellten, vollständig getarnten Schlagnetz. Ein Kolkraabe hat sich zu nahe herangewagt und wird durch blitzschnelles Flügelausbreiten vertrieben. – *The same individual as in Fig. 56 and 57 (immat. ♀) at a site where food was provided to attract and trap Golden Eagles. The eagle is standing on the platform with the bait and the camouflaged bow net. It chases a raven by rapidly unfolding its wings.*

Abb. 59. (rechts unten). Auseinandersetzung zwischen zwei Jungadlern am Nahrungsplatz; Val Punt Ota, 17. Januar 1992. Ein immat. ♀ fliegt an und verdrängt das zuvor kröpfende juv. ♂. Das immat. ♀ ist dasselbe Individuum wie in den Abb. 56–58. – *Two young eagles attacking each other on a feeding place. An immat. ♀ arrives and chases a juv. ♂ away. The immat. ♀ is the same individual as in Fig. 56–58.*





anteil an der Nestlingsnahrung lässt sich auf die damals geringeren Bestände zurückführen. Während des zweiten Weltkrieges wurden bis 12 000 Murmeltiere pro Jahr erlegt, rund 3mal so viele wie heute (vgl. auch die Jagdstrecke von Niclò Conrad Lozza in Kap. 9.3). Überdies dürfte die Zahl der getöteten Murmeltiere in früheren Jahrzehnten weniger vollständig als heute erfasst worden sein. Andererseits waren damals die Feldhasen (Pfister 1993) und offenbar auch die Rauhfusshühner (Glutz von Blotzheim et al. 1973) zahlreicher.

Alpenmurmeltiere erfüllen alle Bedingungen für eine Hauptbeute des Steinadlers: Sie haben eine optimale Körpergrösse, sie sind als Steppentiere Bewohner des offenen Geländes in der alpinen Höhenstufe, sie siedeln in den Westalpen und in den westlichen Ostalpen verbreitet in relativ hoher Dichte, und sie sind tagaktiv. Einziger Nachteil: Die Murmeltiere sind infolge ihres Winterschlafes während 6–7 Monaten als Adlerbeute nicht verfügbar. Die vier Schalenwildarten bilden aber eine vollwertige Alternative. Mit Ausnahme des Rothirsches gehören diese bis ins Alter von einem Jahr zum normalen Beutespektrum des Steinadlers. Kitze bis 15 kg Lebendgewicht werden regelmässig geschlagen. In Einzelfällen gelingt es dem Adler sogar, ältere Tiere und Hirschkälber zu überwältigen, vor allem wenn diese geschwächt bzw. durch tiefen Schnee behindert sind oder in exponierter Lage zum Absturz gebracht werden können (Bergo 1987). Haustiere werden in Graubünden nur selten geschlagen, wobei in solchen Fällen meist Lämmer, Katzen, Enten oder Gänse betroffen sind.

Ausserhalb der Nestlingszeit sind Steinadler nicht auf eine regelmässige Nahrungsversorgung angewiesen und können in Extremfällen 4–6 Wochen ohne Nahrung auskommen (Steinmüller 1821, Fischer 1976). Bei Gelegenheit wird dann aber in kurzer Zeit sehr viel Fleisch aufgenommen. Die Jagdweise sowie die Regelmässigkeit, mit der junges Schalenwild geschlagen wird, lassen den Steinadler als Beutegreifer in vergleichbarer Position wie die grossen Raubsäuger Wolf und Luchs erscheinen. Vor allem im Spätwinter und besonders bei Einzelvögeln spielt auch Aas (Huftierkadaver) eine grundlegende Rolle bei der Nah-

rungsversorgung. Einzeladler bleiben sogar ganzjährig von Aas abhängig: Sie sind beim Beuteerwerb noch unerfahren und im Vergleich zu Reviervögeln mit dem örtlichen Jagdgelände weniger vertraut. Trotzdem und ungeachtet des starken territorialen Druckes von seiten der Reviervögel gelingt es den Einzeladlern, ihren Kropf ebenso häufig zu füllen wie diese.

Die Nahrungsversorgung ist in Graubünden gesamthaft als überdurchschnittlich gut zu beurteilen. Hauptargument für diese Aussage ist die recht hohe Brutgrösse (Anzahl flügge Junge pro erfolgreiche Brut; s. unten). Trotzdem deuten die im Sommer und Herbst geringere Rate der Kropffüllungen und die Tendenz zu Untergewicht (Kap. 11.2) auf weniger günstige Ernährungsperioden hin. Die Erklärung hierfür dürfte in der starken innerartlichen Konkurrenz zu suchen sein, die den individuellen Zugang zu den (Nahrungs-)Ressourcen erheblich einschränken kann. Dieser Effekt wirkt im Sommer und Herbst am stärksten, weil in dieser Zeit Huftierkadaver (die oft Fleischmengen ad libitum liefern) am seltensten sind und die Adler selbst Beute schlagen müssen.

Die Nahrungszusammensetzung zur Nestlingszeit weicht in anderen, meist peripher gelegenen Teilen des Alpenraums von jener in Graubünden zum Teil erheblich ab: Bei geringen oder fehlenden Murmeltiervorkommen sind Feldhasen, Gamsen und Hauskatzen als Hauptbeuten nachgewiesen worden (Tab. 16). Dabei gibt es auch Unterschiede in der Quantität der verfügbaren Nahrung. Die Brutgrösse (Kap. 8.2.1) erweist sich insofern als geeigneter Indikator während der Nestlingszeit (Cramp & Simmons 1980; Haller 1982, 1994; Jenny 1992): Nur in guten Murmeltiergebieten gelangen regelmässig 2 Jungvögel zum Ausfliegen.

Die qualitativ und quantitativ variierende Nahrungssituation innerhalb des Alpenraums macht regionale Unterschiede deutlich, die zu Adaptations- und Lerneffekten führen könnten (vgl. Kap. 6.3). Das gilt ohne Zweifel bezogen auf das gesamte Areal der Art. Die Beutelisten sind auf dieser Ebene noch wesentlich mannigfaltiger und differieren auch andernorts relativ kleinräumig (z.B. Watson et al. 1993). Trotzdem basiert die Nahrungsversorgung fast über-

Tab. 16. Nestlingsnahrung und Brutgrösse (Anzahl flügge Junge pro erfolgreiche Brut) in verschiedenen Teilen der Alpen. Die Angaben zur Nahrung beziehen sich auf die Biomassenanteile (%), wobei nur Beutetierarten aufgeführt sind, die mindestens 5 % erreichen. – *Main prey items brought to the nest (as percentage of total biomass, prey species <5 % biomass excluded) and brood size (number of fledglings per successful brood) in various regions of the Alps.*

		Zentralalpen Graubünden	Alpenvorland Schweiz	Nordalpen Westschweiz	Nordalpen Bayern	Südalpen Frankreich (Hochgebirge)	Südalpen Frankreich (Mittelgebirge)
		1970–1994 n = 249 diese Studie	1983–1994 n = 187 Haller 1994	1974–1985 n = 502 Henninger et al. 1986	1983–1992 n = 156 Bezzel & Fünfstück 1994	1977–1984 n = 424 Huboux 1984b	1977–1984 n = 198 Huboux 1984b
Feldhase	<i>Lepus europaeus</i>		39				57
Schneehase	<i>Lepus timidus</i>			5	20	6	
Wildkaninchen	<i>Oryctolagus cuniculus</i>						7
Alpenmurmeltier	<i>Marmota marmota</i>	73		56		83	
Rotfuchs	<i>Vulpes vulpes</i>		5	5	7		11
Hauskatze	<i>Felis silvestris f. catus</i>		29				
Reh	<i>Capreolus capreolus</i>		17	11			
Hausschaf	<i>Ovis ammon f. aries</i>			9			
Gemse	<i>Rupicapra rupicapra</i>	9		6	57		
Birkhuhn	<i>Tetrao tetrix</i>				6		
Haushuhn	<i>Gallus gallus f. domestica</i>		5				
Brutgrösse <i>brood size</i>		1,23 (n = 150)	1,00 (n = 18)	1,13 (n = 54)	1,00 (n = 28)	1,27 (n = 64) 1964–1984 Huboux 1984a ^a	1,11 (n = 64) 1964–1984 Huboux 1984a ^b

^a vgl. auch Mathieu & Choisy (1982): Brutgrösse 1,32 (n = 25; 1964–1980).

^b vgl. auch Mathieu & Choisy (1982): Brutgrösse 1,06 (n = 51; 1964–1980).

all auf mittelgrossen Säugetieren (besonders Hasen und Nagetiere) bzw. grösseren Vögeln (besonders Hühner), ausnahmsweise auch auf Reptilien (Kap. 11.3; Glutz von Blotzheim et al. 1971, Fischer 1976, Cramp & Simmons

1980). Der Steinadler erweist sich als vielseitiger, anpassungsfähiger Jäger, der selbst unter angespannten Ernährungsbedingungen überleben und sehr unterschiedliche klimatische Räume besiedeln kann.

8. Fortpflanzung und Bruterfolg

8.1. Methodik

Zwischen 1970 und 1994 wurden 25 Jahre lang Daten zu den Fortpflanzungsaktivitäten in ausgewählten Revieren gesammelt. Die Registrierung der besetzten Horste und der nicht-brütenden Paare erfolgte jeweils im April und in der ersten Hälfte Mai. Standen anfänglich nur wenige Paare unter Kontrolle, so hat sich die Zahl der untersuchten Reviere schliesslich auf 27 erhöht. Das Material im Hauptteil der Tab. 17 und 18 (Hauptuntersuchungsgebiet: Reviere Novai bis Tschier) bezieht sich ausschliesslich auf Daten aus einem im voraus bestimmten, zusammenhängenden Gebiet; einzelne erfolgreiche Bruten ausserhalb systematischer Erhebungen sind weggelassen worden. Informationen aus 4 weiteren Revieren ergaben sich durch lückenlose Datenreihen, die von Drittpersonen (v.a. von den Wildhütern H. Ardüser, A. Casanova, C. Degonda, W. Degonda, D. Godli, M. Michael, J. Schaniel und G. Sutter) erbracht und lediglich in Einzelfällen vom Autor ergänzt bzw. kontrolliert wurden.

Fortpflanzungsparameter früherer Zeiten wurden durch das eingehende Studium historischer Quellen rekonstruiert. Die Daten zur Entwicklung der Hodengrössen im Jahresverlauf gehen auf dieselben Vögel zurück, die im Rahmen morphometrischer Arbeiten im Bündner Natur-Museum untersucht worden sind (Kap. 11). Im Gegensatz zur Struktur des Eileiters bei ♀ lassen die männlichen Geschlechtsorgane keine Unterscheidung zwischen Brut- und Einzelgeln zu.

8.2. Ergebnisse

Verpaarungssystem: Verpaarte Adler halten über Jahre (aber nicht immer bis zum Tod) an ihrem Partner und an ihrem Revier fest (Kap. 9.2.1). Polygynie und Polyandrie, anderenorts als seltene Ausnahmen nachgewiesen (Dennis 1983, Bergo 1988, Desmet et al. 1994), konnten im Untersuchungsgebiet nicht festgestellt werden.

Fortpflanzungsperiode: Horstbauverhalten wurde mit Ausnahme des Novembers in allen Monaten beobachtet, mit deutlicher Steigerung ab Februar. Bei erfolgreichen Bruten hielt die Nestbauperiode bis zum Ende der Nestlingszeit an. In Jahren ohne Brut oder nach Bebrütungsabbruch fand Horstbau bis Ende Juni (v.a. bei Kälteeinbrüchen) und gelegentlich auch an schönen Herbsttagen im September/Oktobre statt. Kopulationen von etablierten Paaren wurden zwischen dem 20. Januar und dem 7. Mai registriert, mit einer Häufung in der zweiten und dritten Märzdekade sowie in der ersten Aprildekade. Im Revier Cluozza beobachtete K. Robin bereits am 4. Januar 1992 eine Kopulation zwischen einem neu verpaarten sub-ad. ♂ (♂ Kr) und seinem bereits zuvor im Revier ansässigen ad. ♀. Die Hodengrösse ist bei ad. ♂ jahreszeitlich grossen Schwankungen unterworfen (Abb. 60): Der Beginn der Schwellperiode lässt sich aus Gründen der Stichprobenverteilung nicht genau fassen. Höchstwerte sind von Ende März mit Volumen des grösseren Hodens von knapp 4000 mm³ dokumentiert, und erhöhte Werte zeigten sich noch Ende Mai. Die Eiablage fand, rückgerechnet von den Ausfliegedaten (Abb. 61), am häufigsten Ende März und Anfang April statt, mit Extremdaten Anfang März und Anfang Mai. Die frühesten regulären Ausfliegedaten

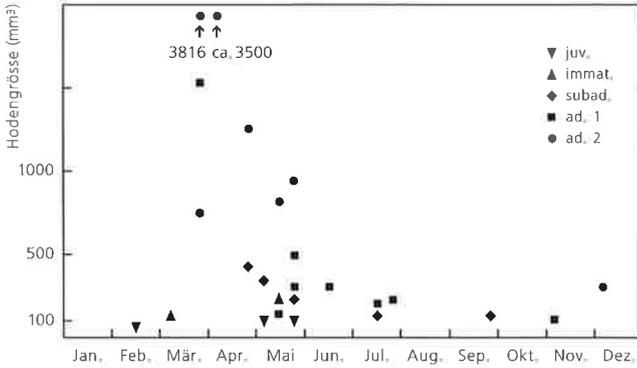


Abb. 60. Hodengrößen im Jahresverlauf. Eingetragen ist das Volumen des grösseren Hodens von 25 ♂ verschiedener Altersklassen (Einteilung s. Kap. 10.1) aus den Jahren 1962–1994. Die zeitlichen Zuordnungen beziehen sich auf das Monatsdrittel. – *Testicle size in the course of the year, based on the volume of the larger testicle of 25 ♂ of different age classes, 1962–1994.*

betreffen je einen Jungvogel in den Revieren Uigls und Fuorn, die bereits am 1. Juli 1968 bzw. am 3. Juli 1984 flügge wurden. Am häufigsten verliessen die Nestlinge in der dritten Julidekade den Horst. Die spätesten Daten beziehen sich auf Bruten, bei denen je ein Jungadler nach dem 28. August 1992 im Revier Tschlin-Sampuoir und am 2. September 1932 im Revier Bernina (Rauch 1937) ausflog. Die Fortpflanzungstermine haben sich im Verlauf der letzten 30 Jahre kaum verändert.

8.2.1. Datenreihen zum Bruterfolg

Von 22 Gelegen, die zwischen 1961 und 1992 während der Bebrütung kontrolliert wurden, bestanden 20 aus zwei Eiern und 2 aus einem Ei (1,91 Eier/kontrolliertes Gelege). Bei 28 verlassenen Gelegen betrug das Verhältnis zwei Eier zu einem Ei hingegen 18:10 (1,36 Eier/verlassenes Gelege). Es gibt keinen einzigen Hinweis, dass ein Ei während der Bebrütung zerbrochen wäre. Aus der Periode

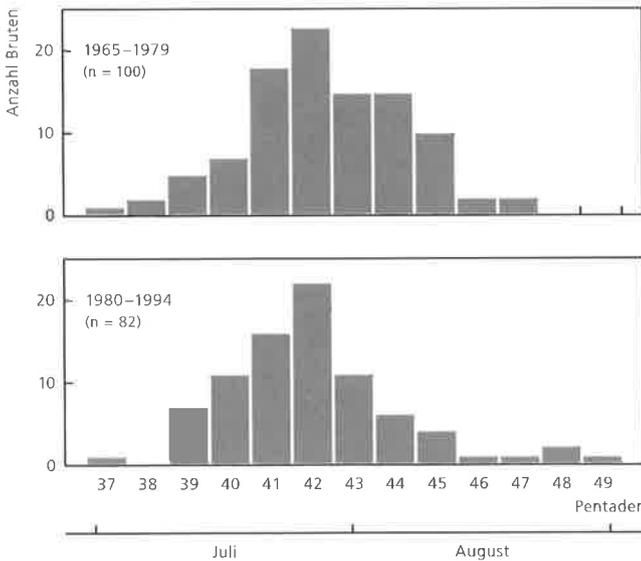


Abb. 61. Ausfliegedaten der letzten 30 Jahre geordnet nach Pentaden (5-Tages-Zeiträume). – *Fledging dates over the last 30 years in 5-day-periods.*

Tab. 17. Angaben zur Fortpflanzung in den Revieren des Hauptuntersuchungsgebietes und in 4 weiteren Bündner Revieren 1970–1994. – = Paar vorhanden, kein Bruterfolg; × = Paar vorhanden, keine Bebrütung; * = Bebrütung abgebrochen bzw. erfolglos; + = Jungadler in den ersten Lebenstagen eingegangen; (1) einziger Jungadler in fortgeschrittener Nestlingszeit (älter als drei Wochen) eingegangen; 1, 2 bzw. 3 = Anzahl flügge Jungadler. – *Reproduction data for the main study area and 4 other territories in the Grisons, 1970–1994.* – = pair present, no breeding success; × = pair present, non-breeding; * = failure during incubation; + = nestling(s) died during the first days of life; (1) = nestling died after the third week; 1, 2, 3 = number of fledged eaglets.

	1970	'71	'72	'73	'74	'75	'76	'77	'78	'79	'80	'81	'82	'83	'84	'85	'86	'87	'88	'89	'90	'91	'92	'93	'94	
Novai	1	×	*	1	2	–	–	–	1	*	1	×	2						×	1	×	1	1	–	×	
Klosters	×	1	*	1	1	1	–	*	1	×	2	1	*						2	1	×	1	1	1	×	
St. Antönien																				1	×	*	×	–	×	
Flüela				×	1	1	*	*	1	×	*	1	1	1	1	*	*	2	×	2	(1)	(1)	*	×	1	
Dischma	*	*	*	*	1	×	1	*	+	1	(1)	1	*	1	1	*	1	*	*	*	×	*	*	*	×	
Sertig																				×	×	*	1	1	*	
Monstein								*	(1)	×	1	×	×						1	×	*	*	1	1	×	
Bergün	1	–	1	*	–	–	–	–	2	×	2	×	2	–	2	–	2	–	×	1	×	×	×	–	2	
Tuors																				1	*	1	×	*	+	
Filisur									×	×	*	×	1	–	1	–	1	–	1	–	1	×	(1)	*	×	
Lenzer Horn															–		1	1	1	1	×	*	1	1	1	
Err								1	1	1	2	×	3	2	×	2	*	*	1	1	2	×	+	×	×	
Trupchun	–	–	2	1	–	–	2	–	×	×	×	*	×	–	1	–	–	–	1	1	1	*	2	2	×	
Susauna									1	*	1	1	*	–	–	1	–	1	×	*	1	1	×	×	*	
Cinuos-chel																									×	
Nüglia																					×	×	×	*	*	
Fuorn	2	–	–	1	–	–	–	2	–	2	×	*	*	–	1	–	–	–	*	×	1	*	×	1	1	
Ova Spin																					×	*	1	×	2	
Cluozza	1	–	–	–	–	–	–	*	×	*	*	×	*	–	–	1	–	–	1	×	*	*	×	–	×	
Sarsura				–	1	1	1	–	*	*	2	*	1						1	1	1	1	*	*	*	
Susasca											1	×	2	1	1	–	2	1	1	1	*	1	1	2	×	1
Lavin									*	*	*	*	*			–	–	*	1	×	*	*	*	*	*	
Sampuis									*	×	×	*	×							*	1	1	×	1	–	×
Tasna											×	+	1							1	1	×	(1)	1	–	1
S-charl																				×	1	1	×	1	2	×
Scuol											×									2	1	×	*	1	–	1
Tschier																				–	1	2	×	1	1	2
Frisal	–	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	–	1	1	1	1	1	1	1	
Vrin	–	1	1	–	–	1	1	1	1	–	1	2	1	–	1	2	1	–	1	–	1	1	1	2	1	
Langwies	–	1	1	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	
Bernina											2	–	1	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	1	–	

1882–1994 liegen folgende Eimasse vor: Länge: 71,0–81,5 (M_{23} 76,84 \pm 2,88) mm; Breite: 53,3–62,1 (M_{23} 57,44 \pm 2,42) mm; Leerschalen-gewicht: 11,5–16,5 (M_{16} 13,45 \pm 1,49) g. 6 Eier von vier Gelegen aus dem Dischmatal waren im Durchschnitt kleiner als die übrigen Eier aus Graubünden (W-Test, $p < 0,05$). Diese 6 Eier stammen vermutlich alle vom selben ♀ (Kap. 9.2.1), das einen unterdurchschnittlichen Bruterfolg erzielte (Tab. 18).

Die Nachwuchsrate (Anzahl flügge Junge pro Paar und Jahr) betrug für die insgesamt 27 Reviere des Hauptuntersuchungsgebietes 1970–1994 0,48 ($n = 386$ Paar-Jahre) (Tab. 17). Für die Perioden 1970–1982 ($n = 151$) und 1983–1994 ($n = 235$) wurden Werte von 0,46 bzw. 0,49 ermittelt. Werden die Daten nach Jahrzehnten klassiert, zeichnet sich eine Produktionssteigerung in den achtziger Jahren ab: Nachwuchsrate 1970–1979 0,41 ($n = 98$), 1980–1989 0,57 ($n = 157$), 1990–1994 0,42 ($n = 131$). Die Nachwuchsrate variiert von Jahr zu Jahr und von Revier zu Revier beträchtlich: Von 1977 bis 1994 ergaben sich bei Kontrolle von jährlich 11–27 Paaren Nachwuchsrate zwischen 0,24 (1981) und 0,76 (1982). Die höchsten Nachwuchsrate wurden in den Revieren Tschiv (1,13; $n = 8$), Susasca (0,93; $n = 15$) und Frisal (0,92; $n = 25$) ermittelt (Tab. 18). Die tiefsten Werte stammen aus den Revieren Nügli (0,00; $n = 6$), Lavin (0,07; $n = 15$) und Cluozza (0,12; $n = 25$). Paar Nügli hatte erst 1995, im 7. Jahr nach der Reviergründung, erstmals Bruterfolg, und 1996 wurde gleich wieder erfolgreich gebrütet. Bei Paar Susasca kam es bereits im ersten Frühjahr zu einer erfolgreichen Brut. Dass die einzelnen Revierpaare ganz unterschiedliche Anteile zur gesamten Jungenproduktion beitragen, zeigte sich darin, dass bezogen auf die Periode 1989–1994 6 der 26 kontrollierten Paare (23 %) für 44 % der flüggen Jungen sorgten.

Die Häufigkeit erfolgreicher Bruten (erfolgreiche Bruten pro Paar und Jahr) ist ein fortpflanzungsbiologischer Wert, der nur auf die Zahl erfolgreicher Fortpflanzungen Bezug nimmt und den Einfluss von Bruten mit mehr als einem flüggen Jungen ausschliesst. Diese Grösse ist besonders geeignet, um die Fort-

pflanzungsaktivitäten im Verlauf der Zeit zu beschreiben. Ausgehend von denselben Stichproben ergibt der Vergleich der beiden Perioden 1970–1982 und 1983–1994 eine Häufigkeit erfolgreicher Bruten von 0,35 bzw. 0,41, insgesamt 0,39.

Von 173 detailliert dokumentierten Paar-Jahren ohne Bruterfolg sind 82 (47 %) auf Nichtbrüten, 81 (47 %) auf erfolglose Bebrütungen und 10 (6 %) auf Verlust der Nestlinge zurückzuführen. Der von Jahr zu Jahr stark schwankende Bruterfolg wird also durch die unterschiedliche Häufigkeit von Nichtbrüten und erfolglosen Bebrütungen bestimmt. In den 11 Jahren mit aussagekräftiger Datengrundlage (1978–1982, 1988–1992, 1994) variierte der Anteil der nichtbrütenden Paare zwischen 14 % (1978) und 53 % (1979), jener der Paare mit erfolglosen Bebrütungen zwischen 12 % (1989) und 39 % (1991).

Anlässlich der alljährlichen Brutkontrollen wurden zwischen 1988 und 1994 118 Bebrütungsabläufe bzw. -pausen erfasst: Bei den erfolgreichen Bebrütungen blieb das Gelege nur in 2 von 72 Fällen länger als 10 min unbebrütet. Bei den erfolglosen Bebrütungen war dies häufiger der Fall, nämlich in 9 von 46 Bebrütungsabläufen bzw. -pausen (4-Felder- χ^2 -Test, $p < 0,01$). Die längste Horstabwesenheit dauerte 92 min; sie betraf das später verlassene Gelege im Revier Monstein im Jahre 1990. Bebrütungen wurden einerseits bereits nach wenigen Tagen abgebrochen (Trupchun 1981, Dischma 1982), hielten aber andererseits bis weit über die normale Brutdauer von 43–45 Tagen hinaus an (Lavin 1982: mindestens 63 Tage).

In verschiedenen Fällen konnten längere Bebrütungsunterbrechungen bzw. Bebrütungsabbrüche mit hoher territorialer Aktivität in Zusammenhang gebracht werden: Beispielsweise bei Paar Dischma, das im April 1973 tagelang andauernd in Auseinandersetzungen mit dem neu aufgetretenen Nachbarpaar Flüela verwickelt war (weitere Beispiele s. Kap. 5.2.2). Einige erfolglose Bebrütungen hatten witterungsbedingte Ursachen: Schneerutsch auf Horst (St. Antonien 1991), von Schmelzwasser durchnässte Horstplattform (z.B. Sampoioir 1988). Andererseits waren Bruten auch bei

Tab. 18. Nachwuchsrate (Anzahl flügge Junge pro Paar und Jahr) und Brutgrösse (Anzahl flügge Junge pro erfolgreiche Brut) in den Revieren des Hauptuntersuchungsgebietes und in 4 weiteren Bündner Revieren 1970–1994. In Klammern Anzahl Jahre mit Daten. Mittelwerte mit $n < 5$ nicht angegeben. – *Breeding success in the main study area and in 4 other territories of the Grisons, 1970–1994. Number of years checked in brackets ($n < 5$ excluded). (1) traditional («trad.») or newly established («neu») territory; (2) (3) (4) fledglings per pair and year; (5) fledglings per successful brood.*

	(1) traditio- nelles oder neues Revier	(2) Nachwuchs- rate 1970–1982	(3) Nachwuchs- rate 1983–1994	(4) Nachwuchs- rate 1970–1994	(5) Brut- grösse 1970–1994
Novai	trad.	0,62 (13)	0,43 (7)	0,55 (20)	1,22 (9)
Klosters	trad.	0,62 (13)	0,86 (7)	0,70 (20)	1,17 (12)
St. Antönien	neu		0,17 (6)	0,17 (6)	
Flüela	neu	0,50 (10)	0,58 (12)	0,55 (22)	1,20 (10)
Dischma	trad.	0,31 (13)	0,25 (12)	0,28 (25)	1,00 (7)
Sertig	neu		0,33 (6)	0,33 (6)	
Monstein	trad.	0,17 (6)	0,43 (7)	0,31 (13)	
Bergün	trad.	0,62 (13)	0,58 (12)	0,60 (25)	1,67 (9)
Tuors	neu		0,33 (6)	0,33 (6)	
Filisur	trad.	0,20 (5)	0,33 (12)	0,29 (17)	1,00 (5)
Lenzer Horn	neu		0,70 (10)	0,70 (10)	1,00 (7)
Err	neu	1,33 (6)	0,67 (12)	0,89 (18)	1,60 (10)
Trupchun	trad.	0,38 (13)	0,67 (12)	0,52 (25)	1,44 (9)
Susauna	trad.	0,60 (5)	0,33 (12)	0,41 (17)	1,00 (7)
Nüglia	neu		0,00 (6)	0,00 (6)	
Fuorn	trad.	0,54 (13)	0,33 (12)	0,44 (25)	1,38 (8)
Ova Spin	neu		0,50 (6)	0,50 (6)	
Cluozza	trad.	0,08 (13)	0,17 (12)	0,12 (25)	
Sarsura	trad.	0,60 (10)	0,57 (7)	0,59 (17)	1,11 (9)
Susasca	neu		0,92 (12)	0,93 (15)	1,27 (11)
Lavin	trad.	0,00 (5)	0,10 (10)	0,07 (15)	
Sampuoir	trad.	0,00 (5)	0,43 (7)	0,25 (12)	
Tasna	neu		0,57 (7)	0,50 (10)	1,00 (5)
S-charl	trad.		0,71 (7)	0,63 (8)	
Scuol	neu		0,71 (7)	0,63 (8)	
Tschierv	neu		1,13 (8)	1,13 (8)	1,50 (6)
Frisal	trad.	0,92 (13)	0,92 (12)	0,92 (25)	1,00 (23)
Vrin	trad.	0,77 (13)	0,92 (12)	0,84 (25)	1,17 (18)
Langwies	trad.	0,31 (13)	0,33 (12)	0,32 (25)	1,14 (7)
Bernina	trad.		0,25 (12)	0,40 (15)	1,20 (5)

misslichsten Wetterverhältnissen auf kaum geschützten Horsten erfolgreich (z.B. Dischma 1979: Horst auf Lärche). Vereinzelt führten menschliche Störungen zum Bebrütungsabbruch (z.B. Dischma 1988).

Zwischen 1970 und 1994 wurde im Hauptuntersuchungsgebiet neben 150 erfolgreichen Bruten 10mal ein Totalverlust während der Nestlingszeit festgestellt. Zu den 4 bekannten Fällen, in denen der Nachwuchs in den ersten Lebenstagen starb, ist eine Dunkelziffer hinzu-

zuzählen, da diese Ereignisse schwierig zu erfassen sind. Einmal ging das einzige Küken beim Schlüpfen ein (Dischma 1978). Ein anderes Mal verendeten zwei frischgeschlüpfte pulli, von denen das grössere getötet wurde (möglicherweise von den Eltern oder durch einen Fremdadler; Tasna 1981). Haben die Nestlinge ein Alter von drei Wochen erreicht, ist das Risiko eines Totalausfalls viel geringer als zu Beginn der Nestlings- oder gar zur Bebrütungszeit: Bei 156 in fortgeschrittener

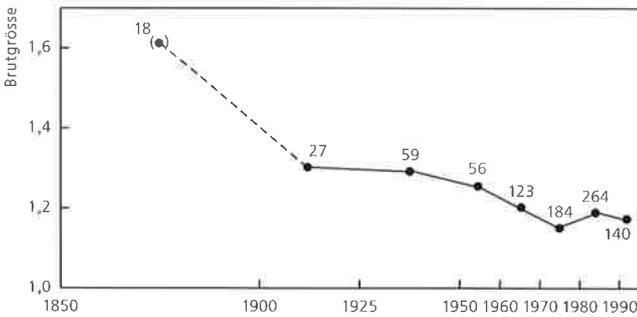


Abb. 62. Entwicklung der Brutgrösse ab 1850. Die Zahlen bei den Punkten beziehen sich auf die Anzahl Bruten. Der Messwert aus der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts lässt sich nicht vorbehaltlos mit den späteren Perioden vergleichen (s. S. 111). – *Development of brood size since 1850. Numbers beside the points indicate the numbers of broods. The value before 1900 should be considered with certain reservations.*

Nestlingszeit kontrollierten Bruten gelangten in 150 Fällen (96 %) Jungadler zum Ausfliegen. Die 6 Verluste waren in 2 Fällen auf nicht

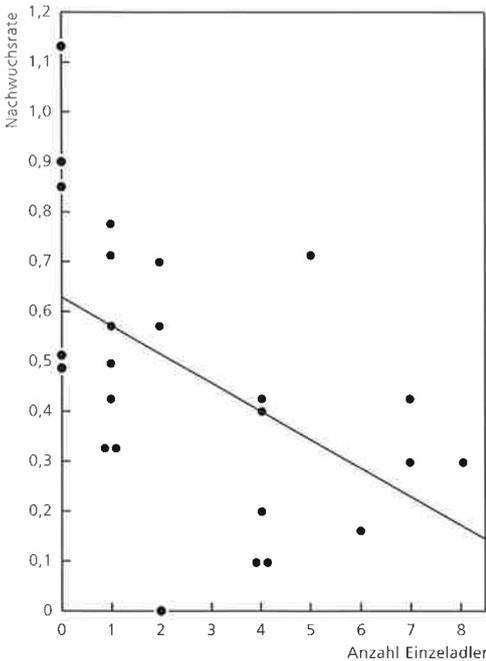


Abb. 63. Anzahl beobachteter Einzeladler in den verschiedenen Revieren anlässlich der Revierpaar- und Brutkontrollen 1988–1992 (April und 1. Hälfte Mai) und Nachwuchsrate in den entsprechenden Revieren 1985–1994. $y = 0,627 - 0,057x$; $r = -0,510$, $p < 0,01$; $n = 25$. – *Number of single eagles observed in different territories during the control of territories and breeding pairs 1988–1992 and fledglings per pair and year in the same territories 1985–1994.*

menschlich bedingte Tötung (mit mehrfachen Verletzungen, am ehesten von Fremdadler herrührend) zurückzuführen (Flüela 1991, Tasna 1991). Ein Horst wurde von den Altvögeln wegen Holzschlag mit Hubschraubertransporten im unmittelbaren Brutgebiet nicht mehr angefliegen (Filisur 1992), und 1 Jungadler wurde wahrscheinlich von Menschen ausgenommen (Monstein 1978). In 2 weiteren Fällen blieb die Ausfallursache unklar.

Die Brutgrösse (Anzahl flügge Junge pro erfolgreiche Brut) betrug im Hauptuntersuchungsgebiet 1970–1994 1,23 ($n = 150$ erfolgreiche Bruten). 116mal wurde je 1 Jungadler flügge, 33mal waren es 2, und in 1 Fall (1982 im Revier Err; B. Bischoff) gelangten 3 Junge zum Ausfliegen. Der Vergleich der beiden Perioden 1970–1982 und 1983–1994 ergab Werte von 1,30 ($n = 53$) bzw. 1,20 ($n = 97$). Bezogen auf ganz Graubünden variierte die jährliche Brutgrösse in der Periode 1965–1994 zwischen 1,00 (1975; $n = 18$) und 1,39 (1993; $n = 28$). Die Werte differieren auch von Revier zu Revier: Die geringsten Brutgrössen wurden mit 1,00 in den Revieren Frisal ($n = 23$ Bruten), Dischma, Lenzer Horn und Susauna (je $n = 7$) gemessen, die höchsten mit 1,60 bzw. 1,67 in den Revieren Err ($n = 10$) bzw. Bergün ($n = 9$) (Tab. 18). Reviere, wo regelmässig 2 Junge flügge werden, weisen zur Nestlingszeit in der Regel ein grösseres Nahrungsangebot auf als jene mit geringer Brutgrösse (Haller 1982, Jenny 1992). In den verschiedenen Teilflächen Graubündens (10 Jagdbezirke mit $n > 15$; $n_{\text{total}} = 271$ Bruten) schwankte die Brutgrösse 1985–1994 zwischen 1,06 und 1,25.

