

Alpha-Status, Dominanz und Aufgabenverteilung in Wolfsrudeln

von David Mech (1999)

Übersetzung von Ariane Breitzkreuz (ohne Gewähr) mit freundlicher Genehmigung von David Mech.

Engl. Original nachzulesen unter : <http://www.npwrc.usgs.gov/resource/2000/alstat/alstat.htm>.

Allgemein:

Die bestehende Ansicht über ein Wolfsrudel (*Canis Lupus*) ist die einer Gruppe von Individuen, die ständig nach Dominanz streben, aber vom Alpha Paar, dem männlichen und dem weiblichen Alpha, im Zaum gehalten werden.

Die meisten Untersuchungen zur sozialen Dynamik von Wolfsrudeln wurden jedoch an einer nicht natürlichen Auswahl von gefangenen Wölfen durchgeführt.

Hier beschreibe ich die soziale Ordnung eines Wolfsrudels wie es in der Natur vorkommt, diskutiere das Alpha Konzept, die soziale Dominanz und Unterwürfigkeit, und präsentiere Daten zu genauen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Mitgliedern eines freilebenden Rudels, basierend auf einer Literaturbesprechung und 13 Sommern Wolfsbeobachtungen auf der Ellesmere Insel im Nordwesten Kanadas.

Ich folgere, dass das typische Wolfsrudel eine Familie ist, mit den erwachsenen Eltern, die die Aktivitäten der Gruppe in einem Aufgabenverteilungssystem leiten, in welchem die Weibchen vorrangig in Aktivitäten wie Welpenaufzucht und -verteidigung vorherrschen, während die Männchen vorrangig mit Nahrungssuche und -beschaffung, sowie den damit zusammenhängenden Ausflügen beschäftigt sind.

Einführung

Wolfsrudel (*Canis lupus*) wurden lange als Beispiel für Beschreibungen von Verhaltensbeziehungen zwischen Mitgliedern sozialer Gruppen verwendet.

Das Thema der sozialen Dominanz und des Alpha Status erreichte beträchtliche Berühmtheit (Schenkel 1947; Rabb et. al. 1967; Fox 1971b; Zimen 1975, 1982) und die bestehende Ansicht eines Wolfsrudels (*Canis Lupus*) ist die einer Gruppe von Individuen, die ständig nach Dominanz streben, aber vom Alpha Paar, dem männlichen und dem weiblichen Alpha, im Zaum gehalten werden. (Murie 1944; Mech 1966, 1970; Haber 1977; Peterson 1977)

Die meisten Untersuchungen zur sozialen Dynamik in Wolfsrudeln wurden jedoch an Wölfen in Gefangenschaft durchgeführt. Diese gefangenen Rudel bestanden gewöhnlich aus einer Auswahl von Wölfen verschiedenen Ursprungs, die zusammengesetzt wurden und sich nach Belieben fortpflanzen konnten. (Schenkel 1947; Rabb et.al.1967; Zimen 1975, 1982)

Diese Herangehensweise spiegelt offenbar die Ansicht wider, dass in der Natur "die Rudelbildung zum Winteranfang stattfindet" (Schenkel 1947), was so etwas wie eine jährliche Versammlung selbständiger Wölfe impliziert. (Schenkel überlegte die Möglichkeit, dass das Rudel eine Familie sei, als Murie(1944) es schon veröffentlicht hatte, allerdings nur in einer Fußnote)

Bei Rudeln in der Gefangenschaft bilden die sich unbekanntenen Wölfe Dominanzhierarchien, die Alpha, Beta, Omega usw. Tiere beinhalten. In solchen Ansammlungen waren diese

Dominanzetiketten wahrscheinlich passend geeignet. Die meisten Tierarten, die zusammengewürfelt in Gefangenschaft leben, werden sich normalerweise so arrangieren. In der Natur ist das Wolfsrudel jedoch keine solche Ansammlung. Normalerweise ist es eher eine Familie (Murie 1944; Young und Goldman 1944; Mech 1970, 1988; Clark 1971; Haber 1977), die aus dem züchtenden Paar und ihren Nachkommen der letzten 1-3 Jahre besteht, oder manchmal aus zwei oder drei solchen Familien. (Murie 1944; Haber 1977; Mech et. al. 1998)

