

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber: Schweizerischer Forstverein
Band: 167 (2016)
Heft: 1

Artikel: Direkte, indirekte und kombinierte Effekt von Wölfen auf die Waldverjüngung
Autor: Kupferschmid, Andrea D. / Bollmann, Kurt
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1097416>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 01.05.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Direkte, indirekte und kombinierte Effekte von Wölfen auf die Waldverjüngung

Andrea D. Kupferschmid Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)*
Kurt Bollmann Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)

Direkte, indirekte und kombinierte Effekte von Wölfen auf die Waldverjüngung

Der Wolf kehrt zurzeit in sein angestammtes Verbreitungsgebiet in Mitteleuropa zurück. Als Grossraubtier wird er dort die Wechselwirkungen zwischen den Organismen verändern. Sein Einfluss auf wildlebende Huftierarten und die Vegetation ist vielfältig: Einerseits haben Wölfe als Beutegreifer einen direkten, numerischen Einfluss auf den Bestand und die Demografie ihrer Beutetiere (wie Gämse, Reh und Rothirsch), andererseits sind auch indirekte, funktionelle Einflüsse nachgewiesen, die von Verhaltensänderungen der Huftiere herrühren. In einer ersten Phase der Wiederbesiedlung mit wenig Wölfen dürften die indirekten Effekte wie veränderte Raum- und Ressourcennutzung dominieren, weil die Huftiere versuchen, die Prädation zu vermeiden. Später, in Phasen mit grösseren Wolfsdichten, dürften auch direkte Effekte, die zu einer Reduktion der Huftierdichten führen, an Bedeutung zunehmen. Diese Wechselwirkungen zwischen Räuber und Beutetieren haben auch einen Einfluss auf den Verbiss an der Waldverjüngung. Weil die räumliche und zeitliche Nutzung des Lebensraums der Beutetiere von der Verbreitung und Häufigkeit der Grossraubtiere abhängig ist, kann nicht davon ausgegangen werden, dass generell weniger Verbiss an Gehölzpflanzen auftreten wird. Wildlebende Huftiere könnten sich vermehrt in Deckung aufhalten, sich in steileres und felsigeres Gelände zurückziehen oder die Nähe zu menschlichen Siedlungen suchen. Dies zeigt, dass die Wechselwirkungen zwischen Grossraubtieren, grossen Pflanzenfressern und dem Wald komplex und vielschichtig sind, v.a. auch weil der Wald Mitteleuropas waldbaulich und jagdlich stark beeinflusst ist, was die trophische Kaskadenwirkung von Grossraubtieren auf den Wald begrenzt. Unser Übersichtsartikel zeigt, dass die Gleichung «Wolf = weniger Wild = weniger Verbiss» nur bedingt zutrifft.

Keywords: *Canis lupus*, carnivores, mammalian herbivory, tree regeneration, trophic cascade, ungulate browsing
doi: 10.3188/szf.2016.0003

* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail andrea.kupferschmid@wsl.ch

Ende des 19. Jahrhunderts war die Waldfläche in der Schweiz im Vergleich zu heute nach einer langen Phase von grossflächigen Abholungen deutlich kleiner (Brändli 2000). Gleichzeitig waren Rothirsch, Steinbock, Luchs, Wolf und Braunbär ganz ausgerottet, von Reh und Gämse gab es nur noch kleine Restpopulationen (Breitenmoser 1998). Wirksame Wald- und Jagdgesetze führten im 20. Jahrhundert zur Regeneration der Gebirgswälder und zu einer starken Zunahme der Wildtierbestände (z.B. Kupferschmid & Brang 2010). Länger dauerte es bei den Grossraubtieren. Der Luchs (*Lynx lynx* L.) wurde in den 1970er-Jahren wieder angesiedelt, und der Wolf (*Canis lupus* L.) wandert seit 1995 selbstständig von Italien her in die Schweiz ein (Kaczenski et al 2012). Diese Rückkehr von Grossraubtieren nach einer langen Phase der Verfolgung ist typisch für Europa und wird sich auch in Zukunft fortsetzen (Chapron et al 2014).

Die wildlebenden Huftiere profitierten lange von der Abwesenheit der Grossraubtiere und von der Bewirtschaftung der Kulturlandschaft mit ihren nährstoffreichen Wiesen (Zweifel-Schielly et al 2012). So konnten sie grosse Bestände aufbauen (Senn 2000). Hohe Dichten an Rehen und insbesondere Gämsen und Rothirschen verlangsamten das Aufwachsen der Baumverjüngung und können zu einem Verlust einzelner Baumarten und zu verminderter Stammzahl führen (z.B. Kupferschmid & Brang 2010). In der Schweiz sind besonders die Eiche in der kollinen Vegetationshöhenstufe, die Weiss-tanne in der montanen sowie der Ahorn und die Vogelbeere in der unteren subalpinen Stufe vom Einfluss des Wildverbisses betroffen (Kupferschmid et al 2015).

In der Region um den Gebirgsstock des Ca-landa (Kantone Graubünden und St. Gallen) hat sich im Jahr 2012 das erste Wolfspaar der Schweiz in der

Neuzeit niedergelassen und ein Rudel begründet.¹ Die Jungtiere zeigen das arttypische Dispersionsverhalten und wurden bereits im Mittelland, im Jura,² in Baden-Württemberg, im Südtirol und in Vorarlberg nachgewiesen.³ Im Valle Morobbia im Tessin wurde im Jahr 2015 ein weiteres Wolfsrudel beobachtet.⁴ Es ist in den nächsten Jahren damit zu rechnen, dass der Wolf als sehr anpassungsfähige, sozial lebende Raubtierart weitere Rudel bildet und der Einfluss von Wölfen auf die wildlebenden Huftiere zunehmen wird.

Es gibt zahlreiche Studien zum Einfluss von Wölfen auf Huftiere und zum Einfluss von Huftieren auf die Waldverjüngung. Nur wenigen Untersuchungen ist es jedoch gelungen, beide Wirkungsmechanismen zu verknüpfen, d.h., die vielschichtige Wechselwirkung zwischen Grossraubtieren, Beutetieren und Waldverjüngung zu entschlüsseln.

In diesem Übersichtsartikel fassen wir die Resultate von Studien aus Europa und Nordamerika zusammen, welche die Beziehungen zwischen Wolf, wildlebenden Huftieren und Wald in einzelnen Teilen oder in deren Wechselwirkung beschreiben und für das Verständnis der Verhältnisse in Mitteleuropa wichtig sind. Weiter leiten wir Folgerungen für die topografisch vielfältig gegliederte sowie waldbaulich und jagdlich kleinräumig genutzte Schweiz her.

Mögliche Effekte von Wölfen auf die Waldverjüngung

Wölfe erbeuten Rehe, Rothirsche und Gäm-sen, um ihren Energiebedarf als grosse, ganzjährig aktive Säugetiere zu decken. Dies führt zu kleineren Beständen dieser Huftierarten (Ripple & Beschta 2012a) und kann die Häufigkeit, Stärke und Verteilung des Verbisses an jungen Waldbäumen beein-

flussen. Dieser direkte Effekt über die Bestandesgrösse der Huftiere ist zwar der offensichtlichste, aber nur einer von zahlreichen möglichen Effekten, die Wölfe auf den Wald und seine Organismen haben können (Abbildung 1). Dabei ist auch zu berücksichtigen, dass die erhöhte Mortalität bei den Huftieren das Nahrungsangebot für die verbleibenden Individuen verbessern kann, was sich indirekt auf die Konstitution, die Wintersterblichkeit und die Nachwuchsrate auswirkt, womit Bestandsreduktionen durch Prädation mindestens teilweise kompensiert werden können (Abbildung 1, vgl. z.B. Vucetich 2011).

Die Präsenz von Wölfen kann zudem die räumlich-zeitliche Nutzung des Lebensraums durch die Huftiere verändern, weil diese lernen, den Prädationsdruck durch angepasstes Verhalten zu verringern (Kuijper et al 2013). Dies wiederum beeinflusst die Vegetationsentwicklung und die Waldverjüngung indirekt (Abbildung 1). Die Gruppengrösse und die Nahrungswahl der Huftiere können sich unter Wolfspräsenz ebenfalls verändern, und damit kann der Äsungsdruck örtlich ab- oder zunehmen.

