

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

Bruterfolg und Bestandsregulation einer alpinen Population des Steinadlers *Aquila chrysaetos*

David Jenny

Haller (1982) erarbeitete in seiner als Ausgangslage und Vorbild dienenden Studie grundlegende Kenntnisse über Siedlungsdichte, Lebensraum und Populationsdynamik des Steinadlers in den Zentralalpen. Besonders aufschlussreich sind seine Erkenntnisse zum Thema Bestandsregulation:

Die Steinadlerpopulation befindet sich heute im Alpenraum im Bereich der Sättigung. Einer weiteren Dichtezunahme schienen schon vor 10 Jahren Grenzen gesetzt. Überdies wurden Regulationseffekte (limitierend wirkende dichteabhängige Faktoren) vermutet, die sich direkt auf die Produktivität auswirken.

Für mehrere Territorien ist bekannt, dass der Bruterfolg früher wesentlich besser war als heute. Die Nachwuchsrate in der alpinen Steinadlerpopulation war vor 50 Jahren fast doppelt so hoch wie heute, trotz des damals geringeren Beutetierangebotes. Wegen der direkten menschlichen Verfolgung war der Bestand zu dieser Zeit jedoch nur etwa halb so gross (Haller 1988). Bis in die sechziger und siebziger Jahre wuchs die Population dank der Durchsetzung von Schutzbestimmungen stetig. Seither blieb die Brutpaardichte im Alpenraum \pm konstant, hingegen verminderte sich die Nachwuchsrate.

Das Angebot an Beutetieren (im Sommer in erster Linie Murmeltiere, im Winter Schalenwild) ist im Alpenraum durchwegs günstig. Auch das Nistplatzangebot ist kaum limitierend. Der im Durchschnitt schlechte Bruterfolg von 0,43 Jungen pro

Paar und Jahr (Mittelbünden/Engadin 1973–82; Haller 1982) scheint vielmehr im Zusammenhang mit dem Einfluss unverpaarter, umherstreifender Einzeladler zu stehen. Auseinandersetzungen zwischen benachbarten Brutpaaren sind selten, hingegen kommt es in Gebieten mit vermehrtem Einzeladlerdurchzug oft zu territorialen Aktionen zwischen Brutpaaren (BP) und Einzelvögeln. Sind derartige Auseinandersetzungen häufig, ist die Brutaktivität der Paare bzw. ihr Bruterfolg offenbar vermindert.

Durch detaillierte Untersuchungen des Geschehens am Horst und Beobachtungen zur Häufigkeit umherstreifender Einzeladler wurde in dieser Studie folgenden Fragen nachgegangen:

(1) Wie wirken sich Störungen durch ins Territorium einfliegende Fremdadler konkret auf Brutfürsorge bzw. Bruterfolg aus?

(2) Welche Ursachen bewirken die von Paar zu Paar grossen Unterschiede bezüglich Bruterfolg?

(3) Hat die Brutreserve, bestehend aus unverpaarten Individuen, tatsächlich den entscheidenden regulatorischen Einfluss?

Ich beobachtete im Berner Oberland und dem nördlich anschliessenden Alpenvorland, wo die Verteilung der Steinadlerpaare dank guter historischer Dokumentation bzw. Hallers (1988) Untersuchungen bereits bekannt ist; zudem gibt es Räume, wo sich der Einfluss einfliegender Einzeladler auf die Brutpaare besonders deutlich auswirkt: von Tschudi erwähnt schon 1853 das

Gebiet oberhalb Ebligen am Brienzerglat als eigentlichen «Sammelplatz» der Adler. Das angrenzende, offenbar stark von Einzeladlern beeinflusste Brutpaar im Giessbachtal brütete seit Jahrzehnten ohne Erfolg. Zwei weitere von der Alpenpopulation und damit störenden Einflüssen der Einzelvögel im Alpenvorland isolierte, sehr erfolgreich brütende Paare eignen sich als Vergleichspaare.

Dank. Besonderer Dank gebührt Prof. Dr. U.N. Glutz von Blotzheim, unter dessen Leitung die Studie entstanden ist, für seine vielseitige Unterstützung und die kritische Durchsicht des Manuskriptes und Dr. H. Haller, ohne dessen Vorarbeit, Steinadlerkenntnisse, Ratschläge, aktive Mithilfe und begeistertes Engagement diese Arbeit nicht zustande gekommen wäre. Der Schweizerischen Nationalfonds finanzierte das Projekt mit dem Kredit Nr. 3.569.87/9154, der Bernische Lotteriefonds und die E. & J.P. Schnorf-Stiftung unterstützten die Studie finanziell. Mein Vater, J. Jenny, kam für die Druckkosten auf. M. Brandt und P. Mollet waren wertvolle Mitarbeiter während der Brutzeit. Aus der intensiven Zusammenarbeit ergaben sich wertvolle Freundschaften. Die Wildhüter des Berner Oberlandes gaben mir aufschlussreiche Informationen und halfen bei zahlreichen Sender-Ei-Aktionen, Beringungen, Verhaltensexperimenten und Eierbergungen mit. Insbesondere danke ich H. R. Abbühl, H. R. Brügger †, R. Fuchs, W. Hauswirth †, P. Jüsy, P. Schmid, Ch. Siegenthaler und P. Zysset. Mit dem Jagdinspektorat des Kantons Bern entstand eine bereitwillige Zusammenarbeit. Dr. H. Brüllhardt † und der Regierungsrat des Kantons Bern bewilligten die Sender-Ei-Aktionen und M. Zuber stellte Archivunterlagen bereit. Eindrücklich war die Beizadler-Aktion mit den Falknern C. Fentzloff und L. Askani. Altwildhüter Ch. Kaufmann, G. Banderet und H. R. Brügger † stellten eigenes Datenmaterial zur Verfügung. K. Wagener, Köln, entwickelte mit grossem persönlichem Einsatz die komplizierte Technik der Sender-Eier. Herzlicher Dank für Mitarbeit im Feld gebührt B. Krüsi, F. Mast, H. Oesch, M. Nussbaum, W. Zuber und P. & R. Küchel. M. Widmer und Ch. Vogel halfen mir bei der Textverarbeitung des Manuskriptes. R. Küchel, Ch. Rohner und L. Schifferli verfassten freundlicherweise die englischen Texte. Zu tiefem Dank verbunden bin ich meinen Eltern, die mir meine Ausbildung ermöglichten, und meiner Freundin D. Kramer, die in der Endphase der Arbeit die entscheidende Unterstützung war.

1. Untersuchungsgebiet

1.1. Berner Oberland

Das Berner Oberland umfasst das zum südlichen Teil des Kantons Bern gehörende, 2500 km² grosse markante Hochgebirge in den zentralen Nordalpen (Abb. 1).

Das Relief ist geprägt durch die Verkeilung des zum Aarmassiv gehörenden Urgesteins aus Graniten mit den tiefer gelegenen Kalkbergen. Dieses Aufeinandertreffen bedingt in der Grenzzone auffallende Steilheit und imposante Felswände an den Flanken der zum Teil tief eingeschnittenen Täler. Die erste Alpenkette erreicht gut 2000 m und hebt sich deutlich von der aufgeschobenen Molasse und vom Alpenvorland ab.

Das Klima ist ozeanisch getönt. Niederschlagsmengen und Temperaturen sind entsprechend dem Vorkommen aller Höhenstufen (collin bis nival) auf kleinem Raum sehr unterschiedlich.

Die Waldgrenze liegt zwischen 1700–1900 m. Vor allem im W ist der vorwiegend aus Fichten *Picea abies* bestehende Waldmantel durch Weideflächen und Streusiedlungen stark aufgelockert. Der nach dem Patentsystem bejagte Wildbestand ist hoch und umfasst neben einer kleinen Zahl von Rothirschen *Cervus elaphus* hochalpine Arten wie Steinbock *Capra ibex*, Murmeltier *Marmota marmota*, Schneehase *Lepus timidus* und Alpenschneehuhn *Lagopus mutus* und die weit verbreiteten Schalenwildarten Gemse *Rupicapra rupicapra* und Reh *Capreolus capreolus*.

Die Bevölkerungsdichte ist mit gut 60 Einwohnern/km² relativ hoch. Siedlungen beschränken sich auf die fruchtbaren Flächen der Täler. Das ganze Gebiet ist touristisch vergleichsweise stark erschlossen.

1.1.1. Haslital und Saanenland

Das Haslital im SE umfasst das tief eingeschnittene obere Aaretal und die angrenzenden vergletscherten Gebirgsstöcke. Im hinteren Talabschnitt dominieren die aus

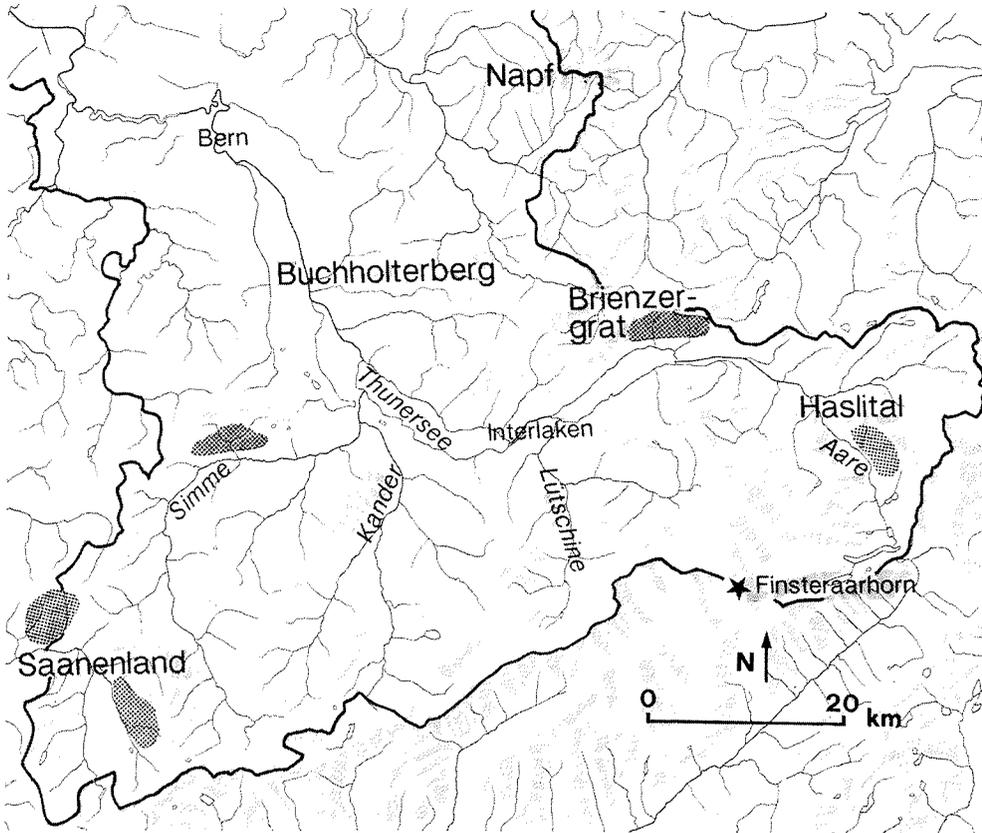


Abb. 1. Untersuchungsgebiet Berner Oberland und angrenzendes Alpenvorland mit 5 ausgewählten Regionen. 5 winterliche Beobachtungsräume sind mit Punktraster hervorgehoben, v.l.n.r.: Grischbachtal, Laenen, Gantrisch, Brienergrat und Guttannen. Alle Karten reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 14. 1. 1992. – Study area in the alpine part of the Canton of Berne, and the adjacent Lowlands to the Northwest. Five areas used for intensive winter observations are dotted.

kristallinem Gestein aufgebauten Felswände; das ganze Gebiet zeichnet sich durch hohe Reliefenergie aus. Das 75 km weiter SW liegende Saanenland ist geprägt durch die Mischung aus Flysch und Kalkformationen und zeigt im N Teil ausgesprochenen Voralpencharakter mit weichen Hügelformen.

Das Hasli ist als typisches Föhntal durch den warmen Fallwind klimatisch begünstigt. Die hohen Niederschlagsmengen entsprechen der alpinen Lage und steigen mit zunehmender Meereshöhe. Auch das Saanenland ist niederschlagsreich, die Winter

sind jedoch durch den stärkeren atlantischen Einfluss milder als in den inneralpinen Tälern.

Der Wald ist hier von grossen Weideflächen durchsetzt und besteht fast vollständig aus Nadelhölzern. Subalpine Fichtenwälder dominieren auch im Haslital, an Südhängen finden sich stellenweise Bergföhren *Pinus mugo*, und in den tieferen Lagen lockert die Buche *Fagus sylvatica*, die z.T. bis weit in die Seitentäler vorkommt, den Nadelwald auf. Oberhalb 1800m folgen Legföhrenbestände und im Oberhasli beachtliche Gruppen von Arven *Pinus cembra*.

Siedlungen beschränken sich im Haslital weitgehend auf die Talböden des Aar- und Gadmertales. In den weitläufigeren Talböden des Saanenlandes finden wir stark verstreute Höfe und Weiler; Gstaad und Saanen sind bekannte Tourismuszentren.

Der südliche Teil des Saanenlandes gehört zum kantonalen Jagdbannbezirk Giferhorn-Tschärzis. Das Gebiet ist wildreich. Neben einer grossen Steinbockkolonie leben hier zahlreiche Gemsen und in den tiefen Lagen Rehe. Murmeltiere sind vor allem im E gut vertreten. Im Haslital ist der Schalenwildbestand, der sich aus zahlreichen Gemsen, 3 Steinbockkolonien, Rehen und wenigen Hirschen zusammensetzt, etwas geringer als in den westlichen Gebieten des Oberlandes. Das Murmeltier kommt vor allem in den obersten Talbereichen und an den Südhängen der alpinen Zone in grösseren Kolonien vor, fehlt aber N der Aare und W von Innertkirchen weitgehend.

7 Steinadlerpaare (inklusive Grenzpaar Giessbach) leben im 590 km² grossen oberen Aaretal (1 BP/84 km²). Das 240 km² umfassende Saanenland ist durch 5 Steinadlerpaare besiedelt und weist damit eine sehr hohe Paardichte auf (1 BP/48 km²). Mit Ausnahme des Territoriums «Saanen», das teilweise auf Waadtländer Gebiet liegt, sind die Adlerreviere im Kanton Bern nirgends kleiner als hier.

1.1.2. Brienergrat

Im N des Brienersees erstreckt sich vom Harder (1600 m ü.M.) im SW bis zum Wilerhorn (2005 m ü.M.) im NE ein scharfer Grat, der mit einer Neigung von 60–80% zum See abfällt. Die für Steinadler besonders attraktive, 25 km lange sonnenexponierte Halde ist stellenweise von Felsbändern und Erosionskesseln durchzogen. Unterhalb 1600 m ü.M. liegt ein zusammenhängender Waldgürtel, in den tieferen Lagen ein artenreicher Lindenmischwald (Tilion). Durch die südexponierte Lage, Einwirkungen des Föhns und die ausgleichende Wirkung des Sees gehört das Ge-

biet zu den mildesten des Kantons. Zeitig, meist schon im Spätwinter, sind die Sonnenhänge schneefrei. Im Hochwinter ist die Halde schwer zugänglich; häufige Lawenniedergänge fordern zahlreiche Opfer beim Schalenwild. Ein Grossteil des Brienergrates ist eidgenössisches Jagdbanngebiet und beherbergt 2 grössere Steinbockkolonien und einen hohen Gemsbestand. Murmeltiere sind hingegen wenig zahlreich. Die fast ganztägig besonnten Hänge weisen optimale Thermikbedingungen auf. 2–3 Steinadlerpaare nutzen das Gebiet: Paar Harder befliegt den westlichen Teil bis zum Tannhorn (2221 m ü.M.), Paar Giessbach bejagt im N seines Territoriums die Hänge bis zum Wilerhorn, welche zeitweise auch durch ein benachbartes Paar aus dem N angrenzenden Kanton Obwalden befliegen werden (Abb. 7).

1.2. Alpenvorland

Das hügelige Alpenvorland im NE von Thun im Bereich des Emmentals ist Siedlungsraum zweier Adlerpaare. Das bisher am weitesten ins Mittelland vorgedrungene Paar siedelt im Napfgebiet, ein zweites brütet im Gebiet Buchholterberg, etwa 10 km nördlich Thun. Haller (1988) beschreibt Aktionsraum und Gewohnheiten beider Paare detailliert.

1.2.1. Napfgebiet

Das zur Hälfte auf Luzerner Boden liegende, stark zertalte Gebiet stösst weit ins Tiefland hinaus. Vom 1408 m hohen Gipfel verlaufen die Täler sternförmig nach allen Richtungen. Ihre Gewässer werden in einem Ringtal gesammelt, kein Verkehrsweg quert das aus Nagelfluh aufgebaute Hügelgelände. Der Wald setzt sich vorwiegend aus Fichten, Tannen und Buchen zusammen und ist durch mosaikartig verteilte Rodungsflächen mit Einzelhöfen stark aufgelockert.

Häufigste Beute des auf einer Tanne horstenden Adlerpaares sind Hauskatze *Felis domestica* und Feldhase *Lepus europaeus*

(Haller 1988). An Schalenwild kommen ein autochthoner Gamsbestand, Rehe und vereinzelt Rothirsche vor.

1.2.2. Buchholterberg

Die W der Emme liegende Region ist weniger stark von Tälern durchzogen und wird durch mehrere von W nach E verlaufende Hügelrücken wie Buchholterberg (höchste Erhebung 1214 m ü. M.) oder Churzenberg gegliedert. Die Bevölkerungsdichte ist höher als im Napfgebiet, nimmt aber über 800 m Höhe deutlich ab.

Gemsen und Murmeltiere, die wichtigsten Beutetiere der Alpenpaare, fehlen auch hier. Haller (1988) weist Feldhasen, Hauskatzen und Rehkitze als häufigste Beuten des Adlerpaares nach, das nahe eines Landwirtschaftsbetriebes in einer Fichte horstet.

2. Methoden

Die Feldarbeit wurde 1987–1990 in jeweils 3 Phasen durchgeführt: (1) Intensive Brutüberwachungen während der 6wöchigen Bebrütungszeit (Ende März bis Mitte Mai), (2) Bruterfolgskontrollen und extensive Brutüberwachungen während der 11wöchigen Nestlingszeit und (3) winterliche Planbeobachtungen über Häufigkeit unverpaarter, umherstreifender Einzeladler sowie territoriale Aktivität der Brutpaare. 1991 wurde eine letzte, ergänzende Bruterfolgskontrolle durchgeführt.

2.1. Anwesenheit der Brutvögel am Horst

Zur Messung der Anwesenheit der Altvögel am Horst wurden pro Saison 4–7 Paare überwacht. Priorität hatten jene mit besonders hohem oder tiefem Bruterfolg.

Die Registrierung der Horstanwesenheit mittels Direktbeobachtung, Sender-Ei oder Kamera konzentrierte sich auf die Bebrütungszeit. Die Direktbeobachtung von 19 Bruten erfolgte aus Distanzen von 450–1300 m, meist vom Gegenhang aus,

mit Fernrohr (30×75) und Feldstecher (10×40). In 666 auf 107 Tage verteilten Beobachtungsstunden wurden Anwesenheit, beteiligte Geschlechter, Brutablösungen, Verhalten und Aktivität der Brutvögel protokolliert.

Als Mass für die tägliche Horstanwesenheit gilt der prozentuale Anteil der Anwesenheit mindestens eines Brutvogels am Horst während 4–9 Beobachtungsstunden pro Tag. Das geometrische Mittel aller überwachten Tage einer Brut ergibt die durchschnittliche Anwesenheit während der Bebrütung bzw. die Brutqualität eines Paares (≥ 20 h/Brut). Die Überwachung der Brut begann möglichst früh und wurde je nach Witterung und Priorität alle 3–7 Tage fortgesetzt.

Sender-Ei: Zur lückenlosen, langfristigen Messung der Anwesenheit brütender Adler im Horst kam ein Sender-Ei zum Einsatz (Ellis & Varney 1979). Ein unbefruchtetes, aufgesägtes Steinadlerei wurde mit je einem Temperaturfühler und einem an der Innenseite der Eischale angebrachten Lichtsensor versehen. Durch Auskleidung und Einbettung der Messapparatur mit Kunstharz (Epoxid) und Schaumstoff wurde den natürlichen Isolationswerten eines Adlereies recht genau entsprochen. 2 Tracking-Sender übermittelten die Messwerte, die von einem Yaesu Universaltransceiver (Typ FT-290 R/II) über eine fixierte Handantenne empfangen und anschliessend durch einen von K. Wagener entwickelten Digital-Analog-Wandler in Stromstärke transformiert wurden. Ein Pulsgeber wechselte in 10-sec-Intervallen von einem Messwert auf den zweiten; beide wurden mittels eines Miniscript-Schreibers (Typ K, Firma Metrawatt) kontinuierlich aufgezeichnet; die Stromversorgung erfolgte durch 12-Volt-Autobatterien.

Bei 3 verschiedenen Paaren wurden Sender-Eier eingesetzt (1987 in Lauenen, 1989 bei Frutigen und 1990 im Gental). Sie lieferten während 436 h Informationen über Anwesenheit im Horst und Bebrütungstemperatur. Möglichst früh nach der Eiablage wurden die Sender-Eier unter Mithilfe



Abb.2. Sender-Ei und 20 Tage alter Jungadler im Horst des Paares Frutigten während der Bergung des Dummy-Eies am 18. 5. 1989. – 20 days old nestling and dummy egg used for automatic monitoring of adult incubation effort. Data from a thermistor and a photoreceptor inside the egg were transmitted to a receiver at a distance from the nest.

der Wildhüter Vollgelegen von 2 Eiern beigefügt. Wegen der extremen Störungsanfälligkeit von Steinadlern, insbesondere während der Bebrütung, war es notwendig, das Einsetzen der Sender-Eier in 2–7minütigen «Blitzaktionen» durchzuführen. Nur wenige, gut zugängliche Horste eigneten sich für diese Einsätze. Bei 2 Paaren konnten wir in einem Versteck über dem Horst natürliche Brutpausen abwarten; das 3. ♀ hatte den Horst schon bei unserer Annäherung verlassen. Die Brutvögel bebrüteten das Dummy-Ei ohne weiteres. Die Empfangsstationen waren in 900–1600m Distanz mit Sichtverbindung zum Horst in Scheunen untergebracht.

Unbefruchtete oder abgestorbene Eier werden von den Brutvögeln oft zerbrochen und verfüttert; dagegen konnte das Sender-Ei 2–4 Wochen nach dem Schlüpfen der Jungadler unversehrt dem Horst entnom-

men werden. 1990 lag es neben 2 Pulli, in den anderen Jahren schlüpfte je ein Jungadler (Abb.2). Alle 3 Paare brachten schliesslich 1 Jungadler zum Ausfliegen. 1988 wurde auf Buchholterberg ein Sender-Ei nach Brutabbruch von Kolkraben *Corvus corax* zerstört.

