

RAPPORT

In hoeverre heeft intensief afschot van wilde hoefdieren op de Veluwe negatieve effecten voor de wolf? Een wetenschappelijke analyse.

Prof. Dr. Ir. C. Smit



In opdracht van De Faunabescherming

Groningen, 18-11-2021

Over de auteur

Prof. Dr. Ir. C. (Chris) Smit is adjunct hoogleraar Ecologie en Natuurbeheer aan de Rijksuniversiteit Groningen. Hij is internationaal erkend specialist op het gebied van ecologische interacties tussen planten en dieren, en hoe deze interacties de biodiversiteit en dynamiek van natuurlijke levensgemeenschappen beïnvloeden. Zijn doel is om via wetenschappelijk ecologisch onderzoek een fundamentele bijdrage te leveren aan verbeterd natuurbeheer. Hij is tot nog toe auteur van zo'n 85 wetenschappelijke artikelen¹, zo'n 30 professionele publicaties, en zijn onderzoek staat regelmatig in de aandacht van de media². Sinds 2010 is hij actief betrokken bij onderzoek naar effecten van de wolf op het ecosysteem in het Poolse oerbos van Białowieża. De terugkeer van de wolf naar Nederland in 2015 greep hij aan om de effecten van de wolf in het antropogene landschap te onderzoeken. Sindsdien heeft hij op de Veluwe met zijn onderzoeksgroep verschillende studies uitgevoerd (o.a. 6 MSc studies, en 2 promotie-trajecten van 4 jaar), in nauw contact met verschillende betrokken partijen (o.a. natuurbeherende instanties en terreineigenaren, gemeenten, en andere onderzoeksinstanties).

¹ zie: <https://www.rug.nl/staff/c.smit/research#pure-id-research-output>

² zie: <https://research.rug.nl/en/persons/christian-smit/clippings/>

1. Inleiding

Het geplande afschot van wilde hoefdieren (hieronder vallen damhert, edelhert, ree en wild zwijn) op de Veluwe is dit jaar aanzienlijk hoger dan andere jaren (namelijk ca. 80% van de populatie, normaliter tussen de 45-80% (Jansman et al., 2021)). Een deel van dit afschot heeft afgelopen maanden reeds plaats gevonden, maar er is komende weken nog een aanzienlijk deel gepland. Mij is als onafhankelijk wetenschapper gevraagd een antwoord te geven op de vraag in hoeverre het huidige afschot van wilde hoefdieren op de Veluwe negatieve effecten kan hebben op de wolf. De wolf is immers een strikt beschermde soort onder de Habitatrichtlijn (Annex IV) en de Wet Natuurbescherming (Wnb artikel 3.5) en zou als zodanig geen sterk negatieve effecten van menselijk handelen mogen ondervinden (zoals het doden, vangen, verstoren van wolven, of vernietiging van zijn nestplaats of rustgebied). Zulke negatieve effecten op een strikt beschermde soort als de wolf zijn immers bij wet verboden.

2. Aanpak

Om antwoord op deze vraag te krijgen heb ik de internationale wetenschappelijke literatuur geanalyseerd, aangevuld met relevante beschikbare 'grijze' literatuur (niet gepubliceerd in internationale wetenschappelijk tijdschriften). Over de wolven in Nederland is, gezien de pas vrij recente vestiging, tot nog toe nauwelijks wetenschappelijke literatuur beschikbaar. Naast onze eigen studies op de Veluwe is dan ook met name het recent verschenen rapport van Jansman et al 2021 (De wolf terug in Nederland; Een fact finding studie) informatief. Ik heb daarnaast met verschillende collega's en specialisten over de vraag gediscussieerd om de uitkomsten van mijn analyse te verifiëren. In onderstaand rapportage schets ik de uitkomsten van mijn analyse. De vraag is dus puur wetenschappelijk benaderd, waarbij ik wil benadrukken dat de rapportage niet als algemeen pleidooi vóór of tegen de jacht dient te worden geïnterpreteerd, en dat de uitkomsten los staan van mijn persoonlijke mening over deze kwestie.

