HANDBUCH WOLF

KOSMOS

Biologie, Ökologie
und Management

HENRYK OKARMA
SVEN HERZOG

OKARMA · HERZOG

HANDBUCH

WOLF

HENRYK OKARMA
SVEN HERZOG

HANDBUCH WOLF

KOSMOS

Foto Cezary Korkosz

Foto Cezary Korkosz

Inhalt

6	Die Autoren – Ein Leben mit Wildtieren
8	Vorwort
.....	
11	1 PHYLOGENESE UND TAXONOMIE
14	1.1 Evolution des Haushundes
.....	
17	2 VERBREITUNGSGEBIET DES WOLFS
.....	
27	3 LEBENSRAUM

.....	
35	4 MORPHOLOGIE UND ANATOMIE
35	4.1 Aussehen
36	4.2 Größe und Gewicht
37	4.3 Hautfarbe und Fell
40	4.4 Schädel und Gebiss
45	4.5 Anatomische und physiologische Charakteristika
47	4.6 Altersschätzung
50	4.7 Unterscheidung Wolf und Hund
.....	
55	5 VERHALTEN UND ÖKOLOGIE
55	5.1 Sinne
56	5.2 Fortpflanzung und Entwicklung
60	5.3 Dispersion der Welpen
62	5.4 Krankheiten
67	5.5 Aktivität im Lebensraum
76	5.6 Bestätigen von Wölfen

Foto Cezary Korkosz

80	5.7 Sozialstruktur	202	6.2 Konflikte mit menschlichen Interessen
86	5.8 Soziale Bindungen und Kommunikation	220	6.3 Management und gesellschaftliche Akzeptanz
100	5.9 Raum-Zeit-Verhalten	222	6.4 Instrumente des Wolfsmanagement
110	5.10 Populationsdynamik		
119	5.11 Populationsgenetik	251	7 MENSCH UND WOLF
126	5.12 Nahrung	251	7.1 Der Wolf in gesellschaftlichem Bewusstsein und Kultur
136	5.13 Jagdverhalten	258	7.2 Wölfe als Gefahr für den Menschen?
151	5.14 Nahrungsbedarf	264	7.3 Bejagung und Verfolgung des Wolfs durch den Menschen
158	5.15 Einfluss von Wölfen auf freilebende Huftiere	277	7.4 Ausblick
182	5.16 Anpassung der Beutetiere		
189	5.17 Interaktionen zwischen Prädatoren	285	8 LITERATURNACHWEIS
193	5.18. Der Wolf im Ökosystem		
		312	Impressum
199	6 MANAGEMENT		
199	6.1 Schutzstatus und Gefährdung		

EIN LEBEN MIT WILDTIEREN

Sven Herzog stammt aus einer Tierarztfamilie und hatte schon als Kind immer Tiere um sich. Dabei faszinierten ihn vor allem die Wildtiere. Die Sorge um verletzte oder verwaiste Jungtiere, ob Rehkitze, Falken oder Singvögel, und deren erfolgreiche Auswilderung, aber auch regelmäßige Wildbeobachtungen im väterlichen Jagdrevier waren prägend für seinen beruflichen Weg. Später wollte das Studium (Forstwissenschaften, Biologie und Medizin) finanziert sein, und Jobs als Taxifahrer oder Waldarbeiter ließen nur wenig Zeit für die Beschäftigung mit Wildtieren.

Dies änderte sich erst wieder mit der Doktorarbeit, die sich mit Fragen der Populationsbiologie und der Genetik, aber auch dem nachhaltigen Schutz und Management von Wildtieren beschäftigte. Nach dieser ersten Promotion zum Doktor der Forstwissenschaften 1988 war es die Medizin, die Herzog für mehr als ein Jahrzehnt in ihren Bann schlug. Nach arbeitsreichen, spannenden Jahren, die meiste Zeit in der Geburtshilfe am Universitätsklinikum in Göttingen, war es dann erneut Zeit für einen Wechsel. Just zu dieser Zeit war die Leitung der Wildökologie-Abteilung an der Technischen Universität Dresden neu zu besetzen. Nun standen wieder die Wildtiere im Vordergrund: Der Aufbau einer leistungsfähigen Lehr- und Forschungseinheit mit den Schwerpunkten Biodiversitätsforschung, Wald und Wild, Wildtiere und

Verkehrswege, Wildtiere in Großschutzgebieten und natürlich die großen Prädatoren.

Neben internationalen Forschungsarbeiten über Sumatratiger oder Wildhunde in Indonesien stand der Wolf, der gerade Sachsen und Brandenburg wieder besiedelte, im Zentrum des Interesses. Damals wusste man in Deutschland kaum etwas über die Probleme, die sich sehr bald entwickelten, und noch weniger über mögliche Lösungen. In Polen war man zu dieser Zeit in der Wolfsforschung gut ein bis zwei Jahrzehnte weiter.

Mit dem Ziel, seinen Studentinnen und Studenten fundiertes Wissen zur Rückkehr der Großprädatoren aus erster Hand zu vermitteln, lud Herzog bald regelmäßig seinen Kollegen Henryk Okarma aus Krakau als Gastreferenten zu Lehrveranstaltungen ein. Daraus entstand eine mittlerweile viele Jahre währende intensive Zusammenarbeit.

Prof. Herzog rief zahlreiche weitere nationale und internationale Forschungskooperationen ins Leben. Neben einer außerordentlichen Professur für Forstgenetik an der Georg-August-Universität Göttingen ist er Mitbegründer und Vorstand des Instituts für Wildbiologie Göttingen und Dresden e.V., das wissenschaftliche Kompetenz interdisziplinär bündelt, um erfolgreich große, anwendungsorientierte Forschungsprojekte durchzuführen. Ganz aktuell wurde hier ein umfangreiches Forschungsvorhaben zur Untersuchung der Interaktion zwischen Wolf, Rothirsch und Weidetieren in der Kulturlandschaft begonnen.

Prof. Herzog ist Mitglied in zahlreichen Fachgremien, etwa in Beiräten verschiedener Nationalparke. Er leitet die Jury zum Forschungspreis der Deutschen Wildtier Stiftung, ist Gründungsmitglied des Zentrums für Nachhaltigkeitsbewertung und -politik der Technischen Universität Dresden und Autor von über 300 Fachpublikationen und etwa ebenso vielen Vorträgen. In den Medien ist Herzog regelmäßig als Ansprechpartner in Fragen des Natur-, Arten- und Tierschutzes präsent.

