

University of Groningen

Wolves, tree logs and tree regeneration

van Ginkel, Hermine Annette Lisa

DOI:
[10.33612/diss.112115780](https://doi.org/10.33612/diss.112115780)

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version
Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:
2020

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):
van Ginkel, H. A. L. (2020). *Wolves, tree logs and tree regeneration: Combined effects of downed wood and wolves on the regeneration of palatable and less palatable tree species*. Rijksuniversiteit Groningen. <https://doi.org/10.33612/diss.112115780>

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Addenda

References

REFERENCES

- Altendorf, K. B., J. W. Laundré, C. A. L. González, and J. S. Brown. 2001. Assessing effects of predation risk on foraging behavior of mule deer. *Journal of Mammalogy* 82:430–439.
- Anderson, T. M., J. G. C. Hopcraft, S. Eby, M. Ritchie, J. B. Grace, and H. Olff. 2010. Landscape-scale analyses suggest both nutrient and antipredator advantages to Serengeti herbivore hotspots. *Ecology* 91:1519–1529.
- Apfelbach, R., C. D. Blanchard, R. J. Blanchard, R. A. Hayes, and I. S. McGregor. 2005. The effects of predator odors in mammalian prey species: a review of field and laboratory studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29:1123–1144.
- Arias-Del Razo, I., L. Hernández, J. W. Laundré, and L. Velasco-Vázquez. 2012. The landscape of fear: habitat use by a predator (*Canis latrans*) and its main prey (*Lepus californicus* and *Sylvilagus audubonii*). *Canadian Journal of Zoology* 90:683–693.
- Arnould, C., C. Malosse, J.-P. Signoret, and C. Descoins. 1998. Which chemical constituents from dog feces are involved in its food repellent effect in sheep? *Journal of Chemical Ecology* 24:559–576.
- Atwood, T. C., E. M. Gese, and K. E. Kunkel. 2007. Comparative patterns of predation by cougars and recolonizing wolves in Montana's Madison Range. *Journal of Wildlife Management* 71:1098–1106.
- Augustine, D. J., and S. J. McNaughton. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *The Journal of Wildlife Management* 62:1165–1183.
- Bakker, E. S., R. C. Reiffers, H. Olff, and J. M. Gleichman. 2005. Experimental manipulation of predation risk and food quality: effect on grazing behaviour in a central-place foraging herbivore. *Oecologia* 146:157–167.
- Banks, P. B., A. Daly, and J. P. Bytheway. 2016. Predator odours attract other predators, creating an olfactory web of information. *Biology Letters* 12:20151053.
- Banks, P. B., and C. R. Dickman. 2007. Alien predation and the effects of multiple levels of prey naivete. *Trends in Ecology and Evolution* 22:229–230.
- Barasona, J. A., K. C. VerCauteren, N. Saklou, C. Gortazar, and J. Vicente. 2013. Effectiveness of cattle operated bump gates and exclusion fences in preventing ungulate multi-host sanitary interaction. *Preventive Veterinary Medicine* 111:42–50.
- Barnier, F., M. Valeix, P. Duncan, S. Chamaillé-Jammes, P. Barre, A. J. Loveridge, D. W. Macdonald, and H. Fritz. 2014. Diet quality in a wild grazer declines under the threat of an ambush predator. *Proceedings of the Royal Society B* 281:20140446.
- Barry, J. M., L. M. Elbroch, M. E. Aiello-Lammens, R. J. Sarno, L. Seelye, A. Kusler, H. B. Quigley, and M. M. Grigione. 2019. Pumas as ecosystem engineers: ungulate carcasses support beetle assemblages in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Oecologia* 189:577–586.
- Barton, P. S., S. A. Cunningham, D. B. Lindenmayer, and A. D. Manning. 2013. The role of carrion in maintaining biodiversity and ecological processes in terrestrial ecosystems. *Oecologia* 171:761–772.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1–48.
- Berger, J. 2007. Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. *Biology Letters* 3:620–623.
- Berger, J., J. E. Swenson, and I.L. Persson. 2001. Recolonizing carnivores and naïve prey: conservation lessons from Pleistocene extinctions. *Science* 291:1036–1039.
- Berger, K. M., E. M. Gese, and J. Berger. 2008. Indirect effects and traditional trophic cascades: A test involving wolves, coyotes, and pronghorn. *Ecology* 89:818–828.

- Beschta, R. L. 2005. Reduced cottonwood recruitment following extirpation of wolves in Yellowstone's northern range. *Ecology* 86:391–403.
- Beschta, R. L., C. Eisenberg, J. W. Laundré, W. J. Ripple, and T. P. Rooney. 2014. Predation risk, elk, and aspen: comment. *Ecology* 95:2669–2671.
- Beschta, R. L., L. E. Painter, and W. J. Ripple. 2018. Trophic cascades at multiple spatial scales shape recovery of young aspen in Yellowstone. *Forest Ecology and Management* 413:62–69.
- Beschta, R. L., and W. J. Ripple. 2013. Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade: comment. *Ecology* 94:1420–1425.
- Beschta, R. L., and W. J. Ripple. 2016. Riparian vegetation recovery in Yellowstone: the first two decades after wolf reintroduction. *Biological Conservation* 198:93–103.
- Blanchard, P., and H. Fritz. 2007. Induced or routine vigilance while foraging. *Oikos* 116:1603–1608.
- Blumstein, D. T. 2006. The multipredator hypothesis and the evolutionary persistence of antipredator behavior. *Ethology* 112:209–217.
- Bobiec, A. 2002a. Living stands and dead wood in the Białowieża forest: Suggestions for restoration management. *Forest Ecology and Management* 165:125–140.
- Bobiec, A. 2002b. Białowieża Primeval Forest - The largest area of natural deciduous lowland forest in Europe. *International Journal of Wilderness* 8:33–37.
- Bobiec, A. 2007. The influence of gaps on tree regeneration: a case study of the mixed lime-hornbeam (*Tilio-Carpinetum* Tracz. 1962) communities in the Białowieża Primeval Forest. *Polish Journal of Ecology* 55:441–455.
- Bobiec, A., H. van der Burgt, K. Meijer, C. Zuyderduyn, J. Haga, and B. Vlaanderen. 2000. Rich deciduous forests in Białowieża as a dynamic mosaic of developmental phases: premises for nature conservation and restoration management. *Forest Ecology and Management* 130: 159–175.
- Bobiec, A., E. Jaszcz, and K. Wojtunik. 2011. Oak (*Quercus robur* L.) regeneration as a response to natural dynamics of stands in European hemiboreal zone. *European Journal of Forest Research* 130:785–797.
- Bonnot, N. C., A. J. M. Hewison, N. Morellet, J. M. Gaillard, L. Debeffe, O. Couriot, B. Cargnelutti, Y. Chaval, B. Lourtet, P. Kjellander, and C. Vanpe. 2017. Stick or twist: roe deer adjust their flight behaviour to the perceived trade-off between risk and reward. *Animal Behaviour* 124:35–46.
- Bonnot, N., N. Morellet, H. Verheyden, B. Cargnelutti, B. Lourtet, F. Klein, and A. J. M. Hewison. 2013. Habitat use under predation risk: Hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research* 59:185–193.
- Borenstein, M., L. V. Hedges, J. P. T. Higgins, and H. R. Rothstein. 2009. Introduction to Meta-Analysis.
- Boulanger, V., C. Baltzinger, S. Saïd, P. Ballon, J. F. Picard, and J. L. Dupouey. 2009. Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. *Forest Ecology and Management* 258:1397–1406.
- Brouwer, K. 2018. Fear of humans? Effect of distance to road on deer browsing patterns. MSc-thesis. University of Groningen
- Brown, C. L., A. R. Hardy, J. R. Barber, K. M. Fristrup, K. R. Crooks, and L. M. Angeloni. 2012. The effect of human activities and their associated noise on ungulate behavior. *PLoS ONE* 7:38–40.
- Brown, J. S., and B. P. Kotler. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters* 7:999–1014.
- Brown, J. S., J. W. Laundré, and M. Gurung. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy* 80:385–399.
- Bryant, J. P., F. S. Chapin, and D. R. Klein. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate

