

Aus dem Naturmuseum St. Gallen

## Der Steinadler *Aquila chrysaetos* als Brutvogel im schweizerischen Alpenvorland: Ausbreitungstendenzen und ihre populations-ökologischen Grundlagen

Heinrich Haller

**Golden eagles *Aquila chrysaetos* breeding in the foothills of the Swiss Alps: area expansion and ecological background.** – During the last decades, golden eagles established territories in the foothills of the Swiss Alps below 1500 m asl. Two first pairs occupied territories outside the Alps in the canton of Berne, followed by two other pairs in eastern Switzerland. Their main prey were brown hares, domestic cats, red fox cubs and ungulate fawns. The breeding success was higher than in most Alpine areas. Before sexual maturity, golden eagles tend to choose breeding sites in their natal region. Within a metapopulation, the population pressure varies both in space and time, according to the reproductive success of the subpopulations. The status of the population in the adjacent Alpine regions explains why in the canton of Berne eagles dispersed to non-Alpine habitat several years earlier than in eastern Switzerland. As a K-selected species, the golden eagle shows little tendency to disperse. However, the eagle population of the Alps is at its optimal level. Nevertheless, the Jura Mountains, between Switzerland and France, have not yet been colonized, although they provide suitable habitat.

Key words: *Aquila chrysaetos*, Alps, area expansion, population dynamics, dispersal.  
Dr. habil. Heinrich Haller, Naturmuseum, CH-9000 St. Gallen

In Mitteleuropa gilt der Steinadler heute zu Recht als typischer Alpenvogel. Der Alpenbogen beherbergt eine stabile Population, die sich nach den früheren Nachstellungen gänzlich erholt hat und gegenwärtig 1100–1200 Paare umfasst (Haller & Sackl, im Druck). Noch bis ins 19. Jahrhundert war der Steinadler aber auch Brutvogel in Mittelgebirgen und Tiefländern, so im Jura, Schwarzwald oder im norddeutschen Tiefland (Corti 1962, Glutz von Blotzheim et al. 1971). Das gesamte Verbreitungsgebiet des Steinadlers, das sich über weite Teile der Holarktis erstreckt, weist darauf hin, dass die Art unter ganz verschiedenen Bedingungen bezüglich Relief und Klima zu existieren vermag. Allerdings müssen drei Voraussetzungen erfüllt sein: (1) Grosse offene oder halboffene (nicht dicht bewaldete) Jagdflächen, die vom Menschen lediglich extensiv genutzt werden. (2) Hinreichende Verfügbarkeit mittelgrosser (200–5000 g schwerer) Beutetiere. (3) Geeignete Stellen für die Errichtung von Horsten.

Die Alpen bieten für den Steinadler einen optimalen Lebensraum und sind gross genug, eine langfristig lebensfähige Population zu erhalten. Als Gunstfaktoren sind hervorzuheben: Die weiten offenen Flächen in höheren Gebirgslagen, das grosse Beuteangebot in Form von Alpenmurmeltieren *Marmota marmota* und Schalenwild sowie die vielen potentiellen Brutfelsen. Die in den letzten Jahrzehnten positive Bestandsentwicklung (Haller 1982, 1988) ist die Grundlage für eine Ausbreitung über den Alpenrand hinaus. Bereits 1970 wurde eine erste Brut im Napfbergland dokumentiert (Hauri 1970), und später siedelte sich ein zweites Paar in einem Nachbargebiet an. Diese beiden ausseralpinen Reviere bildeten ab 1983 Gegenstand von persönlichen Untersuchungen, die in eine Arbeit über die Bestandsentwicklung des Steinadlers in der Schweiz und speziell im Kanton Bern integriert wurden (Haller 1988). Im Rahmen seiner Dissertation hat sich D. Jenny ebenfalls mit den beiden Berner Mittellandpaaren beschäftigt und die Wir-

kungskette territoriale Belastung – Brutfürsorge – Bruterfolg im Vergleich zu alpinen Revieren untersucht (Jenny 1992). Seit 1992 wurden auch in der Ostschweiz persönliche Nachforschungen über das Vorkommen des Steinadlers im Alpenvorland betrieben.

Die vorliegende Arbeit beschreibt die Verbreitungsgeschichte und die ökologische Situation der ausseralpinen Steinadlerpaare in grösseren Teilen des schweizerischen Alpenvorlands und richtet ein besonderes Augenmerk auf die populationsökologischen Grundlagen der beobachteten und noch zu erwartenden Ausbreitung. Dabei werden auch Daten zum Dispersal der Jungvögel und zur Bestandsentwicklung in Graubünden mitberücksichtigt, die im Rahmen von Projekten des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Nr. 31-9390.88, 31-32120.91; Hauptgesuchsteller Prof. Dr. U. Glutz von Blotzheim, Universität Bern) gesammelt worden sind.

## 1. Durchführung der Arbeit

### 1.1. Untersuchungsgebiet

Die Brutvorkommen des Steinadlers wurden auf zwei Flächen im westlichen und östlichen Alpenvorland genau erfasst: Einerseits im Hügelland nördlich des Alpenrandes im Kanton Bern und andererseits im entsprechenden Raum der Kantone St. Gallen, Appenzell AI und AR, Zürich und Thurgau. Diese beiden Gebiete decken sich weitgehend mit den am besten für Steinadler geeigneten Landschaften im schweizerischen Mittelland. Aus der übrigen Schweiz gibt es trotz verschiedener Recherchen bisher keine Hinweise auf weitere ausseralpine Reviere. Das Vorkommen des Steinadlers im Alpenvorland muss in engem Zusammenhang mit den Populationsverhältnissen in den benachbarten Alpen gesehen werden; direkt angrenzende bzw. nahe gelegene Populationen wurden im Berner Oberland (Haller 1988, Jenny

1992) und in Graubünden (Haller 1982 und in Vorb.) untersucht.

Die landschaftliche Gliederung der alpinen Hintergrundsäume beeinflusst die Ausbreitungsgeschichte des Steinadlers, weshalb die Unterschiede im Bau der West- und der Ostalpen hier dargestellt werden: Die westlichen Nordalpen sind durch den Alpenrand und die Hochgebirgsmauer der Berner Alpen klar abgegrenzt. Die dadurch gebildete Landschaftskammer ist relativ kleinräumig, denn die Distanz zwischen der ersten, rund 2000 m hohen Alpenkette und dem über 4000 m hohen Alpenhauptkamm im Bereich der Berner Alpen beträgt zum Teil weniger als 30 km. In der Ostschweiz hebt sich der Säntis als einzelnes Massiv mit 2503 m Gipfelhöhe zwar besonders schroff vom Alpenvorland ab; weiter südlich, in Nordbünden, folgen aber relativ moderate Gebirgsregionen mit Gipfelhöhen unter 3000 m. Der Gebirgsscheitel ist im Vergleich zu den Berner und Walliser Alpen weit weniger markant und gipfelt erst 90 km bzw. 100 km vom Säntis entfernt am Rheinwaldhorn (3402 m ü.M.) bzw. am Piz Bernina (4049 m ü.M.). Das Alpenvorland zeigt hingegen im W und im E ähnliche Züge. Dem Bereich Sigriswilgrat–Hohgant ist ein bis 30 km nach N reichendes Hügelland vorgelagert, das sich zu beiden Seiten des Emmentales erstreckt. In der Ostschweiz weist das Toggenburg eine entsprechende Landschaftsstruktur auf; westlich und östlich des Haupttales reicht die Hügellzone über die hier besonders breite aufgeschobene Molasse hinweg bis 35 km ins Mittelland hinaus.

Die Hügellandschaften im Alpenvorland des Kantons Bern und der Ostschweiz gleichen sich: Gebiete mit kleinräumiger Zertalung sind sowohl im W (Napfbergland, an der Grenze zum Kanton Luzern; Kulminationspunkt: Napf, 1408 m ü.M.) als auch im E (Tössbergland; höchste Erhebung: Tweralpispitz, 1332 m ü.M.) zu finden. Weniger ausgeprägt gegliederte, von W nach E verlaufende Hügellketten bzw. -rücken prägen den Raum nordöstlich von Thun BE (Buchholterberg, 1180 m ü.M.) sowie das mittlere

und untere Neckertal in der Ostschweiz (Wilket, 1172m ü.M.). Das hügelige Alpenvorland trägt überall ein kleinräumiges Mosaik aus Feld und Wald, wobei die menschliche Siedlungsform durch über das ganze Gebiet verstreute Einzelhöfe charakterisiert ist. Die Landwirtschaftsflächen liegen allgemein in flacherem Gelände, insbesondere im Talgrund. Viehhaltung ist die dominante Nutzungsform, wobei ab etwa 1000m Höhe Bergweidewirtschaft betrieben wird. Oberhalb dieser Grenze nimmt die Zahl der menschlichen Siedlungen markant ab. Die Wälder stehen vor allem im steilen Gelände; sie werden nachhaltig bewirtschaftet und weisen einen hohen Starkholzanteil auf. Die vom Alpengebiet abweichende Landschaftsform kommt im äusserst geringen Anteil an unproduktiven Flächen zum Ausdruck; diese beschränken sich auf Kleinstandorte im Bereich von Molassefelsen.

