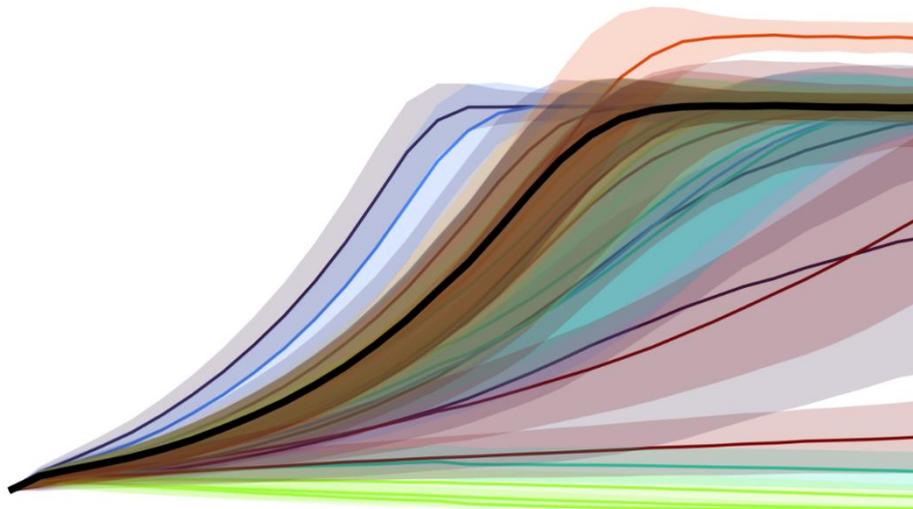




# Modellbasierte Populationsstudie über den Wolf in Niedersachsen, als Teilaspekt zum Erhaltungszustand in Deutschland



# **Modellbasierte Populationsstudie über den Wolf in Niedersachsen, als Teilaspekt zum Erhaltungszustand in Deutschland**

## **Auftraggeber:**

Niedersächsischer Landesbetrieb für Wasserwirtschaft, Küsten- und Naturschutz,  
Göttinger Chaussee 76A, 30453 Hannover, Deutschland

## **Sachbearbeiter\*innen (alphabetische Reihenfolge):**

Paul Griesberger\*, Klaus Hackländer, Jennifer Hatlauf\*, Florian Kunz\*, Frederik Sachser\*  
(\*in gleichem Maß beiträgend, equally contributing)

## **Empfohlene Zitierung:**

*IWJ (2022) Modellbasierte Populationsstudie über den Wolf in Niedersachsen, als Teilaspekt zum Erhaltungszustand in Deutschland. Projektbericht, Hrsg.: Institut für Wildbiologie und Jagdwirtschaft (IWJ) Universität für Bodenkultur Wien.*

© Institut für Wildbiologie und Jagdwirtschaft (IWJ), 2022

Department für Integrative Biologie und Biodiversitätsforschung (DIBB)

Universität für Bodenkultur Wien

Gregor-Mendel-Straße 33

A 1180 Wien

# INHALT

Glossar	5
Executive Summary	8
Zusammenfassung	9
1. Einleitung	13
1.1. Aufgabe und Kontext	13
1.2. Wolfsmanagement in Deutschland	14
1.3. Modellierungen und Populationsgefährdungsanalyse	15
2. Material und Methoden	17
2.1. Abschätzung der demographischen Wachstumsrate	19
2.2. Literatur, Populationsbiologische Grundannahmen und Artbeschreibung	20
2.3. Datenakquisition und Statistische Auswertungssoftware	21
2.4. Bestandsdynamik des Wolfes in Niedersachsen	21
2.5. Eingangsparameter für die Simulation	24
2.5.1. Eingangsparameter zu den Letale Allelen und Äquivalenten	25
2.5.2. Eingangsparameter zur Reproduktion	26
2.5.3. Eingangsparameter zur Mortalität	29
2.5.4. Eingangsparameter zu Katastrophen	33
2.5.5. Eingangsparameter zur Tragfähigkeit	34
2.5.6. Eingangsparameter zu Austausch und Dispersal	35
2.5.7 Zusammenfassung der Eingangsparameter und Annahmen	36
2.5.8. Genetische Parameter und Erstellung des studbooks	38
2.6. Auswertung und Visualisierung der genetischen Ergebnisse	41
2.7. Sensitivitätsanalyse	41
3. Ergebnisse	42
3.1. Exponentielles Wachstumsmodell	42
3.2. Ergebnisse der Populationsgefährdungsanalyse und Vergleich der Szenarien anhand demographischer Parameter	45
3.2.1. Standardszenario	52
3.2.2. Letale Allele und Äquivalente	53
3.2.3. Reproduktion	55
3.2.4. Mortalität	59
3.2.5. Katastrophen	65
3.2.6. Austausch und Dispersal	67
3.2.7. Tragfähigkeit (Kapazitätsgrenze)	70

3.3. Vergleich der Szenarien anhand genetischer Parameter	72
3.3.1. Vergleich anhand der Anzahl der Allele	72
3.3.2. Vergleich anhand der beobachteten und erwarteten Heterozygotie	74
3.3.3. Vergleich anhand des Inzuchtkoeffizienten	76
3.3.4. Die genetischen Simulationsergebnisse im internationalen Vergleich	78
3.4. Aussterbewahrscheinlichkeit	79
3.5. Sensitivitätsanalyse	80
4. Diskussion	89
4.1. Exponentielles Wachstum von Wolfsbeständen	90
4.2. Diskussion der Szenarien	91
4.3. Interpretation der genetischen Simulationsergebnisse	95
4.4. Vergleich mit anderen Wolfsmodellen	96
4.5. Schätzung der effektiven Populationsgröße	97
4.6. Ausblick und Empfehlungen	100
5. Danksagung	103
6. Literatur	104

**Im Interesse der Lesbarkeit wird in diesem Bericht auf geschlechtsbezogene Formulierungen verzichtet. Selbstverständlich sind immer alle Geschlechter gemeint, auch wenn explizit nur eines angesprochen wird.**

**Im Text sind englische bzw. anglierte sowie lateinische Begriffe *kursiv gesetzt*. Deutsche bzw. eingedeutschte Fachbegriffe werden bei der ersten Erwähnung unterstrichen. Die wichtigsten Begriffe sind hier im Glossar zu finden.**

## GLOSSAR

**Allel:** Variante der DNS-Sequenz eines Gens. Diploide Organismen besitzen pro Gen jeweils ein Allel von der Mutter und eines vom Vater. Der physische Ort eines Gens und damit der Allele auf der DNS-Sequenz wird Locus (plur. Loci) genannt.

**Allelfrequenz:** Die Häufigkeit von Allelen über alle Individuen innerhalb einer Population hinweg wird als Allelfrequenz (relative Häufigkeit) bezeichnet. Weit verbreitete Allele haben eine hohe Allelfrequenz, seltene Allele eine niedrige.

**Bestand:** "Bestand" kann sich auf die Anzahl der Tiere in einem bestimmten Gebiet oder auf eine "Population" beziehen. Der niedersächsische (bzw. deutsche) Wolfsbestand ist Teil der zentraleuropäischen Wolfspopulation.

**Default Szenario oder Standardszenario:** Das als Default bezeichnete Szenario im Rahmen dieser Studie dient als Ausgangsbasis. Alle weiteren Szenarios wurden entwickelt, um die Effekte einzelner Parameter auf die Bestandsentwicklung zu untersuchen. Die Eingangsparameter des Default Szenarios basieren, soweit vorhanden, auf Daten aus Deutschland. Zu Mortalität, Geschlechterverhältnis und Reproduktion lagen nur zum Teil entsprechende Daten aus Deutschland vor. Fehlende, für die Modellierung benötigte Eingangsparameter wurden aus der Literatur entnommen. Dabei wurde auf die Vergleichbarkeit mit Deutschland geachtet. Das Standardszenario kann deshalb als die bestmögliche Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten. Aufgrund voranschreitender Entwicklungen, der vorhandenen Eingangsdaten und unvorhergesehener Einflüsse auf den deutschen Wolfsbestand kann die reale Bestandsdynamik vom Default Szenario abweichen. Die Eingangsparameter sollten deshalb nicht als Werte für den Bestand in Deutschland interpretiert werden.

**Disperser:** In vorliegendem Modell umfassen *Disperser* jene Individuen, die ihr Geburtsgebiet verlassen und sich auf der Suche nach einer Gelegenheit zur Etablierung eines neuen Territoriums und einem Paarungspartner befinden.

**Dispersion:** Ist jede Bewegung von Individuen zwischen verschiedenen Revieren (daher angenommener Genfluss). Bewegungen, die zu einem effektiven Genfluss führen, werden als effektive Dispersion bezeichnet.

**Genetische Marker:** Um genetische Analysen anzustellen, werden sogenannte genetische Marker verwendet. Das sind Abschnitte auf der DNS eines Individuums, welche für alle Individuen erhoben und verglichen werden. Ein Marker repräsentiert damit ein Gen und die verschiedenen Ausprägungen werden entsprechend Allele genannt.

**Homozygotie/Heterozygotie:** Hat ein Individuum von beiden Elternteilen dasselbe Allel für ein Gen vererbt bekommen, spricht man bei diesem Allel von Homozygotie. Wenn die Allele, welche von Mutter und Vater vererbt wurden, sich unterscheiden, spricht man von Heterozygotie. Je höher der Anteil an heterozygoten Genen pro Individuum bzw. über alle Individuen innerhalb einer Population, desto höher ist die genetische Diversität.

**Inzuchtkoeffizient:** Maß bzw. Schätzung der Inzucht innerhalb einer Population. Mehrere Schätzverfahren existieren, der in dieser Studie angewandte  $F_{IS}$  basiert auf dem Verhältnis von Homozygotie zu Heterozygotie und beschreibt die Reduktion der Heterozygotie aufgrund von Verpaarungen verwandter Eltern in derselben Population in Relation zu zufälligen Verpaarungen.  $F_{IS}$  wird als Wert zwischen -1 und 1 berechnet, wobei 0 auf das Fehlen von Inzucht (also keine Abweichung von zufälliger Verpaarung) und zunehmend positive Werte auf zunehmende Inzucht hinweisen.

**Iteration:** Eine Wiederholung der kompletten Simulation über 30 Jahre.

**Lebensraumtragfähigkeit (Kapazitätsgrenze):** Maximale Anzahl von Individuen einer Art, die in einem definierten Gebiet langfristig existieren können. Im vorliegenden Modell bezieht sich diese Kapazitätsgrenze ausschließlich auf die ökologische Tragfähigkeit. Die aus menschlicher Sicht gewünschte Tragfähigkeit aufgrund ökonomischer oder sozialer Anliegen kann von der ökologischen Kapazitätsgrenze abweichen.

**Lebensstadien (Stadien),** wie sie in der vorliegenden Studie verwendet werden:

Welpen: Wolf im ersten Lebensjahr. Da Wolfswelpen in der Regel Anfang Mai geboren werden, erfolgt der Übergang vom Welpen zum Jährling am 1. Mai (Stadium 0).

Jährling: Wolf in seinem zweiten Lebensjahr (Stadium 1).

Subdominant: Wolf, welcher Mitglied (aber nicht als "Leittier") in einem Rudel ist; er kann subadult oder adult sein (Stadium 2).

Disperser: Wolf, welcher sich vom Geburtsgebiet entfernt, um ein neues Rudel zu gründen, bzw. um einen Paarungspartner zu finden. Die zurückgelegte Distanz ist hierbei unerheblich (Stadium 3).

Territorial: Adulte Individuen, welche die Leittiere eines Rudels darstellen (Stadium 4), hierzu zählen im Rahmen der vorliegenden Studie keine anderen territorialen Mitglieder eines Rudels.

**Lebenszyklus (life-cycle):** Jedes Individuum durchläuft einen Lebenszyklus (es wird geboren, es wächst und pflanzt sich fort, es stirbt), dies wird als *life-cycle* bezeichnet. Dabei verfolgen nicht alle Individuen dieselbe Strategie. Beispielsweise verlassen manche Wölfe bereits sehr früh ihr Geburtsgebiet, wohingegen andere für viele Jahre im Rudel verbleiben.

**Letale Äquivalente:** Letale Äquivalente repräsentieren die kumulative Inzuchtdepression eines Bestands. Das Vorkommen eines Allels mit 100%er Mortalität (= Letales Allel) bzw. von zwei Allelen mit je 50%er Mortalität entspricht dabei dem Äquivalent eines letalen Alleles, also ein letales Äquivalent. Drei bekannte Allele mit 50%iger Mortalität innerhalb eines Bestands kämen beispielsweise 1,5 Letalen Äquivalenten gleich.

**Letale Allele:** Das sind Allele, welche in homozygoter Ausprägung zum Tod des Individuums führen. Inzucht kann durch die Verpaarung verwandter Individuen zu einem häufigeren Auftreten dieser Effekte führen. Da nicht alle Allele eine 100%ige Mortalität aufweisen (manche Allele führen zu Inzuchterscheinungen mit erhöhter, aber nicht 100%iger Mortalität), wird das Konzept der letalen Äquivalente zur Abbildung der kumulativen Inzuchtdepression angewandt.

**life history:** Die *life history*-Theorie, seltener auch Theorie der Lebensgeschichte genannt, besagt, dass Organismen begrenzte Ressourcen wie Nahrung oder Energie im Laufe ihres Lebens auf unterschiedliche, lebensnotwendige aber miteinander konkurrierende Prozesse aufteilen müssen. Derartige Prozesse wären beispielsweise das Wachstum, die Reproduktion oder die Selbsterhaltung.

**Migration:** Im Sinne der Berechnung populationsgenetischer Maße und der effektiven Populationsgröße bezeichnet Migration Genfluss. Ein Migrationsereignis beschreibt dabei ein wanderndes Individuum, welches sich im Zielbestand zudem erfolgreich fortpflanzt und somit für Genfluss sorgt.

**Modell:** Um komplexe Systeme zu verstehen und zu simulieren, werden mathematische Modelle erstellt. Ein Modell ist in diesem Sinne eine Sammlung von Funktionen, welche zusammengenommen das reale System bestmöglich darstellen (dabei wird eine Abwägung zwischen der möglichst realistischen Darstellung aller funktionalen Zusammenhänge und der Komplexität des Modells notwendig). Das einfachste Modell einer Population wäre beispielsweise eine Funktion für den Zuwachs und eine Funktion für die Sterberate, um die Populationsentwicklung von Jahr 1 in Jahr 2 darzustellen.

**Monitoringjahr:** Nach den einheitlichen Monitoring Standards in Deutschland findet ein Monitoringjahr vom 1. Mai bis 30. April des nächsten Jahres statt. Wenn nicht explizit anders vermerkt beziehen sich nachfolgende Auswertungen auf die verfügbaren Daten aus diesen Monitoringjahren.

**$N_e$  Effektive Populationsgröße:** Wenn nicht weiter spezifiziert, steht  $N_e$  für alle Ansätze zur Schätzung der effektiven Populationsgröße. Eine Spezifikation wäre beispielsweise  $N_{eLD}$ , welche sich konkret auf die effektive Populationsgröße basierend auf dem Kopplungsungleichgewicht bezieht.

**Population:** Ist eine biologische Einheit auf der Ebene der ökologischen Integration, bei der es sinnvoll ist, zur Beschreibung der Eigenschaften der Einheit von einer Geburtenrate, einer Mortalitätsrate, einem Geschlechterverhältnis und einer Altersstruktur zu sprechen.

**Rudel:** ein territoriales Paar mit ihrem Nachwuchs.

**Residenter Einzelwolf (territoriales Einzeltier):** einzelner Wolf, der über mind. sechs Monate individuell in einem Gebiet mit nachprüfbar Nachweisen bestätigt wurde. In dieser Studie wird von beiden Synonymen der Begriff "territoriales Einzeltier" verwendet.

**Sensitivitätsanalyse:** Mit Hilfe einer Sensitivitätsanalyse kann gemessen werden, wie empfindlich eine Zielgröße des Modells (z.B. Anzahl an Wölfen nach 30 Jahren) auf Veränderungen von Einflussgrößen (z.B. demographische Parameter wie die Mortalität) reagiert.

**Simulation:** Simulationen sind Berechnungen anhand eines Modells, in denen bestimmte Annahmen bestehen. In Sinne der vorliegenden Studie wurden anhand mehrere Modelle Simulationen erstellt. In diesen Simulationen (basierend auf Eingangsparametern) wurden Wolfsbestände innerhalb eines definierten Zeitintervalls) bezüglich ihrer Wachstumsrate, zukünftiger Populationsgröße und genetischer Diversität analysiert.

**studbook:** Tabellarischer Input für die Vortex Populationsgefährdungsanalyse, um Daten über die Eltern, das Alter beziehungsweise Lebensstadium sowie die genetischen Informationen jedes Individuums des Ausgangsbestands bereit zu stellen.

**Szenarien:** Szenarien sind Simulationen mit unterschiedlichen Ausprägungen einzelner Eingangsparameter. Beispielsweise kann ein Szenario eine Simulation sein, in der die Eintrittswahrscheinlichkeit von Katastrophen erhöht ist.

**Territoriales Paar:** Wolfsrüde und Fähe, die ein Territorium besetzen, in dem jedoch (noch) kein Nachwuchs nachgewiesen wurde.

**Vortex-Funktionen:** Die Software Vortex bietet die Möglichkeit demographische Parameter über Funktionen, anstelle von konkreten Zahlenwerten zu simulieren. Die Verwendung von Vortex-Funktionen erlaubt eine hohe Flexibilität innerhalb der Simulationen, wodurch

Parameter artspezifisch angepasst werden können. Funktionen reichen hierbei von einfachen Verteilungsfunktionen bis hin zu komplexen WENN-DANN-Funktionen.

**Zustandsraummodell:** Auch *state space model*. Spezielle Klasse von latenten Variablenmodellen (*latent variable* oder *latent state model*), welche dazu verwendet werden kann, um die exponentielle Zunahme von Wolfsterritorien zu modellieren. Dieses Modell ermittelt die Wahrscheinlichkeit von Zuständen (hier: Anzahl von Wolfsterritorien) und eine Änderungsrate (hier: Zu- oder Abnahme an Territorien) unter Verwendung des jeweils vorangegangenen Zustands (zeitliche Abhängigkeit).

## EXECUTIVE SUMMARY

In the present study, population viability analyses were carried out for the wolf *Canis lupus* in Lower Saxony and the rest of Germany. The basis was formed by current demographic parameters supplemented by literature data, and genetic data from the wolf population of Germany. The growth development over the next 30 years was modelled. The analyses aimed to explore the effects of various influencing factors based on a total of 23 different scenarios.

The annual increase in wolf territories in Germany so far shows a clear exponential growth - with an average increase in the number of territories of 32% per year. If this trend continues unchanged, the maximum ecological carrying capacity modelled by Kramer-Schadt et al. (2020) will likely be reached by 2030. Within the simulations, the mortality of territorial animals and of dispersers leaving their natal territory became particularly relevant. Increased mortality in these life stages resulted in scenarios with high extinction probabilities. The mortality rate is the sum of several independent factors, whereby apart from natural mortality, traffic accidents as well as legal removals and illegal kills are currently the main causes. An increase in any one of these causes of mortality must be seen in conjunction with the other causes of mortality. Increased mortality rates associated with other effects (such as disasters) may result in a negative growth rate (and thus a decrease in the population). A potentially realistic scenario might lie between scenarios 17 and 18 - as described in chapter 3.2 - in which immigration from neighbouring countries is taken into account. It is important to note that the assumed default scenario particularly serves to compare parameters and does not necessarily represent the current situation of the German wolf population. It becomes apparent that specific parameters such as actual mortalities of different age classes should be investigated in more detail in order to improve the validity of predictions of the wolf population. Therefore, the graphs of this study should always be placed in the context of the described input parameters.

All scenarios (except those with increased mortalities) result in good genetic diversity, comparable to that of the initial population in 2015. Immigration into Lower Saxony from the rest of Germany seems to play a significant role in maintaining genetic diversity. The mortality of territorial animals and dispersers exerts the greatest effects on genetic diversity: The lower number of individuals presumably leads to a generally lower genetic diversity, while the resulting proportionally more frequent foreign alleles from immigrating individuals might lead to positive inbreeding coefficients.

The sensitivity analysis showed the effect strength of individual demographic parameters on the number of individuals after 30 years. Strong effects were found for both annual mortality rates and the number of reproducing females. An increase in mortality as well as a reduction in the number of reproducing females both had negative effects on population growth. The negative effect of disasters with varying frequency and severity on population growth was also illustrated. The higher the frequency and severity of the disaster, the stronger the effect on wolf populations. The strongest

negative effects were observed when disasters with frequent frequency (e.g. in 20-30 out of 100 years) increased annual mortality rates.

A minimum viable population (MVP) for Germany was not calculated, as the data basis was not sufficient. The simulation results are based on numerous assumptions and should not be interpreted as absolute statements without this context. The great advantage of simulations however lies within the comparison of different scenarios, whereby, for example, risks threatening the population can be recognized at an early stage and considered in further management. Through repeated implementation at intervals of several years, such analyses can also represent the cornerstone for adaptive management.

In summary, the present study allows an assessment of the impact of different scenarios on the development of the Lower Saxony and German wolf population, considering various factors. By including potentially realistic scenarios, it provides an essential basis for the development of an adaptive wolf management. Further studies and surveys are necessary to assess parameters in detail for the Germany wolf population (for which literature data from other populations had to be used so far) and subsequently inform future assessments.

## ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Studie wurden Populationsgefährdungsanalysen für den Wolfsbestand in Niedersachsen und dem restlichen Deutschland durchgeführt. Die Grundlage bildeten aktuelle demographische Parameter, welche durch Literaturangaben ergänzt wurden, und genetische Daten aus dem Wolfsbestand in Deutschland. Modelliert wurden die theoretischen Entwicklungen in den kommenden 30 Jahren. Die Analysen zielten darauf ab, anhand von insgesamt 23 verschiedenen Szenarien die Bedeutung diverser Einflussfaktoren zu quantifizieren.

Die bisherige jährliche Zunahme von Wolfsterritorien in Deutschland zeigt ein deutliches exponentielles Wachstum - mit einer durchschnittlichen Zunahme der Anzahl an Territorien von 32%. Sollte dieser Trend unverändert anhalten, wird die von Kramer-Schadt et al. (2020) modellierte maximale ökologische Tragfähigkeit sehr wahrscheinlich bis 2030 erreicht werden. In den durchgeführten Simulationen zeigte sich besonders die Relevanz der Mortalität territorialer Tiere sowie der von Wölfen, die ihr Geburtsterritorium verlassen (*Disperser*). Bei erhöhter Mortalität in diesen Lebensstadien ergaben sich Szenarien mit hohen Aussterbewahrscheinlichkeiten. Die Mortalitätsrate ist dabei die Summe aller einzelner Faktoren, wobei abgesehen von natürlicher Sterblichkeit vor allem Verkehrsunfälle sowie legale Entnahmen und illegale Tötungen verursachend sind. Eine Erhöhung einer einzigen dieser Mortalitätsursachen muss im Zusammenhang mit den anderen Mortalitätsursachen gesehen werden. Erhöhte Mortalitätsraten in Zusammenhang mit weiteren Einflüssen (wie etwa Katastrophen) können in einer negativen Wachstumsrate (und damit einer Abnahme des Bestands) resultieren. Ein potentiell realistisches Szenario liegt zwischen den Szenarien 17 und 18, beschrieben in Kapitel 3.2 - in welchen die Immigration aus benachbarten Ländern berücksichtigt wird. Es muss beachtet werden, dass das angenommene *Default Szenario* insbesondere dem Vergleich von Parametern dient und nicht zwingend die aktuelle Gegebenheit des deutschen Wolfsbestands darstellt. Es zeigt sich, dass spezifische Parameter wie tatsächliche Mortalitäten verschiedener Altersklassen genauer untersucht werden sollten, um die Aussagekraft von Vorhersagen des Wolfsbestands zu verbessern. Aufgrund der Unzulänglichkeit einzelner Parameter die reale Situation in ausreichender Genauigkeit widerzugeben, sollten die Graphiken dieser Studie immer im Kontext zu den beschriebenen Eingangsparametern gestellt werden.

Alle Szenarien (bis auf jene mit erhöhten Mortalitäten) resultieren in guter genetischer Diversität, vergleichbar mit jener des Ausgangsbestands im Jahr 2015. Die Immigration in den Bestand Niedersachsen aus dem restlichen Deutschland scheint dabei in der Aufrechterhaltung der genetischen Diversität eine bedeutende Rolle zu spielen. Die Mortalität territorialer Tiere sowie der *Disperser* übt dabei den größten Einfluss auf die genetische Diversität aus: Die geringere Anzahl an Individuen führt vermutlich zu einer generell geringeren genetischen Diversität, während die dadurch anteilig häufigeren fremden Allele durch immigrierende Individuen zu positiven Inzuchtkoeffizienten führen.

Die Sensitivitätsanalyse zeigte die Effektstärke einzelner demographischer Eingangsparameter auf die Individuenanzahl nach 30 Jahren. Starke Effekte konnten sowohl für die jährlichen Mortalitätsraten sowie die Anzahl an reproduzierenden Weibchen nachgewiesen werden. Eine Erhöhung der Mortalität sowie eine Reduktion der reproduzierenden Weibchen wirkten sich negativ auf das Bestandswachstum aus. Der negative Einfluss von Katastrophen mit variierender Frequenz und unterschiedlichem Schweregrad auf das Bestandswachstum konnte ebenfalls veranschaulicht werden. Je höher die Frequenz und Schwere der Katastrophe desto stärker war die Auswirkung auf die Wolfsbestände. Die stärksten negativen Effekte konnten beobachtet werden, sobald Katastrophen mit häufiger Frequenz (z.B. in 20-30 von 100 Jahren) die jährlichen Mortalitätsraten erhöhten.

Eine *minimum viable population* (MVP) für Deutschland wurde nicht berechnet, da hierfür die Datengrundlage nicht ausreichend war. Die Simulationsergebnisse basieren auf zahlreichen Annahmen und sollten nicht ohne diesen Kontext als absolute Aussagen interpretiert werden. Vielmehr liegt ein großer Vorteil von Simulationen im Vergleich von verschiedenen Szenarien, wodurch z.B. bestandsgefährdende Risiken frühzeitig erkannt und im weiteren Management berücksichtigt werden können. Durch die wiederholte Durchführung im Abstand von mehreren Jahren können entsprechende Analysen ebenfalls den Grundstein für ein adaptives Management darstellen.

Zusammenfassend ermöglicht die vorliegende Studie eine Abschätzung der Auswirkung verschiedener Szenarien auf die Entwicklung des niedersächsischen und deutschen Wolfsbestands unter Berücksichtigung verschiedener Faktoren. Sie stellt durch die Präsentation von potentiell realistischen Szenarien eine wesentliche Grundlage für die Entwicklung eines adaptiven Wolfsmanagements dar. Weitere Untersuchungen sind nötig. Durch genaue Erhebungen einzelner Eingangsparameter für den gesamten deutschen Bestand (für welche bisher auf Literaturangaben aus anderen Beständen zurückgegriffen werden musste) können die angestellten Simulationen zudem weiter an die Situation in Deutschland angepasst werden.

# 1. EINLEITUNG

## 1.1. AUFGABE UND KONTEXT

Die vorliegende Studie wurde vom Niedersächsischen Landesbetrieb für Wasserwirtschaft, Küsten- und Naturschutz (NLWKN) in Auftrag gegeben. Vorrangiges Ziel war die Simulation der Entwicklung des Wolfsbestands (*Canis lupus*) in Deutschland mit Fokus auf den niedersächsischen Anteil unter Berücksichtigung verschiedener potentiell bestandsgefährdender Szenarien. Die Überlebensfähigkeit des Wolfbestands in Niedersachsen sollte unter Berücksichtigung diverser biologischer und anthropogener Faktoren (eingebettet in Szenarien) mit Hilfe demographischer und genetischer Daten ermittelt werden.

Zur Erfüllung des Arbeitsauftrages stehen zahlreiche wissenschaftliche Ansätze zur Verfügung. Populationsgefährdungsanalysen (*population viability analyses*, PVAs) sind wichtige Instrumente im Wildtiermanagement. Sie liefern Prognosen der Bestandsentwicklung und können eingesetzt werden, um im Rahmen von Szenarien Auswirkungen diverser Managementmaßnahmen abzuschätzen. Häufig werden PVAs im Zusammenhang mit der Analyse einer minimal lebensfähigen Populationsgröße (*minimum viable population* MVP) eingesetzt. Es herrscht allerdings eine anhaltende wissenschaftliche Debatte darüber, inwieweit PVAs verwendet werden sollten, um tatsächlich reale Ziele oder Werte für die MVP festzulegen (s. z.B. Carroll et al. 2019). PVAs ermöglichen vor allem der Untersuchung relativer Auswirkungen verschiedener Einflüsse oder Maßnahmen und eignen sich weniger, absolute Ziele oder Werte festzustellen. Alternativ stehen z. B. räumlich explizite Modelle zur Verfügung, mit denen auch Räuber-Beute-Interaktionen berücksichtigt werden können. Diese sind aber aufgrund der hohen Plastizität der zu berücksichtigenden Faktoren in Deutschland aktuell nicht geeignet. Für die Zielerreichung der vorliegenden Studie wurden daher PVAs eingesetzt. Die PVA bietet einen transparenten Prozess, bei dem die zugrundeliegenden Annahmen und Daten offen und weitere Ergänzungen oder Adaptionen möglich sind (Chapron & Arlettaz 2006). Die Relevanz des Themas wird in den kommenden Jahren vermehrt die Erstellung reproduzierbarer Grundlagen für ein adaptives Management erfordern. Die in dieser Studie durchgeführte PVA versteht sich als erste Aufbereitung. Neben der Simulation der Bestandsentwicklung und den Szenarien soll sie Anknüpfungspunkte für weitere PVAs bzw. die Gestaltung weiterer Szenarien bieten.

Die in dieser Studie vorgestellten Simulationsergebnisse basieren auf zahlreichen Annahmen und sollten nicht ohne diesen Kontext als absolute Aussagen interpretiert werden. Vielmehr liegt ein großer Vorteil von Simulationen im Vergleich verschiedener Szenarien, wodurch z.B. bestandsgefährdende Risiken frühzeitig erkannt und im weiteren Management berücksichtigt werden können. Durch die wiederholte Durchführung im Abstand von mehreren Jahren können entsprechende Analysen ebenfalls den Grundstein für ein adaptives Management darstellen. Eine wichtige Voraussetzung für ein nachhaltiges Management besteht in der Erfassung der Überlebensfähigkeit des Bestands. Das Management von Wildtierbeständen sollte

grundsätzlich dynamisch durchgeführt werden und eng an ein intensives und kontinuierliches Monitoring zur Ermittlung des aktuellen Zustands, des Verhaltens und der Ausbreitungsdynamik des Bestands gekoppelt sein.

## 1.2. WOLFSMANAGEMENT IN DEUTSCHLAND

Seit Anfang des 21. Jahrhunderts hat die Wiederausbreitung des Wolfes in Deutschland zunehmend an Dynamik gewonnen, nachdem im Jahr 2000 das erste reproduzierende Wolfsrudel in Sachsen nachgewiesen werden konnte (Reinhardt & Kluth 2007). Seitdem steigt der Bestand stetig an und die Art breitet sich in Deutschland aus. Die Wiederausbreitung ist das Resultat der Schutzbemühungen auf nationaler und internationaler Ebene. Der Wolf steht seit 1992 durch die Richtlinie zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen (92/43/EEC, FFH Richtlinie) EU-weit unter strengem Schutz (Deutschland: Anhang II und IV). Das jährliche Wachstum des Wolfsbestands in Deutschland beträgt etwa 36% (Reinhardt et al. 2019) und ist damit beispielsweise höher als das des ebenso wachsenden skandinavischen Wolfsbestands (29%; Wabakken et al. 2001) aber ähnlich der Wachstumsraten der westpolnischen Bestände (38%; Nowak & Mysłajek 2016). Die Bestandsschätzung von Großraubtieren in einem bestimmten Gebiet ist selbst im Rahmen eines gezielten Forschungsprojektes eine komplexe Aufgabe. Die Bestandsschätzung in großen räumlichen Maßstäben, vor allem innerhalb von Bundesländern und Staaten, erfordert methodisch aufwändige Studien.

In Europa gibt es eine Vielzahl von methodischen Ansätzen, die auf der Grundlage unterschiedlicher ökologischer Situationen (z. B. Vorhandensein oder Fehlen von Schnee), unterschiedlicher sozialer Situationen (z. B. der Anteil der Jäger im Rahmen des Monitorings) und unterschiedlicher finanzieller Gegebenheiten entwickelt wurden (Kaczensky et al. 2012). Ihnen allen zu eigen ist die Abhängigkeit von verlässlichen Daten. Die wesentlichen Ziele des deutschen Wolfsmonitorings sind die jährliche Erfassung des Vorkommensgebiets und der Bestandsgröße, angegeben als Mindestanzahl von Rudeln (einschließlich der Reproduktion), territorialen Paaren und Einzelwölfen (Jarausch et al. 2021). Auf Bundesebene wurden für das Monitoringjahr 2020/21 insgesamt 203 Wolfsterritorien (darunter 157 Wolfsrudel, 27 Paare und 19 territoriale Einzeltiere<sup>1</sup>) erfasst.

In Niedersachsen wurde die erste Reproduktion 2011 bestätigt und im Monitoringjahr 2020/21 konnten zehn Jahre später 38 Wolfsterritorien nachgewiesen werden. Hier führt die Landesjägerschaft Niedersachsen e.V. (LJN)<sup>2</sup> in Zusammenarbeit mit ehrenamtlichen Wolfsberatern ein landesweites passives Monitoring durch (Reding 2021). Ergänzt wird das passive Monitoring durch aktive Monitoringmaßnahmen (z.B. Fotofallenmonitoring, Losungssuche) der LJN in Gebieten mit vermutetem

---

<sup>1</sup> jeweils aktuellste Karten unter: <https://www.dbb-wolf.de/Wolfsvorkommen/territorien/karte-der-territorien>

<sup>2</sup> <https://www.wolfsmonitoring.com/>

Wolfsvorkommen. Die gesammelten Daten werden wie in anderen Bundesländern nach bundeseinheitlichen Standards (Kaczensky et al. 2009, Reinhardt et al. 2015) für das Monitoring von Großraubtieren in Deutschland bewertet und an die Dokumentations- und Beratungsstelle des Bundes zum Thema Wolf (DBBW) weitergeleitet.

### 1.3. MODELLIERUNGEN UND POPULATIONSGEFÄHRDUNGSANALYSE

Der Prozess der Modellierung und Simulation der Überlebenswahrscheinlichkeit einer Population wird als Populationsgefährdungsanalyse (PVA) bezeichnet. In diesen Modellen wird die Bestandsentwicklung auf Basis von demographischen und biologischen Parametern (sogenannte *life history* Parameter) sowie genetischen Informationen der zu untersuchenden Art unter Einfluss von deterministischen und zufälligen Faktoren simuliert (Frankham et al. 2010).

Die Zahl der Modellansätze, welche potentiell in Frage kommen, ist groß. Entscheidend hierbei sind vor allem die verfügbare Datenqualität und Fragestellung. Modelle können altersbasiert (*age-based*) sein, wobei man die Überlebens- und Reproduktionsraten pro Altersklasse (meist in jährlichen Schritten) von Individuen beschreibt. Für manche Arten hingegen sollte statt einem altersbasierten Modell eine Modellierung basierend auf einzelnen Lebensstadien stadienbasiert (*stage-based*) in Betracht gezogen werden. Mit Hilfe der festgelegten Klassen oder Kategorien können damit Entwicklungsstadien (Stadien) und Sozialstrukturen besser dargestellt werden (Marescot et al. 2012).

Populationssimulationen lassen sich grundsätzlich in individuenbasierte Modelle und populationsbasierte Modelle unterscheiden. Individuenbasierte Modelle verfolgen dabei das Schicksal jedes Individuum über die gesamte Simulation (von der Geburt, über die Übergänge in neue Klassen bis hin zur potentiellen Reproduktion und dem Tod). Die Schicksale der einzelnen Individuen werden hierbei über jährlich stattfindende Ereignisse (z.B. Reproduktion, Mortalität, Abwanderung) geprägt. Jedes Individuum durchläuft in jedem Zeitabschnitt alle Ereignisse, wodurch festgelegt wird, ob das Individuum in diesem Jahr stirbt, sich fortpflanzt, das Geburtsgebiet verlässt, in ein anderes Lebensstadium wechselt usw. Da alle Ereignisse als Verteilungsfunktionen beschrieben werden, entstehen hierdurch individuelle Lebensgeschichten (*life history*), welche die Integration genetischer, ökologischer oder demographischer Zufallseffekte berücksichtigen. Jedes Ereignis wird stets so beschrieben, dass es Bezug auf den individuellen Status nimmt. Hierdurch kann beispielsweise berücksichtigt werden, dass sich die durchschnittliche Wahrscheinlichkeit zu sterben zwischen den Stadien unterscheidet.

Für die Modellierung von Wolfsbeständen eignet sich ein individuen- und stufenbasiertes Modell besonders gut, welches daher im Rahmen der vorliegenden Studie eingesetzt wurde. Es ermöglicht die Abbildung der sozialen Strukturen sowie der Variabilität der einzelnen Individuen in ihrer *life history*. Ereignisse wie z.B.

Dispersion und die Gründung eines neuen Rudels prägen hierbei die gesamte Bestandsdynamik.

Um Simulationen mittels populationsdynamischer Modelle zu generieren, bedarf es vielfältiger Informationen. Die genetische Diversität einer Population oder Art beschreibt deren adaptives Potential und stellt somit einen wesentlichen Faktor im langfristigen Überleben unter sich ändernden Umweltbedingungen dar (Frankham et al. 2010). Langfristig überlebensfähige Populationen sind demnach groß genug, um genetische Diversität zu erhalten. Letztere wird dabei vor allem durch zwei Prozesse negativ beeinflusst, von der genetischen Drift sowie von Inzucht. Die genetische Drift bezeichnet die Veränderung des Genpools (der Allelfrequenzen) über die Generationen, bedingt durch die zufällige Vererbung von Allelen. Effekte der genetischen Drift wirken sich deshalb stärker aus, je kleiner die Population ist. Inzucht hingegen bezeichnet die Verpaarung und Erzeugung von Nachwuchs von genetisch verwandten Individuen (Allendorf et al. 2013). Negative Effekte (sogenannte Inzuchtdepressionen) entstehen dabei durch den Anstieg der Homozygotie und der Frequenz schädlicher Allele in den nachkommenden Generationen. Während der Verlust genetischer Vielfalt das Potential zur Anpassung an sich ändernde Umweltbedingungen einschränkt, können Inzuchtdepressionen direkt negative Auswirkungen auf die Fitness (vor allem auf die Überlebenswahrscheinlichkeit und den Reproduktionserfolg) der betroffenen Individuen haben. Besonders kleine Populationen sind von den Effekten der Genetischen Drift und der Inzucht betroffen (Frankham et al. 2010). Aber auch Populationen mit drastischen demographischen Veränderungen können wesentlich in ihrer langfristigen Überlebenswahrscheinlichkeit beeinflusst sein.

Viele europäische Wolfspopulationen erholen sich von sogenannten genetischen Flaschenhälsen (= Reduktion auf nur wenige überlebende Individuen, auf welche der gesamte rezente Bestand zurückgeht) oder gehen auf einzelne Einwanderungsereignisse aus umliegenden Populationen zurück. Beispielsweise erholt sich der finnische Bestand von einer fast gänzlichen Ausrottung seit Mitte der 1990er (Jansson et al. 2012). Auch der skandinavische Bestand war funktionell ausgestorben (so stark reduziert, dass kein eigenständiges Überleben möglich war) und erst 1983 fand eine Wiederbesiedlung statt (Åkesson et al. 2016). An diesen Beispielen zeigen sich exemplarisch die Probleme von erhöhter Inzucht und verringerter genetischer Diversität, die mit kleinen initialen Populationsgrößen auch in Phasen exponentiellen Wachstums einhergehen. Umso wichtiger erscheint es, in Populationsgefährdungsanalysen auch genetische Effekte mit einfließen zu lassen beziehungsweise die Ergebnisse von Simulationen nicht nur anhand der Populationsgröße, sondern auch anhand der genetischen Diversität und Inzucht zu bewerten.

Aufgrund der Zufälligkeit der Effekte (demographische Parameter wie Reproduktion und Mortalität, genetische Drift, Inzucht) werden komplexe Modelle notwendig, um Simulationen in die Zukunft anstellen zu können. Da Inzuchtdepressionen direkt auf die Fitness einzelner Individuen einwirken, ist die Berücksichtigung dieser Effekte für

moderne individuenbasierte Modelle unbedingt erforderlich (Frankham et al. 2014). Simulationen können dann verwendet werden, um Populationen bezüglich ihrer Wachstumsrate und zukünftiger Populationsgröße sowie ihrer genetischen Diversität zu bewerten. PVAs ermöglichen somit die Prognose der Bestandsentwicklung über einen beliebigen Zeitraum. Dabei können zudem verschiedene Szenarien gestaltet werden, in denen entweder Eingangsparameter verändert (z.B. erhöhte Mortalität in bestimmten Lebensstadien) oder äußere Ereignisse (z.B. Katastrophen) simuliert werden. Dies ermöglicht damit die Abschätzung der Effekte solcher Auswirkungen auf die Bestandsentwicklung. Neben der Beobachtung der Bestandsentwicklung (z.B. Verfolgung der Anzahl an Individuen pro Jahr) können die Szenarien auch anhand von demographischen oder genetischen Kenngrößen am Ende der simulierten Zeiträume verglichen werden. Bekannte Kenngrößen der genetischen Diversität sind hierbei die Anzahl der Allele ( $N_A$ ) sowie die beobachtete und erwartete Heterozygotie ( $H_o$  bzw.  $H_E$ ). Die Anzahl der Allele (gemittelt über alle Loci und Individuen) steigt mit der Anzahl an Individuen und gibt damit Aufschluss über den Variantenreichtum eines Bestands. Die Werte der Heterozygotie beschreiben den Anteil heterozygoter Loci (also jener Loci, bei denen das Individuum zwei verschiedene Allele aufweist). Diese Werte geben somit Aufschluss über die Diversität auf individueller Ebene, wobei Heterozygotie generell positiv zu sehen ist.

PVAs sind damit ein wesentliches Instrument im Wildtiermanagement. Umfangreiche Entwicklungsschritte und Daten sind jedoch notwendig, um PVAs auf die gegebenen Situationen anzupassen und damit eine hohe Vorhersagekraft und Anpassungsgüte zu erzielen.

## 2. MATERIAL UND METHODEN

Im Rahmen dieser Studie wurden zwei Ansätze verfolgt. Das erste Modell stützt sich nur auf die Daten der DBBW und integriert damit die Territorien (unabhängig von der Anzahl der Individuen). Mit diesen Daten wurde zur Abschätzung der demographischen Wachstumsrate ein exponentielles Wachstumsmodell erstellt. Das zweite Modell berücksichtigt Individuen und nimmt durch verschiedene Simulationen an Komplexität zu. Zusätzlich zur Integration der genetischen Nachweisdaten trifft das Modell viele Annahmen, welche in dem ersten "einfachen" Modell nicht berücksichtigt wurden. Wechselwirkungen welche in einem komplexeren Modell berücksichtigt werden können wurden darüber hinaus in verschiedenen Szenarien ausgearbeitet (Abbildung 1).