In der Schweiz werden Huftiere nicht nur durch den Wolf, sondern auch durch den Luchs erbeutet (Breitenmoser & Haller 1987, Molinari-Jobin et al 2002). Die Präsenz beider Grossraubtiere kann über kurz oder lang, je nach Prädationsdruck und Huftierbestand, Anpassungen in der Huftier-Abschussplanung zur Folge haben, womit die jagdliche Mortalität wie im Westen von Nordamerika abnehmen kann (Brodie et al 2013). Der durchschnittliche

1 Medienmitteilung Amt für Jagd und Fischerei Graubünden, www.gr.ch/DE/Medien/Mitteilungen/MMStaka/2012/Seiten/2012090605.aspx (16.11.2015)
 2 www.gruppe-wolf.ch/index.php?page=2&item=152 (16.11.2015)
 3 Aktuelle Ausbreitung siehe www.kora.ch (23.11.2015)
 4 www3.ti.ch/CAN/comunicati/01-09-2015-comunicato-stampa-88337621905.pdf (16.11.2015)

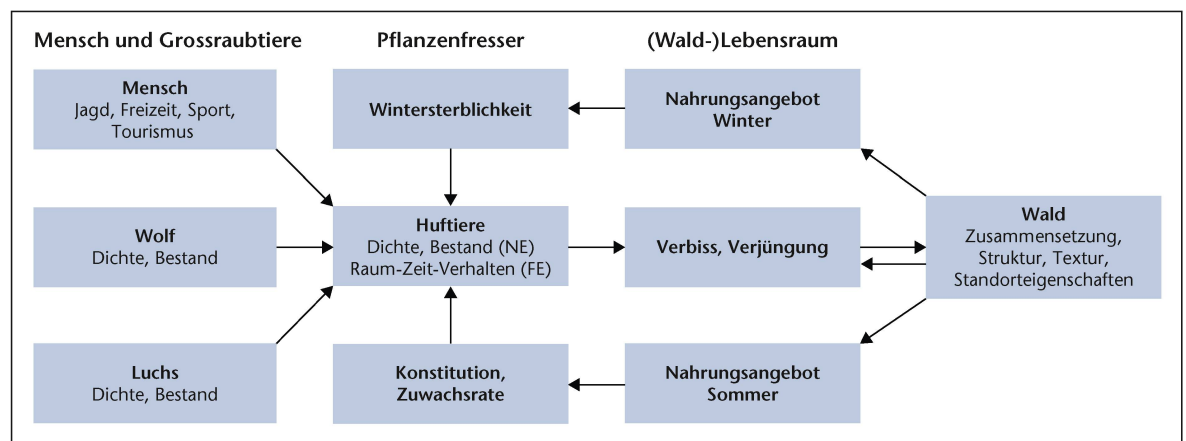


Abb 1 Innerhalb der trophischen Nahrungskaskade Grossraubtiere-Pflanzenfresser-Wald wirkt sich eine Vielzahl von Faktoren auf den Verbiss in einem Waldbestand aus. Das Verjüngungspotenzial wird zudem von den Standorteigenschaften (pH-Wert, Licht, Klima, Produktivität etc.) beeinflusst. Je nach Stärke der einzelnen Faktoren wirkt sich die Anwesenheit von wildlebenden Huftieren anders auf die Waldverjüngung aus. NE: direkter oder numerischer Effekt (vgl. Abbildung 2), FE: indirekter oder funktioneller Effekt (vgl. Abbildung 3).

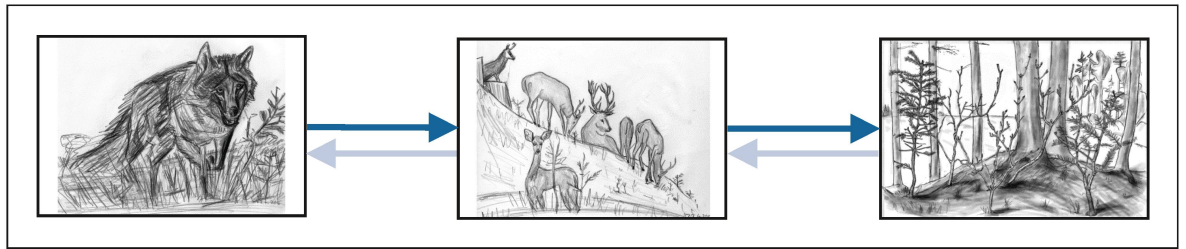


Abb 2 Der direkte Effekt von Grossraubtieren auf die Dichte wildlebender Huftiere und die damit verbundene Änderung des Verbisses an der Waldverjüngung wird numerischer Effekt genannt. Zeichnungen: Andreas Schwyzer (WSL)

Bestand an Huftieren muss also in bejagten Gebieten im Verbreitungsgebiet von Luchs und Wolf nicht zwingend kleiner werden (Abbildung 1).

Direkte Effekte

Wölfe fressen hauptsächlich wildlebende Huftierarten, was deren Mortalität erhöht und den Wildbestand senkt. Ripple & Beschta (2012a) fanden mittels 42 Studien aus borealen und gemässigten Waldgebieten Nordamerikas und Eurasiens, dass die Hirschkichten in Gebieten mit Wolf durchschnittlich sechsmal kleiner sind als in Gebieten ohne Wolf. Je weniger Huftiere in einem Gebiet vorhanden sind, desto geringer fällt in der Regel der Verbiss an der Waldverjüngung aus (Auswertungen von Kupferschmid für die Kantone Thurgau und St. Gallen sowie Ward et al 2008, Welch et al 1991). Dieser direkte Einfluss des Wolfes über die Huftierbestände wird numerischer Effekt genannt (Abbildung 2). Ist dieser Effekt im System dominant, wird von einer direkten Kaskadenwirkung von Wölfen über Huftiere auf die Waldverjüngung gesprochen (Eisenberg et al 2013).

Beutespektrum des Wolfes

Der direkte Einfluss des Wolfes hängt insbesondere von seinem Beutespektrum und den bevorzugten Huftierarten ab. In Italien frassen die Wölfe in einigen Untersuchungen vorzugsweise Wildschweine sowie Rehe (Bassi et al 2012, Mattioli et al 2004). Ansorge et al (2006) und Barja (2009) fanden eine Präferenz für Rehe, gefolgt von Rothirschen und Wildschweinen. Risse von Gämsen konnten keine nachgewiesen werden. In einer anderen italienischen Studie waren 51% der Abgänge beim Rothirsch durch Wölfe bedingt, hingegen nur 10% beim Reh und noch weniger bei der Gämse (Gazzola et al 2005). Wenn wildlebende Huftiere häufig waren, wurden sie gegenüber Nutztieren bevorzugt (Meriggi et al 2011). Auch Aas wurde gefressen (Pezzo et al 2003). In der deutschen Lausitz erbeuteten die Wölfe hauptsächlich Rehe. In den mehr als 4000 Losungsproben von Wölfen verteilte sich die Biomasse auf 53% Reh, 21% Rothirsch und 18% Wildschwein (Wotschikowsky 2013). Im Nationalpark Białowieża

in Polen waren 66% der Abgänge beim Rothirsch auf den Wolf zurückzuführen, beim Elch 27%, beim Reh 25% und beim Wildschwein 11% (Jedrzejewski et al 1993). In der Schweiz jagten Wölfe bisher vor allem Rothirsche, Rehe und Gämsen. In Pakistan erbeuten Wölfe auch Steinböcke (pers. Beobachtung Kurt Bollmann), was darauf hinweist, dass der Wolf innerhalb seines grossen Verbreitungsgebiets anpassungsfähig ist und ein variables Beutespektrum hat.

Nebst dem Beutespektrum sind auch Verbreitung und Häufigkeit des Wolfes wichtige Einflussfaktoren für Unterschiede in dessen Einfluss auf den Bestand wildlebender Huftiere. Der Effekt des Wolfes auf den Hirschbestand reicht von weniger als 2% im Nordwesten der USA (Brodie et al 2013) bis zu 70% im Yellowstone-Nationalpark (z.B. Winnie 2012).