- herbivory. *Oikos* 40:357–368.
- Brzeziecki, B., and F. Kienast. 1994. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. *Forest Ecology and Management* 69:167–187.
- Bubnicki, J.W. Bubnicki, J.W., M. Churski, K. Schmidt, T. A. Diserens, and D.P.J. Kuijper. 2019. Linking spatial patterns of terrestrial herbivore community structure to trophic interactions. *eLife* 8:e44937.
- Bytheway, J. P., A. J. R. Carthey, and P. B. Banks. 2013. Risk vs. reward: how predators and prey respond to aging olfactory cues. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67:715–725.
- Carthey, A. J. R., and P. B. Banks. 2014. Naïveté in novel ecological interactions: Lessons from theory and experimental evidence. *Biological Reviews* 89:932–949.
- Carthey, A. J. R., and P. B. Banks. 2016. Naïveté is not forever: responses of a vulnerable native rodent to its long term alien predators. *Oikos* 125:918–926.
- Carthey, A. J. R., and D. T. Blumstein. 2017. Predicting predator recognition in a changing world. *Trends in Ecology and Evolution* 33:106–115.
- Carthey, A. J. R., M. P. Bucknall, K. Wierucka, and P. B. Banks. 2017. Novel predators emit novel cues: A mechanism for prey naivety towards alien predators. *Scientific Reports* 7:1–9.
- Ceașu, S., M. Hofmann, L. M. Navarro, S. Carver, P. H. Verburg, and H. M. Pereira. 2015. Mapping opportunities and challenges for rewilding in Europe. *Conservation Biology* 29:1017–1027.
- Chamaillé-Jammes, S., H. Malcuit, S. Le Saout, and J.L. Martin. 2014. Innate threat-sensitive foraging: black-tailed deer remain more fearful of wolf than of the less dangerous black bear even after 100 years of wolf absence. *Oecologia* 174:1151–1158.
- de Chantal, M., and A. Granström. 2007. Aggregations of dead wood after wildfire act as browsing refugia for seedlings of *Populus tremula* and *Salix caprea*. *Forest Ecology and Management* 250:3–8.
- Chapron, G., P. Kaczensky, J. D. C. Linnell, M. von Arx, D. Huber, H. Andrén, J.-V. López-Bao, M. Adamec, F. Álvares, O. Anders, L. Balčiauskas, V. Balys, P. Bedő, F. Bego, J. C. Blanco, U. Breitenmoser, H. Broseth, L. Bufka, R. Bunikyte, P. Ciucci, A. Dutsov, T. Engleder, C. Fuxjäger, C. Groff, K. Holmala, B. Hoxha, Y. Iliopoulos, O. Ionescu, J. Jeremić, K. Jerina, G. Kluth, F. Knauer, I. Kojola, I. Kos, M. Krofel, J. Kubala, S. Kunovac, J. Kusak, M. Kotal, O. Liberg, A. Majjić, P. Männil, R. Manz, E. Marboutin, F. Marucco, D. Melovski, K. Mersini, Y. Mertzanis, R. W. Mysłajek, S. Nowak, J. Odden, J. Ozolins, G. Palomero, M. Paunović, J. Persson, H. Potočník, P.-Y. Quenette, G. Rauer, I. Reinhardt, R. Rigg, A. Ryser, V. Salvatori, T. Skrbinšek, A. Stojanov, J. E. Swenson, L. Szemethy, A. Trajce, E. Tsingarska-Sedefcheva, M. Váňa, R. Veeroja, P. Wabakken, M. Wölf, S. Wölf, F. Zimmermann, D. Zlatanova, and L. Boitani. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346:1517–1519.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology* 9:129–136.
- Christensen, J. W., and M. Rundgren. 2008. Predator odour *per se* does not frighten domestic horses. *Applied Animal Behaviour Science* 112:136–145.
- Christianson, D. A., and S. Creel. 2007. A review of environmental factors affecting elk winter diets. *Journal of Wildlife Management* 71:164–176.
- Christianson, D., and S. Creel. 2010. A nutritionally mediated risk effect of wolves on elk. *Ecology* 91:1184–1191.
- Churski, M., J. W. Bubnicki, B. Jędrzejewska, D. P. J. Kuijper, and J. P. G. M. Cromsigt. 2017. Brown world forests: increased ungulate browsing keeps temperate trees in recruitment bottlenecks in resource hotspots. *New Phytologist* 214:158–168.
- Ciuti, S., T. B. Muhly, D. G. Paton, A. D. McDevitt, M. Musiani, and M. S. Boyce. 2012a. Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear. *Proceedings of the Royal Society B* 279:4407–4416.
- Ciuti, S., J. M. Northrup, T. B. Muhly, S. Simi, M. Musiani, J. A. Pitt, and M. S. Boyce. 2012b. Effects of humans on