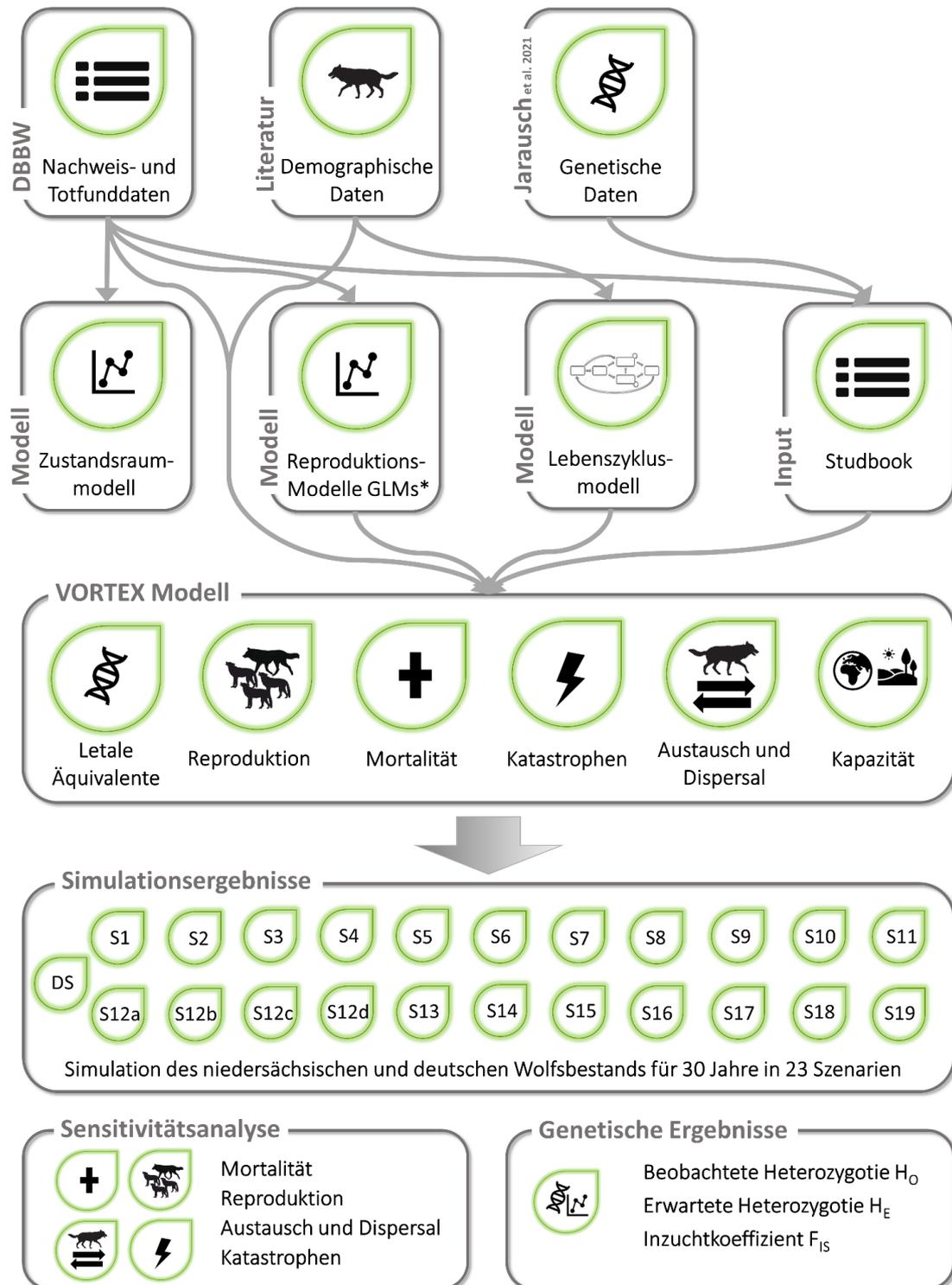


Abbildung 1: Schematische Darstellung der Datenquellen, Daten und Modelle. Die DBBW-Daten, die demographischen Parameter aus der Literatur und die genetischen Daten aus Jarausch et al. (2021) fließen in die Berechnungen des bayesianischen Zustandsraummodells (state-space model), des mechanistischen Lebenszyklusmodells, der generalisierten linearen Modelle für die Reproduktions-Parameter sowie des Vortex Modells ein. Die Simulationsergebnisse umfassen Ergebnisse für 23 verschiedene Szenarien. \*GLMs: Generalisierte Lineare Modelle. Es wurden zwei GLMS berechnet, um 1) den Anteil der reproduzierenden Weibchen (normalverteilte Fehlerstruktur) und 2) die durchschnittliche Anzahl des Nachwuchses (Poisson-verteilte Fehlerstruktur) zu modellieren.

## 2.1. ABSCHÄTZUNG DER DEMOGRAPHISCHEN WACHSTUMSRATE

Zusätzlich zu dem individuenbasierten Modellansatz im Rahmen der PVA, bei dem viele Eingangsparameter einfließen, wurde ein Zustandsraummodell (*state-space model*) erstellt, um die durchschnittliche jährliche Zunahme und Entwicklung der Anzahl an Territorien in Deutschland bis zum Jahr 2029/30 abzuschätzen. Als Eingangsdaten wurde für dieses Modell die Anzahl der festgestellten Territorien in Deutschland in den Monitoringjahren von 2000/01 bis 2020/21 verwendet. Das Modell schätzt anhand der Daten die durchschnittliche jährliche Zunahme der Territorien und inkludiert einen einfachen Markov-Prozess, indem die Information des vorangegangenen Jahres jeweils zur Schätzung des darauffolgenden Wertes zur Vorhersage dient. Da es sich bei der Anzahl an Territorien um eine kontinuierliche Messgröße handelt und eine zeitliche Abhängigkeit besteht, kann das Modell als Zustandsraummodell benannt werden (McClintock et al. 2020). Die Modellparametrisierung von Kéry & Schaub (2011; Kapitel 5.4) diente als Grundlage für die Schätzung der Parameter. Gemäß den Empfehlungen von Kéry & Schaub (2011) wurde die a-priori Verteilung für die initiale Bestandsgröße entsprechend den erfassten Territorien im Jahr 2000/01 beschrieben (Mittelwert auf der log-Skala = 0), wobei die Varianz etwas größer gewählt wurde (Standardabweichung auf der log-Skala = 1), wodurch berücksichtigt wird, dass der tatsächliche Bestand im Jahr 2000/01 unter Umständen zusätzliche nicht entdeckte Territorien umfasst haben könnte. Da das Modell auf einer Normalverteilung beruht, gilt implizit die Annahme, dass die Anzahl nicht entdeckter Territorien etwa der Anzahl an falsch positiv klassifizierten Territorien entspricht. Falsch positive Territorien sind beispielsweise Fälle, in denen lediglich ein Einzeltier nachgewiesen und fälschlicherweise als territorial eingestuft wurde. Das Modell wurde im R-Paket *nimble* (de Valpine et al. 2017, 2021) implementiert und lief mit 300.000 Iterationen und drei Markov-Ketten, wobei die ersten 20.000 Stichproben verworfen (so genanntes *burn-in*) und die resultierenden Stichproben um den Faktor 6 ausgedünnt wurden. Neben der Prüfung des R-hat Wertes<sup>3</sup> wurden alle Markov-Ketten visuell geprüft, um sicherzustellen, dass sie konvergieren. Für die Interpretation und Formatierung der Ergebnisse wurden die R-Pakete *coda* (Plummer et al. 2006), *codatools* (Mallick 2019) und *MCMCvis* (Youngflesh 2018) verwendet.

---

<sup>3</sup> Diagnostik nach Gelman & Rubin (1992), um zu bestätigen, dass die Markov-Ketten konvergieren. Der R-hat Wert sollte nahe 1 sein.

## 2.2. LITERATUR, POPULATIONSBIOLOGISCHE GRUNDANNAHMEN UND ARTBESCHREIBUNG

Zur Erfassung der *life history* Parameter wurde eine umfassende Literatursuche, vorwiegend in der wissenschaftlichen Datenbank ScienceDirect und weiterführend nach dem Schneeball-Prinzip durchgeführt. Es wurde eine systematische Schlagwortsuche durchgeführt (Abbildung 2). Darüber hinaus wurden Skripte des Bundesamts für Naturschutz (BfN), Wolfs-Managementpläne der Bundesländer sowie zur Verfügung gestellte Endberichte aus vorangegangenen Studien mit einbezogen. Nach der Sammlung wurden die Texte auf Relevanz geprüft und aufgearbeitet.

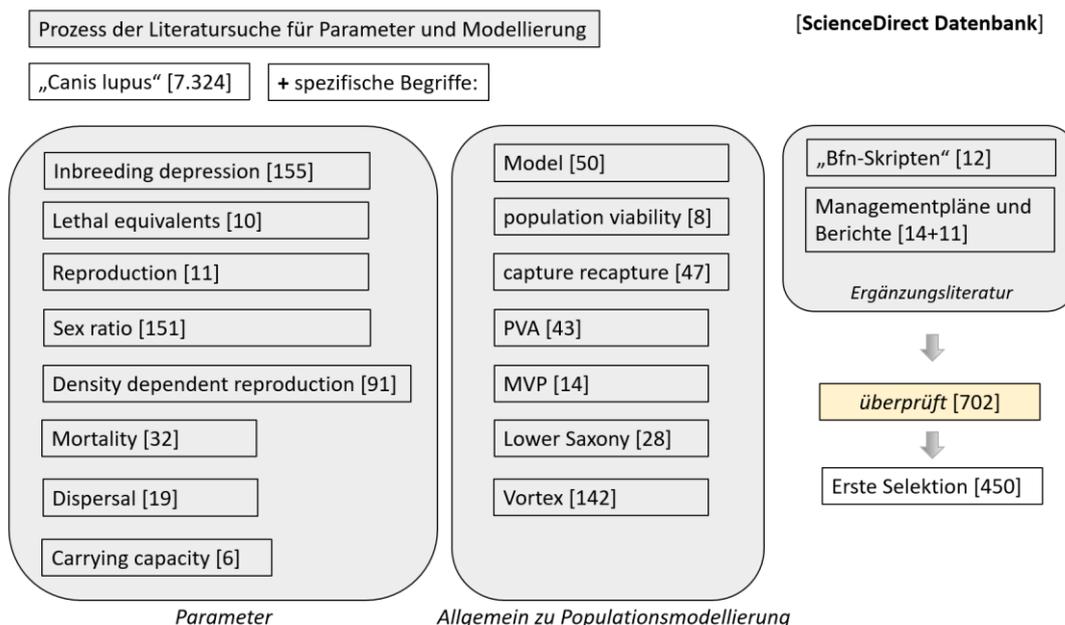


Abbildung 2: Darstellung des initialen Literaturstudiums für die Parameterwahl.

Es gab bereits verschiedene Modellierungen von Wolfsbeständen (z. B. zum mexikanischen Wolf *Canis lupus baileyi* (Carroll et al. 2014, 2019) oder zu Wölfen in Frankreich (Duchamp et al. 2017) sowie räumlich explizite Studien für Österreich (Crook & Paulus 2016). Die verwendeten Parameter werden immer wieder diskutiert, da ungenaue Werte zu unzureichenden Vorhersagen führen können (Patterson & Murray 2008). Die vorliegende Studie orientiert sich besonders an mehrfach zitierte Modelle aus Zentraleuropa und bezüglich der *life history* Parameter insbesondere an Studien von umliegenden Wolfsbeständen in Frankreich (Chapron et al. 2003, 2016; Duchamp et al. 2017; Bauduin et al. 2020) und Polen (Nowak et al. 2008; Nowak & Mysłajek 2016; Nowak et al. 2017), soweit dies möglich war. Fehlende Parameter wurden in weiterer Folge anhand von Studien aus Skandinavien (Nilsson 2003; Bull 2006; Chapron et al. 2012; Bruford 2015) oder Belarus (Sidorovich et al. 2007) ergänzt.

Entscheidend sind jedenfalls die gewählten populationsbiologischen Grundannahmen, welche in das jeweilige Modell einfließen. Im Folgenden wird deshalb detailliert auf die Genese der einzelnen *life history* Parameter eingegangen.

### 2.3. DATENAKQUISITION UND STATISTISCHE AUSWERTUNGSSOFTWARE

Die Grundlage für Berechnungen der Eingangsparameter der PVA in vorliegender Studie stellen zwei Datensätze dar. In Deutschland gibt es seit 2009 länderübergreifende Bemühungen zu einheitlichen Standards zur Erhebung von Wolfsdaten, wobei die gesammelten Informationen in der Datenbank der DBBW zu einem großen Teil öffentlich zur Verfügung gestellt werden. Diese Sammlung beinhaltet das Wolfsvorkommen in Form von territorialen Rudeln, Paaren und Einzeltieren samt deren geographischen Verortung. Es werden unter anderem Reproduktionsnachweise und die Anzahl gesichteter Welpen erfasst, woraus beispielsweise mit Hilfe eines linearen Modells der Anteil reproduzierender Weibchen (in Relation zu territorialen Weibchen) ermittelt wurde. Genetische Analysen, besonders an untersuchten Rissen, werden von der Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung durchgeführt und wenn möglich der Genotyp bestimmt. Durch eine Datenabfrage bei den Bundesländern wurden diese ergänzenden Informationen aller erfassten genetischen Nachweise aus den Ländern Berlin, Niedersachsen, Schleswig-Holstein und Thüringen freigegeben und durch das Senckenberg Institut zur Verfügung gestellt. Zur Auswertung und Bearbeitung der Daten wurde die Programmiersprache R (R Core Team, 2021) eingesetzt und diverse R-Pakete verwendet. Die Datenakquisition der DBBW-Daten erfolgte am 07.10.2021 mit dem Paket *rvest* (Wickham 2021). Für die Datenbearbeitung wurden die Pakete *dplyr* (Wickham et al. 2021b), *tidyr* (Wickham, 2021), *stringr* (Wickham 2019) und *purrr* (Henry & Wickham, 2020) verwendet. Die Grafiken wurden mit folgenden Paketen erstellt: *ggplot2* (Wickham et al. 2021a), *cowplot* (Wilke 2020), *ggsn* (Baquero, 2019), *geosphere* (Hijmans 2019) und *sf* (Pebesma 2018).

### 2.4. BESTANDSDYNAMIK DES WOLFES IN NIEDERSACHSEN

Die Populationsgefährdungsanalyse wurde mit Hilfe von Vortex 10.5.5 (Lacy & Pollak 2021)<sup>4</sup> erstellt. Vortex ist eine individuenbasierte, stochastische Simulation von demographischen, umweltbedingten und genetischen Parametern von Wildtierpopulationen. Die Software ermöglicht die Modellierung von Aussterbewahrscheinlichkeiten einer Population unter Annahme verschiedener Parameter. Vortex simuliert einen Bestand, indem es eine Reihe von Ereignissen durchläuft, die einen jährlichen Zyklus eines typischen sich reproduzierenden Organismus beschreiben: Partnerwahl, Reproduktion, Mortalität, Alterung um ein Jahr und Dispersion zwischen Beständen, auch eine Begrenzung auf die Tragfähigkeit (angepasstes und vereinfachtes Schema in Abbildung 3). Die Simulation jedes Bestands wird wiederholt (in dieser Studie 1.000 Mal), um durchschnittliche Auswirkungen und die Variabilität verschiedener Szenarien festzustellen.

---

<sup>4</sup> Vortex PVA software (Lacy & Pollak 2021) is provided under a Creative Commons Attribution-NoDerivatives International License, courtesy of the Species Conservation Toolkit Initiative (<https://scti.tools>).

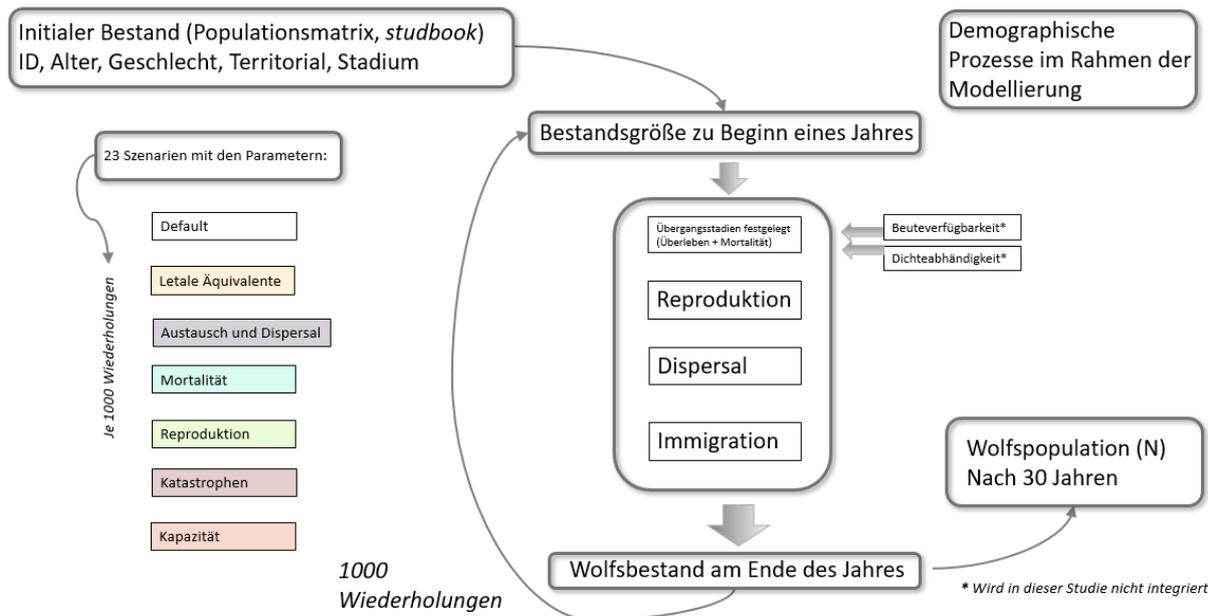


Abbildung 3: Flussdiagramm der Kernaspekte in vorliegender Simulation. Die Reihenfolge der Umsetzung der demographischen Prozesse im Modell wird jährlich angegeben. Erklärungen zur Auswahl der Eingangsparameter (und zur Erstellung eines studbooks) sind in Kapitel 2.5. zu finden.

Die Sozialstruktur eines Wolfsrudels mittels Vortex abzubilden ist herausfordernd (Carroll et al. 2019). Allerdings ermöglicht die Verwendung dieser Software die Einbeziehung detaillierter Informationen über die genetische Zusammensetzung und Verwandtschaft einzelner Individuen. Zusätzlich zu den genetischen Informationen ermöglicht Vortex die Berücksichtigung demographischer Parameter (z.B. Reproduktions- oder Mortalitätsraten) innerhalb der Simulationen. Damit werden demographische (Populationsgröße, Zeit sowie Wahrscheinlichkeit bis zum theoretischen Aussterben) sowie genetische Ergebnisse (Heterozygotie, Alleldiversität und Inzuchtkoeffizient) der simulierten Bestände zu beliebigen zukünftigen Zeitpunkten in verschiedenen Szenarien dargestellt (Carroll et al. 2019).

In der vorliegenden Studie wurde ein Vortex Modell entwickelt und durch die Wahl der Parameter und Einstellungen, wie folgt beschrieben, an Wolfsbestände in Niedersachsen und Deutschland bestmöglich angepasst.

Um die *life history* Parameter innerhalb der einzelnen Lebensstadien (Abbildung 4) adäquat einzubinden, wurden Vortex-Funktionen entwickelt und programmiert. Die Lebensstadien ersetzen hierbei gewissermaßen Altersklassen, wodurch berücksichtigt werden konnte, dass Parameter wie Mortalität oder Reproduktion primär durch Lebensstadien (Welpen, Jährling, Subdominant, Disperser, Territorial) und nicht durch das Alter des jeweiligen Individuums beeinflusst werden (Chapron et al. 2003; Bull et al. 2009; Bauduin et al. 2020).

Die Simulation wurde folglich von einem altersbasierten Modell auf ein sogenanntes stadienbasiertes Modell umgestellt. Weitere Funktionen kamen zum Einsatz, um die

durchschnittliche Wahrscheinlichkeit zu simulieren, mit der ein Individuum von einem Lebensstadium in ein anderes wechselt. Weiterhin wurden die maximale Lebensdauer sowie die Abhängigkeit der Welpen vom Muttertier über Funktionen codiert. Zusammenfassend wurden folgende Eingangsparameter über zusätzliche Funktionen codiert:

- Abhängigkeit der Welpen vom Muttertier
- Maximale Lebensspanne
- Mittlere Anzahl an Nachkommen pro Weibchen pro Wurf
- Mortalität aller Lebensstadien (Stadium 0-4)
- Durchschnittliche Wahrscheinlichkeit, mit der ein Individuum von einem Lebensstadium in ein anderes wechselt

Durch diese Vorgehensweise war es möglich, Parameter artspezifisch an Wolfsbestände anzupassen. Neben den über Funktionen codierten Parametern wurden zahlreiche weitere Parameter direkt über die Eingabemaske von Vortex in die Modellierungen inkludiert. Zum besseren Verständnis sind diese verwendeten Parameter in den nächsten Kapiteln detailliert aufgeschlüsselt.

Die Wahrscheinlichkeiten, mit welchen Individuen im Rahmen dieser Studie zwischen einzelnen Lebensstadien wechseln sind im nachfolgenden Lebenszyklusmodell dargestellt (Abbildung 4). Dieses Diagramm wurde basierend auf Daten aus Haight & Mech (1997), Marescot et al. (2012) und Bauduin et al. (2020) erstellt. Demnach werden Welpen (Stadium 0) mit einer Wahrscheinlichkeit von 75% zu Jährlingen (Stadium 1). Welpen, welche nicht in Stadium 1 wechseln, werden mit 25%iger Wahrscheinlichkeit direkt zu *Dispersern* (Stadium 3). Jährlinge in Stadium 1 werden entweder zu *Dispersern* oder verbleiben im Rudel als Subdominante (Stadium 2). Die Wahrscheinlichkeit hierfür beträgt jeweils 50%. Subdominante bleiben mit einer Wahrscheinlichkeit von 5% in Stadium 2 oder werden ebenfalls mit einer Wahrscheinlichkeit von 5% direkt zu territorialen Individuen (Stadium 4). Subdominante, welche nicht subdominant bleiben oder territorial werden, verlassen das Revier und werden zu *Dispersern*. Die Wahrscheinlichkeit hierfür beträgt 90%. *Disperser* (Stadium 3) bleiben in einer Iteration mit einer Wahrscheinlichkeit von 50% *Disperser*. Die restlichen *Disperser* werden zu territorialen Individuen (Stadium 4).

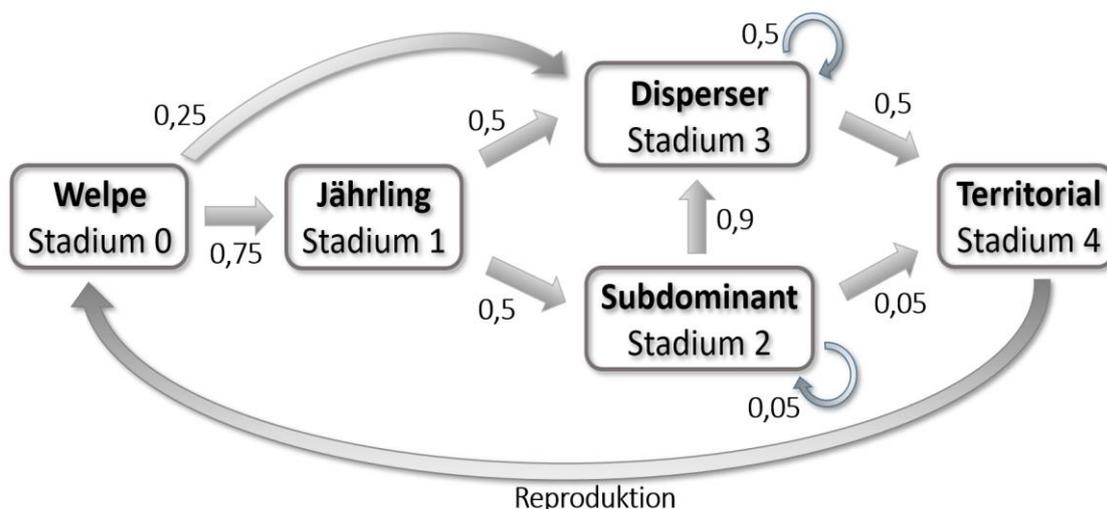


Abbildung 4: Lebenszyklusmodell (*life-cycle*) für den Wolf in Niedersachsen. Dargestellt sind die Lebensstadien, die jedes Individuum in der Simulation durchläuft. Die Pfeile und dazugehörigen Werte geben die durchschnittliche Wahrscheinlichkeit an, mit der ein Individuum von einem Lebensstadium in ein anderes wechselt, beziehungsweise in diesem verbleibt. Reproduktion findet nur in Stadium 4 statt. Welpen: Wolf im ersten Lebensjahr, Jährling: Wolf im zweiten Lebensjahr, Subdominante: Wolf, welcher Mitglied aber nicht "Leittier" eines Rudels ist, Disperser: Wolf, welcher sich vom Geburtsgebiet entfernt um ein neues Rudel zu gründen, bzw. um einen Paarungspartner zu finden, Territoriale: Adulte Individuen, welche die Leittiere eines Rudels darstellen.

## 2.5. EINGANGSPARAMETER FÜR DIE SIMULATION

Der Hauptaugenmerk bei der Erstellung des nachfolgend beschriebenen Standardszenarios (Default Scenario DS) bestand darin, eine Simulation basierend auf realistischen Werten für die betrachteten Bestände zu erzeugen und diese weiterführend für den Vergleich mit anderen Szenarien zu verwenden. Dieses Szenario beinhaltet daher keine extremen Annahmen und ignoriert zusätzliche bestandsgefährdende Aspekte durch Katastrophen und ähnliches. Nachfolgend werden die verschiedenen Szenarien im Detail erläutert und die Unterschiede in den Parametern dargestellt (Übersichtstabelle in Kapitel 2.5.7 und Kapitel 3.2). Die einzelnen demographischen Parameter unterscheiden sich in den Lebensstadien (*Stadien*) der Individuen. demographische Parameter sollten mindestens nach Alter, Geschlecht und Reproduktionsstatus differenziert werden, was in dieser Simulation durch die erwähnten Stadien implementiert wurde (siehe Abbildung 4).

In allen Szenarien wurden 1.000 Wiederholungen und eine Vorhersage für 30 Jahre gerechnet. Die Dauer eines "Wolfs"-Jahres beträgt 365 Tage. In den Simulationen wurden zwei Bestände berücksichtigt: Niedersachsen (NI) sowie Deutschland exkl. Niedersachsen (DexNI) (Abbildung 5). Der Ausgangsbestand wurde mit Daten des Jahres 2015 (in Form eines dafür erstellten *studbooks*) aus der verfügbaren Studie von Jarausch et al. (2021) modelliert (detaillierte Erklärung zur Aufbereitung hierzu im Kapitel 2.5.8).

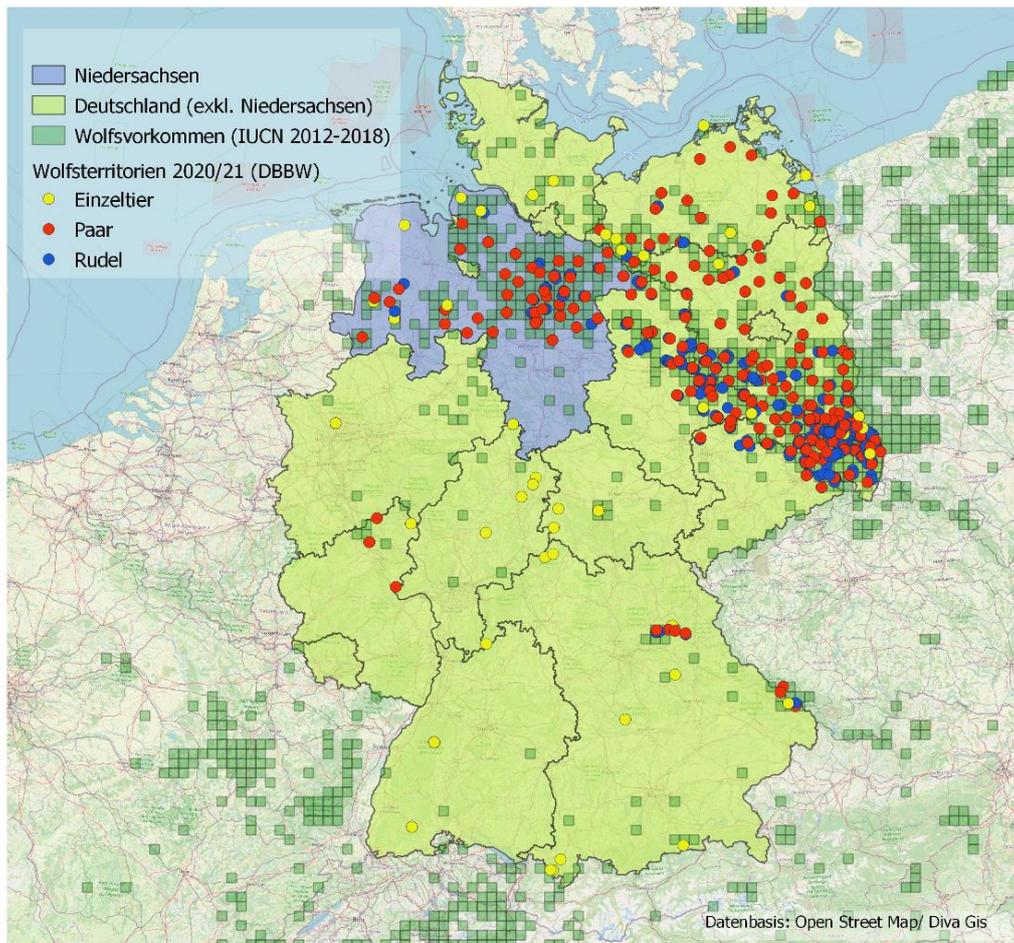


Abbildung 5: Angenommenes Wolfsvorkommen in Deutschland mit den aktuellen nachgewiesenen Territorien der DBBW aus 2020/21. Grüne Quadrate (10x10km Grid) zeigen das erhobene Wolfsvorkommen welches für die Rote Liste der IUCN für den Zeitraum von 2012-2016 von der Large Carnivore Initiative of Europe (LCIE) erstellt wurde (Kaczensky et al. 2021).

### 2.5.1. EINGANGSPARAMETER ZU DEN LETALE ALLELEN UND ÄQUIVALENTEN

Letale Allele sind jene, welche in homozygoter Ausprägung zum Tod des betroffenen Individuums führen. Solche Allele sind generell in Genomen in seltenen Häufigkeiten vorhanden. Weiterhin existieren Allele, welche in homozygoter Ausprägung nicht zwingend zum Tod eines Individuums führen, jedoch eine erhöhte Mortalität mit sich bringen (beispielsweise ein Allel, welches bei homozygoter Ausprägung eine 50% Wahrscheinlichkeit der Mortalität des Individuums bedingt). Inzucht kann durch die Verpaarung genetisch ähnlicher Individuen zu häufigerem Auftreten dieser Allele und den damit verbundenen negativen Konsequenzen (Inzuchtdepressionen bis hin zum Tod) führen. Die Letalen Äquivalente (LÄ) geben in diesem Sinne Aufschluss über die gesamte, in einem Bestand vorhandene Inzuchtdepression, in Äquivalenten. Während ein letales Allel (Mortalität von 100%) somit durch 1,0 LÄ dargestellt wird, entsprechen drei Allele mit je einer 50% Mortalität 1,5 LÄ. Der genaue Wert der Letalen Äquivalente ist für wildlebende Arten und Bestände in der Regel unbekannt (Frankham et al. 2010). Näherungsweise wurde für die durchgeführten Simulationen deshalb ein Basis-Wert von 6,29 LÄ basierend auf O'Grady et al. (2006) angewandt. Um weiters eventuelle

Schwankungen in den LÄ der Ausgangsbestände darzustellen, wurden zwei Szenarien (S1 und S2) mit den alternativen Werten von 1,57 (Laikre & Ryman 1991 in Nilsson 2003) und 12 (Frankham et al. 2010) implementiert. Diese Szenarien simulieren somit die PVA einer niedrigeren und höheren Inzuchtdepression im Ausgangsbestand.

#### 2.5.2. EINGANGSPARAMETER ZUR REPRODUKTION

Wölfe leben langfristig monogam. Für die Entwicklung der Simulationen wurde entsprechend angenommen, dass erwachsene Paare bis zum Tod eines Individuums zusammenbleiben. Gelegentliche "Serienmonogamie" wurde bei Wölfen in Deutschland zwar bereits nachgewiesen (Jarausch et al. 2021), dies wurde in dieser Studie allerdings als für die Modellierung vernachlässigbar angenommen. Im Rahmen der vorliegenden Studie wurde angenommen, dass sich ausschließlich territoriale Paare (Stadium 4) fortpflanzen. Obwohl es Berichte von bis zu zwei Würfen pro Jahr als Ausnahmeerscheinungen gibt (Sidorovich & Rotenko 2019), wurde zudem angenommen, dass territoriale Paare in der Regel einen Wurf pro Jahr haben.

**Maximales Fortpflanzungsalter:** In der vorliegenden demographischen Spezifikation der Wolfsbiologie bleiben Wölfe während ihrer gesamten erwachsenen Lebenszeit in der Lage, Jungtiere zu zeugen, sofern sie sich in Stadium 4 befinden. Die maximale Lebenserwartung wurde auf 15 Jahre angenommen (Bauduin et al. 2020) und über eine eigene Vortex-Funktion in der Modellierung berücksichtigt.

**Anzahl von Welpen pro Wurf:** Die DBBW-Datenbank enthält Informationen bezüglich der Anzahl an Welpen, die im Rahmen des Bundesweiten Monitorings außerhalb des Baues beobachtet werden konnten. Die durchschnittliche Anzahl dieser Beobachtungen kann durch eine Poisson-Verteilung beschrieben werden, wobei im Mittel 4,6 Welpen nachgewiesen werden. Es wird angenommen, dass einige Nachkommen sterben, bevor sie die Wurfhöhle verlassen, weshalb die Anzahl an Welpen, welche die Wurfhöhle verlassen in der Regel geringer sein wird als die Wurfgröße, die gewölft wurde. Zusätzlich ist es auch bei intensivem Monitoringaufwand unwahrscheinlich, dass bei jedem Rudel alle Welpen erfasst werden können. Dementsprechend würde die Anzahl an beobachteten Welpen die tatsächliche Wurfgröße systematisch unterschätzen. Aus diesem Grund wurden die vorliegenden Daten im Rahmen der Studie lediglich als absolutes Minimum interpretiert und nicht als Eingangsparameter verwendet. Der größte dokumentierte Wurf der Rudel in Deutschland bestand aus 13 Welpen und es ist anzunehmen, dass eine entsprechend hohe Anzahl ein eher seltenes Ereignis darstellt. Für die durchgeführten Simulationen wurde die maximale Wurfgröße mit 13 Welpen festgelegt.

Empirische Studien zeigten, dass die durchschnittliche Wurfgröße in der Regel zwischen 4 und 9 Welpen variiert (Fuller 1989; Mech & Boitani 2003; Miller et al. 2002; Webb et al. 2011). Ergänzende Literaturangaben aus Europa beziffern die

durchschnittliche Wurfgröße zwischen 4,4 und 7,7 (Sidorovich et al. 2007), 6,6 Bruford (2015) und 6,1 (Bauduin et al. 2020; Šuba et al. 2021).

In vorliegender Studie wurde für die Simulation der Wurfgröße eine Poisson-Verteilung mit einem mittleren Wert von 6,1 verwendet (Bauduin et al. 2020 Vgl. Abbildung 6). Dieses Mittel scheint sinnvoll, da es a) größer ist, als die durchschnittliche Anzahl an beobachteten Welpen, b) stochastisch betrachtet 13 Welpen ein äußerst seltenes Ereignis darstellen, was zu den Angaben der DBBW passend erscheint und c) auch im Vergleich mit anderen Studien realistisch erscheint. Die maximale Anzahl an Welpen wurde in einem weiteren Szenario (S5) dargestellt.

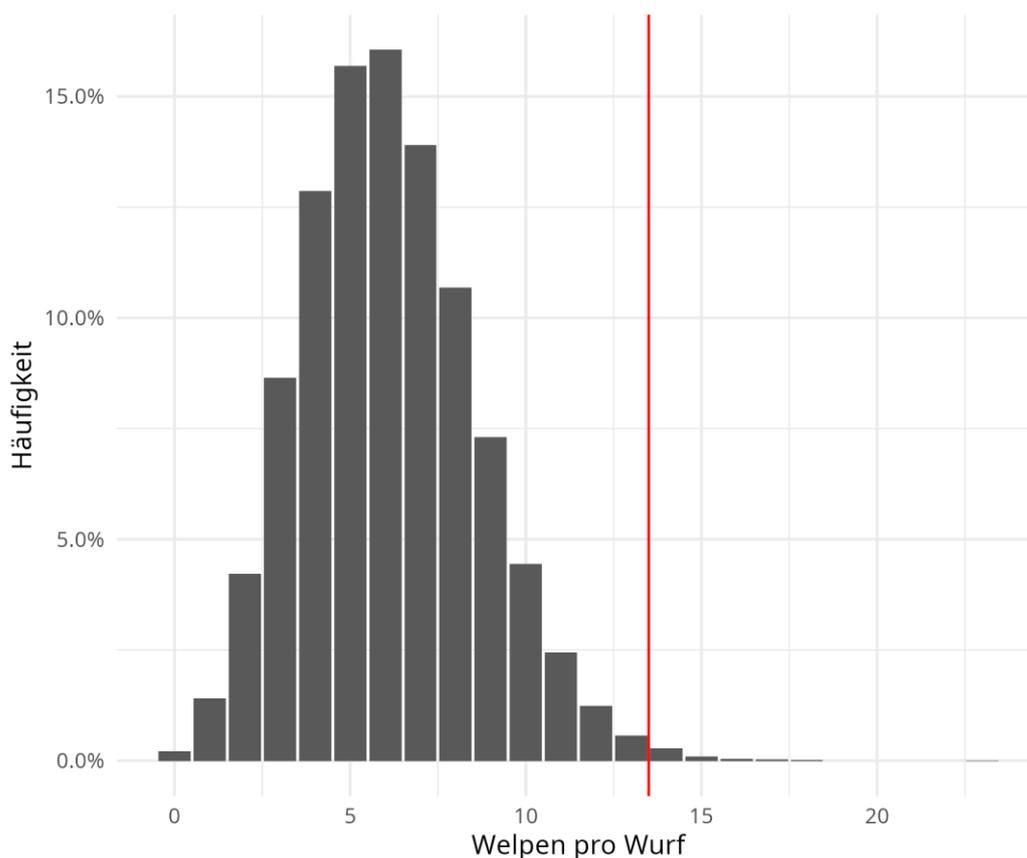


Abbildung 6: Häufigkeitsverteilung von 100.000 zufällig gezogenen Stichproben aus einer Poisson-Verteilung mit einem mittleren Wert von 6,1. Diese Verteilungsfunktion wurde als Eingangsparameter zur Beschreibung der Wurfgröße in der Simulation implementiert, wobei die maximale Wurfgröße auf 13 Nachkommen beschränkt wurde (vertikale rote Linie).

**Geschlechterverhältnis der Welpen bei Geburt:** Dieses Verhältnis wird für Wildtierpopulationen in der Regel auf 1:1 festgelegt, wobei zu beachten ist, dass das tatsächliche Verhältnis innerhalb eines Wurfs bei Wölfen durch zufällige Variabilität von diesem erwarteten Wert abweichen kann. Das Geschlechterverhältnis kann nach Mech (1970) zwischen 0,4 und 0,8 liegen. In einer italienischen Studie wurde bei den jüngeren Altersklassen ebenso ein Verhältnis von 1:1 und bei den älteren Klassen ein Verhältnis von 1:0,7 festgestellt (Lovari et al. 2007). Als Grundannahme wurde im vorliegenden Modell ein einheitliches Geschlechterverhältnis verwendet. Um potentielle Auswirkungen eines ungleichen Geschlechterverhältnisses in der

vorliegenden Modellierung zu eruieren, wurden zwei zusätzliche Szenarien (S6 und S7) mit unterschiedlichen Verhältnissen der Anzahl von männlichen beziehungsweise weiblichen Individuen implementiert (Verhältnis Männchen zu Weibchen bei 40% bzw. 60%). Die Annahmen stehen mit den Vortex-Eingaben des Prozentsatzes reproduzierender Weibchen in Wechselwirkung.

**Prozentsatz erwachsener Weibchen, die in einem bestimmten Jahr werfen:** Im Rahmen einer Studie über den mexikanischen Wolf wurden Prozentsätze zwischen 80 und 95% an reproduzierenden Weibchen kalkuliert (Miller 2017). Eine aktuelle Studie aus Litauen erfasste  $63,1\% \pm 7,6\%$  an reproduzierenden Weibchen anhand von Plazenta-Narben (Šuba et al. 2021). Für eine Modellierung der skandinavischen Population - nach einem Review von O. Liberg- wurden 60% reproduzierende Weibchen angenommen (Bruford, 2015).

Der Prozentsatz territorialer Weibchen, welche in einem Jahr tatsächlich reproduzieren, konnte in vorliegender Studie aus den vorhandenen DBBW-Daten abgeleitet werden (Abbildung 7). Sowohl der durchschnittlich zu erwartende Anteil an territorialen Weibchen als auch die jährliche Variabilität wurden mit Hilfe eines linearen Modells geschätzt. Der Anteil erfolgreich reproduzierender Weibchen auf Basis der DBBW-Daten (Stand August 2021) beträgt  $77,9\% \pm 3,5\%$ . Als Link-Funktion wurde eine Normalverteilung verwendet, um die Ergebnisse anschließend adäquat in Vortex zu implementieren. Für die Datengrundlage wurden die ersten Monitoringjahre (bis einschließlich) 2010 verworfen, da diese aufgrund sehr geringer Bestandsgrößen von weniger als 10 Territorien hohen zufälligen Schwankungen unterlagen (vgl. Abbildung 7). Um Auswirkungen unterschiedlicher Werte der Parameter innerhalb der Simulation zu variieren wurde er einem Sensitivitätstest (Kapitel 3.5) unterzogen.

