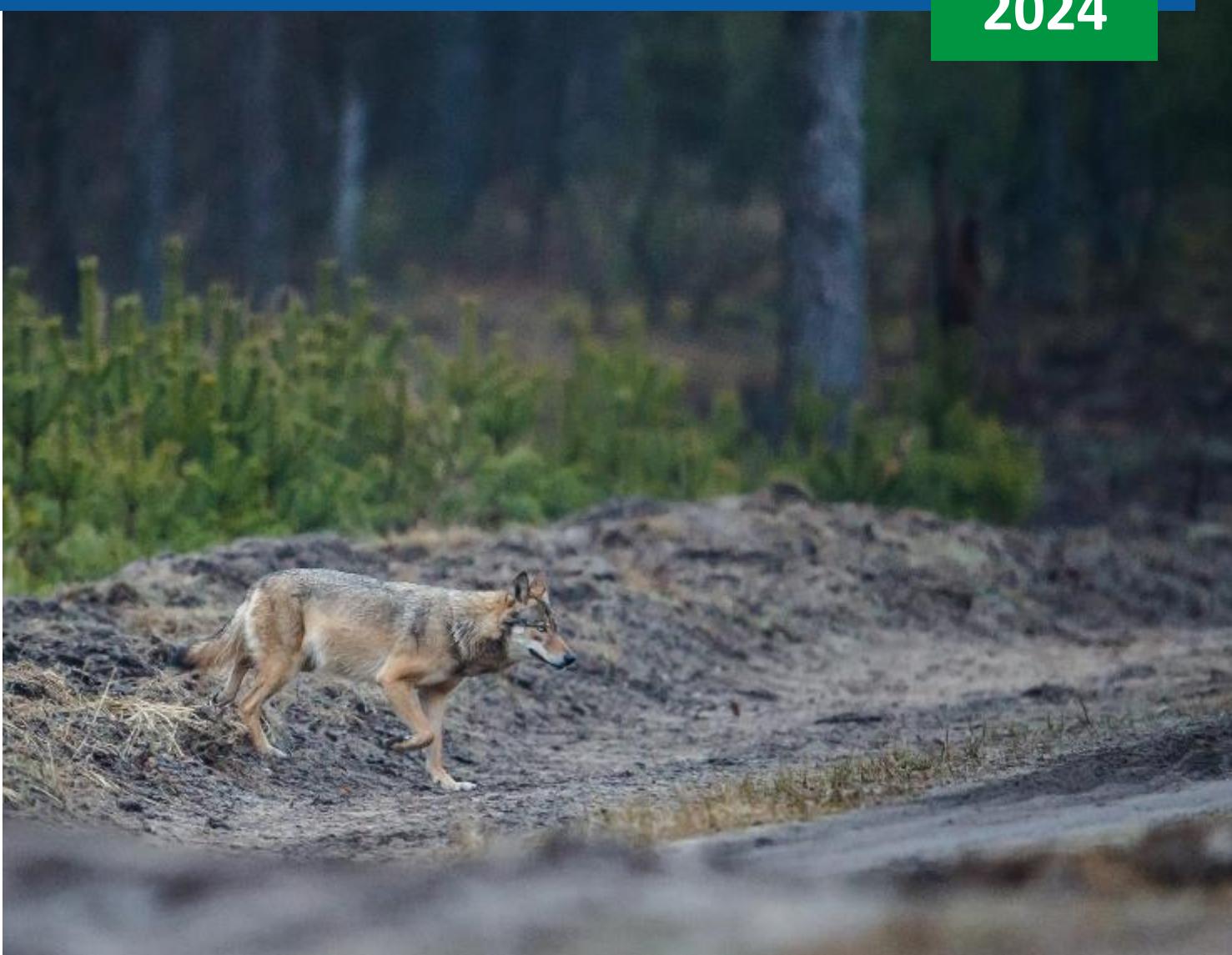


# Populationsgefährdungsanalyse für die Art Wolf (Anhang II und IV FFH-Richtlinie)

Grundlage für die Ableitung des Referenzwertes  
für die günstige Gesamtpopulation

Stephanie Kramer-Schadt, Aimara Planillo,  
Conny Landgraf, Cedric Scherer, Julie Louvrier,  
Carla Osterburg, Konstantin Börner,  
Sebastian Collet, Gregor Rolshausen, Gesa Kluth,  
Ilka Reinhardt, Carsten Nowak, Götz Ellwanger  
und Katharina Steyer

BfN-Schriften  
**715**  
**2024**



# **Populationsgefährdungsanalyse für die Art Wolf (Anhang II und IV FFH-Richtlinie)**

**Grundlage für die Ableitung des Referenzwertes  
für die günstige Gesamtpopulation**

**Ergebnisse des Forschungs- und Entwicklungsvorhabens  
(FKZ 3521 83 1300)**

Stephanie Kramer-Schadt

Aimara Planillo

Conny Landgraf

Cedric Scherer

Julie Louvrier

Carla Osterburg

Konstantin Börner

Sebastian Collet

Gregor Rolshausen

Gesa Kluth

Ilka Reinhardt

Carsten Nowak

Götz Ellwanger

Katharina Steyer

## Impressum

**Titelbild:** Ein Wolf quert einen sandigen Waldweg (Foto: H. Anders)

### Adressen der Autorinnen und Autoren:

Prof. Dr. Stephanie Kramer-Schadt <sup>Φ*</sup>	Leibniz-Institut für Zoo- und Wildtierforschung
Dr. Aimara Planillo <sup>Φ*</sup>	Alfred-Kowalke-Str. 17, 10315 Berlin
Dr. Conny Landgraf*	Email: kramer@izw-berlin.de; landgraf@izw-berlin.de; boerner@izw-berlin.de
Dr. Cédric Scherer*	
Dr. Julie Louvrier	
Dr. Konstantin Börner	
Carla Osterburg	
Sebastian Collet	Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum Frankfurt/M.
Dr. Gregor Rolshausen	Standort Gelnhausen, Fachgebiet Naturschutzgenetik
Dr. Carsten Nowak	Clamecystr. 12, 63571 Gelnhausen Email: Sebastian.Collet@senckenberg.de; Gregor.Rolshausen@senckenberg.de Carsten.Nowak@senckenberg.de
Gesa Kluth	LUPUS Institut für Wolfsmonitoring und -forschung in Deutschland
Ilka Reinhardt	Dorfau 9, 02979 Spreetal/OT Spreewitz Email: gesa.kluth@lupus-institut.de ilka.reinhardt@lupus-insitut.de

### Fachbetreuung im BfN:

Dr. Katharina Steyer*	Fachgebiet II 1.1 – Zoologischer Artenschutz
Götz Ellwanger*	Fachgebiet II 2.2 – FFH -Richtlinie / Natura 2000
Bundesamt für Naturschutz, Konstantinstrasse 110, 53179 Bonn	

(<sup>Φ</sup>geteilte Autorenschaft/\*Hauptautor\*innen)

### Förderhinweis:

Gefördert durch das Bundesamt für Naturschutz (BfN) mit Mitteln des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz, nukleare Sicherheit und Verbraucherschutz (BMUV) (FKZ: 3521 83 1300).

Diese Veröffentlichung wird aufgenommen in die Literaturdatenbank „DNL-online“ ([www.dnl-online.de](http://www.dnl-online.de)).

BfN-Schriften sind nicht im Buchhandel erhältlich. Eine pdf-Version dieser Ausgabe kann unter [www.bfn.de/publikationen](http://www.bfn.de/publikationen) heruntergeladen werden.

Institutioneller Herausgeber: Bundesamt für Naturschutz  
Konstantinstr. 110  
53179 Bonn  
URL: [www.bfn.de](http://www.bfn.de)

Der institutionelle Herausgeber übernimmt keine Gewähr für die Richtigkeit, die Genauigkeit und Vollständigkeit der Angaben sowie für die Beachtung privater Rechte Dritter. Die in den Beiträgen geäußerten Ansichten und Meinungen müssen nicht mit denen des institutionellen Herausgebers übereinstimmen.



Diese Schriftenreihe wird unter den Bedingungen der Creative Commons Lizenz Namensnennung – keine Bearbeitung 4.0 International (CC BY - ND 4.0) zur Verfügung gestellt ([creativecommons.org/licenses](http://creativecommons.org/licenses)).

Druck: Druckerei des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz, nukleare Sicherheit und Verbraucherschutz (BMUV)

Gedruckt auf 100% Altpapier

ISBN 978-3-89624-477-2

DOI 10.19217/skr715

Bonn 2024



## Inhaltsverzeichnis

<b>Zusammenfassung .....</b>	<b>5</b>
<b>Abstract... .....</b>	<b>6</b>
<b>Zusammenfassender Überblick .....</b>	<b>7</b>
<b>1 Einleitung .....</b>	<b>14</b>
1.1 Status der Wolfspopulation in Deutschland .....	14
1.2 Auftrag und Ziel der Studie .....	15
<b>2 Hintergrund .....</b>	<b>17</b>
2.1 Das Konzept eines „günstigen Erhaltungszustand“ nach der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie.....	17
2.2 Langfristige Überlebensfähigkeit einer Art und der günstige Erhaltungszustand....	18
2.3 Herangehensweise an eine Populationsgefährdungsanalyse (PVA) .....	19
2.3.1 Demografische Datengrundlage .....	20
2.3.2 Kriterien einer PVA und Herleitung der Szenarien .....	21
2.4 Struktur des Berichtes und wissenschaftliche Begleitung .....	23
<b>3 Datengrundlagen und Methoden für die Analyse der Demografie von Wölfen in Deutschland .....</b>	<b>25</b>
3.1 Habitatmodell als räumliche Grundlage .....	25
3.2 Relevante Lebensstadien und Lebenszyklen der Wolfsbiologie .....	25
3.3 Datengrundlage und –aufbereitung der Wolfsdaten .....	25
3.4 Demografische Analysen.....	27
3.4.1 Analyse zur Überlebenswahrscheinlichkeit .....	27
3.4.2 Analyse der Reproduktion.....	29
<b>4 Demografische Ergebnisse .....</b>	<b>31</b>
4.1 Ergebnisse zur Überlebenswahrscheinlichkeit .....	31
4.1.1 Gesamt-Modell für die deutsche Wolfspopulation .....	31
4.1.2 Modelle für die einzelnen Altersklassen.....	32
4.1.3 Ergebnisse zur Reproduktion .....	33
<b>5 Literaturanalyse internationaler Publikationen .....</b>	<b>35</b>
5.1 Literatursuche .....	35
5.2 Ergebnisse der Literaturanalyse.....	35
<b>6 Populationsgefährdungsanalyse (PVA) .....</b>	<b>37</b>
6.1 Beschreibung des Wolfspopulationsmodells.....	37
6.2 Modellkalibrierung.....	40

6.3	Prognose-Szenarien .....	44
6.4	Auswertegrößen.....	48
6.5	Ergebnisse der Modellprojektionen.....	49
<b>7</b>	<b>Diskussion .....</b>	<b>56</b>
7.1	Datengrundlagen und Methoden und deren Güte bzw. Limitierungen .....	56
7.2	Demografische Daten im internationalen Kontext.....	57
7.3	Zukunftsszenarien .....	58
<b>Literatur .....</b>	<b>62</b>	
<b>Abbildungsverzeichnis .....</b>	<b>72</b>	
<b>Tabellenverzeichnis .....</b>	<b>73</b>	
<b>Glossar .....</b>	<b>74</b>	
<b>Danksagung.....</b>	<b>75</b>	
<b>Anhang .....</b>	<b>76</b>	

## Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Studie ist es, eine Populationsgefährdungsanalyse (PVA) für den Wolf in Deutschland durchzuführen. Dies stellt den ersten Schritt zur Ableitung der Größe der günstigen Referenzpopulation im Sinne der Erhaltungszustandsbewertung nach Art. 17 der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie dar und simuliert die Entwicklung des Wolfsbestands in die Zukunft unter demografischen Szenarien. Da bei der Ableitung des Referenzwertes die Verbindung (Konnektivität) zu anderen Wolfspopulationen der Nachbarländer berücksichtigt werden muss, wurde ein räumlich-explizites, individuenbasiertes Modell entworfen, um es als räumliches Prognose-Tool für die Vorhersage der Populationsentwicklung zu nutzen.

Die demografischen Daten, die in die PVA gespeist werden, entstammen der Analyse der Daten des bundesweiten Wolfsmonitorings. Die Überlebenswahrscheinlichkeiten der Wölfe in den Altersklassen Juvenil, Subadult und Adult wurden mit Hilfe des Cox Proportional Hazards Modells berechnet, um gleichzeitig die Auswirkungen der zugrundeliegenden Habitatqualität, des Geschlechts und der Jahreszeit berücksichtigen zu können. Jährliche Überlebenswahrscheinlichkeiten der Adulten liegen bei 0,87, die der Subadulten bei 0,75 und die der Juvenilen um 0,75. Die jährliche Reproduktionswahrscheinlichkeit eines territorialen Paars beträgt 0,88, und ein Weibchen bekommt im Mittel  $4 \pm 2$  (SD) Juvenile pro Wurf. Da es sich um eine expandierende Wolfspopulation in Deutschland handelt, liegen die Überlebenswahrscheinlichkeiten im Vergleich zu anderen, etablierten Populationen weltweit im oberen Bereich.

Die Szenarien für die zukünftige Populationsentwicklung wurden so ausgewählt, dass sie potentielle Veränderungen der natürlichen Bedingungen sowie Naturkatastrophen in einem realistischen Rahmen darstellen. Die Ergebnisse der Szenarien zeigen deutlich, dass die Überlebenswahrscheinlichkeit die größte Auswirkung auf die Population hat. Bei hoher Überlebenswahrscheinlichkeit könnte die theoretisch maximale Anzahl an Territorien in Deutschland bereits nach wenigen Jahren erreicht werden; diese ergibt sich aus dem Schwellenwert der Habitatemigung für die Etablierung von Territorien (s. Kap. 6.5). Die Grenze für eine stabile Population liegt bei einer jährlichen Mortalität von ca. 40 % Juvenilen und Subadulten bzw. von ca. 30 % Adulten. Bei hohen Mortalitätsraten in Verbindung mit Katastrophenereignissen kann es zum Aussterben der Population kommen. Diese Werte für den Kippunkt decken sich mit Ergebnissen internationaler Studien.

Eine wichtige Erkenntnis aus allen Simulationsläufen, in denen die Population auch mit hoher Wahrscheinlichkeit ausstarb, ist, dass die Population durch die hohen Überlebenswahrscheinlichkeiten der vorangegangenen 15 Jahre einen „demografischen Puffer“ von mehreren Jahren hat; d. h. die Population steigt trotz hoher Mortalitätsraten zunächst weiter an, bevor es zu einem Populationseinbruch kommt. Dies bedeutet im Umkehrschluss für das Monitoring, dass es einer langfristigen, eng getakteten Überwachung bedarf, um Trends in der Populationsentwicklung rechtzeitig zu erkennen.

Obwohl einige Szenarien mit hoher Überlebenswahrscheinlichkeit eine stabile Populationsentwicklung vorhersagen, gewährleisten nicht alle die Vernetzung des Wolfsbestandes innerhalb Deutschlands sowie mit den Wolfspopulationen der Nachbarländer. Für die Konnektivität ist also nicht nur eine stabile Populationsentwicklung erforderlich, sondern auch eine Kernpopulation, die vital genug ist, um als konstante Quelle von Individuen zu fungieren. Die räumlichen Muster der Verbreitung deuten stark darauf hin, dass Nord-Ost-Deutschland das Kerngebiet der Wolfspopulation ist und als Quellpopulation für den Rest des Landes dienen kann.

## **Abstract**

The aim of the present study is to conduct a population viability assessment (PVA) for the wolf in Germany. This represents the first step in deriving the size of the favourable reference population for the conservation status assessment according to article 17 Habitats Directive and simulates the development of the wolf population into the future, taking demographic scenarios into account. Since the derivation of the reference population must necessarily take into account the connectivity to other wolf populations in neighbouring countries, a spatially-explicit, individual-based model was designed to reconstruct the expansion of the population over the last 15 years and to use it as a spatial forecasting tool for predicting population trends.

The demographic data fed into the PVA come from the analysis of the nationwide wolf monitoring data. Survival probabilities of wolves in the age classes juvenile, subadult and adult were calculated using the Cox proportional hazards regression model to simultaneously account for the effects of underlying habitat quality, sex and season. Annual adult survival probabilities are 0.87, subadult survival probabilities are 0.75 and juvenile survival probabilities are 0.75. The annual reproductive probability of a territorial pair is 0.88, and a female has an average of  $4 \pm 2$  (SD) young per litter. Since the wolf population in Germany is expanding, the survival probabilities are in the upper range compared to other populations worldwide.

The scenarios for future population development were selected in such a way that they represent potential changes in natural conditions as well as natural disasters within a realistic framework. The results of the scenarios clearly show that the probability of survival had the greatest impact on the population. With a high probability of survival, the theoretical maximum number of territories in Germany could be reached after only a few years; the maximum number results from the threshold of habitat suitability for establishing territories.

The threshold for a stable population is above an annual mortality of approx. 40 % juveniles and subadults or approx. 30 % adults. At high mortality rates in conjunction with catastrophic events, population extinction can occur rapidly. These values for the tipping point are in line with the results of international studies.

An important finding from all simulation runs, in which the population also died out with a high probability, is that the population has a 'demographic buffer' of several years due to the high survival probabilities of the previous 15 years; i.e. the population seems to continue to increase despite high mortality rates before a population collapse occurs. Conversely, this means for monitoring that long-term, closely timed monitoring is needed to detect trends in the population development in time.

Although some scenarios predict a stable population development with a high probability of survival, not all of them guarantee the connectivity of the German wolf population within Germany and with those of neighbouring countries. Thus, connectivity requires not only stable population development, but also a core population that is vital enough to function as a constant source of individuals.

## Zusammenfassender Überblick

Seit Inkrafttreten der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (Richtlinie 92/43/EWG; kurz FFH-Richtlinie) am 10. Juni 1992 ist der Wolf nach europäischem Recht streng geschützt und eine prioritäre Art von gemeinschaftlichem Interesse. Innerhalb Deutschlands sind in den letzten drei Jahrzehnten Wölfe in Gebiete zurückgekehrt, in denen sie einst vorkamen und ausgerottet wurden (Kap. 1). Ziel der vorliegenden Studie ist es, eine Populationsgefährdungsanalyse (PVA) für den Wolf in Deutschland durchzuführen. Dies stellt den ersten Schritt zur Ableitung der Größe der günstigen Referenzpopulation im Sinne der Erhaltungszustandsbewertung nach Art. 17 der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie dar [kein Bestandteil der vorliegenden Studie]. Die PVA simuliert die Entwicklung des derzeitigen Wolfsbestands in die Zukunft unter verschiedenen Zeithorizonten und demografischen Szenarien inklusive Katastrophen.

### PVA-Modellierungen

Es gibt verschiedene Möglichkeiten zur Durchführung einer PVA, einschließlich der Erstellung von Matrixprojektionsmodellen, integrierten Populationsmodellen oder flexiblen individuenbasierten Modellen (IBM; Kap. 2.3.3). Solche IBM Modelle können räumlich-explizit, also basierend auf Habitatemplikarten, ablaufen. Möchte man adaptive Szenarien entwerfen, also z. B. dichteabhängige Populationsregulationsmechanismen integrieren oder dynamische Trendänderungen simulieren, benötigt man flexible Modellstrukturen, wie sie nur individuenbasierte Modelle bieten. Letztere, auch bekannt als agentenbasierte Modelle, sind computerbasierte Simulationen, die darauf abzielen, das Verhalten und die Interaktionen von einzelnen Individuen oder Agenten in einem System nachzuahmen. Jeder Agent wird als eigenständige Einheit betrachtet und kann über bestimmte Eigenschaften, Verhaltensregeln und Interaktionsmöglichkeiten verfügen.

Generische individuenbasierte Modelle sind beispielsweise das nicht-räumliche Programm Vortex oder das räumliche Programm RangeShiftR, wobei beide Programme sehr eingeschränkt sind in der Art und Weise, wie explizit das Abwanderungsverhalten der Individuen modelliert werden kann. Vortex als nicht-räumliches Modell muss Austauschraten von Individuen zwischen Populationen annehmen, wohingegen RangeShiftR wenig flexibel im Design der Populationsstruktur und des Bewegungsmodells im Raum ist. Für diese Studie wurde eine eigene Programmierung eines individuenbasierten Modells vorgenommen, welche sehr zeitintensiv ist. Da aufgrund der Lage Deutschlands die Verbindung (Konnektivität) zu anderen Wolfspopulationen der Nachbarländer berücksichtigt werden muss, wurde ein räumlich-explizites, individuenbasiertes Modell entworfen, um es als räumliches Prognose-Tool für die Vorhersage der Populationsentwicklung zu nutzen. Ein aktuelles Habitatmodell für den Wolf als Grundlage für die räumliche Analyse war außerdem bereits vorhanden (s. Kap. 3.1, Habitatmodellierung zum Wolf von 2020, BfN Skript 556).

### Datengrundlage

Für eine PVA werden umfassende Daten, u.a. zur zeitlichen Ausbreitungsdynamik von Territorien sowie Lebensdaten von Wolfsindividuen benötigt, um die Unsicherheit in der Parameterwahl zu verringern. In dieser Studie wurden diese Daten aus dem bundesweiten Wolfsmonitoring der einzelnen Bundesländer sowie dem grenzübergreifenden Monitoring und Datenaustausch mit den Nachbarländern Deutschlands entnommen (Kap. 3.3).

Diese wurden für die demografischen Analysen entsprechend pro Individuum durch die Dokumentations- und Beratungsstelle des Bundes zum Thema Wolf (DBBW) aufbereitet und in dem Projekt zusammengeführt.

Die Analysen umfassen die der DBBW vorliegenden Daten aus dem Wolfsmonitoring der Bundesländer der Jahre 2002 bis zum Monitoringjahr 2020/21. Diese für die Studie erstellte Datenzusammenfassung enthält Informationen zu Herkunft, erste und letzte Sammeldaten, Koordinaten der ersten und letzten Nachweise bzw. der Herkunftsregion, Anzahl der Reproduktionen in verschiedenen Territorien sowie die Koordinaten der in Deutschland nachgewiesenen Wölfe. Zudem wurden eine Altersklassifizierung für jedes Monitoringjahr und, falls zutreffend, Todesursache und Alter beim Tod ermittelt.

Für die Überlebensanalyse wurde der Komplett-Datensatz gefiltert, um nur zuverlässige Informationen zur Lebensspanne der Tiere zu erhalten. Die Informationen über die Reproduktion der Wölfe reichten von 2000 bis 2021, aber vollständige Informationen für alle Territorien waren nur bis 2020 verfügbar, weshalb die Daten von 2021 für weitere Analysen entfernt wurden. Der Reproduktionsdatensatz enthielt für jedes Jahr Informationen über die Identität (ID) des Wolfsterritoriums, die ID des sich reproduzierenden Rüden, die ID der sich reproduzierenden Fähe, die Anzahl der beobachteten Welpen und die Art des Territoriums (Paar oder Rudel). Territorien mit mehr als 10 beobachteten Welpen wurden aus den Analysen entfernt, da unklar war, ob die Welpen zu einem oder mehreren Weibchen gehörten ( $n = 4$ ). Außerdem wurden die Territorien des ersten Jahres der Paarbildung entfernt ( $n = 227$ ), da sich die Paare in der Regel im Herbst zum ersten Mal zusammenschließen und daher im entsprechenden Jahr der Paarbildung keine Gelegenheit zur Fortpflanzung besteht. Der endgültige Datensatz bestand aus 723 Einträgen, die 190 verschiedene Territorien mit Daten aus 1-16 Jahren pro Territorium umfassten.

Die Analysen zu den Überlebens- und Reproduktionswahrscheinlichkeiten von Wölfen wurden auf der Grundlage eines Habitatemgnungsmodells durchgeführt, das für Deutschland mit einer Auflösung von 100x100 m entwickelt wurde (Kap. 3.1) und Informationen über die Landnutzung sowie über potentielle anthropogene Störvariablen wie Bevölkerungsdichte, „menschlicher Fußabdruck“, Entfernung zu Straßen (z. B. Autobahnen, Bundesstraßen und Kreisstraßen) und Siedlungen beinhaltet (Abb. SE 1 links). Für die Analysen wurde jeweils die Habitatemgnung des Territoriums eines Individuums in einem 8 km Radius gemittelt; je nachdem, um welche Altersklasse (Juvenil bis 12 Monate, Subadult bis 24 Monate und Adult) es sich handelte, wurde die Habitatqualität im Geburtsterritorium bzw. im letzten bekannten Territorium (Endterritorium) berechnet. Zudem wurden auch jahreszeitliche Effekte sowie das Geschlecht der Individuen als weitere unabhängige Variablen in den Überlebens-Modellen berücksichtigt.

### **Demografische Parameter**

Die Überlebenswahrscheinlichkeiten der Wölfe wurden mit Hilfe des Cox Proportional Hazards Modells berechnet, um gleichzeitig die Auswirkungen der zugrundeliegenden Habitatqualität, des Geschlechts und der Jahreszeit berücksichtigen zu können (Kap. 3.4.1). Zuerst wurde das Cox Proportional Hazard -Modell mit allen Individuen angewandt, um die mittleren Überlebenszeiten für die Population und die Gesamtwirkung der unabhängigen Variablen auf das Sterberisiko zu ermitteln. In einem nächsten Schritt wurden getrennte Modelle für die Individuen innerhalb der verschiedenen Altersklassen - Juvenile, subadulte Tiere, adulte Tiere - berechnet, um die jährlichen Überlebensraten der einzelnen Altersklassen zu ermitteln.

Die Reproduktionsanalyse erfolgte mit zwei komplementären Ansätzen: einmal wurde die Reproduktionswahrscheinlichkeit pro Territorium und Jahr betrachtet; ein anderes Mal die Anzahl der Juvenile pro Jahr in Territorien mit Reproduktion (Kap. 3.4.2).

Die Berechnung der jährlichen Reproduktionswahrscheinlichkeit eines Territoriums mit Paar oder Rudel erfolgte als gewichteter Mittelwert. Zuerst wurden Territorien einzelner Wölfe und Paar-Territorien in ihrem ersten Jahr aus der Berechnung ausgeklammert, da neu etablierte Paare im respektiven Monitoringjahr erst nach der Reproduktionszeit erfasst werden. Für die Analyse der Anzahl der Juvenile wurden nur Territorien mit Reproduktion berücksichtigt. Die Daten wurden mit Hilfe verallgemeinerter linearer gemischter Effekt-Modelle (Regressionsmodelle; generalized linear mixed-effects models GLMMs) mit Poisson-Fehlerverteilung und Log-Link für die Anzahl der Juvenile analysiert. Die Territorien-ID wurde als Zufallsfaktor (‘random effect’) ebenfalls einbezogen, um wiederholte Beobachtungen in denselben Territorien über mehrere Jahre hinweg zu berücksichtigen.

### Ergebnisse der demografischen Analysen

Die Ergebnisse der demografischen Analysen lauten wie folgt (Kap. 4): Die mediane Überlebenszeit eines Wolfes betrug 146 Wochen oder 2,8 Jahre (95 %-Konfidenzintervall CI: 106 - 360 Wochen; Abb. SE 1 rechts), mit einem maximal beobachteten Alter von 662 Wochen oder 12,7 Jahren.

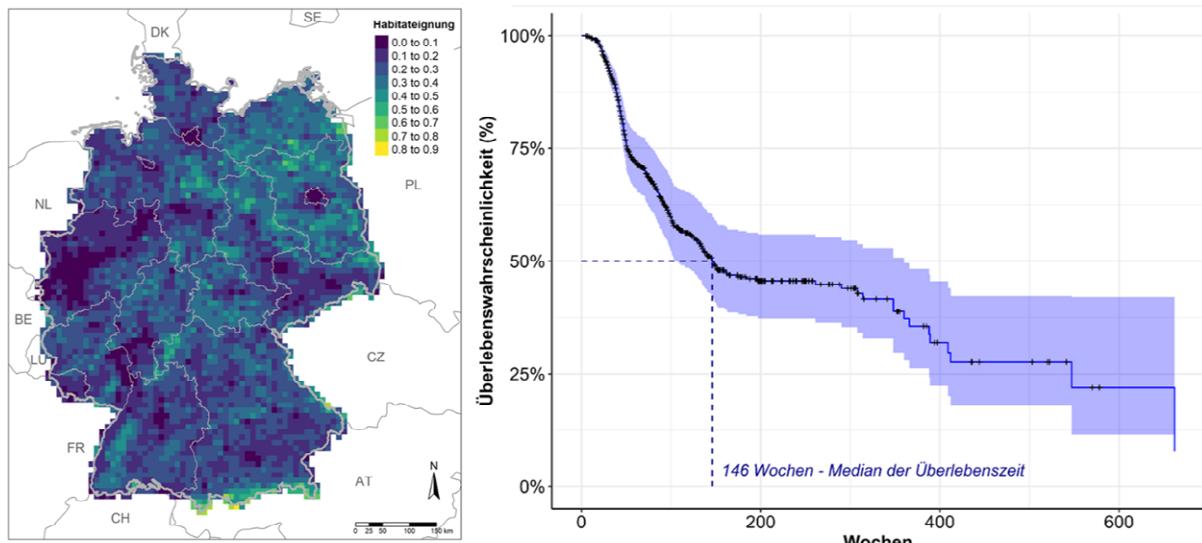


Abb. SE 1: Habitatemodell (links) als Grundlage für die demografischen Analysen (rechts) bzw. der späteren Modellsimulation. Es beruht auf der Analyse von Telemetriedaten (Kramer-Schadt et al. 2020, Planillo et al. 2024). Das Modell liegt in 100 m \* 100 m Auflösung vor, wurde hier aber in 10 km \* 10 km Zellengröße zusammengefasst dargestellt. Die Habitatemdung wird in neun verschiedenen Klassen dargestellt: Je heller eine einzelne Rasterzelle eingefärbt ist, desto geeigneter ist das Wolfshabitat. Rechts: Überlebenskurve auf der Grundlage des besten Cox Proportional Hazards Modells für die deutsche Wolfspopulation. Die mediane Überlebenszeit (146 Wochen) ist durch eine gestrichelte Linie dargestellt. Der schattierte Bereich stellt das 95%-Konfidenzintervall dar.

Zudem ergab die Überlebensanalyse ein erhöhtes Sterberisiko für Männchen ( $\beta = 0,549 \pm 0,168$ ,  $p = 0,001$ ), allerdings weniger ausgeprägt in der Wintersaison ( $\beta = -0,499 \pm 0,202$ ,  $p = 0,014$ ). Auch gab es über alle Individuen ein abnehmendes Risiko bei höherer Lebensraumeignung sowohl im Geburts- ( $\beta = -0,0015 \pm 0,0005$ ,  $p = 0,004$ ) als auch im Endterritorium ( $\beta = -0,0013 \pm 0,0005$ ,  $p = 0,013$ ). Jährliche Überlebenswahrscheinlichkeiten der Adulten liegen bei 0,87, die der Subadulten bei 0,75 und die der Juvenilen um 0,75.

Da es sich um eine expandierende Wolfspopulation in Deutschland handelt, liegen die Überlebenswahrscheinlichkeiten im Vergleich zu anderen Populationen weltweit im oberen Bereich, wie die Literaturstudie zeigte (Kap. 5). Ein Median von 0,72 aus 25 internationalen Studien zu jährlichen Überlebensraten über alle Altersklassen wurde zum Vergleich errechnet. Die jährliche Reproduktionswahrscheinlichkeit eines territorialen Paars beträgt 0,88, und ein Weibchen bekommt im Mittel  $4 \pm 2$  (SD) Juvenile pro Wurf, wobei es sich hier um die Anzahl beobachteter Juvenile handelt, die ggf. geringer sein kann als die tatsächliche Wurfgröße. Es ist anzumerken, dass es im deutschen Wolfsmonitoring keine systematische Erfassung der Wurfgrößen gibt. Somit hat das Wolfsmonitoring nicht das Ziel, die maximale Anzahl der Juvenilen zu ermitteln, sondern das Reproduktionsereignis. Die Anzahl der Juvenile pro Territorium hing positiv mit der Anzahl reproduktiver Jahre eines reproduzierenden Weibchens zusammen (mehr Welpen im mittleren Alter des Weibchens), ebenso die Lebensraumeignung des Territoriums ( $\beta_{hs\_terr} = 0,084 \pm 0,024$ ,  $p < 0,001$ ).

### **Grundlagen der PVA-Modellierung**

Für die Populationsgefährdungsanalyse (PVA) wurde ein räumlich-explizites, individuenbasiertes Modell (IBM) programmiert (Kap. 6). Das IBM basiert auf den Lebensraum- und Populationsparametern, die aus den Analysen der deutschen Wolfspopulation gewonnen wurden (siehe oben; Abb. SE 1). Zusammengefasst simuliert bzw. aggregiert das Modell die einzelnen Wolfsindividuen in der Landschaft in monatlichen Schritten mit den wichtigsten Prozessen, die die Populationsgröße bestimmen: i) Fortpflanzung bzw. Reproduktion, ii) Überleben, iii) Ausbreitung bzw. Dispersal, und iv) Belegung von Territorien. Die Individuen im Modell werden durch Geschlecht, Alter und Status charakterisiert.

Die Regeln für den Übergang zwischen verschiedenen Lebensstadien basieren auf dem Alter und den Interaktionen mit der Landschaft und anderen Individuen. Die beobachteten Juvenile (J) überleben mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit; diese Wahrscheinlichkeit wird aus der aus den Felddaten ermittelten Verteilung gezogen (= Einbezug der Unsicherheit). Die Juvenile gehen dann in das Stadium der Subadulten über (S), die mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit innerhalb ihres Lebensjahres aus dem elterlichen Territorium abwandern (D = Disperser). Aus beispielsweise einem abwandernden subadulten Individuum (SD) kann dann ein wanderndes adultes (AD) Individuum werden, wenn es zwei Jahre alt ist und kein Territorium oder keinen Partner in der Zwischenzeit gefunden hat. Oder es wird zu einem territorialen subadulten Individuum (ST), wenn es sich mit einem einzelnen Wolf des anderen Geschlechts zusammenschließt oder ein Gebiet mit guter Habitateignung findet, um ein neues Territorium zu gründen.

In dem Modell werden alle subadulten Wölfe als Disperser bzw. sog. „Floater“ eingestuft, die so lange wandern, bis sie ein Territorium finden oder sterben. Territoriale Subadulte (ST) werden zu territorialen Erwachsenen (AT). Territoriale Adulte werden zu reproduzierenden Adulten (AR), wenn ein Partner des anderen Geschlechts sein Territorium überlappend etabliert. Sie gelten als reproduzierend, bis sie sterben, oder sie werden zu (sich nicht fortpflanzenden,

einzelnen) territorialen Adulten (AT), wenn der Partner stirbt, bis ein neuer Partner eintrifft und sie wieder zu reproduzierenden Adulten (AR) werden können. Die zugrunde liegende Landschaft im Modell für die Prozesse der Abwanderung bzw. Territorienbelegung beschreibt die Lebensraumeignung für Wölfe in Deutschland als Raster mit einer Zellengröße von 1 x 1 km und bezieht sich auf den Standort des Tieres (Abb. SE 1 links). Um strukturelle Unsicherheit sowie Parameterunsicherheit zu minimieren, wurde das Modell retrospektiv anhand der Populationsentwicklung der Jahre 2005 bis 2020 kalibriert.

Die Ergebnisse der Parameterkombinationen während der Kalibrierung (Kap. 6.2) wurden mit den realen Daten in Bezug auf die Anzahl der Fortpflanzungsreviere, die räumliche Ausdehnung und die Ausbreitungsdistanzen der Individuen visuell verglichen und die beste Parameterkombination ausgewählt.

### Ergebnisse der Betrachtung der PVA-Zukunftsszenarien

Die Entwicklung der Wolfspopulation in Deutschland wurde für die nächsten 100 Jahre (20-Generationen) unter verschiedenen Szenarien prognostiziert (Kap. 6.3). Die Szenarien für die zukünftige Populationsentwicklung wurden so ausgewählt, dass sie potenzielle Veränderungen der natürlichen Bedingungen sowie Naturkatastrophen in einem realistischen Rahmen darstellen. Szenario (sc) 1 führt die oben ermittelten demografischen Parameter in der Zukunft weiter, sc2 ist eine stufenweise prozentuale Verringerung der Überlebenswahrscheinlichkeit „m“ (sc2\_m%) über alle Altersklassen (s. Ergebnisse Abb. SE 2a), sc3 verringert jeweils die Reproduktionswahrscheinlichkeit eines Territoriums, sc4 reduziert die Überlebenswahrscheinlichkeit reproduzierender Weibchen alle 5 Jahre, und sc5 ist ein Katastrophenszenario, was im Schnitt einmal in 34 Jahren passiert und die Überlebens- und Reproduktionswahrscheinlichkeit flächendeckend über die Population auf 50% reduziert.

Die Ergebnisse der Szenarien zeigen deutlich, dass die Überlebenswahrscheinlichkeit der Adulten die größte Auswirkung auf die Population hat (Abb. SE 2, Kap. 6.5). Bei hoher Überlebenswahrscheinlichkeit könnte die theoretisch maximale Anzahl an Territorien in Deutschland bereits nach wenigen Jahren erreicht werden; diese liegt in diesem Modell bei ca. 550 Territorien und ergibt sich aus dem Schwellenwert der Habitatemigung für die Etablierung von Territorien, die in diesem Modell herangezogen wurde. Die Grenze für eine stabile Population liegt bei einer jährlichen Mortalität von ca. 40% Juvenilen und Subadulten bzw. ca. 30% Adulten. Bei höheren Mortalitätsraten in Verbindung mit Katastropheneignissen kommt es mit hoher Wahrscheinlichkeit zum Aussterben der Population. Diese Werte pro Altersklasse für den Kippunkt der Population decken sich mit Ergebnissen internationaler Studien (s. Kap. 6.5).

Eine wichtige Erkenntnis aus allen Simulationsläufen, in denen die Population auch mit hoher Wahrscheinlichkeit ausstarb, ist, dass die Population durch die hohen Überlebenswahrscheinlichkeiten der vorangegangenen 15 Jahre einen ‚demografischen Puffer‘ von mehreren Jahren hat; d.h. die Population steigt trotz hoher Mortalitätsraten zunächst weiter an, bevor es zu einem Populationseinbruch kommt. Daher sollte ein Monitoring so ausgelegt sein, dass es ein solches Szenario frühzeitig erkennt (Kap. 7).