Der Blick zurück in die Vergangenheit lässt erkennen, dass die Reproduktionsraten in den letzten 100 Jahren erheblichen Veränderungen unterworfen waren: In den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts ist aus dem Revier Bernina im Gegensatz zu heute ein beinahe alljährliches erfolgreiches Brüten belegt (Tab. 19). Aus anderen Revieren reichen die Daten nicht so weit zurück, doch zeigt sich ab den vierziger Jahren im Mittel eine kontinuierliche Abnahme in der Häufigkeit erfolgreicher Bruten. Dieser Trend wurde erst in den letzten Jahren gestoppt; Abweichungen vom vorher geschilderten jüngsten Verlauf des Bruterfolgs (S. 108) sind auf die geringere Stichprobengröße bzw. auf den Effekt von Revierverkleinerungen (Tab. 20) zurückzuführen. Die Brutgröße hat bezogen auf ganz Graubünden ebenfalls abgenommen, von Werten um 1,3 in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts auf <1,2 in den letzten 25 Jahren (Abb. 62). Die aus den Jahren 1850–1899 dokumentierte Brutgröße ist mit 1,61 besonders hoch, sie lässt sich aber nur unter Vorbehalt mit jener der späteren Perioden vergleichen: Ein erheblicher Teil der Daten geht auf Aushorstaktionen zurück (Abb. 67). Obwohl die Entnahme von Nestlingen im Alter von weniger als drei Wochen unberücksichtigt blieb, kann sich die Brutgröße nicht (wie in den späteren Perioden) auf den Zeitpunkt des Ausfliegens beziehen. Überdies ist die Stichprobe klein und durch die Angaben aus dem Revier Bernina beeinflusst: Das Verhältnis von Bruten mit einem bzw. zwei Jungadlern betrug hier 1861–1895 1 : 7, 1912–1924 jedoch 7 : 4.

8.2.2. Ursachen des variablen Bruterfolgs

Die rückläufigen Reproduktionsraten im Verlauf der vergangenen Jahrzehnte finden eine Erklärung, wenn die Präsenz von Einzelvögeln bzw. die territoriale Aktivität mit ins Spiel gebracht wird: Trägt man die Anzahl von Einzeladlerkontakten in den verschiedenen Revieren während der Bebrütungsperiode gegen die Nachwuchsrate in den entsprechenden Revieren auf, so zeigt sich eine Korrelation ($r = -0,510$, $p < 0,01$) (Abb. 63).

Die relative Schneesituation (Kap. 6.2.2) gilt als Massstab für die Verfügbarkeit von Scha-

Tab. 19. Entwicklung des Bruterfolgs in verschiedenen Revieren im Verlauf des 20. Jahrhunderts: Angegeben ist die Häufigkeit erfolgreicher Bruten im Jahresdurchschnitt pro Jahrzehnt, in Klammern die Anzahl Jahre mit Daten. – *Breeding success (mean number of successful broods per year) in 7 territories during the 20th century. The data are grouped by decades (in brackets number of years examined per decade).*

	Vrin	Dischma	Langwies	Bernina	Trupchun	Fuorn	Cluozza	Mittelwert / mean
1910–1919				1,0 (5)				
1920–1929				0,8 (10)				
1930–1939				0,5 (10)				
1940–1949	0,6 (10)			0,5 (10)			0,5 (10)	0,53
1950–1959		0,7 (10)		0,5 (10)	0,6 (5)	0,4 (10)	0,3 (10)	0,49
1960–1969		0,5 (10)	0,5 (8)	0,1 (10)	0,5 (10)		0,4 (10)	0,40
1970–1979	0,6 (10)	0,3 (10)	0,4 (10)		0,3 (10)	0,4 (10)	0,1 (10)	0,35
1980–1989	0,7 (10)	0,4 (10)	0,1 (10)	0,4 (10)	0,3 (10)	0,1 (10)	0,2 (10)	0,31
1990–1994	1,0 (5)	0,0 (5)	0,4 (5)	0,2 (5)	0,6 (5)	0,6 (5)	0,0 (5)	0,40

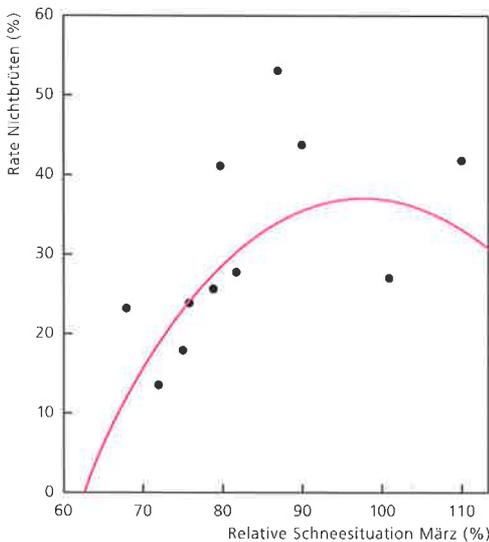


Abb. 64. Schneesituation (Kap. 6.2.2) im März 1978–1982, 1988–1992 und 1994 in Relation zur Rate des Nichtbrütens in den betreffenden Jahren. $y = -250,29 + 5,97x - 0,031x^2$; $r = 0,679$, $p < 0,05$; $n = 11$ (polynomiale Regression). – *Snow conditions in March 1978–1982, 1988–1992 and 1994 in relation to non-breeding rate in the same years.*

lenwildkadavern und beeinflusst dadurch das zahlenmässige Auftreten der Einzeladler ($r = 0,834$, $p < 0,02$) (Abb. 47, S. 79). Die Schneesituation im März, in der Vorbrutzeit, steht im Zusammenhang mit der Rate des Nichtbrütens ($r = 0,679$, $p < 0,05$) (Abb. 64). Die relative Schneesituation im April lässt sich sogar direkt mit der Nachwuchsrate in Verbindung bringen, obgleich diese Korrelation etwas unter der Signifikanzschwelle bleibt.

Die Nachwuchsrate wurde mittels multipler Regression auf Abhängigkeiten von der Einzeladlerhäufigkeit und der Reviergrösse geprüft. Dabei hat sich ein Zusammenhang mit der Anzahl Einzeladler ergeben (r^2 [adj.] = 0,228, $p < 0,01$), nicht aber mit der Reviergrösse ($p > 0,7$). Ein solcher zeigte sich einzig zwischen der Reviergrösse (um 1990 kartiert) und der Brutgrösse (Daten aus der Zeitspanne 1970–1994), die jedoch kein repräsentatives Mass für die Produktion darstellt ($p > 0,1$): Mittlere Reviere (46–60 km²; $n = 10$) wei-

sen mit 1,35 ($n = 85$) eine höhere Brutgrösse auf als kleine Reviere (28–45 km²; $n = 9$) oder grosse Reviere (61–90 km²; $n = 10$) mit Werten von 1,07 ($n = 68$) bzw. 1,16 ($n = 57$) (4-Felder- χ^2 -Test, $p < 0,001$ bzw. $< 0,05$; Korrektur für mehrfachen Test nach Bonferroni).

Der in kleinen Revieren weniger intensive Einzeladlereinflug bietet bessere Voraussetzungen für eine erträgliche territoriale Aktivität der Revierinhaber und für erfolgreiche Bruten als die in grossen Revieren häufigen Einzeladlerkontakte. Revierverkleinerungen könnten sich lohnen. Darauf weist ein Vergleich von 5 langfristig kontrollierten Revieren hin, die während des Untersuchungszeitraums verkleinert worden sind, einerseits durch die Etablierung neuer Paare in der Nachbarschaft, andererseits aber auch durch Verzicht auf entlegene Revierteile mit hoher Präsenz von Einzeladlern (Tab. 20): In 4 Revieren wurde eine Zunahme der Nachwuchsrate gemessen; im fünften Revier wechselte das ♀ nach der Revierverkleinerung, worauf vier Jahre lang kein Bruterfolg zu verzeichnen war. Die Zunahme der Nachwuchsrate, bezogen auf den Mittelwert aus den 5 Revieren, liegt infolge der geringen Stichprobengrösse allerdings knapp unterhalb der Signifikanzschwelle. Die scheinbare Tendenz einer mit der Revierverkleinerung einhergehenden abnehmenden Brutgrösse ist aus demselben Grund weit von der statistischen Sicherung entfernt.

8.3. Diskussion: Fortpflanzung

Durch die grosse Variabilität der Fortpflanzungsrate von Jahr zu Jahr sind langjährige Datenreihen nötig, um aussagekräftige Informationen zum Beispiel über eine Zu- oder Abnahme der Jungenproduktion zu erhalten, zumal verschiedene und zum Teil kombiniert wirkende Faktoren den Bruterfolg beeinflussen können. Die vorliegende Arbeit legt dar, dass die Fortpflanzungsleistung in der heutigen dichten Bündner Adlerpopulation in erster Linie mit der territorialen Aktivität der Revierinhaber korreliert ist. Einzeladler, weit umherstreifend und mit den örtlichen Revierverhältnissen nicht immer vertraut, lösen bei den Revier-

Tab. 20. Entwicklung des Bruterfolgs in verschiedenen Revieren, die im Untersuchungszeitraum verkleinert worden sind. – *Breeding success in various territories that were reduced in size during the study period. (1) year of reduction of territory size (= x); (2) (3) (4) years before and after x, respectively; (5) fledglings per pair and year; (6) (7) production in relation to previous periods; (8) brood size (1 : 2 fledged juv.).*

	(1) Jahr der Revierverringerung (= x)	(2) Phase 1: 20–10 Jahre vor x (5) Nachwuchsrate (n = Anzahl Jahre) (8) Brutgrösse (1 : 2 flügge juv.)	(3) Phase 2: 10–0 Jahre vor x (5) Nachwuchsrate (Nwr) (6) Nwr im Vergleich zu Phase 1 (8) Brutgrösse	(4) Phase 3: 0–10 Jahre nach x (5) Nachwuchsrate (7) Nwr im Vergleich zu Phase 2 (8) Brutgrösse
Dischma	1973	1954–1963 0,70 (n = 10) 5 : 1	1964–1973 0,40 (n = 10) <i>Abnahme / decrease</i> 4 : 0	1974–1983 0,50 (n = 10) <i>Zunahme / increase</i> 5 : 0
Bergün	1988	1969–1978 0,50 (n = 10) 3 : 1	1979–1988 0,80 (n = 10) <i>Zunahme / increase</i> 0 : 4	1989–1994 0,50 (n = 6) <i>Abnahme / decrease</i> 1 : 1
Trupchun	1990 (Frühjahr / spring)	1970–1979 0,50 (n = 10) 1 : 2	1980–1989 0,30 (n = 10) <i>Abnahme / decrease</i> 3 : 0	1990–1994 1,00 (n = 5) <i>Zunahme / increase</i> 1 : 2
Fuorn	1989 (Frühjahr / spring)	1969–1978 0,50 (n = 10) 1 : 2	1979–1988 0,30 (n = 10) <i>Abnahme / decrease</i> 1 : 1	1989–1994 0,50 (n = 6) <i>Zunahme / increase</i> 3 : 0
Sarsura	1979	1960–1969 0 : 1	1970–1979 0,43 (n = 7) 3 : 0	1980–1989 1,00 (n = 5) <i>Zunahme / increase</i> 4 : 1
Mittelwerte aus den 5 Revieren: <i>mean results of the 5 sites:</i>				
Nachwuchsrate <i>number of fledglings per pair and year</i>		0,55	0,45	0,66
Brutgrösse <i>number of fledglings per successful brood</i>		1,41	1,31	1,22

vögeln Territorialverhalten und dichteabhängig sozialen bzw. territorialen Stress aus. Dieser bereits in Haller (1982) publizierte Effekt konnte durch Jenny (1992) im Berner Oberland detailliert bestätigt werden.

Die in der vorliegenden Studie enthaltenen Daten untermauern die bisherigen Befunde. Die Auswirkungen von territorialem Stress auf den Bruterfolg zeigen sich im statistisch nachgewiesenen Zusammenhang zwischen der Häufigkeit des Auftretens von Einzeladlern und der Nachwuchsrate pro Revier. Die parallel zur Bestandserholung im Verlauf des 20. Jahrhunderts fast überall geringer gewordene Nachwuchsrate passt zu diesem Bild und gibt quasi den übergeordneten Rahmen. Der Effekt der Einzeladler auf den Bruterfolg erweist sich als massgeblichen Faktor, der andere Einflüsse auf die Fortpflanzungsrate überlagert und dominiert (s. auch Jenny 1992). Selbst die relative Schneesituation im März steht als Indikator für die Schalenwildsterblichkeit bzw. für die Präsenz von Einzeladlern mit der Rate des Nichtbrütens in Verbindung. Die Zusammenhänge zwischen meteorologischen und brutbiologischen Daten variieren allerdings räumlich und zeitlich, sie sind sehr vielschichtig und manchmal sogar gegenläufig: So fanden Bezzel & Fünfstück (1994) eine positive Korrelation zwischen der Summe der Schneefalltage im Januar/Februar und der Häufigkeit der Eiablage.

Die Untersuchungen in ausgewählten Revieren dokumentieren im einzelnen, wie die Häufigkeit von Einzeladlereinflügen in ein Revier deren Inhaber zu territorialen Reaktionen herausfordert. Diese können zu einer zeitlichen und energetischen Belastung führen, mit Auswirkungen auf die Kondition (Tab. 24, S. 135), die Zahl der Kopulationen (Abb. 31, S. 59) und die Vakanzen bei der Bebrütung am Horst. Die Raten des Nichtbrütens und der erfolglosen Bebrütungen sind es letztlich, die den Bruterfolg bestimmen. Obwohl grundlegende Effekte des Einzeladlereinflusses in dichten Populationen mittlerweile weitgehend geklärt sind (s. auch Jenny 1992), bleiben spannende Fragen im Zusammenhang mit der Eiablage offen. Deren Abhängigkeit von der Kondition der Brutpartner sowie die Zahl und Qualität allenfalls

gelegter Eier müssten in denselben Zusammenhang gebracht werden können. Dies würde jedoch langfristige Studien mit erheblichen Störungsrisiken bedingen: Systematische Gelegekontrollen und die Ermittlung physiologischer Parameter via Radiotelemetrie waren im Rahmen der vorliegenden Arbeit noch nicht angebracht.

Individuelle Umstände, Nahrungsengpässe, ungünstige Witterung und menschliche Störung wurden zwar als weitere Einflüsse auf den Bruterfolg ebenfalls nachgewiesen, zum Teil auch in Kombination mit dem territorialen Stress. Im Vergleich zu diesem haben die erwähnten Faktoren aber eine untergeordnete Bedeutung und wirken eher zufällig. Es gibt allerdings regionale Unterschiede: Im Bereich des nördlichen Alpenrandes sind menschliche Störungen häufiger als in den weniger stark begangenen inneren Alpen (vgl. Trub 1989, Jenny 1992).

Bei anhaltend starker territorialer Belastung führten im Revier Cluozza zwei Wechsel des ♂ (1991 bzw. 1992) und im Revier Bernina ein Wechsel des ♀ (1988) nicht zu einer Veränderung der langjährig geringen Fortpflanzungsrate. Partnerwechsel sind aber mitunter die Erklärung für revierspezifische Veränderungen beim Bruterfolg: Die beiden längsten Phasen ohne Bruterfolg im Revier Bergün (1973–1977 bzw. 1990–1993) fielen mit dem Ausfall der revierbesitzenden ♀ in den Jahren 1975 und 1991 zusammen. Dasselbe gilt für Revier Susauna: In der erfolglosen Periode 1992–1995 wechselte der weibliche Revierinhaber gleich 2mal. Das Ausbleiben eines Bruterfolgs im Revier Dischma seit 1986 (bis mindestens 1996) ist möglicherweise auf das hohe Alter (Tab. 21) und eine eventuell damit verbundene Einschränkung der Fruchtbarkeit der beiden Brutpartner zurückzuführen. Diese Erklärung ist aber nur in gut begründeten Fällen am Platz, denn im Revier Lavin zeigte sich 1988, dass ein langjährig erfolgloses ♀ bei ausnahmsweise geeigneten Bedingungen (geringe Häufigkeit von Einzeladlern) durchaus einen Jungadler zum Schlüpfen und Ausfliegen bringen kann.

Die besonderen Lebensbedingungen der Einzelvögel (Kap. 9) weisen darauf hin, dass der Revierbesitz unabhängig von den dadurch

gegebenen Fortpflanzungsmöglichkeiten eine wichtige Lebensgrundlage darstellt. Das könnte erklären, weshalb verschiedene Paare an ihren Revieren festhalten, obwohl sie nur ausnahmsweise erfolgreich brüten. Dass sich die Reviergrösse nur über ihren Zusammenhang mit der Zahl der einfliegenden Einzeladler auf die Nachwuchsrate auswirkt, relativiert die Bedeutung der Nahrung. Diese stellt als zentrale Ressource zwar die Voraussetzung für Überleben und Fortpflanzung dar, doch ist sie heute nicht die einzige wirksame Grösse.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit konnte die Nahrungsversorgung bzw. das energetische System nicht untersucht werden. Von daher bleiben wichtige Fragen offen. Fest steht, dass im Untersuchungsgebiet kein einfacher Zusammenhang zwischen Nahrungsangebot und Bruterfolg (sowie der Siedlungsdichte und der Reviergrösse, Kap. 3 bzw. 4) existiert. Eine Ausnahme macht einzig die Brutgrösse, die mit dem Nahrungsangebot in direktem Zusammenhang steht. Das Nahrungsangebot scheint verbreitet überdurchschnittlich gut zu sein (Kap. 7). Nicht zu unterschätzen ist aber der Effekt der Bejagung durch den Adler auf das Verhalten der Beutetiere (vgl. Haller 1992): Häufige Jagdflüge im gleichen Gebiet provozieren Abwehrstrategien bei den potentiellen Opfern. Ein grosses und exklusiv genutztes Revier bringt somit Vorteile für den Jagderfolg bzw. reduziert die hierfür benötigten energetischen Aufwendungen. Diese Erklärung leitet sich von der Situation zur Nestlingszeit ab, wenn die Hauptbeute aus Murmeltieren besteht, die über geeignete Feindabwehrtaktiken verfügen (Hofer & Ingold 1984, Müller 1986). Im Winter und Frühjahr fällt es schwerer, einen grossräumigen und strikten territorialen Anspruch, der auf Kosten des Bruterfolgs geht, zu begründen: In dieser Jahreszeit wird die Ernährung von Einzel- und Reviervögeln fast ganz bzw. teilweise durch Schalenwildkadaver sichergestellt, die überdies oft Fleischmengen nach Belieben für mehrere Adler bieten.

Der in den achtziger Jahren erhöhte Bruterfolg ist nicht leicht zu erklären. Wahrscheinlich spielt eine klimatisch bedingte Folge von Jahren mit geringer Einzeladlerpräsenz bzw. hoher Fortpflanzungsaktivität (Nachwuchsra-

ten 1980, 1982, 1984, 1988, 1989 $>0,6$) eine wesentliche Rolle. Darüber hinaus bedingt die Populationszunahme tendenziell kleinere Reviere mit weniger territorialem Stress und höherer Nachwuchsrate. Geringere territoriale Kosten sind wohl auch der Grund dafür, dass einzelne Paare auf bis anhin genutzte Revierteile verzichtet haben. Revierverkleinerungen bedeuten zwar möglicherweise weniger gute Ernährungsbedingungen, die sich ihrerseits auf die Brutgrösse auswirken. Für die Produktion ist jedoch die Nachwuchsrate der wichtigere Wert. Letztlich zählt für die Überlebensfähigkeit einer Population nicht primär die Anzahl flügger Junger, sondern die Anzahl geschlechtsreif werdender, sich fortpflanzender Tiere. Diese Rekrutierung könnte bei allein aufgewachsenen Jungen durch die intensive Betreuung der Eltern am ehesten gewährleistet sein, doch fehlen hierzu entsprechende Daten.

Aus den bisher formulierten Zusammenhängen zwischen der Häufigkeit von Einzeladlern und deren Auswirkungen auf den Bruterfolg leitet sich eine Korrelation zwischen Populationsstatus und Fortpflanzungsrate ab (Haller 1982, Jenny 1992). Diese kommt im zeitlichen und räumlichen Vergleich auch innerhalb der Alpenpopulation zum Ausdruck: Bei suboptimalen Populationsverhältnissen in früheren Jahrzehnten ist nicht nur in Graubünden, sondern auch aus dem Berner Oberland (Jenny 1992) ein hoher Bruterfolg belegt. Dies gilt nach wie vor für die vereinzelt Adlerpaare im Alpenvorland, die von den Revieren am Alpenrand etwas abgesetzt und vom Einzeladlereinflug weitgehend abgeschlossen sind und trotz enger, nicht immer konfliktfreier Nachbarschaft zum Menschen recht häufig erfolgreich brüten: Bei 3 Paaren wurden trotz der minimalen Brutgrösse von 1,0 Nachwuchsrate zwischen 0,50 und 0,63 ermittelt (Haller 1994). Ein Steinadlerpaar in vergleichbarer, von den übrigen Revieren etwas separierter Lage am südlichen Arealrand im Tessin brütete zwischen 1990 und 1995 5mal erfolgreich und brachte je einen Jungadler zum Ausfliegen (P. Pavan briefl.).

In der grossräumigen Übersicht, bei der Gegenüberstellung der Populationsparameter verschiedener Arealteile, verdeutlicht sich der Zu-

sammenhang zwischen Populationsstatus und Fortpflanzungsrate. Tab. 4 (S. 31) fasst die wichtigsten diesbezüglichen Daten aus den Alpen und aus südeuropäischen Gebirgen mit suboptimalen Bestandsverhältnissen zusammen: Mit einer Ausnahme (Vogeley 1996) waren die in den dünn besiedelten Arealteilen ermittelten Nachwuchsraten höher als jene aus der dichten Population in den Alpen. Vogeley (1996) konnte im Zentralapennin nur zwei Brutperioden kontrollieren, stellte aber eine hohe Bebrütungsqualität fest und führte die geringe Produktion auf die angespannte Ernährungslage zurück. Eine dichteabhängige Fortpflanzungsleistung wurde auch beim Schreieseeadler *Haliaeetus vocifer* (Thiollay & Meyer 1978), beim Habicht (Link 1986, Krüger & Stefener 1996) und beim Wahlbergadler *Aquila wahlbergi* (Simmons 1993) nachgewiesen.

Angaben über den Status und die Produktion der Steinadlerpopulationen in Schottland (Everett 1971, Dennis et al. 1984, Watson et al.

1992), Fennoskandien (Tjernberg 1983a, Viro-lainen & Rassi 1990, Gjershaug 1996) und den Pyrenäen (Clouet & Pompidor 1987, Fernandez 1991) sind mit jenen aus den Alpen vergleichbar; die mittleren Nachwuchsraten betragen hier überall um 0,5–0,6. Aus Spanien südlich der Pyrenäen (Delibes et al. 1975, Arroyo et al. 1990, Fernandez 1991) und aus Nordamerika (McGahan 1968, Thompson et al. 1982, Phillips et al. 1990) sind hingegen selbst unter optimalen Populationsverhältnissen Nachwuchsraten zwischen 0,7 und 1,1 sowie Brutgrößen bis 1,7 dokumentiert. Beim Vergleich der ökologischen Systeme zeigen sich jedoch Unterschiede zu den Alpen und anderen Arealteilen der Nominatform: In weiten Gebieten Spaniens und Nordamerikas sind relativ kleine Beutetierarten (vor allem Hasenartige und Nagetiere) eine häufige und reichliche Nahrungsquelle, was hohe Nachwuchsraten und Populationsdichten ermöglicht.

9. Reviertreue, Alter und Sterblichkeit

9.1. Methodik

Einer der wenigen Nachteile des Steinadlers als Modell-Art für Untersuchungen zur Populationsökologie von grossen Beutegreifern ist der Umstand, dass es keine Methode gibt, das Alter ausgefärbter Vögel unabhängig von individueller Markierung oder direkter Überwachung zu bestimmen. Merkmale für besonders hohes Alter sind geringe Fülligkeit und fahle, gräuliche Färbung von Hautpartien sowie der Gesichtsausdruck (Abb. 26, S. 49; vgl. auch Abb. 54, S. 96). Einzelne genaue Altersangaben beruhen auf Ringwiederfinden und vor allem auf der jahrelangen Kontrolle individuell bekannter Reviervögel. Diese verlangt indes regelmässige Bestimmungen, wobei Photos der fliegenden Vögel für die individuelle Identifikation nützlich sein können (Abb. 2 und 3, S. 20–21).

Die Sterblichkeitsdaten stützen sich historisch auf die bis ins Jahr 1872 zurückreichende Jagdstatistik des Kantons Graubünden sowie seit 1970 auf eine systematische Erfassung der Totfunde. Diese wurden von den im ganzen Kanton verteilten Wildhütern und Jagdaufsehern sowie von den Nationalparkwächtern registriert, die die Kadaver bzw. Überreste zur Untersuchung an das Bündner Natur-Museum in Chur weiterleiteten. Dort nahm sich Präparator U. Schnepapat, zum Teil zusammen mit dem Autor, des Materials an (Kap. 11.1). Besonderes Augenmerk wurde der Bestimmung der Todesursache geschenkt: Aufschlüsse gaben eingehende äussere und innere Untersuchungen, oftmals auch die Mazeration der Skeletteile. Der brutbiologische Status der weiblichen Vögel wurde aufgrund der Struktur des Eileiters beurteilt.

9.2. Ergebnisse

9.2.1. Verweildauer in Revieren

In 5 besonders regelmässig aufgesuchten Revieren im Raum Davos–Flüelapass–Scaletta–Engadin konnten der Verbleib und die Abfolge von Revierinhabern langfristig überwacht werden (Tab. 21): ♂ Dischma wurde ab 1978, ♀ Dischma (Abb. 16, S. 37) ab 1973 individuell bis zum Abschluss der vorliegenden Arbeit (1996) im Revier beobachtet. ♀ Dischma muss sich zwischen 1962 (Ausfall des vorher ansässigen ♀) und 1973 (als es ausgefärbt und somit mindestens 5jährig war) im Dischmatal angesiedelt haben. Aufgrund eines im Jahre 1971 gesammelten, verlassenen Zweiergeleges mit geringen Eidimensionen, die zu den übrigen nachweislich von ♀ Dischma stammenden Eiern passen, lässt sich vermuten, dass es sich bereits 1971 im Revier aufhielt. Das Alter von ♀ Dischma darf somit auf mindestens 30 Jahre geschätzt werden, jenes von ♂ Dischma auf mindestens 23 Jahre. 20 und mehr Jahre alt sind auch ♀ Flüela 2 sowie die beiden Brutpartner aus der Val Susasca. ♀ Lavin 1 brachte es bis zu seinem Tod im Sommer 1994 ebenfalls auf mindestens 20 Jahre.

Der Verbleib in Revieren ist aber nicht stets so lang: ♂ Kr gelang es zwar trotz seiner Behinderung, Inhaber von Revier Cluozza zu werden, doch wurde es nach etwa drei Monaten von einem anderen ♂ verdrängt und so wieder zum Einzelvogel relegiert (Kap. 6.2.1). Beim weiblichen Revierinhaber erfolgten in dieser Zeit keine Wechsel; ♀ Cluozza war somit innerhalb von weniger als einem halben Jahr nacheinander mit 3 ♂ verpaart. Dieser kurzfristige Partnerwechsel war kein Einzelfall. Im Revier Susauna blieb ein ad. ♀ (Abb. 3) zwar mindestens 11 Jahre lang ansässig; das

Tab. 21. Aufenthaltsdauer verpaarter Adler in Revieren bei Davos und im angrenzenden Engadin. – *Length of stay of paired eagles in territories around Davos and in the adjacent Engadine. (1) start of territory occupancy (a), start of territory control (k); (2) age class in the first year; (3) end of territory occupancy (a), end of territory control (k); (4) duration of occupancy (years); (5) age (years).*

	(1) ansässig bzw. kontrolliert (a bzw. k) ab	(2) Altersklasse im 1. Jahr	(3) ansässig bzw. kontrolliert (a bzw. k) bis	(4) Dauer in Jahren	(5) Alter in Jahren
♀ Flüela 1	1973 (a)	ad.	1976 (a)	3	8+
♀ Flüela 2	1976 (a)	subad.	1994 (k)	18	22
♂ Dischma	1978 (k)	ad.	1996 (k)	18+	23+
♀ Dischma	1973 (k) ^a	ad.	1996 (k)	23+ (25+)	28+ (30+)
♀ Susauna 1	1981 (k)	ad.	1992 (a)	11+	16+
♀ Susauna 2	1992/93 (a)	subad.	1994 (a)	1	ca. 5
♀ Susauna 3	1994 (a)	ad.	1994 (k)	½	5+
♂ Susasca	1979 (a)	ad.	1994 (k)	15	20+
♀ Susasca	1979 (a)	subad.	1994 (k)	15	19
♀ Lavin 1	1979 (k)	ad.	1994 (a)	15+	20+
♀ Lavin 2	1994 (a)	subad.	1994 (k)	½	ca. 4

^a Spezifische Eimasse von ♀ Dischma lassen vermuten, dass dieser Vogel bereits 1971 im Revier ansässig war.

nachfolgende subad. Individuum hielt sich aber nur ein Jahr im Revier und wurde dann von einem ad. Vogel abgelöst. Es gab keine Hinweise auf einen Todesfall beim subad. ♀. Gleiches gilt für weitere Fälle: Das ad. ♀ des im Frühjahr 1994 neu etablierten Paares Cinuoschel war im folgenden August bereits durch ein subad. ♀ ersetzt. ♂ Lavin, im Frühjahr 1994 im Revier neu festgestellt, verschwand im darauffolgenden Sommer, mehr oder minder gleichzeitig mit dem langjährig ansässigen ♀ (das einer intraspezifischen Auseinandersetzung zum Opfer fiel).

Dass Revierinhaber ihren sozialen Status einbüßen können und wieder zum Einzeladler werden, zeigte sich auch bei einem greisen ♀, das im März 1994 zwischen den Revieren Cluozza und Sarsura tot gefunden worden war. Es hatte einen für Brutvögel typischen Eileiter, gehörte jedoch nicht zu einem der beiden Reviere. Ähnliches gilt für einen weiblichen Adler mit einem verkümmerten, aber ehemals aktiven Geschlechtsorgan, der im März 1971 bei Chur von einem anderen Adler getötet wurde.

9.2.2. Todesursachen

Die je nach Umständen ganz unterschiedlichen Fundraten toter Steinadler verunmöglichen einen quantitativen Vergleich der Todesursachen. Fest steht, dass in früheren Jahrzehnten die (durch den Staat geförderte) direkte menschliche Nachstellung mit Schrot- und Kugelschüssen, Schlagfallen und Gift sowie durch Aushorungen von Jungadlern ein limitierender Faktor war (Abb. 65 und 67): Die Verfolgung erreichte ihren Höhepunkt gegen Ende des 19. Jahrhunderts, als gemäss amtlicher Jagdstatistik bis 24 Adler pro Jahr (1899) und bis 150 Stück pro Jahrzehnt (1890er Jahre) im Kanton Graubünden vor allem mit Schusswaffen erlegt wurden (Abb. 66). Durch den reduzierten Bestand und infolge der ab 1925 einschränkenden Jagdbestimmungen gelangten fortan nicht mehr so viele Adler zur Strecke. In diesem Jahr wurde mit dem Bundesgesetz über Jagd und Vogelschutz der Abschuss am Horst und das Ausnehmen von Eiern und Nestlingen verboten. Die ab 1940 wieder gestiegenen Jagdstrecken gingen mit der sich langsam erholenden Population einher. Seit 1952 ist der Steinadler im Kanton Graubünden geschützt, seit 1953 auch durch Verordnung des Bundes.

Kanton Graubünden. — Cantone dei Grigioni.

Bezugsschein für das gesetzliche Schutzgeld.
Attestato per conseguire il premio pella distruzione di bestie dannose.

Die unterzeichnete Amtsstelle bezeugt hiemit, daß Herr David Bajäsch
L'ufficio sotto segnato certifica, che il Signor David Bajäsch

Bürger von Davos wohnhaft in Davos im Besitze eines Jagdpatentes ist,
Vicino di Davos domiciliato a Davos sia in possesso d'una patente di caccia,

ausgestellt zu Davos den 24 August 1879 heute hier einen von ihm auf dem Gebiet der Gemeinde
rilasciatagli a Davos il 24 August 1879 e che abbia presentato quest' oggi qui un

Davos unter'm 27 September erlegten Steinadler
da lui distrutt il giorno 27 Settembre sul territorio della Comune di

vorgezeigt und sich zum Bezug des gesetzlichen Schutzgeldes angemeldet hat.
annunciandosi pel ricevimento del premio dalla relativa legge previsto.

Das vorgezeigte Raubthier wurde laut Verordnung gezeichnet.
La presentata bestia rapace fu marcata secondo l'ordinazione.

Davos den 2 Okt 1879
Il 18

(Siegel oder Stempel).
(Suggello ovvero bollo).

Der I. Vorsteher:
Il primo Sovrastante:

Paul Gaverra
Polizeivorst.

18 Xbre 79



Abb. 65. Prämienbezugsschein für einen Steinadler, der am 27. September 1879 von David Bajäsch auf dem Gebiet der Gemeinde Davos erlegt worden ist («distruzione di bestie dannose» = Vernichtung schädlicher Tiere). Original im Staatsarchiv Graubünden (X 8 1 2). – Head money confirmation for the shooting of a Golden Eagle in September 1879.