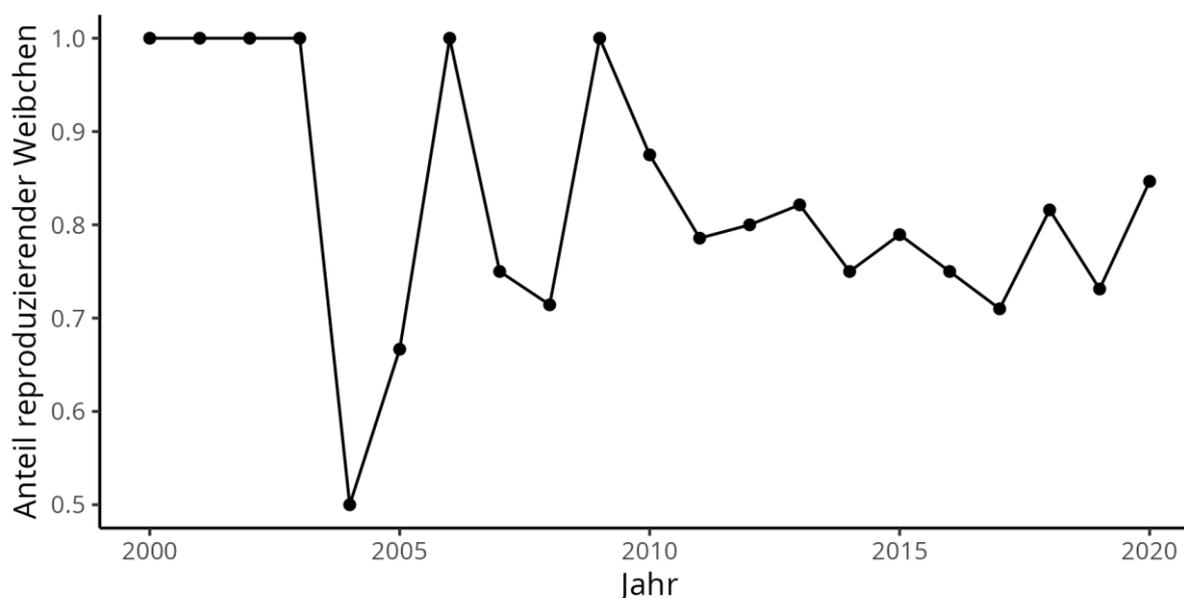


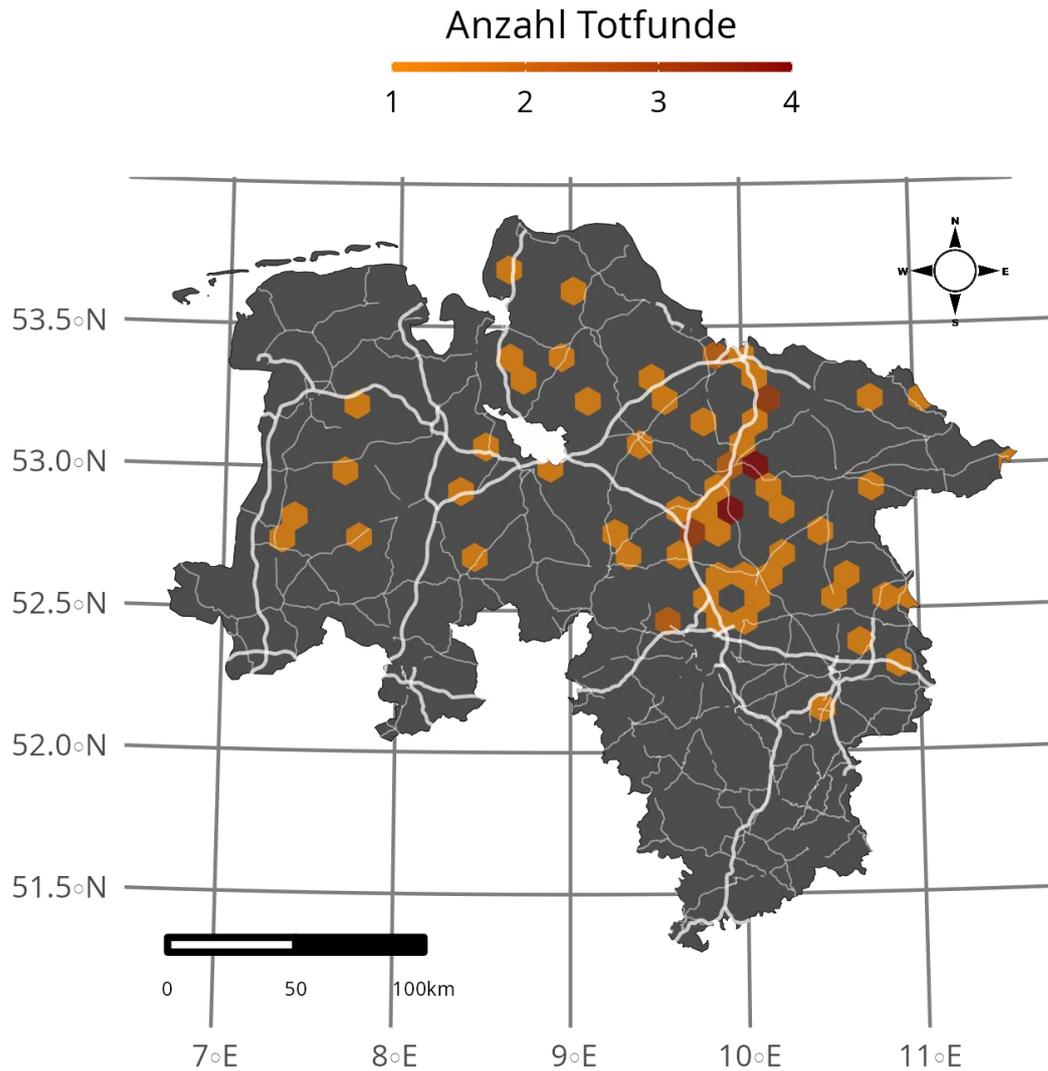
Abbildung 7: Anzahl reproduzierender weiblicher Wölfe (Anteil der nachgewiesenen territorialen Weibchen) in Deutschland auf Basis der DBBW-Daten (Stand 13.12.2021).

### 2.5.3. EINGANGSPARAMETER ZUR MORTALITÄT

In Studien über den deutschen Wolfsbestand konnte festgestellt werden, dass territoriale Wölfe innerhalb von Truppenübungsplätzen eine deutlich höhere Überlebenschance haben (Reinhardt et al. 2019; Sunde et al. 2021). Die Mortalitätsursachen sowie der Fundort von tot aufgefundenen Wölfen wird von der DBBW öffentlich bereitgestellt. Dabei entfallen etwa 75% der Totfunde auf Verkehrsoffer. Insgesamt wurden 147 Totfunde<sup>5</sup> in Niedersachsen gemeldet (Abbildung 8). Davon konnte durch die Kombination dieser Daten mit den Informationen des genetischen Monitorings für 111 Individuen ein Geburtsort zugewiesen werden. Damit wurde die Berechnung der Distanz zwischen Geburtsort und Fundort des Kadavers möglich. Anhand der Daten wird deutlich, dass generell ein Großteil der Totfunde in der näheren Umgebung zum Geburtsort festgestellt wurden (Abbildung 9). Die Hälfte der Individuen wurde in weniger als 15 km zum Geburtsort aufgefunden, wobei die größte Distanz mehr als 500 km Entfernung zum Geburtsort beträgt. Bei der Interpretation ist zu berücksichtigen, dass es sich bei den meisten Totfunden (95 von 111) um maximal zweijährige Individuen handelte und auch viele Welpen inkludiert sind.

---

<sup>5</sup> 10/2021



© OpenStreetMap contributors bezüglich dem Straßennetz  
© EuroGeographics bezüglich der Verwaltungsgrenzen

Abbildung 8: Die räumliche Darstellung der registrierten Totfunde in Niedersachsen zeigt eine Häufung im Nordosten des Landes, und entspricht etwa dem Hauptvorkommensgebiet der Art (Abbildung 5). Des Weiteren wird deutlich, dass viele tot aufgefundenen Wölfe in unmittelbarer oder mittelbarer räumlicher Nähe zur Autobahn A7 zwischen Hamburg und Hannover verendet sind. Hierbei ist zu beachten, dass erwartungsgemäß Verkehrsunfälle in den meisten Fällen gemeldet werden. Demgegenüber ist die Wahrscheinlichkeit, natürlich verstorbene Wölfe zu finden, vermutlich geringer.

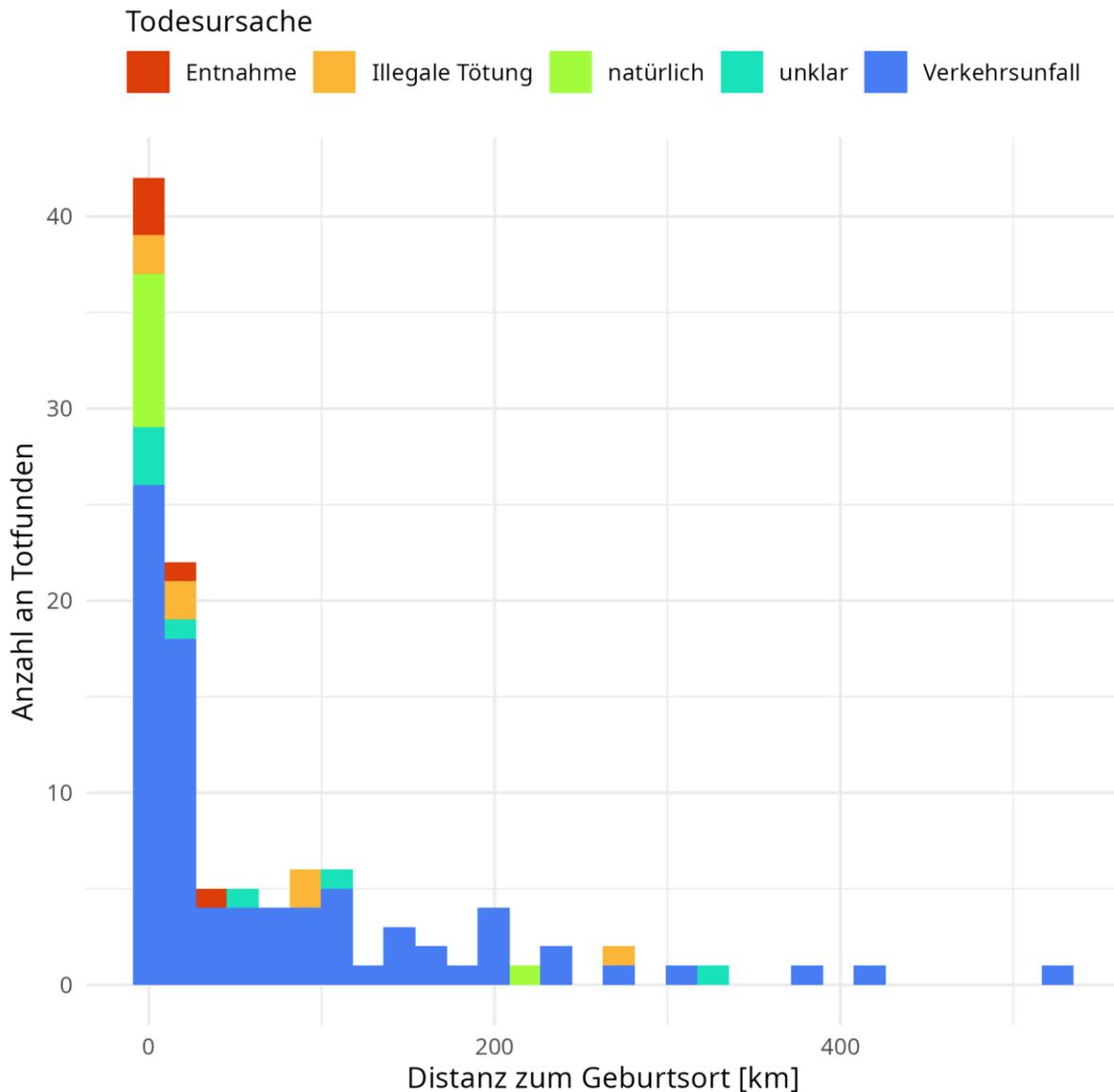


Abbildung 9: Anzahl der Totfunde in Niedersachsen (Stand 10/2021) in Relation zu ihrem Geburtsort. Es zeigt sich, dass mit Abstand die meisten Totfunde (über 40%) in direkter Nähe zum Geburtsort (weniger als 15 km) registriert wurden.

Für die Simulation wurden die Mortalitätsraten aus der Literatur verglichen, um Schätzungen für alle *Stadien* zu extrahieren. Generell sind Wurfgröße und Mortalität der Welpen stark abhängig vom Nahrungsangebot und lokal kann die Mortalität von Wölfen, welche über 7 Jahre oder älter sind, aufgrund von natürliche Alterungsprozessen (Seneszenz) steigen (Cubaynes et al. 2014). In Studien zur Demographie von Wolfsbeständen (z. B. Fuller et al. 2003, Adams et al. 2008, Smith et al. 2010) wird grundsätzlich davon ausgegangen, dass es keinen Unterschied in der Mortalität zwischen Männchen und Weibchen gibt. Unabhängig der nachfolgend beschriebenen Mortalitätsraten für die einzelnen *Stadien* schätzte eine aktuelle Studie aus Schleswig-Holstein die jährliche Verkehrsmortalität bei Wölfen zwischen 37% und 78% ein (Sunde et al. 2020).

**Mortalität in der Stadium 0:** Wolfswelpen reagieren deutlich empfindlicher auf Umwelteinflüsse als ausgewachsene Wölfe. Dementsprechend ist die Sterblichkeit in der juvenilen Altersklasse (Individuen welche unter 1 Jahr alt sind) deutlich höher als bei Subadulten (zwischen 1 und 2 Jahren alt) und Adulten (welche über 2 Jahre alt sind). Generell ist zu erwarten, dass die Sterblichkeit durch Exploration von Jungtieren außerhalb der Höhle erhöht wird (Mech, 1970). Krankheiten und Witterungsverhältnisse wirken sich ebenso stark auf die Überlebensrate aus. Oft kann Mortalität innerhalb der Wurfhöhle gar nicht erfasst werden, und die meisten Studien beschäftigen sich mit den Welpen ab dem Zeitpunkt, zu dem sie die Höhle verlassen (siehe z.B. Cubaynes et al. 2014). Die Mortalitätsraten der Welpen bei Miller (2017; für den mexikanischen Wolf) betragen  $28,2\% \pm 10\%$ , wobei hier zwei Phasen integriert waren: die erste Phase berechnete sich von der ersten Beobachtung direkt nach dem Herauskommen aus der Höhle bis zum Zeitpunkt der Besenderung im September; die zweite Phase wurde ab dem Zeitpunkt der Besenderung bis zur nächsten Fortpflanzungszeit kalkuliert (Carroll et al. 2019). In anderen Wolfsbeständen wurden Mortalitätsraten der Welpen zwischen 11% und 52% (Fuller, 1989 in Caniglia et al. 2012) oder zwischen 57% und 94% (Mech 1970, in Chapron et al. 2012) publiziert. Bauduin et al. (2020) nahmen für die Modellierung des französischen Wolfsbestands eine Mortalität nach Smith et al. (2010) von 60% an. Eine weitere aktuelle Studie für den skandinavischen Bestand nimmt eine Welpenmortalität von 50% an (Bruford 2015). Nowak und Myslajek (2016) erfassten in den polnischen Untersuchungsgebieten ebenso eine jährliche Mortalität der Welpen von 50%. Basierend auf der Annahme, dass sich die Welpenmortalität in Deutschland am ehesten mit polnischen Untersuchungsgebieten vergleichen lässt, wurde für Stadium 0 als Grundannahme für die Simulation eine Mortalitätsrate von 50% verwendet (Bruford, 2015; Nowak und Myslajek 2016). Um erhöhte Mortalität wie aus der Studie von Marucco et al. (2009) aus Italien darzustellen, wird neben dem Standardszenario ein zusätzliches Szenario (S8) dargestellt.

**Mortalität der Stadien 1 und 2:** Bauduin et al. (2020) wählten 18% als Mortalität für Jährlinge, und ebenso Subadulte, nach einer Studie über die Mortalität in den westlichen Alpen (Marucco et al. 2009). Da es auch Angaben von über 40% Mortalitätswahrscheinlichkeit für Individuen in Stadien 1 und 2 gibt (Bruford 2015), wurden mit diesem Wert für beide Stadien je ein weiteres Szenario (S9 und S10) modelliert.

**Mortalität der Stadium 3:** Es wird oft angenommen das *Disperser* einer höheren Mortalität ausgesetzt sind, beispielsweise durch Verkehrsunfälle (Fuller et al. 2003; Carroll et al. 2017). Bisher wurde auch generell angenommen, dass die Mortalitätswahrscheinlichkeit mit der Entfernung vom Geburtsgebiet und/oder der Zeit zunimmt (Marucco et al. 2009). In einer Modellstudie über Wölfe in Europa wählten Chapron et al. (2012) im Rahmen verschiedener Szenarien Mortalitätswahrscheinlichkeiten zwischen 35% und 55% (diese Bandbreite wird in der nachfolgenden Sensitivitätsanalyse in Kapitel 3.5 genauer untersucht). Bauduin et al. (2020) nahmen für *Disperser* 31% Mortalität nach einer Studie aus Spanien von Blanco

und Cortés (2007) an, was im Rahmen des Standardszenarios (DS) integriert und in einem weiteren Szenario (S11) noch erhöht wurde.

**Mortalität der Stadium 4:** Für Stadium 4 wählten Bauduin et al. (2020) ebenso 18% Mortalitätswahrscheinlichkeit nach einer italienischen Studie von Marucco et al. (2009). Diese Rate liegt wahrscheinlich am unteren Ende der potentiell tatsächlichen Raten, welche bei anderen wachsenden Wolfsbeständen beobachtet wurden. So wurde für adulte Tiere eine durchschnittliche Mortalität in der *Greater Yellowstone Area* von 22,9% angenommen (Smith et al. 2010) und für skandinavische Gebiete 25% (Bruford 2015). Chapron et al. 2012 wählten für diverse Szenarien eine Rate zwischen 15% und 35% (für die Stadien 1,2 und 4) - was in vorliegender Studie ebenso im Rahmen der Sensitivitätsanalyse integriert wurde.

Aufgrund des hohen Einflusses der Mortalität auf das Bestandswachstum und einer aktuellen Studie von Sunde et al. (2020) - mit sehr hohen Mortalitätsraten - wurden insgesamt acht Szenarien mit alternativen Schätzungen der durchschnittlichen jährlichen Mortalität zu den oben genannten Basiswerten entwickelt um vergangene Studien zu berücksichtigen. Außerdem ist zu beachten, dass theoretisch auch über das Jahr hinweg unterschiedliche Mortalität beobachtet werden kann und die Winterzeit sicherlich einen stärkeren Einfluss hat (Marucco et al. 2009). Es wird im Rahmen der Szenarien speziell die Sterblichkeit bei adulten Tieren ausgearbeitet, da dieser Parameter ein wichtiger Faktor für die Populationsdynamik bei Wölfen und Arten mit ähnlicher Lebensgeschichte ist (Carroll et al. 2014, 2019).

#### 2.5.4. EINGANGSPARAMETER ZU KATASTROPHEN

Katastrophen, wie beispielsweise der Ausbruch einer Krankheit (Räude, o.ä.) können je nach Schweregrad deutliche Auswirkungen auf verschiedenen räumlichen Ebenen haben. Generell sind Katastrophenereignisse bei wildlebenden Säugetierpopulationen weit verbreitet und sollten daher bei PVAs und beim praktischen Management gefährdeter Bestände berücksichtigt werden (Young 1994). In Analysen über Caniden lag hier die Reduktion von Beständen bei einer Katastrophe zwischen 50 und 87%. Da es schwierig ist, die wahrscheinliche Häufigkeit solcher seltenen Ereignisse abzuschätzen, wurden in vorliegender Studie vier verschiedene Szenarien erstellt (S13-S16). Im Standardszenario werden grundsätzlich keine Katastrophen-Ereignisse angenommen. Reed et al. (2003) hat für Wölfe drei potenzielle Katastrophen innerhalb einer Zeitreihe von 105 Jahren angegeben, d. h. eine Katastrophe pro 35 Jahre oder mit anderen Worten eine jährliche Wahrscheinlichkeit von 3%, dass ein Katastrophenereignis eintritt. Es gab hierfür keine Angaben zu den verschiedenen Arten der Katastrophen, sodass weder die Schwere noch die Ursache der drei gemeldeten Katastrophen bekannt ist. Chapron et al. (2012) untersuchten Veränderungen der Überlebensfähigkeit (durch eine Katastrophe) in Abhängigkeit von der Mortalitätsrate, die zwischen 10 und 50% lag. Bei Katastrophen (Krankheit, Klima etc.) zeigten Simulationen, dass bei einem Minimum von einer Katastrophe alle 10 Jahre - bei welcher der Bestand um mehr als 60% reduziert wird - nicht mehr lebensfähig ist (Chapron et al. 2012). Aus Studien in Yellowstone ergaben sich drei

Katastrophen in einer 20-jährigen Periode (Miller 2017). Die Werte zu Häufigkeit und Schwere von Katastrophen in den zusätzlichen Szenarien vorliegender Simulation wurden zum Teil aus den Studien von Reed et al. (2003), Nilsson (2003) und Miller (2017) angepasst (auch angewandt in Bruford 2015; und ähnlich in Bauduin et al. 2020). Eine Katastrophe kann jeweils Auswirkung auf die Reproduktion und auf die Überlebenswahrscheinlichkeit haben und in einer gewissen Häufigkeit (Frequenz) vorkommen.

#### 2.5.5. EINGANGSPARAMETER ZUR TRAGFÄHIGKEIT

Im Modell sind Abschätzungen der ökologischen Tragfähigkeit (Kapazitätsgrenze, K) aus der Habitatsignungsanalyse von Kramer-Schadt et al. (2020) berücksichtigt. Basierend auf dieser Analyse wurde durch MaxEnt (Maximum Entropy) und GLMM (generalisierte lineare gemischte Modelle) geschätzt, dass etwa zwischen 700 und 1400 Wolfsterritorien in Deutschland möglich wären. Da die Rudelgrößen der Wölfe in Deutschland sehr stark schwanken und Zahlen von durchschnittlichen Rudelgrößen zwischen 3 und 11 angegeben werden (Reinhardt und Kluth 2007), ist eine genaue Angabe der Kapazitätsgrenze von Individuen mit einer gewissen Unsicherheit verbunden. Außerdem ist zu erwähnen, dass die Territoriumsgröße von Individuen in einem Rudel je nach Alter, Geschlecht, Fortpflanzungsstatus – und auch je nach Analysemethode - stark variieren kann (Jędrzejewski et al. 2007, Reinhardt & Kluth 2015). Als Basiswert für die Rückrechnung von Rudelangaben auf Einzelindividuen wurde auf den für Polen berechneten Schnitt von 6,4 Individuen pro Rudel zurückgegriffen (Romński et al. 2018). Ähnlich diesem Wert wurde auch die durchschnittliche Rudelgröße von Iberischen Wölfen von  $6,2 \pm 0,3$  im Rahmen des Langzeitmonitoring festgestellt (Nakamura et al. 2021). Ursache für Variation in Größe sowie Zusammensetzung einzelner Rudel sind etwa die Geburts- und Sterberate der Welpen, die Abwanderungsrate der älteren Nachkommen sowie die allgemeine Sterblichkeit erwachsener Individuen – diese theoretischen Parameter werden ebenso jeweils in verschiedenen Szenarien dargestellt. Von Reinhardt et al. (2015) wurde empfohlen, beim Monitoring sowohl die Sommer- als auch Winter-Rudelgröße zu ermitteln, um Vergleichbarkeit mit anderen Ländern zu gewährleisten. Um potenziell unterschiedliche Annahmen der Rudelgröße und verschiedene Hochrechnungen der Tragfähigkeit zu berücksichtigen wurden neben dem Standardszenario noch ein weiteres Szenario zur Tragfähigkeit (S19) eingesetzt: Die Kapazitätsgrenze für NI wurde für das Standardszenario aus dem Modell von Kramer-Schadt et al. (2020) herangezogen, in dem die 10x10 km Rasterzellen von zwei verschiedenen Modellen abgeschätzt wurde. Unter Annahme, dass ein Rudel im Schnitt zwei potentiell geeignete Rasterzellen benötigt, ergeben sich aus Kramer-Schadt et al. (2020) für NI aus dem Konsensusmodell in etwa 175 potentielle Territorien (je nachdem, ob grenzübergreifende Zellen integriert werden) und aus dem MaxEnt-Modell in etwa 205 Territorien (unter Berücksichtigung der Gesamtzahl an potentiellen Zellen, unabhängig ob diese direkt nebeneinander liegen).

#### 2.5.6. EINGANGSPARAMETER ZU AUSTAUSCH UND DISPERSAL

Die Ausbreitung (*dispersal*) wird als der wichtigste Hebel angesehen, mit dem Wölfe ihre Zahl an die Beute-Verfügbarkeit anpassen oder die Reduktion durch den Menschen kompensieren können (Cubaynes et al. 2014). Die Ausbreitungsraten variieren dabei generell mit dem Geschlecht und dem Alter der Wölfe (Gese & Mech 1991, Boyd & Pletscher 1999). sowie von subdominanten Tieren zwischen verschiedenen Rudeln. Auch der Tod von Leittieren kann sich auf Abwanderungsverhalten auswirken (Chapron et al. 2003).

Aufgrund ihrer hohen Ausbreitungsfähigkeit können Wölfe entfernte Gebiete neu besiedeln (Kojola et al. 2006; Wabakken et al. 2007; Ciucci et al. 2009; Ražen et al. 2016) und dabei Distanzen von bis zu 800 km zurücklegen (Andersen et al. 2015). Trotz dieses Potentials siedelt sich ein großer Teil der sich ausbreitenden Individuen innerhalb von 100 km von ihrem Geburtsgebiet an (Caniglia et al. 2014; Recio et al. 2020; Jarasch et al. 2021). In Deutschland lagen die linearen Ausbreitungsentfernungen zwischen den Zentren des Geburtsterritoriums und dem Territorium der ersten Reproduktion zwischen 0 und 359,5 km (Jarasch et al. 2021), wobei es keinen signifikanten Unterschied zwischen Weibchen und Männchen gab. So betrug letztlich die (Median-) Ausbreitungsdistanz für Weibchen 26,4 km und für Männchen 35 km. Es gibt mittlerweile bestätigten Austausch zwischen verschiedenen Ländern nach und von Deutschland (Jarasch et al. 2021; Hindrikson et al. 2017).

Bauduin et al. (2020) nahm für die Modellierung des französischen Bestands eine jährliche Immigration von 0,1 oder 2 Individuen bzw. 0,1% an auswandernden Individuen an. Für die zentraleuropäische Wolfspopulation ist durch die direkt aneinandergrenzenden Gebiete in Deutschland und Polen (vgl. Wolfsverbreitung in Polen z.B. in Nowak et al. 2017; Nowak & Myslajek 2020) eine Abschätzung der genauen Werte nicht möglich, wobei der Austausch dort vermutlich hoch ist. Der Austausch mit anderen Populationen ist bisher als eher gering einzustufen (persönliche Kommunikation Carsten Nowak, 2021).

Der Austausch zwischen Beständen und die Immigration von neuen Wölfen in beide Bestände wurde in vorliegender Studie auf zwei Arten modelliert. Im Standardszenario wird für die Modellierung ein über die 30 Jahre konstanter Austausch von 4% von DexNI nach NI und umgekehrt von 1% angenommen. Dieser prozentuale Wert in den Szenarien, welche "*Dispersal*" variieren (S3 und S4), ist demnach abhängig von der Anzahl der vorhandenen Individuen im jeweiligen Bestand. Zudem wurden Szenarien mit "Supplementation" integriert (S17 und S18). Dies sind Szenarien, welche die generelle Einwanderung einer festgelegten Anzahl an Individuen von Außen (außerhalb der zwei Bestände Niedersachsen und Deutschland) darstellen (siehe Übersicht in Tabelle 2). Aufgrund der unbekannt Genotypen solcher Individuen und deren Nachkommen wurden diese Szenarien von der genetischen Auswertung ausgeschlossen.

## 2.5.7 ZUSAMMENFASSUNG DER EINGANGSPARAMETER UND ANNAHMEN

Das Standardszenario bietet einen Ausgangspunkt für vergleichende Darstellungen und integriert konservative bzw. bereits etablierte und in anderen Modellierungen verwendete Werte (Tabelle 1) aus der Literatur, sowie anhand von Modellen geschätzte Parameter (Prozentsatz reproduzierender Weibchen) unter Verwendung von Daten des deutschen Wolfsmonitorings (DBBW). In Fällen in denen keine verwertbaren Literaturangaben oder keine verlässliche Datengrundlage verfügbar war, wurden vereinzelt Szenarien durch angenommene Werte ergänzt, die auf der Einschätzung der Autoren dieser Studie beruhen (Beispielsweise bezüglich der Anzahl an Individuen, die aus anderen Bundesländern nach Niedersachsen wandern).

Wie im Rahmen einer Modellierung üblich, wurden auch in vorliegender Studie viele verschiedene Annahmen getroffen. So wird in Anlehnung an Jarausch et al. (2021) angenommen, dass alle Wölfe, welche bis 2015 nachgewiesen wurden, im Grunde den kompletten Bestand in Deutschland zu diesem Zeitpunkt darstellen (Annahme einer 100%igen Auffindungs-Wahrscheinlichkeit). Darüber hinaus wird für den Start der Analyse davon ausgegangen, dass nicht-territoriale Individuen, welche seit 2011 nicht genetisch nachgewiesen wurden mit einer Wahrscheinlichkeit von 10% von der weiteren Analyse ausgeschlossen wurden. Mit Ausnahme der Szenarien, welche sich konkret mit dem Austausch *zu* und *von* anderen Beständen beschäftigen (S17 und S18) wird der Bestand in ganz DE (NI + DexNI) als geschlossen betrachtet (jedoch kann auch in diesen Szenarien keine Abwanderung simuliert werden). Die Überlebensrate wird pro Stadium und nicht als Übergang zwischen den Stadien betrachtet. Alle Individuen in der vorliegenden Simulation - welche auf einzelnen Lebensstadien basiert - haben eine maximale Lebensspanne von 15 Jahren und es pflanzen sich nur territoriale Individuen (in diesem Fall Stadium 4) fort. Die Kapazitätsgrenzen basieren auf der Studie von Kramer-Schadt et al. (2020). *Disperser* haben in der direkten Vortex-Eingabe eine Mortalität von 0, da diese über eine Vortex-Funktion integriert wird. Ein Austausch zwischen den Beständen NI und DexNI ist in allen Szenarien konstant (4% von DexNI nach NI und 1% von NI nach DexNI) mit Ausnahme der spezifischen Szenarien und der Sensitivitätsanalyse. Alle Annahmen können für zukünftige Simulationen weiter angepasst oder geändert werden.

Tabelle 1: Zusammenfassung der Parameter welche in der Simulation für das Standardszenario (DS) als Annahmen aus Literatur ausgewählt wurden.

Parameter	Wert aus Literaturangaben im Standardszenario (DS) die Quellenangabe
Letale Äquivalente	6,29 (aus: O'Grady et al. 2006)
<i>Dispersal</i>	4% von DexNI nach NI 1% von NI nach DexNI (eigene Annahmen)
Maximales Alter	15 (Angabe entnommen aus: Bauduin et al. 2020)
Durchschnittliche Anzahl Welpen / Muttertier / Jahr	6,1 (Angabe entnommen aus: Bauduin et al. 2020; Suba et al. 2021)
Maximale Anzahl Welpen / Wurf	13 (dies ist die angegeben Maximal Anzahl an Welpen im Rahmen des deutschen Wolfsmonitorings (DBBW-Daten))
Geschlechterverhältnis	1:1 (aus: Chapron et al. 2003; Lovari et al. 2007)
Mortalität Stadium 0	50% (aus: Bruford 2015; Nowak & Myslajek 2016)
Mortalität Stadium 1 und 2	18% (Angaben für ein Studiengebiet in den Westalpen, welche ebenso in einer französischen Modellierung verwendet wurden) (aus: Bauduin et al. 2020; Nilsson 2003; Marucco et al. 2009)
Mortalität Stadium 3	31% (aus: Bauduin et al. 2020; Blanco & Cortes 2007)
Mortalität Stadium 4	18% (Angaben für ein Studiengebiet in den Westalpen, welche ebenso in einer französischen Modellierung verwendet wurden) (aus: Bauduin et al. 2020; Marucco et al. 2009)
Kapazitätsgrenze (K)	Schätzung: Potentielle ökologische Tragfähigkeit für Wolfsterritorien (nach Kramer-Schadt et al. 2020) x durchschnittlicher Anzahl an Individuen pro Rudel (Romański et al. 2018); ergibt eine Spannbreite von etwa: 700 bis 1400 (x 6,4) <sup>6</sup>
Anzahl an Loci welche modelliert werden und mutieren können	14 (Mutationsrate = 0,00045) (Whittaker et al. 2003)

<sup>6</sup> Die durchschnittliche Rudelgröße unterliegt einer großen Bandbreite, weshalb sich für eine Kapazitätsgrenze auf Basis von Einzelindividuen eine ebenso große Bandbreite ergibt.

### 2.5.8. GENETISCHE PARAMETER UND ERSTELLUNG DES STUDBOOKS

Bisherige Populationsgefährdungsanalysen mittels Vortex wurden in der Regel ohne Berücksichtigung vorliegender individueller genetischer Daten berechnet (z.B. Bruford, 2015). Vortex bietet hierfür die Möglichkeit, in beschränktem Maß genetische Loci zu simulieren und diese für die Berechnungen der *gene diversity* (Heterozygotie) heranzuziehen. In der vorliegenden Studie konnten hingegen genetische Daten aus dem Wolfsmonitoring in Deutschland eingesetzt werden. Als Datengrundlage konnte auf die genetischen Daten von Jarausch et al. (2021) zurückgegriffen werden. Jarausch et al. (2021) analysierten die Ausbreitung des Wolfes in Deutschland aus genetischer Perspektive von 2005 bis 2015. Während zwischen 2000 und 2004 nur zwei Rudel bekannt waren, wurden nach Aussagen der Autoren zwischen 2005 und 2013 vermutlich alle Rudel entdeckt und demnach 96% der reproduzierenden Paare genetisch beprobt. Dies ermöglicht detailliertere Ergebnisse zur genetischen Diversität, basierend auf Daten des realen Bestands. Um die Simulationen auf solchen Daten zu basieren, ist die Erstellung und folglich Implementierung eines *studbooks* notwendig. Dieses enthält sowohl die genetischen als auch demographischen Informationen aller Individuen zum Ausgangszeitpunkt der Simulation. Eine grafische Darstellung des Anteils der genetisch nachgewiesenen Individuen gegenüber der Anzahl an Territorien zeigt, dass männliche und weibliche Individuen etwa mit der gleichen Wahrscheinlichkeit nachgewiesen werden und der Anteil der genetisch identifizierten Individuen in den letzten Jahren stetig abnimmt (Abb. 9 und 10).

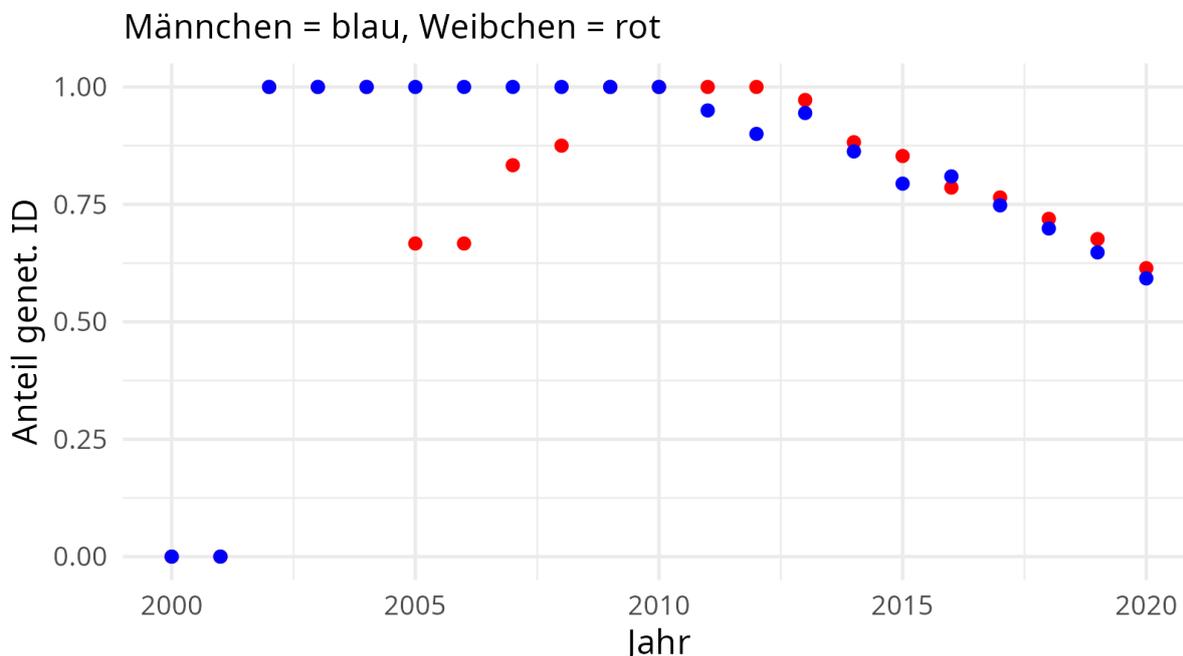
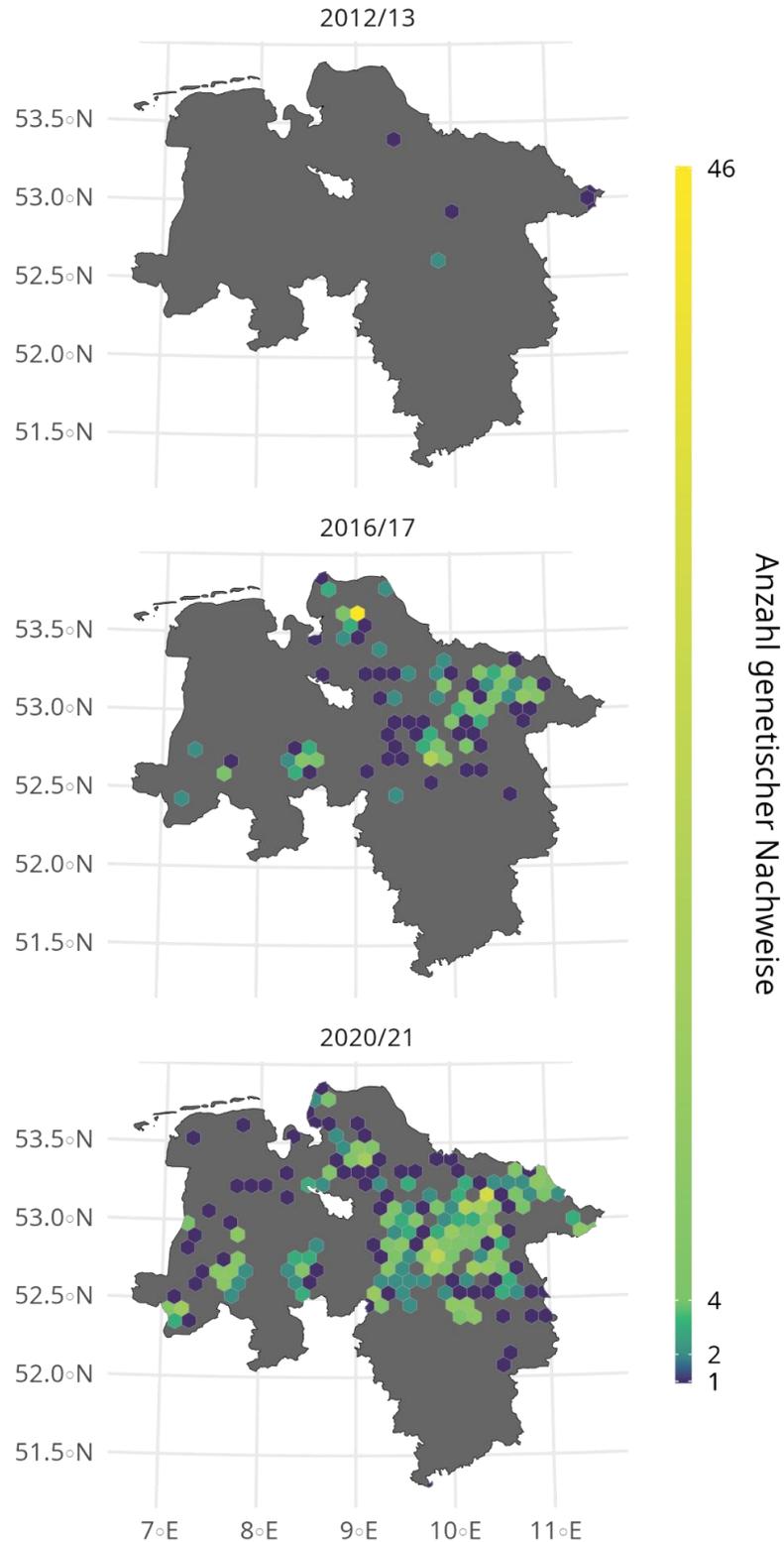


Abbildung 10: Anteil genetisch nachgewiesener Wölfe in Deutschland im Verlauf der Zeit im Verhältnis zu der Gesamtzahl an territorialen Individuen, nach DBBW-Daten.



© EuroGeographics bezüglich der Verwaltungsgrenzen

Abbildung 11: Die Anzahl der genetischen Wolfsnachweise, welche innerhalb eines Monitoringjahres in Niedersachsen erbracht wurden. Dargestellt sind die Monitoringjahre 2012/13, 2016/17 und 2020/21<sup>7</sup>, welche etwa den Zeitraum der Erstbesiedlung bis zum aktuellen Stand wiedergeben.

<sup>7</sup> bereits vollständig erfasst für Niedersachsen.

Insgesamt wurden von Jarausch et al. (2021) 524 Individuen anhand von 13 Mikrosatelliten festgestellt. Um diese Daten für die PVA in Vortex nutzen zu können, mussten folgende Annahmen getroffen werden:

1) Individuen, für die der Tod im Jahr 2015 oder vorher nachgewiesen wurde (Straßenopfer, etc.) wurden als verstorben klassifiziert. Da nicht alle Wolfsindividuen in jedem Monitoringjahr nachgewiesen werden, wurden zusätzlich nicht-territoriale Individuen, welche in den letzten drei Jahren nicht nachgewiesen wurden mit einer Wahrscheinlichkeit von 10% der Kategorie "verstorben" zugeordnet.

2) Das Alter der lebenden Individuen wurde folgendermaßen festgelegt: Für einen Teil der Individuen waren Informationen bezüglich des geschätzten Geburtsjahres gegeben. Für diese Individuen wurde ein Poisson-Modell berechnet, welches das Lebensalter zum Zeitpunkt des ersten genetischen Nachweises schätzte. In weiterer Folge wurde unter Verwendung der Modellparameter ( $\lambda = 1.58$ ) eine Stichprobe für alle Individuen der Ausgangspopulation gezogen, welche das Alter zum Zeitpunkt des Erstrnachweises darstellt. Anhand dieser Stichprobe wurde für jedes Individuum das Lebensalter im Jahr 2015 berechnet.

3) Aus dem Alter wurden in weitere Folge die Zugehörigkeiten in Klassen nach dem Lebenszyklusmodell (Abbildung 4) wie folgt vorgenommen: Individuen, die nachweislich territorial waren, wurden Stadium 4 zugeordnet. Welpen wurden Stadium 0 zugeordnet. Einjährige Individuen wurden mit einer Wahrscheinlichkeit von 75% Stadium 1 und andernfalls Stadium 3 zugewiesen. Alle älteren Individuen, die nicht territorial waren, wurden per Zufall mit der gleichen Wahrscheinlichkeit entweder Stadium 2 oder 3 zugewiesen.

4) Individuen, welche Jarausch et al. (2021) unbekannt waren (und durch fortlaufende römische Ziffern angegeben werden), konnten aufgrund der fehlenden Genotypen nicht berücksichtigt werden.

5) Für Individuen mit mindestens einem unbekanntem Elterntier mussten beide Elterntiere auf Unbekannt (UNK) gesetzt werden.

Ziel der hier durchgeführten Studie war die Populationsgefährdungsanalyse für NI und DexNI. Deshalb mussten die Individuen aus Jarausch et al. (2021) klassifiziert werden. Individuen, welche bis zum Jahr 2015 zu mindestens einem Zeitpunkt in Niedersachsen nachgewiesen wurden, wurden dem niedersächsischen Bestand zugeordnet, die verbleibenden Individuen wurden dem Bestand des (restlichen) Deutschland zugeordnet. Diese Einteilung ermöglichte die Simulation beider Bestände separat sowie gemeinsam. Zudem konnte eine mittlere Dispersionsrate von Deutschland nach Niedersachsen angenommen und durch zwei Szenarien (besonders niedrige Dispersion, besonders hohe Dispersion) ergänzt werden.

Die Genotypen wurden für Vortex mittels GenAIEx 6.503 (Peakall & Smouse 2006, 2012) in das genepop Format berechnet und zusammen mit weiteren Daten von Jarausch et al. (2021) konnten in der *studbook* Datei folgende Spalten verwendet

werden: ID, Vater, Mutter, Geschlecht, Lebendig (ja/nein), Alter, Bestand (NI, DexNi)<sup>8</sup>, und Genotypen der 13 Loci.