## 1.2. Material und Methode

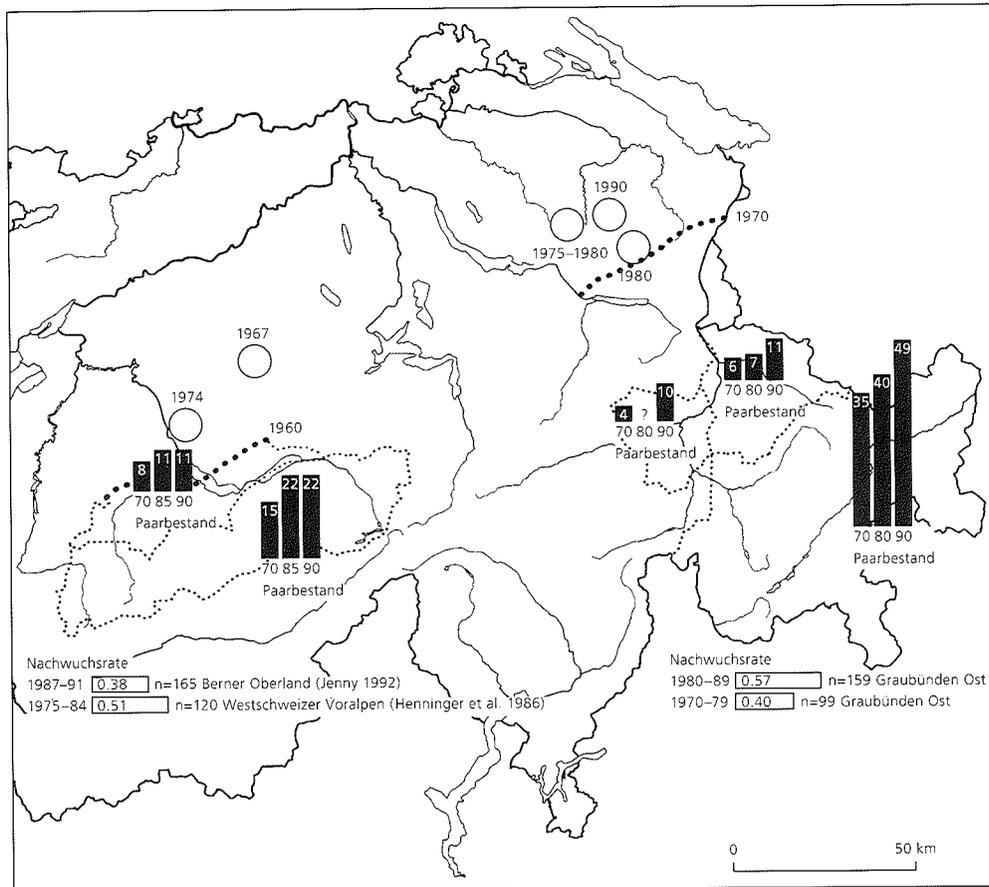
Die Datenaufnahme erfolgte anlässlich von verschiedenen Beobachtungsphasen und zum Teil professionell betriebenen Projekten, die seit mehr als 25 Jahren in Graubünden, ab 1983 im Kanton Bern und ab 1992 am st. gallisch-appenzellischen Arealrand durchgeführt wurden. Die Erhebungen gründen in erster Linie auf eigener Feldarbeit, doch waren Unterlagen der Jagdverwaltungen der Kantone St. Gallen, Graubünden und Bern, Angaben der zuständigen Wildhüter und von Ornithologen sowie Literaturdaten sehr wertvoll, um insbesondere die zeitliche Abfolge der Revierbesetzung dokumentieren zu können.

In den bearbeiteten Gebieten wurden die Steinadlerreviere systematisch gesucht und kartiert. Unter einem Revier verstehen wir den «home range» eines Adlerpaares, der in der Regel mit dem territorial beanspruchten Raum übereinstimmt. Die Zuordnung zu den untersuchten Flächen im Mittelland und in den Alpen richtete sich nach der Lage des oder eines aktuellen Horstes. Am Alpenrand horstende Paare

befliegen oft auch Gelände im angrenzenden Vorland; sie gelten aber nicht als ausseralpine Paare, selbst wenn sich dort grössere Revierteile befinden. Die Angaben über die Bestandsentwicklung im Berner Oberland und in Graubünden beziehen sich ebenfalls auf besetzte Horste (mindestens Altadler am Brutplatz festgestellt). Die Daten für 1970 gehen auf eine Zusammenfassung der vorhandenen Angaben aus mehreren Jahren zurück (Bern: 1960–1969; Graubünden: 1965–1971); dabei ist aber sichergestellt, dass die berücksichtigten Reviere eigenständig waren (Details zu den Revierkartierungen s. Haller 1982, 1988).

Die Aktionsräume der Paare sind im Alpenvorland aus topographischen Gründen schwerer zu kartieren als in den Alpen. Dazu kommt, dass die beflogenen Flächen kaum durch Reviergrenzen benachbarter Paare eingeschränkt werden; die Territorien sind weniger klar definiert als im Alpenraum. Die Hauptaktivität der Paare bezieht sich meist auf einen Umkreis von 5km, doch sind Aufenthaltsorte bis in 10km Entfernung vom Horst mehrfach belegt. Mangels genauer Informationen erfolgte der landschaftliche Vergleich der Brutvorkommen im Alpenvorland aufgrund von Materialauszügen der Landschaftsdatenbank GEOSTAT des Bundesamtes für Statistik: Ausgehend vom Horst als Zentrum wurde für jedes Revier eine quadratische Fläche von 15km Seitenlänge als Umfeld definiert. Innerhalb desselben bilden die 50 höchstgelegenen 1-km-Quadrate des schweizerischen Koordinatensystems die Vergleichsgrundlage bezüglich der untersuchten Parameter Höhenlage, Geländeneigung, Waldanteil und Anzahl Einwohner. Die Fokussierung auf die höchstgelegenen Geländeabschnitte wird damit begründet, dass diese den Hauptlebensraum des Steinadlers im Alpenvorland darstellen. Im Revier Napf lagen 14 von 15 zwischen April und August 1983 lokalisierte Beuteschlagplätze auf mindestens 1000m ü.M. (Haller 1988).

Die Beuteliste von drei Paaren im Alpenvorland entstand durch das Aufsammeln



**Abb. 1.** Brutvorkommen des Steinadlers im Alpenvorland des Kantons Bern und in der Ostschweiz (Kreise; Jahreszahl = Reviergründung bzw. Erstnachweis des Paares). Lage der traditionellen Arealgrenze am Alpenrand (Linien aus fettgedruckten Punkten; 1960 bzw. 1970) sowie Bestandsentwicklung (Paarbestand, Nachwuchsrate) in angrenzenden bzw. nahe gelegenen Teilgebieten im Alpenraum 1970-1990. Grundkarte (Gewässer und Landesgrenze) reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 7. 6. 1994. - Golden eagle pairs in the foothills of the Alps in the canton of Berne and in eastern Switzerland (circles; year = foundation of territory or first sighting of the pair), traditional area boundary along the edge of the Alps (bold printed dotted lines; 1960 and 1970, respectively) and population dynamics (number of pairs and fledglings per pair and year) in adjacent Alpine regions from 1970-1990.

von Beuteüberresten und Gewöllen im Horstbereich. Für die Berner Paare wurden einerseits die Daten in Haller (1988) übernommen. Andererseits liess sich die Liste vom Revier Buchholterberg durch eine neue Serie aus den Jahren 1992-1994 ergänzen. Die Nachweise vom Paar Tössbergland stammen aus den Jahren 1992 und 1993 und gehen auf eigene Funde und Ma-

terial von Wildhüter M. Zanoli (20 Beutetiere) zurück. Letztere Belege gelangten an F. Fasel, Schaan, der mir die Daten zur Verfügung stellte, nachdem U. Schnepf, Bündner Natur-Museum Chur, die Beutestereste bestimmt hatte.

Daten zum Dispersal von Steinadlern in den Alpen lieferten eigene Untersuchungen mittels Radiotelemetrie (mobile Hand-

peilung und Satellitentelemetrie; Haller, in Vorb.) sowie die von der Schweizerischen Vogelwarte Sempach und der Vogelwarte Radolfzell mitgeteilten Wiederfunde von in der Schweiz und in Österreich beringten Nestlingen.

## 2. Ergebnisse

### 2.1. Verlauf der traditionellen Arealgrenze und Bestandsentwicklung in den benachbarten Abschnitten der Alpen

Im Kanton Bern (Abb. 1) gehörte das Nidersimmental und seine Umgebung vor der letzten Jahrhundertwende offenbar nicht mehr zum Brutareal (Studer & Fatio 1889). Die Wiederbesiedlung erfolgte spätestens gegen Ende der zwanziger Jahre. Um 1960 verlief die Grenze des regelmässigen Verbreitungsgebietes entlang des nördlichen Alpenrandes von der Stockhornkette zum Sigriswilgrat und Hohgant (Glutz von Blotzheim 1962). Ab 1970 ist eine Zunahme der Brutpopulation im Berner Oberland dokumentiert: Die Teilpopulationen am bernischen Alpenrand (Nidersimmental mit Diemtigtal, Niesen, Suldtal und Alpengebiet nördlich Thuner und Briener See) sowie im inneren Berner Oberland vergrösserten sich im Zeitraum 1970–1985 von 8 auf 11 Paare bzw. von 15 auf 22 Paare. Die Dichte der Brutpopulation war Anfang der achtziger Jahre mit 1 Paar/87 km<sup>2</sup> (um 1985, stabile Bestandssituation) etwas höher als im östlichen Graubünden (1 Paar/99 km<sup>2</sup>, 1980) und erreichte im Saanenland (einschliesslich angrenzender Gebiete des Kantons Waadt; H. Haller, Henninger et al. 1986) Höchstwerte für die Alpen (vgl. Haller 1988). Zwischen 1985 und 1990 konnte hier im Gegensatz zu Graubünden (s. unten) bei geringem Bruterfolg (vgl. Abb. 1) kein einziges neugegründetes Adlerrevier nachgewiesen werden (vgl. Haller 1988, Jenny 1992).