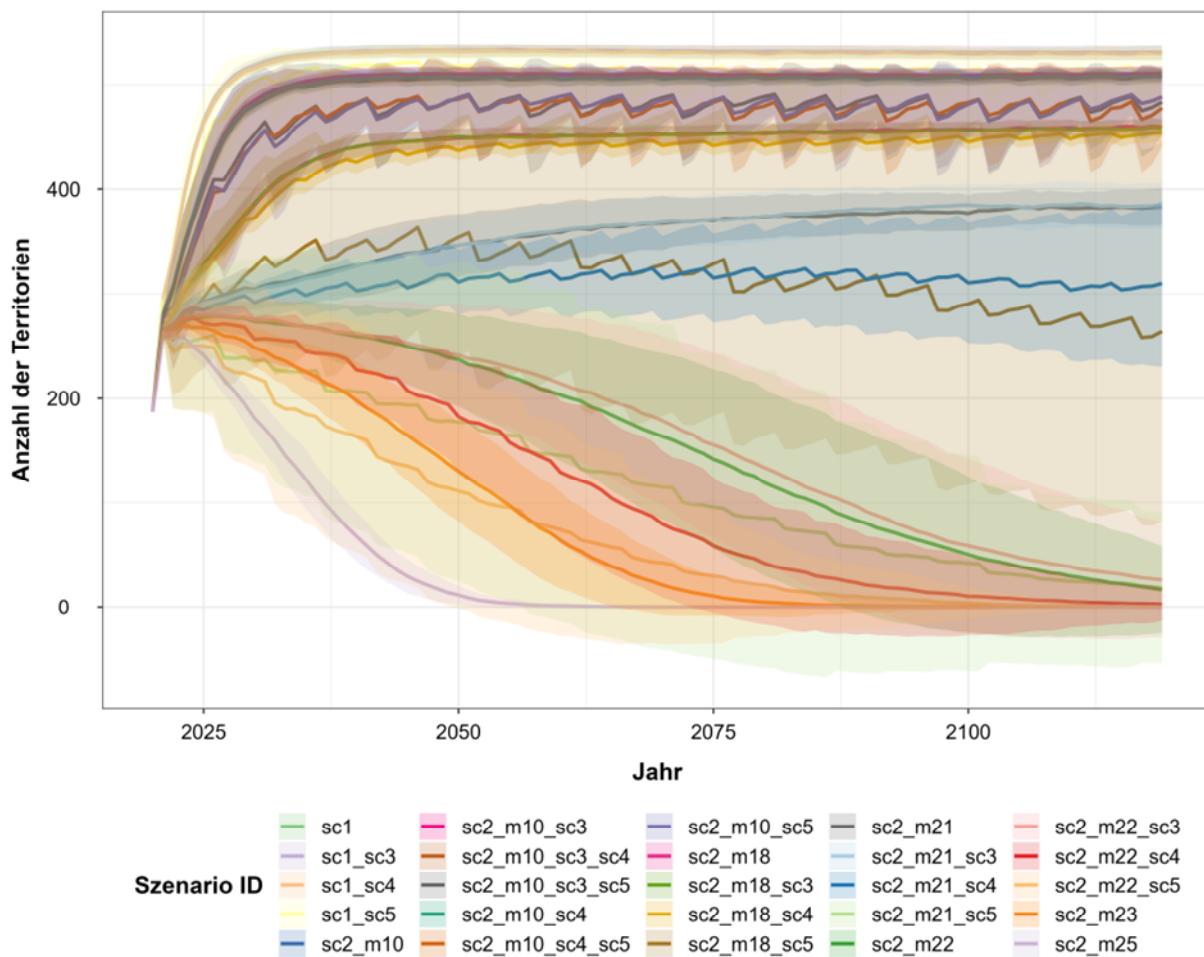


Abb. SE 2: Entwicklung der Anzahl der Territorien in der deutschen Wolfspopulation unter verschiedenen Szenarien und 100 Simulationen. Die dicken Linien stellen den durchschnittlichen Wert der einzelnen Szenarien dar. Die Szenarien (Abkürzung „sc“) wurden z.T. miteinander kombiniert bzw. mit verschiedenen Abstufungen berechnet (u.a. Szenario 2 „sc2“ in Bezug auf die Mortalitätsraten). Das helle Band zeigt das 95%-Konfidenzintervall. Siehe Text für eine detaillierte Erläuterung der Szenario-IDs.

Obwohl einige Szenarien mit hoher Überlebenswahrscheinlichkeit eine stabile Populationsentwicklung prognostizieren, gewährleisten nicht alle die Vernetzung der deutschen Wolfspopulation mit denen anderer Länder (Abb. SE 3). Für die Konnektivität ist also nicht nur eine stabile Populationsentwicklung erforderlich, sondern auch eine Kernpopulation, die vital genug ist, um als konstante Quelle von Individuen zu fungieren.

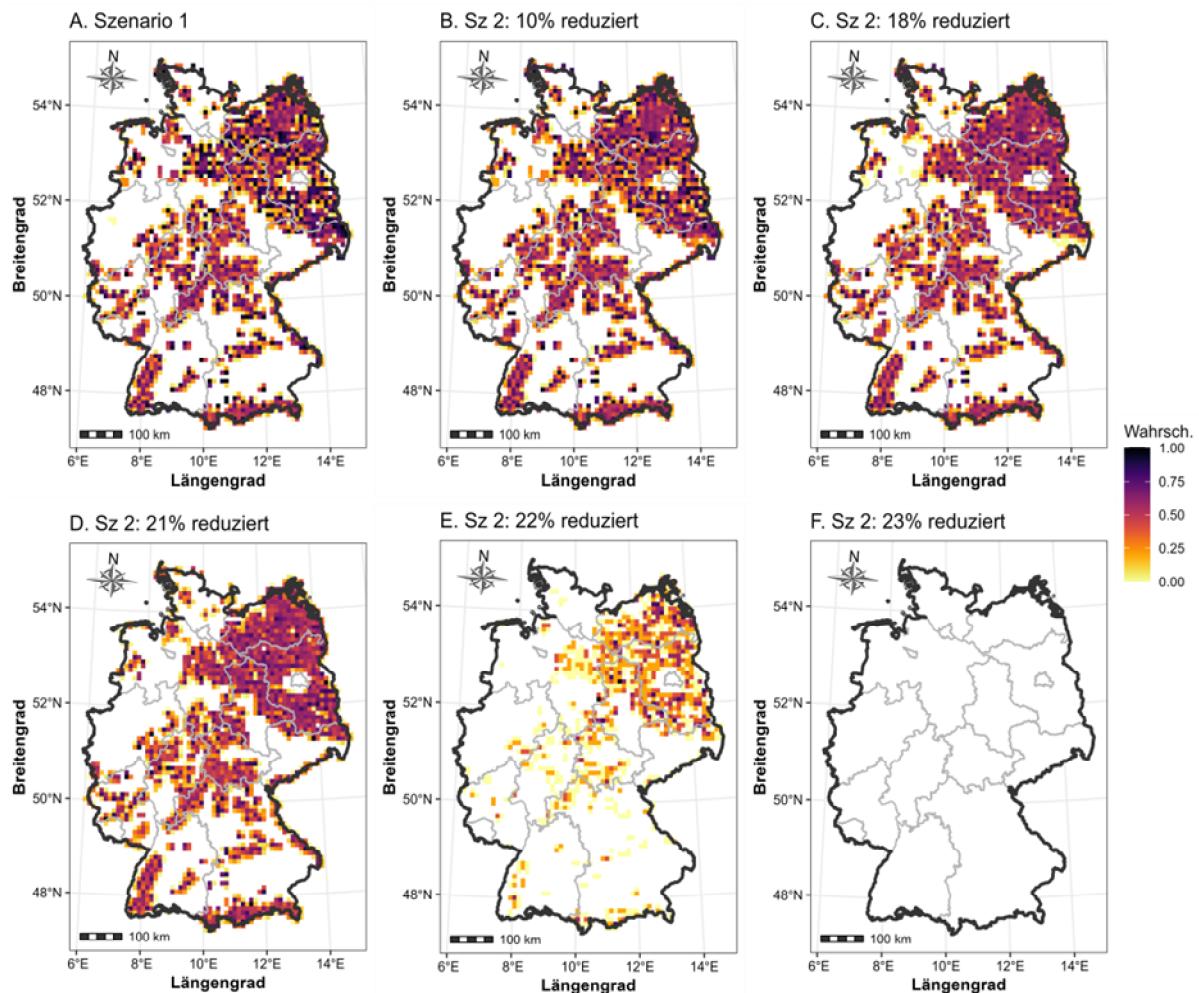


Abb. SE 3: Wahrscheinlichkeit der Territorienbelegung nach 100 Jahren. Die Farbskala gibt die Wahrscheinlichkeit an, wie häufig über alle Simulationen eine Rasterzelle mit einem Territorium belegt war. Abgebildet ist Szenario 2 mit kontinuierlicher Reduktion der Überlebenswahrscheinlichkeit aller Altersklassen.

## 1 Einleitung

Die vorliegende Studie wurde vom Bundesamt für Naturschutz (BfN) in Auftrag gegeben mit dem Ziel, eine Populationsgefährdungsanalyse (PVA) für den Wolf in Deutschland durchzuführen. Dies stellt den ersten Schritt zur Ableitung der Größe der günstigen Referenzpopulation dar und simuliert die Entwicklung des Wolfsbestands in die Zukunft, wobei demografische Szenarien berücksichtigt werden. Dies können zum einen unterschiedliche Überlebenswahrscheinlichkeiten in Abhängigkeit von Geschlecht, Alter und Lebensstadien der Wölfe sein, wie die Abwanderung (Dispersal) und Territoriensuche, aber auch räumlichen Gegebenheiten wie die Habitateignung an den Aufenthaltsorten der Wölfe. Zum anderen können Katastropheneignisse simuliert und getestet werden, die auf Annahmen beruhen, wobei die Stärke dieser Art von Modellierung auf dem relativen Vergleich der gewählten Szenarien beruht.

### 1.1 Status der Wolfspopulation in Deutschland

Als Teil der mitteleuropäischen Wolfspopulation sind innerhalb Deutschlands in den letzten drei Jahrzehnten Wölfe in Gebiete zurückgekehrt, in denen sie einst vorkamen und ausgerottet wurden (Reinhardt et al. 2021, Szewczyk et al. 2019). Seit Inkrafttreten der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (Richtlinie 92/43/EWG; kurz FFH-Richtlinie) am 10. Juni 1992 ist der Wolf nach europäischem Recht streng geschützt und eine Art von gemeinschaftlichem Interesse (prioritäre Art nach Anhang II, streng zu schützende Art nach Anhang IV<sup>1</sup>). Gemäß Bundesnaturschutzgesetz wird der Wolf in Deutschland als streng geschützte Art geführt. In Folge des strengen Schutzstatus auf europäischer und nationaler Ebene konnten sich die ersten Wolfsterritorien in Westpolen und in der Lausitz um die Jahrtausendwende etablieren (Reinhardt et al. 2021).

Im Jahr 2000 konnte nach mehr als 150 Jahren der erste Nachwuchs von Wölfen in Deutschland nachgewiesen werden. Seitdem nimmt der Wolfsbestand stetig zu (Reinhardt & Kluth 2007). Aktuell erstrecken sich die Territorien in einem Band von Ostsachsen nordwestlich bis an die Nordsee (DBBW 2022). Vereinzelt wurden außerdem Wolfsterritorien in Baden-Württemberg, Bayern, Hessen, Nordrhein-Westfalen, Rheinland-Pfalz, Schleswig-Holstein und Thüringen nachgewiesen. Ausgehend von der beiderseits der deutsch-polnischen Grenze vorkommenden Population wandern Wolfsindividuen mittlerweile u.a. nach Belgien, Luxemburg, in die Niederlande sowie nach Dänemark und Tschechien ab. Im Monitoringjahr 2021/22 waren in Deutschland insgesamt 230 Wolfsterritorien bekannt. Es gab Nachweise für 162 Rudel, 47 Paare und 21 territoriale Einzeltiere (Stand 10.07.2023). In 146 Rudeln wurde Reproduktion nachgewiesen und insgesamt 551 Welpen bestätigt. Die Wolfsterritorien kamen in den Bundesländern Baden-Württemberg, Bayern, Brandenburg, Hessen, Mecklenburg-Vorpommern, Niedersachsen, Nordrhein-Westfalen, Sachsen, Sachsen-Anhalt, Schleswig-Holstein und Thüringen vor (<https://www.dbb-wolf.de/Wolfsvorkommen/territorien/karte-der-territorien; Stand 10.07.2023>).

---

<sup>1</sup> Für einzelne Mitgliedstaaten der EU gelten abweichende Regelungen hinsichtlich der Listung der Art in den Anhängen II, IV und V.

## 1.2 Auftrag und Ziel der Studie

Auf der 95. Umweltministerkonferenz (UMK) 2020 haben die Umweltminister\*innen und -senator\*innen der Bundesländer den Bund gebeten, für die „Größe der günstigen Referenzpopulation“ auf wissenschaftlicher Grundlage eine Anzahl adulter Wolfsindividuen je Anteil Deutschlands an den biogeografischen Regionen festzulegen.

Zudem wurde seitens der UMK um Einrichtung einer länderoffenen Bund-/Länder-Arbeitsgruppe gebeten, die in Abstimmung mit der bestehenden Ad-hoc-Staatssekretär\*innenarbeitsgruppe zum Wolf mit der Erarbeitung des Wertes für die Größe der günstigen Referenzpopulation für die Art Wolf beauftragt wurde. In diesem Zusammenhang ist zu beachten, dass die Wolfspopulation in Deutschland zwar Teil der mitteleuropäischen Wolfspopulation ist (Szewczyk et al. 2019), es in diesem Bericht aber nur um den Wolfsbestand innerhalb Deutschlands geht, wenn im weiteren Verlauf des Berichts von ‚Population‘ die Rede ist.

Die Ergebnisse sollen für den nächsten nationalen Bericht nach Art. 17 FFH-Richtlinie genutzt werden, der die Berichtsperiode 2019-2024 abdeckt und Ende Juli 2025 an die EU-Kommission abgegeben werden muss. Das Verfahren für die Ermittlung von Referenzwerten ist seitens der EU-Kommission in einem Leitfaden bzw. im Guidance Dokument zum aktuellen Berichtsformat festgelegt (Bijlsma et al. 2018, DG Environment 2023). Dabei müssen bei der Ableitung eines Referenzwertes wissenschaftliche Kriterien eingehalten werden.

Die EU-Dokumente empfehlen bei hoher Datenqualität und Verfügbarkeit als Grundlage zur Ableitung eines Referenzwertes für die günstige Population die Erstellung einer Populationsgefährdungsanalyse („*population viability analysis*“; Populationsgefährdungsanalyse, PVA; Bijlsma et al. 2018, S. 45). Für die Schätzung des Aussterberisikos über einen gewissen Zeithorizont ist die PVA das Standardverfahren. Zudem können Bedrohungen für das Überleben einer Population anhand von Katastrophen in bestimmten Abständen simuliert werden (u.a. Seuchen).

Für eine PVA werden umfassende Daten, u.a. zur zeitlichen Ausbreitungsdynamik von Territorien sowie Lebensdaten von Wolfsindividuen benötigt. Die in Deutschland vorliegende Datengrundlage zum Wolf aus dem Monitoring (Reinhardt et al. 2019) ist für viele Parameter, die einer Modellierung zu Grunde liegen, damit sehr gut. Im Rahmen dieses Forschungs- und Entwicklungsvorhabens (FuE) kann dabei auf diese standardisiert ausgewerteten Monitoringdaten der Bundesländer zum Wolf zurückgegriffen werden. Ergänzend werden Daten, die für diese Populationsmodellierung nicht oder nur unzureichend vorliegen, anhand von recherchierten und übertragbaren Werten aus anderen Wolfspopulationen der Literatur entnommen.

Ziel des FuE-Vorhabens ist es, in einem ersten Schritt mittels PVA-Modellierung die Voraussetzung für die in einem anschließenden zweiten Schritt [nicht Bestandteil des FuEs] vorgesehene wissenschaftliche Ableitung des Referenzwertes für die Größe der günstigen Gesamtpopulation für den Wolf in Deutschland zu erarbeiten. Ausgehend vom derzeitigen Stand der Population soll die Überlebensfähigkeit der Wolfspopulation unter verschiedenen Zeithorizonten und demografischen Szenarien (inklusive Katastrophen) abgeschätzt werden.

Die PVA nutzt verschiedene Modelle für die Simulation von Populationsdynamiken, einschließlich der Ursachen für Änderungen in der Populationsgröße. Zudem können mittels PVA diejenigen Prozesse bzw. Ursachen identifiziert werden, die die Lebensfähigkeit einer Population negativ beeinflussen.

Grundlagen für die Modellierung sind die detaillierte Beschreibung des aktuellen Wolfsbestandes in Deutschland und die Entwicklung seit Beginn der Wiederbesiedlung Deutschlands bis heute und die Ableitung eines Populationsmodells. Dieses Modell soll anhand der demografischen Daten des Monitorings der Bundesländer zum Wolf und mit Literaturwerten kalibriert und validiert werden. Eine Zusammenarbeit mit der Dokumentations- und Beratungsstelle des Bundes zum Thema Wolf (DBBW) ist dafür Voraussetzung. Aufbauend auf dem Populations-Modell soll eine PVA durchgeführt werden.

Das Forschungsvorhaben wurde durch einen wissenschaftlichen Projektbeirat begleitet, der sich aus Wissenschaftler\*innen aus dem Themenfeld PVA-Modellierung sowie Expert\*innen zur Ökologie des Wolfs einschließlich Mitgliedern der DBBW zusammensetzte. Zudem wurden Zwischenergebnisse sowie die finalen Ergebnisse des Forschungsvorhabens im Rahmen von mehreren Bund-/Länder-Arbeitsgruppensitzungen diskutiert.

## 2 Hintergrund

### 2.1 Das Konzept eines „günstigen Erhaltungszustand“ nach der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie

Die dauerhafte Sicherstellung des „günstigen Erhaltungszustandes“ aller gelisteten Arten und Lebensraumtypen ist das zentrale Ziel der FFH-Richtlinie. Die Richtlinie verpflichtet die Mitgliedstaaten, alle für einen günstigen Erhaltungszustand der Arten erforderlichen Schutz- und Entwicklungsmaßnahmen zu ergreifen. Für Arten, die in Anhang II der Richtlinie gelistet sind, müssen die Mitgliedstaaten nach Art. 4 der Richtlinie besondere Schutzgebiete ausweisen. Arten des Anhangs IV unterliegen den Regelungen des Artenschutzes nach den Art. 12-16 der FFH-Richtlinie. Nach Artikel 11 FFH-RL ist zudem das Monitoring des Erhaltungszustandes der in den Anhängen der Richtlinie gelisteten Lebensraumtypen und Arten verpflichtend.

Nach Art. 17 FFH-Richtlinie berichten die Mitgliedstaaten alle sechs Jahre über die im Rahmen der Richtlinie durchgeführten Maßnahmen, wobei die Bewertung des Erhaltungszustands der Lebensraumtypen und Arten einschließlich der Ergebnisse aus dem Monitoring ein wesentlicher Bestandteil sind (z. B. Müller et al. 2021, Tiesmeyer et al. 2021). Der Erhaltungszustand der Art ist nach Art. 1i der FFH-RL definiert als Gesamtheit der Einflüsse, die sich langfristig auf die Verbreitung und die Größe der Populationen auswirken. Nach Art. 1i der FFH-RL wird „der Erhaltungszustand als *günstig* betrachtet, wenn

- aufgrund der Daten über die Populationsdynamik der Art anzunehmen ist, dass diese Art ein lebensfähiges Element des natürlichen Lebensraumes, dem sie angehört, bildet und langfristig weiterhin bilden wird, und
- das natürliche Verbreitungsgebiet dieser Art weder abnimmt noch in absehbarer Zeit vermutlich abnehmen wird und
- ein genügend großer Lebensraum vorhanden ist und wahrscheinlich weiterhin vorhanden sein wird, um langfristig ein Überleben der Populationen dieser Art zu sichern“.

Die Bewertung der Erhaltungszustände nach Artikel 17 FFH-Richtlinie erfolgt alle sechs Jahre anhand eines für alle Mitgliedstaaten sowie Arten identischen Berichtsformats (DG Environment 2023). Hierbei werden in jedem Mitgliedstaat die Bewertungen für jede biogeografische Region getrennt vorgenommen. Abgeleitet aus Artikel 1 Buchstabe i) erfolgt die Bewertung des günstigen Erhaltungszustandes für Arten mittels der vier Parameter:

- *Verbreitungsgebiet*
- *Population*
- *Habitat der Art* und
- *Zukunftsansichten*

anhand einer Bewertungsmatrix (DG Environment 2023). Für zwei Parameter („Verbreitungsgebiet“ und „Population“) sind Referenzwerte für die Bewertung notwendig (DG Environment 2023). Nach den Vorgaben des EU-einheitlichen Berichtsformats wird aus den einzelnen Werten der Parameter eine Gesamtbewertung des Erhaltungszustandes für jede einzelne biogeografische Region vorgenommen, wobei die schlechteste Bewertung der vier Parameter den Ausschlag für die Gesamtbewertung des Erhaltungszustandes gibt (DG Environment 2023). Ebenfalls werden auch Angaben über die Entwicklung des Gesamt-Trends des Erhaltungszustandes gegenüber dem vorherigen FFH-Bericht ermittelt.

## 2.2 Langfristige Überlebensfähigkeit einer Art und der günstige Erhaltungszustand

Die für die Bewertung des Parameters „Population“ notwendige Referenzpopulation wird über die FFH-Richtlinie dahingehend definiert, dass „aufgrund der Daten über die Populationsdynamik der Art anzunehmen ist, dass diese Art ein lebensfähiges Element des natürlichen Lebensraums, dem sie angehört, bildet und langfristig weiterhin bilden wird“ (Art. 1i FFH-Richtlinie 92/43/EWG). Bei der Erarbeitung von Referenzwerten im Zusammenhang mit der Erhaltungszustandsbewertung wurden von der Europäischen Kommission verschiedene Dokumente veröffentlicht, die entsprechende Vorgaben enthalten (Bijlsma et al. 2018, DG Environment 2023, Linnell et al. 2008). So sollen Referenzwerte u. a. auf der Grundlage ökologischer und biologischer Erwägungen festgelegt werden und für die Ableitung eines Referenzwertes für die günstige Referenzpopulation muss neben der demografischen Lebensfähigkeit auch die ökologische und genetische Diversität berücksichtigt werden. Die vorliegende Studie bildet einen zentralen Baustein in der Ableitung des Referenzwertes für die günstige Population. Daher wird nachfolgend ein kurzer Überblick über das Konzept der langfristigen Überlebensfähigkeit von Populationen gegeben.

Das Konzept besteht aus zwei anerkannten und miteinander interagierenden Komponenten: der genetischen und der demografischen Überlebensfähigkeit (Beissinger & McCullough 2002, Bijlsma et al. 2018). Bei der „demografischen Überlebensfähigkeit“ wird berechnet, wie hoch die Wahrscheinlichkeit ist, dass eine Population einer bestimmten Größe innerhalb eines bestimmten Zeitraums aussterben wird (Shaffer 1981). Schwierigkeiten bereitet bis heute die Tatsache, dass keine einheitlichen Standards bezüglich der Methodik vorliegen (Linnell et al. 2008). In diesem Zusammenhang ist zu erwähnen, dass verschiedentlich angezweifelt wird, ob die Berechnung von konkreten Zahlen zu Mindestpopulationen tatsächlich als präzise Schutzziele verwendet werden können (Beissinger & McCullough 2002, Brook et al. 2006). Als Zeithorizont werden je nach Literatur 40 Generationen oder 100 Jahre zu Grunde gelegt (u.a. Traill et al. 2007, Frankham et al. 2014, Linnell et al. 2008).

Bei der Ableitung der langfristigen Überlebensfähigkeit wird neben der demografischen Überlebensfähigkeit seit einiger Zeit verstärkt auch – gerade bei Großkarnivoren – die genetische Überlebensfähigkeit einbezogen. Hintergrund ist, dass hervorgerufen durch Inzuchtdepressionen eine starke Bedrohungssituation für den Fortbestand der Art ausgelöst werden kann (Frankham et al. 2010, Jamieson & Allendorf 2012), denn eine hohe genetische Varianz ist die Voraussetzung dafür, anpassungsfähig zu bleiben und auf Umweltveränderungen reagieren zu können.

Extreme Formen der Inzuchtdepression können gesundheitliche Probleme z. B. durch körperliche Deformationen und durch eine verringerte Varianz der für die Immunabwehr zuständigen Genkomplexe sein (Erofeeva et al. 2022). Genetische Verarmung kann im schlimmsten Fall dazu führen, dass eine Art ausstirbt und für immer verschwindet. Um dies zu verhindern, haben Ökologen bereits in den 1980er Jahren die so genannte 50/500-Regel aufgestellt (Franklin 1980, Soulé 1980). Diese bezieht sich auf die effektive Populationsgröße ( $N_E$ ), die mindestens notwendig ist, um ein Aussterben aufgrund demographischer Stochastizität sowie den Verlust genetischer Diversität und Inzucht kurzfristig ( $N_E=50$ ) und langfristig ( $N_E=500$ ) zu verhindern (Linnell et al. 2008). Linnell et al. (2008) verweisen hier auf die „effective population size“ – ein Konzept in der Populationsgenetik, dass sich im Wesentlichen auf die Anzahl derjenigen Individuen (beiderlei Geschlechts) bezieht, die tatsächlich zur genetischen Variation der

Population beitragen. Da diese Anzahl von vielen anderen Faktoren beeinflusst wird (Geschlechterverhältnis, überlappende Generationen, Variation des Fortpflanzungserfolgs, Populationsschwankungen), ist sie normalerweise wesentlich geringer als die Gesamtpopulationsgröße und auch geringer als die Zahl aller geschlechtsreifen Individuen, da sich nicht alle geschlechtsreifen Tiere reproduzieren (s. hierzu Frankham et al. 2014, Bijsma et al. 2018, Tallmon et al. 2004). In neueren Untersuchungen wurden von Frankham et al. 2014 überarbeitete Empfehlungen veröffentlicht: Zur Sicherstellung des genetischen Potentials werden doppelt so hohe Werte für die effektive Populationsgröße vorgeschlagen. Für die kurzfristige Erhaltung  $N_E=100$  bzw. langfristige  $N_E=1.000$  (100/1.000 Regel). Zur Sicherung der genetischen Überlebensfähigkeit einer Population leitet sich daraus ab, dass deutlich höhere Individuenzahlen als für die demographische Überlebensfähigkeit erforderlich sind.

### 2.3 Herangehensweise an eine Populationsgefährdungsanalyse (PVA)

Mit Hilfe von Populationsgefährdungsanalysen (*population viability analyses*, PVA), denen ein Populationsmodell zugrunde liegt, wird versucht, das Aussterberisiko für eine Population vorherzusagen. Im Einzelnen werden PVAs häufig dazu verwendet, um die Aussichten für die Lebensfähigkeit einer Population einer Art zu bewerten, wobei verschiedene Faktoren, z. B. Lebensraumveränderungen oder Wanderungen, berücksichtigt werden (Boyce 1992, Kramer-Schadt et al. 2005, Schaub et al. 2009, Radchuk et al. 2013). Für eine PVA werden demografische Raten wie Überlebens- und Reproduktionsraten benötigt, die unter verschiedenen Umweltbedingungen gemessen werden, um die Entwicklung der Population vorherzusagen. Es werden Szenarien angewandt, die alternative mögliche Entwicklungen dieser demografischen Raten widerspiegeln. Es gibt verschiedene Möglichkeiten zur Durchführung einer PVA, einschließlich der Erstellung von Matrixprojektionsmodellen (Caswell 2006), integrierten Populationsmodellen (IPM; Schaub et al. 2007) oder flexiblen individuenbasierten Modellen (IBM; Railsback & Grimm 2012), die räumlich-explizit, also basierend auf Habitateignungskarten, ablaufen können. Individuenbasierte Modelle (auch bekannt als agentenbasierte Modelle) sind computerbasierte Simulationen, die darauf abzielen, das Verhalten und die Interaktionen von einzelnen Individuen oder Agenten in einem System nachzuahmen. Jeder Agent wird als eigenständige Einheit betrachtet und kann über bestimmte Eigenschaften, Verhaltensregeln und Interaktionsmöglichkeiten verfügen (Railsback & Grimm 2012). Die Stärke individuenbasierter Modelle liegt in ihrer Fähigkeit, die Heterogenität, Interaktionen und emergenten Phänomene in komplexen Systemen darzustellen.

Möchte man adaptive Szenarien entwerfen, also z. B. dichteabhängige Populationsregulationsmechanismen integrieren oder dynamische Trendänderungen simulieren, benötigt man flexible Modellstrukturen, wie sie nur individuenbasierte Modelle bieten. Generische individuenbasierte Modelle sind beispielsweise das nicht-räumliche Programm Vortex (Lacy & Pollock 2021) oder das räumliche Programm RangeShiftR (Bocedi et al. 2014, Malchow et al. 2020), wobei beide Programme sehr eingeschränkt sind in der Art und Weise, wie explizit das Abwanderungsverhalten modelliert werden kann. Vortex als nicht-räumliches Modell muss Austauschraten von Individuen zwischen Populationen annehmen, wobei RangeShiftR wenig flexibel im Design des Bewegungsmodells im Raum ist. Die Programmierung eines eigenen Modells ist hingegen sehr zeitintensiv.

Individuenbasierte Modelle benötigen viele Parameter, die mit Unsicherheit behaftet sein können, wodurch sich beim Simulieren kleine Fehler zu großen Unsicherheiten aufaddieren können (Railsback & Grimm 2012).

Daher ist es - gerade bei nichtlinearen Dynamiken oder im heterogenen Raum - sehr wichtig, dass die auf den demografischen Parametern aufbauenden Populationsprojektionsmodelle retrospektiv kalibriert werden, also dass beispielsweise die Ausgangssituation mit einem reproduktiven Rudel simuliert und mit den Populationszahlen 20 Jahre später abgeglichen wird. Dieses ‚inverse Fitten‘ schränkt Unsicherheiten im Parameterraum weiter ein und dient der Modellevaluierung. Ist das eigentliche Populationsmodell innerhalb der räumlichen Ausdehnung der Ist-Population kalibriert, kann das Modell herangezogen werden, um Gefährdungsanalysen in stochastischen Szenarien über den gesamten Parameterraum (Integration der Unsicherheit) durchzuführen. Da bei der Ableitung des Referenzwertes unbedingt die Verbindung (Konnektivität) zu anderen Wolfspopulationen der Nachbarländer berücksichtigt werden muss, ist ein räumlich-explizites Modell unabdingbar. Es wurde daher ein maßgeschneidertes, räumlich-explizites, individuenbasiertes Modell entworfen, um zum einen das Ausbreitungsverhalten der letzten 15 Jahre zu parametrisieren und um es zum anderen als räumliches Tool für die Prognose der Populationsentwicklung zu nutzen. Es wurde sich daher im Rahmen dieser Studie auf die Rekonstruktion der letzten 15 Jahre statt der letzten 20 Jahre beschränkt, da in den ersten 5 Jahren lediglich ein Wolfsterritorium existierte und das Populationswachstum erst im Jahre 2005 einsetzte.

Aufgrund des noch laufenden Wiederbesiedlungsprozesses konnten keine Standard-Programme für die PVA-Modellierung verwendet werden. Die durch das IZW entwickelte und angewandte räumliche PVA spiegelt die Entwicklung der deutschen Wolfspopulation auch im Raum realitätsgerecht wider. Eine Einbindung der Genetik ist in dem räumlichen PVA-Modell des IZW grundsätzlich möglich, aber sehr aufwändig. Daher konnte dies nicht im vorgegebenen Zeitrahmen des FuE-Vorhabens umgesetzt werden.

### 2.3.1 Demografische Datengrundlage

Grundlage jeder PVA sind demografische Daten zu Mortalität, separat berechnet für jedes Lebensstadium, sowie Reproduktionsparameter. Je nach Genauigkeit der Felddaten zu ‚life-histories‘ (Lebenszyklen) müssen diese mit speziellen statistischen Modellen ausgewertet werden. Beispielsweise geben die aus dem Monitoring beobachteten Daten zur Reproduktion nicht den tatsächlichen Reproduktionserfolg an, sondern sind sogenannte ‚opportunistische‘ Beobachtungsdaten, d. h. die eigentliche Wurfgröße ist nicht bekannt (mündliche Kommunikation, Ilka Reinhardt, DBBW). Ziel des Monitorings ist lediglich die Feststellung, ob Reproduktion erfolgt ist oder nicht. Die exakte Anzahl der Welpen pro Territorium zu erheben, ist lediglich ein Nebenprodukt und eine Minimalanzahl und abhängig vom Monitoringaufwand. Dieser kann pro Territorium geringer ausfallen, je mehr zu beobachtende Territorien es gibt.

Auch ist nicht die Lebensgeschichte jedes einzelnen Individuums bekannt, sondern lediglich über das genetische Monitoring die Herkunft sowie ggf. Zwischenauenthalte und/ oder Ort des Totfundes einer Stichprobe der Population. Auch sind demografische Daten keine konstanten Größen über die Zeit, sondern unterliegen Schwankungen, z. B. durch Jahre mit unterschiedlich hohem Reproduktionserfolg oder räumliche Gegebenheiten; beispielsweise könnte es sein, dass in den Anfangsjahren der Etablierung der Wolfspopulation die Nahrungsverfügbarkeit aufgrund der geringen Dichte der Wölfe günstiger war bzw. der Widerstand der Bevölkerung gegen vereinzelte Wölfe gering, sodass es kaum zu illegalen Tötungen kam. D. h. unter Umständen kann es wichtig sein, raumzeitliche Parameter mit in die demografischen

Analysen einzubeziehen. Diese möglichen Faktoren, die die Datenanalyse beeinflussen können, werden in den demografischen Analysen berücksichtigt und durch eine Literaturstudie ergänzt.

### 2.3.2 Kriterien einer PVA und Herleitung der Szenarien

Für die Schätzung des Aussterberisikos über einen gewissen Zeithorizont stellt die PVA (siehe Kapitel 6) das Standardverfahren dar. Es ist wissenschaftlicher Standard, bei der Analyse der Überlebensfähigkeit einer Population (PVA) eine Reihe von Kriterien zu Demografie, Überlebensraten, Fortpflanzungserfolg, Ausbreitung, aber auch Eintreten von Katastrophen zu berücksichtigen (z. B. Reed et al. 2003, Traill et al. 2007, Frankham et al. 2010, Begon 2017). Die Evidenz der Modellannahmen folgt idealerweise aus empirischen Daten inklusive einer Sicherheitsmarge, die in der betrachteten Population ermittelt wurden. Ersatzweise können bzw. müssen Daten zu einzelnen Parametern aus der Literatur entnommen werden (z. B. mittlere Werte aus Studien zu anderen Populationen derselben Art).

Bisher gibt es keine auf detaillierten wissenschaftlichen Daten beruhenden Beobachtungen von Wolfs- oder anderen Karnivorenpopulationen über einen Zeitraum von 100 Jahren und länger. In Hinblick auf die Möglichkeit des langfristigen Überlebens muss daher mit Annahmen (Szenarien) gearbeitet werden, deren Wahrscheinlichkeit in der Regel nicht allein aus empirischen Daten der untersuchten Population selbst gestützt werden können. Aufgrund des üblicherweise betrachteten Zeitraums von 100 Jahren (= 20 Generationen beim Wolf), der noch als einigermaßen ‚robust‘ in Bezug zu Umweltveränderungen angenommen werden kann, folgt im Sinne einer Risikoabschätzung, dass auch als eher unwahrscheinlich angenommene Szenarien zu berücksichtigen sind, deren Evidenz zum Teil nur aus Meta-Analysen (Reviews) von Artengruppen abgeleitet werden können (z. B. hinsichtlich der Häufigkeit von Katastrophen bzw. Schwere der Ereignisse). Dieses Vorgehen ermöglicht es, die Anforderungen der FFH-Richtlinie hinsichtlich der Definition eines günstigen Erhaltungszustands zu berücksichtigen. Die Definition eines günstigen Erhaltungszustands einer Art in der FFH-Richtlinie beinhaltet, dass „aufgrund der Daten über die Populationsdynamik der Art anzunehmen ist, dass diese Art ein lebensfähiges Element des natürlichen Lebensraumes, dem sie angehört, bildet und langfristig weiterhin bilden wird“. Ein Referenzwert für die günstige Population ist nicht gleichzusetzen mit den Ergebnissen einer Modellierung bzw. Berechnung einer Minimum Viable Population (MVP), da nicht allein das Aussterben einer Art vermieden werden soll, sondern die Art ihre ökologischen Funktionen innerhalb ihres Lebensraums erfüllen soll. Nach Redfort et al. (2011) ist daher auch die Resilienz der ökologisch funktionalen Population in Hinblick auf Klima- sowie weitere Umweltveränderungen notwendig. Der Referenzwert für eine Population ist laut EU-Guidance immer größer als ein MVP-Wert (DG Environment 2017, S. 113 ff.).

Eine Vielzahl an Autorenkollektiven haben dargelegt, dass katastrophale Massensterben in wildlebenden Säugern weit verbreitet sind und mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit wiederholt auftreten, sodass diese Ereignisse bei einer PVA-Modellierung Berücksichtigung finden müssen (u. a. Fey et al. 2015, Chapron et al. 2012). Bei einem Review der vorliegenden Studien zu Großkarnivoren (z. B. Afrikanischer Wildhund, Kojote, Löwe) konnte eine Reduktion der Bestände durch Katastrophenereignisse zwischen 50-87 % beobachtet werden (u.a. Young 1994). Auch bei Wölfen konnten z. T. drastische Populationsrückgänge innerhalb einer Population von bis zu 63 % in kurzen Zeiträumen (3 Jahre) beobachtet werden, etwa durch Krank-

heiten oder Klimaveränderungen (s. u., Waite et al. 2007). Massensterben von Tierpopulationen zum Teil unbekannter Ursache sind wiederholt beobachtet worden (Fey et al. 2015), auch als sog. „Black Swan Events“ bezeichnet (Anderson et al. 2017).

Bei 5 % der betrachteten Säugetierpopulationen (n=125, 51 Arten) konnten solche „Black Swan“ Ereignisse beobachtet werden (Anderson et al. 2017).

Auch gibt es eine Vielzahl an Krankheiten, welche die Populationen von Wölfen drastisch reduzieren können, sodass Auswirkungen auf die Überlebensraten der jeweiligen Altersklassen und auf den Reproduktionserfolg anzunehmen sind. Gleichermaßen können drastische Populationseinbrüche bei Karnivoren erfolgen, wenn Beutetierpopulationen zusammenbrechen, bspw. bei dem Ausbruch der Rinderpest in der Serengeti (Holdo et al. 2009). Für Deutschland liegen jedoch keine Daten zu Beutetievorkommen und Beutetierzahlen vor.

Betrachtet man Krankheiten von Wölfen, sind dies u. a. Tollwut, Räude, Parvovirose, Staupe, Brucellose und Aujeszkysche Krankheit (z. B. Brand et al. 1995, Carstensen et al. 2017, Johnson et al. 1994, Mörner et al. 2005). Diese Auflistung ist nicht abschließend. Tollwut kann vereinzelt einen starken Einfluss auf Wolfs- und andere Karnivorenpopulationen haben (Brand et al. 1995, Ballard & Krausman 1997). So ist belegt, dass über 20 % der mit Radiohalsbändern versehenen Wölfe in einem Studiengebiet in Alaska aufgrund von Tollwut gestorben sind (Zeitraum 1987-1992, Ballard & Krausman 1997), allerdings ist Deutschland seit 2008 offiziell tollwutfrei.

Staupeausbrüche in Wildkarnivoren hingegen kommen auch in Deutschland durchaus häufiger vor (z. B. in Rotfüchsen in Berlin; Gras et al. 2018). Das Staupe-Virus ist bei Wölfen zwar selten, ist aber für befallene Tiere, besonders Juvenile, gefährlich. Es kann nach Beobachtungen im Yellowstone Nationalpark eine Welpensterblichkeit von bis zu 53-68 % auslösen (Stahler et al. 2013). Auch die Räudeinfektion kann zu hohen Todesraten führen, speziell bei Welpen. Die auf Räude zurückzuführende Mortalität über alle Altersklassen wird auf 5-34 % geschätzt (Niedringhaus et al. 2019).

Die Infektion mit dem Caninen Parvovirus führt zu hoher Welpensterblichkeit mit Reduzierung der Überlebensrate der Welpen von 40-70 % (Mech et al. 2008). Auch der Zusammenbruch der Wolfspopulation der Isle Royal Population (USA) erfolgte durch die Infektion mit dem Caninen Parvovirus (Mech et al. 2008).