Henryk Okarma interessierte sich schon früh für die Natur. Zusammen mit seinem Bruder verbrachte er all seine freie Zeit bei den Großeltern in einem kleinen Dorf in den Karpaten, immer auf der Suche nach besonderen Tieren und Pflanzen. Da lag es nahe, dass er sich für eine weiterführende Schule mit einem biologischen Schwerpunkt entschied und sich anschließend ohne zu zögern an der Universität einschrieb – für Biologie mit Schwerpunkt Tierökologie. Auf der Suche nach einem Thema für seine Masterarbeit machte er die Bekanntschaft eines der ersten Wolfsforscher in Polen. Er stürzte sich in die Arbeit und hatte das Glück, dass sich die Aufgaben nur wenig von den Lieblingsbeschäftigungen seiner Jugend unterscheiden: Mitten in der wilden Natur sein, Wildtiere beobachten, ihre Beutetiere untersuchen, für und an diesen Tieren zu forschen. Nach wie vor geht steht der Umgang mit der Natur in all ihren Facetten im Mittelpunkt seiner Tätigkeit. Und bis heute geht er gern auf die Jagd. Zu jedem Zeitpunkt war es für ihn undenkbar, sich einer anderen Aufgabe als der Erforschung und dem Schutz der Wildtiere zu widmen.

Prof. Okarma und Prof. Herzog trafen sich regelmäßig anlässlich wissenschaftlicher Tagungen. Von Anfang an war klar, dass sich die Interessen der beiden Forscher in vielen Punkten deckten, vor allem was das Wildtiermanagement angeht – insbesondere das des Rotwildes und des Wolfs. Später lud Prof. Herzog ihn bis heute regelmäßig im Sommer für Vorträge über ihre gemeinsamen Themen an die Universität Dresden ein. Seine Fangemeinde sorgt dabei immer für volle Hörsäle. Die jüngste Zusammenarbeit der beiden Forscher ist das vorliegende Buch zum Thema Wölfe. Diesen Erfolgstitel hat Prof. Herzog mit großem Einsatz an die Verhältnisse der deutschsprachigen Länder angepasst. Prof. Okarma arbeitet heute am Institut für Naturschutz der Polnischen Akademie der Wissenschaften, in erster Linie in der Forschung. Ein Schwerpunkt seiner Arbeit ist sein großes Engagement für den Naturschutz. Er ist Mitglied in den verschiedensten Beratungsgremien, sei es in lokalen Regierungen oder in Nationalparks. Er hält Vorträge über Naturschutz und

Wildtiermanagement für Jäger und Förster, aber auch für eine breite Öffentlichkeit. Regelmäßig gibt er Interviews im Radio und im Fernsehen und seine Artikel erscheinen in den unterschiedlichsten Zeitschriften. Seiner Erfahrung nach haben sich die Sichtweise und das Wissen seiner Zuhörer in den letzten Jahren deutlich verändert. Nach wie vor interessieren sich die meisten für Natur, Umwelt und Tiere. Sie betrachten aber die anstehenden Probleme zunehmend aus einer „tierliebenden“ oder „tierrechtlichen“ Perspektive. Für Henryk Okarma sollte der gesetzliche Schutz den Umgang mit den meisten Wildtierarten umfassend und sinnvoll regeln, was bisher nicht immer der Fall ist. Der Umgang mit dem Wolf ist dafür das typischste Beispiel. Henryk Okarmas wichtigstes Anliegen: Als Wissenschaftler empfindet er eine große Verpflichtung, seinen Kollegen in Wissenschaft und Naturschutz aber auch den Jägern das im Augenblick beste aktuelle Wissen über die Arten zu vermitteln, um die es bei ihrer Arbeit geht, mit dem Ziel die gesellschaftliche Akzeptanz des Wolfs durch einen realistischen und kompromisslosen Wolfsmanagementplan zu erhöhen.

VORWORT

Kaum ein Wildtier hat in der jüngeren Vergangenheit die Menschen so sehr bewegt, aber auch polarisiert, wie der Wolf bzw. die Rückkehr der Wölfe nach Mitteleuropa. Das Spektrum der Reaktionen reicht von Begeisterung und Glorifizierung der Art auf der einen Seite bis zu Ablehnung, ja Hass auf der anderen Seite. Um diese tiefen Emotionen zu verstehen, ist ein Blick in die Jahrhunderttausende währende Geschichte des Zusammenlebens von Mensch und Wolf einschließlich der gemeinsamen Evolution der beiden Arten wichtig.

Der Wolf hat und hatte für uns Menschen seit alters her immer viele Gesichter. Da sind die Wölfin, die Romulus und Remus der Sage nach säugte und so den Gründungsmythos einer antiken Weltmacht bestimmt, der Wolf in der Welt der alten nordischen Götter, seine Rolle als Totemtier bei indigenen Völkern Nordamerikas oder auch die domestizierte Form des Wolfes, der Haushund als „bester Freund des Menschen“. Auf der anderen Seite finden wir die Bestie, oft als Inkarnation des Bösen wahrgenommen und in einer kleinbäuerlichen Gesellschaft der beginnenden Neuzeit gnadenlos verfolgt: wo der Besitz eines Schafes oder eine Ziege

dazu beitragen, dass die Familie den Winter überlebt, war deren Verlust durch den Wolf existenzbedrohend.

Der Umgang mit Wölfen in der Kulturlandschaft war und ist daher nie alleine von Biologie und Ökologie der Art, sondern immer auch von den sozio-kulturellen und sozio-ökonomischen Rahmenbedingungen bestimmt. Zwei Persönlichkeiten haben dies schon früh verstanden. Sie haben das Interesse der Autoren am Wolf und ihre Begeisterung für diese Tierart in der Vergangenheit mitgeprägt: Prof. David L. Mech, ein unermüdlicher amerikanischer Wissenschaftler, der wie kaum ein anderer sein Wissen über Wölfe für jedermann verständlich vermitteln kann. Sein Werk „The Wolf: Ecology and Behaviour of an endangered Species“ (1970) gilt bis heute als unerreichte Pflichtlektüre für alle, die sich für diese Art interessieren. In Deutschland wirkte der Verhaltensforscher Erik Zimen, der als einer der ersten Wissenschaftler hierzulande umfangreiche Verhaltensstudien an Wölfen und Haushunden durchführte und uns mit seinem Buch „Der Wolf-Mythos und Verhalten“ (1978) einen tiefen Einblick in die Sozialstrukturen dieser faszinierenden Tiere hinterließ.

Mittlerweile werden Wölfe mittels hochentwickelter technischer Methoden der Biologie und Ökologie untersucht. So gewinnen wir etwa durch Satellitentelemetrie und molekularbiologischen Labormethoden stetig neue Erkenntnisse über die Art. Polen liegt dabei in Europa mit weit über 100 wissenschaftlichen Arbeiten zum Wolf allein aus den letzten Jahrzehnten sehr weit vorn. Mit vorliegendem Handbuch – basierend auf einer Monographie Henryk Okarmas aus dem Jahre 2014 – gelungen, erstmals die umfangreichen Ergebnisse der polnischen Wolfsforschung für den deutschsprachigen Raum zu erschließen. Ziel dieses Buchs ist es, dem Leser den aktuellen Wissensstand über die Biologie und Ökologie dieser Spezies näher zu bringen. Ebenso wichtig ist es uns, die Besonderheiten einer von Menschen dichtbesiedelten Kulturlandschaft Mitteleuropas in Bezug auf die Rückkehr einer großen Prädatorenart herauszuarbeiten. Wir wollen auf dieser Grundlage das Handwerkszeug für ein angemessenes und zielorientiertes Management dieser Tierart aufzeigen.