In der Ostschweiz (Abb. 1) bildete der nördliche Alpenrand entlang der Linie Speer (Mattstock)–Säntis die Arealgrenze

spätestens von der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts (Studer & Fatio 1889) bis um 1975 (Glutz von Blotzheim et al. 1971). Genaue Angaben zur Bestandsentwicklung am Arealrand sind nicht verfügbar. Aus dem Säntisgebiet liegen Paarbeobachtungen und Brutnachweise auch aus der Zeit um die letzte Jahrhundertwende und danach vor (z.B. Girtanner 1899; Dobler 1915, 1917; Anonymus 1923), als sich die Adlerpopulation im nördlichen Alpenraum infolge eines eigentlichen Vernichtungsfeldzuges gegen die Beutegreifer auf einem Tiefpunkt befand (Wüst 1981, Haller 1988). In Teilen des Kantons Graubünden, der 25 km südlich der traditionellen Arealgrenze einen grossen Teil des benachbarten inneren Alpenraumes einnimmt, ist die Bestandsentwicklung ab 1970 genau belegt: Seit den achtziger Jahren (vor allem ab 1985) hat sich die Populationsvergrösserung gegenüber dem vorangegangenen Jahrzehnt verstärkt, wobei dies mit einem gesteigerten Bruterfolg einherging (vgl. Abb. 1). In Mittelbünden und im Engadin einschliesslich Bergell, Puschlav und Münstertal, also in den inneren Alpen, war die Zunahme im Zeitraum 1970–1990 vergleichbar mit jener im Berner Oberland. Im relativ moderaten Gebirgsgelände Nordbündens hat sich die Brutpopulation seit 1970 jedoch besonders stark, nämlich von 10 auf 21 Paare erhöht. Mit diesem Bestandsschub war eine Verdichtung der Brutpopulation auf 1 Paar/77 km<sup>2</sup> (Graubünden Ost, 1990) verbunden, wodurch der im Berner Oberland festgestellte Dichtewert übertroffen wurde.

### 2.2. Brutvorkommen im Alpenvorland

*Bern:* Die Hügelzonen im Berner Mittelland waren das erste ausseralpine Brutgebiet des Steinadlers, das aufgrund der Bestandserholung der Alpenpopulation im 20. Jahrhundert wiederbesiedelt wurde. Die Angaben von Fuhrer (1918) und Hess (1924) lassen es als möglich erscheinen, dass die Art bereits um 1920 im Napfbergland horstete. Genaue Informationen sind

**Tab. 1.** Landschaftlicher Vergleich der vier Steinadlerreviere im schweizerischen Alpenvorland. – *Comparison of the four golden eagle territories in the foothills of the Swiss Alps. (A) The 50 1-km-squares with the highest altitudes within an area of 15×15 km around the eyrie: mean altitude, mean gradient, percentage covered by forest and inhabitants/km<sup>2</sup>; (B) distance from eyrie to the first Alpine chain (km); (C) distance from eyrie to the northern edge of the Alps (km); (D) altitude of eyrie (m asl); (E) variation in altitude within 5 km around the eyrie (m asl).*

Revier/Territory	Napf	Buchholter- berg	Tössberg- land	Wilket
Jahr der ausgewählten Horstbesetzung <sup>1</sup> /Year	1983	1984	1992	1993
(A) Die 50 höchstgelegenen 1-km-Quadrate innerhalb einer Fläche von 15×15 km um den Horst:				
Mittlere Höhe in m ü. M.	1139	1008	1060	1022
Mittlere Neigung in Neugrad	20	11	22	14
Waldanteil in %	65	44	66	44
Einwohner/km <sup>2</sup>	7	65	4	22
(B) Entfernung des Horstes vom Nordrand der ersten Alpenkette in km				
	16	14	16	15
(C) Entfernung des Horstes vom Nordrand der aufgeschobenen Molasse in km				
	11	7	7	4
(D) Höhe des Horstes in m ü. M.				
	1140	930	1110	910
(E) Variationsbreite der Höhenlagen im Umkreis von 5 km um den Horst in m ü. M.				
	810–1400	540–1200	640–1330	600–1170

<sup>1</sup> Die Lage der verschiedenen zur Brut benützten Horste im selben Revier differiert nur wenig (Abstände < 600 m; Ausnahme Horst Napf 1970/1973), so dass auf einen Brutplatz fokussiert wurde. Das ist derjenige Horst, wo im Rahmen der persönlichen Beobachtungsperiode der erste Brutnachweis (mindestens Bebrütung festgestellt) erbracht werden konnte.

ab 1967 verfügbar, als ein Horstbau an einem Felsen bekannt wurde; 1970 und 1973 wurden in einem anderen Felshorst die ersten erfolgreichen Bruten festgestellt (Hauri 1970, 1973). 1983 wurde ein Baumhorst gefunden, der in der Folge 10 Jahre lang regelmässig besetzt war. 1993 entdeckte Wildhüter P. Siegenthaler einen neuen Baumhorst. Im Bereich Buchholterberg (Abb. 2) siedelte sich 1974 ein zweites Paar im Berner Mittelland an: 1981 wurde ein Jungadler im Familienverband festgestellt. 1983 gelang der Fund eines Baumhorstes, der seither regelmässig besetzt war. 1988 stellte D. Jenny eine Bebrütung in einem zweiten Baumhorst fest, doch wurde der Baum knapp zwei Jahre später gefällt. Die vier Baumhorste im Berner Mittelland befinden sich in der oberen Hälfte alter Nadelbäume (3 Weissstannen, 1 Fichte) in von Menschen wenig frequentierten, im Revier Napf besonders steilen Waldabschnitten.

*Ostschweiz:* Im Ostschweizer Alpenvorland erfolgte zwischen 1975 und 1980 eine erste Reviergründung (vgl. Anderegg et al. 1983), und zwar im Tössbergland (Abb. 3). 1984 und 1986 ergaben sich Hinweise auf erfolgreiche Bruten; 1987 verendete ein diesjähriger, unselbständiger Jungvogel bei Libingen SG. 1989 und 1991 registrierte Wildhüter M. Zanoli je einen Jungadler, der sich im Familienverband aufhielt. 1992 und 1993 kam es in zwei verschiedenen Baumhorsten je zu einer erfolgreichen Brut. Im Grenzbereich zwischen Vorland und Alpen westlich Schwägälp lebt ein weiteres Adlerpaar. Es wurde 1980 erstmals festgestellt und konnte seither kontinuierlich bestätigt werden. Horste sind ausschliesslich in Molassefelsen (nördlich der ersten Alpenkette) bekannt. Da das Paar an der südlichen Peripherie seines Reviers auch alpine Flächen bis rund 2000 m ü. M. nutzt, lässt sich dieses Vorkommen aber nur bedingt mit

**Tab. 2.** Nestlingsnahrung in den Revieren Napf, Buchholterberg und Tössbergland. Es sind nur Beutetiergruppen aufgeführt, die in mindestens einem Revier 5% und mehr Biomassenanteil erreichen. n = festgestellte Mindeststückzahl; % = Biomassenanteil. Die Biomassenberechnungen gründen auf Durchschnittsgewichte (s. Haller 1988). – *Main prey items brought to the nest by pairs of the territories Napf, Buchholterberg and Tössbergland.* n = minimal number of prey items; % = percentage of total biomass (prey species <5% biomass excluded).

Revier/Territory	Napf		Buchholterberg 1983–1987		Buchholterberg 1992–1994		Tössbergland 1992–1993	
Untersuchungsperiode <sup>1</sup> / Period of data collection	1983–1987		1983–1987		1992–1994		1992–1993	
Anzahl Beutetiere insgesamt/ Total number of prey items	28		98		29		32	
	n	%	n	%	n	%	n	%
Feldhase <i>Lepus europaeus</i> (3200 g)	7	31	35	44	8	36	4	21
Rotfuchs <i>Vulpes vulpes</i> (3000 g) <sup>2</sup>	0	0	1	1	0	0	7	34
Hauskatze <i>Felis silvestris</i> f. catus (3200 g)	10	44	25	32	6	27	0	0
Reh <i>Capreolus capreolus</i> und Gemse <i>Rupicapra rupicapra</i> (je 3500 g) <sup>3</sup>	3	14	12	17	4	20	4	23
Hauschaf <i>Ovis ammon</i> f. aries (2500 g) <sup>2</sup>	0	0	0	0	0	0	2	8
Haushuhn <i>Gallus gallus</i> f. domestica (2000 g)	3	8	5	4	4	11	0	0
Aaskräh <i>Corvus corone</i> (507 g) und Kolkrabe <i>Corvus corax</i> (1160 g) <sup>4</sup>	2	1	2	1	1	1	6	6
Total	25	98	80	98	23	95	23	92

<sup>1</sup> Die Untersuchungsperioden beziehen sich auf die Daten der Aufsammlung der Beuteüberreste; verschiedene alte Knochen stammen aus den Vorjahren.

