

L. David Mech¹:

Alpha-Status, Dominanz und Arbeitsteilung in Wolfsrudeln (*Canis lupus*), 1999

aus: Canadian Journal of Zoology 77: 1196-1203.

Quelle: Jamestown, ND: Northern Prairie Wildlife Research Center Homepage
<http://www.npwrc.usgs.gov/resource/2000/alstat/alstat.htm> (Version 15/05/2000)

Übersetzung: Mag. Heidrun Krisa, Zoologin

Zusammenfassung

Das vorherrschende Bild von einem Wolfsrudel (*Canis lupus*) ist das von einer Gruppe von Individuen, die ständig um Dominanz konkurrieren aber dabei vom sog. „Alpha“-Paar, dem Alpha-Männchen und dem Alpha-Weibchen, unter Kontrolle gehalten werden. Die meisten Untersuchungen über das soziale Kräftespiel bei Wolfsrudeln wurden jedoch an unnatürlichen Zusammenstellungen gefangener Wölfe durchgeführt. In diesem Artikel beschreibe ich die soziale Ordnung eines Wolfsrudels, wie sie in der Natur vorkommt. Ich diskutiere das Alpha-Konzept, soziale Dominanz und Unterwerfung und lege Daten über genaue Beziehungen zwischen Mitgliedern freilebender Rudel vor, die auf einer Literaturübersicht sowie 13 Beobachtungssommern an Wölfen auf Ellesmere Island, Northwest Territories, Kanada, basieren. **Ich komme zu dem Schluss, dass das typische Wolfsrudel eine Familie ist, in der die erwachsenen Elterntiere die Aktivitäten der Gruppe über ein System der Arbeitsteilung anführen.** Dabei überwiegen beim Weibchen hauptsächlich Tätigkeiten wie die Betreuung und die Verteidigung der Welpen, während sich das Männchen vorrangig dem Jagen, der Futtermittellieferung und den damit verbundenen Wanderungen widmet.

¹ Biological Resources Division, U. S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, 8711 37th Street SE, Jamestown, ND 58401-7317, U.S.A.
Anschrift des Verfassers: U.S. Geological Survey Gabbert Raptor Center, 1920 Fitch Street, University of Minnesota, St. Paul, MN 55108, U.S.A.
e-mail: Mechx002@tc.umn.edu

Einleitung

Wolfsrudel (*Canis lupus*) wurden immer wieder als beispielhaft bei der Beschreibung von Verhaltensbeziehungen unter Mitgliedern sozialer Gruppen hingestellt. Das Thema der sozialen Dominanz und des Alpha-Status gewann beachtliche Berühmtheit (Schenkel 1947; Rabb et al. 1967; Fox 1971b; Zimen 1975, 1982). Das vorherrschende Bild von einem Wolfsrudel ist das von einer Gruppe von Individuen, die ständig um Dominanz konkurrieren aber dabei vom sog. „Alpha“-Paar, dem Alpha-Männchen und dem Alpha-Weibchen, unter Kontrolle gehalten werden (Murie 1944; Mech 1966, 1970; Haber 1977; Peterson 1977).

Die meisten Untersuchungen über das soziale Kräftespiel bei Wolfsrudeln wurden jedoch an Wölfen in Gefangenschaft durchgeführt. Diese in Gefangenschaft lebenden Rudel wurden üblicherweise durch eine Zusammenstellung von Wölfen verschiedener Herkunft gebildet und konnten sich nach Lust und Laune vermehren (Schenkel 1947; Rabb et al. 1967; Zimen 1975, 1982). Diese Haltung spiegelte offenbar die Ansicht wieder, dass in freier Wildbahn „die Rudelbildung mit Winterbeginn stattfindet“ (Schenkel 1947), woraus geschlossen wurde, dass es sich dabei um jährliche Zusammenschlüsse unabhängiger Wölfe handelte. (Schenkel zog immerhin die Möglichkeit in Betracht, dass es sich bei einem Rudel um eine Familie handeln konnte, wie schon Murie (1944) berichtet hatte, allerdings nur in einer Fußnote.)

Bei den in Gefangenschaft gehaltenen Rudeln formierten die einander fremden Wölfe Dominanzhierarchien mit Alpha-, Beta- und Omegatieren etc. Bei derartigen Ansammlungen sind diese Dominanzbezeichnungen wahrscheinlich auch zutreffend; die meisten Arten würden sich ähnlich verhalten, wenn sie in dieser Form in Gefangenschaft zusammengewürfelt werden.

In der Natur ist das Wolfsrudel aber keine derartige Ansammlung. Vielmehr handelt es sich für gewöhnlich um eine Familie (Murie 1944; Young and Goldman 1944; Mech 1979, 1988; Clark 1971; Haber 1977), die sich aus einem Elternpaar und dessen Jungen der letzten ein bis drei Jahre zusammensetzt. Manchmal besteht ein Rudel auch aus zwei oder drei solcher Familien (Murie 1944; Haber 1977; Mech et al. 1998).

Gelegentlich wird ein nicht verwandter Wolf von einem Rudel adoptiert (Van Ballenberghe 1983; Lehman et al. 1992; Mech et al. 1998), es wird ein Verwandter von einem der Elterntiere aufgenommen (Mech and Nelson 1990), oder ein totes Elterntier wird von einem Wolf außerhalb des Rudels ersetzt (Rothman and Mech 1979; Fritts and Mech 1981), wobei dann unter Umständen ein Junges dieses Neulings sein Elterntier ersetzt und sich mit seinem/seiner „Stiefvater/Stiefmutter“ verpaart (Fritts and Mech 1981; Mech and Hertel 1983).

Allerdings sind diese Varianten Ausnahmen, und auch in diesen Situationen besteht das Rudel aus einem Elternpaar und dessen Jungen (Mech 1970; Rothman and Mech 1979; Fritts and Mech 1981; Mech and Hertel 1983; Peterson et al. 1984). Das Rudel fungiert als Einheit über das ganze Jahr (Mech 1970, 1988, 1995b) hindurch.

Wenn die Jungen heranwachsen, entfernen sie sich eventuell schon mit 9 Monaten vom Rudel (Fritts and Mech 1981; Messier 1985; Mech 1987; Fuller 1989; Gese and Mech 1991). Die meisten verlassen das Rudel im Alter von 1-2 Jahren, und nur einige wenige verbleiben über das 3. Lebensjahr hinaus beim Rudel (Mech et al. 1998). Demgemäß bilden die jungen Mitglieder einen zeitlich begrenzten Teil der meisten Rudel, und die einzigen dauerhaften Mitglieder sind die Elterntiere. Im Gegensatz dazu schließen Gefangenschaftsrudel oft Mitglieder ein, die über viele Jahre hinweg gezwungen werden zusammenzubleiben (Rabb et al. 1967; Zimen 1982; Fentress et al. 1987).

Der Versuch, Information über das Verhalten künstlich zusammengesetzter und nicht verwandter Gefangenschaftswölfe auf die Familienstrukturen natürlicher Rudel zu übertragen, führte zu beträchtlicher Verwirrung. Eine derartige Vorgehensweise ist analog zum Versuch zu sehen, Rückschlüsse auf menschliche Familienstrukturen durch die Beobachtung von Menschen in Flüchtlingslagern zu ziehen. Das Konzept des Alpha-Wolfes als „Oberwolf“, der eine Gruppe gleichaltriger Artgenossen beherrscht (Schenkel 1947; Rabb et

al. 1967; Fox 1971a; Zimen 1975, 1982; Lockwood 1979; van Hooff et al. 1987) ist besonders irreführend.