- behaviour of wildlife exceed those of natural predators in a landscape of fear. *PLoS ONE* 7:e50611.
- Clair, C. C. S., and A. Forrest. 2009. Impacts of vehicle traffic on the distribution and behaviour of rutting elk, *Cervus elaphus*. *Behaviour* 146:393–413.
- Clement, M. J., L. E. Harding, R. W. Lucas, and E. S. Rubin. 2019. The relative importance of biotic and abiotic factors influencing aspen recruitment in Arizona. *Forest Ecology and Management* 441:32–41.
- Clinchy, M., L. Y. Zanette, D. Roberts, J. P. Suraci, C. D. Buesching, C. Newman, and D. W. Macdonald. 2016. Fear of the human “super predator” far exceeds the fear of large carnivores in a model mesocarnivore. *Behavioral Ecology* 27:1826–1832.
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J. P. Tremblay, C. Dussault, and D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:113–147.
- Creel, S., and D. Christianson. 2009. Wolf presence and increased willow consumption by Yellowstone elk: Implications for trophic cascades. *Ecology* 90:2454–2466.
- Creel, S., and D. A. Christianson. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution* 23:194–201.
- Creel, S., D. Christianson, S. Liley, and J. Winnie. 2007. Predation risk affects reproductive physiology and demography of Elk. *Science* 315:960.
- Creel, S., J. Winnie, John A., D. Christianson, and S. Liley. 2008. Time and space in general models of antipredator response: tests with wolves and elk. *Animal Behaviour* 76:1139–1146.
- Creel, S., J. A. Winnie Jr., and D. Christianson. 2009. Glucocorticoid stress hormones and the effect of predation risk on elk reproduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:12388–12393.
- Creel, S., J. Winnie, B. Maxwell, K. Hamlin, and M. Creel. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology* 86:3387–3397.
- Cristescu, B., G. B. Stenhouse, and M. S. Boyce. 2013. Perception of human-derived risk influences choice at top of the food chain. *PLoS ONE* 8.
- Cromsigt, J. P. G. M., and D. P. J. Kuijper. 2011. Revisiting the browsing lawn concept: evolutionary interactions or pruning herbivores? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13:207–215.
- Cromsigt, J. P. G. M., D. P. J. Kuijper, M. Adam, R. L. Beschta, M. Churski, A. Eycott, G. I. H. Kerley, A. Mysterud, K. Schmidt, and K. West. 2013. Hunting for fear: innovating management of human-wildlife conflicts. *Journal of Applied Ecology* 50:544–549.
- Crosmary, W.-G., M. Valeix, H. Fritz, H. Madzikanda, and S. D. Côté. 2012. African ungulates and their drinking problems: hunting and predation risks constrain access to water. *Animal Behaviour* 83:145–153.
- Dalerum, F., and L. Belton. 2015. African ungulates recognize a locally extinct native predator. *Behavioral Ecology* 26:215–222.
- Darimont, C. T., C. H. Fox, H. M. Bryan, and T. E. Reimchen. 2015. The unique ecology of human predators. *Science* 349:858–860.
- David Mech, L. 2012. Is science in danger of sanctifying the wolf? *Biological Conservation* 150:143–149.
- Dehn, M. M. 1990. Vigilance for Predators - Detection and Dilution Effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26:337–342.
- Dumont, B., P. C. Renaud, N. Morellet, C. Mallet, F. Anglard, and H. Verheyden-Tixier. 2005. Seasonal variations of red deer selectivity on a mixed forest edge. *Animal Research* 54:369–381.
- Eccard, J. A., J. K. Meißner, and M. Heurich. 2015. European roe deer increase vigilance when faced with immediate predation risk by Eurasian lynx. *Ethology* 121:1–11.

- Ehlers, L. P. W., C. J. Johnson, and D. R. Seip. 2014. Movement ecology of wolves across an industrial landscape supporting threatened populations of woodland caribou. *Landscape Ecology* 29:451–465.
- Eisenberg, C., D. E. Hibbs, W. J. Ripple, and H. Salwasser. 2014. Context dependence of elk (*Cervus elaphus*) vigilance and wolf (*Canis lupus*) predation risk. *Canadian Journal of Zoology* 92:727–736.
- Eisenberg, C., S. T. Seager, and D. E. Hibbs. 2013. Wolf, elk, and aspen food web relationships: Context and complexity. *Forest Ecology and Management* 299:70–80.
- Elbroch, L. M., C. O'Malley, M. Peziol, and H. B. Quigley. 2017. Vertebrate diversity benefiting from carrion provided by pumas and other subordinate, apex felids. *Biological Conservation* 215:123–131.
- Elmeros, M., J. K. Winbladh, P. N. Andersen, A. B. Madsen, and J. T. Christensen. 2011. Effectiveness of odour repellents on red deer (*Cervus elaphus*) and roe deer (*Capreolus capreolus*): a field test. *European Journal of Wildlife Research* 57:1223–1226.
- Elmhagen, B., G. Ludwig, S. P. Rushton, P. Helle, and H. Lindén. 2010. Top predators, mesopredators and their prey: interference ecosystems along bioclimatic productivity gradients. *Journal of Animal Ecology* 79:785–794.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pikitch, W. J. Ripple, S. A. Sandin, M. Scheffer, T. W. Schoener, J. B. Shurin, a. R. E. Sinclair, M. E. Soule, R. Virtanen, and D. A. Wardle. 2011. Trophic downgrading of planet earth. *Science* 333:301–306.
- Falinski, J. B. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests: ecological studies in Białowieża forest. *Geobotany* 8:1-537
- Falinski, J. B. 1988. Succession, regeneration and fluctuation in the Białowieża Forest (NE Poland). *Vegetatio* 77:115–128.
- Ferrero, D. M., J. K. Lemon, D. Fluegge, S. L. Pashkovski, W. J. Korzan, S. R. Datta, M. Spehr, M. Fendt, and S. D. Liberles. 2011. Detection and avoidance of a carnivore odor by prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:11235–11240.
- Fischhoff, I. R., S. R. Sundaresan, J. Cordingley, and D. I. Rubenstein. 2007. Habitat use and movements of plains zebra (*Equus burchelli*) in response to predation in danger from lions. *Behavioral Ecology* 18:725–729.
- Flagel, D. G., G. E. Belovsky, and D. E. Beyer. 2016. Natural and experimental tests of trophic cascades: gray wolves and white-tailed deer in a Great Lakes forest. *Oecologia* 180:1183–1194.
- Focardi, S., D. Capizzi, and D. Monetti. 2000. Competition for acorns among wild boar (*Sus scrofa*) and small mammals in a Mediterranean woodland. *Journal of zoology* 250:329-334.
- Ford, A. T., and J. R. Goheen. 2015. Trophic cascades by large carnivores: a case for strong inference and mechanism. *Trends in Ecology and Evolution* 30:725–35.
- Ford, A. T., J. R. Goheen, D. J. Augustine, M. F. Kinnaird, T. G. O'Brien, T. M. Palmer, R. M. Pringle, and R. Woodroffe. 2015. Recovery of African wild dogs suppresses prey but does not trigger a trophic cascade. *Ecology* 96:2705–2714.
- Ford, A. T., J. R. Goheen, T. O. Otieno, L. Bidner, L. A. Isbell, T. M. Palmer, D. Ward, R. Woodroffe, and R. M. Pringle. 2014. Large carnivores make savanna tree communities less thorny. *Science* 346:346–349.
- Fortin, D., H. L. Beyer, M. S. Boyce, D. W. Smith, T. Duchesne, and J. S. Mao. 2005. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* 86:1320–1330.
- Fortin, D., M. S. Boyce, and E. H. Merrill. 2004. Foraging costs of vigilance in large mammalian herbivores. *Oikos* 107:172–180.
- Frank, A. S. K., A. J. R. Carthey, and P. B. Banks. 2016. Does historical coexistence with dingoes explain current avoidance of domestic dogs? Island bandicoots are naïve to dogs, unlike their mainland counterparts.