Als Wissenschaftler haben wir nicht die Aufgabe, bestimmte Managementkonzepte zu empfehlen. Dies ist einem kritischen gesellschaftlichen Dis-

kurs vorbehalten. Unsere Rolle ist es, die bestehenden Möglichkeiten und Grenzen des Wolfsmanagement darzustellen. Entscheidend ist die Erkenntnis, dass nicht nur die juristischen Instrumente des Artenschutzes ist. Ausschlaggebend für den Erhalt dieser Tierart für die zukünftigen Generationen ist in erster Linie die gesellschaftliche Akzeptanz.

Wir haben dieses Handbuch keineswegs nur für Wissenschaftler, sondern für viele und unterschiedliche Menschen geschrieben: für Tierfreunde und Tierhalter, für Naturschützer, Landwirte, Förster, Jäger, Verbands- und Behördenvertreter, Politiker und alle, die sich objektiv eine Meinung zum Thema Wolf bilden wollen.

Wenn es uns gelingt, den Wolf nicht mehr ideologisch überlagert, sondern als ein faszinierendes, aber letztlich normales Wildtier in seinem Lebensraum mit allen positiven und negativen Konsequenzen seiner Existenz zu sehen, hat dieses Handbuch sein Ziel erreicht.

—**Krakau und Dresden im Herbst 2019**
Henryk Okarma und Sven Herzog

1 | PHYLOGENESE UND TAXONOMIE

Der Wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) ist ein Vertreter der Familie der Hundartigen (*Canidae*) innerhalb der Ordnung der Raubtiere (*Carnivora*). Die Familie der Hundartigen ist weit verbreitet und besiedelt alle Kontinente mit Ausnahme der Antarktis. In Australien lebt nur ein einziger Vertreter dieser Familie – der Dingo (*Canis lupus dingo*), der dort vor ca. 5000 Jahren vom Menschen angesiedelt wurde (Savolainen et al. 2004).

Der kleinste Vertreter der Hundartigen ist der Fennek (*Vulpes zerda*) mit einem Körpergewicht von maximal 1,6 Kilogramm, der größte ist der Wolf. Wolfsruden können ein Gewicht von 70 Kilogramm und auch darüber erreichen. Die meisten Hundartigen sind Fleischfresser und jagen aktiv ihre Beute. Allerdings gehören oft auch pflanzliche Nahrungsbestandteile (insbesondere Früchte), Wirbellose oder Aas zum Nahrungsspektrum.

Die Stammesgeschichte (Phylogenie) der Raubtiere wurde in den letzten Jahren intensiv erforscht, auch mit Hilfe molekularer Methoden (Eizirik et al. 2010, Flynn et al. 2010, Nyakatura und Bininda-Emonds 2012). Aktuell nimmt man an, dass sich alle derzeit lebenden Raubtiere aus den sog. Urraubtieren (*Creodonta*) entwickelt haben. Diese lebten vor 55–35 Millionen Jahren auf der nördlichen Erdhalbkugel. Im Tertiär kam es zu drei sich teilweise überlappenden sog. Radiationen der Hundartigen (Abb. 1). Unter einer Radiation verstehen wir in der Evolutionsbiologie einen Vorgang der Ausbildung neuer Taxa, zum Beispiel neuer Arten, durch Anpassungsvorgänge an neue oder veränderte Lebensräume.

Die früheste Radiation erfolgte im späten Eozän (vor ca. 40 Millionen Jahren). Im Zuge dessen entstand die Unterfamilie der *Hesperocyoninae* (Wang 1994). Dies waren die ältesten Hundartigen, die höchstwahrscheinlich auf offenen Gras- und Wiesenflächen auf Beutejagd gingen (van

Valkenburgh et al. 2004). Im frühen Oligozän, vor ca. 33 bis 34 Millionen Jahren, entstanden aus den *Hesperocyoninae* zwei Evolutionslinien. Eine wird von dem etwa fuchsgrößen *Cormocyon* vertreten. Sie standen am Anfang der Unterfamilie der *Borophaginae*. Die zweite Linie wird durch den *Leptocyon* repräsentiert. Dieser war der Vorläufer der Unterfamilie der *Caninae*, zu der auch alle heute lebenden Hundartigen gehören. Die *Borophaginae* entwickelten sich früher als die *Caninae* und erreichten ihre größte Artenvielfalt vor ca. 10 bis 13 Millionen Jahren (Abb. 1). Diese Unterfamilie starb allerdings vor ca. 2,6 Millionen Jahren vollständig aus (Wang et al. 1999).

Die Unterfamilie der eigentlichen Hundartigen (*Caninae*) hat ihren Ursprung im heutigen Nordamerika. Sie begann sich erst vor ca. 12 Millionen Jahren zu differenzieren: Zuerst entwickelten sich Vertreter des Stammes der Füchse (*Vulpini*), und vor ca. 9 Millionen Jahren kamen die ersten Vertreter des Stammes der Hunde (*Canini*) hinzu (Teford et al. 2009). Vor ca. 8 Millionen Jahren gelangten die Hundartigen über die damals noch bestehende Landbrücke über die Beringsee nach Eurasien. Die Entstehung des Isthmus von Panama als einer Landbrücke von Nord- nach Südamerika vor ca. 2,8 Millionen Jahren ermöglichte es den Hundartigen, sich auch im südlichen Amerika anzusiedeln. In all diesen Regionen differenzierte sich die Familie weiter aus. Vor 1,8 bis 1,5 Millionen Jahren lebten in Eurasien zahlreiche Wolfsarten (Brugal und Boudad-Maligne 2011). In Nordamerika tauchte eine als *Canis edwardii* bezeichnete Wolfsart auf. Vor ca. 800 000 Jahren wurde der zentrale und nördliche Teil des Kontinents durch den „Großen Wolf“ oder „Armbruster’s Wolf“ (*Canis ambrusteri*) besiedelt, später entwickelte sich daraus der sog. „Schreckliche Wolf“ (*Canis dirus*). Er verbreitete sich in Südamerika im späten Pleistozän (Nowak 1979). Vor ca. 300 000 Jahren entwickelte sich

Abb.1 Schematischer phylogenetischer Stammbaum der Hundartigen (verändert nach Wang et al. 1999).