3. Wat zegt de wetenschap over effecten van jacht (op wilde hoefdieren) op de wolf

Vanuit de internationale wetenschappelijke literatuur komen hoofdzakelijk drie manieren naar voren waarop jacht op wilde hoefdieren negatieve effecten kunnen hebben op wolven, namelijk: 1) directe verstoring door de mens (fysieke aanwezigheid en/of geluid), 2) vermindering aanbod natuurlijke prooidieren, en 3) vermindering van de ecologische effecten. In onderstaand betoog licht ik elk van deze 3 punten toe. Vervolgens bespreek ik in hoeverre het aannemelijk is dat de besproken manieren ook voor de Veluwse situatie van toepassing is.

3.1 - Directe verstoring door de mens

Uit tal van studies blijkt dat menselijke verstoring, waaronder ook jacht op hoefdieren, het habitat gebruik van 'apex predators' zoals de wolf negatief beïnvloedt (review studie (Ordiz et al., 2021)). Mensen worden namelijk door de wolf als 'superpredator' gezien (Darimont, Fox, Bryan, & Reimchen, 2015) en roepen een gedragsresponse op die vergelijkbaar is als die van een prooidier; het leidt tot beperking en verandering van habitat gebruik en activiteitspatronen van wolven (Ordiz, Bischof, & Swenson, 2013)). Dit beeld wordt bevestigd vanuit allerlei landen. Zo mijden wolven in Scandinavië consistent menselijke activiteit, alsmede menselijke bebouwing en grotere wegen (Carricondo-Sanchez et al., 2020)), bevinden de kerngebieden (met de meeste activiteit en nestplek) van de wolven zich in het Poolse oerbos op zo'n groot mogelijke afstand van menselijke bebouwing (Bubnicki, Churski, Schmidt, Diserens, & Kuijper, 2019)), en worden door de mens gemaakte elementen in het landschap (nederzettingen, wegen, etc.) gemeden (Theuerkauf, Jędrzejewski, Schmidt, & Gula, 2003). Ook de keuze van kerngebieden door wolven wordt overal sterk bepaald door het actief mijden van de mens (Sazatornil et al., 2016). Deze laatste studie pleit er dan ook sterk voor om tenminste delen van het leefgebied van de wolf vrij te waren van de mens, om geschikte nestplekken te garanderen. Tot slot laten verschillende recente studies zien dat niet alleen fysieke menselijke aanwezigheid, maar zelfs alléén menselijke geluiden zoals praten voldoende zijn om op landschapsschaal effecten teweeg te brengen bij tal van diersoorten, waaronder grote predatoren (Suraci, Clinchy, Zanette, & Wilmers, 2019).

Ook op de Veluwe probeert de wolf de mens zoveel mogelijk te mijden. Wolven (en wilde hoefdieren) zijn hier vooral 's nachts of 's ochtends vroeg actief wanneer er nog weinig mensen zijn. Ook de nestplekken van wolven bevinden zich in gebieden die niet/nauwelijks vrij toegankelijk zijn voor de mens. Dat menselijke verstoring dramatische gevolgen kan hebben voor de wolf bleek uit de aanrijding in maart dit jaar nabij Planken Wambuis, Veluwe, volgens beheerders veroorzaakt door opjaging door de mens vanuit een rustgebied.

Het geplande – en deels al gerealiseerde – afschot van wilde hoefdieren op de Veluwe is door zijn omvang dit jaar intensief te noemen. Gepoogd zal worden de mate van verstoring tijdens de jacht zoveel mogelijk te beperken – dit om associaties met mens te vermijden wat helpt bij het behalen van de afschotdoelen. Een recente studie gedaan op de Veluwe laat zien dat het gedrag van wilde hoefdieren in gebieden met alleen recreatie niet wezenlijk anders is dan in gebieden met recreatie en jacht (B. Mols, E. Lambers, J. Cromsigt, D. Kuijper, Smit, 2021). Dit duidt er op dat jacht inderdaad niet perse meer verstoring werkt dan recreatie alleen. Aan de andere kant vindt dit afschot vooral plaats wanneer er geen andere mensen in het gebied zijn (voor zonsopgang/na zonsondergang) en wanneer de activiteit van de wolven juist het hoogst is. Vooral de intensivering van de jacht zal gepaard gaan met een toename van (nachtelijke) menselijke aanwezigheid/activiteit in het gebied, wat volgens de aangehaalde literatuur kan leiden tot duidelijke verstoringseffecten op de wolf. De mate van verstoring van de wolf door jacht op wilde hoefdieren, en in hoeverre deze afhankelijk is van de gebruikte jachttechnieken, is tot nog toe onbekend. Het is aannemelijk dat minder verstoringstechnieken voor hoefdieren (om de associatie met de mens zoveel mogelijk te voorkomen) ook minder verstoring werken voor de wolf, maar dit behoeft nader onderzoek.