- PLoS ONE 11:e0161447.
- Fryxell, J. M. 1991. Forage Quality and Aggregation by Large Herbivores. *The American Naturalist* 138:478–498.
- Fukasawa, Y., and Y. Ando. 2018. Species effects of bryophyte colonies on tree seeding regeneration on coarse woody debris. *Ecological Research* 33:191–197.
- Gębczyńska, Z. 1980. Food of the roe deer and red deer in the Białowieża Primeval Forest. *Acta Theriologica* 25:487–500.
- Gębczyńska, Z., and M. Krasieńska. 1972. Food preferences and requirements of the European Bison. *Acta Theriologica* 17:105–117.
- Gervasi, V., H. Sand, B. Zimmermann, J. Mattisson, and J. D. C. Linnell. 2013. Decomposing risk: landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates. *Ecological Applications* 23:1722–1734.
- Gill, R. M. A., and R. J. Fuller. 2007. The effects of deer browsing on woodland structure. *Ibis* 149:119–127.
- van Ginkel, H. A. L., D. P. J. Kuijper, M. Churski, K. Zub, P. Szafrńska, and C. Smit. 2013. Safe for saplings not safe for seeds: *Quercus robur* recruitment in relation to coarse woody debris in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Forest Ecology and Management* 304:73–79.
- van Ginkel, H. A. L., D. P. J. Kuijper, J. Schotanus, and C. Smit. 2018. Wolves and tree logs: Landscape-scale and fine-scale risk factors interactively influence tree regeneration. *Ecosystems* 22:1–11.
- Gómez, J. M., C. Puerta-Piñero, and E. W. Schupp. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia* 155:529–537.
- Götmark, F. 2013. Habitat management alternatives for conservation forests in the temperate zone: Review, synthesis, and implications. *Forest Ecology and Management* 306:292–307.
- Götmark, F., K. M. Schott, and A. M. Jensen. 2011. Factors influencing presence-absence of oak (*Quercus* spp.) seedlings after conservation-oriented partial cutting of high forests in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 26:136–145.
- Halofsky, J. S., and W. J. Ripple. 2008. Fine-scale predation risk on elk after wolf reintroduction in Yellowstone National Park, USA. *Oecologia* 155:869–877.
- Haswell, P. M., J. Kusak, and M. W. Hayward. 2017. Large carnivore impacts are context-dependent. *Food Webs* 12:3–13.
- Hayward, M. W., S. Ortmann, and R. Kowalczyk. 2015. Risk perception by endangered European bison *Bison bonasus* is context (condition) dependent. *Landscape Ecology* 30:2079–2093.
- Heinemann, K., and T. Kitzberger. 2006. Effects of position, understorey vegetation and coarse woody debris on tree regeneration in two environmentally contrasting forests of north-western Patagonia: A manipulative approach. *Journal of Biogeography* 33:1357–1367.
- Hernández, L., and J. W. Laundré. 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* 11:215–220.
- Hopcraft, J. G. C., T. M. Anderson, S. Pérez-Vila, E. Mayemba, and H. Olf. 2012. Body size and the division of niche space: Food and predation differentially shape the distribution of Serengeti grazers. *Journal of Animal Ecology* 81:201–213.
- Hopcraft, J. G. C., H. Olf, and A. R. E. Sinclair. 2010. Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends in Ecology and Evolution* 25:119–128.
- Iribarren, C., and B. P. Kotler. 2012a. Foraging patterns of habitat use reveal landscape of fear of Nubian ibex *Capra nubiana*. *Wildlife Biology* 18:194–201.
- Iribarren, C., and B. P. Kotler. 2012b. Patch use and vigilance behaviour by Nubian ibex: the role of the

- effectiveness of vigilance. *Evolutionary Ecology Research* 14:223–234.
- Jacobs, J. 1974. Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's Electivity Index. *Oecologia* 14:413–417.
- Jayakody, S., A. M. Sibbald, I. J. Gordon, and X. Lambin. 2008. Red deer *Cervus elephus* vigilance behaviour differs with habitat and type of human disturbance. *Wildlife Biology* 14:81–91.
- Jędrzejewska, B., and W. Jędrzejewski. 1998. Predation in vertebrate communities. The Białowieża Primeval Forest as a case study. Springer: 1-450.
- Jędrzejewska, B., W. Jędrzejewski, A. N. Bunevich, L. Milkowski, and Z. A. Krasinski. 1997. Factors shaping population densities and increase rates of ungulates in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in the 19th and 20th centuries. *Acta Theriologica* 42:399–451.
- Jędrzejewska, B., W. Jędrzejewski, A. N. Bunevich, L. Miłkowski, and H. Okarma. 1996. Population dynamics of wolves *Canis lupus* in Białowieża primeval forest (Poland and Belarus) in relation to hunting by humans, 1847-1993. *Mammal Review* 26:103–126.
- Jędrzejewski, W., B. Jędrzejewska, H. Okarma, K. Schmidt, K. Zub, and M. Musiani. 2000. Prey selection and predation by wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Mammalogy* 81:197–212.
- Jędrzejewski, W., K. Schmidt, J. Theuerkauf, B. Jędrzejewska, and R. Kowalczyk. 2007. Territory size of wolves *Canis lupus*: Linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. *Ecography* 30:66–76.
- Jędrzejewski, W., K. Schmidt, J. Theuerkauf, B. Jędrzejewska, N. Selva, K. Zub, and L. Szymura. 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology* 83:1341–1356.
- Karl, T., M. Striednig, M. Graus, A. Hammerle, and G. Wohlfahrt. 2018. Urban flux measurements reveal a large pool of oxygenated volatile organic compound emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115:1186–1191.
- Kauffman, M. J., J. F. Brodie, and E. S. Jules. 2010. Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. *Ecology* 91:2742–2755.
- Kauffman, M. J., J. F. Brodie, and E. S. Jules. 2013. Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade: reply. *Ecology* 94:1425–1431.
- Kay, M., and J. O. Wobbrock. 2019. ARTool: Aligned rank transform for nonparametric factorial ANOVAs.
- Kluever, B. M., L. D. Howery, S. W. Breck, and D. L. Bergman. 2009. Predator and heterospecific stimuli alter behaviour in cattle. *Behavioural Processes* 81:85–91.
- Kohl, M. T., D. R. Stahler, M. C. Metz, J. D. Forester, M. J. Kauffman, N. Varley, P. J. White, D. W. Smith, and D. R. MacNulty. 2018. Diel predator activity drives a dynamic landscape of fear. *Ecological Monographs* 0:221440.
- Kolstad, A. L., G. Austrheim, E. J. Solberg, L. De Vriendt, and J. D. M. Speed. 2018. Pervasive moose browsing in boreal forests alters successional trajectories by severely suppressing keystone species. *Ecosphere* 9:e02458.
- Kotler, B. P., and L. Blaustein. 1995. Titrating food and safety in a heterogeneous environment: When are the risky and safe patches of equal value? *Oikos* 74:251–258.
- Kotler, B. P., and R. D. Holt. 1989. Predation and competition: the interaction of two types of species interactions. *Oikos* 54:256–260.
- Krebs, C. J., R. Boonstra, S. Boutin, and A. R. E. Sinclair. 2001. What drives the 10-year cycle of snowshoe hares? *BioScience* 51:25–35.
- Krebs, C. J., S. Boutin, R. Boonstra, A. R. E. Sinclair, J. N. M. Smith, M. R. T. Dale, and R. Turkington. 1995. Impact of