Kamera-Überwachung: Mit in Horstnähe stationierten Super-8-Kameras wurden im Verlauf der Nestlingszeit während insgesamt 137 Tagen 4 Bruten überwacht, denen zwischen 17.7. und 11.8. je ein Jungadler entflog (Harder 1987, Frutigten 1988, Frutigten 1989 und Giessbach 1990). Die Kameras (Typ Nizo 801) wurden in Horstdistanzen von 80–200m auf Stativen fixiert, in wasserdichten Gehäusen (Typ Ewa-Marine) geschützt und durch Kartoffelsäcke getarnt. Mittels Einzelbild-Schaltung in 1-min-Intervallen war eine lückenlose Überwachung möglich. Film- und Batteriewech-

sel waren alle 3–5 Tage notwendig. Der Einsatz von Überwachungskameras beschränkte sich auf die Nestlingsphase, da während der Bebrütung eine mit Störung verbundene wiederholte Horstannäherung nicht in Frage kam.

2.2. Bruterfolgskontrolle

Sämtliche Steinadlerpaare des Kantons Bern wurden nach Möglichkeit mindestens 2mal pro Brutperiode kontrolliert: während der Bebrütungsphase zur Feststellung der Brutaktivität und im Verlauf des Sommers zur Ermittlung von Bruterfolg und Brutgrösse. Konnte die 1. Kontrolle erst nach der Bebrütungszeit vorgenommen werden und wurde keine Brutaktivität festgestellt, fiel die Brut der Kategorie «Brutausfall oder früh abgebrochene Brut» zu. In den meisten Fällen gab das Flugverhalten des Paares den entscheidenden Hinweis auf Horststandort und -besetzung. 1987–1991 wurden keine neuangesiedelten Paare festgestellt. Mit der Bruterfolgskontrolle im Sommer war das Sammeln von Beutebelegen im und um den Horst verbunden. An wenigen, gut zugänglichen Horsten beringte ich Jungadler.

2.3. Planbeobachtungen zur Einzeladler-Häufigkeit

Auswahlkriterien für die Gebiete waren: (1) Bereits vorhandenes Wissen über grosse Einzeladler-Häufigkeit und geringen Bruterfolg der ansässigen Paare (Brienzergrat), (2) Topographische Rauheit (Guttannen) bzw. Sanftheit (Saanenland) und (3) hoher Bruterfolg des Paares (Gantrisch).

Von meist im Talboden liegenden, festgelegten Beobachtungsstandorten wurde ein überschaubares Gelände während 4–6 h/Tag intensiv nach Adlern abgesucht. Jede Tagesstunde war Masseinheit für die Berechnung der Beobachtungshäufigkeit von Paaren und Einzeladlern. Da letztere nicht immer individuell angesprochen werden konnten, wurde derselbe Adler unter Umständen mehrmals pro Tag gezählt. Die Häufigkeitswerte sind deshalb nicht abso-

lut, sondern vergleichend zu verstehen. Für den zeitlichen Vergleich der Häufigkeiten innerhalb eines Raumes wurden Durchschnittswerte pro Monat, für den räumlichen Vergleich zwischen verschiedenen Beobachtungsgebieten Gesamtdurchschnittswerte pro Winter verwendet.

Die Flächen der 5 Winter-Beobachtungsräume (Abb. 3) schwanken zwischen 20 und 30 km². Auf einen flächenbezogenen Umrechnungsfaktor der Beobachtungsfrequenzen wurde verzichtet, da eine exakte Abgrenzung der überschauten Räume nicht möglich ist und die in der Regel sehr mobilen Adler im durchflogenen Gebiet problemlos bemerkt wurden. Auswirkungen der stark witterungsbedingten Aktivitätsunterschiede der Adler auf die Beobachtungshäufigkeit konnten durch grosse Stichproben \pm ausgeglichen werden. Die Planbeobachtungen wurden von Dezember bis März, zwischen 21 und 116 h pro Beobachtungsraum und Winter, insgesamt während 539 h durchgeführt. Dadurch wurde es möglich, das Vorhandensein der Einzeladler im Winterverlauf bzw. deren Fehlen in einzelnen Räumen festzuhalten.

3. Resultate

33 alpine Steinadlerpaare ergeben eine Siedlungsdichte von 1 Paar/84 km². 2 Paare besiedeln das Alpenvorland im Bereich des Emmentals (weitere Angaben bei Haller 1988).

Mit 0,39 Jungadlern und 0,36 erfolgreichen Bruten/Pair und Jahr (1987–1991) weist die Berner Population eine geringe Nachwuchsrate (NR) bzw. schlechten Bruterfolg auf.

Bruterfolg und Nachwuchsrate haben im Laufe der letzten Jahrzehnte abgenommen, was sich an 6 seit ≥ 20 Jahren lückenlos dokumentierten Paaren feststellen lässt (Tab. 1). Paare mit alljährlichem Bruterfolg, wie bei Paar Chlus bei Boltigen im Simmental in den zwanziger und dreissiger Jahren nachgewiesen (Stemmler 1955), fehlen heute im Kanton Bern. Der Bruterfolg

Tab.1. Nach Archivunterlagen rekonstruierter Bruterfolg in ausgewählten Berner Steinadlerterritorien: Häufigkeit erfolgreicher Bruten im Jahresdurchschnitt pro Jahrzehnt, in Klammern Anzahl Untersuchungs-jahre. Wichtigste Quellen: Stemmler (1955), Wildhüter Ch.Kaufmann (briefl.) und A.Jüsy (Archiv), Jagdinspektorat des Kantons Bern sowie Haller 1982. – *Average annual number of successful broods in individual territories, grouped by decades (in brackets number of years checked per decade).*

	Chlus	Giessbach	Suldtal	Tschärzis	Schwarz Mönch	Gantrisch
1920–29	1,0 (10)					
1930–39	1,0 (8)					
1940–49			0,5 (6)			
1950–59		0,3 (9)	0,6 (10)			
1960–69	0,6 (10)	0,2 (10)	0,5 (10)	0,7 (7)		
1970–79	0,1 (10)	0,0 (10)	0,5 (10)	0,7 (9)	0,6 (10)	0,9 (7)
1980–89	0,4 (10)	0,0 (10)	0,3 (10)	0,3 (10)	0,3 (10)	0,6 (10)

verminderte sich bei 4 der langjährig kontrollierten Paare noch im Verlauf der beiden letzten Jahrzehnte, während bei 2 Paaren die Abnahme bereits in den fünfziger und sechziger Jahren abgeschlossen war.

Die Paare des Kantons Bern zeigen sehr unterschiedlichen Bruterfolg. Die mittlere jährliche Anzahl erfolgreicher Bruten schwankte in den 5 Untersuchungsjahren von Paar zu Paar zwischen 0 und 0,8, die mittlere Zahl ausgeflogener Jungadler zwischen 0 und 1,0. Paar Urbach brachte 1987–1991 keine erfolgreiche Brut zustande, während die 3 Paare Burglauenen, Gantrisch und Grindelwald im selben Zeitraum zusammen 13 Jungadler aufzogen. Einzelne gut brütende Paare (6 BP oder 17%, $NR \geq 0,6$) stehen einer grösseren Zahl von mittelmässig (14 oder 40%, $0,6 > NR \geq 0,4$) und schlecht brütenden (15 oder 43%, $NR < 0,4$) gegenüber. Ein einziges Paar blieb ohne erfolgreiche Brut. Bei mehreren, seit Anfang der achtziger Jahre lückenlos dokumentierten Brutpaaren zeigen sich längerfristig grössere Unterschiede bezüglich der Anzahl erfolgreicher Bruten/Jahr (Bruterfolg BE). Gut brütende Paare ($BE \geq 0,6$) sind: Buchholterberg, Gantrisch, Grimsel und Napf. Schlecht brütende Paare ($BE \leq 0,2$) sind Giessbach und Harder.

Innerhalb von Teilpopulationen bestehen von Jahr zu Jahr sehr unterschiedliche Nachwuchsraten. Als Teilpopulation werden insgesamt 9 Paargruppen bezeichnet,

die sich naturräumlich abgrenzen lassen (nächste Nachbarn und/oder gleiche Tal-schaft, Abb.3). Eine grosse Zahl solcher Paargruppen blieb jeweils ohne erfolgreiche Brut im gleichen Jahr oder zeigte ganz im Gegensatz dazu sehr hohen ($>85\%$) Bruterfolg. In der Teilpopulation Haslital (7 Paare) ist die Verteilung erfolgreicher Bruten in den einzelnen Jahren signifikant geklumpt ($Chi^2 = 13,8$; $FG = 4$; $p < 0,01$; vgl. Tab.7).

3.1. Anwesenheit am Horst und Bruterfolg

Von 30 im Laufe der Untersuchungsperiode registrierten Brutabbrüchen fielen 25 (83%) in die Zeit der Bebrütung (Tab.8). Nur in 3 Fällen kam es nach dem Schlüpfen zum Brutverlust; in 2 Fällen blieb der Zeitpunkt des Abbruchs unklar. Für den Erfolg ist in erster Linie die Phase der Bebrütung entscheidend.

Je öfter und länger ein brütender Altvogel zum Verlassen des Geleges veranlasst wird, um so eher kühlen die Eier ab. Als geeignetes Mass für die Qualität der Bebrütung erweist sich daher die tägliche Anwesenheit der Altvögel am Horst. Andere Messgrössen, wie die Rate der Brutablösungen zwischen ♀ und ♂ sowie Rate oder Dauer der Brutpausen, stehen in direktem Zusammenhang mit der täglichen Anwesenheit (Brandt 1988).

Über die Mittagsstunden waren Brutunterbrechungen etwas häufiger, was in er-

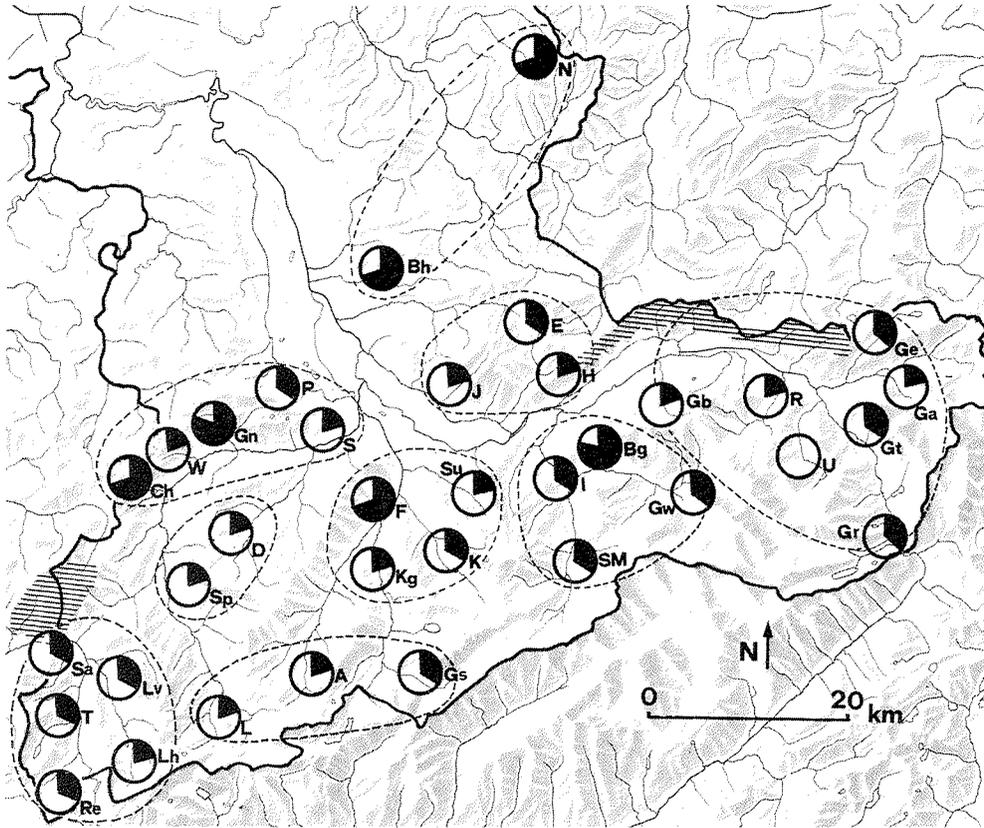


Abb. 3. Die Steinadlerpaare des Kantons Bern und ihr Bruterfolg 1987–1991 (schwarze Sektoren = Anzahl erfolgreiche Bruten 87–91). Teilpopulationen sind durch Strichlinien abgegrenzt, Einzeladlergebiete schraffiert. Abkürzungen der Paare s. Tab. 8. – *Golden Eagle pairs in the Canton of Berne, and their reproduction, 1987–1991* (black = proportion of successful broods, 1987–1991). Areas of a high density of single Eagles (non-territorial floaters) are shaded, subpopulations are separated by broken lines (letters for individual pairs according to tab. 8).

höher Flugaktivität bei günstiger Thermik begründet liegt. In mehr oder weniger regelmässigen Abständen von 1–2 h lösen sich ♀ und ♂ beim Brüten ab. Nach dem Schlüpfen sind die Altvögel zunehmend häufiger abwesend. Das Hudern und Füttern der Nestlinge wird fast ausschliesslich vom ♀ besorgt. Die tägliche Streuung der Anwesenheit am Horst ist nun wesentlich grösser als während der Bebrütung.

Bei 12 intensiv überwachten Brutpaaren liegt die tägliche Anwesenheit während der Bebrütung bei durchschnittlich $90,3 \pm$

7,6%. Paare, die in mehreren Jahren überwacht wurden, weisen stets ähnliche Anwesenheitszeiten auf (Standardabweichung $s = 4,7$); dieser Wert streut zwischen Brutpaaren wesentlich mehr ($s = 7,6$). Von 21 überwachten Brutten wurden 8 (38%) während der Bebrütung abgebrochen (durchschnittliche Anwesenheit 84,4%), bei den übrigen Brutten flog je ein Jungadler aus (Anwesenheit 94,8%).

Bei 2 Brutten war der Horst während <80% der Tageszeit besetzt, Schlüpfertag blieb aus. Erfolgreiche Brutten mit 2 Jung-

Tab. 2. Durchschnittliche Anwesenheit der Altvögel am Horst während der Bebrütung (12 Brutpaare mit insgesamt 21 überwachten Bruten). Angegeben sind: Anzahl Jungadler (JV) und erfolgreiche Bruten (BE) 1987–1991 und die Nachwuchsrate (Anzahl Jungadler/Paar und Jahr), die sich aus der maximalen Anzahl kontrollierter Bruten 1982–1991 ergibt (von Wildhütern 1982–1986 belegte Bruten wurden miteinbezogen). In Klammern steht die Anzahl der berücksichtigten Brutjahre. – *Nest attendance of adults in 21 broods of 12 breeding pairs, and their reproductive success. Number of fledged young (JV) and successful broods (BE), 1987–1991. Additional information from game wardens was used to calculate productivity (fledglings per year) for each pair, 1982–1991, with the number of years with data in brackets.*

	Anwesenheit (%)	n (h)	1987–1991		Nachwuchsrate
			JV	BE	
Buchholterberg 89	99,9	28,3	3	3	0,6 (10)
Napf 87 89 90	97,2	88,9	3	3	0,7 (9)
Gental 90	95,8	142,7	3	2	0,6 (5)
Gantrisch 88 90	95,6	59,4	4	4	0,7 (10)
Frutigen 88 89	95,2	301,2	3	3	0,6 (5)
Rosenlauri 90	94,9	51,3	1	1	0,5 (6)
Lauenen 87 88	91,2	100,5	2	2	0,4 (10)
Harder 87 89	89,3	79,0	1	1	0,2 (10)
Suldtal 88 90	84,8	59,8	1	1	0,3 (10)
Urbachtal 90	82,3	40,8	0	0	0,0 (5)
Saanen 88	80,6	44,7	2	2	0,3 (10)
Giessbach 87 89 90	75,3	105,6	1	1	0,1 (10)

adlern konnten nicht überwacht werden, hingegen kam es in zwei Fällen trotz überdurchschnittlicher Horstanwesenheit der Altvögel während der Bebrütung zum Verlust eines 3 bzw. 4 Wochen alten Jungadlers in Zweierbruten. Die beiden Mittellandpaare Buchholterberg und Napf weisen die höchsten mittleren Anwesenheitszeiten auf (Tab. 2). Paare mit >90% Anwesenheit zeigen eine Nachwuchsrate von 0,54 (n = 7 Paare) Jungadlern pro Jahr (1987–91), während Paare mit geringerer Anwesenheit nur 0,20 (n = 5 Paare) erreichen. Die Brutvögel im Giessbachtal, deren Horst am längsten unbesetzt blieb, brüteten jahrzehntelang erfolglos; ihr Territorium zeichnet sich auch durch weitere Besonderheiten aus (s. Kap. 3.2.1.). Der Zusammenhang zwischen Horstbesetzung während der Bebrütung und Nachwuchsrate ($p < 0,01$) wird noch deutlicher bei Berücksichtigung der Zeitspanne seit 1982 (Abb. 4).

3.2. Anwesenheit am Horst und Einzeladler

Der Verlauf der durchschnittlichen Anwesenheitszeit der Altvögel am Horst während Bebrütung und früher Nestlingszeit ist

am Beispiel des Paares Frutigen 1989 dargestellt, das einen guten Bruterfolg von 0,6 erfolgreichen Bruten pro Jahr (1987–91) aufweist (Abb. 5). Am Tag der Eiablage (22. 3.) war die Anwesenheit noch tief; die

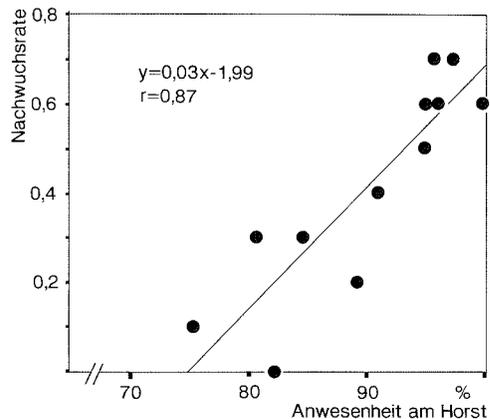


Abb. 4. Nachwuchsrate bei 12 überwachten Paaren und ihre durchschnittliche Anwesenheit pro Tag während der Bebrütung. Die Nachwuchsrate errechnet sich aus der maximalen Anzahl kontrollierter Brutjahre 1982–1991 (vgl. Tab. 2). – *Productivity of 12 pairs monitored, and nest attendance of adults during incubation (according to tab. 2).*

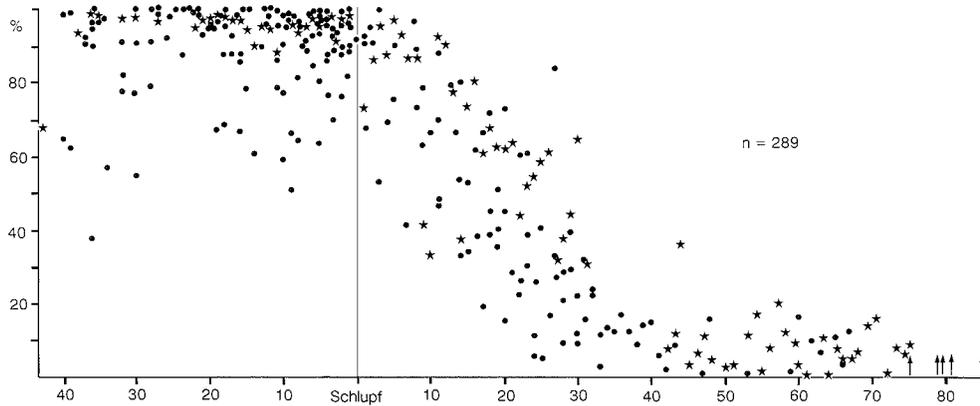


Abb. 5. Die täglichen (5–19 Uhr) Anwesenheitsanteile der Altvögel am Horst während der Bebrütung und der Jungenaufzucht bei 21 überwachten Brutten 1987–1990. Der Brutverlauf des Paares Frutigen 1989 ist mit Sternen hervorgehoben. Eingetragen sind zudem der Schlüpfstag (vertikale Linie) und der Tag des Ausfliegens bei 5 Brutten (Pfeile). – Nest attendance of adults during several breeding stages (21 broods of 12 pairs, 1987–1990), expressed as a percentage of daily observation time (at least 4 hrs, between 0500–1900 hrs). Stars = specific pair «Frutigen»; vertical line = hatching day; arrows = fledging days.

Altvögel zeigten ausgeprägtes Balzverhalten mit Kopulationen. Während der Bebrütung besetzten die Altvögel den Horst ständig zwischen 90 und 100% der Tageszeit; eine im Brutverlauf zu- oder abnehmende Tendenz, wie sie bei Singvogelarten nachgewiesen ist, lässt sich nicht erkennen.

Bei gut brütenden Paaren kann die tägliche Anwesenheit der Altvögel am Horst schon in den ersten Bebrütungstagen 100% erreichen; andere Paare zeigen bezüglich Horstbesetzung von Tag zu Tag sehr grosse Unterschiede (Abb. 5). Im Verlauf der Nestlingszeit sinkt die Anwesenheit bis auf ein Minimum am 30. Nestlingstag ab. Danach wird in der Regel nur noch 1–5mal täglich der Horst angefliegen und Beute eingetragen, Fütterungen kommen selten vor. Zwischen dem 70. und dem 85. Nestlingstag verlässt der Jungadler den Horst.

In der Bebrütungszeit liegt die Anwesenheit am Horst praktisch dauernd über 90% pro Tag; Tageswerte unter 80% sind relativ selten (15%). Diese deutlichen «Ausreisser» entfallen auf 5 Brutpaare: Giessbach, Harder, Saanen, Suldtal und Urbachtal. Es sind dieselben Paare, die im Mittel die geringsten Anwesenheitszeiten aufweisen

(Tab. 2). Die Streuung der Horstanwesenheit von Tag zu Tag ist mit der mittleren Anwesenheitszeit/Brut negativ korreliert

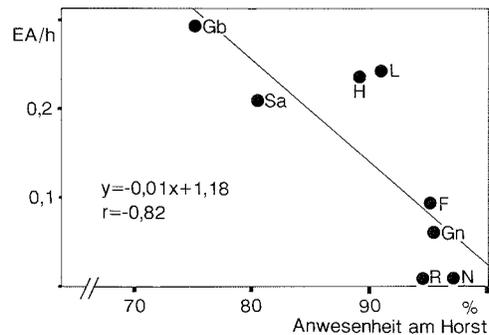


Abb. 6. Einzeladler pro Beobachtungsstunde (EA/h) im Territorium der Brutpaare während der gesamten Untersuchungszeit 1987–1990 in Relation zur durchschnittlichen Anwesenheit pro Tag während der Bebrütung (nur Paare mit $n > 100$ h berücksichtigt). Gb = Paar Giessbach ($n = 330$ Beobachtungsstunden), Sa = Saanen (132), H = Harder (484), L = Lauenen (121), F = Frutigen (120), Gn = Gantrisch (135), R = Rosenlauri (102), N = Napf (166). – Rate of single Eagles sighted in breeding territories, and average nest attendance per day during incubation, 1987–1990 (above, number of observation hours for each pair in brackets).