3.2- Vermindering aanbod natuurlijke prooidieren

Verschillende internationale studies laten een directe negatief verband zien tussen het aanbod van natuurlijke wilde prooidieren en de hoeveelheid gerapporteerde aanvallen op vee (Imbert et al., 2016; Jędrzejewski et al., 2012; Meriggi, Brangi, Matteucci, & Sacchi, 1996; Nelson et al., 2016; Nowak, Mysłajek, Kłosińska, & Gabryś, 2011). Met andere woorden: hoe meer aanbod van wilde hoefdieren, hoe minder kans op aanvallen op vee door wolven. Andersom geldt dit ook: een studie uit Wit-Rusland laat zien dat na intensievere afschot van wilde hoefdieren het aantal aanvallen op koeien door wolven toenam (Sidorovich, Tikhomirova, & Jędrzejewska, 2003)). Met een afname van natuurlijk prooiaanbod, door bijvoorbeeld het huidige intensievere afschot op de Veluwe, is het dus niet onmogelijk dat het aantal aanvallen op vee gaat toenemen. Een toename van het aantal aanvallen op vee zal het aantal conflicten met veehouders doen toenemen en leiden tot verminderd draagvlak voor de wolf, mogelijk met toename van illegale praktijken (vervolging, stroperij) (Kuijper et al., 2019).

Vanuit ecologisch perspectief is het aanbod van wilde hoefdieren een belangrijke bepalende factor voor de vestiging en populatie ontwikkeling van wolven, alsmede voor de grootte van hun territorium (Sazatornil et al., 2016). Territoria kunnen kleiner worden bij een hoog voedselaanbod, en groter bij een laag voedselaanbod. Eenmaal gesetteld in een gebied met voldoende natuurlijke prooien prefereren wolven wilde hoefdieren als prooi en geen vee. Van de wolven op de Veluwe zijn de laatste maanden nauwelijks tot geen aanvallen op vee meer gemeld; prooien lijken voornamelijk uit wilde hoefdieren te bestaan (op basis van prooiersten: edelhert, damhert, ree, wild zwijn), alhoewel informatie over de precieze samenstelling van het dieet van de Veluwse wolven op basis van keutel (DNA) onderzoek vooralsnog ontbreekt (zie ook (Jansman et al., 2021)). Uit de vestiging en toename van de wolven op de Veluwe valt tenminste op te maken dat het gebied geschikt is en dat, gezien beperkte recente aanvallen op vee, het voedselaanbod tot nog toe niet beperkend was. Maar, zoals aangegeven, ontbreken momenteel dieet gegevens van wolven die nodig zijn om een meer gegronde uitspraak te doen.

De huidige intensieve reductie (ca. 80% van huidig bestand aan edelhert, damhert en wild zwijn, (Jansman et al., 2021)) zal leiden tot een afname van het natuurlijke prooiaanbod van de wolf. De grote vraag is in hoeverre de huidige intensieve reductie van wilde hoefdieren op de Veluwe zal leiden tot limitering van prooiaanbod voor de wolven (met mogelijk toename van aanvallen op vee, zoals hierboven beschreven). Om een goed antwoord te kunnen geven op deze vraag is het nodig om, naast informatie over het dieet van de wolven op de Veluwe (momenteel dus ontbrekend), ook een goed beeld te hebben van de werkelijke populatie grootte van de wilde hoefdieren. Er worden weliswaar tellingen gehouden door de wildbeheereenheden die een beeld geven van de trend van de hoefdier populaties, maar het is lastig om op grond hiervan goed inzicht te krijgen in de werkelijke populatie grootte en samenstelling van de wilde hoefdieren op de Veluwe (Jansman et al., 2021)). Het ontbreekt dus grotendeels aan informatie om deze vraag goed te kunnen beantwoorden voor de Veluwe. Als we kijken naar het buurland Duitsland lijkt de ontwikkeling van (bejaagde) hoefdierpopulaties met en zonder wolven niet sterk van elkaar te verschillen (Jansman et al., 2021). Maar in hoeverre het gevoerde afschotbeleid van wilde hoefdieren effect heeft op de wolven is op grond van deze gegevens niet te beantwoorden.