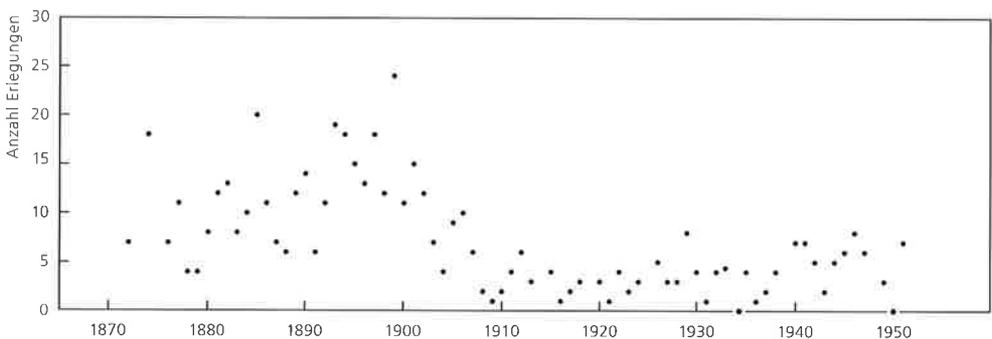


Abb. 66. Jährliche Jagdstrecken (v.a. Abschüsse) des Steinadlers in Graubünden 1872–1951. 1914, 1925 und 1939 blieb die Bündner Jagd geschlossen; von 1873, 1875 und 1919 liegen keine verlässlichen Angaben vor, 1934 und 1950 wurden offiziell keine Adler erlegt. – Yearly hunting bags of Golden Eagles in the Grisons, 1872–1951.



Abb. 67. Aushorstung zweier Jungadler im Juni 1895 bei Pontresina. Diese Aufnahme ist das älteste bekannte photographische Dokument des Steinadlers aus Graubünden. Photo: A. Flury (1825–1901). – *Two young eagles were removed from their nest in June 1895 near Pontresina. This is the oldest known photographical document of the Golden Eagle in the Grisons.*

Allerdings sind seither noch zahlreiche Fälle illegaler Abschüsse bekanntgeworden. Auch noch in neuester Zeit wurden Adler regelmässig mit Schrot beschossen: Von 55 zwischen 1970 und 1994 tot oder schwer verletzt aufge-

fundenen und im Bündner Natur-Museum eingehend untersuchten Adlern wiesen 9 (16 %) im Gewebe eingeschlossene, nicht unmittelbar tödliche Geschossteile (Schrotkörner) auf; 2 weitere Vögel (4 %) dieser Stichprobe waren

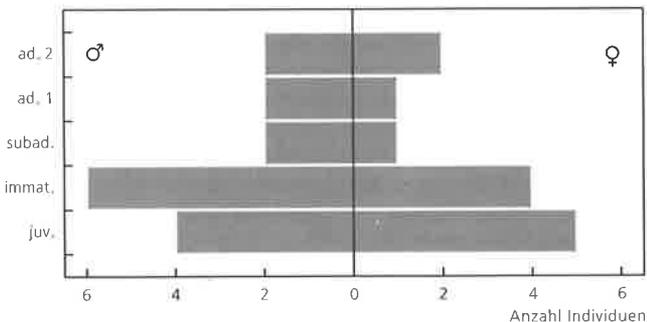


Abb. 68. Alter und Geschlecht der erlegten Adler 1849–1994 (n = 29). – *Age and sex of 29 eagles hunted between 1849 and 1994.*

Tab. 22. Diagnosen bei toten oder schwer verletzten Adlern der Jahre 1970–1994, die an das Bündner Natur-Museum Chur gelangten und eingehend untersucht worden sind. – *Diagnoses of dead or seriously wounded eagles from the Grisons, 1970–1994.*

	Kampfpopfer ♂		Kampfpopfer ♀		andere Todes- ursachen other causes of death	
	<i>victims of intra- specific fights ♂</i>		<i>victims of intra- specific fights ♀</i>			
	n	%	n	%	n	%
untersuchte Adler <i>eagles examined</i>	24	100	15	100	10	100
Individuen mit folgenden Merkmalen: <i>individuals with the following marks:</i>						
Kralleneinstiche / <i>claw punctures on</i>	21	88	12	80	0	0
im Bereich Kopf/Hals / <i>head/neck</i>	13	54	6	40	0	0
Brust/Bauch / <i>breast/belly</i>	7	29	6	40	0	0
Rücken / <i>back</i>	1	4	1	7	0	0
Flügel / <i>wings</i>	6	25	5	33	0	0
Fänge / <i>talons</i>	8	33	7	47	0	0
Daunen in Fängen <i>down feathers in the talons</i>	7	29	2	13	0	0
abgebrochene bzw. abgerissene Grossfedern <i>damaged or torn out primaries, secondaries and/or tail feathers</i>	9	38	8	53	0	0
erheblicher Gewichtsverlust (♂ < 3000 g; ♀ < 4000 g) <i>heavy weight loss</i>	2	8	5	33	1	10
Altverletzungen / <i>old injuries</i>	8	33	5	33	2	20
im Gewebe eingeschlossene Geschossteile <i>encapsulated shot and bullet fragments</i>	5	21	2	13	2 ^a	20

^a Tödliche Verletzungen durch Schrot; 2 weitere Adler dieser Stichprobe (n = 10) sind abgeschossen worden.

abgeschossen worden (vgl. Tab. 22). Die Alters- bzw. Geschlechterverteilung der erlegten Tiere zeigt, dass vor allem juv. und immat. Vögel der Jagd zum Opfer fielen (Abb. 68).

Seit den siebziger Jahren avancierten Territorialkämpfe, innerartliche Auseinandersetzungen mit Verletzungen und direkten oder indirekten Todesfolgen, zur häufigsten nachgewiesenen Todesursache. In den letzten 25 Jahren wurden in Graubünden 5 Fälle blutiger Auseinandersetzungen zwischen Steinadlern von Drittpersonen direkt beobachtet. Es handelte sich dabei um Luftkämpfe, wobei sich zu Boden gekommene Adler weiter streiten können (von Tschudi 1868). So balgten sich am 20. Oktober 1991 in der Abenddämmerung zwei Steinadler auf der Kantonsstrasse bei

Ausserferrera und hinterliessen eine 363 cm lange Blutspur. Ein herannahender Autofahrer konnte das eine Tier, ein erschöpftes, aber nicht lebensgefährlich verletztes 3½-jähriges ♀, mittels einer Woldecke behändigen.

Die Anteile solcher Kampfpopfer bei den ins Bündner Natur-Museum eingelieferten Adlern (ohne Nestlinge) betragen 1970–1979 47 % (n = 15 Adler), 1980–1989 74 % (n = 19) und 1990–1994 71 % (n = 31). Diese Werte dürfen allerdings den anderen Todesursachen nicht vorbehaltlos gegenübergestellt werden, denn durch Territorialkämpfe getötete oder verletzte Adler werden eher aufgefunden als beispielsweise alters- oder krankheitshalber gestorbene Vögel. Die absoluten Zahlen weisen indes darauf hin, dass das Aggressivverhalten zu einem

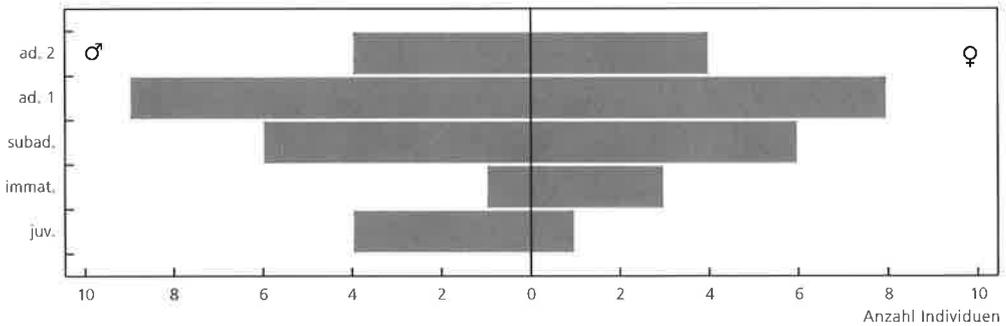


Abb. 69. Alter und Geschlecht der Kampfpfopfer 1870–1994 (n = 46). – Age and sex of 46 eagles that died due to intraspecific fights, 1870–1994.

erheblichen Abgang in der Population führen kann.

Tab. 22 gibt Auskunft über die Diagnosen bei 49 detailliert untersuchten Kadavern mit bekannter Todesursache. Bei den Kampfpfern wurden in der Regel (zum Teil massive) Kralleneingriffe festgestellt, wobei diese die Vorderseite des Körpers inklusive Flügel betrafen (Abb. 53, S. 93). Ein Drittel der Fälle wies Altverletzungen auf, die in der Regel ebenfalls auf Kralleneinwirkungen zurückzuführen waren. Bei einem am 27. August 1994 bei Mesocco tot aufgefundenen, jüngeren ad. ♀ zeigten sich Verletzungen, die auf mindestens drei zeitlich auseinanderliegende massive Kampfhandlungen schliessen liessen. Gut 40 % der Kampfpfopfer hatten abgebrochene bzw. ausgerissene Grossfedern, wobei nicht selten Daunen des überlegenen Kontrahenten an den Fängen haften blieben.

Sowohl ♂ als auch ♀ sind von den aggressiven Kämpfen betroffen, in erster Linie Vögel, die die Geschlechtsreife erreicht haben (Abb. 69). Der Anteil von subad. und ad. Individuen ist bei den Kampfpfern grösser als bei den erlegten Adlern (4-Felder- χ^2 -Test, $p < 0,001$). Unter 11 eingehend untersuchten ad. ♀ aus den Jahren 1970–1994, die durch Kampf umgekommen sind, befanden sich aber nur 2 Brutvögel, wovon offenbar 1 ehemaliger (♀ Chur 1971, ♀ Lavin 1). Kampfpfopfer sind zwar mit Ausnahme des Januars in allen Monaten festgestellt worden, doch zeichnete sich im

Frühling, vor allem im Mai, eine Häufung ab (Abb. 70).

Es fällt auf, dass aus der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts mehrere Adlerkämpfe in Graubünden dokumentiert sind: 3 Fälle in Müller-Schneider (1975) bzw. Sutter (1975) und 1 zusätzlicher Fall in Girtanner (1882); weitere aggressive Auseinandersetzungen beziehen sich auf einen Adler aus Trin vom Jahre 1888 und einen männlichen Vogel aus Rhäzüns vom 30. Mai 1892, der zahlreiche Kralleneinstiche am ganzen Skelett aufweist. Berichte über Adlerkämpfe fehlen dann bis in die 1950er Jahre, als 4 Fälle verzeichnet wurden: 13. Juni 1950, Poschiavo; 9. Oktober 1953, Sufers; 15. Mai 1956, Medel; Mai 1956, Bergün.

Krallenspuren, die auf innerartliche Auseinandersetzungen zurückzuführen sind, lassen sich an präparierten Brustbeinen besonders leicht nachweisen und bilden einen Gradmesser für die territoriale Aktivität: 3 von 10 Brustbeinen von Bündner Adlern aus der Periode 1930–1969 wiesen Kralleneinstiche auf. Solche waren bei 6 von 10 Brustbeinen aus den Jahren 1970–1989 zu finden. 1990–1994 steigerte sich der Anteil der Proben mit Kralleneinwirkungen auf 79 % (15 von 19 Brustbeinen) (6-Felder- χ^2 -Test, $p < 0,05$). Die Verletzungen variierten von geringfügigen, feinen Stichen bis zu massiven, tödlichen Eingriffen (Abb. 53). Von insgesamt 25 Fällen wies das Brustbein 15mal alte, verheilte Krallenspuren auf, 3mal waren es ausschliesslich

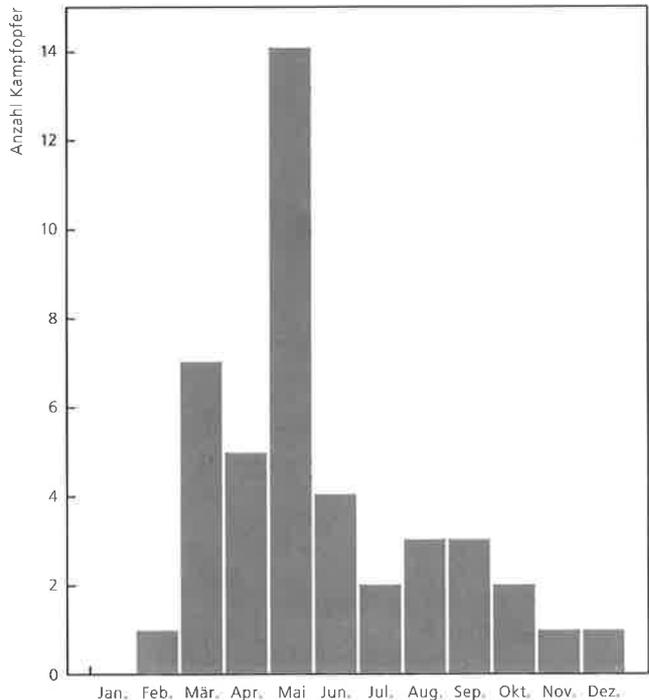


Abb. 70. Verteilung der innerartlichen Beschädigungskämpfe 1870–1994 im Jahresverlauf ($n = 43$). – *Seasonal distribution of lethal intraspecific fights among eagles, 1870–1994.*

frische Einstiche und 7mal sowohl alte als auch neue.

Eine weitere, 6mal festgestellte Todesursache sind Verletzungen durch Aufprall und/oder Stromtod an Freileitungen. Die technischen Einrichtungen der Standseilbahn Muotatas Muragl im Oberengadin sind 2 Adlern zum Verhängnis geworden: 1959 einem beringten 6jährigen Vogel, 1988 dem ♀ Bernina, das in Kontakt mit der 18-kV-Versorgungsleitung geriet. Solche Ereignisse dürften überdurchschnittlich häufig dokumentiert werden, was auch für Angriffe auf Flugzeuge gilt. 2 Fälle mit tödlichem Ausgang sind belegt: Am 12. April 1975 attackierte ♀ Bergün einen Hubschrauber (Bruderer 1976), und am 6. Juli 1987 griff ein jüngerer Einzeladler ein Segelflugzeug im Dischmatal an (Ramel 1988). Eine weitere Todesursache betrifft Lawinnenniedergänge. Diese in 4 Fällen nachgewiesenen oder stark vermuteten, in ihrer Häufigkeit aber wohl unterschätzten Unfälle beruhen offenbar darauf, dass Adler, die Schalenwildkadaver in La-

winenbahnen nutzen, von erneut losbrechenden Schneemassen bedroht sind. Bei einem kranken, abgemagerten Adler (♀ Monstein 1978), der nach achttägiger Pflege starb, wurden eine hochgradige Lungen- und Luftsackmykose sowie ein Hämatom am Ellbogengelenk diagnostiziert. Unterernährung konnte nur als Folge von Verletzungen oder Krankheit festgestellt werden.

9.3. Diskussion: Sterblichkeit

Steinadler gehören zu den besonders langlebigen einheimischen Wildtierarten. Die durch Ringwiederfunde belegten Höchstalter beziehen sich auf einen 32 Jahre alten schwedischen Adler (Staaav 1990) und ein 25 Jahre und etwa 8 Monate altes ♀ aus den Westschweizer Nordalpen (Jacquat 1976). Die eigenen Befunde bestätigen, dass Steinadler mindestens 30 Jahre alt werden können; 20jährige Vögel sind keine Seltenheit. Alter von 30 und mehr Jahren wer-

den unter den einheimischen Wildtierarten sonst wohl nur von Bartgeiern und Braunbären erreicht. Bei Vögeln gibt es allerdings lediglich vereinzelte verlässliche Daten über sehr hohe Lebensalter; bei Säugetieren lässt sich das Alter aufgrund der Zähne mit der Zementannuli-Methode bestimmen.

Das hohe Alter, das hier von einzelnen Steinadlern dokumentiert wird, darf nicht dazu verleiten, die Lebenserwartung der jungen Adler zu hoch zu schätzen. Die oft zitierte Jugendsterblichkeitsrate (zwischen dem Flüggewerden und dem Erreichen der Geschlechtsreife) von 75 % (Brown & Watson 1964) erfordert andererseits eine Bestätigung bzw. Anpassung an verschiedene standörtliche Verhältnisse. Früher drohten speziell Jungvögeln grosse Gefahren durch menschliche Nachstellung, heute bedingen innerartliche Kämpfe erhebliche Opfer unter den geschlechtsreif gewordenen Individuen. Die höchste Lebenserwartung dürfte den Revierinhabern zukommen; ihre mittlere jährliche Sterblichkeitsrate liegt deutlich unter 10 %: Die mittlere nachgewiesene Revier-Aufenthaltsdauer der in Tab. 21 aufgeführten Individuen beträgt 11 Jahre. Dabei ist zu berücksichtigen, dass bei 9 von 11 Tieren der Revieraufenthalt länger dauerte als dokumentiert, und dass der Wechsel eines kurzfristig ansässigen ♀ offenbar nicht mit dessen Tod verbunden war. Die aktuelle Nachwuchsrate und die Bestandsentwicklung weisen ebenfalls darauf hin, dass die durchschnittliche Aufenthaltsdauer in Revieren mehr als 10 Jahre betragen muss. Vor Jahren wurde eine mittlere Territoriumstreue in Graubünden von 16 Jahren errechnet (Haller 1982).

Die monogame Dauerehe erweist sich für den Steinadler als geeignete Lebensform. Dem lebenslangen Zusammenhalt sind allerdings Grenzen gesetzt; Partnerwechsel sind nicht in jedem Fall auf den Tod eines Vorgängers zurückzuführen. Das behinderte ♂ Kr alias Cluozza, verschiedene ehemalige Brutvögel mit Einzeladlerstatus und die in der ersten Phase nach einer Neuverpaarung offenbar erhöhte Wahrscheinlichkeit für weitere Partnerwechsel deuten darauf hin, dass die Reviervögel ihre Position gegenüber Rivalen behaupten müssen. Unterschiede in der Vitalität der

Paarpartner könnten Wechsel provozieren: Eine aufgrund von Unzulänglichkeiten des einen Reviervogels reduzierte oder verunmöglichte Fortpflanzung des anderen steht als Ursache für das Auseinanderbrechen einer Paarbindung im Vordergrund. Falls aber andere als partnerschaftliche Unterschiede einen geringen Bruterfolg bedingen, so bei territorialem Stress (z.B. Paar Lavin) oder bei verminderter Fruchtbarkeit beider Vögel (Paar Dischma?), kann das Festhalten am Revier und am Partner (angesichts der allgemein grösseren Belastungen und Risiken nichtterritorialer Vögel; Newton 1979) auch bei geringer Fortpflanzungsrate in beiderseitigem Interesse sein.

Verlässliche Untersuchungen zur Sterblichkeit von Greifvögeln gibt es nur wenige, obwohl die Überlebensrate speziell der geschlechtsreifen Adler für den Fortbestand einer Population oft noch wichtiger ist als die Reproduktionsrate (Bezzel & Fünfstück 1994). Diese Lücke ist durch die methodischen Schwierigkeiten bedingt und zeigt sich bei den grossen, langlebigen Arten besonders ausgeprägt. Erwünscht wären vor allen Dingen quantitativ einwandfreie Daten zu den Anteilen der verschiedenen Todesursachen, zur Lebenserwartung verschiedener Alters- und Sozialklassen und zur Bilanz zwischen Natalität (Geburtenziffer) und Mortalität (Sterblichkeit) in verschiedenen regionalen Populationen der Alpen.

Die jährliche Jagdstrecke von 15 Steinadlern im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts bedeutete für den damals etwa 50 Paare umfassenden Bündner Adlerbestand trotz der in jener Zeit höheren Nachwuchsrate eine bedeutende Einbusse. Besonders gravierend müssen sich die verbreiteten Aushorstaktionen (Abb. 67) ausgewirkt haben. In 6 von 8 Adlerrevieren vor 100 Jahren, die in Abb. 4 (S. 22) aufgeführt sind, ist das Ausnehmen von Nestlingen dokumentiert. In den Revieren Bernina und Chamuera geschah dies gar systematisch, zum Teil in aufeinanderfolgenden Jahren. Der Bestands-tiefpunkt um die Jahrhundertwende ist durch die Verfolgung bedingt und lässt sich aufgrund der verfügbaren Daten quantitativ erklären.

In den Revierjagdgebieten Bayerns und Österreichs wurde dem Steinadler durch Berufsjäger noch wesentlich gezielter nachge-



Abb. 71. Zwei Steinadler nach einem Luftkampf in Strada im Unterengadin, nur 100 m vom nächsten bewohnten Haus entfernt; Februar 1984 oder 1985. Die beiden immat./subad. Vögel trudelten ineinander verkrallt ab und krachten gemeinsam in den Pflaumenbaum am rechten Bildrand. Dadurch wurde der hinter dem linken Stamm am Boden liegende Ast abgebrochen. Die beiden Adler lagen nach der unsanften Landung etwa 10 min wie tot im tiefen Schnee, erholten sich dann aber und suchten vor dem auf wenige Meter herannahenden Fotografen das Weite. Photo: O. Derungs. – *Two Golden Eagles after an aerial fight close to a village in the lower Engadine. Entwined by their talons the two immature/subadult birds spun down together, crashing into the plum-tree on the right and breaking the branch at the bottom behind the left-hand trunk. Following their crash-landing both eagles lay apparently dead in the deep snow. However, 10 minutes later they recovered and flew away from the approaching photographer.*

stellt, wodurch er dort grössere Bestandseinbussen erlitt als in Graubünden. So tötete allein Leo Dorn (1836–1915), Oberjäger des späteren Prinzregenten Luitpold von Bayern, in den Allgäuer Alpen mehr als 100 Steinadler (Wüst 1981; Bezzel 1982; Ergert 1982, 1995). Solche Strecken von Einzelpersonen sind mit Ausnahme jener der Adlerjäger von Ebligen im Berner Oberland (von Tschudi 1868) aus der Schweiz nicht bekannt. Beispielsweise der berühmte Engadiner Jäger Giachem Küng (1808–1874) erlegte zwar rund 1500 Gamsen und 11 Braunbären, jedoch «nur» 9 Steinadler (Girtanner 1879). Giatgen Plaz Spagnas (Spinas) (1823–

1898), zu seiner Zeit der bekannteste Jäger des Oberhalbsteins, brachte es auf etwa 600 Gamsen, 1 Braunbär, 1 Luchs und 4 Steinadler (Camen 1962). Sein Nachfolger, Niclò Conrad Lozza (1878–1963), der «König des Piz Platt», verzeichnete in seiner Beutelliste unter anderem 490 Gamsen, 236 Rehe, 2323 Murmeltiere und 7 Steinadler (Camen 1953).

Die Schutzbestimmungen in allen Alpenländern im Verlauf des 20. Jahrhunderts verminderten den jagdlichen Einfluss auf die Population, obwohl der Beschluss vor allem mit Schrot anhält. Solche Treffer sind beim Steinadler oft nicht sofort tödlich. Sie haben aber

eine ständige Bleibelastung zur Folge, die den Körper schwächt und schleichend zum Tod führen kann (Moder et al. 1984, Haas 1995). Oral aufgenommene Bleipartikel (Geschossreste in Aufbrüchen von erlegtem Schalenwild) sind ähnlich zu beurteilen (Bloom et al. 1989, Craig et al. 1990, Bezzel & Fünfstück 1995). Die Belastung mit toxischen Schwermetallen lässt noch viele Fragen offen; Rückstände von Pestiziden sind hingegen beim Steinadler im Untersuchungsgebiet nie ein ernsthaftes Problem gewesen (Haller 1982).

Die menschliche Nachstellung und ihre Nebenwirkungen haben trotz allem heute in Graubünden keine Bedeutung mehr für die Populationsdynamik. Der Adlerbestand konnte sich in den letzten Jahrzehnten gänzlich erholen und unterliegt nun den natürlichen regulatorischen Einflüssen. Mit 4,4 gefundenen Opfern von Territorialkämpfen im Durchschnitt der Jahre 1990–1994 zeigt sich ein neuer vorrangiger Mortalitätsfaktor. Dieser muss in Anbetracht der Fundwahrscheinlichkeit und der Tatsache, dass vor allem ältere, geschlechtsreif gewordene Tiere von den Kämpfen betroffen sind, von grosser populationsdynamischer Bedeutung sein. Wenn in Graubünden im Jahresdurchschnitt schätzungsweise 10 subad. und jüngere ad. Adler, die eben die risikoreiche Jugendphase überstanden haben, auf diese Weise umkommen, bedeutet das bei einer mittleren jährlichen Produktion von ungefähr 50 Jungadlern einen erheblichen Aderlass für die Population.

Dass die Konkurrenz um Reviere ausschlaggebend für die Adlerkämpfe ist, darf von den hauptsächlich betroffenen Altersklassen abgeleitet werden. Dazu passt auch die jahreszeitliche Verteilung der Opfer. Der Höhepunkt im Mai fällt in eine Phase abklingender Hodenaktivität (Abb. 60, S. 106), doch könnte es der bevorstehende Schlupftermin oder der frischgeschlüpfte Nachwuchs sein, der die Aggressivität der Revierinhaber zu einem Höhepunkt ansteigen lässt. Hinweise auf die Tötung von Nestlingen (am ehesten durch Fremdadler) liegen vor (Kap. 8.2.1).

Die Zahl der dokumentierten Adlerkampfoffer mag erstaunen, zumal in der Greifvogelliteratur keinerlei vergleichbare Befunde vorliegen. Allerdings weist Rohner (im Druck) darauf hin, dass während seiner 5jährigen Studien an *Bubo virginianus* im 350 km² grossen Untersuchungsgebiet in Kanada mindestens 4 Uhus gefunden wurden, die offenbar (territorial motiviert?) durch Artgenossen getötet worden waren. Die Verletzungen der Adler wurden vorsichtig interpretiert, doch erlaubten vorgefundene Kralleneinstiche (Abb. 53, S. 93, und Tab. 22) in vielen Fällen klare Diagnosen. Nicht zu vergessen ist eine Reihe von Direktbeobachtungen, die das aggressive Verhalten im Einzelfall detailliert belegen (Abb. 71). Die Kontrolle von Brustbeinen nach Krallenspuren erwies sich im quantitativen Vergleich überdies als geeigneter Gradmesser für die territoriale Aktivität. Nicht wenige der untersuchten Adler waren von Altverletzungen (meistens Kralleneingriffe) betroffen, die auf frühere, mehr oder minder glimpflich ausgegangene Auseinandersetzungen hindeuten. Dass behinderte oder (z.B. durch Bleiintoxikation) geschwächte Adler eher als andere in Kämpfen umkommen, ist zwar zu vermuten, aber nicht quantitativ belegt. Falls dem so wäre, könnte auch der Anteil der beschossenen Adler unter den Kampfpfern nicht als repräsentativ gewertet werden.

In der gegenwärtig dichten Steinadlerpopulation herrscht eine grosse innerartliche Konkurrenz; die Paare halten einen Grossteil der verfügbaren Fläche territorial besetzt, und die Einzelvögel müssen mit Räumen zwischen oder am Rand von Revieren vorliebnehmen. Konkurrenz gilt für K-Strategen (Kap. 12.2) in saturierten Populationen als typisch, doch geht sie mit innerartlichen Reibungseffekten einher. Erst mit einem Revier, das die Ressourcen für die Besitzer sichert, bieten sich Fortpflanzungschancen. Die Territorialkämpfe öffnen unter Umständen diese Möglichkeit, und hierfür kann es sich lohnen, auch individuelle Risiken einzugehen (vgl. Enquist & Leimar 1990).

10. Altersstruktur und Entwicklungsgrundlagen der Population

10.1. Methodik

Die wichtigsten Kriterien für die Altersbestimmung (Details in Tjernberg 1988) waren die Ausprägung der weissen Flügel- und Schwanzspiegel sowie die Oberflügelgefärbung. Diese weist nach dem ersten Lebensjahr eine helle Strukturierung auf: In jeder Mauserperiode wird nur ein Teil der Armdecken ersetzt, wodurch alte, ausgebleichte Federn neben neu vermauserten dunklen stehen (z.B. Abb. 56, S. 100). Diese Struktur ist individuell unterschiedlich stark ausgeprägt und erscheint auf Distanz als helles Band auf der Flügeloberseite zwischen Körpermitte und Handgelenk (= Oberflügelstreifen).

Folgende fünf *Altersklassen* wurden unterschieden:

Juvenil (juv.; 1. Lebensjahr): Flügel- und Schwanzspiegel klar abgegrenzt und einheitlich weiss (Abb. 41, S. 76), Flügeloberseiten im Bereich Armdecken einheitlich braunschwarz erscheinend (Oberflügelgefärbung nicht strukturiert; Abb. 54, S. 96). Die Grösse der Spiegel kann individuell stark variieren, in seltenen Fällen fehlen sie im Flügel ganz.

Immatur (immat.; 1–3 Jahre alt): wie juv., aber mit Oberflügelstreifen (Abb. 55–59, S. 97 und 100–101).

Subadult (subad.; 3–5 Jahre alt): Flügel- und/oder Schwanzspiegel durch dunkle Grossfedern durchbrochen, Oberflügelstreifen vorhanden (Abb. 43, S. 77).

Adult (ad.) 1 (>5 Jahre alt): Auf den Flügelunterseiten geringe Reste von Spiegeln in den Armschwingen, sonst einheitlich braunes Alterskleid mit Oberflügelstreifen.

Ad. 2: Wie ad. 1, jedoch ohne irgendwelche Reste von Jugendmerkmalen (Abb. 2 und 3, S. 20–21, sowie 26, S. 49). Für Vögel der

Klasse ad. 2 lassen sich keine konkreten Altersangaben machen, da sich Reste von Flügel- und Schwanzspiegeln individuell unterschiedlich lange halten. Ein 9jähriges, als Nestling beringtes ♂ wies auf beiden Flügeln 6–8 Armschwingen auf, die an der Basis noch weiss gefärbt waren; ♀ Flüela 2 und ♀ Susasca trugen sogar noch im Alter von über 15 Jahren gewisse Reste heller Federpartien in den Armschwingen.

Bei den Reviervögeln des Hauptuntersuchungsgebietes wurde die Altersklassenzugehörigkeit anlässlich der Revierpaar- und Brutkontrollen in den Jahren 1990–1994 aufgenommen. Jene der Einzelvögel wurde bei gleicher Gelegenheit sowie vor allem bei der gezielten Beobachtung in Einzeladlergebieten erfasst. Entsprechende Datenaufnahmen aus den Jahren um 1980 erlaubten Vergleiche zwischen den beiden Perioden.

Die Entwicklungsgrundlagen der Population werden gestützt auf die bereits dargestellten Daten zur Bestandsentwicklung, zur Jungproduktion und zu den innerartlichen Beschädigungskämpfen beurteilt. Die Verknüpfung dieser Daten zeigt das Zusammenwirken der populationsdynamischen Faktoren und liefert damit eine Basis, den heutigen Status der Population integral erklären zu können. Ein grossräumiger Vergleich mit Untersuchungsgebieten nördlich von Graubünden am Alpenrand sowie im Kanton Bern bot unter Berücksichtigung der Befunde zur Dismigration und Heimatansiedlung der Jungadler die Möglichkeit, regionale Unterschiede in der Dynamik der alpinen Steinadlerpopulation zu erfassen und den Einfluss der Bündner Population auf Nachbargebiete abzuschätzen. Grundlagen hierfür waren die in den Jahren 1983–1987 persönlich unternommenen und später

durch D. Jenny fortgesetzten Erhebungen im Kanton Bern (Haller 1988, Jenny 1992) sowie die 1992–1994 durchgeführten Untersuchungen im Bereich des st. gallisch-appenzellischen Alpennordrandes (Haller 1994).

10.2. Ergebnisse

Altersklassenzusammensetzung: Zwischen den Jahren 1978 und 1981 erfolgten bei 50 Revierpaaren bzw. durch alljährliches Ansprechen einzelner Reviervögel je 96 Kontrollen von ♂ und ♀; 4 verschiedene ♀ dieser Stichprobe waren subadult mit noch ausgedehnt weissen Flügel- und Schwanzspiegeln (= 2 % der Revier-

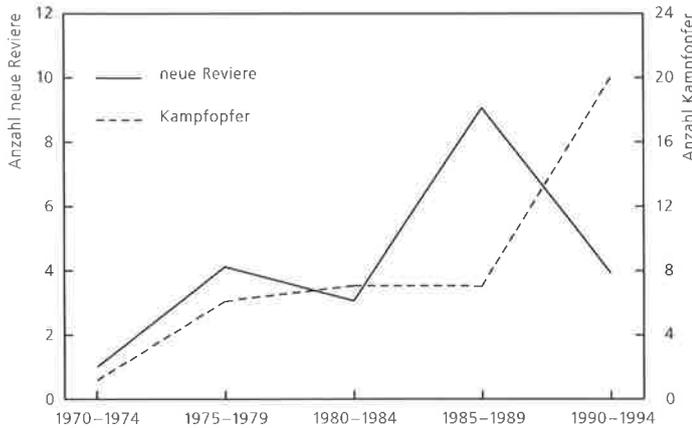
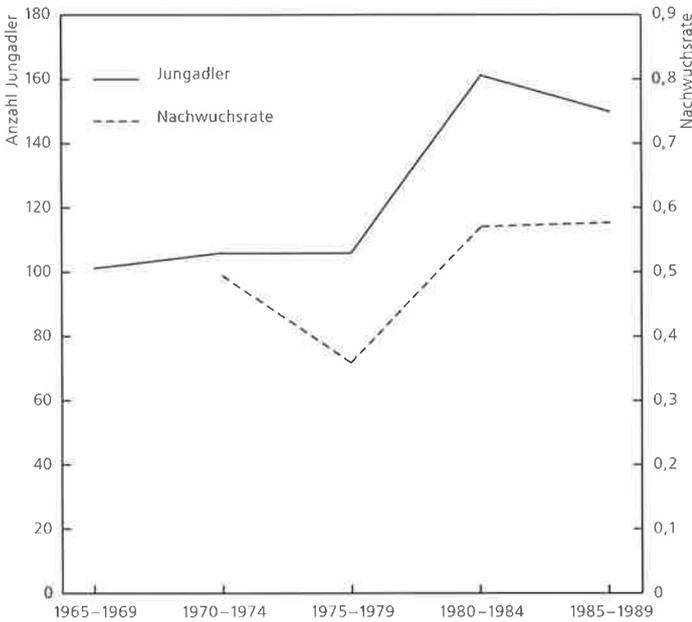


Abb. 72. Populationsdynamik in 5-Jahres-Perioden. Oben: Bekanntgewordene Anzahl ausgeflogener Jungadler in Graubünden und Nachwuchsrate im Hauptuntersuchungsgebiet. Unten: Anzahl neu gegründeter Reviere in Graubünden Ost und Anzahl Kampfopfer bei den im Bündner Natur-Museum eingelieferten Adlern (Kadaverteile nicht berücksichtigt). Die untere Graphik ist um eine Periode nach links verschoben, um Nachwuchs und Geschlechtsreife in zeitliche Übereinstimmung zu bringen. – *Population dynamics in five-year periods. Above: Known number of fledglings in the Grisons (continuous line, scale on the left) and production (fledglings per pair and year; broken line, scale on the right) in the main study area. Below: Number of newly established territories in the eastern part of the Grisons (continuous line, scale on the left) and number of eagles that died due to intraspecific fights (broken line, scale on the right). The figure at the bottom is shifted by one period to the left in order to bring production in line with sexual maturity.*

vögel); alle anderen Individuen waren adult. Von 1990 bis 1994 wurden anlässlich der Kontrollen des Hauptuntersuchungsgebietes bei 131 Paar-Jahren 6 immat. oder subad. Vögel (2 ♂, 4 ♀) gezählt (= 2 % der Reviervögel). Der Anteil der Reviervögel im jugendlichen Alter stimmte somit zwischen den beiden Perioden überein.