## 2.6. AUSWERTUNG UND VISUALISIERUNG DER GENETISCHEN ERGEBNISSE

Die resultierenden Bestände am Ende jeder Simulation wurden in weiterer Folge in Hinblick auf genetische Effekte analysiert. Jede Iteration jedes Szenarios ergibt zwei Bestände (NI und DexNi), für welche die simulierten Genotypen bekannt sind. Für jeden dieser Bestände wurde die Anzahl der Allele  $N_A$ , die beobachtete Heterozygotie  $H_O$ , die erwartete Heterozygotie  $H_E$  sowie der Inzuchtkoeffizient  $F_{IS}$  berechnet. Die Berechnungen der Indizes fanden mit Hilfe der R-Pakete *adegen* 2.1.1 (Jombart 2008; Jombart & Ahmed 2011) und *hierfstat* 0.5-7 (Goudet 2005) statt. Für die Visualisierung wurde das Paket *ggplot2* (Wickham 2016) verwendet.

## 2.7. SENSITIVITÄTSANALYSE

Mit Sensitivitätsanalysen wurden die Effekte einzelner Eingangsparameter auf das demographische Ergebnis "Gesamtanzahl an Individuen nach 30 Jahren" statistisch untersucht, wobei 2015 als Startjahr gewählt wurde. Szenarien wurden hierbei über Vortex simuliert und die statistische Analyse mit Hilfe des R-Pakets VortexR (Pacioni und Mayer 2017) durchgeführt. Über diese Analyse konnten Rückschlüsse der Effektstärke einzelner Parameter auf die Modellierung getroffen werden.

---

<sup>8</sup> Originalbezeichnungen für Vortex: Sire, Dam, Sex, Alive, Age, Population

### 3. ERGEBNISSE

#### 3.1. EXPONENTIELLES WACHSTUMSMODELL

Die festgestellten Wolfsterritorien in Deutschland in den Monitoringjahren 2000/01 bis 2020/21 lassen sich sehr gut mit einer exponentiellen Zunahme beschreiben (Abbildung 12). Die mittlere jährliche Zunahme auf der log-Skala beträgt 0,28 (Median: 0,28; arithmetisches Mittel: 0,27; Standardabweichung: 0,03), sodass die Anzahl der Territorien jährlich durchschnittlich um den Faktor 1,32 zunehmen. Wenn dichteabhängige Faktoren ignoriert werden, würde die exponentielle Zunahme dazu führen, dass die maximale Kapazitätsgrenze von 1408 Territorien in Deutschland nach Kramer-Schadt et al. (2020) mit hoher Wahrscheinlichkeit (89,6%) im Jahr 2030 erreicht wird. Die durchschnittliche jährliche Zunahme der Territorien ist ein Parameter, der geschätzt wird und somit mit einer gewissen Unsicherheit behaftet ist. Entsprechend dem Modell befindet sich der wahre Wert mit 95%iger Wahrscheinlichkeit zwischen 1,23 und 1,40 (vgl. Abbildung 13).

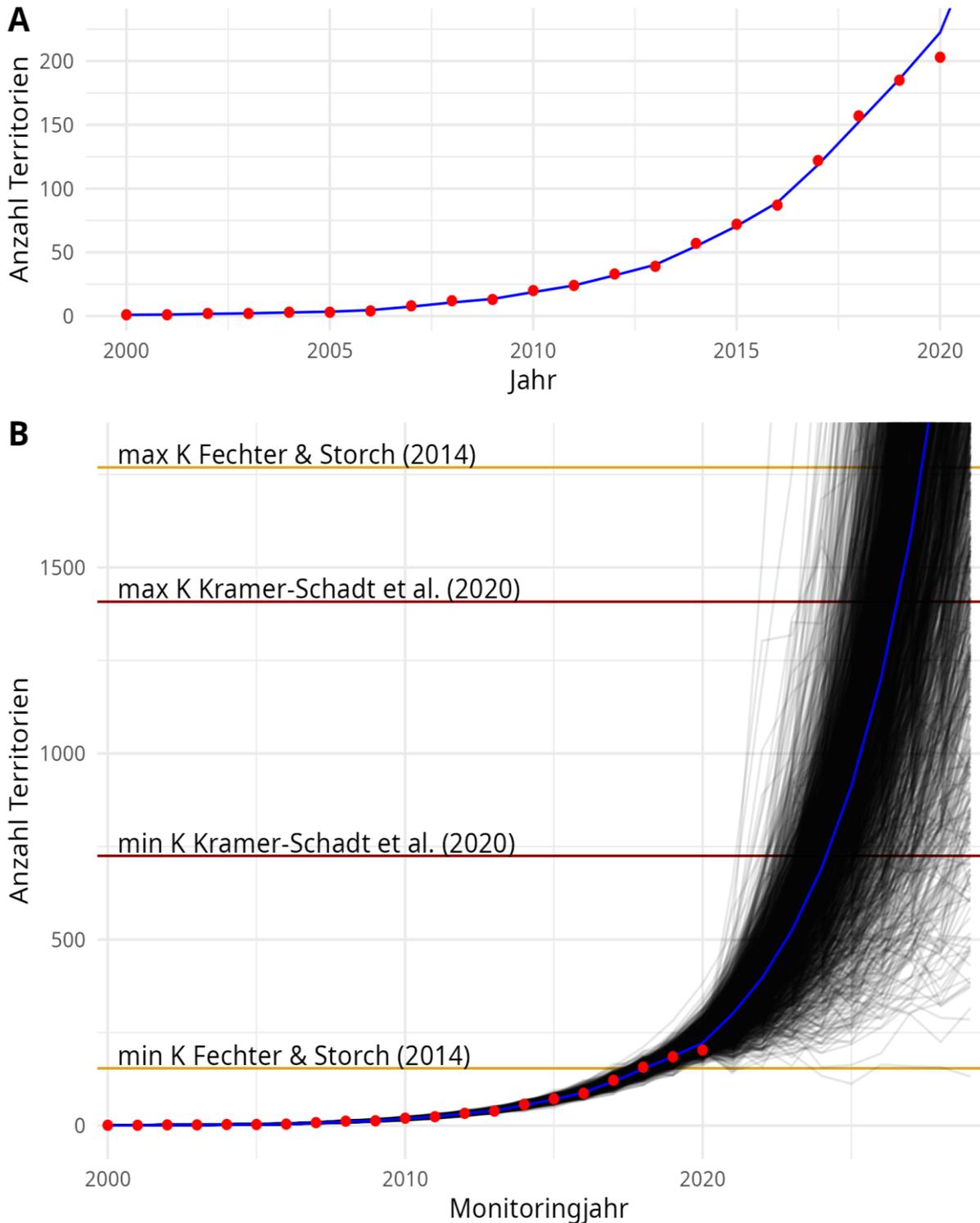


Abbildung 12: Darstellung der exponentiellen Zunahme der Wolfsterritorien in Deutschland auf Basis der DBBW-Daten und eines Zustandsraummodells. A) Die blaue Linie beschreibt den Median der a-posteriori-Verteilung. Rote Punkte geben die Anzahl an festgestellten Wolfsterritorien von 2000/01 bis 2020/21 an. B) Darstellung desselben Modells inklusive der Vorhersage bis zum Monitoringjahr 2029/30. 2000 zufällig gewählte Stichproben verdeutlichen die Unsicherheit der Vorhersage und sind in schwarz dargestellt. Die horizontalen Linien beschreiben die Minima und Maxima der Kapazitätsgrenzen der Studien von Fechter & Storch (2014) und Kramer-Schadt et al. (2020). Aus Darstellungs Zwecken wurde die y-Achse oberhalb der Kapazitätsgrenzen abgeschnitten.

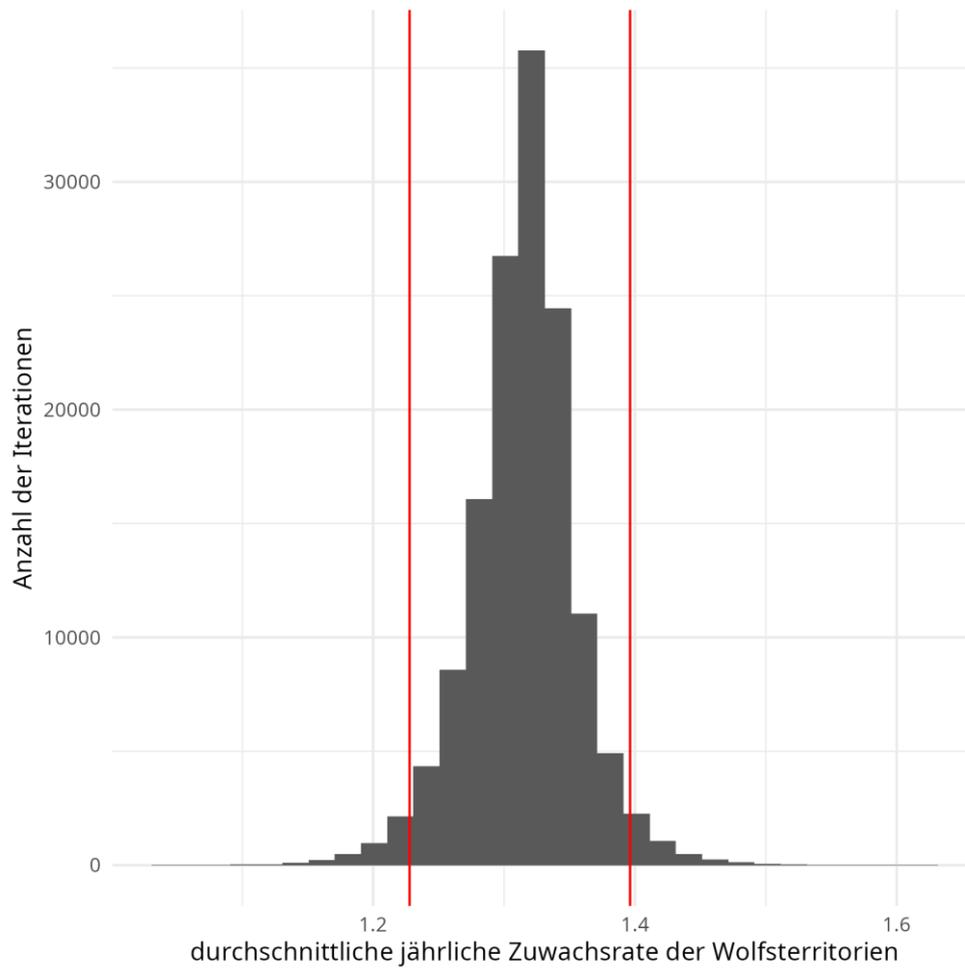


Abbildung 13: A posteriori Verteilung der durchschnittlichen jährlichen Zunahme der Wolfsterritorien in Deutschland basierend auf dem Zustandsraummodell. Die vertikalen roten Linien geben die untere und obere Grenze des 95%igen Glaubwürdigkeitsintervall an.

### 3.2. ERGEBNISSE DER POPULATIONSGEFÄHRDUNGSANALYSE UND VERGLEICH DER SZENARIEN ANHAND DEMOGRAPHISCHER PARAMETER

Die folgenden Ergebnisse der Simulationen via Vortex stellen die Bestandsentwicklung von 23 ausgewählten Szenarien (Tabelle 2; Abbildung 14) über 30 Jahre in 23.000 Simulationen dar. Jedes nachfolgende Unterkapitel behandelt eine zusammengehörende Gruppe von Szenarien, in denen jeweils konkrete Parameter variiert wurden. Das Standardszenario basierte auf den an die betrachteten Bestände angepassten Eingangsparameter. Die genetischen Daten und die Anzahl des Initialbestands aus 2015 konnten aus den vorliegenden Daten (Jarausch et al., 2021) entnommen werden. Das Standardszenario wurde aufgrund einer unzureichenden Datengrundlage teilweise auf Basis von Werten aus der Literatur erstellt und entspricht somit nicht direkt den aktuellen Gegebenheiten. Damit kann es nicht als eine sichere Repräsentation der aktuellen Gegebenheiten des deutschen (und niedersächsischen) Wolfsbestands gesehen werden (siehe dazu Eintrag im Glossar zu *Default Szenario*). Es wurden 22 Szenarien erstellt, welche die angenommenen Grundparameter variieren und externe Ereignisse wie Katastrophen simulieren. Die einzelnen demographischen Parameter unterscheiden sich in den Szenarien zu "Mortalität" in den Lebensstadien der Individuen. Bei den restlichen Szenarien wurden die Effekte der Parameteränderung jeweils für alle Stadien angenommen. Um einen Überblick der Bandbreite der potentiellen Bestandsentwicklung zu erhalten, werden in den folgenden sieben Kapiteln die Ergebnisse zu den Szenarien "Letale Äquivalente", "Reproduktion", "Mortalität", "Katastrophen", "Austausch und *Dispersal*" und zu "Kapazitätsgrenze" dargestellt. In den Szenarien für "Reproduktion" war eine Änderung der durchschnittlichen Anzahl an Welpen pro Weibchen pro Jahr sowie des Geschlechterverhältnisses besonders relevant. Da "Mortalität" einer der größten Einflussfaktoren in einer Bestandsentwicklung darstellt, wurden hierfür acht verschiedene Annahmen mit erhöhter Mortalität der verschiedenen Stadien getroffen, wobei vier dieser Szenarien zum Aussterben des Bestands führen. Im Rahmen des DS wurden keine Katastrophen integriert, weshalb sich zusätzlich vier Szenarien den unterschiedlichen Ausprägungen und der Auswirkungen von Frequenz und Schwere der Katastrophen widmen. Ebenso wurden die Dispersionsarten mittels verschiedener Szenarien variiert. Darüber hinaus wurde Immigration von (im System der Modellierung außerhalb liegenden) Individuen modelliert. Um den Unterschied (von DS) zu einer erhöhten Kapazitätsgrenze zu simulieren, wurde auch hierzu ein Szenario erstellt. Zum Vergleich wurde in jeder der nachfolgenden Visualisierungen das Standardszenario (DS) inkludiert. Die Ergebnisse sind jeweils getrennt für Niedersachsen (NI) und Deutschland exkl. Niedersachsen (DexNI) abgebildet und zeigen immer das Startjahr 2015. Die Graphiken sollten nicht separat interpretiert werden, sondern als Teilaspekte verstanden werden. Um die Einflüsse einzelner Parameter mithilfe der Szenarien sichtbar zu machen, mussten alle anderen Parameter konstant gehalten werden. Während dies für eine Interpretation notwendig ist, wird eine solche Situation unter realen Bedingungen unwahrscheinlich. Es ist eher davon auszugehen, dass sich mehrere Parameter gleichzeitig ändern.

Aufgrund der großen Anzahl an Unsicherheiten und noch wenig erforschten Datengrundlagen, sollten die Einzelgraphiken immer im Gesamtkontext und nicht getrennt voneinander betrachtet werden. Real ist anzunehmen, dass sich mehrere Parameter verändern bzw. nicht davon auszugehen ist, dass alle Faktoren außer den jeweils untersuchten gleichbleiben.

Tabelle 2: Zusammenfassende Beschreibung aller Szenarien im Vergleich zum Standardszenario (DS).  
DBBW: Dokumentations- und Beratungsstelle des Bundes zum Thema Wolf

Kurztitel + Kapitel	Szenario Name (und Code in der Modellierung)	Verbale Beschreibung des Szenarios - bzw. der Änderung zum DS und Quellen
<b>Standard</b> Kap.3.2.1	<b>DS</b>	Die Eingangsparameter des Default Szenarios basieren, soweit vorhanden, auf Daten aus Deutschland. Zu Mortalität, Geschlechterverhältnis und Reproduktion lagen nur zum Teil entsprechende Daten aus Deutschland vor. Fehlende, für die Modellierung benötigte Eingangsparameter wurden aus der Literatur entnommen. Dabei wurde auf die Vergleichbarkeit mit Deutschland geachtet. Das Standardszenario kann deshalb als die bestmögliche Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten (Parameter siehe <u>Tabelle 1</u> )
<b>Letale Äquivalente</b> Kap.3.2.2	<b>S1_GEN157</b>	Letale Äquivalente (siehe Glossar) wurden von Nilsson (2003) in Laikre & Ryman (1991) bei einem Wert von 1,57 angenommen – um eine große Bandbreite dieses Parameters abzubilden wurden hier sowohl die niedriger vorgeschlagenen Werte als auch einmal die im nächsten Szenario höheren Werte angenommen.
	<b>S2_GEN12</b>	Letale Äquivalente wurden von Frankham et al. (2017) bei einem Wert von 12 angenommen, weshalb ein Szenario mit dieser Annahme modelliert wurde.
<b>Reproduktion</b> Kap.3.2.3	<b>S5_ReprMaxNachwuchs7</b>	Die maximale Anzahl des Nachwuchses wurde in diesem Szenario als eigene Annahme bei 7 gewählt.
	<b>S6_ReprSexRatio 60</b>	Zur Überprüfung eines potentiell verschobenen Geschlechterverhältnisses wurde in diesem Szenario ein Verhältnis von 60% Männchen und 40% Weibchen angenommen.
	<b>S7_ReprSexRatio 40</b>	Zur Überprüfung eines potentiell verschobenen Geschlechterverhältnisses wurde in diesem Szenario ein Verhältnis von 60% Weibchen und 40% Männchen angenommen.
<b>Mortalität 1 Stadien 0-3</b> Kap.3.2.4	<b>S8_MortStage0</b>	Nach einer Studie in den Westalpen (Marucco et al., 2009) war dort die Mortalität der Welpen in einer Höhe von bis zu 76%, was eine Erhöhung im Vergleich zum DS bedeutet.
	<b>S9_MortStage1</b>	Nach einer Modellierung von Bruford (2015) für den Skandinavischen Wolfsbestand wurde die Mortalität der Jährlinge bei 40% angenommen, was eine Erhöhung der Annahmen im DS bedeutet.

	<b>S10_MortStage2</b>	Nach einer Modellierung von Bruford (2015) für den Skandinavischen Wolfsbestand wurde die Mortalität der Subdominanten bei 40% angenommen.
	<b>S11_MortStage3</b>	Nach einer Studie welche die Mortalitäten bei <i>Dispersern</i> in Schleswig-Holstein und Dänemark untersuchte (Sunde et al., 2021), wurde festgestellt, dass diese zwischen 37 und 78% liegen kann, weshalb für dieses Szenario ebenso ein Maximum angenommen wurde.
<b>Mortalität 2 Stadium 4</b>	<b>S12a_MortStage4_40</b>	Aufgrund der bekannten Einwirkung von Mortalität auf territorialer Tiere wurden in folgenden Szenarien verschiedene Abstufungen zwischen 25% und 40% der Mortalität nach eigenen Überlegungen angenommen.
	<b>S12b_MortStage4_35</b>	
	<b>S12c_MortStage4_30</b>	
	<b>S12d_MortStage4_25</b>	
<b>Katastrophen Kap.3.2.5</b>	<b>S13_KAT1</b>	Ähnlich der Annahme für eine Modellierung des skandinavischen Bestands nach Bruford (2015) welcher sich auf Reed et al. (2003) bezog wurde hier die Frequenz der Katastrophen auf 1% pro Jahr angenommen (mit 50% reduzierter Reproduktion und 50% erhöhter Mortalität in den Jahren der Katastrophen).
	<b>S14_KAT2</b>	Um weitere Katastrophenszenarien zu variieren, wurde hier mit eigenen Annahmen die Frequenz der Katastrophen auf 1% pro Jahr angenommen (mit 75% reduzierter Reproduktion und 75% erhöhter Mortalität in den Jahren der Katastrophen).
	<b>S15_KAT3</b>	Um weitere Katastrophenszenarien zu variieren wurde hier mit eigenen Annahmen die Frequenz der Katastrophen auf 6,7% pro Jahr angenommen (mit 75% reduzierter Reproduktion und 75% erhöhter Mortalität in den Jahren der Katastrophen).
	<b>S16_KAT4</b>	Um weitere Katastrophenszenarien zu variieren wurde hier mit eigenen Annahmen die Frequenz der Katastrophen auf 6,7% pro Jahr angenommen (mit 50% reduzierter Reproduktion und 50% erhöhter Mortalität in den Jahren der Katastrophen) ähnlich von Annahmen aus Miller (2017) für mexikanische Wölfe.
<b>Austausch und Dispersal Kap.3.2.6</b>	<b>S3_DispersalNiedrig</b>	Um eine geringere Dispersion im Vergleich zum DS zu modellieren wurden hier Werte von DexNI nach NI zu 1% Und von NI nach DexNI zu 0,1% angenommen.

	<b>S4_DispersalHoch</b>	Um eine höhere Dispersion im Vergleich zum DS zu modellieren wurden hier Werte von DexNI nach NI zu 10% Und von NI nach DexNI zu 1% angenommen.
	<b>S17_SupplNiedrig</b>	Eine weitere Option <i>Dispersal</i> darzustellen besteht durch Ergänzungen ( <i>supplementation</i> ) von festgelegten Einzelindividuen in den Bestand, was hier im Rahmen 1 Tier pro Jahr (je Bestand / je Geschlecht), also insgesamt 4 Tiere pro Jahr bedeuten würde.
	<b>S18_SupplHoch</b>	Eine weitere Option <i>Dispersal</i> darzustellen besteht durch Ergänzungen ( <i>supplementation</i> ) von festgelegten Einzelindividuen in den Bestand, was hier im Rahmen 5 bzw. Tier pro Jahr (je Bestand / je Geschlecht), also insgesamt 30 Tiere pro Jahr bedeuten würde.
<b>Kapazitätsgrenze Kap.3.2.7</b>	<b>S19_Kapaz_MaxEnt</b>	Schätzungen zur Tragfähigkeit basieren auf dem MaxEnt Modell nach Kramer-Schadt et al. (2020) und der durchschnittlichen Rudelgröße aus Romański et al. (2018) <sup>9</sup>

<sup>9</sup> Rudelgrößen können sehr verschieden sein und weisen eine große Bandbreite auf

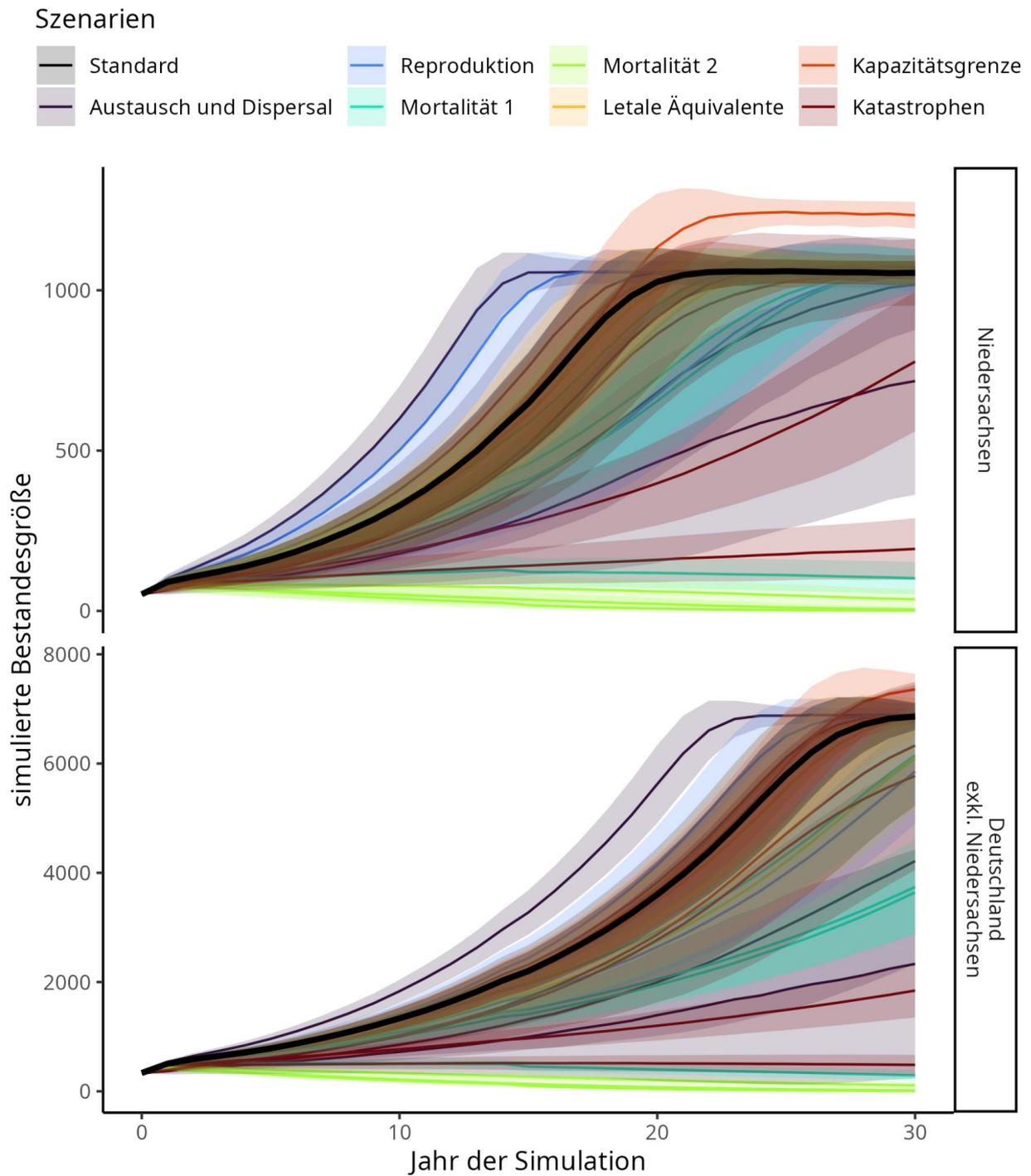


Abbildung 14: Übersicht aller simulierten Szenarien (neben dem Standardszenario (DS), gruppiert in sieben weiteren zusammenhängen Themen bzw. Parametern) nach Jahren, mit einfacher Standardabweichung.

Die nachfolgenden Grafiken (Abbildung 15-26) sind immer nach demselben Muster erstellt, um eine rasche Vergleichbarkeit zu garantieren. Eine detaillierte Erläuterung findet beispielhaft im DS statt und kann für die darauffolgenden Szenarien ähnlich übernommen werden. Es ist jeweils die Bestandsentwicklung in Anzahl an Individuen pro Jahr aufgetragen, über den gesamten Simulationszeitraum von 30 Jahren mit dem Startjahr 2015. Die einzelnen dünnen Linien sind eine zufällig gezogene Stichprobe von 100 Wiederholungen (insgesamt wurden 1.000 Wiederholungen pro Szenario berechnet), die dicke Linie stellt das arithmetische Mittel über alle Wiederholungen dar. Die Streuung der Ergebnisse, visualisiert durch die dünnen Linien der einzelnen Wiederholungen, ist bedingt durch die Stochastizität der Simulation. Nach einer Wachstumsphase stoßen die meisten Wachstumskurven der Szenarien an die Kapazitätsgrenze, über die hinaus kein Wachstum möglich ist. Das Erreichen der Kapazitätsgrenze zeigt einen charakteristischen Kurvenverlauf und ist beispielsweise in Abbildung 15, sowohl für den simulierten Wolfsbestand in NI, als auch in DexNI ersichtlich.

### 3.2.1. STANDARDSZENARIO

Das Standardszenario (DS) fungiert als Basis, der gegenüber die einzelnen Szenarien Abweichungen in Eingangsparametern simulieren (Abbildung 15). Es kann somit als Vergleichswert dienen. Ob und welche Effekte ein Szenario auf die Bestandsentwicklung hat, kann somit am Vergleich mit dem Standardszenario abgelesen werden. Das Standardszenario ist für diese Zwecke auch in den folgenden Ergebniskapiteln zu den einzelnen Szenarien in den Abbildungen immer in Schwarz hinterlegt. Die Ausprägung aller Eingangsparameter des DS finden sich in Tabelle 1 (Kapitel 2.5).

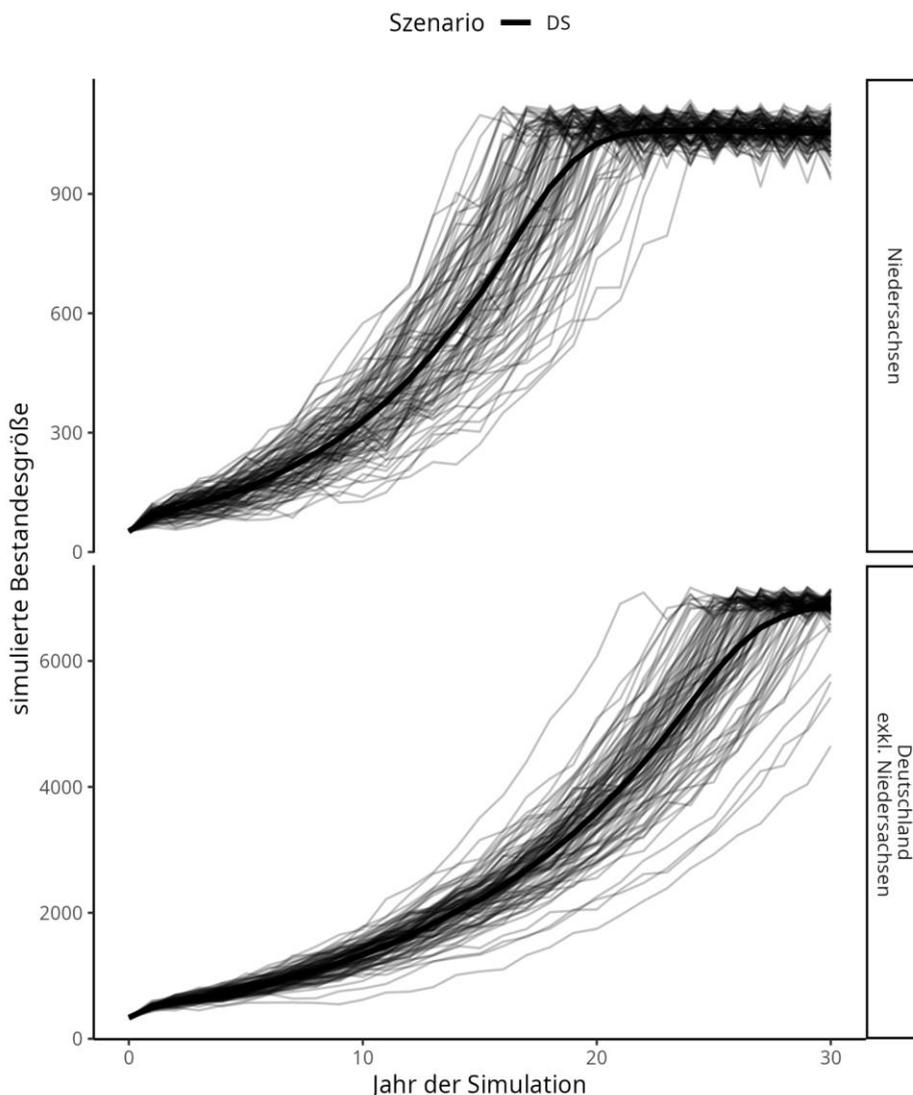


Abbildung 15: Verlauf der simulierten Bestandsgröße für den Wolf in Niedersachsen (NI) und Deutschland (exklusive Niedersachsen) (DexNI) nach Jahren für das Standardszenario DS. Die Ausprägung aller Eingangsparameter des DS finden sich in Tabelle 1 (Kapitel 2.5). Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten. Dünne Linien zeigen zufällig gewählte 100 Wiederholung (von 1.000), die dicke Linie zeigt den gemittelten Wert aller Wiederholungen. Die Bestandsgröße ist definiert als die Anzahl an Wölfen in NI bzw. in DexNI. Das Startjahr der Simulation ist 2015.

### 3.2.2. LETALE ALLELE UND ÄQUIVALENTE

Letale Äquivalente stehen repräsentativ für die Inzuchtdepression einer Population. In Vortex führt die homozygote Ausprägung eines letalen Allels zum Tod des Individuums. Vortex stellt damit nicht generelle Effekte von Inzucht auf die genetische Diversität dar, sondern beschreibt konkret die individuelle Mortalität durch vermehrtes Auftreten verwandter Elternteile.

Das S1 (geringere Inzuchtdepression, dargestellt durch 1,57 Letale Äquivalente) zeigt keinen Unterschied zum Standardszenario. Dies lässt vermuten, dass die Inzuchtdepression bedingt durch nah verwandte Individuen generell zu gering ist, um sichtbare Auswirkungen auf das Bestandwachstum zu haben. Potentielle Auswirkungen einer erhöhten Inzuchtdepression im Sinne der Letalen Äquivalente in Vortex bedeuten eine erhöhte Sterblichkeit. Im vorliegenden Szenario S2 (erhöhte Inzuchtdepression, dargestellt durch 12 Letale Äquivalente) werden diese Auswirkungen jedoch nicht sichtbar (Abbildung 16). Einerseits könnte die Anzahl an Individuen ausreichend sein, um diese konkreten Auswirkungen zu verhindern (Anmerkung: die Inzuchtdepression dargestellt durch die Letalen Äquivalente in Vortex betrifft lediglich direkte, individuelle Sterblichkeit und ist nicht gleichzusetzen mit einer generellen Beeinträchtigung und dem Verlust der genetischen Diversität durch Inzucht, welche durch den Inzuchtkoeffizienten FIS dargestellt wird). Andererseits könnte die potentiell erhöhte Mortalität durch das generelle starke Populationswachstum kompensiert werden.

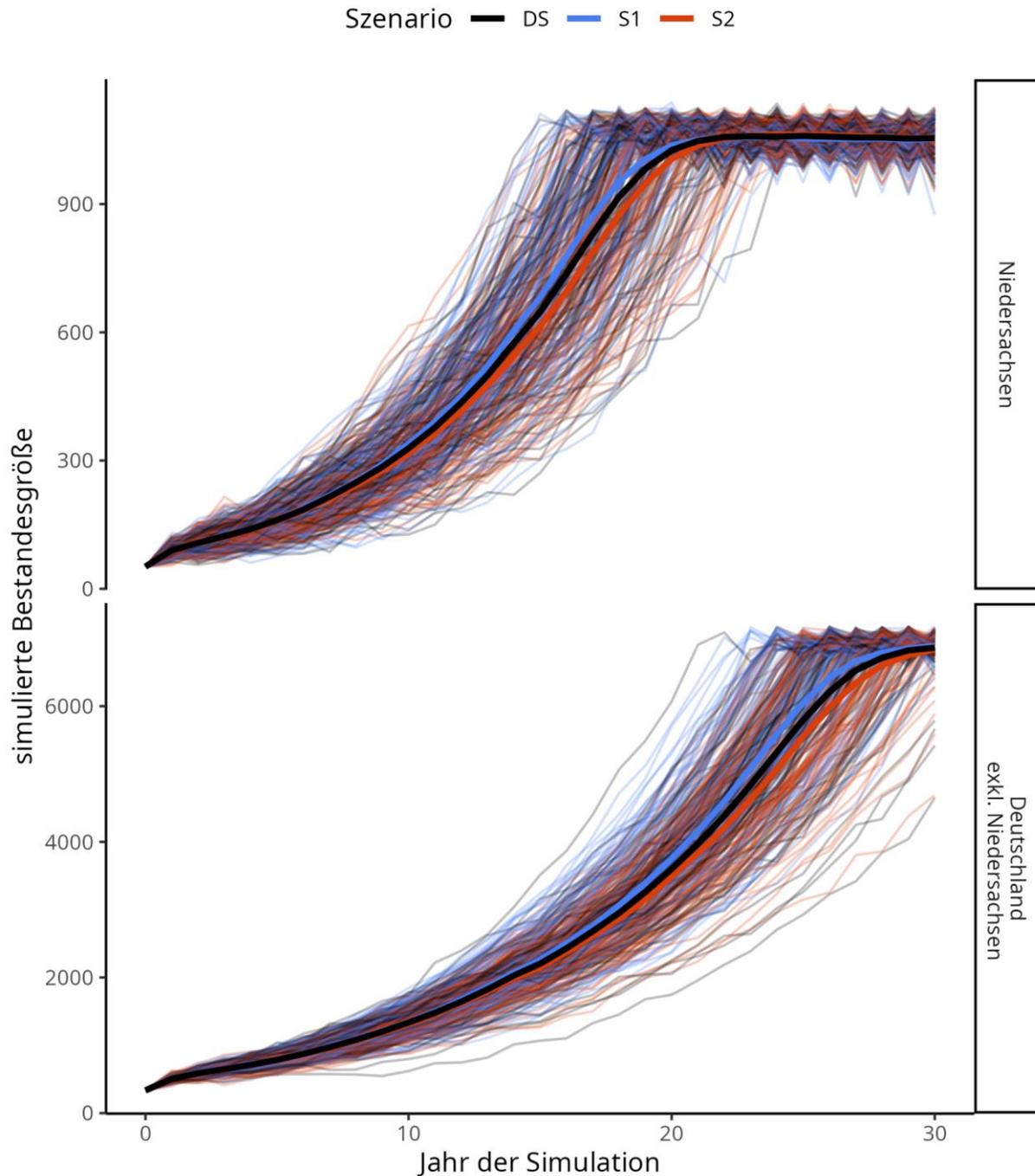


Abbildung 16: Verlauf der simulierten Bestandsgröße für den Wolf in NI und DexNI nach Jahren für die Szenarien S1 (Reduktion des  $DS^{10}$  Wertes für letale Äquivalente auf 1,57) und S2 (Erhöhung des  $DS$  Wertes für letale Äquivalente auf 12). Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten. Dünne Linien zeigen zufällig gewählte 100 Wiederholung (von 1.000), die dicke Linie stellt den gemittelten Wert aller Wiederholungen dar. Das Startjahr der Simulation ist 2015.

<sup>10</sup> Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten.

### 3.2.3. REPRODUKTION

Die Reduktion der maximalen Anzahl an Welpen pro Wurf von 13 (DS) auf 7 hatte keinen Einfluss auf das Bestandswachstum, wie ein Vergleich der Kurvenverläufe zeigt (Abbildung 17).

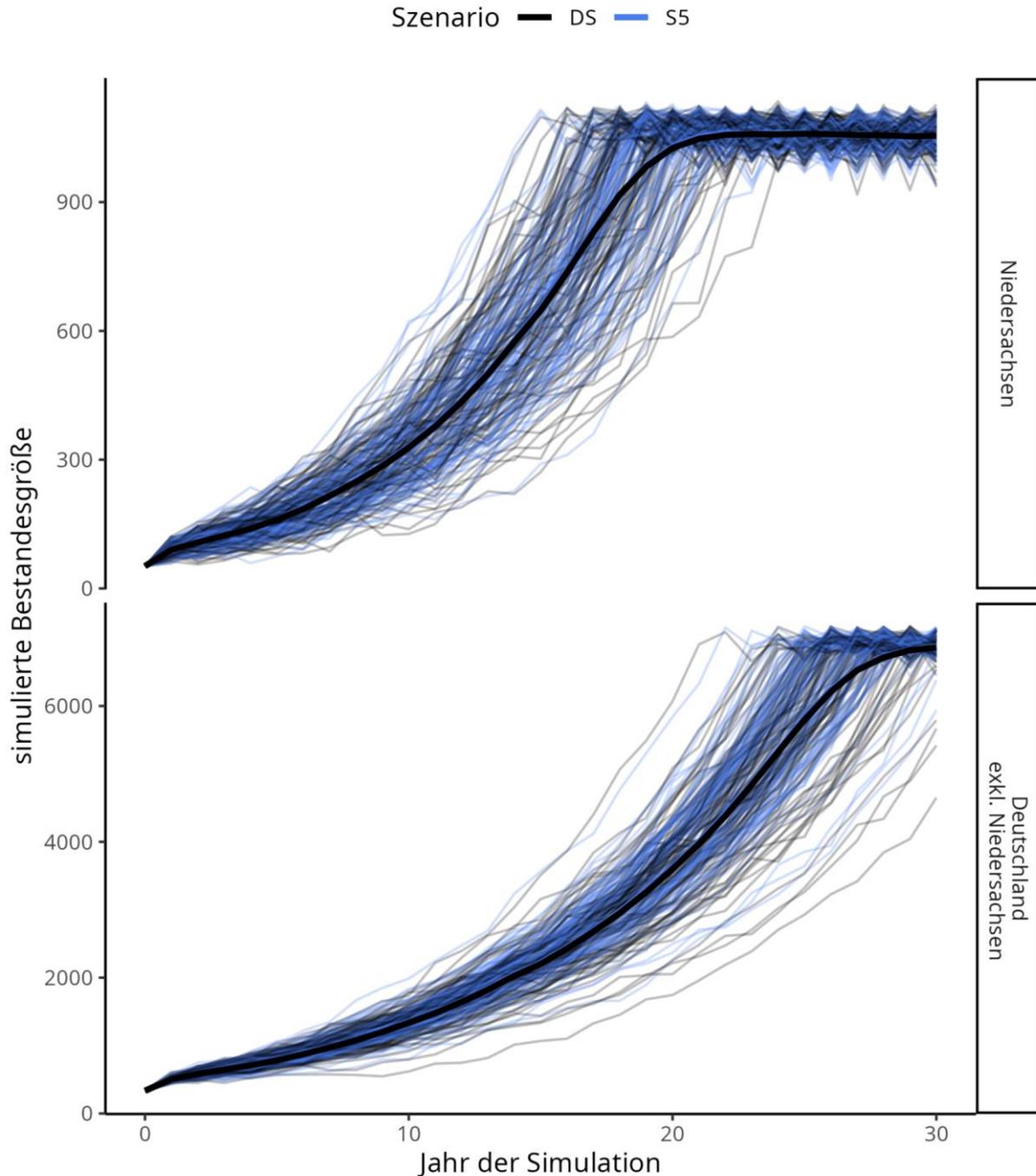


Abbildung 17: Der Verlauf der simulierten Bestandsgröße wird durch eine Reduktion der maximalen Anzahl an Welpen pro Wurf von 13 (DS)<sup>11</sup> auf 7 (S5) nicht beeinflusst wie ein Vergleich der gemittelten Kurvenverläufe zeigt. Daraus folgt, dass der Parameter "maximale Welpen pro Wurf" ab sieben Welpen in vorliegender Simulation nicht zum Bestandswachstum beiträgt. Dünne Linien zeigen zufällig gewählte

<sup>11</sup> Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten.

*100 Wiederholung (von 1.000), die dicke Linie stellt den gemittelten Wert aller Wiederholungen dar. Das Startjahr der Simulation ist 2015.*

Die Abänderung des Geschlechterverhältnisses bei der Geburt von 1:1 (im DS) hatte bezogen auf NI und DexNI einen negativen Einfluss auf das Bestandswachstum. Dieser Einfluss konnte sowohl bei einer Verschiebung des Verhältnisses zugunsten männlicher Tiere (S6, 60% Männchen), als auch zugunsten weiblicher Tiere (S7, 40% Männchen) beobachtet werden (Abbildung 18). Die Verschiebung zugunsten männlicher Tiere hatte hierbei stärkere Effekte. Dass eine Abänderung des Geschlechterverhältnisses von 1:1 zu einer Reduktion des Bestandswachstums führt, lässt sich über die Monogamie von Wölfen erklären. Ein maximales Bestandswachstum wird hinsichtlich des Geschlechterverhältnisses erreicht, wenn jedes reproduktionsfähige Männchen ein reproduktionsfähiges Weibchen vorfindet. Verschiebt sich dieses Verhältnis, reduziert sich automatisch die Anzahl an reproduzierenden Tieren im Bestand, da entweder bei den Männchen oder bei den Weibchen Reproduktionspartner fehlen. Dass eine Verschiebung des Verhältnisses zugunsten männlicher Tiere stärkere Effekte zeigt, kann über den Prozentsatz reproduzierender Weibchen erklärt werden. Unabhängig des Geschlechterverhältnisses pflanzen sich im Rahmen dieser Studie stets 77,9% der Weibchen fort. Je geringer der Prozentsatz an Weibchen im Bestand, desto geringer wird folglich auch der Prozentsatz jener weiblichen Tiere sein, welche sich schlussendlich fortpflanzen. Bei 60% Männchen im Bestand, würden sich von den 40% Weibchen nur 77,9%, sprich 31,16% fortpflanzen. Bei 40% Männchen im Bestand, pflanzen sich von den 60% Weibchen ebenfalls 77,9% fort. Dies bedeutet, dass sich in diesem Fall potentiell 46,74% der weiblichen Tiere fortpflanzen könnten. Nachdem jedoch nur 40% männliche Tiere im Bestand sind, können sich bedingt durch die Monogamie auch nur 40% statt 46,74% der weiblichen Tiere fortpflanzen. Dennoch bleibt der Prozentsatz an reproduzierenden Tieren schlussendlich höher im Vergleich zu den 31,16%. Dieses Zusammenspiel der Prozentwerte erklärt die unterschiedlichen Kurvenverläufe von S6 und S7. Der Einfluss des Geschlechterverhältnisses bei der Geburt auf den Wolfsbestand in NI und DexNI konnte im Rahmen der nachfolgenden Sensitivitätsanalyse bestätigt werden.