Da Wölfe sehr lange verfolgt wurden, (Young and Goldman 1944), war es schwierig, sie in freier Wildbahn zu beobachten (Mech 1974), weshalb Information über die sozialen Wechselwirkungen bei freilebenden Wolfsrudeln nur langsam anwuchs. Es ist wenig über die Wechselwirkungen zwischen verpaarten Männchen und Weibchen unter natürlichen Bedingungen, über die Rolle jedes einzelnen im Rudel und über die Auswirkung von Dominanz auf diese Beziehungsmuster bekannt.

Ein paar Leute beobachteten das Sozialverhalten wilder Wölfe in der Nähe von Wurfhöhlen, Murie (1944) schrieb einen anekdotenhaften Bericht darüber. Clark (1971) präsentierte in einer unveröffentlichten Dissertation nur eine quantifizierende Zusammenfassung der hierarchischen Rudelbeziehungen, und Haber (1977) beschrieb seine Interpretation über die soziale Hierarchie eines Rudels lieferte aber keinerlei unterstützende Beweise. Somit hat noch niemand die hierarchischen Beziehungen eines wilden Wolfsrudels quantifiziert.

Ich versuche in diesem Artikel, die soziale Ordnung natürlicher Wolfsrudel aufzuklären und unser Wissen über das soziale Kräftespiel in Wolfsrudeln durch die Diskussion des Alpha-Konzepts und sozialer Dominanz und durch die Präsentation von Information über die Dominanzbeziehungen bei Mitgliedern freilebender Rudel voranzutreiben.

Methoden

Diese Studie wurde während der Sommer 1986 bis 1998 auf Ellesmere Island, Northwest Territories, Kanada (80° N, 86° W) durchgeführt. Die Wölfe jagen dort Arktische Hasen (*Lepus arcticus*), Moschusochsen (*Ovibos moschatus*) und Peary Karibu (*Rangifer tarandus pearyi*) und leben weit genug entfernt von Ausbeutung und Verfolgung durch den Menschen, sodass sie gegenüber Beobachtern relativ wenig Scheu zeigen (Mech 1988, 1995a). 1986 gewöhnte ich dort ein Wolfsrudel an meine Gegenwart und führte diese Gewöhnung jeden Sommer fort. Das Rudel suchte jeden Sommer das gleiche Gebiet auf und nützte in etwa die gleichen Wurfhöhlen. Die Gewöhnung erlaubte mir und einem Assistenten, jeden Tag mit den Wölfen zu verbringen, sie individuell zu erkennen und sie regelmäßig aus einer Entfernung von nur 1 m zu beobachten (Mech 1988, 1995a; National Geographic Society 1988).

Wir notierten jedes Mal, wenn sich ein Wolf einem anderen mittels Körpersprache unterwarf. Für gewöhnlich war diese Ehrerbietung durch ein an das dominante Tier gerichtete „Schnauzen-lecken“ in Form der „aktiven Unterwerfungspose“ gekennzeichnet (Fig. 5 in Schenkel 1967), ähnlich wie von Darwin (1877) für Haushunde beschrieben. Dieses Verhalten wurde oft gezeigt, wenn ein Tier nach der Jagd zur Wurfhöhle zurückkehrte, und manchmal würgte das zurückgekehrte Individuum dem bettelten Wolf Futter hervor (Mech 1988; Mech et al. 1999). Ebenfalls festgehalten wurden Verhaltensweisen wie das „Über-die-Schnauze-Beißen“ (engl. „pinning“) oder die passive Unterwerfung (Schenkel 1967), bei der der dominante Wolf den anderen bedrohte, woraufhin dieser am Boden kroch, das „Darüberstehen“ (engl. „standing over“), bei dem ein Wolf über einem anderen stand, der meist gleichgültig am Boden lag und in ein paar Fällen auch die Genitalien des anderen beschnüffelte. Ich betrachtete das „Darüberstehen“ nicht als Dominanzgeste (Mech 2001). Das folgende Kapitel ist eine Zusammenfassung von Allgemeinwissen, das in den vorher angesprochenen Literaturstellen dokumentiert ist, ergänzt mit neuen quantifizierten Erkenntnissen.

Ergebnisse und Diskussion

unterteilt in

- Alpha-Status
- Dominanz und Unterwerfung bei Rudelmitgliedern
- Dominanz zwischen dem verpaarten Männchen und Weibchen
- Schlussfolgerungen

Alpha-Status

Die Bezeichnung „Alpha“ bedeutet in einer Art Hierarchie hochrangig, das heißt, ein Alpha-Wolf ist per definitionem der Wolf an der höchsten Rangposition. Da bei Gefangenschaftswölfen eine männliche und eine weibliche Hierarchie existiert, gibt es auch ein Alpha-Männchen und ein Alpha-Weibchen (Schenkel 1947). Die Art und Weise wie der Alpha-Status historisch gesehen wurde, wird in Studien belegt, in denen versucht wurde, schon in den Würfen von in Gefangenschaft geborenen Wolfswelpen zukünftige Alphas zu erkennen. Zum Beispiel wurde die Hypothese aufgestellt, dass sich „die emotionale Reaktivität des dominanten Wolfswelpen, dem *möglichen* Alphas des Rudels, messbar von jener untergeordneter Individuen unterscheiden könnte“ und dass „es daher möglich wäre, die Eigenschaften des Temperamentes oder der emotionalen Reaktivität von *möglichen* Alphas bzw. Rudelführern und Rangniedereren zu erkennen“ (Fox 1971b, S.299). Überdies „scheint es unter normalen Bedingungen unwahrscheinlich, dass schüchterne, niederrangige Wölfe Nachkommen zeugen“ (Fox 1971a, S.307). Diese Ansicht lässt durchblicken, dass der Rang angeboren ist oder zumindest früh geformt wird und dass einige Wölfe dazu bestimmt sind, das Rudel zu führen, und andere nicht.

Im Gegensatz zu dieser Ansicht vertrete ich die Meinung, dass alle jungen Wölfe mögliche Zuchttiere sind und dass sie, wenn sie Junge bekommen, automatisch zu Alphas werden (Mech 1970). Sogar bei Gefangenschaftsrudeln gewinnen oder verlieren Individuen den Alpha-Status (Zimen 1976), was zeigt, dass individuelle Wölfe keinen angeborenen, bleibenden Sozialstatus haben, auch wenn in Gefangenschaft aufwachsende Wolfswelpen physiologische und verhaltensbezogene Unterschiede verbunden mit der aktuellen sozialen Rangposition zeigen (Fox 1971b; Fox and Andrews 1973). Zweitens vermehren sich Wölfe in Gefangenschaft bereitwillig, und ich weiß von keinen in Gefangenschaft befindlichen Individuen, die sich nicht verpaarten, wenn sie außerhalb einer Gruppe die Möglichkeit dazu hatten, was nicht der Fall gewesen wäre, wenn es angeborenerweise niederrangige Nicht-Zuchttiere gäbe.

Drittens wandern in freier Wildbahn die meisten Wölfe von ihrem Geburtsrudel ab und versuchen sich mit anderen abgewanderten Wölfen zu verpaaren, Welpen aufzuziehen und ihr eigenes Rudel zu gründen (Rothman and Mech 1979; Fritts and Mech 1981; Messier 1985; Mech 1987; Gese and Mech 1991; Mech et al. 1998). Ich kenne keine ständigen Außenseiter, die es nicht zur Verpaarung gebracht hätten, vorausgesetzt sie lebten lange genug.