($y = 1,7x + 100,8$; $r = -0,85$; $p < 0,025$) und bewirkt den tiefen Mittelwert der schlecht brütenden Paare.

Paare, bei denen sich ♀ und ♂ beim Brüten regelmässig ablösen, zeigen in der Regel geringe Streuungen und hohe mittlere Anwesenheit. Die Unregelmässigkeiten im Ablöserhythmus anderer Paare könnten mit erhöhter territorialer Aktivität bei Kontakt mit Einzeladlern in Zusammenhang stehen.

Ins Revier eingedrungene, fremde Artgenossen werden vom Brutpaar nicht geduldet und vertrieben. Erhöhte territoriale Aktivität der Paare, welche sich in der Regel gegen unverpaarte Einzeladler richtet, kann sich auf die Anwesenheit der Paare am Horst negativ auswirken (Abb. 6). Je häufiger Einzeladler ins Territorium eindringen, um so seltener sind die Brutvögel am Horst ($p < 0,025$).

3.2.1. Durch Einzeladler gestörte Paare brüten schlecht

Paar Giessbach

Kein anderer Horst blieb während der Bebrütung länger unbesetzt als derjenige im Giessbach-Gebiet (Abb. 7). Bei 2 von 3 angefangenen Bruten kam es nach 18- bzw. 67-tägiger Bebrütung zum Abbruch (1987 58% Anwesenheit am Horst, $n = 20$ h; 1989 76%, $n = 65$ h). In beiden Fällen war das Gelege unbefruchtet. Nach der letzten erfolgreichen Brut im Jahr 1962 (Wildhüter Ch. Kaufmann briefl.) flog erstmals wieder 1990 (89% Anwesenheit; $n = 20$ h) ein Jungadler aus. Damit weist dieses Revier die tiefste Nachwuchsrate der Berner Population auf.

Das Territorium gliedert sich in zwei durch den Brienersee und das untere Haslital getrennte Bereiche. Der nördliche Teil

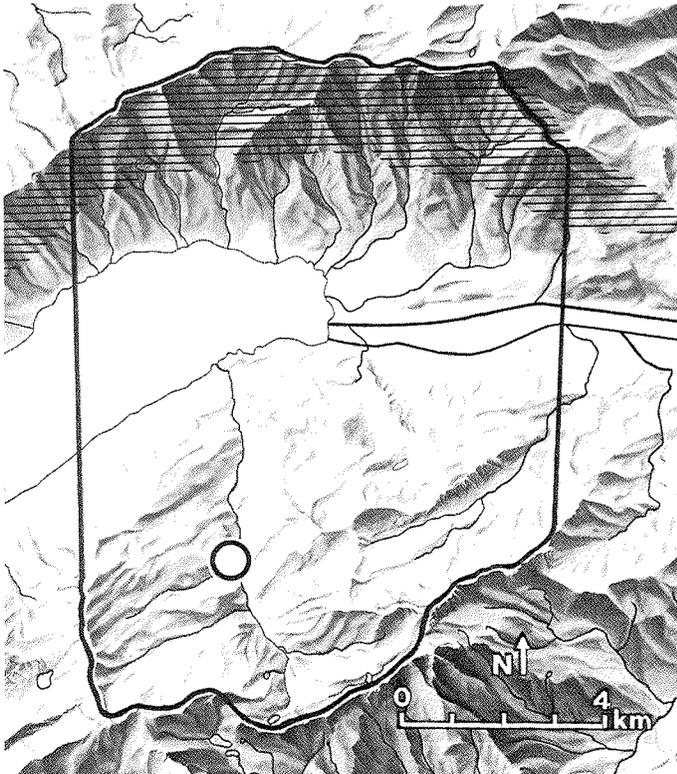


Abb. 7. Territorium des Paares Giessbach, das sich in einen Teil nördlich des Brienersees und einen Südteil im Bereich des Giessbachtals (Brutbereich) gliedert. Fläche total: 116 km². Das Einzeladlergebiet am Brienergrat ist schraffiert, der Brutbereich als Kreis hervorgehoben. – *High susceptibility to intruder pressure due to topography: territory «Giessbach» (116 km²), area of a high density of single Eagles (shaded) in the northern part, nest site (circle) in the southern part.*



Abb. 8. Blick aus dem Giessbachtal über den Brienersee gegen die Südhänge des Brienergrates, der für Einzeladler besonders attraktiv ist (11.2.87). – View from the «Giessbach» breeding area towards «Brienergrat», a ridge with a high density of single Eagles (map in fig. 7).

umfasst die überdurchschnittlich schalenwildreiche, südexponierte Abdachung des Brienergrates, der Südteil das murmeltierreiche Brutgebiet im Giessbachtal (Nahrungsangebot vgl. Tab. 8). Im Nordteil kam es während der ganzen Beobachtungsperiode, insbesondere im Winter, zu einer aussergewöhnlich hohen Zahl an Einflügen unverpaarter Einzeladler. Bei ersten Beobachtungen im strengen Winter 1986/87 wurden hier 1,2 Einzeladler/h ($n = 35$ h) beobachtet. Insgesamt lag die Einzeladlerhäufigkeit in 377 Beobachtungsstunden (312 im Winter, 65 im Sommer) bei 0,47/h und damit deutlich über dem Durchschnitt aller Beobachtungsgebiete (0,16 EA/h; $n = 2030$ h).

Trotz grosser Distanz zum Horstbereich (>7km) verweilt das Paar zu allen Jahreszeiten häufig am Brienergrat, im Nordteil seines Territoriums (Abb. 8; 0,8 Beobachtungen/h während der Wintermonate

1987–90, $n = 330$ h). Seine territoriale Aktivität war hier höher (0,08 territoriale Aktionen(TA)/h, $n = 30$) als im Gesamtdurchschnitt (0,05 TA/h, $n = 101$). Der Anteil aggressiv motivierter Girlandenflüge an der Flugaktivität des Paares lag bei 2% und hängt zusammen ($p < 0,05$) mit der Zahl der eingedrungenen Einzeladler (s. Abb. 19).

Der Horstbereich im Südteil des Territoriums wurde zu allen Jahreszeiten als Schlafplatz aufgesucht. In der Regel flog das Paar während des Winters in den späten Morgenstunden die besonnten Felsen in der Umgebung der Horste an, kreiste hoch und zog über das Tal nordwärts zum Brienergrat, wo es sich über die Mittagsstunden aufhielt und von wo es am Nachmittag wieder südwärts über das Aaretal in den Horstbereich zurückflog. Um die Tagesmitte wechselten die Brutpartner zusammen oder getrennt ein- oder mehrmals die Talseiten.

Im Südteil wurden selten Einzeladler beobachtet (0,03/h, n = 261 h). Die territoriale Aktivität des Paares war hier entsprechend gering (0,01 TA/h; n = 3). Der Anteil des Girlandenfluges im Zeitbudget des Paares lag höher (3,2%) als am Brienergrat, wurde aber nicht durch Fremdadler ausgelöst, sondern war in erster Linie sexuell motiviert.

Im Frühjahr 1987 und 1989 brütete ausschliesslich das ♀. Das ♂ blieb dem Horst während der ganzen Bebrütung fern (bei anderen Paaren betrug die Anwesenheit des ♂ bis zu 38%; s. Abb.10). Tagsüber hielt es sich meist auf der gegenüberliegenden Talseite im Bereich des Einzeladlergebietes am Brienergrat auf. Das ♀ unterbrach die Bebrütung alle 30-90 min und überquerte täglich mehrmals das Tal, um Nahrung zu suchen. Dadurch blieb das Gelege oft über längere Zeit (bis 70min) unbebrütet.

Im Sommer 1988 verschwand das ♂ (Tod oder Abwanderung). Das ♀ war nach längstens zwei Monaten wieder verpaart (Abb.9), doch brütete im Folgejahr auch der neue Partner nicht besser als sein Vorgänger.

1990 beteiligte sich auch das ♂ (29% Horstanwesenheit) an der Brut und löste seine Partnerin regelmässig am Horst ab, dem am 2. August ein Jungadler entflog.

Paar Harder

Sein Territorium grenzt von W her an das Einzeladlergebiet am Brienergrat. Auch sein Bruterfolg ist gering. Seit 1945 sind lediglich 3 erfolgreiche Bruten bekannt. Nicht dokumentierte Bruten sind wegen des hohen Bekanntheitsgrads des traditionellen Horstes am Harder ob Interlaken ziemlich unwahrscheinlich. Während der Untersuchungsperiode wurden 2 Bruten überwacht: 1987 verliess am 10.8. trotz geringer Anwesenheit der Altvögel (84%; n = 26 h) ein Jungadler den Horst, 1989 wurde die Brut abgebrochen (91% Anwesenheit; n = 53h). Die Altvögel brüteten damit gesamthaft während weniger als 90% des Tages (Tab.2).

Anders als beim Revier Giessbach besteht zwischen Brutbereich und Einzeladlergebiet keine klare räumliche Teilung des Territoriums. Territoriale Aktionen waren im unmittelbaren Horstbereich häufig (0,06 TA/h; n = 242h) und der Anteil an Girlandenflug sehr hoch (6,8% während der Brutzeit, allerdings vor allem sexuell motiviert).

1988 brütete das Paar nicht; 1990 und 1991 zeigte es Ende März intensive Nisttätigkeit, zur Eiablage kam es jedoch nicht. 1989 wurde das Gelege Anfang Mai nach fast 40tägiger Bebrütung verlassen, 3 Tage nachdem am 2.5. ein adulter Einzeladler zuerst mehrfach einen alten, unbesetzten Horst des Paares angefliegen hatte und anschliessend rufend im besetzten Horst gelandet war. Das ♀ unterbrach die Bebrütung und verfolgte den Eindringling in anhaltenden Sturzflügen. Der adulte Fremdadler wurde noch am 10.Mai am Harder beobachtet. Die Störung am Horst dürfte den Brutabbruch bewirkt haben; zuvor waren keine grösseren Unregelmässigkeiten im Brutgeschehen festgestellt worden.

Paar Urbach

Dieses Paar hatte 1987-1991 den geringsten Bruterfolg (4 Brutabbrüche, 1 Brutausfall). Bei der 1990 übergebenen Brut lag die Anwesenheit bei lediglich 82% (n = 41 h). Lange Brutunterbrechungen bis 78min waren die Regel. Im selben Jahr wurde entdeckt, dass das Paar regelmässig das Haslital überfliegt und die Sonnenhänge im Bereich der gegenüberliegenden Talseite bei Hasliberg aufsucht. Extensive Beobachtungen im Winter 1990/91 weisen auch hier auf eine hohe Einzeladlerhäufigkeit (ca. 0,8 EA/h) hin. Die Sonnenterrasse Hasliberg-Gental setzt das Einzeladlergebiet Brienergrat in Ostrichtung fort. Auch bei Paar Urbach liegt eine starke räumliche Gliederung des Territoriums vor (s. Abb.13). Der Nordteil gleicht sowohl topographisch als auch in Bezug auf die Einzeladlerhäufigkeit dem Gebiet am Brienergrat.

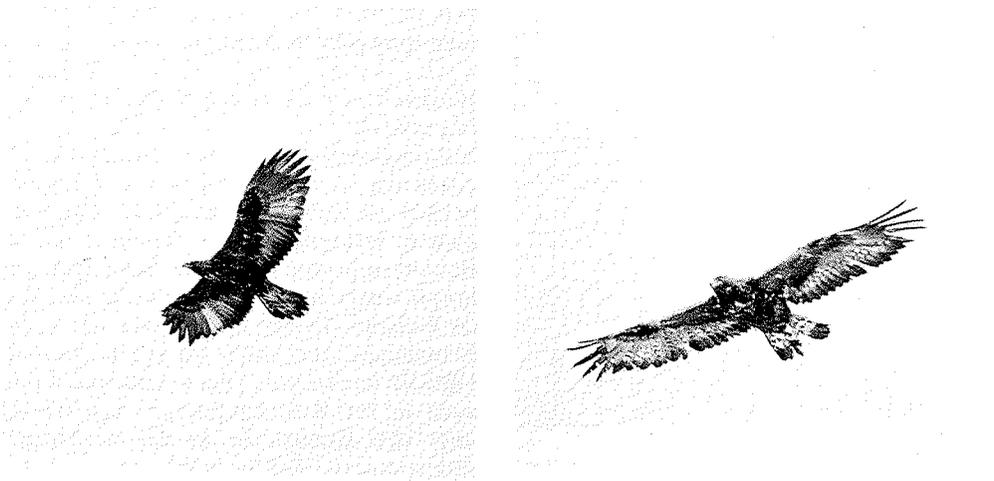


Abb.9. Früheres (15.2.88, links) und neues (10.4.89, rechts) ♂ Giessbach; im Sommer 1988 kam es zum Wechsel des ♂ Brutpartners. Beide ♂ beteiligten sich nicht an der Brut ihrer Partnerin. – The «Giessbach» ♂ (left) was replaced by a new ♂ (right) in summer 1988. Both ♂ were never observed relieving the incubating ♀.

Durch Einzeladler bedingte Brutunterbrechungen

Störungen durch Einzeladler im Brutbereich eines Paares, welche das Verlassen des Horstes zur Folge hatten, wurden insgesamt 20mal beobachtet. Dies entspricht 59% aller territorialen Aktionen während der Bebrütung (n = 34) im unmittelbaren (<1km) Horstbereich, die sich auf 11 verschiedene Brutpaare verteilen. In drei Fällen (15%) war es das brütende ♂, in 14 Fällen (70%) das ♀, welches vom Horst aufflog (in 3 weiteren Fällen konnte das Geschlecht des beteiligten Brutvogels nicht bestimmt werden; Bebrütungsanteile der Geschlechter s. unten). 10mal (50%) wurde der Fremdadler z.T. heftig attackiert (4mal durch ♂, 2mal durch ♀, 2mal durch beide Partner, in 2 Fällen war das Geschlecht nicht bekannt). 11mal (55%) zeigte mindestens ein Partner Girlandenflug (♂ 31, ♀ 28 Girlandenbögen).

Durch Einzeladler bedingte Brutunterbrechungen dauerten mit 16,0min deutlich länger als der Durchschnitt sämtlicher Brutpausen aller überwachten Paare (7,4min, n = 710). Bestand Sichtkontakt

zwischen dem brütenden Vogel und dem Einzeladler, wurde der Horst in der Regel unverzüglich verlassen.

Während des Experiments mit zahmen Beizadlern (s. Kap.3.2.5) bewirkten die Störungen durch die eingebrachten Fremdadler im Horstbereich des Paares fröhlichen längere Brutunterbrechungen. An den beiden Versuchstagen war die Anwesenheit der Altvögel am Horst deutlich tiefer als im üblichen Brutverlauf (Abb.5, 10. und 13. Tag vor dem Schlüpfen).

3.2.2. Die territoriale Rolle fällt dem ♂ zu

An 81 Tagen (583h) Direktbeobachtung am Horst, die sich auf 19 Brutpaare bzw. 10 Paare verteilen, konnte das Geschlecht des brütenden Altvogels erkannt werden, u.a. dank unterschiedlichen Verhaltens der Brutvögel am Horst und der Dominanz des ♀ bei Brutablösungen: oft blieb es trotz mehrfachen Horstanfluges ihres Partners einfach sitzen, wogegen das ♂ den Horst meist sofort verliess, sobald das ♀ einflog. Das ♀ besetzte den Horst während $70,8 \pm 14,9\%$, das ♂ während $18,4 \pm 15,5\%$

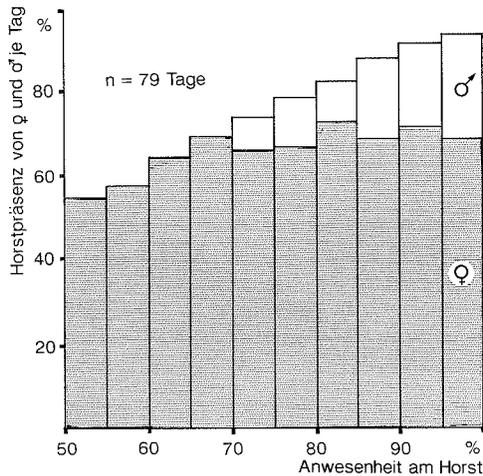


Abb. 10. Horstpräsenz (%) von ♀ und ♂ in Relation zur gesamten Anwesenheit am Horst während der Bebrütung bei 21 überwachten Brutten. – *Contribution of ♀ and ♂ to total incubation time (average percentage of incubation in 21 broods during 79 days).*

des Tages. Nachts brütete nur das ♀. Die Horstpräsenz beider Geschlechter schwankte von Tag zu Tag, von Brut zu Brut und von Paar zu Paar erheblich. An 14 von 19 Tagen mit geringer Anwesenheit (<80%) fehlte das ♂ am Horst. Ein allein brütendes ♀ wird nach mehreren Stunden oft sichtlich unruhig und schaltet längere Brutpausen ein. Die Horstpräsenz des ♂ beträgt an diesen Tagen durchschnittlich nur 3,7%, diejenige des ♀ 69,4%, während bei höherer Anwesenheit (>80%; n = 62 Tage) der ♂-Anteil bei 22,9%, derjenige des ♀ bei 73,2% liegt. Beim ♂ ist der Unterschied in der Horstpräsenz zwischen Tagen mit hoher und geringer mittlerer Horstbesetzung um ein Mehrfaches grösser (19,2%) als beim ♀ (3,8%); geringe Anwesenheitszeiten gehen somit auf das Fehlen des ♂ am Horst zurück (Abb. 10).

Die Nachwuchsrate eines Paares ist demzufolge mit der Horstpräsenz des ♂ bzw. dessen Anteil an der Bebrütung positiv korreliert ($p < 0,05$; Abb. 11). Beim ♀-Anteil fehlt dieser Zusammenhang. Es ist die Horstpräsenz des ♂, welche die Anwesen-

heit am Horst bzw. die Qualität der Bebrütung massgeblich bestimmt.

Wodurch wird die Horstpräsenz des ♂ beeinflusst?

Nahrungsversorgung des brütenden ♀ durch das ♂ wurde lediglich in 5 Fällen, verteilt auf 3 Paare beobachtet. Allgemein kam es während der Bebrütung selten zu Beutetransporten durch die Brutvögel, gekröpft wurde meist am Ort des Risses oder an Fallwild. In der Regel nutzt das ♀ die Brutpausen, um selbst zu jagen oder an Fallwild zu fressen. Das ♀ Giessbach flog auch in der Bebrütungsphase regelmässig über den Brienersee in das bevorzugte südexponierte Jagdgelände am Brienergrat.

Die territoriale Aktivität der Paare richtet sich fast ausschliesslich gegen ins Territorium eingedrungene Einzeladler. Attacken gegen benachbarte etablierte Paare sind selten (s. auch Haller 1982). Von 101 territorialen Aktionen waren nur 3 gegen Adulte eines Nachbarterritoriums gerichtet. Die Häufigkeit territorialer Aktionen schwankt von Paar zu Paar und von Jahreszeit zu Jahreszeit sehr stark und hängt mit der Häufigkeit ins Territorium eingedrungener Einzeladler zusammen ($p < 0,05$; Abb. 12). Fremde Einzeladler, meist juve-

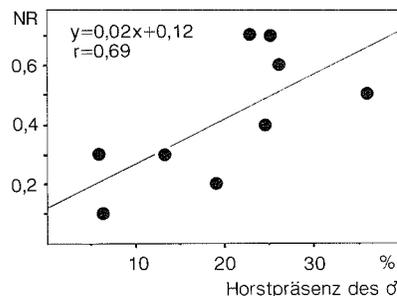


Abb. 11. Beziehung zwischen Nachwuchsrate (NR, vgl. Tab. 2) und Horstpräsenz des ♂ bei 9 verschiedenen Paaren (nicht berücksichtigt wurde Paar Buchholterberg, welches bezüglich ♂ Brutbeteiligung eine Besonderheit war, s. S. 20). – *Productivity (NR, according to tab. 2) in relation to male contribution to incubation.*

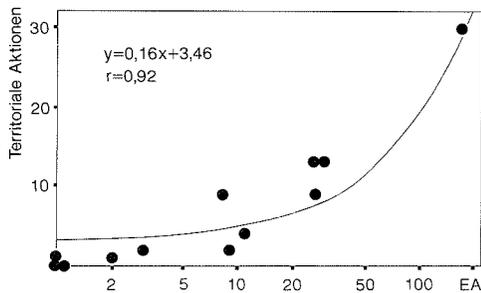


Abb. 12. Anzahl Territoriale Aktionen der Brutpaare in Relation zur Anzahl einfliegender Einzeladler (EA logarithmische Skala) in 12 verschiedenen Beobachtungsräumen 1987–1990. – *Number of territorial actions (TA) of 12 breeding pairs, 1987–1990, in relation to intruder pressure (EA, number of single Eagles sighted).*

nile oder immature (69%), seltener subadulte (10%) oder adulte (7%; $n = 186$) Vögel, werden in der Regel vom Brutpaar zielgerichtet angefliegen und nach Möglichkeit aus dem Territorium vertrieben. Oft

genügt die Präsenz des einen oder beider Standvögel, um den Fremdadler zum Weiterflug zu veranlassen. Bleibt er, zeigt das Paar meist intensive Girlandenflüge und/oder attackiert den Einzeladler (Details s. Haller 1982). Treten Fremdadler in einem Territorium häufig auf, kann das Paar durch territoriale Aktivität zeitlich stark in Anspruch genommen werden: im Bereich des Einzeladlergebietes am Brienzergrot wurde das Paar Giessbach während 15,4% von 354 Beobachtungsstunden, in denen Sichtkontakt mit dem Paar bestand, zusammen mit Einzeladlern fliegend gesehen, im Winter 1986/87 sogar während 28,2% ($n = 35$ h).