Nachweise von direkten Effekten

Etliche Studien zum Wolf im Yellowstone-Nationalpark und in anderen Gebieten der USA zeigen, dass parallel zum Rückgang respektive zur Ausrottung von Grossraubtieren die Huftierpopulationen zunahmen und die Verjüngung von verschiedenen beim Wild beliebten Gehölzpflanzen stark abnahm (Zusammenfassung in Beschta & Ripple 2009; Ripple & Beschta 2012b). Genau das Umgekehrte gilt für die Zeit nach der Wiederansiedlung der Grossraubtiere (Ripple et al 2010). Einige Autoren weisen aber zu Recht darauf hin, dass die Veränderungen bei der Waldverjüngung sowie den Huftier- und Grossraubtierbeständen zeitlich nicht gut korrelieren. So reduzierte sich die Verjüngung von beliebten Nahrungspflanzen bereits einige Jahre vor dem Rückgang der Raubtiere respektive erholte sich die Baumverjüngung bereits einige Jahre vor der Wiederansiedlung der Wölfe im Jahr 1995 (z.B. Kauffman et al 2010). McLaren & Peterson (1994), die einen numerischen Effekt propagierten, zeigten zudem, dass die Witterung nur bei geringen Huftierdichten infolge hoher Wolfbestände einen Einfluss auf das Wachstum der Bäume hatte. Allerdings traten auch hier zeitliche Verzögerungen auf. Callan et al (2013) stellten in der Region der Grossen Seen im Bundesstaat Wisconsin (USA) keinen Einfluss des Wolfes auf die Häufigkeit und den Artenreichtum der Gehölzpflanzen fest, wohl aber bei Wolfspresenz eine Zunahme der Diversität an Kraut- und Straucharten.

Im Nationalpark Białowieża in Polen wurde in der Wolf-Kernzone bei verschiedenen Waldgesellschaften deutlich weniger Verbiss durch Rothirsch nachgewiesen als in den umliegenden Waldgebieten mit wenig beziehungsweise fehlender Wolfspräsenz (Kuijper et al 2013). In der Lausitz in Deutschland haben die Schältschäden nach der Rückkehr der Wölfe innerhalb der Streifgebiete abgenommen, ausserhalb allerdings eher zugenommen (Gärtner & Noack 2009). Dies kann auch als Hinweis auf einen indirekten Effekt gedeutet werden, indem die Rothirsche die Streifgebiete der Wölfe meiden.

Raumbezug und Standortproduktivität

Diese Beispiele aus den USA und aus Europa zeigen, wie wichtig die Systemgrenzen und die Grösse der Untersuchungsflächen in solchen Studien sind. Wildlebende Huftierarten haben ein Raum-Zeit-Verhalten, das ihre Bedürfnisse nach Nahrung, Deckung und Sicherheit befriedigt. Ihr Aufenthaltsort wird durch das Angebot an Deckungsmöglichkeiten (Mysterud et al 1999) sowie die Verteilung und die zeitliche Verfügbarkeit der Nahrungskomponenten (Moser et al 2006, Zweifel-Schielly et al 2012) bestimmt und bei uns zukünftig wieder vermehrt durch die Verbreitung, Häufigkeit und Jagdstrategie von Wolf (Hetzjäger) und Luchs (Lauerjäger) beeinflusst. Der Einfluss der Huftiere auf die Vegetation verteilt sich deshalb unregelmässig in der Landschaft. Vegetationsaufnahmen hingegen werden meistens in kleinen Probenflächen von wenigen Dutzend bis ein paar Hundert Quadratmetern gemacht und lassen deshalb nur sehr beschränkt Aussagen über den Einfluss der wildlebenden Huftiere auf die regionale Vegetationsentwicklung zu (Kupferschmid et al 2015). Die kleinräumige Heterogenität im Schweizer Wald stellt diesbezüglich eine grosse methodische Herausforderung dar, weil nebst biotischen auch abiotische Faktoren wie Temperatur, Niederschlag, Boden, Licht und Störungen die Waldverjüngung beeinflussen (z.B. Barbeito et al 2012, Brang 1998, Senn 2000) und damit je nach Höhenstufen andere Baumarten vom Wildverbiss betroffen sind (Kupferschmid et al 2015).

Der direkte Einfluss des Wolfs hängt auch von der Standortqualität ab. So war in Europa auf produktiven Standorten und in Regionen mit mildem Klima der Einfluss der Grossraubtiere auf die Rehdichte klein, nahm aber klar zu in Landschaften mit niedriger Produktivität und harten Wintern (Melis et al 2009).

Direkter Effekt in der Schweiz

Die erwähnten Befunde zeigen, dass Wölfe lokal oder mindestens bei grossen Beständen einen numerischen Effekt auf die wildlebenden Huftiere haben. In der Regel dürfte der Effekt alleine eher klein sein und sich vor allem in Kombination mit effizienter Bejagung und harten Wintern bemerkbar

machen. Wir gehen davon aus, dass es in der Schweiz schwierig sein wird, in der Etablierungsphase der Wolfspopulation⁵ einen direkten Effekt der Grossraubtiere auf die Waldverjüngung nachzuweisen.

Indirekte Effekte

Veränderung des Raum-Zeit-Verhaltens von Huftieren

Wölfe haben unterschiedliche Einflüsse auf das Verhalten der Huftiere und damit indirekt auf den Verbiss an Gehölzpflanzen (Abbildung 3). Räumliches und/oder zeitliches Ausweichen in risikoärmere Lebensräume ist die am häufigsten beschriebene Verhaltensänderung (Abbildung 3, Pfeil b). So lebt ein Rudel von Rothirschen im Siedlungsgebiet von Banff (kanadische Rocky Mountains) und weist eine kleinere Prädationsrate auf als ein Vergleichsrudel im umliegenden Nationalpark, das stärker vom Wolf beeinflusst wird (Goldberg et al 2014). Gleichzeitig profitieren die Rothirsche im Siedlungsgebiet von einem qualitativ besseren Nahrungsangebot, womit sich der postulierte Trade-off zwischen dem Prädationsrisiko und der Nahrungsverfügbarkeit (Hebblewhite & Merrill 2009) für diese Herde nicht einstellte. Diese Ergebnisse können aber nicht ungeprüft auf die Kulturlandschaft Europas übertragen werden. Aufgrund eines Vergleichs von Schältschäden in der deutschen Lausitz in Gebieten mit und ohne Wolfsrudel und vor beziehungsweise nach Rudelbildung kamen Gärtner & Noack (2009) zum Schluss, dass die Rothirsche wahrscheinlich auswichen. Allerdings zeigten telemetrisch besenderte Rothirsche nur kleinräumige Abwanderungsbewegungen (Nitze 2012). Ausweichen durch Abwandern wird eher bei Lauerjägern wie dem Luchs erwartet und weniger bei Hetzjägern wie dem Wolf, weil Letzterer für die Nahrungssuche grossflächig umherstreift. Mit zunehmender Dichte und Verbreitung der Grossraubtiere ist es für Huftiere ohnehin schwierig, den Raubtieren durch Anpassungen im Raum-Zeit-Verhalten auszuweichen.