Wölfe zeigen eine beträchtliche Variation bezüglich des Alters, der Entfernung, der Richtung und anderer Verhaltensweisen, die die Abwanderung betreffen (siehe Literaturverweise oben), und es ist denkbar, dass diese Verhaltensweisen mit den oben erwähnten Unterschieden im Wurf in Zusammenhang stehen (Fox 1971b; Fox and Andrews 1973). Aber wenn ein heranwachsendes Rudelmitglied nicht eine Position innehat, die ihm ermöglicht, mit einem Stief-Elternteil im eigenen Rudel Junge großzuziehen (Fritts and Mech 1981; Mech and Hertel 1983), wird es früher oder später abwandern und versuchen, sich woanders zu verpaaren.

Einen hochrangigen Wolf mit Alpha zu bezeichnen, betont seinen Rang in einer Dominanz-Hierarchie. Jedoch sind in natürlichen Wolfsrudeln das Alpha-Männchen und das Alpha-Weibchen ganz einfach die Zuchttiere, die Eltern des Rudels, und Dominanzstreitigkeiten mit anderen Wölfen sind selten, wenn sie überhaupt vorkommen. Während meiner ganzen Beobachtungstätigkeit in den 13 Sommern beim Ellesmere Island-Rudel sah ich keine.

Daher ist die Angewohnheit, einen Wolf als Alpha zu bezeichnen, in der Regel nicht angemessener als Menscheneltern oder Damhirsche Alphas zu nennen. Alle Eltern sind ihren Jungen gegenüber dominant, daher liefert „Alpha“ keine zusätzliche Information. Warum nennen wir das Alpha-Weibchen nicht weibliches Elterntier, Zuchtweibchen, Matriarch oder ganz einfach Muttertier? Eine derartige Bezeichnung betont nicht den Dominanzstatus des Tieres, eigentlich eine unbedeutende Information, sondern seine Rolle als Rudelgründer, eine sehr viel wichtigere Information.

Die einzige Verwendung für „Alpha“, die nach wie vor sinnvoll erscheint, beschränkt sich auf die relativ seltenen, großen Wolfsrudel mit mehreren gleichzeitigen Würfen. Obwohl die genetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Mütter in solchen Rudeln bisher unbekannt sind, gehören der Gruppe der Mütter wahrscheinlich das ursprüngliche Muttertier und ein oder mehrere Töchter an, und zu den Vätern zählen wahrscheinlich das ursprüngliche Vätertier und nicht verwandte Zuwanderer (Mech et al. 1998). In solchen Fällen verhalten sich die älteren Zuchttiere wahrscheinlich dominant gegenüber den jüngeren und können daher eher als Alphatiere bezeichnet werden. Der Beweis für diese Behauptung wäre, wenn ein älteres, verpaartes Tier stetig die Futterverteilung oder die Rudelwanderungen dominieren würde.

Der Punkt dabei ist nicht so sehr die Terminologie an sich, sondern das, was die Terminologie fälschlicherweise impliziert: eine starre, auf Zwang basierende Dominanzhierarchie.

Bis zu welchem Grad diese Argumente auf andere Arten übertragbar sind, variiert zweifellos beträchtlich und liegt nicht im Rahmen dieses Artikels. Allerdings ist es denkbar, dass ähnliche Argumente auch für den Afrikanischen Wildhund (*Lycaon pictus*) gelten, der ökologisch dem Wolf sehr ähnlich ist (Mech 1975). Während einige Beobachter kein Rangordnungsverhalten bei dieser Art feststellten (Kuhme 1965; Estes and Goddard 1967), schreiben andere großzügig von „Alpha“-Tieren (Creel and Creel 1996).

Dominanz und Unterwerfung bei Rudelmitgliedern

Das Konzept, das Wesen und die Bedeutung der Dominanzhierarchie oder Hackordnung selbst (Schjelderup-Ebbe 1922) ist bei vielen Arten umstritten (Zusammenfassung in Wilson 1975). In ähnlicher Weise ist **Dominanzverhalten** bei einem freilebenden Wolfsrudel nicht als Hackordnung zu verstehen und **scheint eine viel geringere Bedeutung zu haben, als die Ergebnisse von Studien an in Gefangenschaft gehaltenen Wölfen andeuteten (Schenkel 1947, 1967; Rabb et al. 1967; Zimen 1975, 1982; Lockwood 1979)**. Bei einem freilebenden Wolfsrudel zeigen die Dominanzregeln keine Ähnlichkeit mit den Regeln einer Hackordnung in einer Gruppe von ähnlichen Individuen, die um den Rangstatus konkurrieren.

Die einzig logische Rangdemonstration bei freilebenden Rudeln sind die Gesten des Tieres während sozialer Interaktionen. Dominante Wölfe nehmen die klassische, canidentypische Stehposition mit erhobenem oder zumindest waagrecht gehaltenem Schwanz ein, und untergeordnete oder unterwürfige Individuen machen sich kleiner und „ducken sich“ (Darwin 1877). Tatsächlich dürfte Unterwerfungsverhalten mindestens genauso wichtig wie Dominanzverhalten sein, da dadurch freundliche Beziehungen gefördert werden oder der soziale Abstand verringert wird.

Schenkel (1967), der die Bedeutung des Unterwerfungsverhaltens betonte, erkannte zwei Haupttypen: die aktive und die passive Form. Er glaubte, dass die aktive Unterwerfung vom Verhalten des Futterbettelns abgeleitet werden kann, und ich bin der Meinung, dass aktive Unterwerfung und das Futterbetteln nicht voneinander unterschieden werden können. Der bettelnde oder unterwürfige Wolf nähert sich dem anderen Wolf aufgeregt, mit dem Schwanz wedelnd, mit gesenkten Ohren und zu ihm „hinaufleckend“ (engl. „licking up“). Daraufhin würgt der andere Wolf Futter hervor oder auch nicht, jeweils abhängig von den jeweiligen Umständen (Mech et al. 1999). Bei der passiven Unterwerfung rollt sich der unterwürfige Wolf auf die Seite oder den Rücken, und der dominante Wolf beriecht seine Leistengegend oder die Genitalien (Schenkel 1967). Beim Ellesmere Island-Rudel war aktive Unterwerfung häufiger zu beobachten.

In diesem Rudel unterwarfen sich alle Mitglieder einschließlich des weiblichen Elterntieres dem männlichen Elterntier sowohl aktiv als auch passiv (Schenkel 1967). Die Einjährigen und zwei Jahre alten Wölfe sowie ein Weibchen in der post-reproduktiven Phase unterwarfen sich beiden Elterntieren. Daran änderte auch die unterschiedliche Zusammensetzung des Rudels nichts: ein Paar oder Elternpaar mit Welpen (Tabelle 1); ein Elternpaar mit Einjährigen (Tabelle 2); ein Elternpaar mit Einjährigen und Welpen (Tabelle 3); ein Elternpaar mit Welpen und zwei Jahre alten Helfern (Tabelle 4); ein Elternpaar mit Welpen und ein Weibchen in der post-reproduktiven Phase (Tabelle 5).

Tabelle 1. Dominanz-Interaktionen (i.e. Anzahl jener Situationen, in denen individuelle Wölfe andere dominierten oder sich unterwarfen) zwischen den Elterntieren des Ellesmere Island-Wolfsrudels während der Jahre ohne Helfer.