- food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science* 269:1112–1115.
- Kuijper, D. P. J., J. W. Bubnicki, M. Churski, B. Mols, and P. Van Hooft. 2015. Context dependence of risk effects: Wolves and tree logs create patches of fear in an old-growth forest. *Behavioral Ecology* 26:1558–1568.
- Kuijper, D. P. J., J. P. G. M. Cromsigt, M. Churski, B. Adam, B. Jędrzejewska, and W. Jędrzejewski. 2009. Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management* 258:1528–1535.
- Kuijper, D. P. J., J. P. G. M. Cromsigt, B. Jędrzejewska, S. Miścicki, M. Churski, W. Jędrzejewski, and I. Kweczlich. 2010a. Bottom-up versus top-down control of tree regeneration in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Ecology* 98:888–899.
- Kuijper, D. P. J., B. Jędrzejewska, B. Brzeziecki, M. Churski, W. Jędrzejewski, and H. Zybura. 2010b. Fluctuating ungulate density shapes tree recruitment in natural stands of the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Vegetation Science* 21:1082–1098.
- Kuijper, D. P. J., C. de Kleine, M. Churski, P. Van Hooft, J. W. Bubnicki, and B. Jędrzejewska. 2013. Landscape of fear in Europe: Wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography* 36:1263–1275.
- Kuijper, D. P. J., E. Sahlén, B. Elmhagen, S. Chamaillé-Jammes, H. Sand, K. Lone, and J. P. G. M. Cromsigt. 2016. Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proceedings of the Royal Society B* 283:20161625.
- Kuijper, D. P. J., M. Verwijmeren, M. Churski, A. Zbyryt, K. Schmidt, B. Jędrzejewska, and C. Smit. 2014. What cues do ungulates use to assess predation risk in dense temperate forests? *PLoS ONE* 9:e84607.
- Kuiters, A. T., and P. A. Slim. 2002. Regeneration of mixed deciduous forest in a Dutch forest-heathland, following a reduction of ungulate densities. *Biological Conservation* 105:65–74.
- Kunkel, K., and D. H. Pletscher. 2001. Winter hunting patterns of wolves in and near Glacier National Park, Montana. *Journal of Wildlife Management* 65:520–530.
- Kwiatkowski, W. 1994. Vegetation landscapes of Białowieża forest. *Phytocoenosis* 6 6:35–88.
- Lahti, D. C., N. A. Johnson, B. C. Ajie, S. P. Otto, A. P. Hendry, D. T. Blumstein, R. G. Coss, K. Donohue, and S. A. Foster. 2009. Relaxed selection in the wild. *Trends in Ecology and Evolution* 24:487–496.
- Latombe, G., D. Fortin, and L. Parrott. 2014. Spatio-temporal dynamics in the response of woodland caribou and moose to the passage of grey wolf. *Journal of Animal Ecology* 83:185–198.
- Laundré, J. W., L. Hernández, and K. B. Altendorf. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology* 79:1401–1409.
- Laundré, J. W., L. Hernandez, and W. J. Ripple. 2010. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal* 3:1–7.
- Lechowicz, M. J. 1982. The sampling characteristics of Electivity Indices. *Oecologia* 52:22–30.
- Lesmerises, F., C. Dussault, and M. H. St-Laurent. 2012. Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *Forest Ecology and Management* 276:125–131.
- Letnic, M., A. Feit, and D. M. Forsyth. 2018. Strength of a trophic cascade between an apex predator, mammalian herbivore and grasses in a desert ecosystem does not vary with temporal fluctuations in primary productivity. *Ecosystems* 21:153–165.
- Letnic, M., and W. J. Ripple. 2017. Large-scale responses of herbivore prey to canid predators and primary productivity. *Global Ecology and Biogeography* 26:860–866.
- Li, C., X. Yang, Y. Ding, L. Zhang, H. Fang, S. Tang, and Z. Jiang. 2011. Do Père David’s deer lose memories of their ancestral predators? *PLoS ONE* 6:e23623.

- Liley, S., and S. Creel. 2008. What best explains vigilance in elk: characteristics of prey, predators, or the environment? *Behavioral Ecology* 19:245–254.
- Lima, S. L. 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Animal Behaviour* 49:11–20.
- Lima, S. L., and P. A. Bednekoff. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist* 153:649–659.
- Lima, S. L., and L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619–640.
- Lone, K., L. E. Loe, T. Gobakken, J. D. C. Linnell, J. Odden, J. Remmen, and A. Mysterud. 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.
- Lowry, H., A. Lill, and B. B. M. Wong. 2013. Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological Reviews* 88:537–549.
- MacArthur, R. H., and E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100:603–609.
- Mangel, M., and C. W. Clark. 1986. Towards a unified foraging theory. *Ecology* 67:1127–1138.
- Mao, J. s, M. S. Boyce, D. W. Smith, F. J. Singer, D. J. Vales, J. M. Vore, and E. H. Merrill. 2005. Habitat selection by elk before and after wolf. *Journal of Wildlife Management* 69:1691–1707.
- Marshall, K. N., D. J. Cooper, and N. T. Hobbs. 2014. Interactions among herbivory, climate, topography and plant age shape riparian willow dynamics in northern Yellowstone national park, USA. *Journal of Ecology* 102:667–677.
- Marshall, K. N., N. Thompson Hobbs, and D. J. Cooper. 2013. Stream hydrology limits recovery of riparian ecosystems after wolf reintroduction. *Proceedings of the Royal Society B* 280:20122977.
- McArthur, C., P. B. Banks, R. Boonstra, and J. S. Forbey. 2014. The dilemma of foraging herbivores: dealing with food and fear. *Oecologia* 176:677–689.
- McLaren, B. E., and R. O. Peterson. 1994. Wolves, moose, and tree rings on Isle Royale. *Science* 266:1555–1558.
- Mech, L. D. 2017. Where can wolves live and how can we live with them? *Biological Conservation* 210:310–317.
- Mech, L. D., and L. Boitani, editors. 2003. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press.
- Mella, V. S. A., P. B. Banks, and C. McArthur. 2014. Negotiating multiple cues of predation risk in a landscape of fear: what scares free-ranging brushtail possums? *Journal of Zoology* 294:22–30.
- Mella, V. S. A., A. J. W. Ward, P. B. Banks, and C. McArthur. 2015. Personality affects the foraging response of a mammalian herbivore to the dual costs of food and fear. *Oecologia* 177:293–303.
- Mery, F., and J. G. Burns. 2010. Behavioural plasticity: an interaction between evolution and experience. *Evolutionary Ecology* 24:571–583.
- Mikusiński, G., J. W. Bubnicki, M. Churski, D. Czeszczewik, W. Walankiewicz, and D. P. J. Kuijper. 2018. Is the impact of loggings in the last primeval lowland forest in Europe underestimated? The conservation issues of Białowieża Forest. *Biological Conservation* 227:266–274.
- Millard, P., A. Hester, R. Wendler, and G. Baillie. 2001. Interspecific defoliation responses of trees depend on sites of winter nitrogen storage. *Functional Ecology* 15:535–543.
- Montgomery, R. A., R. J. Moll, E. Say-Sallaz, M. Valeix, and L. R. Prugh. 2019. A tendency to simplify complex systems. *Biological Conservation* 233:1–11.
- Möst, L., T. Hothorn, J. Müller, and M. Heurich. 2015. Creating a landscape of management: Unintended effects