Die Brucellose kann zu Reproduktionsmiser Erfolg bei Wölfen führen, da die Welpen sterben (Kap. 7 S. 192 ff.; Mech & Boitani 2009). Im Jahr nach einer Brucellose-Infektion kann jedoch wieder Reproduktionserfolg nachgewiesen werden (Mech & Boitani 2009). Die Aujeszkysche Krankheit ist eine Virusinfektion, die nahezu bei allen Säugetieren außer Primaten tödlich verläuft. Die Ansteckung erfolgt über den direkten oder indirekten Kontakt zu Wildschweinen, welche nach der Infektion ihr ganzes Leben lang infektiös bleiben (Verpoest et al. 2014).

Unter Berücksichtigung der o. g. Ausführungen zu Massensterben und Krankheiten und um den besonderen Anforderungen aus der FFH-Richtlinie (siehe Kap. 2.1) hinsichtlich eines langfristigen Überlebens der Art Wolf Rechnung zu tragen, sieht das Vorhaben daher die Modellierung verschiedener Szenarien vor. Diese reichen von der Annahme einer fortgesetzten Ausbreitung mit den aktuellen Mortalitäts- und Reproduktionsraten bis hin zu Szenarien mit deutlich erhöhter Mortalität. Die Szenarien wurden gemeinsam mit der Bund-/Länder-Arbeitsgruppe zur Erarbeitung des Referenzwerts für die Art Wolf abgestimmt.

## 2.4 Struktur des Berichtes und wissenschaftliche Begleitung

Im Folgenden werden zuerst die Datenanalyse (Kap. 3) sowie die Ergebnisse zu Überleben und Reproduktion (Kap. 4) beschrieben, da die hier ermittelten Werte Eingang in das Populationsmodell finden. Diese aus den Monitoringdaten ermittelten Werte werden durch eine internationale Literaturstudie eingeordnet (Kap. 5). In einem anschließenden Schritt wird das Populationsmodell beschrieben (Kap. 6.1).

Daran schließt sich die Aufstellung der Szenarien an sowie die Ergebnisse der Überlebensfähigkeitsanalyse (PVA), die die Grundlage für die Ableitung des günstigen Referenzwert darstellen wird (Kap. 6.5).

Die Studie wurde intensiv von drei Sitzungen mit dem wissenschaftlichen Beirat begleitet, der international und sowohl mit Wolfsexpert\*innen als auch Modellierer\*innen besetzt war. Die Zusammensetzung des wissenschaftlichen Beirats ist in Tabelle 1 zusammengestellt. Des Weiteren wurde das Vorhaben durch Mitglieder der DBBW (Carsten Nowak, Gregor Rolshausen, Sebastian Collet, Ilka Reinhardt, Gesa Kluth, Markus Ritz) und des BfN (Mathias Kümmerlen, Katharina Steyer, Götz Ellwanger) unterstützt.

Tab. 1: Übersicht Mitglieder des wissenschaftlichen Beirats.

Name	Institut	Expertise	Land
Prof. Dr. Marco Heurich	Universität Freiburg	Wolfsexperte, Modellierer	Deutschland
Prof. Dr. Tobias Kümmerle	Humboldt Universität Berlin	Modellierer	Deutschland
Prof. Dr. Dries Kuijper	Polish Academy of Sciences; Mammal Research Institute	Wolfsexperte	Polen/ Niederlande
Prof. Dr. Ilse Storch	Universität Freiburg	Wolfsexpertin	Deutschland
Prof. Dr. Peter Sunde	Universität Aarhus	Wolfsexperte, Modellierer	Dänemark
Dr. Camilla Wikneros	Swedish University of Agricultural Sciences	Wolfsexpertin	Schweden
Prof. Dr. Damaris Zurell	Universität Potsdam	Modelliererin	Deutschland

In drei Sitzungen (13.06.2022, 21.11.2022, 19.06.2023) zusammen mit dem IZW, BfN, DBBW und dem wissenschaftlichen Beirat wurden der Projektstand und das weitere Vorgehen gemeinsam diskutiert und beschlossen, so dass zu jederzeit Absicherung bestand, dass das Vorhaben auf dem aktuellen Stand von Wissenschaft und Technik durchgeführt wird. Zu den wesentlichen Beschlüssen der jeweiligen Diskussionsrunden zählten, dass die Modellierungen unter der Annahme einer geschlossenen Population (Immigration = Emigration) verlaufen (1. Treffen), auf die Weiterverwendung des generischen Modells RangeshiftR verzichtet wird (2. Treffen) und dass eine Ausweitung des eigens entwickelten Populationsmodells auf die Nachbarländer wünschenswert wäre (3. Treffen).

### 3 Datengrundlagen und Methoden für die Analyse der Demografie von Wölfen in Deutschland

#### 3.1 Habitatmodell als räumliche Grundlage

Die Analysen zu den Überlebens- und Reproduktionswahrscheinlichkeiten von Wölfen wurden auf der Grundlage eines Habitatemgnungsmodells durchgeführt, das für Deutschland mit einer Auflösung von 100 m x 100 m entwickelt wurde (Kramer-Schadt et al. 2020, Planillo et al. 2024) und Informationen über die Landnutzung sowie über potentielle anthropogene Störvariablen wie Bevölkerungsdichte, „menschlicher Fußabdruck“, Entfernung zu Straßen (z. B. Autobahnen, Bundesstraßen und Kreisstraßen) und Siedlungen beinhaltet. Die theoretischen Werte der Lebensraumeignung reichen von 0 bis 1, wobei höhere Werte eine höhere Qualität des Lebensraums für den Wolf anzeigen. Die aus den Felddaten ermittelten Werte der Lebensraumeignung für Wölfe liegen dabei zwischen 0,03 und 0,95. Bei den derzeit vorkommenden Wolfsterritorien mit nachgewiesener Reproduktion liegt die durchschnittliche Lebensraumeignung in den Territorien bei 0,4, wobei die maximale Lebensraumeignung eines bestehenden Territoriums bei 0,7 liegt (Kramer-Schadt et al. 2020). Daten zu den Beutetierdichten konnten nicht berücksichtigt werden, da diese in Deutschland nicht flächendeckend vorliegen (s. S. 26 ff. Kramer-Schadt et al. 2020).

#### 3.2 Relevante Lebensstadien und Lebenszyklen der Wolfsbiologie

Das Verbreitungsgebiet des Grauwolfs (*Canis lupus*) erstreckt sich über weite Teile der nördlichen Hemisphäre (Ripple et al. 2014). Wölfe sind territorial und leben in Paaren oder Rudeln welche die sozialen Grundeinheiten einer Wolfspopulation darstellen (Mech & Boitani 2003). Wolfsrudel sind Wolfsfamilien, die in der Regel aus einem Elternpaar und ihrem Nachwuchs bestehen (Mech 1999, Mech & Boitani 2003). Ab einem Alter von zwei Jahren - in Ausnahmefällen auch früher - beginnen Wölfe in der Regel mit der Reproduktion (Medjo & Mech 1976, Rausch 1967, Peterson et al. 1984, Fuller 1989). Die Juvenile (Welpen) werden nach 63-tägiger Tragzeit Ende April / Anfang Mai geboren. Je nach Nahrungsverfügbarkeit kann ein Teil der Nachkommen auch im zweiten Lebensjahr als Subadulte (Jährlinge) noch in der Geburtsfamilie bleiben und bei der Aufzucht der jüngeren Geschwister helfen. Jungwölfe sind mit ungefähr acht Monaten weitgehend selbstständig und besitzen die Fähigkeit eigenständig zu jagen (Medjo & Mech 1976, Mech & Boitani 2003, Stahler et al. 2013). Einige Welpen wandern bereits in diesem Alter ab. Die meisten Jungwölfe in Deutschland wandern allerdings erst als Subadulte aus ihrem Geburtsterritorium ab. Die abwandernden Tiere suchen nach einem Paarungspartner mit dem sie ein eigenes Territorium etablieren und ein eigenes Rudel gründen können. Einigen Tieren gelingt es auch, sich einem bestehenden Rudel anzuschließen und ein fehlendes Elterntier zu ersetzen (Gese & Mech 1991). Einige Tiere bleiben als umherziehende Tiere auch ohne Territorium. Diese Lebensstadien (Juvenile/ Welpen (J) < 1 Jahr, Subadulte / Jährlinge (S) 1-2 Jahre, Adulte (A) > 2 Jahre) bilden die Grundlage für das individuenbasierte Populationsmodell, wobei zusätzlich der Status territorial (T), dispergierend (D; abwandernd) und/ oder reproduktiv (R; sich fortpflanzend) zugesetzt werden kann.

#### 3.3 Datengrundlage und –aufbereitung der Wolfsdaten

Die den Modellierungen zugrundeliegende Tabelle der Lebensdaten der in Deutschland nachgewiesenen Wölfe (Anzahl = 1975, 2002-2022) enthält Informationen zu Herkunft, erste und letzte Sammeldaten, Koordinaten der ersten und letzten Nachweise bzw. der Herkunftsregion,

Anzahl der Reproduktionen im jeweiligen Territorium sowie deren Koordinaten. Zudem wurden eine Altersklassifizierung für jedes Monitoringjahr sowie, falls zutreffend, Todesursache und Alter beim Tod ermittelt. Die Zusammenstellung der Daten speist sich aus der Datenbank des Senckenberg Zentrums für Wildtiergenetik und der DBBW. Die darin enthaltenen Daten stammen aus dem bundesweiten Wolfsmonitoring der einzelnen Bundesländer, sowie dem grenzübergreifenden Monitoring und Datenaustausch mit den Nachbarländern Deutschlands (Kaczensky et al. 2009, Reinhardt et al. 2015). Die Daten wurden für die Analysen entsprechend pro Individuum zusammengeführt. Die Analysen umfassen die Datenbankeinträge der Jahre 2002 bis zum Monitoringjahr 2020/21 und verwendeten die folgenden Datengrundlagen:

Die Wolfsindividuen-Tabelle des Zentrums für Wildtiergenetik umfasst Kategorien individueller Wölfe wie Herkunftsrudel, Elterntiere, Territorien, in welchen das Tier nachgewiesen wurde, sowie das erste und letzte bekannte Sammeldatum. Sie wird gespeist und ergänzt durch die Probentabelle, die Sammeldatum, Fundort und Koordinaten, sowie die Ergebnisse der genetischen Analysen beinhaltet, die zur individuellen Unterscheidung dienen bzw. zur Feststellung von Geburtszeitpunkt und ggf. Todeszeitpunkt, was die Grundlage für die demografischen Analysen bildet. Die Totfundtabelle enthält alle in Deutschland tot aufgefundenen Wölfe und ist die Grundlage für die Tabelle der Totfunde auf der DBBW-Webseite. Hier werden unter anderem Identität, Todesursache, sowie das Alter eines Individuums zum Zeitpunkt des Todes erfasst.

Die Territorientabelle beginnt im Jahr 2000, enthält Daten zu sämtlichen deutschen Wolfsterritorien und bildet die Grundlage für die raumzeitliche Dokumentation der deutschen Wolfspopulation auf der offiziellen Seite der DBBW. Hier werden für jedes Territorium Informationen zu den territorialen Tieren bzw. Elterntieren jedes Territoriums, Reproduktionsereignisse, Anzahl Welpen, zentrale Koordinaten, sowie weitere Parameter für das jeweilige Monitoringjahr (Mai bis April) erfasst.

Für die Überlebensanalyse wurde der ursprüngliche Datensatz folgendermaßen gefiltert: Individuen mit NA („not available“) in den Variablen ‚Geschlecht‘ oder ‚Geburtsdatum‘ sowie Individuen, die außerhalb der deutschen Grenze geboren oder gestorben sind, wurden entfernt, da die in die demografischen Analysen einbezogenen Umweltdaten nur innerhalb Deutschlands verfügbar waren. Außerdem wurden die Daten auf den Zeitraum bis zum Monitoringjahr 2020/21 begrenzt, da dies das letzte Monitoringjahr mit vollständigen und aktualisierten Informationen war. Folglich wurde für die Überlebensanalysen der Status der Individuen zum April 2021 (Ende des Monitoringjahres 2020) verwendet. Der endgültige Datensatz für die Analysen enthielt Informationen über 1054 Individuen.

Die Informationen über die Reproduktion der Wölfe reichten von 2000 bis 2021, aber vollständige Informationen für alle Territorien waren nur bis 2020 verfügbar, weshalb die Daten von 2021 für weitere Analysen entfernt wurden. Der Reproduktionsdatensatz enthielt für jedes Jahr Informationen über die ID des Wolfsterritoriums, den Status des Territoriums (Paar oder Rudel), die ID des territorialen Rüden, die ID der territorialen Wölfin und für Rudelterritorien die Anzahl der nachgewiesenen Welpen. Territorien mit mehr als 10 beobachteten Welpen wurden aus den Analysen entfernt, da unklar war, ob die Welpen zu einem oder mehreren Weibchen gehörten ( $n = 4$ ). Außerdem wurden die Territorien des ersten Jahres der Paarbildung entfernt ( $n = 227$ ), da sich die Paare in der Regel im Herbst oder Winter etablieren und daher im entsprechenden Jahr der Paarbildung keine Gelegenheit zur Fortpflanzung besteht.

Der endgültige Datensatz bestand aus 723 Einträgen (davon 564, denen ein reproduzierendes Weibchen-Individuum zugeordnet werden konnte), die 190 verschiedene Territorien (davon 152, denen ein reproduzierendes Weibchen zugeordnet werden konnte) mit Daten aus 1-16 Jahren pro Territorium umfassten.

### 3.4 Demografische Analysen

#### 3.4.1 Analyse zur Überlebenswahrscheinlichkeit

Um die Auswirkungen verschiedener Umweltvariablen auf das Sterberisiko von Wölfen zu bewerten, wurden die Überlebenswahrscheinlichkeiten in der vorliegenden Untersuchung mit Hilfe des Cox Proportional Hazards Regressionsmodells (CPH) bzw. Cox-Regressions-Modells analysiert (Cox 1972, Therneau & Grambsch 2000). Derartige Ereigniszeit-Analysen verfolgen das Schicksal von Individuen und schätzen ab, wie wahrscheinlich es ist, dass der Tod zu einem Zeitpunkt ( $t$ ) eintritt. Da ein Teil der Individuen während des Untersuchungszeitraums verloren geht oder der Tod nicht vor Ende der Untersuchung eintritt, werden bei den Überlebensanalysen zwei Typen unterschieden. Zum einen handelt es sich um die Tiere, deren Schicksal verfolgt werden konnte. Ist dies nicht der Fall, wird für die betreffenden Tiere eine Rechtszensur vorgenommen. Rechtszensur bedeutet, dass das genaue Überlebensende des betroffenen Individuums nicht beobachtet wurde und daher die genaue Überlebenszeit unbekannt ist. Stattdessen weiß man nur, dass das Ereignis, also der Tod, bis zu einem bestimmten Zeitpunkt nicht eingetreten ist, aber danach könnte es eingetreten sein oder auch nicht. Die Individuen, deren Schicksal nach der Geburt und ggf. einem weiteren Nachweis zu einem späteren Zeitpunkt unbekannt ist, werden censiert. Rechtszensur ist eine wichtige Größe bei der Analyse von Überlebensdaten, da sie die Unsicherheit in Bezug auf die Überlebenszeit widerspiegelt und die Schätzung und Interpretation der Ergebnisse beeinflussen kann. Die Einbeziehung dieser Tiere ist erforderlich, um im Ergebnis zuverlässige Informationen über Ereigniswahrscheinlichkeiten zu erhalten.

Neben den Überlebenswahrscheinlichkeiten sind auch die Auswirkungen verschiedener umwelt- und populationsbezogener Variablen auf das individuelle Überleben relevant. Das CPH-Modell besitzt den Vorteil, dass die Überlebenszeit in Abhängigkeit von einer oder mehreren Prädiktorvariablen gleichzeitig untersucht werden kann. Die sich ergebende Rate wird als Hazard-Rate bezeichnet, und das CPH-Modell wird in der Regel als Hazard-Funktion  $h(t)$  (Risiko zum Zeitpunkt  $t$  zu sterben) ausgedrückt. Das CPH-Modell berechnet die Hazard-Raten (HR) der Variablen als Exponentialwert ihrer Koeffizienten oder Effektgrößen im Modell. Ein HR von eins bedeutet demnach keine Auswirkung, während höhere oder niedrigere Werte eine Abnahme bzw. Zunahme der Überlebenswahrscheinlichkeit anzeigen. D. h. eine Variable mit  $HR = 0,5$  wird mit einer erhöhten Überlebenswahrscheinlichkeit bzw. einem verringerten Risiko assoziiert, während  $HR = 1,5$  ein erhöhtes Risiko darstellt.

Bei den Überlebens-Analysen wurde die Überlebenswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit diverser Variablen ermittelt. Im Einzelnen wurde sie in Bezug auf Geschlecht, Jahreszeit der letzten Beobachtung (bzw. des letzten genetischen Nachweises), Habitatemgnung des Geburtsteritoriums oder des aktuellen Territoriums im Falle von adulten Tieren, bzw. Habitatemgnung der letzten bekannten Lokalisation (Mittelwert der Habitatemgnung in einem 8 km Radius) untersucht (siehe unten). Der Einfachheit halber wird dies im Verlauf des Berichtes als Habitatemgnung des Territoriums bezeichnet, kann aber auch lediglich ein Streifgebiet ausdrücken. Als Grundannahme wurde vom ersten Mai als Geburtsdatum für alle Individuen ausgegangen.

Als Todeszeitpunkt wurde die Woche angenommen, in der der Kadaver gefunden wurde. Wenn der Lebenslauf eines Individuums nicht vollständig nachvollzogen werden konnte, wurde das Schicksal dieses Individuums auf der Grundlage seines letzten bekannten Aufenthaltsortes rechtszensiert. Die Jahreszeitteilung erfolgte anhand der Wolfsbiologie, wonach sich zwei wesentliche Phasen ergeben. Der Sommer (Mai – Oktober) ist biologisch in erster Linie durch eine neue Welpengeneration gekennzeichnet. Die Winterzeit (von November bis April) ist geprägt durch Ausbreitungseignisse und Revierschreibungen. Hinsichtlich der Eignung des Lebensraumes werden die Verhältnisse innerhalb eines Radius von acht Kilometern (= DBBW-Standard) um den Mittelpunkt des Geburtsterritoriums bzw. späteren Territoriums bewertet. Ein Radius von 8 km ergibt sich aus der durchschnittlichen Territoriumsgröße (MCP95) (Reinhardt & Kluth 2016). Die Eignung basiert auf einem anhand von Telemetriedaten berechneten Habitatmodell (Abb. 1; Planillo et al. 2024, Kramer-Schadt et al. 2020). Bei Individuen mit unbekanntem Geburtsterritorium wurde der erste bekannte Standort als Referenz für die Berechnung der Lebensraumeignung herangezogen.

Zuerst lief das CHP-Modell über alle Individuen, um die mittleren Überlebenszeiten für die Population und die Gesamtwirkung der unabhängigen Variablen (Prädiktorvariablen) auf das Sterberisiko zu ermitteln. In einem nächsten Schritt wurden getrennte Modelle für die Individuen innerhalb der verschiedenen Altersklassen - Juvenile, subadulte Tiere, adulte Tiere - berechnet, um die jährlichen Überlebensraten der einzelnen Altersklassen zu ermitteln. Für die Modelle der Juvenilen und Subadulten wurde dieselbe Cox-Regressionsstruktur wie für das allgemeine Modell verwendet, da beide Altersklassen jeweils nur ein Jahr lang andauern. Für das Modell der adulten Tiere wurden die individuellen Überlebenszeiten für jedes Jahr neu berechnet (im Falle, dass ein adulter Tier mehrere Jahre überlebte bzw. wiedergefunden wurde). In diesem Fall wurden robuste Standardfehler für die Cox-Regressionskoeffizienten berechnet, indem die Beobachtungen nach Individuen gruppiert wurden, um die Wiederholungen zu berücksichtigen (Therneau & Grambsch 2000).

Bei beiden Ansätzen wurde eine Modellauswahltabelle mit mehreren konkurrierenden Modellen erstellt und das beste Modell auf der Grundlage von AICc (niedrigster Wert von AICc) ausgewählt. AICc steht für "Akaike's Information Criterion with a correction for small sample sizes" (deutsch: Akaike-Information-Kriterium mit Korrektur für kleine Stichproben). Es handelt sich um ein Modellwahlkriterium, das in der statistischen Modellierung verwendet wird, um zwischen verschiedenen Modellen zu entscheiden. Dieser Schätzer wählt die Modellgüte gegen die Anzahl der verwendeten Variablen ab. Je kleiner der AIC-Wert, desto besser ist das Modell. Dieses Modell wurde dann verwendet, um die Auswirkungen der erklärenden Variablen auf die Überlebenswahrscheinlichkeiten zu analysieren. Eine Interaktion zwischen den Variablen *Geschlecht* und *Jahreszeit* wurde ebenfalls für jeden Modellierungsansatz getestet und nur dann einbezogen, wenn das Interaktionsmodell besser abschnitt als das additive Modell. Die Lebensraumeignung des Geburtsgebiets wurde nur in den Modellen für Juvenile und Subadulte als erklärende Variable eingegeben, während die Informationen über die Lebensraumeignung des aktuellen Territoriums für Subadulte und Adulte einbezogen wurden. Da der AICc-Wert nur das relativ beste Modell auswählt, aber nicht die gesamte Erklärungskraft berücksichtigt, enthielten alle Modellauswahltabellen ein Nullmodell als Vergleich. Wenn das Nullmodell den niedrigsten AICc-Wert mit Differenzen  $\Delta\text{AICc} > 2$  zum AIC-Wert des anderen Modells aufweist, bedeutet dies, dass die anderen Modelle oder die darin enthaltenen Variablen wenig bis gar keine Erklärungskraft haben und daher verworfen werden können (Burnham & Anderson 2002).

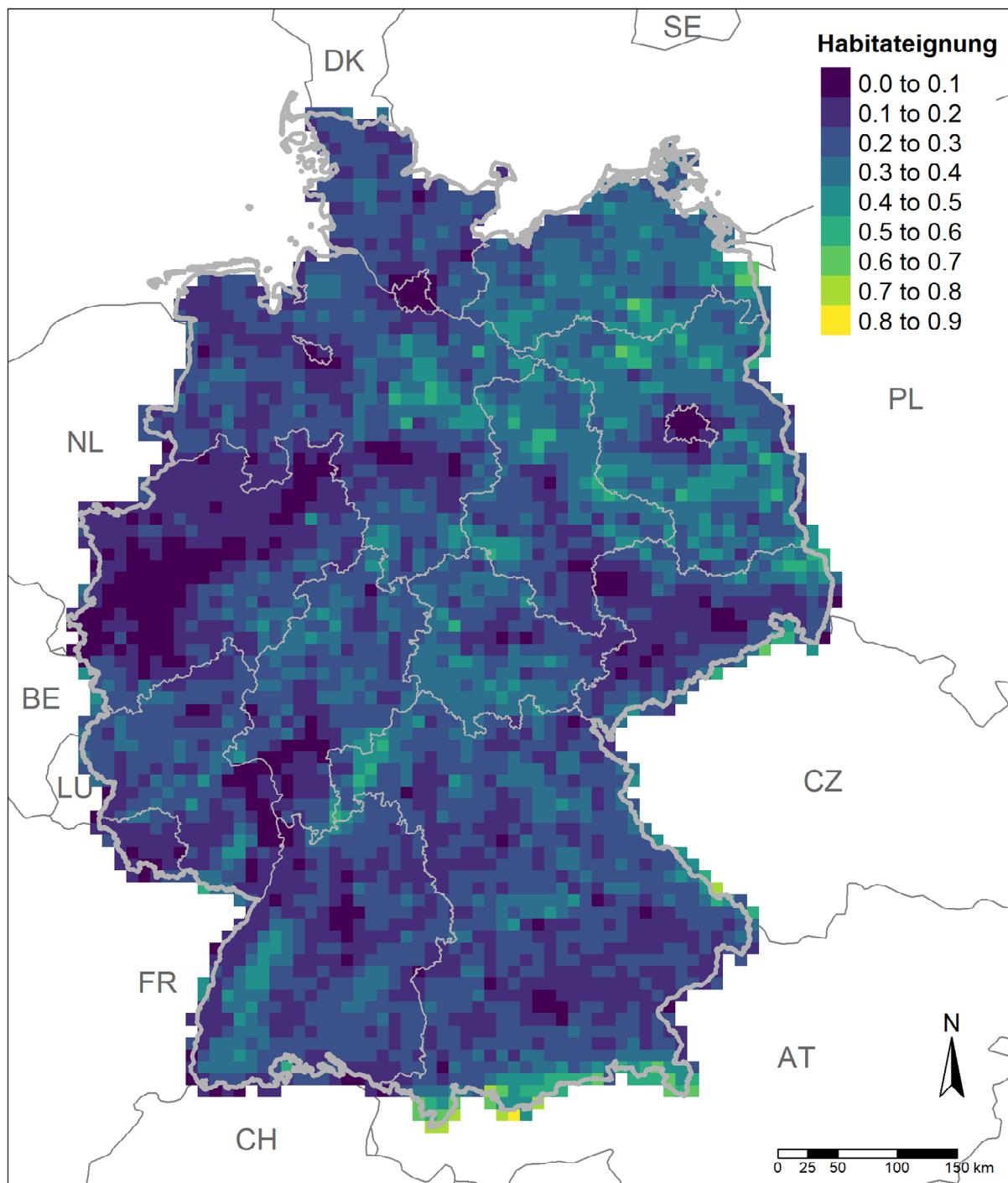


Abb. 1: Habitateignungsmodell. Es dient als Grundlage für die demografischen Analysen bzw. der späteren Modellsimulation und beruht auf der Analyse von Telemetriedaten (Kramer-Schadt et al. 2020, Planillo et al. 2024). Je heller die Rasterzellen eingefärbt sind, desto geeigneter ist das Wolfshabitat. Das Modell liegt in 100 m \* 100 m Auflösung vor, wurde hier aber in 10 km \* 10 km Zellengröße zusammengefasst dargestellt.

### 3.4.2 Analyse der Reproduktion

Die Reproduktionsanalyse erfolgte mit zwei komplementären Ansätzen: einmal wurde die Reproduktionswahrscheinlichkeit pro Territorium und Jahr betrachtet; ein anderes Mal die An-

zahl der Juvenile pro Jahr in Territorien mit Reproduktion. Für die Reproduktionswahrscheinlichkeit wurde für jedes Jahr eine binäre Klassifizierung der Territorien vorgenommen.

Dabei wurde ein Territorium als "ohne Reproduktion" eingestuft, wenn keine Juvenile oder andere Anzeichen, die auf eine Reproduktion hinweisen könnten (z. B. säugende Weibchen), beobachtet wurden. Es erfolgte die Einstufung als Territorium "mit Reproduktion", wenn entsprechende Beobachtungen gemacht wurden. Für die Analyse der Anzahl der Juvenile wurden nur Territorien mit einem oder mehreren nachgewiesenen Juvenilen berücksichtigt.

In beiden Fällen wurden die Daten mit Hilfe verallgemeinerter linearer gemischter Effekt-Modelle (Regressionsmodelle; generalized linear mixed-effects models GLMMs) mit binomialer Fehlerverteilung und Logit-Link für die Reproduktionswahrscheinlichkeit und Poisson-Fehlerverteilung und Log-Link für die Anzahl der Juvenile analysiert. Die Territorien-ID wurde als Zufallsfaktor ('random effect') ebenfalls einbezogen, um wiederholte Beobachtungen in denselben Territorien über mehrere Jahre hinweg zu berücksichtigen.

Die mittlere Lebensraumeignung des Territoriums, die in einem 8-km-Radius um den Territorienmittelpunkt extrahiert wurde, und der Zeitpunkt der Etablierung des reproduzierenden Weibchens wurden als weitere erklärende Variablen verwendet. Dabei steht der Zeitpunkt der Etablierung stellvertretend für die Reproduktionserfahrung des Weibchens und wurde als die Anzahl der aufeinanderfolgenden Jahre kodiert, in denen ein Weibchen im selben Territorium Junge zur Welt brachte; d. h. ein Wert von 1 steht für das erste Jahr der Fortpflanzung, 2 für das zweite Jahr usw.

Um das plausibelste Modell zur Erklärung der Reproduktion zu identifizieren, wurde ein ähnlicher Ansatz wie bei der Überlebensanalyse verfolgt, dem ein Nullmodell und mehrere konkurrierende hypothesesgetriebene Modelle zugrunde liegen. Das beste Modell wurde dann auf der Grundlage des niedrigsten AICc-Wertes ( $\Delta AIC \leq 2$ ) ausgewählt, um zu bewerten, welche der analysierten Variablen die Reproduktionsprozesse beeinflussen. Alle statistischen Analysen wurden in R 4.1.2 (R Core Team, 2021) unter Verwendung der Pakete "survival" für die Überlebensanalyse (Therneau 2021) und "lme4" für die GLMMs in der Reproduktionsanalyse (Bates et al. 2015) durchgeführt.

Die Berechnung der jährlichen Reproduktionswahrscheinlichkeit eines Territoriums mit Paar oder Rudel erfolgte als gewichteter Mittelwert. Zuerst wurden Territorien einzelner Wölfe und Paar-Territorien in ihrem ersten Jahr aus der Berechnung ausgeklammert, da neu etablierte Paare im respektiven Monitoringjahr, i. d. R. erst nach der Reproduktionszeit erfasst werden (mündliche Kommunikation, Ilka Reinhardt, DBBW). Die Berechnung erfolgte als gewichteter Mittelwert, d. h. es wurde Jahren mit vielen Territorien ein höheres Gewicht in der Berechnung gegeben. Die Berechnung erfolgte nach folgender Formel,

$$W = \frac{\sum_{i=1}^n w_i X_i}{\sum_{i=1}^n w_i}$$

wobei  $W$  das gewichtete Mittel ist,  $n$  die Anzahl der Jahre,  $i$  ist das jeweilige Jahr,  $w_i$  die Gewichtung (Anzahl Territorien in Jahr  $i$ ) und  $X_i$  ist der Anteil an Territorien, die im Jahr  $i$  Nachwuchs haben.

## 4 Demografische Ergebnisse

### 4.1 Ergebnisse zur Überlebenswahrscheinlichkeit

Der finale Datensatz für die Überlebensanalysen enthält Beobachtungen von insgesamt 1054 Individuen, wobei eine Unterteilung in 466 tote und 588 rechtszensierte (lebende oder vermisste Tiere mit unbekanntem Schicksal) Individuen erfolgte. Bei den toten Individuen handelte es sich um 298 Juvenile, 111 Subadulce und 57 Adulce. Eine Zusammenfassung der erklärenden Variablen für jede Altersklasse ist in Tabelle 2 abgebildet.

Tab. 2: Verteilung der Wölfe von 2002 bis 2020 nach Altersklassen. Rechtszensierte Beobachtungen entsprechen Individuen, die entweder während des Monitorings verschwanden oder am Ende des Monitoringzeitraums der jeweiligen Altersklasse noch lebten. Geburts-HS: durchschnittliche Lebensraumeignung (HS) des Geburtsterritoriums in einem Radius von 8 km um den Mittelpunkt des Geburtsterritoriums bzw. um die erste Lokalisation (Streifgebiet; siehe Text). End-HS: mittlere Lebensraumeignung in einem 8-km-Radius um den letzten Aufenthaltsort der Individuen. Die Jahreszeit wurde auch dem Zeitraum der jeweiligen Beobachtung zugeordnet.

Alters-klasse	N	Rechts-zen-siert	Tot	Weibchen	Männchen	Sommer	Winter	Geburts-HS	End-HS
Juvenile	1054	756	298	480	574	321	733	0.376	0.339
Subadulce	480	363	111	242	232	201	273	0.389	0.337
Adulce	219	158	57	122	93	89	126	0.406	0.348

#### 4.1.1 Gesamt-Modell für die deutsche Wolfspopulation

Das beste Modell (geringste AICc-Werte) beinhaltete eine Interaktion zwischen Geschlecht und Jahreszeit sowie die Lebensraumeignung des Geburts- und des Endterritoriums (Anhang Tab. A1). Basierend auf diesem Modell betrug die mediane Überlebenszeit eines Wolfes 146 Wochen oder 2,8 Jahre (95 %-Konfidenzintervall CI: 106 - 360 Wochen), mit einem maximal beobachteten Alter von 662 Wochen oder 12,7 Jahren (Abb. 2). Alle Variablen außer der Jahreszeit zeigten in diesem Modell einen signifikanten Effekt. Zudem ergab die Überlebensanalyse ein erhöhtes Sterberisiko für Männchen ( $\beta = 0,549 \pm 0,168$ ,  $p = 0,001$ ), allerdings weniger ausgeprägt in der Wintersaison ( $\beta = -0,499 \pm 0,202$ ,  $p = 0,014$ ). Auch gab es über alle Individuen ein abnehmendes Risiko bei höherer Lebensraumeignung sowohl im Geburts- ( $\beta = -0,0015 \pm 0,0005$ ,  $p = 0,004$ ) als auch im Endterritorium ( $\beta = -0,0013 \pm 0,0005$ ,  $p = 0,013$ ). Die Schätzer ( $\beta$ ) letzterer sind relativ klein, da die Habitatemignung mit Werten zwischen 0 und 1000 und nicht von 0 bis 1 in das Modell einfloss.

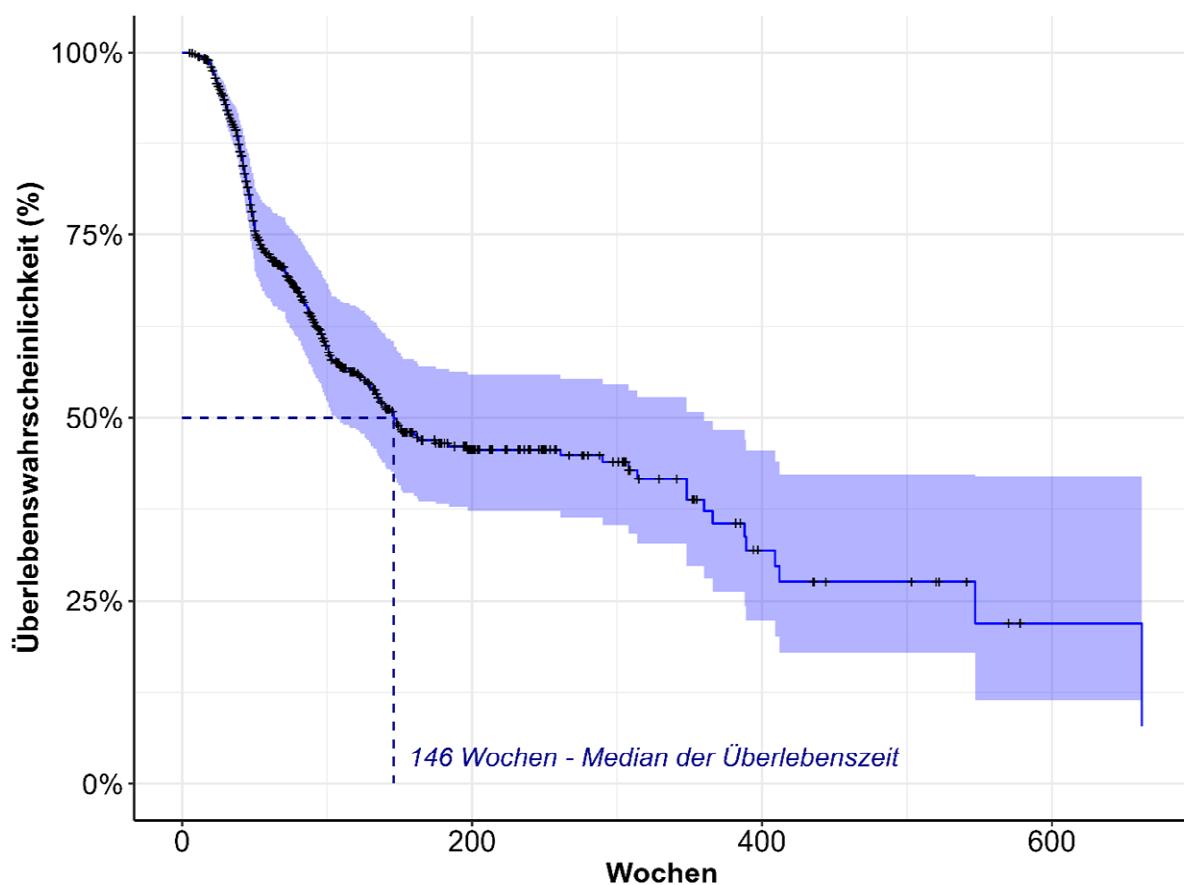


Abb. 2: Überlebenskurve auf der Grundlage des besten CPH-Modells für die deutsche Wolfspopulation. Die mediane Überlebenszeit (146 Wochen) ist durch eine gestrichelte Linie dargestellt. Der schattierte Bereich stellt das 95 %-Konfidenzintervall dar.

#### 4.1.2 Modelle für die einzelnen Altersklassen

Das beste Modell für Juvenile umfasste die Variablen Geschlecht, Jahreszeit und Habitatemigung des Geburtsterritoriums (Anhang Tab. A2). Die mit diesem Modell geschätzte jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit der Juvenile betrug 0,75 (0,70-0,81 95 % CI). Allerdings gab es keinen signifikanten Zusammenhang mit dem Geschlecht ( $p > 0,05$ ), das Sterberisiko stieg jedoch in der Wintersaison ( $\beta_{\text{winter}} = 0,333 \pm 0,137$ ,  $p = 0,015$ ) und mit abnehmender Habitatemigung HS an ( $\beta_{\text{HS}} = -0,002 \pm 0,0001$ ,  $p < 0,001$ ).

Im Fall der subadulten Individuen enthielt das beste Modell die Variablen Geschlecht, Jahreszeit, Habitatemigung des letzten Territoriums bzw. Streifgebiets und die Wechselwirkung zwischen Geschlecht und Jahreszeit (Anhang Tab. A3). Die mit diesem Modell geschätzte jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit der subadulten Tiere lag ebenfalls bei 0,75 (0,66-0,85 95 % CI). Das Überleben der subadulten Tiere wurde signifikant durch die Interaktion zwischen Geschlecht und Jahreszeit beeinflusst, wobei die Überlebensrate der Männchen (male) im Sommer geringer war ( $\beta_{\text{male}} = 0,880 \pm 0,286$ ,  $p = 0,002$ ), während die Überlebensrate im Winter ähnlich wie die der Weibchen war ( $\beta_{\text{winter}^*\text{male}} = -0,882 \pm 0,387$ ,  $p = 0,023$ ). Die Überlebensrate sank auch mit abnehmender Habitatemigung im letzten Territorium oder Streifgebiet ( $\beta_{\text{HS}} = -0,003 \pm 0,001$ ,  $p < 0,001$ ).

Die erklärenden Variablen zur Überlebenswahrscheinlichkeit der adulten Tiere erwiesen sich als wenig aussagekräftig (sehr geringe Erklärungskraft), womit die Modellauswahl das Nullmodell als bestes Modell identifizierte.

Das zweitbeste Modell war das Modell, das lediglich die Lebensraumeignung des letzten Territoriums berücksichtigte (Anhang Tab. A4). Die jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit der adulten Tiere betrug 0,87 (0,84-0,91 95 % CI). Keine der untersuchten Variablen hatte einen starken Einfluss auf das Überleben der adulten Tiere. Die Variable mit der höchsten Erklärungskraft in unserem Datensatz, die Lebensraumeignung, war wiederum mit einer geringeren Überlebenswahrscheinlichkeit bei abnehmenden Werten der Lebensraumeignung des letzten Territoriums verbunden, wenn auch nicht signifikant ( $\beta_{HS} = -0,002 \pm 0,001$ ,  $p = 0,137$ ).