Gelegentlich wird ein nicht verwandter Wolf in das Rudel aufgenommen (VanBallenberghe 1983; Lehmann et. al. 1992; Mech et. al. 1998), oder ein Verwandter des züchtenden Paares wird mit eingefügt (Mech und Nelson 1990), oder ein totes Elternteil wird durch einen von außen kommenden Wolf ersetzt (Rothmann und Mech 1979; Fritts und Mech 1981) und ein Nachkomme passenden Geschlechts ersetzt sein Elternteil und pflanzt sich mit dem Stiefelternteil fort. (Fritts und Mech 1981; Mech und Hertel 1983)

Trotzdem sind diese Variationen Ausnahmen und das Rudel besteht auch in diesen Situationen aus einem sich fortpflanzenden Paar und ihren jungen Nachkommen (Mech 1970; Rothmann und Mech 1979; Fritts und Mech 1981; Mech und Hertel 1983; Peterson et. al. 1984). Das Rudel funktioniert das gesamte Jahr als Einheit. (Mech 1970, 1988, 1995b)

Wenn die Nachkommen beginnen erwachsen zu werden, das kann schon ab 9 Monaten der Fall sein, trennen sie sich vom Rudel. (Fritts und Mech 1981; Messier 1985; Mech 1987; Fuller 1989; Gese und Mech 1991)

Die meisten wandern ab, wenn sie zwischen 1 und 2 Jahre alt sind und wenige bleiben länger als 3 Jahre. (Mech et. al. 1998) Diese jungen Mitglieder machen in dem meisten Rudeln einen vorübergehenden Anteil aus und die einzigen zeitlich langen Mitglieder sind das Zuchtpaar. Im Gegensatz dazu, sind Mitglieder in Gefangenschaftsrudeln dazu gezwungen viele Jahre zusammenzubleiben. (Rabb et. al. 1967 ; Zimen 1982 ; Fentress et. al. 1987).

Die Versuche, Informationen über das Verhalten von Ansammlungen nicht verwandter Wölfe auf die Familienstruktur wilder Rudel anzuwenden, endete in beträchtlicher Verwirrung.

Solch eine Einstellung ist analog zum Versuch Schlussfolgerungen über die Dynamik menschlicher Familien zu ziehen, indem man Menschen in Flüchtlingslagern studiert. Das Konzept des Alpha Wolfes als eines „top dog“, der eine Gruppe gleichaltriger Tiere führt, (Schenkel 1947; Rabb et. al. 1967; Fox 1971a; Zimen 1975, 1982; Lockwood 1979; van Hoof et. al. 1987) ist besonders irreführend.

Da Wölfe so lange Zeit verfolgt wurden (Young und Goldman 1944), war es schwer, sie in der Natur zu studieren (Mech 1974) und das Sammeln von Informationen über soziale Interaktionen zwischen Mitgliedern freilebender Wolfsrudel dauerte deshalb lange.

Es ist wenig über die Interaktionen zwischen den männlichen und weiblichen Zuchttieren unter natürlichen Bedingungen bekannt und genauso wenig über die Rolle jedes Einzelnen im Rudel und wie Dominanz mit den Verwandtschaftsbeziehungen in Verbindung steht.

Wenige Menschen haben das Sozialverhalten wilder Wölfe in ihren Territorien beobachtet, erst Murie (1944) brachte einen anekdotischen Bericht, Clark(1971) präsentierte in einer nicht publizierten These nur eine quantifizierte Zusammenfassung von hierarchischen Verwandtschaftsbeziehungen des Rudels, und Haber (1977) beschrieb seine Interpretation einer sozialen Rudelhierarchie, gab jedoch keinen unterstützenden Beweis.

Niemand hat also bisher die hierarchischen Verwandtschaftsbeziehungen in einem wilden Wolfsrudel in Zahlen zusammengefasst .

Hier versuche ich die Sozialordnung des natürlichen Wolfsrudels aufzuklären und unser Wissen von der sozialen Dynamik des Wolfsrudels zu erweitern indem ich das Alpha-Konzepte, die soziale Dominanz diskutiere und Informationen zu den Dominanzbeziehungen zwischen Mitgliedern freilebender Rudel präsentiere.

Methoden

Diese Studie wurde während der Sommer 1986-1998 auf der Ellesmer Insel im Norwesten Kanadas (80°N, 86°W) durchgeführt. Wölfe erbeuten dort Schneehasen (*Lepus arcticus*), Moschusochsen (*Ovibos moschatus*) und Karibus (*Rangifer tarandus pearyi*) und leben weit genug weg von Ausbeutung und Verfolgung durch Menschen, so dass sie relativ wenig Angst vor Menschen haben. (Mech 1988, 1995a)

Während des Sommers 1986 gewöhnte ich ein Wolfsrudel an meine Anwesenheit und bestärkte die Gewöhnung jeden Sommer.