- on the variation of browsing pressure in a national park. *Forest Ecology and Management* 338:46–56.
- Muñoz, A., and R. Bonal. 2011. Linking seed dispersal to cache protection strategies. *Journal of Ecology* 99:1016–1025.
- Nersesian, C. L., P. B. Banks, and C. Mearns. 2011. Titrating the cost of plant toxins against predators: Determining the tipping point for foraging herbivores. *Journal of Animal Ecology* 80:753–760.
- Newsome, T. M., and W. J. Ripple. 2015. A continental scale trophic cascade from wolves through coyotes to foxes. *Journal of Animal Ecology* 84:49–59.
- Nicholson, K. L., C. Milleret, J. Månsson, and H. Sand. 2014. Testing the risk of predation hypothesis: The influence of recolonizing wolves on habitat use by moose. *Oecologia* 176:69–80.
- Nopp-Mayr, U., I. Kempter, G. Mural, and G. Gratzner. 2012. Seed survival on experimental dishes in a central European old-growth mixed-species forest - effects of predator guilds, tree masting and small mammal population dynamics. *Oikos* 121:337–346.
- Okarma, H. 1995. The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe. *Acta Theriologica* 40:335–386.
- Okarma, H., B. Jędrzejewska, W. Jędrzejewski, Z. A. Kasiński, and L. Miłkowski. 1995. The roles of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica* 40:197–217.
- Okarma, H., W. Jędrzejewski, K. Schmidt, R. Kowalczyk, and B. Jędrzejewska. 1997. Predation of Eurasian lynx on roe deer and red deer in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica* 42.
- Oksanen, L., S. D. Fretwell, J. Arruda, and P. Niemela. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist* 118:240–261.
- Orman, O., M. Adamus, and J. Szewczyk. 2016. Regeneration processes on coarse woody debris in mixed forests: do tree germinants and seedlings have species-specific responses when grown on coarse woody debris? *Journal of Ecology* 104:1809–1818.
- Osada, K., S. Miyazono, and M. Kashiwayanagi. 2014. Pyrazine analogs are active components of wolf urine that induce avoidance and fear-related behaviors in deer. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* 8:276.
- Paillet, Y., L. Berges, J. Hjalten, P. Odor, C. Avon, M. Bernhardt-Romermann, R. Bijlsma, L. de Bruyn, M. Fuhr, U. Grandin, R. Kanka, L. Lundin, S. Luque, T. Magura, S. Matesanz, I. Meszaros, M.-T. Sebastia, W. Schmidt, T. Standovar, B. Tothmeresz, A. Uotila, F. Valladares, K. Vellak, and R. Virtanen. 2009. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-Analysis of species richness in Europe 24:101–112.
- Painter, L. E., R. L. Beschta, E. J. Larsen, and W. J. Ripple. 2014. After long-term decline, are aspen recovering in northern Yellowstone? *Forest Ecology and Management* 329:108–117.
- Painter, L. E., R. L. Beschta, E. J. Larsen, and W. J. Ripple. 2015. Recovering aspen follow changing elk dynamics in Yellowstone: evidence of a trophic cascade? *Ecology* 96:252–263.
- Parsons, A. W., C. Bland, T. Forrester, M. C. Baker-Whatton, S. G. Schuttler, W. J. McShea, R. Costello, and R. Kays. 2016. The ecological impact of humans and dogs on wildlife in protected areas in eastern North America. *Biological Conservation* 203:75–88.
- Parsons, M. H., and D. T. Blumstein. 2010. Familiarity breeds contempt: kangaroos persistently avoid areas with experimentally deployed dingo scents. *PLoS ONE* 5:e10403.
- Peacor, S. D., and E. E. Werner. 2001. The contribution of trait-mediated indirect effects to the net effects of a predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:3904–3908.
- Peckarsky, B. L., P. A. Abrams, D. I. Bolnick, L. M. Dill, H. Grabowski, B. Luttbeg, J. L. Orrock, S. D. Peacor, E. L. Preisser, O. J. Schmitz, and G. C. Trussell. 2008. Revisiting the classics: considering nonconsumptive effects in textbook examples of predator - prey interactions. *Ecology* 89:2416–2425.

- Perea, R., A. S. Miguel, and L. Gil. 2011. Acorn dispersal by rodents: the importance of re-dispersal and distance to shelter. *Basic and Applied Ecology* 12:432–439.
- Periquet, S., L. Todd-Jones, M. Valeix, B. Stapelkamp, N. Elliot, M. Wijers, O. Pays, D. Fortin, H. Madzikanda, H. Fritz, D. W. Macdonald, and A. J. Loveridge. 2012. Influence of immediate predation risk by lions on the vigilance of prey of different body size. *Behavioral Ecology* 23:970–976.
- Peters, R. P., and L. D. Mech. 1975. Scent-marking in wolves: radio-tracking of wolf packs has provided definite evidence that olfactory sign is used for territory maintenance and may serve for other forms of communication within the pack as well. *American Scientist* 63:628–637.
- Peterson, R. O., J. A. Vucetich, J. M. Bump, and D. W. Smith. 2014. Trophic cascades in a multicausal world: Isle Royale and Yellowstone. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45:325–45.
- Polis, G. A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86:3–15.
- Pons, J., and J. G. Pausas. 2007. Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecologia* 153.
- Preisser, E. L., D. I. Bolnick, and M. E. Benard. 2005. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology* 86:501–509.
- Preisser, L., L. Orrock, and J. Schmitz. 2007. Predator hunting mode and habitat domain alter nonconsumptive effects in predator-prey interactions. *Ecology* 88:2744–2751.
- Reidsma, P., T. Tekelenburg, M. van den Berg, and R. Alkemade. 2006. Impacts of land-use change on biodiversity: an assessment of agricultural biodiversity in the European Union. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 114:86–102.
- Renaud, P. C., H. Verheyden-Tixier, and B. Dumont. 2003. Damage to saplings by red deer (*Cervus elaphus*): effect of foliage height and structure. *Forest Ecology and Management* 181:31–37.
- Riginos, C. 2014. Climate and the landscape of fear in an African savanna. *Journal of Animal Ecology*:124–133.
- Riginos, C., J. B. Grace, V. S. Top-down, and B. Grace. 2008. Savanna tree density, herbivores, and the herbaceous community: bottom-up vs. top-down effects. *Ecology* 89:2228–2238.
- Ripple, W., and R. Beschta. 2003. Wolf reintroduction, predation risk, and cottonwood recovery in Yellowstone National Park. *Forest Ecology and Management* 184:299–313.
- Ripple, W. J., and R. L. Beschta. 2006. Linking wolves to willows via risk-sensitive foraging by ungulates in the northern Yellowstone ecosystem. *Forest Ecology and Management* 230:96–106.
- Ripple, W. J., and R. L. Beschta. 2012. Trophic cascades in Yellowstone: the first 15 years after wolf reintroduction. *Biological Conservation* 145:205–213.
- Ripple, W. J., J. A. Estes, R. L. Beschta, C. C. Wilmers, E. G. Ritchie, M. Hebblewhite, J. Berger, B. Elmhagen, M. Letnic, M. P. Nelson, O. J. Schmitz, D. W. Smith, A. D. Wallach, and A. J. Wirsing. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343:1241484.
- Ritchie, E. G., and C. N. Johnson. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12:982–998.
- Rogala, J. K., M. Hebblewhite, J. Whittington, C. a. White, J. Coleshill, and M. Musiani. 2011. Human activity differentially redistributes large mammals in the Canadian Rockies national parks. *Ecology and Society* 16:17.
- Rouco, C., R. Villafuerte, F. Castro, and P. Ferreras. 2011. Responses of naive and experienced European rabbits to predator odour. *European Journal of Wildlife Research* 57:395–398.
- Sahlén, E., S. Noell, C. S. DePerno, J. Kindberg, G. Spong, and J. P. G. M. Cromsigt. 2016. Phantoms of the forest: legacy risk effects of a regionally extinct large carnivore. *Ecology and evolution* 6:791–799.