#### 4.1.3 Ergebnisse zur Reproduktion

Der finale Datensatz für die Reproduktionsanalysen umfasste insgesamt 190 Territorien, wobei es vor 2010 nur sehr wenige Territorien gab (Abb. 3). Die Reproduktionswahrscheinlichkeit per Territorium mit etabliertem Reproduktionspaar betrug geschätzt 0,88, wobei neu etablierte Paare im Monitoringjahr ihrer Etablierung nicht berücksichtigt wurden. Die durchschnittliche Anzahl von Juvenilen pro Reproduktionsereignis wurde auf 4,08 Juvenile ( $\pm 2,03$  SD) geschätzt.

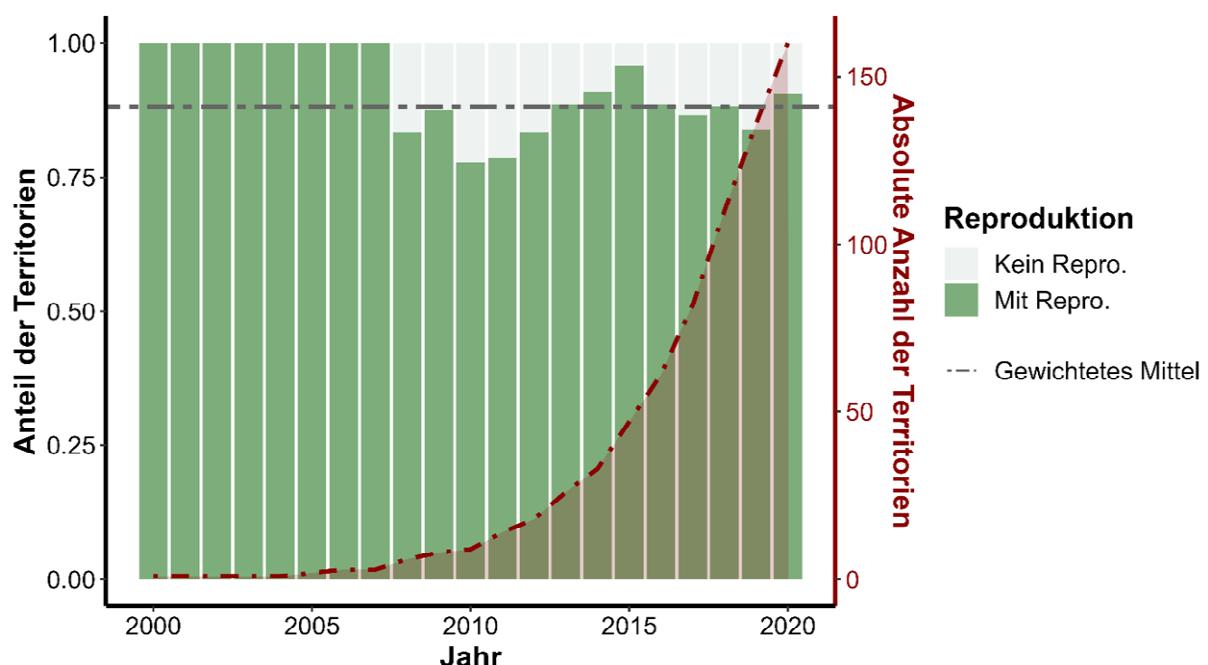


Abb. 3: Reproduktionsdaten der deutschen Wolfsterritorien über alle Monitoringjahre hinweg. Auf der linken Achse wird der Anteil der Territorien mit Reproduktion (dunkelgrün) dargestellt, während die rechte Achse die Gesamtzahl der Territorien pro Jahr (rot gestrichelte Linie) abbildet. Die grau gestrichelte Linie markiert den durchschnittlichen Anteil der Territorien mit beobachteter Reproduktion, wie er anhand des gewichteten Mittelwerts berechnet wurde. Territorien von einzelnen territorialen Wölfen und von Paaren im Monitoringjahr ihrer Neu-establierung sind hier nicht enthalten.

Die Modellauswahl für den Anteil der Territorien mit Reproduktion zeigte keine signifikanten Auswirkungen der untersuchten Variablen, und das Nullmodell stellte die beste Modellvariante in der untersuchten Modellgruppe dar (Anhang Tab. A5). Die Anzahl der Juvenile pro Territorium hingegen mit dem Zeitpunkt der Etablierung eines reproduzierenden Weibchens zusammen (Anhang Tab. A6). Auch die Lebensraumeignung des Territoriums stand in einem positiven Zusammenhang mit der Anzahl der Juvenile ( $\beta_{HS\_terr} = 0,086 \pm 0,026$ ,  $p < 0,001$ ,

Abb. 4a). Die Anzahl nachgewiesener Welpen stieg mit den Reproduktionsjahren des Weibchens zunächst an. Die höchsten Welpenzahlen wurden bei Weibchen nachgewiesen, die bereits 4, 5 oder 6 Jahre reproduzierten. Danach fiel die Zahl der nachgewiesenen Welpen langsam wieder ab ( $\beta_{time\_bfem} = 0,23 \pm 0,076, p = 0,002; \beta_{time\_bfem2} = -0,188 \pm 0,075, p = 0,013$ , Abb. 4b). Allerdings gab es sehr wenige reproduzierende Weibchen, die ein Territorium über 6 Jahre gehalten hatten (22 von 201 reproduzierenden Weibchen), daher fächert sich das Konfidenzintervall in den höheren Jahren stark auf und die Unsicherheit wird hier größer. Da der Effekt biologisch relativ gering war (Erhöhung von ca. 3,9 Juvenilen auf 4,4 vom ersten bis zum fünften reproduzierenden Jahr des Weibchens; vgl. 4b) und im Rahmen der Varianz der statistischen Verteilung liegt, wurde die explizite Modellierung dieses Effekts im anschließenden Populationsmodell vernachlässigt.

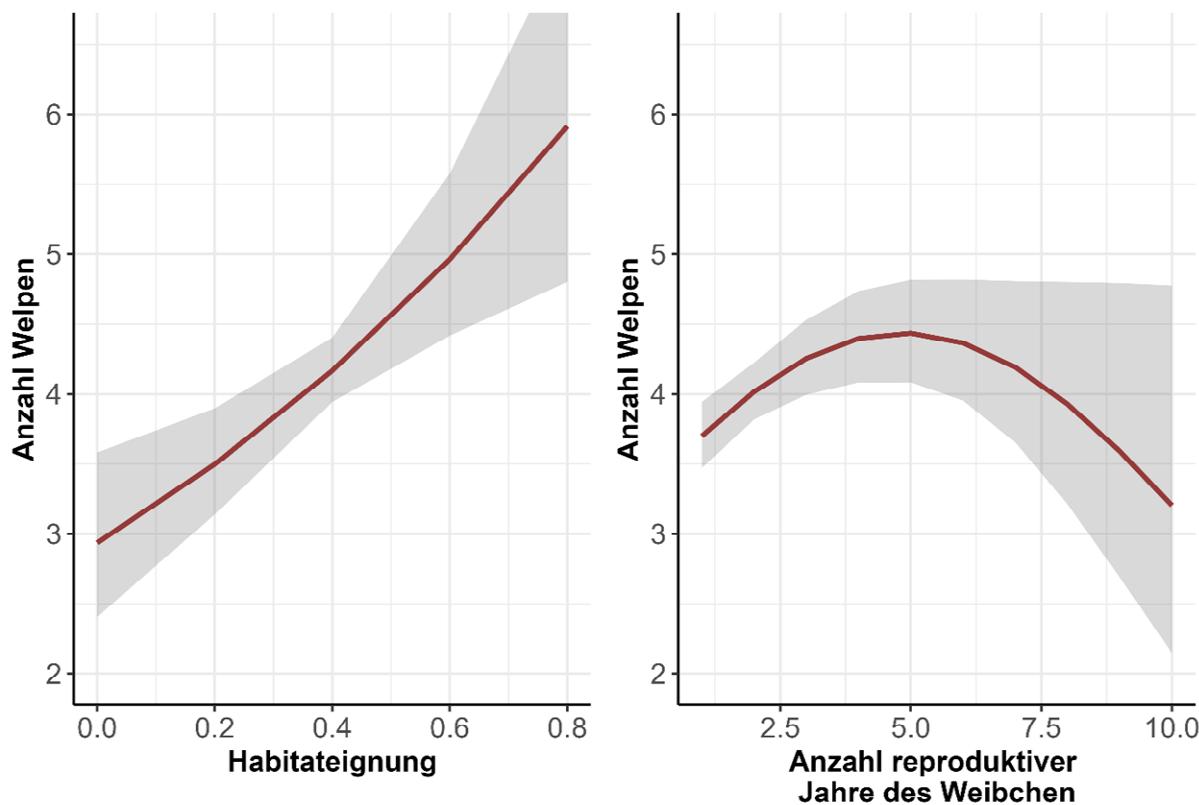


Abb. 4: Effekte der Variablen im besten Modell für die Anzahl der Welpen pro Reproduktionseignis in den deutschen Wolfsterritorien in Abhängigkeit von a) Lebensraumeignung des Gebiets und b) in Abhängigkeit der Anzahl reproduktiver Jahre des Weibchens.

Zusammenfassend sind die demografischen Daten, die in das Populationsmodell einfließen, folgende: jährliche Überlebenswahrscheinlichkeiten der Adulten (0,87), der Subadulten (0,75) und der Juvenilen (0,75). Die jährliche Reproduktionswahrscheinlichkeit beträgt 0,88, und ein Weibchen bekommt im Mittel  $4 \pm 2$  (SD) Juvenile pro Wurf und Jahr. Es ist zu beachten, dass dies nur die Mittelwerte darstellt; diese Werte werden im PVA-Modell verändert basierend auf der Habitatemignung und den anderen Einflussfaktoren wie Jahreszeit und Geschlecht und durch die Stochastizität (Ziehung aus der Verteilungsfunktion der Werte). Eine internationale Publikation dazu ist erschienen (Planillo et al. 2024 a).

## 5 Literaturanalyse internationaler Publikationen

### 5.1 Literatursuche

Die vorliegende Studie wurde durch eine Masterarbeit begleitet (Osterburg 2023), aus der in dieser Studie die wichtigsten Ergebnisse einbezogen werden. Die Ergebnisse der Masterarbeit sollen lediglich der Orientierung und Einordnung (Plausibilitäts-Prüfung) der in Deutschland ermittelten Werte dienen. Die verfügbare Literatur zu Grauwölfen (*Canis lupus*) zu den vier demografischen Parametern Rudelgröße, Wurfgröße, Ausbreitung und Überlebens- bzw. Mortalitätsrate wurden gesichtet. Dazu wurde die akademische Suchmaschine "Google-Scholar" genutzt, wobei eine Fokussierung auf die neuesten Literaturübersichten und Metaanalysen (Anhang Tab. A7) erfolgte. Die Suchbegriffe wurden so formuliert, dass die relevanten Ergebnisse abgedeckt wurden; alle Suchbegriffe enthielten dabei die Wörter "*canis lupus*", "wolves", "wolf" und entsprechende Variationen mit den Suchbegriffen zu den demografischen Parametern wie z. B. "Demografie", "Sterblichkeit", "Überleben", "Ausbreitung", "Wurfgröße" und "Rudelgröße". Des Weiteren wurden Studien ergänzt, die in relevanten Artikeln zitiert wurden. Der Stand der Literaturrecherche ist vom November 2022.

Bei der Recherche nach relevanten Artikeln in "GoogleScholar" wurde die Suche in zwei Zeiträume unterteilt, nämlich in Arbeiten mit einem Veröffentlichungsdatum vor dem Jahr 2000 und solche nach 2000. Es wurden Arbeiten bevorzugt, die nach dem Jahr 2000 veröffentlicht wurden, da diese die aktuellsten Informationen über Wolfspopulationen für die vorliegende Literaturübersicht enthielten. Außerdem wurde die Suche auf Arbeiten beschränkt, die in von Experten\*innen begutachteten Fachzeitschriften „peer reviewed“ oder von bekannten Wolfsexpert\*innen herausgegebenen Büchern in englischer Sprache veröffentlicht wurden.

Um der Überrepräsentation der nordamerikanischen Studien bei der Literaturrecherche entgegenzuwirken, wurden zusätzlich separate Recherchen durchgeführt, die sich ausschließlich auf Europa und Asien konzentrierten, indem bestimmte Länder mit bekannten Wolfspopulationen in den Suchvorgang aufgenommen wurden, z. B. Griechenland, Israel und Pakistan. Dazu wurde vorab die aktuelle Verbreitung von Wölfen anhand der neuesten verfügbaren Roten Liste der IUCN geprüft (Boitani 2020). Schließlich wurde eine Tabelle erstellt (Anhang Tab. A7), die alle demografischen Werte aus den Veröffentlichungen, die Lage des Untersuchungsgebiets, die Größe des Untersuchungsgebiets und weitere potenzielle Faktoren, die die Populationen beeinflussen, enthält. Zu diesen Faktoren zählten beispielsweise Bejagungsstatus einer Population, Krankheiten und Verfügbarkeit von Beutetieren.

### 5.2 Ergebnisse der Literaturanalyse

Innerhalb des angegebenen Zeitrahmens wurden insgesamt 74 wissenschaftliche Publikationen herausgefiltert, die in die Literaturübersicht aufgenommen wurden, wobei die älteste Studie aus dem Jahr 1967 und die jüngste aus dem Jahr 2022 stammte (Anhang Tab. A7). Die Zeitspanne der Datenerhebungen der verschiedenen Studien reichte von <1 Jahr bis zu 33 Jahren. Mehr als die Hälfte der Studien befasste sich mit nordamerikanischen Wolfspopulationen (N=40), 29 Studien mit europäischen Populationen, vier mit asiatischen Populationen und eine fiktive Studie machte keine Ortsangabe.

Von diesen 74 Studien machten 28 Studien Angaben zur durchschnittlichen Rudelgröße. Die minimale mittlere Rudelgröße in Asien betrug 3,2 ( $\pm 2,4$  SD) Individuen pro Rudel (Hefner & Geffen 1999).

Die mittlere Rudelgröße für Nordamerika betrug 11,2 Individuen pro Rudel (Peterson et al. 1984), wobei der Bereich normalerweise zwischen 2 und 13 Individuen angegeben wird (Fuller et al. 2003, Mech und Boitani 2003). In Europa liegt der Wert bei 6,3 ( $\pm 1,6$  SD) Individuen pro Rudel (Wabakken et al. 2001). Hier wurden offenbar Paarterritorien mit einbezogen, wodurch die mittlere Rudelgröße sinkt. Die kleinste mittlere Wurfgröße wurde dabei mit 1,9 (Standardfehler  $SE = 0,2$ ; Sommerwert) Welpen pro Rudel in der Karpatenpopulation in Polen, der Slowakei und der Tschechischen Republik angegeben (Nowak et al. 2008). Die größte mittlere Wurfgröße wurde mit 6,6 (Bereich = 4 - 8) Welpen pro Rudel in den USA beobachtet (Fuller 1989).

In den 74 untersuchten Studien wurden die Überlebensraten getrennt für verschiedene Altersklassen betrachtet, wobei die Werte für ausgewachsene Tiere (Adulte;  $N = 33$ ), Jährlinge (Subadulte;  $N = 9$ ) und Juvenile (Welpen;  $N = 17$ ) sowie für kombinierte Altersklassen von Jährlingen und ausgewachsenen Tieren ( $N = 7$ ) und für alle Altersklassen ( $N = 25$ ) angegeben wurden (Abb. 5). In Nordamerika betrugen die minimalen durchschnittlichen jährlichen Überlebensraten 0,16 (ohne Angabe der Varianz) für abwandernde Individuen (Person & Russell 2010), 0,35 (Bereich = 0,13 - 0,60) für Juvenile (Ballard et al. 1987), 0,56 ( $SE = \pm 0,18$ ) für Jährlinge (Potvin 1988) und 0,59 (Bereich = 0,45 - 0,77) für Erwachsene (Ballard et al. 1987). In Europa betrugen die minimalen mittleren Überlebensraten 0,24 (95 % CI =  $\pm 0,06$ ) für Juvenile (Marucco et al. 2009) und 0,82 (95 % CI =  $\pm 0,04$ ) für ausgewachsene Tiere (Blanco & Cortés 2007, Marucco et al. 2009). Für Jährlinge wurden keine gesonderten Raten berichtet. In Asien wurde nur in einer Studie eine Überlebensrate ermittelt, sie betrug 0,81 (95 % CI =  $\pm 0,15$ ) für adulte Tiere (Hefner & Geffen 1999). Sämtliche extrahierten Werte sind in Abb. 5 ersichtlich:

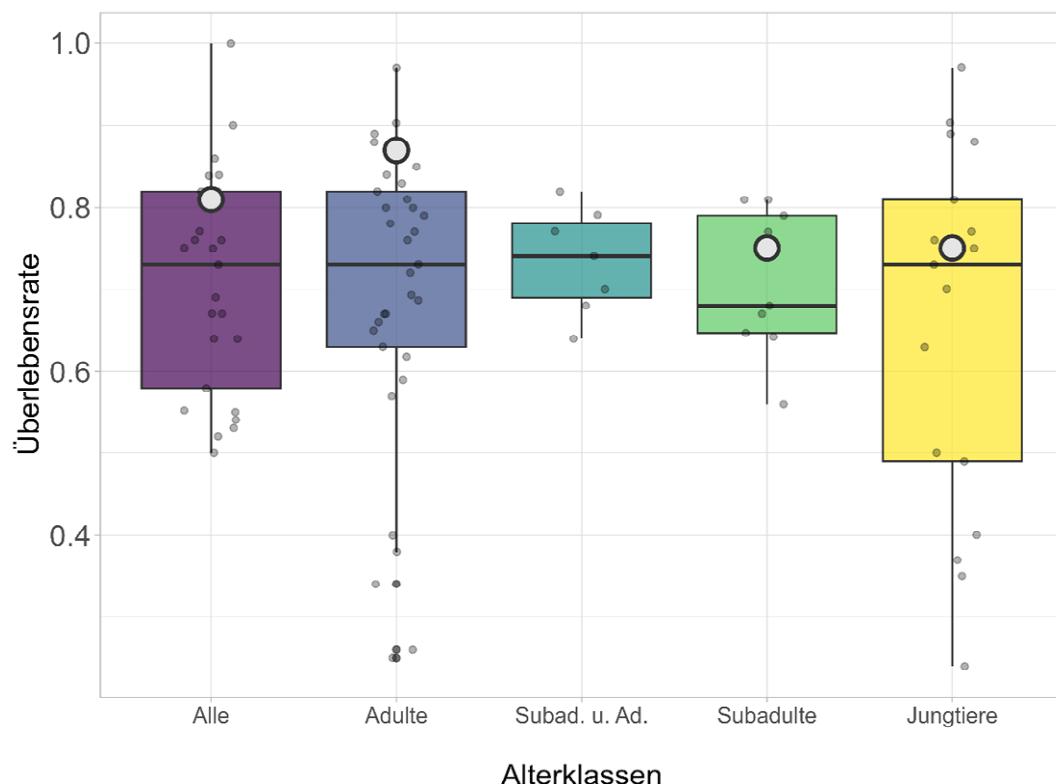


Abb. 5: Die aus der Literatur extrahierten Überlebensraten für jede Altersklasse. In insgesamt 74 untersuchten Studien wurden 91 mittlere Überlebensraten angegeben. Große graue Punkte mit schwarzem Rand: Errechnete Überlebensraten des deutschen Wolfsbestandes.

## 6 Populationsgefährdungsanalyse (PVA)

### 6.1 Beschreibung des Wolfspopulationsmodells

Die Entwicklung der Wolfspopulation unter verschiedenen Szenarien wurde mit einem räumlich-expliziten, individuen-basierten Modell (IBM) bewertet. Die Modellbeschreibung folgt dem ODD-Protokoll (Overview, Design concepts, Details) zur Beschreibung von individuen- und agentenbasierten Modellen (Grimm et al., 2006, 2010; Grimm & Ayllón 2020). Das Modell wurde mit Hilfe der Software NetLogo 6.2.2 (Wilensky 1999) umgesetzt. Die Vorgehensweise und die einbezogenen Daten und Modellteile sind in Abbildung 6 zusammengefasst.

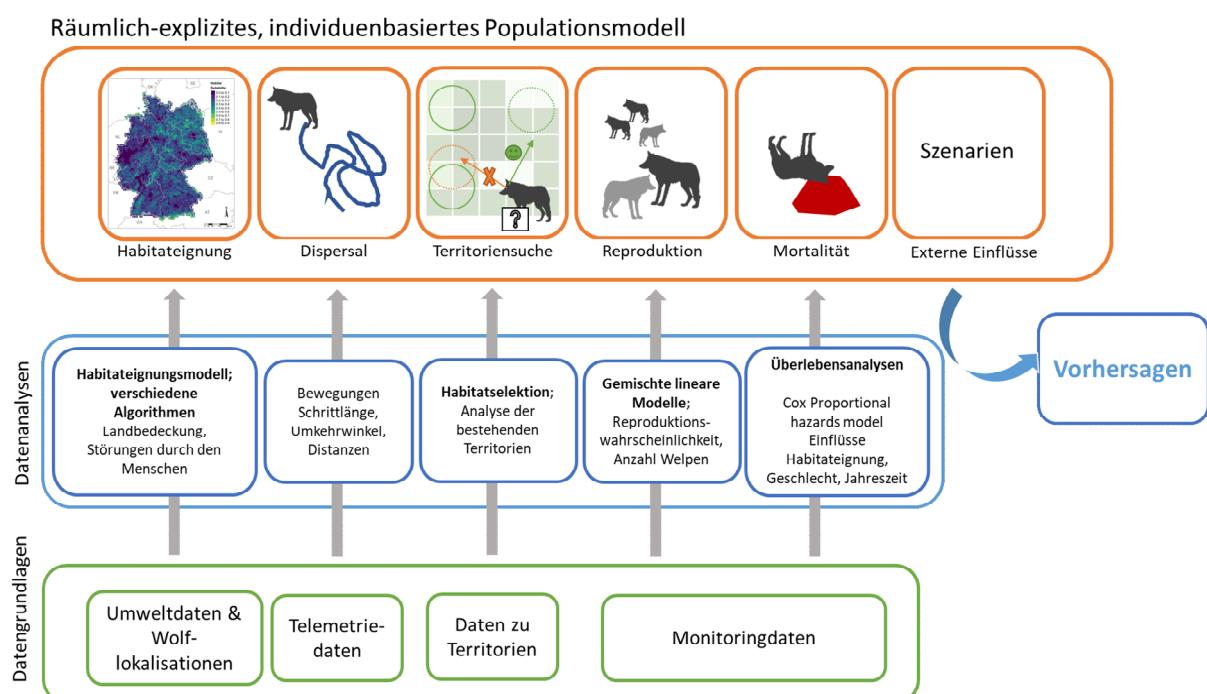


Abb. 6: Schematische Darstellung der einzelnen Schritte, die zur Entwicklung des räumlich-expliziten individuenbasierten Modells (IBM) für die deutsche Wolfspopulation führen.

Das IBM basiert auf Lebensraum- und Populationsparametern, die aus den Analysen der deutschen Wolfspopulation gewonnen wurden (Kap. 4). Zusammengefasst simuliert bzw. aggregiert das Modell die einzelnen Wolfsindividuen in der Landschaft in **monatlichen Schritten** mit den **wichtigsten Prozessen, die die Populationsgröße bestimmen: i) Fortpflanzung bzw. Reproduktion, ii) Überleben, iii) Ausbreitung bzw. Dispersal, und iv) Belegung von Territorien**. Die Individuen im Modell werden durch Geschlecht, Alter und Status charakterisiert. Die Regeln für den Übergang zwischen verschiedenen Lebensstadien basieren auf dem Alter und den Interaktionen mit der Landschaft und anderen Individuen (Abb. 7). Die beobachteten Juvenile (J) überleben mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit; diese Wahrscheinlichkeit wird aus der aus den Felddaten ermittelten Verteilung gezogen (= Einbezug der Unsicherheit). Die Juvenile gehen dann in das Stadium der Subadulten über (S), die mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit innerhalb ihres Lebensjahres aus dem elterlichen Territorium abwandern (D = Disperser). Aus beispielsweise einem abwandernden (dispergierenden) subadulten Individuum (SD) kann dann ein dispergierendes adultes Individuum (AD) werden, wenn es zwei Jahre alt ist und kein

Territorium oder keinen Partner in der Zwischenzeit gefunden hat. Oder es wird zu einem territorialen subadulten Individuum (*ST*), wenn es sich mit einem einzelnen Wolf des anderen Geschlechts zusammenschließt oder ein Gebiet mit guter Habitateignung findet, um ein neues Territorium zu gründen. In dem Modell werden alle subadulten Wölfe als Disperser bzw. sog. „Floater“ eingestuft, die so lange wandern, bis sie ein Territorium finden oder sterben. Territoriale Subadulte (*ST*) werden zu territorialen Adulten (*AT*). Territoriale Adulte werden zu sich reproduzierenden Adulten (*AR*), wenn ein Partner des anderen Geschlechts sein Territorium überlappend etabliert. Sie gelten als reproduzierend, bis sie sterben, oder sie werden zu (sich nicht fortpflanzenden, einzelnen) territorialen Adulten (*AT*), wenn der Partner stirbt, bis ein neuer Partner eintrifft und sie wieder zu reproduzierenden Adulten (*AR*) werden können.

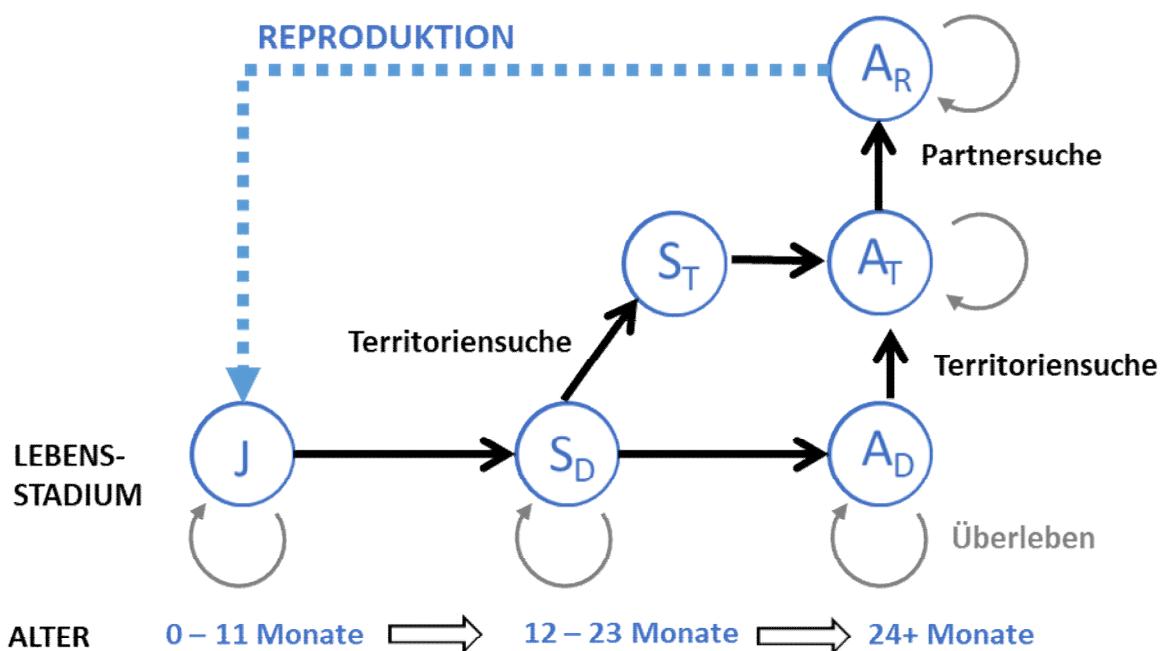


Abb. 7: Schema, das die möglichen Übergänge zwischen Alter und Status für die Individuen im Modell (Stufe) darstellt. Das individuelle Alter ist oben in der Abbildung angegeben. Die Stadien sind: *J* – juvenil (Juvenil), *SD* - dispergierender Subadulter, *ST* - territorialer Subadulter, *AD* - dispergierender Adulter, *AT* - territorialer Adulter, *AR* - reproduzierender Adulter. Das Überleben ist von vielfältigen Parametern eines Individuums (Alter, Geschlecht, Jahreszeit, Habitateignung) abhängig und ist daher keine konstante Rate.

Die zugrunde liegende Landschaft im Modell beschreibt die Lebensraumeignung für Wölfe in Deutschland als Raster mit einer Zellengröße von 1 x 1 km und bezieht sich auf den Standort des Tieres (Abb. 1). Die Habitateignung fand bereits in der demografischen Analyse Eingang über die Lokalisationen der Individuen, z. B. durch das genetische Monitoring (siehe Kap 3.1). Jede Zelle kann potentiell als Fortpflanzungsrevier genutzt werden, jedoch nur wenn die Individuen einen verfügbaren Lebensraum über einem festgelegten Schwellenwert erreichen, der nicht schon von einem anderen Paar besetzt ist. Der Schwellenwert berechnete sich aus dem Abgleich der Territorien der Monitoringdaten mit dem Habitatmodell basierend auf Mittelwert minus Standardabweichung der Lebensraumeignung in deutschen Wolfsterritorien (Krammer-Schadt et al. 2020) und lag bei 0,3. Die zeitliche Auflösung des Modells beträgt einen Monat, allerdings wandert ein Wolfsindividuum (Lebensstadium *S<sub>D</sub>* oder *A<sub>D</sub>*) innerhalb eines Monats mehrere Schritte auf der räumlichen Skala (siehe unten).

Die monatliche Simulation der Wolfspopulation beginnt im Mai, und das Jahr wird in Anlehnung an die Wolfsökologie in zwei Jahreszeiten unterteilt: Mai bis Oktober wird als "Sommer" klassifiziert und stellt die Zeit dar, in der die Juvenile geboren werden und stärker auf die Unterstützung des Rudels angewiesen sind; November bis April oder "Winter" steht stellvertretend für die Abwanderungsphase. Die räumliche und zeitliche Auflösung von 1 km bzw. einem Monat wurde als Kompromiss gewählt, um das Modell über lange Zeiträume (100 Jahre) laufen lassen zu können und dennoch genügend Details zu erhalten, um die räumlichen und demografischen Prozesse wie Ausbreitung und Überlebenswahrscheinlichkeiten innerhalb der rechnerischen Grenzen darstellen zu können. Das Wolfspopulationsmodell geht von folgenden Annahmen aus, wobei die altersklassenspezifischen Überlebenswahrscheinlichkeiten und Reproduktionsparameter aus der Analyse der Wolfsdaten stammen (Kap. 4):

- i) Die **Reproduktion** erfolgt einmal im Jahr zu Beginn des Wolfsjahres (Mai); die im Modell verwendeten Reproduktionswerte basieren auf den Reproduktionsergebnissen aus den demografischen Analysen der deutschen Population (siehe Kap. 4.1.3). Jedes Jahr im Mai haben die Territorien, die von einem sich reproduzierenden Paar besetzt sind, eine Chance von 88 % zur Reproduktion. Wenn das reproduzierende Paar erfolgreich ist, wird eine Anzahl von Juvenilen geboren, die auf einer Zufallsziehung aus einer Poisson-Verteilung mit einem Mittelwert von 4 beruht. Das Geschlecht der Juvenile wird nach dem Zufallsprinzip zugewiesen und beträgt 1:1. Die maximale Anzahl von Individuen in einem Territorium beträgt 10 Tiere (siehe Kap. 5 „Literaturanalyse“); subadulte Tiere wandern ab dem Alter von 12 Monaten aus dem elterlichen Territorium ab.
- ii) Das **Überleben** (Parameterwerte aus Kap. 4.1) wird einmal pro Monat für Juvenile und territoriale Individuen und einmal pro Woche für dispergierende Individuen (Subadulte und Adulter „Floater“) angewendet; letztere haben eine Sterblichkeit, die noch zusätzlich auf der Habitatqualität der einzelnen Zellen beruht, die während der Abwanderung durchlaufen werden. Die Variablen, die die Mortalitätswahrscheinlichkeit beeinflussen, sind altersklassenspezifisch (siehe Kap. 4.1.2). Die Sterblichkeit von Juvenilen hängt mit dem Geschlecht, der Jahreszeit und der Habitatemignung des Geburtsterritoriums zusammen. Die Sterblichkeit subadulter Tiere hängt mit dem Alter, der Jahreszeit und der Habitatemignung des aktuellen Standorts zusammen. Die Sterblichkeit adulter Tiere hängt nur von der Habitatemignung des aktuellen Territoriums ab bzw. bei „Floatern“ noch zusätzlich von der Habitatqualität (siehe oben). In allen Fällen wird die durchschnittliche Lebensraumeignung als Mittelwert der Zellen der Lebensraumeignung in einem Radius von 8 km berechnet, wobei derselbe Ansatz wie bei den statistischen Überlebensanalysen (Kap. 3.3) verfolgt wird. Bei dispergierenden Individuen wird die Mortalitätswahrscheinlichkeit durch Integration der Habitatemignung aller Schritte, die das Individuum in einer Woche zurücklegt, berechnet. Individuelle Variabilität ergibt sich dann durch Ziehung eines Überlebens-Wertes aus der errechneten Verteilung. So können zwei Individuen in derselben Zelle im selben Monat mit identischem Alter und Geschlecht leicht unterschiedliche Sterbewahrscheinlichkeiten aufweisen.
- iii) Während der **Abwanderung (Dispersal)** werden die Ausbreitungsdistanzen als zufällige Ziehungen aus einer Weibull-Verteilung ermittelt, die die Anzahl der maximalen Schritte pro Monat darstellt, die ein Individuum zurücklegen kann. Die Parameter der Verteilung wurden so kalibriert, dass sie die bei mit Halsbändern versehenen Individuen beobachteten Ausbreitungsdistanzen darstellen (ca. 25-50 km lineare Entfernung pro Monat in den meisten Fällen; einige wenige Individuen, die über 500 km pro Monat abwandern können; unveröffentlichte Analysen; Reinhardt & Kluth 2016, Morales-González et al. 2022).

Die Individuen wandern so lange, bis sie entweder ein Territorium etablieren oder sterben. Die Simulation der Ausbreitungsdistanzen ist geschlechtsunabhängig.

Die Abwanderung wurde als sogenannter habitatabhängiger korrelierter Zufallslauf modelliert. Ausbreitungsbewegungen können in allen Zellen stattfinden, deren Lebensraumeignung über einem bestimmten Schwellenwert liegt (s. o.). Innerhalb dieser Zellen haben die Individuen eine hohe Wahrscheinlichkeit, die Bewegungsrichtung beizubehalten, wenn dies möglich ist, und ahmen damit die in der freien Natur beobachteten gerichteten Ausbreitungsbewegungen nach (Daten von mit Halsband versehenen Individuen der Bundesländer, unveröffentlichte Daten). Das Modell geht von einer geschlossenen Population aus, d. h. kein Individuum kann aus Deutschland abwandern und wird an den Grenzen „reflektiert“, da angenommen wird, dass die Zuwanderung in etwa der Abwanderung entspricht.

iv) Die **Etablierung von Territorien** ist geschlechtsabhängig. Im Modell wandern die weiblichen Wölfe jeden Monat zuerst; sie sind diejenigen, die neue Territorien gründen. Danach folgt die Abwanderung der Männchen, die nach von Weibchen besetzten Territorien suchen. Die Territorien erstrecken sich über die von dem Individuum besetzten Zellen und die angrenzenden Zellen in einem Umkreis von 8 km. Dies entspricht in etwa der durchschnittlichen Größe eines Wolfsterritoriums, die im deutschen Wolfsmonitoringprogramm erhoben wurde ( $\sim 200 \text{ km}^2$ ; Reinhardt & Kluth 2016, [www.dbb-wolf.de/Wolfsvorkommen/territorien/karte-der-territorien](http://www.dbb-wolf.de/Wolfsvorkommen/territorien/karte-der-territorien)). Ein neues Territorium wird gegründet, wenn innerhalb dieses Gebiets keine anderen Territorien liegen und die durchschnittliche Lebensraumeignung über einem Wert von 0,3 liegt (basierend auf Mittelwert minus Standardabweichung der Lebensraumeignung in deutschen Wolfsterritorien; siehe Kramer-Schadt et al. 2020). Wenn diese Bedingungen erfüllt sind, gründen die Weibchen ein Territorium. Männchen suchen nach Territorien von Weibchen, die noch keinen Partner haben und keinem Rudel angehören. Ein dispergierendes Männchen kann in dem Modell also kein territoriales Männchen verdrängen. In dem Fall, in dem das Weibchenterritorium noch nicht von einem Männchen besetzt ist, gründet das Männchen sein Territorium überlappend mit dem des Weibchens (= Paar-Territorium) und es kann im nächsten Jahr zur Reproduktion kommen; treffen Geschwister aufeinander (Männchen/ Weibchen) wird kein gemeinsames Territorium etabliert, da Verpaarungen von Geschwistern im Modell nicht zulässig sind. Geschwisterverpaarungen bzw. Eltern-Nachwuchs-Verpaarungen kommen vor und wurden auch in Deutschland nachgewiesen, sind jedoch seltene Ereignisse unter Wölfen (Smith et al. 1997). Stirbt einer der beiden reproduzierenden Territoriumsinhaber, verbleibt der andere im selben Territorium als einzelnes territoriales Individuum, bis es von einem dispergierenden Individuum des anderen Geschlechts gefunden wird oder stirbt und das Territorium entfernt wird. Stirbt das Muttertier, wenn die Juvenile noch  $< 3$  Monate alt sind, so sterben im Modell auch die Welpen.

## 6.2 Modellkalibrierung

Um weitere Werte für die unbekannten Parameter zu erhalten, wurde das Modell zunächst mittels der demografischen Wolfsdaten aus Deutschland kalibriert, die aus den Felderhebungen von 2005 bis 2020 stammen. Ein Parameter ist beispielsweise der Schwellenwert der Habitatemignung für das Dispersal, also ab wann eine gewisse Habitatemignung eine Barriere darstellt. Die Ergebnisse der Simulationen wurden mit der tatsächlich beobachteten Expansion der Population verglichen. Die Werte, die die realistischsten Simulationen ergaben, wurden dann verwendet, um die Population in einem räumlich expliziten Ansatz unter verschiedenen

Szenarien in die Zukunft zu projizieren, wobei der Populationsstatus im Jahr 2020 als Ausgangspunkt diente.