Bei sämtlichen der 8 unterschiedenen Verhaltenselemente territorialer Aktivität waren ♂ stärker beteiligt als ♀ (Tab. 3). Im Winterhalbjahr, wenn keine feste Bindung zum Horst besteht, war die Dominanz des ♂ bei territorialen Aktionen am stärksten. Mehrmals wurde notiert, wie bei auf Fels-

Tab. 3. Beteiligung der Paarpartner an 101 territorialen Aktionen (TA) gegen Einzeladler (EA), einschliesslich 3 Fällen gegen Nachbarpaare. Jedes der 8 Elemente territorialer Aktivität ist gegliedert in die Anteile (%) der beteiligten Vögel während der Wintermonate (W, $n = 67$ territoriale Aktionen), in der Brutzeit (B, $n = 34$) und gesamthaft (T, $n = 101$). In Klammern: Gesamtzahl des berücksichtigten Verhaltenselements. – *Male and female investment in territorial defence against intruders. Territorial activities (TA) were grouped into participation of ♀, ♂, pair together, bird of unidentified sex, and are given as percentages. EA = single Eagles. W = Winter observations ($n = 67$), B = breeding season ($n = 34$), T = total observations ($n = 101$), in brackets: number of observed territorial activities.*

Verhalten während territorialer aktionen (TA): %	♀			♂			Paar			?		
	W	B	T	W	B	T	W	B	T	W	B	T
Anwesenheit während Ta (98) <i>present during TA</i>	2	21	8	12	27	17	71	36	59	15	15	15
Attacken gegen EA (55) <i>attacks against EA</i>	14	25	18	29	45	35	31	10	24	26	20	24
Körperkontakte mit EA (148) <i>touching EA</i>	8	41	24	30	28	29	51	26	39	11	5	8
Kreisen mit EA in min (58) <i>circling with EA</i>	13	26	19	26	48	36	45	19	33	16	7	12
Verfolgen eines EA (48) <i>pursuit of EA</i>	3	31	13	44	38	42	44	13	33	9	19	13
gerichteter Girlandenflug (50) <i>undulating flights</i>	3	25	12	43	55	48	30	10	22	23	10	18
Girlandenbögen (594) <i>undulating waves</i>	14	19	15	47	50	48	–	–	–	39	31	37
Flug zusammen mit EA in min (831) <i>escorting EA</i>	5	35	15	30	43	35	39	12	30	26	10	20

warten sitzenden Paaren das ♂ als erstes auf einfliegende Einzeladler reagierte. Bei fliegenden Paaren startete in den meisten Fällen das ♂ Attacken gegen Einzeladler. Am deutlichsten war der geschlechtsspezifische Unterschied beim ausgeprägten Girlandenflug (Glutz et al. 1971: 665). Sowohl bezüglich Anzahl als auch Dauer dieses u.a. aggressiv motivierten Fluges war die Beteiligung des ♂ weit grösser als diejenige des ♀. Im Winter beteiligte sich das Paar öfter gemeinsam an territorialen Aktionen. Während der Brutzeit (Ende März bis Ende Juli) dominierte das ♂ bei territorialen Aktionen weniger stark als im Winter; unsere Beobachtungstätigkeit konzentrierte sich allerdings auf den Horstbereich, wo naturgemäss die Präsenz des ♀ höher war. Hält sich das ♂ nicht in Horstnähe auf, wird das ♀ territorial aktiv. Direktes Abfliegen vom Horst gegen Einzeladler kann längere Brutpausen bewirken.

Unerwartetes Fehlen des ♂ im Horstbereich bestimmter Paare dürfte mit dessen erhöhter territorialer Aktivität in abgelegenen Teilen des Reviers in Zusammenhang stehen. Aus praktischen Gründen fehlen dazu konkrete Beobachtungen. Deshalb kommt der räumlichen topographischen Gliederung eines Territoriums besondere Bedeutung zu.

3.2.3. Starke räumliche Gliederung des Territoriums verstärkt den Einzeladlereffekt

Die Territorien der Paare Giessbach, Saanen und Urbach, welche sich bezüglich Einzeladlereinfluss exponieren und die geringsten mittleren Anwesenheitszeiten am Horst aufweisen (Tab.2), sind überdies sehr ähnlich gegliedert (Abb.13): Eine besiedelte Talschaft trennt einen südlichen Territoriumsteil mit dem Brutbereich von einem nördlichen Teil, der das winterliche, besonnte Jagdgebiet umfasst. In der Regel überfliegen die Paarpartner gemeinsam oder einzeln die von ihm nicht genutzten Territoriumsteile, wobei sie für die 2–6 km messenden Distanzen 1–8 min brauchen. Solche längeren Überflüge werden in der

Regel mehrmals täglich durchgeführt (♂ Giessbach wechselte z.B. am 19.2.91 binnen 90 min 3mal die Talseiten). Trotz günstigem Nahrungs- und Nistplatzangebot fehlen in den südexponierten Hanglagen im nördlichen Territoriumsteil der drei erwähnten Paare aktuelle Horststandorte. Während der Bebrütung wirkt sich die starke räumliche Gliederung in zwei Territoriumsteile negativ auf die Regelmässigkeit der Brutablösungen zwischen ♀ und ♂ aus: häufig fehlt das ♂ im Horstbereich, weil es sich im nördlichen abgegliederten Territo-

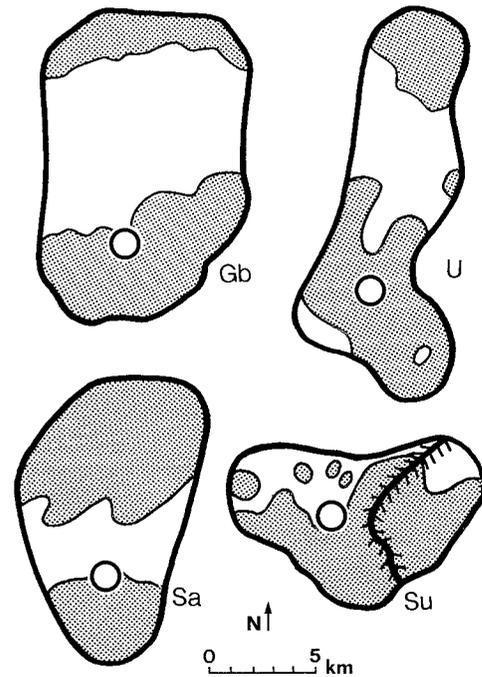


Abb.13. Territorien mit starker räumlicher Gliederung. Für den Steinadler nutzbare Flächen gerastert, besiedelte Talschaften, Seen, Gletscher und geschlossene Waldflächen weiss. Der Brutbereich ist mit einem Kreis markiert. Territorium Su ist durch einen Gebirgskamm gegliedert. Gb = Paar Giessbach, U = Paar Urbachtal, Sa = Paar Saanen, Su = Paar Suldtal. – Examples of territories with a high degree of topographic segregation, resulting in several disconnected hunting areas (shaded). White: habitat not suitable for hunting, such as Lakes, closed forests, and human settlements. Hunting areas can also be fragmented by mountain ridges (Su; territories named according to tab.8).

riumsteil aufhält, wo es durch territoriale Aktivität gegen Einzelvögel «gebunden» ist. Brutablösungen, die gewöhnlich sehr regelmässig alle 1–2h vorgenommen werden, fallen weg. Bei zwei überwachten Brutten des Paares Giessbach (1987, 1989; n = 85h) wurde keine einzige Brutablösung beobachtet.

Die Brutpausen waren oft lang, die durchschnittliche Anwesenheit am Horst sehr tief, da das ♀ die Bebrütung mehrmals täglich unterbrach und in den nördlichen Territoriumsteil wechselte (s. Kap.3.2.1). Bei der 1990 überwachten Brut im Urbachtal wurden zwar beide Partner am Horst beobachtet, doch kam es auch hier zu langen Brutpausen. «Echte» Brutablösungen, bei denen für kurze Zeit beide Partner im Horst standen, wurden nicht beobachtet. Die 1988 überwachte Brut des Paares Saaen zeigt einen ähnlich geringen Bebrütungsanteil des ♂ (6% Anwesenheit), da dieses dem Horstbereich oft ganztags fernblieb. Ein viertes Paar, dessen zwei überwachte Horste (1988, 1990) ebenfalls schlecht besetzt waren (<85%), befindet sich im Suldtal. In diesem Territorium ist ein Teil (Saxetental) durch einen Gebirgskamm vom Horstbereich getrennt. Auch hier geht das häufige Fehlen des ♂ (an 4 von 11 Tagen) während der Bebrütung im Hauptteil des Reviers mit dem Horstbereich auf dessen Aufenthalt im abgegliederten Territoriumsteil zurück.

3.2.4. Die «isolierten» Mittellandpaare brüten gut

Die Paare Buchholterberg und Napf, die von der Alpenpopulation deutlich abgesetzt als einzige das Alpenvorland des Kantons Bern besiedeln, brüten überdurchschnittlich erfolgreich. 1983–1987 brachten sie zusammen 7 Jungadler zum Ausfliegen (Haller 1988).

1988 kam es am Napf zu einem Brutausfall, der möglicherweise mit intensivem Holzschlag im Horstbereich während der Vorbrutzeit zusammenhing. 1989 schlüpfen 2 Jungadler. Einer ging nach 4 Wochen ein, der zweite verliess den Horst Anfang August. 1990 wurde das Gelege nach mindestens 45tägiger Bebrütung verlassen. Abrupter Brutabbruch und Anzeichen menschlicher Aktivität in Horstnähe weisen auf störungsbedingte Aufgabe der Brut hin.

Auch Paar Buchholterberg 1988 brach wenige Tage nach der Eiablage die Bebrütung wegen menschlicher Störung ab: ein Bauer schoss auf einen der beiden Altadler, der auf seinem Hof zum 7. Mal eine Hauskatze gerissen hatte. 1987, 1989 und 1991 verliess je ein Jungadler den Baumhorst, 1990 fiel die Bruttätigkeit aus.

4 von 6 Brutten der beiden Mittellandpaare wurden durch Direktbeobachtung überwacht (Tab.4). Die durchschnittliche Anwesenheit der Altvögel während der Bebrütung betrug nie weniger als 90% pro Tag. Brutunterbrechungen von >10min

Tab. 4. Durchschnittliche tägliche Anwesenheit der Altvögel am Horst während der Bebrütung und Horstpräsenz des ♂ bei 4 überwachten Brutten der Mittellandpaare. – *Nest attendance during incubation at the two nests in the Lowlands: incubation by either partner, incubation by ♂, and hours observed. Incubation was expressed as the average percentage (and sd) of the time observed per day.*

	Anwesenheit (%)	Horstpräsenz ♂ (%)	Beobachtungsstunden
Napf:			
1987	98,0 ± 0,0	33,7 ± 6,3	21,3
1989	98,9 ± 2,5	27,6 ± 11,1	34,3
1990	95,9 ± 0,7	14,8 ± 6,7	33,3
Buchholterberg:			
1989	99,9 ± 0,0	5,2 ± 4,8	28,3



Abb. 14. Baumhorst des Paares Napf auf einer Weisstanne, mit voll befiedertem Jungadler, der wenige Tage nach der Aufnahme (22. 7. 1987) den Horst verliess. – *Eyrie of pair «Napf» on a silver fir with an eaglet in juvenile plumage, shortly before fledging.*

wurden nur in einem Fall beobachtet (Paar Napf am 1. 4. 1990 19 min).

Die Horstpräsenz des ♂ liegt bei den überwachten Brutpaaren des Paares Napf auffallend hoch. Es wurde während der Bebrütung regelmässig im Horstbereich beobachtet, wo es oft lange auf Fichten oder Tannen verweilte. In regelmässigen Abständen von 1–2 h kam es zu Brutablösungen. Nahrungsversorgung des ♀ durch das ♂ am Horst wurde nicht festgestellt; das ♂ brachte aber Beute zu nahe liegenden Kröpfplätzen, die vom ♀ genutzt wurden. Im Gegen-

satz dazu lag am Buchholterberg die Horstpräsenz des ♂ trotz dessen häufiger Anwesenheit im Brutbereich sehr tief. Das Gelege blieb nie länger als 3 min unbedeckt. Das ♀ brütete zeitweise auch bei schönstem Wetter während des ganzen Tages ohne Unterbrechung und wurde vom ♂ mit Nahrung versorgt, die direkt in den Horst gebracht wurde. Bei keinem anderen Brutpaar wurde ähnliches beobachtet. Der sehr geringe ♂-Anteil bei der Bebrütung war jedenfalls darin begründet, dass das ♀ keine eigenen Jagdausflüge machen musste. Bei

beiden Paaren ermöglichen die hohe Präsenz des σ im Brutbereich und die starke Paarbindung eine hohe Horstanwesenheit während der Bebrütung.

Der Einfluss umherstreifender Einzeladler bleibt bei den Mittellandpaaren wegen ihrer grösseren Distanz zur alpinen Population gering (Abb.15). In 166 Beobachtungsstunden im Brutbereich des Paares Napf konnten nur 2 Einzeladler gesichtet werden, beim Paar Buchholterberg in 87h ein einziger, wobei der Fremdadler in 2 der 3 Fälle vom Paar heftig attackiert wurde.

Die Mittellandpaare sind gegenüber menschlichen Einflüssen wesentlich stärker exponiert als die meisten Alpenpaare. Die forstliche Nutzung der Hangwälder, in denen die Paare auf Bäumen brüten, und die leichte Zugänglichkeit der Brutplätze sind

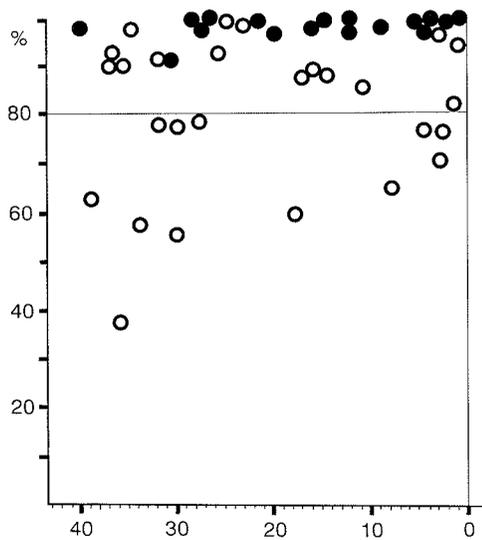


Abb. 15. Tägliche Anwesenheit der Altvögel am Horst während der Bebrütung (O = Schlüpftag; horizontale Linie = 80%-Schwelle). Kreise = gestörte Paare Giessbach (1987, 89, 90) und Harder (1987, 89). Punkte = isolierte Mittellandpaare Napf (1987, 89, 90) und Buchholterberg (1989). – *Nest attendance of adults during incubation (0 = hatching day; horizontal line = 80%-threshold). Open circles = territories with a high intruder pressure («Giessbach», «Harder»); filled circles: relatively isolated territories in the Lowlands with a low intruder pressure («Napf», «Buchholterberg»).*

brutgefährdende Störungsrisiken. Hauskatzen und Haushühner machen einen erheblichen Teil der Beutetiere beider Brutpaare aus (Haller 1988), Konflikte mit Landwirten sind daher vorprogrammiert. Auch in den achtziger Jahren kamen Steinadlerabschüsse noch vor.

Trotz des erhöhten Risikos menschbedingter Brutabbrüche liegt die Nachwuchsrate beider Paare mit 0.61 Jungen/Jahr (1983–1991) deutlich höher als der Durchschnitt der Alpenpopulation während der Untersuchungsperiode (0.38 Junge/Paar und Jahr; n = 33 Paare).

3.2.5. Luftkämpfe lassen sich provozieren: Ergebnisse eines Verhaltensexperimentes

Zwischen dem 19. und 25. 4. 1989 wurden an 5 Tagen bei 4 besetzten Steinadlerhorsten 2 Beizadler fliegen gelassen, mit dem Ziel, die Reaktion des brütenden Paares auf die künstlich eingebrachten fremden Artgenossen festzuhalten. Die Aktion entstand in Zusammenarbeit mit C. Fentzloff, Burg Guttenberg (BRD), der die beiden aus Zoo-Zucht stammenden juvenilen Steinadler- σ zu diesem Zweck aufgezogen und abgerichtet hatte. An den Einsatztagen wurden die Beizadler während 2–4h im unmittelbaren Horstbereich eines Brutpaares (200–1000m Distanz zum Horst) von der Hand gestartet (weitere Angaben bei Fentzloff 1990). Beim 1. Einsatz im Brutbereich des Paares Harder wollten die Beizadler wegen ungünstiger Thermikbedingungen nicht richtig fliegen. Bei den Paaren Frutigen, Napf und Giessbach konnte das Verhaltensexperiment erfolgreich durchgeführt werden.

Die Brutpaare reagierten an 4 Tagen mit deutlich erhöhter territorialer Aktivität. Am 20. 4. 1989 griffen beide Brutpartner des Paares Frutigen den in Bodennähe segelnden Beizadler so heftig an, dass der Falkner um seinen Vogel fürchtete und ihn zurückrufen musste: das angreifende σ verkrallte sich mit einem Beizadler, der sich auf den Rücken warf, worauf beide im Kreise trudelten und erst direkt über dem

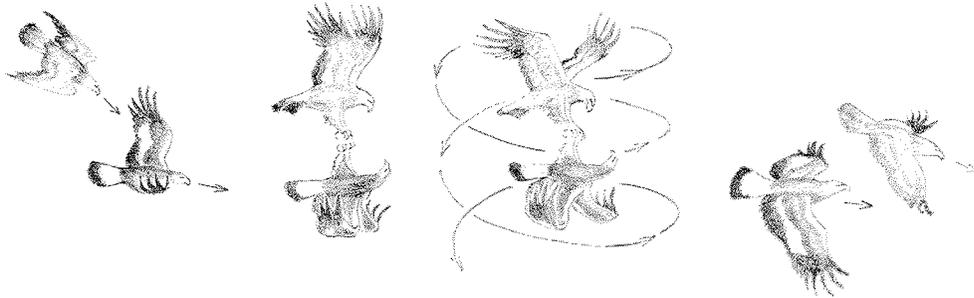


Abb. 16. ♂ Frutiggen attackiert einen Beizadler während des Verhaltensexperimentes am 20. 4. 1989. Der Fremdadler wehrt den Angriff ab, indem er sich auf den Rücken wirft. Derartige Attacken wurden im Verlauf des Experiments wiederholt durchgeführt und hatten eine geringe Horstbesetzung zur Folge (nach einer Zeichnung von C. Fentzloff). – ♂ «Frutiggen» attacks a trained Eagle during the intrusion experiment of 20/4/89. Such attacks were a typical response and caused adults to leave the nest.

Boden auseinanderglitten (Abb. 16). Zweimal verließ das brütende ♀ den Horst wegen eines Beizadlers. Während vorüberfliegende freilebende Einzeladler sofort vertrieben wurden, war die Reaktion der Brutpaare gegenüber den Beizadlern jeweils zu Beginn der Experimente am stärksten und nahm, bedingt durch Gewöhnung, nach und nach ab (Abb. 17). Der Anteil des aggressiv motivierten Girlandenflugs war an allen Tagen des Experiments bei den Brutpaaren stark erhöht. Die längste beobachtete Unterbrechung der Bebrütung durch das Paar Frutiggen (34min) fiel auf den 1. Versuchstag. An beiden Tagen wurden

beim gleichen Paar die tiefsten Anwesenheitszeiten am Horst (89% bzw. 91%) im Brutverlauf gemessen (Abb. 5). Die durchschnittliche Horstanwesenheit während der Experimente war erheblich geringer als an normalen Bruttagen (Tab. 5). Der Anteil des ♂ an der territorialen Aktivität (65%) lag deutlich über demjenigen des ♀ (35%), das hingegen mehr brütete (53%) als sein Partner (23%).

Während der Verhaltensexperimente wurden mehr Einzeladler im Horstbereich beobachtet als ausserhalb des Versuchs, was auf gegenseitige Anziehung der juvenilen und immaturren Einzeladler bzw. Beiz-

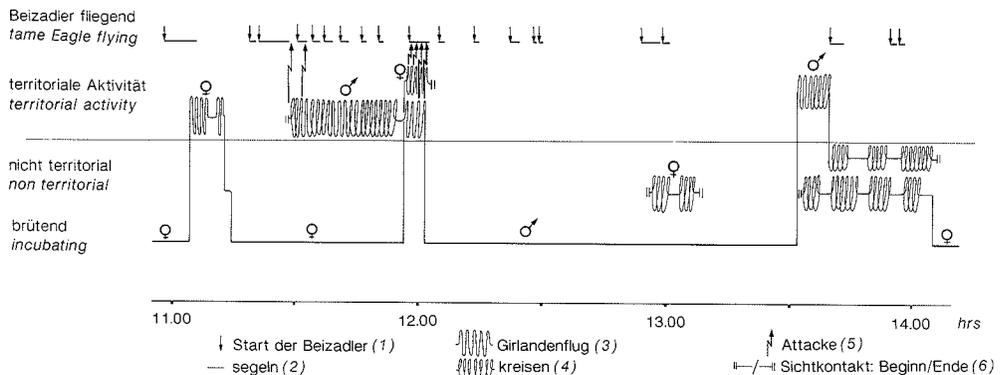


Abb. 17. Verhaltensexperiment mit 2 zahmen Beizadlern vom 20. 4. 1989 bei Frutiggen. Der Auslassort lag in einer Hangweide 140m oberhalb des besetzten Horstes (1120m ü.M.). – *Intrusion experiment, 20/4/89. Two tame Eagles were released over a meadow, 140m above the occupied eyrie. Release (1), soaring (2), undulating flight (3), circling (4), attacks (5) and sightings: start/end (6) are marked.*

Tab. 5. Vergleich der Territorialen Aktionen (TA) gegen Beiz- und Einzeladler (BA bzw. EA) und der Anwesenheit der Altvögel am Horst dreier Brutpaare (Frutigen, Giessbach, Napf) während des Experiments und im üblichen Brutverlauf (Kontrolle). – *Results of 4 experiments with 2 trained Eagles released 200–1000 m from the nest sites of 3 breeding pairs, in comparison to control observations of these pairs during the same breeding season. TA = territorial defence, BA = experimental intruder, EA = single Eagle.*

	Beizadler- experiment	Kontrolle
Beobachtungsstunden (h) – <i>h observed</i>	11,2	375,0
Attacken gegen BA – <i>attacks against BA</i>	6	
Horstausflüge wegen BA – <i>left nest because of BA</i>	2	
Anwesenheit am Horst (%) – <i>nest attendance per day</i>	75,3	90,6
Anzahl EA/h – <i>number of EA/h</i>	0,45	0,02
TA/h gegen EA – <i>TA/h against EA</i>	0,36	0,00

Tab. 6. Bruterfolg der Berner Population 1987–1991 (Brutausfall = territoriales Paar, keine Brut; Brutgrösse = Anzahl Junge/erfolgreiche Brut; Nachwuchsrate = Anzahl Junge/Paar und Jahr). – *Reproductive success of the Bernese Golden Eagle population during 1987–1991 (35 breeding pairs).*

35 Brutpaare	1987	1988	1989	1990	1991	Total
Brutausfälle <i>broods not initiated</i>	6	11	11	10	12	50
Brutabbrüche <i>broods failed</i>	7	3	6	7	7	30
Brutausfälle oder -abbrüche <i>failed or not initiated</i>	6	9	9	1	8	33
erfolgreiche Bruten <i>successful broods</i>	16	12	9	17	8	62
Anzahl Jungadler <i>total of fledglings</i>	17	14	9	19	9	68
Brutgrösse <i>fledglings / successful pair</i>	1,1	1,2	1,0	1,1	1,1	1,1
Nachwuchsrate <i>fledglings / pair and year</i>	0,49	0,40	0,26	0,54	0,26	0,39

adler hinweist (s. Kap. 3.3.2). Bei einem Trainingsfliegen mit den Beizadlern im Bereich des Einzeladlergebietes am Brienzerrgrat näherten sich binnen weniger Minuten 2 immature Einzeladler, einer baumte gar auf einer 20m entfernten Fichte auf.

3.3. Brutaktivität und Bruterfolg

Die Anzahl erfolgreicher Bruten und die Nachwuchsrate der Berner Population schwanken von Jahr zu Jahr erheblich (Tab. 6). 1990 wurden doppelt so viele Jungadler aufgezogen wie im Vor- und im Folgejahr. Nur 6 von 62 erfolgreichen Bruten (9,7%) ergaben zwei flügge Jungadler.