- Samojlik, T., I. D. Rotherham, and B. Jedrzejewska. 2013. Quantifying historic human impacts on forest environments: A case study in Białowieża forest, Poland. *Environmental History* 18:576–602.
- Sand, H., C. Wikenros, P. Wabakken, and O. Liberg. 2006. Cross-continental differences in patterns of predation: will naive moose in Scandinavia ever learn? *Proceedings of the Royal Society B* 273:1421–1427.
- Sanguinetti, J., and T. Kitzberger. 2010. Factors controlling seed predation by rodents and non-native *Sus scrofa* in *Araucaria araucana* forests: potential effects on seedling establishment. *Biological Invasions* 12:689–706.
- Le Saout, S., S. Padié, S. Chamaille-Jammes, S. Chollet, S. Côté, N. Morellet, J. Pattison, E. Harris, and J.-L. Martin. 2014. Short-term effects of hunting on naive black-tailed deer (*Odocoileus hemionus sitkensis*): behavioural response and consequences on vegetation growth. *Canadian Journal of Zoology* 92:915–925.
- Schmidt, K., W. J. drzejewski, H. Okarma, and R. Kowalczyk. 2009. Spatial interactions between grey wolves and Eurasian lynx in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecological Research* 24:207–214.
- Schmidt, K., and D. P. J. Kuijper. 2015. A “death trap” in the landscape of fear. *Mammal Research* 60:275–284.
- Schmitz, O. J. 1998. Direct and indirect effects of predation and predation risk in old-field interaction webs. *The American Naturalist* 151:327–342.
- Schmitz, O. J., A. P. Beckerman, and K. M. O. Brien. 1997. Behaviorally mediated trophic cascades: Effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78:1388–1399.
- Schmitz, O. J., P. Hambäck, and Beckerman. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist* 155:141–153.
- Shaw, M. W. 1968. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales: I. A preliminary study of acorn production, viability and losses. *Journal of Ecology* 56:565–583.
- Shrader, A. M., J. S. Brown, G. I. H. Kerley, and B. P. Kotler. 2008. Do free-ranging domestic goats show ‘landscapes of fear’? Patch use in response to habitat features and predator cues. *Journal of Arid Environments* 72:1811–1819.
- Sibbald, A. M., R. J. Hooper, J. E. McLeod, and I. J. Gordon. 2011. Responses of red deer (*Cervus elaphus*) to regular disturbance by hill walkers. *European Journal of Wildlife Research* 57:817–825.
- Sih, A., D. I. Bolnick, B. Luttbeg, J. L. Orrock, S. D. Peacor, L. M. Pintor, E. Preisser, J. S. Rehage, and J. R. Vonesh. 2010. Predator-prey naïveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos* 119:610–621.
- Sinclair, A. R. E., C. J. Krebs, J. M. Fryxell, R. Turkington, S. Boutin, R. Boonstra, P. Secombe-Hett, P. Lundberg, and L. Oksanen. 2000. Testing hypotheses of trophic level interactions: a boreal forest ecosystem. *Oikos* 89:313–328.
- Skarpe, C., and A. J. Hester. 2008. Chapter 9: Plant traits, browsing and grazing herbivores, and vegetation dynamics. Pages 217–247 in I. J. Gordon and H. H. T. Prins, editors. *The ecology of browsing and grazing*. Springer.
- Smit, C., D. P. J. Kuijper, D. Prentice, M. J. Wassen, and J. P. G. M. Cromsigt. 2012. Coarse woody debris facilitates oak recruitment in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Forest Ecology and Management* 284:133–141.
- Smit, C., J. L. Ruifrok, R. van Klink, and H. Olf. 2015. Rewilding with large herbivores: The importance of grazing refuges for sapling establishment and wood-pasture formation. *Biological Conservation* 182:134–142.
- Smit, C., and M. Verwijmeren. 2010. Tree-shrub associations in grazed woodlands: first rodents, then cattle? *Plant Ecology* 212:483–493.
- Smith, J. A., J. P. Suraci, M. Clinchy, A. Crawford, D. Roberts, L. Y. Zanette, and C. C. Wilmers. 2017. Fear of the human ‘super predator’ reduces feeding time in large carnivores. *Proceedings of the Royal Society B*

- 284:20170433.
- Stears, K., and A. M. Shrader. 2015. Increases in food availability can tempt oribi antelope into taking greater risks at both large and small spatial scales. *Animal Behaviour* 108:155–164.
- Stillfried, M., P. Gras, K. Börner, F. Göritz, J. Painer, K. Röllig, M. Wenzler, H. Hofer, S. Ortmann, and S. Kramer-Schadt. 2017. Secrets of success in a landscape of fear: urban wild boar adjust risk perception and tolerate disturbance. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5:157.
- Sullivan, T. P., L. O. Nordstrom, and D. S. Sullivan. 1985. Use of predator odors as repellents to reduce feeding damage by herbivores II. Black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). *Journal of Chemical Ecology* 11:921–935.
- Sullivan, T. P., and D. S. Sullivan. 2012. Woody debris, voles, and trees: influence of habitat structures (piles and windrows) on long-tailed vole populations and feeding damage. *Forest Ecology and Management* 263.
- Suraci, J. P., M. Clinchy, L. M. Dill, D. Roberts, and L. Y. Zanette. 2016. Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nature Communications* 7:10698.
- Swihart, R. K., J. J. Pignatello, and M. J. I. Mattina. 1991. Aversive responses of white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, to predator urines. *Journal of Chemical Ecology* 17:767–777.
- Tercek, M. T., R. Stottlmyer, and R. Renkin. 2010. Bottom-up factors influencing riparian willow recovery in Yellowstone National Park. *Western North American Naturalist* 70:387–399.
- Thaker, M., A. T. Vanak, C. R. Owen, M. B. Ogden, S. M. Niemann, and R. Slotow. 2011. Minimizing predation risk in a landscape of multiple predators: effects on the spatial distribution of African ungulates. *Ecology* 92:398–407.
- Theuerkauf, J., W. J. drzejewski, K. Schmidt, and R. Gula. 2003a. Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Białowieza Forest (Poland). *Journal of Wildlife Management* 67:706–716.
- Theuerkauf, J., W. Jędrzejewski, K. Schmidt, H. Okarma, I. Ruczyński, S. Śnieżko, and R. Gula. 2003b. Daily patterns and duration of wolf activity in the Białowieza Primeval Forest, Poland. *Journal of Mammalogy* 84:243–253.
- Theuerkauf, J., S. Rouys, and W. Jędrzejewski. 2003c. Selection of den, rendezvous, and resting sites by wolves in the Białowieza Forest, Poland. *Canadian Journal of Zoology* 81:163–167.
- Trouwborst, A. 2015. Global large carnivore conservation and international law. *Biodiversity and Conservation* 24:1567–1588.
- Underwood, R. 1982. Vigilance behaviour in grazing African antelopes. *Behaviour* 79:81–107.
- Valeix, A. M., a J. Loveridge, Z. Davidson, F. Murindagomo, D. W. Macdonald, S. Ecology, N. Jan, S. Chamaill, U. De Lyon, and B. G. Mendel. 2009a. Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* 90:23–30.
- Valeix, M., H. Fritz, A. J. Loveridge, Z. Davidson, J. E. Hunt, F. Murindagomo, and D. W. Macdonald. 2009b. Does the risk of encountering lions influence African herbivore behaviour at waterholes? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1483–1494.
- Vandenberghe, C., F. Freléchoux, and A. Buttler. 2008. The influence of competition from herbaceous vegetation and shade on simulated browsing tolerance of coniferous and deciduous saplings. *Oikos* 117:415–423.
- Vandenberghe, C., C. Smit, M. Pohl, A. Buttler, and F. Freléchoux. 2009. Does the strength of facilitation by nurse shrubs depend on grazing resistance of tree saplings? *Basic and Applied Ecology* 10:427–436.
- Verdolin, J. L. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:457–464.
- Vucetich, J. A., D. W. Smith, and D. R. Stahler. 2005. Influence of harvest, climate and wolf predation on Yellowstone elk, 1961–2004. *Oikos* 111:259–270.