Kleinräumig meiden Rothirsche Gebiete mit viel Totholz (Jehl 1995), und offenbar tun dies Rothirsche in Polen noch mehr in den Kerngebieten der Wolfsverbreitung (Kuijper et al 2015). Dies führte dazu, dass in Wolf-Kernzonen bis zu 20% weniger Verbiss und mehr Baumverjüngung in der Umgebung von Totholz gefunden wurde (Kuijper et al 2013). Allerdings ist im Yellowstone-Nationalpark die Rolle von Totholz und anderen Flucht- und Sichthindernissen («escape and visual impediments») ungeklärt: Einerseits meiden Rothirsche Zonen mit vielen Hindernissen, was zu reduziertem Verbiss

⁵ Entspricht der Phase 2 des Konzepts Wolf Schweiz (Konsultationsentwurf 2014 des BAFU)

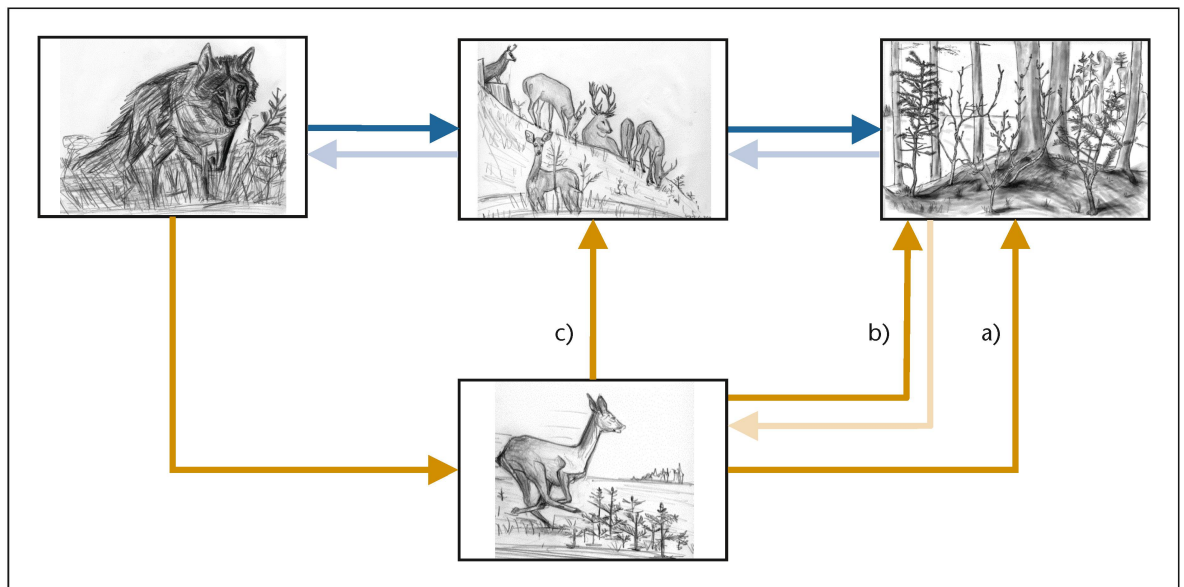


Abb 3 Die indirekten Wirkungen der Grossraubtiere auf die Waldverjüngung werden funktionelle Effekte genannt. Dabei kann unterschieden werden zwischen Effekten infolge von a) Änderungen im Äsungsverhalten des wildlebenden Huftiers, b) verändertem Raum-Zeit-Verhalten des wildlebenden Huftiers und c) Stress und Ernährungszustand des wildlebenden Huftiers, welche die Nachwuchs- und Überlebensrate beeinflussen. Zeichnungen: Andreas Schwyzer (WSL)

führt (Halofsky et al 2008, Ripple & Beschta 2007), andererseits zogen sich Rothirsche in den Wolf-Kernzonen in Gebiete mit vielen Hindernissen zurück, was die Verbissintensität bei gleichbleibender Verjüngungszahl erhöhte (Winnie 2012). Im Gegensatz zu den Nationalparks in Nordamerika oder in Polen liegt in der Schweiz weniger dickes Totholz im Wald. Deshalb dürfte ein solcher Effekt hierzulande eher an Orten mit Wurzeltellern, Felsen und anderen grösseren Sichtbarrieren wie Holzstapeln auftreten.

Im Gegensatz zum Rothirsch frisst die Gämse oft in der Nähe von Totholz, weil dort die Ausape- rung früher einsetzt (Kupferschmid & Bugmann 2005). Wir nehmen an, dass sich die Gämse in Gebieten mit Wölfen noch häufiger in Bestände mit viel Totholz zurückziehen wird.

Der Jagderfolg des Wolfes hängt auch vom Vegetationstyp und von der Topografie ab. Da Wölfe in offenem Gelände erfolgreicher jagen als im dichten Wald (z.B. May et al 2008), wechselten Rothirsche im Yellowstone-Nationalpark vom Grasland in Wälder (Creel et al 2005) und frassen dort an Tagen mit Wolfpräsenz mehr Weiden und Pappeln (Creel & Christianson 2009). Zum Teil wechselten Rothirsche von Pappelbeständen in Nadelwälder, was zur Folge hatte, dass der Verbiss an Pappeln bei Wolfpräsenz zurückging (Fortin et al 2005). Eine andere Studie berichtet, dass Rothirsche im Sommer (nicht aber im Winter) in höhere Lagen sowie in weniger offene und steilere Waldbestände abwanderten und so den Wölfen auswichen (Mao et al 2005). Wölfe sind gegenüber kletternden Huftieren (wie Gämsen und Steinböcken) in felsigen Gebieten benachteiligt (pers. Mitteilung R. Wildhaber).

Veränderung des Äsungsverhaltens

Wolfpräsenz kann das Äsungsverhalten der Beutetiere beeinflussen (Abbildung 3, Pfeil a). So berichten einige Studien über veränderte Nahrungszusammensetzung beim Rothirsch. Allerdings scheint der Zusammenhang sehr kompliziert zu sein. Creel & Christianson (2009) analysierten über drei Winter Hirschkot, der in einem Gebiet mit variabler Wolfpräsenz gesammelt wurde. In Zeiten ohne Wolf wurden vorwiegend Gräser gefressen, in Zeiten mit Wölfen wurden deutlich mehr Gehölze verbissen. Da dann die Rothirsche vermehrt deckungsreiche Habitate aufsuchten, könnte dies die erhöhte Verbissrate erklären. Das Verhalten unterscheidet sich jedoch zwischen den Geschlechtern und mit der Härte des Winters. Stiere frassen bei Anwesenheit der Wölfe zu jeder Jahreszeit weniger Nadelhölzer als ohne Wölfe, während Hirschkühe in durchschnittlichen Wintern bei Anwesenheit der Wölfe mehr Nadelhölzer frassen, hingegen weniger in milden Wintern (Christianson & Creel 2008). Dies deutet darauf hin, dass Wölfe besonders über das Raum-Zeit-Verhalten der Huftiere dessen Nahrungszusammensetzung beeinflussen.

Verhaltensänderungen bei den Huftieren beeinflussen auch die Gruppengrösse und damit den lokalen Äsungsdruck. In einer Studie nahm die Rudelgrösse der Rothirsche mit zunehmender Distanz zum Wald und damit zu Deckung ab (Creel et al 2005). Barja & Rosellini (2008) fanden beim Reh grössere Gruppen in offenen Habitaten (Heidenschaft), nicht aber beim Rothirsch. Weiter sind uns Studien bekannt, die eine erhöhte Wachsamkeit des Wildes bei Wolfpräsenz zeigen, was zu häufigeren Pausen in der Nahrungsaufnahme führt, in denen

das Wild sichert (z.B. Kuijper et al 2014, Nitze 2012). Insgesamt verringert sich dadurch die Zeit für die Nahrungsaufnahme (Middleton et al 2013, Winnie & Creel 2007), und die Huftiere weichen zum Teil auf weniger risikoreiche Stunden aus (Creel et al 2008). Dass solche Verhaltensänderungen einen Einfluss auf die Qualität der Nahrung und die Konstitution der Tiere haben, lässt sich vermuten, ist aber unseres Wissens noch nicht nachgewiesen worden.

Stress und Ernährungszustand

Ebenfalls unklar ist, inwiefern der Wolf die Nahrungszusammensetzung der Huftiere via Stresshormone beeinflusst. Stress erhöht die Cortisol-Konzentration der Huftiere und reduziert damit kurzzeitig die Nahrungsaufnahme (Carragher et al 1997). Ob die Huftiere danach wieder zur gewohnten Nahrung (Qualität und Quantität) übergehen oder ob sie Heiss hunger nach gewissen Äsungspflanzen entwickeln, ist zurzeit noch offen.