Nach Brutausfall besteht für ein Paar im Folgejahr höhere Wahrscheinlichkeit für die Eiablage als nach erfolgreichem Brüten (70% gegenüber 41%). Solche Brutausfälle, bei welchen es zu keiner Eiablage kommt, wurden hochgerechnet in 40%, Brutabbrüche in 24% von 175 Paarjahren festgestellt. Henninger et al. (1986) errechneten für eine südwestlich vom Kanton Bern angrenzende Voralpenpopulation, welche 4 Berner Paare miteinschliesst, ähnliche Werte: 38% Brutausfälle, 18% Brutabbrüche. Für die tiefe Nachwuchsrate der Berner Population ist vor allem der hohe Anteil an Brutausfällen massgebend.

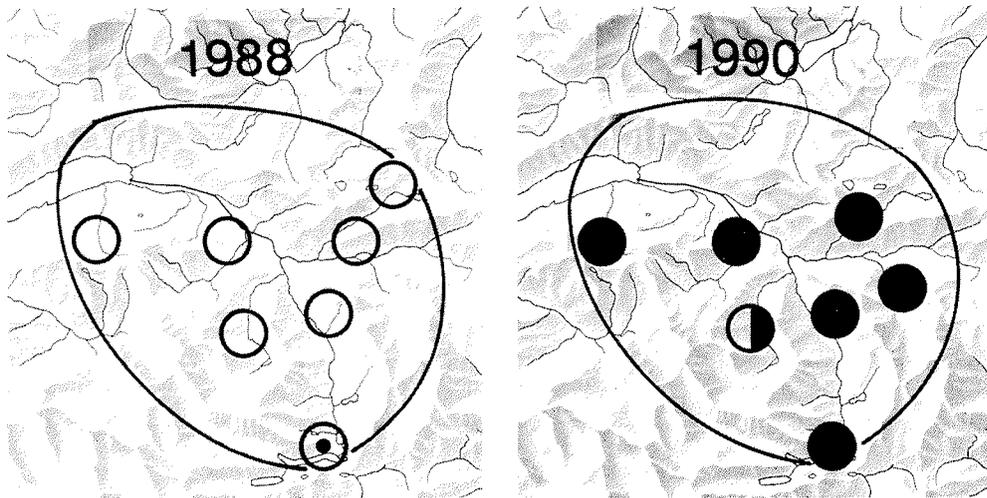


Abb. 18. Brutaktivität der Teilpopulation Haslital 1988 und 1990. Gefüllte Kreise = erfolgreiche Brut, halb ausgefüllte Kreise = abgebrochene Brut, Kreise = Brutaussfall, Punkt in Kreis = Brutaussfall oder früh abgebrochene Brut. – *Breeding performance of the subpopulation «Haslital» in 1988 and in 1990. Filled circles = brood successful; half-open circles = failed; open circles = no brood initiated; circle with dot = either not initiated or failed early.*

3.3.1. Einzeladlerkonzentrationen im Winter beeinflussen die Brutaktivität

Innerhalb der Teilpopulation Haslital wurden Einzelvögel im Verlauf der Wintermonate (Dezember–März) 1988/89 und 1989/90 in den beiden Beobachtungsräumen Brienzerglat und Guttannen (Abb. 1) trotz kurzfristiger Unterschiede mit durchschnittlich ähnlicher jährlicher Häufigkeit festgestellt (0,2–0,5 EA/h, $n_{\text{total}} = 389$ h). Zwischen 1987 und 1991 war die Brutaktivität im Haslital hingegen sehr unterschiedlich: Im Frühling 1988 kam es bei mindestens 6 der 7 Paare zu Brutaussfall, wogegen 1990 sämtliche Paare (Grimsel, Guttannen, Gadmen, Gental, Urbachtal, Rosenlauri und Giessbach) zur Brut schritten (Abb. 18).

Die Wochen vor der Eiablage, im Spätwinter, sind für die Brutaktivität der Paare bzw. ihre Kondition, besonders für das ♀, entscheidend (Newton 1979: 102). In dieser Zeit erreicht die Balzaktivität, welche sich in ausgedehnten Girlandenflügen im Horstbereich und spielerischen Attacken zwi-

schen den Brutpartnern zeigt, ihren Höhepunkt.

Im März der Jahre 1987–1989 waren Einzeladler am Brienzerglat mit 0,9 EA/h ($n = 51$ h; Tab. 7) dreimal häufiger als im Durchschnitt aller Beobachtungsgebiete und Monate (0,3 EA/h; $n = 264$ h). Die Brutaktivität war gering. Bei $\geq 71\%$ der Paarjahre ($n = 21$) fiel die Eiablage aus, erfolgreiche Bruten waren selten (14%). Im März 1990 hingegen fehlten Einzeladler am Brienzerglat weitgehend. In der Folge schritten alle 7 Paare der Teilpopulation zur Brut, 6 davon erfolgreich. Sogar das Paar im Giessbachtal brachte einen Jungadler zum Ausfliegen. 1991 war die Brutaktivität wiederum sehr gering; Einzelvögel waren während der anhaltenden Föhnphase im März häufig und führten zu vielen territorialen Aktionen der Brutvögel (s. Kap. 3.4.3).

Von Januar bis März 1990 wurden im Gebiet des Paares Gantrisch in 41 Beobachtungsstunden nur 2 Einzeladler festgestellt (0,05 EA/h). Das Paar Gantrisch ist das einzige Berner Paar, das in allen 5 Jahren brütete, wovon 4mal erfolgreich.

Tab. 7. Ausgefallene und erfolgreiche Bruten im Haslital (7 Paare) und Beobachtungshäufigkeit von Einzeladlern (EA/h) im März der Jahre 1987–1991 im Raum Brienzergrat. – *Reproduction and intruder pressure in the subpopulation Haslital (7 pairs), 1987–1991. The number of not initiated broods, the number of successful broods, the rate of single Eagles in March, and the number of observation hours are given.*

	Brutausfälle	erfolgreiche Bruten	Einzeladler/h im März	n (h)
1987	4	2	1,1	18
1988	≥ 6	0	0,7	11
1989	5	1	0,7	22
1990	0	6	0,1	22
1991	≥ 5	0	ca. 0,8	6

Im Durchschnitt wurden im Winter 1990 in allen Räumen deutlich weniger Einzeladler beobachtet (0,3 EA/h; n = 258 h) als im vorangegangenen Winter (0,6 EA/h; n = 157 h), die Anzahl erfolgreicher Bruten war 1990 hingegen doppelt so hoch (17) wie im Vor- (9) und im Folgejahr (8).

Territoriale Aktivität der Brutpaare und Einzeladlerhäufigkeit

Die Zahl der beobachteten Einzeladler und territorialen Aktionen der Brutpaare lag im Winter (0,3 EA/h bzw. 0,1 TA/h, n = 795h) deutlich höher als in den Sommermonaten (0,05 EA/h, 0,02 TA/h n = 1235h). Andererseits werden Einzelvögel im Sommer, besonders während der Brutzeit, häufiger und heftiger attackiert als im Winter (0,49 gegenüber 0,25 Attacken/EA). Insgesamt beansprucht territoriale Aktivität die Brutpaare im Winter zeitlich weitaus stärker als im Sommer.

Zwischen der Aggressivität eines Paares (Anzahl TA pro EA) und dem Anteil von zumindest teilweise aggressiv motivierten Girlandenflügen an der Flugaktivität besteht ein direkter Zusammenhang ($y = 1,8x + 2,3$; $r = 0,66$; $FG = 8$, $p < 0,05$). Dieser Anteil hängt beim Paar Giessbach im nördlichen Territoriumsteil von der Häufigkeit der beobachteten Einzeladler ab ($p < 0,025$; Abb. 19). Sexuell motivierter Girlandenflug spielt hier wegen der grossen Horstdistanz (>7 km) eine untergeordnete Rolle. Nicht territoriale Einzeladler zeigen nur ausnahmsweise Girlandenflug, attackieren aber öfter Standvögel.

Nachwuchsrate und Einzeladlerhäufigkeit

Je häufiger Einzeladler im Territorium eines Paares auftreten, um so geringer ist dessen Nachwuchsrate ($p < 0,01$; Abb. 20):

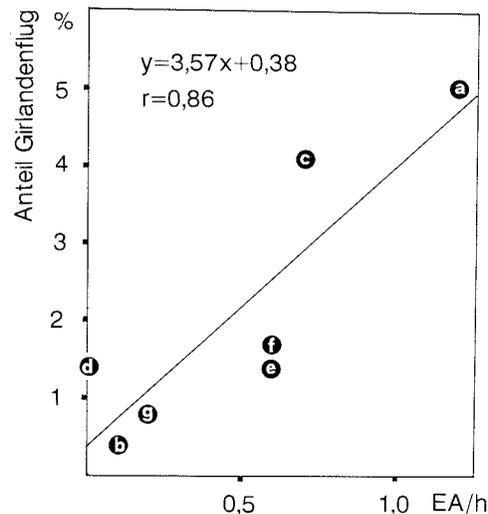


Abb. 19. Anteil Girlandenflug (%) an der Flugaktivität des Paares Giessbach in Relation zur Beobachtungshäufigkeit von Einzeladlern (EA/h) am Brienzergrat in den Winterhalbjahren 1987–1990. a = Winter 86/87 (n = 35 h), b = 1. Winterhälfte (WH) 87/88 (n = 39), c = 2. WH 87/88 (n = 55), d = 1. WH 88/89 (n = 22), e = 2. WH 88/89 (n = 26), f = 1. WH 89/90 (n = 67), g = 2. WH 89/90 (n = 42). – *Undulating flight as a proportion of all observed flying activities of pair «Giessbach» in relation to the rate of single Eagles (EA) sighted per hour in the area of Brienzergrat. As specified above, the observation period was divided into a first and a second half of the winter (1. WH and 2. WH respectively); and the number of observation hours are in brackets.*

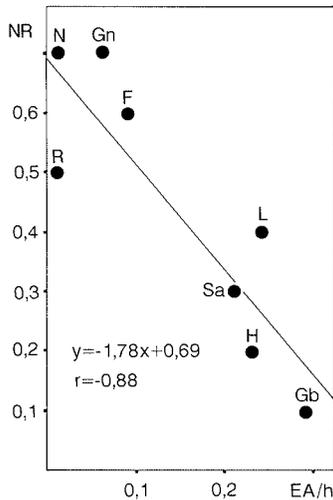


Abb. 20. Nachwuchsrate (NR) und Einzeladler-Häufigkeit (EA/h) im Territorium der Brutpaare 1987–1990 (NR errechnet aus der maximalen Anzahl kontrollierter Bruten 1982–1991 vgl. Tab. 2). Abkürzungen s. Tab. 8. – *Productivity (NR) and rate of single Eagles sighted (EA/h) intruding into the territory of breeding pairs (according to tab. 2).*

Intermediäre Paare (Frutigen, Lauenen und Saanen) reihen sich zwischen den stark gestörten Paaren Giessbach sowie Harder und den gut brütenden isolierten Mittellandpaaren mit mittlerer Nachwuchsrate ein (nur Territorien berücksichtigt, wo >100h lang beobachtet wurde).

3.3.2. Die winterliche Einzeladlerhäufigkeit hängt mit dem lokalen Klima und dem Fallwildangebot zusammen

91% der beobachteten Einzeladler im Bereich des Brienzerrates waren Jungvögel (Altersklassen: juvenil, immatur und subadult). Sie traten von Winterbeginn an gehäuft auf (Abb. 21). Im Winterhalbjahr 1987/88 wurden ab Januar, mit einsetzenden Schneefällen, bis zu 4 Einzeladler gleichzeitig beobachtet. Zu allen Zeiten des Winters war ein Ballungseffekt feststellbar: unverpaarte Adler traten signifikant gehäuft ($p < 0,001$; $\chi^2 = 28,1$, $FG = 2$) zu zweit oder in Gruppen auf, was auf eine gewisse soziale Affinität deutet.

Die häufigsten Beobachtungen von Einzelvögeln fielen auf die schneereichen Monate Januar bis März. In diesen Monaten hielten sich auch das Brutpaar Giessbach und ein Nachbarpaar aus dem Kanton Obwalden häufiger im Einzeladlergebiet am Brienzerrat auf. Die Zahl der beobachteten Einzeladler während der Winterhalbjahre 1987/88–1989/90 hängt mit der durchschnittlichen Schneehöhe zusammen ($p < 0,05$; Abb. 22a). Einzelvögel weichen bei Schneefall in tiefere Lagen, vereinzelt sogar in den Talboden aus. Anhaltender Schneefall und tiefe Temperaturen bewirken gebietsweise massive Winterverluste beim Schalenwild (Gemsen, Rehe, Rothirsche, Steinböcke). Der Zusammenhang zwischen Winterhärte bzw. Schneehöhe und Fallwildstatistik ist vor allem grossräumig sehr deutlich feststellbar ($p < 0,05$;

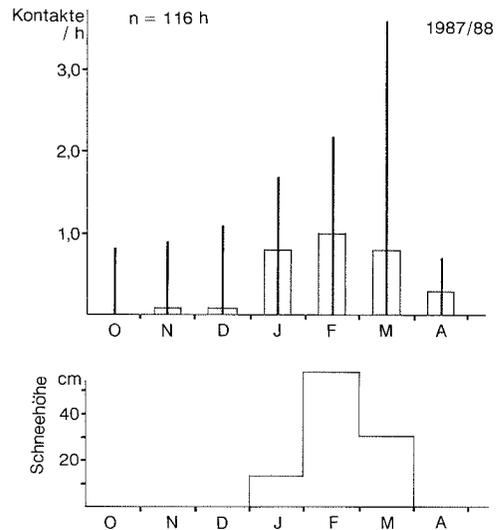


Abb. 21. Beobachtungshäufigkeit von Einzeladlern (graue Säulen) und Brutpaaren (Stäbe) im Bereich des Einzeladlergebietes am Brienzerrat während der Herbst- und Wintermonate 1987/88. Darunter ist die durchschnittliche Schneehöhe in Interlaken (Monatstabellen der SMA) angegeben. – *Sighting rates of single Eagles (bars) and territorial pairs (vertical lines) in the area of a high density of single Eagles at Brienzerrat during autumn/winter 1987/88. Bottom: average depth of snow cover measured at Interlaken.*

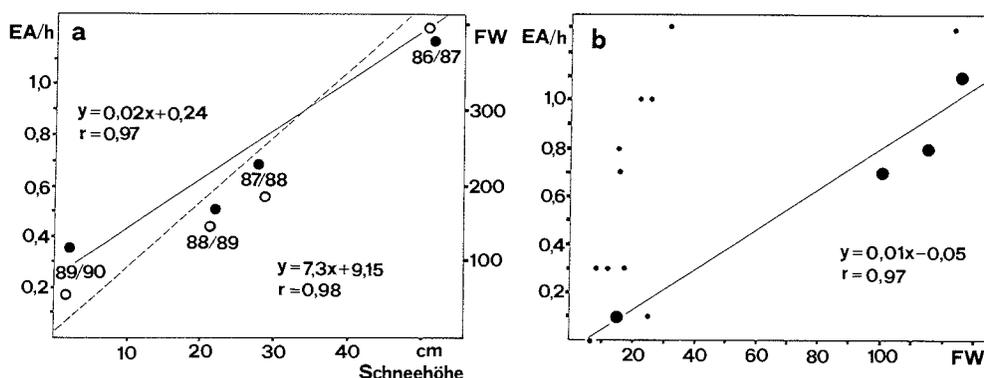


Abb. 22. (a) Beobachtungshäufigkeit von Einzeladlern (EA/h) am Brienzgrat (Punkte, ausgezogene Korrelationsgerade) und Fallwildzahlen (FW) des Kantonalen Jagdinspektorates der Region Berner Oberland (Kreise, unterbrochene Korrelationsgerade) Dezember bis März 1987–1990 in Relation zur mittleren Schneehöhe der Messstationen (SMA) Gstaad, Interlaken und Guttannen. 1986/87: $n = 35$ h, 1987/88: $n = 116$, 1988/89: $n = 66$, 1989/90: $n = 113$. – Sighting rate of single Eagles (EA/h) at Brienzgrat (filled circles, regression line) and estimated abundance of carcasses of ungulates (FW) in the alpine part of the Canton of Berne, Dec–Jan, 1987–1990 (open circles, dashed regression line), both in relation to snow depth measured at Gstaad, Interlaken and Guttannen.

(b) Beobachtungshäufigkeit von Einzeladlern am Brienzgrat während der Wintermonate 1987–1990 in Relation zu den Fallwildzahlen des Kantonalen Jagdinspektorates für die Region Berner Oberland. Kleine Punkte: Dezember, Januar, Februar; grosse Punkte: März (durch Regressionsgerade angenähert). An Fallwild wurde nur für Steinadler zugängliches eingegangenes Schalenwild berücksichtigt. – Sighting rate of single Eagles (EA/h) at Brienzgrat in winter, 1987–1990, in relation to estimated abundance of ungulate carcasses (FW) in the alpine part of the Canton of Berne. Small dots: Dec, Jan, Feb; large dots: march (used for regression line).

Abb. 22a). Im letzten strengen Winter 1986/87 trat schon im äusserst kalten Januar sehr viel Fallwild auf, die Zahl blieb auch im Februar und März hoch. In den beiden folgenden, milden Wintern erfolgte der Wintereinbruch sehr spät, zu höheren Fallwildzahlen kam es erst im März. Im extrem milden Winter 1989/90 wurde in allen Monaten sehr wenig Fallwild registriert, die Menge entsprach dem sommerlichen Angebot (nur für Steinadler zugängliches totes Wild berücksichtigt).

Hohe Fallwildmengen sind attraktiv für Einzeladler. Zwischen der beobachteten Einzeladlerhäufigkeit am Brienzgrat und der registrierten Menge der Winteropfer beim Schalenwild besteht in den Märzmonaten 1987–1990 eine lineare Korrelation ($p < 0,05$; Abb. 22b). Dieser Spätwintermonat dürfte auch für die Brutpaare von Bedeutung sein, da die Kondition der Paare in der Vorlegezeit für den Bruterfolg entscheidend ist. Während der Wintermo-

nate Dezember–Februar besteht eine nicht-lineare Abhängigkeit der Einzeladlerhäufigkeit von der Fallwildsdichte; die Kurve verläuft anfangs steil und flacht bei hoher Fallwildsdichte ab (Sättigungseffekt). Dieser Befund, insbesondere die geringere Steigung der Regressionsgeraden im März, deutet darauf hin, dass die Attraktivität von Fallwild für Einzeladler zum Frühjahr hin schwindet. Als Erklärung bietet sich die Verlängerung der Tage, die verbesserte Thermiksituation, eine weniger geklumpfte Verteilung des Fallwildes im Sommer und die damit verbundene homogenere Dispersion der Einzeladler an. Im Sommer ist denn auch die Ballung der Einzeladler messbar geringer ($0,02 < p < 0,05$; $\text{Chi}^2 = 4,4$; $\text{FG} = 1$) als im Winter (vgl. oben).

Aktivität und Sichtbarkeit der Einzeladler
 Steinadler nutzen die Zeit stärkster Sonneneinstrahlung für den thermischen Segelflug. Im Winter beschränkt sich die Flugak-

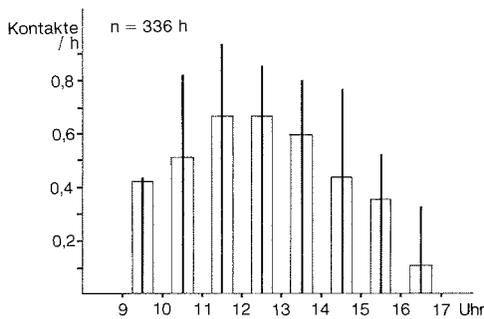


Abb. 23. Beobachtungshäufigkeit von Einzeladlern (Säulen) und des Paares Giessbach (Stäbe) im Bereich des Einzeladlergebietes am Brienzergrat während der Wintermonate 1987–1990 im Verlauf des Tages. – Sighting rates of single Eagles (bars) and of the territorial pair in the area of a high density of single Eagles «Brienzergrat» in winter, 1987–1990.

tivität der Paare und der Einzeladler hauptsächlich auf die Mittagsstunden (Abb. 23), die Zeit auch der grössten territorialen Aktivität. Standvögel wurden im Winter am Brienzergrat etwas häufiger beobachtet als Einzeladler und haben einen länger andauernden mittäglichen Aktivitätsgipfel. Am früheren Morgen fehlte Paar Giessbach in der Regel auf der Nordseite des Brienzersees, da es sich noch am Schlafplatz im Giessbachtal aufhielt, die Verteilungskurve verläuft daher etwas linkssteil.

An Tagen mit starkem Wind, insbesondere bei Föhn, sind Steinadler von der Thermik unabhängig. Die Sichtungen erstrecken sich dann über die ganze Hellzeit, Einzeladler werden vermehrt festgestellt. An Föhntagen, mit z.T. heftigen Böen, wurden im Mittel 0,9 Einzeladler/h ($n = 44h$) beobachtet, d.h. wesentlich mehr als im Durchschnitt aller Beobachtungstage (0,5 EA/h, $n = 440h$). Bei fallendem Luftdruck besteht gute Thermik, Einzeladler wurden häufiger gesichtet: im Raum Haslital war der Luftdruck an 15 von 19 Beobachtungstagen mit mehr als 0,8 Einzeladler-sichtungen/h deutlich fallend ($\geq 12,0$ Hektopascal/Tag).

3.4. Weitere, den Bruterfolg beeinflussende Faktoren

3.4.1. Nahrungsangebot

Das Beutespektrum der Steinadler ist breit und entspricht dem Angebot verfügbarer Beutearten, das im Berner Oberland und anderen Teilen der Alpen sehr hoch ist. Nicht selten fallen den Adlerpaaren Hauskatzen, kleinere Säugetierarten, wie Hermelin *Mustela erminea* oder Eichhörnchen *Sciurus vulgaris*, und Raufusshühner zum Opfer. Im Winter macht jedoch Schalenwild den grössten Teil der Beutetier-Biomasse alpiner Steinadlerpaare aus (Haller 1982). Die aus Angaben des kantonalen Jagdinspektorates auf die Territoriumsflächen der 33 Alpenpaare hochgerechneten Schalenwildbestände betragen durchschnittlich 200–820 Tiere (Rehe, Rothirsche, Gamsen, Steinböcke). Zwischen schalenwildreichen und -armen Revieren lassen sich bezüglich Nachwuchsrate und Bruterfolg keinerlei Unterschiede feststellen (Tab. 8). Der Bruterfolg von Paaren mit Wildbeständen von mehr als 700 Tieren wie bei den Paaren Giessbach, Harder, Adalboden, Gasterental und Grindelwald ist nicht besser als jener von Paaren mit weniger als 300 Huftieren innerhalb des Territoriums (Paare Eriz, Gental, Grimsel, Gutannen und Reusch).