Jahr	männl. Elterntier	weibl. Elterntier	Welpen vorhanden
1992	9	0	ja
1996	21	0	ja
1998	4	0	nein

Anmerkung: die Interaktionen waren bis auf 3 Fälle (passiv) jeweils aktive Unterwerfung; nicht enthalten ist das „Darüberstehen“ sowie Interaktionen mit Futter (ausgenommen das „Futter-Betteln“)

Tabelle 2. Dominanz-Interaktionen (i.e. Anzahl jener Situationen, in denen individuelle Wölfe andere dominierten oder sich unterwarfen) im Jahr 1993 zwischen den Elterntieren (gleich wie in Tab.1) und den Einjährigen des Ellesmere Island-Wolfsrudels (keine Welpen im Rudel).

	Männl. Elterntier	Weibl. Elterntier	Weibl. Einjähr. 1	Männl. Einjähr.	Weibl. Einjähr. 2	Gesamt
Männl. Elterntier	--	0	0	0	0	0
Weibl. Elterntier	3	--	0	0	0	3
Weibl. Einjähr. 1	3	2	--	0	4	9
Männl. Einjähr.	4	3	0	--	0	7
Weibl. Einjähr. 2	4	3	0	0	--	7
Einjähr. ?	3	2	0	0	0	5
Gesamt	17 ^a	10 ^a	0	0	4	31

Anmerkung: das „Darüberstehen“ sowie Interaktionen mit Futter sind in der Liste nicht enthalten (ausgenommen das „Futter-Betteln“)

^a männl. zu weibl. Elterntier: $\chi^2=0.94$, $P=0.33$, $df=1$

Tabelle 3. Dominanz-Interaktionen (i.e. Anzahl jener Situationen, in denen individuelle Wölfe andere dominierten oder sich unterwarfen) im Jahr 1988 zwischen den Elterntieren (Männchen gleich wie in den Jahren 1990-1996) und den Einjährigen des Ellesmere Island-Wolfsrudels (Welpen im Rudel vorhanden).

	Männl. Elterntier	Weibl. Elterntier	Männl. Einjähr.	Weibl. Einjähr.	Gesamt
Männl. Elterntier	--	0	0	0	0
Weibl. Elterntier	2	--	1	0	3
Männl. Einjähr.	8 ^a	4	--	1	13

Weibl. Einjähr.	5 ^b	9	0	--	14
Gesamt	15	13	1	1	30

Anmerkung: das "Darüberstehen" sowie Interaktionen mit Futter sind in der Liste nicht enthalten (ausgenommen das „Futter-Betteln“)

^a enthält eine kurze Sequenz von 5 Unterwerfungsgesten

^b enthält eine kurze Sequenz von 4 Unterwerfungsgesten

Tabelle 4. Dominanz-Interaktionen (i.e. Anzahl jener Situationen, in denen individuelle Wölfe andere dominierten oder sich unterwarfen) im Jahr 1994 zwischen den Elterntieren (gleich wie in Tab.1 und Tab.2) und den 2 Jahre alten Wölfen^a des Ellesmere Island-Wolfsrudels (Welpen im Rudel vorhanden).

	Männl. Elterntier	Weibl. Elterntier	Weibl. 2-Jähr.	Männl. 2-Jähr.	Gesamt
Männl. Elterntier	--	0	0	0	0
Weibl. Elterntier	13	--	2 ^b	2	17
Weibl. 2-Jähr.	8	9	--	4	21
Männl. 2-Jähr.	4	0	0	--	4
Gesamt	25 ^c	9 ^c	2	6	42 ^c

Anmerkung: das "Darüberstehen" sowie Interaktionen mit Futter sind in der Liste nicht enthalten (ausgenommen das „Futter-Betteln“)

^a Die 2 Jahre alten Wölfe sind die Einjährigen aus Tab.2.

^b Das weibliche Elterntier dominierte den weiblichen 2 Jahre alten Wolf an einem dieser Beobachtungen 15 Minuten lang. Eine andere Beobachtung, aus der nicht klar hervorging, welches der beiden Tiere Dominanz anzeigte, ist nicht angegeben.

^c männl. zu weibl. Elterntier: $\chi^2=3.99$, $P=0.05$.

Tabelle 5. Dominanz-Interaktionen (i.e. Anzahl jener Situationen, in denen individuelle Wölfe andere dominierten oder sich unterwarfen) in den Jahren 1990 und 1991 zwischen den Elterntieren (Männchen gleich wie in allen Studienjahren ausgenommen 1998) und einem post-reproduktiven Weibchen des Ellesmere Island-Wolfsrudels (Welpen im Rudel vorhanden).

	Männl. Elterntier	Weibl. Elterntier ^a	Weibl. post-repr. ^b	Gesamt
Männl. Elterntier	--	1 ^c	0	1
Weibl. Elterntier ^a	35	--	1	36
Weibl. post-repr. ^b	26	17	--	43
Gesamt	61	18	1	80 ^d

Anmerkung: das "Darüberstehen" sowie Interaktionen mit Futter sind in der Liste nicht enthalten (ausgenommen das „Futter-Betteln“)

^a Das weibl. Elterntier ist identisch mit dem einjährigen Weibchen von 1988 (Tab.1) und dem weibl. Elterntier von 1990-1996.

^b Das post-reproduktive Weibchen ist identisch mit dem weibl. Elterntier von 1988 und 1989 (Tab.1).

^c Das Männchen zeigte unterwürfiges Verhalten, als es sich dem Weibchen samt Welpen in der Wurfhöhle näherte.

^d $\chi^2=12.64$, $P<0.001$, $df=1$

Dass diese Unterwerfungs-Regeln den freundlichen Umgang fördern, wird besonders eindrucksvoll von einer Beobachtung unterstrichen, die ich am 22. Juni 1991 machte. Ein post-reproduktives Weibchen kehrte mit einem vertrockneten Hasenkadaver – eher eine interessante Ablenkung als echtes Futter - zum Platz um die Wurfhöhle zurück. Statt den vertrockneten Hasen direkt zu den Welpen zu bringen brachte ihn das alte Weibchen unterwürfig zum männlichen Elterntier. Das Männchen packte den Kadaver sofort. Anschließendes Bettelverhalten von Seiten des alten Weibchens und auch des weiblichen Elterntieres ignorierte es und kaute an dem Kadaver 20-30 Minuten lang.

Die einzigen weiteren allgemeinen Dominanzregeln, die ich feststellte, bezogen sich auf das Duft-Markieren sowie den Futterbesitz und die –weitergabe. Beide Elterntiere markieren gleichermaßen, untergeordnete Individuen tun es nicht, außer wenn sie um Dominanz konkurrieren (Packard 1989; Asa et al. 1990). Ausnahmen habe ich nicht beobachtet. Bezüglich Futterbesitz und –weitergabe verhielt sich das männliche Elterntier, das ich beobachtete, so, dass es das Futter in der Zeit, wenn das Rudel Welpen oder einjährige Tiere hatte, dem mit ihm verpaarten Weibchen entweder vorwürgte oder hinwarf und erlaubte zu nehmen, oder es brachte das Futter direkt zu den Jungen.

Abgesehen von diesen Futterlieferungen schien es eine Art Besitzzone (Mech 1970) rund um die Schnauze jedes einzelnen Wolfes zu geben, und **ungeachtet des Ranges des Konkurrenten versuchte der jeweilige Eigentümer das Futter zu verteidigen, das er besaß**, wie auch Lockwood (1979) bei Wölfen in Gefangenschaft beobachtete. Wölfe jeden Ranges versuchten Futter von Wölfen jeden Ranges zu stehlen, aber jeder Wolf verteidigte sein Futter (Tab.6). Im allgemeinen schienen dominante Wölfe beim Futterstehlen erfolgreicher, aber die Zahl der Beobachtungen war zu gering, um daraus Schlüsse zu ziehen.