Wolven hebben door hun predatie (maar ook door indirect effecten op gedrag, zie derde punt) uiteraard ook zelf impact op de populatie wilde hoefdieren. Zo lijken er uit recente tellingen op de Veluwe dit jaar aanzienlijk minder kalveren van edelherten te zijn, mogelijk door predatie van de wolf

(Jansman et al 2021). Dit heeft dus mogelijk consequenties voor prooideraanbod, zowel op korte als op lange termijn via verandering in populatiesamenstelling, helemaal als er daarnaast een sterke reductie door afschot plaats vindt (Jansman et al., 2021). Een studie uit Polen bevestigt dat jacht op wilde hoefdieren, in combinatie met natuurlijke predatie door wolven, leidt tot een veel sterkere afname van het prooidierenbestand dan verwacht (Jedrzejewska, 2005).

Aanwezigheid van wolf lijkt in de huidige faunabeheerplannen niet meegenomen, terwijl het om een factor van betekenis gaat, zowel waar het betreft gevolgen van de jacht voor een strikt beschermde soort, als gevolgen voor de stand van populaties. Het verdient dus sterke aanbeveling om de huidige faunabeheerplannen nog eens kritisch te bekijken en rekening te houden met de effecten van de wolf bij het vaststellen van afschotdoelen. De recente fact finding studie komt met een zeer vergelijkbaar advies (Jansman et al., 2021) en deze sluit aan bij een recent verschenen studie over hoe om te gaan met de terugkeer van de wolf in West-Europa (Kuijper et al., 2019). Hierin wordt geadviseerd om ten behoeve van een betere bescherming van wolven in Europa kritisch te kijken naar het huidige wildbeheer; de lage wildstand / 'nulstand' voor sommige wilde hoefdierensoorten werken immers het aantal aanvallen op vee door wolven in de hand, wat ten koste gaat van het maatschappelijk draagvlak van de wolf.

3.3 - Vermindering ecologische effecten wolf

De ecologische effecten van wolven zijn vooral bestudeerd in grote relatief ongestoorde natuurgebieden in het buitenland zoals Yellowstone National Park in USA Bialowieza National Park in Polen. Uit deze studies blijken dat wolven, naast hun bekende directe effect op wilde hoefdier populaties door predatie, sterke effecten hebben op het gedrag van hun prooidieren (Ensing et al., 2014; Hernández & Laundré, 2005; Kuijper, Bubnicki, Churski, Mols, & Van Hooft, 2015), en hiermee indirecte effecten op andere fauna en flora en ecologische processen (Ripple et al., 2014; van Ginkel, Kuijper, Schotanus, & Smit, 2019), de zogenaamde ‘trofische cascades’. De wolf heeft dan ook een belangrijke positieve rol voor het functioneren van ecosystemen en de terugkeer van de wolf in West-Europa wordt dan ook door veel natuurbeherende instanties verwelkomd. Bovengenoemde voorbeelden komen echter vooral uit gebieden waar menselijke activiteit zeer beperkt is. In hoeverre de teruggekeerde wolf in sterk antropogene West-Europese gebieden eveneens ecologisch sturende effecten heeft is nog grotendeels onbekend (Kuijper et al., 2016). De grootte van de ecologische effecten van de wolf hangen waarschijnlijk af van de combinatie van de populatie grootte van de wolven, populatie grootte van prooidieren, gebiedsgrootte en aanwezige menselijke activiteiten (Kuijper et al., 2016). Gezien de pas vrij recente vestiging van wolven in antropogene gebieden in West-Europa is nog niet veel wetenschappelijke literatuur beschikbaar over dit thema, alhoewel recent verschillende studies gestart zijn (o.a. Duitsland, Nederland, Zweden). Wij hebben afgelopen 2 jaar onderzoek verricht op de Veluwe naar de effecten van de ecologische van de wolf, met focus op gedragsverandering van wilde hoefdieren.