wahrscheinlich aus der Art *Canis mosabehensis* unser heutiger Wolf, die Spezies *Canis lupus*. Sie besiedelte Europa und Nordasien und wurde über die Beringbrücke auch in Nordamerika heimisch (Nowak 1992). Vor ca. 100 000 Jahren besiedelte *Canis dirus* von Südamerika aus den gesamten nordamerikanischen Kontinent. Hier lebte er offenbar gemeinsam (sympatrisch) mit *Canis lupus*, bis er vor ca. 8000 Jahren ausstarb. Gegenwärtig werden 14 lebende Gattungen mit 34 Spezies zur Familie der Hundartigen gezählt. Sie werden in zwei Gruppen (Stämme) unterteilt: Hunde (*Canini*) und Füchse (*Vulpini*). Zur ersten Gruppe gehören mittelgroße und große Tiere, die dem Aussehen nach dem Wolf ähneln. Unter anderem sind dies die Gattungen *Canis* – hier Spezies wie Wolf, Kojote und Schakale – *Lycaon* –

der Afrikanische Wildhund – *Lycalopex* – Andenschakal, Pampasfuchs, Darwin-Fuchs, und *Chrysocyon* – der Mähnenwolf. Zur zweiten Gruppe zählen eher fuchsähnliche Tiere: die Gattungen *Vulpes* – Spezies wie Rotfuchs, Polarfuchs, Steppenfuchs und Fennek – und *Urocyon* – Graufuchs, Insel-Graufuchs.

Der Wolf gehört zur Gattung *Canis*, zu der auch der Haushund (*C. lupus familiaris*), der Kojote (*C. latrans*), der Goldschakal (*C. aureus*), der Schabrackenschakal (*C. mesomelas*), der Streifenschakal (*C. adustus*) und der Äthiopische Schakal (auch Äthiopischer Wolf oder Abessinischer Fuchs genannt, *C. simensis*) zählen (Abb. 3). Galov et al. (2015) berichten von Hybridisationsereignissen zwischen Goldschakal und Haushund. In diesem Zusammenhang ist ebenso die Frage

Abb.2 Kleinste (*Canis lupus pallipes*) und größte (*Canis lupus lupus*) Unterart des Wolfs (Foto Divya Shrivastava und Cezary Korkosz).

Abb.3 Stammbaum – Aufspaltung der Evolutionslinien innerhalb der Gattung *Canis* (verändert nach Lindblad-Toh et al. 2005 und von Holdt et al. 2011). Zeitangabe in Millionen Jahren.

interessant, inwieweit es auch zu Hybridisationsereignissen zwischen Wolf und Goldschakal in freier Wildbahn kommen kann. Beobachtungen an Wölfen aus Italien zeigen an der Basis verwachsene Ballen der Zehen 3 und 4, die als typisches morphologisches Merkmal des Goldschakals gelten (vergl. Kap. 5.6). Die Ursache dieses Phänomens ist derzeit unklar. Somit erscheint es durchaus möglich, dass dieses Merkmal ebenfalls durch eine frühere Hybridisation in die Wolfspopulation gelangt ist. Wölfe besiedeln ein sehr großes geografisches Areal mit unterschiedlichsten ökologischen Rahmenbedingungen. Dies spiegelt sich in einer entsprechenden morphologischen Vielfalt, etwa in unterschiedlicher Fellfärbung oder Körpergröße wider (Abb. 2). Erwachsene Wölfe aus Zentral- und Ostasien bzw. Süd-West-Asien wiegen oft nur 20–25 Kilogramm (Mendelsohn 1982), während Wölfe aus dem nördlichen Teil Nordamerikas und aus Eurasien ein Gewicht von über 70 Kilogramm erreichen können (Mech 1970, Bibikov 1985). Diese Vielfalt führte zu einer Ausweisung zahlreicher Unterarten (sog. Subspezies), davon zunächst vierundzwanzig in Nordamerika (Goldman 1944) und neun in Eurasien (Bibikov 1985). Einige dieser Unterarten wurden allerdings auf Grundlage ausschließlich eines einzigen Schädels oder Balges beschrieben. Wenngleich eine Unterart in der Systematik nicht operational definiert ist, so erschien diese große Zahl doch revisionsbedürftig. Die letzte taxonomische Revision

(Nowak 1995) reduzierte die Zahl der Unterarten dann auch deutlich.

In diesem Zusammenhang ist ebenfalls erwähnenswert, dass Empfehlungen existieren, sich insbesondere in Bezug auf Fragen des Artenschutzes beim Wolf schwerpunktmäßig auf die Art und die Population zu fokussieren. Diese beiden taxonomischen Ebenen sind – im Gegensatz etwa zur Unterart – klar und vor allem operational definiert (Herzog und Guber 2018).

UNTERARTEN DES WOLFS IN NORDAMERIKA (NACH NOWAK 1995)

- C. l. arctos* (Kanadisch-arktischer Archipel)
- C. l. lycaon* (Südost-Kanada, Nordosten der USA)
- C. l. nubilus* (zentrale USA, Zentral-/Ostkanada)
- C. l. occidentalis* (Alaska, Nordwest-Kanada)
- C. l. baileyi* (Mexiko, Südwesten der USA)

UNTERARTEN DES WOLFS IN EURASIEN

- C. l. albus* (Nordrussland)
- C. l. communis* (Zentralrussland)
- C. l. cubanensis* (Zentral-/Ostasien)
- C. l. hattai* (Hokkaido, Japan)
- C. l. bodophilax* (Honshu, Japan)
- C. l. lupus* (Europa, Asien)
- C. l. pallipes* (Zentral-/Ostasien und Südwestasien).

1.1 | EVOLUTION DES HAUSHUNDES

Der Haushund stammt vom Wolf ab, er gehört zur gleichen biologischen Art. Die Aufspaltung beider Entwicklungslinien erfolgte nach heutigen Erkenntnissen frühestens vor etwa 100 000 Jahren und spätestens vor etwa 15 000 Jahren (Vilà et al. 1997, Wayne et al. 1997, Bardeleben et al. 2005, Vilà et al. 2005).

Auf Grundlage molekularbiologischer Untersuchungen (mitochondriale DNA) kamen verschiedene Autoren zu dem Schluss, dass die Domestikation des Wolfs in Südostasien ihren Ausgang nahm (Pang et al. 2009, Ding et al. 2012). Andere Autoren vermuten aufgrund der Untersuchung chromosomaler Marker (autosomaler Polymorphismus) den Ursprung des Haushundes eher in Südwest- (Savolainen et al. 2002) bzw. Zentral- oder Ostasien (von Holdt et al. 2010).