<sup>2</sup> ausschliesslich juvenile Tiere

<sup>3</sup> Tössbergland: 2 Rehe juv., 1 Reh oder Gemse juv., 1 Gemse ad. (Teil eines Kadavers); Napf und Buchholterberg: ausschliesslich Rehe juv.

<sup>4</sup> Tössbergland und Buchholterberg je 1 Kolkrabe, alle anderen Corvidennachweise sind Aaskrähen.

den eigentlichen Mittellandrevieren vergleichen. Im Bereich Wilket siedelte sich um 1990 ein zweites, gänzlich im Ostschweizer Alpenvorland ansässiges Steinadlerpaar an; Einzelvögel waren hier schon in den Vorjahren wiederholt gesehen worden (R. Zingg, pers. Mitt.). 1992 bestand das Paar aus einem voll ausgefärbten ♂ und einem ♀ mit ausgeprägten Jugendmerkmalen (subad.). 1993 und 1994 wurde auf zwei verschiedenen Baumhorsten erfolglos gebrütet. Die vier im Ostschweizer Mittelland zur Brut benützten Baumhorste befinden sich alle versteckt und schwer einsehbar auf Weisstannen in entsprechender Lage wie jene im Berner Alpenvorland.

*Biotopunterschiede:* Angaben zu den landschaftlichen Voraussetzungen der vier im Alpenvorland gelegenen Reviere vermittelt Tab. 1. Dabei fallen Ähnlichkeiten auf zwischen den Revieren Napf und Tössbergland einerseits und den Revieren

Buchholterberg und Wilket andererseits. Ein wesentlicher Unterschied zwischen dem bernischen und dem Ostschweizer Alpenvorland lässt sich einzig bezüglich der Bevölkerungsdichte erkennen: Die Berner Hügelkuppen sind stärker besiedelt als vergleichbare Zonen in der Ostschweiz. Der Steinadler ist aber in beiden Gebieten gegenüber dem Menschen stark exponiert. Brutplätze befinden sich zum Teil in wenigen hundert Metern Abstand von Dauersiedlungen; Beute wird nicht selten in der nächsten Umgebung der Gehöfte geschlagen.

*Nahrung:* Die bei den Paaren Napf, Buchholterberg und Tössbergland festgestellte Nestlingsnahrung (Tab. 2) weist einige wenige Beutetiergruppen als Nahrungsgrundlage aus: Im bernischen Alpenvorland werden bevorzugt Feldhasen *Lepus europaeus* und Hauskatzen geschlagen; Rehkitze *Capreolus capreolus* juv. folgen



**Abb. 2.** Revier Buchholterberg im Kanton Bern, aus dem Flugzeug photographiert; 11. Dezember 1984. Das Revier erstreckt sich über die Hügelizeone im Vorder- und Mittelgrund mit einer maximalen Höhe von 1214 m ü.M. Hinten ragen die Gebirgsketten am Alpennordrand auf, Bildmitte links Schratzenflue (2092 m ü.M.) und rechts Hohgant (2197 m ü.M.), wo Nachbarpaare ansässig sind. – *Territory Buchholterberg in the canton of Berne; aerial view.*

an dritter Stelle. Im Revier Buchholterberg zeigten sich zwischen 1983 und 1994 keine Veränderungen in der Rangliste der vier Hauptbeutetierarten (s. auch Haller 1988). Im Tössbergländ fehlen Hauskatzen in der Beuteliste; junge Rotfüchse *Vulpes vulpes* juv. bilden hier zusammen mit Schalenwild und Feldhase die Hauptnahrung. Aus dem Revier Wilket liegt kein vergleichbares Datenmaterial vor. Verschiedene Beobachtungen und Verlustmeldungen gejagter Haustiere (insbesondere Hauskatzen, aber auch Haushühner und Hausenten; Wildhüter M. Stacher, pers. Mitt.) weisen jedoch darauf hin, dass die Ernährung ähnlich stark von der Tierhaltung abhängig ist wie in den Revieren des Berner Mittellands.

**Bruterfolg:** Die Brutgrösse (Anzahl flügge Junge pro erfolgreiche Brut) blieb auf 1,0 beschränkt (1983–1994, n = 18; s.

Tab. 3). Sie gilt als aussagekräftiger Indikator für die Nahrungsversorgung (vgl. Cramp & Simmons 1980, Haller 1982, Jenny 1992); Vergleichswerte aus dem Berner Oberland (1987–1991, n = 56; Jenny 1992) und aus Graubünden (1980–1993, n = 379) betragen 1,1 bzw. 1,2. Trotz der geringen Brutgrösse und ab und zu vorkommender Störungen durch den Menschen ist der Bruterfolg im Alpenvorland im Vergleich mit Durchschnittswerten aus den benachbarten Alpentteilen hoch (Tab. 3; vgl. Haller 1982, Henninger et al. 1986, Estève & Matérac 1987, Jenny 1992, Bezzel & Fünfstück 1994): Die Nachwuchsrates (Anzahl flügge Junge pro Paar und Jahr) bzw. die Häufigkeit erfolgreicher Bruten erreichte in den vier Revieren des Alpenvorlands gesamthaft 0,51 (1983–1994, n = 35).

**Sterblichkeit:** Ausfälle von territorialen



**Abb. 3.** Revier Tössbergland in der Ostschweiz; 22. Februar 1994. Das Gebiet weist eine kleinräumige Zertalung auf; die höchste Erhebung im Bildhintergrund links (in der Umgebung der Chrüzegg) erreicht 1314 m ü.M. Trotz stärker ausgeprägtem Relief und viel geringerer menschlicher Präsenz ist dieses Revier später als jenes im Bereich Buchholterberg besetzt worden. – *Territory Tössbergland in eastern Switzerland. It was established later than Buchholterberg in spite of a more suitable topography and less human activity.*

Adlern werden durch den Populationsdruck kompensiert: Es gibt weder aus dem Alpenegebiet noch aus dessen Vorland Hinweise auf verzögerte Neuverpaarungen bzw. auf verwaiste oder nur von einem Vogel besetzte Reviere. Im Revier Buchholterberg war es durch den Vergleich von Mauserfedern (Abb. 4, vgl. Bühler et al. 1987), durch die Totfunde der jeweils revierbesitzenden ♀ in den Jahren 1982 und 1992 sowie durch Direktbeobachtungen möglich, die Abfolge weiblicher Territoriums inhaber zu bestimmen: 20 Jahre nach der Reviergründung ist gegenwärtig mindestens das vierte ♀ ansässig. Die drei Vorgänger-♀ besetzten das Revier maximal 6, maximal 2 und 10 Jahre; ♀ 2 wurde 6 Jahre alt, ♀ 3 brachte es auf etwa 14 Lebensjahre und 6 flügge Jungvögel. Menschliche Einflüsse steigerten die Sterblichkeit und be-

schleunigten dadurch die Partnerwechsel: ♀ 2 wurde möglicherweise erlegt, ♀ 3 geriet offenbar in eine Stromleitung. 1988 schoss ein Bauer im Revier Buchholterberg auf einen der beiden Altadler (Jenny 1992).

### 2.3. Das Dispersal der Jungadler als wichtige Einflussgrösse auf den Populationsdruck

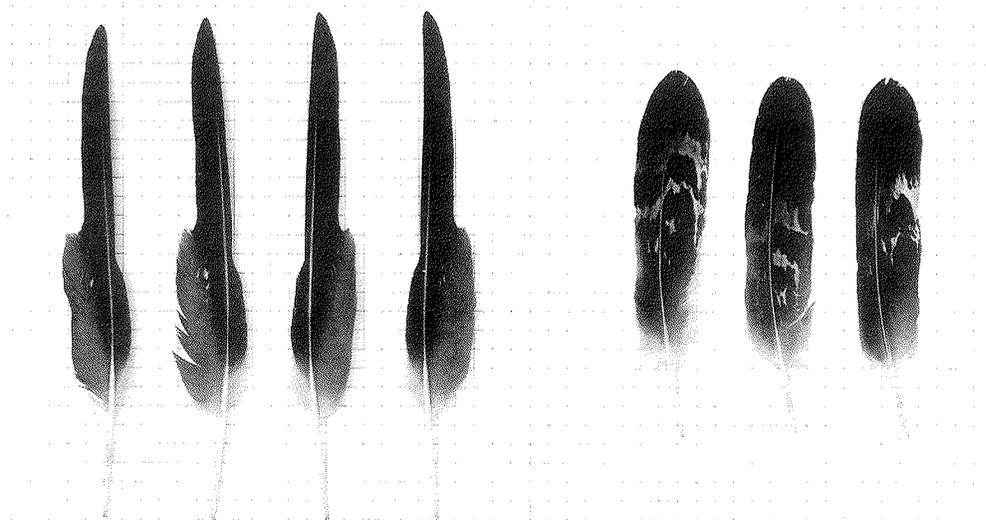
Die Arealausweitung hängt nicht nur von den landschaftlichen Voraussetzungen sowie der Reproduktionsleistung und dem Sättigungsgrad des alpinen Adlerbestands ab. Weitere Aspekte der Populationsdynamik, insbesondere der Verlauf des Dispersals der Jungadler, müssen mitberücksichtigt werden. Radiotelemetrische Studien, die von Graubünden ausgingen, zeigten Unterschiede in der Raumbelegung von jüngeren und älteren Einzeladlern (Abb. 5

**Tab. 3.** Bruterfolg in den vier Revieren im Alpenvorland. Daten in Haller (1988) und Jenny (1992) mitberücksichtigt. – = Paar vorhanden, kein Bruterfolg; × = Paar vorhanden, keine Bebrütung; \* = Bebrütung abgebrochen; 1 = 1 Jungadler ausgeflogen; 1\* = diesjähriger, im Revier geborener Jungadler festgestellt. – *Reproductive success in the four territories in the foothills of the Swiss Alps.* – = pair present, no breeding success; × = pair present, no incubation; \* = incubation not completed; 1 = 1 eaglet fledged; 1\* = observation of one 1st-year eagle, born in the territory.