Onze studies laten indicaties van deze ecologische effecten van de wolf op het gedrag van wilde hoefdieren op de Veluwe zien, en zelfs enige mate van ‘trofische cascades’, maar deze effecten zijn tot nog toe vrij subtiel (Mols et al, in prep). In verhouding zijn de effecten van recreatie tot nog toe veel sterker dan de effecten van de wolf (Mols et al, in prep). Dit heeft waarschijnlijk te maken met de mate van voorspelbaarheid van de recreërende mens in het gebied (dagactief, blijft doorgaans op de paden) waaraan wilde hoefdieren hun gedrag relatief gemakkelijk kunnen aanpassen. Wat dat betreft is jacht voor wilde hoefdieren en de wolf veel minder voorspelbaar dan recreatie (Cromsigt et al., 2013) en mogelijk daarom verstorerder voor de wolf. Het is onduidelijk of de effecten van de wolf op het gedrag van de wilde hoefdieren sterker gaan worden met de tijd (wilde hoefdieren hebben mogelijk meer tijd nodig om te ‘wennen’ aan de wolf), of dat deze relatief klein zullen blijven (wolf blijft onvoorspelbaar voor wilde hoefdieren, en aanpassingsmogelijkheden zijn beperkt in antropogeen landschap met hoge pad-dichtheid en weinig rustgebieden).

De huidige vraag is in hoeverre de sterke reductie in wilde hoefdierpopulatie door afschot de ecologische effecten van de wolf op de Veluwe beperkt. Een van de weinige beschikbare wetenschappelijke studies over dit onderwerp komt uit Duitsland (Bavarian Forest National Park), waarin o.a. de ecologische effecten van de lynx op wilde hoefdieren werden vergeleken tussen gebieden met en zonder intensieve jacht. De studie laat zien dat intensieve jacht de ecologische effecten van een andere predator (Lynx) op wilde hoefdieren (graasgedrag ree en edelhert aan jonge bomen) sterk overstijgt (van Beeck Calkoen, S.T.S., Deis, M.H., Oeser, J., Kuijper, D.P.J., Heurich, 2021). Volgens deze studie worden de wenselijke ecologische effecten van een predator (hier lynx) dus gelimiteerd door intensieve jacht.

Uit onze Veluwse studies blijkt, net als bovenstaande Duitse studie, dat de ecologische effecten van de mens (recreatie) op wilde hoefdieren aanzienlijk zijn (B. Mols, E. Lambers, J. Cromsigt, D. Kuijper, Smit, 2021; Brouwer, Mols, & Smit, 2020), en tot nog toe sterker zijn dan die van de wolf (Mols et al,

in prep). Gezien de subtiele ecologische effecten van de wolf op het gedrag van hoefdieren is het aannemelijk dat, net als de Duitse studie, de intensieve jacht op de Veluwe vergelijkbare de ecologische effecten van de wolf zullen beperken of te niet doen, terwijl de ecologische effecten van de wolf juist zo wenselijk zijn.

4. Conclusie

Zoals aangegeven zijn er hoofdzakelijk drie wijzen waarop jacht op wilde hoefdieren effecten kan hebben op de wolf, namelijk: 1) directe verstoring door de mens, 2) vermindering aanbod natuurlijke prooidieren, en 3) vermindering van de ecologische effecten.

De internationale wetenschappelijke literatuur is eenduidig over het eerste punt, menselijke verstoring. Wolven mijden menselijke activiteiten zo veel mogelijk. Het huidige intensievere afschot leidt ongetwijfeld tot meer menselijke activiteiten in het gebied. Daarmee is het aannemelijk dat, zelfs indien de meest zorgvuldige jachttechnieken worden gebruikt, versturende effecten van mensen zullen toenemen. De mate waarin dit tot verstoring leidt bij de wolf – en hoe dit afhangt van verschillende jachttechnieken – is momenteel niet bekend en dient nader onderzocht te worden.

De internationale wetenschappelijke literatuur is ook vrij duidelijk over het tweede punt, vermindering van prooiaanbod voor de wolf. Een sterke reductie van wilde hoefdieren door jacht kan leiden tot toename van aanvallen op vee door de wolf en dit is, door het huidige intensieve afschot, zeker niet uit te sluiten op de Veluwe. Aangezien momenteel cruciale gegevens over de wolf (bijv. dieet) en prooidieren (werkelijke populatie grootte) op de Veluwe ontbreken dan wel onvoldoende bekend zijn is het momenteel niet mogelijk te bepalen of – en bij welke wildstand nodig – voedselaanbod beperkend kan worden voor de wolf. Ook voor het verkrijgen van deze gegevens is aanvullend onderzoek noodzakelijk.

Wat betreft het derde punt is er beperkt, maar toenemend bewijs dat de ecologische effecten van de wolf (gedragsverandering bij prooidieren en gevolgen voor o.a. vegetatie, fauna en landschap, i.e. trofische cascades) ook in het antropogene landschap bestaan, maar dat deze effecten door menselijke activiteiten, zoals recreatie en jacht, worden overstemt. Het is aannemelijk dat het huidige hoge afschot van wilde hoefdieren op de Veluwe deze (kleine) ecologische effecten van de wolf zullen worden beperkt.