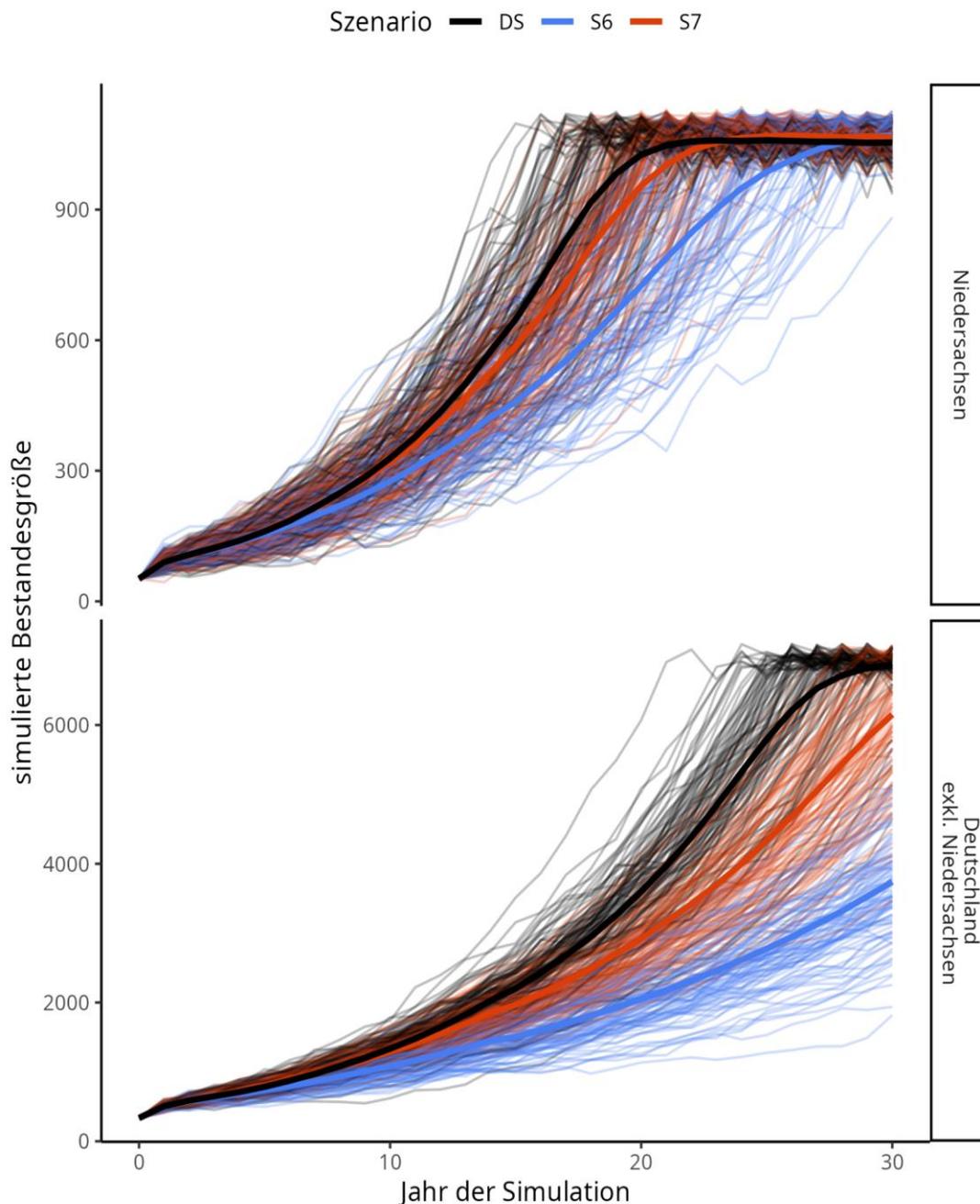


Abbildung 18: Eine Veränderung des Geschlechterverhältnisses beeinflusst den Verlauf der simulierten Bestandsgröße wie ein Vergleich der gemittelten Kurven zeigt. Eine Abänderung des Verhältnisses von 1:1 (im DS<sup>12</sup>) führt zu einem geringeren Bestandswachstum. Diese Reduktion lässt sich sowohl bei einer Verschiebung des Verhältnisses zugunsten männlicher Tiere (S6, 60% Männchen), als auch zugunsten weiblicher Tiere (S7, 40% Männchen) erkennen. Die Verschiebung zugunsten männlicher Tiere hatte hierbei stärkere Effekte. Dünne Linien zeigen zufällig gewählte 100 Wiederholung (von 1.000), die dicke Linie stellt den gemittelten Wert aller Wiederholungen dar. (Der Unterschied in den Szenarien entsteht durch die Eingangsparameter in das Vortex Modell: nur 77,9% ± 3,5% der territorialen Weibchen reproduzieren; nach DBBW-Daten) Das Startjahr der Simulation ist 2015.

<sup>12</sup> Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten.

#### 3.2.4. MORTALITÄT

Eine Erhöhung der aus Literatur angegebenen Mortalität bezogen auf Stadium 0 (S8) und Stadium 1 (S9) führte zu einer deutlichen Reduktion des Bestandswachstums (Abbildung 19). Die Erhöhung der Mortalität der Welpen von 50% (DS) auf 76% führte zu einem negativen Wachstum und in NI sogar zu einer 0,3%igen Aussterbewahrscheinlichkeit nach 30 Jahren. Die Erhöhung der Mortalität der Stadium 1 von 18% (DS) auf 40% zeigte weniger starke, aber dennoch sichtbare Effekte. Beim Vergleich der blauen und roten Kurve (Abbildung 19) muss berücksichtigt werden, dass die Mortalitäten der beiden Lebensstadien mit unterschiedlicher Ausprägung verändert worden sind. Der Einfluss der Mortalität in den Stadien 0 und 1 auf den Wolfsbestand in NI und DexNI konnte im Rahmen der nachfolgenden Sensitivitätsanalyse bestätigt werden.

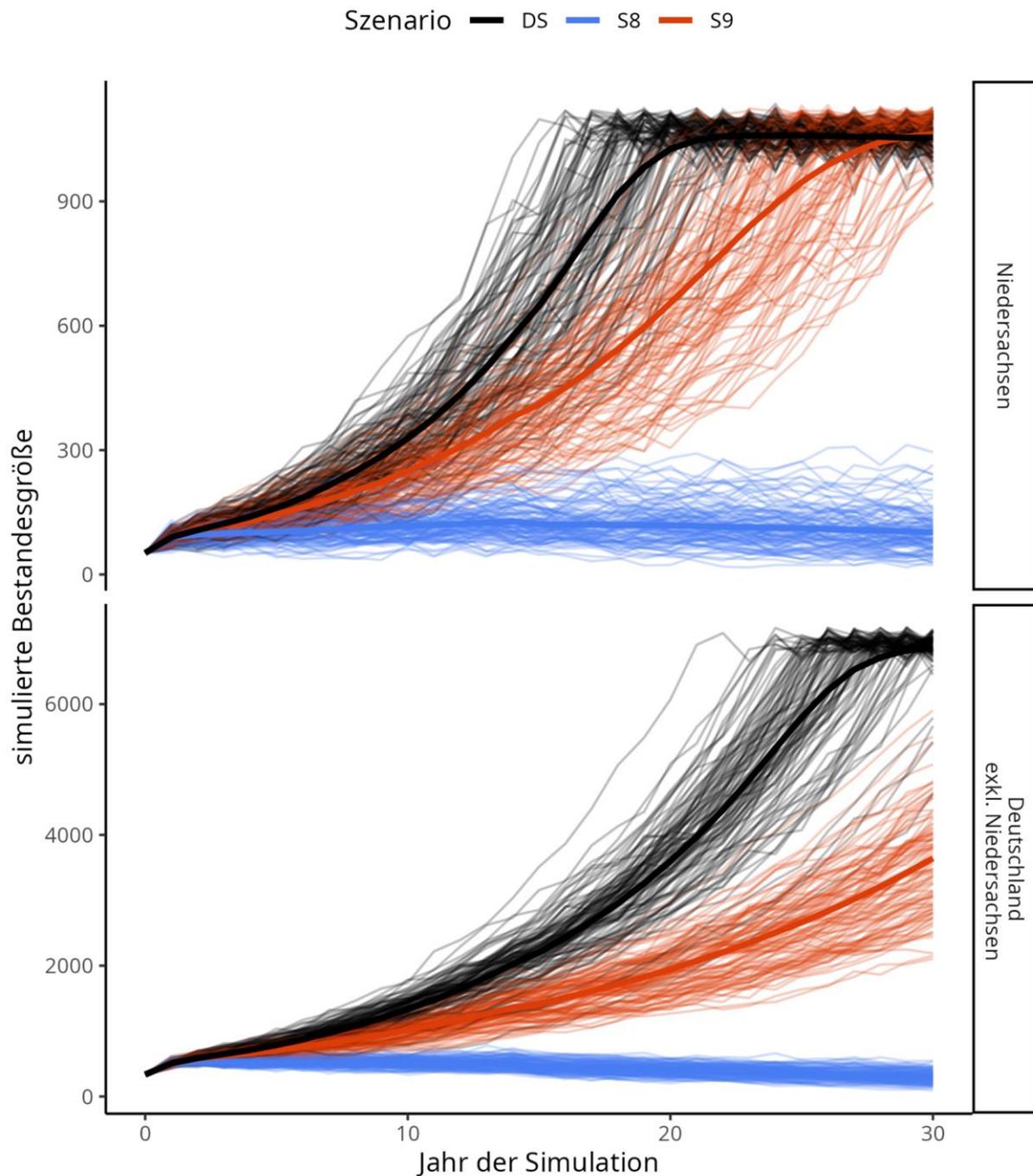


Abbildung 19: Veränderungen der Mortalität der Welpen (S8) und Jährlinge (S9) beeinflussen den Verlauf der simulierten Bestandesgröße wie ein Vergleich der gemittelten Kurven zeigt. Eine Erhöhung der Mortalität der Welpen von 50% (DS<sup>13</sup>) auf 76% (S8) zeigt eine deutliche Veränderung der Wachstumskurve. Ebenso lässt sich eine Veränderung der Kurve bei Erhöhung der Mortalität der Jährlinge von 18% (DS) auf 40% erkennen. Dünne Linien zeigen zufällig gewählte 100 Wiederholung (von 1.000), die dicke Linie stellt den gemittelten Wert aller Wiederholungen dar. Das Startjahr der Simulation ist 2015.

<sup>13</sup> Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten.

Eine Reduktion der Wachstumskurve konnte bei einer Erhöhung der Mortalität der Stadium 2 (Subdominante) von 18% (DS) auf 40% (S10) beobachtet werden (Abbildung 20). Eine Erhöhung der Mortalität der Stadium 3 (*Disperser*) von 31% (DS) auf 78% (S11) führte stets zu einem negativen Bestandswachstums. Die Bestände brachen in der Simulation folglich ein und resultieren darüber hinaus in eine Aussterbewahrscheinlichkeit von 60% (DexNI) bzw. 94,7% (NI). Dieses Ergebnis verdeutlicht die Wirkung einer stark erhöhten Mortalität der *Disperser* von 78%. Beim Vergleich der blauen und roten Kurve (Abbildung 20) muss berücksichtigt werden, dass die Mortalitäten der beiden Lebensstadien mit unterschiedlicher Ausprägung verändert worden sind. Der Einfluss der Mortalität auf Stadium 3 konnte im Rahmen der nachfolgenden Sensitivitätsanalyse bestätigt werden.

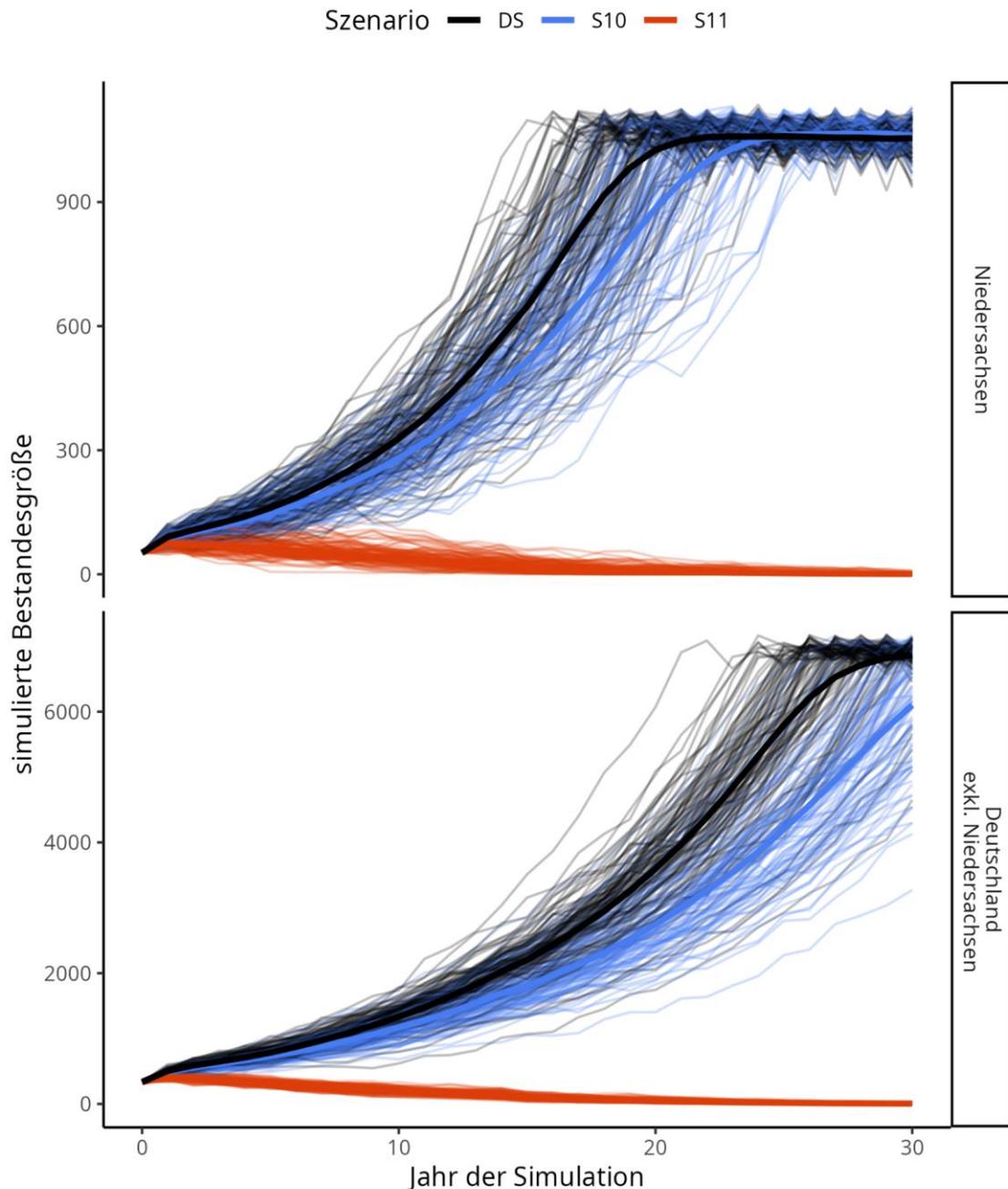


Abbildung 20: Veränderungen der Mortalität der Subdominanten (S10) und Disperser (S11) beeinflussen den Verlauf der simulierten Bestandsgröße wie ein Vergleich der gemittelten Kurven zeigt. Eine Erhöhung der Mortalität der Subdominanten von 18% (DS<sup>14</sup>) auf 40% zeigt eine leichte Veränderung der Wachstumskurve. Eine Erhöhung der Mortalität der Disperser von 31% (DS) auf 78% (S11, basierend auf Sunde et al. (2021)) führte stets zu einem negativen Bestandswachstums (Bestände brechen ein). Dünne Linien zeigen simulierte Wiederholungen des jeweiligen Szenarios. Der gemittelte Wert aller Wiederholungen des jeweiligen Szenarios ist in fett dargestellt. Das Startjahr der Simulation ist 2015.

<sup>14</sup> Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten.

Bestandseinbrüche konnten bei einer Erhöhung der Mortalität der territorialen Tiere (Stadium 4) von 18% (DS) auf 40% (S12a) beziehungsweise 35% (S12b) beobachtet werden. Dies war sowohl für NI als auch für DexNI der Fall (Abbildung 21). Der starke Einfluss der Mortalität hinsichtlich Stadium 4 konnte im Rahmen der nachfolgenden Sensitivitätsanalyse bestätigt werden.

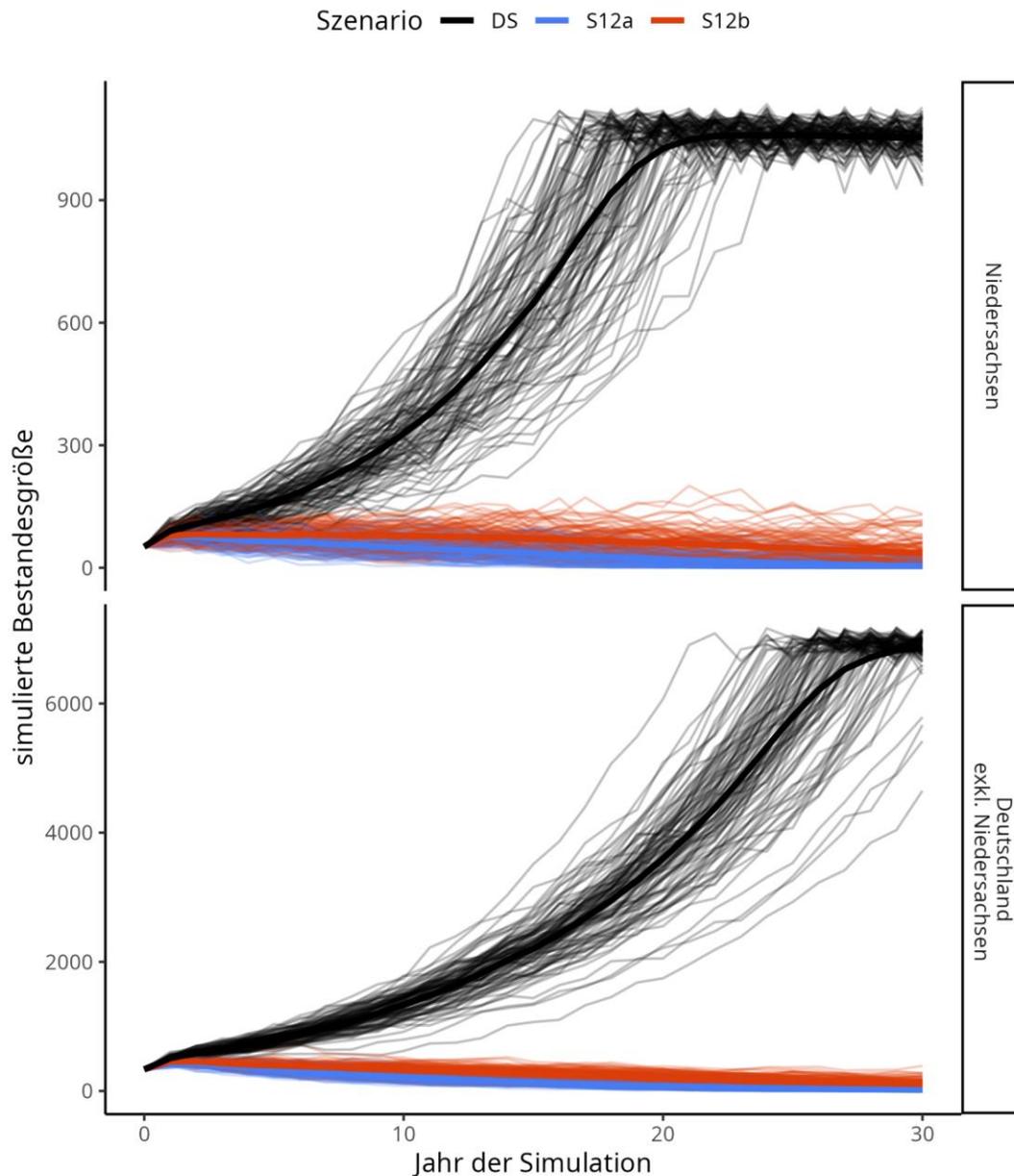


Abbildung 21: Veränderungen der Mortalität der territorialen Tiere (Stadium 4) von 18% (im DS<sup>15</sup>) auf 40% (S12a) beziehungsweise 35% (S12b) führen zu einem Bestandseinbruch. Dünne Linien zeigen simulierte Wiederholungen des jeweiligen Szenarios. Der gemittelte Wert aller Wiederholungen des jeweiligen Szenarios ist in fett dargestellt. Das Startjahr der Simulation ist 2015.

Eine Reduktion der Wachstumskurve konnte bei Erhöhung der Mortalität der territorialen Tiere (Stadium 4) von 18% (DS) auf 30% (S12c) beziehungsweise 25%

<sup>15</sup> Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten.

(S12d) beobachtet werden. Während der Bestand bei Erhöhung der Mortalität dieses Lebensstadiums auf 25% noch ein leichtes Wachstum aufwies, konnte bei Erhöhung auf 30% nur ein marginales bis kein Wachstum nachgewiesen werden (Abbildung 22). Der starke Einfluss der Mortalität von Stadium 4 konnte im Rahmen der Sensitivitätsanalyse bestätigt werden.

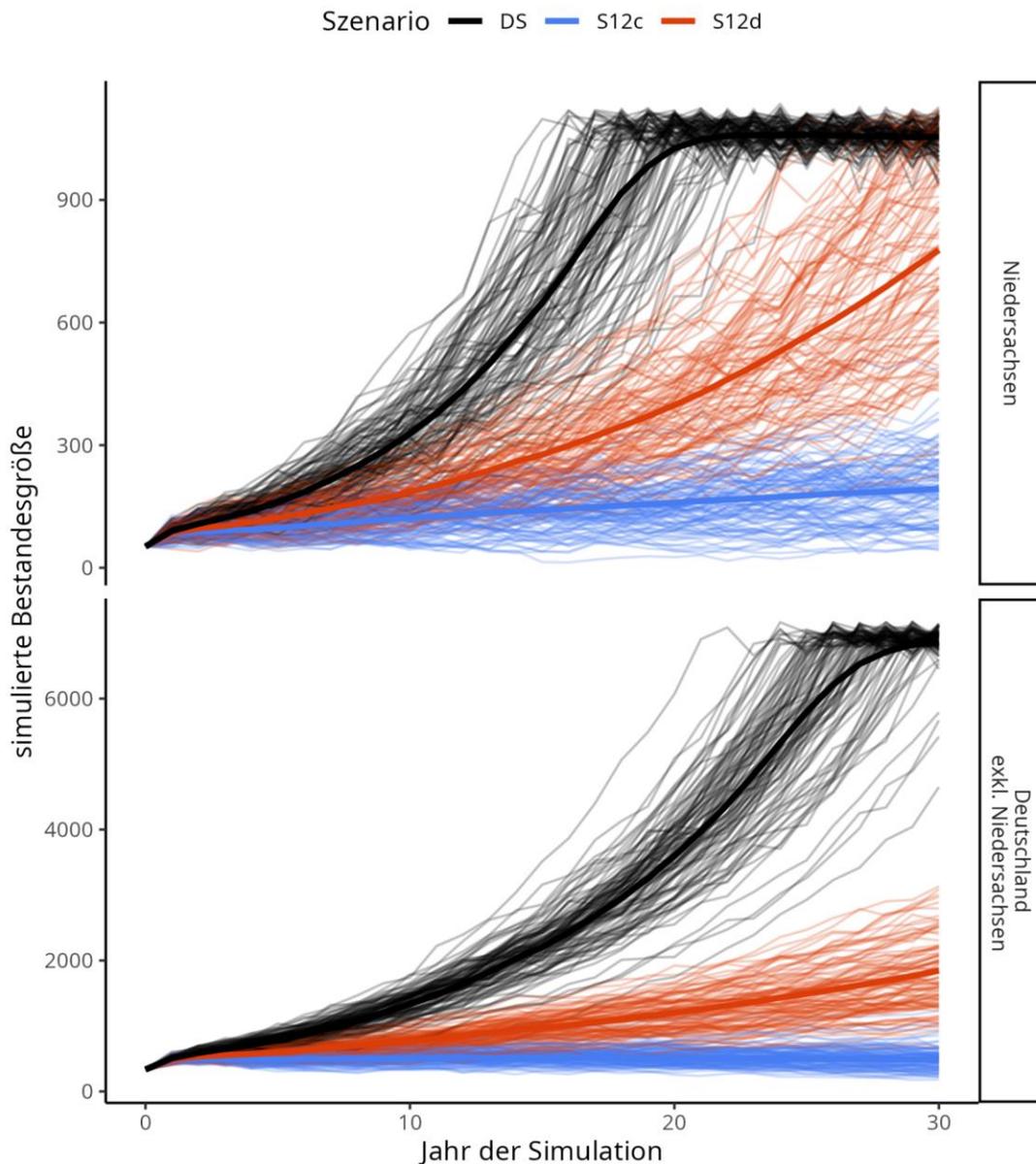


Abbildung 22: Veränderungen der Mortalität der territorialen Tiere (Stadium 4) von 18% (im DS<sup>16</sup>) auf 30% (S12c) beziehungsweise 25% (S12d) beeinflussen den Verlauf der simulierten Bestandsgröße wie ein Vergleich der gemittelten Kurven zeigt. Das Bestandswachstum ist in beiden Fällen deutlich reduziert. Dünne Linien zeigen zufällig gewählte 100 Wiederholung (von 1.000), die dicke Linie stellt den gemittelten Wert aller Wiederholungen dar. Das Startjahr der Simulation ist 2015.

<sup>16</sup> Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten.

### 3.2.5. KATASTROPHEN

Simulierte Katastrophen beeinflussten die Wachstumskurven der Wolfsbestände in NI und DexNI negativ (Abbildung 23). Die Auswirkungen wurden hierbei durch die Frequenz und Schwere der Katastrophen geprägt. Für die Szenarien der Katastrophen (S13, S14, S15, und S16) musste die zugrunde liegende Simulation auf eine altersbasierte Modellierung umgestellt werden, um Einflüsse von Katastrophen auf die Reproduktion und Mortalität innerhalb der von Vortex vorgegebenen Möglichkeiten darzustellen. Eine Erhöhung der Frequenz (jährliche Eintrittswahrscheinlichkeit einer Katastrophe) von 0% (DS) auf 1% (S13 und S14) beziehungsweise 6,7% (S15 und S16) führte zu einer Reduktion des Bestandswachstums. Dieser Effekt wurde verstärkt durch die Erhöhung des Einflusses der Katastrophen auf den Prozentsatz reproduzierender Weibchen und die Mortalität aller Lebensstadien. Detaillierte Einflüsse von Katastrophen auf Wolfsbestände in NI und DexNi finden sich in nachfolgender Sensitivitätsanalyse.

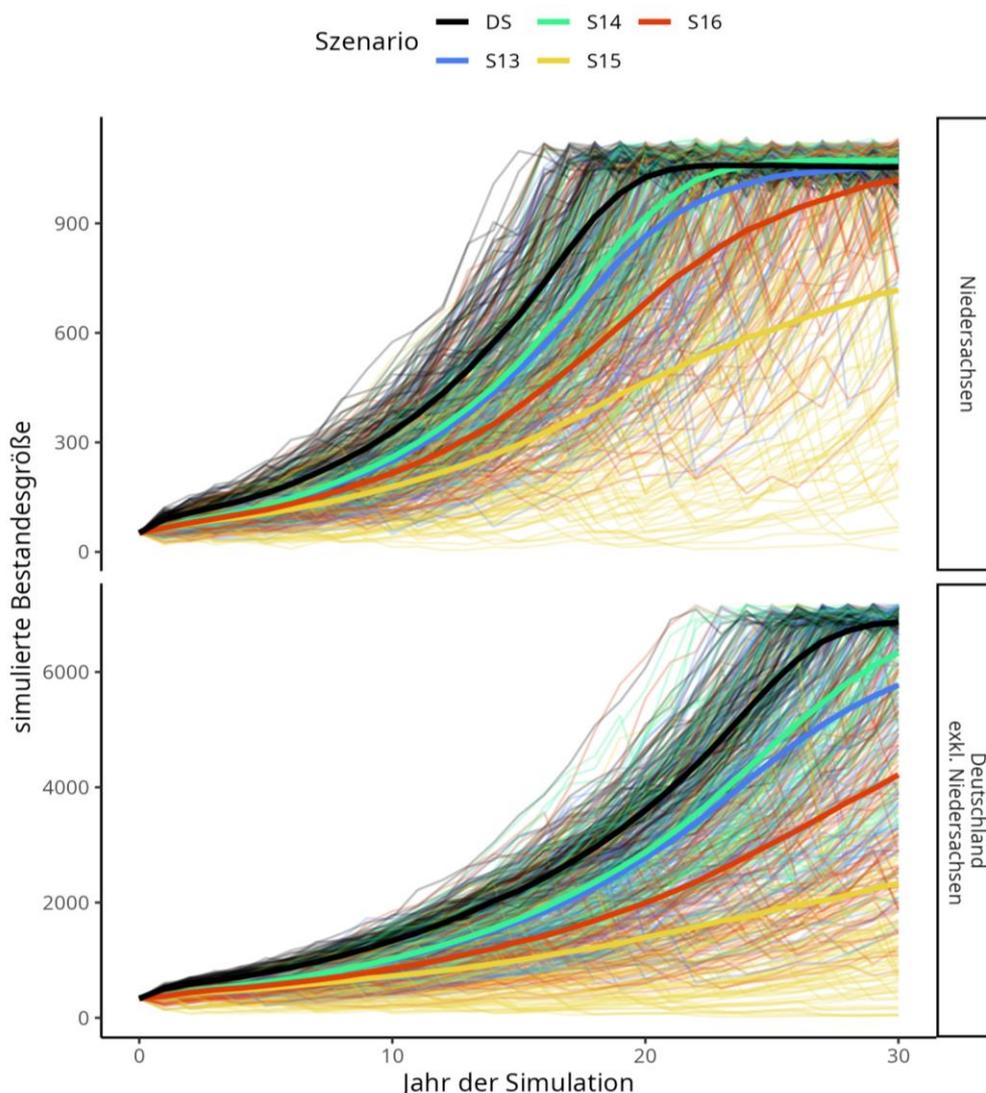


Abbildung 23: Katastrophen beeinflussen den Verlauf der simulierten Bestandsgröße wie die gemittelten Kurven im Vergleich zum Standardszenario (DS<sup>17</sup>, ohne Katastrophen) zeigen. Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten. S13 (blau) = Die Wahrscheinlichkeit einer Katastrophe beträgt jährlich 1%, wobei bei Eintreten einer Katastrophe für die Dauer eines Jahres die Reproduktion (Prozentsatz reproduzierender Weibchen) um den Faktor 0,5 reduziert und die Mortalität aller Lebensstadien um den Faktor 0,5 erhöht wird. S14 (grün) = Die Wahrscheinlichkeit einer Katastrophe beträgt jährlich 1%, wobei bei Eintreten einer Katastrophe für die Dauer eines Jahres die Reproduktion um den Faktor 0,75 reduziert und die Mortalität aller Lebensstadien um den Faktor 0,75 erhöht wird. S15 (gelb) = Die Wahrscheinlichkeit einer Katastrophe beträgt jährlich 6,7%, wobei bei Eintreten einer Katastrophe für die Dauer eines Jahres die Reproduktion um den Faktor 0,75 reduziert und die Mortalität aller Lebensstadien um den Faktor 0,75 erhöht wird. S16 (rot) = Die Wahrscheinlichkeit einer Katastrophe beträgt jährlich 6,7%, wobei bei Eintreten einer Katastrophe für die Dauer eines Jahres die Reproduktion um den Faktor 0,5 reduziert und die Mortalität aller Lebensstadien um den Faktor 0,5 erhöht wird. Dünne

<sup>17</sup> Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten.

Linien zeigen simulierte Wiederholungen des jeweiligen Szenarios. Vertikale Linien symbolisieren Bestandseinbrüche. Das Startjahr der Simulation ist 2015.

### 3.2.6. AUSTAUSCH UND DISPERSAL

Veränderungen des simulierten Austausches zwischen den Wolfsbeständen in NI und DexNI verdeutlichten den Einfluss dieses Parameters (Abbildung 24). Im DS ist ein konstanter Austausch von 4% von DexNI nach NI und 1% von NI nach DexNI implementiert. Die Reduktion dieses Austauschs (in S3) auf 1% nach NI zog ein deutlich langsames Wachstum in NI und ein schnelleres Wachstum in DexNI nach sich. Zusätzlich war die Variabilität des simulierten Wachstums in NI deutlich höher, da Mortalität und reproduktions-bestimmende Parameter innerhalb eines kleineren Bestands verhältnismäßig von größerer Bedeutung sind, beziehungsweise stärker wirken. Eine Erhöhung des Austausches auf 10% von DexNI nach NI resultierte in einer deutlich steileren Wachstumskurve in NI und einem langsameren Wachstum in DexNI.

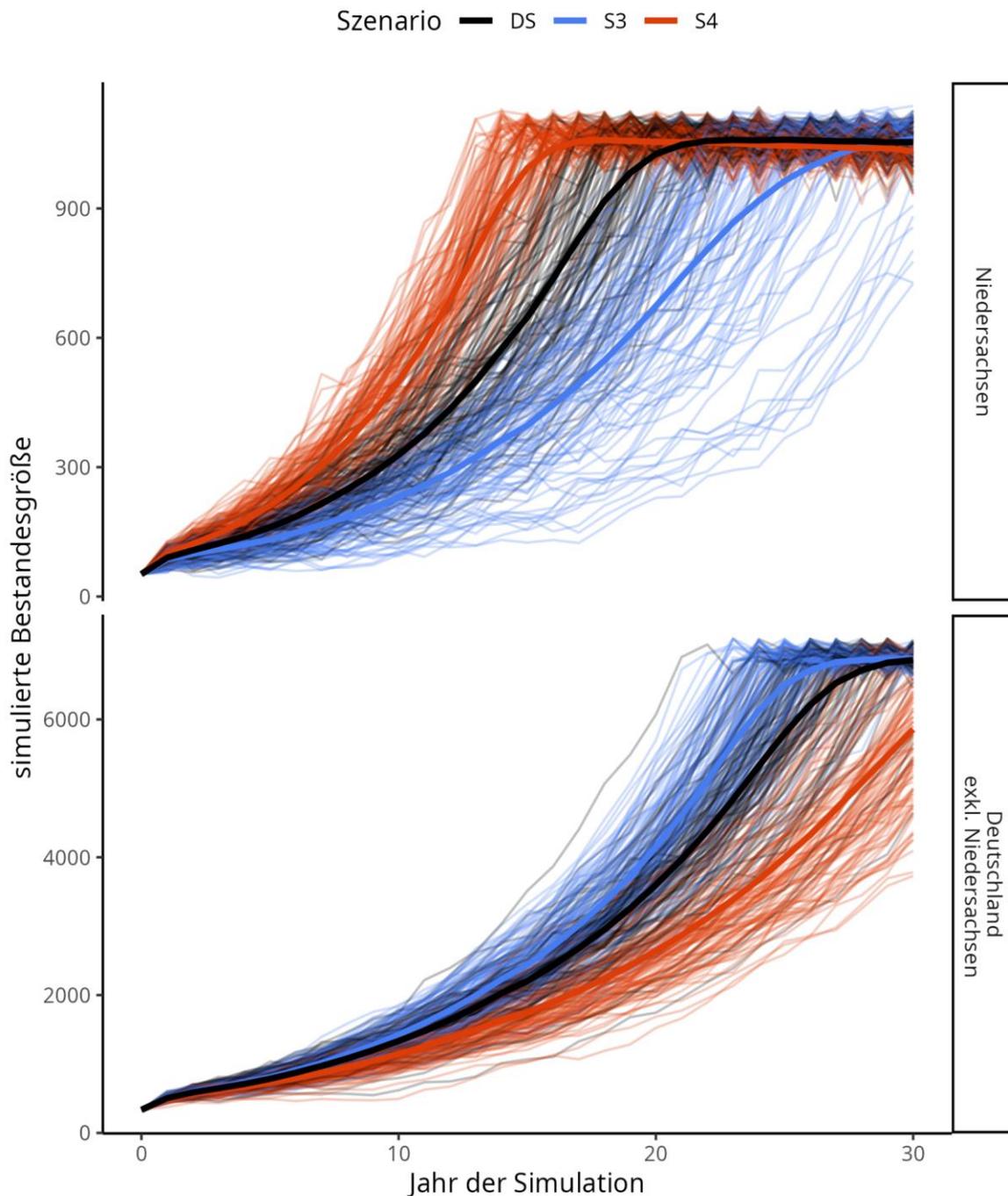


Abbildung 24: Die Stärke des Austausches zwischen den Wolfsbeständen NI und DexNI beeinflusst deren Wachstumskurven. Im Standardszenario DS<sup>18</sup> findet ein konstanter jährlicher Austausch von 4% von DexNI nach NI und 1% von NI nach DexNI statt. Eine Reduktion dieses Austausches auf 1% von DexNI nach NI und 0,1% von NI nach DexNI führt zu einer Abflachung der Wachstumskurve in NI und einem leichten Anstieg der Wachstumskurve in DexNI (S3). Eine Erhöhung des Austausches auf 10% von DexNI nach NI und 1% von NI nach DexNI führt zu einem Anstieg der Wachstumskurve in NI und einer Abflachung der Wachstumskurve in DexNI (S4). Dünne Linien zeigen zufällig gewählte 100 Wiederholung (von 1.000), die dicke Linie stellt den gemittelten Wert aller Wiederholungen dar. Das Startjahr der Simulation ist 2015.

<sup>18</sup> Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten.

Die Zuwanderung von Wölfen außerhalb Deutschlands nach NI und DexNI wirkte sich positiv auf die Wachstumskurven der Bestände innerhalb von DexNI aus. Der Effekt war umso stärker, je mehr Wölfe zuwanderten (Abbildung 25).

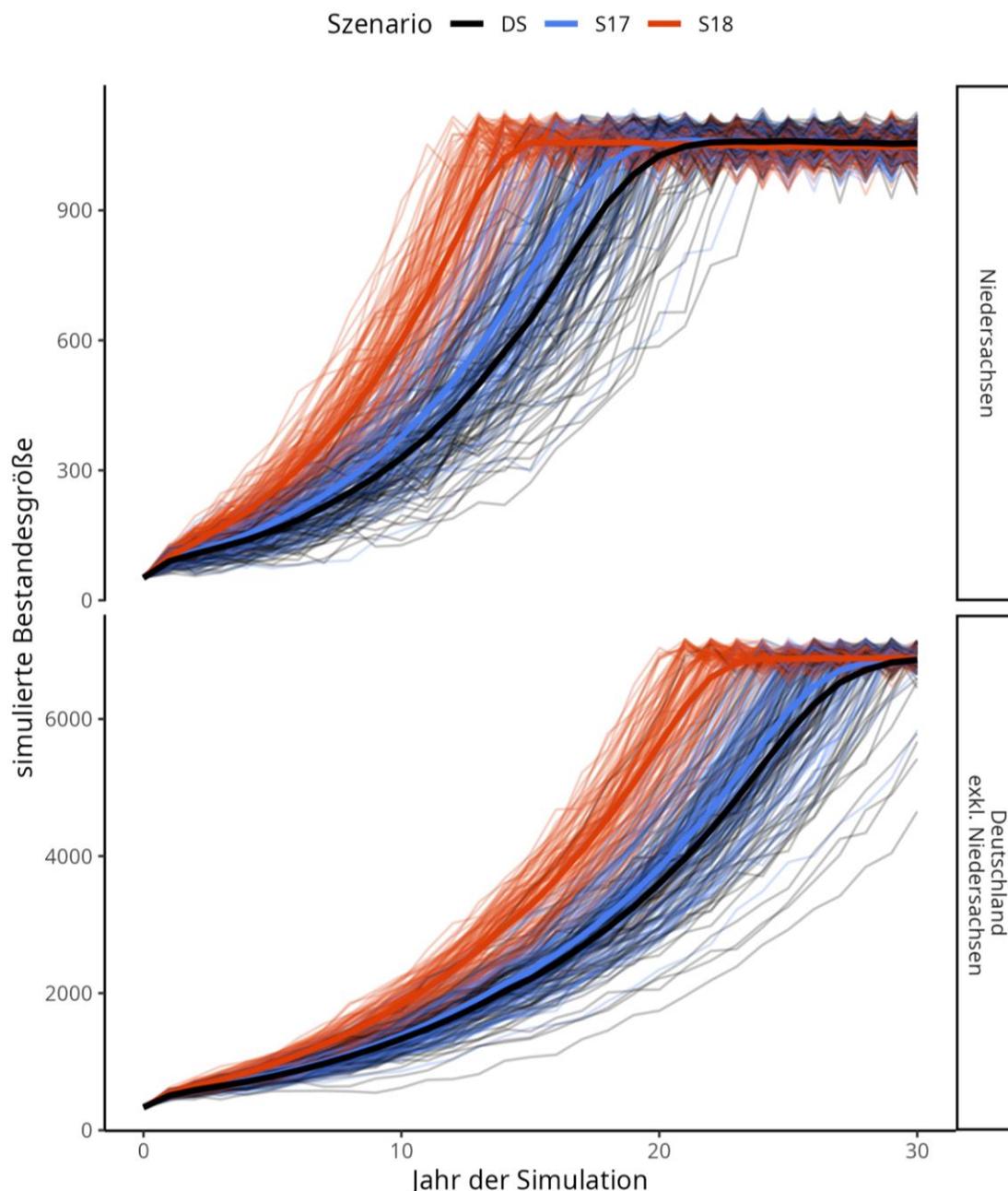


Abbildung 25: Die Zuwanderung von Wölfen außerhalb Deutschlands nach NI und DexNI wirkt sich positiv auf die Wachstumskurven der Bestände innerhalb DexNIs aus. Im Standardszenario DS<sup>19</sup> wird keine Zuwanderung von anderen Regionen berücksichtigt, weshalb sowohl S17 (Zuwanderung von einem Tier pro Jahr/Geschlecht/Bestand) als auch S18 (Zuwanderung von je fünf Männchen und fünf Weibchen nach Niedersachsen und je zehn Männchen und zehn Weibchen nach DexNI) ein stärkeres Wachstum aufweisen. Dünne Linien zeigen zufällig gewählte 100 Wiederholung (von 1.000), die dicke Linie stellt den gemittelten Wert aller Wiederholungen dar. Das Startjahr der Simulation ist 2015.

<sup>19</sup> Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten.

### 3.2.7. TRAGFÄHIGKEIT (KAPAZITÄTSGRENZE)

Die Änderung der maximalen Tragfähigkeit zeigt in der Simulation eine Auswirkung dahingehend, dass das Erreichen dieser zu einem späteren Zeitpunkt stattfindet. Die Tragfähigkeit - unter gegebenen Annahmen - wird später als im DS im Verlauf der Jahre erreicht (Abbildung 26). Eine Änderung der Kapazitätsgrenze ändert erwartungsgemäß nichts an der Bestandsentwicklung, sondern bewirkt lediglich eine Verzögerung der Erreichung der Kapazitätsgrenze um ein paar Jahre und ermöglicht dadurch insgesamt höhere Bestandsgrößen.