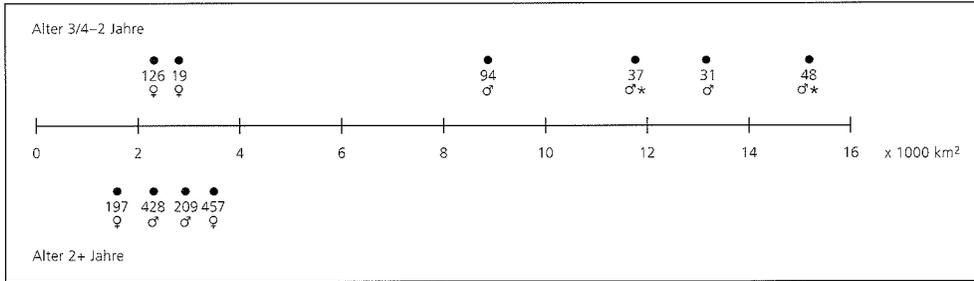
	Napf	Buchholterberg	Tössbergland	Wilket
1983	1	×		
1984	1	1	1*?	
1985	1	×		
1986	*	1	1*?	
1987	1	1	1*	
1988	×	*	–	
1989	1	1	1*	
1990	*	×	–	
1991	1	1	1*	
1992	*	1	1	× <sup>1</sup>
1993	* <sup>2</sup>	×	1	* <sup>1</sup>
1994	* <sup>2</sup>	1	* <sup>3</sup>	*
Nachwuchsrate/ <i>Fledglings per pair and year</i>	0,50	0,58	0,63	
n Jahre/ <i>Years</i>	12	12	8 (1987–1994)	

<sup>1</sup> ♀ = subad. <sup>2</sup> Horst mit erhöhtem Störungsrisiko

<sup>3</sup> Jungadler evtl. kurz nach dem Schlüpfen gestorben



**Abb. 4.** Mauserfedern können zur individuellen Identifikation herangezogen werden und geben so Aufschluss über Stetigkeit bzw. Wechsel bei Revierinhabern. Links: Handschwingen (HS 8 linker und rechter Flügel), die 1986 (inneres Paar) und 1992 (äusseres Paar) im Revier Buchholterberg aufgesammelt wurden und von demselben ♀ stammen. Rechts: Die Unterschiede in der individuellen Musterung zeigen sich bei den Schwanzfedern von drei verschiedenen ad. ♀: Buchholterberg 1986, Napf 1985, Dischma (Graubünden) 1981 (von links nach rechts). Rasterweite = 2cm. – *Moult feathers help to distinguish different individuals and thus provide information on life history.* Left: primaries (p 8 left and right wing) collected in 1986 (inner pair) and 1992 (outer pair) in the territory Buchholterberg; they belong to the same ♀. Right: tail feather patterns of three adult ♀ show individual differences.

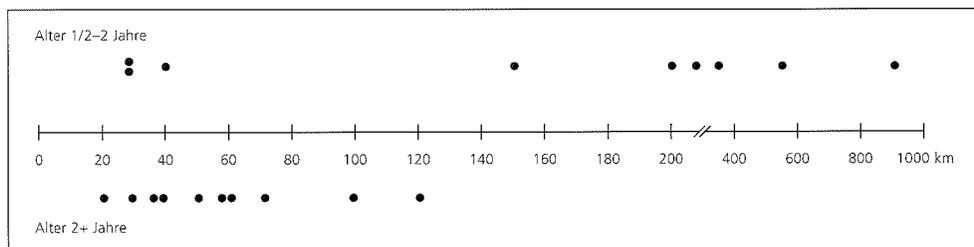


**Abb. 5.** Radiotelemetrisch überwachte Einzeladler, die in Graubünden zwischen 1989 und 1992 mit Sendern ausgerüstet wurden: Aktionsräume (Fläche des Polygons der äussersten Peilpunkte) bei jüngeren und älteren Individuen. Die Zahlen geben die Zeitspannen der Signalkontakte in Tagen an; die Sterne bezeichnen Vögel, die mittels Satellitentelemetrie kontrolliert wurden. – *Non-territorial eagles monitored by radio-transmitters, equipped between 1989 and 1992 in the Grisons (Central Alps): ranges (minimum area polygon) of younger and older individuals. Numbers = period of time (days) with radio contact; stars = birds monitored by satellite telemetry.*

und 7): 4 selbständige, männliche Jungadler im Alter zwischen acht Monaten und zwei Jahren durchflogen trotz relativ kurzen Überwachungszeiten (31–94 Tage) bis 15000 km<sup>2</sup> grosse Gebiete. 2 weibliche Jungadler bestrichen binnen 19 bzw. 126 Tagen Flächen von 2000 km<sup>2</sup> bis 3000 km<sup>2</sup>, dehnten ihren Aktionsraum später aber offenbar aus. Alle 4 Einzeladler, die im Alter von mehr als zwei Jahren telemetrisch überwacht wurden, hielten sich bei wesentlich längerer Kontrolle in begrenzten, zwischen 1500 km<sup>2</sup> und 3500 km<sup>2</sup> grossen Gebieten auf.

Rückmeldungen von beringten Adlern zeigen ein analoges Muster in der räumlichen Verteilung zwischen Jung- und Altvö-

geln wie die telemetrisch überwachten Tiere (Abb. 6): Am Horst markierte und nach weniger als zwei Jahren wiedergefundene, selbständige Einzeladler wurden in 6 von 9 Fällen aus Entfernungen von 150 km und mehr gemeldet. Bei 10 über zwei Jahre alten, beringten Adlern betrug die Abwanderungsstrecken vom Geburtsort zwischen 20 km und 120 km. Die Karte mit den Beringungs- und den entsprechenden Wiederfundplätzen (Abb. 8) zeigt, dass ältere, meist geschlechtsreife Adler sich nicht nur in relativ geringer Distanz zum Geburtsort befanden, sondern sich auch im entsprechenden Landschaftstyp aufgehalten haben (was angesichts des von Nord- zu Zentral-



**Abb. 6.** Rückmeldungen von in der Schweiz und in Österreich nestjung beringten Steinadlern: Distanzen zwischen Geburtsort und Wiederfundplatz bei jüngeren und älteren Individuen. Diese Graphik (und ebenso Abb. 8) schliesst alle Beringungsergebnisse (1934–1994) ein. – *Recoveries of golden eagles ringed as nestlings in Switzerland and Austria: distances between birthplace and site of recovery of younger and older individuals. All ring recoveries (1934–1994) included.*



**Abb. 7.** Steinadler am Nahrungsplatz; Val Punt Ota (Graubünden), 3. Februar 1992. Der Vogel rechts ist am linken Fuss beringt. Es handelt sich um ein knapp zweijähriges ♂, das bereits im Vorjahr und eine Woche nach dieser Aufnahme erneut gefangen, mit einem Sender ausgerüstet und radiotelemetrisch überwacht werden konnte. Nach weiten Wanderungen mit Flügen bis an den Südrand und beinahe an den Nordrand der Alpen ist der Adler in seine zentralalpine Heimatregion zurückgekehrt, wo ihn eine grosse Konkurrenz durch Artgenossen erwartet. – *Golden eagles at a feeding place. The bird on the right is ringed on the left leg. It is a two-year-old ♂ which was surveyed by radiotelemetry. After flights reaching as far as the edge of the Alps, the bird returned to its natal region in the centre of the Alps, where it faces intensive competition with conspecifics.*

und Südalpen kleinräumig wechselnden Landschaftsaspektes nicht selbstverständlich ist): 5 Vögel aus den Westschweizer Nordalpen wurden dort und im benachbarten Frankreich wiedergefunden. 3 von 4 Vögeln aus Graubünden konnten später in diesem zentralalpinen Kanton und dem angrenzenden Tirol bestätigt werden; einzig der am weitesten entfernte Adler (offenbar ein ♀) drang in einen von der Geburtsregion abweichenden Landschaftstyp zwischen den Zentral- und Südalpen vor. Ein Jungadler vom unteren Inntal wurde 2½ Jahre später aus demselben Raum rückgemeldet.