Das Rudel kam jeden Sommer in dieselbe Gegend und benutzten normalerweise dieselben oder nahegelegene Höhlen. Die Gewöhnung erlaubte mir und einem Assistenten täglich bei den Wölfen zu bleiben, sie individuell zu erkennen und regelmäßig in einer Entfernung von bis zu 1 Meter zu beobachten. (Mech 1998, 1995a; National Geographic Society 1988)

Wir notierten jede unterwürfige Körperhaltung gegenüber einem anderen Wolf.

Gewöhnlich war diese Ehrerbietung charakterisiert durch das Mundwinkel lecken des dominanten Tieres in aktiver Unterwerfungshaltung (Abb.5 in Schenkel 1967). Ähnlich dem, was Darwin (1877) für domestizierte Hunde beschrieb.

Dieses Verhalten war oft zu beobachten, wenn ein Tier nach der Futtersuche zur Höhle zurückkam und manchmal erbrach das zurückkommende Tier Futter für den bettelnden Wolf. (Mech 1988, Mech et. al. 1999) Andere registrierte Verhaltensweisen waren „festnageln“ oder passive Unterwerfung (Schenkel 1967), bei welcher der dominante Wolf einen anderen bedrohte, der dann am Boden kroch, und das „Darüber stehen“ bei dem ein Wolf über einem anderen steht, der oft gelassen dalag, manchmal aber auch die Genitalien des anderen beroch. Ich halte das „Darüber stehen“ nicht für ein Dominanzverhalten (L.D. Mech, vorgelegt zur Publikation)

Das Folgende ist eine Zusammenfassung verallgemeinernder Feststellungen, die in den oben angegebenen Referenzen dokumentiert sind, zusammen mit neuen quantifizierten Ergebnissen.

Ergebnisse und Diskussion

Alpha Status

„Alpha“ erweckt die Vorstellung eines Spitzenplatzes in einer Art von Hierarchie. Ein Alphawolf ist nach dieser Definition der ranghöchste Wolf. Da bei Wölfen in der Gefangenschaft die Hierarchien nach Geschlechtern getrennt ist, gibt es einen männlichen und einen weiblichen Alpha (Schenkel 1947).

Wie man sich den Alpha Status in der Vergangenheit vorgestellt hat, kann man anhand von Studien sehen, in welchen der Versuch gemacht wurde, zukünftige Alphas in Würfen gefangener Wolfswelpen klar zu erkennen. Es gab zum Beispiel die Hypothese, dass „die emotionale Reaktion auf Reize des dominanten Wolfsjungen, des *potentiellen* Alpha Tieres (von mir betont) des Rudels, sich messbar von denen der untergeordneten Individuen unterscheiden könnte“ und dass „es dann möglich sein könnte, die charakteristischen Temperamente oder die emotionalen Reizreaktionen des *potentiellen Alpha oder Leitwolfes* (von mir betont) und der Untergeordneten herauszufinden“ (Fox 1971b, p.299)

Und weiter „Unter normalen Feldbedingungen scheint es unwahrscheinlich, dass ängstliche, niederrangige Wölfe sich fortpflanzen werden“ (Fox 1971a, p. 307)

Diese Sichtweise impliziert, dass der Rang angeboren ist oder früh geformt wird und dass einige Wölfe dazu bestimmt sind das Rudel zu führen und andere nicht.

Im Gegensatz zu dieser Meinung, stelle ich fest, dass alle jungen Wölfe potentielle Zuchttiere sind und dass sie automatisch Alphas werden, wenn sie sich fortpflanzen. (Mech 1970).

Sogar in Rudeln in der Gefangenschaft bekommen oder verlieren Individuen den Alpha Status (Zimen 1976), so dass individuelle Wölfe keinen inneren permanenten Sozialstatus haben, auch wenn gefangene Welpen physiologische und Verhaltensunterschiede zeigen, die in Verbindung mit ihrem derzeitigen sozialen Rang stehen (Fox 1971b; Fox und Andrews 1973). Zweitens pflanzen sich Wölfe in Gefangenschaft sehr leicht fort und ich kenne keine voll entwickelten gefangenen Individuen, die sich nicht fortgepflanzt haben, wenn sie zu zweit abseits von der Gruppe gehalten wurden, wenn sie einen inneren niedrigen Rang hätten und sich somit nicht fortpflanzen dürften.