Vier Fünftel der Einzelvögel waren juv. oder immat. Dies zeigte sich sowohl bei den Kontrollen im Einzeladlergebiet Brail in den Monaten Dezember bis April der Jahre 1988–1992 (n = 80 Einzelvögel) als auch in Graubünden Ost anlässlich der Revierpaar- und Brutkontrollen im April und in der ersten Hälfte Mai 1988–1992 (n = 77). Der Anteil der subad. Einzeladler war mit 11 bzw. 9 % gleich gross wie jener der adulten. Hier macht sich ein (möglicherweise methodisch bedingter bzw. verstärkter) Unterschied zur Situation von Dezember 1980 bis April 1981 bemerkbar, als in den Einzeladlergebieten Brail und Guarda 67 % juv. und immat. sowie 23 % subad. Einzelvögel registriert wurden (n = 108). Der Anteil unverpaarter ad. Adler war durchwegs gering und betrug in den Einzeladlergebieten Brail und Guarda im Winter 1980/1981 10 %, im Einzeladlergebiet Brail in den Monaten Dezember bis April 1988–1992 9 %, und in Graubünden Ost anlässlich der Revierpaar- und Brutkontrollen 1980–1981 10 % (n = 40), 1988–1992 12 %.

Integrale Betrachtung der Populationsentwicklung: In Abb. 72 werden verschiedene populationsdynamische Parameter in zeitlichen Zusammenhang gebracht. Auffallend ist die Zunahme der Jungenproduktion in der ersten Hälfte der achtziger Jahre und die dazu korrespondierende schubartig gesteigerte Zahl der Revier-Neugründungen fünf Jahre später, als die starken Jungvogeljahrgänge die Geschlechtsreife erreichten. Die Zahl der Kampfpfeiler stieg schliesslich in den neunziger Jahren markant an, offenbar als Ausdruck der Raumnot in der dichter gewordenen Population.

Es zeichnen sich Unterschiede in der Entwicklung von regionalen Populationen im Alpenraum ab (Abb. 73): Die vor allem in Nordbünden starke Zunahme des Paarbestands zwi-

schen 1970 und 1994 (Kap. 3.2.1) macht deutlich, dass es in dieser tief in den Alpenkörper eingeschnittenen Region noch viele Möglichkeiten für Reviergründungen gab. Zwischen 1975 und 1990 kam es zu einer Bestandsausbreitung am nördlichen Alpenrand: 2 Paare siedelten sich im hügeligen Alpenvorland im Bereich Toggenburg an (höchste Erhebung <1500 m ü.M.), und 1 Paar fasste unmittelbar nördlich des Alpenrandes Fuss (Haller 1994).

Im Kanton Bern haben sich ebenfalls 2 ausseralpine Paare bei gleichen landschaftlichen Voraussetzungen etabliert, jedoch bereits vor 1975 (Haller 1994). Im benachbarten Alpenraum, im Berner Oberland und in den angrenzenden Freiburger und Waadtländer Alpen, blieb der Paarbestand mindestens von Mitte der achtziger bis Anfang der neunziger Jahre bei hoher Dichte stabil (Haller 1988, Jenny 1992, Banderet & Ravussin 1993, Beaud et al. 1995). In diesem schmalen, zwischen Alpenrand und der Hochgebirgsmauer der Berner Alpen gekammerten Gebirgsstreifen müssen die Freiräume für zusätzliche Paare schon früh weniger attraktiv gewesen sein als der potentielle Lebensraum im hügeligen Alpenvorland. Die in Graubünden und in den westlichen Nordalpen unterschiedlichen Entwicklungstendenzen lassen sich auch mit den aus den beiden Gebieten dokumentierten Nachwuchsraten in Verbindung bringen, die (unter dem Vorbehalt der Vergleichbarkeit der Datenreihen) zwischen den siebziger und achtziger Jahren in Graubünden eine Zunahme, im Berner Oberland jedoch eine Abnahme belegen (Henninger et al. 1986, Jenny 1992; Abb. 73).

10.3. Diskussion: Populationsstrukturen

Steenhof et al. (1983) dokumentierten für die Steinadlerpopulation am Snake River in Idaho (USA) einen mit dieser Studie übereinstimmenden Anteil von subad. Reviervögeln und unterstrichen die Rolle der Territorialität als limitierenden Faktor in dichtbesiedelten Arealen. In anderen, weniger stark gefestigten Populationen wurden hingegen vielfach höhere Anteile subad. Reviervögel registriert (16 bis

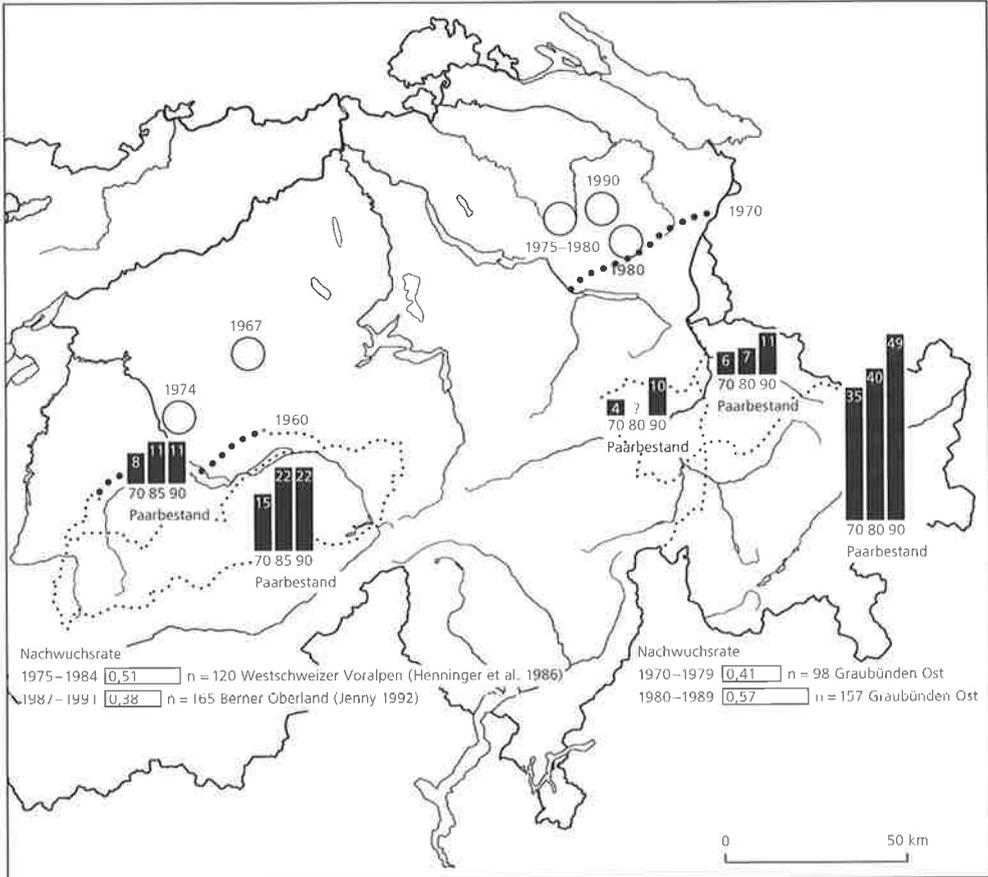


Abb. 73. Revierpaare des Steinadlers im Alpenvorland der Ostschweiz und im Kanton Bern (Kreise; Jahreszahl = Reviergründung bzw. Erstnachweis des Paares), Lage der traditionellen Arealgrenze am Alpenrand (Linien aus fettgedruckten Punkten; 1970 bzw. 1960) sowie Bestandsentwicklung (Paarbestand, Nachwuchsrate) in angrenzenden bzw. nahe gelegenen Teilgebieten im Alpenraum (Linien aus feingedruckten Punkten) 1970–1990. Grundkarte (Gewässer und Landesgrenze) reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 7. 6. 1994. – *Golden Eagle pairs in the foothills of the Alps in eastern Switzerland and in the canton of Berne (Berne) (circles; year = foundation of territory or first sighting of the pair), traditional area boundary along the edge of the Alps (bold printed dotted lines; 1970 and 1960, respectively) and population development (number of pairs [«Paarbestand»] and fledglings per pair and year [«Nachwuchsrate»]) in adjacent Alpine regions (fine printed dotted lines) from 1970–1990.*

ca. 50 %; Mathieu & Choisy 1982, Berge 1984, Cugnasse & Austruy 1987, Allavena et al. 1991).

Unterschiede in der Populationsdynamik zeigen sich auch innerhalb des Alpenraums: In den Venetianer Alpen/Dolomiten wurden jugendliche Reviervögel mit einem Anteil von

11 % häufiger festgestellt als in Graubünden (Tormen & Cibien 1995), und in den Niederen Tauern war der gemessene Anteil ad. Tiere bei Fremdadlern etwa halb so gross (Zechner 1995). Beide Regionen weisen eine weniger hohe Revierpaardichte auf als Graubünden. Dagegen ermittelte Jenny (1992) im Kanton

Bern bei vergleichbarem Populationsstatus wie im Untersuchungsgebiet einen identischen Anteil geschlechtsreifer Individuen unter den Einzelvögeln.

Abb. 72 und 73 weisen ihrerseits auf räumliche Unterschiede in der Dynamik der alpinen Steinadlerpopulation hin. Grundlage dieser Strukturierung mit fließenden Übergängen ist die Tendenz der Einzeladler, vor der Geschlechtsreife in ihre Heimatregion zurückzukehren (Kap. 6). Populationsdruck verteilt sich somit nicht gleichförmig im Alpenraum, sondern wirkt räumlich differenziert: Der für den Bereich Graubünden spezifische Produktionschub in den achtziger Jahren manifestierte sich Jahre später, entsprechend dem Eintritt der Geschlechtsreife, im gleichen Gebiet in

einer Zunahme der Zahl der Revierpaare bzw. der Opfer innerartlicher Auseinandersetzungen. Die Nachwuchsrate von knapp 0,6 genügte bereits, um diesen Populationsdruck auszulösen. Im überregionalen Vergleich ergeben sich ebenfalls plausible Zusammenhänge zwischen Fortpflanzungsraten, Entwicklung des Paarbestands, Sättigungsgrad der Population und Ausbreitungstendenzen. Zwischen dem Raum Graubünden–Ostschweiz und dem Kanton Bern sind asynchrone Populationsentwicklungen und Arealvergrößerungen im Alpenvorland dokumentiert, die sich auf der Basis der regionalen Populationsdynamik und der Kapazität des Lebensraums erklären lassen (Details in Haller 1994).

11. Masse zur Körpergrösse

11.1. Methodik

Daten zur Morphometrie wurden von sämtlichen verfügbaren Steinadlern mit Fundort in Graubünden gesammelt: Von Präparaten, frischtoten und eingefrorenen Vögeln sowie von 13 Fänglingen, die fast alle für die Montage eines Telemetriesenders behändigt und danach wieder freigelassen wurden (Kap. 6.1). Insgesamt liegen Daten von 135 Adlern aus der Zeit zwischen 1849 und 1994 vor. Ein grosser Teil der Belegexemplare gelangte an das Bündner Natur-Museum in Chur, wo seit 1970 Adlerfunde in Zusammenarbeit mit dem Jagd- und Fischereiinspektorat Graubünden konsequent gesammelt bzw. erfasst werden. Präparator U. Schnepf leistete dabei sehr wertvolle Dienste und hat das Museumsmaterial vermessen und untersucht, in vielen Fällen zusammen mit dem Autor. Darüber hinaus wurden alle wichtigen naturwissenschaftlichen Sammlungen und Museen der Schweiz sowie des benachbarten Auslandes nach Adlerpräparaten aus Graubünden befragt.

Nur von einem Teil der total registrierten Adler liegen vollständige Datensätze vor. Innere Organe wurden ab 1971 regelmässig untersucht. Die wichtigsten der erhobenen Variablen waren Geschlecht, Alter, Längen von Flügel, Schwanz, Schnabel, Lauf, Hinterkralle und Brustbeinkamm, Körpergewicht, Hodengrösse und Zustand des Eileiters. Die Geschlechtsbestimmung erfolgte in erster Linie anhand der Geschlechtsorgane. Auch bei den nicht auf diese Weise bestimmbar Präparaten, Kadavern oder Fänglingen konnte das Geschlecht (von wenigen Ausnahmen abgesehen) festgelegt werden: Die Längen von Flügel und Schwanz überschneiden sich bei ♂ und ♀ kaum, und die Berücksichtigung weiterer Messwerte erlaubt eine verlässliche Zuordnung (Bortolotti 1984).

Die angewendeten Messmethoden sind in Baker (1993) beschrieben. Bei den Massen an den Extremitäten wurden in der Regel die Werte der rechten Körperseite berücksichtigt. Die Flügellänge wurde nach der Methode «maximum wing chord» gemessen: Der Flügel wird dabei sanft auf den Massstab gedrückt (so dass sich die Flügelwölbung aufhebt), und die Handschwingen werden entlang des Massstabs gestreckt. Beim Schnabel wurden zwei Längen ermittelt. Schnabel 1 («bill 1») = Horizontal-distanz in der Medianebene zwischen Schnabelspitze und vorderem Rand der Wachshaut; Schnabel 2 («bill 2») = Horizontal-distanz zwischen Schnabelspitze und der Eindellung an der Stirn. Die Länge des Brustbeinkamms bezieht sich auf die Horizontal-distanz zwischen dessen Vorderrand und der hinteren Mitte des Brustbeins. Messwerte von abgenütztem bzw. beschädigtem Gefieder und von stumpfen Krallen sowie Gewichtsangaben von ♂ < 3000 g und ♀ < 4000 g blieben unberücksichtigt. Bei den Wägungen wurden Kropf- und Mageninhalt abgezogen.

11.2. Ergebnisse

Morphometrische Daten: Die Flügellänge beträgt bei ♂ um 620–630 mm, bei ♀ um 670–680 mm (Tab. 23). Unter 52 bzw. 44 Individuen ergab sich lediglich in 2 Fällen eine Überschneidung zwischen Werten der beiden Geschlechter. Mit 631 mm liegt die Flügellänge eines diesjährigen ♀ vom 30. September inmitten der Variationsbreite der ♂; die Grossfedern des Jungadlers waren vollständig ausgebildet, und mit 96 g internem Fettdepot befand sich der Vogel in einem sehr guten Ernährungszustand. Die Schwanzlänge erreicht bei ♂ im Durchschnitt 320–340 mm, bei ♀ sind es im

Tab. 23. Masse (mm) von Bündner Adlern (Präparate, tote Vögel und Fänglinge) aus den Jahren 1849–1994. – *Measurements (mm) of eagles in the Grisons, 1849–1994.*

		n		♂		♀		Mittelwert \pm s mean \pm SD
		♂	♀	Variationsbreite range	Mittelwert \pm s mean \pm SD	Variationsbreite range	Mittelwert \pm s mean \pm SD	
Flügel <i>wing</i>	ad.	22	22	598 – 647	622,0 \pm 14,41	647 – 712	679,2 \pm 16,13	
	immat. + subad.	19	14	600 – 650	617,8 \pm 14,25	651 – 689	668,1 \pm 11,21	
	juv.	11	8	610 – 650	630,8 \pm 12,84	631 – 697	667,9 \pm 21,15	
Schwanz <i>tail</i>	ad.	21	22	300 – 336	320,6 \pm 8,65	337 – 378	354,1 \pm 11,61	
	immat. + subad.	16	13	291 – 332	318,1 \pm 11,25	335 – 369	349,8 \pm 9,36	
	juv.	8	8	328 – 353	341,8 \pm 8,58	353 – 386	372,0 \pm 11,66	
Schnabel 1 <i>bill 1</i>	ad.	24	25	39,3 – 45,2	42,93 \pm 1,51	40,6 – 49,4	45,75 \pm 1,88	
	immat. + subad.	18	14	39,2 – 46,4	42,57 \pm 1,92	42,9 – 48,6	45,78 \pm 1,52	
	juv.	10	11	38,1 – 44,0	41,15 \pm 2,13	42,4 – 45,4	44,13 \pm 1,05	
Schnabel 2 <i>bill 2</i>	ad.	25	22	57,2 – 66,4	61,08 \pm 2,21	61,1 – 74,8	66,34 \pm 3,71	
	immat. + subad.	13	10	58,0 – 67,4	61,64 \pm 3,22	61,8 – 72,7	67,99 \pm 3,32	
	juv.	7	7	56,1 – 64,0	61,19 \pm 2,64	62,9 – 71,1	66,61 \pm 2,56	
Hinterkralle <i>hind claw</i>	ad.	25	27	42,3 – 51,5	47,83 \pm 2,39	46,7 – 57,2	53,26 \pm 2,65	
	immat. + subad.	18	15	44,0 – 50,0	47,50 \pm 1,59	49,9 – 55,6	52,85 \pm 1,75	
	juv.	9	11	44,0 – 50,1	46,29 \pm 1,65	49,2 – 54,6	52,09 \pm 1,96	
Lauf <i>tarsus</i>	ad.	16	13	103 – 115	108,8 \pm 4,01	104 – 119	114,4 \pm 3,69	
	Brustbeinkamm <i>keel of the sternum</i>	16	14	111 – 123	117,6 \pm 3,72	118 – 133	125,5 \pm 4,02	

Tab. 24. Körpergewichte (g) von Bündner Adlern aus den Jahren 1940–1994. Abgemagerte Vögel nicht berücksichtigt, Kropf- und Mageninhalt abgezogen. -- *Body weights (g) of eagles in the Grisons, 1940–1994 (emaciated birds excluded, crop and stomach content subtracted).*

	n		♂		♀	
	♂	♀	Variationsbreite range	Mittelwert ± s mean ± SD	Variationsbreite range	Mittelwert ± s mean ± SD
	ad.	14	12	3156 – 4146	3525 ± 298,6	4434 – 5774
immat. + subad.	14	9	3140 – 4400	3816 ± 297,2	4200 – 5900	4955 ± 537,1
juv.	7	4	3011 – 3850	3511 ± 278,7	4525 – 5586	4973 ± 531,6

Mittel 350–370 mm. Sofern die drei unterschiedenen Altersklassen gesondert behandelt werden, ergibt sich nur eine Überschneidung zwischen den Schwanzlängen von ♂ und ♀. Diese bezieht sich auf das erwähnte juv. ♀. Bei den anderen Massen (Schnabel, Lauf, Hinterkralle und Brustbein) waren erhebliche Überlappungen bei den Werten der beiden Geschlechter zu verzeichnen.

Die mittlere Flügellänge ist bei juv. ♂ mit 630,8 mm grösser als bei immat. und subad. ♂ mit 617,8 mm (W-Test, $p < 0,05$) (vgl. Abb. 41 und 42, S. 76). Bei den ♀ ergab sich auch ein altersbedingter Unterschied in der Flügellänge, jedoch hier zwischen immat./subad. und ad. Vögeln mit Mittelwerten von 668,1 bzw. 679,2 mm (W-Test, $p < 0,05$). Die Schwanzlänge unterschied sich zwischen den Altersklassen noch mehr als die Flügellänge: Die grössten Unterschiede zeigten sich mit Mittelwerten von 341,8 bzw. 318,1 mm zwischen juv. und immat./subad. ♂ (W-Test, $p < 0,01$). Bei den ♀ sind ebenfalls Unterschiede belegt, doch korrespondieren sie nicht mit den Flügellängen: Die Schwanzlängen von ad. ♀ sind nur unwesentlich grösser als jene von immat./subad. ♀. Die mittlere Schwanzlänge von juv. ♀ ist jedoch mit 372,0 mm grösser als jene von immat./subad. ♀ mit 349,8 mm (W-Test, $p < 0,01$). Juv. Adler haben im Vergleich zur Flügellänge einen relativ längeren Schwanz: Der Quotient aus Flügellänge und Schwanzlänge ergibt bei ad. bzw. immat./subad. Vögeln beider Geschlechter zwischen 1,91 und 1,94, bei juv. ♂ jedoch 1,85 und bei juv. ♀ 1,80.

Körpergewicht: Das Gewicht der ♂ beträgt um 3500–3800 g, jenes der ♀ um 5000 g (Tab. 24). Einzig ein immat. ♀ von 4200 g lag innerhalb des Streubereichs der ♂. Immat. und subad. ♂ sind mit durchschnittlich 3816 g schwerer als ad. ♂ mit 3525 g (t-Test, $p < 0,05$). Die grössten Fettdepots wurden bei juv. Vögeln festgestellt, im Bauchraum bis 249 g bei ♀ und bis 110 g bei ♂. Der Maximalwert bei ad. ♀ betrug nur 75 g, bei ad. ♂ 44 g. Werden die Gesamtgewichte nach Monaten geordnet, so zeichnen sich zwischen Juli und Oktober sowie im Mai und Dezember unterdurchschnittliche Werte ab. Die niedrigsten

Hungergewichte frischtooter ad. Vögel lagen bei 2190 g für ♂ und bei 2570 bzw. 2630 g für ♀.

11.3. Diskussion: Körpergrösse

Unterschiedliche Körpergrösse der Geschlechter bzw. die besondere Grösse von ♀ gehören bei Greifvögeln zur Regel. Dieser sogenannte umgekehrte Geschlechtsdimorphismus ist bei jenen Arten am ausgeprägtesten, die hochmobile bzw. leicht entweichende Beutetiere jagen (Newton 1979) und könnte sich aus zwei gegensätzlichen Erfordernissen ergeben (Newton 1986): Für Stossflüge muss ein Beutegreifer wendig sein; die Flugtüchtigkeit wird durch relativ geringe Körpergrösse gefördert, Depotfett ist hinderlich (Andersson & Norberg 1981). Im Zusammenhang mit der Fortpflanzung erscheinen jedoch ein grosser Körper, Fettspeicherung und Wehrhaftigkeit vorteilhaft. Diese Konfliktsituation wird durch Aufgabentrennung gelöst, wobei die Rolle des die Eier produzierenden ♀ a priori festgelegt ist.

Der Steinadler passt in dieses Schema. Das ♂ ist in der ersten Phase der Jungenaufzucht gefordert, regelmässig Beute zu schlagen. Besonders bei schlechtem Wetter ist die Erreichbarkeit von Beute für schwerfällige Flieger eingeschränkt. Die im Vergleich zum ♀ höhere Mobilität des ♂ zeigt sich in seinem rascheren Steigvermögen beim Aufkreisen und in der ausgeprägteren bzw. tageszeitlich längeren Flugaktivität (Kap. 5.2.1). Diese steht indes nicht nur im Zusammenhang mit dem Nahrungserwerb, sondern wird vor allem auch durch das Territorialverhalten bestimmt. Auch diesbezüglich erweisen sich die geringeren Masse des ♂, das während der Brutzeit die territoriale Rolle zum grösseren Teil übernimmt (Jenny 1992), als Vorteil. Optimale Flugfähigkeit ist nicht nur für die regelmässige Präsenz im gesamten Revier gefragt, sondern auch bei Girlandenflügen und Luftkämpfen. ♀ profitieren während ihrer fast dauernden Horstanwesenheit zur Bebrütungs- und frühen Aufzuchtphase von ihrem grossen Körper und von der Fettspeicherung. Das ♀ kann in dieser für die Energiebilanz kritischen Zeit zwar

durch das ♂ mit Nahrung versorgt werden, doch geschieht dies nur in Ausnahmefällen (Jenny 1992, Zechner 1995). Körpergrösse fördert ebenfalls die Wehrhaftigkeit für die Verteidigung der Brut.

In der Flügellänge und beim Körpergewicht zeigt sich, dass die geschlechtsspezifischen Unterschiede bei jüngeren Vögeln geringer sind als bei ausgefärbten. ♀ scheinen bis zur Geschlechtsreife noch leicht zu wachsen. Die besonders langen Schwänze von juv. Adlern beider Geschlechter, aber auch die verlängerten Schwungfedern von juv. ♂ werden als Hilfe beim Fliegenlernen und als Anpassung an den auf Suchflug ausgerichteten Nahrungserwerb während der Dismigration verstanden (Gloger 1860, Glutz von Blotzheim et al. 1971, Newton 1986; Kap. 6).

Die von Jungvögeln gespeicherten grossen Mengen an Fett sind offenbar eine Folge guter Nahrungsversorgung durch die Elterntiere, die ihren Nachwuchs mit Reserven in die ungewisse erste Phase der Selbständigkeit entlassen. Dass ad. ♂ leichter sind als jüngere, könnte Ausdruck ihrer auf agile Jagdtechnik ausgerichteten Lebensweise und/oder ihrer territorialen Rolle sein. Männliche Brutvögel, deren Anteil in der Stichprobe allerdings unbekannt ist, sind durch hohe energetische Aufwendungen belastet, besonders auch im Zusammenhang mit der Verteidigung des Territoriums (Kap. 5).

Bündner Adler sind gleich gross wie Vögel aus den übrigen Alpen und dem ganzen Areal der Nominatform (Tab. 25). Die Daten in Glutz von Blotzheim et al. (1971) aus den gesamten Schweizer Alpen und aus Österreich stimmen bezüglich Schwanzlänge mit unseren Werten überein; die im Handbuch dokumentierten, etwas längeren Flügel sind offenbar auf die Messung mit einem Band zurückzuführen. Unterschiedliche Messmethoden müssen bei der Gegenüberstellung von Literaturdaten stets berücksichtigt werden. Die Stichprobe von Cramp & Simmons (1980) für Skandinavien und Mitteleuropa weist geringere Werte auf; das Datenmaterial lässt sich jedoch nicht auf die beiden Räume aufteilen.

Im Vergleich mit den übrigen Unterarten wird deutlich, dass die Steinadler aus den Al-

Tab. 25. Masse (mm) der 6 Unterarten des Steinadlers. – *Measurements (mm) of the 6 subspecies of Golden Eagle.*

		Messwert variable (wing / tail)	n		♂		♀		Quelle reference
			♂	♀	Variations- breite range	Mittel- wert mean	Variations- breite range	Mittel- wert mean	
<i>chrysaetos</i>	Graubünden	Flügel ^a	22	22	598 – 647	622	647 – 712	679	diese Studie
		Schwanz ^a	21	22	300 – 336	321	337 – 378	354	diese Studie
	Schweiz und Österreich	Flügel ^a	13	9	602 – 648	631	643 – 725	684	Glutz von Blotzheim et al. 1971
		Schwanz ^a	13	9	301 – 332	322	328 – 365	350	Glutz von Blotzheim et al. 1971
	Skandinavien und Mitteleuropa	Flügel ^a	13	13	565 – 630	591	637 – 685	661	Cramp & Simmons 1980
		Schwanz ^a	7	11	285 – 332	311	325 – 359	341	Cramp & Simmons 1980
	Norwegen	Flügel	11	10	611 – 644	622	648 – 696	664	Hagen 1942
	Schweden	Flügel	8	11	610 – 645	625	660 – 695	680	Vaurie 1965
	Nordrussland	Flügel	11	7	590 – 670	630	670 – 700	685	Vaurie 1965
	ehemalige Sowjetunion	Flügel	13	16	595 – 635	615	642 – 708	669	Dement'ev & Gladkov 1966
	Balkan und Südrussland	Flügel	13	8	593 – 633	622	638 – 703	677	Glutz von Blotzheim et al. 1971
		Schwanz	13	8	281 – 333	311	320 – 361	341	Glutz von Blotzheim et al. 1971
<i>homeyeri</i>		Flügel	12	16	550 – 615	592	600 – 705	650	Cramp & Simmons 1980
	Spanien und Tunesien	Flügel	7	10		595		652	Glutz von Blotzheim et al. 1971
		Marokko	Flügel	19	13	550 – 590	568	580 – 640	611
	Kaukasus und Kopet Dag	Schwanz	19	13	295 – 320	304	310 – 350	325	Németh 1941
		Flügel	12	5	600 – 643	623	635 – 684	662	Dement'ev & Gladkov 1966
<i>daphanea</i>		Flügel	8	10	600 – 680	634	660 – 720	702	Cramp & Simmons 1980
<i>kamtschatica</i>		Flügel	4	10	620 – 655	640	675 – 705	695	Vaurie 1965
		Flügel	4	4	620 – 683	641	650 – 700	674	Dement'ev & Gladkov 1966
<i>japonica</i>		Flügel	2	2	580, 595	588	630, 655	643	Vaurie 1965
<i>canadensis</i>		Flügel ^a	12	17	555 – 610	581	620 – 666	633	Friedmann 1950
		Flügel	20	20		596		639	Snyder & Wiley 1976
		Flügel ^a	23	27	569 – 619	595	601 – 674	640	Bortolotti 1984
		Schwanz ^a	22	24	267 – 310	287	290 – 330	307	Bortolotti 1984

^a Daten ausschliesslich von adulten Vögeln.

pen, die Vertreter der Nominatform generell, gross sind (Tab. 25). Noch mehr trifft dies auf die Unterart der zentralasiatischen Gebirge und Hochländer sowie die mittel- und ostsibirische Unterart zu, *Aquila chrysaetos daphanea* bzw. *A. c. kamtschatica*, von denen allerdings nur wenige Messwerte vorliegen. Dieser Vorbehalt gilt vor allem auch für *A. c. japonica* in Korea und Japan, eine Unterart, die deutlich kleiner ist. Beschränkt auf eine relativ geringe Körpergrösse bleibt auch *A. c. homeyeri*, dessen Areal von der Iberischen Halbinsel über den südlichen Mittelmeerraum bis Arabien, Iran und Usbekistan reicht. *A. c. canadensis*, in Nordamerika zwischen Alaska und Mexiko verbreitet, gehört bezogen auf die Flügel- und Schwanzmasse ebenfalls zu den kleinen Unterarten, weist aber lange Hinterkrallen auf (Bortolotti 1984).

Auf der Suche nach den relevanten, die Körpergrösse bestimmenden Faktoren wird man bei der Korrelation Beutetiergrösse-Prädatorengrösse fündig. Dieser Zusammenhang ist im Grundsatz trivial, die Wirkung in kleinen Dimensionen innerhalb enger systematischer Einheiten wurde aber bisher nur in wenigen Fällen nachgewiesen (z.B. beim Hermelin, Erlinge 1987). In den Alpen sind die Adler und ihre Beutetiere vergleichsweise gross. Dasselbe trifft auch auf Nordeuropa zu, wo die Nahrungsgrundlage durch Raufussshühner (v.a. Auerhühner), Schneehasen und Rentierkälber *Rangifer tarandus* gebildet wird (Tjernberg

1981, Sulkava et al. 1984). Aus Zentralasien und in Sibirien mit ihren grossen Steinadlerformen gibt es leider kaum Beutelisten. Bei den drei kleinen Unterarten des Steinadlers werden die Parallelen zur Grösse der Hauptbeutetiere besonders deutlich: Im mediterranen Spanien bilden Wildkaninchen *Oryctolagus cuniculus*, Feldhase und Rothuhn *Alectoris rufa* die Nahrungsgrundlage (Delibes et al. 1975, Fernandez 1991). In Nordamerika werden je nach Arealteil Hasen *Lepus*, Baumwollschwanz-Kaninchen *Sylvilagus* und Ziesel *Spermophilus* bevorzugt geschlagen (Murie 1944, Mollhagen et al. 1972, Collopy 1983), und in Japan sind es der Japanische Hase *Lepus brachyurus*, der Kupferfasan *Graphephasianus soemmeringii* und die Kletternatterart *Elaphe climacophora* (Society for Research of Golden Eagle [Japan] 1984, Ikeda et al. 1986).

Die Jagdeffizienz eines Prädatoren wird durch eine optimale Anpassung an die wichtigsten Beutetiere gesteigert, wobei neben deren Körpergrösse auch die Erreichbarkeit zu berücksichtigen ist. Entscheidend ist eine optimale Energiebilanz. Grosse Greifvögel sind beim Beuteschlag schwerfälliger als die kleinen Arten, und um mobil zu sein, müssen sie Aufwinde ausnützen können. Von daher sind der Körpergrösse beuteschlagender Greifvögel nach oben relativ enge Grenzen gesetzt. Weibliche Steinadler nähern sich bereits dieser Gewichtslimite.

12. Gesamtdiskussion

12.1. Der Status der Steinadlerpopulation in den Alpen

Bestandsverhältnisse

Graubünden beherbergt etwa ein Drittel des Adlerbestands der Schweiz und knapp 10 % der gesamtalpinen Population. Die Zahl der Revierpaare beläuft sich heute auf ziemlich genau 300 in der Schweiz und schätzungsweise (1100)–1200 im gesamten Alpenbogen (Tab. 26). Damit ist die Steinadlerpopulation der Alpen nach jener in Fennoskandien (1500–2000 Revierpaare; Haller & Sackl 1997) und zusammen mit der Population der Iberischen Halbinsel (1200–1300 Revierpaare; Arroyo et al. 1990) die grösste Europas. Im Balkan leben 500–700 Paare (Haller & Sackl 1997). In Grossbritannien waren es bei genauen Zählungen in den Jahren 1982 und 1992 424 bzw. 422 Revierpaare (Dennis et al. 1984, Green 1996). Die übrigen europäischen Steinadlerpopulationen ausserhalb Russlands und der Türkei umfassen weniger als 500 Revierpaare und sind zum Teil gefährdet.