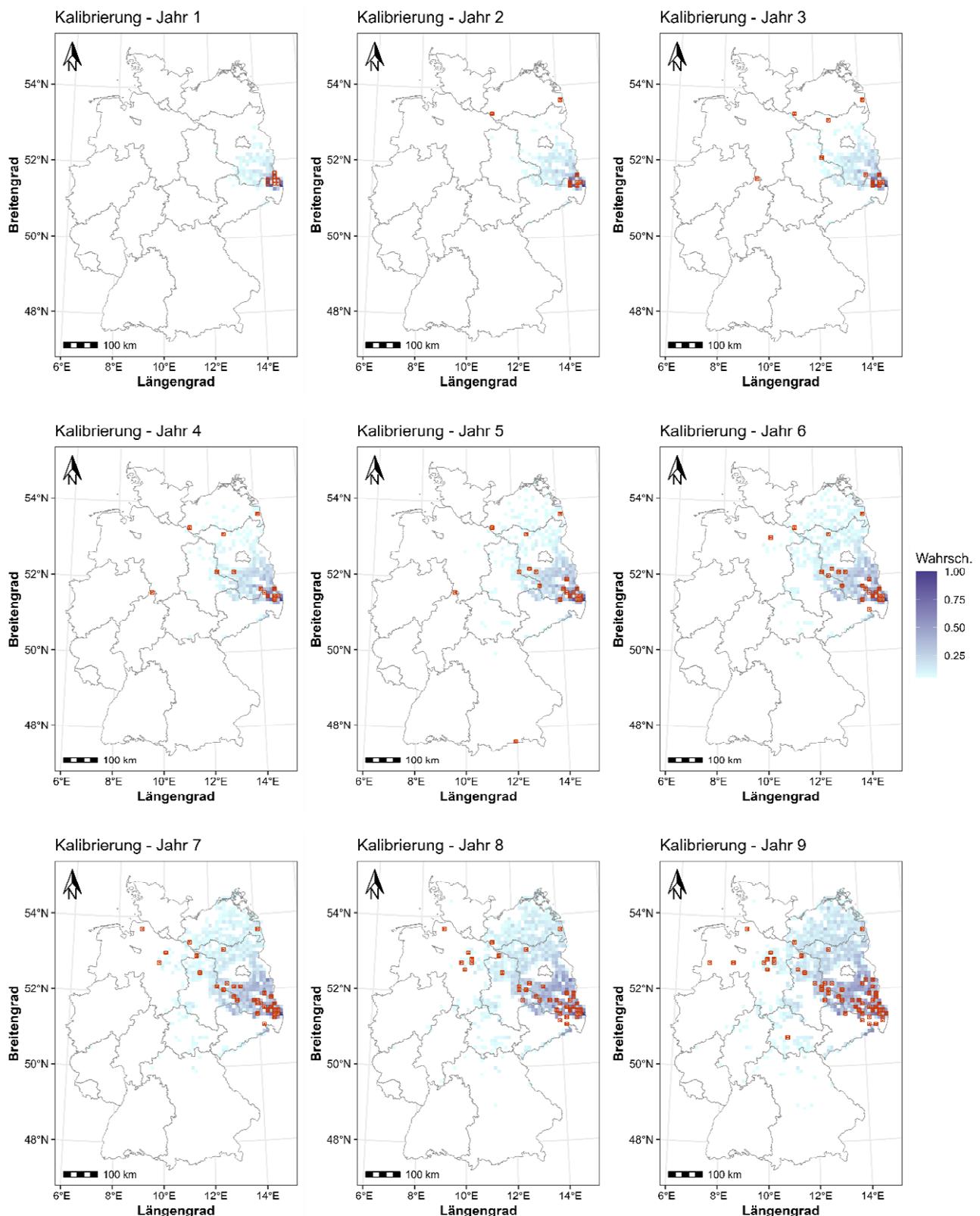
Die Kalibrierung des Modells wurde für 15 Jahre durchgeführt. Ausgangspunkt für das Modell waren dabei stets die ersten drei Wolfsrudel in Deutschland, die im Nordosten Sachsens nahe der polnischen Grenze die Wolfspopulation im Jahr 2005 repräsentieren. Diese drei Rudel bestanden aus einem reproduzierenden Paar und vier weiteren Individuen, die in jeder Modellsimulations-Wiederholung zufällig als Juvenile (1 Monat alt, da das Wolfsjahr im Mai beginnt) oder Subadulte (13 Monate alt) zugeordnet wurden. Da Reproduktion im Mai stattfindet, wird mit einer hohen Wahrscheinlichkeit (im Schnitt 88 %) im ersten Zeitschritt die Rudelgröße durch Reproduktion ansteigen. Da aber zeitgleich auch die Subadulten abwandern, sollte vermieden werden, dass durch Zufall ein Territorium zu Beginn der Simulationen ohne Individuen entsteht.

Für die Kalibrierung wurden verschiedene Werte für unbekannte Parameter untersucht (lokale Sensitivitätsanalyse). Insbesondere wurden der Habitateignungs-Schwellenwert (siehe oben), die beiden anzupassenden Parameter der Weibull-Verteilung (Form und Skala), und zwei verschiedene Ansätze zur Auswahl neuer Territorien getestet (siehe unten). Während der Kalibrierung wurde jede Parameterkombination 30 Mal wiederholt, um die Variabilität der Ergebnisse zu berücksichtigen. Als Referenzwert dienten in allen Fällen die Monitoringdaten, d. h. die Anzahl der Territorien über die Zeit, die räumliche Ausdehnung der Population sowie die monatlichen linearen Abwanderungsdistanzen der dispergierenden Individuen. Bei der Kalibrierung wurden folgende Parameter verwendet:

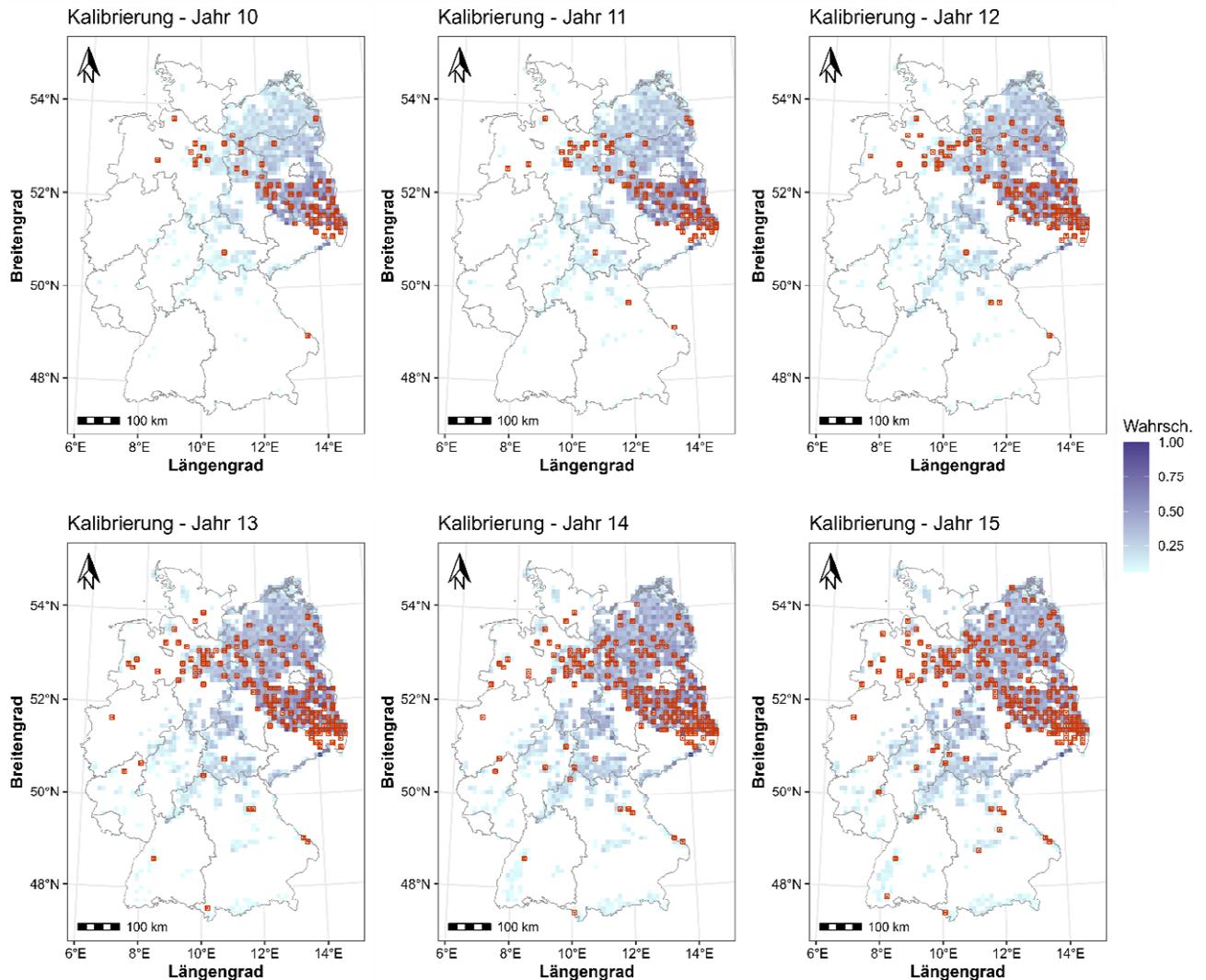
Schwellenwert der Lebensraumeignung für die Ausbreitung bzw. Barrierewirkung: Aus den Analysen der Telemetriedaten geht hervor, dass die Individuen bei der Ausbreitung keine starke Habitatwahl treffen, aber Gebiete mit niedrigen Habitateignungswerten meiden. Daher wurden die Auswirkungen von drei verschiedenen Schwellenwerten für die Ausbreitung auf Populationsebene untersucht: 0,075 (Lebensraumeignung von Berlin als Referenz für ein Gebiet, das eindeutig gemieden wird), 0,10 (als Beispiel für einen niedrigen Wert außerhalb einer Stadt), 0,13 (Wert durchwanderter Zellen, der bei den dispergierenden Individuen, die mit Telemetriehalsbändern ausgestattet waren, ermittelt wurde (unveröffentlichte Daten)). Parameter der Weibull-Verteilung: Ein Wertebereich von 0,8 bis 1,8 für den Formparameter und von 300 bis 600 für den Skalenparameter wurde getestet. Territoriale Etablierung: Zwei verschiedene Regeln für die Etablierung neuer Territorien wurden untersucht: jedes verfügbare Gebiet über dem Schwellenwert für die Lebensraumeignung oder eine höhere Wahrscheinlichkeit der Etablierung in Gebieten mit ähnlicher oder besserer Lebensraumeignung als das ursprüngliche Territorium.

Die Ergebnisse der Parameterkombination während der Kalibrierung wurden mit den realen Daten in Bezug auf die Anzahl der Fortpflanzungsreviere, die räumliche Ausdehnung und die Ausbreitungsdistanzen der Individuen visuell verglichen (Anhang Abb. A1-A3). Auf der Grundlage der drei Metriken war die beste Parameterkombination 0,1 Habitateignungs-Schwellenwert für die Ausbreitung, Weibull-Form 0,9, Weibull-Skala 500 und Territorienetablierung in jedem verfügbaren Gebiet. Die Übereinstimmung der gewählten Parametrisierung mit den realen Daten ist in Abb. 8 dargestellt und zeigt auch die Gegenden, in denen die Unsicherheit der Prognose hoch ist (Harz sowie Mecklenburg-Vorpommern); hier wurden mehr Territorien prognostiziert, als am Ende der 15 Jahre tatsächlich etabliert waren.

a)



a fortgesetzt:



b)

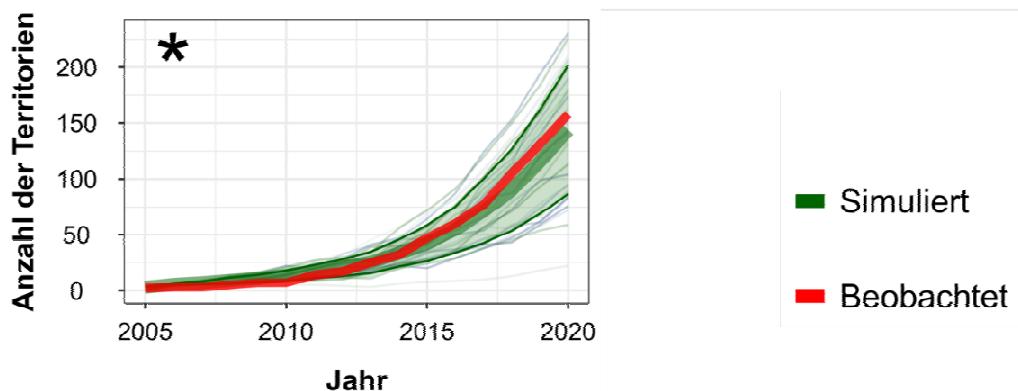


Abb. 8: Vergleich der Ergebnisse der ausgewählten Parameterkombination mit den realen Wolfsdaten (rot). a) Dargestellt ist die räumliche Ausbreitung der Population in jeder der 100 simulierten Wiederholungen innerhalb des 95 %-Konfidenzintervalls, d. h. die unteren 5 % Wahrscheinlichkeit wurden abgeschnitten. Jede blaue Rasterzelle stellt ein Territorium dar (Einzeltiere, Paare, Rudel); je öfter eine Rasterzelle in den jeweiligen Simulationen mit einem Territorium besetzt war, desto dunkler erscheint diese (hohe Wahrscheinlichkeit der Territorien-Etablierung). Rote Kästchen zeigen die durch das Monitoring nachgewiesenen Territorien für Einzeltiere, Paare und Rudel (siehe [www.dbb-wolf.de](http://www.dbb-wolf.de)). b) Anzahl der Territorien über die Zeit. Jeder grüne Strich steht für eine simulierte Wiederholung, die dicke grüne Linie für den Mittelwert über alle Wiederholungen. Die beiden dünnen Linien zeigen die Begrenzung des 95 %-Konfidenzintervalls, die rote Linie zeigt die Entwicklung der realen Wolfspopulation.

### 6.3 Prognose-Szenarien

Die Entwicklung der Wolfspopulation in Deutschland wurde für die nächsten 100 Jahre (20-Generationen) unter verschiedenen Szenarien prognostiziert. Die Szenarien wurden so ausgewählt, dass sie potenzielle Veränderungen der natürlichen Bedingungen und sowie Naturkatastrophen in einem realistischen Rahmen darstellen (siehe Kap. 2.3.3). Nach sorgfältiger Abwägung wurden in Absprache mit der Bund-/Länder-Arbeitsgruppe fünf Szenarien ausgewählt, die in Tabelle 3 zusammengefasst sind. Für das Szenario 2 „erhöhte Sterblichkeit“ wurde die Sterblichkeit schrittweise zwischen 10 % und 25 % erhöht. Diese Ergebnisse wurden für eine Sensitivitätsanalyse genutzt, um den kritischen Sterblichkeitswert zu ermitteln, der den Kippunkt für die Wolfspopulation darstellt - d. h. den genauen Wert der Sterblichkeit, bei dem die Population nicht mehr stabil ist. Es wurden 100 Wiederholungen für jedes Szenario durchgeführt, um die Stochastik und Unsicherheit in den Simulationen zu berücksichtigen und um eine große Bandbreite an Variabilität in den Ergebnissen darzustellen. Die Kombinationen wurden erstellt, indem Szenario 1 (aktuelle Mortalitätswerte) oder Szenario 2 (erhöhte Mortalitätswerte) zusammen mit einem oder zwei der anderen in Tabelle 3 beschriebenen Szenarien verwendet wurden.

Als Ausgangspunkt für Modell-Prognosen wurde die beobachtete Wolfspopulation in Deutschland im Monitoringjahr 2020/21 verwendet. Für diese Prognosen geht das Modell von den 187 bekannten Territorien am Ende des Monitoringjahres 2020/ 21 aus (Stand der Abfrage Januar 2022). Dies entsprach 160 Rudeln, 27 Paarterritorien und 20 Einzelterritorien. Jedem reproduzierenden Territorium werden insgesamt sechs Individuen entsprechend der am Ende der Kalibrierungsphase ermittelten Altersstruktur zugeordnet: ein reproduzierendes Paar, ein subadultes Individuum und drei Juvenile. Hier unterscheidet sich die Initialisierung eines Territoriums von der der Kalibrierung. Zum Zeitpunkt der Kalibrierung (Jahr 2005) war die Zusammensetzung der Rudel unbekannt; am Ende der Kalibrierung nach 15 Jahren ergab sich im ausgewählten Parametersatz, der die reale Entwicklung am besten wiederspiegelte, eine stabile Rudelstruktur bestehend aus der oben genannten Zusammensetzung. Diese wurde dann als Ausgangspunkt für die Prognose verwendet, wenn es sich um ein Territorium mit Rudel handelte (bzw. Paare) und ergab eine Startpopulation von 394 Adulten, 187 Subadulten und 561 Juvenilen, also insgesamt 1142 Individuen. Die beobachteten Territorien von Einzelpersonen im Jahr 2020/21 werden ebenfalls berücksichtigt, wobei die Zuordnung zu weiblichen oder männlichen Individuen zufällig erfolgt.

Tab. 3: Zusammenfassung der Szenarien, die zur Prognostizierung der Wolfspopulation in Deutschland verwendet wurden. Im Falle von Szenario 2 (verringertes Überleben) wird die prozentuale Verringerung der Überlebenswahrscheinlichkeit gegenüber der Sterblichkeit in Szenario 1 angegeben. Sc2m10 bezieht sich also z. B. auf eine 10 %ige Verringerung der Überlebenswahrscheinlichkeit im Vergleich zu den Referenzwerten in Szenario 1. Die sich daraus ergebenden jährlichen Überlebenswahrscheinlichkeiten sind in Tabelle 4 aufgeführt. Szenarien 3-5 sind immer in Kombination mit den Überlebenswahrscheinlichkeiten aus Szenario 1 oder 2 zu sehen. Sc2m10\_sc3 wäre z. B. die Kombination einer 10 % Verringerung der Überlebenswahrscheinlichkeit im Vergleich zu Szenario 1 in Kombination mit Szenario 3.

Szenario	Abkürzung	Annahme	Begründung
Szenario 1	Sc1	Basisszenario (default scenario)	Szenario, das auf den aktuell erhobenen Mortalitäts- und Reproduktionsraten in Deutschland basiert (Ausbreitungsphase)
Szenario 2	Sc2_mxx	Überleben über alle Altersklassen um 10 % und 25 % im Vergleich zum Ausgangswert (Szenario 1) reduziert	Erhöhung der Mortalitätsraten, basiert auf statistischer Streuung der im Rahmen der Literaturstudie ausgewerteten Daten im Vergleich zum deutschen Datensatz (Sensitivitätsanalyse)
Szenario 3	Sc3	Reproduktion innerhalb der Territorien auf 0.5 reduziert, d. h. in nur 50 % der Territorien kommt es überhaupt zu erfolgreicher Reproduktion	Herabsetzung der Reproduktion auf 0.5 basiert auf Kombination von verschiedenen, z. B. dichteabhängigen, Effekten (wie z. B. Verringerung Beutetierdichte, Krankheiten, Klimawandel)
Szenario 4	Sc4	Zusätzlicher Verlust von 10 % der reproduzierenden Fähen alle 5 Jahre	Theoretische Annahme, beispielsweise aufgrund von Krankheiten
Szenario 5	Sc5	Ausbruch einer Umweltkatastrophe, 50 % Mortalität über alle Altersklassen, Reproduktion 0 % bzw. 50 %, geschieht mit einer Auftretenswahrscheinlichkeit alle 34 Jahre	Basiert auf den empirischen Daten und Ableitungen von Reed et al. 2003 und wird inhaltlich gestützt durch Annahmen von Anderson et al. 2017 und Fey et al. 2015

Die den vorgesehenen Szenarien zugrunde liegenden Überlegungen werden im Folgenden dargestellt (siehe auch Kap. 2.3.3).

**Szenario 1.** Dieses Szenario ist der Standardfall, in dem die im Modell nachgezeichnete bisherige Entwicklung der Wolfspopulation in Deutschland mit den im Rahmen der Datenerhebung

gewonnenen Parametern zu Mortalität, Geschlechterverhältnis und Reproduktion im weiteren Zeitraum von 100 Jahren (=20 Generationen) betrachtet wird. Dieses Szenario ist als Optimalzenario der fortgesetzten Ausbreitung anzusehen, da hier die nach der Literaturrecherche im internationalen Vergleich erhöhten Überlebensraten beibehalten werden, die für die Ausbreitungsphase einer Population typisch sind (Cubaynes et al. 2014, Smith et al. 2010). Mit steigender Populationsgröße und -dichte ist jedoch ein Rückgang des Reproduktionserfolgs beispielsweise aufgrund innerartlicher Konkurrenz oder Besiedlung von Räumen mit geringer Habitatqualität anzunehmen (vgl. Szenario 2). Dieser Effekt ist indirekt bereits im Modell enthalten, da hier eine erhöhte Mortalität abhängig von der Habitatqualität der Territorien integriert ist; die Werte wurden der multivariaten Überlebensanalyse entnommen (siehe Kap. 3.4).

**Szenario 2.** Die im Rahmen des Projekts durchgeführte Literaturrecherche zeigt, dass sich die Daten aus der Wolfspopulation in Deutschland von Mittelwerten zahlreicher Wolfspopulationen weltweit zu Überlebensraten je nach Altersklasse teils deutlich unterscheiden (siehe Kap. 5). So ist beispielsweise die Überlebensrate der adulten Wölfe im deutschen Datensatz höher als in vielen anderen beobachteten Populationen, bei denen es sich um gesättigte Populationen handelt. Um die mit zunehmender Sättigung zu erwartende Abnahme der Überlebensrate sowie die Ergebnisse der Literaturstudie bei der Modellierung zu berücksichtigen, wird daher in Szenario 2 die statistische Spannbreite der Ergebnisse der Literaturrecherche betrachtet (Tabelle 4).

Tab. 4: Umrechnung der reduzierten jährlichen Überlebenswahrscheinlichkeiten vom Referenzwert auf absolute jährliche Überlebenswahrscheinlichkeiten. Angegeben sind jeweils der Mittelwert sowie das 95 %-Konfidenzintervall.

Reduktion Überlebenswahrscheinlichkeit in % vom Ausgangswert	Überlebensrate Juvenile	Überlebensrate Subadulte	Überlebensrate Adulte
Ausgangswert	0.75 (0.70 - 0.81)	0.75 (0.66 - 0.85)	0.87 (0.84 - 0.91)
10 % Reduktion	0.68 (0.63 - 0.73)	0.68 (0.59 - 0.77)	0.78 (0.76 - 0.82)
18 % Reduktion	0.62 (0.57 - 0.66)	0.62 (0.54 - 0.70)	0.71 (0.69 - 0.75)
21 % Reduktion	0.59 (0.55 - 0.64)	0.59 (0.52 - 0.67)	0.69 (0.66 - 0.72)
22 % Reduktion	0.59 (0.55 - 0.63)	0.59 (0.51 - 0.66)	0.68 (0.66 - 0.71)
23 % Reduktion	0.58 (0.54 - 0.62)	0.58 (0.51 - 0.65)	0.67 (0.65 - 0.70)
25 % Reduktion	0.56 (0.53 - 0.61)	0.56 (0.5 - 0.64)	0.65 (0.63 - 0.68)

**Szenarien 3 und 4.** Bei Szenario 3 soll der Anteil der sich erfolgreich reproduzierenden Rudel von 0,88 (Standardszenario; Wert basierend auf Analyse der Daten aus Deutschland) auf 0,5 gesenkt werden. In Szenario 4 wird pro Generation ein zusätzlicher Verlust von 10 % der reproduzierenden Fähen (im Vergleich zu Szenario 1) angenommen. Die Reduktion des Reproduktionserfolgs in Szenario 3 bzw. der Verlust der Fähen in Szenario 4 kann durch verschiedene Ursachen erfolgen, etwa durch eine Verringerung der Beutetierdichten (bspw. Änderungen im Schalenwildmanagement, Krankheiten der Beutetierpopulation wie z. B. Afrikanische Schweinepest, Klimawandel), dichteabhängige Effekte in der Wolfspopulation oder Krankheiten in der Wolfspopulation (s. o.).

**Szenario 5: Katastropheneignisse.** Bei der Simulation von Katastropheneignissen kann nicht nur auf empirische Beobachtungen oder Messreihen zum Wolf zurückgegriffen werden, sondern es sind auch Ableitungen aus Meta-Studien zu anderen Tierarten hinzuzuziehen, die plausible Anhaltspunkte liefern für nach derzeitigem Stand der Wissenschaft nicht genau vorhersehbare Ereignisse. Nach Reed et al. (2003) sind Katastrophen extreme Umweltstörungen, die auf Populationen einwirken. Hierbei kann es sich um negative klimatische Perioden, Feuer, Flut, Krankheiten, Dürre und weitere Faktoren wie etwa reduzierte Beutetierdichte oder die Kombination dieser Faktoren handeln, die extreme Einwirkungen auf die Population haben (z. B. Ameca Y Juarez et al. 2012).

Reed et al. (2003) definieren ein Katastropheneignis in einer Population wie folgt: Verringerung der Populationsgröße in einem Jahr um mindestens 50 %. Zu Frequenz und Schwere solcher Katastrophen, die Wirbeltierpopulationen betreffen, führten sie eine Meta-Studie durch und ermittelten eine durchschnittliche Eintrittswahrscheinlichkeit von 0,147 pro Generation (Mittel aus zahlreichen Studien zu 88 Wirbeltierarten). Die Autor\*innen geben für den Wolf auf Basis einer Studie von Waite et al. (2007) eine etwas höhere Eintrittswahrscheinlichkeit von 0,2 pro Generation an, was bei einer Generationszeit von 5 Jahren bei Wölfen = 25 Jahren entspricht. Evidenz zum Auftreten von Katastropheneignissen in Wirbeltierpopulationen geben zudem u. a. Anderson et al. (2017) und Fey et al. (2015).

Da die Lebensbedingungen der von Waite et al. (2007) betrachteten Wolfspopulation in Indien und die Ursachen des Bestandseinbruchs nicht direkt auf Mitteleuropa übertragbar sind, wird hier auf den von Reed et al. (2003) ermittelten (etwas niedrigeren) Durchschnittswert (0,147 pro Generation) zurückgegriffen, was bei einer Generationszeit von 5 Jahren bei Wölfen = 34 Jahre bedeutet. Dafür spricht auch, dass nach den Autoren keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Häufigkeit von Katastropheneignissen zwischen den Hauptgruppen der Wirbeltiere oder den Ordnungen (z. B. Carnivora) feststellbar waren, sodass dieser Wert als „default value“ für die PVA-Modellierung dieser Gruppen verwendet werden kann.

Die Wahrscheinlichkeit, dass eine Population pro Jahr zu 50 % oder mehr ausstirbt, hängt nach Reed et al. (2003) stark und signifikant mit der Generationslänge des Organismus zusammen. Bei Arten mit längerer Generationsdauer war die Wahrscheinlichkeit eines Aussterbens in einem bestimmten Jahr geringer als bei Arten mit kürzerer Generationsdauer. Die Wahrscheinlichkeit eines Aussterbens ist also eine Funktion der lebensgeschichtlichen Merkmale der Art. Intrinsische, arteigene Einflüsse der Population sind über den Faktor Generationslänge also in die Berechnungen von Reed et al. (2003) eingegangen.

Der Schwellenwert von 50 % Populationsverlust in der Definition eines Katastropheneignisses ist eine generelle Konvention, aber statistisch mit der Eintrittswahrscheinlichkeit eines solchen Ereignisses verknüpft und sinnvoll gewählt. Populationsverluste von 33 % sind bereits

sehr viel häufiger (0,525 pro Generation), während Verluste von 75 % viel unwahrscheinlicher sind (0,032 pro Generation).

#### 6.4 Auswertegrößen

Aus den 100 Wiederholungen per Szenario wurden folgende Auswertegrößen ermittelt: Populationswachstumsrate *lambda* ( $\lambda$ ), Aussterbewahrscheinlichkeit in 100 Jahren, sowie die räumliche Ausdehnung und Anschluss an Nachbarländer und deren Populationen.

*Populationswachstum ( $\lambda$ ):* Das Populationswachstum wurde auf der Grundlage der Anzahl an Territorien zum Zeitpunkt t und t+1 geschätzt (Gleichung 1).

$$\lambda = \frac{N_{t+1}}{N_t} \quad (\text{Gleichung 1})$$

Bei diesem Maß steht ein Wert von 1 für eine stabile Individuen-Anzahl, während Werte unter 1 für eine abnehmende Anzahl und Werte über 1 für eine zunehmende Anzahl stehen. Um mehrere Phasen während der 100 Jahre der Simulation zu berücksichtigen, wurde das Wachstum an Territorien für vier aufeinanderfolgende Zeiträume von 25 Jahren errechnet. Auf diese Weise konnten (auch) Änderungen der Territorien-Anzahl zu verschiedenen Zeitpunkten während der Simulationen ermittelt werden.

*Wahrscheinlichkeit des Aussterbens ( $P_{ext}$ ):* Eine Simulation galt als ausgestorben, wenn am Ende des simulierten Zeitraums kein Individuum mehr am Leben war. Zur Schätzung der Wahrscheinlichkeit des Aussterbens in jedem Szenario wurde die Anzahl der Wiederholungen mit lebenden Individuen ( $N_{rep_a}$ ) gegenüber der Gesamtanzahl an Wiederholungen (= Simulationen mit lebenden Individuen  $N_{rep_d}$  + Simulationen mit ausgestorbenen Populationen  $N_{rep_a}$ ) am Ende des Simulationszeitraums verwendet (Gleichung 2).

$$P_{ext} = \frac{N_{rep_a}}{N_{rep_d} + N_{rep_a}} \quad (\text{Gleichung 2})$$

Die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens wurde nur einmal pro Szenario berechnet, aber in Kombination mit den Schätzungen der Wachstumsrate verwendet, da Populationen mit negativem  $\lambda$  in der Zukunft immer noch vom Aussterben bedroht sein werden, auch wenn der Zeitrahmen dafür länger sein kann als die 100 Jahre, die in den Simulationen verwendet wurden.

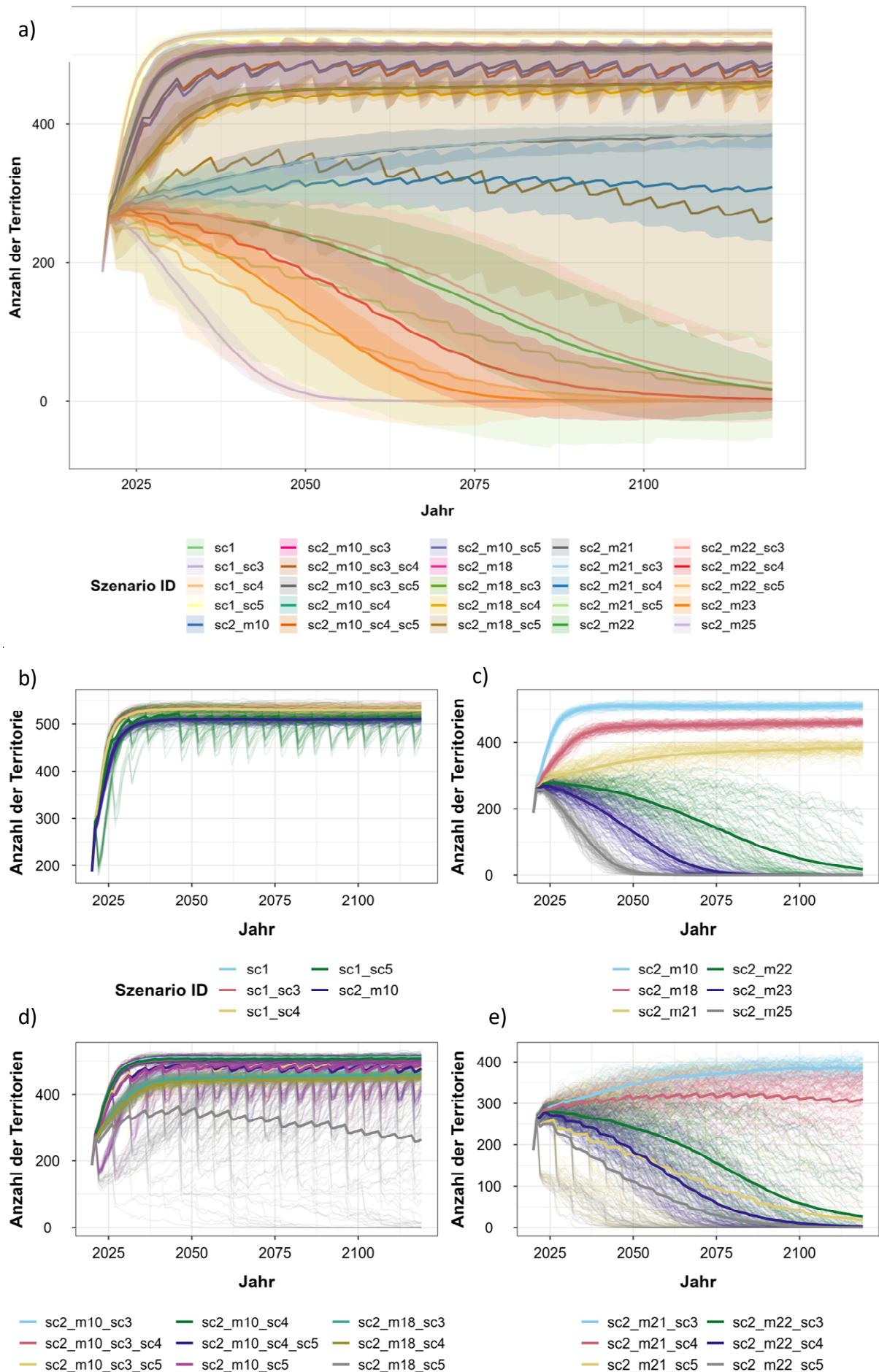
*Räumliche Ausdehnung:* Schließlich wurde die räumliche Ausdehnung der Wolfspopulation ermittelt, um die Populationsdichte und -ausbreitung innerhalb Deutschlands sowie die Vernetzung mit benachbarten Regionen zu berücksichtigen. Dieses Maß wurde aus den räumlichen Koordinaten der Territorien mit Reproduktion gewonnen. Für jedes Szenario wurde eine Dichtekarte aus 100 simulierten Wiederholungen erstellt, die die Territorien über alle Wiederholungen hinweg aufsummieren und zwischen 0 und 1 skalierte. In dieser Dichtekarte stehen höhere Werte für Territorien, die in vielen Simulationen besetzt waren, während niedrigere Werte für Territorien stehen, die nur in wenigen Simulationen besetzt waren - z. B. bedeutet ein Wert von 0,01, dass das Gebiet in einer der Simulationen besetzt war, während ein Wert von 1 bedeuten würde, dass das Gebiet in allen Simulationen besetzt war.

## 6.5 Ergebnisse der Modellprojektionen

Die Ergebnisse der Szenarien zeigen deutlich, dass die Überlebenswahrscheinlichkeit die größte Auswirkung auf die Population hatte. Bei hoher Überlebenswahrscheinlichkeit konnte die theoretisch maximale Anzahl an Territorien in Deutschland bereits nach wenigen Jahren erreicht werden (Abb. 9a); diese liegt bei ca. 550 Territorien und ergibt sich aus dem Schwellenwert der Habitatemgnung für die Etablierung von Territorien. Der Unterschied zu den ca. 700 ermittelten potentiellen Territorien in Deutschland auf Basis der statischen Habitat-karte (Kramer-Schadt et al. 2020) liegt darin begründet, dass in diesem Modell mit dem 8 km Radius gearbeitet und keine Überlappung der Territorien zugelassen wurde. Im Gegensatz zur statischen Habitat-karte, die Rasterzellen, die für Territorien geeignet sind, maximal dicht ge-packt und daher optimal belegen kann, ergeben sich bei der dynamischen Belegung von ‚runden‘ Territorien Lücken, so dass die Territorienanzahl hier insgesamt geringer ausfällt.

Szenarien mit der Referenz-Überlebenswahrscheinlichkeit aus den demografischen Analysen (sc1; Tabelle 3) sowie einer Verringerung der Überlebenswahrscheinlichkeit um bis zu 10 % (sc2m10) ermöglichen es der Population, die maximale Anzahl potenzieller Territorien in der Simulation innerhalb weniger Jahre zu erreichen (Abb. 9b). Bei einer Verringerung der Überlebenswahrscheinlichkeit um 18 % (sc2m18) gegenüber den Basiswerten nahm die Population im Vergleich zur Ausgangspopulation von 2020/21 zwar immer noch zu, erreichte aber nicht mehr das potenzielle Maximum an Territorien (Abb. 9c, d). Die Grenze für eine stabile Population lag bei einer Verringerung um 21 % gegenüber den Referenzwerten der demografischen Analysen (sc1), was einer durchschnittlichen jährlichen Mortalität von ca. 40 % bei Juvenilen und Subadulten bzw. ca. 30 % bei Adulten entspricht (Tabelle 4). Bei diesen Werten näherte sich die Population nicht mehr dem theoretischen Maximum besetzter Territorien, sondern blieb bei niedrigen Zahlen stabil, wenn keine anderen Auswirkungen hinzukamen (Abb. 9c). In Verbindung mit Effekten wie weniger Reproduktion oder vermehrtem Sterben von Weibchen bzw. Katastrophen kommt es zum Aussterben der Population (Abb. 9e).

Abb. 9: Entwicklung der Anzahl der Territorien mit potentieller Reproduktion (keine Territorien einzelner Wölfe) in der deutschen Wolfspopulation unter verschiedenen Szenarien. Die dicken Linien stellen den durchschnittlichen Wert der einzelnen Szenarien dar. Siehe Tabelle 3 für eine detaillierte Erläuterung der Szenario-ID. a) Das helle Band zeigt das 95 %-Konfidenzintervall über die 100 Simulationen. b - e) Die dünnen Linien stellen die einzelnen Wiederholungen pro Szenario dar. b) Szenario 1 mit den Kombinationen sc3, sc4 und sc5 sowie sc2 mit einer Verringerung der Überlebenswahrscheinlichkeit um 10 %. c) Szenario 2 mit einer kontinuierlichen Verringerung der Überlebenswahrscheinlichkeit (lokale Sensitivitätsanalyse). d) Kombinationen von Szenario 2 mit zusätzlicher Reduktion der Reproduktion (sc3), dem Überleben von Weibchen (sc4) sowie Katastrophen. e) Kritische Überlebenswahrscheinlichkeit und ihre Kippunkte in Kombination mit Szenarien 3-5.



Sobald die Mortalität von Adulten weiter stieg oder sich die Reproduktionswahrscheinlichkeit verringerte (sc3-sc5), waren kritische Kippunkte erreicht und die Territorienentwicklung über die Zeit wurde stochastisch, d. h. Aussterbeereignisse traten häufiger ein. Während Szenario 3 (verringerte Reproduktion) kaum Auswirkungen auf die Territorienentwicklung zu haben scheint, haben Szenario 4 (Verringertes Überleben reproduzierender Weibchen) und 5 (Katastrophenszenario) erhebliche Auswirkungen, die die Stabilität der Territorienentwicklung in allen Fällen verringern. Szenario 5 hat die stärksten Auswirkungen und beeinträchtigt die langfristige Stabilität der Population, wenn die Referenz-Überlebenswahrscheinlichkeit um 18 % oder mehr verringert wird.

Diese Auswirkungen sind auch in den Analysen der Wachstumsrate *lambda* deutlich sichtbar (Abb. 10). Die Ergebnisse zeigen, dass die Population in den ersten 25 Jahren der Simulationen bis zu einer Verringerung des Überlebens von 18 % zunimmt und dann bei den Zahlen stabil wird, die nach der ersten Wachstumsperiode erreicht wurden. Wenn jedoch Szenario 5 zu Szenario 2 mit einer Verringerung des Überlebens von 18 % kombiniert wird (sc2\_m18\_sc5), verschieben sich die *lambda*-Werte, die in der ersten Periode noch > 1 liegen (Zunahme), aber in der zweiten Hälfte der Simulation, also der dritten und vierten Periode, auf Werte < 1 (Abnahme der Territorien) absinken. Diese Tendenz deutet auf eine Population hin, die auf das Aussterben zusteuert, wenn sie in die Zukunft projiziert wird. Dieser Effekt ist stärker, wenn Szenario 5 mit Szenario 2 und 21 % Verringerung der Überlebenswahrscheinlichkeit kombiniert wird (sc2m21\_sc5). Szenario 4 zeigt ebenfalls eine abnehmende Tendenz am Ende der Simulation in Kombination mit Szenario 2 und einer Verringerung der Überlebenswahrscheinlichkeit um 21 % (sc2m21\_sc4), d. h. kritische Kippunkte sind hier bei geringfügiger Änderung schnell erreicht, und die Population stirbt aus. Gleichzeitig zeigt sich die Zunahme an Unsicherheit in der Modellprognose mit größer werdendem Konfidenzintervall um *lambda* (Abb. 10).