Drittens verlassen in der Wildnis die meisten Wölfe ihre Geburtsrudel und versuchen sich mit anderen solchen Wölfen zu paaren, produzieren Welpen und bilden ihr eigenes Rudel (Rothmann und Mech 1979; Fritts und Mech 1981; Messier 1985; Mech 1987; Gese und Mech 1991; Mech et. al. 1998). Ich kenne keinen Wolf, der sich permanent vom Rudel getrennt hat und sich nicht fortgepflanzt hat, wenn er lang genug gelebt hat.

Wölfe zeigen beträchtliche Altersunterschiede beim Verlassen des Rudels, bei der Entfernung zum Rudel, der Richtung des Verlassens und anderem Verhalten beim Verlassen (siehe Referenzen oben), und es wäre denkbar, dass diese im Zusammenhang stehen mit den oben diskutierten Variationen innerhalb des Wurfs (Fox 1971b; Fox und Andrews 1973).

Wenn jedoch ein vollentwickeltes Rudelmitglied nicht die Position erbt, die es ihm ermöglicht, sich im eigenen Rudel mit dem Stiefelternteil fortzupflanzen (Fritts und Mech 1981; Mech und Hertel 1983), wird es früher oder später abwandern und anderswo versuchen, sich fortzupflanzen.

Einen hochrangigen Wolf als Alpha zu bezeichnen, betont seinen Rang in einer Dominanzhierarchie. In natürlichen Wolfsrudeln jedoch sind Alpha Rüde und Alpha Fähe nur die sich fortpflanzenden Tiere, die Eltern des Rudels und Dominanzkämpfe mit anderen Wölfen sind selten, wenn es sie überhaupt gibt. Während meiner 13 Sommer, in denen ich das Ellesmere Insel Rudel beobachtete, sah ich keine.

Einen Wolf „Alpha“ zu nennen, ist normalerweise genauso wenig geeignet, wie menschliche Eltern oder eine Ricke (Rehgeiß) so zu bezeichnen. Alle Eltern sind dominant über ihr jungen Nachkommen, so dass der Begriff „Alpha“ keine Information beinhaltet.

Warum sollte man nicht weibliche Alphas, als das weibliche Elternteil bezeichnen, das sich fortpflanzende Weibchen, die Matriarchin oder einfach die Mutter?

Eine solche Bezeichnung betont nicht den Dominanzstatus des Tieres, was eine triviale Information ist, sondern seine Rolle als Rudelvorfahre, was eine kritische Information ist.

Das Einzige, wo wir den „Alpha“ noch anwenden können, ist in den relativ wenigen großen Wolfsrudeln, die aus mehreren Würfen bestehen. Obwohl die genetische Verwandtschaft der Mütter dieser Rudel unbekannt bleibt, bestehen die Mütter aus der ursprünglichen Mutter und einer oder mehr Töchtern und die Väter wahrscheinlich aus dem ursprünglichen Vater und nicht verwandten Adoptierten. (Mech et. al. 1998) In solchen Fällen sind die älteren Zuchttiere wahrscheinlich über die jüngeren Eltern dominant und sind vielleicht besser geeignet, Alphas genannt zu werden. Beweise für eine solche Behauptung wären, wenn die älteren Zuchttiere konsequent die Futterverteilung oder die Wanderungen des Rudels beherrscht.

Der Punkt ist hier nicht unbedingt die Terminologie, sondern was die Terminologie fälschlicherweise impliziert: eine rigide, auf Zwang basierende Dominanzhierarchie.

In welchem Maß diese Argumente auf andere Spezies ohne Zweifel anwendbar sind, variiert beträchtlich und überschreitet das Fassungsvermögen dieses Artikels.

Trotzdem ist es bemerkenswert, dass ähnliche Argumente für den afrikanischen Wildhund (*Lycaon pictus*) gelten könnten, die den Wölfen ökologisch ähneln. (Mech 1975).

Während einige Forscher kein Rangordnungsverhalten in dieser Spezies beobachteten (Kuhme 1965; Estes und Goddard 1967), schrieben andere großzügig von „Alpha“-Tieren (Creel und Creel 1996).