Tab. 26. Anzahl Revierpaare des Steinadlers in den Alpen aufgrund von Zählungen und Schätzungen. – *Number of territorial pairs of Golden Eagles in the Alps, based on censuses and estimates.*

Frankreich	180 – 185	Clouet & Couloumy 1994
Italien	235 – 298	Fasce & Fasce 1992
Schweiz	300	Haller & Sackl 1997
Liechtenstein	2	F. Fasel pers. Mitt. (1996)
Österreich	300 – 350	Haller & Sackl 1997
Deutschland	48 – 50	Bezzel 1994
Slowenien	ca. 5 – 15	vgl. Geister 1995
Alpen	ca. 1100 – 1200	

Der Steinadlerbestand der Alpen fällt durch eine ziemlich gleichförmige, mehr oder minder lückenlose Revierpaarverteilung und eine hohe durchschnittliche Dichte auf; im Vergleich zu den anderen grossen europäischen Populationen ist das Areal relativ klein. Der Status der alpinen Population darf als lebenskräftig beurteilt werden. Die vorliegenden Befunde aus Graubünden berechtigen sogar dazu, von optimalen Verhältnissen zu sprechen. Zwischen den Teilarealen im Alpenraum sind aus den angeführten Gründen (Kap. 10) gewisse Unterschiede belegt, die sich vor allem auf die Bestandsentwicklung und Populationsdichte sowie die Fortpflanzungs- und Sterblichkeitsrate beziehen (Details z.B. in Mathieu & Choisy 1982; Haller 1988, 1994; Bezzel & Fünfstück 1994). Diese Abweichungen betreffen aber einen feinen Differenzierungsgrad; insgesamt ist alpenweit eine flächige Raumbelegung gegeben. In den gesamten Schweizer Alpen ist keine einzige Talschaft mit offensichtlich geeignetem Lebensraum bekannt, die kein Steinadlerpaar beherbergt. Ebenso haben persönliche Nachforschungen in verschiedenen, auch ausländischen Alpenteilen nie zu einem Hinweis darauf geführt, dass ein Revier längerfristig lediglich von einem einzelnen Inhaber besetzt gewesen wäre, wie dies zum Beispiel aus Schottland (Dennis et al. 1984, Green 1996) nachgewiesen ist.

Die vorliegenden Daten zur Verteilung, Bestandsentwicklung und Altersklassenzusammensetzung der Revierpaare, zum territorialen Stress und dessen Auswirkungen auf die Fortpflanzungsrate sowie zum Aggressivverhalten weisen darauf hin, dass sich die Adlerpopulation in Graubünden einer oberen Dichtegrenze nähert. Diese Beurteilung wird vor allem auch durch die dargestellte Gesamtschau der zusammenwirkenden populationsökologischen Fak-

toren gestützt: Die gesteigerte Jungenproduktion in den achtziger Jahren führte vorerst zu einer schubartigen Zunahme der Revierpaare, die später durch die grosse Zahl der Kampfpopfer abgelöst wurde. Die Adlerkämpfe werfen ein Licht auf die gegenwärtigen, durch die starke innerartliche Konkurrenz geprägten Lebensbedingungen in der Bündner Adlerpopulation. Ob die Populationsgrösse die Kapazitätsgrenze des Lebensraums erreicht hat, muss allerdings offen bleiben. In früheren Arbeiten (Haller 1982, 1988) wurde dies zwar postuliert, die unerwartete Bestandszunahme in den letzten Jahren mahnt aber zur Vorsicht bei solchen Aussagen. Eine weitere Zunahme der Revierpaare erscheint möglich, vor allem dann, wenn sich spontane Revierverkleinerungen zu einem Trend entwickeln würden. Der Druck der optimalen Anpassung an die Lebensbedingungen kann neue Voraussetzungen für die Raumbelastung schaffen. Das gilt auch für veränderliche Ressourcen, zum Beispiel die Nahrungssituation, deren weitere Verbesserung in den letzten Jahrzehnten für einen Teil der Reviergründungen mitverantwortlich sein könnte.

Gunstfaktoren der Alpen

Drei naturräumliche Voraussetzungen bilden die Grundlage für die Vitalität der alpinen Steinadlerpopulation:

(1) *Das weiträumige Jagdgelände:* Die ausgedehnten Zonen in der alpinen und subalpinen Höhenstufe bieten geeignete offene und halb-offene, vom Menschen nur extensiv genutzte Jagdgebiete, wobei günstige Windbedingungen (v.a. Thermik) die Mobilität der Adler fördern und damit die raum-zeitliche Nutzung erleichtern. Der Steinadler ist in seinem gesamten holarktischen Areal von nicht dicht bewaldeten Landschaftsabschnitten mit geringer menschlicher Präsenz abhängig. So beeinträchtigen grossflächige Aufforstungen der vormals offenen Landschaft die Lebensmöglichkeiten schottischer Steinadler (Marquiss et al. 1985, Watson et al. 1987, Watson 1992). Die Hochlagenwälder der Alpen, in der Regel ohnehin nur ein Teil des individuellen Lebensraums, sind besser bejagbar: Das Waldareal ist selten eng geschlossen, so dass der Steinadler, trotz

seiner Flügelspannweite von bis zu 230 cm, Beutechancen auch im Bereich des Waldes ausnutzen kann. Abgesehen davon wird der Wald durch Lawinenzüge, Felsen, Weiden und Wiesen überall aufgelockert, und im Bereich der klimatischen Waldgrenze stehen die Bäume ohnehin nur vereinzelt oder lückig.

(2) *Die günstige Nahrungssituation:* Das Nahrungsangebot ist mit dem verbreiteten Vorkommen von Alpenmurmeltier und Schalenwild (besonders der Gemse) sowie weiterer Beutetiere als Ergänzung und Ersatz besser als in manchen anderen Arealteilen. Im offenen, alpinen Gelände ist das Angebot an Nahrung und vor allem auch deren Verfügbarkeit besonders gut. Durch Hege und Wildtiermanagement wurden die wichtigen Beutetierarten vielerorts gefördert und auf hohem Bestandsniveau stabil gehalten. Die Konkurrenz von seiten anderer grosser Prädatoren ist gering: In weiten Teilen der Alpen ist der Steinadler der einzige grosse bzw. der grösste vorhandene Beutegreifer.

(3) *Die verbreiteten Horstmöglichkeiten:* Trotz grosser Flexibilität des Steinadlers beim Neststand muss doch ein gewisses Minimum an Schutz vor Witterung und Feinden gewährleistet sein. In den Alpen sorgen die zahlreichen Felsen und die Hochlagenwälder, wo fast überall alte Nadelbäume wachsen, für ein kaum eingeschränktes Angebot an geeigneten Stellen für die Errichtung von Horsten. Die Steilheit des Geländes und der jahreszeitliche Wechsel mit viel Schnee oft bis gegen Ende der Bebrütungsperiode schützen in der Regel vor menschlichen Störungen.

Die drei genannten Voraussetzungen sind in vielen Regionen der Alpen erfüllt. Trotzdem ergeben sich innerhalb des Alpenraums Unterschiede in der Ausprägung des Habitats: Der Landschaftscharakter offener und halboffener Zonen weicht zwischen Nordalpen, Zentralalpen und Südalpen sowie zwischen Westalpen und Ostalpen erheblich ab. Aber auch die Nahrungssituation, die Brutplätze und der Störungsdruck unterliegen regionalen Besonderheiten. Graubünden bietet allgemein gute Lebensbedingungen. Die Heimatansiedlung der geschlechtsreif werdenden Adler und die damit verbundene räumliche Strukturierung

der alpinen Population erlaubt optimale Anpassungen an die standörtlichen Verhältnisse.

Arealstruktur

Bei der Beschreibung der Vitalität der alpinen Steinadlerpopulation spielen Arealgrösse und -verbund eine entscheidende Rolle. Mit rund 200 000 km² ist der Alpenraum gross genug, um eine langfristig überlebensfähige Population beherbergen zu können. Ein grosser Teil dieser Fläche umfasst geeignetes Steinadlerhabitat. Nicht nutzbare Zonen können überflogen werden, wobei die in den Alpen allgemein guten Thermikbedingungen die Dislokationsfähigkeit und die populationsinternen Verbindungen grundsätzlich erleichtern. Die alpine Steinadlerpopulation weist eine flächige Verbreitung auf. Die Gefahr der Areal-Zersplitterung war dadurch stets viel weniger akut als bei den grossen einheimischen Raubsäugetieren Wolf, Luchs und Braunbär, die ganz oder teilweise an die im Alpengebiet gürtelartig ausgebildeten Wälder gebunden sind und im Vergleich zu einem Greifvogel über weniger grosse Distanzen kommunizieren können.

Die Steinadlerpopulation in den Alpen hat gute Aussichten, langfristig weiterzubestehen. Die naturräumlichen Voraussetzungen sind im europäischen Vergleich überdurchschnittlich, und sie haben sich in den vergangenen Jahrzehnten (bezogen auf den Steinadler) nur wenig verändert. Selbst der in dieser Zeit stark aufgekommene Tourismus hat in Graubünden die Lebensbedingungen für den Adler nicht nachhaltig verschlechtert. Tourismuszonen, insbesondere Skigebiete, decken sich nur begrenzt mit dem bevorzugten Adlerlebensraum. Im eigentlichen Bereich der heutigen Skigebiete (z.B. Flims–Laax–Falera Crap Sogn Gion, Davos Parsenn, St. Moritz Corviglia) sind keine Adlerhorste historisch dokumentiert; Brutplätze in den Randzonen werden zum Teil nach wie vor befliegen. Noch unklar sind die Auswirkungen des Gleitflugsports (Trub 1989, Beaud & Beaud 1995, Zeitler 1995). Potentielle Gefahren gehen auch von Hubschrauberflügen und der Erschliessung der Berghänge durch Waldstrassen aus. Die Landwirtschaft hat hingegen durch Rodungen und

Haustierbestände die Lebensgrundlagen des Steinadlers tendenziell verbessert, wobei aber nur extensiv bewirtschaftete Zonen für die Art zuträglich sind (Watson 1991).

Die vor allem früher vertretene Auffassung, wonach geeignete Lebensbedingungen für grosse Beutegreifer auf entlegene Naturräume beschränkt seien, ist gründlich zu revidieren: Es zeigt sich bei allen einheimischen Arten, dass sie auch in vom Menschen relativ stark durchwirkten Gebieten vorkommen können, sofern die Nahrungsversorgung und die Sicherheitsbedürfnisse gewährleistet sind und den Tieren mit Toleranz und Rücksicht begegnet wird. Letzteres ist beim Steinadler in den Alpen aber keineswegs überall der Fall. Die hohe Rate mit Schrot beschossener Individuen ist im ausgehenden 20. Jahrhundert äusserst bedenklich und zeigt, dass die alpenweiten Schutzbestimmungen noch nicht überall eingehalten werden. Der ehemalige Vernichtungsfeldzug macht deutlich, dass eine Adlerpopulation mit vergleichsweise geringen Mitteln rasch bedrängt werden kann.

Es darf indes im nachhinein festgehalten werden, dass der Steinadler in den Alpen durch den damaligen Verfolgungsdruck zwar wohl gefährdet, aber nie unmittelbar von der Ausrottung bedroht war: Die Population schrumpfte ohne Zweifel stark. In der Schweiz sank sie aber nie unter 50 Revierpaare, und alpenweit waren stets mehr als 100 Paare vorhanden (Haller 1988). Das sind vorsichtig angesetzte Minimalzahlen, wobei die effektiven Bestände, zumindest bezogen auf den gesamten Alpenraum, wohl erheblich höher lagen. Diese Feststellung verharmlost den menschlichen Zugriff auf den Steinadler in keiner Weise. Sie weist vielmehr auf die Resistenz der Population hin, die auf den günstigen natürlichen Lebensbedingungen in den Alpen beruht. Diese Voraussetzungen sind es auch, die heute die Nachstellung als Gefährdungsfaktor in den Hintergrund treten lassen.

In kleinen Populationen führt genetische Drift zum Verlust genetischer Variabilität, wodurch sich die Flexibilität bei Umweltveränderungen und die Resistenz gegen Krankheiten vermindert (Lacy 1987, Primack 1993, Cockburn 1995). Bei den angeführten Bestands-

zahlen des Steinadlers in den Alpen stellten sich jedoch bezüglich Inzuchtdepression keine akuten Probleme, zumal das Bestandstief nur kurze Zeit dauerte und die populationsinternen Verbindungen beim Steinadler in den Alpen stets gewährleistet waren.

12.2. Populationsregulation beim Steinadler in den Alpen

Grundlagen

Auf der Basis der in den vorangegangenen Kapiteln dargestellten Befunde lässt sich folgende Ausgangslage für Betrachtungen zur Populationsregulation zusammenfassen: Mit der früheren Verfolgung wurde die alpine Steinadlerpopulation ausgedünnt. Die weniger zahlreichen Adlerpaare verteilten sich auf die besten Plätze und beanspruchten grosse Reviere. Territorialer Stress oder gar innerartliche Beschädigungskämpfe waren unbekannt. Die Häufigkeit erfolgreicher Bruten und die Brutgrösse erreichten Höchstwerte. Im Verlauf des 20. Jahrhunderts erholte sich die Population kontinuierlich. Die Bestandszunahme äusserte sich zuerst in einer besonders ebenmässigen Revierverteilung, die bereits von den fünfziger Jahren an durch weitere neuangesiedelte Paare wieder ungleichförmiger wurde. Die Population ist heute einer starken innerartlichen Konkurrenz unterworfen. Diese ist zum lebensbestimmenden Faktor geworden und bildet letztlich die Grundlage der Populationsregulation (Haller 1982, Jenny 1992).

Limitierende und regulierende Wirkungen sind integraler Bestandteil der Vorgänge in Ökosystemen, wobei verschiedene Faktoren bestimmend sein können. Newton (1991) legt dar, dass dies bei Greifvögeln natürlicherweise vor allem Nahrung und Brutplätze sind. Die Energieversorgung ist neben der Erfüllung der Sicherheitsbedürfnisse die zentrale Ressource. Mit zunehmender Populationsdichte wird die pro Individuum verfügbare Nahrungsmenge eingeschränkt, mit Folgewirkungen auf die Entwicklungs-, Fortpflanzungs- und Überlebensrate. Die Regulation via Nahrungskonkurrenz kann zum Beispiel bei Pflanzenfressern zu einer Übernutzung der Nahrungsgrund-

lage führen, die sich auf die zukünftigen Lebensmöglichkeiten auswirkt. Solche Effekte werden unter Umständen vermindert oder verhindert, sofern Prädatoren für eine Bestandsbegrenzung sorgen. Limitierung via Prädation fällt jedoch bei den grossen Beutegreifern weg – und trotzdem beeinträchtigen sie in der Regel ihre Nahrungsgrundlage nicht. Effekte des Sozialverhaltens und Feindabwehrtaktiken der Beutetiere verhindern bei diesen Arten in der Regel die Übernutzung der Nahrungsgrundlage.

Beim Steinadler finden sich viele Eigenschaften, die für sogenannte K-Strategen typisch sind: Zum Beispiel erhebliche Körpergrösse, langsame Entwicklung, geringe Fortpflanzungs- und hohe Überlebensrate, konstante Populationsgrösse. Das Modell der K-Selektion ist nicht unumstritten, und es mag in erster Linie der menschlichen Neigung nach Kategorisierung entsprechen. Der Steinadler passt nun aber derart gut in dieses Schema, dass es hier erwähnt werden soll: K-Strategen sind an langfristig konstante, voraussagbare Lebensbedingungen (an die Kapazität K ihres Lebensraums) angepasst, sie setzen auf ihre inner- und zwischenartliche Konkurrenzfähigkeit sowie auf die Langlebigkeit. Nahrungsressourcen sollten langfristig Bestand haben und werden daher meist gleichmässig ohne deren quantitative Beeinflussung genutzt. Innerartliche Interferenzeffekte spielen die entscheidende Rolle bei der Populationsregulation.

Ansätze der Populationsregulation

Bei den heutigen Populationsverhältnissen kommen folgende (dichteabhängige) Regulationseffekte voll zum Tragen, die den Prinzipien der Individualektion folgen: (1) Das beschränkte Angebot geeigneter Reviere (bzw. der Ausschluss potentieller Reviervögel vom durch Paare territorial beanspruchten Raum, der Ernährung und Fortpflanzung ermöglicht) bedingt eine Begrenzung des Paarbestands (vgl. Newton 1992). (2) Die umherstreichenden Einzeladler lösen bei den Reviervögeln Verteidigungsaktionen aus, die zu territorialem Stress führen können, der sich negativ auf den Bruterfolg auswirkt (Haller 1982, Jenny 1992).

Nahrung (Ressourcenangebot)

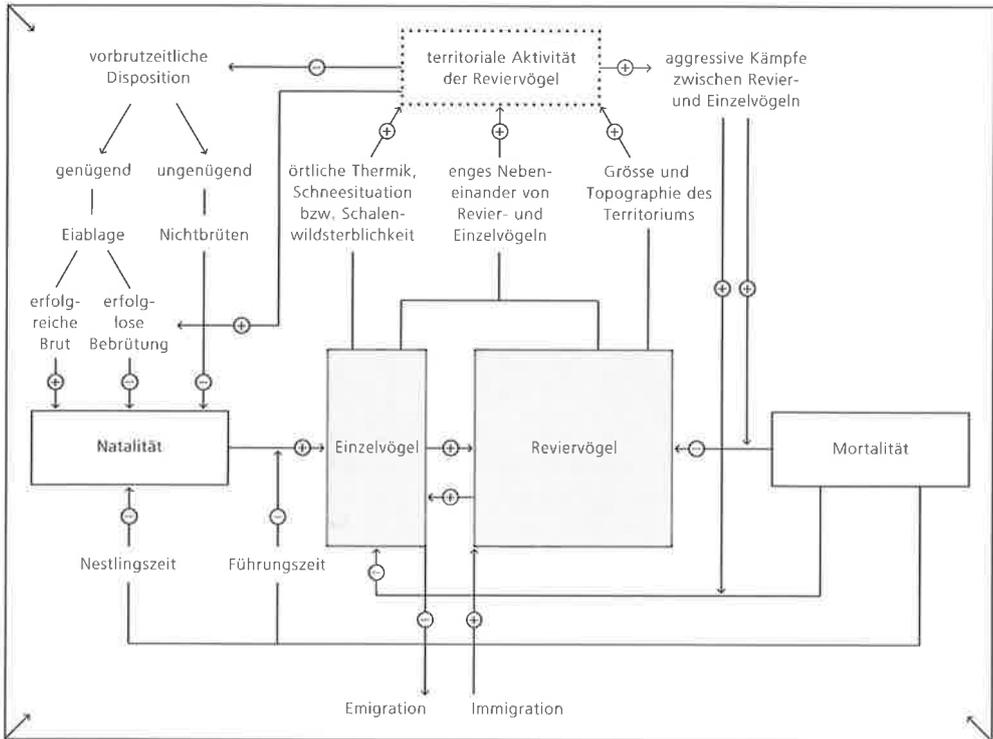


Abb. 74. Kybernetisches Modell zur Populationsregulation des Steinadlers in Graubünden. Revier- und Einzelvögel bilden zusammen die Population, deren Grösse vom Raum- bzw. Ressourcenangebot abhängt und deren Fortbestand einerseits durch die Natalität und andererseits durch die Mortalität bestimmt wird. Der Zuwachs und der Abgang in der Population werden durch die territoriale Aktivität der Reviervögel dichteabhängig beeinflusst. Dies geschieht durch zwei Regelkreise, die rückgekoppelt auf die Natalität und die Mortalität wirken (+ = positive Korrelation, - = negative Korrelation). Die Immigration dürfte in Graubünden gering sein; die Emigration hält sich durch die Heimatansiedlung der geschlechtsreif werdenden Adler ebenfalls in Grenzen und bezieht sich hauptsächlich auf Nachbarregionen. Die Nahrung spielt als zentrale Ressource oft eine indirekte (und deshalb noch ungenügend verstandene) Rolle und greift mit jeweils positiver oder negativer Wirkung an verschiedenen Stellen (Populationsgrösse, Natalität und Mortalität, vorbrutzeitliche Disposition) in den Regelkreis ein. – *Cybernetic model for the population regulation of the Golden Eagle in the Grisons. A population consists of territorial and single eagles («Reviervögel» and «Einzelvögel», respectively). The size of this population depends on the availability of space and other resources as well as on natality («Natalität») and mortality («Mortalität»). Birth and mortality rate are influenced by the density-dependent territorial activity of territorial birds («territoriale Aktivität der Reviervögel») as illustrated by the two feedback mechanisms in the model (+ = positive influence, - = negative influence). In the Grisons immigration of eagles is considered to be low; emigration is also low due to philopatric behaviour. Food, as an essential resource, is often an underlying cause for population regulation and has positive or negative impacts on various positions in the model.*

(3) Die Revierverteidigungsaktionen akzentuieren sich gelegentlich zu Luftkämpfen mit Verletzungs- und Todesfolgen, was die Sterblichkeit besonders der geschlechtsreifen Einzelvögel erhöht.

Die obige Bemerkung zum schematischen Charakter unserer Denkmodelle gilt auch für diese drei populationsregulatorischen Ansätze und insbesondere für das nachfolgend angeführte kybernetische Modell, das zum Ziele der

Anschaulichkeit mechanistisch die Einflussgrößen im Detail zeigt (Abb. 74). Im Zentrum stehen die beiden Populationsteile aus Revier- bzw. aus Einzelvögeln, deren Fortbestand von der Natalität und der Mortalität bestimmt wird. Die territoriale Aktivität der Reviervögel ist das zentrale regulatorische Element, das sich beidseitig sowohl auf die Fortpflanzung als auch auf die Sterblichkeit auswirkt.

Einzeladler werden mit der Geschlechtsreife vom Revierpaarbestand zum grössten Teil absorbiert. Gewisse Reviervögel können ihren Stand nicht halten und werden zu Einzelvögeln relegiert. Die Mortalität wirkt bei allen Populationsgliedern, wobei sie in den verschiedenen Abschnitten der Jugendzeit besonders ausgeprägt sein dürfte. Emigration und Immigration sind von untergeordneter Bedeutung (Kap. 6).

Entscheidend für die Populationsregulation ist das in den Alpen enge Nebeneinander von Revier- und Einzelvögeln, die Konkurrenz um das Ressourcen- bzw. Revierangebot. Dieser Kampf findet seinen Ausdruck in der territorialen Aktivität der Reviervögel, die von der Zahl der ins Territorium einfliegenden Einzeladler bzw. den zugrundeliegenden Faktoren sowie von revierspezifischen Voraussetzungen abhängt (vgl. Jenny 1992). Revierverteidigungsaktionen mit Verletzungsfolgen erhöhen die Sterblichkeit der Einzelvögel und in weniger zahlreichen Fällen auch jene der Reviervögel.

Die territoriale Aktivität dürfte allerdings in erster Linie Auswirkungen auf das Zeit- und Energiebudget der Reviervögel haben. Je nach Intensität der territorialen Belastung kann es zu Stress kommen. Dieser wirkt sich einerseits auf die vorbrutzeitliche Disposition der Reviervögel aus (z.B. die Kondition und die Kopulationshäufigkeit), die über Eiablage oder Nichtbrüten entscheidet. Andererseits beeinflusst territorialer Stress auch die Bebrütungsqualität. Die Untersuchungen von Jenny (1992) belegen, dass bei starkem Einzeladlereinflug vor allem der männliche Brutpartner durch Territorialverhalten beansprucht wird und seine Rolle bei der Bebrütungsablösung des ♀ nicht mehr in genügendem Masse erfüllen kann. In solchen Fällen sinkt die Anwesenheitsrate am Horst. Bei langen Absenzen ist der Bruterfolg

in Frage gestellt. Die Präsenz von Einzeladlern, im Frühling bei hoher Flugaktivität besonders aktuell, beeinflusst somit die Koordination und Kooperation der Brutpartner in der Vorbrutzeit und während der Bebrütungsperiode.

Das erwähnte kybernetische Schema verkörpert ein dynamisches System, in dem die drei genannten Ansätze der Populationsregulation in wechselnder Intensität ineinandergreifen: Durch die Verdichtung der Revierpaare verknappt sich das Raumangebot auch für die Einzeladler zunehmend. Interferenzen zwischen Revier- und Einzelvögeln steigen an und wirken sich mindernd auf den Bruterfolg aus. Wenn kleine, übersichtliche Reviere entstehen, werden Revier- und Einzelvögel aber wieder stärker voneinander getrennt, und die Interferenzen gehen lokal zurück. Die Rekrutierung geschlechtsreifer Adler blieb in den letzten 10 Jahren in Graubünden insgesamt grösser als die Anzahl freier Revierplätze. Die dadurch bedingte Konkurrenz kommt in der neuerdings markanten Steigerung der Kampfopfer zum Ausdruck, wodurch der Populationsdruck reduziert wird.

Die Bedeutung der Nahrung

In dieses System der Populationsregulation wäre auch die Nahrung als zentrale Ressource einzubeziehen, die oft eine indirekte (ultimate) Rolle spielt. Beim Steinadler in den Alpen ist der Faktor Nahrung insofern aber noch ungenügend verstanden. Allgemein gilt, dass nicht nur das Angebot, sondern vor allem die (schwer messbare) Verfügbarkeit der Nahrung über die Nutzung entscheidet. Der Einblick in das Beziehungsgefüge zwischen Beutepopulationen und Energiehaushalt des Prädatoren wird vor allen Dingen durch die saisonal variierende Nahrungsgrundlage, die Feindabwehrtaktiken der Beutetiere, die Ausrichtung der Reviervögel auf die langfristige Optimierung ihrer Lebensmöglichkeiten und die Traditionen bei der Raumbelegung erschwert. Dazu tragen vor allem auch die Interferenzen mit Einzeladlern bei.

Für die heutigen Populationsverhältnisse in Graubünden steht fest, dass Siedlungsdichte,

Reviergrösse, Geburtenziffer und Sterblichkeit nicht in erster Linie direkt durch die Nahrung, sondern durch verschiedene andere Faktoren (z.B. Kammerung der Landschaft, Traditionen, territorialer Stress, innerartliche Aggressivität) unmittelbar bestimmt werden. Dadurch wird die Abhängigkeit von der Nahrungsgrundlage als primäre Ressource verdeckt und vordergründig sogar ausgeschaltet.

Zusammenhänge zwischen der Nahrungsversorgung und der Populationsdichte bzw. der Fortpflanzungsrate sind beim Steinadler in Schottland am gründlichsten untersucht worden (Watson et al. 1989, Watson & Langslow 1989, Watson et al. 1992). Dabei zeigte sich, dass die Populationsdichte mit dem (winterlichen) Aasangebot (Hausschaf, Rothirsch), die Fortpflanzungsrate jedoch mit der Abundanz mittelgrosser Beutetiere (Hasenartige und Schneehühner, die geschlagen werden und als Nestlingsnahrung dienen) direkt korreliert ist. Die Abhängigkeit populationsökologischer Parameter von der Nahrung ist unbestritten und im Fall der Brutgrösse auch im Untersuchungsgebiet offenkundig. Es besteht jedoch Nachholbedarf für die Berücksichtigung weiterer Faktoren bzw. überlagernder Effekte (wie die Einflüsse von Fremdvögeln). So unterscheidet Newton (1993) in seiner Übersicht über den Bruterfolg von Greifvögeln zwar ultimate und proximate Ursachen, innerartliche Interaktionen werden jedoch nicht erwähnt.

Die hier verifizierten Effekte der Populationsregulation hängen nicht unmittelbar von der Nahrungsversorgung ab und tangieren diese Lebensgrundlage kaum. Selbst bei den revierlosen Einzeladlern lässt sich aufgrund von durchschnittlichen Körpergewichten und Kropffüllungsraten keine Tendenz zur Unternahrung erkennen. Die Nahrungsgrundlage wird als zentrale Ressource von den extremen K-Strategen äusserst pfleglich behandelt. Die einkalkulierten Puffer für den langfristigen Fortbestand sind oft so gross, dass sich zwischen Nahrungsangebot und Raumbelugung des Adlers keine Zusammenhänge erkennen lassen, obwohl die energetische Grundlage letztlich ein Schlüsselfaktor sein muss. In diesem Zusammenhang sind noch grundlegende Fragen ungeklärt. Offenbar können die pro Re-

vier beanspruchten Ressourcen nur unter dem Aspekt der Langfristigkeit als adaptiv verstanden werden (Jenny 1992). Diese Betrachtungsweise ist beim Steinadler als K-Strategen besonders wichtig, da die individuelle Reproduktionsleistung vor allem durch die Anzahl Fortpflanzungsjahre bestimmt wird.

Weitere Faktoren

Die Witterung und menschliche Störungen können die Reproduktion einer Steinadlerpopulation ebenfalls beeinflussen (Mathieu & Choisy 1982, Jenny 1992, Zechner 1995). Beide Faktoren wirken dichteunabhängig und sind im Untersuchungsgebiet insgesamt von untergeordneter Bedeutung. Allerdings kann viel Schnee eine erhebliche Schalenwildsterblichkeit und damit eine hohe Einzeladlerpräsenz auslösen, die ihrerseits auf den Bruterfolg bestimmend wirkt (vgl. auch Jenny 1992). Menschliche Störungen sind bisher in weiten Teilen von Graubünden weniger stark aufgetreten als beispielsweise in den zivilisatorisch intensiver beeinflussten Schweizer Nordalpen.

12.3. Synökologische Betrachtungsweisen beim Steinadler in den Alpen

Statusbeurteilung im Vergleich mit anderen Wildtierarten

Der Steinadler hat in den Alpen als einziger der grossen Prädatoren den früheren Vernichtungsfeldzug ohne bleibende Folgen überstanden. Verschiedene Gründe sind dafür verantwortlich. (1) *Das gute Lebensraumangebot*: Der Steinadler ist im Vergleich zu den grossen einheimischen Raubsäugetern besser an Hochgebirgsverhältnisse angepasst. Sein Hauptlebensraum liegt fernab der menschlichen Hauptaktivität in der alpinen Höhenstufe. Weite Teile der Alpen und insbesondere Graubünden bieten in diesen Höhenlagen besonders ausgedehnte Lebensräume, weitflächiger als jene der Waldstufe. Bezogen auf sein ganzes Areal ist der Steinadler zwar kein eigentlicher Gebirgsvogel, manche Gebirge, und so auch die Alpen, vermögen die Bedürfnisse des Steinadlers jedoch besonders gut zu erfüllen. (2) *Die geringe*

Spezialisierung: Der Steinadler kommt mit verschiedenen Lebensbedingungen zurecht. Er ist wie die Gemse euryök und vermag die Alpen mit ihren unterschiedlichen landschaftlichen Voraussetzungen flächenhaft zu besiedeln. Bartgeier und Steinbock sind dagegen in den Alpen auf bestimmte, in den Zentralalpen am besten erfüllte klimatische und landschaftliche Bedingungen angewiesen. (3) *Die resistenten Populationsverhältnisse:* Die Vitalität der alpinen Steinadlerpopulation hängt auch von der im Vergleich zu Luchs und Wolf mehrfach höheren Populationsdichte, der kompakten Revierverteilung bzw. den durch die Flugfähigkeit geförderten populationsinternen Verbindungen ab.

Die Bestandsentwicklung der grossen Karnivoren sowie von Steinbock und Gemse lässt sich mit den gegebenen naturlandschaftlichen Voraussetzungen und den Habitatsprüchen der einzelnen Arten in Verbindung bringen: Der Bartgeier ist im Gegensatz zum Steinadler an Gebirge gebunden; er erreicht sein Optimum in strahlungsreichen, offenen Gebirgslandschaften mit wenig Niederschlag bzw. relativ geringer und nicht geschlossener Schneedecke (Haller 1983). Der Steinbock hat ähnliche Lebensraumansprüche (Nievergelt 1966); er ist wie der Bartgeier ein typischer Vertreter der zentralalpiner Fauna. Nicht so Steinadler und Gemse, die in allen Alpentteilen gleichermaßen vorkommen können und durch diese Plastizität in der Besiedlung von Lebensräumen gegenüber Bedrohungen widerstandsfähiger sind als Bartgeier und Steinbock. Von daher erstaunt es nicht, dass in den Alpen Steinadler und Gemse dem früheren Verfolgungsdruck verbreitet haben standhalten können, wohingegen Bartgeier und Steinbock (die überdies ein weniger ausgeprägtes Feindverhalten gegenüber dem Menschen zeigen als Steinadler und Gemse) den Nachstellungen ganz oder zum grössten Teil zum Opfer gefallen sind. Ähnliche Betrachtungen lassen sich bezüglich der drei grossen europäischen Raubsäuger anstellen: Wolf und Braunbär können zwar ebenfalls verschiedene Lebensräume besiedeln, in Europa bevorzugen sie jedoch grosse zusammenhängende Wälder; der Luchs ist gar auf solche angewiesen. Die Wälder der

Alpen werden durch menschliche Siedlungszonen in den Talniederungen und durch waldfreie Hochgebirgsräume eingeschränkt und sind meist nur gürtelförmig ausgebildet. Die Alpen bieten somit für diese Arten zwar durchaus geeigneten, grossräumig aber nicht optimalen Lebensraum. Die walddreichen Karpaten sind hingegen für die drei grossen Raubsäuger gesamthaft idealer, wobei es dort der Steinadler ist, der eher suboptimale Verhältnisse vorfindet (vgl. Voskár et al. 1969, Kropil & Majda 1996). Entsprechendes gilt für die stark bewaldeten Gebiete des slowenischen Karstes (vgl. Geister 1995).