### 3. Diskussion

#### 3.1. Lebensraumeignung im westlichen und östlichen Alpenvorland und Ursachen der asynchronen Ausbreitung

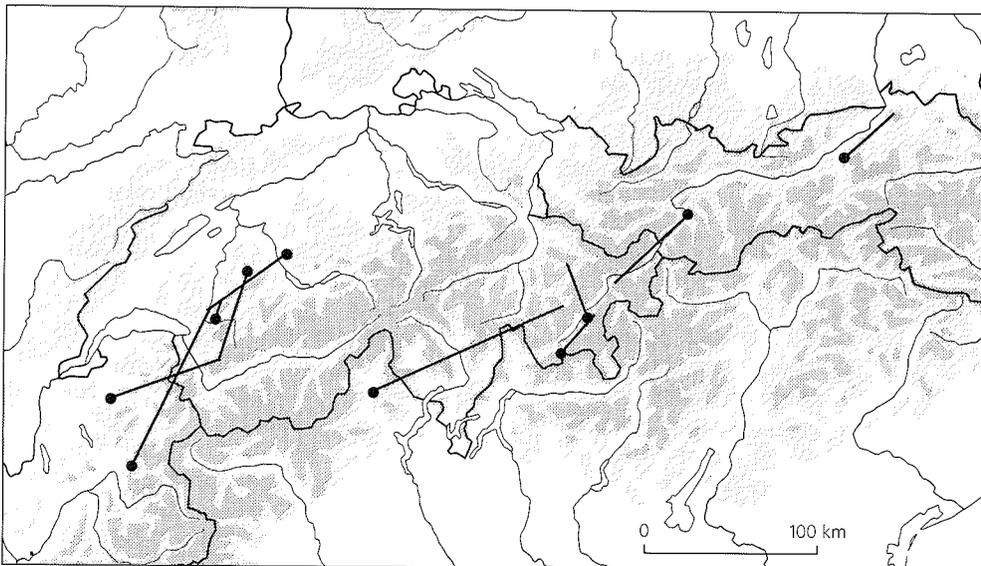
Ausserhalb der alpinen Gebiete ist der Steinadler wegen seiner Abhängigkeit von offenen und halboffenen Jagdflächen auf die menschliche Landnutzung angewiesen. Allerdings ist eine traditionelle Ausprägung der Kulturlandschaft mit extensiv bewirtschafteten Flächen und hinreichendem Beuteangebot massgebend (vgl. Watson 1991). Diese Bedingung ist in allen vier ganz im Alpenvorland gelegenen Revieren gleichermaßen erfüllt: Der regionale Vergleich zwischen den Berner und den Ost-

schweizer Mittellandrevieren macht keine qualitativen Unterschiede erkenntlich, die die beobachtete asynchrone Besiedlung erklären könnten. Wie in Haller (1988) dargestellt, sind die Reviere im bernischen Alpenvorland – und ebenso jene in der Ostschweiz – trotz des Fehlens von Alpenmurmeltieren mindestens hinreichend geeignet für eine langfristige Besiedlung durch Steinadler. Einer nicht optimalen Nahrungssituation steht für jedes der vier eigentlichen Mittellandpaare ein grosses, nicht durch Nachbarpaare eingeschränktes Lebensraumangebot gegenüber.

Die Beutelisten zeigen im Vergleich zu Untersuchungen in anderen Arealteilen Besonderheiten (hohe Anteile von Hauskatze und Rotfuchs); zwischen den Revieren lassen sich aber keine Unterschiede in der Qualität der Ernährungslage erkennen. Feldhasen und (junge) Rehe sind überall wichtige Beuten. Im Berner Alpenvorland

ist die Hauskatze ein Hauptbeutetier. Dass sie im vorliegenden Material aus dem Tössbergland fehlt, erstaunt zwar, doch ist ihre Bestandsdichte hier wohl geringer als in den drei anderen, dichter vom Menschen besiedelten Revieren. Im Tössbergland sind dafür junge Rotfüchse eine wichtige Nahrungsgrundlage: Ihre Zahl steht im Zusammenhang mit dem in den letzten Jahren erreichten, ausserordentlichen Hochstand der Fuchspopulation. Dieser ist allerdings keine Bedingung für das Vorkommen des Adlers, der in diesem relativ wildreichen Gebiet bereits früher ansässig war.

Einzeladler treten im Alpenvorland relativ selten auf: An 46 Tagen mit Kontakt zu Reviervögeln konnten lediglich zweimal Einzeladler festgestellt werden (s. auch Jenny 1992). Dadurch ist territorialer Stress (im Alpengebiet eine primäre Belastung für viele Paare; s. Haller 1982, Jenny 1992) unbedeutend. Von daher können die Paare im



**Abb. 7.** Rückmeldungen von in der Schweiz und in Österreich nestjung beringten Steinadlern, die zwei und mehr Jahre alt geworden sind: Strecken zwischen Geburtsort und Wiederfund (= Punkt). Beringer: T. Blanc (4), H. Haller (2), Ch. Lenggenhager (2), E. Moser (1), F. Niederwolfsgruber (1). Die Grundkarte wurde freundlicherweise von Prof. Dr. H. Wanner, Geographisches Institut der Universität Bern, zur Verfügung gestellt. – *Recoveries of golden eagles ringed as nestlings in Switzerland and Austria, surviving for more than two years: straight lines between birthplace and site of recovery (= point); all data (1934–1994) included.*

Alpenvorland einen überdurchschnittlichen Bruterverfolg erreichen. Die Regelmässigkeit erfolgreicher Bruten und die Tatsache, dass die einzelnen Paare über Jahre hinweg denselben Horstbereich bevorzugen und keine neuen Jagdräume erschliessen, unterstreichen die Eignung des hügeligen Alpenvorlandes als Steinadlerlebensraum sowohl im Kanton Bern als auch in der Ostschweiz. Auch die enge Nachbarschaft zum Menschen erweist sich nicht als Hindernis für das Vorkommen des Adlers, sofern dem grossen Beutegreifer mit Toleranz begegnet wird.

Wo Hügelgelände direkt an den Alpenrand anschliesst, wird es mit Ausnahme der aufgeschobenen Molasse westlich Schwägalp (Kantone AR und SG) von Paaren befliegen, die im Bereich der ersten Alpenkette horsten. Solche Reviere gibt es beispielsweise in den Gebieten Grünenberg-Eriz-Honegg und Stockental-Gurnigel-Gibegg im Kanton Bern bzw. Alpstein Nordseite-Kronberg-Hundwiler Höhi und Mattstock-Speer-Regelstein in der Ostschweiz. Die eigentlichen Mittellandreviere liegen in möglichst ausgeprägten Hügelgebieten, die von den Alpen weiter entfernt und in sich mehr oder minder abgeschlossen sind. Allerdings sind die Räume, die Reviere beherbergen können, begrenzt. Limitierend ist nicht die Verfügbarkeit möglicher Stellen für die Errichtung von Horsten, sondern vielmehr das Angebot geeigneter Jagdflächen, die mindestens 20–50km<sup>2</sup> offenes oder halboffenes Gelände mit einer möglichst extensiven menschlichen Nutzung umfassen müssen (Haller 1988). Verschiedene Hügelzonen des Alpenvorlands in der West- und in der Ostschweiz sind infolge des geringen Anteils hochgelegener, naturnaher Jagdflächen (z.B. Raum Schwarzwasser-Längenberg BE) oder wegen besonders dichter menschlicher Besiedlung (z.B. Raum Appenzell-St. Margrethen) für die Etablierung von Steinadlerrevieren als suboptimal zu beurteilen. Die flacheren Teile des schweizerischen Mittelandes erfüllen (zumindest bei der gegenwärtigen, intensiven Form der Landnut-

zung mit suboptimalem Beuteangebot) die Bedingungen für bleibende Steinadlervorkommen nicht.

Die Gründe für die frühe Besiedlung von Napf und Buchholterberg sind in den Populationsverhältnissen des angrenzenden Alpenraums zu suchen, wobei die dortige Landschaftsstruktur als grundlegender Faktor eine Rolle spielen könnte: Der schmale Gebirgsstreifen des Berner Oberlands weist räumlich und zeitlich ein relativ gleichförmiges, ziemlich dichtes Adlervorkommen auf. Das gilt auch für die benachbarten Freiburger Alpen, wo in den letzten 30 Jahren der Bestand bei hoher Dichte stabil geblieben ist (Banderet & Ravussin 1993). Die Freiräume im Innern der Population waren schon relativ früh weniger attraktiv als der potentielle Lebensraum im hügeligen Alpenvorland, so dass es bereits in den sechziger und siebziger Jahren zur Ausbreitung dahin kommen konnte. Sofern die Angaben zum Fortpflanzungserfolg vergleichbar sind (s. Abb. 1), hat sich der Populationsdruck in letzter Zeit abgeschwächt. Jedenfalls ist in den vergangenen zehn Jahren eine Zunahme der Berner Population ausgeblieben. Der viel tiefer in den Alpenkörper hineinreichende Bereich Ostschweiz-Graubünden liess für eine Bestandszunahme vorerst mehr Spielraum innerhalb des bestehenden Areals. Im Raum Nordbünden (der 25km von der traditionellen Arealgrenze entfernt nach S anschliesst) siedelten die wenigen Paare in grossen Abständen zueinander; hier konnte sich der Bestand zwischen 1970 und 1990 mehr als verdoppeln. Eine Ausbreitung über den Alpennordrand hinaus drängte sich vorerst nicht auf. Mit der in den achtziger Jahren in Graubünden gesteigerten Fortpflanzungsrate (s. Abb. 1) verstärkte sich der Populationsdruck erheblich. Das hatte ab 1985 einen eigentlichen Bestandsschub zur Folge, der möglicherweise auch Auslöser für die Ansiedlung eines weiteren Paares im Alpenvorland war.