Die Aussterbewahrscheinlichkeit über alle Szenarien und 100 Wiederholungen ist in Tabelle 5 zusammengefasst. Hierbei zeigt sich zusammenfassend, dass die hohen Referenz-Überlebenswahrscheinlichkeiten (Szenario 1) selbst in Kombination mit verringrigerter Reproduktion oder Verlust reproduzierender Weibchen (sc1\_sc3, sc1\_sc4, sc1\_sc5) zu keinem Aussterben in den Simulationen geführt haben, auch nicht in Mehrfachkombinationen (sc1\_sc3\_sc4\_sc5). Auch die Kombinationen der Szenarien mit einer Verringerung der Überlebenswahrscheinlichkeit von 10 % bzw. 18 % führte zu keinem Aussterbeereignis in den Simulationen (Abb. 10). Allerdings deutet sich in dem Katastrophenszenario (sc5) bereits an, dass es zu starken Schwankungen in der Populationswachstumsrate kommen kann. Die Überlebenswahrscheinlichkeit ist dabei das Zünglein an der Waage. Sobald der kritische Kippunkt erreicht ist, der bei einer absoluten Überlebenswahrscheinlichkeit der Adulten um den Wert 0,7 liegt (zwischen sc2\_m18 und sc2\_m21), kann sich die Populationentwicklung sehr schnell in einen negativen Trend umwandeln und die Population aussterben. Kommen dann weitere unvorhergesehene Ereignisse wie Katastrophen dazu, ist die Population nicht mehr lebensfähig.

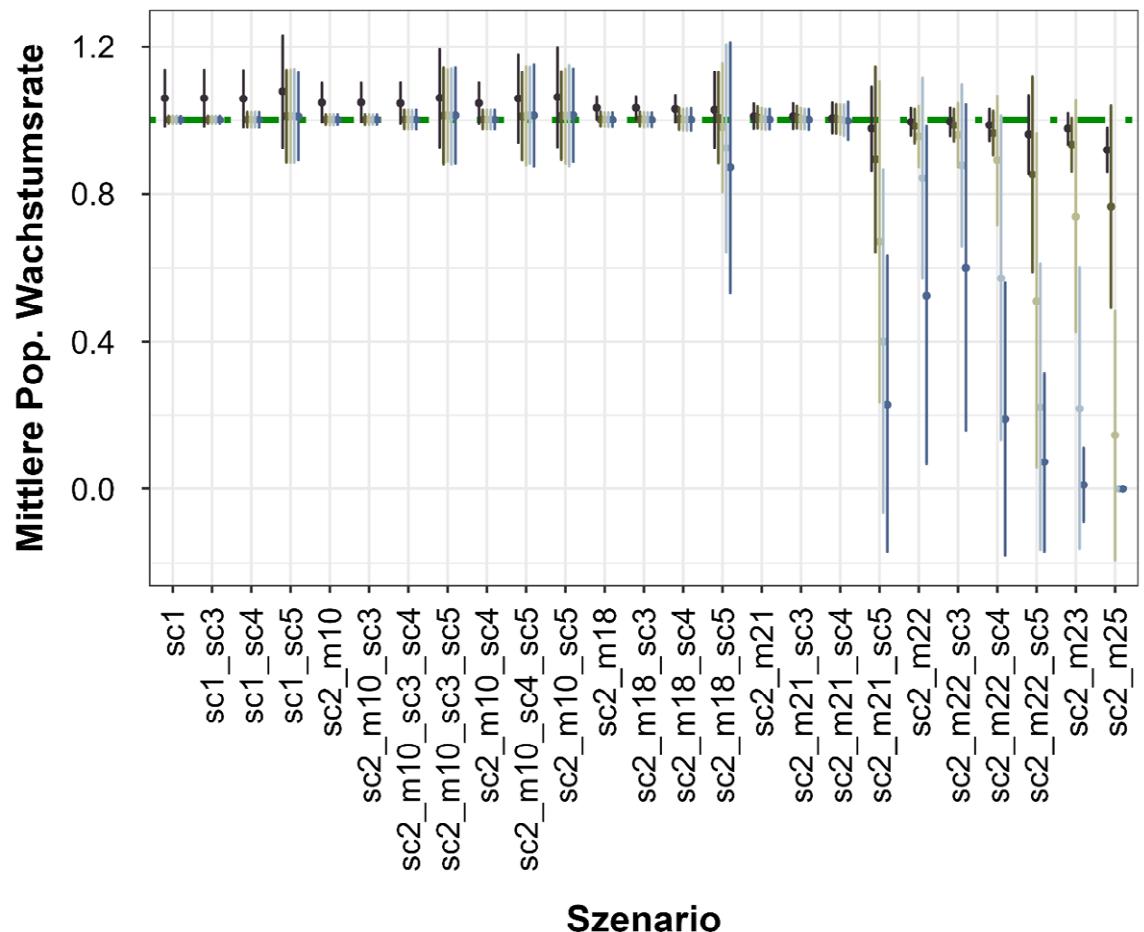


Abb. 10: Wachstumsraten ( $\lambda$ ) für die simulierten Szenarien, unterteilt in Zeiträume von 25 Jahren. Szenarien 3-5 sind per Definition jeweils mit Szenario 1 oder 2 kombiniert. Die gestrichelte grüne Linie steht für einen Wert von 1 oder eine stabile Population. Werte oberhalb der grünen Linie stehen für eine wachsende Anzahl an Territorien und Werte unterhalb der grünen Linie für eine abnehmende Anzahl an Territorien.

Tab. 5: Aussterbewahrscheinlichkeit in 100 Jahren und über 100 Wiederholungen. Die erste Zeile bezieht sich auf die Basis-Szenarien, in denen nur die Überlebenswahrscheinlichkeit prozentual zum Ausgangswert reduziert wurde (sc1 oder sc2), die folgenden Zeilen beziehen sich auf Kombinationen der Szenarien 3-5 mit den jeweiligen Überlebenswahrscheinlichkeiten über alle Altersklassen.

Szenario	sc1	sc2_m10	sc2_m18	sc2_m21	sc2_m22	sc2_m23	sc2_m25
sc1 or sc2	0	0	0	0	71	100	100
sc3	0	0	0	0	66	100	100
sc4	0	0	0	1	95	100	100
sc5	0	0	0	84	98	100	100

Eine wichtige Erkenntnis bei allen Simulationsläufen, in denen die Population auch mit hoher Wahrscheinlichkeit ausstarb, ist der Fakt, dass die Populationen durch die hohe Überlebenswahrscheinlichkeiten der vorangegangenen 15 Jahre einen ‚demografischen Puffer‘ bzw. Überschuss von mehreren Jahren haben, in der die Population scheinbar weiterhin ansteigt. Dies ist zum Beispiel bei Szenario 2 mit einer um 22 % verringerten Überlebenswahrscheinlichkeit sehr deutlich (Abb. 11). Obwohl die Population im Laufe der simulierten Zeit abnimmt, gibt es zu Beginn noch einen Puffereffekt, bei dem die Anzahl der Territorien stabil bleibt bzw. sogar leicht ansteigt, und erst 20 Jahre nach dem Eintritt des Effekts (erhöhte Mortalität) wird der Rückgang der Population deutlich.

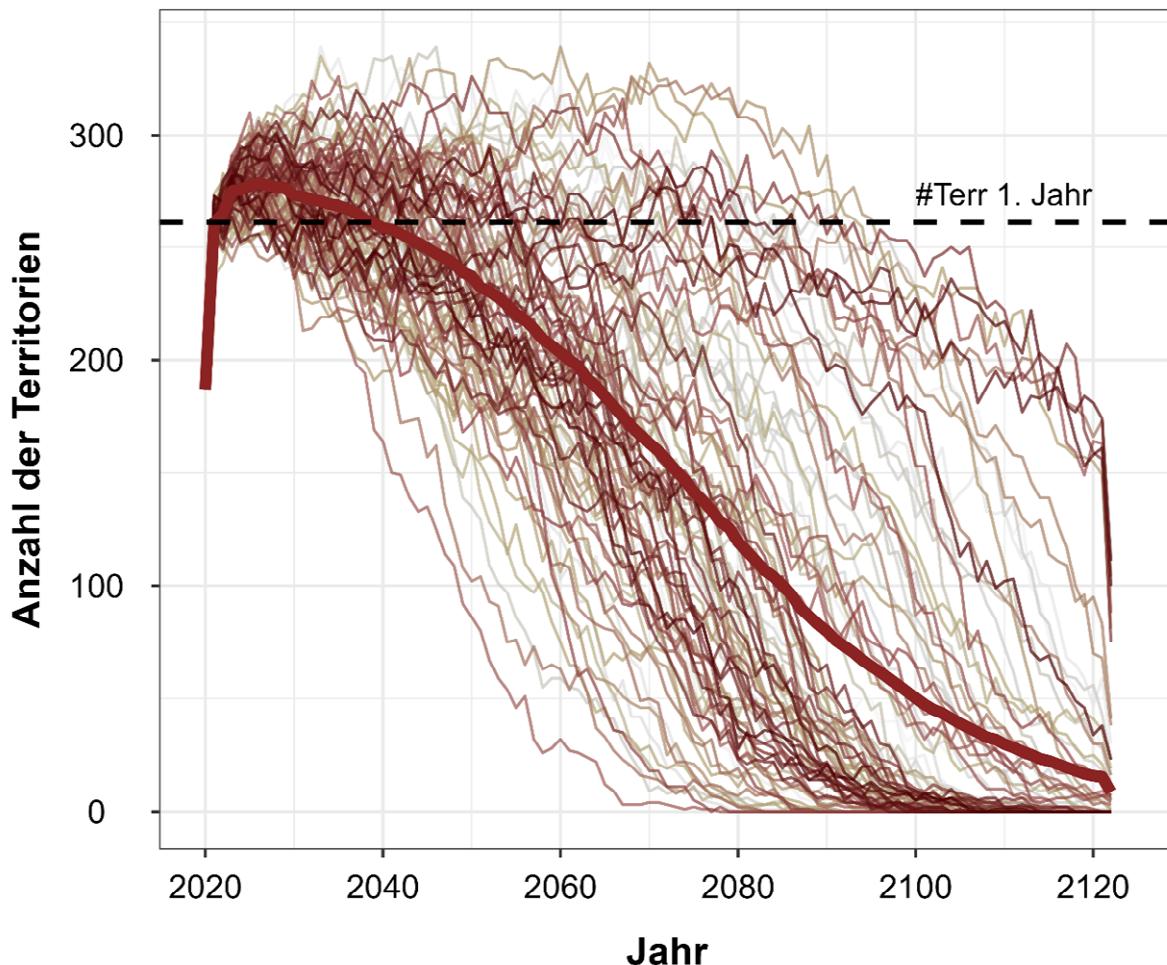
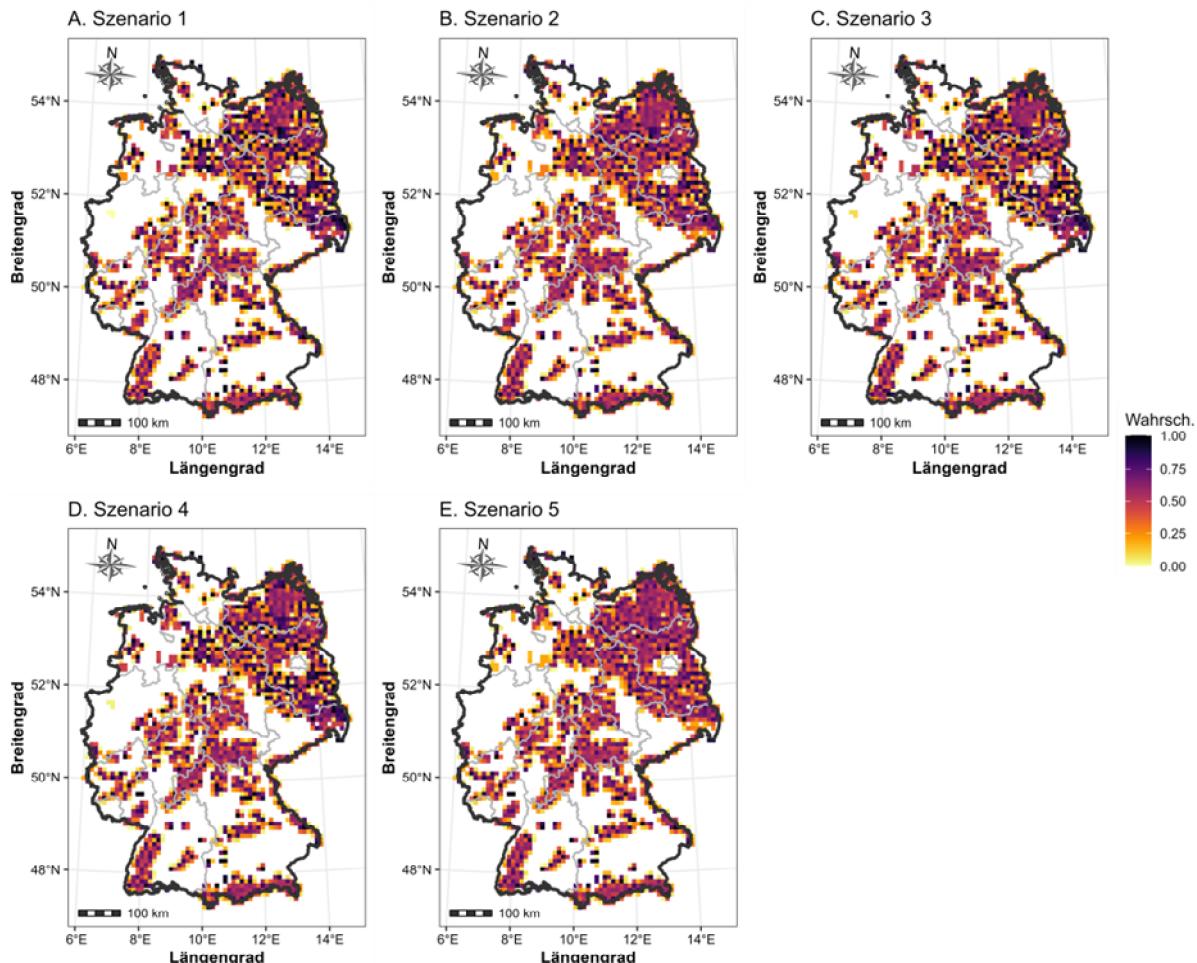


Abb. 11: Anzahl der Territorien mit potentieller Reproduktion im Laufe der Jahre für die simulierte Population unter Szenario 2 mit 22 % erhöhter Sterblichkeit. Die dicke Linie stellt das durchschnittliche Ergebnis dar, die dünnen Linien sind die einzelnen Wiederholungen des Szenarios. Die gestrichelte horizontale schwarze Linie stellt die Anzahl der Territorien im ersten Jahr der Simulation als Referenz dar.

Die räumliche Ausbreitung der Population entwickelt sich im Laufe der Jahre parallel zur Zunahme der Territorien (Abb. 12a). Die Szenarien mit gesättigten Populationen nahe dem theoretischen Maximum (gegeben durch das Habitatmodell) gewährleisten die Konnektivität zu Territorien in Grenzregionen, wo es Wolfspopulationen aus anderen Ländern gibt.

Mit zunehmender Mortalität dünnen sich die Territorien aus, wobei zuerst die Gebiete im Süden und Westen des Landes verloren gehen. In allen Szenarien ist das nordöstliche Gebiet Deutschlands dasjenige, das die höchste Dichte oder die letzten bestehenden Gebiete behält (Abb. 12b). Dies liegt an der Initialisierung der Population mit der räumlichen Konstellation des Monitoringjahrs 2020/2021 als Ausgangslage.

a)



b)

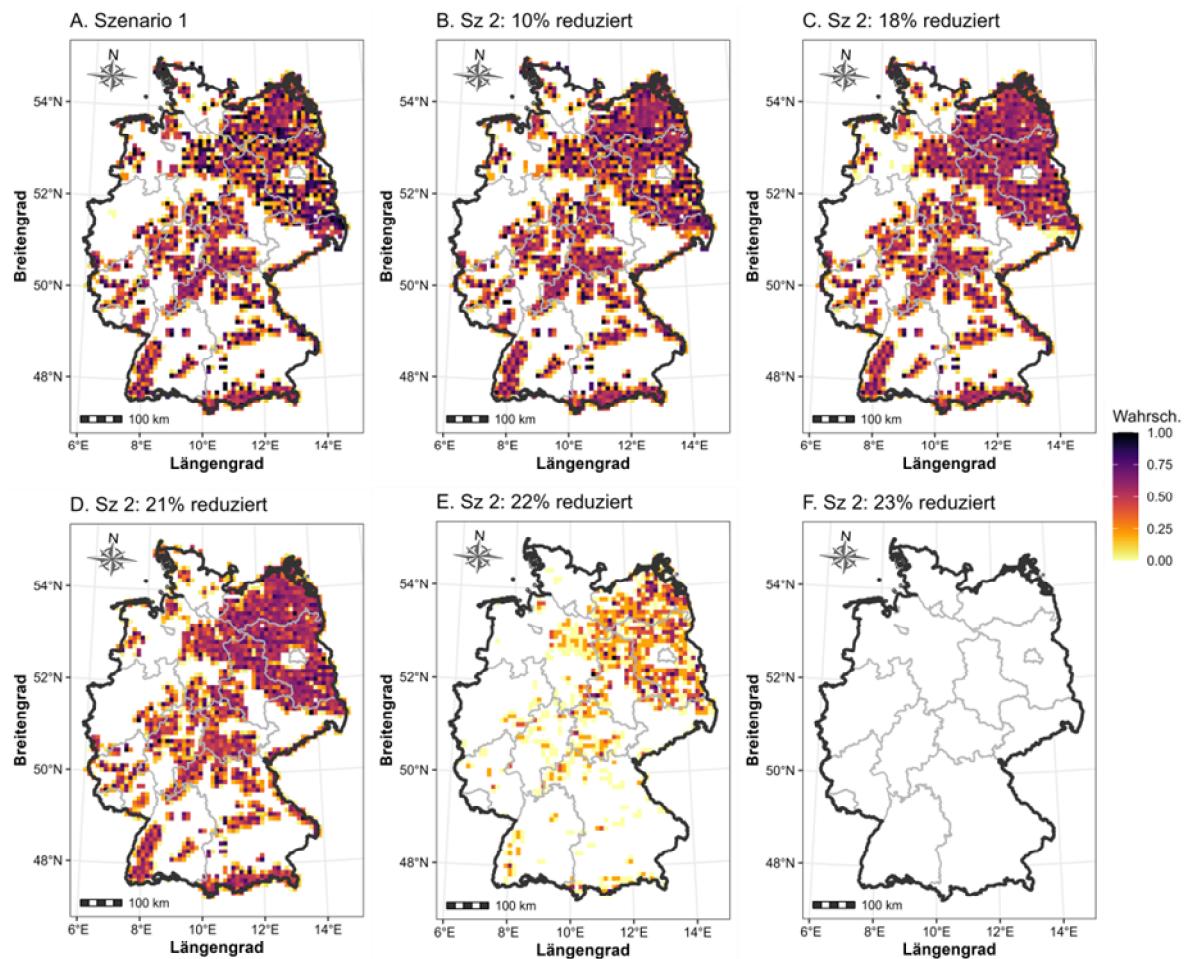


Abb. 12: Wahrscheinlichkeit der Territorienbelegung nach 100 Jahren und 100 Simulationen. Die Farbskala gibt die Wahrscheinlichkeit an, wie häufig über alle Simulationen eine Rasterzelle mit einem Territorium belegt war. a) Die fünf Basis-Szenarien (Szenario 2 mit 10 % Reduktion Überlebenswahrscheinlichkeit; Szenarien 3-5 in Kombination mit Szenario 1). b) Szenario 2 mit kontinuierlicher Reduktion der Überlebenswahrscheinlichkeit

## 7 Diskussion

Zum ersten Mal wurde durch diese Studie eine demografische Analyse aller über die letzten 18 Jahre in Deutschland gesammelten Wolfsdaten durchgeführt und mit einer Populationsgefährdungsanalyse verknüpft, die breit aufgestellte Szenarien zu Mortalität und Reproduktion inklusive Katastrophenereignissen getestet hat.

### 7.1 Datengrundlagen und Methoden und deren Güte bzw. Limitierungen

Um bestmöglich auf die Besonderheiten der Wolfsbiologie wie das Abwanderungsverhalten in Bezug zur Habitatempignung reagieren zu können, wurde ein eigens für die Situation in Deutschland zugeschnittenes Modell entwickelt. Vorteil des selbst programmierten PVA-Modells ist, dass es räumlich ist und im Forschungsvorhaben somit das Abwanderungsverhalten im Raum realistisch abgebildet werden konnte. Das heißt, die Individuen werden nicht – wie in vereinfachten Modellen – mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit über eine gewisse Distanz verschoben, ungeachtet dessen, welche Habitatempignung dieser Distanz zugrunde liegt, sondern sie wandern im vorliegenden Modell tatsächlich nach bestimmten Verhaltensregeln von Rasterzelle zu Rasterzelle. Somit ist ein wichtiger Bestandteil der vorliegenden Studie die räumliche Grundlage des Habitatmodells, welche mit unabhängigen Telemetriedaten erstellt wurde und so das Ausbreitungsgeschehen der Population verfolgen kann. Das Fehlen des Landschaftsbezugs wird in Populationsmodellen häufig kritisiert (Macdonald & Rushton 2003, McIntire et al. 2007). Gerade der Bezug zur Habitatqualität führt in dem hier verwendeten Modell zur dichteabhängigen Regulation, ohne dass Kapazitätsgrenzen vorgegeben werden müssen. Zwar sind durch die Habitatempignung Kapazitätsgrenzen vorgegeben, jedoch werden die Territorien in jeder Simulation immer wieder anders belegt, so dass die räumliche Variabilität der Territorienbelegung berücksichtigt wird. Aufgrund fehlender Daten aus Deutschland konnten keine Beutetierdichten einbezogen werden. Derzeit ist davon auszugehen, dass in allen Gebieten genügend Beutetiere vorhanden sind, um eine Besiedlung durch Wölfe zu erlauben. Es wurde versucht, etwaige zukünftige negative Entwicklungen der Beutetervorkommen und Beutetierdichten bei der Erstellung der Szenarien zu berücksichtigen.

Zudem wurde die Überlebenswahrscheinlichkeit an die Habitatempignung geknüpft, wohingegen generische PVA-Modelle wenig Flexibilität bezüglich unterschiedlicher Raum-Zeit-Skalen erlauben. Zusätzlich muss man bei nicht-räumlichen Modellen Kapazitätsgrenzen von Subpopulationen bzw. Individuaustauschraten annehmen, was bei dem hier in Anwendung befindlichen Modell nicht der Fall war (s. u.). Hier sind die Austauschraten emergente Eigenschaften des Modells, genauer gesagt des Zusammenspiels von Landschaftskonfiguration, Habitatempignung, Bewegungsverhalten und Überlebenswahrscheinlichkeit. Im Modell versuchen Wolfsindividuen zwar, eine einmal eingeschlagene Richtung mit hoher Wahrscheinlichkeit beizubehalten. Stoßen sie allerdings auf Hindernisse z. B. in Form von geringer Habitatempignung, so ändern sie ihre einmal eingeschlagene Hauptrichtung. Dies erklärt, warum das Modell sehr plausibel die Populationsausbreitung innerhalb Deutschlands mit dem markanten Muster von Ost nach West erklären konnte. Austauschraten mit anderen Wolfspopulationen außerhalb Deutschlands wurden als äquivalent eingestuft, d. h. Zu- und Abwanderung z. B. zwischen Deutschland und Polen gleichgesetzt.

Die demografische Analyse auf der Basis der Monitoringdaten erlaubte es, die PVA auf eine solide Datenbasis zu stellen (Kap. 4). Dies ist ein großer Vorteil gegenüber PVAs, die einen

breiten Bereich von unbekannten Parameterwerten simulieren müssen und große Unsicherheiten in der Interpretation der Ergebnisse haben. Unsicherheiten der Modellstruktur konnten durch die angepassten raum-zeitlich flexiblen Prozesse weitgehend ausgeräumt werden. Ein weiterer Vorteil des räumlichen Modells ist, dass anhand empirischer Daten – also anhand der Ausbreitung der Population über die letzten 15 Jahre – das Modell getestet und validiert werden konnte. Die Sensitivitätsanalyse zeigte eine gute Übereinstimmung der gewählten Parameter mit der tatsächlichen Ausbreitung. So konnten Parameter-unsicherheiten sowie strukturelle Unsicherheiten in den Modell-Prozessen bezüglich der Prognosen reduziert werden. Generell ist die strukturelle Unsicherheit (*sensu* Burgman & Possingham 2000) gering, da über die Biologie der Wölfe viel bekannt ist. Durch die demografische Datenanalyse und Modell-Kalibrierung konnte das Vertrauen in das Modell und seine Parameter erhöht, also auch die Parameterunsicherheit verringert werden.

## 7.2 Demografische Daten im internationalen Kontext

Die errechneten demografischen Werte liegen bis auf die über dem Median liegende Überlebenswahrscheinlichkeit der Adulten mit 0,87 im Bereich dessen, was aus weltweiten Studien bekannt ist (0,75 je für Subadulte und Jungwölfe; siehe Kap. 4 und 5). Auch andere PVA-Modelle arbeiten mit ähnlichen Werten. Beispielsweise hat Chapron et al. (2003) basierend auf einer weltweiten Literaturanalyse eine Überlebenswahrscheinlichkeit für Welpen und Juvenile zwischen 0,55 und 0,85 angenommen, für Subadulte mit Dispersern zwischen 0,45 und 0,85, und für Adulte zwischen 0,65 und 0,85. Diese Werte gleichen unserer Literaturstudie (siehe Kap. 5) und decken auch genau die Überlebenswahrscheinlichkeiten der deutschen Wolfspopulation ab, was ein zusätzlicher Plausibilitäts-Check bzw. eine Absicherung der Ergebnisse ist. Hierbei muss beachtet werden, dass sich die deutsche Wolfspopulation über die letzten 15 Jahre in der Expansion befunden hat und daher die Überlebenswahrscheinlichkeiten eher hoch sind im Vergleich zu Populationen, die nicht mehr einer Ausbreitung unterliegen. Auch sind häufig die Methoden im Feld sowie Analysemethoden nicht vergleichbar, wodurch es auch zu Verzerrungen bei Vergleichen mit Literaturdaten kommen kann.

Interessant ist der Vergleich der demografischen Ergebnisse mit einer Studie des Instituts für Wildbiologie und Jagdwirtschaft (IWJ) der Universität Wien (Griesberger et al. 2022), die ein nicht-räumliches Modell ebenfalls für Deutschland beinhaltet und zum Teil dieselben Daten der DBBW verwendet hat. Die Wahrscheinlichkeit, dass ein territoriales Paar Nachwuchs erzeugt, liegt bei der IWJ-Studie laut DBBW-Daten bei 0,78, bei der vorliegenden Studie aber bei 0,88, da die ersten Jahre der Wolfsausbreitung in Deutschland mit einer geringen Anzahl an Territorien für die Berechnung des gewichteten Mittelwertes heruntergestuft wurden. Außerdem zählen Paare im ersten Jahr ihrer Etablierung noch nicht zu potentiell reproduzierenden Einheiten und wurden nach Absprache mit den Expert\*innen der DBBW aus der Berechnung ausgeklammert. Dies liegt darin begründet, dass die Reproduktion im Mai stattfindet und erst für das nach der Neuetablierung folgende Monitoringjahr gerechnet wird. Das Maximalalter wurde in der IWJ-Studie mit 15 Jahren angesetzt, in den Ergebnissen dieser Studie lag das maximale Überlebensalter bei 12,7 Jahren.

Das IWJ errechnete aus den auf der DBBW-Webseite zugänglichen Territorien-Daten eine mittlere Anzahl an Welpen pro Territorium mit Reproduktion von 4,60 Welpen. Dieser Wert ist etwas höher als in diesem Forschungshaben mit 4,03 Welpen, was daran liegt, dass nach Absprache mit den Expert\*innen des Monitorings Würfe mit mehr als 10 Welpen ausgeschlos-

sen wurden, da sie nicht einem bestimmten Weibchen zugeordnet werden konnten. Allerdings sind dies keine exakten Wurfgrößenangaben, sondern Mindestzahlen. Da in der Studie des IWJ explizit Welpen ab Geburt modelliert wurden, wurde hier eine aus Literaturangaben erhöhte mittlere Wurfgröße von 6,1 angenommen (nach Bauduin et al. 2020). Dafür ist in diesem Modellieransatz auch die Mortalität in den ersten 6 Monaten mit 50 % höher als in unserer Studie, aber letztendlich deckungsgleich, was den Übertritt in das nächste Lebensstadium angeht, also  $\sim 3$  Wolfsindividuen. In der vorliegenden Studie wird von  $\sim 4$  Welpen ausgegangen, die mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,75 die nächste Altersklasse erreichen, also auch 3 Jungwölfe, die in die Klasse der Jähringe bzw. Subadulten wechseln.

Für Letztere wurden in der IWJ-Studie Überlebenswahrscheinlichkeiten zwischen 0,82 und 0,60 angenommen; der errechnete Wert in dieser Studie liegt mit 0,75 genau in diesem Bereich. Anders als in dieser Studie wurde in der IWJ-Studie das Lebensstadium der Disperser (Abwanderer) von der Altersklasse der Jähringe bzw. Subadulten getrennt und mit einer geringeren Überlebenswahrscheinlichkeit von 0,69 modelliert. In der vorliegenden Studie sind diese beiden Lebensstadien nicht getrennt. Wandern Subadulte ab, ergibt sich für jeden Wolf basierend auf Geschlecht, Jahreszeit und der bei der Abwanderung zugrunde liegenden Habitatemperatur pro Aufenthaltsort eine leicht veränderte Überlebenswahrscheinlichkeit, die in der Jahressumme dem eingangs errechneten Basiswert entspricht, sich aber auf die räumliche Expansion der Population auswirken kann. Die unterschiedliche Überlebenswahrscheinlichkeit von Wölfen in den verschiedenen Jahreszeiten entspricht auch Ergebnissen demografischer Analysen der italienischen Wolfspopulation (Marucco et al. 2009).

Die Überlebenswahrscheinlichkeit der Adulten liegt in Deutschland mit 0,87 sehr hoch und liegt über den Werten der expandierenden italienischen Alpenpopulation vor 15 Jahren mit 0,82 (Marucco et al. 2009). Dies ist zuallererst eine gute Nachricht, zeigt sie doch, dass in Deutschland die naturräumlichen Gegebenheiten noch keine Begrenzung darstellen und auch der Tod im Straßenverkehr – mit 76 % die bisher häufigste Todesursache von Wölfen in Deutschland, deren Todesursache bekannt ist (DBBW Statusbericht Wolf 2021/22) – die Populationsentwicklung zumindest in den bisher von Wölfen besiedelten Gebieten wenig beeinträchtigt. Auch kann man davon ausgehen, dass die sogenannte ‚kryptische Mortalität‘, die meist auf illegale Tötungen zurückgeführt wird (Liberg et al. 2012, 2020; Sunde et al. 2021), in Deutschland verhältnismäßig niedrig ist. Die offizielle Statistik illegaler Tötungen wird mit ca. 10 % angegeben (DBBW Statusbericht Wolf 2021/22). In Dänemark hingegen wurden jährliche Überlebenswerte für die Individuen zwischen 0,48 – 0,54 errechnet (Sunde et al. 2021); diese Werte sind so gering, dass die dänische Wolfspopulation lediglich vorhanden ist, weil sie durch zuwandernde Tiere aus der deutschen Wolfspopulation gespeist wird. Im Vergleich dazu liegt die mittlere Überlebenswahrscheinlichkeit der deutschen Population des Wolfsbestandes in dieser Studie bei 0,81. Jährliche Überlebenswerte mit einer errechneten hohen Rate kryptischer Mortalität (Liberg et al. 2012) liegen im Vergleich bei 0,76 in Schweden (Liberg et al. 2020) und 0,57 - 0,69 in Finnland (Suutarinen & Kojola 2017), was vor allem in Finnland vor einigen Jahren zu einem Populationsrückgang geführt hat.

### 7.3 Zukunftsszenarien

Es konnte im Rahmen dieser Studie ein klarer Kippunkt für die Überlebensfähigkeit der Population festgestellt werden, die bei Adulten bei ca. 0,7 jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit lag, also wenn über lange Zeiträume hinweg die jährlichen Überlebensraten derart niedrig liegen. Dieser Wert deckt sich sehr gut mit Ergebnissen aus anderen Studien.

Zum Beispiel hat Fuller (1989) eine Überlebensrate von nur 0,65 über alle Altersklassen als Schwellenwert für das Aussterben einer Wolfspopulation ermittelt, Chapron et al. (2003) von 0,68 und die Autor\*innen des IWJ-Berichtes (Griesberger et al. 2022) ebenso einen Wert um 0,7. Die maximale Verlustrate sollte laut amerikanischer Studien möglichst unter 29 % liegen (also die Überlebensrate > 70 %), die nachhaltige Gesamt mortalität 34 % nicht überschreiten (also die Überlebensrate > 66 % liegen; Adams et al. 2008; Fuller et al. 2003); hier ist zu beachten, dass dies über die gesamte Population und nicht nur die Adulten berechnet wurde. Interessanterweise decken sich diese Werte auch mit denen anderer Großkarnivoren, z. B. dem Luchs (*Lynx lynx*) in Deutschland (Heurich et al. 2018); auch hier waren Populationen mit einer jährlichen Überlebenswahrscheinlichkeit der adulten Individuen < 0,7 nicht lebensfähig.

Bezüglich der Altersklasse der Welpen kam die IWJ-Studie zu dem Schluss, dass die Erhöhung der Welpenmortalität von 50 % auf 76 %, also einer Überlebenswahrscheinlichkeit von nur 0,24 pro Jahr, zu einem negativen Populationswachstum führen würde (Griesberger et al. 2022). Dies konnte mit der vorliegenden Studie nicht direkt verglichen werden, da hier das Überleben der Welpen nur in dem Katastrophenszenario 5 reduziert war, welches nur alle 34 Jahre auftritt, und nicht auf solch geringe Werte wie in der IWJ-Studie reduziert wurde. In der vorliegenden Studie zeigte dieses Szenario 5 auch nur dann negative Trends, wenn es mit einer über Jahre konstant reduzierten Mortalität der Adulten kombiniert wurde (z. B. Szenario 2 sc2m18). Auch eine Reduktion des Anteils der erfolgreichen Reproduktionen (Reproduktionswahrscheinlichkeit Szenario 3), die einen ähnlichen Effekt wie eine Reduktion von Welpen hätte, zeigte in der vorliegenden Studie nur sehr geringe Effekte, weil das Überleben der Adulten der entscheidende Punkt ist. Allerdings wurde, wie bereits erwähnt, in dieser Studie nicht mit so geringen Überlebensraten für Welpen wie in der IWJ-Studie gerechnet und auch nicht in anderen PVAs (Bauduin et al. 2020, Chapron et al. 2003). Generell ist daher bei Vergleichen solcher Studien mit den hier vorliegenden Ergebnissen zu beachten, dass andere PVAs wesentlich niedrigere Überlebenswahrscheinlichkeiten nutzen als in den vorliegenden Szenarien.

Es ist grundsätzlich darauf hinzuweisen, dass es sich in Deutschland um eine expandierende Population handelt und dass die Überlebenswahrscheinlichkeit der Wolfsindividuen in der Zukunft mit Erreichen der Kapazitätsgrenze abnehmen wird. Diese Überlegung deckt sich mit einer Studie aus den USA, die sehr ähnlich zu der vorliegenden durchgeführt wurde und auch ein räumlich-explizites Modell verwendet. In der Studie von Petracca et al. (2023a, b) wurde analog zu unserer Studie zuerst die Demografie der in Washington State (USA) expandierenden Wolfspopulation zwischen den Jahren 2009 und 2020 anhand von Telemetriedaten geschätzt. Genau wie die der deutschen Wolfspopulation betrug die Wachstumsrate in der Expansionsphase 1,3; d. h. die Population wuchs jährlich um 30 %, und die jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit adulter territorialer Tiere betrug 0,88 (Petracca et al. 2023a). In der anschließenden Modell-Projektion des Ist-Zustands in die Zukunft reduzierte sich die Wachstumsrate auf 1,03, da ähnlich wie in unserem Modell weniger freie Territorien zur Verfügung standen (Petracca et al. 2023a). Die darauf aufbauenden Szenarien (z. B. Krankheiten, Katastrophen) nutzten dann aber eine höhere Frequenz an negativen Ereignissen, z. B. wurde in einem Szenario mit einer Reduktion der Population um 30 % alle 4 Jahre gerechnet, in einem Krankheitsszenario mit einer Reduktion um 75 % in zwei 6-Monats-Perioden (Petracca et al. 2023b).

Dass mehrere Modellansätze zu einer übereinstimmenden Aussage bezüglich des Kippunkts und des sensitiven Parameters der Adultenmortalität führen, unterstreicht die Robustheit der Ergebnisse dieser Studie.

Wichtig ist bei diesen Vergleichen, dass die Modelle leicht andere Lebensstadienzyklen aufweisen. Bei Chapron et al. (2003) und der IWJ-Studie (Griesberger et al. 2022) wurde jeweils eine eigene Klasse der Abwanderer (Disperser) und des dominanten Paares eingeführt, da die Modelle nicht räumlich waren. Zudem können die wenigsten nicht-räumlichen Lebenszyklusmodelle die Plastizität der Wolfsbiologie abbilden: Rudelmitglieder können sich anderen Rudeln anschließen, Rudel können sich aufteilen oder Rudel können mehrere reproduzierende Weibchen haben (Mech & Boitani 2003). Ein Vorteil des hier verwendeten Modells ist daher, dass neben dem individuellen Abwanderungsverhalten auch soziale Dynamiken berücksichtigt werden konnten, wie die Auflösung des reproduktiven Paares z. B. durch den Tod eines Partners. Solche Verhaltenseffekte einer sozialen territorialen Art, die in Rudelstruktur mit zumeist einem einzigen reproduktiven Paar organisiert ist, können durchaus die Dichte, Territorienbelegung, und demografische Parameter beeinflussen (Mech & Boitani 2003).

Ein weiteres vor allem für das Monitoring wichtiges Ergebnis ist die Zeitverzögerung der beobachteten Populationsdynamik, also der sogenannte ‚demografische Überschusseffekt‘ bzw. ‚demografischer Puffer‘ der vorangegangenen Jahre. Dieser Effekt wird häufig auch als „Aussterbeschuld“ (extinction debt) bezeichnet und meint die Zeitverzögerung zwischen dem Auftreten von negativen Ereignissen und dem Aussterben der Art (Kuussaari et al. 2009). Da der Wolf eine langlebige Art ist, könnten die Auswirkungen auf die Population durch die überlebenden Individuen früherer Generationen vor der Umweltveränderung verzögert werden. Die Auswirkungen mancher Szenarien werden erst nach fünf, im Extremfall erst 20-25 Jahre nach der Veränderung der Umweltbedingungen sichtbar.

Dies zeigt, wie missverständlich es sein kann, den Populationsstatus nur anhand eines jährlichen Monitorings in Hinblick auf Populationsgröße und Vorkommensgebiet zu bestimmen. Um Veränderungen erkennen zu können, bedarf es einer Überwachung des Trends von Populationsgröße und Vorkommensgebiet über Zeiträume von mindestens 6 bis 12 Jahren (nach FFH-RL kurz- bzw. langfristige Trends). Um die Auswirkungen etwaiger Managementmaßnahmen auf die Population frühzeitig erkennen zu können, sollten die Überlebensraten der verschiedenen Altersklassen, insbesondere der adulten Tiere engmaschig, am besten jährlich errechnet werden, was regelmäßige und häufige Begehungen von Territorien voraussetzt.