Räuber–Beute-Beziehungen

Systeme zwischen Jägern und Gejagten sind zwar ein grundlegendes Element in der Natur, ein Motor der evolutiven Entwicklung, der die Lebensbedingungen für beide Seiten entscheidend mitprägt. Unsere Kenntnisse der komplexen Zusammenhänge sind jedoch bisher bescheiden geblieben, zumindest auf der Ebene der grossen einheimischen Wirbeltiere. Grosse Beutegreifer sind als Regulatoren bedeutungsvoller als noch vor Jahren angenommen. Frühere Auffassungen über die Wirkung von Raubtieren variierten zwischen grosser Schädlichkeit (von Tschudi 1868) und überwiegend kompensatorischem Einfluss (Errington 1946). Heute hat sich eine differenzierte Sicht der Dinge gegenüber den früheren Pauschalbeurteilungen durchgesetzt, wobei die Ansichten über die Fähigkeit der Regulation von grossen Wirbeltieren (speziell Huftiere) durch Prädation nach wie vor auseinandergehen (z.B. Skogland 1991, Messier 1994). Die Spanne der dokumentierten Räuber–Beute-Beziehungen schliesst so gut wie jeden denkbaren Fall ein. Beim Wolf wurden in mehreren Fällen in borealen Lebensräumen Nordamerikas limitierende (wenn auch nur selten dichteabhängig regulierende) Wirkungen auf Huftierpopulationen festgestellt (Bergerud et al. 1983, Gasaway et al. 1983, Messier & Crête 1985), wobei das sympatrische Vorkommen von Bären den Prädationseffekt verstärken kann (Gasaway et al. 1992). Der Nachweis eines starken Eingriffs in Schalenwildpopulationen gelang ebenfalls

beim wiederangesiedelten Luchs in den Alpen, allerdings unter speziellen Umständen beim Neuauftreten der Katze in einem Jagdbanngebiet mit Überhege (Haller 1992).

Es ist grundsätzlich zu berücksichtigen, dass nicht nur der direkte, quantitative Einfluss der Prädation auf den Beutetierbestand relevant ist, sondern ebenso die indirekte, qualitative Wirkung bezogen auf die Feindabwehr der Beutetiere. Abwehrstrategien gründen zum Beispiel beim Schalenwild oft auf die Standortwahl, wobei sich letztlich auch dies auf die Verteilung, die Dichte bzw. die Zahl der Tiere auswirkt (vgl. Haller 1992).

Bezogen auf Schalenwild ist das Spektrum der Beutegreifer in den Alpen schmal. Als regelmässige Prädatoren kommen nur Wolf, Luchs, Braunbär und Steinadler sowie (eingeschränkt) der Rotfuchs in Frage. Der Wolf unternimmt beim Nahrungserwerb gegebenenfalls längere Verfolgungsjagden und bejagt im Bereich schroffer Gebirge (wie der Alpen) vorzugsweise flachere Abschnitte, zum Beispiel Talniederungen. Aufgrund der historischen Daten lässt sich ableiten, dass der Wolf in den Gebirgslagen Graubündens (zumindest nach dem Verschwinden von Rothirsch und Reh) nur eine zweitrangige Rolle als Prädator spielte (Etter 1992). Durch ihr Klettervermögen und die gänzlich auf Überraschung beruhende und daher wenig raumgreifende Art des Beuteangriffs sind Katzen besser befähigt, in abschüssigem Gelände zu jagen. Unter den drei grossen Raubsäugetieren erweist sich jedoch der Luchs als am stärksten waldbunden; die alpine Höhenstufe wird nur ausnahmsweise bejagt. Der Braunbär ist in Europa überwiegend herbivor und hat keine so ausgeprägten Kletterfähigkeiten wie Steinbock und Gemse.

In der alpinen Höhenstufe, besonders in steilen Lagen, bleibt somit nur der Steinadler als regelmässiger Schalenwildjäger übrig. Er vermag aber die Populationsdynamik von Gemse, Steinbock und Reh nicht zu beeinflussen, obwohl in Einzelfällen durch eine Serie von Beuteschlägen die lokale Sterblichkeit von Jungtieren erhöht werden kann (Haller 1996). Ähnliches gilt für die Populationen der Alpenmurmeltiere, die trotz der Zunahme der Adler in den letzten Jahren keine Bestandseinbussen

erlitten haben. Der Steinadler hat jedoch qualitative Wirkungen auf das Schalenwild und vor allem auch auf die Murmeltiere: Bei den potentiellen Beutetieren werden Feindabwehrtaktiken ausgelöst, die auf der Wahl möglichst sicherer Einstände, Aufmerksamkeit, Warnung und Flucht bzw. Verteidigung sowie dem Schutz der Jungtiere beruhen und von erheblicher evolutiver Bedeutung sind (Müller 1986; Haller 1992, 1996).

Schalenwildprädation von Steinadler und Luchs im quantitativen Vergleich

Der Luchs wurde in den siebziger Jahren in den westlichen Nordalpen, im Wallis und im Jura wiederangesiedelt. Aus Graubünden gibt es einzelne Nachweise, ein Bestand existiert hingegen nicht. Die persönlich erhobenen Luchsdaten aus dem Wallis (Haller 1992) geben die beste Grundlage für die Beurteilung der in Graubünden zu erwartenden Prädation. Ein Szenario mit Datenübertragung auf Graubünden drängt sich auf, da die offiziellen Angaben über den verfügbaren Schalenwildbestand im Wallis wahrscheinlich unterschätzt sind. Gegen die hier angeführten Berechnungen können zwar Einwände vorgebracht werden, die elementaren Grundlagen, die Grössenordnung der im Spiel befindlichen Faktoren, lassen sich jedoch durch diese Betrachtungsweise angemessen aufzeigen.

Der Vergleich in Tab. 27 macht deutlich, dass unter den ökologischen Voraussetzungen des Alpenraums der Steinadler beinahe 10mal häufiger vorkommt als der Luchs. Dieses Verhältnis erklärt sich zum einen durch das grössere Angebot an geeigneten Lebensräumen für den Steinadler und zum anderen durch seine geringeren quantitativen Raumansprüche. Durch die höheren Individuenzahlen ist das Räuber-Beute-Verhältnis beim Steinadler bezogen auf Schalenwild etwa 8mal enger als beim Luchs. Dagegen verzehrt ein Luchs im Mittel eine rund 4mal grössere Fleischmenge, und er ernährt sich in den Alpen ganzjährig fast ausschliesslich von Schalenwild. Im Vergleich zum Steinadler, der im Sommerhalbjahr nur wenig Schalenwildfleisch konsumiert und im Winter zu einem erheblichen Teil von Aas lebt,

Tab. 27. Quantitativer Vergleich der Schalenwildprädation von Steinadler und Luchs in den Zentralalpen. – *A quantitative comparison between the Golden Eagle and the Lynx and their predation on ungulates in the Central Alps.*

	Steinadler <i>Golden Eagle</i> Graubünden 1990	Luchs <i>Lynx</i> Wallis 1990	Luchs <i>Lynx</i> Graubünden (Szenario)
Gesamtfläche <i>total area</i>	7106 km ²	5224 km ²	7106 km ²
Anzahl reviertreue Tiere <i>number of resident individuals</i>	204	15	23 ^a
reviertreue Tiere/100 km ² : <i>resident individuals/100 km²:</i>			
bezogen auf Gesamtfläche <i>in relation to total area</i>	2,9	0,3	0,3
bezogen auf geeigneten Lebensraum ^b <i>in relation to suitable area</i>	3,7	1,3	1,3
verfügbarer Schalenwildbestand (= x) ^c <i>available number of ungulates (= x)</i>	46 500	17 000	40 500
x/100 km ² bezogen auf Gesamtfläche <i>x/100 km² in relation to total area</i>	654	325	570
Räuber–Beute–Verhältnis <i>predator–prey ratio</i>	1 : 228	1 : 1133	1 : 1761
mittlerer täglicher Nahrungsbedarf pro Individuum <i>mean daily food requirements per individual</i>	230 g	1000 g	1000 g
Nahrungsanteil von getötetem Schalenwild: <i>percentage of killed ungulates in diet:</i>			
November–März	46 %	95 %	95 %
April–Oktober	14 %	95 %	95 %
mittlere Anzahl getötetes Schalenwild (pro Individuum): <i>mean number of killed ungulates (per individual):</i>			
November–März ^d (<i>Kitze = fawns</i>)	4,0 (85 % Kitze)	21,5 (33 % Kitze)	21,5 (33 % Kitze)
April–Oktober ^e	3,4 (100 % Kitze)	33,9 (33 % Kitze)	33,9 (33 % Kitze)
zusätzlich getötetes Schalenwild infolge Jungenaufzucht (Mittelwert pro Individuum) ^f <i>additional kills of ungulates during reproduction</i>	1,2 (96 % Kitze)	15,2 (33 % Kitze)	15,2 (33 % Kitze)

ergibt sich beim Luchs eine etwa 8mal stärkere Prädation auf Schalenwild. Die Quintessenz ist, dass Steinadler und Luchse auf der Gesamtfläche Graubündens annähernd eine gleich grosse Zahl Schalenwild töten bzw. töten würden, nämlich jährlich ungefähr 1700 Stück. Dies entspricht knapp einem Viertel der Jagdstrecke des Menschen, jedoch nur 4 % des Bestands.

Zwei bedeutungsvolle Unterschiede zwischen Steinadler- und Luchsprädation auf

Schalenwild bleiben aber bestehen: Der Eingriff des Luchses in die Beutepopulationen ist an wenige Individuen in eingeschränkten (bewaldeten) Lebensräumen gebunden und wirkt daher viel geballter als derjenige des Adlers. Und die getöteten Tiere sind nicht nur Kitze wie beim Steinadler, sondern zu zwei Dritteln Vertreter anderer (zum Teil fortpflanzungsfähiger) Altersklassen. Wenn sich die Jagd einzelner Luchse auf kleine Räume konzentriert, wie dies unter speziellen Voraussetzungen

Tab. 27. (Fortsetzung).

	Steinadler <i>Golden Eagle</i> Graubünden 1990	Luchs <i>Lynx</i> Wallis 1990	Luchs <i>Lynx</i> Graubünden (Szenario)
Anzahl getötetes Schalenwild pro Individuum und Jahr <i>number of ungulates killed per individual and year</i>	8,6	70,6	70,6
Anzahl getötetes Schalenwild pro Jahr: <i>number of ungulates killed per year:</i>			
bezogen auf Gesamtfläche <i>in relation to total area</i>	1754	1059	1624
bezogen auf 100 km ² geeigneten Lebensraum <i>in relation to 100 km² suitable area</i>	32	91	90
Jagdstrecke (des Menschen) ^c <i>hunting bag</i>	7584	3995	6764
Anzahl Verkehrsofopfer ^c <i>number of road casualties</i>	802	132	801
Prozentsatz der Schalenwildprädation bezüglich: <i>impact on ungulate populations in percent of:</i>			
Bestand / <i>size of populations</i>	3,8 %	6,2 %	4,0 %
Jagdstrecke / <i>hunting bag</i>	23 %	27 %	24 %
Verkehrsofopfer / <i>road casualties</i>	219 %	802 %	203 %

^a Hochgerechnet aufgrund der Populationsdichte (bezogen auf geeigneten Lebensraum) aus dem Wallis.

^b *Steinadler*: Fläche des Geländes zwischen 1500 und 3000 m ü.M.; *Luchs*: Bestockte Flächen.

^c *Steinadler*: Gemse, Reh und Steinbock; *Luchs*: Gemse und Reh. Mittelwerte 1989–1991 aus der Eidgenössischen Jagdstatistik.

^d 151 Tage, mittleres Beutegewicht beim *Steinadler* bzw. *Luchs* = 12 bzw. 20 kg, Ausnutzung $\frac{1}{3}$ (bezogen auf Gesamtgewicht).

^e 214 Tage, mittleres Beutegewicht 4 bzw. 18 kg, Ausnutzung $\frac{1}{2}$ (*Steinadler*) bzw. $\frac{1}{3}$ (*Luchs*).

^f *Steinadler*: Nachwuchsrate 0,5, mittlerer täglicher Nahrungsbedarf = 300 g während 5 Monaten (153 Tage) im Sommer und 2 Monaten (61 Tage) im Winter, Beutegewicht 4 bzw. 12 kg, Ausnutzung $\frac{1}{2}$. *Luchs*: Jungtierate pro ♀ = 1,0, mittlerer täglicher Nahrungsbedarf = 1000 g während 10 Monaten (304 Tage), Beutegewicht 19 kg, Ausnutzung $\frac{1}{2}$.

(beim Neuaufreten der Art in Gebieten mit überhögtem Schalenwild) festgestellt werden konnte, ist der Luchs unter Umständen fähig, lokale Populationen von Reh und Gemse im Bestand wesentlich zu beeinflussen (Haller 1992). Bei der räumlich stärker verteilten Prädation des Steinadlers sind bestandsrelevante Eingriffe in Huftierpopulationen nicht zu erwarten; die Prädationswirkung liegt vielmehr im Bereich der kompensatorischen Sterblichkeit.

Lokal stärkere Einflüsse auf die Beutepopulationen sind bei den bevorzugt bejagten Murmeltieren und vor allem in neugegründeten Revieren denkbar, wo sich die Beutetiere erst an den Jagddruck des Adlers anpassen müssen (vgl. Haller 1992): Im Verlauf der ersten 3 (bis 5) Jahre nach der Gründung von Revier Tschivrv löste sich ein 15-(bis 20)köpfiger Murmeltierbestand in gegenüber Stossflügen exponierter Lage unweit des Brutfelsens fast vollständig auf. Gleichzeitig baute sich

1 km entfernt und knapp 300 Höhenmeter tiefer eine Gruppe von etwa 15 Individuen auf, in vorher nicht besiedelter, vor dem Adler weitgehend geschützter Lage am Rande des Talgrundes (W. Gross).

Der Steinadler ist im Vergleich zu anderen grossen Prädatoren besonders stark auf die gleichmässige Nutzung der Ressourcen ohne ihre quantitative Beeinflussung selektioniert worden. Hier drängt sich erneut der Hinweis auf die K-Strategie auf. Das Modell der K-Selektion lässt sich auf den Luchs weniger gut übertragen und erst recht nicht auf den Wolf, der sogar gegensätzliche (r-strategische) Tendenzen entwickeln kann. Diese Art spielt eine Schlüsselrolle als Prädatör in weiten Gebieten der Nordhemisphäre und ist auch ohne menschliche Beeinflussung des Ökosystems fähig, auf Huftierbestände einzuwirken. Dabei ist der Wolf im Vergleich zum Steinadler weniger stark an ein klar abgegrenztes Revier gebunden und kann bei suboptimalem Nahrungsangebot in neue Jagdräume vordringen (Messier 1985). Die grossen Raubsäuger entfalten allgemein eine Prädationswirkung, die räumlich weniger fein verteilt ist als jene der grossen Greifvögel.

Der Steinadler als Schalenwildjäger in den Alpen und anderswo

In Graubünden ist der Steinadler ein relativ ausgeprägter Jäger von Schalenwild mit immerhin durchschnittlich etwa 0,25 geschlagene Tieren je Quadratkilometer Gebietsfläche und Jahr. Diese Beutebeziehung zu Huftieren ist in den murmeltierarmen, aber gemsenreichen mittleren bayerischen Alpen noch stärker betont (Tab. 16, S. 103). In verschiedenen anderen Verbreitungsgebieten, zum Beispiel in Alaska und in Japan (Murie 1944, Society for Research of Golden Eagle 1984), findet sich geschlagenes Schalenwild in den Beutelisten des Adlers aber nur ausnahmsweise.

In Nordamerika hat der Steinadler eine etwas andere ökologische Stellung als in den Alpen: Die Schalenwildarten sind dort grösser als jene in Mitteleuropa; sie können vom Steinadler kaum geschlagen werden. Diese Ressource ist nur als Aas verfügbar und bleibt sonst gänz-

lich den grossen Raubsäufern vorbehalten. Der Steinadler richtet sich in erster Linie auf Hasen und Hörnchen aus, die in hoher Abundanz vorkommen können, aber (im Gegensatz zu den Beutepopulationen in den Alpen) nicht selten einem erheblichen Massenwechsel unterliegen (vgl. Thompson et al. 1982, Steenhof & Kochert 1988, Bates & Moretti 1994). Die Eigenschaften der Hauptbeutetiere sind wohl der Hauptgrund dafür, dass der Steinadler in Nordamerika in einer kleinen Unterart (Kap. 11.3) vorkommt sowie eine besonders hohe Populationsdichte (Kap. 3.3) und Reproduktionsrate (Kap. 8.3) erreicht. Ähnliches gilt offenbar auch für Spanien, wo sich von den Pyrenäen südwärts ein ökologischer Wechsel vollzieht (Fernandez 1991), der mit der Trennungszone zweier Unterarten zusammenfällt. In diesem Raum wäre ein beispielhafter Einblick in das Beziehungsgefüge und die standörtlichen Anpassungen von benachbarten oder ineinandergreifenden Populationen möglich. Arbeiten vor allen Dingen zur Morphometrie und zur Dismigration der Jungadler könnten sich hier als besonders spannend erweisen.

In den Alpen ist der Steinadler zur Gruppe der grossen Beutegreifer zu zählen. Dies gründet zum einen auf natürliche Ursachen, auf die im (hoch)alpinen Raum sehr beschränkte Artenzahl grosser Raubsäuger und das Vorkommen der beiden kleinen Schalenwildarten Reh und Gemse, die wenigstens als Jungtiere zum normalen Beutespektrum des Adlers gehören. Abschüssiges Gelände und tiefer Schnee sind weitere Faktoren, die dem Adler den Zugriff zu Grossbeuten erleichtern. Zum anderen konnte der Steinadler seine Position als Spitzenprädatör noch weiter ausbauen, nachdem der Mensch Wolf und Luchs ausgerottet hatte. Trotz der Wiederansiedlung des Luchses und der Wiedereinwanderung von Wolf und Braunbär (der überdies in wenigen Individuen im Trentino, Italien, bis heute überlebt hat) ist der Steinadler nach wie vor in weiten Alpen-teilen der einzige bedeutungsvolle grosse Prädatör. Rotfüchse sind ebenfalls in der Lage, Schalenwild zu reissen, wobei im Winter Rehe und Junggemsen überwältigt werden können (Kap. 6.2.1). Durch die grosse Zahl der vorhandenen Füchse darf ihre Schalenwildpräda-

tion nicht unterschätzt werden, obwohl der Fuchs auf das einzelne Individuum bezogen weit seltener Schalenwild tötet als der Steinadler (vgl. Wandeler & Lüps 1993) und dieser in der direkten Konfrontation den Fuchs dominiert.

Der natürliche Einfluss von grossen Prädatoren im Alpenraum ist eine offene Frage. Das gilt besonders für flachere Lagen und solche innerhalb der Waldzone. Dort könnte eine limitierende Wirkung von Wolf und Luchs auf die Schalenwildbestände erwartet werden. Die ursprünglich fast geschlossen bewaldeten Tal-schaften boten weniger Ernährungsmöglichkeiten für Huftiere. Die Bewaldung schränkte auch den jagdlichen Zugriff des Adlers ein. Möglicherweise war damals, bevor der Mensch den Alpenraum nachhaltig gestaltete, die Steinadlerdichte geringer als heute. Den gegenwärtigen Stand der Steinadlerpopulation aus zeitlicher Distanz zu beurteilen, fällt grundsätzlich schwer. Fest steht jedoch, dass die Population heute einen Hochstand aufweist, der seit mindestens 100 Jahren, aufgrund des damaligen dürftigen Beuteangebotes wahrscheinlich seit mehr als 200 Jahren, nicht annähernd erreicht worden ist.

12.4. Schlussbemerkungen für die Naturschutzpraxis

Die Alpen sind der grösste zusammenhängende Raum mit hohem Natürlichkeitsgrad in Mitteleuropa und bieten für den Steinadler hervorragende Lebensbedingungen. Der Steinadler gilt zu Recht als Sinnbild für diese über weite Flächen noch intakte Gebirgswelt. Heute bedürfen verschiedene Wildtierpopulationen, und vor allem auch solche von grossen Beutegreifern, für ihre Erhaltung eines besonderen Managements. Dass dies beim Steinadler in den Alpen bei Einhaltung der gesetzlichen Bestimmungen im Arten- und Landschaftsschutz nicht nötig ist, unterstreicht die nach wie vor vorhandene Naturnähe unseres Hochgebirges. Allerdings gibt es zahlreiche Bedrohungen von seiten direkter und indirekter menschlicher Nutzungen und Beeinflussungen, die den Natürlichkeitsgrad der Alpen beeinträchtigen.

Hier muss rigoros Einhalt geboten werden, um die hohe ökologische Qualität der Alpen langfristig zu erhalten. Ein herausragendes Merkmal hierfür ist die Grösse des Alpenraums mit den im Bereich der subalpinen und vor allem der alpinen Höhenstufe weitflächig zusammenhängenden naturnahen Zonen, die für die Erhaltung einer artenreichen Fauna nicht weiter eingeschränkt oder gar durchschnitten werden dürfen.

Populationen grosser Beutegreifer haben besonders ausgeprägte quantitative Raumanprüche. Der Minimalbestand für eine langfristig überlebensfähige, sich selbst erhaltende Population («minimum viable population») hängt von verschiedenen Faktoren ab und ist in der Praxis schwierig zu bestimmen. Er umfasst bezogen auf den Steinadler in den Alpen schätzungsweise mindestens 100, besser 500 fortpflanzungsfähige Individuen (vgl. Lacy 1992, Primack 1993, Cockburn 1995). Selbst bei der gegenwärtig überdurchschnittlichen Populationsdichte beansprucht ein solcher Bestand eine dynamische Minimalfläche («minimum dynamic area»), die einen erheblichen Teil des gesamten Alpenbogens ausmacht.

Trotz optimalem Status besteht die alpine Steinadlerpopulation aus einer im Vergleich zu den meisten anderen Wildtieren kleinen Zahl von Individuen; die Dichte und Bestandsgrösse der Vögel ist zwangsläufig gering. Als Verdeutlichung mag der Hinweis gelten, dass es in Graubünden im Durchschnitt 56 Jagdausübende auf jedes Steinadlerpaar trifft. Die naturgegebene Seltenheit der grossen Prädatoren begründet ihre stete latente Gefährdung. Diese bezieht sich auf Lebensraumveränderungen, vor allem aber auch auf die direkte Nachstellung: Mit den heute verfügbaren technischen Möglichkeiten wäre es ein leichtes, den Steinadler in kurzer Zeit wieder zu bedrängen.

Andererseits hält sich die Populationsgrösse durch die auf verschiedenen Ansätzen fussende innerartliche Bestandsregulation innerhalb der Tragfähigkeit des Gebietes. Die Lebensstrategie des Steinadlers beruht darauf, die Nahrungsgrundlage trotz hohem Beutetierbestand zurückhaltend, im Sinne langfristig stabiler Verhältnisse zu nutzen. Die Prädatationswirkung liegt hauptsächlich im Bereich der kompensations-

torischen Sterblichkeit der Beutetiere. Übergriffe auf Haustiere sind seltene Ausnahmen: Pro Jahr gehen aus ganz Graubünden im Mittel weniger als 5 Schadenmeldungen ein. Massnahmen zur «Regulierung» des Adlerbestands sind unnötig und können (wie oben dargelegt) sogar rasch existenzgefährdend werden.

Die Steinadlerpopulation der Alpen ist die einzige lebenskräftige in Mitteleuropa. Sie hat trotz der arttypisch trägen Ausbreitungsdynamik das Potential für eine natürliche Wiederbesiedlung benachbarter Mittelgebirge, beispielsweise des Juras oder des Schwarzwalds. Wiederholt wurde betont, dass die dortigen Lebensräume für den Steinadler durchaus geeignet sind (Haller 1988, 1994; Paulsen 1991). Ein Brückenschlag in den Jura in Form einer Reviergründung ist nun vor kurzem erfolgt (Didelot-Vicari & Schmid 1996), und zwar an der erwarteten Stelle im französischen Teil, wo die Distanz zu den Alpen gering und überdies grosse Reliefenergie vorhanden ist. Damit scheinen gute Voraussetzungen für eine weitere Bestandsausbreitung gegeben. Eine solche wäre ethisch und ökologisch sehr zu begrüssen: Grosse Beutegreifer sind ein wichtiges Glied der Nahrungskette. Wenn sie durch

natürliche Wiederbesiedlung ihr gegenwärtig lückenhaftes Vorkommen weiter schliessen könnten, so wäre dies ein wichtiger Beitrag zu einer vielfältigen, naturnahen und erlebnisreichen Landschaft.

Die angeführten Zusammenhänge machen deutlich, dass der nachhaltige, uneingeschränkte Schutz des Steinadlers weiterhin und dauerhaft notwendig ist. Dabei geht es nicht nur um den Arten-, sondern ebenso sehr um den Lebensraumschutz. Nur so besteht Aussicht auf eine langfristige Zukunft des Adlers als integrales Element der Gebirgslandschaft. Die alpine Population ist für die Existenzsicherung der Art in Mitteleuropa und für eine allfällige Bestandsausbreitung von entscheidender Bedeutung. Wir tragen in den Alpenländern eine besondere Verantwortung im Naturschutz, wobei sich das Konzept der Erhaltung der charakteristischen Lebensformen noch weiterentwickeln muss in Richtung einer umfassenden ökologischen Sicherung der gesamten Gebirgswelt. Insofern hat der Steinadler mit seiner wechselvollen Geschichte und seiner ökologischen, aber auch kulturhistorischen Bedeutung und Eigenheit einen hohen Symbolwert für Naturnähe und Wildnis mitten in Europa.

Zusammenfassung, Summary, Résumé

Einleitung: Die vorliegende Arbeit hat zum Ziel, wissenschaftliche Grundlagen zur Populationsökologie und insbesondere zur Bestandsentwicklung des Steinadlers in seinem Kernlebensraum in den Alpen zu beschaffen. Untersuchungsgebiet war der Kanton Graubünden, der 7106 km² im SE der Schweiz umfasst. Der überwiegende Teil der Daten stammt aus dem Hauptuntersuchungsgebiet im Grossraum Flüelapass (Abb. 1). Die persönlichen Feldarbeiten erstreckten sich von 1970 bis 1994, wobei sämtliche verfügbaren historischen Daten in das Werk einbezogen wurden.

Bestandsentwicklung: Vorkommensangaben des Steinadlers in Graubünden gehen bis ins 16. Jahrhundert zurück und belegen eine lange Tradition bei der Besetzung bevorzugter Plätze. Mit dem Vernichtungsfeldzug gegen die grossen Beutegreifer wurde zu Beginn des 20. Jahrhunderts ein Bestandstiefpunkt erreicht. Im Oberengadin betrug die Revierpaardichte vor 100 Jahren 1 Paar/144 km² (Tab. 2 und Abb. 4). Dank Schutzbestimmungen hat die Population seither ständig zugenommen, wobei die Siedlungsdichte in den verschiedenen Teilgebieten heute stark streut (Tab. 3 und Abb. 10). 1990 lebten in Graubünden insgesamt 103 Revierpaare (1 Paar/70 km²), 1994 waren es sogar 107 (1 Paar/67 km² bzw. 1,49 Paare/100 km²; Abb. 9). Vor 25 Jahren zeigte sich eine Korrelation zwischen Revierpaardichte und Brutfelsangebot (Abb. 11), heute ergibt sich eine solche zwischen Revierpaardichte und Kammerung der Landschaft (Abb. 12).

Revier: Verpaarte Adler besetzen ganzjährig 28–90 (Mittelwert M_{26} 53) km² grosse Territorien. Durch die Bestandszunahme sind manche Reviere verkleinert worden, einige andere Paare haben ihren Raumspruch spontan beschränkt (Abb. 17 und 18). Im Vergleich zu

traditionellen Revieren sind die neugegründeten Reviere kleiner mit geringerem Abstand zum nächsten Nachbarn sowie weniger reich an Brutfelsen (Tab. 5). Die Horste befinden sich zu 81 % in Felsen und zu 19 % auf alten Nadelbäumen. Die Zahl der Baumhorste hat in den letzten Jahrzehnten markant zugenommen (Abb. 19). Die Höhenlage der aktuellen Horste beträgt 750–2630 (M 1838) m ü.M.; die im 19. Jahrhundert dokumentierten Horste lagen im Mittel 200 m tiefer (Abb. 24)

Räumliches Verhalten der Reviervögel: Die Flugaktivität wird von thermischen Aufwinden wesentlich mitbestimmt (Abb. 27 und 28). Besonders im Winter konzentriert sich die Flugaktivität auf Sonnenhänge (Tab. 7) und auf die Mittagsstunden (Abb. 29). Adlerpaare verteidigen ihr Revier ganzjährig gegenüber fremden Artgenossen (Abb. 30). Territoriale Aktionen finden fast immer gegenüber Einzeladlern statt, wobei es nicht gelingt, grosse Reviere ebenso gut von Einzeladlern freizuhalten wie kleine Reviere (Abb. 48). Bei häufigem Auftreten können Einzeladler bei den Reviervögeln territorialen Stress auslösen. Dadurch werden die Zahl und die tageszeitliche Verteilung der Kopulationen beeinflusst (Abb. 31 und 32) sowie längere Bebrütungspausen provoziert.

Räumliches Verhalten der Einzlvögel: Sie sind oft in alpinen Längsfurchen mit ihrem verbreiteten Angebot an südlichen Expositionen anzutreffen und steigern ihre Flugaktivität im Verlauf des Frühjahrs (Abb. 50). Sie zeigen ein anderes räumliches Verhalten als Reviervögel: Die unverpaarten Adler streifen nach dem Selbständigwerden weit im Alpenraum umher. Mittels Radiotelemetrie (auch Satelliten-Telemetrie) wurden innerhalb von wenigen Monaten Streifgebiete bis 15000 km² ermittelt (Tab. 8, Abb. 37 und 38). Das Angebot an Huf-tierkadavern bestimmt das grossräumige Ver-

teilungsmuster der Einzeladler (Tab. 9 und Abb. 38). Die von Jahr zu Jahr variierende Häufigkeit des Auftretens von Einzeladlern lässt sich mit der Schneesituation als Indikator für die Wintersterblichkeit des Schalenwilds in Verbindung bringen (Abb. 47). Im Alter von über zwei Jahren befliegen 4 Einzeladler im Verlauf von mehreren Monaten 1500–3500 km² grosse Flächen, wo sie einige mehrheitlich ausserhalb von Revieren gelegene Einstandsgebiete bevorzugten (Tab. 8, Abb. 38, 39 und 40). Ringwiederfunde belegen, dass sich ältere Einzeladler hauptsächlich in der Region des Geburtsortes aufhalten (Abb. 45 und 46).

Ernährung: Jagdgebiete sind weitflächig offene oder halboffene Zonen, im Sommer meist in der alpinen, im Winter in der subalpinen Höhenstufe. Während der Jungenaufzucht beschränkten sich die Hauptjagdgebiete auf 27–40 % des Aktionsraums zur Nestlingszeit (Abb. 51). Die Beutelisten basieren auf insgesamt 798 Nahrungsbelegen. Die Nestlingsnahrung besteht zu 60 % aus Alpenmurmeltieren *Marmota marmota* (n = 249 Beuten; Tab. 11). Dieser Wert entspricht einem Biomassenanteil von 73 % und ist in den letzten Jahrzehnten konstant geblieben. 1930–1949 betrug der Murmeltieranteil nur 43 % der Beutestückzahl (Tab. 12). Im Winter ernährten sich Reviervögel zu 84 % von Schalenwild (*Artiodactyla*) (n = 62 Beuten; Tab. 13). Gemsen *Rupicapra rupicapra*, Rehe *Capreolus capreolus* und Steinböcke *Capra ibex* können bis zum Alter von einem Jahr geschlagen werden, ebenso häufig werden aber Kadaver angenommen. Bei Einzeladlern entfielen 67 % der nachgewiesenen Beuteobjekte (n = 61) auf Schalenwild, wobei nur 3 von 36 Tieren geschlagen worden sind (Tab. 14). Die Erfolgsrate von Beuteschlagversuchen ist bei Einzeladlern äusserst gering und erreichte bei Reviervögeln 11–12 % (Tab. 15).

Fortpflanzung: Die Nachwuchsrate (Anzahl flügge Junge pro Paar und Jahr) betrug seit 1970 im Hauptuntersuchungsgebiet 0,48 (n = 386), die Brutgrösse (Anzahl flügge Junge pro erfolgreiche Brut) 1,23 (n = 150) (Tab. 17). Zwischen den einzelnen Revieren und von Jahr zu Jahr sind grosse Unterschiede dokumentiert. Der durchschnittliche Bruterfolg hat im Ver-

lauf des 20. Jahrhunderts mit zunehmender Bestandserholung abgenommen (Tab. 19). Ein Rückgang wurde auch bei der Brutgrösse bezogen auf ganz Graubünden verzeichnet, von Werten um 1,3 zwischen 1900 und 1950 auf <1,2 in den letzten 25 Jahren (Abb. 62). Limitierender Faktor für den Bruterfolg ist heute die dichteabhängige Wirkung der Einzeladler: Häufige territoriale Reaktionen der Reviervögel erhöhen die Rate des Nichtbrütens (offenbar unmittelbare Folge von suboptimaler Kondition bzw. reduzierter Kopulationshäufigkeit) und jene der erfolglosen Bebrütungen (unmittelbare Folge von längeren Bebrütungspausen). In Revieren mit starkem Einzeladlereinfluss wurden geringe Fortpflanzungsraten ermittelt (Abb. 63). Die Rate des Nichtbrütens ist mit der Schneesituation als Indikator für die Häufigkeit der Einzeladler korreliert (Abb. 64). In kleinen Revieren treten Einzeladler weniger zahlreich auf (Abb. 48); nach einer Revierverkleinerung erreichten 4 von 5 Paaren eine höhere Nachwuchsrate als vorher (Tab. 20).

Sterblichkeit: Als Revierinhaber werden Adler regelmässig über 20 Jahre alt (Tab. 21). Wichtigste Todesursache war früher die direkte Nachstellung (Abb. 66), der in erster Linie jüngere Vögel zum Opfer fielen (Abb. 68). Heute kommen die meisten tot gefundenen Adler durch intraspezifische Auseinandersetzungen um: Territorialkämpfe vor allem mit geschlechtsreif gewordenen Einzeladlern enden nicht selten tödlich und bedeuten einen Aderlass für die Population. Von aggressiven Auseinandersetzungen sind vor allem geschlechtsreif gewordene Vögel auf der Reviersuche im Frühling betroffen (Abb. 69 und 70). Die gesteigerte Aggressivität in den letzten Jahren liess sich auch durch die systematische Kontrolle von Krallenspuren am Skelett (Brustbein) quantitativ belegen.