Wir gehen heute davon aus, dass der Domestikationsprozess unabhängig voneinander in mehreren Regionen der Erde seinen Ausgang nahm und par-

allel verlief. Während dieses Jahrtausende andauernden Prozesses kam es auch immer wieder zu Rückkreuzungen mit Wölfen (Vilà et al. 1997, Leonard et al. 2002). Fossilfunde von Hunden stammen aus einem deutlich späteren Zeitraum als die frühesten Datierungen auf der Basis molekularer Merkmale. So wurden im Altai-Gebirge in Sibirien Überreste eines hundeähnlichen Tiers gefunden, die nach molekularen Datierungen 33 000 Jahre alt sind (Ovodov et al. 2011, Druzhkova et al. 2013). In Israel wurde das Skelett eines Hundes gefunden, der vor ca. 11 000 bis 12 000 Jahren zusammen mit Menschen begraben wurde (Davis und Valla 1978).

Genom-Analysen heute lebender Hunde (Lidblad-Toh et al. 2005) weisen darauf hin, dass Hunde einen Teil der ursprünglichen genetischen Variabilität der Wölfe im Zuge eines sog. „genetischen Flaschenhalses“ eingebüßt haben (sog. „bottleneck effect“). Solche „Flaschenhalsituationen“ traten während der Evolution des Haushundes gleich zwei Mal auf (Abb. 6).

Der erste genetische Flaschenhals trat während der eigentlichen Domestikation des Wolfs auf: hier

Abb.4 Polnischer Tatra-Schäferhund (Foto Cezary Korkosz).

Abb.5 Wolfswelpen (Foto Cezary Korkosz).

wurden –im Vergleich zur Gesamtpopulation des Wolfs- immer nur wenige Individuen (die vielleicht auch durch besondere Eigenschaften auffielen) ausgewählt. Als ein weiterer „genetischer Flaschenhals“ stellt sich die seit etwa zwei Jahrhunderten erfolgende intensive und spezialisierte züchterische Beeinflussung dar, welche zu der Vielfalt der heutigen Hunderassen führte. Dabei wurden und werden aus dem ohnehin bereits eingengten Genpool der Hunde noch kleinere Genpools der einzelnen Rassen ausgewählt, was für jede Hunderasse wiederum zu einem weiteren Verlust genetischer Varianten führt. Die Hunde entwickelten sich im Zuge der für beide Seiten vorteilhaften Beziehungen zum Menschen, mit denen sie denselben Lebensraum und dieselben Nahrungsressourcen teilten. Unklar ist jedoch, warum und wie genau der Domestikationsprozess im Einzelnen seinen Ausgang nahm. Wölfe, davon können wir ausgehen, folgten eiszeitlichen Jägergruppen, um von deren Nahrungsresten zu profitieren. Möglicherweise waren es verwaiste Wolfskublen, welche die Kinder fingen und mitbrachten. Schnell muss den Menschen klar geworden sein, dass sich ein als sehr junger Welpen aufgenommener Wolf gut in die menschliche

Abb.6 Schematische Darstellung der Entstehung der heutigen Hunderassen auf Grundlage der sequenzierten Genome des Hundes (verändert nach Lidblad-Toh et al. 2005).

1 – Zeitraum der Domestikation

2 – Entwicklungszeitraum der heutigen Hunderassen.

Gemeinschaft integrierte und ausgesprochen nützliche Eigenschaften (hervorragender Geruchssinn!) hatte. Später fingen dann Menschen vielleicht gezielt Wolfskublen, um sie zur Bewachung ihres Besitzes oder zur Jagd zu nutzen. Dies führte zur Selektion bestimmter erwünschter Eigenschaften. Ein anderer Erklärungsversuch geht davon aus, dass die Entwicklung der menschlichen Gemeinschaften der Jungsteinzeit hin zu einem sesshaften Lebensstil und die Attraktivität menschlicher Siedlungen mit ihren Speiseresten für Wölfe ausschlaggebend waren (Coppinger und Coppinger 2001). Lernprozesse und natürliche Selektion dürften so die Vorfahren der heutigen Hunde hervorgebracht haben (Axelsson et al. 2013). Im Zuge dieser Entwicklungen kamen die Vorfahren der heute lebenden Hunde immer besser mit einer – im Vergleich zur typischen fleischreichen Ernährung von Wölfen – stärkereichen Ernährung zurecht. Eine Reihe weiterer Merkmale, insbesondere auch veränderte soziale Wahrnehmungsfähigkeiten (Hare et al. 2012), unterscheiden die heute lebenden Hunde von Wölfen. Das lässt darauf schließen, dass Verhaltensänderungen ein wesentliches Ziel des Domestikationsprozesses waren (Coppinger und Coppinger 2001).

2 | VERBREITUNGSGEBIET DES WOLFS

Man kann davon ausgehen, dass der Wolf einst das am weitesten verbreitete Säugetier der Welt war. Das ursprüngliche Verbreitungsgebiet reduzierte sich bis heute um etwa ein Drittel aufgrund intensiver Verfolgung des Wolfs durch den Menschen bis ins späte 19. und frühe 20. Jahrhundert, regional sogar bis heute. Der wichtigste Grund dafür war eine zu dieser Zeit vorherrschende klein- bis kleinstbäuerliche Landwirtschaft. Der Besitz eines Schafes oder eine Ziege sicherte den Lebensunterhalt der Familie und ein Rind bedeutete bereits nicht unerheblichen Wohlstand. Somit konnte der Reiß eines einzigen Nutztieres durch den Wolf die Existenzgrundlage einer Familie zersören. Unter diesen sozio-ökonomischen Bedingungen war eine intensive Verfolgung des Wolfs wohl ohne Alternative. Infolgedessen wurde der Wolf in weiten Teilen Westeuropas (Boitani 1995), Mexikos sowie der USA ausgerottet (Mech 1970).

Sein Vorkommen ist heute überwiegend auf weniger dicht besiedelte Regionen der Erde (Abb. 7) beschränkt (Sillero-Zubiri et al. 2004, Mech und Boitani 2010). Das Minimum der weltweiten Verbreitung war in den 1960er Jahren erreicht. Seitdem hat eine Wiederbesiedlung der ehemaligen Lebensräume begonnen. Dies ist einerseits auf die natürliche Expansion des Wolfs zurückzuführen, unterstützt durch zunehmenden gesetzlichen Schutz, Änderungen in der Landnutzung und vielerorts abnehmende Bevölkerungsdichten im ländlichen Raum. Hinzu kommt die aktive Wiederansiedlung des Wolfs in drei Regionen der USA (Mech und Boitani 2010) durch den Menschen.

Der ursprüngliche Lebensraum des Wolfs in Europa erstreckte sich auf den gesamten Kontinent. In den 1960er Jahren erreichte lebten Wölfe als zusammenhängende Population nur noch im östlichen und nordöstlichen Europa einschließlich der Karpaten und des Balkan. Die Verbindung

Abb.7 Heutige Verbreitung des Wolfs weltweit (verändert nach Mech und Boitani 2010).