Die räumlichen Muster der Verbreitung im Modell deuten stark darauf hin, dass Norddeutschland mit dem ostdeutschen Tiefland das Kerngebiet der Wolfspopulation darstellt und als Quellpopulation für den Rest des Landes dient. Dies ist auf der einen Seite natürlich durch das Habitatmodell (Kramer-Schadt et al. 2020, Planillo et al. 2024) vorgegeben, andererseits spiegelte die Ausbreitungs dynamik in der Simulation das bekannte Muster wider, zuerst die Lebensräume in nordöstlicher Ausbreitungsrichtung zu besiedeln.

In der Prognose zukünftiger Zeithorizonte wird der für Territorien geeignete Lebensraum in Deutschland recht schnell, voraussichtlich innerhalb der nächsten zwei Jahrzehnte besiedelt werden. Interessanterweise sagt die retrospektive Modell-Kalibrierung bis 2020 eine höhere Besiedelungsrate in den Simulationen als tatsächlich erfolgt in Teilen Mecklenburg-Vorpommerns sowie in den Mittelgebirgen (z. B. Harz, Thüringer Wald, Rhön, Erz- und Elbsandsteingebirge) voraus, als sie tatsächlich stattgefunden hat. Man sieht jedoch aktuell, dass sich das Populationswachstum der realen Wolfspopulation abflacht, weil die Besiedelung im Süden und im Westen deutlich langsamer verläuft als erwartet (siehe Abb. 8). Gerade im Süden müsste die Zuwanderung aus der Alpenpopulation in der tatsächlichen Population viel stärker ins Gewicht fallen – diese ist im Modell nicht berücksichtigt.

Trotzdem wurde bis 2020 eine stärkere Ausbreitung in den Simulationen beobachtet als in der tatsächlichen Population festgestellt werden konnte. Die Ursachen für die verzögerte Ausbreitung in diesen Gebieten sind unbekannt.

Obwohl viele Szenarien in dieser Studie mit hoher Überlebenswahrscheinlichkeit stabile Populationen prognostizieren, gewährleisten nicht alle gleichermaßen die Vernetzung der deutschen Vorkommen innerhalb Deutschlands und zu angrenzenden Ländern. Wenn die Anzahl an Wölfen in Szenarien mit geringer Überlebensrate abnimmt, sinkt zunächst die Wolfsdichte in allen Gebieten, und wenn der Rückgang weiter anhält, gehen zuerst die Gebiete verloren, die weiter vom Kerngebiet in Nordostdeutschland entfernt sind. Dadurch wird sowohl die Verbindung zwischen den Teilbeständen in Deutschland als auch zu anderen Wolfsbeständen in den Nachbarländern verringert. Eine verringerte Konnektivität insbesondere von und nach Polen würde für die Modellierung eine geänderte Ausgangssituation darstellen. Eine solche veränderte Ausgangssituation würde auch möglicherweise bei den simulierten Katastropheneignissen eine Rolle spielen, da im hier vorliegenden Modell Zu- und Abwanderung von und nach Deutschland als gleichgesetzt angenommen wurden. Um die Konnektivität zu gewährleisten, ist also nicht nur eine stabile Populationsentwicklung erforderlich, sondern auch eine Kernpopulation, die vital genug ist, um als konstante Quelle von Individuen zu fungieren.

## Literaturverzeichnis

- Abbas, F., Rooney, T.P., Mian, A. (2013): Grey wolf in Gilgit-Baltistan, Pakistan: distribution, abundance and persecution. *Canid Biology and Conservation*, 16(6), 18–24. [http://www.canids.org/CBC/16/grey\\_wolf\\_in\\_Pakistan.pdf](http://www.canids.org/CBC/16/grey_wolf_in_Pakistan.pdf)
- Adams, L.G., Stephenson, R.O., Dale, B.W., Ahgook, R.T., Demma, D.J. (2008): Population dynamics and harvest characteristics of wolves in the Central Brooks Range, Alaska. *Wildlife Monographs*, 170(1), 1–25. doi: 10.2193/2008-012
- Ameca Y Juárez, E.I., Mace, G.M., Cowlishaw, G., Pettorelli, N. (2012): Natural population die-offs: causes and consequences for terrestrial mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(5), 253–306. doi: 10.1016/j.tree.2011.11.005
- Anderson, S.C., Branch, T.A., Cooper, A.B., Dulvy, N.K. (2017): Black-swan events in animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(12), 3252–3257. doi: 10.1073/pnas.1611525114
- Apollonio, M., Mattioli, L., Scandura, M., Mauri, L., Gazzola, A., Avanzinelli, E. (2004): Wolves in the Casentinesi Forests: insights for wolf conservation in Italy from a protected area with a rich wild prey community. *Biological Conservation*, 120(2), 249–260. doi: 10.1016/j.biocon.2004.02.021
- Ballard, W. B., Ayres, L.A., Krausman, P., Reed, D. J., Fancy, S.G. (1997): Ecology of wolves in relation to a migratory caribou herd in Northwest Alaska. *Wildlife Monographs*, 135, 3–47.
- Ballard, W.B., Krausman, P. (1997): Occurrence of rabies in wolves of Alaska. *Journal of Wildlife Diseases*, 33(2), 242–245. doi: 10.7589/0090-3558-33.2.242
- Ballard, W.B., Whitman, J.S., Gardener, C.L. (1987): Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildlife Monographs*, 98, 3–54. doi: jstor.org/stable/3830566
- Bates, D., Kliegl, R., Vasishth, S., Baayen, H. (2015): Parsimonious mixed models. *arXiv preprint arXiv:1506.04967*.
- Bauduin, S., Grente, O., Santostasi, N.L., Ciucci, P., Duchamp, C., Gimenez, O. (2020): An individual-based model to explore the impacts of lesser-known social dynamics on wolf populations. *Ecological Modelling*, 433, 109209. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2020.109209
- Begon, M. (2017): Ökologie. Springer Spektrum. Berlin, Heidelberg
- Beissinger, S.R., McCullough, D.R. (2002): Population viability analysis. University of Chicago Press.
- Bijlsma, R., Agrillo, E., Attorre, F., Boitani, L., Brunner, A., Evans, P., Foppen, R.P., Gubbay, S., Janssen, J.A., Kleunen, A.V., Langhout, W. (2018): Defining and applying the concept of Favourable Reference Values for species and habitats under the EU Birds and Habitats Directives. Draft Technical Report for the EC Service Contract No 07.0202/2015/715107/SER/ENV.B-3, version February 2017
- Blanco, J.C., Cortés, Y. (2007): Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *Journal of Zoology*, 273(1), 114–124. doi: 10.1111/j.1469-7998.2007.00305.x
- Bocedi, G., Palmer, S.C.F., Pe'er, G., Heikkinen, R.K., Matsinos, Y.G., Watts, K., Travis, J.M. (2014): RangeShifter: a platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(4), 388–396. doi: 10.1111/2041-210X.12162
- Boertje, R.D., Stephenson, R.O. (1992): Effects of ungulate availability on wolf reproductive potential in Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, 70(12), 2441–2443. doi: doi.org/10.1139/z92-328
- Boitani, L. (2020): *Canis lupus* (errata version published in 2019). The IUCN Red List of Threatened Species 2018

- Boyce, M.S. (1992): Population viability analysis. Annual Review of Ecology and Systematics. Annual Reviews, 23(1), 481–497. doi: 10.1146/annurev.es.23.110192.002405
- Boyd, D.K., Paquet, P.C., Donelon, S., Ream, R.R., Pletscher, D.H., White, C.C. (1995): Transboundary movements of a recolonizing wolf population in the Rocky Mountains. In: Carbyn, L.N., Fritts, S.H., Seip, D.R. (Eds.) *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World*. University of Alberta Press, Alberta
- Boyd, D.K., Pletscher, D.H. (1999): Characteristics of dispersal in a colonizing wolf population in the Central Rocky Mountains. *The Journal of Wildlife Management*, 63(4), 1094–1108. doi: 10.2307/3802828
- Brand, C.J., Pybus, M.J., Ballard, W.B., Peterson, R.O. (1995): Infectious and parasitic diseases of the gray wolf and their potential effects on wolf populations in North America. In: Carbyn, L.N., Fritts, S.H. and Seip, D.R. (Eds) *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World*. Canadian Circumpolar Institute, Occasional Publication No. 35
- Brook, B.W., Traill, L.W., Bradshaw, C.J.A. (2006): Minimum viable population sizes and global extinction risk are unrelated. *Ecology Letters*, 9(4), 375–382. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00883.x
- Bull, J., Nilsen, E.B., Mysterud, A., Milner-Gulland, E.J. (2009): Survival on the Border: A population model to evaluate management options for Norway's wolves *Canis lupus*. *Wildlife Biology*, 15(4), 412–424. doi: 10.2981/08-010
- Burgman, M., Possingham, H.P. (2000): Population viability analysis for conservation: the good, the bad and the undescribed (pp 97–112). In: Young, A.G & Clarke, G.M. (Eds) *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations*.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. (2002): Model selection and multimodel inference. 2nd edn. Springer, New York
- Caniglia, R., Fabbri, E., Galaverni, M., Milanesi, P., Randi, E. (2014): Noninvasive sampling and genetic variability, pack structure, and dynamics in an expanding wolf population. *Journal of Mammalogy*, 95(1), 41–59. doi: 10.1644/13-MAMM-A-039
- Carstensen, M., Giudice, J.H., Hildebrand, E.C., Dubey, J.P., Erb, J., Stark, D., Hart, J., Barber-Meyer, S., Mech, L.D., Windels, S.K., Edwards, A.J. (2017): A serosurvey of diseases of free ranging gray wolves (*Canis Lupus*) in Minnesota, USA. *Journal of Wildlife Diseases* <https://meridian.allenpress.com/jwd>, 53(3), 459–471. doi: 10.7589/2016-06-140
- Caswell, H. (2006): *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*, 2nd edition. Sinauer Associates Inc., Sunderland
- Chakrabarti, S., O’Neil, S.T., Erb, J., Humpal, C., Bump, J.K. (2022): Recent trends in survival and mortality of wolves in Minnesota, United States. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 826358. doi: 10.3389/fevo.2022.826358
- Chapron, G., Andrén, H., Sand, H., Liberg, O. (2012): Demographic viability of the Scandinavian wolf population. A report by SKANDULV
- Chapron, G., Legendre, S., Ferrière, R., Clobert, J., Haight, R.G. (2003): Conservation and control strategies for the wolf (*Canis lupus*) in Western Europe based on demographic models. *Comptes Rendus Biologies*, 326(6), 575–587. doi: 10.1016/S1631-0691(03)00148-3
- Ciucci, P., Reggiani, W., Maiorano, L., Boitani, L. (2009): Long-distance dispersal of a rescued wolf from the Northern Apennines to the Western Alps. *The Journal of Wildlife Management*, 73(8), 1300–1306. doi: <https://doi.org/10.2193/2008-510>
- Cox, D.R. (1972): Regression models and life tables. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 34(2), 187–220. doi: 10.1111/j.2517-6161.1972.tb00899.x

- Cubaynes, S., MacNulty, D.R., Stahler, D.R., Quimby, K.A., Smith, D.W., Coulson, T. (2014): Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves (*Canis lupus*). *The Journal of Animal Ecology*, 83(6), 1344–1356. doi: 10.1111/1365-2656.12238
- Cubaynes, S., Pradel, R., Choquet, R., Duchamp, C., Gaillard, J.M., Lebreton, J.D., Marboutin, E., Miquel, C., REBOULET, A.M., Poillot, C., Taberlet, P. (2010): Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the case of French wolves. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 24(2), 621–626. doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01431.x
- DBBW (2022): Wölfe in Deutschland—Statusbericht Monitoringjahr 2021/22. Dokumentations- und Beratungsstelle des Bundes zum Thema Wolf. <https://www.dbb-wolf.de/mehr/literatur-download/statusberichte>. (10.07.2023)
- DG Environment (2017): Reporting under Article 17 of the Habitats Directive: Explanatory notes and guidelines for the period 2013–2018. Brussels. 188 pp.
- DG Environment (2023): Guidelines on Concepts and Definitions Article 17 of Directive 92/43/EEC. Reporting period 2019–2024. Final draft May 2023. Brussels. 104 pp.
- Erofeeva M.N., Alekseeva G.S., Kim M., Sorokin P., Naidenko, S.V. (2022): Inbreeding Coefficient and Distance in MHC Genes of Parents as Predictors of Reproductive Success in Domestic Cat. *Animals*, doi: 10.3390/ani12020165
- Fernández-Gil, A., Quevedo, M., Barrientos, L.M., Nuño, A., Naves, J., de Gabriel, M., Ordiz, A., Revilla, E. (2020): Pack size in humanized landscapes: the Iberian wolf population. *Wildlife Biology*, 2020(2), 1–9. doi: 10.2981/wlb.00594
- Ferreras-Colino, E., García-Garrigós, A., Gortázar, C., Llaneza, L. (2021): Wolf (*Canis lupus*) litter size in Spain. *European Journal of Wildlife Research*, 67(2), 1-4. doi: 10.1007/s10344-021-01473-7
- Fey S.B., Siepielski, A.M., Nusslé, S., Cervantes-Yoshida, K., Hwan, J.L., Huber, E.R., Fey, M.J., Catenazzi, A., Carlson, S.M. (2015): Recent shifts in the occurrence, cause, and magnitude of animal mass mortality events. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(4), 1083–1088. doi: 10.1073/pnas.1414894112Frankham, R. (1995): Effective population size/ adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetics Research*, 66(2), 95–107. doi: 10.1017/S0016672300034455
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A. (2010): Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press. Cambridge
- Frankham R., Bradshaw C.J., Brook B.W. (2014): Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation* 170: 56 – 63, doi: 10.1016/j.biocon.2013.12.036
- Franklin, I.R. (1980): Evolutionary change in small populations. In: Soulé, M.E., Wilcox, B.A. (Eds.) *conservation biology: An evolutionary- ecological perspective*. Sinauer, Sunderland
- Frenzel, L.D., Karns, P.D., Mech, L.D., Ream, R.R., Winship, J.W. (1971): Ecological studies of the timber wolf in Northeastern Minnesota. Movements, behavior, and ecology of Timber Wolves in Northeastern Minnesota, Good Press
- Fritts, S.H. (1983): Record dispersal by a wolf from Minnesota. *Journal of Mammalogy*, 64(1), 166–167. doi: 10.2307/1380772
- Fritts, S.H., Mech, L.D. (1981): Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in Northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs*, 80, 3–79.
- Fritts, S.H., Paul, William, J., Mech, L.D. (1985): Can relocated wolves survive? *Wildlife Society Bulletin*, 13(4), 459–463.
- Fuller, T.K. (1989): Population dynamics of wolves in North-Central Minnesota. *Wildlife Monographs*, 105, 3–41. doi: jstor.org/stable/3830614

- Fuller, T.K., Keith, L.B. (1980): Wolf population dynamics and prey relationships in Northeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management*, 44(3), 583–602. doi: 10.2307/3808006
- Fuller, T.K., Mech, L.D., Cochrane, J.F. (2003): Wolf population dynamics. In: Mech, L.D., Boitani, L. (Eds.) *Wolves: Behavior, ecology, and conservation* (pp. 161–191). Chicago, IL: University of Chicago Press, Chicago
- Gasaway, W.C., Stephenson, R.O., Shepherd, P.E.K., Burris, O.E. (1983): Interrelationships of wolves, prey, and man in Interior Alaska. *Wildlife Monographs*, 84, 1–50.
- Gese, E.M., Mech, L.D. (1991): Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969–1989. *Canadian Journal of Zoology*, 69(12), 2946–2955. doi: 10.1139/z91-415
- Gras, P., Knuth, S., Börner, K., Marescot, L., Benhaiem, S., Aue, A., Wittstatt, U., Kleinschmit, B., Kramer-Schadt, S. (2018): Landscape structures affect risk of canine distemper in urban wildlife. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 136. doi: 10.3389/fevo.2018.00136
- Griesberger P., Hackländer, K., Hatlauf, J., Kunz, F., Sachser, F. (2022): Modellbasierte Populationsstudie über den Wolf in Niedersachsen, als Teilaspekt zum Erhaltungszustand in Deutschland. Niedersächsischer Landesbetrieb für Wasserwirtschaft, Küsten- und Naturschutz// Hrsg.: Institut für Wildbiologie und Jagdwirtschaft (IWJ) Universität für Bodenkultur Wien
- Grimm, V., Ayllón, D. (2020): The ODD protocol for agent-based and other simulation models: A second update to improve clarity, replication, and structural realism. Supplementary file S2 : Summary ODD. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation (JASSS)*, 23(2), 1–8. doi: 10.18564/jasss.4259
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S. K., Huse, G., Huth, A., Jepsen, J. U., Jørgensen, C., Mooij, W. M., Müller, B., Pe'er, G., Piou, C., Railsback, S. F., Robbins, A. M., Robbins, M.M., DeAngelis, D. L. (2006): A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198(1–2), 115–126. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2006.04.023
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D. L., Polhill, J. G., Giske, J., Railsback, S. F. (2010): The ODD protocol: A review and first update. *Ecological Modelling*, 221(23), 2760–2768. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019
- Hayes, R.D., Harestad, A.S. (2000): Demography of a recovering wolf population in the Yukon. *Canadian Journal of Zoology*, 78(1), 36–48. doi: 10.1139/cjz-78-1-36
- Hebblewhite, M., Whittington, J. (2020): Wolves without borders: Transboundary survival of wolves in Banff National Park over three decades. *Global Ecology and Conservation*, 24, e01293. doi: 10.1016/j.gecco.2020.e01293
- Hefner, R., Geffen, E. (1999): Group Size and Home Range of the Arabian Wolf (*Canis lupus*) in Southern Israel. *Journal of Mammalogy*, 80(2), 611–619. doi: 10.2307/1383305
- Heurich, M., Schultze-Naumburg, J., Piacenza, N., Magg, N., Cerveny, J., Engleider, T., Herdtfelder, M., Sladova, M., Kramer-Schadt, S. (2018): Illegal hunting as a major driver of the source-sink dynamics of a reintroduced lynx population in Central Europe. *Biological Conservation*, 224, 355–365. doi: 10.1016/j.biocon.2018.05.011
- Holdo, R.M., Sinclair, A.R.E., Dobson, A.P., Metzger, K.L., Bolker, B.M., Ritchie, M.E., Holt, R.D. (2009): A disease-mediated trophic cascade in the Serengeti and its implications for ecosystem C. *PLoS Biology* 7(9), e1000210. doi: 10.1371/journal.pbio.1000210
- Huber, D., Kusak, J., Frkovic, A., Guzvica, G., Gomercic, T. (2002): Causes of wolf mortality in Croatia in the period 1986–2001. *Veterinarski Arhiv*, 72(3), 131–139.
- Jamieson, I.G., Allendorf, F.W. (2012): How does the 50/ 500 rule apply to MVPs? *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 578–584. doi: 10.1016/j.tree.2012.07.001

- Jarausch, A., Harms, V., Kluth, G., Reinhardt, I., Nowak, C. (2021): How the west was won: genetic reconstruction of rapid wolf recolonization into Germany's anthropogenic landscapes. *Heredity*, 127(1), 92–106. doi: 10.1038/s41437-021-00429-6
- Jędrzejewski, W., Niedziakowska, M., Mysajek, R. W., Nowak, S., Jędrzejewska, B. (2005): Habitat selection by wolves *Canis lupus* in the uplands and mountains of southern Poland. *Acta Theriologica* 50(3), 417–428.
- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B., Kowalczyk, R. (2007): Territory size of wolves *Canis lupus*: linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. *Ecography*, 30, 66–76. doi: 10.1111/j.0906-7590.2007.04826.x
- Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., Bunevich, A.N., Minkowski, L., Okarma, H. (1996): Population dynamics of Wolves *Canis lupus* in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in relation to hunting by humans, 1847–1993. *Mammal Review*, 26(2–3), 103–126. doi: 10.1111/j.1365-2907.1996.tb00149.x
- Jimenez, M.D., Bangs, E.E., Boyd, D.K., Smith, D.W., Becker, S.A., Ausband, D.E., Woodruff, S.P., Bradley, E.H., Holyan, J., Laudon, K. (2017): Wolf dispersal in the Rocky Mountains, Western United States: 1993–2008. *The Journal of Wildlife Management*, 81(4), 581–592. doi: /10.1002/jwmg.21238
- Johnson, M.R., Boyd, D.K., Pletscher, D.H. (1994): Serologic Investigations of Canine Parvovirus and Canine Distemper in Relation to Wolf (*Canis lupus*) Pup Mortalities. *Journal of Wildlife Diseases*, 30 (2), 270–273. doi: 10.7589/0090-3558-30.2.270
- Kaczensky, P., Kluth, G., Knauer, F., Rauer, G., Reinhardt, I., Wotschikowsky, U. (2009): Monitoring von Großraubtieren in Deutschland.
- Kirilyuk, A., Kirilyuk, V.E., Ke, R. (2020): Long-distance dispersal of wolves in the Dauria ecoregion. *Mammal Research*, 65(4), 639–646. doi: 10.1007/s13364-020-00515-w
- Kojola, I., Aspi, J., Hakala, A., Heikkilä, S., Ilmoni, C., Ronkainen, S. (2006): Dispersal in an expanding wolf population in Finland. *Journal of Mammalogy*, 87(2), 281–286. doi: 10.1644/05-MAMM-A-061R2.1
- Kojola, I., Kaartinen, S., Hakala, S., Voipio, H.M. (2009): Dispersal behavior and the connectivity between wolf populations in Northern Europe. *The Journal of Wildlife Management*, 73(3), 309–313. doi: 10.2193/2007-539
- Kramer-Schadt, S., Revilla, E., Wiegand, T. (2005): Lynx reintroductions in fragmented landscapes of Germany: Projects with a future or misunderstood wildlife conservation? *Biological Conservation*, 125, 169–182. doi: 10.1016/j.biocon.2005.02.015
- Kramer-Schadt, S., Wenzler, M., Gras, P., Knauer, F. (2020): Habitatmodellierung und Abschätzung der potenziellen Anzahl von Wolfsterritorien in Deutschland. In: Bundesamt für Naturschutz, Deutschland (Maiausgabe). Bundesamt für Naturschutz Bonn. doi: 10.19217/skr556
- Kusak, J., Skrbinšek, A.M., Huber, D. (2005): Home ranges, movements, and activity of wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian part of Dinariids, Croatia. *European Journal of Wildlife Research*, 51(4), 254–262. doi: 10.1007/s10344-005-0111-2
- Kuussaari, M.; Bommarco, R.; Heikkinen, R. K.; Helm, A.; Krauss, J.; Lindborg, R.; Öckinger, E.; Pärtel, M.; Pino, J.; Rodà, F.; Stefanescu, C.; Teder, T.; Zobel, M.; Steffan-Dewenter, I. (2009). Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*. 24 (10): 564–71. doi:10.1016/j.tree.2009.04.011
- Lacy, R., Pollak, J. (2021): Vortex: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 10.5.5. Chicago Zoological Society, Brookfield, Illinois

- Liberg, O., Chapron, G., Wabakken, P., Pedersen, H.C., Hobbs, N.T., Sand, H. (2012): Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1730), 910–915. doi: 10.1098/rspb.2011.1275
- Liberg, O., Suutarinen, J., Åkesson, M., Andrén, H., Wabakken, P., Wiktorin, C., Sand, H. (2020): Poaching-related disappearance rate of wolves in Sweden was positively related to population size and negatively to legal culling. *Biological Conservation*, 243, 108456. doi: 10.1016/j.biocon.2020.108456
- Linnell J., Salvatori, V., Boitani, L. (2008): Guidelines for population level management plans for large carnivores in Europe. A Large Carnivore Initiative for Europe report prepared for the European Commission (contract 070501/2005/424162/MAR/B2).
- Macdonald, D.W., Rushton, S. (2003): Modelling space use and dispersal of mammals in real landscapes: a tool for conservation. *Journal of Biogeography*, 30(4), 607–620. doi: 10.1046/j.1365-2699.2003.00874.x
- Malchow, A.K., Bocedi, G., Palmer, S.C.F., Travis, J.M.J., Zurell, D. (2020): RangeShiftR: an R package for individual-based simulation of spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental change. *Ecography*, 44(10), 1443–1452. doi: 10.1101/2020.11.17.384545
- Mancinelli, S., Ciucci, P. (2018): Beyond home: Preliminary data on wolf extraterritorial forays and dispersal in Central Italy. *Mammalian Biology*, 93, 51–55. doi: 10.1016/j.mambio.2018.08.003
- Marescot, L., Pradel, R., Duchamp, Christophe, Cubaynes, S., Marboutin, E., Choquet, R., Miquel, C., Gimenez, O. (2011): Capture-recapture population growth rate as a robust tool against detection heterogeneity for population management. *Ecological Applications*, 21(8), 2898–2907. doi: 10.1890/10-2321.1
- Marucco, F., Pilgrim, K.L., Avanzinelli, E., Schwartz, M.K., Rossi, L. (2022): Wolf dispersal patterns in the Italian Alps and implications for wildlife diseases spreading. *Animals*, 12(10), 1260. doi: 10.3390/ani12101260
- Marucco, F., Pletscher, D.H., Boitani, L., Schwartz, M.K., Pilgrim, K.L., Lebreton, J.D. (2009): Wolf survival and population trend using non-invasive capture-recapture techniques in the Western Alps. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1003–1010. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01696.x
- McIntire, E.J.B., Schultz, C.B., Crone, E.E. (2007): Designing a network for butterfly habitat restoration: where individuals, populations and landscapes interact. *Journal of Applied Ecology*, 44(4), 725–736. doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01326.x
- Mech, L.D. (1977): Productivity, mortality, and population trends of wolves in northeastern Minnesota. *Journal of Mammalogy*, 58(58), 559–574. doi: 10.2307/1380004
- Mech, L.D. (1989): Wolf population survival in an area of high road density. *The American Midland Naturalist*, 121(2), 387–389. doi: 10.2307/2426043
- Mech, L.D. (1998): *The wolves of Denali*. The University of Minnesota Press, Minneapolis
- Mech, L.D. (1999): Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology*, 77(8), 1196–1203. doi: 10.1139/z99-099
- Mech, L.D., Boitani, L. (2003): *Wolf Social Ecology*. In: Mech, L.D., Boitani, L. (Eds.) *Wolves: behaviour, ecology and conservation*. University of Chicago Press: Chicago, Illinois
- Mech, L.D., Boitani, L. (2009): *Wolves. Behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press. Chicago
- Mech, L.D., Goyal, S.M., Paul, W.J., Newton, W.E. (2008): Demographic effects of canine parvovirus on a free-ranging wolf population over 30 years. *Journal of Wildlife Diseases*, 44(4), 824–836. doi: 10.7589/0090-3558-44.4.824

- Medjo, D.C., Mech, L.D. (1976): Reproductive activity in nine- and ten-month-old wolves. *Journal of Mammalogy*, 57(2), 406–408. doi: 10.2307/1379708
- Mills, K.J., Patterson, B.R., Murray, D.L. (2008): Direct estimation of early survival and movements in eastern wolf pups. *Journal of Wildlife Management*, 72(4), 949–954. doi: 10.2193/2006-457
- Morales-González, A., Fernández-Gil, A., Quevedo, M., Revilla, E. (2022): Patterns and determinants of dispersal in grey wolves (*Canis lupus*). *Biological Reviews*, 97(2), 466–480. doi: 10.1111/brv.12807
- Mörner, T., Eriksson, H., Bröjer, C., Nilsson, K., Uhlhorn, H., Ågren, E., Segerstad, C.H.A., Jansson, D.S., Gavier-Widén, D. (2005): Diseases and mortality in free ranging brown bear (*Ursus arctos*), gray wolf (*Canis lupus*), and wolverine (*Gulo gulo*) in Sweden. *Journal of Wildlife Disease* 41(2), 298–303. doi: 10.7589/0090-3558-41.2.298
- Müller, C., Ellwanger, G., Ssymank, A., Braeckeveldt, E., Ersfeld, M., Frederking, W., Hauswirth, M., Lehrke, S., Ludwig, M., Kluttig, H., Neukirchen, M., Raths, U., Schröder, N., Sukopp, U., Vischer-Leopold, M. & Zueghart, W. (2021): Der nationale Bericht 2019 zu Lebensraumtypen und Arten der FFH-Richtlinie – ein Überblick über die Ergebnisse. *Natur und Landschaft* 96(3): 129–138. Doi: 10.17433/3.2021.50153889.129-138
- Murray, D.L., Smith, D.W., Bangs, E.E., Mack, C., Oakleaf, J.K., Fontaine, J., Boyd, D., Jiminez, M., Niemeyer, C., Meier, T.J., Stahler, D. (2010): Death from anthropogenic causes is partially compensatory in recovering wolf populations. *Biological Conservation*, 143(11), 2514–2524. doi: 10.1016/j.biocon.2010.06.018
- Niedringhaus, K.D., Brown, J.D., Sweeley, K.M., Yabsley, M.J. (2019): A review of sarcoptic mange in North American wildlife. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 9, 285–297. doi: 10.1016/j.ijppaw.2019.06.003
- Nowak, S., Mysłajek, R.W. (2016): Wolf recovery and population dynamics in Western Poland, 2001–2012. *Mammal Research*, 61(2), 83–98. doi: 10.1007/s13364-016-0263-3
- Nowak, S., Mysłajek, R.W., Jędrzejewska, B. (2008): Density and demography of wolf, *Canis lupus* population in the western-most part of the Polish Carpathian mountains, 1996–2003. *Folia Zoologica*, 57(4), 392–402.
- Osterburg, C. (2023): Linking worldwide demographic parameters of wolf (*Canis lupus*) populations to spatial socio-environmental variables. Master thesis, Faculty of Biology and Psychology, Georg-August-Universität Göttingen
- Person, D.K., Russell, A.L. (2010): Correlates of mortality in an exploited wolf population. *The Journal of Wildlife Management*, 72(7), 1540–1549. doi: 10.2193/2007-520
- Peterson, R.O., Woolington, J.D., Bailey, T.N. (1984): Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. *Wildlife Monographs*, 88, 3–52. doi: jstor.org/stable/3830728
- Peterson, Rolf, O., Page, R.E. (1988): The rise and fall of Isle Royale wolves, 1975–1986. *Journal of Mammalogy*, 988(69), 89–99. doi: 10.2307/1381751
- Petracca, L.S., Gardner, B., Maletzke, B.T., Converse, S.J. (2023a): Merging integrated population models and individual-based models to project population dynamics of recolonizing species. *BioRxiv*. doi: 10.1101/2023.03.14.532675
- Petracca, L.S., Gardner, B., Maletzke, B.T., Converse, S.J. (2023b): Forecasting dynamics of a recolonizing wolf population under different management strategies. *BioRxiv*. doi: 10.1101/2023.03.23.534018
- Planillo, A., Wenzler-Meya, M., Reinhardt, I., Kluth, G., Michler, F-U., Stier, N., Louvrier, J., Steyer, K., Gillich, B., Rieger, S., Knauer, F., Kuemmerle, T., Kramer-Schadt, S. (2024): Understanding range-expanding populations of large carnivores: 20 years of recolonizing grey wolves (*Canis lupus*) in Germany. *Diversity and Distributions*, 30, 71–86. doi:10.1111/ddi.13789

- Planillo, A., Reinhardt, I., Kluth, G., Collet, S., Rolshausen, G., Nowak, C., Steyer, K., Ellwanger, G., Kramer-Schadt, S. (2024 a): Habitat and density effects on the demography of an expanding wolf population in Central Europe. *Wildlife Biology*, e01246. doi:10.1002/wlb3.01246
- Pletscher, D.H., Ream, R.R., Boyd, D.K., Fairchild, M.W., Kunkel, K.E. (1997): Population Dynamics of a Recolonizing Wolf Population. *The Journal of Wildlife Management*, 61(2), 459–465. doi: 10.2307/3802604
- Potvin, F. (1988): Wolf movements and population dynamics in Papineau-Labelle reserve, Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 1266–1273. doi: 10.1139/z88-185
- R Core Team (2021): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/> (21.06.2023)
- Radchuk, V., Johst, K., Groeneveld, J., Grimm, V., Schtickzelle, N. (2013): Behind the scenes of population viability modeling: Predicting butterfly metapopulation dynamics under climate change. *Eco-logical Modelling*, 259, 62–73. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2013.03.014
- Railsback, S.F., Grimm, V. (2012): Agent-based and individual-based modeling: A practical introduction, 1st edition. Princeton University Press, Princeton
- Rausch, R.A. (1967): Some Aspects of the Population Ecology of Wolves, Alaska. *American Zoologist*, 7(2), 253–265. doi: 10.1093/icb/7.2.253
- Ražen, N., Brugnoli, A., Castagna, C., Groff, C., Kaczensky, P., Kljun, F., Knauer, F., Kos, I., Krofel, M., Luštrik, R., Majić, A. (2016): Long-distance dispersal connects Dinaric-Balkan and Alpine grey wolf (*Canis lupus*) populations. *European Journal of Wildlife Research*, 62(1), 137–142. doi: 10.1007/s10344-015-0971-z
- Redfort, K.H., Amato, G., Baillie, J., Beldomenico, P., Bennett, E.L., Clum, N., Cook, R., Fonseca, G., Hedges, S., Launay, F., Lieberman, S. (2011): What does it mean to successfully conserve a (vertebrate) species? *BioScience* 61(1), 39 – 48. doi: 10.1525/bio.2011.61.1.9
- Reed, D.H., O'Grady, J.J., Ballou, J.D., Frankham, R. (2003): The frequency and severity of catastrophic die-offs in vertebrates. *Animal Conservation*, 6(2), 109–114. doi: 10.1017/S1367943003003147
- Reinhardt, I., Ansorge, H., Collet, S., Fritsch, G., Kluth, G., Lippitsch, P., Nowak, C., Szentiks, C.A., Ritz, M. (2021): Erkenntnisse zur Wiederausbreitung des Wolfs in Deutschland. *Natur und Landschaft* 96(1), 19–26. doi: 10.17433/1.2021.50153869.19-26
- Reinhardt, I., Kaczensky, P., Knauer, F., Rauer, G., Kluth, G., Wölfl, S., Huckschlag, D., Wotschikowsky, U. (2015): Monitoring von Wolf, Luchs und Bär in Deutschland. BfN-Skripten 413. Deutschland/ Bundesamt für Naturschutz, Bonn
- Reinhardt, I., Kluth, G. (2007): Leben mit Wölfen. Leitfaden für den Umgang mit einer konfliktträchtigen Tierart in Deutschland. BfN-Skripten 201. Deutschland/ Bundesamt für Naturschutz, Bonn
- Reinhardt, I., Kluth, G. (2016): Abwanderungs- und Raumnutzungsverhalten von Wölfen (*Canis lupus*) in Deutschland. *Natur und Landschaft* 91(6), 262–271.
- Reinhardt, I., Kluth, G., Nowak, C., Szentiks, C.A., Krone, O., Ansorge, H., Mueller, T. (2019): Military training areas facilitate the recolonization of wolves in Germany. *Conservation Letters*, 12(3), e12635. doi: 10.1111/conl.12635
- Ripple, W.J., Estes, J.A., Beschta, R.L., Wilmers, C.C., Ritchie, E.G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhaugen, B., Letnic, M., Nelson, M.P., Schmitz, O.J. (2014): Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484. doi: 10.1126/science.1241484
- Schaub, M., Gimenez, O., Sierro, A., Arlettaz, R. (2007): Use of integrated modeling to enhance estimates of population dynamics obtained from limited data. *Conservation Biology*, 21(4), 945–955. doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00743.x

- Schaub, M., Zink, R., Beissmann, H., Sarrazin, F., Arlettaz, R. (2009): When to end releases in reintroduction programmes: Demographic rates and population viability analysis of bearded vultures in the Alps. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 92–100. doi: 10.1111/J.1365-2664.2008.01585.X
- Schmidt, K., Jędrzejewski, W., Theuerkauf, J., Kowalczyk, R., Okarma, H., Jędrzejewska, B. (2008): Reproductive behaviour of wild-living wolves in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Journal of Ethology*, 26(1), 69–78. doi: 10.1007/s10164-006-0031-y
- Shaffer, M.L. (1981): Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31(2), 131-134. doi: 10.2307/1308256
- Sidorovich, V., Schnitzler, A., Schnitzler, C., Rotenko, I. (2017): Wolf denning behaviour in response to external disturbances and implications for pup survival. *Mammalian Biology*, 87, 89–92. doi: 10.1016/j.mambio.2016.11.011
- Sidorovich, V.E., Stolyarov, V.P., Vorobei, N.N., Ivanova, N.V., Jędrzejewska, B. (2007): Litter size, sex ratio, and age structure of gray wolves, *Canis lupus*, in relation to population fluctuations in northern Belarus. *Canadian Journal of Zoology*, 85(2), 295–300. doi: 10.1139/Z07-001
- Soulé, M.E. (1980): Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In: Soulé, M.E., Wilcox, B.A. (Eds.) *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*. Sinauer, Sunderland
- Smith, D.E., Meier, T.J., Geffen, E., Mech, L.D., Burch, J.W., Adams, L.G., Wayne, R.K. (1997): Is incest common in gray wolf packs? *Behavioral Ecology*, 8(4), 384–391. doi: 10.1093/beheco/8.4.384
- Smith, D.W., Bangs, E.E., Oakleaf, J.K., Mack, C., Fontaine, J., Boyd, D., Jimenez, M., Pletscher, D.H., Niemeyer, C.C., Meier, T.J., Stahler, D.R. (2010): Survival of Colonizing Wolves in the Northern Rocky Mountains of the United States, 1982–2004. *Journal of Wildlife Management*, 74(4), 620–634. doi: 10.2193/2008-584
- Stahler, D.R., MacNulty, D.R., Wayne, R.K., VonHoldt, B., Smith, D.W. (2013): The adaptive value of morphological, behavioural and life-history traits in reproductive female wolves. *The Journal of Animal Ecology*, 82(1), 222–234. doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.02039.x
- Stenglein, J.L., Wydeven, A.P., van Deelen, T.R. (2018): Compensatory mortality in a recovering top carnivore: wolves in Wisconsin, USA (1979–2013). *Oecologia*, 187(1), 99–111. doi: 10.1007/s00442-018-4132-4
- Sunde, P., Collet, S., Nowak, C., Thomsen, P.F., Hansen, M.M., Schulz, B., Matzen, J., Michler, F.U., Vedel-Smith, C., Olsen, K. (2021): Where have all the young wolves gone? Traffic and cryptic mortality create a wolf population sink in Denmark and northernmost Germany. *Conservation Letters*, 14(5), e12812. doi: 10.1111/conl.12812
- Suutarinen, J., Kojola, I. (2017): Poaching regulates the legally hunted wolf population in Finland. *Biological Conservation*, 215, 11–18. doi: 10.1016/j.biocon.2017.08.031
- Szewczyk, M., Nowak, S., Niedźwiecka, N., Hulva, P., Špinkytė-Bačkaitienė, R., Demjanovičová, K., Bolíková, B.Č., Antal, V., Fenchuk, V., Figura, M., Tomczak, P. (2019): Dynamic range expansion leads to establishment of a new, genetically distinct wolf population in Central Europe. *Scientific Reports*, 9(1), 19003. doi: 10.1038/s41598-019-55273-w
- Tallmon, D.A., Luikart, G., Beaumont, M.A. (2004): Comparative evaluation of a new effective population size estimator based on approximate Bayesian computation. *Genetics*, 167(2), 977–988. doi: 10.1534/genetics.103.026146
- Therneau, T. (2021): A Package for Survival Analysis in R. R package version 3.2-13. <https://cran.r-project.org/web/packages/survival> (21.06.2023)
- Therneau, T.M., Grambsch, P.M. (2000): Modeling Survival Data: Extending the Cox Model. *Statistics of Biology and Health*, Springer, New York