Dominanz und Unterwerfung zwischen Rudelmitgliedern

Das Konzept, die Natur, und die Wichtigkeit der Dominanz Hierarchie oder Hackordnung (Schjelderup-Ebbe 1922) selbst, wird bei vielen Arten sachlich diskutiert (Zusammenfassung in Wilson 1975). Ähnlich wie im natürlichen Wolfsrudel, zeigt sich Dominanz nicht als Hackordnung und scheint viel weniger wichtig zu sein, als die Ergebnisse der Studien an gefangenen Rudeln angedeutet hatten (Schenkel 1947, 1967; Rabb et. al. 1967; Zimen 1975, 1982; Lockwood 1979).

In einem natürlichen Wolfsrudel, haben die Dominanzregeln keine Ähnlichkeit mit denen einer Hackordnung, einer Gruppe ähnlicher Individuen, die um den Rang kämpfen. Die einzige entsprechende Rangdemonstration im natürlichen Wolfsrudel, ist die Haltung des Tieres bei sozialen Interaktionen. Dominante Wölfe nehmen die klassische stehende Canidenhaltung mit mindestens horizontal gehaltenem Schwanz ein und die untergeordneten oder unterwürfigen Individuen erniedrigen sich selbst und „kriechen“ (Darwin 1877). Überhaupt, kann Unterwürfigkeit selbst zum Fördern freundlicher Beziehungen oder zur Reduzierung sozialer Distanz genauso wichtig sein, wie Dominanz.

Tabelle 1. Dominanzinteraktionen, z.B. wie oft einzelne Wölfe andere dominierten oder selbst unterworfen wurden, während des Sommers zwischen den Zuchttieren im Ellesmere Insel Wolfsrudel, wenn keine Helfer dabei waren.

Jahr	Zuchtrüde	Zuchtfähe	Welpen dabei ?
1992	9	0	Ja
1996	21	0	Ja
1998	4	0	Nein

Anmerkung: Die Interaktionen waren vorrangig aktive Unterwerfung, außer drei Fälle von passiver Unterwerfung (Schenkel 1967); das „Darüber stehen“ oder Interaktionen, die mit Futter zu tun hatten, außer „Futterbetteln“, sind nicht mit eingeschlossen.

Schenkel (1967), der die Wichtigkeit der Unterwerfung hervorhob, erkannte zwei Hauptarten, aktiv und passiv. Er glaubte, dass aktive Unterwerfung vom Futterbettel-Verhalten abgeleitet ist und ich selbst finde aktive Unterwerfung und Futterbetteln nicht unterscheidbar. Der bettelnde oder unterwürfige Wolf nähert sich aufgeregt einem anderen Wolf, wedelt mit dem Schwanz, die Ohren sind angelegt und leckt den anderen Wolf. Der andere Wolf kann, abhängig von den Umständen (Mech et. al. 1999), Futter hervorwürgen, oder auch nicht.

Bei der passiven Unterwerfung, rollt der unterwürfige Wolf auf die Seite oder den Rücken und der dominante Wolf beriecht seine Leiste oder Genitalien (Schenkel 1967). Aktive Unterwerfung war verbreiteter im Ellesmere Insel Rudel.

In diesem Rudel unterwarfen sich, der Körperhaltung nach, alle Mitglieder, auch das sich fortpflanzende Weibchen, dem Zuchtrüden in aktiver und passiver Form (Schenkel 1967). Die ein- und zweijährigen Wölfe und ein altes postreproduktives Weibchen unterwarfen sich beiden Zuchttieren.

Diese Regeln galten ohne Rücksicht auf die Zusammensetzung des Rudels: züchtendes Paar oder züchtendes Paar mit Welpen (Tabelle 1), züchtendes Paar mit Jährlingen (Tabelle 2), züchtendes Paar mit Jährlingen und Welpen (Tabelle 3),

züchtendes Paar mit Welpen und 2-jährigen Helfern (Tabelle 4) oder züchtendes Paar mit Welpen und einem postreproduktiven Weibchen (Tabelle 5).

Dass diese Unterwerfungsregeln freundliche Beziehungen fördern, wurde bei einer Beobachtung von mir am 22. Juni 1991 dramatisch gezeigt. Ein postreproduktives Weibchen kam mit einem sehr trockenen Hasenkadaver zum Höhlenareal zurück, der eher ein interessante Ablenkung als Futter darstellte. Anstatt den getrockneten Hasen sofort zu den Welpen zu bringen, brachte sie es unterwürfig zum züchtenden Rüden, der es ihr sofort wegschnappte. Er lehnte Betteleien beider, dieses Weibchens und sogar des Zuchtweibchens ab und kaute es 20 bis 30 Minuten selbst.