Aus den dargelegten Zusammenhängen kann als wichtigste Schlussfolgerung abgeleitet werden, dass sich der Populations-

druck nicht a priori uniform im Alpenraum verteilt, sondern je nach Fortpflanzungsleistung der Teilpopulationen räumlich und zeitlich differiert. Ein gewisser Ausgleich ergibt sich durch negative Rückkopplung via intraspezifische Konkurrenz: Durch meist jüngere Einzeladler ausgelöster territorialer Stress senkt den Bruterfolg der ansässigen Paare, und Territorialkämpfe erhöhen gleichzeitig die Sterblichkeit (s. Haller 1982 und in Vorb., Jenny 1992).

### 3.2. Populationsökologische Grundlagen der Bestandsausbreitung

Der räumlich differenzierte Populationsdruck findet seine Erklärung im unterschiedlichen Status der Teilpopulationen und im Richtungsverlauf des (Geburts-) Dispersals. Jungadler wandern zwar in der ersten Phase der Selbständigkeit im Zuge ihrer Abhängigkeit von Huftierkadavern und den damit verbundenen Suchflügen weit umher (Haller 1982 und in Vorb.). Aber bereits vom dritten Lebensjahr an ist der Aktionsraum auf eine Fläche von einigen tausend Quadratkilometern begrenzt, wo sich die Vögel auskennen und von wo aus wohl die grössten Chancen bestehen, Territoriumsinhaber zu werden. Die Ringwiederfunde belegen, dass sich die geschlechtsreif werdenden Einzeladler in den meisten Fällen in der Region ihres Geburtsortes (Grössenordnung 10000 km<sup>2</sup>) einfinden. Diese Heimatansiedlung scheint im Vergleich zur Fremdansiedlung Vorteile zu bringen, wobei sich insbesondere die Vertrautheit mit den lokalen Bedingungen positiv auf die Fitness auswirken kann. Shields (1987) gibt eine allgemeine Übersicht über die Kosten und Nutzen geringer (und grosser) Ansiedlungsdistanzen. Es wäre spannend, beim Steinadler eine aussagekräftige Datengrundlage zu diesem Thema verfügbar zu machen.

Konkurrenzfähigkeit und Langlebigkeit ist die Grundlage der Lebensstrategie des Steinadlers, der ein Musterbeispiel für eine der K-Selektion unterworfenen Art darstellt. Damit ist allerdings ein geringes Reproduk-

tionspotential und eine schwache Ausbreitungsdynamik verbunden. Die dokumentierte Heimatansiedlung der geschlechtsreif werdenden Adler hat zur Folge, dass Populationsdruck in erster Linie intern auf die Zonen mit Produktionsüberschüssen (und nicht unbedingt am Arealrand) wirkt. Das führt zu intraspezifischer Konkurrenz. Trotz Populationsüberschüssen ist der Steinadler ein schlechter Kolonisator. Bei seinen in aller Regel kontinuierlichen Bestandsverhältnissen ist die Fähigkeit zur dynamischen Ausbreitung allerdings auch nicht relevant: Ein so raumgreifender und rascher Arealverlust, wie er in den letzten Jahrhunderten durch die menschliche Verfolgung eingetreten ist, dürfte in der Geschichte des Steinadlers in Mitteleuropa mindestens seit Ende der letzten Eiszeit (vor rund 11000 Jahren) einzigartig sein. Die Lebensstrategie der Art baut auf konstante, voraussagbare Umweltbedingungen und ist unter diesen Voraussetzungen optimal. Katastrophische Mortalität ist «nicht vorgesehen» und infolge des geringen Fortpflanzungspotentials des Steinadlers auch nur schwer zu überwinden.

Für Reviergründungen scheint die Präsenz von Nachbarpaaren in Sichtverbindung bedeutungsvoll zu sein. So können neue Paare die Eignung des Gebietes für ihr langfristiges Überleben (einschliesslich der Aussichten für allfälligen Partnerersatz) am besten abschätzen. Neubesiedlungen von Gebieten, die vom bestehenden Areal naturräumlich getrennt sind, lassen deshalb auf sich warten. Das zeigt sich in den Mittelgebirgen Jura (höchste Erhebung: Crêt de la Neige, 1718 m ü.M.) und Schwarzwald (Feldberg, 1493 m ü.M.), die beide durch das im Durchschnitt gut 40 km breite Schweizer Mittelland vom Alpenraum getrennt sind. Trotz optimalem Status der relativ nahen alpinen Steinadlerpopulation ist eine Besiedlung bisher ausgeblieben; angebliches Brüten im Schwarzwald hat sich nie bestätigen lassen (Paulsen 1991). Dabei war der Steinadler in beiden Mittelgebirgen Brutvogel bis Anfang des 19. Jahrhunderts. Und die für den Adler

bedeutungsvollen Lebensraumfaktoren Relief, (thermische) Aufwinde, potentielle Jagdflächen, Beuteangebot, Horstmöglichkeiten und Präsenz des Menschen sind in weiten Teilen des Jura besser erfüllt als im Alpenvorland (vgl. Landschaftsphotos in Géroudet 1994 bzw. Géroudet & Gauthier-Clerc 1994). Seit Jahrzehnten werden regelmässig einzelne umherstreifende Steinadler im Jura und seit den achtziger Jahren auch im Schwarzwald beobachtet. Die meisten Adlermeldungen aus dem Jura stammen vom Abschnitt westlich von Genf, wo die Distanz zu den Alpen auf minimal 20 km reduziert und der Gebirgscharakter besonders ausgeprägt ist (vgl. Haller 1988). Ein Brückenschlag in Form einer Reviergründung ist jederzeit möglich (und wenn dieser einmal erreicht ist, könnten längerfristig weitere Paare folgen), doch lässt sich ein solches Ereignis, das auch von Zufälligkeiten abhängt, kaum prognostizieren.

Denkbar ist auch eine eventuelle weitere Arealausweitung im hügeligen Alpenvorland. Das Raumangebot dürfte mit den bekannten Steinadlervorkommen noch nicht ganz ausgeschöpft sein: Einzelne Paare könnten sich beispielsweise im luzernischen Napfgebiet oder im nördlichen Tössbergland etablieren. Aus den dargelegten Zusammenhängen lässt sich folgern, dass die heutigen und zukünftigen Brutvorkommen im Alpenvorland für eine weitere Bestandsausbreitung von vorrangiger Bedeutung wären. Deshalb ist der Schutz dieser Paare besonders wichtig. Primäres Ziel ist, dass sich die Adler ungestört fortpflanzen können und keinerlei Nachstellung mehr unterliegen.

**Dank.** Die Übersicht über die aktuelle Areal-situation des Steinadlers stützt sich auf zahlreiche Gewährsleute. Ich möchte an dieser Stelle vor allem der Schweizerischen Vogelwarte, besonders H. Schmid, herzlich danken. Weitere Angaben stammen aus den verschiedenen Jagdverwaltungen, ich danke Dr. Ch. Ruhlé, B. Looser, Dr. P. Ratti, H. Jenny, P. Juesy, M. Zuber, Dr. A. Krämer, L. Heer und vor allem auch den Wildhütern M. Zanoli, M. Stacher, R. Tschirky, P. Siegenthaler und A. Rubin. Dr. D. Jenny hat nicht nur wichtige Daten geliefert, sondern auch wertvolle Anregungen

eingebracht. Für Informationen bin ich auch R. Zingg, B. Keist und R. Hauri verbunden. F. Fasel hat mir freundlicherweise Daten über Beutenachweise überlassen. Hilfe beim Bestimmen von Beuteüberresten leisteten U. Schnepat, Bündner Natur-Museum Chur, und Dr. P. und B. Lüps-Grundbacher, Naturhistorisches Museum Bern. H. U. Zaugg vom Bundesamt für Statistik danke ich für die Aufarbeitung von Material aus der Landschaftsdatenbank GEOSTAT. W. Schmid, Zollikofer AG St. Gallen, stellte die Farblichés zur Verfügung. Ch. und Dr. U. Breitenmoser-Würsten sowie Dr. L. Schifferli halfen bei der Bearbeitung von Abstract und Summary. Meine Mitarbeiter am Naturmuseum St. Gallen unterstützten mich bei der Abfassung der Arbeit: B. Senn gestaltete die Abbildungen am Computer, H. Geisser übersetzte Texte in englisch und las das Manuskript zusammen mit S. Louis kritisch durch. Für Verbesserungen am Manuskript möchte ich auch Prof. Dr. U. Glutz von Blotzheim danken. Und vor allem: Er hat als Doktorvater und Hauptgesuchsteller von Nationalfondsprojekten wesentlich mitgeholfen, das jahrelange persönliche Engagement am Steinadler zu ermöglichen.