- Tiesmeyer, A., Steyer, K., Ellwanger, Ersfeld, M. & Balzer, S. (2021): Luchs und Wolf in Deutschland – Bewertung des Erhaltungszustands gemäß FFH-Richtlinie. *Natur und Landschaft* 96(1): 34-42. doi: 10.17433/1.2021.50153873.34-42
- Traill, L.W., Bradshaw, C.J., Brook, B.W. (2007): Minimum viable population size: a meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation*, 139(1–2), 159–166. doi: 10.1016/j.biocon.2007.06.011
- Treves, A., Langenberg, J.A., López-Bao, J.V., Rabenhorst, M.F. (2017b): Gray wolf mortality patterns in Wisconsin from 1979 to 2012. *Journal of Mammalogy*, 98(1), 17–32. doi: 10.1093/jmammal/gyw145
- van Ballenberghe, V. (1983): Extraterritorial Movements and Dispersal of Wolves in Southcentral Alaska. *Journal of Mammalogy*, 64(1), 168–171. doi: 10.2307/1380773
- van Ballenberghe, V., Mech, L.D. (1975): Weights, Growth, and Survival of Timber Wolf Pups in Minnesota. *Journal of Mammalogy*, 56(1), 44–63. doi: 10.2307/1379605
- Verpoest, S., Cay, A.B., Bertrand, O., Saulmont, M., De Regge, N. (2014): Isolation and characterization of pseudorabies virus from a wolf (*Canis lupus*) from Belgium. *European Journal of Wildlife Research*, 60, 149–153. doi 10.1007/s10344-0130774-z
- Wabakken, P., Sand, H., Kojola, I., Zimmermann, B., Arnemo, J.M., Pedersen, H.C., Liberg, O. (2007): Multistage, long-range natal dispersal by a global positioning system–collared Scandinavian wolf. *Journal of Wildlife Management*, 71(5), 1631–1634. doi: 10.2193/2006-222
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O., Bjärvall, A. (2001): The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978–1998. *Canadian Journal of Zoology*, 79(4), 710–725. doi: 10.1139/cjz-79-4-710
- Waite, T.A., Campbell, L.G., Chhangani, A.K., Robbins, P. (2007): La Niña's signature: synchronous decline of the mammal community in a ‘protected’ area in India. *Diversity and Distributions* 13(6), 752–760. doi: 10.1111/j.1472-4642.2007.00388.x
- Webb, N.F., Allen, J.R., Merrill, E.H. (2011) Demography of a harvested population of wolves (*Canis lupus*) in west-central Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 89(8), 744–752. doi: 10.1139/Z11-043
- Wilensky, U. (1999): NetLogo. Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University. Evanston, IL. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/> (21.06.2023)
- Wydeven, A.P., Schultz, Ronald, N., Thiel, R.P. (1995): Monitoring of a Recovering Gray Wolf Population in Wisconsin, 1979–1991. In: Carbyn, Ludwig, N., Fritts, S.H., Seip, Dale, R. (Eds.) *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World*. University of Alberta Press, Alberta
- Young, T.P. (1994): Natural die-offs of large mammals: implications for conservation. *Conservation Biology*, 8(2), 410–418. doi: 10.1046/j.1523-1739.1994.08020410.x

## Abbildungsverzeichnis

Abb. SE 1:	Habitateignungsmodell und Überlebenskurve für die Wolfspopulation.....	9
Abb. SE 2:	Entwicklung der Anzahl der Territorien unter verschiedenen Szenarien.....	12
Abb. SE 3:	Wahrscheinlichkeit der Territorienbelegung nach 100 Jahren.....	13
Abb. 1:	Habitateignungsmodell Wolf in Deutschland. ....	29
Abb. 2:	Überlebenskurve für die deutsche Wolfspopulation.....	32
Abb. 3:	Reproduktionsdaten der deutschen Wolfsterritorien. ....	33
Abb. 4:	Ergebnisse des Modells für die Welpenanzahl in Bezug zur Lebensraumeignung und Anzahl reproduktiver Jahre des Weibchens. ....	34
Abb. 5:	Überlebensraten von Wölfen für verschiedene Altersklassen.. ....	36
Abb. 6:	Schema des individuenbasierten Modells. ....	37
Abb. 7:	Schema für den Übergang zwischen verschiedenen Lebensstadien. ....	38
Abb. 8:	Vergleich der gewählten Parametrisierung mit den realen Wolfsdaten. ....	44
Abb. 9:	Entwicklung der Anzahl der Territorien unter verschiedenen Szenarien. ....	49
Abb. 10:	Wachstumsraten für die simulierten Szenarien.....	52
Abb. 11:	Territorienanzahl für die simulierte Population unter Szenario 2. ....	53
Abb. 12:	Wahrscheinlichkeit der Territorienbelegung nach 100 Jahren.....	55
Abb. A1.	Modellkalibrierung und lokale Sensitivitätsanalyse.....	86
Abb. A2.	Räumliche Ausbreitung der deutschen Wolfspopulation .....	87
Abb. A3.	Dispersaldistanzen.....	88

## Tabellenverzeichnis

Tab. 1:	Übersicht der Mitglieder des wissenschaftlichen Beirats.....	23
Tab. 2:	Verteilung der Wölfe von 2002 bis 2020 nach Altersklassen.....	31
Tab. 3:	Szenarienübersicht für die Modellierung der Wolfspopulation .....	45
Tab. 4:	Umrechnung der jährlichen Überlebenswahrscheinlichkeiten .....	46
Tab. 5:	Ergebnisse der Modellierung: Aussterbewahrscheinlichkeit.....	52
Tab. A1.	Modellauswahltabelle für das CPH-Modell.....	76
Tab. A2.	Modellauswahl der Altersklassenmodelle für die Juvenilen.....	77
Tab. A3.	Modellauswahl der Altersklassenmodelle für die Subadulten .....	77
Tab. A4.	Modellauswahl der Altersklassenmodelle für die Adulten.....	78
Tab. A5.	Modellauswahl zur Reproduktionswahrscheinlichkeit.....	78
Tab. A6.	Modellauswahl zur Anzahl der Welpen pro Wurf.....	79
Tab. A7.	Verzeichnis der in der Literaturstudie verwendeten Quellen.....	79

## Glossar

**Binomiale Fehlerverteilung:** Wahrscheinlichkeitsverteilung, die in der Statistik verwendet wird, um die Verteilung von Fehlern in einem binomialen Modell zu beschreiben. Ein binomiales Modell bezieht sich auf eine Situation, in der eine diskrete abhängige Variable vorliegt, die entweder einen Erfolg oder einen Misserfolg repräsentiert. Die binomiale Fehlerverteilung beschreibt die Streuung oder Variation um den erwarteten Wert dieser abhängigen Variablen.

**Disperser:** abwandernde Individuen auf Territoriensuche. Im vorliegenden Text auch mit dem sperrigen Wort ‚dispergierende‘ Individuen übersetzt. Diese beinhalten sowohl die Subadulten, die nach der Trennung von den Eltern ihr Geburtsterritorium verlassen als auch sogenannte erwachsene ‚Floater‘; beide Klassen wandern so lange, bis sie ein Territorium finden bzw. einen Partner mit Territorium gefunden haben.

**Logit link:** Ein Logit-Link ist eine mathematische Funktion, die in der Statistik und insbesondere in der logistischen Regression verwendet wird. Diese Funktion ermöglicht es, den Zusammenhang zwischen einer abhängigen Variable und einer oder mehreren unabhängigen Variablen zu modellieren. Der Logit-Link transformiert die lineare Beziehung zwischen den unabhängigen Variablen und der abhängigen Variable in einen logarithmischen Ausdruck, der als Logit bezeichnet wird.

**Poisson-Verteilung:** diskrete Wahrscheinlichkeitsverteilung, die verwendet wird, um die Anzahl seltener Ereignisse in einem festen Zeitraum oder Raum zu modellieren. Sie ist nach dem französischen Mathematiker Siméon Denis Poisson benannt.

**Weibull-Verteilung:** zweiparametrische (Form und Skala) stetige Verteilungsfunktion; ähnelt der Normalverteilung bzw. der Exponentialverteilung und wird häufig für Ausbreitungsphänomene wie das Dispersal verwendet, da sie seltene Extremereignisse wie lange Wanderdistanzen besser erfasst.

## Danksagung

Großer Dank gilt den Bundesländern für die Datenbereitstellung (Monitoringdaten und Telemetrie), und den in den Bundesländern für das Monitoring zuständigen Institutionen und Freiwilligen, und Moritz Wenzler für seine Unterstützung bei der Formatierung der Literatur. Paul Ritter sei gedankt für seine Unterstützung beim Testen des generischen Modells RangeShiftR.

## Anhang

Tab. A1. Modellauswahltabelle für das CPH-Modell über alle Altersklassen zur Bestimmung der Faktoren, die das Überleben der Wolfsindividuen in Deutschland bestimmen. Die Modelle sind nach aufsteigenden AICc-Werten geordnet, wobei das beste Modell (geringster AICc-Wert) in der ersten Reihe abgebildet ist. Model: Modellname; K: Anzahl der im Modell enthaltenen Parameter. Variablenkodierung: hs\_natal – Habitateignung des Geburtsterritoriums; hs\_final – Habitateignung des letzten Teritoriums bzw. des Territoriums der letzten Sichtung; sex – Geschlecht; season - Jahreszeit.

Modell-Name	K	AICc	$\Delta\text{AICc}$	Modellformel
full_model	5	5731.57	0.00	$\sim \text{sex} * \text{season} + \text{hs\_natal} + \text{hs\_final}$
sxs_hs_natal_model	4	5735.71	4.14	$\sim \text{sex} * \text{season} + \text{hs\_natal}$
sxs_hs_final_model	4	5738.16	6.59	$\sim \text{sex} * \text{season} + \text{hs\_final}$
hs_natal_model	1	5741.04	9.46	$\sim \text{hs\_natal}$
hs_final_model	1	5742.08	10.51	$\sim \text{hs\_final}$
sex_model	1	5757.71	26.14	$\sim \text{sex}$
null_model	0	5760.26	28.69	$\sim 1$
season_model	1	5762.25	30.68	$\sim \text{season}$

Tab. A2. Modellauswahl der Altersklassenmodelle für die Juvenilen. Tabellentext siehe Tabelle A1.

Modell-Name	K	AICc	$\Delta$ AICc	Modellformel
<b>Model</b>				
full_model	3	3936.04	0.00	$\sim$ sex + season + hs_natal
hs_natal_model	1	3940.61	4.57	$\sim$ hs_natal
season_model	1	3949.14	13.10	$\sim$ season
sex_model	1	3952.58	16.54	$\sim$ sex
null_model	0	3952.70	16.66	$\sim$ 1

Tab. A3. Modellauswahl der Altersklassenmodelle für die Subadulten (inkl. Abwanderer). Tabellen-  
text siehe Tabelle A1

Modell-Name	K	AICc	$\Delta$ AICc	Modellformel
sxs_hs_final_model	4	1269.06	0	$\sim$ sex * season + hs_final
full_model	5	1270.19	1.13	$\sim$ sex * season + hs_natal + hs_final
sxs_hs_natal_model	4	1277.77	8.70	$\sim$ sex * season + hs_natal
hs_final_model	1	1282.86	13.79	$\sim$ hs_final
hs_model	2	1283.82	14.76	$\sim$ hs_natal + hs_final
season_model	1	1289.24	20.18	$\sim$ season
hs_natal_model	1	1291.39	22.33	$\sim$ hs_natal
sex_model	1	1295.11	26.05	$\sim$ sex
null_model	0	1296.86	27.80	$\sim$ 1

Tab. A4. Modellauswahl der Altersklassenmodelle für die Adlten (inkl. Abwanderer). Tabellentext siehe Tabelle A1. Zusätzlich gibt es hier einen statistischen Term (cluster (ind\_ID)), der die Zugehörigkeit der Beobachtungen zu einem Individuum angibt, um Mehrfachsichtungen über die Jahre desselben Individuums zu berücksichtigen.

Modell-Name	K	AICc	$\Delta\text{AICc}$	Modellformel
null_model	0	689.46	0	$\sim 1 + \text{cluster}(\text{ind\_ID})$
hs_model	1	689.53	0.07	$\sim \text{hs\_final} + \text{cluster}(\text{ind\_ID})$
season_model	1	690.68	1.22	$\sim \text{season} + \text{cluster}(\text{ind\_ID})$
sex_model	1	691.42	1.96	$\sim \text{sex} + \text{cluster}(\text{ind\_ID})$
full_model	3	692.53	3.07	$\sim \text{sex} + \text{season} + \text{hs\_final} + \text{cluster}(\text{ind\_ID})$

Tab. A5. Tabelle der Modellauswahl zur Reproduktionswahrscheinlichkeit der deutschen Wolfspopulation. Die Modelle sind nach aufsteigenden AICc-Werten geordnet, wobei das beste Modell (geringster AICc-Wert) in der ersten Reihe abgebildet ist. K: Anzahl der im Modell enthaltenen Parameter; *hs\_terr*: Habitateignung des Territoriums; *time\_bfem*: Zeitraum (in Jahren), über den das reproduzierende Weibchen im Territorium etabliert ist (als quadratischer Term); *TerrID*: Name des Territoriums.

Modellname	K	AICc	$\Delta\text{AICc}$	Modellformel
null_model	2	305.63	0	$\sim 1 + (1   \text{TerrID})$
hs_model	3	306.64	1.01	$\sim \text{hs\_terr} + (1   \text{TerrID})$
agefem_model	3	307.58	1.94	$\sim \text{time\_bfem} + (1   \text{TerrID})$
agefem_quad_model	4	309.61	3.97	$\sim \text{time\_bfem} + \text{time\_bfem}^2 + (1   \text{TerrID})$
additive_model	5	310.67	5.04	$\sim \text{hs\_terr} + \text{time\_bfem} + \text{time\_bfem}^2 + (1   \text{TerrID})$
full_model	7	311.61	5.98	$\sim \text{hs\_terr} * (\text{time\_bfem} + \text{time\_bfem}^2) + (1   \text{TerrID})$

Tab. A6. Tabelle zur Modellauswahl zur Anzahl der Welpen pro Wurf in den deutschen Wolfsterritorien. Tabellentext siehe Tabelle A5.

Modellname	K	AICc	$\Delta\text{AICc}$	Modellformel
additive_model	5	2111.47	0	$\sim \text{hs\_terr} + \text{time\_bfem} + \text{time\_bfem}^2 + (1   \text{TerrID})$
full_model	7	2113.44	1.97	$\sim \text{hs\_terr} * (\text{time\_bfem} + \text{time\_bfem}^2) + (1   \text{TerrID})$
hs_model	3	2118.37	6.89	$\sim \text{hs\_terr} + (1   \text{TerrID})$
agefem_quad_model	4	2119.71	8.24	$\sim \text{time\_bfem} + \text{time\_bfem}^2 + (1   \text{TerrID})$
agefem_model	3	2124.33	12.85	$\sim \text{time\_bfem} + (1   \text{TerrID})$
null_model	2	2128.61	17.13	$\sim 1 + (1   \text{TerrID})$

Tab. A7. Verzeichnis der in der Literaturstudie verwendeten Quellen.

Nr	Autoren	Jahr	Titel	Zeitschrift
1	Blanco & Cortés	2007	Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain	Journal of Zoology
2	Frenzel & Mech	1971	Ecological studies of the timber wolf in Northeastern Minnesota.	Research paper published by the U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station
3	Gese & Mech	1991	Dispersal of wolves ( <i>Canis lupus</i> ) in northeastern Minnesota, 1969–1989	Canadian Journal of Zoology
4	Boyd et al.	1995	Transboundary Movements of a Recolonizing Wolf Population in the Rocky Mountains	In: Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World
5	Kojola et al.	2009	Dispersal Behavior and the Connectivity between Wolf Populations in Northern Europe	The Journal of Wildlife Management
6	Jimenez et al.	2017	Wolf dispersal in the Rocky Mountains, Western United States: 1993–2008	The Journal of Wildlife Management

Nr	Autoren	Jahr	Titel	Zeitschrift
7	Mech	1998	Technology Yields the Data	In: The wolves of Denali
8	Fritts & Mech	1981	Dynamics, Movements, and Feeding Ecology of a Newly Protected Wolf Population in Northwestern Minnesota	Wildlife Monographs
9	Wabakken et al.	2007	Multistage, long-range natal dispersal by a global positioning system-collared Scandinavian wolf	The Journal of Wildlife Management
10	Adams et al.	2010	Population Dynamics and Harvest Characteristics of Wolves in the Central Brooks Range, Alaska	Wildlife Monographs
11	Fuller	1989	Population Dynamics of Wolves in North-Central Minnesota	Wildlife Monographs
12	Boyd & Pletscher	1999	Characteristics of Dispersal in a Colonizing Wolf Population in the central Rocky Mountains	Journal of Wildlife Management
13	Hayes & Harestad	2000	Demografy of a recovering wolf population in Yukon	Canadian Journal of Zoology
14	Person & Russell	2010	Correlates of Mortality in an Exploited Wolf Population	The Journal of Wildlife Management
15	Pletscher et al.	1997	Population Dynamics of a Recolonizing Wolf Population	The Journal of Wildlife Management
16	Smith et al.	2010	Survival of Colonizing Wolves in the Northern Rocky Mountains of the United States, 1982-2004	The Journal of Wildlife Management
17	Peterson et al.	1984	WOLVES OF THE KENAI PENINSULA, ALASKA	Wildlife Monographs
18	Ballard et al.	1987	ECOLOGY OF AN EXPLOITED WOLF POPULATION IN SOUTH-CENTRAL ALASKA	Wildlife Monographs
19	Kojola et al.	2006	DISPERSAL IN AN EXPANDING WOLF POPULATION IN FINLAND'	Journal of Mammalogy
20	Webb et al.	2011	Demografy of a harvested population of wolves ( <i>Canis lupus</i> ) in west-central Alberta, Canada	Canadian Journal of Zoology
21	Kirilyuk et al.	2020	Long-distance dispersal of wolves in the Dauria ecoregion	Mammal Research

Nr	Autoren	Jahr	Titel	Zeitschrift
22	Marucco et al.	2009	Wolf survival and population trend using non-invasive capture-recapture techniques in the Western Alps	Journal of Applied Ecology
23	Gasaway et al.	1983	INTERRELATIONSHIPS OF WOLVES, PREY, AND MAN IN INTERIOR ALASKA	Wildlife Monographs
24	Van Ballenberghe	1983	Extraterritorial Movements and Dispersal of Wolves in Southcentral Alaska	American Society of Mammalogists
25	Fritts et al.	1985	Can Relocated Wolves Survive?	Wildlife Society Bulletin
26	Peterson & Page	1988	THE RISE AND FALL OF ISLE ROYALE WOLVES, 1975-1986	Journal of Mammalogy
27	Ballard et al.	1997	ECOLOGY OF WOLVES IN RELATION TO A MIGRATORY CARIBOU HERD IN NORTH-WEST ALASKA	Wildlife Monographs
28	Potvin	1988	Wolf movements and population dynamics in Papineau-Labelle reserve, Quebec	Canadian Journal of Zoology
29	Ciucci et al.	2009	Long-Distance Dispersal of a Rescued Wolf From the Northern Appenines to the Western Alps	Journal of Wildlife Management
30	Reinhardt et al.	2019	Military training areas facilitate the recolonization of wolves in Germany	Conservation Letters
31	Ražen et al.	2016	Long-distance dispersal connects Dinaric-Balkan and Alpine grey wolf ( <i>Canis lupus</i> ) populations	European Journal of Wildlife Research
32	Heffner & Geffen	1999	GROUP SIZE AND HOME RANGE OF THE ARABIAN WOLF ( <i>CANIS LUPUS</i> ) IN SOUTHERN ISRAEL	Journal of Mammalogy
33	Jedrzejewska et al.	1996	Population dynamics of Wolves <i>Canis lupus</i> in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in relation to hunting by humans, 1847-1993 - Has some numbers in it, not sure if it's suitable though	Mammal Review
34	Harrington et al.	1983	Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions	Behavioural Ecology and Sociobiology

Nr	Autoren	Jahr	Titel	Zeitschrift
35	Van Ballenberghe & Mech	1975	Weights, growth and survival of timber wolf pups in Minnesota	Journal of Mammalogy
36	Wabakken et al.	2001	The recovery, distribution and population dynamics of wolves in the Scandinavian peninsula, 1978-1998	Canadian Journal of Zoology
37	Wydeven, Schults & Thiel	1995	Monitoring of a gray wolf population in Wisconsin, 1979-1991	In: Ecology and Conservation of Wolves
38	Fritts	1983	Record dispersal by a wolf from Minnesota	Journal of Mammalogy
39	Fuller & Keith	1980	Wolf population dynamics and prey relationships in northeastern Alberta	Journal of Wildlife Management
40	Mancinelli & Ciucci	2018	Beyond home: Preliminary data on wolf extraterritorial forays and dispersal in Central Italy	Mammalian Biology
41	Marucco et al.	2022	Wolf Dispersal Patterns in the Italian Alps and Implications for Wildlife Diseases Spreading	Animals
42	Jarausch et al.	2021	How the west was won: genetic reconstruction of rapid wolf recolonization into Germany's anthropogenic landscapes	Heredity
43	Caniglia et al.	2014	Noninvasive sampling and genetic variability, pack structure, and dynamics in an expanding wolf population	Journal of Mammalogy
44	Treves et al.	2017	Gray wolf mortality patterns in Wisconsin from 1979-2012	Journal of Mammalogy
45	Nowak & Myslajek	2016	Wolf recovery and population dynamics in Western Poland, 2001-2012	Mammal Research
46	Marescot et al.	2011	Capture-recapture population growth rate as a robust tool against detection heterogeneity for population management	Ecological Applications
47	Sidorovich et al.	2007	Litter size, sex ratio, and age structure of gray wolves, <i>Canis lupus</i> , in relation to population fluctuations in northern Belarus	Canadian Journal of Zoology

Nr	Autoren	Jahr	Titel	Zeitschrift
48	Cubaynes et al.	2014	Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves ( <i>Canis lupus</i> )	Journal of Animal Ecology
49	Mills et al.	2008	Direct Estimation of Early Survival and Movements in Eastern Wolf Pups	The Journal of Wildlife Management
50	Huber et al.	2002	Causes of wolf mortality in Croatia in the period 1986-2001	VETERINARSKI ARHIV
51	Stenglein et al.	2018	Compensatory mortality in a recovering top carnivore: wolves in Wisconsin, USA (1979-2013)	Oecologia
52	Mech et al.	2008	DEMOGRAPHIC EFFECTS OF CANINE PARVO-VIRUS ON A FREE-RANGING WOLF POPULATION OVER 30 YEARS	Journal of Wildlife Diseases
53	Bull et al.	2009	Survival on the border: a population model to evaluate management options for Norway's wolves <i>Canis lupus</i>	Wildlife Biology
54	i-Abbas, Rooney & Mian	2013	Grey wolf in Gilgit-Baltistan, Pakistan: distribution, abundance and persecution	Canid Biology and Conservation
55	Hamid et al.	2019	Origin, ecology and human conflict of gray wolf ( <i>Canis lupus</i> ) in Suleman Range, South Waziristan, Pakistan	Mammalia
56	Kusak, Skrbinsek & Huber	2005	Home ranges, movements, and activity of wolves ( <i>Canis lupus</i> ) in the Dalmatian part of the Dinarids, Croatia	European Journal of Wildlife Research
57	Nowak, Myslajek & Jedrzejewska	2008	Density and demografy of wolf, <i>Canis lupus</i> population in the western-most part of the Carpathian Mountains, 1996-2003	Folia Zoologica
58	Murray et al.	2010	Death from anthropogenic causes is partially compensatory in recovering wolf populations	Biological Conservation
59	Mech	1977	PRODUCTIVITY, MORTALITY, AND POPULATION TRENDS OF WOLVES IN NORTHEASTERN MINNESOTA	Journal of Mammalogy

Nr	Autoren	Jahr	Titel	Zeitschrift
60	Chapron et al	2003	Conservation and control strategies for the wolf ( <i>Canis lupus</i> ) in western Europe based on demographic models	Comptes Rendus Biologies
61	Chakrabarti et al.	2022	Recent Trends in Survival and Mortality of Wolves in Minnesota, United States	Frontiers in Ecology and Evolution
62	Stahler et al.	2012	The adaptive value of morphological, behavioural and life-history traits in reproductive female wolves	Journal of Animal Ecology
63	Cubaynes et al.	2010	Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the case of French wolves	Conservation Biology
64	Mech	1989	Wolf Population Survival in an Area of High Road Density	The American Midland Naturalist
65	Jedrzejewski et al.	2007	Territory size of wolves <i>Canis lupus</i> : Linking local (Bialowieza Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns	Ecography
66	Apollonio et al.	2004	Wolves in the Casentinesi Forests: insights for wolf conservation in Italy from a protected area with rich wild prey community	Biological Conservation
67	Fernández-Gil	2020	Pack size in humanized landscapes: the Iberian wolf population	Wildlife Biology
68	Hebblewhite & Whittington	2020	Wolves without borders: Transboundary survival of wolves in Banff National Park over three decades	Global Ecology and Conservation
69	Boertje & Stephenson	1992	Effects of ungulate availability on wolf reproductive potential in Alaska	Canadian Journal of Zoology
70	Rausch	1967	Some Aspects of the Population Ecology of Wolves, Alaska	American Zoologist
71	Schmidt et al.	2008	Reproductive behaviour of wild-living wolves in Bialowieza Primeval Forest (Poland)	Journal of Ethology
72	Ferreras-Collino et al.	2021	Wolf ( <i>Canis lupus</i> ) litter size in Spain	European Journal of Wildlife Research

Nr	Autoren	Jahr	Titel	Zeitschrift
73	Sidorovich et al.	2017	Wolf denning behaviour in response to external disturbances and implications for pup survival	Mammalian Biology
74	Jedrzejewski et al	2005	Habitat selection by wolves <i>Canis lupus</i> in the uplands and mountains of southern Poland	Acta Theriologica

## Modellkalibrierung – Lokale Sensitivitätsanalyse

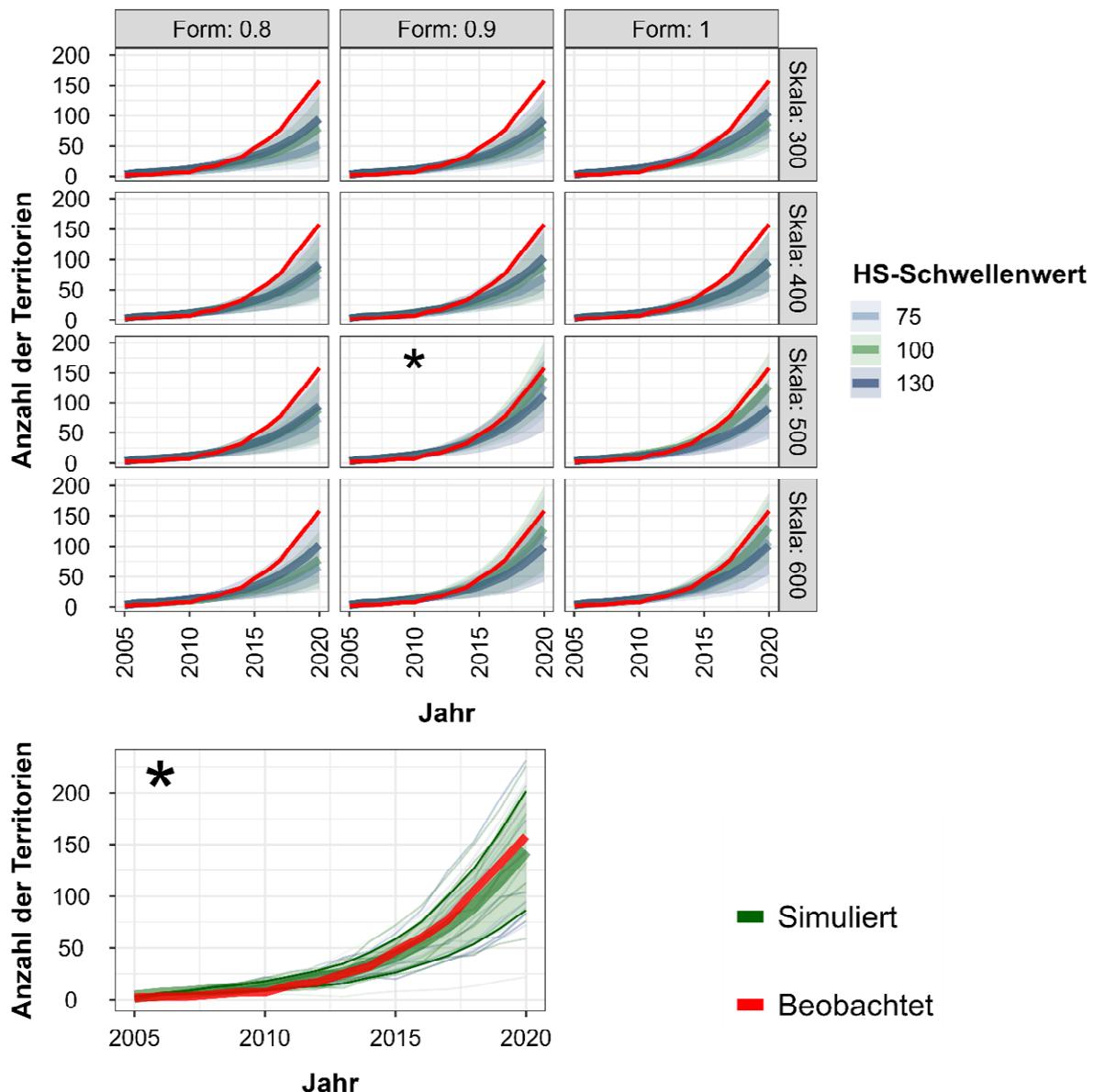


Abb. A1. Modellkalibrierung und lokale Sensitivitätsanalyse. Vergleich der Anzahl an Territorien über die Jahre mit verschiedenen Parametern für die Weibull-Verteilung, die dem Abwanderungsverhalten zugrunde liegt. Weibull-Form-Parameter (Spalten) und Weibull-Skala-Parameter (Reihen) und Habitateignungs-Schwellenwerte (HS) für die Wanderbewegungen/ Dispersal (Farben). Die rote Linie repräsentiert jeweils die tatsächliche Anzahl der Territorien in Deutschland als Referenzwert. B. Verwendete Parametrisierung. Die hellen grünen Linien repräsentieren jeweils eine simulierte Wiederholung, die dunkle, dünne Linie repräsentiert die Grenzen des 95 % CI, und die dicke grüne Linie ist der beobachtete Mittelwert aus allen Wiederholungen.

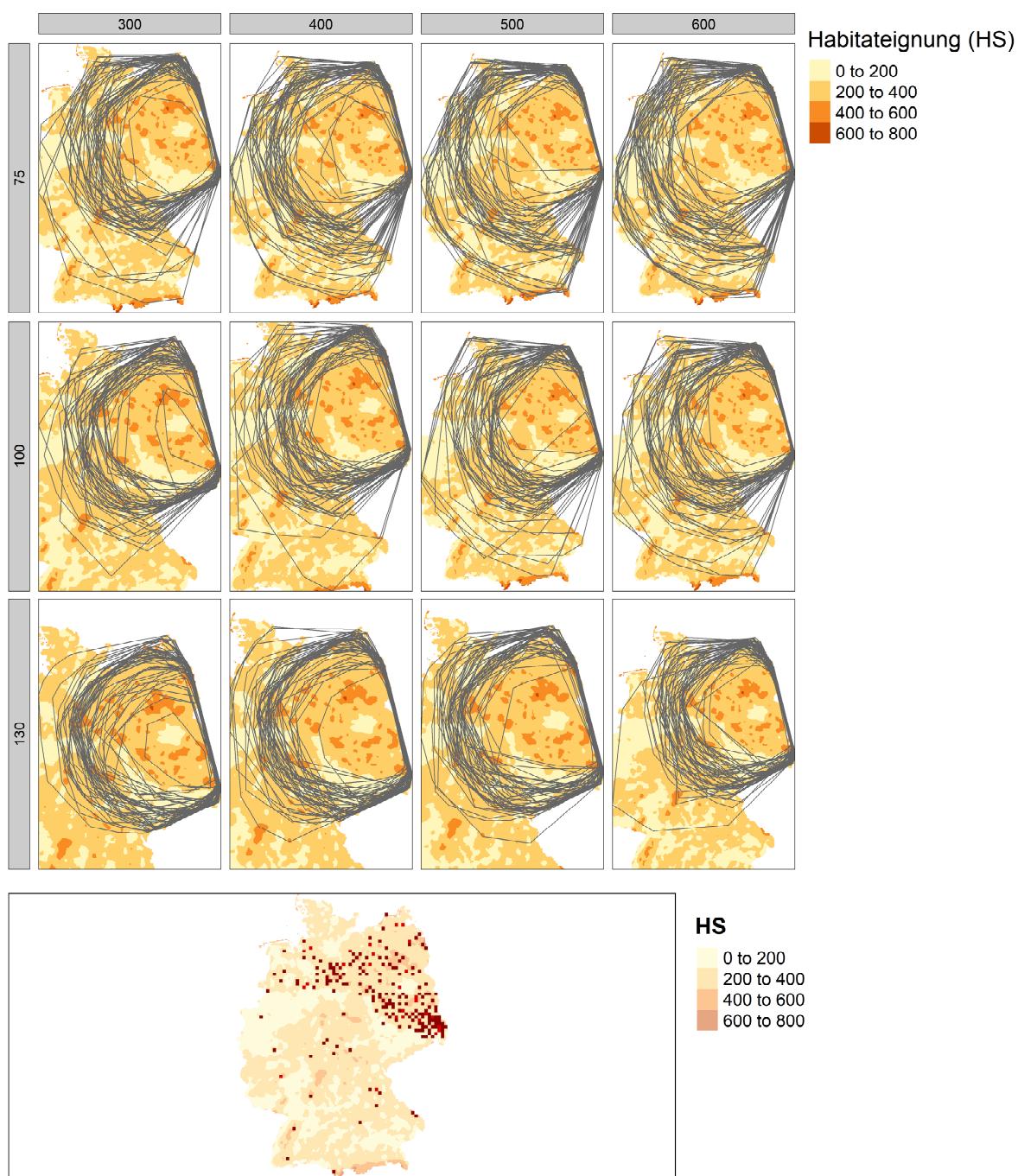


Abb. A2. Räumliche Ausbreitung der deutschen Wolfspopulation dargestellt als Minimum-Konvex-Polygon (MCP100) für jede Wiederholung unter verschiedenen Kombinationen des Habitateignungs (HS)-Schwellenwertes (Zeilen, HS-Werte multipliziert mit 1000 zur besseren Darstellung) und Weibull-Skalen-Parameter (Spalten). Der Weibull-Form-Parameter betrug jeweils 0,9, und die Regel für die territorial Etablierung war auf 'alle verfügbaren potentiellen Territorienzellen' eingestellt. Eine Karte mit den realen Wolfsterritorien am Ende der 15 Jahre Kalibrierungszeit ist in der unteren Abbildung dargestellt.

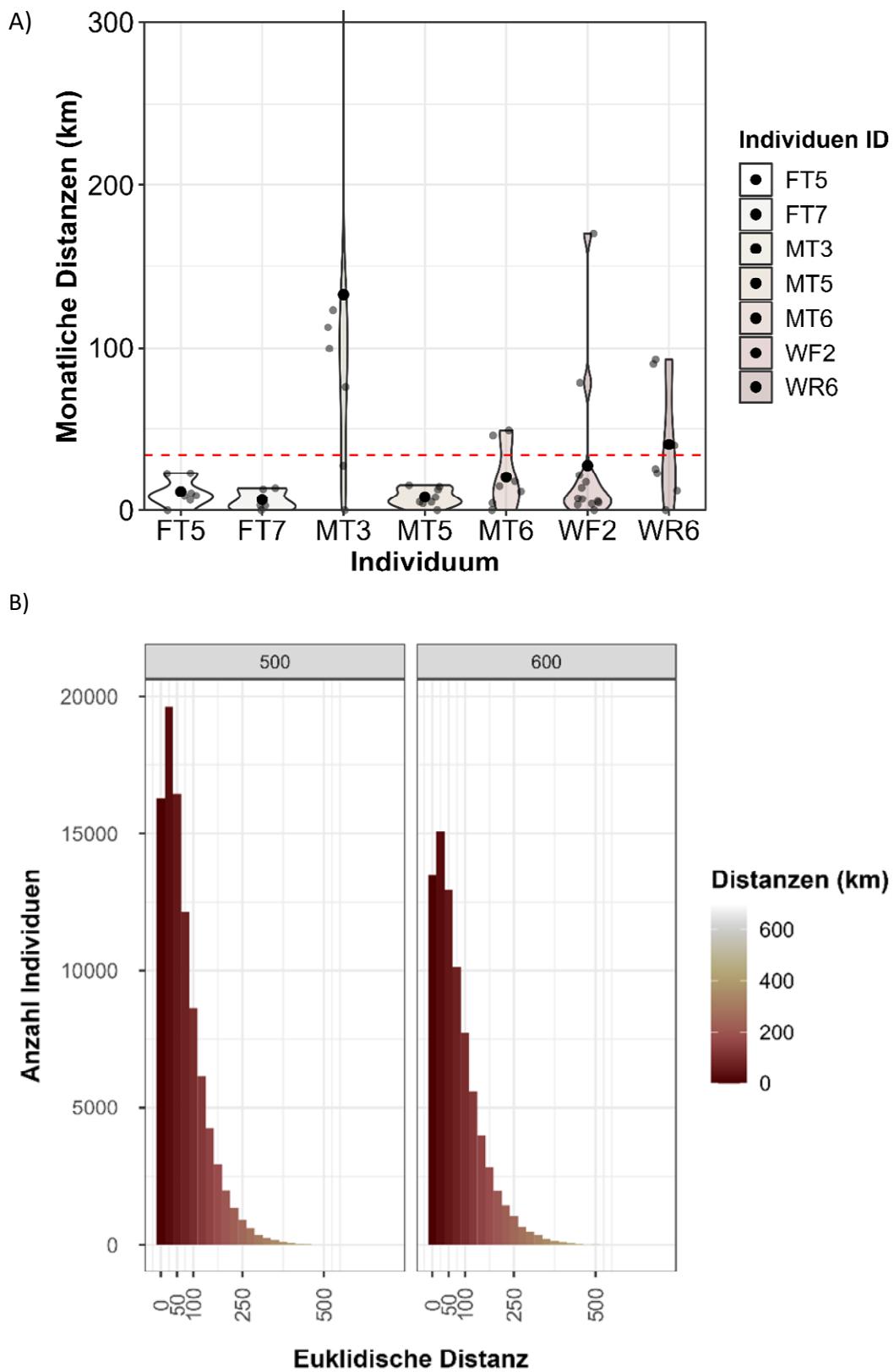


Abb. A3. Lineare Dispersaldistanzen (A) beobachtet in besenderten Individuen und (B) generiert in simulierten Individuen im IBM (Weibull-Skalen-Parameter mit 500 (links) und 600 (rechts)). Es ist zu beachten, dass die monatlichen euklidischen Distanzen nicht als Eingabeparameter in das Modell einflossen, sondern eine emergente Eigenschaft des Modells sind, d. h. die monatlichen Distanzen können aus den Wanderschritten der simulierten Wölfe aggregiert werden.

Die „BfN-Schriften“ sind eine seit 1998 unperiodisch erscheinende Schriftenreihe in der institutionellen Herausgeberschaft des Bundesamtes für Naturschutz (BfN) in Bonn. Sie sind kurzfristig erstellbar und enthalten u.a. Abschlussberichte von Forschungsvorhaben, Workshop- und Tagungsberichte, Arbeitspapiere oder Bibliographien. Viele der BfN-Schriften sind digital verfügbar. Printausgaben sind auch in kleiner Auflage möglich.

**DOI 10.19217/ skr715**



Bundesamt für  
Naturschutz