2 | Verbreitungsgebiet des Wolfs

zum asiatischen Teil der Population bestand und besteht im Osten Europas bis heute. Kleinere, weitgehend isoliertere Populationen überlebten außerdem in Italien, Spanien und Portugal (Salvatori und Linnell 2005). Einzelne Individuen wanderten allerdings regelmäßig westwärts. Die bis in die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts immer noch intensive Verfolgung verhinderte allerdings, dass sich sesshafte Rudel ansiedelten.

Seitdem kommt es auch in Europa zu einer Wiederausbreitung. Zu den spektakulärsten Beispielen gehören die Wiederbesiedlung Schwedens und Norwegens durch Wölfe, die im Wesent-

lichen über Karelien zuwanderten (Wabakken et al. 2001, Liberg et al. 2012a) und heute eine skandinavische Wolfspopulation bilden (Abb. 8).

Auch erfolgte eine territoriale Ausdehnung des Wolfs in Italien und von dort bis nach Frankreich und in die Schweiz (Valiere et al. 2003, Fabri et al. 2007). Diese Tiere und ihre Nachfahren bilden heute die abruzzo-alpine Population.

Der größte Teil des Lebensraums des Wolfs in Eurasien befindet sich in Russland sowie im asiatischen Teil des eurasischen Kontinents (Abb. 8). Dieses Vorkommen bildet, zusammen mit den Wölfen in Estland, Lettland, Litauen, der

Abb. 8 Aktuelle Verbreitung des Wolfs in Europa.

Ukraine und den Karpaten eine ausgedehnte baltisch-osteuropäische Population.

Aus dieser sind schon immer regelmäßig Wölfe in westlicher Richtung nach Polen und Deutschland abgewandert. Seit gut zwei Jahrzehnten, unterstützt durch Vorschriften zum Schutz und zum Teil zur nachhaltigen Nutzung des Wolfs bilden sich zunehmend sesshafte Rudel auch in verschiedenen Ländern Mitteleuropas, und die baltisch-osteuropäische Wolfspopulation breitet sich stetig nach Westen aus. Es besteht eine Verbindung zu dem umfangreichen Wolfsvorkommen in den Karpaten (Slowakei, Ukraine, Rumänien) und auf der balkanischen Halbinsel (Albanien, Bosnien und Herzegowina, Serbien, Kroatien, Slowenien, Bulgarien und Griechenland). Darüber hinaus leben Wölfe noch in zwei Populationen auf der Apenninhalbinsel und in den Alpen (Italien und Frankreich) sowie in

Spanien und Portugal auf der iberischen Halbinsel (Salvatori und Linnell 2005). Der Gesamtanzahl der Wölfe im europäischen Teil des Eurasischen Verbreitungsgebietes wird auf derzeit deutlich über 10 000 Tiere geschätzt (Sillero-Zubiri et al. 2004).

Die zügige Wiederbesiedlung Deutschlands, Österreichs und der Schweiz erfolgt seit etwa zwei Jahrzehnten auf unterschiedlichen Wegen.

Bei den Wölfen in Deutschland handelt es sich bis heute im Wesentlichen um zugewanderte Tiere aus dem baltisch-ostpolnisch-ukrainischen Raum und deren Nachkommen (Herzog 2016, Herzog und Guber 2018).

Dieses Vorkommen bildet damit den westlichsten Vorposten der großen baltisch-osteuropäischen Population (Pilot et al. 2006, 2010, Czarnomska et al. 2013, Herzog und Guber 2018). Czarnomska et al. (2013) formulieren das

Abb.9 Ruhende Wölfe (Foto Cezary Korkosz)

Abb.10 Ein Wolf beobachtet die Umgebung (Foto Cezary Korkosz).

folgendermaßen: „Wolves in western Poland and eastern Germany appear to represent the expanding western edge of a vast, northeastern European wolf population that primarily inhabits boreal and temperate forests and extends through the Baltic States, northern Belarus and northwestern Russia“.

Diese umfangreiche baltisch-osteuropäische Wolfspopulation stellt den Rest einer ehemals nahezu flächendeckend über ganz Europa verbreiteten eurasischen Population dar, welche sich aufgrund intensiver Verfolgung in der Vergangenheit heute in unterschiedliche (Teil)populationen aufgliedert. Insbesondere in Teilen Italiens, Spaniens und Frankreichs, aber auch insbesondere auf dem Balkan, war, wie oben beschrieben, das Wolfsvorkommen nie erloschen.

Neuerdings finden wir in Deutschland, wie aktuell im bayerischen Wald, auch sesshafte und rudelbildende Individuen aus dem alpinen Raum. Es ist daher davon auszugehen, dass die Verbindung zwischen der baltisch-osteuropäischen und der abruzzo-alpinen Population in Süd- oder Südwestdeutschland in absehbarer Zeit erfolgen wird (Herzog 2016).

Abb.11 Die intensive Verfolgung des Wolfs in der Vergangenheit war einer der wesentlichen Gründe für das Verschwinden der Art. Foto aus der Studie Huta (2014).

In ihren Leitlinien für Managementpläne für große Prädatoren beschreiben Linnell et al. (2008) eine deutlich größere Zahl sog. „Populationen“ des Wolfs in Europa. So postulieren sie etwa eine separate „mitteleuropäischen Flachlandpopulation“, welche das deutsche und westpolnische Wolfsvorkommen umfassen soll. Allerdings schränken die Autoren dazu selbst

Abb.12 Wolfspuren im Schnee (Foto Cezary Korkosz).

2 | Verbreitungsgebiet des Wolfs

Abb.13 Populationsdichte und Jagdstrecke

ausdrücklich ein: „Subpopulationen“ ist der formale biologische Begriff für die Vorkommen, die wir in diesem Dokument diskutieren, allerdings werden wir der Einfachheit halber und zur Harmonisierung mit dem allgemeinen Sprachgebrauch der Flora-Fauna-Habitat-Richtlinie im Folgenden die Subpopulationen einfach als 'Populationen' bezeichnen.“

Linnell et al. (2008) betonen mit diesem Hinweis, dass der Sprachgebrauch, den die Autoren in ihrer Arbeit für die Europäische Kommission verwenden, keineswegs mit der wissenschaftlich korrekten Terminologie identisch ist.

Leider ist der Begriff der Population umgangssprachlich meist sehr unscharf und wird oftmals abweichend von der naturwissenschaftlich korrekten Definition verwendet (vergl. Suter 2018). Selbst die Definition im Bundesnaturschutz-

Abb.14 Populationsdifferenzierung und Haplotypenverteilung beim Wolf in Europa (verändert nach Pilot et al. 2010, Details siehe Text)

gesetz (§ 7) stimmt keineswegs mit der wissenschaftlichen Definition überein: was dort als Population beschrieben wird, stellt keine Population im biologischen Sinne, sondern lediglich eine Teilpopulation dar. Daher ist es wichtig, im Sinne einer guten fachlichen Praxis des Wolfsmanagement ebenso wie im Sinne der Rechtssicherheit in Zukunft eine einheitliche und naturwissenschaftlich korrekte Definition zugrunde zu legen (vergl. Herzog & Guber 2018).