Gebietsweise beträchtliche winterliche Fallwildmengen helfen Nahrungsengpässe während der kritischen Vorbrutphase zu überbrücken. Zu Beginn der Nestlingszeit sind in den meisten Territorien zusätzlich Murmeltiere und frisch gesetzte Gams- und Rehkitze als Beute verfügbar. In ausseralpinen Arealteilen, wo das Beuteangebot weniger günstig ist, kann die Produktivität allerdings massgeblich mit der Ernährungssituation verbunden sein (Tjernberg 1983, Cugnasse & Austruy 1987, Lawrence 1988, Watson & Langslow 1989).

Für die Alpenpaare ist das Murmeltier während der Jungenaufzucht das wichtigste Beutetier (Glutz et al. 1971). Bei sämtlichen 36 nach Nahrungsresten abgesuchten

Tab. 8. Bruterfolg der Berner Steinadlerpaare 1987–1991 und Gems-, Steinwild-, Reh- und Hirsch- sowie Murmeltierbestand pro Paar bzw. Territorium. Die Angaben über die Schalenwildbestände beruhen auf Schätzungen des Jagdinspektorates des Kantons Bern im November 1989 und wurden auf die Territoriumsflächen umgerechnet. Der Murmeltierbestand wurde aus Forter (1975) errechnet. – = Brutaussfall; / = Brutabbruch, während Bebrütung (o) oder Nestlingszeit (N); 1 oder 2 bzw. (1) oder (2) = Anzahl ausgeflogener bzw. eingegangener Jungadler; * = Abbruch durch menschliche Störung verursacht bzw. Verdacht darauf; (–) = Brutaussfall oder Brutabbruch während Bebrütung. ZB = Anzahl Bruten mit 2 ausgeflogenen Jungadlern. Punkt = Paar, von welchem 1980–86 mindestens eine 2er Brut bekannt geworden ist. – *Reproduction of all Golden Eagle pairs breeding in the Canton of Berne, 1987–1991, and estimates of prey abundance. Listed variables are location, short form of location, reproduction for each year, number of successful broods 1987–1991, number of broods with 2 fledglings 1987–1991 (point = at least one brood with 2 fledglings 1980–1986), ungulate abundance per pair of Eagles, Marmot abundance per pair. Symbols for reproduction: – = no brood initiated; / = failure, during incubation (o) or after hatching (N); 1 and 2, or (1) and (2), respectively, refer to the number of young fledged or died; * = failure due to human disturbance (in brackets if assumed); –/ = unknown whether brood failed before hatching or was not initiated.*

		87	88	89	90	91	erfolgreiche Bruten 87–91	ZB	Schalen- wildbestand pro Jahr	Murmeltier- bestand pro Paar
Adelboden	A	–/	–/	–/	1	–	1		750	150
Buchholterberge	Bh	1	/O*	1	–	1(1)	3		?	–
Burglaucenen	Bg	1	2	–	1	1	4	1	400	330
Chlus	Ch	–	1	/O	1(1)	2	3	1	500	180
Diemtigtal	D	–/	1	–/	/O	–/	1		700	230
Eriz	E	1	–	1	–	–/	2		250	60
Frutigen	F	–	1	1	–	1	3		400	50
Gadmen	Ga	/O	–	–/	1	–	1		250	330
Gantrisch	Gn	1	1	1	/O	1	4		450	160
Gasterental	Gs	1	–/	1	–	–/	2		820	60
Gental	Ge	2	–	–	1(1)	/O	2	1	260	210
Giessbach	Gb	/O	–	/O	1	–	1		800	260
Grimsel	Gr	/	–/	1	1	–/	2		200	250
Grindelwald	Gw	–/	2	–	2	/O	2	2	750	660
Guttannen	Gt	1	–	–	1	–	2		230	170
Harder	H	1	–	/O.	–	–	1		640	40
Isenfluh	I	–	1	1	/N(*)	/N(*)	2		450	170
Justis	J	–/	1	–/	–/	/O*	1		250	60
Kandergrund	Kg	1	–/	–	–	–	1		450	140
Kiental	K	1	–/	1	–	–/	2		670	350
Lauenen vorn	Lv	1	/O(*)	–	1	–	2		350	150
Lauenen hinten	Lh	/N(2)*	/O	–	1	–/	1		250	270
Lenk	L	–/	–/	–/	1	–	1		500	150
Napf	N	1	–	1(1)	/O(*)	1	3		?	–
Pohlern	P	1	–/	–/	1	/O	2		500	60
Reusch	Re	–/	1	–/	1	–	2		200	230
Rosenlaui	R	–	–	–	1	–	1		280	260
Saanen	Sa	1	1	–	–	–/	2		500	70
Schwarz Mönch	SM	/O	–	–/	2	1	2	1.	630	340
Simmenfluh	S	1	–/	–/	/O	–	1		450	150
Spillgarten	Sp	–	1	–	–	–/	1		400	200
Suldtal	Su	–	1	–	/O*	/(*)	1		520	190
Tschärzis	T	1	–	/O	–	1	2		250	170
Urbachtal	U	/O	–/	/O	/O	/O	0		300	200
Waldried	W	/O	–	/O	1	–	1		350	60

Horsten in den Berner Alpen wurden Murmeltierknochen gefunden. Das aus den Erhebungen von Forter (1975) errechnete Angebot an Murmeltieren pro Steinadler-

territorium hat auf den Bruterfolg der Paare keinen Einfluss (Tab. 8). Hingegen besteht ein positiver Zusammenhang der Murmeltierbestände mit der Nachwuchsra-

te, da erfolgreiche Bruten mit 2 Jungen in erster Linie in Revieren mit hohen Murmeltierbeständen möglich werden. Die Brutgrösse (Tab. 6) ist deutlich mit dem Angebot an Murmeltieren im Territorium korreliert ($r = 0,67$; $FG = 31$; $p < 0,001$) und beeinflusst die Nachwuchsrate positiv ($r = 0,35$; $FG = 31$; $p < 0,05$).

Im Territorium von Paar Grindelwald, welches als einziges Paar 1987–1990 zweimal 2 Jungadler aufzog, leben im Bereich First-Schwarzhorn die grössten Murmeltierkolonien des Kantons Bern. Weitere Paare, von denen Zweierbruten in früheren Jahren belegt sind, profitieren ebenfalls von hohen Murmeltierbeständen.

Der Zusammenhang zwischen Murmeltierangebot und Brutgrösse ist auch in den Südalpen belegt; dort zeigten Steinadlerreviere mit Murmeltiervorkommen 3mal mehr 2er Bruten als in Territorien ohne Murmeltiere (Huboux 1984).

3.4.2. Menschliche Einflüsse

Während Bebrütung und früher Nestlingszeit sind Steinadler am Horst äusserst störungsempfindlich. Ein brütender Vogel verlässt den Horst beim Anblick eines Menschen im Umkreis von ca. 300m unverzüglich.

Trotz sehr kurz gehaltener «Blitzaktionen» von 2–7min Aufenthalt in Horstnähe während dreier Sender-Ei-Einsätze (s. Kap. 2.1.) kam es zu langen Horstabwesenheiten der Brutvögel (43, 59 und 130min). Alle 3 Paare brachten aber schliesslich je einen Jungvogel zum Ausfliegen. Längere menschliche Störungen können während der Bebrütung ohne weiteres den Abbruch der Brut zur Folge haben (Newton 1979).

Von 30 registrierten Brutabbrüchen waren 4 sicher und 4 sehr wahrscheinlich störungsbedingt (Tab. 8). Da zudem mit einer Dunkelziffer gerechnet werden muss, ist die angenommene Zahl von 8 (27%) menschenbedingten Brutabbrüchen eher zu tief.

1987 führten Sprengarbeiten unterhalb eines Horstfelsens zum Verlust einer Zwei-

erbrut; 1988 wurde während der Bebrütung auf einen Steinadler geschossen, worauf das Gelege verlassen wurde. 1991 wurde das ♂ des Paares Suldtal mit Schussverletzungen tot aufgefunden; die Brut war zu diesem Zeitpunkt bereits abgebrochen. 1990 und 1991 führten intensive Helikopterflüge im Horstbereich während der Bebrütung zum Verlust je einer Brut. In 3 Fällen besteht Verdacht auf Brutabbruch wegen neugieriger Horstbesucher, da zuvor normal bebrütete, aber gut zugängliche Horste abrupt verlassen wurden. Im Sommer 1989 konnte ein Amateurphotograph beim Horstbesuch durch die Überwachungsaufnahme identifiziert und überführt werden (Abb. 24). Gute Zugänglichkeit und Bekanntheit eines Horstes verstärken das Risiko menschlicher Störungen, die zu Brutabbruch führen können.

In den letzten Jahren aufkommendes Gleitschirmfliegen kann zu Brutverlusten führen, wenn Startplätze in Horstnähe liegen oder wenn regelmässig vor besetzten Horsten geflogen wird. Paar Lauenen verlegte 1990 kurzfristig einen am Wasserngrat neu gebauten Horst, der direkt unter einem Startplatz für Gleitschirmflieger lag. Trueb (1989) dokumentiert bei einem an unser Untersuchungsgebiet angrenzenden Paar nahe Les Diablerets während 4 Jahren Brutabbrüche in der Nestlingszeit, welche mit intensiver Gleitschirmfliegerei direkt vor dem Horst in Verbindung standen.

In der folgenden Übersicht sind die im Verlauf der Untersuchung registrierten Konflikte mit potentiell brutgefährdenden Aktivitäten von Menschen zusammengestellt: Sprengarbeiten (Lauenen 1987, Gasteren 1989), Photographen am Horst (Harder 1987, Frutigen 1989, Isenfluh 1989, Kiental 1989), Helikopterflüge in Horstnähe (Harder 1987, Suldtal 1990, Justistal 1991), militärische Schiessübungen (Urbachtal 1990, Gental 1990), Schiessen auf Steinadler (Buchholterberg 1988, Suldtal 1991), Gleitschirmfliegen (Grindelwald 1990, Lauenen 1990), Forstarbeiten im Horstbereich (Napf 1988, Buchholterberg 1988) und Freiklettern (Grimsel 1990).

Abb. 24. Photographierender Horstbesucher, aufgenommen mit einer Super-8-Überwachungskamera am 5.7.1989. Der Jungadler hat sich auf ein Felsband zurückgezogen. – *Nest disturbance by a photographer, causing the young eagle to leave the nest. Picture taken by our time lapse camera (Super-8).*



Horstbesuche durch Photographen oder Beringer können möglicherweise die Horstwahl des Paares im Folgejahr beeinflussen: Paar Isenfluh, welches alljährlich durch Photographen am Horst aufgesucht wurde, änderte in den letzten Jahren insgesamt 7mal den Horststandort, während das benachbarte Paar Schwarz Mönch in der gleichen Zeitspanne nur einen, aber völlig unzugänglichen Horst in einer grossen Felswand besetzte.

Neben Interferenzeffekten werden bei anhaltendem Erholungs- und Nutzungsdruck auf die subalpine und alpine Zone menschbedingte Störungen den Bruterfolg der Steinadler, insbesondere im Kanton Bern, zunehmend mitbeeinflussen.

3.4.3. Wetter

Der Einfluss des Wetters auf den Bruterfolg der Steinadler bleibt in der Berner Population gering. Weder witterungsbedingte Bebrütungsabbrüche noch während Schlechtwetterphasen mangels Nahrung eingegangene Nestlinge wurden festgestellt. Die Anwesenheit der Altvögel am Horst, die mit dem Bruterfolg in Verbindung steht, ist bei gewissen Paaren an Schlechtwettertagen sogar erhöht: Brutpaare mit geringer Horstpräsenz (<90%

während Hellzeit) waren bei sehr schlechtem Wetter ohne Sicht, tiefen Temperaturen und häufigen Niederschlägen deutlich mehr am Horst anwesend als an Tagen mit Schönwetterlagen (Abb. 25).

Geringe Horstbesetzung geht auf erhöhte Flugaktivität bei günstigen Wetterverhältnissen zurück. Bei Paar Frutigen 1988 wurde in den frühen Nachmittagsstunden, der Zeit stärkster Erwärmung und Thermik, die geringste Anwesenheit am Horst während der Bebrütung festgestellt. Die territoriale (Flug)aktivität mag eine entscheidende Rolle spielen, da auch Einzeladler bei günstiger Witterung vermehrt fliegen und nur bei den gestörten Paaren (schön)wetterbedingte Abwesenheit vom Horst beobachtet wurde. Bei Föhn oder starker Bise wurde neben erhöhter Einzeladlerhäufigkeit bzw.-aktivität eine signifikant tiefere durchschnittliche Horstanwesenheit (84,9%) bei allen Paaren festgestellt (Wilcoxon-Mann-Whitney-Test: $p < 0,01$). Bei Kälte, Nebel oder Schneefall brütet das ♀ in der Regel lange ohne Unterbrechung und steht etwa alle 1–2h auf, um die Eier zu drehen. Längere Brutunterbrechungen bis 10min kommen gelegentlich vor, wobei die Eier rasch abkühlen können (bis $0,8^{\circ}\text{C}/\text{min}$).

Der Einfluss des Wetters auf die Horst-

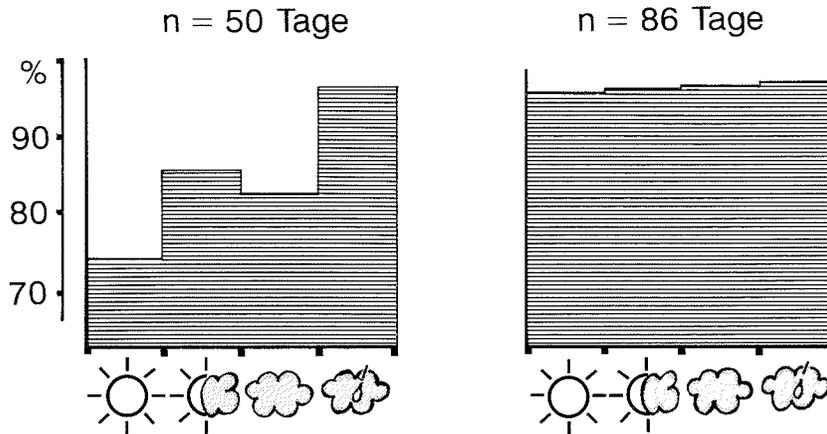


Abb.25. Witterung und durchschnittliche Anwesenheit der Altvögel am Horst. Schlecht brütende Paare links (<90% Anwesenheit; n = 5), gut brütende Paare (>90% Anwesenheit; n = 7) rechts. – Weather and nest attendance: a comparison between pairs with a low (<90%, n = 5, left) and a high nest attendance (>90%, n = 7, right).

präsenz ist vor allem in der 2. Hälfte der Nestlingszeit noch geringer als zur Zeit der Bebrütung. Nach dem Schlüpfen hundert das ♀ bei schlechtem Wetter praktisch ununterbrochen bis etwa zur 3. Entwicklungswoche der(des) Jungadler(s); danach können die Altvögel auch bei schlechter Witterung lange vom Horst abwesend sein.

An südexponierten Horststandorten kann intensive Sonneneinstrahlung zum kritischen Faktor werden. ♀ beschatten dann den Jungadler mit ausgebreiteten Flügeln. In einem Fall wurde sogar festgestellt, dass belaubte Buchenäste am Horstrand als Schattengeber aufgestellt wurden.

Im Verlauf der Jungenaufzucht bestand keinerlei Zusammenhang zwischen der Eintrage-Häufigkeit von Beutetieren und dem Wetter. Sogar während mehrtägiger Schlechtwetterphasen mit Schneefall bis auf Horsthöhe wurde aus nahe gelegenen Depots Beute eingetragen: am 19.5.1987 verliess das am Harder hudernde ♀ trotz Nebel und Schneefall den Horst und trug kurz darauf ein Beutetier ein; bei verschiedenen Horsten lag während Tagen in Horstnähe auf Kröpfplätzen frische Beute. In 3 Fällen kam es ausserhalb der Brutzeit zu sturmbedingtem Horstabsturz.

4. Diskussion

4.1. Nachwuchsrate und Status der Population

Die seit 1982 von verschiedenen Autoren erhobenen Daten zur Reproduktion und Siedlungsdichte der alpinen Steinadlerpopulation bestätigen die Hypothese Hallers (1982), wonach die Nachwuchsrate mit dem Sättigungsgrad bzw. dem Status der Population in Beziehung steht (Tab.9). Bestände mit geringerer Siedlungsdichte als in den Alpen zeigen auch heute hohe Produktivität. Im Kanton Bern passt abnehmender Bruterfolg zur Bestandsverdichtung im Verlauf der letzten Dekaden (Haller 1988).

Grosse Unterschiede im Bruterfolg: Von Paar zu Paar stark unterschiedliche Nachwuchsrate (s. Kap.3) sind im Alpenraum typisch: In Mittelbünden/Engadin zeigen 9 Paare NR zwischen 0,0 und 0,7 (Haller 1982), in den westlichen Voralpen 12 Paare zwischen 0,2 und 0,8 (Henninger et al. 1986) und in den französischen Hochalpen 10 Paare zwischen 0,2 und 1,0 (Joulot & Estachy 1987). Individuelle, durch Alter oder Konstitution der Brutpaare bedingte Unterschiede, die sich auf den Bruterfolg

Tab. 9. Nachwuchsrate und Siedlungsdichte des Steinadlers in verschiedenen Teilen der Alpenpopulation und in anderen europäischen Arealteilen (n = kontrollierte Paarjahre). – *Productivity and population density of Golden Eagles in various regions of the Alps and in other areas in Europe. Location, duration of study, number of broods studied, productivity (number of fledglings per pair and year), territory size per pair and sources are listed.*

Gebiet	Jahre	n	flüge Juv./ Paar u. Jahr	km ² /Paar	Autor
Berner Oberland	1987–91	165	0,38	84	Jenny 1992
Mittelbünden/Engadin	1973–82	121	0,43	109	Haller 1982
Bayerische Alpen	1983–87	60	0,26	ca. 110	Schöpf 1989
Westschweizer Voralpen	1975–84	120	0,51	89	Henninger et al. 1986
Französische Südalpen (W)	1980–85	94	0,45	50– 60	Joulot & Estachy 1987
Französische Südalpen (SE)	1979–84	212	0,41	60–100	Huboux 1984
Französische Südalpen (E)	1982–86	36	0,39	100	Michel 1987
Savoyen	1975–84	177	0,34	70–100	Estève & Matérac 1987
Schottland	1982	424	0,52	60–100	Dennis et al. 1984
Schweden	1975–80	83	0,53	?	Tjernberg 1983
Languedoc	1974–80	34	1,03	ca. 200	Clouet & Goar 1984
Zentraler Apennin	1980–84	53	0,90	ca. 680	Allavena et al. 1987
Sizilien	1979–85	35	1,10	444	Seminara et al. 1987

auswirken, sind nicht auszuschliessen. Bei Ersatz einzelner Brutpartner durch neue Vögel wurden jedoch keine erkennbaren Änderungen in Brutverhalten bzw. Brutqualität festgestellt (vgl. Paar Giessbach 1988). Ausserdem brüten nicht selten auch junge Adler mit Gefiedermerkmalen subadulter Vögel erfolgreich (Newton 1979: 345, Steenhof et al. 1983). Viel eher scheinen bestimmte Territorien bevorzugt oder benachteiligt zu sein.

In gewissen Jahren ist die Verteilung erfolgreicher Bruten trotz \pm stabilem Nahrungsangebot geklumpt, in anderen eher zufällig: Regional unterschiedliche Nachwuchsrate zwischen Teilpopulationen und jährlich grosse Differenzen innerhalb von Paargruppen sind nicht nur klein- sondern auch grossräumig feststellbar: 1989 lag die Nachwuchsrate im Kanton Graubünden weit höher (0,62, Haller in Vorb.) als im Berner Oberland (0,26), 1990 war es umgekehrt (0,38 Graubünden, 0,54 Bern). Ähnliche Befunde lassen sich aus Erhebungen zur Reproduktion aus den Südwestalpen ableiten: 1985 weisen 56 Paare in den italienischen Westalpen 0,45 (= tiefster Wert seit 6 Jahren, Fasce 1987), 9 Paare im östlich anschliessenden französischen Alpen teil hingegen 1,22 auf (= höchster Wert seit

≥ 6 Jahren, Couloumy 1987), während 21 Paare im südlich davon gelegenen Parc National du Mercantour nur 0,15 erreichen (= tiefster Wert seit ≥ 6 Jahren, Joulot & Estachy 1987), obwohl die längerfristige Nachwuchsrate in den drei benachbarten Regionen sehr ähnlich ist.

Faktoren, welche den Bruterfolg beeinflussen, wirken offenbar lokal auf gewisse Territorien ein bzw. beeinträchtigen langfristig den Bruterfolg dieser Paare oder erfassen Teilpopulationen sowie ganze Teilareale mit zeitlich und räumlich grosser Variation.

4.2. Brutqualität (Anwesenheit am Horst) und Anteil brütender Paare

Bruterfolg und Anwesenheit am Horst: Die Anwesenheit der Altvögel am Horst während der Bebrütung wurde bei Adlerarten selten exakt gemessen, doch ist bei Greifvögeln bereits verschiedentlich festgehalten worden, dass der grösste Teil der Brutabbrüche in die Bebrütungszeit fällt (Newton 1979: 129, Village 1990, Gargett 1990: 159).

Längere Brutunterbrechungen während des Tages können die Eitemperatur zwar stark absinken lassen, endgültiges Erkalten

des Geleges und Absterben des Embryos setzen jedoch extrem lange Unterbrechungen voraus (bis 9h Horstabwesenheit ohne Brutabbruch bzw. mit Schlüpfervorgang belegt, Ellis & Varney 1973). Ausbleiben der Schlüpfervorgang war im Kanton Bern 1987–1990 in allen Fällen durch endgültiges Fernbleiben der Brutvögel vom Horst oder unbefruchtetes Gelege bedingt.

Die Anwesenheit am Horst liefert ein Mass für die Qualität der Bebrütung bzw. für Tendenz zu Abbruch oder Bruterfolg. Collopy (1984) misst bei 11 Steinadlerhorsten in Idaho (USA) 96,3% Anwesenheit mit geringer Streuung. 10 Bruten waren erfolgreich (0,9 erfolgreiche Bruten/Paar und Jahr). Derart hohe Werte existieren heute im Kanton Bern nicht mehr. Sowohl Präsenz am Horst wie Bruterfolg variieren von Paar zu Paar sehr stark und hängen zusammen.

Lange Brutpausen gehen auf Unregelmässigkeiten im Ablöse-Rhythmus der Partner zurück. Bei normalen Brutablösungen zwischen ♀ und ♂ bleibt das Gelege nicht länger als 5min unbedeckt; fehlt ein Brutpartner jedoch im Horstbereich, können Pausen bis 90min auftreten. Wird ein brütendes ♀ vom ♂ weder abgelöst noch gefüttert, ist es zu Jagdausflügen gezwungen, die zu langen Brutpausen führen können. Ein Brutabbruch in Idaho (Collopy 1984) geht auf das Fehlen von Fütterungen des ♀ durch das ♂ zurück.