Die einzigen anderen allgemeinen Dominanzregeln, die ich erkannte, beinhalteten Verteilen von Duftnoten und Futterbesitz und -übergabe.

Durch das Verteilen von Duftnoten markieren das männliche und das weibliche Zuchttier, die Untergeordneten markieren nicht, es sei denn im Streit um Dominanz (Packard 181989, Asa et. al. 1990) und ich habe keine Ausnahmen gesehen.

Bei Futterbesitz und Abgabe, wenn das Rudel auch aus Welpen oder Jährlingen bestand, konnte ich beobachten, dass das züchtende Männchen das Futter entweder hervorwürgte oder vor dem Partner fallen ließ oder er erlaubte ihr, es ihm wegzuschnappen oder brachte es direkt zu den Jungen.

Neben diesen Futterlieferungen, schien es eine Besitzzone (Mech 1970) um die Schnauze jedes Wolfes zu geben und ohne Rücksicht auf den Rang des Herausforderers versuchte der Besitzer das Futter, das er besaß zu behalten, so wie Lockwood (1979) es auch bei gefangenen Wölfen gesehen hatte. Wölfe jeden Ranges konnte versuchen Futter eines anderen zu stehlen, aber jeder Wolf verteidigte sein Futter (Tabelle 6). Im Allgemeinen schien es, als hätten dominante Wölfe mehr Erfolg beim Futterstehlen, aber die Versuchstiergröße war zu klein, um eine endgültige Aussage machen zu können.

Zwei andere Verhaltensweisen im Zusammenhang mit dem Rudel hätten dominanzbezogen sein können, auch wenn die Daten nicht ausreichend waren, um sicher zu sein. Das waren das „Darüber stehen“ und „Umarmen“ (L.D. Mech, siehe Fußnote 2)

Beim „Darüber stehen“, steht ein Wolf über (Schenkel 1947) einem liegenden Wolf mit der Leistengegend über der Nase des liegenden Wolfes. Manchmal schnupperte der liegende Wolf an der Leiste oder den Genitalien des stehenden Wolfes. Schenkel (1947) sah das „darüber stehen“ nur in „friedlichen“ Zeiten und schien es nicht mit Dominanz in Verbindung zu bringen. Im Fall des Umarmens, war meine Versuchstieranzahl (5) nicht ausreichend, um zu zeigen, ob es mit Dominanz in Zusammenhang steht (L.D. Mech, siehe Fußnote 2).

Die obengenannten Dominanzregeln, die mit einer auf dem Alter basierenden Ordnung zusammenhängen, mit den gegenwärtigen Zuchttieren an der Spitze und den Nachkommen oder sich nicht fortpflanzenden Tieren als Untergeordnete, sind so automatisch, dass sie selten ausgetestet werden. In dieser Hinsicht, sind die sozialen Interaktionen zwischen Mitgliedern natürlicher Wolfsrudel, wie auch Clark (1971) schrieb, viel ruhiger und friedlicher als Schenkel (1947) und Zimen (1982) für gefangene Wölfe beschrieben haben.

Ähnlich fügen sich Welpen den Erwachsenen und älteren Geschwistern auf die gleiche automatische, friedliche Weise.

Wann oder ob sich eine Rangordnung zwischen Welpen entwickelt wird noch diskutiert (cf. Zimen 1975 und Fox und Andrews 1973; Haber 1977) und ich kann dazu auch nicht mehr sagen. Sogar zwischen Jährlingen und 2-Jährigen gab es wenig Rangstreitereien (Tabellen 2-5).

Es ist denkbar, dass soziale Tendenzen während der fruchtbaren Jahreszeit ansteigen (Schenkel 1947), aber der Fakt, dass die meisten natürliche Rudel nur ein züchtendes Paar haben, würde eine solche Tendenz ausschließen.

Der jüngste bekannte Zuchtwolf war 22 Monate alt (Seal et. al. 1979), und manche Individuen sind bis zu vier Jahren sexuell noch nicht ausgereift. (Haber 1977; Mech und Seal 1987).

Da die meisten Wölfe das Rudel verlassen bevor sie 2 Jahre alt sind, und fast alle, bevor sie drei Jahre alt sind (Mech 1987; Gese und Mech 1991; Mech et. al. 1998), würde es keinen Grund für sexuelle Konkurrenz geben.