Tabelle 6. Beobachtungen von Futterverteidigung gegenüber Rudelmitgliedern^a im Ellesmere Island-Wolfsrudel.

Datum	Besitzer d. Futters	Konkurrent	Ergebnis
26.06.1988	Welpen/Weibl. Einjähr. ^b	Weibl. Elterntier	erfolgreich
01.07.1988	Weibl. Einjähr.	Weibl. Elterntier	erfolgreich
01.07.1988	Welpen ^c	Männl. Einjähr.	misslungen
05.07.1988	Weibl. Einjähr.	Weibl. Elterntier	erfolgreich
27.07.1988	Weibl. Einjähr.	Männl. Einjähr.	misslungen
27.07.1988	Männl. Elterntier	Weibl. Einjähr.	misslungen
27.07.1988	Männl. Elterntier	Männl. Einjähr.	erfolgreich
05.08.1990	Männl. Elterntier	Weibl. Post-repr.	misslungen
22.06.1991	Weibl. Post-repr.	Männl. Elterntier	erfolgreich
11.07.1993	Weibl. Einjähr.	Weibl. Einjähr.	misslungen
16.07.1994	Welpen u. Männl. Einjähr.	Weibl. Einjähr.	misslungen
15.07.1996	Welpen/Weibl. Elterntier	Männl. Elterntier ^d	erfolgreich
07.07.1998	Weibl. Elterntier	Männl. Elterntier	misslungen

^a Die Futterübergabe vom männl. Elterntier zum weibl. Elterntier ist nicht enthalten.

^b Das einjährige Weibchen hatte den Welpen Futter gebracht und schnappte nach dem weiblichen Elterntier, als dieses das Futter stahl.

^c Das einjährige Weibchen, das einen Hasen gebracht hatte, hielt neben den Welpen Wache.

^d Das weibliche Elterntier konnte das männliche Elterntier nicht abwehren.

Zwei weitere Verhaltensweisen unter Rudelmitgliedern könnten dominanzanzeigend sein, obwohl die Daten nicht ausreichen, um das sicher sagen zu können. Das betrifft das „Darüberstehen“ (engl. „standing over“) und das „Umarmen/Andrücken“ (engl. „hugging“) (Mech 2001). Beim

„Darüberstehen“ steht ein Wolf über einem liegenden (Schenkel 1947) und hält seine Leistengegend über dessen Nase. Manchmal schnüffelt der liegende Wolf an den Leisten oder Genitalien des über ihm stehenden.

Schenkel (1947) beobachtete das „Darüberstehen“ nur in „friedlichen“ Begegnungen und schien es nicht als Dominanzanzeigend zu bewerten. Betreffend „Hugging“ ist meine Datenmenge (5) nicht ausreichend, um das festzustellen.

Die oben aufgelisteten Dominanz-Regeln, die auf einer natürlichen, altersbezogenen Ordnung mit den jeweiligen Elterntieren an der Spitze und den ihnen untergeordneten Jungen bzw. Nicht-Elterntieren beruhen, sind so selbstverständlich, dass es darüber selten Streit gibt. **In dieser Hinsicht sind die sozialen Interaktionen zwischen Mitgliedern natürlicher Wolfsrudel viel ruhiger und friedlicher als Schenkel (1947) und Zimen (1982) für Wölfe in Gefangenschaft beschrieben.** Auch Clark (1971) hatte das bereits angemerkt. Gleichmaßen zeigen die Welpen gegenüber den erwachsenen Tieren oder älteren Jungtieren mit großer Selbstverständlichkeit und sehr friedlich unterwürfiges Verhalten. Wann oder ob sich eine Rangordnung unter den Welpen entwickelt, ist umstritten (cf. Zimen 1975 und Fox and Andrews 1973; Haber 1977), und ich kann auf diese Streitfrage keine Antwort geben. Sogar unter den Einjährigen und 2 Jahre alten Tieren gab es nur wenige rangbezogene Interaktionen (siehe Tab. 2-5).

Es ist denkbar, dass soziale Spannungen während der Fortpflanzungsphase verstärkt auftreten (Schenkel 1947), aber die Tatsache, dass die meisten natürlichen Rudel nur ein Elternpaar enthalten, schließt derartige Spannungen aus. Das früheste bekannte Alter mit dem wildlebende Wölfe sich verpaaren liegt bei 22 Monaten (Seal et al. 1979), und einige Individuen werden sogar erst mit frühestens 4 Jahren geschlechtsreif (Haber 1977; Mech and Seal 1987). **Da die meisten Wölfe vor dem 2. Lebensjahr und fast alle vor dem 3. Lebensjahr abwandern (Mech 1987; Gese and Mech 1991; Mech et al. 1998), gibt es in den meisten Rudeln keinen Grund für sexuelle Konkurrenz.**

Daher besteht nur in den relativ seltenen Rudeln mit mehreren Elterntieren starke Rivalität wie sie von Haber (1977) in der Fortpflanzungszeit bei seinem ungewöhnlichen Rudel beschrieben wurde. Andererseits könnte zumindest ein geringer Unterschied von beschriebener „Feindseligkeit“ auch auf das Konto unterschiedlicher Sichtweisen der Beobachter gehen. Gelegentlich beobachtete ich im Sommer 1994 verstärktes „Über-die-Schnauze-Beißen“ (engl. „pinning“) bei einem 2 Jahre alten Weibchen durch seine Mutter, das mancher vielleicht als „feindselig“ eingeschätzt hätte. Auf mich wirkte diese Art der Interaktion aber nur wie jenes Verhalten, das eine Mutter gegenüber einem ungehörigen Welpen anwendet, den sie nicht anders stoppen kann. Jedenfalls waren diese Formen von Interaktionen während meiner Studienzeit äußerst selten.

Was die praktische Kontrolle hochrangiger Tiere über niederrangige angeht, ist die Art der Interaktion ganz situationsabhängig. Beispielsweise versammeln sich bei großen Beutetieren wie erwachsenen Elchen (*Alces alces*) die Rudelmitglieder aller Ränge (Altersstufen) um den Kadaver und fressen gleichzeitig ohne offensichtliche Rangprivilegien (Mech 1966; Haber 1977); wenn die Beute hingegen kleiner ist wie zum Beispiel ein Moschusochsenkalb, fressen die dominanten Tiere (Eltern) zuerst und kontrollieren den Beutezugang der niederrangigen Individuen (Mech 1988; National Geographic 1988).

Welpen sind zwar gleichermaßen den Eltern und den älteren Geschwistern untergeordnet, doch sie werden von den Eltern und sogar von ihren älteren (dominanten) Geschwistern bevorzugt gefüttert (Mech et al. 1999). Andererseits dominieren beide Elterntiere die älteren Jungen und beschränken deren Futterzugang, wenn Futter knapp ist; stattdessen füttern sie die Welpen. Das heißt, **die hauptsächliche Auswirkung von sozialer Dominanz in der Praxis ist, dass das dominante Individuum die Wahl hat, wem es Futter zuteilt.**

Das einzige weitere Rangprivileg, das ich in natürlichen Situationen erkennen konnte, ist jenes, dass sich hochrangige Welpen beim Füttern durch die Erwachsenen besser durchsetzen können und die Erwachsenen manchmal zu einem früheren Zeitpunkt auf Jagdausflüge begleiten dürfen als die rangniedrigen Wurfgeschwister (Haber 1977).