Somit erscheint es auch sinnvoll, sich an dieser Stelle noch einmal etwas ausführlicher dem Begriff der Population und der Metapopulation zu widmen.

Die erwähnte baltisch-osteuropäische Wolfspopulation besiedelt in Osteuropa ein zusammenhängendes Gebiet. Ihr westlichster Ausläufer ist

seit nunmehr rund zwei Jahrzehnten in Deutschland angekommen und breitet sich aktuell weiter nach Westen aus. Nach Süden hin finden wir in den Karpaten ein Wolfsvorkommen, das aufgrund des vorhandenen Austausches ebenfalls als Teil der osteuropäischen Population interpretiert werden kann. Inwieweit dies auch für die Wölfe auf dem Balkan zutrifft, bleibt zu klären. Die Ergebnisse von Pilot et al. (2010) hinsichtlich des Auftretens bestimmter Haplotypen mitochondrialer (mt)DNA, welche sich auf dem Balkan ebenso wie in Nordosteuropa finden, sprechen tendentiell für diese Hypothese (Abb. 14).

POPULATION UND METAPOPULATION

Eine Population von Pflanzen oder Tieren als Teilmenge einer Art definiert sich zeitlich und räumlich, d.h. wir verstehen darunter zunächst einmal Individuen ein und derselben Art, welche gleichzeitig in einem bestimmten Gebiet leben. Das Gebiet einer Population (im populationsbiologischen oder auch biogeografischen Sinn) wird durch den Paarungszusammenhang über die Generationen abgegrenzt. Das bedeutet, dass zwei Individuen einer Art genau dann zu ein und derselben Population gehören, wenn regelmäßig die Möglichkeit besteht, gemeinsame Nachfahren zu haben. Dies muss nicht notwendig schon in der unmittelbaren Folgegeneration eintreten. Damit bilden kontinuierliche oder auch diskontinuierliche, aber durch regelmäßigen Austausch verbundene Vorkommen einer Art typischerweise eine Population.

Eine Population kann wiederum, etwa nach geografischen, morphologischen oder anderen Kriterien, in Teilpopulationen, sog. Subpopulationen unterteilt werden. Erfolgt dies nach geografischen Kriterien, sprechen wir auch von einer Metapopulation. Bereits das ursprüngliche Konzept von Levins (1969), welches dort noch nicht so bezeichnet wird, ist im Wesentlichen durch die Vorstellung geprägt, dass Arten lokal regelmäßig verschwinden (also letztlich lokal aussterben) und die entsprechenden Gebiete ebenso regelmäßig durch Migration wiederbesiedelt werden. Dies wird als ein völlig normales, natürliches Phänomen interpretiert. Ein anderer Ansatz (Hastings & Harrison 1994) nähert sich dem Thema eher aus (populations)genetischer Sicht. Hier ist die genetische Differenzierung der Schlüssel. Wenn einzelne Subpopulationen genetisch differenziert sind, müssten wir statt von einer Population von einer Metapopulation sprechen.

Abb.15 Wolf am Waldrand (Foto Cezary Korkosz).

Abb.16 Aktuelle Verbreitung des Wolfs (ausschließlich sesshafte Rudel, Paare und Einzeltiere) in Deutschland (Stand 2018)

Wir müssen somit davon ausgehen, dass die meisten Wölfe Europas zu einer ost-mitteleuropäischen (Meta-)Population gehören, welche vom Ural über das Baltikum und Polen bis nach Deutschland reicht und sich im Osten nach Asien fortsetzt. Eine weitere Metapopulation besteht folglich aus den Wölfen Italiens, der Schweiz und der französischen Alpen. Diese dürfte in absehbarer Zeit über Bayern und Österreich wieder Paarungskontakt mit der sich nach Westen ausbreitenden osteuropäischen Population erhalten.

Weitere europäische Wolfspopulationen sind sodann die iberische sowie die skandinavische Population. Letztere besiedelt Mittelschweden und Norwegen und wird voraussichtlich durch derzeit noch sehr seltene Zu- und Abwanderungen über Finnland langfristig ebenfalls Anschluss an die osteuropäische Population erhalten, so dass sich auch hier in den nächsten ein bis zwei Jahrzehnten möglicherweise ein Zusammenschluss zu einer umfassenden Metapopulation bildet (Herzog 2016, Herzog und Guber 2018).

Abb.17 Aktuelle Verbreitung des Wolfs (sesshafte Rudel und Einzeltiere, Stand 2018) in Österreich

Abb.18 Aktuelle Verbreitung des Wolfs (sesshafte Paare und Rudel, Stand 2018) in der Schweiz

3 | LEBENSRAUM

Die sehr große geografische Verbreitung des Wolfs – es handelt sich um eine sogenannte zirkumpolare Verbreitung – über die nördliche Halbkugel zeigt, dass Wölfe im Grunde genommen alle vorhandenen Habitate, mit Ausnahme extremer Wüsten und tropischer Regenwälder, nutzen können. Sie lebten in der arktischen Tundra, den weiten, grasbewachsenen Prärien Nordamerikas, in Wäldern, Steppen, Sumpfgebieten und Halbwüsten (Mech 1972).

Auch Gebirge werden als Lebensraum genutzt: In den hochgelegenen Regionen des Kaukasus, Altai- und Pamirgebirges wurden Wölfe bis zu einer Höhe von 5 500 Meter nachgewiesen (Bibikov 1985). In Europa ist der Wolf derzeit meist in mittleren Höhenlagen heimisch: im nördlichen Apennin auf 800–1600 Meter (Boitani 1982, Ciucci et al. 2003), in den slowakischen Karpaten auf 518–1680 m (Find'ó und Chovancová 2004) und in den polnischen

Karpaten bis zur oberen Baumgrenze, d.h. bis ca. 1650 Meter (Jędrzejewski et al. 2005a.).

In Europa, das bis zum Mittelalter deutlich bewaldeter war als heute, war der Wolf ein integraler Bestandteil des Lebensraumes. Auch konnten Wölfe in Europa in schwer zugänglichen Waldgebieten ihrer Verfolgung länger standhalten als in Agrarlandschaften. Deshalb galt und gilt der Wolf landläufig als Waldtier, was aber so nicht zutrifft: er ist ein Lebensraumgeneralist. Entscheidend für ihn sind die Abwesenheit unkontrollierter Verfolgung und die Anwesenheit eines hinreichenden Maßes an Beutetieren (vergl. Kap. 5).