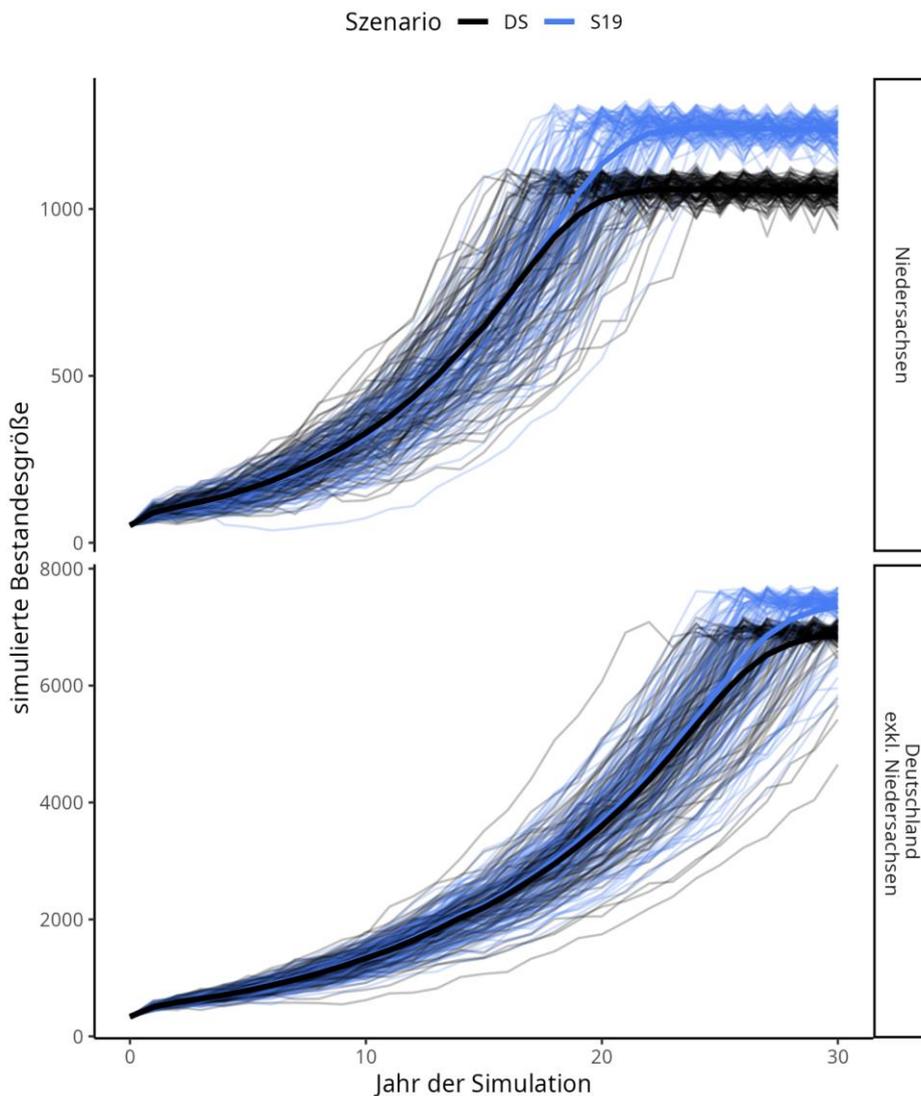


Abbildung 26: Der Verlauf der simulierten Bestandesgröße nach Jahren für das S19 (blau) bei leichter Erhöhung des DS<sup>20</sup> Wertes (auf das MaxEnt Modell für die Kapazitätsgrenze nach Kramer-Schadt et al., 2020). Die durchschnittlichen jährlichen Bestandesgrößen überlagern sich Großteils. Zu beachten ist, dass die Kapazitätsgrenze auf Individuen-Ebene stark von der Rudelgröße abhängt. Geringfügige Abweichungen der mittleren jährlichen Anzahl an Individuen sind auf stochastische Variabilität

<sup>20</sup> Das Standardszenario kann als Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten.

*zurückzuführen. Dünne Linien zeigen zufällig gewählte 100 Wiederholung (von 1.000), die dicke Linie stellt den gemittelten Wert aller Wiederholungen dar. Das Startjahr der Simulation ist 2015.*

### 3.3. VERGLEICH DER SZENARIEN ANHAND GENETISCHER PARAMETER

Im Folgenden werden die einzelnen Szenarien anhand der genetischen Diversität und des Grades der Inzucht in den Beständen nach 30 Jahren Simulation miteinander verglichen.

#### 3.3.1. VERGLEICH ANHAND DER ANZAHL DER ALLELE

Die Anzahl der Allele  $N_A$  gibt die gemittelte Anzahl der gezählten Allele im Bestand über alle Individuen und *Marker* am Ende der Simulation über 30 Jahre wieder.  $N_A$  ist damit direkt abhängig von der Anzahl an Individuen. Für Vergleiche verschiedener Populationen oder Bestände kann eine Korrektur um die Gesamtanzahl der Individuen eingeführt werden (*allelic richness*), für den Vergleich der verschiedenen Szenarien wurde darauf verzichtet, um die Unterschiede in der genetischen Diversität der simulierten Bestände abzubilden.  $N_A$  muss dabei also vor dem Hintergrund der Gesamtanzahl an Individuen interpretiert werden.

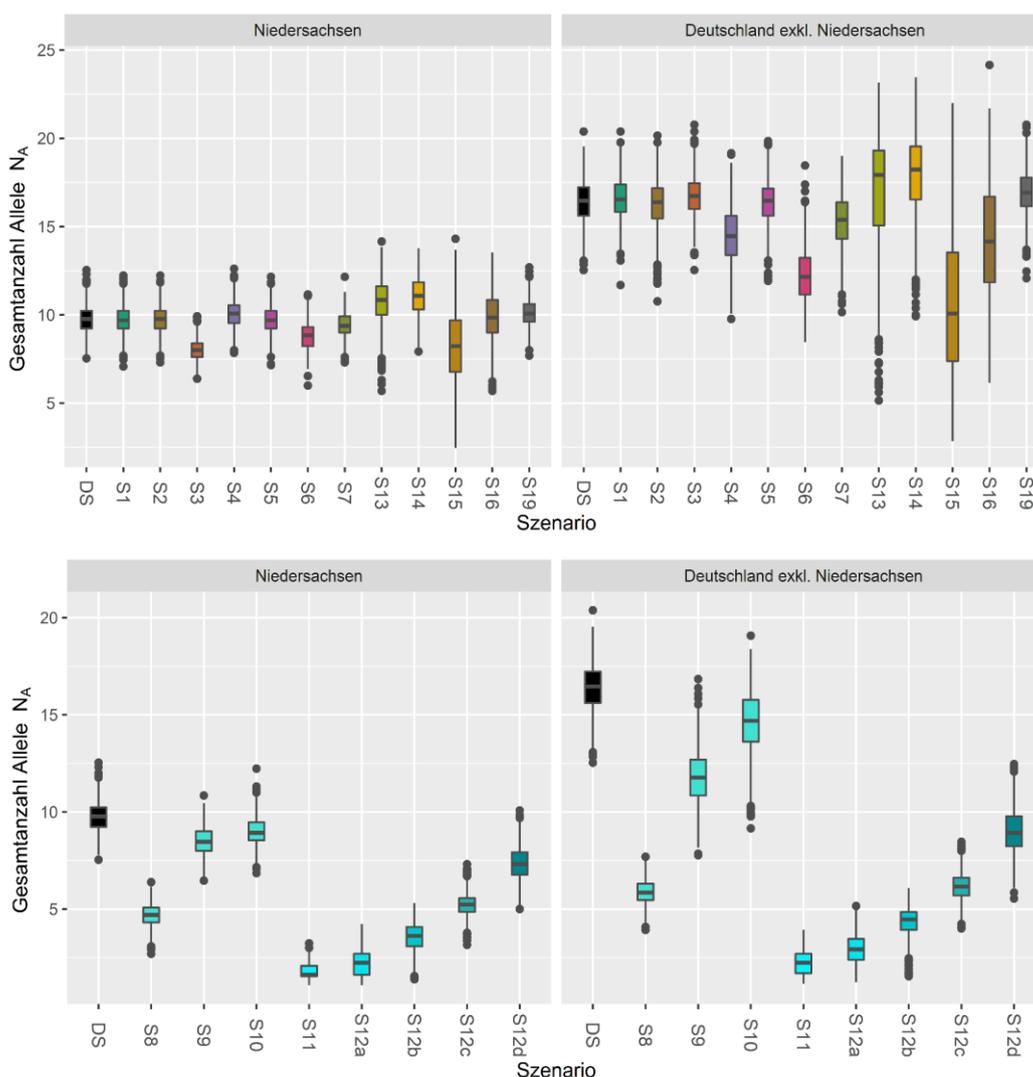


Abbildung 27: Gesamtanzahl der Allele der Bestände nach 30 simulierten Jahren, über alle 1.000 Iterationen. Oben für alle Szenarien außer den Szenarien zur Mortalität, unten für die Szenarien zur Mortalität.

Wie in Abbildung 27 zu sehen ist, unterscheiden sich die Szenarien deutlich in der  $N_A$ . Im Vergleich zu den Daten des Ausgangsbestands im Jahr 2015 von Jarausch et al. (2021) hat sich  $N_A$  deutlich erhöht ( $N_A$  2015 = 6,62), was vermutlich direkt auf die stark angewachsene Anzahl an Individuen zurückzuführen ist. Für die Wiederbesiedelungsphase bis 2015 wurde bereits ein steigender Trend der  $N_A$  verzeichnet, welcher auch auf immigrierende Individuen zurückgeführt wurde (Jarausch et al. 2021). Szenario 3 (niedriges *Dispersal* von DexNI nach NI) weist eine geringere  $N_A$  für Niedersachsen als das vergleichbare Szenario 4 (hohes *Dispersal* von DexNI nach NI) auf. Für den Bestand in DexNI ergibt sich das umgekehrte Bild: Szenario 3 resultiert in einer höheren  $N_A$ , während Szenario 4 in einer geringeren  $N_A$  resultiert. Die Anzahl an Allelen scheint somit, wie auch bereits von Jarausch et al. (2021) vermutet, direkt mit der Anzahl einwandernder Individuen zusammenzuhängen. Die genetische Diversität des niedersächsischen Bestands wird durch einwandernde Individuen positiv beeinflusst. Von den restlichen Szenarien zeigt Szenario 6 (Geschlechterverhältnis bei Geburt 60% Männchen) einen Effekt, vermutlich bedingt durch die Anzahl an Individuen. Die Szenarien der Katastrophen (S13 bis S16) zeigen allesamt eine hohe Schwankungsbreite und vor allem Szenario 15 zeigt negative Effekte auf  $N_A$ .

Die Szenarien mit erhöhter Mortalität haben allesamt deutliche Auswirkungen auf die  $N_A$ , vermutlich bedingt durch die geringe Anzahl an Individuen am Ende der Simulation. Die schrittweise Abstufung der Mortalität in der Stadium 4 (Territorial) (S12a bis S12d) zeigt eine deutliche Zunahme der  $N_A$ . Die Szenarien 8 und 11 wirken sich deutlicher auf  $N_A$  aus als die Szenarien 9 und 10, wiederum bedingt durch die Anzahl an Individuen (S8 und S11 resultieren jeweils in deutlich geringen Populationsgrößen beziehungsweise sterben die Bestände aus, siehe Abbildungen 19 und 20).

### 3.3.2. VERGLEICH ANHAND DER BEOBACHTETEN UND ERWARTETEN HETEROZYGOTIE

Die beobachtete Heterozygotie ( $H_o$ ) (Abbildung 28) beschreibt die über alle Loci gemittelte Anteil an heterozygoten Individuen im Datensatz. Sie kann demnach nur Werte zwischen 0 und 1 annehmen, wobei 0 bedeuten würde, dass alle Loci aller Individuen homozygot wären und 1 bedeuten würde, dass alle Loci aller Individuen heterozygot wären. Zusammen mit der erwarteten Heterozygotie ( $H_e$ ) bilden beide wesentliche Größen der genetischen Diversität. Aus dem Vergleich der beobachteten mit der erwarteten Heterozygotie lassen sich Schlussfolgerungen über die untersuchten Bestände und Szenarien ableiten.

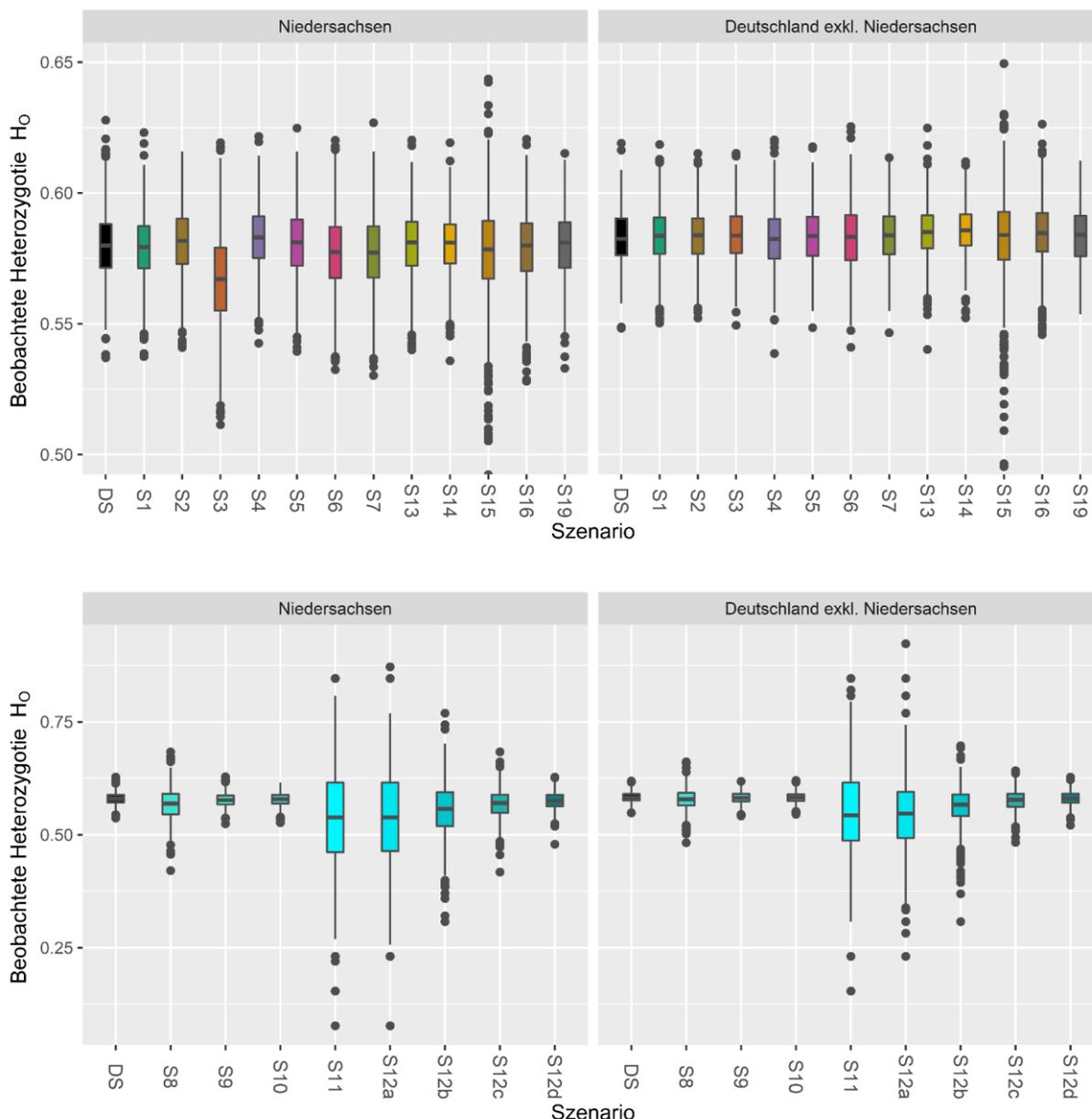


Abbildung 28: Beobachtete Heterozygotie der Bestände nach 30 simulierten Jahren, über alle 1.000 Iterationen, gemittelt über alle Loci. Oben für alle Szenarien außer der Szenarien zur Mortalität, unten für die Szenarien zur Mortalität.

Die erwartete Heterozygotie (Abbildung 29) zeigt an, welchen Anteil an Heterozygotie über alle Loci man in einem Bestand erwarten würde, wenn sich der Bestand im Hardy-

Weinberg-Gleichgewicht befindet. Die erwartete Heterozygotie kann demnach nur Werte zwischen 0 und 1 annehmen, wobei 0 bedeuten würde, dass alle Loci aller Individuen homozygot wären und 1 bedeuten würde, dass alle Loci aller Individuen heterozygot wären. Aufgrund der besprochenen Problematiken homozygoter Loci (siehe Einleitung, Kapitel 1.3) sind geringere Werte generell nachteilig zu betrachten (Frankham et al. 2010).

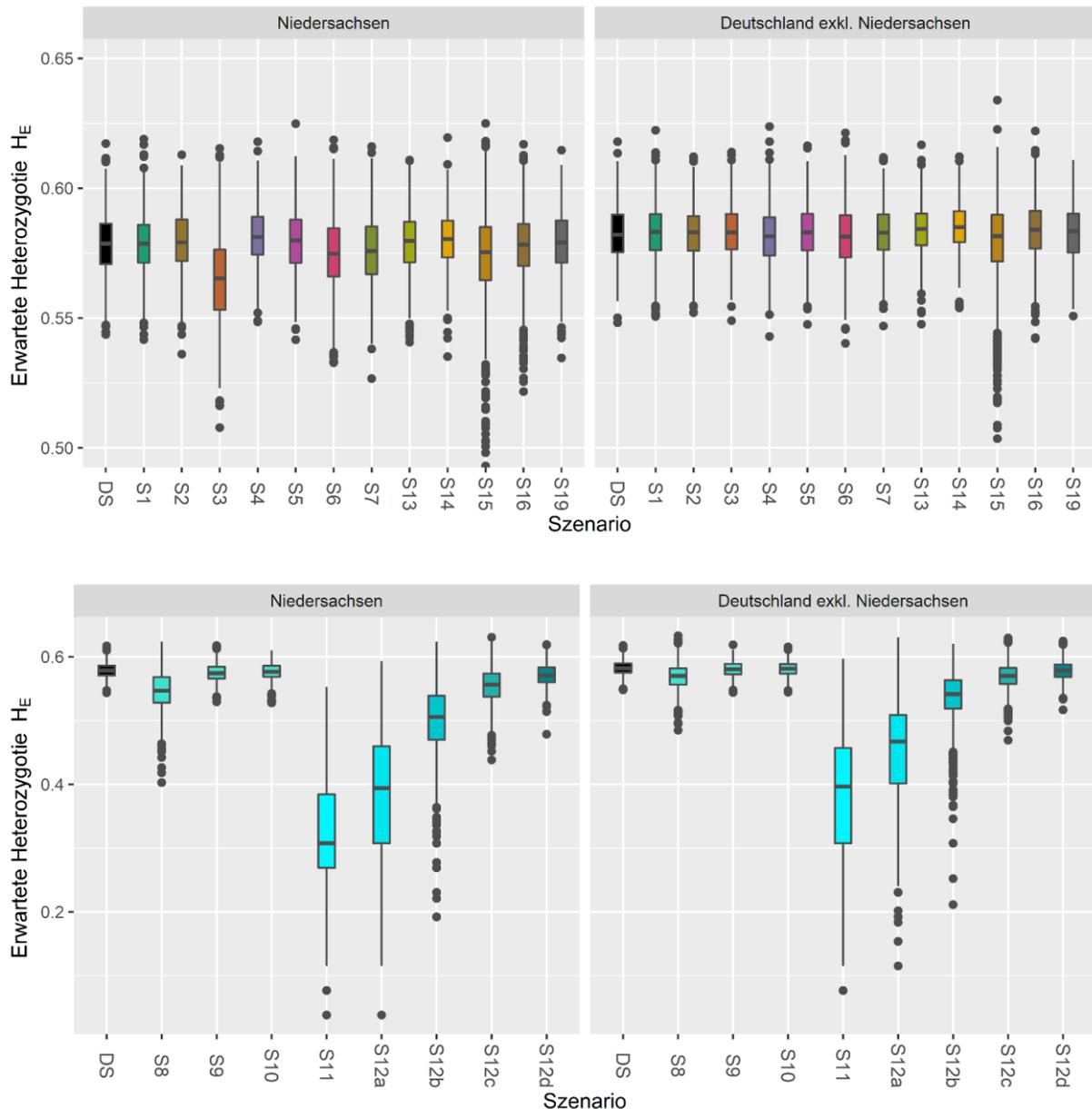


Abbildung 29: Erwartete Heterozygotie der Bestände nach 30 simulierten Jahren, über alle 1.000 Iterationen, gemittelt über alle Loci. Oben für alle Szenarien außer der Szenarien zur Mortalität, unten für die Szenarien zur Mortalität.

Die beobachtete Heterozygotie sowie die erwartete Heterozygotie der meisten Szenarien ist vergleichbar mit dem Niveau des Ausgangsbestands (Werte zwischen 0,5 und 0,6, Jarausch et al. 2021). Einzig das Szenario 3 (niedriges *Dispersal* von

DexNI nach Niedersachsen) ist auffällig. Die leicht geringere Heterozygotie kann durch die Abwesenheit der ansonsten vorhandenen fremden Allele aus dem Bestand DexNI erklärt werden. Unter den Szenarien mit veränderter Mortalität zeigen vor allem S12a, S12b und S12c (alle Szenarien simulieren erhöhte Mortalität der territorialen Tiere) eine deutlich geringerer erwartete Heterozygotie. Diese Szenarien resultieren also in einer Abnahme der genetischen Diversität über die 30 simulierten Jahre. Zudem zeigt Szenario 11 (erhöhte Mortalität der Stadium *Disperser*) deutliche Auswirkungen auf die erwartete Heterozygotie, während die erhöhte Mortalität in den *Stadien* der Welpen (S8), Jährlinge (S9) und Subdominaten (S10) anscheinend keine starken Effekte aufweist. Die beobachtete Heterozygotie dieser Szenarien unterscheidet sich im Mittel jedoch nicht vom Standardszenario und übersteigt damit die erwartete Heterozygotie. Dies könnte darauf hinweisen, dass unter besonders hohen Mortalitätsraten der Anteil eingebrachter fremder Individuen bzw. Allele (durch die Immigration aus dem Bestand DexNI) mehr Anteil an dem gesamten Genpool des niedersächsischen Bestands hat und die Heterozygotie damit höher ist als erwartet. Zu beachten ist dabei allerdings die große Streuung der Ergebnisse vor allem bei diesen Szenarien.

Die erwartete Heterozygotie kann zwischen Beständen innerhalb einer Art verglichen werden, um Bestände mit besonders niedriger genetischer Diversität festzustellen. Zwischen Arten sollte die erwartete Heterozygotie jedoch nicht verglichen werden, da verschiedene Arten generell verschiedene Niveaus von genetischer Diversität aufweisen.

### 3.3.3. VERGLEICH ANHAND DES INZUCHTKOEFFIZIENTEN

Um Abweichungen von Panmixie (= die zufällige Verpaarung von Individuen in einer Population) mess- und vergleichbar zu machen, wird oft auf den Inzuchtkoeffizienten  $F_{IS}$  zurückgegriffen. Dieser beschreibt die Reduktion der Heterozygotie (beziehungsweise die Erhöhung der Homozygotie) aufgrund des Anteils nicht zufälliger Verpaarungen in Relation zu zufälligen Verpaarungen. Der Inzuchtkoeffizient  $F_{IS}$  ist damit ein Maß für die Abweichung einer Population von Panmixie und sollte trotz seines Namens nicht mit Stammbaum-basierten Inzuchtkoeffizienten verwechselt werden (welche den Verwandtschaftsgrad der Elterntiere messbar machen) (Allendorf et al. 2013). Stammbaum-basierte Inzucht im Sinne einer vermehrten Verpaarung nah verwandter Individuen kann allerdings den  $F_{IS}$  erhöhen, wenn diese Verpaarungen häufiger sind, als unter Panmixie zu erwarten wäre. Der Inzuchtkoeffizient  $F_{IS}$  kann Werte zwischen -1 und 1 annehmen, wobei 0 auf das Fehlen von Abweichungen von Panmixie (und damit das Fehlen einer potentiellen Reduktion der Heterozygotie aufgrund von Verpaarungen nah verwandter Individuen) hinweist. Je höher der Anteil der beobachteten Homozygotie ist, desto höher ist  $F_{IS}$ , was in Folge ein Hinweis auf relativ häufigere Verpaarungen nah verwandter Individuen sein kann. Nähert sich  $F_{IS}$  hingegen der unteren Grenze von -1, dann können dies Anzeichen anderer Effekte sein (Allendorf et al. 2013).

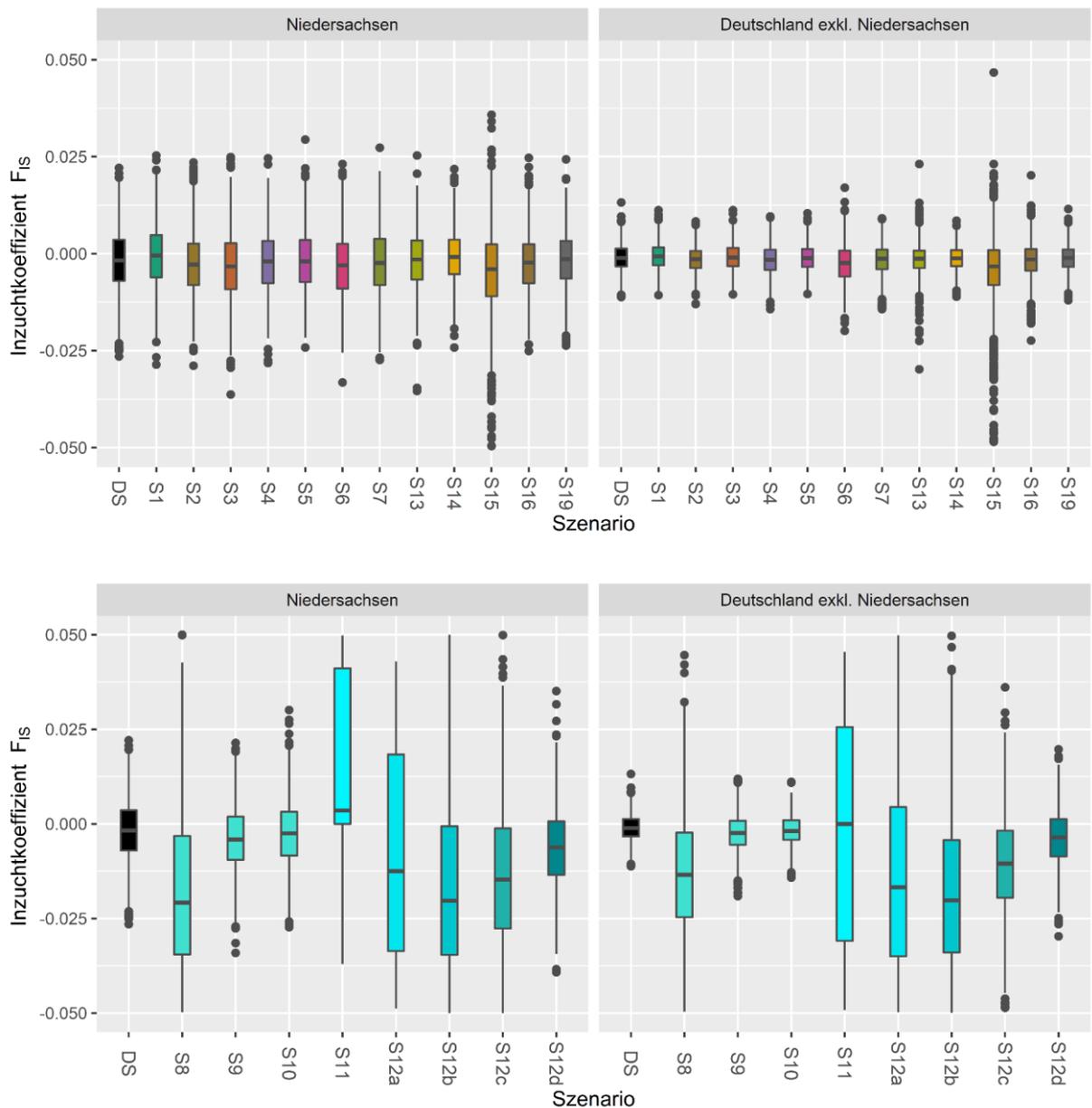


Abbildung 30: Inzuchtcoeffizient der Bestände nach 30 simulierten Jahren, über alle 1.000 Iterationen. Oben für alle Szenarien außer der Szenarien zur Mortalität, unten für die Szenarien der Mortalität.

Die Inzuchtcoeffizienten der einzelnen Szenarien (Abbildung 30) ohne jene zur Mortalität unterscheiden sich kaum. Die Mittelwerte sind leicht negativ, allerdings nicht von 0 zu unterscheiden. Lediglich S15 (Katastrophen) weist eine hohe Streuung auf. Es besteht generell kein Anlass zur Vermutung erhöhter Inzucht (also Abweichung von der zufälligen Verpaarung) aufgrund eines der Szenarien. Die Szenarien zur Mortalität resultieren in etwas differenzierten Inzuchtcoeffizienten. Die Streuung ist generell größer, was vermutlich auf die Schwankung der Individuenanzahlen der einzelnen Iterationen zurückzuführen ist. Szenario 8 (erhöhte Mortalität im Stadium Welpen) zeigt negative Inzuchtcoeffizienten, genauso wie S12a, S12b und S12c (alle Szenarien simulieren erhöhte Mortalität der territorialen Tiere). Dies entspricht den Ergebnissen der genetischen Diversität (in denen die beobachtete Heterozygotie über der erwarteten Heterozygotie liegt). Szenario 11 (erhöhte Mortalität im Stadium *Disperser*)

hingegen zeigt tendenziell positive Inzuchtkoeffizienten. Obwohl dies grundsätzlich ein Hinweis auf potenzielle Inzucht sein kann, ist  $F_{IS}$  gering und die Schwankungsbreite hoch, womit von keinem konkreten Effekt auszugehen ist.

#### 3.3.4. DIE GENETISCHEN SIMULATIONSERGEBNISSE IM INTERNATIONALEN VERGLEICH

Direkte Vergleiche der genetischen Diversität und des Inzuchtkoeffizienten zwischen verschiedenen Beständen sind nur unter Berücksichtigung verschiedener Faktoren sinnvoll. Europäische Wolfsbestände haben unterschiedliche demographische Entwicklungen durchgemacht. Einige Populationen haben sich aus historischen Flaschenhälsen (= Reduktion auf nur wenige überlebende Individuen, auf welche der gesamte rezente Bestand zurückgeht) erholt, andere wiederum stellen das Ergebnis aus Einwanderung aus verschiedenen umliegenden Populationen dar. Immigration und in Folge Introgression (= Einbringung von Allelen in den Genpool) waren und sind in Europa weiterhin häufig. Dementsprechend sind die genetische Diversität und der Inzuchtkoeffizient immer unter Bezug der demographischen Entwicklung zu interpretieren. Vergleiche zu anderen Beständen können angestellt, müssen aber unter Vorbehalt dieser Faktoren betrachtet werden.

Aspi et al. (2009) fanden für zwei nordwestliche russische Bestände eine höhere genetische Diversität ( $H_O$ : 0,656 und 0,634,  $H_E$ : 0,709 und 0,636), aber auch einen höheren Inzuchtkoeffizienten ( $F_{IS}$ : 0,094 und 0,051) als die Simulationsergebnisse dieser Studie. Auch Lucchini et al. (2004) fanden für verschiedene osteuropäische Bestände höhere genetische Diversitäten ( $H_O$ : 0,63 - 0,71;  $H_E$ : 0,69 - 0,73) bei gleichzeitig leicht höheren Inzuchtkoeffizienten ( $F_{IS}$ : 0,03 - 0,09). In dem finnischen Wolfsbestand, welche nach der Wiederansiedlung Mitte der 1990er Jahre einen starken Zuwachs erfuhr, war die genetische Diversität bis zum Einbruch des Bestands 2006 ebenfalls höher ( $H_O$ : 0,693;  $H_E$ : 0,687), während der Inzuchtkoeffizient auf demselben niedrigen Niveau leicht negativ war ( $F_{IS}$ : -0,002). Diese hohen Werte sind vermutlich auf initiale Migrationsereignisse und damit Genfluss aus dem russischen Bestands zurückzuführen (Jansson et al. 2012). Auch für den deutschen Bestand wurde die beobachtete genetische Diversität bis 2015 auf eine erhöhte Immigration vor allem in den frühen Jahren der Wiederbesiedlung zurückgeführt (Jarausch et al. 2021). Nach dem Einbruch des finnischen Bestands und der daraus folgenden erhöhten Inzucht wurden höhere Inzuchtkoeffizient gemessen, vergleichbar mit isolierten Beständen in Südeuropa (Finnland  $F_{IS}$ : 0,108; Italien  $F_{IS}$ : 0,127; Iberische Halbinsel  $F_{IS}$ : 0,177, Jansson et al. 2012 und Referenzen darin).

### 3.4. AUSSTERBEWAHRSCHEINLICHKEIT

In der Analyse der Aussterbewahrscheinlichkeit ergibt sich, dass in vier Szenarien die Bestände innerhalb der nächsten 30 Jahre zu einem gewissen Prozentsatz aussterben (S8, S9, S11, 12a und 12b) (Abbildung 31). Es zeigt sich (wie bereits in Kapitel 3.2.4 abgebildet), dass Stadium 0 (nur auf den Bestand in NI betrachtet), und noch mehr Stadium 3 und Stadium 4 von den negativen Auswirkungen erhöhter Mortalität stark betroffen sind.

Tabelle 3: Aussterbewahrscheinlichkeiten der Bestände bei erhöhter Mortalität nach 30 Jahren.

<b>Szenario</b>	<b>Aussterbewahrscheinlichkeit nach 30 Jahren</b>
S8 (Mortalitätserhöhung Stage 0 auf 76)	0,30% (NI)
S12b (Mortalitätserhöhung Stage 4 auf 35)	12,70% (NI) 1,00% (DexNI)
S12a (Mortalitätserhöhung Stage 4 auf 40)	71,00% (NI) 29,70% (DexNI)
S11 (Mortalitätserhöhung Stage 3 auf 78)	94,70% (NI) 60,50% (DexNI)

### 3.5. SENSITIVITÄTSANALYSE

Zwei Sensitivitätsanalysen wurde über sogenannte "pairwise"-Tests durchgeführt, welche auf den paarweisen Vergleichen einzelner Simulationen gegen ein Standardszenario basieren. Konkret wurden Sensitivitäts-Koeffizienten (Drechsler et al. 1998) berechnet und standardisierte Durchschnitts-Differenzen (Zhang 2007) gebildet. Folgende zehn Parameter wurden in der ersten Analyse inkludiert.

- Geschlechterverhältnis der Welpen bei der Geburt [% Männchen]
- Mittlere Anzahl an Nachkommen pro Weibchen pro Wurf
- Reproduzierende Weibchen [%]
- jährliche Mortalität von 0 (0%) bis 1 (100%) (Welpen)
- jährliche Mortalität von 0 bis 1 (Jährlinge)
- jährliche Mortalität von 0 bis 1 (Subadulte)
- jährliche Mortalität von 0 bis 1 (*Disperser*)
- jährliche Mortalität von 0 bis 1 (Territoriale)
- Prozentsatz abwandernder Individuen pro Jahr (von NI nach DexNI)
- Prozentsatz abwandernder Individuen pro Jahr (von DexNI nach NI)

Die Ausprägung eines jeden Parameters wurde nacheinander verändert, um den Effekt auf die Gesamtanzahl an Individuen nach 30 Jahren (Startjahr: 2015) untersuchen zu können. Während ein Parameter in seiner Ausprägung verändert wurde, wurden die anderen neun Parameter konstant gehalten. Die Analysen wurden separat für den Bestand in NI sowie DexNI durchgeführt. In Summe wurden je 91 Simulationen berechnet und diese dem jeweiligen DS gegenübergestellt (Tabelle 3).

Die Effekte der Veränderung einzelner Parameter auf den Wolfsbestand in Niedersachsen sind in Abbildung 32a dargestellt. Zahlen in der Abbildung kennzeichnen jene Simulationen, welche sich signifikant vom DS unterscheiden. Während der jährliche Prozentsatz abwandernder Individuen (zwischen NI und DexNI) keinen Einfluss auf die Gesamtanzahl an Individuen nach 30 Jahren hat (Kapazitätsgrenze wird in den Simulationen 70 - 91 stets erreicht), zeigen Veränderungen der jährlichen Mortalität einzelner Lebensstadien durchaus Effekte. Höhere Mortalitäten führen zu einer geringeren Individuenanzahl nach 30 Jahren, wobei dies besonders deutlich bei Dispersern und territorialen Tieren zu erkennen ist (Simulationen 52 - 56 und 61 - 67). Aber auch bei Welpen und Jährlingen lassen sich diese Effekte erkennen (Welpen: Simulationen 25 - 27, Jährlinge: Simulationen 34 - 37). Im Vergleich dazu hatten Änderungen der Mortalität der Subdominanten keinen signifikanten Einfluss auf das Erreichen der Kapazitätsgrenze nach 30 Jahren. Das Geschlechterverhältnis der Welpen bei der Geburt (Simulationen 1 - 2 und 7 - 9) sowie der Prozentsatz an reproduzierenden Weibchen (Simulationen 15 - 19) haben ebenfalls signifikante Effekte auf die Gesamtanzahl an Individuen nach 30 Jahren. Die mittlere Anzahl an Nachkommen pro Weibchen pro Wurf hatte ebenfalls Effekte (Simulationen 10 - 11) sofern weniger als fünf Welpen geboren wurden.

Bezogen auf den Wolfsbestand in DexNI konnten sehr ähnliche Effekte der einzelnen Parameter beobachtet werden (Abbildung 32b). Zahlen in der Abbildung kennzeichnen

abermals jene Simulationen, welche sich signifikant vom DS unterscheiden. Im Vergleich zu Niedersachsen hatte die Mortalität der Subdominanten einen Einfluss auf die Bestandsgröße nach 30 Jahren. Dieses Ergebnis kann über die höhere Kapazitätsgrenze in DexNI erklärt werden.

*Tabelle 3. Überblick über die im Rahmen einer Sensitivitätsanalyse generierten 91 Simulationen zur Abschätzung der Effekte einzelner Parameter auf den Wolfsbestand in NI und DexNI, im Vergleich zum Standardszenario DS. Simulationen unterscheiden sich über die Ausprägung der angeführten Parameter. GV: Geschlechterverhältnis, die Anzahl an Nachkommen / Weibchen / Wurf bezieht sich auf die mittlere Welpenanzahl, die jährliche Mortalität ist von 0 (0%) bis 1 (100%) dargestellt, der Prozentsatz abwandernder Individuen ist als jährlich wiederkehrender Prozess zu verstehen.*

Szenario	GV bei der Geburt [% Männchen]	Anzahl an Nachkommen / Weibchen / Wurf	reproduzierende Weibchen [%]	Mortalität (Welpen)	Mortalität (Jährlinge)	Mortalität (Subdominante)	Mortalität (Disperser)	Mortalität (Territoriale)	Prozentsatz abwandernder Individuen (von Niedersachsen nach Deutschland exkl. Niedersachsen)	Prozentsatz abwandernder Individuen (von Deutschland exkl. Niedersachsen nach Niedersachsen)
<b>DS</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>1</b>	10	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>2</b>	20	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>3</b>	30	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>4</b>	40	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>5</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>6</b>	60	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>7</b>	70	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>8</b>	80	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>9</b>	90	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>10</b>	50	3	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>11</b>	50	4	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>12</b>	50	5	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>13</b>	50	6	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>14</b>	50	7	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>15</b>	50	6,1	10	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>16</b>	50	6,1	20	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>17</b>	50	6,1	30	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>18</b>	50	6,1	40	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>19</b>	50	6,1	50	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>20</b>	50	6,1	60	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>21</b>	50	6,1	70	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>22</b>	50	6,1	80	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>23</b>	50	6,1	90	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>24</b>	50	6,1	100	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>25</b>	50	6,1	77,9	0,9	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>26</b>	50	6,1	77,9	0,8	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>27</b>	50	6,1	77,9	0,7	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>28</b>	50	6,1	77,9	0,6	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>29</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>30</b>	50	6,1	77,9	0,4	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>31</b>	50	6,1	77,9	0,3	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>32</b>	50	6,1	77,9	0,2	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>33</b>	50	6,1	77,9	0,1	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>34</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,9	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>35</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,8	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>36</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,7	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>37</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,6	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>38</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,5	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>39</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,4	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>40</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,3	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>41</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,2	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>42</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,1	0,18	0,31	0,18	1	4
<b>43</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,9	0,31	0,18	1	4
<b>44</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,8	0,31	0,18	1	4
<b>45</b>	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,7	0,31	0,18	1	4

Szenario	GV bei der Geburt [% Männchen]	Anzahl an Nachkommen / Weibchen / Wurf	reproduzierende Weibchen [%]	Mortalität (Welpen)	Mortalität (Jährlinge)	Mortalität (Subdominante)	Mortalität (Disperser)	Mortalität (Territoriale)	Prozentsatz abwandernder Individuen (von Niedersachsen nach Deutschland exkl. Niedersachsen)	Prozentsatz abwandernder Individuen (von Deutschland exkl. Niedersachsen nach Niedersachsen)
46	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,6	0,31	0,18	1	4
47	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,5	0,31	0,18	1	4
48	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,4	0,31	0,18	1	4
49	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,3	0,31	0,18	1	4
50	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,2	0,31	0,18	1	4
51	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,1	0,31	0,18	1	4
52	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,9	0,18	1	4
53	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,8	0,18	1	4
54	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,7	0,18	1	4
55	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,6	0,18	1	4
56	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,5	0,18	1	4
57	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,4	0,18	1	4
58	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,3	0,18	1	4
59	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,2	0,18	1	4
60	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,1	0,18	1	4
61	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,9	1	4
62	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,8	1	4
63	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,7	1	4
64	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,6	1	4
65	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,5	1	4
66	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,4	1	4
67	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,3	1	4
68	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,2	1	4
69	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,1	1	4
70	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	0	4
71	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
72	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	2	4
73	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	3	4
74	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	4	4
75	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	5	4
76	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	6	4
77	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	7	4
78	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	8	4
79	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	9	4
80	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	10	4
81	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	0
82	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	1
83	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	2
84	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	3
85	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	4
86	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	5
87	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	6
88	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	7
89	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	8
90	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	9
91	50	6,1	77,9	0,5	0,18	0,18	0,31	0,18	1	10

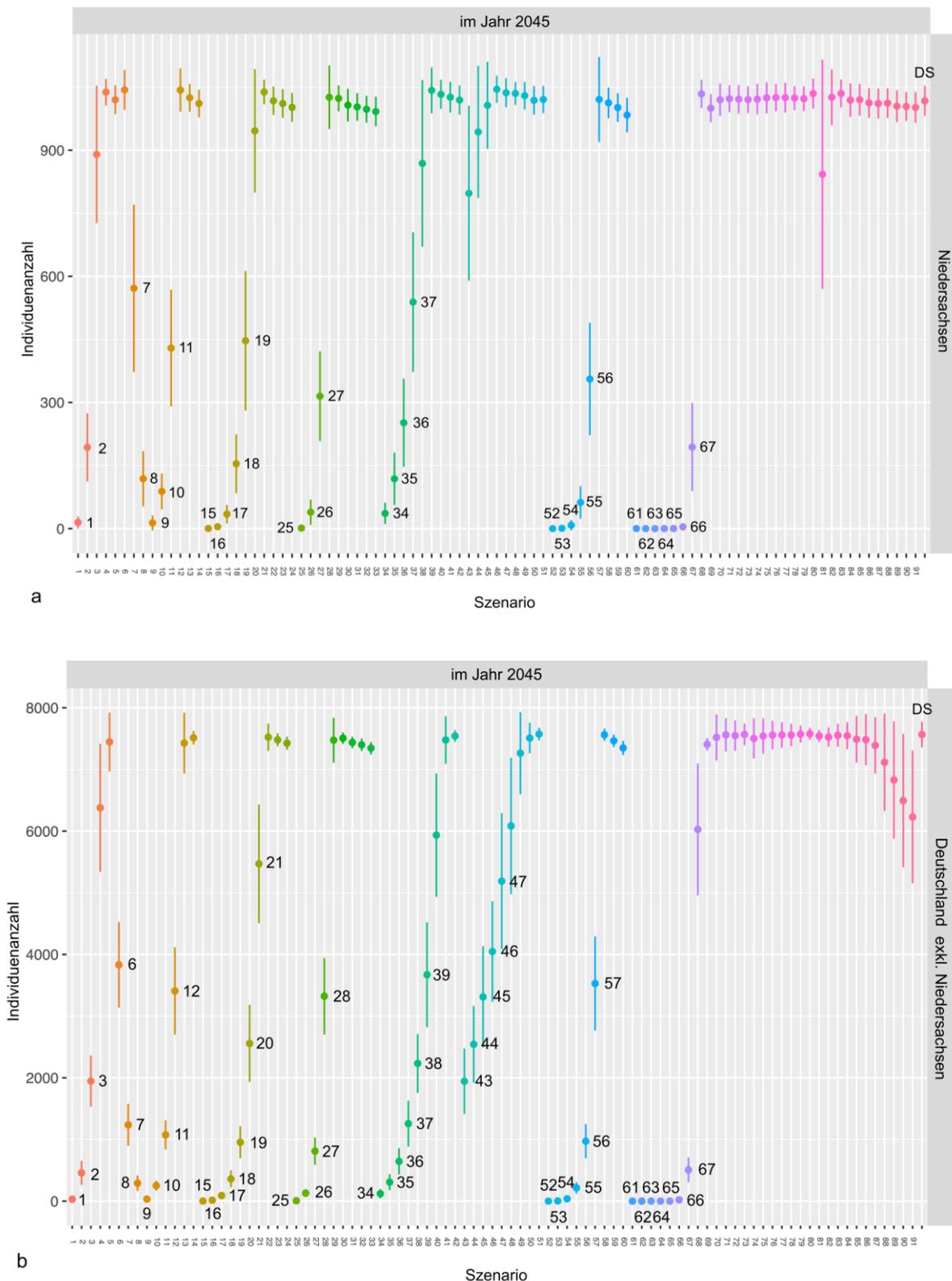


Abbildung 32: Auswirkungen verschiedener Simulationen auf den Wolfsbestand in NI (a) und DexNI (b), ausgedrückt über die Gesamtanzahl an Individuen nach 30 Jahren. Zahlen kennzeichnen jene Simulationen, welche sich signifikant vom Standardszenario DS unterscheiden. Punkte symbolisieren berechnete Mittelwerte, Striche kennzeichnen die Standardabweichung vom jeweiligen Mittelwert.