Deshalb könnte es nur in den relativ wenigen Rudeln mit mehreren Zuchttieren eine gesteigerte Rivalität geben, so wie Haber (1977) während der Zuchtsaison in seinem ungewöhnlichen Rudel berichtete.

Andererseits können wenigstens einige der berichteten „Feindseligkeit“ auf verschiedene Betrachtungsweisen der Beobachter zurückzuführen sein.

Gelegentlich sah ich heftiges „Festnageln“ eines 2-jährigen Weibchens durch ihre Mutter im Sommer 1994, dass manche vielleicht „feindlich“ nennen würden. Mir erscheint dieses Verhalten jedoch bloß als die Art von Interaktion zwischen der Mutter und einem umherstreifenden Welpen, den sie nicht kontrollieren konnte.

In jedem Fall waren solcherart Interaktion während meiner Studien ungewöhnlich.

Wie die hochrangigen Tiere jede praktische Kontrolle über Untergeordnete behaupten, ist stark abhängig von der Art der Interaktion.

Bei sehr großer Beute zum Beispiel, wie einem ausgewachsenen Elch (*Alces alces*) etwa, versammeln sich alle Rudelmitglieder jeden Ranges (Alters) um den Kadaver und fressen gleichzeitig ohne dass Rangprivilegien zu sehen sind (Mech 1966; Haber 1977).

Wenn die Beute jedoch kleiner ist, wie ein Moschusochse etwa, können dominante Tiere (Zuchttiere) als erstes fressen und kontrollieren, wann die Untergeordneten fressen (Mech 1988; National Geographic 1988).

In ähnlicher Weise werden Welpen, die den Eltern und den älteren (dominanten) Geschwistern untergeordnet sind, von diesen bevorzugt gefüttert (Mech et. al. 1999).

Andererseits dominieren die Eltern ältere Nachkommen und schränken ihre Nahrungsaufnahme bei Futterknappheit ein und füttern stattdessen die Welpen.

So gewährleistet diese praktische Auswirkung sozialer Dominanz dem dominanten Individuum die Entscheidung, wem Futter zugeteilt wird.

Das einzige andere Rangprivileg, dass mir in natürlichen Situation bewusst wurde, ist , dass hochrangige Welpen sich in Konkurrenzsituationen bei Futterlieferungen von Erwachsenen eher behaupten und manchmal Erwachsene auf entfernte Ausflüge zeitlich eher begleiten, als es Untergeordnete tun (Haber 1977).

Tabelle 2. Dominanz Interaktionen, z.B. wie oft individuelle Wölfe andere Wölfe dominierten oder selbst unterworfen wurden, zwischen Zuchttieren und Jährlingen im Ellesmere Insel Wolfsrudel, 1993 (es waren keine Welpen anwesend und die Eltern werden wie in Tabelle 1 aufgeführt).

	männliches Elternteil	weibliches Elternteil	weiblicher Jährling 1	männlicher Jährling	weiblicher Jährling 2	Total
männliches Elternteil	-	0	0	0	0	0
weibliches Elternteil	3	-	0	0	0	3
weiblicher Jährling	3	2	-	0	4	9
männlicher Jährling	4	3	0	-	0	7
2-jähriges Weibchen	4	3	0	0	-	7
?-jähriges Männchen	3	2	0	0	0	5
Total	17 a	10 a	0	0	4	31

Note: Interaktionen beinhalten nicht das „Darüber stehen“, oder Futterbeteiligung, außer „Futterbetteln“.
a: Für männliches Elternteil versus weibliches Elternteil, $\chi^2 = 0.94$, $P = 0.33$, $df = 1$.

Tabelle 3. Dominanz Interaktionen, z.B. wie oft individuelle Wölfe andere Wölfe dominierten oder selbst unterworfen wurden, zwischen Zuchttieren und Jährlingen im Ellesmere Insel Wolfsrudel, 1988 (Welpen anwesend, männliches Zuchttier war dasselbe, wie 1990-1996)

	männliches Elternteil	weibliches Elternteil	männlicher Jährling	weiblicher Jährling	Total
männliches Elternteil	-	0	0	0	0
weibliches Elternteil	2	-	1	0	3
männlicher Jährling	8 a	4	-	1	13
weiblicher Jährling	5 b	9	0	-	14
Total	15	13	1	1	30

Note: Interaktionen beinhalten nicht das „Darüber stehen“, oder Futterbeteiligung, außer „Futterbetteln“.
a: beinhaltet eine kurze Auflehnung von fünf Unterwerfungen
b: beinhaltet eine kurze Auflehnung von 4 Unterwerfungen