Es liegt auf der Hand, dass sich der Aufenthalt eines Paarpartners in einer vom Horstbereich abgetrennten Geländekammer eines topographisch stark gegliederten Territoriums auf regelmässige Versorgung mit Nahrung und Ablösen des Partners bzw. die Brutqualität negativ auswirkt.

Territoriale Aktivität: Beim Steinadler sind Territorium und ganzjähriger Aufenthaltsraum (home range) praktisch identisch. Girlandenflüge werden nicht nur durch Fremdadler ausgelöst, sondern können im Horstbereich auch sexuell motiviert sein. Dieser imposante, wellenförmige Signalflug (Glutz et al. 1971, Harmata 1982) ist

am ehesten mit dem Gesang der Singvögel vergleichbar: einerseits wird der Revieranspruch geltend gemacht, andererseits soll der Brutpartner in Balzstimmung gebracht und die Paarbindung gefestigt werden. Sexuell motivierte Girlandenflüge nehmen mit wachsender Distanz zum Horst an Intensität ab, während bei aggressiver Motivation häufig entlang Reviergrenzen Girlandenbögen geflogen werden.

Territorialverhalten im weiteren Sinn umfasst in erster Linie Präsenz und Girlandenflugaktivität der Standvögel, insbesondere des ♂, als Signal für den Revieranspruch. Auch das oft über Stunden dauernde Ansitzen der Brutvögel auf exponierten Felsköpfen oder Bäumen, von wo sie den Überblick über das Territorium haben und einfliegende Einzeladler von weitem sehen können, und gemeinsames Hochkreisen mit Einzeladlern werden zum Territorialverhalten gerechnet (Cramp 1980, Haller 1982, Bergo 1987b). Obwohl Attacken gegen Fremdadler gebietsweise häufig vorkommen, sind Beschädigungskämpfe ziemlich selten (im Juni 1987 kamen bei Guttannen ein Jungadler und im Mai 1991 das ♂ vom Paar Suldtal bei einem Luftkampf um). In solchen Fällen scheinen beide Geschlechter gleichermaßen betroffen zu sein (Sutter 1975). Da Auseinandersetzungen zwischen benachbarten Paaren selten sind (s. auch Haller 1982, Harmata 1982), ist anzunehmen, dass die standorttreuen, monogamen Steinadler Reviergrenzen und Nachbarvögel sehr genau kennen und respektieren. Einflüge unerfahrener, unverpaarter Einzeladler in besetzte Territorien sind hingegen in weiten Teilen der Alpen an der Tagesordnung.

Unterschiede zwischen ♀ und ♂: Höhere territoriale Aktivität beim ♂ Brutpartner ist auch in Untersuchungen aus Norwegen (Bergo 1987b) und den USA (Harmata 1982) belegt. Der deutlich höhere Girlandenfluganteil des ♂ in grösserer Entfernung vom Horst hat mit der Rollenteilung der Geschlechter zu tun; diese erschöpft sich nicht allein in der Unterscheidung zwischen

Brutverhalten des ♀ und Jagd durch das ♂, sondern schliesst die territoriale Aktivität des ♂ mit ein. Daraus ergibt sich eine weitere mögliche Erklärung für den bei Greifvögeln verbreiteten ausgeprägten Grössen-dimorphismus der Geschlechter (Newton 1979: 30): Da in Luftkämpfen gegen Artgenossen nicht in erster Linie Grösse, sondern Wendigkeit vorteilhaft ist, wird ein Richtung kleiner Körpergrösse zielender Selektionsdruck beim territorial aktiven ♂ verständlich.

Nahrungsversorgung des brütenden ♀ durch seinen Partner am Horst wurde verschiedentlich dokumentiert (Glutz et al. 1971: 666), scheint aber heute in den durch einfliegende Einzeladler gestörten Revieren die Ausnahme zu sein. Der Steinadler gehört zu den Greifvogelarten mit temporärer Brutbeteiligung des ♂ (Newton 1979: 157); dessen Horstpräsenz variiert aber sehr stark. Collopy (1984) belegt für 10 überwachte Steinadlerbruten im Snake River Canyon, Idaho (USA) eine geringere Horstpräsenz des ♂ (13,8%) als wir im Kanton Bern gefunden haben. Bei fast allen Paaren versorgte das ♂ das brütende ♀ mit Nahrung am Horst, was unter den Berner Paaren nur am Buchholterberg festgestellt wurde. Zwischen verschiedenen anderen *Aquila*-Arten herrschen diesbezüglich grosse Unterschiede: Bei einer 1973 überwachten Brut des Kaffernadlers *Aquila verreauxi* (n = 28h) lag die Horstpräsenz des ♂ bei 16% (Gargett 1990), das ♀ wurde in der Regel durch seinen Partner mit Nahrung versorgt. Brown (1952/53, 1955) beobachtete beim kleinen, von Kleinsäugern, Insekten und Kriechtieren lebenden Silberadler *Aquila wahlbergii* keine Brutbeteiligung des ♂.

Versorgt das Steinadler-♂ seine Partnerin nicht mit Nahrung, jagt das ♀ selbst und schaltet zu diesem Zweck grössere Brutpausen ein, während welchen das ♂ brüten sollte (s. auch Collopy 1984). Unterbleibt die Brutbeteiligung des ♂, ist die Brut gefährdet. Geringe Beteiligung des ♂ am Brutgeschehen kann in erhöhter Jagdaktivität begründet sein; in diesem Fall sollte

allerdings das brütende ♀ mit Nahrung versorgt werden. Fehlen Fütterungen, ist die Horstabwesenheit des ♂ auf dessen hohe territoriale Aktivität zurückzuführen.

Brutausfälle (keine Eiablage): Der Anteil des Nichtbrütens liegt im Kanton Bern mit 40% etwa gleich hoch wie der Anteil erfolgreicher Bruten. Ein hoher Nichtbrüter-Anteil (38%) ist auch in den westlichen Voralpen dokumentiert (Henninger et al. 1986). Etwas häufiger brüteten die Steinadler in Mittelbünden/Engadin (30% Brutausfälle, Haller 1982). In Schottland schwankt der Anteil brütender Paare zwischen 27% in den nördlichen und 87% in den südöstlichen Highlands. Bei jährlich etwa 25% der Paare kam es zu Brutausfall (n = 402 Paarjahre, Dennis et al. 1984). Berge (1987a) stellt in W-Norwegen gar bei lediglich 30% der Paare Brutaktivität fest.

Ungenügende Kondition führt zu Brutausfall: Bei grossen Adlerarten kommt es trotz ausreichendem Nahrungsangebot ± regelmässig zu Brutausfällen. Als Hauptgrund erwähnt Newton (1979: 148) ungenügende Kondition in der Vorbrutphase. Dies wird durch die Tatsache gestützt, dass bei Brutausfall im Folgejahr erhöhte Chance für die Eiablage besteht (s. Kap. 3.3), was auch für den nahe verwandten Kaffernadler gilt (Gargett 1990: 168). Obwohl sehr spätes Verlassen des elterlichen Territoriums durch vorjährige Jungvögel oft mit Brutausfall verbunden war, konnte das Führen dieser Jungvögel bis in den Spätwinter nie als Primärursache für Nichtbrüten nachgewiesen werden.

Sozialer Stress vermindert die Kondition der Paare: Ungenügende Kondition kann in mangelhafter Ernährung begründet sein (Newton 1979: 148). In Schweden scheint die Eiablage der Steinadler durch die Beutetierabundanz während der Vorbrutphase bestimmt zu werden (Tjernberg 1983). Im Alpenraum ist die Beutetierdichte ausgesprochen hoch, zudem kommt es gerade während der kritischen Phase im Spätwin-

ter zu einem vermehrten Angebot von Fallwild.

Als weiterer möglicher Faktor kann sozialer Stress die Kondition der Steinadler beeinträchtigen. Ausgeprägtes gegen in das Territorium eingedrungene Einzelvögel gerichtetes antagonistische Verhalten nimmt ein Paar zeitlich in Anspruch und kann zudem psychische Effekte auslösen: Stresssymptome äussern sich in erhöhter Hormonausschüttung; die Folge ist u.a. reduziertes Körpergewicht. Haller (1982) weist bei Paaren, deren Territorium an winterliche Einzeladlergebiete angrenzen, stark erhöhten Nichtbrüter-Anteil (46%) nach.

Sozialer Stress kann die Fruchtbarkeit bzw. Natalität vermindern (Schwerdtfeger 1979: 339). Beim Paar Giessbach, dessen ♂ durch die Revierverteidigung stark in Anspruch genommen wird, brütete das ♀ 1987 und 1989 nicht nur allein, sondern überdies auf unbefruchteten Eiern.

Der Steinadler ist als ausgesprochener K-Strategie stark auf Konkurrenzfähigkeit selektioniert; sozialer Stress mag daher besonders deutliche psychische und physiologische Effekte haben.

Bemerkenswert ist die Feststellung, dass die am schlechtesten brütenden Paare überdurchschnittlich häufig Eier legten (69%, n = 20 Paarjahre; Paare Giessbach, Urbach, Saanen und Suldtal). Ihre Territorien zeichnen sich durch starke räumliche Gliederung aus; der Brutbereich ist vom winterlichen Jagdgebiet, das häufig von Einzelvögeln befliegen wird, abgegliedert (s. Abb. 13). Dadurch wird für das ♀ ungestörtes Brüten möglich, allerdings um den Preis der Abwesenheit des ♂ vom Horst. In Territorien ohne starke Gliederung (Harder, Lauenen, Frutigen) war die Eiablage öfter verhindert (durchschnittlich 50% Brutaussfälle).

Die Teilpopulation der Einzeladler als Jongliermasse: Bereits Mitte des 19. Jahrhunderts berichtet v. Tschudi (1853) von einem «Sammelplatz und Lieblingsaufenthalt» der Adler am Brienzgrat oberhalb Ebli- gen. Das Einzeladlergebiet zeichnet sich

durch zusammenhängende Sonnenhänge, Schalenwildreichtum und hohe winterliche Fallwildzahlen aus. Junge Einzeladler verfügen über keine Jagderfahrung; sie sind daher auf Aas und damit auf den Suchflug angewiesen (Haller 1982). Im Winter sind unverpaarte Adler aus energetischen Gründen stark von Thermik abhängig. Das Gebiet am Brienzgrat erfüllt die Bedingungen optimal und zeigt in strengen Wintern anziehende Wirkung auf junge Einzelvögel. Weitere, durch Einzeladler häufig frequentierte Gebiete sind die nach E anschliessende Sonnenterrasse Hasliberg-Gental und die Umgebung des Grischbachtals im Saanenland.

Die Einzeladlergebiete befinden sich im peripheren Bereich von Territorien bzw. in Übergangsbereichen zwischen mehreren Paaren. Auffällig ist in allen Einzeladlerzonen die grosse Distanz zu den Brutbereichen der angrenzenden Paare; trotz z.T. sehr gutem Nistplatzangebot fehlen hier aktuelle Horststandorte. Paare und Einzelvögel weichen einander also aus.

Juvenile und immature, umherstreifende Einzelvögel machen den grössten Teil der Brutreserve aus. Die jungen Steinadler sind sehr mobil und wegen fehlender Ortskenntnisse und Unerfahrenheit während Auseinandersetzungen mit Brutpaaren benachteiligt. Längeres Verbleiben in bevorzugten Gebieten ist kaum möglich, da praktisch alle geeigneten Räume von Paaren besetzt sind.

Im Sommer gibt es weniger Fallwild, wodurch sich die Einzelvögel flächig homogener verteilen. Ihr störender Einfluss wirkt ab März/April auf gewisse territoriale Paare weniger massiv.

Die Verteilung von Fallwild und Einzelvögeln ist in strengen Wintern stark geklumpt. Bestimmte Paare, wie dasjenige im Giessbachtal, sind dann besonders stark von Einzeladlereinflügen bzw. Störungen betroffen. In diesem Sinne lässt sich die Menge der Einzelvögel als Jongliermasse verstehen, welche mit grosser zeitlicher Variation lokal oder regional die territoriale Aktivität der Paare auslöst. Bestimmende

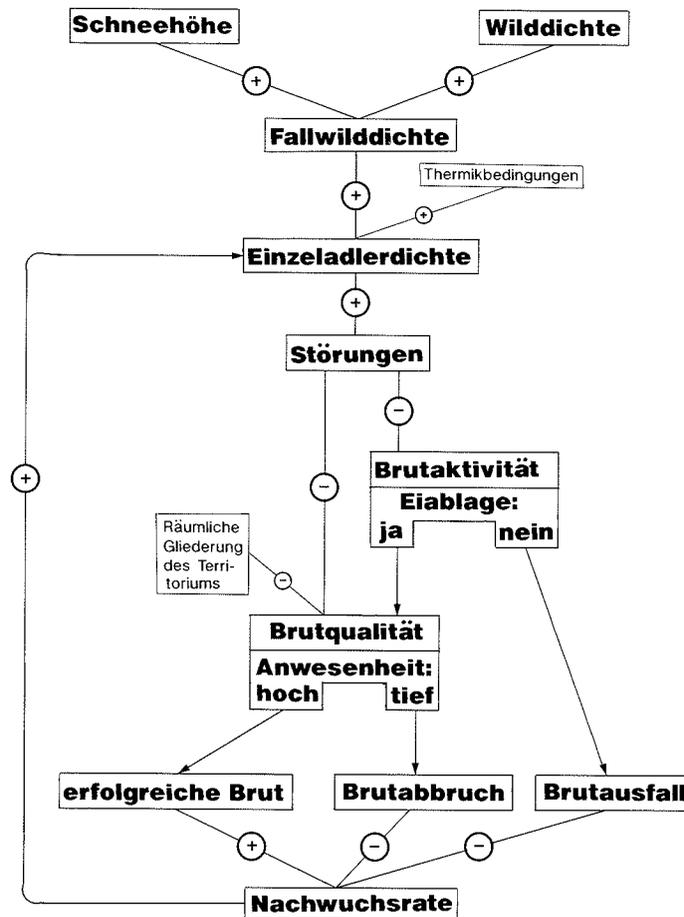


Abb. 26. Wirkungsschema zur Bestandsregulation durch intraspezifische Interferenz (Konkurrenz durch soziale Intoleranz) des Steinadlers. Die in die Rückkoppelung einbezogenen Elemente beziehen sich auf die Brutpaare. + = positive Korrelation, - = negative Korrelation. - *Effects on productivity by intraspecific interference (competition through territorial behaviour) between breeding pairs and floaters.*

Grundlage sind klimatische Faktoren. In milden Wintern entfallen die grossen Ballungen, erfolgreiches Brüten wird auch bei sonst stark gestörten Paaren möglich.

Regionale Unterschiede der Schnee- bzw. Fallwildsituation können grossräumige Verlagerungen der Teilpopulation aus Einzelvögeln zur Folge haben; so lag z.B. im Winter 1989 im Berner Oberland deutlich mehr Schnee als in den Bündner Alpen. Die 1985 in den französischen Südalpen bezüglich Bruterfolg grossen regionalen Unterschiede könnten durch den extrem strengen Winter 1984/85 erklärt werden.

4.3. Interferenz als entscheidender Regulationsfaktor

Wirkungsablauf in der Berner Population: Interferenz durch räumliche Intoleranz scheint dann als Regulationsfaktor wirksam zu werden, wenn die Population gesättigt und das Nahrungsangebot sehr günstig ist.

Die Nachwuchsrate einzelner Paare wird entscheidend durch die lokale Häufigkeit von Einzelvögeln bzw. die damit verbundene territoriale Aktivität der Paare, insbesondere des ♂, beeinflusst. Zwei verschiedene Wirkungsabläufe sind möglich: (1) Hohe territoriale Aktivität in der Vorbrutphase führt zu sozialem Stress und verminderter Kondition, was Brutausfall oder Un-

fruchtbarkeit bewirken kann. (2) Während der Bebrütungsphase kann ein ♂ derart stark territorial in Anspruch genommen werden, dass das ♀ beim Brutgeschäft auf sich alleine gestellt ist; dies führt in der Regel zu Brutabbruch. Die resultierende verminderte Nachwuchsrate bewirkt längerfristig eine geringere Einzeladlerdichte. Damit ist der Regelkreis, der sich durch unmittelbare negative Rückkoppelung auszeichnet, geschlossen (Abb. 26).

Zur Relativierung der Ergebnisse sei angefügt, dass Interferenzerscheinungen beim Steinadler sehr subtil wirksam sind und erst längerfristig zum Tragen kommen. Eine Reihe weiterer Umweltfaktoren wie Nahrungsangebot und Störungen können von Fall zu Fall Bruterfolg und Nachwuchsrate mitbeeinflussen (s. Kap. 3.4. f) und Effekte der Regulation überlagern. Diese wurden erst durch verstärktes Augenmerk auf die bezüglich Einzeladler-Einflüssen exponierten Paare und grosse Stichproben quantitativ nachweisbar.

Literaturvergleich: Seit den Erkenntnissen Hallers (1982) fand beim Steinadler Interferenz als Regulationsfaktor nur zögernd Niederschlag in der Literatur. In den nördlichen Populationen wirken sich geringeres und schwankendes Nahrungsangebot, chemische Kontamination und Lebensraumveränderungen stärker auf den Bruterfolg aus als in den Alpen, wo die Wilddichte ausgesprochen hoch und \pm stabil und der Einfluss von Pestiziden geringer ist.

Autoren aus dem südalpinen Gebiet wurden in jüngerer Zeit auf das Phänomen der natürlichen Geburtenkontrolle durch Interferenzen zwischen Steinadlerpaaren und der Brutreserve aufmerksam (Fasce 1984, Huboux 1984, Siméons & Belaud 1984). In den französischen Pyrenäen wurde ein negativer Zusammenhang zwischen Paardichte und Nachwuchsrate festgestellt (Clouet & Pompidor 1987). Beim amerikanischen, etwas kleineren Golden Eagle, der in den Rocky Mountains gebietsweise sehr hohe Nachwuchsraten erreicht (Phillips et al. 1990), könnten neben ökologischen auch

genetische Unterschiede zur Nominatform eine Rolle spielen.

Bei anderen Greifvogelarten existieren über Interferenz als dichteregulierenden Faktor bisher kaum quantitative Untersuchungen; hingegen wurde verschiedentlich auf den Einfluss territorialer Aktivität zwischen Nachbarpaaren auf Bruterfolg und Bestandsdichte hingewiesen. Der afrikanische Schreieseeadler *Haliaeetus vocifer*, der sehr kleine Reviere beansprucht, zeigt infolge häufiger territorialer Auseinandersetzungen in Zonen erhöhter Paardichte reduzierten Bruterfolg (Thiollay & Meyer 1978). Für die Nahrungsbeschaffung wird nur ein Bruchteil der Aktivitätszeit eingesetzt, Revierverteidigung und -markierung nehmen die meiste Zeit in Anspruch (Brown 1980). Auch beim Kaffernadler in Rhodesien kann die Bruttätigkeit infolge territorialer Streitigkeiten zwischen Nachbarpaaren vermindert werden; hier ist zudem ein Fall belegt, wo die Bebrütung durch ein Kaffernadlerpaar abgebrochen wurde, weil Auseinandersetzungen mit ins Territorium eingedrungenen Einzelvögeln häufig waren (Gargett 1990). Beim gebietsweise sehr häufigen Mäusebussard *Buteo buteo* nimmt territoriale Aktivität augenfällig viel Zeit in Anspruch (Glutz et al. 1971; Weir & Picozzi 1975), deren Auswirkung auf Bestandsdichte und Bruterfolg wurde diskutiert (Tubbs 1974). Village (1990) setzt beim Turmfalken *Falco tinnunculus* die Limitierung der Bestandsdichte mit dem Territorialverhalten der Paare in Verbindung und erwähnt Aggressivität als Regulationsfaktor. Beim Habicht *Accipiter gentilis* können häufige Auseinandersetzungen mit unverpaarten Einzelvögeln den Bruterfolg der Paare gefährden (Bayern, Link 1986).

Theoretische Aspekte: Mit Interferenz wird unmittelbare Einwirkung von Tieren aufeinander bezeichnet, die mit zunehmender Dichte deren Gedeihen beeinträchtigt (Schwerdtfeger 1979: 222). Auf hormoneller Grundlage basierender sozialer Stress führt zur Beeinträchtigung von Vitalität

und Fertilität und kann bei gewissen kleinen Säugerarten sogar zum Tod führen (v. Holst 1969). Soziale Intoleranz der Brutpaare bewirkt Territorialität; die Folge ist hohe Aggressivität gegen Artgenossen und intraspezifische Interferenz (Begon et al. 1986: 204). Das antagonistische Verhalten territorialer Arten führt demnach nicht nur zu Spacing, sondern wirkt sich von einem bestimmten Schwellenwert an sogar bei gutem Nahrungsangebot auch direkt auf den Bruterfolg und damit auf die Nachwuchsrate aus.

Der Steinadler – als monogame, ortstreue, langlebige Art – beansprucht klar begrenzte Territorien zur Sicherung seiner Ressourcen. Als ultimate factor für Territorialität, Bruterfolg oder Nachwuchsrate steht das Nahrungsangebot, welches jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen ist (das Murmeltier als Hauptnahrung steht nur im Sommer zur Verfügung). Interferenz kommt als proximate factor dann zum Tragen, wenn die Territoriumsfläche mehr verfügbare Nahrung bietet, als für Erhaltung und Fortpflanzung eines Paares unbedingt notwendig ist. Potentielle Nahrungsengpässe erlauben jedoch keine Verkleinerung des Territoriums, womit sich das Nahrungsangebot erst langfristig als dichte-limitierend erkennen lässt.

Ausgehend von der Individualektion erscheint gegenseitige Beeinflussung durch Interferenz als Nebenerscheinung, als Effekt der sozialen Intoleranz (Mechanismus), mit Wirkung auf verminderte Produktivität bzw. Fitness. Aus dem Konflikt zwischen Reinhaltung des Territoriums und Brutfürsorge scheint es keinen «evolutiven Ausweg» zu geben.

Die Tendenz von Jungadlern, nach dem Verlassen des elterlichen Territoriums bis zu einsetzender Geschlechtsreife weit wegzuziehen, könnte mit der Theorie der Verwandtenselektion (Dawkins 1976) erklärt werden: in vom Geburtsort weit entfernten Gebieten ist die Wahrscheinlichkeit, die eigenen Eltern oder nahe Verwandte zu stören bzw. die erfolgreiche Aufzucht eigener Geschwister zu gefährden, sehr gering.

Der Fitnessvorteil der isolierten Mittel-landpaare liegt trotz suboptimaler Lebensräume in der Möglichkeit, ungestört brüten zu können, und äussert sich in überdurchschnittlicher Produktivität und intensiver Brutpflege. Der Erschliessung weiterer Gebiete steht jedoch das Fehlen geeigneter Lebensräume im Mittelland und das ausgesprochen konservative Ausbreitungsverhalten von K-Strategen im Weg.