Analog zur beschriebenen Analyse wurde eine zweite Sensitivitätsanalyse durchgeführt, um den Einfluss von Katastrophen mit unterschiedlicher Frequenz auf

die Gesamtanzahl an Individuen nach 30 Jahren untersuchen zu können. Katastrophen wirken sich im Rahmen dieser Modellierung auf die Reproduktion (Prozentsatz reproduzierender Weibchen) und Überlebenswahrscheinlichkeit in den einzelnen Lebensstadien aus, wobei die Art der Katastrophe (Krankheit, Klima, etc.) nicht näher definiert wurde.

Konkret wurden die folgenden drei Parameter in die Analyse inkludiert.

- **Frequenz der Katastrophe:** eine Frequenz von 30 bedeutet, dass Katastrophen mit 30%iger Wahrscheinlichkeit in einer Wiederholung der Simulation eintreten.
- **Schweregrad (Wirkung auf Reproduktion):** Intensität, mit der sich die Katastrophe (sofern sie eintritt, siehe Frequenz) auf den Prozentsatz reproduzierender Weibchen auswirkt. Ein Wert von 1 bedeutet hierbei, dass die Katastrophe keine Auswirkung hat. Je geringer der Wert, desto stärker die Auswirkung. Ein Wert von 0,2 würde bedeuten, dass nur 20% der, unter "normalen" Bedingungen (siehe DS) reproduzierenden Weibchen tatsächlich Welpen zur Welt bringt.
- **Schweregrad (Wirkung auf Mortalität):** Intensität, mit der sich die Katastrophe (sofern sie eintritt, siehe Frequenz) auf die Mortalität der einzelnen Lebensstadien auswirkt. Ein Wert von 1 bedeutet hierbei, dass die Katastrophe keine Auswirkung hat. Je geringer der Wert, desto stärker die Auswirkung. Ein Wert von 0,2 würde bedeuten, dass die Mortalität des jeweiligen Lebensstadiums um 80% zunimmt, ausgehend vom jeweiligen Wert im DS.

Die Ausprägung eines jeden Parameters (Frequenz und Schwere der Katastrophe) wurde zufällig verändert, um den Effekt auf die Gesamtanzahl an Individuen nach 30 Jahren untersuchen zu können. Die Analysen wurden separat für NI und DexNI durchgeführt. In Summe wurden je 84 Simulationen gerechnet und diese dem jeweiligen DS gegenübergestellt (Tabelle 4).

Simulierte Katastrophen beeinflussten den Wolfsbestand in Niedersachsen (Abbildung 33a). Alle drei Parameter wirkten sich hierbei auf die Gesamtanzahl an Individuen nach 30 Jahren aus. Zahlen in der Abbildung kennzeichnen jene Simulationen, welche sich signifikant vom DS unterschieden. Die Frequenz der Katastrophe hatte signifikante Effekte auf die Individuenzahl, wobei bei steigender Frequenz die Stärke der Effekte erwartungsgemäß zunahm (hohe Frequenz (z.B. Simulationen 7, 20, 42), mittlere Frequenz (z.B. Simulationen 22, 59, 75)). Besonders starke Effekte konnten bei häufigen Katastrophen mit Auswirkung auf die Mortalität der einzelnen Lebensstadien beobachtet werden. Dies konnte sowohl bei moderaten (z.B. Simulation 42) als auch starken Änderungen der Mortalität (z.B. Simulation 2) dokumentiert werden. Der Schweregrad hinsichtlich des Prozentsatzes reproduzierender Weibchen hatte weniger starke Effekte auf die Individuenanzahl. Zusätzlich wirkten sich Änderungen in der Reproduktion nur aus, wenn die jeweilige Katastrophe ebenfalls einen Einfluss auf die Mortalität einzelner Individuen ausübte. Katastrophen, welche ausschließlich auf die Reproduktion Einfluss nahmen, wirkten sich unabhängig von der Frequenz

nicht auf die Individuenzahl nach 30 Jahren aus (Simulationen 6, 23, 29, 32, 33, 40, 58, 62, 76).

Bezogen auf den Wolfsbestand in DexNI konnten sehr ähnliche Effekte der einzelnen Parameter beobachtet werden (Abbildung 33b). Zahlen in der Grafik kennzeichnen abermals jene Simulationen welche sich signifikant vom DS unterscheiden.

Tabelle 4. Überblick über die im Rahmen einer Sensitivitätsanalyse generierten 84 Simulationen zur Abschätzung der Effekte von Katastrophen auf den Wolfsbestand in NI und DexNI, im Vergleich zum Standardszenario DS. Simulationen unterscheiden sich über die Ausprägung der angeführten Parameter. Die Frequenz der Katastrophe gibt die Wahrscheinlichkeit an, mit welcher diese eintreten wird (eine Frequenz von 30 bedeutet, dass Katastrophen mit 30%iger Wahrscheinlichkeit eintreten.). Der Schweregrad bestimmt die Intensität in der sich die Katastrophe auf den Prozentsatz reproduzierender Weibchen sowie die Mortalität der einzelnen Lebensstadien auswirkt. Ein Wert von 1 bedeutet hierbei, dass die Katastrophe keine Auswirkung hat. Je geringer der Wert, desto stärker die Auswirkung.

Szenario	Frequenz	Schweregrad (Reproduktion)	Schweregrad (Mortalität)								
DS	1	1	1	21	0	0,8	0,6	53	0	0,8	0,2
1	25	1	0,4	22	15	0,2	0	54	10	0,8	0,2
2	20	1	0,2	23	10	0,4	1	55	0	1	0,2
3	0	0,4	0,8	24	30	0	0,4	56	10	0,4	0,2
4	5	0,6	0,4	25	30	0,2	0,8	57	20	0,8	0,8
5	20	0,2	0	26	5	0,4	0,8	58	0	1	1
6	25	0	1	27	30	0,4	0,4	59	15	1	0,4
7	30	0,8	0,2	28	20	0	0,8	60	25	0,2	0,6
8	30	0,6	0	29	15	0,2	1	61	5	0,6	0
9	15	0,4	0,8	30	10	1	0,6	62	5	1	1
10	20	0	0,6	31	10	0,2	0,8	63	25	0,6	0,6
11	5	0	0,4	32	30	0,6	1	64	5	0,8	0,8
12	15	0,4	0,8	33	30	0,8	1	65	0	0,8	0,6
13	10	0,6	0,4	34	20	0,6	0,6	66	10	0,2	0,8
14	30	0	0	35	25	1	0,6	67	30	0,8	0,2
15	0	0,4	0	36	25	0	0,8	68	0	0	0,6
16	0	0,6	0	37	20	0	0,6	69	25	1	0,2
17	25	0,4	0,8	38	5	0,8	0,2	70	5	0,4	0,6
18	0	0,8	0,4	39	20	0,8	0,2	71	25	0	0,8
19	10	0	0,4	40	10	0,6	1	72	25	0,2	0,8
20	30	0,8	0,8	41	15	0	0	73	20	0,8	0,6
				42	30	1	0,6	74	25	0	0,8
				43	0	0,4	0,4	75	15	0,2	0,6
				44	25	0,6	0	76	5	0,6	1
				45	25	0,4	0,4	77	25	0,8	0,4
				46	20	1	0,2	78	30	0,4	0,8
				47	0	0,6	0,8	79	30	0,8	0,4
				48	10	0,6	0,8	80	25	0,6	0,8
				49	30	0,2	0,2	81	5	0,2	0,2
				50	0	0,4	0,8	82	30	0	0,6
				51	15	0	0,8	83	0	0,2	0,8
				52	10	1	0,6	84	30	0,2	0,6

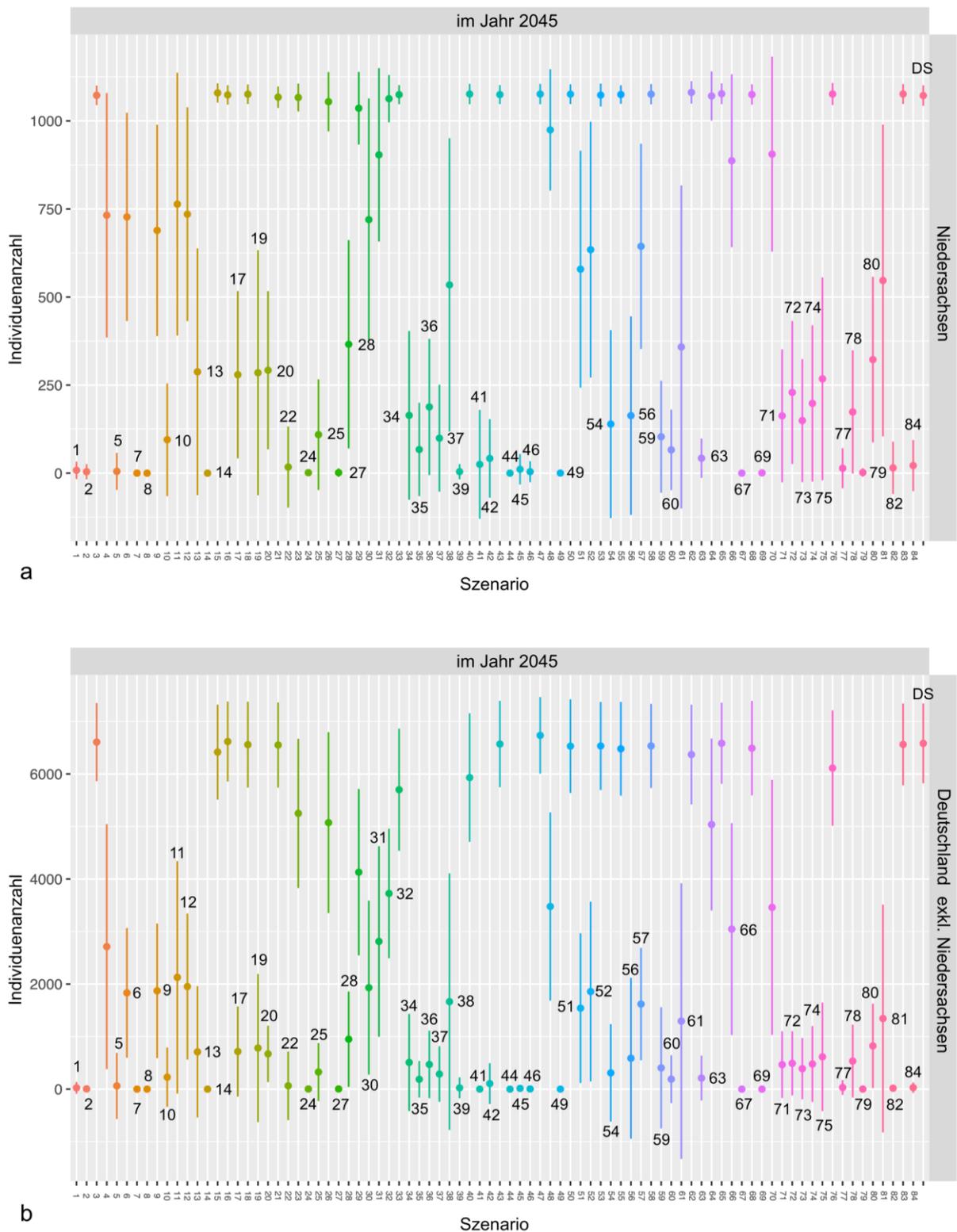


Abbildung 33: Auswirkungen von Katastrophen auf den Wolfsbestand in NI (a) sowie in DexNI (b), ausgedrückt über die Gesamtanzahl an Individuen nach 30 Jahren. Zahlen kennzeichnen jene Simulationen welche sich signifikant vom Standardszenario DS unterscheiden. Punkte symbolisieren berechnete Mittelwerte, Striche kennzeichnen die Standardabweichung vom jeweiligen Mittelwert. Beim direkten Vergleich der beiden Grafiken (a und b) ist darauf zu achten, dass sich die Lebensraumtragfähigkeit zwischen NI und DexNI aufgrund der Größe des geeigneten Lebensraumes unterscheidet.

## 4. DISKUSSION

In der vorliegenden Studie wurde der Wolfsbestand in Niedersachsen (NI) sowie in Deutschland exkl. Niedersachsen (DexNI) ausgehend vom Jahr 2015 bis zum Jahr 2045 simuliert. Dabei wurden 23 Szenarien implementiert, welche die Auswirkungen verschiedener Gegebenheiten auf den Endbestand beschreiben. Jedes Szenario wurde aufgrund der Stochastizität der Effekte 1.000 Mal wiederholt simuliert. Damit ergeben sich 23.000 einzelne Simulationen, wobei jede Simulation beide Bestände von 2015 bis 2045 jährlich verfolgt und analysiert. Für die Modellierung der Simulation wurde eine Populationsgefährdungsanalyse (PVA) erstellt. Um die Gegebenheiten bestmöglich zu modellieren, wurde die PVA stadienbasiert (aufbauend auf Lebensstadien und nicht nach Altersklassen) anhand eines eigens entwickelten Lebenszyklusmodells durchgeführt. Die Individuen des Ausgangsbestands im Jahr 2015 wurden nicht simuliert (wie in vielen PVAs üblich), sondern basieren auf den tatsächlich nachgewiesenen Individuen des Bestands. Die demographischen Eingangsparameter wurden zu einem großen Teil aus Literaturwerten und Modellierungen der vorhandenen Datenlage des Wolfsmonitorings in Deutschland ([www.dbbw-wolf.de](http://www.dbbw-wolf.de)) erzeugt. Die Ergebnisse der PVA wurden sowohl anhand von demographischen als auch genetischen Parametern post hoc analysiert und interpretiert. Das Standardszenario kann als die bestmögliche Annäherung verstanden werden, stellt aber keinen Anspruch auf die exakte Abbildung der aktuellen Gegebenheiten. Aufgrund voranschreitender Entwicklungen, der vorhandenen Eingangsdaten und unvorhergesehener Einflüsse auf den deutschen Bestand kann die reale Populationsdynamik vom Default Szenario abweichen. Die Eingangsparameter sollten deshalb nicht als Werte für den Bestand in Deutschland interpretiert werden

Zwei Sensitivitätsanalysen wurden durchgeführt, um Effekte der Eingangsparameter der Simulation auf die Wolfsbestände in Niedersachsen und Deutschland exkl. Niedersachsen zu evaluieren. Dabei wurden insgesamt 175 Simulationen berechnet und dem Standardszenario (DS) gegenübergestellt. Zudem wurde ein exponentielles Modell erstellt, um die Zunahme der Wolfsterritorien basierend auf den jährlich nachgewiesenen Territorien zu modellieren.

Zusammenfassend basieren die Ergebnisse der vorliegenden Studie also auf einer umfassend angepassten Populationsgefährdungsanalyse. **Damit stellt diese Studie eine Erweiterung bisheriger Ansätze dar, bei denen (i) die Modellierungen auf simulierten genetischen Daten anstelle realer Daten basierten, (ii) PVAs teilweise nicht stadienbasiert anhand von eigens erstellten Lebenszyklusmodellen durchgeführt wurden oder (iii) keine Anpassung der demographischen Eingangsparameter für die betrachteten Bestände erfolgte.**

#### 4.1. EXPONENTIELLES WACHSTUM VON WOLFSBESTÄNDEN

In verschiedenen Berichten finden sich Aussagen, dass der Wolfsbestand in Deutschland exponentielles Wachstum zeigt (Schoof et al. 2021). Diesbezüglich ist zu berücksichtigen, dass das Monitoring in Deutschland auf der Anzahl an Territorien basiert. Da eine verlässliche Einschätzung der Rudelgrößen in Deutschland nur in Einzelfällen möglich ist und darüber hinaus eine dynamische Größe darstellt, sind Angaben über den Bestand zwangsweise mit einer größeren Ungenauigkeit behaftet. Daher wurde im Rahmen dieser Studie ein Modell zur Beschreibung der exponentiellen Zunahme basierend auf den nachgewiesenen Territorien erstellt, wobei der Kurvenverlauf nur geringfügig von der tatsächlich jährlich festgestellten Anzahl an Territorien abweicht und den bisherigen Verlauf somit gut beschreibt. Entsprechend dem Modell wäre mit einer durchschnittlichen Zunahme der Anzahl an Territorien von 32% pro Jahr zu rechnen. Reinhardt et al. (2019) ermittelten eine etwas, höhere jährliche Zunahme der Territorien von 36%. Die Differenzen ergeben sich vor Allem aufgrund von Unterschieden im Modellierungsverfahren und in der Datenbasis, da die Angaben von Reinhardt et al. (2019) auf den Monitoringjahren bis 2015/16 basierten, wohingegen das Modell dieser Studie die zusätzlichen Daten bis zum Jahr 2020/21 berücksichtigt. Dies könnte auf einen Trend hindeuten, dass sich der jährliche Anstieg der Territorien gegebenenfalls weiter verringert. Lässt man dies außer Acht, zeigt ein Vergleich der Modellvorhersage mit der maximalen Kapazitätsgrenze in Deutschland nach Kramer-Schadt (2020), dass diese im Jahr 2030 mit einer hohen Wahrscheinlichkeit (89,6%) erreicht werden könnte. Die Vorhersage des Zustandsraummodells (Kapitel 3.1) inkludiert einerseits die Unsicherheit im Erbringen von Nachweisen, andererseits wird vorhandenes Wissen über dichteabhängige Bestandsregulierung bei exponentiellen Modellen definitionsgemäß ignoriert. Aufgrund populationsökologischer Erkenntnisse ist daher davon auszugehen, dass die Vorhersage des beschriebenen Modells bei Annäherung an die Kapazitätsgrenze die Anzahl an Territorien und die jährliche Zunahme überschätzt. Während ein solches Modell somit einen guten Überblick über ein mögliches Wachstum gibt, eignet es sich daher weniger zur konkreten Vorhersage einer Bestandsgröße, wenn sich der Bestand der Kapazitätsgrenze nähert. Publierte Schätzwerte für die Kapazitätsgrenze von Wolfsterritorien in Deutschland schwanken zwischen 725 und 1408 (Kramer-Schadt et al. 2020) beziehungsweise 154 bis 1769 (Fechter und Storch 2014). Bei exponentiellen Wachstumsmodellen bleiben insbesondere dichteabhängige Effekte unberücksichtigt. Damit ist gemeint, dass die Wachstumsrate abnimmt, wenn die Bestandszahlen sich der Kapazitätsgrenze nähern. Die Anzahl festgestellter Territorien im Monitoringjahr 2020/21 (203 Territorien) liegt unterhalb des Medians der Vorhersage (222 Territorien). Sollte der Wert in den kommenden Jahren weiterhin unterhalb des Medians bleiben, muss in Frage gestellt werden, inwiefern die Annahme eines konstanten Wachstumsparameters und somit die Anwendung eines exponentiellen Modells noch zulässig erscheint. Zugrunde liegende Faktoren eines weniger starken Wachstums könnten einerseits ein Hinweis dafür sein, dass sich der Bestand der Kapazitätsgrenze nähert oder unabhängig davon anzeigen, dass beispielsweise die Reproduktion ab-

oder die Mortalität zunimmt. Generell wird die Wachstumsrate durch Reproduktion und Mortalität, aber auch durch Immigration und Emigration bestimmt.

## 4.2. DISKUSSION DER SZENARIEN

### **Letale Allele und Inzucht (Szenarien S1 und S2)**

Die Szenarien zur Variation der Letalen Äquivalente (S1 und S2) wurden durchgeführt, um potentielle Auswirkungen der repräsentativ für die Inzuchtdepression wirkenden Parameter auf die Bestände zu studieren. Die Variation der Letalen Äquivalente zeigte dabei wenig Einfluss auf die Bestandsentwicklung. Dies könnte daran liegen, dass in der Phase des exponentiellen Wachstums potenzielle Inzuchtdepressionen (also die erhöhte Mortalität aufgrund homozygot vorkommender letaler Allele) von anderen, positiv auf die Wachstumsrate wirkenden Faktoren überprägt werden. *Purging* (der Verlust letaler Allele aufgrund natürlicher Selektion) wird oft als Gegenkraft hoher Inzuchtdepression diskutiert, kommt aber aufgrund der vergleichbar moderaten Niveaus letaler Äquivalente vermutlich nicht als Erklärung in Frage.

### **Reproduktion und Geschlechterverhältnis (Szenarien S5, S6 und S7)**

Das Szenario mit maximal möglicher Welpenanzahl pro Wurf (S5) simuliert die Erhöhung der potenziellen Wurfgröße von sieben auf 13 Welpen. Aufgrund der Implementierung der Reproduktion über eine Poisson-Verteilung mit einem Erwartungswert von 6,1 zeigte sich kein nennenswerter Unterschied zwischen S5 und dem Standardszenario. Im Kontext eines Monitorings wird damit klar, dass die Beobachtung zusätzlicher Welpen ab einem Grenzwert nur mehr wenig Information liefert. Die ersten gezählten Welpen im Rahmen eines Reproduktionsmonitorings sind somit wesentlich wichtiger als die Erfassung des 12ten oder 13ten Welpens. Ein Fokus auf die Erhebung der reproduzierenden Rudel, bei guter Kenntnis der durchschnittlichen Anzahl an Welpen, scheint hier aussagekräftiger - womit in Folge eine Hochrechnung auf die Bestandszahl anhand der Anzahl der Rudel möglich ist (vgl. Chapron et al. 2016). Dies zeigt sich auch in der Sensitivitätsanalyse, welche den Parameter der durchschnittlichen Anzahl an Welpen simuliert. Bei durchschnittlich nur drei oder vier Welpen (Simulation 10 und 11 der Sensitivitätsanalyse) war der Bestand deutlich kleiner als bei fünf, sechs oder sieben Welpen pro Wurf (im Vergleich zum DS, nach 30 Jahren). Zusammenfassend scheinen vereinzelt auftretende hohe Wurfgrößen keine nennenswerte Rolle für die Bestandsentwicklung zu spielen, wohingegen die durchschnittliche Wurfgröße erwartungsgemäß deutliche Auswirkungen zeigt.

Zwei weitere Szenarien (S6 und S7) wurden implementiert, da ungleiche Geschlechterverhältnisse bei Geburt in individuenbasierten Modellen eine Rolle spielen könnten (Brook et al. 2000). Da Wölfe in der Regel monogame Tiere sind und jeweils ein Weibchen und ein Männchen eine Reproduktionsgemeinschaft bilden, ist dies ein potenziell einschränkender Faktor. Dementsprechend wurde in der

vorliegenden Studie sowohl bei weniger Weibchen als auch bei weniger Männchen ein geringeres Bestandswachstum beobachtet als bei einer "idealen" Bedingung von einem Verhältnis von 1:1 (im Standardszenario). Interessanterweise zeigte ein Geschlechterverhältnis mit 60% Männchen stärkere Effekte auf das Bestandswachstum als mit 60% Weibchen. Dies lässt sich vermutlich über den Prozentsatz erfolgreich reproduzierender Weibchen erklären, welcher mit 77,9% festgesetzt wurde. Da bei einem Überhang an Männchen alle Weibchen einen Paarungspartner finden, können alle Weibchen als reproduzierend angesehen werden und in 77,9% der Fälle kommt es zur erfolgreichen Reproduktion. Bei einem Überhang an Weibchen hingegen können trotzdem "nur" 77,9% erfolgreich reproduzieren. Für diese potenziell erfolgreichen Weibchen gibt es aber nicht genug Männchen als Paarungspartner, womit eine geringere gesamte Wachstumsrate erreicht wird. Entscheidend für die Bestandsentwicklung ist letzten Endes das Geschlechterverhältnis der Individuen im reproduktiven Alter. Die tatsächliche Auswirkung eines ungleichen Geschlechterverhältnisses zum Zeitpunkt der Geburt ist in natürlichen Beständen somit zusätzlich davon abhängig, inwiefern die Überlebenswahrscheinlichkeit bis zum Zeitpunkt der ersten Reproduktion abhängig vom Geschlecht ist. Die durchgeführten Simulationen gehen davon aus, dass die Überlebenswahrscheinlichkeit beider Geschlechter gleich ist und sich lediglich zwischen verschiedenen Lebensstadien unterscheidet.

### **Mortalität (Szenarien S8 bis S12d)**

Eine Hauptursache für Mortalität bei Wölfen sind Interaktionen mit dem Menschen. Wölfe überleben tendenziell dort, wo Siedlungs- und Straßendichte geringer sind (kleiner als 0,6 km / km<sup>2</sup>; Lovari et al. 2007; Mech 1989). Unfälle im Verkehr zählen auch in Deutschland zur häufigsten Mortalität (Reinhardt et al. 2020). Mortalität spielt also eine entscheidende Rolle bei der Entwicklung eines Bestands. In den acht Szenarien (S8 bis S12d) zur Analyse dieses Parameters und dessen Auswirkungen auf den Bestand in NI ergeben vier Szenarien (S8, S11, S12a, S12b), welche auf Literaturangaben basieren, eine erhöhte Aussterbewahrscheinlichkeit innerhalb der nächsten 30 Jahre. Eine Simulation über einen längeren Zeitraum hinweg - (z.B. 100 Jahre) wie dies in PVAs oft angenommen wird - könnte auch bei anderen Beständen innerhalb dieser Studie zu einem gewissen Aussterberisiko führen. Nach Chapron et al. (2012) war keine der von ihnen untersuchten Bestände in simulierten Zukunftsszenarien innerhalb von 100 Jahren überlebensfähig, wenn ihre Mortalität 39% betrug. Auch Mortalitätsraten geringfügig kleiner als 39% würden immer noch mit hoher Wahrscheinlichkeit zum Aussterben führen (Chapron et al. 2012). In einer Studie von Chapron et al. (2003) zeigte sich, dass bei einer jährlichen Mortalität von 32% (auf alle Lebensstadien bezogen) die Wachstumsraten aller untersuchten Bestände zurückgingen (Chapron et al. 2003). Auch hier gilt, dass die einzelnen Szenarien nicht unabhängig voneinander interpretiert werden sollten. Unter realen Bedingungen können mehrere Effekte auf das Bestandswachstum einwirken. Zudem mussten in Ermangelung genauer Daten für Deutschland die Eingangsparameter zur Mortalität aus anderen Studien entnommen werden (siehe Tabelle 1).

Wichtig in der Betrachtung der Mortalitätsszenarien ist den Gesamtkontext zu berücksichtigen und nicht eine Einzelgraphik zu selektieren, ohne Berücksichtigung der übrigen potentiell beeinflussenden Faktoren. Da in allen Mortalitätsszenarien nur Literaturwerte aus anderen Ländern übernommen wurden, ist darüber hinaus zu berücksichtigen, dass die realen Mortalitätsparameter des deutschen Bestands erhoben werden sollten, um ein Modell in Zukunft darauf anzupassen.

In S8 (erhöhte Mortalität der Stadium 0 Welpen auf 76%, nach Marucco et al. 2009) ergibt sich in dem Bestand NI nach 30 Jahren eine Aussterbewahrscheinlichkeit von 0,3%. Bei erhöhter Mortalität der Stadium 3 (*Disperser*) in S11 hingegen bricht die Bestandsentwicklung ein. Hier gab es eine Aussterbewahrscheinlichkeit von 94,7% in NI bzw. 60,5% in DexNI. Eine Mortalität zwischen 37% und 78% war in einer Auswertung für Schleswig-Holstein Realität (Sunde et al. 2021) und unterscheidet sich deutlich von den Annahmen des vorliegenden Standardszenarios. Der Wolfsbestand in Schleswig-Holstein ist dabei scheinbar ein „*Sink*-Bestand“ und wird zurzeit nur durch Zuwanderung aufrechterhalten (Sunde et al. 2021). Entsprechend zeigen vorliegende Szenarien ein rasches Aussterben der Bestände unter Annahme dieser hohen Mortalität. Die Wachstumsrate ist dann negativ und der implementierte Austausch (4% von DexNI nach NI, und 1% von NI nach DexNI) nicht ausreichend, um die Bestände langfristig zu erhalten.

Die Mortalität adulter (territorialer) Wölfe hat einen großen Einfluss auf die Bestandsentwicklung; einen größeren als beispielsweise den der Welpen. Dieser Einfluss wird im Rahmen der Szenarien S12a bis S12d dargestellt. Bei einer Erhöhung der Mortalität um 12%, also auf 30%, ist die Wachstumsrate negativ - die Bestände sterben aus. Erst bei einer Mortalität zwischen 18 und 25% (potenzielle Bandbreite wird durch DS und S12d dargestellt) gibt es eine ansteigende Wachstumskurve. Dies nähert sich auch den Ergebnissen vorangegangener Studien, in welchen für die Mortalität der adulten Tiere zwischen 17% und 25% berechnet oder im Rahmen der Modellierung angenommen wurden (Chapron et al. 2003). So wurde bei dem schwedischen Wolfsbestand eine Mortalität von 24% angenommen (Chapron et al. 2012), bei der italienischen 18% (Marucco et al. 2009) oder auch je nach Detektierbarkeit 25-34% (Cagnilia et al. 2014). Mortalität kann zudem dichteabhängig sein und sich erhöhen sobald das Rudel wächst (durch intraspezifische Aggression, Beute-Verfügbarkeit, etc.; Cubaynes et al. 2014)

### **Katastrophen (Szenarien S13 bis S16)**

Die Simulation von Katastrophen ist vor allem wichtig, wenn die tatsächliche Frequenz unbekannt ist (Coulson et al. 2001). Managementstrategien können entwickelt werden, um dann im Falle realer Katastrophen schnell reagieren zu können. Aufgrund der großen Variation und der damit verbundenen schweren Abschätzung von Katastrophen können Effekte nur beispielhaft simuliert werden. Diese Auswirkungen werden insbesondere durch die Häufigkeit und die Intensität, mit der Katastrophen eintreten, bestimmt. Abhängig vom Schweregrad können Einzelereignisse bereits drastische Auswirkungen haben und theoretisch zum (lokalen) Aussterben von

Beständen führen. Bei der Betrachtung von kleinräumigen, häufigen Ereignissen auf einer größeren räumlichen Bezugsebene eignen sich insbesondere räumlich-explizite Modelle, um die Dynamiken und Wechselwirkungen zwischen lokalen Beständen zu analysieren. Solche Modelle können beispielsweise dabei helfen, die Ausbreitung von Krankheiten (z.B. Räude) auf nationaler oder internationaler Ebene zu untersuchen.

### **Austausch und *Dispersal* (Szenarien S3 und S4 sowie S17 und S18)**

Austausch zwischen Beständen ist ein wesentlicher Faktor sowohl in der Bestandsentwicklung als auch für die genetische Diversität. Wie die simulierte Entwicklung in den Szenarien S17 und S18 zeigt, ist *Dispersal* bzw. in diesem Fall besonders die Immigration, (erwartungsgemäß) ein wichtiger Faktor, welcher zum Wachstum des Bestands beiträgt. Diese beiden Szenarien sind realistisch, da hier nicht von einem geschlossenen Bestand (wie in den anderen Szenarien zur Berechnung der genetischen Diversität) ausgegangen wird, sondern auch die Immigration nach Deutschland berücksichtigt wird. Im Vergleich zu den Faktoren Reproduktion und Mortalität wird *Dispersal* jedoch sowohl in aktuellem Monitoring, als auch in vorhandener Literatur bisher eher wenig berücksichtigt.

Wichtig ist die Unterscheidung zwischen *Dispersal* und Genfluss, denn Genfluss setzt eine erfolgreiche Reproduktion der immigrierenden Individuen voraus. So kann trotz hoher nachgewiesener Dispersionsraten kein oder nur wenig Genfluss bestehen, wenn die wandernden Individuen nicht in die Reproduktionsgemeinschaft aufgenommen werden. Immigrierende Individuen müssen somit ein Rudel in einem unbesetzten Territorium neu gründen oder ein bestehendes Rudel übernehmen. Die Szenarien S3 und S4 sowie deren genetische Auswertung (Kapitel 3.3) haben gezeigt, dass regelmäßiger Austausch mit benachbarten Beständen essentiell für die langfristige Erhaltung der genetischen Diversität ist. Weiterführende Interpretationen der genetischen Auswertung sind im nachfolgenden Kapitel 4.3 beschrieben. Ein genetischer Austausch zwischen Teilpopulationen durch *Dispersal* ist Voraussetzung für das langfristige Bestehen von Metapopulationen.

### **Tragfähigkeit (S19)**

Das Szenario zur erhöhten Kapazitätsgrenze zeigt erwartungsgemäß die Entwicklung des Bestands. Generell ist davon auszugehen, dass bei einer Annäherung an die Kapazitätsgrenze die *life history* Parameter beeinflusst werden (Dichteabhängigkeit). Beispielsweise kann es durch erhöhte innerartliche Konkurrenz zu geringeren Reproduktionsraten oder zu relativ mehr Verkehrsunfällen kommen (weil Individuen zu mehr Mobilität gezwungen sind). Generell ist weiters anzumerken, dass die ökologische Tragfähigkeit sich deutlich davon unterscheiden kann, wie viele Wölfe von der Gesellschaft akzeptiert werden. Anhand öffentlicher Debatten wird deutlich, dass es aktuell keinen Konsens bezüglich einer gesellschaftlich begründeten Tragfähigkeit gibt und sich unter anderem regionale Unterschiede abzeichnen. In einer repräsentativen Umfrage (forsa 2021) zeigten Teilnehmer aus Niedersachsen häufiger eine negative Einstellung gegenüber Wölfen und befürchteten häufiger wirtschaftliche

Nachteile und allgemeine Risiken im Zusammenhang mit der Rückkehr von Wölfen nach Deutschland im Vergleich zum Bundesdurchschnitt. Es ist zu erwarten, dass das Konfliktpotential größer ist, je größer die ökologische Tragfähigkeit von der gesellschaftlich akzeptierten Anzahl an Wölfen abweicht. Dementsprechend kann eine öffentliche, politische und mediale Diskussion der Thematik dazu beitragen das Konfliktpotential zu reduzieren oder auch zu verschärfen.

#### 4.3. INTERPRETATION DER GENETISCHEN SIMULATIONSERGEBNISSE

Der deutsche Wolfsbestand zeigte vergleichsweise gute genetische Diversität im Jahr 2015, was auf den anhaltenden Austausch mit anderen Beständen zurückgeführt wird (Jarausch et al. 2021). Neu entstandene Bestände (bspw. durch Wiederbesiedlung) können anfangs hohe genetische Diversität und geringe Inzucht (im Sinne der Verpaarung nah verwandter Individuen, von  $F_{IS}$  zu differenzieren wie oben beschrieben) aufweisen. Dies sind oft Effekte der initialen Wiederbesiedlung. Scheinbar paradoxerweise erfahren diese Bestände dann in der Phase exponentiellen Wachstums gleichzeitig eine Erhöhung der Inzucht durch Verpaarung nah verwandter Individuen und eine damit einhergehende Verringerung der genetischen Diversität. Diese nicht intuitive Entwicklung ist jedoch erklärbar: der initiale Bestand besteht aus genetisch diversen Individuen. Nach einigen Generationen des Wachstums mussten sich in diesem Bestand jedoch immer häufiger nah verwandte Individuen verpaaren, um die hohen Zuwachsraten zu erreichen, teilweise auch Generationen übergreifend. Nachweise solcher Verpaarungen sind bekannt (z.B. Vater-Tochter Verpaarung in Belarus, Sidorovic & Rotenko, 2019). Dies erhöht den Grad der Inzucht trotz einer höheren Anzahl an Individuen. Elterntiere sind demnach näher miteinander verwandt und Inzuchtdepressionen können häufiger zu Tage treten. Gleichzeitig verringert sich die genetische Diversität schneller als potentielle Mutationen dies ausgleichen könnten. Diese Problematik wurde auch bei neuen bzw. aus genetischen Flaschenhälsen entstandenen Wolfsbeständen beobachtet (Jansson et al. 2012). Die Lösung liegt oft in der Ermöglichung eines genetischen Austausches mit umliegenden Beständen. Genfluss kann sowohl negativen Auswirkungen durch Inzucht als auch dem Verlust der genetischen Diversität entgegenwirken.

Unter Berücksichtigung der oben erwähnten Restriktionen können die Simulationsergebnisse dieser Studie folgendermaßen interpretiert werden: Die genetische Diversität nach 30 Jahren ist vergleichbar mit der genetischen Diversität des Ausgangsbestands. Die simulierten Szenarien resultieren nicht in einer Verringerung der genetischen Diversität aufgrund von Inzuchteffekten, wie es in anderen europäischen Wolfsbeständen bereits beobachtet wurde. Dies ist vermutlich auf den aufrechten Genfluss innerhalb der Simulationen von dem Bestand DexNI in den Bestand NI zurückzuführen. Szenario 3, welches eine verringerte Immigration simuliert, resultiert in einer geringeren genetischen Diversität und unterstreicht damit die Bedeutung des Genflusses im Erhalt der genetischen Diversität. Die Szenarien zur

erhöhten Mortalität überprägen wiederum diese Effekte und resultieren trotz aufrechter Migration in einer verringerten genetischen Diversität.

#### 4.4. VERGLEICH MIT ANDEREN WOLFSDMODELLEN

In früheren Studien wurde Vortex bisher nur mit Bedacht oder nur zum Vergleich zu anderen Modellen eingesetzt, da zur Berücksichtigung artspezifischer Aspekte teilweise eine hohe Fachkenntnis hinsichtlich der Funktionsweise der Software erforderlich war (Chapron et al. 2012). Seit dem letzten Update gibt es jedoch bessere Möglichkeiten, artspezifische Faktoren wie einzelne Lebensstadien über das Schreiben von Vortex-Funktionen in Simulationen zu inkludieren. Herausforderungen bisheriger Modelle bestanden vor allem in der detaillierten Abbildung der Sozialstruktur von Caniden (Chapron et al. 2012), welche in der vorliegenden Studie durch die Simulation als *stadienbasiert* Modell basierend auf einzelnen Lebensstadien implementiert wurde. Trotz erwähnter Begrenzungen bisheriger Studien ergaben Vergleiche von individuenbasierten Modellen und diversen Bayes'schen Modellen eine große Übereinstimmung der Ergebnisse (Chapron et al. 2012).

Zu vorliegendem Modell gibt es also keine vergleichbare Vortex-basierte Studie, da bisher besagte Umstellung auf ein stufenbasiertes Modell erst in der letzten Version vereinfacht durch spezielle Vortex-Funktionen zugänglich gemacht wurde. Es wurden jedoch unter sehr unterschiedlichen Grundvoraussetzungen altersbasierte Modelle zu Wolfsbeständen beispielsweise aus Skandinavien, Finnland und Amerika simuliert (Nilsson 2003; Bruford 2015; Miller 2017; Carroll et al. 2019). Nilsson (2003) schätzte etwa mit Vortex das Aussterberisiko für Wölfe in einem 1.000-jährigen Zeitrahmen und untersuchte die genetischen Auswirkungen. Carroll et al. (2019) untersuchten die besonders kleine Bestände von mexikanischen Wölfen, welche von einem möglichen *Dispersal* zum Teil ausgenommen waren, was besondere Bedingungen für eine Simulation bedeutet. Erwähnte Modelle sind deshalb nur bedingt vergleichbar. Da es bisher keine (dem Autorenteam bekannten) PVAs für Wölfe in Deutschland gibt, sind hierzu keine konkreten Vergleiche möglich. Aus direkt angrenzenden Regionen gab es beispielsweise in Frankreich umfangreiche Studien über den Wolfsbestand (Marescot et al. 2011, 2012; Duchamp et al. 2017; Bauduin et al. 2020). Die Ergebnisse dieser Studien flossen im Laufe der vorliegenden Studie in diverse Überlegungen mit ein und boten damit erste Anhaltspunkte.

Es gibt viele Beispiele für die Verwendung von PVAs bei der Festlegung von Naturschutz-Zielen (Carroll et al. 2006), damit einhergehende Vorbehalte müssen ebenso berücksichtigt werden (Linnell et al. 2008). Vor allem Schlussfolgerungen sollten mit Bedacht interpretiert werden, da Modellergebnisse stark von deren ausgehenden Annahmen abhängen. Jedoch können Modellierungen durch ihre klaren Annahmen eine gute Basis zur Weiterentwicklung und Verfeinerung dienen. PVAs können durchaus divergierende Ergebnisse liefern, welche sowohl von den Eingabeparametern als auch von der Interpretation der Parameter-Unsicherheit

abhängen. So werden z.B. akzeptable Risiken (beispielsweise des Aussterbens einer Art) mit unterschiedlichen Schwellenwerten gehandhabt (Carroll et al. 2019). Es bedarf deshalb generell einer kontinuierlichen Aktualisierung relevanter demographischer und genetischer Parameter (Flather et al. 2011). Die vorliegende Simulation mit den getätigten Annahmen soll demnach als Hypothese, offen für Weiterentwicklung, gesehen werden. Einen einzigen absoluten Wert aus Berechnungen der effektiven Populationsgrößen einer Population anzugeben, ist nicht zulässig (Chapron et al. 2012), da die Dynamiken innerhalb einer Wolfspopulation vielen Störfaktoren unterliegen, welche man nur schwer antizipieren kann. Darüber hinaus beruht eine PVA immer auf der Annahme, dass aus der Vergangenheit Rückschlüsse auf die Zukunft möglich sind - was zum Teil sicherlich stimmt, aber nicht in absoluten Zahlen festgemacht werden sollte (Chapron et al. 2012). Je nach Region herrschen große Einflüsse menschlicher Aktivitäten auf die Populationsdynamik, die Nahrungsverfügbarkeit und das Habitat von Wölfen (Viola et al. 2021; Kramer-Schadt et al. 2020; Reinhardt et al. 2019). Auch potentielle Naturphänomene können nicht antizipiert werden (siehe Kapitel 3.2.5).