Dominanz zwischen dem verpaarten Männchen und Weibchen

Die Beziehung zwischen dem verpaarten Männchen und Weibchen ist komplex und bedarf weiterer Forschung. Bei Rudeln in Gefangenschaft gibt es widersprüchliche Behauptungen bezüglich der Dominanzrollen von „Alpha-Männchen“ und „Alpha-Weibchen“ zueinander und zu den Niederrangigen. Diese Streitfrage hängt eng mit dem Konzept von Leitung (Anführung) zusammen, ist aber nicht notwendigerweise das gleiche (Mech 2000).

Die Frage, ob jedes Geschlecht eine eigene Dominanzhierarchie besitzt, stößt auf Uneinigkeit. Wie auch van Hooff et al. (1987, p.248) erwähnte, behaupteten Schenkel (1947) und Zimen (1982), dass es bei den in Gefangenschaft gehaltenen Wölfen bei jedem Geschlecht eine eigene Hierarchie gäbe. Bei Studien an wilden Wölfen gehen die Ergebnisse jedoch in eine andere Richtung. Clarks (1971) Daten zeigen, dass das verpaarte Männchen alle anderen Wölfe dominierte, und das verpaarte Weibchen dominierte alle außer dem Partner. Haber (1977, p.203) behauptete, dass bei den wilden Wölfen, die er beobachtete, „mit nur wenigen Ausnahmen“ im allgemeinen Männchen dominierten. Meine Daten bestätigen, dass die verpaarten Männchen von der Körperhaltung her insofern dominieren als ich nur ein einziges Mal beobachtete, dass sich das verpaarte Männchen über die Körperhaltung gegenüber dem Weibchen unterwürfig verhielt (Tabellen 1-5).

Die Meinungsverschiedenheit über die Beziehung zwischen verpaarten Männchen und Weibchen resultiert wahrscheinlich aus den großen Unterschieden in der Rudelzusammensetzung und den Lebensumständen zwischen Gefangenschaftsrudeln und freilebenden Rudeln, die ich bereits angeschnitten habe. Daher ist es sinnvoll, die typischen Interaktionen zwischen dem verpaarten Männchen und Weibchen in natürlichen Rudeln zu beschreiben, da diese Interaktionen bisher noch nicht beschrieben worden sind. Wenn das Elternpaar getrennt gewesen ist, sich erkennt und dann zusammentrifft, nähert sich das Weibchen dem Männchen in einer typisch unterwürfigen Körperhaltung: Der Schwanz ist gesenkt oder zwischen den Beinen, der Körper geduckt oder am Boden, die Ohren sind zurückgelegt und die Nase nach oben gestreckt und leckt die Schnauze des Männchens (Schenkel 1947). Das Männchen steht gleichgültig, manchmal hebt es den Schwanz horizontal in die Höhe.

Während der Sommer, als das Rudel, das ich beobachtete, Welpen oder Einjährige führte, fanden derartige Zusammentreffen meistens in der Nähe des Nachwuchses statt, wenn das Männchen von der Jagd zurückkehrte. Seine Antwort auf das Begrüßungsverhalten des Weibchens war, dass es, welches Beutestück auch immer es im Maul trug, dieses fallen ließ und/oder Futter hervorwürgte (Mech et al. 1999). Daraufhin fraß das Weibchen das Futter oder brachte es den Jungen. Ich konnte derartige Begrüßungsszenen, die in Futterhervorwürgen resultierten, nicht von denen unterscheiden, die nicht zu diesem Verhalten führten.

Im Jahr 1998, als das Paar keine Jungen hatte, fanden alle vier Treffen, die ich beobachtete, statt, als das Weibchen gerade von einem separaten Jagdausflug zurückkehrte oder auf eigene Faust Futter von einem Riss versteckt hatte. Jedes Mal, wenn das Weibchen zu seinem Partner zurückkehrte, nahm es die Körperhaltung der aktiven Unterwerfung ein, wenn es auf das Männchen traf, und einmal unterwarf es sich überschwänglich etwa 90 Sekunden lang. Sogar als das verpaarte Weibchen einmal eifrig einen anderen Wolf jagte und dabei von seinem Partner überholt wurde (17. Juni 1991), unterwarf es sich flüchtig, als das Männchen an ihm vorbeilief. Aufgrund dieser Beobachtungen erscheint es durchaus berechtigt, zu schließen, dass das verpaarte Weibchen seinem Partner gegenüber untergeordnet war.

Die praktischen Folgen dieser körpersprachlichen Unterwürfigkeit sind jedoch nicht klar ersichtlich. Das Verhalten scheint nicht immer Futterbetteln zu bedeuten. Zum Beispiel verhielt sich das Weibchen bei einem Treffen im Jahr 1998 gegenüber dem Männchen in der oben beschriebenen Art und Weise als es einen langen Knochen besaß, von dem es gerade erst eine Menge gefressen hatte. Das Männchen, das schon seit mehreren Stunden nichts gefressen hatte, versuchte den Knochen zu erbeuten. Aber das Weibchen schnappte verteidigend nach ihm und konnte den Knochen trotz wiederholter Versuche des Männchens, ihn über den Verlauf einer Stunde immer wieder zu stehlen, erfolgreich halten.

Auch wenn das aktive Unterwerfungsverhalten des verpaarten Weibchens gegenüber seinem Partner tatsächlich Futterbetteln und nicht Unterwerfung signalisiert, muss man sich mit der Tatsache auseinandersetzen, dass sich das verpaarte Weibchen dem Männchen gelegentlich auch passiv unterwirft (Schenkel 1967). Ich beobachtete das dreimal auf Ellesmere (Tab.1), aber ich sah nie, dass sich das verpaarte Männchen dem Weibchen unterworfen hätte. Da die passive Unterwerfung nichts mit Futterbetteln zu tun zu haben scheint, dürften diese Beobachtungen ein klarer Beweis für Unterordnung sein.

Bei Angriffen auf Beutetiere, sowohl auf Kälber als auch auf erwachsene Moschusochsen, dürften Männchen und Weibchen gleichermaßen beteiligt sein. Sie fressen miteinander Seite an Seite, auch wenn sie von Zeit zu Zeit die Einjährigen verscheuchen. Beide Tiere jagen auch miteinander Hasen, wobei das Männchen auf Jagdausflügen mit den Einjährigen ausdauernder zu sein scheint als das Weibchen (Mech 1995b).

Beide Tiere setzen Geruchsmarkierungen, und jeder der beiden kann das Doppelmarkieren initiieren (Haber 1977; Rothman and Mech 1979) abhängig davon, welcher der beiden sich zum gegebenen Zeitpunkt auf der Wanderung gerade weiter vorne befindet. Zum Beispiel markierte das Ellesmere Island-Zuchtpaar am 16. Juli 1993 auf einer 4 km langen Wanderung dreimal übereinander; zweimal davon begann das Männchen. Sowohl Männchen als auch Weibchen heben beim Urin-Markieren ein Hinterbein, wobei das Männchen sein Bein höher hebt - möglicherweise aus anatomischen Gründen; beide Tiere scharren gelegentlich am Boden, wenn sie markieren.

Während der frühen Phase der Welpenaufzucht, zeigt das Paar eine klare Arbeitsteilung, bei der sich das Weibchen um das Gebiet um die Wurfhöhle kümmert und die Welpen versorgt (Packard et al. 1992) und das Männchen entfernt vom Wurflager jagt und dem Weibchen und den Welpen Futter bringt (Mech et al. 1999).