Bekannt ist hingegen aus dem Yellowstone-Nationalpark, dass höherer Prädationsdruck bei weiblichen Rothirschen zu geringeren Progesteron-Werten und damit zu einer geringeren Nachwuchsrate im Folgejahr führt (Abbildung 3, Pfeil c; vgl. Creel et al 2007). Vermindertem Populationswachstum wurde auch beim Reh im Verbreitungsgebiet des Luchses in Frankreich und Norwegen nachgewiesen (Nilsen et al 2009). Solche Effekte haben indirekte, numerische Auswirkungen. Deren Bedeutung für die Waldverjüngung wurde bisher nicht untersucht.

Indirekte Effekte in der Schweiz

Grossraubtiere können ihre Beutetiere stark beeinflussen, auch wenn sie nur einen beschränkten Teil davon konsumieren (Preisser et al 2005). Solange die Bestände des Wolfes klein bis mässig sind, dürfte sein Einfluss auf die Waldverjüngung in der Schweiz hauptsächlich indirekt erfolgen – über die räumlich und zeitlich veränderte Lebensraumnutzung und Nahrungszusammensetzung der wildlebenden Huftiere. Und da sich bei Wolfspräsenz ein Teil der Rothirsche für die Nahrungsaufnahme nachts vermehrt im Wald oder in der Nähe von Siedlungen aufhalten dürfte, könnte es lokal sogar zu mehr Verbiss an der Waldverjüngung kommen, insbesondere dort, wo wenig Totholz vorhanden ist. Hingegen dürften Waldbestände in steilem und insbesondere in felsigem Gelände und mit viel Totholz vermehrt zu Einstandsgebieten für die Gämse werden.

Kombinierte Effekte von Räuber-Beute-Gemeinschaften

Wenn verschiedene Grossraubtiere wie Luchs und Wolf sowie der Mensch im selben Gebiet aktiv sind, führt dies zu komplexen Wechselwirkungen,

da nicht alle Grossraubtiere die gleiche Jagdstrategie, dasselbe Beutespektrum und denselben Jagddruck ausüben.

Unterschiedliche Jagdstrategien

Verfolgen zwei Grossraubtiere komplementäre Strategien, so kann das Ausweichen gegenüber einem Prädator zu einem höheren Risiko durch einen anderen Prädator werden (Sih et al 1998). In solchen Fällen erwartet man geringe Verhaltensanpassungen bei den Beutetieren. Rothirsche, die dem Wolf ausweichen und mehr Deckung suchten, waren in den amerikanischen Rocky Mountains einem höheren Risiko durch den Puma ausgesetzt (Atwood et al 2009). Analog fanden May et al (2008) in Norwegen, dass Wölfe ihre Beute häufiger im offenen Gelände töteten als Luchse. Eine Studie ebenfalls aus Norwegen zeigte, dass Luchse Rehe erfolgreicher in deckungsreichen Habitaten erbeuteten, Menschen aber häufiger in offenem Gelände wie Wiesen, Waldlücken und Freihalteflächen jagten (Lone et al 2014). Dasselbe dürfte für die Nähe zu Strassen gelten, da Luchse solche Orte eher mieden, Jäger die Rehe aber in der Nähe von Strassen erlegten (Lone et al 2014).

Falls aber zwei Prädatoren dieselben Strategien verfolgen, erwartet man Verhaltensänderungen bei den Beutetieren (Abbildung 4, orange Pfeile). Luchs und Mensch jagen zum Beispiel in Südnorwegen beide in steilerem Gelände erfolgreicher (siehe Lone et al 2014), was das Abwandern der Rehe in flachere Gebiete begünstigen sollte. Im Yellowstone-Nationalpark fanden Proffitt et al (2009), dass Rothirsche in ihrem Verhalten auf die Präsenz von Wölfen ähnlich reagierten wie auf jagende Menschen.

Unterschiedlich starker Jagddruck

Die Effekte von Wölfen waren im Yellowstone-Nationalpark deutlich kleiner als diejenigen des Menschen (Proffitt et al 2009). In Norwegen veränderten Elche die Streifgebiete bei Anwesenheit von Grossraubtieren nicht (Gervasi et al 2013), und Rehe wichen bei Luchspräsenz nicht vom Wald ins offene Gelände aus (Ratikainen et al 2007). Offenbar versuchen Elche und Rehe in Norwegen primär, Begegnungen mit Menschen zu vermeiden, da dieser mit der Jagd einen viel grösseren Einfluss auf deren Bestand hat. Während die jagdlich bedingte Hirschmortalität im Herbst ihren Höhepunkt hat, ist die durch Grossraubtiere verursachte Mortalität im Winter und Frühjahr am grössten (Brodie et al 2013). Dies trifft vor allem auf Jahre mit viel Schnee zu. Rehe im polnischen Białowieża zeigten in der Jagdsaison tagsüber mehr Wachsamkeit als sonst und in der Nacht. Dies deutet ebenfalls darauf hin, dass Jäger das Verhalten der Rehe stärker beeinflussen als Wölfe (Sonnichsen et al 2013). Erstaunlich ist das nicht, wenn man berücksichtigt, dass in der Lausitz die Wölfe nur für circa 10% der Gesamtmortalität von wildle-

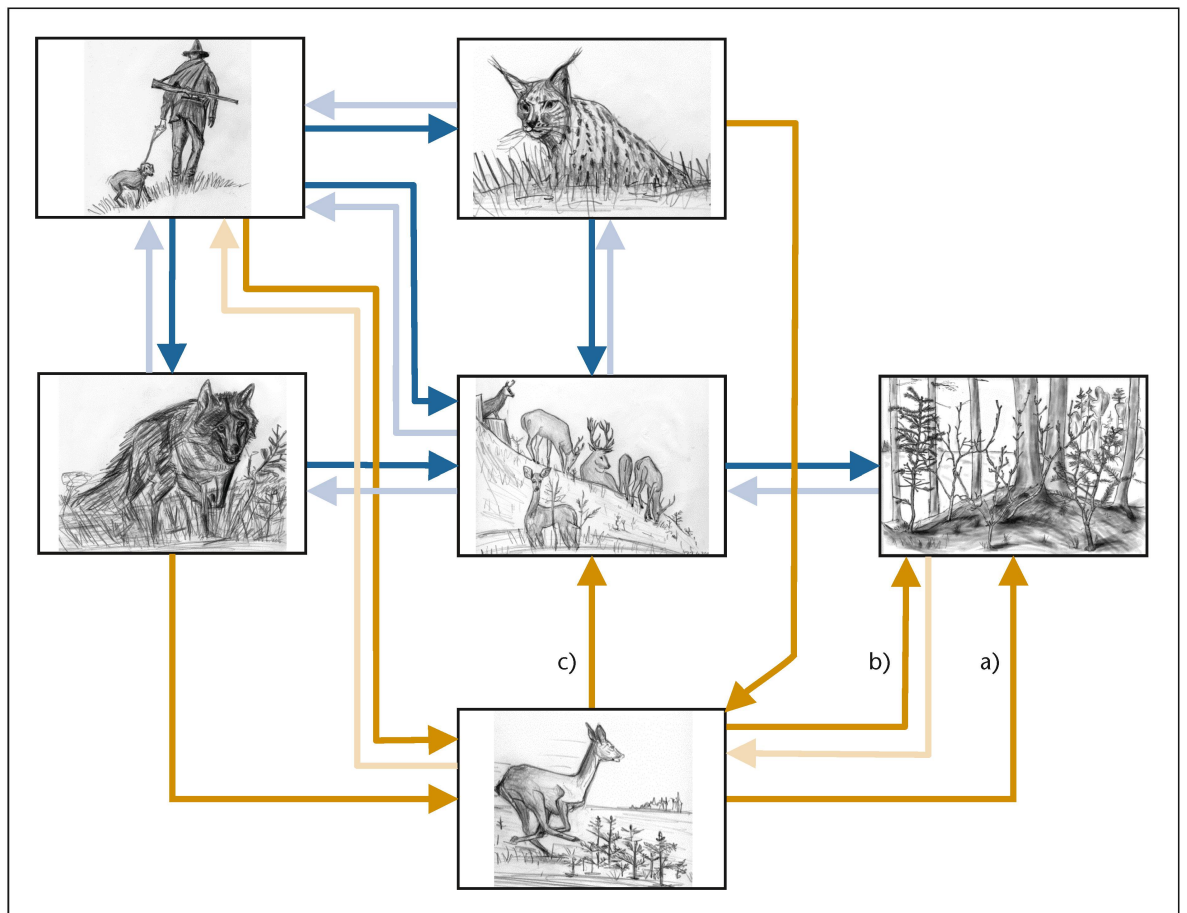


Abb 4 In vom Menschen bejagten Wildtierpopulationen ist das Potenzial von Wolf und Luchs begrenzt, einen erwünschten verhaltensökologischen (orange) und numerischen (blau) Effekt auf die Beutetiere und deren Ressourcennutzung auszuüben. Erklärungen für die funktionellen Effekte a–c siehe Abbildung 3. Zeichnungen: Andreas Schwyzer (WSL)

benden Huftieren verantwortlich waren (Gärtner & Noack 2009). Auch Mech (2012) folgerte in seinem Literaturüberblick, dass der menschliche Einfluss auf Huftiere und Vegetation deutlich grösser ist als jener der Wölfe.