Im Rahmen der Kapazität des Lebensraumes liegende lokale Bestandsverdichtungen, wie sie gegenwärtig Haller (in Vorb.) in Graubünden feststellt, könnten auch in gewissen Teilen des Berner Oberlandes auftreten. Bestandsrückgänge sind in absehbarer Zeit zwar unwahrscheinlich, längerfristig aber nicht auszuschliessen, da die Populationsressource und dichteunabhängige Faktoren einem Wandel unterworfen sind. Grundsätzlich lassen sich daher trotz guter Kenntnis der Situation alpiner Steinadler keine exakten langfristigen Bestandsprognosen machen.

4.4. Schlusswort

In der gesättigten Alpenpopulation des Steinadlers kommen heute populationsdynamische Regulationsprozesse zum Tragen, welche ein «Überhandnehmen» verhindern. Die vorliegende Arbeit hat aufgezeigt, dass der Steinadlerbestand auch ohne menschliches Zutun die natürlichen Schranken nicht übersteigt.

Weil Faktoren wie Nahrungsangebot, menschliche Einflüsse oder Nistplatzangebot beim Steinadler in den Alpen eine eher untergeordnete Rolle spielen und in bestimmten Räumen die Auswirkungen erhöhter territorialer Aktivität auf den Bruterfolg besonders deutlich spürbar sind, lässt sich in der gesättigten Population Interferenz als entscheidender Faktor der Bestandsregulation nachweisen. Es ist anzunehmen, dass ähnliche Wirkungsabläufe auch bei anderen territorialen Greifvogelarten wirksam sind.

Der Steinadler verkörpert eine eigentliche Schlüsselart der alpinen Landschaft.

Sein heute erfreulich hoher Bestand und die Tatsache, dass natürliche Regelkreise wirksam sind, weisen auf die relative Intaktheit seines Lebensraumes hin. Der wachsende Druck menschlicher Aktivität auf die Alpenregion, insbesondere im Berner Oberland, beeinträchtigt jedoch auch diesen Lebensraum mehr und mehr. Als Spitzenpredator reagiert der Steinadler empfindlich auf direkte oder indirekte Eingriffe in die natürliche Populationsdynamik. Ihm gilt daher besonderes Augenmerk für die Zukunft, als Indikator für naturnahe Lebensräume, deren uneingeschränkter Schutz immer dringender wird.

Zusammenfassung, Summary

Haller (1982) zeigte, dass sich die Steinadlerpopulation im Alpenraum heute im Bereich der Sättigung befindet, dass aber mit der vorangegangenen Bestandszunahme ein markanter Rückgang der Nachwuchsrate verbunden war. In dieser Studie werden die von H. Haller bereits erkannten Regulations-effekte im Berner Oberland im Detail untersucht.

Mit 0,39 Jungadlern/Paar und Jahr (1987–1991) zeichnet sich die alpine Steinadlerpopulation des Kantons Bern (33 Paare, 1 Paar/84 km²) durch eine geringe Nachwuchsrate aus. 2 von der Population getrennt im Alpenvorland lebende Paare (Napf, Buchholterberg) brüten hingegen trotz erhöhtem Risiko menschlicher Störungen mit gutem Erfolg (0,61 Jungadler/Paar und Jahr 1983–1991).

In der Alpenpopulation bleibt der Bruterfolg von Paaren, die von häufig ins Territorium eindringenden Einzeladlern gestört werden, besonders schlecht. Je öfter fremde Artgenossen aus dem Territorium vertrieben werden müssen, um so geringer ist die Präsenz der Brutvögel am Horst. Bebrüten die Altvögel ihr Gelege während weniger als 90 % des Tages, ist der Schlüpfertag gefährdet. Bei einem Brutpaar im Giessbachtal, das an ein bevorzugtes Einzeladlergebiet (SE-Flanke Brienergrat) grenzt, wirken sich solche Störungen besonders krass aus. Nach einer erfolgreichen Brut 1962 brachte Paar Giessbach erst 1990 wieder einen Jungadler zum Ausfliegen.

Die Verteidigung des Territoriums obliegt vor allem dem ♂; dessen Beteiligung an der Brutpflege ist für die Brutqualität des Paares jedoch entscheidend. Sind territoriale Aktionen gegen Einzeladler häufig, entfallen die sonst üblichen regelmässigen Brutablösungen der Paarpartner, das ♀ brütet allein. Da es sich selbst ernähren muss, kommt es zu langen Brutpausen bis 90 min. Besonders gross ist das Risiko vorzeitigen Brutabbruchs in nicht überblickbaren, gekammerten Territorien, wo die Syn-

chronisation zwischen den Paarpartnern bei der Brutablösung nicht spielt. Diese durch intensive Beobachtung an Horsten gesammelten Erfahrungen konnten durch den Einsatz von zwei Beizadlern an vier besetzten Steinadlerhorsten experimentell bestätigt werden.

Entscheidend für den Bruterfolg sind die Wochen vor der Eiablage, d.h. der Spätwinter. Paare, die in dieser Zeit häufig mit Einzeladlern Kontakt haben, brüten schlecht oder legen schon gar keine Eier (gegenwärtig 40 % der Berner Steinadlerpaare). Die winterliche Häufigkeit von Einzeladlern variiert regional von Jahr zu Jahr in nicht vorher-sagbarer Art in Abhängigkeit von Regionalklima und Fallwildangebot. Einzeladler treten im Winter oft geklumpt auf, da schnee- und wildreiche Gebiete stark anziehende Wirkung auf die vorwiegend aasfressenden Einzelvögel haben und unter ihnen ein lockerer sozialer Zusammenhalt besteht.

Die infolge erhöhter territorialer Aktivität der Brutpaare resultierende verminderte Nachwuchsrate bewirkt eine geringere Einzeladlerdichte, womit der Regelkreis geschlossen ist. Als Folge der sozialen Intoleranz der streng territorialen Steinadler tritt hohe Aggressivität gegenüber Artgenossen und damit intraspezifische Interferenz auf.

Diese auf Populationsniveau wirkenden Regelprozesse werden beim Einzelpaar durch zusätzliche Faktoren überlagert. Für den Bruterfolg entscheidend sind insbesondere menschliche Störungen im engeren Horstbereich (Photographen, Sprengarbeiten, Waldarbeiten, Helikopter, Schiessübungen, Gleitschirmfliegen und Klettern). Störungen im Umkreis von 300 m führen zum sofortigen Verlassen des Horstes. Witterungseinflüsse werden durch entsprechendes Brutpflegeverhalten gepuffert. Das Nahrungsangebot zur Brutzeit (wichtigstes Beutetier ist das Murmeltier) beeinflusst die Brutgrösse (2 flügge Junge/Horst hauptsächlich in Gebieten mit hohem Murmeltierbestand), aber nicht den Bruterfolg.

Der Ablauf subtiler, natürlicher Regelkreise beim Steinadler zeigt, dass auch ohne menschliches Zutun natürliche Schranken nicht überstiegen werden. Dem Steinadler als Schlüsselart der durch wachsenden Druck menschlicher Aktivitäten mehr und mehr gefährdeten alpinen Landschaft gilt auch in Zukunft unser besonderes Augenmerk.

Reproduction and regulation of density in an alpine population of Golden Eagles *Aquila chrysaetos*

Based on a Golden Eagle population in the Grisons, Haller (1982) showed that the number of alpine Eagles has reached the level of saturation. In addition, there was a striking decrease in productivity in the course of the by now completed population growth. The reproductive success of breeding pairs is not limited by the consistently high food supply, but is reduced by the cost of defending the territory against frequently intruding non-territorial

Eagles. Such regulation effects on population density have been postulated by H. Haller, and they are examined in detail in this study.

With 0.39 young per pair and year (1987–1991), the alpine population of Golden Eagles in the Canton of Berne (33 pairs, 1 pair/84 km²) is characterized by a low rate of reproduction. Two pairs geographically separated from the pre-alpine population and living in the adjacent Lowlands (Napf, Buchholterberg), however, breed very successfully despite the relatively high risk of human disturbance (0.61 young eagles/pair and year in 1983–1991).

There are large differences in the reproductive success of individual pairs (0–4 successful broods/pair/5 years, 1987–1991). In the alpine population, breeding success is especially low in pairs that are often disturbed by intruders. The more often such single Eagles have to be expelled the lower the presence of the breeding birds at the eyrie. If the adult birds incubate less than 90% of the day, hatching success is endangered. A pair breeding in the Giessbach valley has a very low breeding success. Its territory partly overlaps with an area of a high density of single Eagles (SE side of the ridge of Brienz); here, disturbances by single birds are very frequent. The Giessbach pair only managed to raise 2 fledglings during the last 3 decades.

The territorial activity of the breeding pairs is primarily aimed against non-territorial single Eagles. Conflicts with neighbouring pairs are relatively rare, as territorial borders are respected. The ♂ is more active in territorial defence than the ♀, both during the breeding season and during the rest of the year. For the success of a brood, however, the participation of the ♂ during incubation is critical. If territorial actions against single Eagles are frequent, the incubating ♀ is relieved less frequently, or has to incubate alone. In this case, the ♀ is forced to leave the nest for hunting to cover her own food requirements, causing long breeding interruptions of up to 90 min. The risk of abandoning the brood is especially high in segregated territories with a poor view over the territory, where the sequence of regularly relieving the incubating partner is easily disrupted. These findings based on intensive nest monitoring were confirmed by an experiment: two Eagles trained for falconry were released near four nest sites and resulted in the predicted response of the breeding pairs.

The weeks before laying eggs, i.e. late winter, are critical for successful reproduction. Pairs that are often in contact with single Eagles during this time breed poorly or do not even start to lay (presently 40% of the Bernese Golden Eagle pairs). There is much variation in the abundance of single Eagles between regions and years. Their abundance is depending on climate and distribution of ungulate carcasses, and therefore highly unpredictable. In winter, the mainly carrion-eating single Eagles often aggregate in areas with high snow cover and ungulate densities. Large-scale differences may

cause extensive displacements of single Eagles, which subsequently have an effect on the productivity of specific parts of the Golden Eagle population.

The territorial behaviour of the breeding pairs results in a high aggressiveness towards intruding floaters and thus intraspecific interference occurs. The reduced productivity, resulting from the higher territorial activity in the increased population, causes a negative feedback lowering the density of young single Eagles. These regulating mechanisms, acting on the population level, are superimposed by additional factors. Human disturbance in the closer range of an eyrie (photographers, blasting operations, logging, helicopters, shooting, paragliding and climbing) lead to an immediate abandonment of the eyrie. 27% of the known failures were caused by men. Weather has a small influence on the Golden Eagle because of intensive parental care. The availability of food during the breeding season (most important prey is the marmot) has an effect on brood size (2 fledged young/eyrie mostly in areas with a high density of marmots), but not on breeding success.

As shown by these subtle natural feedback circuits, alpine Golden Eagle populations do not grow infinitely, human control is unnecessary. Our attention should focus the future population dynamics of the Golden Eagle, one of the characteristic species of the alpine community ecosystem, which is increasingly threatened by a growing presence of human activities.

Literatur

- ALLAVENA, S., M. PANELLA, M. PELLEGRINI & A. ZOCCHI (1987): Status e protezione dell'Aquila Reale nell'Appennino Centrale. *Ricc. Biol. Selvaggina* 12: 7–15.
- BALFOUR, E. (1957): Observations on the breeding biology of the Hen Harrier in Orkney. *Bird Notes* 27: 177–83, 216–24.
- BEECHAM, J. J. & M. N. KOCHERT (1975): Breeding biology of the Golden Eagle in southwestern Idaho. *Wilson Bull.* 87: 506–513.
- BEGON, M., J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND (1986): *Ecology*. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne. 875 S.
- BERGO, G. (1987a): L'Aigle royal en Norvège. *Actes 1er Coll. Int. Aigle royal Europe*. Arvieux, France 1986: 40–42. – (1987b): Territorial behaviour of Golden Eagles in Western Norway. *Brit. Birds* 80: 361–376.
- BRANDT, M. (1988): Vergleich der Brutfürsorge von Steinadlerpaaren im Berner Oberland. Semesterarbeit am Zool. Inst. Univ. Zürich, unveröff. Typoskript, 10 S.
- BROWN, L. H. (1952/53): On the biology of the large birds of prey of Embu District, Kenya Colony. *Ibis* 94: 577–620; 95: 74–114. – (1955): *Eagles*. London: Michael Joseph. – (1980): *The African Fish Eagle*. Folkestone. 168 S.

- CLOUET, M. & J.L. GOAR (1984): Comparaison entre l'écologie de deux populations d'Aigles royaux du midi de la France: Pyrénées et Languedoc. Bull. Cent. Rech. Orn. Provence 6: 88-91.
- CLOUET, M. & J.P. POMPIDOR (1987): L'Aigle royal dans les Pyrénées Françaises. Actes 1er Coll. Int. Aigle royal Europe. Arvieux, France 1986: 83-85.
- COLLOPY, M.W. (1984): Parental care and feeding ecology of Golden Eagle nestlings. Auk 101: 753-760.
- COULOUMY, C. (1987): L'Aigle royal dans le Parc national des Ecrins. Actes 1er Coll. Int. Aigle royal Europe. Arvieux, France 1986: 61-66.
- CRAMP, S. & K.E.L. SIMMONS (1980): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol.2: Hawks to bustards. Oxford. 695 S.
- CUGNASSE, J.M. & J.C. AUSTRUY (1987): L'Aigle royal dans le Massif Central. Actes 1er Coll. Int. Aigle royal Europe. Arvieux, France 1986: 79-82.
- DAWKINS, R. (1976): The Selfish Gene. Oxford University Press. Oxford, 224 S.
- 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.
- ELKINS, N. (1983): Weather and bird behaviour. Poyser, Calton, England, 239 S.
- ELLIS, D.H. (1979): Development of behaviour in the Golden Eagle. Wildl. Monogr. 70: 1-94.
- ELLIS, D.H. & J.R. VARNEY (1973): A fully automated egg for telemetering adult attentiveness and incubation temperatures. Raptor Res. 7 (3/4): 73-77.
- ESTÈVE, R. & J.P. MATÉRAÇ (1987): L'Aigle royal, *Aquila chrysaetos*, en Haute-Savoie: bilan et perspectives. Nos Oiseaux 39: 13-24.
- FASCE, P. & L. (1984): L'Aquila reale in Italia. Lega italiana protezione uccelli. Parma, 66 S.
- FENTZLOFF, C. (1990): Der Einsatz von Beizadlern in einem wissenschaftlichen Projekt in der Schweiz. Greifvögel und Falknerei 1989: 40-44.
- FORTER, D. (1975): Zur Ökologie und Verbreitungsgeschichte des Alpenmurmeltiers im Berner Oberland. Diss. Zool. Inst. Univ. Bern, Typoskript.
- FRAMARIN, F. (1982): Enquête sur l'Aigle royal, *Aquila chrysaetos*, dans le Parc national du Grand Paradis. Nos Oiseaux 36: 263-273.
- FURNESS, R.W., J.L. JOHNSTON, J.A. LOVE & D.R. THOMPSON (1989): Pollutant burdens and reproductive success of Golden Eagles exploiting marine and terrestrial food webs in Scotland. Raptors in the Modern World 1989. World working group of birds of prey (WWGBP): Berlin, London & Paris.
- GARGETT, V. (1990): The Black Eagle. Randberg, South Africa, 279 S.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N., K.M. BAUER & E. BEZZEL (1971): Handbuch der Vögel Mittel- europas, Bd. 4.: Falconiformes. Frankfurt a.M.
- HALLER, H. (1982): Raumorganisation und Dynamik einer Population des Steinadlers *Aquila chrysaetos* in den Zentralalpen. Orn. Beob. 79: 163-211. - (1988): Zur Bestandentwicklung des Steinadlers in der Schweiz, speziell im Kanton Bern. Orn. Beob. 85: 225-244. - (in Vorb.): Untersuchungen an unverpaarten Steinadlern in den Alpen: Räumliches Verhalten, Ernährung und Koexistenz mit der Brutpopulation.
- HARMATA, A.R. (1990): What is the function of undulating flight display in Golden Eagles? Raptor Res. 16, No 4: 103-109.
- 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.
- HOLST, D. VON (1969): Sozialer Stress bei Tupajas *Tupaia belangeri*. Z. vergl. Physiologie 63: 1-58.
- HUBOUX, R. (1984): La reproduction de l'Aigle royal dans les Alpes du Sud en Provence. Bull. Cent. Rech. Orn. Provence 6: 22-24.
- JOULOT, C. & R. ESTACHY (1987): L'Aigle royal dans le Parc national du Mercantour et sa zone périphérique. Actes 1er Coll. Int. Aigle royal Europe. Arvieux, France 1986: 67-72.
- LAWRENCE, A. (1988): 1988 Golden Eagle Monitoring Survey Slims River and Duke River Drainages. Kluane National Park Reserve. unpubl. rep.
- LINK, H. (1986): Untersuchungen am Habicht. DFO-Schriftenreihe, Heft 2. Deutscher Falckennorden, Blomberg.
- MARQUISS, M., D.A. RATCLIFFE & R. ROXBURGH (1985): The numbers, breeding success and diet of Golden Eagles in Scotland in relation to changes in Land use. Biol. Conserv. 34: 121-140.
- MICHEL, S. (1987): L'Aigle royal dans le Queyras. Actes 1er Coll. Int. Aigle royal Europe. Arvieux, France 1986: 73-78.
- MOSS, D. (1976): Woodland song-bird populations and growth of nestling Sparrowhawks. Ph.D. thesis, Edinburgh University.
- NEWTON, I. (1979): Population Ecology of Raptors. Berkhamsted.
- PHILLIPS, L., A.H. WHEELER, J.M. LOCKHART, T.P. MC ENEANEY & N.C. FORRESTER (1990): Nesting Ecology of Golden Eagles and other Raptors in Southeastern Montana and Northern Wyoming. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish Wildl. Tech. Rep. 26. 13 S.
- SCHMUTZ, J.K. (1974): Relationships between three species of the genus *Buteo* coexisting in the prairie-parkland ecotone of southeastern Alberta. M.S. thesis, Edmonton Univ., Alberta.
- SCHOEPP, H. (1989): Der Steinadler in den Bayerischen Alpen. Laufener Seminarbeiträge 1/89: 57-59.
- SCHWERDTFEGER, F. (1979): Demökologie. Hamburg, Berlin.
- SEMINARA, S., S. GIARRATANA & R. FAVARA (1987): L'Aigle royal en Sicile. Actes 1er Coll. Int. Aigle royal Europe. Arvieux, France 1986: 33-36.

- SIMÉONS, D. & M. BELAUD (1984): Réflexion sur l'emplacement particulier de l'aire chez quelques couples d'Aigles royaux dans les Alpes Maritimes. *Bull. Cent. Rech. Orn. Provence* 6: 26–29.
- STEENHOF, K., M. N. KOCHERT & J. H. DOREMUS (1983): Nesting of subadult Golden Eagles in Southwestern Idaho. *Auk* 100: 743–747.
- STEMMLER, C. (1955): Der Steinadler in den Schweizer Alpen. Schaffhausen, 338 S.
- SUTTER, E. (1975): Zum Geschlecht kämpfender Steinadler. *Orn. Beob.* 72: 116–117.
- TJERNBERG, M. (1983): Breeding ecology of the Golden Eagle, *Aquila chrysaetos*, in Sweden. *Swed. Univ. Agr. Sci., Dept. of Wildlife Ecology, Report 10*. Uppsala.
- THIOLLAY, J. M. & J. A. MEYER (1978): Densité, taille des territoires et production dans une population d'Aigles pêcheurs. *Terre et Vie* 32: 203–219.
- TRUEB, J. (1989): Reproductions perturbées de l'Aigle royal aux Diablerets. *Nos Oiseaux* 40: 217–218.
- TSCHUDI, F. VON (1853): Das Thierleben der Alpenwelt. Leipzig.
- TUBBS, C. R. (1974): The Buzzard. David & CHARLES. LONDON, 199 S.
- VILLAGE, A. (1990): The Kestrel. Poyser, London, 352 S.
- WATSON, J., D. R. LANGSLOW & S. S. RAE (1987): The impact of Land-use changes on Golden Eagles in the Scottish Highlands. Typed report, Peterborough: Nat. Conserv. Council, Aberdeen, 49 p.
- WATSON, J. & D. R. LANGSLOW (1989): Can food supply explain variation in nesting density and breeding success amongst Golden Eagles? Raptors in the Modern World 1989. WWGBP: Berlin, London & Paris.
- WEIR, D. & N. PICOZZI (1975): Aspects of social behaviour in the Buzzard. *Brit. Birds* 68: 125–141.

Manuskript eingegangen 18. Juli 1991

Bereinigte Fassung 10. Januar 1992

Dr. David Jenny, Dorfstrasse, 3856 Brienzwiler

Schriftenschau

NEWTON, I. & P. OLSEN (Berater) (1991): **Greifvögel**. Jahr-Verlag GmbH & Co, Hamburg, 240 S., über 300 Farbfotos, Fr. 94.10. – Dieses Buch ist das Werk eines internationalen Autorenkollektivs. Vier Nordamerikaner, drei Briten sowie je eine Australierin und ein Afrikaner handeln in 12 Kapiteln die Biologie und Ökologie der Greifvögel ab. Zwei Kapitel geben einen Überblick über die Systematik und die besonderen Merkmale der Gruppe, die anderen behandeln Methoden der Greifvogelforschung, Populationsökologie, Ernährungsgewohnheiten und Jagdverhalten, Sozialverhalten, Fortpflanzung, Zug, kulturelle Aspekte (inkl. Falknerei), Bedrohung durch den Menschen und Schutzmassnahmen. Weitere 20 Autorinnen und Autoren haben kurze Texte über bestimmte Themen beige-steuert. Ein Anhang führt alle heute lebenden 292 Greifvogelarten auf und folgt dabei weitgehend der neuen Klassifikation von Amadon & Bull (Hawks and Owls of the World, in Proc. Western Founda-

tion Vertebrate Zool. 3: 295–357, 1988). Dadurch tauchen auch ungewohnte neue Namen auf, z.B. *Aegyptius* (statt *Torgos*) *tracheliotos* oder *Hieraaetus* (statt *Polemaetus*) *bellicosus*. Der Text ist hervorragend, die Kapitelautoren sind allesamt ausgewiesene Spezialisten auf ihrem Gebiet. Das Buch ist weitgehend beherrscht durch den heute in der englischsprachigen Literatur verbreiteten populationsökologischen Ansatz. Dass damit erstmals ein Text aus der Feder Ian Newtons auf deutsch publiziert wird, ist als besonders erfreulich zu werten. Newton hat die beneidenswerte Fähigkeit, komplexe Sachverhalte umfassend, kondensiert und in bestechend klarer Sprache darzustellen. Obwohl von der Form her nicht eigentlich an ein engeres Fachpublikum gerichtet, ist der Inhalt hochkarätig und stellt auch die neuesten Ideen korrekt dar. Weiter besticht der grossformatige Band durch die weit über 300 Farbfotos. Meine Favoriten sind dabei wohl der fliegende Bartgeier (S. 55), der Turmfalke in einer roten Sandsteinwand (S. 83) und der landende Fischadler (S. 119). Obwohl man heute von schönen Fotos verwöhnt wird, würde allein die Bebilderung den Kauf des Buches rechtfertigen. Die Illustrationen fallen