Das Männchen zeigt ein starkes Bedürfnis, dem Weibchen Futter zu überlassen. Zum Beispiel warf ich am 8. Juli 1992, als sich das Ellesmere-Männchen und Weibchen gleich weit in entgegengesetzten Richtungen von mir entfernt befanden, dem Männchen den Kadaver eines erwachsenen Hasen von etwa 5 kg hin. Das Männchen packte ihn, aber das Weibchen stürzte sofort zu ihm, riss ihn ihm aus dem Maul und nahm ihn mit ins Wurflager. Das Männchen machte keinen Versuch, den Hasen festzuhalten oder ihn sich wieder zu holen. Daraufhin gab ich dem Männchen einen zweiten Hasen der gleichen Größe. Es fraß den Kopf und brachte den Rest des Kadavers 0.5 km zum Weibchen und gab ihn ihm. Sie versteckte ihn. Ähnliche Tests mit kleineren Stücken erzielten ähnliche Ergebnisse.

Wenn es darum geht, andere Rudelmitglieder von den kleinen Welpen fernzuhalten, scheint das weibliche Elterntier uneingeschränkt das Sagen zu haben, vor allem wenn die Welpen unter 3 Wochen alt sind. Beim Ellesmere Island-Rudel war es für das weibliche Elterntier üblich, zu den kleinen Welpen zu stürzen, sobald sich das männliche Elterntier oder irgendein anderer Wolf ihnen zu nähern begann.

Außerdem verbeugt sich das Männchen in seiner Körperhaltung, wenn es sich dem Weibchen nähert, das sich gerade um die kleinen Welpen kümmert. Am 26. Juni 1990 beobachtete ich, wie das Männchen auf das Weibchen in der Wurfhöhle zuging und dabei „aufgeregt mit seinem Schwanz und dem Körper wedelte“. In ähnlicher Weise beobachtete ich am 18. Mai 1990 in Denali Park, Alaska, das mit einem Funk-Halsband versehene Männchen 251 vom Headquarters-Rudel (Mech et al. 1998), wie es sich dem Weibchen 307, das sich mit den Welpen in der Wurfhöhle befand, im „Wackelgang“ näherte, bei dem es mit seinem Hinterteil und dem Schwanz wackelte wie ein Rangniedriger, der sich einem dominanten Tier nähert. Das Weibchen kam aus der Höhle, und das Männchen würgte ihm Futter hervor. Es waren dies die einzigen Male, bei denen ich ein männliches Elterntier sich gegenüber einem anderen Wolf unterwürfig verhalten gesehen habe, und es scheint darauf hinzudeuten, dass das weibliche Elterntier zeitweise – bevor die Welpen die Höhle verlassen - sogar gegenüber dem männlichen Elterntier dominant ist.

Das Weibchen betreut und beschützt die Welpen stärker als irgendein anderes Rudelmitglied. Beispielsweise waren die Mütter die einzigen Rudelmitglieder, die ich jemals dabei gesehen habe, dass sie Welpen aufnahmen und trugen. Überdies beobachtete ich bei einer Gelegenheit das

Weibchen des Ellesmere Island-Rudels wie es sich höchst aggressiv gegenüber einem Moschusochsen verhielt, der mit einem Male vor dem Höhleneingang stand (Mech 2000). Diese Beobachtung stimmt mit jenen von Joslin (1966) und Clark (1971) überein. Andererseits berichtete Murie (1944), dass es sich um das Männchen gehandelt hätte, welches höchst aggressiv Grizzlybären (*Ursus arctos*) aus der Umgebung des Welpenlagers vertrieben hätte.

Schlussfolgerungen

Die oben angeführten Beobachtungen zeigen, dass sich zumindest im Sommer soziale Interaktionen zwischen Wolfsrudel-Mitgliedern in der Intensität oder Qualität nicht besonders von denen bei anderen Gruppen von verwandten Individuen unterscheiden. Sogar die vielgerühmte Wolfs-Dominanzhierarchie ist in erster Linie natürlicher Ausdruck von Alter, Geschlecht und reproduktiver Struktur der Gruppe, wobei das männliche Elterntier alle anderen körpersprachlich dominiert und das weibliche Elterntier sich vom Männchen Futter holt, während es sich selbst um die Welpen kümmert. **Das typische Wolfsrudel sollte daher als Familie betrachtet werden, in der die erwachsenen Elterntiere die Aktivitäten der Gruppe anführen und die Gruppenleitung in einem System der Arbeitsteilung gemeinsam übernehmen.** Dabei überwiegen beim Weibchen hauptsächlich solche Aktivitäten wie die Betreuung und die Verteidigung der Welpen, während sich das Männchen vorrangig dem Jagen, der Futtersorgung und den damit verbundenen Wanderungen widmet (Mech 2000).

Imponiergehabe ist außer bei Konkurrenz um Futter nicht üblich. Dann dürfen die Eltern das Futter monopolisieren und dem jüngsten Nachwuchs zuteilen. Aktive Unterwerfung scheint in erster Linie eine Geste des Futterbettelns zu sein oder als Motivation zum Beutemachen zu dienen (Mech 1970). Die Rolle von aktiver und passiver Unterwerfung bei Interaktionen zwischen verpaarten Tieren, wenn keine Welpen vorhanden sind, verlangt nach weiteren Untersuchungen.

Danksagung

Das Projekt wurde von der National Geographic Society, dem United States (U.S.) Fish and Wildlife Service, dem U.S. National Biological Service (jetzt Biological Resources Division of the U.S. Geological Survey) und dem U.S. Department of Agriculture North Central Forest Experiment Station unterstützt. Die logistische Hilfe der Polar Continental Shelf Project (PCSP), Natural Resources Canada; Atmospheric Environment Services, Environment Canada und High Arctic International wird ebenfalls hochgeschätzt. Bewilligungen wurden erteilt vom Department of Renewable Resources and der Grise Fiord Hunter and Trapper Association of the Northwest Territories. Die logistische Hilfe folgender Freiland-Helfer wird dankend hervorgehoben: L. Adams, L. Boitani, D. Boyd, N. Gedgaudes, C. Johnson, J. Hutchinson, N. Gibson, T. Lebovsky, M. Maule, M. Ortiz, J. Packard, R. Peterson, R. Ream, L. Shaffer, R. Sternal und U. Swain. Ich danke R.O. Peterson für die kritische Durchsicht und Verbesserungsvorschläge zu einer früheren Fassung des Manuskripts. Das ist das PCSP Paper 003298.