Umgekehrt meiden Wölfe in wenig besiedelten Gebieten wie Białowieża und den Rocky Mountains die Nähe von menschlichen Siedlungen (Kuijper et al 2015), was den Huftieren die Möglichkeit gibt, den Prädationsdruck des Wolfes durch die Nutzung von siedlungsnahen Gebieten zu reduzieren (Hebblewhite & Merrill 2009). Auch die Wurfhöhlen der zwei bisherigen Wolfsrudel der Schweiz befanden sich in abgelegenen Gebieten. Dies heisst aber nicht, dass Wölfe nicht in der Nähe von Siedlungen anzutreffen wären (vgl. überfahrener Wolf in Schlieren, Zürich⁶).

Kombinierte Effekte von Wolf, Luchs und Mensch in der Schweiz

Jäger dürften in der Schweiz, mindestens während der Jagdsaison, einen deutlich stärkeren direkten und indirekten Einfluss auf die wildlebenden Huftiere haben als Wölfe. In Gebieten, wo sich die Verbreitung von Wolf und Luchs überschneiden, dürfte der Wolf einen geringeren indirekten Einfluss

auf die wildlebenden Huftierarten haben als in Gebieten ohne Luchs. Mit weniger Verbiss an der Waldverjüngung ist dort zu rechnen, wo die Jagd den jährlichen Zuwachs der wildlebenden Huftiere bereits heute abschöpft und die Grossraubtiere mehrheitlich weibliche und junge Tiere erlegen. Aus der Sicht der Forschung wäre es wünschenswert, dass – zumindest in der Etablierungsphase des Wolfes in einer Region – die Art und die Intensität der menschlichen Jagd nicht verändert werden, damit eine mögliche Wirkung des Wolfes auf die Waldverjüngung überhaupt nachgewiesen werden kann.

Fazit

Die Gleichung «Wolf = weniger Wild = weniger Verbiss» ist zu einfach und wird den komplexen Wechselwirkungen zwischen Raubtier, Pflanzenfresser und Vegetation nicht gerecht. Der Wolf kann Auswirkungen auf seine Beutetiere und deren räumliche und zeitliche Nutzung des Lebensraums haben und kann so auch die Waldverjüngung beeinflus-

⁶ www.zh.ch/internet/de/aktuell/news/medienmitteilungen/2014/wolf_schlieren.html (16.11.2015)

sen. Bei starker Wolfspräsenz erwarten wir grossräumig weniger Verbiss, weil sich dann ein numerischer Effekt des Wolfes auf seine Beutetiere einstellen sollte. Dabei darf nicht vergessen werden, dass der Trade-off zwischen Räubervermeidung und Nahrungsaufnahme für die Huftierarten räumlich variiert und von der Jagdstrategie des Räubers abhängig ist. Dadurch variiert der Verbiss kleinräumig, an manchen Orten mehr, an anderen weniger. Je nach Situation kann dies also die Waldverjüngung hemmen oder fördern. Wie und wo sich diese Effekte in der topografisch vielfältig gegliederten Schweiz mit relativ stark bejagten Huftierbeständen genau zeigen werden, ist schwierig zu prognostizieren. Wir vermuten, dass in steilem, felsigem Gelände, das für den Wolf schlecht zugänglich ist, lokal mehr Verbiss auftreten wird. Der funktionelle Effekt von Grossraubtieren auf das Verhalten der Beutetiere und die entsprechende trophische Kaskadenwirkung auf die Vegetation in der Form einer waldbaulich verbesserten Verjüngung sind deshalb keine universelle Eigenschaft von Ökosystemen (sensu Kauffman et al 2010), vor allem nicht in Kulturlandschaften, in denen der Mensch die Wechselwirkungen zwischen Wolf, wildlebenden Huftieren und Wald jagdlich und waldbaulich stark beeinflusst.

Weil der Wolfbestand in der Schweiz noch relativ klein ist, besteht die einmalige Gelegenheit, den Einfluss des Wolfes auf die Populationsdynamik der wildlebenden Huftiere sowie auf den Verbiss und die Zusammensetzung und Struktur der Waldlebensräume zu untersuchen. Dabei können sowohl zeitliche Veränderungen (vorher – nachher) verfolgt als auch räumliche Unterschiede in stratifizierten Waldtypen (mit und ohne Wolf) dokumentiert werden. Denkbar ist, dass in den nächsten Jahren kein «messbarer» Effekt auf die Waldverjüngung nachgewiesen werden kann, weil gute Referenzwerte für die Situation ohne Wolf rar sind und die Jagdquote wegen des ansteigenden Wolfbestands aus kompensatorischen Gründen regional gedrosselt werden dürfte. Berücksichtigt man zudem die langen Sukzessionsphasen von Wäldern sowie den Einfluss der überlagerten menschlichen Bewirtschaftung und der jagdlichen Nutzung dieses Systems, muss eher mit lang- als kurzfristigen Veränderungen gerechnet werden. Auch ist zurzeit offen, ob die Wolfspopulation auf nationaler Ebene je eine Grösse erreichen wird, die einen relevanten numerischen Effekt auf den Huftierbestand haben kann. ■

Eingereicht: 29. April 2015, akzeptiert (mit Review): 17. November 2015

Dank

Die Arbeit von A.D. Kupferschmid wurde finanziert durch die BAFU-Projekte «Vorprojekt zur Analyse des Effektes von Wölfen auf die Waldver-

jüngung» (Vertrags-Nr. 00.0138.PZ/N071-0234) und «Herleitung von Merkmalen zur Beurteilung des Wildeinflusses auf die Waldverjüngung» (Vertrags-Nr. 00.0138.PZ/N433-1185).