#### 4.5 SCHÄTZUNG DER EFFEKTIVEN POPULATIONSGRÖßE

Populationsgefährdungsanalysen werden oft verwendet, um die Anzahl an Individuen ( $N_c$ ) zu prognostizieren und in den Kontext der *minimum viable population size* (MVP) zu stellen. Die MVP beschreibt die Anzahl an Individuen, welche notwendig ist, um ein langfristiges Überleben einer Population zu gewährleisten. Die MVP bezieht sich dabei in der Regel auf die effektive Populationsgröße ( $N_e$ ) und nicht auf die Anzahl der Individuen ( $N_c$ ).

##### Theorie der effektiven Populationsgröße

Die effektive Populationsgröße ( $N_e$ ) ist eine wesentliche Kennzahl in der Bewertung der langfristigen Überlebenswahrscheinlichkeit von Populationen. Sie ist definiert als die Größe einer idealisierten Population, welche genetische Diversität mit derselben Rate verlieren kann wie die tatsächlich betrachtete Population. Anders ausgedrückt beschreibt die effektive Populationsgröße einer vorhandenen realen Population deren Größe unter idealisierten Bedingungen. Dies ist notwendig, da reale Populationen oft sehr unterschiedliche Eigenschaften aufweisen und Zählergebnisse (bzw. die tatsächliche Populationsgröße  $N_c$ ) verschiedener Populationen nicht miteinander vergleichbar oder bewertbar sind. Paarungssysteme, soziale Strukturen, Generations- und Altersstrukturen sowie Genfluss, Selektion und variierende Anzahl von Individuen sind Faktoren, welche dazu führen, dass Populationen trotz vermeintlich gleicher tatsächlicher Populationsgröße  $N_c$  differenziert voneinander betrachtet werden müssen. So können sich beispielsweise zwei Populationen von jeweils 1.000 Individuen aufgrund unterschiedlicher Paarungssysteme (zufällige Verpaarung aller Männchen gegenüber Reproduktionserfolg konzentriert auf nur wenig Männchen) drastisch in ihrer effektiven Populationsgröße unterscheiden, da deren genetische

Diversität in unterschiedlichen Raten abnimmt. Wenn nur wenige Männchen zur nachkommenden Generation beitragen, kann diese Generation trotz der hohen Anzahl an Individuen genetisch weniger divers sein.

Es existieren verschiedene theoretische Konzepte und damit Berechnungsansätze, um die  $N_e$  einer Population zu schätzen, unter anderem die Schätzung basierend auf Inzuchtaspekten ( $N_{eI}$ ) sowie auf dem additiven Verlust genetischer Diversität ( $N_{eAV}$ ). Die Schätzung basierend auf dem Kopplungsungleichgewicht ( $N_{eLD}$ ) ist dabei eine der am häufigsten angewandten Methoden (Wang 2016). Eine ausführliche Übersicht inklusive Kurzbeschreibungen weiterer Ansätze (über 15) findet sich in Tabelle 1 von Ryman et al. (2019). Zudem muss unterschieden werden, ob die  $N_e$  über einen Zeitraum (anhand mehrerer Beprobungen) oder für einen einmaligen Zeitpunkt (anhand nur einer Beprobung) geschätzt wird.

### **Die 50/500er Faustregel für die MVP**

Bei der Angabe einer MVP anhand der effektiven Populationsgröße werden generell zwei Betrachtungen unterschieden: die notwendige MVP, um (kurzfristig) Inzuchtdepressionen zu verhindern, sowie die notwendige MVP, um (langfristig) das adaptive (evolutionäre) Potential einer Population zu erhalten. Die Vorbeugung von Inzuchtdepression ist dabei generell von weniger Individuen abhängig als der Erhalt des adaptiven Potentials. Franklin (1980) gab für die MVP eine Anzahl von  $N_{eI} = 50$  Individuen an, um Inzuchtdepression kurzfristig (über ~5 Generationen) zu verhindern und  $N_{eAV} = 500$ , um das adaptive Potential einer Population langfristig zu erhalten - bekannt als die "50/500er Faustregel" (Frankham et al. 2014). Theoretische Kritik sowie Erfahrungswerte aus experimentellen Studien veranlassten Frankham et al. (2014), die zwei Grenzwerte auf  $N_e = 100/1.000$  (zur Vorbeugung von Inzucht sowie zum Erhalt des adaptiven Potentials) anzuheben. Um nun von diesen Werten für die MVP auf die Mindestanzahl an Individuen (notwendige  $N_c$  zum langfristigen Überleben) zu kommen, kann das  $N_e/N_c$  Verhältnis genutzt werden. Liegt das Verhältnis beispielsweise bei 0,1, dann ist die notwendige Anzahl an Individuen  $N_c = N_e \cdot 10$ . Wenn also eine  $N_e$  von 500 angestrebt wird, bedeutet dies in diesem Beispiel mindestens 5.000 Individuen. Das  $N_e/N_c$  Verhältnis unterscheidet sich dabei zwischen Arten, aber auch innerhalb einer Art zwischen Population (Jamieson and Allendorf 2012).

### **Schätzung der effektiven Populationsgröße für Niedersachsen**

Die in Vortex implementierte Schätzung der  $N_e$  basiert grundsätzlich auf der Zeitraum-überspannenden Methode. Die Schätzung ist im Fall der vorliegenden Simulation jedoch nicht verlässlich, da die Umstellung des Modells von altersbasiert auf stadienbasiert die Berechnungen verzerrt (persönliche Kommunikation mit dem Vortex-Entwickler B. Lacy 2021). Eine altersbasierte Simulation würde zwar eine Schätzung der  $N_e$  grundsätzlich zulassen, allerdings könnten essentielle biologischen Annahmen der Populationsdynamik und sozialen Strukturen von Wölfen (wie durch

das Lebenszyklusmodell abgebildet) nicht inkludiert werden, womit die Simulation Wirklichkeitsnähe und Aussagekraft einbüßen würde.

Um dennoch eine Schätzung der rezenten  $N_e$  für Niedersachsen zu erlangen, wurde im Rahmen dieser Studie die oft angewandte Methode basierend auf dem Kopplungsungleichgewicht ( $N_{eLD}$ ) nach Waples und Do (2008) in NeEstimator V2 (Do et al. 2014) durchgeführt. Diese Schätzung basiert auf genetischen Daten eines Sammlungszeitpunktes und wurde als robust auch gegenüber Schätzern basierend auf Zeiträumen beschrieben (Waples and Do 2008). Als Eingangsdaten wurden die Genotypen aller Individuen verwendet, von denen innerhalb von zwei Monitoringjahren (01.05.2019 bis 30.04.2021) Proben in Niedersachsen gesammelt und genotypisiert werden konnten. Die Proben und Daten wurden vom Senckenberg Forschungsinstitut, Gelnhausen bearbeitet und den Autoren nach Zustimmung durch den Auftraggeber zur Verfügung gestellt. Zwei Datensätze wurden generiert: 1) ein Datensatz mit allen Individuen für das Monitoringjahr Mai 2020 bis Mai 2021 (192 Individuen), sowie 2) ein Datensatz mit allen Individuen für die Monitoringjahre Mai 2019 bis Mai 2021 (276 Individuen). Die Spanne des Sammlungszeitraumes über zwei Monitoringjahre wurde unter Betrachtung der generellen Nachweisrate (Abbildung 10) gewählt. Die Berechnung von  $N_{eLD}$  fanden unter der Annahme des monogamen Paarungssystems und unter Ausschluss von nur einmal vorkommenden Allelen statt. Zudem wurden Jackknife-Konfidenzintervalle berechnet.

Die Berechnung basierend auf dem Datensatz von Mai 2020 bis Mai 2021 ergab eine rezente  $N_{eLD}$  für Niedersachsen von 86 Individuen (Konfidenzintervall 68 – 109 Individuen). Die Berechnung basierend auf dem Datensatz von Mai 2019 bis Mai 2021 ergab eine  $N_{eLD}$  von 80 Individuen (Konfidenzintervall 65 – 99 Individuen).

Die Berechnung der  $N_e$  von Teilpopulationen ist jedoch generell kritisch zu betrachten. Während die Ansätze  $N_{ei}$  und  $N_{eAV}$  für den Vergleich mit der MVP von 50/500 für isolierte Populationen grundsätzlich anwendbar sind, können bereits geringe Migrationsereignisse zu starken Verzerrungen der Schätzungen führen. Ryman et al. (2019) zeigten kürzlich, dass die  $N_{eLD}$  stark von der eigentlichen Zielsetzung einer verlässlichen Schätzung für  $N_e$  abweicht, wenn die betrachtete Population nicht isoliert ist. Immigrierende Individuen führen dabei zu einer Überschätzung von  $N_e$  (Wang et al. 2016). Die Berechnungen für Niedersachsen zeigen, dass eine Ausdehnung des Zeitraumes auf zwei Monitoringjahre (und damit eine Hinzunahme von 84 Individuen) zu einer geringeren  $N_{eLD}$  führt. Dies könnte dadurch erklärt werden, dass bei der höheren Anzahl an Individuen die immigrierten Individuen einen geringeren Einfluss auf die Schätzung ausüben und damit die Überschätzung der  $N_{eLD}$  geringer ausfällt. Eine Schätzung der  $N_{eLD}$  basierend auf zwei Monitoringjahren bringt jedoch andere Verzerrungen, da der Beprobungszeitraum mehrere Reproduktionszyklen einschließt. Die zentrale Voraussetzung der Isolation der betrachteten Population teilen viele Ansätze zur Schätzung der  $N_e$  (Wang 2016). Des Weiteren stellt sich die Frage nach der Aussagekraft einer rezenten  $N_e$ , wenn von zukünftigen Immigrationereignissen (und damit vermutlich einer Erhöhung der genetischen Diversität bzw. einer

Verringerung des Grades der Inzucht) ausgegangen werden kann. Ryman et al. (2019) schlussfolgern deshalb, dass aktuelle Schätzungen der  $N_e$  von Teilpopulationen basierend auf Zeitpunkten keinen verlässlichen Beitrag zur Betrachtung der MVP liefern können.

Im Kontext des bestehenden Austausches innerhalb der Zentraleuropäischen Wolfspopulation (Szewczyk et al. 2021) kann die Schätzung der  $N_e$  einer Teilpopulation deshalb nur bedingt Aufschluss über die langfristige Überlebenswahrscheinlichkeit liefern. Eine Schätzung von  $N_e$  (von  $N_{eI}$  und  $N_{eAV}$ ) für die gesamte Zentraleuropäische Wolfspopulation wird empfohlen, um in weiterer Folge Rückschlüsse auf den Anteil niedersächsischer Individuen anstellen zu können.

#### 4.6. AUSBLICK UND EMPFEHLUNGEN

Die Anzahl an Wolfsterritorien zeigt derzeit eine exponentielle Zunahme. Unter der vereinfachenden Annahme eines unveränderten Trends würde die von Kramer-Schadt et al. (2020) modellierte ökologische Tragfähigkeit wahrscheinlich bis 2030 erreicht werden. Die prognostizierte zukünftige Entwicklung der Territorien unter Verwendung von Modellen ist natürlich immer mit einer gewissen Unsicherheit behaftet. Insbesondere bei der Annäherung der Anzahl an Territorien an die ökologische Tragfähigkeit ist davon auszugehen, dass dichteabhängige Faktoren die Zunahme beeinflussen und die Modellannahmen verletzt wären. Sowohl vorhandene Literaturangaben (Fechter & Storch 2014, Kramer-Schadt et al. 2020), als auch die vorliegende Studie beziehen sich auf die ökologische Tragfähigkeit, wobei die sozioökonomische und die soziokulturelle Tragfähigkeit keine Berücksichtigung finden. Unabhängig von der Tragfähigkeit sollte das Zustandsraummodell zumindest in der näheren Zukunft valide Prognosen zulassen und es ist mit einer durchschnittlichen jährlichen Zunahme an Territorien im Bereich zwischen 23 und 40% zu rechnen.

Die durchgeführte Populationgefährdungsanalyse unterstreicht besonders die Relevanz der Mortalität für das generelle Bestandwachstum. Dabei zeigt sich einerseits die Abhängigkeit der Wachstumsrate von der Mortalitätsrate allgemein, andererseits wird deutlich, dass die Effekte der Mortalität zwischen den Lebensstadien variieren. Erhöhte Mortalitätsraten sind vor allem in den Lebensstadien der *Disperser* sowie der territorialen Tiere für das Bestandwachstum ausschlaggebend. Erhöhte Mortalitätsraten in diesen Lebensstadien beeinträchtigen das Bestandwachstum deutlich negativ. Die Mortalitätsrate ist dabei die Summe aller einzelner Faktoren, wobei abgesehen von natürlicher Sterblichkeit vor allem Verkehrsunfälle sowie legale Entnahmen und illegale Tötungen verursachend sind (Abbildung 9, Kapitel 2.5.3). Eine Erhöhung eines dieser Faktoren muss damit im Zusammenhang mit den anderen Mortalitätsursachen gesehen werden, um eine gesamte Mortalitätsrate für ein Lebensstadium zu erhalten. Erhöhte Mortalitätsraten in Zusammenhang mit weiteren Einflüssen (wie etwa Katastrophen) können in einer negativen Wachstumsrate (und

damit einem Abnehmen des Bestands) resultieren (siehe dazu die Szenarien 12a bis 12d).

Die Auswertung der genetischen Analysen zeigt die Bedeutung der Vernetzung von Beständen auf. Genfluss erlaubt für höhere genetische Diversität und wirkt Inzuchtproblematiken entgegen und erhöht damit die langfristige Überlebenswahrscheinlichkeit vernetzter Bestände. Managementmaßnahmen sollten demnach auf die Vernetzung von Beständen ausgerichtet sein, vor allem bei kleinen oder von äußeren Einflüssen beeinträchtigen Beständen. Vernetzung kann dabei durch verschiedenste Maßnahmen erreicht werden, welche von der Schaffung landschaftlicher Strukturen zur Förderung der Ausbreitung bis hin zur Reduktion von Barrieren und Widerständen reichen.

Anhand der Auswertungen der vorliegenden Studie wurden die Herausforderungen für ein zukünftiges Wolfsmanagement sichtbar. Wichtige Voraussetzung eines wissensbasierten Managements sind verlässliche und systematisch erhobene Datengrundlagen. Basierend auf Daten können Bestandsschätzungen schneller und konkreter angestellt werden und somit ein adaptives Management informieren. Innerhalb solcher Managementkonzepte werden PVAs regelmäßig durchgeführt und evaluiert, um stetig angepasst und weiterentwickelt zu werden. Ein Turnus wiederholter Analysen basierend auf aktuellen Daten aus dem Monitoring ermöglicht somit die frühzeitige Erkennung ungewollter Entwicklungen. Aus den Erfahrungen im Zuge der Erstellung der vorliegenden Populationsgefährdungsanalysen lassen sich folgende Empfehlung für das Wolfsmonitoring zum Zweck der Erstellung zukünftiger PVAs ableiten:

Die Rudelgröße sollte so häufig wie möglich (zumindest zweimal jährlich - im Sommer und im Winter) erhoben werden. Damit ist die Vergleichbarkeit zu anderen Ländern eher gegeben (Reinhardt et al. 2019).

Grundsätzlich bietet die Kombination von opportunistischen und systematischen Erhebungen viele Vorteile und reduziert das Risiko von Fehleinschätzungen (De Barba et al. 2010), weshalb weiterhin gleichzeitig verschiedene Monitoringmethoden angewendet werden sollten.

Die Wahrscheinlichkeit, Wölfe zu detektieren, wird durch ihr individuelles Verhalten beeinflusst und variiert zwischen verschiedenen Individuen. Eine Variabilität der Detektierwahrscheinlichkeit sollte bei Bestandsschätzungen unbedingt berücksichtigt werden, um Fehleinschätzungen zu reduzieren (Cubaynes et al. 2010). Da die Detektierwahrscheinlichkeit abhängig vom betriebenen Erhebungsaufwand ist, wird generell empfohlen, weiterhin sämtliche Monitoringaktivitäten tabellarisch und so genau wie möglich zu dokumentieren (inklusive Dauer, Methode und Ort).

Die Weiterführung des genetischen Monitorings ist sehr zu empfehlen. Proben sollten von allen verfügbaren Tieren entnommen und gelagert/aufgearbeitet werden. Von besonderem Nutzen kann eine intensivere periodische Erhebung (Beprobung besonders vieler Individuen im selben Jahr) im Abstand mehrerer Jahre sein, um

Analysen der genetischen Diversität und Populationsstruktur regelmäßig durchzuführen. Somit kann der Bestand genetisch beobachtet und etwaigen negativen Entwicklungen frühzeitig begegnet werden.

Zur besseren Parametrisierung der Dispersionsraten und damit einer möglichen Abschätzung der Vernetzung ist die internationale Angleichung der Datenbanken sicherlich empfehlenswert. Mit Hilfe von Daten aus Genotypisierungen können Individuen kostengünstig nachgewiesen werden. Jedoch entstehen durch die Wahl der Marker sowie labortechnische und -chemische Unterschiede in der Methodik leichte Differenzen zwischen den beauftragten Laboren. Die so erzeugten Daten sind nicht ohne einer initialen Angleichung vereinbar. Diese Angleichung kann beispielsweise anhand sogenannter allelischer Leitern passieren und ist, wenn etabliert, kostengünstig und effizient durchführbar. Die Entwicklung eines Systems zur Angleichung der Daten sowie der internationale Austausch von Daten ist im Sinne des Managements einer Zentraleuropäischen Wolfspopulation (Szewczyk et al. 2021) anzustreben (andere Beispiele siehe Reinhardt et al. 2013; Bischof et al. 2020) und durch das Cewolf Konsortium<sup>21</sup> (Belgien, Dänemark, Deutschland, Luxemburg, Niederlande, Österreich, Polen, Tschechien) bereits in Umsetzung.

Die Planungsebene des Wolfsmanagements nimmt sinnvollerweise auf größere räumliche Einheiten wie Bundesländer oder Staaten Bezug und berücksichtigt internationale Vorgaben. Die (potentielle) Durchführung der meisten Managementmaßnahmen findet allerdings zwangsweise auf lokaler oder regionaler Ebene statt. Ein zielorientiertes Management sollte daher an die vor Ort herrschenden Gegebenheiten angepasst sein und dabei die Wechselwirkungen mit größeren räumlichen Einheiten berücksichtigen. Um diese vielschichtigen Interaktionen bestmöglich einzuschätzen, sollten dynamische räumlich explizite Modellierungen forciert werden, die das zukünftige Wolfsmanagement informieren und bei der Planung von Maßnahmen unterstützen können. Kramer-Schadt et al. (2020) konnten in einer umfassenden Habitatmodellierung das Lebensraumpotential und die Kapazitätsgrenzen beschreiben. Aufbauend auf solchen Modellen können PVAs, räumlich expliziten Informationen aufgreifend, ausgeweitet und mit räumlichen Bezug berechnet werden.

Weiterführende Fragestellungen könnten dichteabhängige Faktoren genauer betrachten, um über Effekte von verschiedenen Wolfsdichten, Beuteverfügbarkeit und Populationsstruktur, oder auch altersspezifische Überlebensraten mehr zu erfahren (Cubaynes et al. 2014).

---

<sup>21</sup> Das CEwolf Konsortium | Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung

Die im Rahmen dieser Studie durchgeführten Analysen zum Wolfsbestand in Deutschland und speziell in Niedersachsen prognostizieren eine weitere Bestandszunahme. Dies stellt das bundes- und länderweite Wildtiermanagement sowie viele andere Personengruppen voraussichtlich auch in Zukunft vor diverse Herausforderungen. Das Autorenteam hofft, mit dieser wissenschaftlichen und werturteilsfreien Studie eine hilfreiche Grundlage für die Planung eines zielorientierten Wolfsmanagements bereitzustellen.

## **5. DANKSAGUNG**

Wir sind vielen Personen für Ihrer Mithilfe bei der Genese dieser Studie zum Dank verpflichtet, unter Ihnen vor allem (in alphabetischer Reihenfolge): Michael Bruford, Juliette Feraille, Nicola Georgy, Jannis Göttling, Dries Kuijper, Bob Lacy, Scott Mills, Carsten Nowak, Raoul Reding, Frank Zachos. Wir danken den Auftraggebern für die gute Zusammenarbeit und Stefan Nilles, Melvin Marius Raabe, Hans-Jörg Schrader und Vanessa Schulze für den konstruktiven Austausch.

## 6. LITERATUR

- Adams LG, Stephenson RO, Dale BW, Ahgook RT, Demma DJ (2008) Population dynamics and harvest characteristics of wolves in the Central Brooks Range, Alaska. *Wildlife Monographs* 170: 1–25, doi: 10.2193/2008-012
- Andersen LW, Harms V, Caniglia R, Czarnomska SD, Fabbri E, Jędrzejewska B, Kluth G, Madsen AB, Nowak C, Pertoldi C, Randi E, Reinhardt I, Stronen AV (2015) Long-distance dispersal of a wolf, *Canis lupus*, in northwestern Europe. *Mammal Research* 60(2): 163–168, doi: 10.1007/s13364-015-0220-6
- Allendorf FW, Luikart G, Aitken SN (2013) Conservation and the Genetics of Populations, 2nd ed. Wiley-Blackwell, Chichester, UK, 624 pp
- Akesson M, Liberg O, Sand H, Wabakken P, Bensch S, Flagstad O (2016) Genetic rescue in a severely inbred wolf population. *Molecular Ecology* 25(19): 4745–4756, doi: 10.1111/mec.13797
- Aspi J, Roininen E, Kiiskilä J, Ruokonen M, Kojola I, Bljudnik L, Danilov P, Heikkinen S, Pulliainen E (2009) Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland. *Conservation Genetics* 10(4): 815–826
- Bauduin S, Grente O, Santostasi NL, 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(January): 109209, doi: 10.1016/j.ecolmodel.2020.109209
- Baquero SO (2019) ggsn: North Symbols and Scale Bars for Maps Created with ggplot2 or ggmap
- Beaufort F de (1987) Le loup en France: éléments d'écologie historique. *Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères Encyclopédie des Carnivores en France* 43(21): 1986
- Bischof R, Milleret C, Dupont P, Chipperfield J, Tourani M, Ordiz A, Valpine P de, Turek D, Andrew Royle J, Gimenez O, Flagstad Ø, Akesson M, Svensson L, Brøseth H, Kindberg J (2020) Estimating and forecasting spatial population dynamics of apex predators using transnational genetic monitoring. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117(48): 30531–30538, doi: 10.1073/pnas.2011383117
- Blanco JC, Cortéz Y (2007) Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *Journal of Zoology* 273: 114–124
- Boyd D, Pletscher DH (1999) Characteristics of dispersal in a colonizing wolf population in the Central Rocky Mountains. *J Wildl Manag* 63:1094–1108
- Bruford MW (2015) Additional Population Viability Analysis of the Scandinavian Wolf Population. 76 pp
- Bull J (2006) A population viability analysis for wolves in Norway under different management regimes. September 2006, 72
- Caniglia R, Fabbri E, Cubaynes S, Gimenez O, Lebreton JD, Randi E (2012) An improved procedure to estimate wolf abundance using non-invasive genetic sampling and capture-recapture mixture models. *Conservation Genetics* 13(1): 53–64, doi: 10.1007/s10592-011-0266-1

- 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): 41–49, doi: 10.1644/13-MAMM-A-039
- Carroll C, Fredrickson RJ, Lacy RC (2014) Developing metapopulation connectivity criteria from genetic and habitat data to recover the endangered Mexican Wolf. *Conservation Biology* 28(1): 76–86, doi: 10.1111/cobi.12156
- Carroll C, Lacy RC, Fredrickson RJ, Rohlf DJ, Hendricks SA, Phillips MK (2019) Biological and Sociopolitical Sources of Uncertainty in Population Viability Analysis for Endangered Species Recovery Planning. *Scientific Reports* 9(1) Springer US, 1–12, doi: 10.1038/s41598-019-45032-2
- Ciucci P, Reggioni W, Maiorano L, Boitani L (2009) Long-distance dispersal of a rescued wolf from the northern Apennines to the western Alps. *Journal of Wildlife Management* 73: 1300–1306, doi: 10.2193/2008-510
- Crook SE & Paulus G (2016) An Agent-Based Model for Exploring Wolf Recolonization in Austria. *GI\_Forum*, 2, 3–19, doi: 10.1553/giscience2016\_02\_s3
- Chapron G, Arlettaz R (2006) Using models to manage carnivores. *Science* 314, 1682-1683
- Chapron G, Andrén H, Sand H, Liberg O (2012) Demographic Viability of the Scandinavian Wolf Population. *A report to Naturvårdsverket from SKANDULV*: 1–56
- Chapron G, Legendre S, Ferrière R, Clobert J, Haight RG (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
- Coulson T, Mace GM, Hudson E, Possingham H (2001) The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 16(5): 219–221, doi: 10.1016/S0169-5347(01)02137-1
- Cubaynes S, Macnulty DR, Stahler DR, Quimby KA, Smith DW, Coulson T (2014) Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves (*Canis lupus*). *Journal of Animal Ecology* 83(6): 1344–1356, doi: 10.1111/1365-2656.12238
- De Barba M, Waits LP, Genovesi P, Randi E, Chirichella R, Cetto E (2010) Comparing opportunistic and systematic sampling methods for non-invasive genetic monitoring of a small translocated brown bear population. *Journal of Applied Ecology* 47(1): 172–181, doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01752.x
- de Valpine P, Turek D, Paciorek CJ, Anderson-Bergman C, Lang DT, Bodik R (2017) Programming with Models: Writing Statistical Algorithms for General Model Structures With NIMBLE. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 26(2), 403–413, doi: 10.1080/10618600.2016.1172487
- de Valpine, P, Paciorek C, Turek D, Michaud N, Anderson-Bergman C, Obermeyer F, Wehrhahn Cortes C, Rodriguez A, Temple Lang D, Paganin S (2021) *nimble: MCMC, Particle Filtering, and Programmable Hierarchical Modeling*. <https://cran.r-project.org/package=nimble>
- Do C, Waples RS, Peel D, et al (2014) NeEstimator v2: Re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size ( $N_e$ ) from genetic data. *Mol Ecol Resour* 14:209–214, doi.org/10.1111/1755-0998.12157

- Drechsler M, Burgman MA, Menkhorst PW (1998) Uncertainty in population dynamics and its consequences for the management of the Orange-Bellied Parrot *Neophema chrysogaster*. *Biol Conserv* 84: 269–281
- Duchamp C, Chapron G, Gimenez O, Robert A, Sarrazin F, Beudels-Jamar R, Maho Y Le (2017) Expertise scientifique collective sur le devenir de la population de loups en France - Demarche dévaluation perspective a l'horizon 2024/2030 et viabilité a long term sous la coordination ONCFS-MNHN. 2017, 92 pp
- Ellner SP, Fieberg J, Ludwig D, Wilcox C, Ellner SP, Fieberg J, Ludwig D, Wilcox C (2016) Emerging Issues in Population Viability Analysis. *Conservation Biology* 16(1): 7-19
- Fechter D, Storch I (2014) How many wolves (*Canis lupus*) fit into Germany? The role of assumptions in predictive rule-based habitat models for habitat generalists. *PLoS ONE* doi: 10.1371/journal.pone.0101798
- Flather CH, Hayward GD, Beissinger SR, Stephens PA (2011) Minimum viable populations: Is there a “magic number” for conservation practitioners? *Trends in Ecology and Evolution* 26(6): 307–316, doi: 10.1016/j.tree.2011.03.001
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2010) Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge
- Frankham R, Bradshaw CJA, Brook BW (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 IR (1980) Evolutionary change in small populations. In: Soule ME, Wilcox B (eds) Conservation biology: An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA, pp 135–149
- forsa (2021) Wölfe in Deutschland 2021. *Politik- und Sozialforschung GmbH*
- Fuller TK (1989) Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105: 3–41
- Fuller TK, Mech LD, Cochrane JF (2003) Wolf population dynamics. *USGS Northern Prairie Wildlife Research Center (2003)* (January 2003) 161-191 pp
- Gese EM, Mech LD (1991) Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969–1989, *Canadian Journal of Zoology* 69: 2946–2955
- Goudet J (2005) HIERFSTAT, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. *Molecular Ecology Notes* 5: 184–186, doi: 10.1111/j.1471-8278.2004.00828.x
- Haight RG, Mech LD (1997) Computer Simulation of Vasectomy for Wolf Control, *The Journal of Wildlife Management* 61(4): 1023–1031
- Henry L, Wickham H (2020) purrr: Functional Programming Tools
- Hijmans RJ (2019) geosphere: Spherical Trigonometry
- Hindrikson M, Remm J, Pilot M, Godinho R, Stronen AV, Baltrūnaitė L, Czarnomska SD, Leonard JA, Randi E, Nowak C, Åkesson M, López-Bao JV, Álvares F, Llaneza L, Echegaray J, Vilà C, Ozolins J, Rungis D, Aspi J, Paule L, Skrbinšek T, Saarma U (2017) Wolf population genetics in Europe: a systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management. *Biological Reviews* 92(3): 1601–1629, doi: 10.1111/brv.12298
- Jamieson IG, Allendorf FW (2012) How does the 50/500 rule apply to MVPs? *Trends Ecol*

*Evol* 27:578–584. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.001>

- Jansson E, Ruokonen M, Kojola I, Aspi J (2012) Rise and fall of a wolf population: genetic diversity and structure during recovery, rapid expansion and drastic decline. *Molecular Ecology* 21(21): 5178–5193, doi: 10.1111/mec.12010
- Jarusch 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*, doi: 10.1038/s41437-021-00429-6
- Jędrzejewski W, Jędrzejewska B, Zawadzka B, Borowik T, Nowak S, Mysłajek RW (2008) Habitat suitability model for Polish wolves based on long-term national census. *Animal Conservation* 11(5): 377–390, doi: 10.1111/j.1469-1795.2008.00193.x
- Jombart T (2008) adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24(11): 1403–1405, doi: 10.1093/bioinformatics/btn129
- Jombart T, Ahmed I (2011) adegenet 1.3-1: New tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics* 27(21): 3070–3071, doi: 10.1093/bioinformatics/btr521
- Kramer-Schadt S, Wenzler M, Gras P, Knauer F (2020) Habitatmodellierung und Abschätzung der potenziellen Anzahl von Wolfsterritorien in Deutschland. *BfN-Skripten* 552, 1-30
- Kaczensky P, Kluth G, Knauer F, Rauer G, Ilka R, Wotschikowsky U (2009) Monitoring von Großraubtieren in Deutschland Monitoring von Großraubtieren in Deutschland. *BfN-Skripten* 251, 1-86
- Kaczensky P, Chapron G, Arx M. von Huber D, Andrén H, Linell, J (2012). Status, management and distribution of large carnivores – bear, lynx, wolf & wolverine – in Europe 2. European Commission, 1–72
- Kéry M & Schaub M (2011) *Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective*. Academic Press
- Kojola I, Aspi J, Hakala A, Heikkinen 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
- Lacy RC, Miller PS, Traylor-Holzer K (2015) An Overview of Population Viability Analysis Using VORTEX. *Vortex 10 User's Manual 19 January 2015 update IUCN SSC Conservation Breeding Specialist Group, and Chicago Zoological Society, Apple Valley, Minnesota, USA*
- Lacy R & Pollak J (2021) Vortex: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 10.5.5. Brookfield, Illinois, USA, 2021
- Laikre L & Ryman N (1991) Inbreeding Depression in a Captive Wolf (*Canis lupus*) Population. *Conservation Biology* 5: 33-40, doi: 10.1111/j.1523-1739.1991.tb00385.x
- 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, 85
- Lovari S, Sforzi A, Scala C, Fico R (2007) Mortality parameters of the wolf in Italy: Does the wolf keep himself from the door? *Journal of Zoology* 272(2): 117–124, doi: 10.1111/j.1469-7998.2006.00260.x
- Lucchini V, Galov A, Randi E (2004) Evidence of genetic distinction and long-term population

- decline in wolves (*Canis lupus*) in the Italian Apennines. *Molecular Ecology* 13(3): 523–536, doi: 10.1046/j.1365-294X.2004.02077.x
- Marescot L, Gimenez O, Duchamp C, Marboutin E, Chapron G (2012) Reducing matrix population models with application to social animal species. *Ecological Modelling* 232: 91–96, doi: 10.1016/j.ecolmodel.2012.02.017
- Marucco F, Pletscher DH, Boitani L, Schwartz MK, Pilgrim KL, Lebreton JD (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
- Marucco F, McIntire EJB (2010) Predicting spatio-temporal recolonization of large carnivore populations and livestock depredation risk: Wolves in the Italian Alps. *Journal of Applied Ecology* 47(4): 789–798, doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01831.x
- Malick M. (2019) Codatools, Github: <https://github.com/michaelmalick/r-codatools/blob/master/DESCRIPTION>
- McClintock BT, Langrock R, Gimenez O, Cam E, Borchers DL, Glennie R, Patterson TA (2020). Uncovering ecological state dynamics with hidden Markov models. *Ecology Letters* 23(12): 1878–1903, doi: 10.1111/ele.13610
- Mech LD (1989) Wolf population survival in an area of high road density. *American Midland Naturalist* 121: 387–389
- Mech LD, Boitani L (2003) *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*.
- Miller DH, Jensen AL, Hammill JH (2002) Density dependent matrix model for gray wolf population projection. *Ecological Modelling* 151(2–3): 271–278, doi: 10.1016/S0304-3800(01)00493-8
- Miller P (2017) Population viability analysis for the Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*): Integrating wild and captive populations in a metapopulation risk assessment model for recovery planning, *Report for the U.S. Fish and Wildlife Services*
- Nakamura M, Rio-Maior H, Godinho R, Petrucci-Fonseca F, Álvares F (2021) Source-sink dynamics promote wolf persistence in human-modified landscapes: Insights from long-term monitoring. *Biological Conservation* 256(February), doi: 10.1016/j.biocon.2021.109075
- Naturvårdsverket (2015) Bilagor till Delredovisning av regeringsuppdraget att utreda gynnsam bevarandestatus för varg (M2015/1573/Nm). Stockholm, 2015
- Nilsson T (2003) Integrating effects of hunting policy, catastrophic events, and inbreeding depression, in PVA simulation: The Scandinavian wolf population as an example. *Biological Conservation* 115(2): 227–239, doi: 10.1016/S0006-3207(03)00120-4
- Nowak S & Mysłajek RW (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 RW (2020) Recovery of wolves and their ecology in Western Poland. *ifaw - international Fund for Animal Welfare* (September): 1–11
- Nowak S, Mysłajek RW, Szewczyk M, Tomczak P, Borowik T, Jędrzejewska B (2017) Sedentary but not dispersing wolves *Canis lupus* recolonizing western Poland (2001–2016) conform to the predictions of a habitat suitability model. *Diversity and Distributions* 23(11): 1353–1364, doi: 10.1111/ddi.12621
- O’Grady JJ, Brook BW, Reed DH, Ballou JD, Tonkyn DW, Frankham R (2006) Realistic

- levels of inbreeding depression strongly affect extinction risk in wild populations. *Biological Conservation* 133(1): 42–51, doi: 10.1016/j.biocon.2006.05.016
- Pacioni C & Mayer FW (2017) vortexR: an R package for post Vortex simulation analysis. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 1477–1481
- Patterson BR, Murray DL (2008) Flawed population viability analysis can result in misleading population assessment: A case study for wolves in Algonquin park, Canada. *Biological Conservation* 141(3): 669–680, doi: 10.1016/j.biocon.2007.12.010
- Peakall R, Smouse PE (2006) GenAIEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6(1): 288–295, doi: 10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x
- Peakall R, Smouse PE (2012) GenAIEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research - an update. *Bioinformatics* 28(19): 2537–2539, doi: 10.1093/bioinformatics/bts460
- Pebesma E (2018) Simple features for R: Standardized support for spatial vector data. *R Journal* 10(1): 439–446, doi: 10.32614/rj-2018-009
- Plummer M, Best N, Cowles K, Vines K (2006) CODA: Convergence Diagnosis and Output Analysis for MCMC. *R News*, 6(1), 7–11, <https://journal.r-project.org/archive/>
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ražen N, Brugnoli A, Castagna C, Groff C, Kaczensky P, Kljun F, Knauer F, Kos I, Krofel M, Luštrik R, Majić A, Rauer G, Righetti D, Potočnik H (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
- Peakall R, Smouse PE (2006) GenAIEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6(1): 288–295, doi: 10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x
- Peakall R, Smouse PE (2012) GenAIEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research - an update. *Bioinformatics* 28(19): 2537–2539, doi: 10.1093/bioinformatics/bts460
- Recio RM, Singer A, Wabakken P, Sand H (2020) Agent-based models predict patterns and identify constraints of large carnivore recolonizations, a case study of wolves in Scandinavia. *Biological Conservation* 251(May): 108752, doi: 10.1016/j.biocon.2020.108752
- Reed DH, O’Grady JJ, Ballou JD, Frankham R (2003) The frequency and severity of catastrophic die-offs in vertebrates. *Animal Conservation* 6(2): 109–114, doi: 10.1017/S1367943003003147
- Reding R (2021) Wölfe in Niedersachsen - Bericht der Landesjägerschaft Niedersachsen e.V. zum Wolfsmonitoring. Monitoringjahr 2019/2020
- Reinhardt I, Kaczensky P, Knauer F, Rauer G, Kluth G, Wölfl S, Reinhardt I, Knauer F (2015) Monitoring von Wolf, Luchs und Bär in Deutschland, Volume 413. 1–115
- Reinhardt I, Kluth G (2007) Leben mit Wölfen - Leitfaden für den Umgang mit einer konflikträchtigen Tierart in Deutschland. *BfN-Skripten* 201, 21–33
- Reinhardt I, Kluth G, Nowak S, Mysłajek RW (2013) A review of wolf management in Poland and Germany with recommendations for future transboundary collaboration. *BfN-*

Skripten 356, 1–115

- Reinhardt I, Kluth G (2015) Untersuchungen zum Raum-Zeitverhalten und zur Abwanderung von Wölfen in Sachsen. *Endbericht Projekt "Wanderwolf" (2012 - 2014)*, 1-51
- Reinhardt I, Kaczensky P, Knauer F, Rauer G, Kluth G, Wölfl S, Reinhardt I, Knauer F (2015) Monitoring von Wolf, Luchs und Bär in Deutschland, *BfN-Skripten* 413, 1–115
- Reinhardt I, Kluth G, Nowak C, Szentiks CA, Krone O, Ansorge H, Mueller T (2019) Military training areas facilitate the recolonization of wolves in Germany. *Conservation Letters* (January): 1–7, doi: 10.1111/conl.12635
- Reinhardt I, Kluth G, Collet S, Szentiks CA (2020) Wölfe in Deutschland - Statusbericht 2019/20. *DBBW Dokumentations- und Beratungsstelle des Bundes zum Thema Wolf*, 1–32
- Romański M, Szewczyk M, Niedźwiecka N, Nowak S, Mysłajek RW (2018) Monitoring Wilków (*Canis Lupus*) Z Wykorzystaniem Fotopułapek I Analiz Genetycznych W Wigierskim Parku Narodowym, 2013-2017. *Przegląd Przyrodniczy* 1: 78–95
- Ryman N, Laikre L, Hössjer O (2019) Do estimates of contemporary effective population size tell us what we want to know? *Mol Ecol* 28:1904–1918. <https://doi.org/10.1111/mec.15027>
- Santostasi NL, Ciucci P, Bearzi G, Bonizzoni S, Gimenez O (2020) Assessing the dynamics of hybridization through a matrix modelling approach. *Ecological Modelling* 431: 109120, doi: 10.1016/j.ecolmodel.2020.109120
- Schoof N, Reif A, Luick R, Jedicke E, Kämmer G, Metzner J (2021) The wolf in germany – challenges for pasture-based livestock management and practical nature conservation. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 53(1): 10–19, doi: 10.1399/NuL.2021.01.01
- Szewczyk M, Nowak C, Hulva P, Mergeay J, Stronen A V, Bolfíková BČ, Czarnomska SD, Diserens TA, Fenchuk V, Figura M, Groot A de, Haidt A, Hansen MM, Jansman H, Kluth G, Kwiatkowska I, Lubińska K, Michaux JR, Niedźwiecka N, Nowak S, Olsen K, Reinhardt I, Romański M, Schley L, Smith S, Špinkytė-Bačkaitienė R, Stachyra P, Stępniaś KM, Sunde P, Thomsen PF, Zwijacz-Kozica T, Mysłajek RW (2021) Genetic support for the current discrete conservation unit of the Central European wolf population. *Wildlife Biology* 2021(2), doi: 10.2981/wlb.00809
- Sidorovich VE, Stolyarov VP, Vorobei NN, 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
- Sidorovich V, Rotenko I (2019) Reproduction biology in grey wolves *Canis lupus* in Belarus: Common beliefs versus reality, 2nd ed. (1) 224 pp
- Smith DW, Bangs EE, Oakleaf JK, Mack C, Fontaine J, Boyd D et al. (2010) Survival of colonizing wolves in the northern Rocky Mountains of the United States, 1982–2004. *The Journal of Wildlife Management* 74: 620–634
- Šuba J, Žunna A, Bagrade G, Done G, Lūkins M, Ornicāns A, Pilāte D, Stepanova A, Ozoliņš J (2021) Closer to carrying capacity: Analysis of the internal demographic structure associated with the management and density dependence of a controlled wolf population in Latvia. *Sustainability* 13: 9783, doi: 10.3390/su13179783
- Sunde P, Collet S, Nowak C, Thomsen PF, Hansen MM, Schulz B, Matzen J, Michler FU, 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): 1–10, doi: 10.1111/conl.12812
- Viola P, Adriani S, Rossi CM, Franceschini C, Primi R, Apollonio M, Amici A (2021) Anthropogenic and environmental factors determining local favourable conditions for wolves during the cold season. *Animals* 11(7), doi: 10.3390/ani11071895
- 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, 710-725
- Wang J (2016) A comparison of single-sample estimators of effective population sizes from genetic marker data. *Mol Ecol* 25:4692–4711. <https://doi.org/10.1111/mec.13725>
- Wang J, Santiago E, Caballero A (2016) Prediction and estimation of effective population size. *Heredity* (Edinb) 117:193–206. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.43>
- Web NF, Allen JR, Merrill EH (2011) Demography of a harvested population of wolves (*Canis lupus*) in west-central Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 89, 744–752
- Whittaker JC, Harbord RM, Boxall N, Mackay I, Dawson G, Sibly RM (2003) Likelihood-based estimation of microsatellite mutation rates. *Genetics* 164(2): 781–787, doi: 10.1093/genetics/164.2.781
- Wickham H (2016) ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York.
- Wickham H (2021) tidy: Tidy Messy Data
- Wickham H, Chang W, Henry L, Pedersen TL, Takahashi K, Wilke C, Woo K, Yutani H, Dunnington D (2021a) ggplot2: Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics
- Wickham H, François R, Henry L, Müller K (2021b) dplyr: A Grammar of Data Manipulation.
- Wikenros C, Gicquel M, Zimmermann B, Flagstad Ø, Åkesson M (2021) Age at first reproduction in wolves: different patterns of density dependence for females and males. *Proc R Soc B* 288, <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0207>
- Wilke CO (2020) cowplot: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for ggplot2.
- Youngflesh C (2018) MCMCvis: Tools to visualize, manipulate, and summarize MCMC output. *Journal of Open Source Software*, 3(24): 640, doi: 10.21105/joss.00640
- Zhang XD (2007) A pair of new statistical parameters for quality control in RNA interference high-throughput screening assays. *Genomics* 89:552-561