Literatur

- Asa, C. S., Mech, L. D., Seal, U. S., and Plotka, E. D. 1990. The influence of social and endocrine factors on urine-marking by captive wolves (*Canis lupus*). *Horm. Behav.* 24: 497-509.
- Clark, K. R. F. 1971. Food habits and behavior of the tundra wolf on central Baffin island. Ph.D. thesis, University of Toronto. Toronto, Ont. [Erhältlich bei der National Library of Canada, Ottawa, Ont.]
- Creel, S., and Creel, N. M. 1996. Rank and reproduction in cooperatively breeding African wild dogs: behavioural and endocrine correlates. *Behav. Ecol.* 8: 298-306
- Darwin, C. 1877: *The expressions of the emotions in man and animals*. Übersetzt von J. V. Carus. 3. Aufl. Stuttgart, Deutschland.
- Estes, R. D., and Goddard, J. 1967. Prey selection and hunting behavior of the African wild dog. *J. Wildl. Manage.* 31: 52-70.
- Fentress, J. C., Ryon, J., McLeod, P. J., and Havkin, G. Z. 1987. A multidimensional approach to agonistic behavior in wolves. In: *Man and wolf: advances, issues, and problems in captive wolf research*. Herausgegeben von H. Frank. Dr. W. Junk Publishers, Boston, pp. 253-274.
- Fox, M. W. 1971a. Ontogeny of socio-infantile and socio-sexual signals in canids. *Z. Tierpsychol.* 28: 185-210.
- Fox, M. W. 1971b. Socio-ecological implications of individual differences in wolf litters: a developmental and evolutionary perspective. *Behaviour* 41: 298-313.
- Fox, M. W., and Andrews, R. V. 1973. Physiological and biochemical correlates of individual differences in behavior of wolf cubs. *Behaviour* 46: 129-140.
- Fritts, S. H., and Mech, L. D. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildl. Monogr.* No. 80.
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildl. Monogr.* No. 105.
- Gese, E. M., and Mech, L. D. 1991. Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969-1989. *Can. J. Zool.* 69: 2946-2955.
- Haber, G. C. 1977. Socio-ecological dynamics of wolves and prey in a subarctic ecosystem. Ph.D. thesis, University of British Columbia. Vancouver.
- Joslin, P. W. B. 1966. Summer activities of two timber wolf (*Canis lupus*) packs in Algonquin Park. M.Sc. thesis, University of Toronto, Toronto, Ont.
- Kuhme, W. 1965. Freilandstudien zur Soziologie des Hyänenhundes. *Z. Tierpsych.* 22: 495-541.
- Lehman, N. E., Clarkson, P., Mech, L. D., Meier, T. J., and Wayne, R. K. 1992. A study of the genetic relationships within and among wolf packs using DNA fingerprinting and mitochondrial DNA. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30: 83-94.

- Lockwood, R. 1979. Dominance in wolves – useful construct or bad habit? In: Symposium on the Behaviour and Ecology of Wolves. Herausgegeben von E. Klinghammer. Garland STPM Press, New York, pp. 225-245.
- Mech, L. D. 1966. The wolves of Isle Royale. National Park Service Fauna Ser. No. 7, Washington D. C.
- Mech, L. D. 1970. The wolf: the ecology and behavior of an endangered species. Doubleday Publishing Co., New York.
- Mech, L. D. 1974. Current techniques in the study of elusive wilderness carnivores. In: Proceedings of XIth International Congress of Game Biologists, Stockholm, Sweden, 3-7 September 1973. Herausgegeben von I. Kjerner, Stockholm, pp. 315-322.
- Mech, L. D. 1975. Hunting behavior in two similar species of social canids. In: The wild canids. Herausgegeben von M. W. Fox. Van Nostrand Reinhold Co., New York, pp. 363-368.
- Mech, L. D. 1987. Age, season, distance, direction, and social aspects of wolf dispersal from a Minnesota pack. In: Mammalian dispersal patterns. Herausgegeben von B. D. Chepko-Sade, and Z. T. Halpin. University of Chicago Press, Chicago. pp. 55-74.
- Mech, L. D. 1988. The arctic wolf: living with the pack. Voyageur Press, Stillwater, Minn.
- Mech, L. D. 1995a. A ten-year history of the demography and productivity of an arctic wolf pack. Arctic 48: 329-332.
- Mech, L. D. 1995b. Summer movements and behavior of an arctic wolf, *Canis lupus*, pack without pups. Can. Field-Nat. 109: 473-475.
- Mech, L. D., and Hertel, H. H. 1983. An eight-year demography of a Minnesota wolf pack. Acta Zool. Fenn. 174: 249-250.
- Mech, L. D., and Nelson, M. E. 1990. Non-family wolf, *Canis lupus*, packs. Can. Field-Nat. 104: 482-483.
- Mech, L. D., and Seal, U. S. 1987. Premature reproductive activity in wild wolves. J. Mammal. 68: 871-873.
- Mech, L. D., Adams, L. G., Meier, T. J., Burch, J. W., and Dale, B. W. 1998. The wolves of Denali. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Mech, L. D., Wolf, P. C., and Packard, J. M. 1999. Regurgative food transfer among wild wolves. Can. J. Zool. 77: 1192-1195.
- Mech, L. D. 2000. Leadership in wolf, *Canis lupus*, packs. Can. Field-Nat. 114(2): 259-263.
- Mech, L. D. 2001. "Standing over" and "hugging" in wild wolves, *Canis lupus*. Can. Field-Nat. 115(1): 179-181.
- Messier, F. 1985. Solitary living and extra-territorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. Can. J. Zool. 63: 239-245.

- Murie, A. 1944. The wolves of Mount McKinley. U. S. National Park Service Fauna Ser. No. 5. Washington, D. C.
- National Geographic Society. 1988. White Wolf. National Geographic Explorer video. National Geographic Society, Washington, D. C.
- Packard, J. M. 1989. Olfaction, ovulation, and sexual competition in monogamous mammals. In: Neural control of reproductive function. Herausgegeben von J. Lakoski, J. Perez-Polo, D. K. Rassin. Alan R. Liss, Inc., New York. pp. 525-543.
- Packard, J. M., Mech, L. D., and Ream, R. R. 1992. Weaning in an arctic wolf pack: behavioural mechanisms. *Can. J. Zool.* 70: 1269-1275.
- Peterson, R. O. 1977. Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. U. S. National Park Service Sci. Monogr. Ser. 11, Washington, D. C.
- Peterson, R. O., Woolington, J. D., and Bailey, T. N. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. *Wildl. Monogr.* No. 88.
- Rabb, G. B., Woolpy, J. H., and Ginsburg, B. E. 1967. Social relationships in a group of captive wolves. *Am. Zool.* 7: 305-311.
- Rothman, R. J., and Mech, L. D. 1979. Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs. *Anim. Behav.* 27: 750-760.
- Schenkel, R. 1947. Expression studies of wolves. *Behaviour* 1: 81-129.
- Schenkel, R. 1967. Submission: its features and function of the wolf and dog. *Am. Zool.* 7: 319-329.
- Schjelderup-Ebbe, T. 1922. Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Z. Psychol.* 88: 225-252.
- Seal, U. S., Plotka, E. D., Packard, J. M., and Mech, L. D. 1979. Endocrine correlates of reproduction in the wolf. *Biol. Reprod.* 21: 1057-1066.
- Van Ballenberghe, V. 1983. Extraterritorial movements and dispersal of wolves in southcentral Alaska. *J. Mammal.* 64: 168-171.
- Van Hooff, J. A. R. A. M., and Wensing, J. A. B. 1987. Dominance and its behavioural measure in a captive wolf pack. In: *Man and wolf: advances, issues, and problems in captive wolf research.* Herausgegeben von H. Frank. Dr. W. Junk Publishers, Boston. pp. 219-252.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology.* Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Young, S. P., and Goldman, E. A. 1944. *The wolves of North America: Part 1.* General Publishing Company, Ltd., Toronto, Ont.
- Zimen, E. 1975. Social dynamics of the wolf pack. In: *The wild canids: their systematics, behavioural ecology and evolution.* Herausgegeben von M. W. Fox. Van Nostrand Reinhold Co., New York. pp. 336-368.
- Zimen, E. 1976. On the regulation of pack size in wolves. *Z. Tierpsychol.* 40: 300-341.

Zimen, E. 1982. A wolf pack sociogram. In: Wolf of the world. Herausgegeben von F. H. Harrington, and P. C. Paquet. Noyes Publishers, Park Ridge, NJ. pp. 282-322.