Körpergrösse: Die mittlere Flügellänge ad. Adler aus Graubünden beträgt 622 mm (M₂₂) bei ♂ und 679 mm (M₂₂) bei ♀ (Tab. 23). Juvenile Vögel haben einen längeren Schwanz als ältere. Bei ♂ gilt dies auch für die Flügel; bei ♀ erreichen hingegen die ad. Individuen die grössten Flügelmasse. Ad. ♂ waren im Mittel knapp 300 g leichter als immat. oder subad. ♂ (Tab. 24). Die Adler aus Graubünden sind all-

gemein gross im Vergleich zu Vögeln aus verschiedenen anderen Arealteilen, zum Beispiel Nordamerika (Tab. 25).

Populationsdynamik: Werden die populationsdynamischen Faktoren miteinander verknüpft, lässt sich die jüngste Entwicklung des Steinadlerbestands in Graubünden integral erklären: Einer markanten Produktionssteigerung in den frühen achtziger Jahren folgte in der zweiten Hälfte dieser Dekade eine schubartige Zunahme der Revierpaare sowie in den neunziger Jahren eine solche der Kampfpopfer (Abb. 72). Diese Entwicklung unterscheidet sich von derjenigen im Kanton Bern im W der Schweiz (Abb. 73).

Populationsregulation: Die Bündner Adlerpopulation ist einer starken intraspezifischen Konkurrenz unterworfen, die den individuellen Zugang zu den Ressourcen einschränkt. Der Steinadler ist ein ausgeprägter K-Stratege: Er ist als langlebige Art auf die nachhaltige Nutzung der Ressourcen (ohne ihre quantitative Beeinflussung) ausgerichtet. Damit verbunden sind Effekte der Populationsregulation, die auf drei Ansätzen beruhen (Abb. 74): (1) Die Territorialität führt zu einer Begrenzung des Revierpaarbestands. (2) Einzeladler lösen dichteabhängig territorialen Stress aus und vermindern dadurch den Bruterfolg. (3) Intraspezifische Auseinandersetzungen erhöhen die Sterblichkeit. Die Nahrung spielt als zentrale Ressource oft eine indirekte (ultimate) Rolle bei der Limitierung der Population. Beim Steinad-

ler in den Alpen ist der Faktor Nahrung insofern aber noch ungenügend verstanden. Siedlungsdichte, Reviergrösse, Natalität und Mortalität werden jedenfalls von weiteren Faktoren (v.a. von der Interferenz zwischen Revier- und Einzelvögeln) mitbestimmt, die die Beziehung zur Nahrungsgrundlage überlagern.

Synökologie: In den Alpen hat der Steinadler als einziger der grossen Prädatoren den früheren Vernichtungsfeldzug ohne bleibende Folgen überstanden. Er ist heute in weiten Teilen der Alpen der wichtigste grosse Prädatör. In hochalpinen Lagen der Alpen wirkt der Adler sogar natürlicherweise als einziger regelmässiger Schalenwildjäger. Sein quantitativer Einfluss auf die Huftiere ist durch die fein verteilte Prädationswirkung aber unbedeutend (Tab. 27).

Schutz: Graubünden beherbergt ein Drittel des Adlerbestands der Schweiz und knapp 10 % der alpinen Population. Die Alpen sind der grösste zusammenhängende Raum in Mitteleuropa mit hohem Natürlichkeitsgrad und bieten für den Steinadler hervorragende Lebensbedingungen. Dank dem geeigneten Habitat bestehen gute Aussichten für das langfristige Überleben der Art in den Alpen. Voraussetzung ist allerdings, dass die Schutzbestimmungen uneingeschränkt und dauerhaft aufrechterhalten werden. Dabei geht es nicht nur um den Arten-, sondern in gleicher Weise auch um den Lebensraumschutz.

The Golden Eagle in the Grisons. Long-term studies on the population ecology of *Aquila chrysaetos* in the centre of the Alps

Introduction: This study provides scientific data on the population ecology and especially the changes in the Golden Eagle population in its core habitat in the Alps. The study area was the Canton of the Grisons (7106 km²) in the south-east of Switzerland. The bulk of the data originates from the main study area around the Flüela Pass (Fig. 1). Field work was carried out

from 1970 to 1994. All available historic observations have been included.

Population trend: Records of Golden Eagles date back to the 16th century. They confirm the traditional tenacity to preferred sites. As a result of intense human attempts to exterminate large predators, the population reached its lowest number at the beginning of the 20th cen-

tury. A hundred years ago density in the upper Engadine was 1 pair/144 km² (Table 2 and Fig. 4). Following the introduction of protection laws, the population has increased continuously. Density today shows considerable variation in different parts of the area (Table 3 and Fig. 10). In the Canton of the Grisons, there were 103 territory-holding pairs in 1990 (1 pair/70 km²), and even 107 in 1994 (1 pair/67 km² and 1.49 pairs/100 km², respectively; Fig. 9). 25 years ago, there was a correlation between density of territorial pairs and the availability of suitable breeding cliffs (Fig. 11); at present density is correlated with subdivisions in landscape compartments (Fig. 12).

Territory: All year-round, paired eagles hold territories of 28 to 90 km², 53 km² on average ($n = 26$). As density has increased, some pairs have reduced their defended range spontaneously, several others due to competition with newcomers (Fig. 17 and 18). New territories are smaller than traditional sites, they are closer to the nearest neighbour and include a smaller number of cliffs for breeding (Table 5). 81 % of eyries are in cliffs, 19 % in old conifers. The number of nests in trees has increased markedly in the past decades (Fig. 19). At present, eyries are situated between 750 and 2630 m (mean 1838 m); the average altitude of nests recorded in the 19th century was 200 m lower (Fig. 24).

Spatial behaviour of territorial eagles: Flight activity is strongly influenced by thermal upwinds (Fig. 27 and 28). It occurs mainly on sun-exposed slopes (Table 7), especially in winter, and during the midday period (Fig. 29). Throughout the year, pairs defend their territories against intruders (Fig. 30). Territorial activity is almost exclusively addressed against single individuals. Pairs holding large territories are unable to keep intruders out completely (Fig. 48). When encounters are frequent, single eagles may cause considerable territorial stress in resident pairs, influencing the number of copulations and their timing (Fig. 31 and 32) and provoking prolonged absences from the nest during incubation.

Spatial behaviour of single eagles: They are often observed in east-west running Alpine

valleys offering many south-facing areas; flight activity increases in the course of spring (Fig. 50). Spatial behaviour differs from that of settled pairs, as single birds roam widely throughout the Alpine chain after becoming independent. Radio (and satellite) tracking results document total ranges of up to 15 000 km² within a few months (Table 8, Fig. 37 and 38). The general pattern of distribution of single individuals corresponds to the distribution of available ungulate carcasses (Table 9 and Fig. 38); annual variation in numbers of single eagles is explained by snow conditions, an indicator of winter mortality of their prey (Fig. 47). 4 individuals older than two years covered areas of 1500 to 3500 km² during several months, concentrating on some sites more or less outside eagle territories (Table 8, Fig. 38, 39 and 40). Ringing recoveries suggest that older individuals are mainly attached to regions close to the place where they hatched (Fig. 45 and 46).

Food and feeding: Golden Eagles forage in large open or semi-open areas, in summer mostly in the alpine, in winter in the subalpine zone. The core areas covered for hunting during the nestling period amounted to 27 to 40 % of the home range during the breeding period (Fig. 51). Diet results are based on a total of 798 prey items. Alpine Marmots *Marmota marmota* make up 60 % of nestling food by species and 73 % by biomass ($n = 249$; Table 11); this value has remained constant during the last decades. In the period 1930–1949, Marmots accounted for only 43 % of prey items (Table 12). In winter, settled pairs live on ungulates (Artiodactyla); 84 % of 62 prey items, Table 13). Chamois *Rupicapra rupicapra*, Roe Deer *Capreolus capreolus* and Ibex *Capra ibex* can be overcome up to the age of 1 year, but just as often eagles feed on carcasses of these species. 67 % of prey eaten by single individuals were ungulates ($n = 61$); only 3 out of 36 were actually killed (Table 14). Hunting success is very low in single birds, and reached 11–12 % in resident pairs (Table 15).

Reproduction: Since 1970, production in the main study area has been 0.48 fledged young per pair and year ($n = 386$), and brood size 1.23

fledged young per successful brood ($n = 150$) (Table 17). There are considerable variations between territories and years. Mean breeding success has decreased in the course of the 20th century, in parallel to a recovery of the population (Table 19). A decline in brood size has also been recorded in the whole of the Canton of the Grisons, from 1.3 in 1900 to 1950 to <1.2 in the last 25 years (Fig. 62). At present the limiting factor of breeding success is the density-dependent effect of single, non-territorial eagles. Firstly, regular interactions with settled birds increase the rate of non-breeding of pairs, probably due to suboptimal body condition of the territory owners and/or a reduced rate of copulations; secondly, such interactions depress successful incubation, due to prolonged absence from the nest. In territories with a marked influx of single birds production was low (Fig. 63). The rate of non-breeding is correlated with snow conditions which are taken as an indicator for the frequency of occurrence of single eagles (Fig. 64). In small territories, single birds occur less frequently (Fig. 48); following a reduction in territory size, 4 out of 5 pairs had a higher breeding success than before (Table 20).

Mortality: Territory holders regularly live for more than 20 years (Table 21). In the past, the main cause of mortality was human persecution (Fig. 66), which affected mostly young birds (Fig. 68). At present, most eagles found dead are victims of intraspecific conflicts: territorial interactions especially with single but sexually mature individuals are sometimes lethal, taking a heavy toll on the population. Aggressive interactions concern mainly mature eagles in search of a territory in spring (Fig. 69 and 70). Increased aggression was documented also by systematically checking dead birds for traces of claws in the sternum.

Body size: Mean wing length of adults from the Grisons was 622 mm in 22 ♂ and 679 mm in 22 ♀ (Table 23). Juvenile birds have longer tails than older ones. In ♂, this holds also for wing length; in ♀, however, the adults have the largest wings. On average, ad. ♂ weighed almost 300 g less than immat. or subad. ♂ (Table 24). Eagles from the Grisons are generally larger than those in several other parts of the

breeding range, for example North America (Table 25).

Population dynamics: By integrating the various parameters, the recent changes in the population and its dynamics in the Grisons show a marked increase in production in the early 1980s, followed by a rapid increase in the number of territory-holding pairs in the second half of this decade, and an increase in the number of victims of intraspecific conflicts in the 1990s (Fig. 72). This pattern differs from the population dynamics in the Canton of Berne in western Switzerland (Fig. 73).

Population regulation: In the Grisons, the eagle population is subject to considerable intraspecific competition, which restricts the availability of resources to individuals. The Golden Eagle is a long-lived species following a K-strategy; it uses the food resources at a constant level, without significantly affecting the abundance of its prey. Population regulation (Fig. 74) is based on (1) territoriality, leading to a limited number of territorial pairs, (2) unsettled, single eagles causing density-dependent territorial stress in the pairs thereby reducing their production, and (3) intraspecific conflicts which increase mortality. As the basic resource, food often has an underlying (ultimate) influence in limiting the population. In the Alpine Golden Eagle its effect is so far not yet sufficiently understood. However, density of territorial pairs, territory size, natality and mortality are influenced by other factors (in particular the interference between territorial and single eagles), which override the effects of food supply.

Synecology: In the Alps, the Golden Eagle is the only large-sized predator which has fully recovered from former human persecution. In wide areas of the Alps it is the most important large predator today. At high altitudes the eagle is the only natural regular predator on ungulates in the Alps. Nevertheless, due to the relatively low rate of predation scattered over large areas, its influence on the ungulate populations is quantitatively negligible (Table 27).

Protection: The Canton of the Grisons accounts for a third of the Swiss and almost 10 % of the entire Alpine population. The Alps are the largest, relatively natural continuous area in

Central Europe, providing excellent conditions for Golden Eagles. The prospects for long-term survival of the species in the Alps are good, thanks to favourable habitats and topographical

structures of the landscape, provided that rigorous and continuous protection of the species and adequate conservation of its habitats are maintained.

L'Aigle royal dans les Grisons. Etude à long terme de l'écologie de population d'*Aquila chrysaetos* au centre des Alpes

Introduction: le but de ce travail est de décrire l'écologie de population de l'Aigle royal au cœur des Alpes et plus particulièrement l'évolution de ses effectifs. La zone étudiée comprend le canton des Grisons qui s'étend sur 7106 km² dans le sud-est de la Suisse. La plus grande partie des données proviennent de la région du col de la Flüela, zone principale d'étude (fig. 1). Les recherches personnelles ont été menées sur le terrain de 1970 à 1994; des données historiques supplémentaires sont également incluses.

Evolution des effectifs: les indications de présence de l'Aigle royal dans les Grisons remontent au 16^{ème} siècle et prouvent une grande tradition d'occupation de sites privilégiés. A cause de la campagne d'extermination des grands prédateurs, les effectifs ont été au plus bas au début du 20^{ème} siècle. En Haute-Engadine, la densité était de 1 couple/144 km² il y a 100 ans (tab. 2 et fig. 4). Grâce aux mesures de protection, la population a constamment augmenté depuis lors mais la densité de population est actuellement variable dans les différentes parties de la zone étudiée (tab. 3 et fig. 10). En 1990, 103 couples vivaient aux Grisons (1 couple/70 km²), et ils étaient même 107 en 1994 (1 couple/67 km² soit 1,49 couples/100 km²; fig. 9). Il y a 25 ans, il existait une corrélation entre la densité de couples et la disponibilité de parois de nidification (fig. 11). Aujourd'hui, on constate une corrélation entre la densité de couples et le cloisonnement du paysage (fig. 12).

Territoire: les aigles appariés occupent toute l'année un territoire de 28–90 km² (53 km² en

moyenne sur 26 territoires). A cause de l'augmentation des effectifs, beaucoup de territoires sont devenus plus petits; quelques couples ont spontanément réduit leur domaine vital (fig. 17 et 18). En comparaison avec les territoires traditionnels, les nouveaux territoires sont plus petits, moins éloignés de ceux des voisins et moins riches en falaises (tab. 5). 81 % des aires se trouvent dans les rochers et 19 % sur de vieux conifères. Le nombre d'aires sur les arbres a beaucoup augmenté durant les dernières décennies (fig. 19). Les aires actuelles sont situées entre 750–2630 m d'altitude (en moyenne 1838 m). Au 19^{ème} siècle, elles étaient en moyenne 200 m plus bas (fig. 24).

Comportement spatial des couples cantonnés: l'activité de vol est considérablement liée aux ascendances thermiques (fig. 27 et 28). Ceci est particulièrement marqué en hiver, où l'activité de vol se concentre sur les versants ensoleillés (tab. 7) et à la mi-journée (fig. 29). Les couples d'aigles défendent leur territoire toute l'année contre leurs congénères (fig. 30). Les actions territoriales ont presque toujours lieu contre des aigles isolés. Les grands territoires sont plus difficiles à protéger des intrusions d'aigles isolés que les petits (fig. 48). Les intrusions répétées d'aigles isolés peuvent occasionner un stress territorial chez un couple installé. Cela influence le nombre et la répartition journalière des copulations (fig. 31 et 32) et provoque des interruptions d'incubation.

Comportement spatial des aigles isolés: les aigles isolés se rencontrent souvent dans les failles longitudinales alpines offrant de nombreux adrets et accroissent leur activité de vol

au cours du printemps (fig. 50). Ils font preuve d'un comportement spatial différent de celui des oiseaux cantonnés: après avoir acquis leur indépendance, les aigles non appariés se déplacent sur de longues distances dans la région alpine. Par radiotéléométrie (ainsi que par téléométrie par satellite) on a pu montrer que la surface parcourue pouvait atteindre 15000 km² en l'espace de quelques mois (tab. 8, fig. 37 et 38). La disponibilité de cadavres d'ongulés détermine la distribution des aigles isolés (tab. 9 et fig. 38). La variation de fréquence interannuelle des aigles isolés peut être mise en relation avec la situation d'enneigement en tant qu'indicateur de la mortalité hivernale des ongulés (fig. 47). Quatre aigles isolés âgés de plus de deux ans ont survolé pendant plusieurs mois des surfaces de 1500–3500 km², dans lesquelles ils privilégiaient quelques régions ± dépourvues d'aigles cantonnés (tab. 8, fig. 38, 39 et 40). Les reprises d'oiseaux bagués indiquent que les aigles plus âgés se tiennent principalement dans la région de leur naissance (fig. 45 et 46).

Nourriture: les terrains de chasse consistent en de vastes zones ouvertes ou semi-ouvertes, surtout à l'étage alpin en été et à l'étage sub-alpin en hiver. Pendant l'élevage des jeunes, les terrains de chasse principaux se limitent à 27–40 % du domaine vital (fig. 51). Les listes de proies se basent sur 798 échantillons. La nourriture des aiglons est constituée à 60 % (n = 249) de Marmottes des Alpes *Marmota marmota* (tab. 11). Cette valeur correspond à une part de biomasse de 73 % et elle est restée constante pendant les dernières décades. Entre 1930 et 1949, les marmottes ne constituaient que 43 % du nombre de proies (tab. 12). En hiver, les oiseaux cantonnés se nourrissent à 84 % (n = 62) d'Artiodactyles (tab. 13). Les Chamois *Rupicapra rupicapra*, Chevreuils *Capreolus capreolus* et Bouquetins *Capra ibex* jusqu'à l'âge d'un an peuvent être capturés. Des cadavres sont tout aussi souvent acceptés. Chez les aigles isolés, les ongulés constituent 67 % des proies (n = 61), mais seulement 3 sur 36 animaux ont été tués (tab. 14). Le taux de succès des tentatives de capture est extrêmement faible chez les aigles isolés et atteint 11–12 % chez les aigles cantonnés (tab. 15).

Reproduction: le taux de reproduction (nombre de jeunes envolés par couple et par année) est de 0,48 (n = 386) dans la région principale de recherche depuis 1970 (tab. 17). La grandeur des nichées (nombre de jeunes envolés par nidification réussie) est de 1,23 (n = 150). On constate de grandes différences entre les territoires et d'une année à l'autre. Le succès de nidification moyen a diminué au cours du 20^{ème} siècle avec une récupération grandissante des effectifs (tab. 19). Une diminution de la grandeur des nichées s'est dessinée sur l'ensemble des Grisons: de 1,3 entre 1900 et 1950 à <1,2 dans les 25 dernières années (fig. 62). Le facteur limitant pour le succès de reproduction est aujourd'hui l'effet des aigles isolés, dépendant de leur densité: les réactions territoriales fréquentes des couples cantonnés augmentent le taux de non-reproduction (probable conséquence directe de la condition suboptimale des oiseaux ou de la réduction des fréquences des copulations) et celui des échecs de nidification (conséquence directe des longues interruptions d'incubation). Dans les territoires fréquentés par des aigles isolés, les taux de reproduction sont faibles (fig. 63). Le taux de non-reproduction est en corrélation avec la situation d'enneigement en tant qu'indicateur de la fréquence d'aigles isolés (fig. 64). Les aigles isolés pénètrent moins souvent dans les petits territoires (fig. 48); après une diminution de la grandeur de leur territoire, 4 couples sur 5 ont atteint un taux de reproduction plus élevé qu'auparavant (tab. 20).

Mortalité: les aigles titulaires de territoires atteignent régulièrement 20 ans ou plus (tab. 21). La cause de mortalité la plus importante auparavant était la persécution directe (fig. 66) qui touchait en premier lieu les jeunes oiseaux (fig. 68). Aujourd'hui, la plupart des aigles trouvés morts sont victimes d'agressions intraspécifiques. Il n'est pas rare que les combats territoriaux, en particulier avec les aigles isolés ayant atteint l'âge de la reproduction, aient une issue fatale, signifiant une saignée pour la population. Les altercations agressives sont surtout le fait d'aigles isolés ayant atteint l'âge de la reproduction et qui sont à la recherche d'un territoire au printemps (fig. 69 et 70). L'augmentation de

l'agressivité de ces dernières années est aussi prouvée quantitativement par le contrôle systématique de marques de griffes sur le squelette (bréchet).

Mensurations: dans les Grisons, la longueur moyenne de l'aile des aigles adultes est de 622 mm chez 22 ♂ et de 679 mm chez 22 ♀ (tab. 23). Les aigles juvéniles ont une plus longue queue que les aigles plus âgés. Ceci est aussi valable pour l'aile du ♂; par contre, les ♀ adultes ont les ailes les plus longues. Les ♂ adultes sont en moyenne juste 300 g plus légers que les ♂ immatures ou subadultes (tab. 24). Les aigles des Grisons sont plutôt grands en comparaison avec ceux d'autres parties de la zone de répartition, par exemple d'Amérique du Nord (tab. 25).

Dynamique de population: si l'on tient compte de tous les facteurs de la dynamique de population, on peut expliquer intégralement les plus récents développements des effectifs d'aigles des Grisons: une augmentation marquée de la production dans la première moitié des années quatre-vingt a été suivie dans la deuxième moitié des années quatre-vingt par une augmentation en poussée du nombre de couples cantonnés, elle-même suivie dès 1990 d'une augmentation du nombre de victimes de combats (fig. 72). Ce développement spécifique se différencie de celui observé dans le canton de Berne, dans l'ouest de la Suisse (fig. 73).

Régulation de la population: la population d'aigles dans les Grisons est soumise à une forte concurrence intraspécifique, qui limite l'accès individuel aux ressources. L'Aigle royal est un stratège K prononcé: vivant longtemps, il est disposé à utiliser les ressources de manière durable, en se soustrayant à leur influence quantitative. La limitation des effec-

tifs se base sur trois principes (fig. 74): (1) la territorialité conduit à une limitation spatiale de l'effectif des couples, (2) les aigles isolés induisent un stress territorial, dépendant de leur densité et amoindrissent le succès de reproduction, (3) les agressions intraspécifiques accroissent la mortalité. En tant que ressource centrale, la nourriture a souvent une influence indirecte sur la limitation de la population. Le facteur «nourriture» est cependant encore mal compris chez l'Aigle royal des Alpes. La densité de couples, la grandeur du territoire, la natalité et la mortalité sont par ailleurs aussi déterminées par d'autres facteurs (p. ex. l'interférence entre les oiseaux territoriaux et les oiseaux isolés) qui se superposent à la relation avec les ressources alimentaires.

Synécologie: l'Aigle royal est le seul grand prédateur qui a supporté sans séquelle les campagnes d'extermination passées. C'est le grand prédateur le plus important dans de vastes régions des Alpes. Dans les Alpes à haute altitude, l'aigle est même naturellement le seul chasseur régulier d'ongulés. Son influence quantitative est cependant insignifiante car l'effet de prédation est bien réparti (tab. 27).

Protection: les Grisons hébergent un tiers des effectifs suisses d'Aigle royal et juste 10 % de la population alpine. Les Alpes représentent l'espace continu de haute qualité naturelle le plus important en Europe centrale et offrent à l'Aigle royal des conditions de vie excellentes. Grâce aux conditions favorables de l'habitat naturel, les prévisions pour la survie à long terme de l'espèce dans les Alpes sont bonnes. Il est bien sûr nécessaire que les mesures de protection soient maintenues sans limitation. Il en va non seulement de la protection de l'espèce mais aussi de celle de l'habitat.

Literatur

- ALLAVENA, S., M. PANELLA, M. PELLEGRINI & A. ZOCCHI (1987): Status e protezione dell'Aquila reale nell'Appennino centrale. In: N. BACCETTI & M. SPAGNESI (Hrsg.): Rapaci mediterranei III. Suppl. Ric. Biol. Selvaggina 12: 7-15.
- (1991): L'Aquila reale nell'Appennino centrale: Distribuzione, andamento riproduttivo e problemi di conservazione. In: M. FASOLA (Hrsg.): Atti II seminario Italiano censimenti faunistici dei vertebrati (6.-9. 4. 1989, Brescia). Suppl. Ric. Biol. Selvaggina 16: 259-262.
- ANDERSSON, M. & R. Å. NORBERG (1981): Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. Biol. J. Linnean. Soc. 15: 105-130.
- Anon. (1902): Raum für Alle hat die Erde! Orn. Beob. 1: 19-21.
- ARROYO, B., E. FERREIRO & V. GARZA (1990): El Aguila real (*Aquila chrysaetos*) en España. Censo, distribución, reproducción y conservación. Madrid: ICONA, Serie Técnica.
- ASCHWANDEN, A., M. BECK, C. HÄBERLI, M. KIENE, A. ROESCH, R. SIE & M. STUTZ (1996): Klimatologie der Schweiz, Klimatologie 1961-1990, H. 2, Bd. 1-4. Zürich: Schweiz. Meteorol. Anst.
- AUSTRUY, J.-C. & J.-M. CUGNASSE (1981): L'Aigle royal, *Aquila chrysaetos*, dans le Massif Central. Nos Oiseaux 36: 133-142.
- BAHAT, O. (1991): Choice of directional exposure of Golden Eagle nests in the arid areas of Israel. Isr. J. Zool. 37: 170-171.
- BAKER, K. (1993): Identification guide to European non-passerines. BTO Guide 24. Thetford: British Trust for Ornithology.
- BANDERET, G. & P.-A. RAVUSSIN (1993): Aigle royal / Steinadler. In: Atlas des oiseaux nicheurs du canton de Fribourg. Fribourg: Cercle Ornithologique de Fribourg. S. 82-83.
- BATES, J. W. & M. O. MORETTI (1994): Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*) population ecology in eastern Utah. Great Basin Nat. 54: 248-255.
- BAUMGART, W. & D. ZENKER (1969): Steinadler und Würgfalke. Bei der Beizjagd und Haltung im Freiflug. Falke 16: 416-425.
- BEAUD, P. & J.-M. BEAUD (1995): Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) et parapentes. Nos Oiseaux 43: 243-245.
- BEAUD, P., F. MANUEL & E. BEAUD (1995): Les oiseaux du Pays-d'Enhaut. Atlas des oiseaux nicheurs. La Chaux-de-Fonds: Nos Oiseaux, Société romande pour l'étude et la protection des oiseaux.
- BERGERUD, A. T., W. WYETT & B. SNIDER (1983): The role of wolf predation in limiting a moose population. J. Wildl. Manage. 47: 977-988.
- BERGO, G. (1984): Population size, spacing and age structure of Golden Eagle *Aquila chrysaetos* (L.) in Hordaland, West Norway. Fauna norv. Ser. C, Cinclus 7: 106-108.
- (1987): Eagles as predators on livestock and deer. Fauna norv. Ser. C, Cinclus 10: 95-102.
- (1988): Trios in the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* (L.). Fauna norv. Ser. C, Cinclus 11: 40-44.
- BESSON, J. (1967): Notes sur la reproduction de quatre couples d'Aigles royaux dans les Alpes-maritimes en 1966. Alauda 35: 49-61.
- BEZZEL, E. (1982): Anmerkungen und Ergänzungen zur «Avifauna Bavariae». Garmischer vogelkdl. Ber. 11: 43-58.
- (1994): Situation und Bestand des Steinadlers (*Aquila chrysaetos*) in Deutschland. J. Orn. 135: 113-115.
- BEZZEL, E. & H.-J. FÜNFBÜCK (1994): Brutbiologie und Populationsdynamik des Steinadlers (*Aquila chrysaetos*) im Werdenfelser Land/Oberbayern. Acta ornithoecol. 3: 5-32.
- (1995): Alpine Steinadler *Aquila chrysaetos* durch Bleivergiftung gefährdet? J. Orn. 136: 294-296.
- BLOOM, P. H., J. M. SCOTT, O. H. PATTEE & M. R. SMITH (1989): Lead contamination of Golden Eagles *Aquila chrysaetos* within the range of the California Condor *Gymnogyps californianus*. In: B.-U. MEYBURG & R. D. CHANCELLOR (Hrsg.): Raptors in the modern world. Proceedings of the III world conference on birds of prey and owls (22.-27. 3. 1987, Eilat). Berlin, London und Paris: World Working Group on Birds of Prey and Owls. S. 481-482.
- BOCCA, M. (1989): Status del Biancone (*Circaetus gallicus*), dell'Aquila reale (*Aquila chrysaetos*) e del Pellegrino (*Falco peregrinus*) in Valle d'Aosta. Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino 7: 163-183.
- BORTOLOTTI, G. R. (1984): Age and sex size variation in Golden Eagles. J. Field Ornithol. 55: 54-66.
- BREITENMOSER, U. & H. HALLER (1987): Zur Nahrungsökologie des Luchses *Lynx lynx* in den schweizerischen Nordalpen. Z. Säugetierkunde 52: 168-191.
- BRICHETTI, P. (1982): Uccelli del bresciano. Guida ornitologica dell'avifauna bresciana. Amministrazione Provinciale di Brescia. Assessorato Agricoltura, Caccia e Pesca. Tipolito F.lli Geroldi.
- BRODEUR, S., R. DÉCARIE, D. M. BIRD & M. FULLER (1996): Complete migration cycle of Golden

- Eagles breeding in northern Quebec. *Condor* 98: 293–299.
- BROWN, D. & P. ROTHERY (1978): Randomness and local regularity of points in a plane. *Biometrika* 65: 115–122.
- BROWN, L. H. & A. WATSON (1964): The Golden Eagle in relation to its food supply. *Ibis* 106: 78–100.
- BRUDERER, B. (1976): Unter welchen Umständen greifen Steinadler *Aquila chrysaetos* Flugzeuge an? *Orn. Beob.* 73: 29–30.
- BUB, H. (1974): Vogelfang und Vogelberingung, Teil 3. 3. Aufl. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag (Neue Brehm-Bücherei 389).
- BUCHLI, C. (1970): Zur Brut- und Ernährungsbiologie des Steinadlers im Münstertal. *Dipl. arb. Zool. Inst. Univ. Zürich.*
- BÜHLER, U. (1991): Populationsökologie des Sperbers *Accipiter nisus* L. in der Schweiz – Ein Predator in einer mit chemischen Rückständen belasteten Umwelt. *Orn. Beob.* 88: 341–452.
- BÜHLER, U. & P.-A. OGGIER (1987): Bestand und Bestandsentwicklung des Habichts *Accipiter gentilis* in der Schweiz. *Orn. Beob.* 84: 71–94.
- BUSER, M. (1979): Jungadler überwintert im Jura. *Orn. Beob.* 76: 227.
- CAMEN, A. (1953): Igl catscheder: Niclà Conrad Lozza. In: *Varsacants fegls da Murmarera. Igl Noss Sulom* 32: 53–56.
- (1962): Berühmte Bündner Jäger des vergangenen Jahrhunderts. In: *50 Jahre Bündner Kantonaler Patentjägerverband 1913–1963*: 39–43.
- CLOUET, M. & C. COULOUY (1994): Aigle royal *Aquila chrysaetos*. In: D. YEATMAN-BERTHELOT & G. JARRY (Hrsg.): *Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France 1985–1989*. Paris: Société Ornithologique de France. S. 196–197.
- CLOUET, M. & J.-L. GOAR (1981): Comparaison entre l'écologie de deux populations d'Aigles royaux *Aquila chrysaetos* du Midi de la France: Pyrénées et Languedoc. *Rapaces méditerranéens* (Ann. du CROP 1). Aix en Provence: Centre de Recherche Ornithologique de Provence. S. 88–91.
- CLOUET, M. & J. P. POMPIDOR (1987): L'Aigle royal dans les Pyrénées françaises. In: *L'Aigle royal (Aquila chrysaetos) en Europe. Actes du 1er colloque international sur l'Aigle royal en Europe* (13.–15. 6. 1986, Arvieux). Briançon: Maison de la Nature. S. 83–85.
- COAZ, C. (1930): Zählung der in Graubünden horstenden Steinadler. *Bündnerisches Monatsblatt*: 331–335.
- COCKBURN, A. (1995): *Evolutionsökologie*. Stuttgart, Jena and New York: Gustav Fischer Verlag.
- COLLOPY, M. W. (1983): A comparison of direct observations and collections of prey remains in determining the diet of Golden Eagles. *J. Wildl. Manage.* 47: 360–368.
- COLLOPY, M. W. & T. C. EDWARDS (1989): Territory size, activity budget, and role of undulating flight in nesting Golden Eagles. *J. Field Ornithol.* 60: 43–51.
- CONRAD VON BALDENSTEIN, T. (1981): *Vogelbauer. Nebst Anmerkungen über die Naturgeschichte der in demselben enthaltenen Vögel, welche alle nach der Natur gezeichnet und beschrieben nach eigenen Beobachtungen 1811–1868*. Chur: Calven-Verlag.
- CORTI, U. A. (1959): *Die Brutvögel der deutschen und österreichischen Alpenzone*. Chur: Verlag Bischofberger & Co.
- COULOUY, C. (1987): L'Aigle royal dans le Parc National des Ecrins. In: *L'Aigle royal (Aquila chrysaetos) en Europe. Actes du 1er colloque international sur l'Aigle royal en Europe* (13.–15. 6. 1986, Arvieux). Briançon: Maison de la Nature. S. 61–66.
- CRAIG, T. H., J. W. CONNELLY, E. H. CRAIG & T. L. PARKER (1990): Lead concentrations in Golden and Bald eagles. *Wilson Bull.* 102: 130–133.
- CRAMP, S. & K. E. L. SIMMONS (1980): *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*, Bd. 2: *Hawks to Bustards*. Oxford, London and New York: Oxford University Press.
- CUGNASSE, J. M. & J. C. AUSTRUY (1987): L'Aigle royal dans le Massif Central. In: *L'Aigle royal (Aquila chrysaetos) en Europe. Actes du 1er colloque international sur l'Aigle royal en Europe* (13.–15. 6. 1986, Arvieux). Briançon: Maison de la Nature. S. 79–82.
- DAUT, K. (1923): Der Steinadler, *Aquila chr. chrysaetos*. *Orn. Beob.* 21: 32–36.
- DAVIES, R. A. G. & J. C. VOGEL (1992): Radiocarbon dating of sticks from a Black Eagle nest in the Karoo, South Africa. *Gabar* 7: 24–25.
- DELIBES, M., F. AMORES & J. CALDERÓN (1975): Tamaño de la puesta y mortalidad entre los pollos del Aguila real ibérica (*Aquila chrysaetos homeyeri*). *Doñana Acta Vertebr.* 2: 179–191.
- DELIBES, M., J. CALDERÓN & F. HIRALDO (1975): Selección de presa y alimentación en España del Aguila real (*Aquila chrysaetos*). *Ardeola* 21 (Especial): 285–303.
- DEMENT'EV, G. P. & N. A. GLADKOV (1966): *Birds of the Soviet Union*, Bd. 1. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations.
- DENNIS, R. (1983): Probable polygyny by Golden Eagle. *Brit. Birds* 76: 310–311.
- DENNIS, R. H., P. M. ELLIS, R. A. BROAD & D. R. LANGSLOW (1984): The status of the Golden Eagle in Britain. *Brit. Birds* 77: 592–607.
- DEPPE, H.-J. (1974): Zum Vorkommen des Steinadlers (*Aquila chrysaetos*) in der mitteleuropäischen Tiefebene zwischen Ems und Memel. *Vogelwelt* 95: 201–227.
- DESMET, J.-F., C. COULOUY, J. BLONDEL & C. LAVIGNE (1994): Quatre jeunes d'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) s'envolent de la même aire dans les Alpes françaises. *Nos Oiseaux* 42: 305–310.
- DIDELOT-VICARI, C. & T. SCHMID (1996): Chronique ornithologique romande: le printemps et la nidification en 1994. *Nos Oiseaux* 43: 309–328.
- DIXON, J. B. (1937): The Golden Eagle in San Diego County, California. *Condor* 39: 49–56.
- EIBERLE, K. (1972): *Lebensweise und Bedeutung des*