Literatur

- ANSORGE H, KLUTH G, HAHNE S (2006) Feeding ecology of wolves *Canis lupus* returning to Germany. *Acta Theriol* 51: 99–106.
- ATWOOD TC, GESE EM, KUNKEL KE (2009) Spatial partitioning of predation risk in a multiple predator-multiple prey system. *J Wildl Manage* 73: 876–884.
- BARBEITO I, DAWES MA, RIXEN C, SENN J, BEBI P (2012) Factors driving mortality and growth at treeline: a 30-year experiment of 92.000 conifers. *Ecology* 93: 389–401.
- BARJA I, ROSELLINI S (2008) Does habitat type modify group size in roe deer and red deer under predation risk by Iberian wolves? *Can J Zool* 86: 170–176.
- BARJA I (2009) Prey and prey-age preference by the Iberian wolf *Canis lupus signatus* in a multiple-prey ecosystem. *Wildl Biol* 15: 147–154.
- BASSI E, DONAGGIO E, MARCONA, SCANDURA M, APOLLONIO M (2012) Trophic niche overlap and wild ungulate consumption by red fox and wolf in a mountain area in Italy. *Mamm Biol* 77: 369–376.
- BESCHTA RL, RIPPLE WJ (2009) Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States. *Biol Control* 142: 2401–2414.
- BRÄNDLI UB (2000) Waldzunahme in der Schweiz – gestern und morgen. Birmensdorf: Eidgenöss. Forsch.anstalt WSL, Inf.bl Forsch.bereich Landsch.ökol 45: 1–4.
- BRANG P (1998) Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Can J For Res* 28: 626–639.
- BREITENMOSE U, HALLER H (1987) Zur Nahrungsökologie des Luchses *Lynx lynx* in den schweizerischen Nordalpen. *Z Säugetierkd* 52: 135–144.
- BREITENMOSE U (1998) Large predators in the alps: the fall and rise of man's competitors. *Biol Conserv* 83: 278–289.
- BRODIE J, JOHNSON H, MITCHELL M, ZAGER P, PROFFITT K ET AL (2013) Relative influence of human harvest, carnivores, and weather on adult female elk survival across western North America. *J Appl Ecol* 50: 295–305.
- CALLAN R, NIBBELINK NP, ROONEY TP, WIEDENHOEFT JE, WYDEVEN AP (2013) Recolonizing wolves trigger a trophic cascade in Wisconsin (USA). *J Ecol* 101: 837–845.
- CARRAGHER JF, INGRAM JR, MATTHEWS JR (1997) Effects of yarding and handling procedures on stress responses of red deer stags (*Cervus elaphus*). *Ann Appl Biol Sci* 51: 143–158.
- CHAPRON G, KACZENSKY P, LINNELL JDC, VON ARX M, HUBER D ET AL (2014) Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346: 1517–1519.
- CHRISTIANSON D, CREEL S (2008) Risk effects in elk: sex-specific responses in grazing and browsing due to predation risk from wolves. *Behav Ecol* 19: 1258–1266.
- CREEL S, WINNIE J JR, MAXWELL B, HAMLIN K, CREEL M (2005) Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology* 86: 3387–3397.
- CREEL S, CHRISTIANSON D, LILEY S, WINNIE JA JR (2007) Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Science* 315: 960.
- CREEL S, WINNIE JA JR, CHRISTIANSON D, LILEY S (2008) Time and space in general models of antipredator response: tests with wolves and elk. *Anim Behav* 76: 1139–1146.
- CREEL S, CHRISTIANSON D (2009) Wolf presence and increased willow consumption by Yellowstone elk: implications for trophic cascades. *Ecology* 90: 2454–2466.

- EISENBERG C, SEAGER ST, HIBBS DE (2013) Wolf, elk, and aspen food web relationships: Context and complexity. For *Ecol Manage* 299: 70–80.
- FORTIN D, BEYER HL, BOYCE MS, MAO JS, SMITH DW ET AL (2005) Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* 86: 1320–1330.
- GÄRTNER S, NOACK R (2009) Populationsentwicklung und Schälschäden des Rothirsches in den nordostsächsischen Wolfsgebieten. *Artenschutzreport* 23: 27–32.
- GAZZOLA A, BERTELLI I, AVANZINELLI E, APOLLONIO M, TOLASANO A ET AL (2005) Predation by wolves (*Canis lupus*) on wild and domestic ungulates of the western Alps, Italy. *J Zool* 266: 205–213.
- GERVASI V, SAND H, ZIMMERMANN B, MATTISSON J, WABAKKEN P ET AL (2013) Decomposing risk: Landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates. *Ecol Appl* 23: 1722–1734.
- GOLDBERG JF, HEBBLEWHITE M, BARDSLEY J (2014) Consequences of a refuge for the predator-prey dynamics of a wolf-elk system in Banff National Park, Alberta, Canada. *PLoS ONE* 9: e91417.
- HALOFSKY J, RIPPLE W, BESCHTA R (2008) Recoupling fire and aspen recruitment after wolf reintroduction in Yellowstone National Park, USA. For *Ecol Manage* 256: 1004–1008.
- HEBBLEWHITE M, MERRILL E (2009) Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *Ecology* 90: 3445–3454.
- JEDRZEJEWSKI W, SCHMIDT K, MILKOWSKI L, JEDRZEJEWSKA B, OKARMA H (1993) Foraging by lynx and its role in ungulate mortality: the local (Białowieża Forest) and the Palaearctic viewpoints. *Acta Theriol* 38: 385–403.
- JEHL H (1995) Die Waldentwicklung auf Windwurfflächen im Nationalpark Bayerischer Wald. In: Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald, editor. 25 Jahre auf dem Weg zum Naturwald. Neuschönau: Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald. pp. 112–146.
- KACZENSKI P, CHAPRON G, VON ARX M, HUBER D, ANDRÉN H ET AL (2012) Status, management and distribution of large carnivores – bear, lynx, wolf and wolverine – in Europe. Bruxelles: European Commission. 200 p.
- KAUFFMAN MJ, BRODIE JF, JULES ES (2010) Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. *Ecology* 91: 2742–2755.
- KUIJPER DPJ, DE KLEINE C, CHURSKI M, VAN HOOFT P, BUBNICKI J ET AL (2013) Landscape of fear in Europe: Wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography* 36: 1–13.
- KUIJPER DPJ, VERWIJMEREN M, CHURSKI M, ZBYRYT A, SCHMIDT K ET AL (2014) What cues do ungulates use to assess predation risk in dense temperate forests? *PLoS ONE* 9: e84607.
- KUIJPER DPJ, BUBNICKI JW, CHURSKI M, MOLS B, VAN HOOFT P (2015) Context-dependence of risk effects: wolves and tree logs create patches of fear in an old-growth forest. *Behav Ecol*: online first.
- KUPFERSCHMID AD, BUGMANN H (2005) Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. For *Ecol Manage* 205: 251–265.
- KUPFERSCHMID AD, BRANG P (2010) Praxisrelevante Grundlagen: Zusammenspiel zwischen Wild und Wald. In: BAFU. Wald und Wild – Grundlagen für die Praxis. Wissenschaftliche und methodische Grundlagen zum integralen Management von Reh, Gämse, Rothirsch und ihrem Lebensraum. Bern: Bundesamt Umwelt. pp. 9–39.
- KUPFERSCHMID AD, HEIRI C, HUBER M, FEHR M, FREI M ET AL (2015) Einfluss wildlebender Huftiere auf die Waldverjüngung: ein Überblick für die Schweiz. *Schweiz Z Forstwes* 166: 420–431. doi: 10.3188/szf.2015.0420
- LONE K, LOE LE, GOBAKKEN T, LINNELL JDC, ODDEN J ET AL (2014) Living and dying in a multi-predator landscape of fear: roe deer are squeezed by contrasting pattern of predation risk imposed by lynx and humans. *Oikos* 123: 641–651.
- MAO JS, BOYCE MS, SMITH DW, SINGER FJ, VALES DJ ET AL (2005) Habitat selection by elk before and after wolf reintroduction in Yellowstone National Park. *J Wildl Manage* 69: 1691–1707.
- MATTIOLI L, CAPITANI C, AVANZINELLI E, BERTELLI I, GAZZOLA A ET AL (2004) Predation by wolves (*Canis lupus*) on roe deer (*Capreolus capreolus*) in north-eastern Apennine, Italy. *J Zool* 264: 249–258.
- MAY R, VAN DIJK J, WABAKKEN P, SWENSON JE, LINNELL JDC ET AL (2008) Habitat differentiation within the large-carnivore community of Norway's multiple-use landscapes. *J Appl Ecol* 45: 1382–1391.
- MCLAREN BE, PETERSON R (1994) Wolves, moose, and tree rings on Isle Royale. *Science* 266: 1555–1558.
- MECH LD (2012) Is science in danger of sanctifying the wolf? *Biol Conserv* 150: 143–149.
- MELIS C, JEDRZEJEWSKA B, APOLLONIO M, JEDRZEJEWSKI W, LINELL JDC ET AL (2009) Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, *Capreolus capreolus*, population density across Europe. *Glob Ecol Biogeogr* 18: 724–734.
- MERIGGI A, BRANGI A, SCHENONE L, SIGNORELLI D, MILANESI P (2011) Changes of wolf (*Canis lupus*) diet in Italy in relation to the increase of wild ungulate abundance. *Ethol Ecol Evol* 23: 195–210.
- MIDDLETON AD, KAUFFMAN MJ, MCWHIRTER DE, JIMENEZ MD, COOK RC ET AL (2013) Linking anti-predator behaviour to prey demography reveals limited risk effects of an actively hunting large carnivore. *Ecol Lett* 16: 1023–1030.
- MOLINARI-JOBIN A, MOLINARI P, BREITENMOSER-WÜRSTEN C, BREITENMOSER U (2002) Significance of lynx *Lynx lynx* predation for roe deer *Capreolus capreolus* and chamois *Rupicapra rupicapra* mortality in the Swiss Jura Mountains. *Wildl Biol* 8: 109–115.
- MOSER B, SCHÜTZ M, HINDENLANG K (2006) Importance of alternative food resources for browsing by roe deer on deciduous trees: The role of food availability and species quality. For *Ecol Manage* 226: 248–255.
- MYSTERUD A, LIAN LB, HJERMANN DO (1999) Scale-dependent trade-offs in foraging by European roe deer (*Capreolus capreolus*) during winter. *Can J Zool* 77: 1486–1493.
- NILSEN E, GAILLARD J, ANDERSEN R, ODDEN J, DELORME D ET AL (2009) A slow life in hell or a fast life in heaven: Demographic analyses of contrasting roe deer populations. *J Anim Ecol* 78: 585–594.
- NITZE M (2012) Schalenwildforschung im Wolfsgebiet der Oberlausitz (Zeitraum 2007–2010). Tharandt: Techn Univ Dresden, Forschungsbericht der Forstzoologie/AG Wildtierforschung. 110 p.
- PEZZO F, PARIGI L, FICO R (2003) Food habits of wolves in central Italy based on stomach and intestine analyses. *Acta Theriol* 48: 265–270.
- PREISSER EL, BOLNICK DI, BENARD MF (2005) Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology* 86: 501–509.
- PROFFITT KM, GRIGG JL, HAMLIN KL, GARROTT RA (2009) Contrasting effects of wolves and human hunters on elk behavioral responses to predation risk. *J Wildl Manage* 73: 345–356.
- RATIKAINEN II, PANZACCHI M, MYSTERUD A, ODDEN J, LINNELL J, ET AL (2007) Use of winter habitat by roe deer at a northern latitude where Eurasian lynx are present. *J Zool* 273: 192–199.
- RIPPLE WJ, BESCHTA RL (2007) Restoring Yellowstone's aspen with wolves. *Biol Conserv* 138: 514–519.
- RIPPLE WJ, ROONEY TP, BESCHTA RL (2010) Large predators, deer, and trophic cascades in boreal and temperate ecosystems. In: Terborgh J, Estes J, editors. *Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature*. Washington DC: Island Press. pp. 141–161.