Het is dus mijns inziens niet uitgesloten, en wellicht zelfs aannemelijk, dat bovengenoemde 3 effecten kunnen gaan optreden door het huidige intensieve afschot van wilde hoefdieren op de Veluwe. De meeste wetenschappelijke literatuur waarop deze analyse is gebaseerd is afkomstig uit het buitenland en deels uit relatief ongestoorde natuurgebieden. Aangezien de condities op de Veluwe mogelijk afwijkend zijn, met name wat betreft de hoge menselijke druk op de natuur, is het lastig de beschikbare kennis een-op-een toe te passen op de Veluwse situatie. Daarnaast ontbreken dus momenteel belangrijke gegevens over de wolf en prooidieren van de Veluwe om de hierboven gemaakte punten hard te maken, dan wel het tegendeel te bewijzen (namelijk dat deze effecten niet optreden). Gezien de sterk beschermde status van de wolf (Habitatrichtlijn annex 4, Wet Natuurbescherming artikel 3.5) is het dus belangrijk zulk onderzoek te verrichten alvorens menselijk ingrijpen met mogelijk sterk negatieve effecten voor de wolf plaatsvinden. Daarnaast is het belangrijk duidelijkheid te verschaffen hoe in de huidige en toekomstige faunabeheerplannen, en bij het vaststellen van afschotdoelen, rekening gehouden wordt met (de effecten van) de wolf op de Veluwe, en elders in Nederland.

Literatuur

- B. Mols, E. Lambers, J. Cromsigt, D. Kuijper, Smit, C. (2021). Recreation and hunting differentially affect deer behaviour and sapling performance. *Oikos*, *in press*.
- Brouwer, K., Mols, B., & Smit, C. (2020). De invloed van mensen op het graasgedrag van herten. *De Levende Natuur*, *121*(1), 30–31.
- Bubnicki, J. W., Churski, M., Schmidt, K., Diserens, T. A., & Kuijper, D. P. J. (2019). Linking spatial patterns of terrestrial herbivore community structure to trophic interactions. *ELife*, *8*, e44937. doi: 10.7554/eLife.44937
- Carricondo-Sanchez, D., Zimmermann, B., Wabakken, P., Eriksen, A., Milleret, C., Ordiz, A., ... Wikenros, C. (2020). Wolves at the door? Factors influencing the individual behavior of wolves in relation to anthropogenic features. *Biological Conservation*, *244*, 108514. doi: 10.1016/J.BIOCON.2020.108514
- Cromsigt, J. P. G. M., Kuijper, D. P. J., Adam, M., Beschta, R. L., Churski, M., Eycott, A., ... West, K. (2013). Hunting for fear: innovating management of human–wildlife conflicts. *Journal of Applied Ecology*, *50*(3), 544–549.
- Darimont, C. T., Fox, C. H., Bryan, H. M., & Reimchen, T. E. (2015). The unique ecology of human predators. *Science*, *349*(6250), 858–860.
- Ensing, E. P., Ciuti, S., de Wijs, F. A. L. M., Lentferink, D. H., ten Hoedt, A., Boyce, M. S., & Hut, R. A. (2014). GPS based daily activity patterns in European red deer and North American elk (*Cervus elaphus*): indication for a weak circadian clock in ungulates. *PLoS ONE*, *9*(9), e106997.
- Hernández, L., & Laundré, J. W. (2005). Foraging in the “landscape of fear” and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildlife Biology*, *11*(3), 215–220. doi: 10.2981/0909-6396(2005)11[215:FITLOF]2.0.CO;2
- Imbert, C., Caniglia, R., Fabbri, E., Milanesi, P., Randi, E., Serafini, M., ... Meriggi, A. (2016). Why do wolves eat livestock?: Factors influencing wolf diet in northern Italy. *Biological Conservation*, *195*, 156–168. doi: 10.1016/J.BIOCON.2016.01.003
- Jansman, H. A. H., Mergeay, J., Grift, E. A. van der, Groot, G. A. de, Lammertsma, D. R., Berge, K. van den, ... Nowak, C. (2021). *De wolf terug in Nederland: Een factfinding study*. Retrieved from <https://research.wur.nl/en/publications/9b3623d6-bdc6-4f4d-bd8d-4d14b716b581>
- Jedrzejewska, B. (2005). Large carnivores and ungulates in European temperate forest ecosystems: bottom-up and top-down control. *Large Carnivores and the Conservation of Biodiversity*, 230–246.
- Jędrzejewski, W., Niedziałkowska, M., Hayward, M. W., Goszczyński, J., Jędrzejewska, B., Borowik, T., ... Juszcyk, A. (2012). Prey choice and diet of wolves related to ungulate communities and wolf subpopulations in Poland. *Journal of Mammalogy*, *93*(6), 1480–1492.
- Kuijper, D. P. J., Bubnicki, J. W., 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. *Behavioral Ecology*, arv107.
- Kuijper, D. P. J., Churski, M., Trouwborst, A., Heurich, M., Smit, C., Kerley, G. I. H., & Cromsigt, J. P. G. M. (2019). Keep the wolf from the door: How to conserve wolves in Europe’s human-dominated landscapes? *Biological Conservation*, *235*. doi: 10.1016/j.biocon.2019.04.004