#### Zusammenfassung, Summary

Nördlich der traditionellen Arealgrenze am Alpenrand haben sich in den letzten Jahrzehnten zuerst im Kanton Bern und später auch in der Ostschweiz einzelne Steinadlerpaare angesiedelt. Je zwei Reviere liegen ausschliesslich im hügeligen Alpenvorland mit maximalen Höhenlagen unter 1500 m ü. M. Die Biotopeignung wird in beiden Arealteilen als gleich beurteilt und hängt in erster Linie vom Angebot geeigneter Jagdflächen in offenem oder halboffenem, vom Menschen lediglich extensiv genutztem Gelände ab. Die Nahrungsgrundlage stellen Feldhasen, Hauskatzen und junges Schalenwild; in einem Revier waren junge Rotfüchse die wichtigste Nestlingsnahrung. Die Horste befinden sich in Hangwäldern auf grossen Nadelbäumen, meist Weisstannen. Der Bruterfolg ist im Vergleich zu alpinen Revieren überdurchschnittlich; bei drei Paaren wurden Nachwuchsraten zwischen 0,50 und 0,63 ermittelt.

Daten zum Dispersal in den Alpen (telemetrische Überwachung und Ringwiederfunde) zeigen, dass sich Jungadler nach ausgedehnten Wanderungen durch den Alpenraum ab dem dritten Lebensjahr meist in der Region ihres Geburtsortes aufhalten und mit der Geschlechtsreife dort versuchen, Territoriums inhaber zu werden. Durch die differierenden Fortpflanzungsleistungen verschiedener Teilpopulationen ergibt sich ein räumlich und zeitlich wechselnder Populationsdruck. Die asynchronen Ausbreitungstendenzen des Steinadlers sind auf die Populationsverhältnisse in den benachbar-

ten alpinen Gebieten zurückzuführen: Im Kanton Bern waren die Freiräume im Innern der Population schon relativ früh weniger attraktiv als der potentielle Lebensraum im Alpenvorland. Der viel tiefer in den Alpenkörper hineinreichende Raum Ostschweiz–Graubünden liess für eine Bestandszunahme vorerst mehr Spielraum innerhalb des bestehenden Areals.

Die Lebensstrategie des Steinadlers fusst auf Konkurrenzfähigkeit und Langlebigkeit bei konstanten, voraussagbaren Umweltbedingungen (K-Selektion). Die Heimatansiedlung der geschlechtsreif werdenden Adler könnte Fitnessvorteile bringen. Sie ist aber verbunden mit einem Populationsdruck, der auf die Zonen mit Produktionsüberschüssen wirkt. Das führt zu intraspezifischer Konkurrenz. Trotz Populationsüberschüssen ist die Ausbreitungsdynamik gering. So erklärt sich, weshalb der nur 40km entfernte, aber naturräumlich abgeschlossene Jura bisher noch nicht wiederbesiedelt worden ist, trotz geeignetem Lebensraum und optimalem Status der alpinen Steinadlerpopulation.

#### Golden eagles *Aquila chrysaetos* breeding in the foothills of the Swiss Alps: area expansion and ecological background

During the last decades, golden eagles established territories in two regions north of their traditional breeding range in Switzerland; four territories were located in the foothills of the Swiss Alps below 1500m asl (table 1). First, two pairs occupied territories outside the Alps in the canton of Berne, followed by two others in eastern Switzerland a few years later (fig. 1). Suitable golden eagle habitat provides sufficient hunting grounds in open or semi-open areas, only extensively cultivated by man. These aspects of habitat quality did not differ markedly in the two regions. The main prey were brown hares, domestic cats and ungulate fawns (table 2). In one of the territories, red fox cubs were the most important source for nestling food. The eyries were built on large conifers, mainly silver firs, in forests on slopes. The breeding success was higher than in most Alpine areas; three pairs raised 0.50 to 0.63 fledglings per pair and year (table 3).

Radiotelemetry data and ring recoveries (fig. 5, 6, 8) show that immature eagles roam through the Alps and that 3rd-year birds usually return towards their natal region, attempting to establish a territory as they reach sexual maturity. Within a metapopulation, the population pressure varies both in space and time, according to the reproductive success of the different subpopulations. The status of the population in the adjacent Alpine regions explains why the area expansion directed to non-Alpine regions was asynchronous. Limited space and increasing population density reduced the possibilities to establish new territories in the Bernese Alps quite early. The neighbouring non-Alpine regions thus became a suitable alternative. By contrast, the

extended Alpine landscape in eastern Switzerland allowed a larger increase in population size.

Competitiveness and longevity in a constant and predictable environment are the attributes of a K-selected species as the golden eagle. Limited dispersal of maturing birds could increase their fitness. However, by returning to its natal region an eagle is exposed to population pressure, especially in the Alps, where the breeding population is at an optimal level and where there is a reproductive surplus. Intraspecific competition is a consequence of this «back-to-the-roots»-strategy with a low tendency for area expansion. This explains why the Jura Mountains, between Switzerland and France, have not yet been colonized, although they provide suitable habitat at a flight distance of 40km only.

#### Literatur

- ANDEREGG, K., A. GOOD & R. ZINGG (1983): Brutvögel im Kanton St. Gallen. St. Gallen.
- ANON. (A. H.) (1923): Ein erlegter Jungadler. Orn. Beob. 20: 183–184.
- BANDERET, G. & P.-A. RAVUSSIN (1993): Aigle royal/Steinadler. In: Atlas des Oiseaux nicheurs du canton de Fribourg. Fribourg. 82–83.
- BEZZEL, E. & H.-J. FÜNFSTÜCK (1994): Brutbiologie und Populationsdynamik des Steinadlers im Werdenfelser Land/Oberbayern. Acta ornithocol. 3: 5–32.
- BÜHLER, U., R. KLAUS & W. SCHLOSSER (1987): Brutbestand und Jungenproduktion des Habichts in der Nordostschweiz 1979–1984. Orn. Beob. 84: 95–110.
- CORTI, U. A. (1962): Juravögel. Chur.
- 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.
- DOBLER, J. B. (1915): Von den Adlern im Alpsteingebirge. Tierwelt 25: 335–336. – (1917): Von den Adlern im Alpsteingebiet. Tierwelt 27: 349.
- ESTÈVE, R. & J.-P. MATÉRAC (1987): L'Aigle royal en Haute-Savoie: bilan et perspectives. Nos Oiseaux 39: 13–24.
- FUHRER, K. (1918): Aus der heimischen Vogelwelt; Beobachtungen. Tierwelt 29: 168.
- GÉROUDET, P. (1994): Le Tichodrome échelette dans le Jura suisse: répartition des nicheurs. Nos Oiseaux 42: 379–410.
- GÉROUDET, P. & M. GAUTHIER-CLERC (1994): Le Tichodrome échelette nicheur: nouvelle mise au point pour le Jura français et synthèse jurassienne franco-suisse. Nos Oiseaux 42: 411–418.
- GIRTANNER, A. (1899): Plauderei über den Steinadler. Diana 17: 61–67.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 4: Falconiformes. Frankfurt a.M.
- HALLER, H. (1982): Raumorganisation und Dyna-

- mik einer Population des Steinadlers in den Zentralalpen. Orn. Beob. 79: 163–211. – (1988): Zur Bestandsentwicklung des Steinadlers in der Schweiz, speziell im Kanton Bern. Orn. Beob. 85: 225–244.
- HALLER, H. & P. SACKL (im Druck): Golden Eagle. In: European Ornithological Atlas.
- HAURI, R. (1970): Eine Brut des Steinadlers im Napfgebiet. Orn. Beob. 67: 297. – (1973): Neuerliches Brüten des Steinadlers im Napfgebiet. Orn. Beob. 70: 277–278.
- HENNINGER, CH., G. BANDERET, T. BLANC & R. CANTIN (1986): Situation de l'Aigle royal dans une partie des Préalpes suisses. Nos Oiseaux 38: 315–322.
- HESS, A. (1924): Von einem Steinadlerabschuss. Orn. Beob. 21: 73–74.
- JENNY, D. (1992): Bruterfolg und Bestandsregulation einer alpinen Population des Steinadlers. Orn. Beob. 89: 1–43.
- PAULSEN, M. (1991): Hat der Steinadler den Schwarzwald wiederbesiedelt? Orn. Jh. Bad.-Württ. 7: 133–144.
- SHIELDS, W.M. (1987): Dispersal and mating systems: investigating their causal connections. In: B. D. CHEPKO-SADE & Z. T. HALPIN: Mammalian Dispersal Patterns. Chicago. 3–24.
- STUDER, T. & V. FATIO (1889): Katalog der Schweizerischen Vögel, 1. Lieferung: Tagraubvögel. Bern.
- WATSON, J. (1991): The Golden Eagle and pastoralism across Europe. In: D. J. CURTIS, E. M. BIGNAL & M. A. CURTIS: Birds and pastoral agriculture in Europe. Peterborough. 56–57.
- WÜST, W. (1981): Avifauna Bavariae, Bd. 1: Gaviiformes–Charadriiformes. München.

*Manuskript eingegangen 5. September 1994  
Bereinigte Fassung angenommen 19. Oktober 1994*