Auch in Mitteleuropa finden wir den Wolf heute regelmäßig in größeren Wäldern – sofern sie über schwer zugängliche Rückzugsgebiete, eine hinreichende Nahrungsgrundlage und sichere Orte zur Anlage von Bauen verfügen (Okarma, 1992 Theuerkauf et al. 2003c, Jędrzejewski et al. 2004b, 2008).

Abb.19 Wölfe im Schnee (Foto Grzegorz Leśniewski).

Abb. 20 Wolf im submontanen Hochwald im Nationalpark Gorce (Foto einer Wildkamera, Archiv des Nationalparks Gorce).

Eine Untersuchung aus Polen zeigte, dass im Mittel über 40 % der Orte, an denen Wölfe gesichtet wurden, nur mäßig bewaldet waren (Jędrzejewski et al. 2004b). Demgegenüber zeigten in Südpolen nur 10 % der Lebensräume von Wölfen einen nur mäßigen oder geringen Bewaldungsgrad (Jędrzejewski et al. 2005a). Mit Ausnahme der

Karpaten ist im Süden die Bevölkerungsdichte deutlich höher und die Landschaft weist durch menschliche Siedlungen, Straßen und Gleisanlagen einen höheren Zerschneidungsgrad auf. Im Gebirge stellen touristische Infrastruktur und eine saisonal intensive touristische Nutzung zusätzliche Problemfaktoren dar (Jędrzejewski et al. 2005a).

Ein Lebensraummodell für den Wolf zeigt, dass er Gebiete bevorzugt, die einen hohen Anteil an zusammenhängender Bewaldung (über 40 %) aufweisen. Des Weiteren kommt er vermehrt in Regionen mit einem hinreichenden Nahrungsangebot – mindestens 50 Kilogramm Biomasse wildlebender Huftiere pro 100 ha – vor. Bevölkerungreiche Gebiete mit dichter industrieller Infrastruktur und stark ausgebauten Straßennetzen (mehr als 0,2 km überregionaler Straßen pro 100 ha Fläche) werden eher gemieden (Jędrzejewski et al. 2008).

Ein wichtiger Aspekt der Lebensraumqualität ist die Verfügbarkeit sicherer Orte zur Geburt und Aufzucht der Jungen. Zur Anlage ihres Baus wählen Wölfe gerne abgelegene und unzugängliche Orte. Meistens handelt es sich dabei um trockene Stellen in Mooren und Sumpfbereichen oder Waldgebiete mit zahlreichen entwurzelten Bäumen und Windbrüchen (Theuerkauf et al. 2003). Andere Autoren nennen mit Nadelbäumen dicht bewachsene Täler, unzugängliche Flussinseln, Schluchten mit von Himbeer- und Brombeersträuchern, hohem Gras und mit Bäumen bewachsenen Rändern oder Gebirgsplateaus oberhalb steiler Abhänge (Tsunoda et al. 2009). Wolfsbaue sind zudem immer in Wassernähe zu finden: kleine Flüsse, Bäche, Quellen, Seen, Sümpfe oder auch tiefe, niemals ganz trockenfallende Bodensenken. Untersuchungen in der Heide von Białowieża (vergl. Kap. 5) zeigen, dass Baue und sog. Rendezvousplätze überzufällig häufig in größerer Entfernung zu Dörfern, Waldrändern und verkehrsreichen Straßen gewählt wurden. Andererseits hatten derartige Strukturen keine Auswirkungen auf die Wahl der Ruheplätze der Wölfe (Theuerkauf et al. 2003).

Die meisten Wolfsbaue in Nordamerika sind Höhlen. Sie werden in der Erde, im Sand oder in trockenen Anhöhen gegraben. Die trüchtige Fähe gräbt eine oder mehrere Höhlen selbst, manchmal auch mit Hilfe anderer Tiere aus dem Rudel. Von Wölfen gegrabene Höhlen haben eine relativ einfache Struktur mit einem oder zwei Eingängen, die durch einen Gang – er kann manchmal bis zu neun Meter lang sein – in eine große Kammer führen. Wölfe nutzen gelegentlich auch komplizierter aufgebaute Höhlen anderer Tiere, etwa Fuchs- oder Dachsbau, und vergrößern diese nach Bedarf. Es wurden auch Wolfsbaue in ver-

TYPISCHE WOLFSLEBENSÄUME IN POLEN

In der Lebensraumrichtlinie – Richtlinie 92/43/EWG des Rates zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen zur Einführung des NATURA 2000-Netzwerks – gelten die folgenden Lebensräume als die am besten geeigneten Siedlungsräume für Wölfe in Polen (Jędrzejewski und Bereszyński 2004):

- Saurer Buchenwald (Luzulo-Fagenion)
- Waldmeister-Buchenwald (Dentario glandulosae-Fagenion, Galio odorati-Fagenion)
- Hochstauden-Bergmischwald (Aceri-Fagetum)
- Subatlantischer Eichen-Hainbuchenwald (Stellario-Carpinetum)
- Mitteleuropäischer und subkontinentaler Eichen-Hainbuchenwald (Galio-Carpinetum, Tilio-Carpinetum)
- Linden-Ahornwälder an Abhängen und Böschungen (Tilio plathyphyllis-Acerion pseudoplatani)
- Saurer Birken-Eichenwald (Betulo-Quercetum)
- Wald und Hochwald in Sumpfbereichen (Vaccinio uliginosi-Betuletum pubescentis, Vaccinio uliginosi-Pinetum, Pino mugo-Sphagnetum, Sphagno girgensohnii-Picetu, Pino-Betulion pubescentis)
- Eichen-Ulmen – Eschen-Bruchwald (Ficario-Ulmetum)
- Wärmeliebender Eichenwald (Quercetalia pubescenti-petraeae)
- Gemischter Tannenwald (Abietetum polonicum)
- Gebirgs-Fichtenwald (Piceion abietis)

lassenen Biberburgen gefunden (Mech 1970).

In Polen legen die Wölfe ihre Baue meist unter Sturmholz und Windbrüchen oder unter tiefbesteten Fichten, oft direkt am Stammfuß, an. Der Bau ist nicht ausgepolstert, der Boden nur sehr spartanisch mit vertrockneten Blättern und Moos bedeckt. Im Flachland sind Wolfsbaue typischerweise in Höhlen zu finden (Abb. 21). Entweder graben die Wölfe diese selbst – in diesem Fall handelt es sich meist um relativ flache Gruben oder etwas tiefere, einfache Höhlen – oder sie übernehmen Fuchs- oder Dachsbau, deren Röhren sie entsprechend verbreitern. Während der Welpenaufzucht nutzen Wölfe eine oder mehrere Höhlen und tragen oder führen die Welpen von Zeit zu Zeit an einen anderen Ort. Üblicherweise verlassen die Welpen den Bau im Juli und halten sich dann zeitweise in der unmittelbaren Umgebung des Baues auf.