- Kuijper, D. P. J., Sahlén, E., Elmhagen, B., Chamaillé-Jammes, S., Sand, H., Lone, K., & Cromsigt, J. (2016). Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proc. R. Soc. B*, *283*, 20161625. The Royal Society.
- Meriggi, A., Brangi, A., Matteucci, C., & Sacchi, O. (1996). The feeding habits of wolves in relation to large prey availability in northern Italy. *Ecography*, *19*(3), 287–295.
- Nelson, A. A., Kauffman, M. J., Middleton, A. D., Jimenez, M. D., McWhirter, D. E., & Gerow, K. (2016). Native prey distribution and migration mediates wolf (*Canis lupus*) predation on domestic livestock in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Canadian Journal of Zoology*, *94*(4), 291–299.
- Nowak, S., Mysławek, R. W., Kłosińska, A., & Gabryś, G. (2011). Diet and prey selection of wolves (*Canis lupus*) recolonising Western and Central Poland. *Mammalian Biology*, *76*(6), 709–715. doi: 10.1016/J.MAMBIO.2011.06.007
- Ordiz, A., Aronsson, M., Persson, J., Støen, O.-G., Swenson, J. E., & Kindberg, J. (2021). Effects of human disturbance on terrestrial apex predators. *Diversity*, *13*(2), 68.
- Ordiz, A., Bischof, R., & Swenson, J. E. (2013). Saving large carnivores, but losing the apex predator? *Biological Conservation*, *168*, 128–133. doi: 10.1016/J.BIOCON.2013.09.024
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., ... Nelson, M. P. (2014). Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science*, *343*(6167), 1241484.
- Sazatornil, V., Rodríguez, A., Klaczek, M., Ahmadi, M., Álvares, F., Arthur, S., ... López-Bao, J. V. (2016). The role of human-related risk in breeding site selection by wolves. *Biological Conservation*, *201*, 103–110. doi: 10.1016/J.BIOCON.2016.06.022
- Sidorovich, V. E., Tikhomirova, L. L., & Jędrzejewska, B. (2003). Wolf *Canis lupus* numbers, diet and damage to livestock in relation to hunting and ungulate abundance in northeastern Belarus during 1990–2000. *Wildlife Biology*, *9*(4), 103–111.
- Suraci, J. P., Clinchy, M., Zanette, L. Y., & Wilmers, C. C. (2019). Fear of humans as apex predators has landscape-scale impacts from mountain lions to mice. *Ecology Letters*, *22*(10), 1578–1586.
- Theuerkauf, J., Jędrzejewski, W., Schmidt, K., & Gula, R. (2003). Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Białowieża Forest (Poland). *The Journal of Wildlife Management*, 706–716.
- van Beeck Calkoen, S.T.S., Deis, M.H., Oeser, J., Kuijper, D.P.J., Heurich, M. (2021). Humans rather than Eurasian lynx (*lynx lynx*) shape ungulate browsing patterns in a temperate forest. *Ecosphere*, *in press*.
- van Ginkel, H. A. L., Kuijper, D. P. J., Schotanus, J., & Smit, C. (2019). Wolves and Tree Logs: Landscape-Scale and Fine-Scale Risk Factors Interactively Influence Tree Regeneration. *Ecosystems*, *22*(1). doi: 10.1007/s10021-018-0263-z