- Luchses in der Kulturlandschaft. Dargestellt anhand der Ausrottungsgeschichte in der Schweiz. *Mammalia depicta* 8 (Beiheft. Z. Säugetierkunde).
- ELLIS, D. H. (1979): Development of behavior in the Golden Eagle. *Wildl. Monogr.* 70.
- ENQUIST, M. & O. LEIMAR (1990): The evolution of fatal fighting. *Anim. Behav.* 39: 1–9.
- ERGERT, B. E. (1982): Adlerkönig Leo Dorn. *Jäger* 4/82: 52–55.
- (1995): Leo Dorn in Diensten des Regenten. *Die Pirsch* 4/95: 62–63.
- ERHARD, H. (1922): Das Wiederauftreten des Steinadlers in den Berchtesgadner Alpen. *Orn. Monatsber.* 30: 12–13.
- ERLINGE, S. (1987): Why do European stoats *Mustela erminea* not follow Bergmann's rule? *Holarct. Ecol.* 10: 33–39.
- ERRINGTON, P. L. (1946): Predation and vertebrate populations. *Quart. Rev. Biol.* 21: 144–177, 221–245.
- ESTÈVE, R. & J.-P. MATÉRAÇ (1987): L'Aigle royal, *Aquila chrysaetos*, en Haute-Savoie: bilan et perspectives. *Nos Oiseaux* 39: 13–24.
- ETTER, T. M. (1992): Untersuchung zur Ausrottungsgeschichte des Wolfes (*Canis lupus* L.) in der Schweiz und den benachbarten Gebieten des Auslands. *Dipl. arb. Abt. Forstwirtschaft ETH Zürich.*
- EVERETT, M. J. (1971): The Golden Eagle survey in Scotland in 1964–68. *Brit. Birds* 64: 49–56.
- FASCE, P. & L. FASCE (1988): Aquila reale (*Aquila chrysaetos*). In: T. MINGOZZI, G. BOANO & C. PULCHER (Hrsg.): *Atlante degli uccelli nidificanti in Piemonte e Val d'Aosta 1980–1984*. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali. *Monogr.* 8. S. 106–107.
- (1992): Aquila reale – *Aquila chrysaetos* (Linnaeus, 1758). In: P. BRICHETTI, P. DE FRANCESCHI & N. BACCETTI (Hrsg.): *Fauna d'Italia, Aves I: Gaviidae–Phasianidae*. Bologna: Edizioni Calderini. S. 601–611.
- FERNANDEZ, C. (1991): Variation clinale du régime alimentaire et de la reproduction chez l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos* L.) sur le versant sud des Pyrénées. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 46: 363–371.
- FERRER, M. (1993): Juvenile dispersal behaviour and natal philopatry of a long-lived raptor, the Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti*. *Ibis* 135: 132–138.
- FISCHER, W. (1976): Steinadler, Kaffern- und Keilschwanzadler. *Aquila chrysaetos*, *A. verreauxi*, *A. audax*. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag (Neue Brehm-Bücherei 500).
- FÖHN, P. & E. BECK (1991): Schnee und Lawinen in der Region Davos. In: Schnee und Lawinen in den Schweizer Alpen Winter 1989/90. *Winterber. Eidg. Inst. Schnee- und Lawinenforsch. Weissflujoch/Davos* 54. S. 30–45.
- FRAMARIN, F. (1986): Notes complémentaires sur la répartition et la nidification de l'Aigle royal, *Aquila chrysaetos*, dans le Parc national du Grand Paradis, Italie. *Nos Oiseaux* 38: 257–262.
- FRIEDMANN, H. (1950): The birds of North and Middle America, Teil 11: Cathartidae–Falconidae. *U. S. Nat. Mus. Bull.* 50.
- GAMAUF, A. (1991): Greifvögel in Österreich. Bestand–Bedrohung–Gesetz. Wien: Umweltbundesamt *Monogr.* 29.
- GARGETT, V. (1990): The Black Eagle. *Randburg: Acom Books; Halfway House: Russel Friedman Books.*
- GASAWAY, W. C., R. D. BOERTJE, D. V. GRANGAARD, D. G. KELLEYHOUSE, R. O. STEPHENSON & D. G. LARSEN (1992): The role of predation in limiting moose at low densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. *Wildl. Monogr.* 120.
- GASAWAY, W. C., R. O. STEPHENSON, J. L. DAVIS, P. E. K. SHEPHERD & O. E. BURRIS (1983): Interrelationships of wolves, prey, and man in interior Alaska. *Wildl. Monogr.* 84.
- GEISTER, I. (1995): *Ornitološki atlas Slovenije*. Ljubljana: DZS.
- GESSNER, C. (1557): *Vogelbuch*. Darin die art natur vnd eigenschafft aller vöglen sampt jrer waren Contrafactur angezeigt wirt. Zürich: C. Froschouer.
- GIRTANNER, A. (1870): Beitrag zur Naturgeschichte des Bartgeiers der Centralalpenkette (*Gypaetos alpinus*). *Ber. über die Thätigkeit der St. Gallischen naturwiss. Ges.* 1869–70: 147–244.
- (1879): Drei rhätische Jägergestalten aus guter Zeit: Giachem Küng, Gian Marchet Colani, Giachem Filli. Trier: Verlag Buchhandlung F. Lintz.
- (1882): Die Kämpfe der Steinadler (*Aquila fulva* L.). *Zool. Garten* 23: 321–326.
- GJERSHAUG, J. O. (1996): Breeding success and productivity of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* in Central Norway, 1970–1990. In: B.-U. MEYBURG & R. D. CHANCELLOR (Hrsg.): *Eagle studies*. Berlin, London und Paris: World Working Group on Birds of Prey and Owls. S. 475–482.
- GLOGER, C. W. L. (1860): Die grössere Länge der Schwung- und Schwanzfedern bei den jungen Adlern. *J. Orn.* 8: 209–211.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau: Verlag Aargauer Tagblatt.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1980): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. 9: Columbiformes–Piciformes. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1971): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. 4: Falconiformes. Frankfurt a.M.: Akademische Verlagsgesellschaft.
- (1973): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. 5: Galliformes und Gruiformes. Frankfurt a.M.: Akademische Verlagsgesellschaft.
- GORDON, S. (1955): *The Golden Eagle. King of birds*. London: Collins.
- GOTTSCHALK, F. (1990): *Cumportamaint da l'Aglija «Aquila chrysaetos» in Val Susasca durant la stà 1990: dinamica dals svouls aint il spazi d'acziun e la vita aint il gnieu. Lavur da patenta al seminari da magisters Cuoir.*
- GREEN, R. E. (1996): The status of the Golden Eagle

- in Britain in 1992. *Bird Study* 43: 20–27.
- GRUBAČ, B. R. (1988): The Golden Eagle (*Aquila chrysaetos chrysaetos*) in south-eastern Yugoslavia. *Larus* 38–39: 95–135.
- GRUBB, T. G., W. W. BOWERMAN & P. H. HOWEY (1994): Tracking local and seasonal movements of wintering Bald Eagles *Haliaeetus leucocephalus* from Arizona and Michigan with satellite telemetry. In: B.-U. MEYBURG & R. D. CHANCELLOR (Hrsg.): Raptor conservation today. Proceedings of the IV world conference on birds of prey and owls (10.–17. 5. 1992, Berlin), Berlin, London und Paris: World Working Group on Birds of Prey and Owls / The Pica Press. S. 347–358.
- GUTERSOHN, H. (1971): Geographie der Schweiz, Bd. 2: Alpen 1. Teil. Wallis, Tessin, Graubünden. 2. Aufl. Bern: Kümmerly + Frey, Geographischer Verlag.
- HAAS, D. (1995): Über die illegale Verfolgung von Greifvögeln in Baden-Württemberg. Neue Fälle, Diskussion. *Orn. Schnellmitt. Bad.-Württ. N.F.* 47: 56–63.
- HAGEN, Y. (1942): Totalgewichts-Studien bei norwegischen Vogelarten. Unter besonderer Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse bei Raubvögeln, Eulen und Waldhühnern. *Arch. Naturgesch. N.F.* 11: 1–173.
- HALLER, H. (1975): Rudolf Domenico Melcher. *Nekrolog. Orn. Beob.* 72: 113–114.
- (1978): Zur Populationsökologie des Uhus *Bubo bubo* im Hochgebirge: Bestand, Bestandesentwicklung und Lebensraum in den Rätischen Alpen. *Orn. Beob.* 75: 237–265.
- (1982): Raumorganisation und Dynamik einer Population des Steinadlers *Aquila chrysaetos* in den Zentralalpen. *Orn. Beob.* 79: 163–211.
- (1983): Die Thermikabhängigkeit des Bartgeiers *Gypaetus barbatus* als mögliche Mitursache für sein Aussterben in den Alpen. Dargestellt anhand vergleichender Beobachtungen an Schneegeier *Gyps himalayensis*, Bartgeier und Steinadler *Aquila chrysaetos* im Himalaya. *Orn. Beob.* 80: 263–272.
- (1988): Zur Bestandsentwicklung des Steinadlers *Aquila chrysaetos* in der Schweiz, speziell im Kanton Bern. *Orn. Beob.* 85: 225–244.
- (1992): Zur Ökologie des Luchses *Lynx lynx* im Verlauf seiner Wiederansiedlung in den Walliser Alpen. *Mammalia depicta* 15 (Beiheft Z. Säugetierkunde).
- (1994): Der Steinadler *Aquila chrysaetos* als Brutvogel im schweizerischen Alpenvorland: Ausbreitungstendenzen und ihre populationsökologischen Grundlagen. *Orn. Beob.* 91: 237–254.
- (1996): Prädation und Unfälle beim Steinbock *Capra ibex* im Engadin. *Z. Jagdwiss.* 42: 26–35.
- HALLER, H. & U. BREITENMOSER (1986): Zur Raumorganisation der in den Schweizer Alpen wiederangesiedelten Population des Luchses (*Lynx lynx*). *Z. Säugetierkunde* 51: 289–311.
- HALLER, H. & P. SACKL (1997): Golden Eagle *Aquila chrysaetos*. In: The EBCC atlas of European breeding birds. Im Druck.
- HALLER, R. (1996): Homerange- und Habitatanalysen. Entwicklung von Methoden zur Nutzung von Geographischen Informationssystemen in der Wildforschung. Dipl. arb. Geogr. Inst. Univ. Zürich.
- HENNINGER, C., G. BANDERET, T. BLANC & R. CANTIN (1986): Situation de l'Aigle royal dans une partie des Préalpes suisses. *Nos Oiseaux* 38: 315–322.
- HOFER, S. & P. INGOLD (1984): Die Pfiffe des Alpenmurmeltiers. Form und Auftreten im Zusammenhang mit der Feindvermeidung. *Rev. suisse Zool.* 91: 861–865.
- HUBOUX, R. (1984a): La reproduction de l'Aigle royal *Aquila chrysaetos* dans les Alpes du Sud et en Provence. *Bull. Cent. Rech. Orn. Provence* 6: 22–24.
- (1984b): Contribution à une meilleure connaissance du régime alimentaire de l'Aigle royal *Aquila chrysaetos* en période de reproduction pour les Alpes du Sud et de la Provence. *Bull. Cent. Rech. Orn. Provence* 6: 30–34.
- IKEDA, Y. (1991): The status of Golden Eagles in Hokuriku, Japan. In: N. MARUYAMA et al. (Hrsg.): Wildlife conservation. Present trends and perspectives for the 21st century. Proceedings of the international symposium on wildlife conservation – The V international congress of ecology (Intecol '90) (21.–25. 8. 1990, Tsukuba und Yokohama). S. 178–180.
- IKEDA, Y., Y. UEUMA, K. KATO & M. YAMAMOTO (1986): Diet of the Japanese Golden Eagle in the Hakusan Range, Ishikawa Prefecture. *Ann. Rep. Hakusan Nat. Cons. Ctr.* 13: 17–29 (japanisch mit englischen Texten).
- ISELIN, H. & E. HÄMMERLE (1960): Beobachtungen am Adlerhorst: Der Nahrungsbedarf zweier Jungadler. *Orn. Beob.* 57: 129–132.
- JACQUAT, B. (1976): Beträchtliches Alter eines freilebenden Steinadlers *Aquila chrysaetos*. *Orn. Beob.* 73: 28–29.
- JENNY, D. (1992): Bruterfolg und Bestandsregulation einer alpinen Population des Steinadlers *Aquila chrysaetos*. *Orn. Beob.* 89: 1–43.
- JORDANO, P. (1981): Relaciones interespecíficas y coexistencia entre el Aguila real (*Aquila chrysaetos*) y el Aguila perdicera (*Hieraaëtus fasciatus*) en Sierra Morena Central. *Ardeola* 28: 67–87.
- KEATING, K. A., W. G. BREWSTER & C. H. KEY (1991): Satellite telemetry: performance of animal-tracking systems. *J. Wildl. Manage.* 55: 160–171.
- KEMP, A. C. (1977): Some marking methods used on a variety of southern African raptors. *Safring News* 6 (1): 38–43.
- KENWARD, R. (1987): Wildlife radio tagging. Equipment, field techniques and data analysis. London, San Diego and New York: Academic Press.
- KROPIL, R. & M. MAJDA (1996): Causes of low productivity in the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* in the Central West Carpathians. In: B.-U. MEYBURG & R. D. CHANCELLOR (Hrsg.): Eagle studies. Berlin, London und Paris: World Working Group on Birds of Prey and Owls. S. 489–494.
- KRÜGER, O. & U. STEFENER (1996): Nahrungsökolo-

- gie und Populationsdynamik des Habichts *Accipiter gentilis* im östlichen Westfalen. Vogelwelt 117: 1–8.
- LACY, R. C. (1987): Loss of genetic diversity from managed populations: interacting effects of drift, mutation, immigration, selection, and population subdivision. *Conservation Biology* 1: 143–158.
- (1992): The effects of inbreeding on isolated populations: are minimum viable population sizes predictable? In: P. L. FIEDLER & S. K. JAIN (Hrsg.): *Conservation biology. The theory and practice of nature conservation, preservation, and management*. New York und London: Chapman and Hall. S. 277–296.
- LEFRANC, M. N. & W. S. CLARK (1983): Working bibliography of the Golden Eagle and the genus *Aquila*. Washington D.C.: National Wildlife Federation; Scientific and Technical Series 7.
- LINK, H. (1986): Untersuchungen am Habicht (*Accipiter gentilis*). Habitatwahl, Ethologie, Populationsökologie. DFO-Schriftenreihe, H. 2. Blomberg: Deutscher Falkenorden, Bund für Falknerei, Greifvogelschutz und Greifvogelkunde.
- LOEW, F. & G. SANTANTONIO (1993): Der mit dem Adler jagt. GEO 11/93: 14–28.
- MAGRINI, M., B. RAGNI & L. ARMENTANO (1987): L'Aigle royal dans la partie centrale des Appennins. In: L'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) en Europe. Actes du 1er colloque international sur l'Aigle royal en Europe (13.–15. 6. 1986, Arvieux). Briançon: Maison de la Nature. S. 29–32.
- MARQUISS, M., D. A. RATCLIFFE & R. ROXBURGH (1985): The numbers, breeding success and diet of Golden Eagles in southern Scotland in relation to changes in land use. *Biol. Conserv.* 34: 121–140.
- MARTINOT, J.-P. (1983): L'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) dans le Département de la Savoie, plus particulièrement dans le Parc National de la Vanoise (France). *Trav. sci. Parc national Vanoise* 13: 175–181.
- MATHIEU, R. & J.-P. CHOISY (1982): L'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) dans les Alpes méridionales françaises de 1964 à 1980. *Bièvre* 4: 1–32.
- MCGAHAN, J. (1968): Ecology of the Golden Eagle. *Auk* 85: 1–12.
- MESSIER, F. (1985): Solitary living and extraterritorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. *Can. J. Zool.* 63: 239–245.
- (1994): Ungulate population models with predation: a case study with the north american moose. *Ecology* 75: 478–488.
- MESSIER, F. & M. CRÊTE (1985): Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia* (Berlin) 65: 503–512.
- METZ, C. (1990): Der Bär in Graubünden. Eine Dokumentation. Disentis: Desertina Verlag.
- MEYBURG, B.-U., W. SCHELLER & C. MEYBURG (1995): Zug und Überwinterung des Schreiadlers *Aquila pomarina*: Satellitentelemetrische Untersuchungen. *J. Orn.* 136: 401–422.
- MICHEL, S. (1987): L'Aigle royal dans le Queyras. In: L'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) en Europe. Actes du 1er colloque international sur l'Aigle royal en Europe (13.–15. 6. 1986, Arvieux). Briançon: Maison de la Nature. S. 73–78.
- MILLSAP, B. A. & S. L. VANA (1984): Distribution of wintering Golden Eagles in the eastern United States. *Wilson Bull.* 96: 692–701.
- MODER, S., F. GRIMM, J. KÖSTERS & D. STIEFEL (1984): Tauben mit implantierten Bleiprojektilen. Beeinflussung der delta-Aminolävulinsäure-Dehydratase und Beurteilung der Korrosion. *Tierärztl. Prax.* 12: 185–190.
- MOLLHAGEN, T. R., R. W. WILEY & R. L. PACKARD (1972): Prey remains in Golden Eagle nests: Texas and New Mexico. *J. Wildl. Manage.* 36: 784–792.
- MORNEAU, F., S. BRODEUR, R. DÉCARIE, S. CARRIÈRE & D. M. BIRD (1994): Abundance and distribution of nesting Golden Eagles in Hudson Bay, Québec. *J. Raptor Res.* 28: 220–225.
- MOSHER, J. A. & C. M. WHITE (1976): Directional exposure of Golden Eagle nests. *Can. Field-Nat.* 90: 356–359.
- MÜLLER, J. P. (1986): Das Murmeltier. Disentis: Desertina Verlag.
- MÜLLER, J. P., G. ACKERMANN & H. JENNY (1988): Die Lebensbedingungen ausgewählter Wildtierarten im MAB-Testgebiet Davos. Schlussber. Schweiz. MAB-Programm 34.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1975): Steinadlerkämpfe in Graubünden. *Orn. Beob.* 72: 115–116.
- MURIE, A. (1944): The wolves of Mount McKinley. Washington: U. S. Government Printing Office.
- NÉMETH, F. (1941): Contribution à la connaissance de la morphologie externe des espèces du genre *Aquila* au Maroc. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc* 21: 77–79.
- NEWTON, I. (1979): Population ecology of raptors. Berkhamsted: T & A D Poyser.
- (1986): The Sparrowhawk. Calton: T & A D Poyser.
- (1991): Population limitation in birds of prey: a comparative approach. In: C. M. PERRINS, J.-D. LEBRETON & G. J. M. HIRONS (Hrsg.): *Bird population studies. Relevance to conservation and management*. Oxford, New York und Tokyo: Oxford University Press. S. 3–21.
- (1992): Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behaviour. *Biol. Rev.* 67: 129–173.
- (1993): Causes of breeding failure in wild raptors: a review. In: P. T. REDIG, J. E. COOPER, J. D. REMPLE & D. B. HUNTER (Hrsg.): *Raptor biomedicine*. Minneapolis: University of Minnesota Press. S. 62–71.
- NIEVERGELT, B. (1966): Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum. Ein ökologischer Vergleich. *Mammalia depicta* (Beiheft Z. Säugetierkunde).
- NOWAK, E. (1991): Satellitentelemetrie im Dienste des Schutzes wandernder Vogelarten. *Natur und Landschaft* 66: 475–481.
- OGGIER, P.-A. (1994): Connaître la nature en Valais, No. 3: La faune. Martigny: Editions Pillet.
- PALMER, R. S. (1988): Handbook of North American

- birds, Bd. 5: Accipitridae (2. Teil) – Falconidae. New Haven und London: Yale University Press.
- PAULSEN, M. (1991): Hat der Steinadler (*Aquila chrysaetos*) den Schwarzwald wiederbesiedelt? Orn. Jh. Bad.-Württ. 7: 133–144.
- PEDRINI, P. (1991): Ecologia riproduttiva e problemi di conservazione dell'Aquila reale (*Aquila chrysaetos*) in Trentino (Alpi centro orientali). In: A. MONTMAGGIORI (Hrsg.): Atti V convegno Italiano di ornitologia (4.–8. 10. 1989, Bracciano). Suppl. Ric. Biol. Selvaggina 17: 365–369.
- PENDLETON, B. A. GIRON, B. A. MILLSAP, K. W. CLINE & D. M. BIRD (1987): Raptor management techniques manual. Washington D.C.: National Wildlife Federation; Scientific and Technical Series 10.
- PENNYCUICK, C. J. (1972): Soaring behaviour and performance of some East African birds, observed from a motor-glider. Ibis 114: 178–218.
- PFISTER, H. P. (1993): Zur Situation des Feldhasen in der Schweiz. Ber. der St. Gallischen Naturwiss. Ges. 86: 167–183.
- PHILLIPS, R. L. & A. E. BESKE (1990): Distribution and abundance of Golden Eagles and other raptors in Campbell and Converse Counties, Wyoming. United States Department of the Interior: Fish and Wildlife Technical Report 27.
- PHILLIPS, R. L., T. P. MCENEANEY & A. E. BESKE (1984): Population densities of breeding Golden Eagles in Wyoming. Wildl. Soc. Bull. 12: 269–273.
- PHILLIPS, R. L., A. H. WHEELER, J. M. LOCKHART, T. P. MCENEANEY & N. C. FORRESTER (1990): Nesting ecology of Golden Eagles and other raptors in southeastern Montana and northern Wyoming. United States Department of the Interior: Fish and Wildlife Technical Report 26.
- POOLE, K. G. & R. G. BROMLEY (1988): Interrelationships within a raptor guild in the central Canadian Arctic. Can. J. Zool. 66: 2275–2282.
- PRIMACK, R. B. (1993): Essentials of conservation biology. Sunderland: Sinauer Associates.
- RAMEL, U. (1988): Zusammenstoss mit einem Adler. König der Lüfte auf Gegenkurs. AERO-REVUE 12/88: 20–21.
- RAUCH, A. (1937): Der Steinbock wieder in den Alpen. Zürich und Leipzig: Orell Füssli Verlag.
- RITCHIE, R. J. & J. A. CURATOLO (1982): Notes on Golden Eagle productivity and nest site characteristics, Porcupine River, Alaska, 1979–1982. Raptor Research 16: 123–128.
- ROHNER, C. (im Druck): Non-territorial «floaters» in great horned owls: space use during a cyclic peak of snowshoe hares. Anim. Behav.
- SAUROLA, P. (1981): Maa- ja merikotkan muutosta rengaslöytöjen valossa. Lintumies 16: 173–177.
- SCHORTA, A. (1964): Rätisches Namenbuch, Bd. 2: Etymologien. Bern: Francke Verlag.
- SCHRÖDER, W. (1971): Untersuchungen zur Ökologie des Gamswildes (*Rupicapra rupicapra* L.) in einem Vorkommen der Alpen, 1. Teil. Z. Jagdwiss. 17: 113–168.
- SEMINARA, S., S. GIARRATANA & R. FAVARA (1987): L'Aigle royal en Sicile. In: L'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) en Europe. Actes du 1er colloque international sur l'Aigle royal en Europe (13.–15. 6. 1986, Arvieux). Briançon: Maison de la Nature. S. 33–36.
- SHERRINGTON, P. (1993): Golden Eagle migration in the Front Ranges of the Alberta Rocky Mountains. Birders Journal 2: 195–204.
- SHIELDS, W. M. (1987): Dispersal and mating systems: investigating their causal connections. In: B. D. CHEPKO-SADE & Z. T. HALPIN (Hrsg.): Mammalian dispersal patterns. Chicago und London: The University of Chicago Press. S. 3–24.
- SIMMONS, R. E. (1993): Effects of supplementary food on density-reduced breeding in an African eagle: adaptive restraint or ecological constraint? Ibis 135: 394–402.
- SKOGLAND, T. (1991): What are the effects of predators on large ungulate populations? Oikos 61: 401–411.
- SNYDER, N. F. R. & J. W. WILEY (1976): Sexual size dimorphism in hawks and owls of North America. Orn. Monogr. 20.
- Society for Research of Golden Eagle [Japan] (1984): Food habits of Golden Eagles in Japan. *Aquila chrysaetos* 2: 1–6 (japanisch).
- SPAAR, R. (1995): Flight behavior of steppe buzzards (*Buteo buteo vulpinus*) during spring migration in southern Israel: a tracking radar study. Isr. J. Zool. 41: 489–500.
- STAAV, R. (1990): Rekordgammal kungsörn. Vår Fågelvärld 49: 34.
- STEENHOF, K. & M. N. KOCHERT (1988): Dietary responses of three raptor species to changing prey densities in a natural environment. J. Anim. Ecol. 57: 37–48.
- STEENHOF, K., M. N. KOCHERT & J. H. DOREMUS (1983): Nesting of subadult Golden Eagles in southwestern Idaho. Auk 100: 743–747.
- STEENHOF, K., M. N. KOCHERT & M. Q. MORITSCH (1984): Dispersal and migration of southwestern Idaho raptors. J. Field Ornithol. 55: 357–368.
- STEINMÜLLER, J. R. (1821): Anmerkungen und Zusätze über Fr. Meisners und Hans Rud. Schinzens Vögel der Schweiz. Neue Alpina 1: 414–471.
- STEMMLER, C. (1932): Die Adler der Schweiz. Zürich und Leipzig: Grethlein & Co.
- (1955): Der Steinadler in den Schweizer Alpen. Schaffhausen: Selbstverlag.
- STUDER, T. & V. FATIO (1889): Katalog der Schweizerischen Vögel, 1. Lieferung: Tagraubvögel. Bern und Genf.
- SULKAVA, S., K. HUHTALA & P. RAJALA (1984): Diet and breeding success of the Golden Eagle in Finland 1958–82. Ann. Zool. Fenn. 21: 283–286.
- SUTTER, E. (1975): Zum Geschlecht kämpfender Steinadler. Orn. Beob. 72: 116–117.
- THEOBALD, G. (1863): Das Bündner Münsterthal und seine Umgebung. Geognostische Beschreibung. Jber. Natf. Ges. Graubünden (N. F.) 8: 53–97.
- THOLLAY, J. M. & J. A. MEYER (1978): Densité, taille des territoires et production dans une population d'Aigles pêcheurs *Haliaeetus vocifer* (Daudin).

- Terre et Vie 32: 203–219.
- THOMPSON, S. P., R. S. JOHNSTONE & C. D. LITTLEFIELD (1982): Nesting history of Golden Eagles in Malheur-Harney Lakes Basin, southeastern Oregon. *Raptor Research* 16: 116–122.
- TIERNBERG, M. (1977): Individuell igenkänning av kungsörn *Aquila chrysaetos* i fält samt resultat av vinterinventeringar i sydvästra Uppland. *Vår Fågelvärld* 36: 21–32.
- (1981): Diet of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* during the breeding season in Sweden. *Holarct. Ecol.* 4: 12–19.
- (1983a): Prey abundance and reproductive success of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* in Sweden. *Holarct. Ecol.* 6: 17–23.
- (1983b): Habitat and nest site features of Golden Eagle, *Aquila chrysaetos* (L.), in Sweden. *Swed. Wildl. Res.* 12: 131–163.
- (1986): Jaktmetoder, bytesval och jaktframgång hos övervintrande kungsörnar i södra Sverige. *Vår Fågelvärld* 45: 327–339.
- (1988): Åldersbestämning av kungsörn *Aquila c. chrysaetos*. *Vår Fågelvärld* 47: 321–334.
- TORMEN, G. & A. CIBIEN (1995): Ecologia e biologia riproduttiva dell'*Aquila reale Aquila chrysaetos* nelle province di Belluno e Treviso. *Avocetta* 19: 103.
- TRATZ, E. P. (1950): Das Steinadlervorkommen in Österreich. *Columba* 2: 54–55.
- TRUB, J. (1989): Reproductions perturbées de l'Aigle royal, *Aquila chrysaetos*, aux Diablerets (VD). *Nos Oiseaux* 40: 217–218.
- TSCHUDI, F. VON (1868): Das Thierleben der Alpenwelt. 8. Aufl. Leipzig: Verlagsbuchhandlung J. J. Weber.
- TSCHUPP, E. & R. TSCHUPP (1985): Die Flur- und Hofnamen von Tschappina. Chur: Terra Grischuna Buchverlag.
- URFER-HENNEBERGER, C. (1970): Neuere Beobachtungen über die Entwicklung des Schönwetterwindsystems in einem V-förmigen Alpental (Dischmatal bei Davos). *Arch. Met. Geoph. Biokl. Ser. B.* 18: 21–42.
- VAURIE, C. (1965): The birds of the Palearctic fauna. Non-Passeriformes. London: H. F. & G. Witherby.
- VIROLAINEN, E. & P. RASSI (1990): Suomen maakotkakannan kehitys 1970–1980 luvuilla. *Lintumies* 25: 59–64.
- VOGELEY, W. (1996): Zum Bruterfolg einer Steinadlerpopulation *Aquila chrysaetos* im Zentralalpen. *Orn. Beob.* 93: 35–45.
- VOSKÁR, J., A. MOŠANSKÝ & J. PALÁŠTHY (1969): Zur Bionomie und ökologischen Verbreitung des Steinadlers (*Aquila chrysaetos* L.) in der Ostslowakei. *Zool. listy* 18: 39–54.
- WANDELER, A. I. & P. LÜPS (1993): *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) – Rotfuchs. In: M. STUBBE & F. KRAPP (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas*, Bd. 5, Teil 1: Canidae, Ursidae, Procyonidae, Mustelidae 1. Wiesbaden: AULA-Verlag. S. 139–193.
- WATSON, A. (1957): The breeding success of Golden Eagles in the north-east Highlands. *Scot. Nat.* 69: 153–169.
- WATSON, A., S. PAYNE & R. RAE (1989): Golden Eagles *Aquila chrysaetos*: land use and food in northeast Scotland. *Ibis* 131: 336–348.
- WATSON, J. (1991): The Golden Eagle and pastoralism across Europe. In: D. J. CURTIS, E. M. BIGNAL & M. A. CURTIS (Hrsg.): *Birds and pastoral agriculture in Europe. Proceedings of the second European forum on birds and pastoralism* (26–30. 10. 1990, Port Erin). Peterborough: Joint Nature Conservation Committee. S. 56–57.
- (1992): Golden Eagle *Aquila chrysaetos* breeding success and afforestation in Argyll. *Bird Study* 39: 203–206.
- WATSON, J. & D. R. LANGSLOW (1989): Can food supply explain variation in nesting density and breeding success amongst Golden Eagles *Aquila chrysaetos*? In: B.-U. MEYBURG & R. D. CHANCELLOR (Hrsg.): *Raptors in the modern world. Proceedings of the III world conference on birds of prey and owls* (22.–27. 3. 1987, Eilat). Berlin, London and Paris: World Working Group on Birds of Prey and Owls. S. 181–186.
- WATSON, J., D. R. LANGSLOW & S. R. RAE (1987): The impact of land-use changes on Golden Eagles *Aquila chrysaetos* in the Scottish Highlands. Nature Conservancy Council: CSD Report 720.
- WATSON, J., A. F. LEITCH & S. R. RAE (1993): The diet of Golden Eagles *Aquila chrysaetos* in Scotland. *Ibis* 135: 387–393.
- WATSON, J., S. R. RAE & R. STILLMAN (1992): Nesting density and breeding success of Golden Eagles in relation to food supply in Scotland. *J. Anim. Ecol.* 61: 543–550.
- WEIMERSKIRCH, H., C. P. DONCASTER & F. CUENOT-CHAILLET (1994): Pelagic seabirds and the marine environment: foraging patterns of wandering albatrosses in relation to prey availability and distribution. *Proc. R. Soc. Lond. B* 255: 91–97.
- WÜST, W. (1981): *Avifauna Bavariae*, Bd. 1: Gaviiformes–Charadriiformes. München bzw. Altötting: Gebr. Geiselberger.
- ZECHNER, L. (1995): Siedlungsbiologie und Reproduktion des Steinadlers, *Aquila chrysaetos*, in den südlichen Niederen Tauern (Steiermark). *Dipl. arb. Naturwiss. Fak. Univ. Graz*.
- ZEITLER, A. (1995): Ikarus und die Wildtiere. Grundlagenstudie zum Thema Hängegleiten, Gleitsegeln und Wildtiere. *Ber. Wildbiologische Gesellschaft München e.V.*
- ZOCCHI, A. & M. PANELLA (1996): Monitoring of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* population in the Central Apennines (Italy) in 1982–1991. In: B.-U. MEYBURG & R. D. CHANCELLOR (Hrsg.): *Eagle studies*. Berlin, London und Paris: World Working Group on Birds of Prey and Owls. S. 495–503.