- RIPPLE WJ, BESCHTA RL (2012A) Large predators limit herbivore densities in northern forest ecosystems. *Europ J Wildl Res* 58: 733–742.
- RIPPLE W, BESCHTA RL (2012B) Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. *Biol Conserv* 145: 205–213.
- SENN J (2000) Huftiere und Verjüngung im Gebirgswald: eine Geschichte mit vielen Variablen und noch mehr Interaktionen. *Schweiz Z Forstwes* 151: 99–106. doi: 10.3188/szf.2000.0099
- SIH A, ENGLUND G, WOOSTER D (1998) Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends Ecol Evol* 13: 350–355.
- SONNICHSEN L, BOKJE M, MARCHAL J, HOFER H, JEDRZEJEWSKA B ET AL (2013) Behavioural responses of European roe deer to temporal variation in predation risk. *Ethology* 119: 233–243.
- VUCETICH J, HEBBLEWHITE M, SMITH D, PETERSON R (2011) Predicting prey population dynamics from kill rate, predation rate and predator–prey ratios in three wolf-ungulate systems. *Ecology* 80: 1236–1245.
- WARD AI, WHITE PCL, WALKER NJ, CRITCHLEY CH (2008) Conifer leader browsing by roe deer in English upland forests: effects of deer density and understorey vegetation. *For Ecol Manage* 256: 1333–1338.
- WELCH D, STAINES BW, SCOTT D, FRENCH DD, CATT DC (1991) Leader browsing by red and roe deer on young Sitka spruce trees in Western Scotland (UK): I. Damage rates and the influence of habitat factors. *Forestry* 64: 61–82.
- WINNIE J, CREEL S (2007) Sex-specific behavioural responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. *Anim Behav* 73: 215–225.
- WINNIE JA JR (2012) Predation risk, elk, and aspen: tests of a behaviorally mediated trophic cascade in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Ecology* 93: 2600–2614.
- WOTSCHIKOWSKY U (2013) Rückkehr der Wölfe – werden die Jäger überflüssig? Wald-Wild-Kurs 2013 des Schweizerischen Forstvereins. www.forstverein.ch/fileadmin/Datenordner/arbeitsgruppen/wald_tiere/archiv/06_W%C3%B6lfe_kehren_zur%C3%BCck_CH_Endfassung.pdf (16.11.2015).
- ZWEIFEL-SCHIELLY B, LEUENBERGER Y, KREUZER K, SUTER W (2012) A herbivore's food landscape: seasonal dynamics and nutritional implications of diet selection by a red deer population in contrasting Alpine habitats. *J Zool* 286: 68–80.

Effets directs, indirects et combinés du loup sur le rajeunissement des forêts

Le loup revient actuellement dans son aire de répartition traditionnelle en Europe centrale. Etant un grand carnivore, il va à changer les interactions entre les organismes. L'influence du loup sur les ongulés sauvages et sur la végétation est diverse: ce prédateur exerce d'une part une action numérique directe sur la population et la démographie de ses proies (comme chamois, chevreuil et cerf), et d'autre part induit des effets fonctionnels indirects en modifiant le comportement des ongulés. Dans une première phase de recolonisation par quelques loups, les effets indirects comme une utilisation différente des espaces et des ressources devraient dominer, car les ongulés essaient d'éviter la prédation. Plus tard, dans les phases où la densité des loups est importante, les effets numériques, c'est-à-dire la réduction de la densité de population des ongulés, devraient prendre de l'importance. Ces interactions entre les prédateurs et les proies ont également une influence sur l'abrutissement des jeunes arbres. Comme l'utilisation spatiale et temporelle de l'habitat de la proie dépend de la distribution et l'abondance des grands prédateurs, on ne peut pas conclure que l'abrutissement serait en général moindre sur les pousses. Les ongulés sauvages pourraient se cacher et se retirer vers des terrains plus raides et plus rocheux ou chercher la proximité des habitats humains. Ceci montre que les interactions entre les prédateurs, les herbivores et la forêt sont complexes et multiples, notamment aussi parce que la forêt d'Europe centrale est fortement influencée par l'exploitation et par la chasse, ce qui limite l'impact trophique en cascade des grands prédateurs sur la forêt. Notre vue d'ensemble démontre ainsi que l'équation «loup = moins de gibier = moins d'abrutissement» n'est que partiellement vraie.

Direct, indirect and combined effects of wolves on tree regeneration

The wolf currently returns to its traditional distribution area in central Europe. As a large carnivore, he will change the interactions between the organisms there. The impact of wolves on wild ungulates and on the vegetation cover and its composition is manifold: besides direct, numeric effects of wolves on the abundance and demography of their prey populations (like chamois, roe deer and red deer), indirect functional effects through mediated behavior of ungulates are also reported. In a first phase of wolf recolonization with low population density in a region, the functional effects as changes in the spatio-temporal use of habitats and resources are considered to be dominant because the wild ungulates attempt avoiding to become a prey. Later, in phases with higher wolf densities, direct numeric effects on the abundance of prey species should become more obvious. Such interactions among predator and prey species also have an impact on the browsing of tree regeneration. Since the spatio-temporal habitat use of prey species is mediated by the occurrence and abundance of large predators, we cannot assume that the browsing level will gradually decrease in general. Wild ungulates could more often hide or retreat into steep and rocky terrain or towards human settlement. Hence, trophic interactions between predators, herbivores and forests are complex and multilayered, in particular because forest ecosystems in central Europe are strongly influenced by forestry and hunting practices. This limits the trophic cascading impact of carnivores on forest. Our review demonstrates that the equation “wolf = less ungulates = fewer browsing” is not a general rule.