Tabelle 4. Dominanz Interaktionen, z.B. wie oft individuelle Wölfe andere Wölfe dominierten oder selbst unterworfen wurden, zwischen Zuchttieren und 2-jährigen Wölfen (a) im Ellesmere Insel Wolfsrudel, 1994 (Welpen anwesend, Eltern waren dieselbe wie in Tabelle 1 und 2)

	männliches Elternteil	weibliches Elternteil	2-jähriges Weibchen	2-jähriges Männchen	Total
männliches Elternteil	-	0	0	0	0
weibliches Elternteil	13	-	2b	2	17
2-jähriges Weibchen	8	9	-	4	21
2-jähriges Männchen	4	0	0	-	4
Total	25c	9c	2	6	42c

Note: Interaktionen beinhalten nicht das „Darüber stehen“, oder Futterbeteiligung, außer „Futterbetteln“.

a: Das sind die Jährlinge von Tabelle 2

b: Das weibliche Elternteil dominierte das 2-jährige Weibchen für 15 min bei einem dieser 2 Male. Ein drittes Mal, als es nicht klar war, ob die Mutter oder das 2-jährige Weibchen dominierte, ist nicht mit gezählt worden.

c: Für männliches Elternteil versus weibliches Elternteil, $\chi^2 = 3,99$, $P = 0.05$.

Tabelle 5: Dominanz Interaktionen, z.B. wie oft individuelle Wölfe andere Wölfe dominierten oder selbst unterworfen wurden, zwischen Zuchttieren und einem postreproduktiven Weibchen im Ellesmere Insel Wolfsrudel in den Sommern 1990 und 91.

(Welpen anwesend. Das Männchen war dasselbe wie in allen Jahren der Studie, außer 1998)

	männliches Elternteil	weibliches Elternteil	Postreproduktives Weibchen	Total
männliches Elternteil	-	1c	0	0
weibliches Elternteil	35	-	1	36
Postreproduktives Weibchen	26	17	-	43
Total	61	18	1	80d

Note: : Interaktionen beinhalten nicht das „Darüber stehen“, oder Futterbeteiligung, außer „Futterbetteln“.

a: weiblicher Jährling von 1988 (Tabelle1) und weibliches Elternteil von 1990-1996

b: weibliches Elternteil von 1988-89 (Tabelle 1)

c: Männchen fügte sich, wenn ein Weibchen und Welpen in eine Höhle kamen

d: , $\chi^2 = 12,64$, $P < 0.001$, $df = 1$.

Tabelle 6: Beobachtete Versuche, Futter vor Vorbeikommenden zu verteidigen im Ellesmere Insel Wolfsrudel.

Datum	Futterbesitzer	Herausforderer	Ergebnis
1988-06-26	Welpen/weiblicher Jährling (b)	züchtendes Weibchen	Erfolgreich
1988-07-01	weiblicher Jährling Welpen (c)	züchtendes Weibchen männlicher Jährling	Erfolgreich
1988-07-05	weiblicher Jährling	züchtendes Weibchen	Erfolgreich
1988-07-27	weiblicher Jährling züchtendes Männchen	männlicher Jährling weiblicher Jährling	
	züchtendes Männchen	männlicher Jährling	Erfolgreich
1990-08-05	züchtendes Männchen	postreproduktives Weibchen	
1991-06-22	postreproduktives Weibchen	züchtendes Männchen	Erfolgreich
1993-07-11	weiblicher Jährling	weiblicher Jährling	
1994-07-16	Welpen / männlicher Jährling	weiblicher Jährling	
1996-07-15	Welpen/ züchtendes Weibchen	züchtendes Männchen (d)	Erfolgreich
1998-07-07	züchtendes Weibchen	züchtendes Männchen	

a: nicht gezählt wurde, wenn das züchtende Weibchen dem züchtenden Männchen Futter wegnahm

b: weiblicher Jährling hat Futter zu den Welpen gebracht und schnappte nach dem züchtenden Weibchen, wenn diese es stahl

c: weiblicher Jährling hatte Welpen einen Hasen gebracht und stand aufpassend daneben

d: züchtendes Weibchen hat es nicht geschafft, das züchtende Männchen abzuhalten

Dominanz zwischen dem züchtenden Männchen und Weibchen

Die Beziehung zwischen züchtendem Männchen und Weibchen ist komplex und bedarf weiterführender Forschungen.