- Wagner, C., M. Holzapfel, G. Kluth, I. Reinhardt, and H. Ansorge. 2012. Wolf (*Canis lupus*) feeding habits during the first eight years of its occurrence in Germany. *Mammalian Biology* 77:196–203.
- Walker, L. E., J. M. Marzluff, M. C. Metz, A. J. Wirsing, L. M. Moskal, D. R. Stahler, and D. W. Smith. 2018. Population responses of common ravens to reintroduced gray wolves. *Ecology and Evolution* 8:11158–11168.
- Wallach, A. D., A. H. Dekker, M. Lurgi, J. M. Montoya, D. A. Fordham, and E. G. Ritchie. 2017. Trophic cascades in 3D: network analysis reveals how apex predators structure ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution* 8:135–142.
- Wang, Y., M. L. Allen, and C. C. Wilmers. 2015. Mesopredator spatial and temporal responses to large predators and human development in the Santa Cruz Mountains of California. *Biological Conservation* 190:23–33.
- Werner, E. E., and S. D. Peacor. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84:1083–1100.
- White, C. A., and M. C. Feller. 2001. Predation risk and elk-aspen foraging patterns. Editors: W. D. Shepperd, D. Binkley, D. L. Bartos, T. J. Stohlgren, L. G. Es skew. Sustaining aspen in western landscapes: symposium proceedings June 13-15, 2000, Grand Junction, CO. Proceedings RMRS-P-18. USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station:61–80.
- White, C. A., C. E. Olmsted, and C. E. Kay. 1998. Aspen, elk, and fire in the Rocky Mountain national parks of North America. *Wildlife Society Bulletin* 26:449–462.
- White, P. J., K. M. Proffitt, and T. O. Lemke. 2012. Changes in elk distribution and group sizes after wolf restoration. *The American Midland Naturalist* 167:174–187.
- Wichers, J. 2018. Ecology of fear: The impact of wolves and humans on mesopredator behaviour. MSc-thesis. University of Groningen
- Wikenros, C., D. P. J. Kuijper, R. Behnke, and K. Schmidt. 2015. Behavioural responses of ungulates to indirect cues of an ambush predator. *Behaviour* 152:1019–1040.
- Wilson, E. E., and E. M. Wolkovich. 2011. Scavenging: How carnivores and carrion structure communities. *Trends in Ecology and Evolution* 26:129–135.
- Winnie, J. A. 2012. Predation risk, elk, and aspen: tests of a behaviorally mediated trophic cascade in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Ecology* 93:2600–2614.
- Winnie, J. A. 2014. Predation risk, elk and aspen: reply. *Ecology* 95:2671–2674.
- Winnie, J., and S. Creel. 2007. Sex-specific behavioural responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. *Animal Behaviour* 73:215–225.
- Winnie, J., and S. Creel. 2017. The many effects of carnivores on their prey and their implications for trophic cascades, and ecosystem structure and function. *Food Webs* 12:88–94.
- Worm, B. 2015. A most unusual (super)predator. *Science* 349:784–785.
- Yamamoto, S. I. 1992. The gap theory in forest dynamics. *Botanical Magazine-Tokyo* 105:375–383.
- Zötzel, M., R. Lienert, T. Clutton-Brock, E. Millesi, and M. B. Manser. 2013. The effects of recruitment to direct predator cues on predator responses in meerkats. *Behavioral Ecology* 24:198–204.
- Zub, K., J. Theuerkauf, W. Jędrzejewski, B. Jędrzejewska, K. Schmidt, and R. Kowalczyk. 2003. Wolf pack territory marking in the Białowieża Primeval Forest (Poland). *Behaviour* 140:635–648.



*Na zijn klaroenstoot
hamert de zwarte specht zwaar
en sneller dan Thor.*

Addenda

List of co-authors

List of co-authors

Jildou Schotanus¹

Dries P.J. Kuijper²

Christian Smit¹

Marcin Churski²

Jakub W. Bubnicki²

Karol Zub²

Paulina Szafrńska²

¹ Conservation Ecology Group, Groningen Institute for Evolutionary Life Sciences (GELIFES), University of Groningen, Nijenborgh 7, 9747 AG Groningen, The Netherlands

² Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Stoczek 1, 17-230 Białowieża, Poland

A photograph of a forest during autumn. The trees are covered in a thick layer of bright green moss, particularly on the trunk of a large tree in the foreground. The leaves are mostly yellow and orange, indicating the season. The background shows a dense forest of similar trees.

*Hoe stuurt predatie
de boomherbivoren
in Landscape of Fear?
Onderzoek is wetenschap,
liefhebben is genieten.
Landscape of Love.*

Addenda

Nederlandse samenvatting

WOLVEN, DOOD HOUT EN BOSVERJONGING

Op mijn tientallen tochten door het bos van Białowieża, Polen, was ik altijd op mijn hoede. Want 'het kon elk moment gebeuren'. Met deze woorden geef ik aan dat elke tocht een prettige spanning oproept. Alert speurde ik bosranden af, zocht naar pootafdrukken, graafsporen en poep en tuurde naar verdachte schimmen op de weiden en tussen de bomen. Ik zag vaak bizons, soms een eland, veel edelherten en reeën, boommarters, vossen en ... tweemaal een wolf. Ik heb veel vaker wolven waargenomen in de vorm van de hierboven genoemde sporen; en heel mooi op mijn vele filmpjes gemaakt door de wildcamera's.

Ook voor edelherten en reeën kan 'het elk moment gebeuren'. Dan doel ik op een confrontatie met de wolf. De consequenties zijn groot wanneer zij naderende wolven over het hoofd zien. Daarom moeten ze constant inschatten hoeveel risico ze lopen en daar hun alertheid op aanpassen. De wolf met zijn invloed op het gedrag van edelhert en ree speelt dan ook een sleutelrol in mijn onderzoek naar de invloed van roofdieren (predatoren) op het eetgedrag van de grote planteneters (herbivoren) en als gevolg daarvan op de bosontwikkeling.

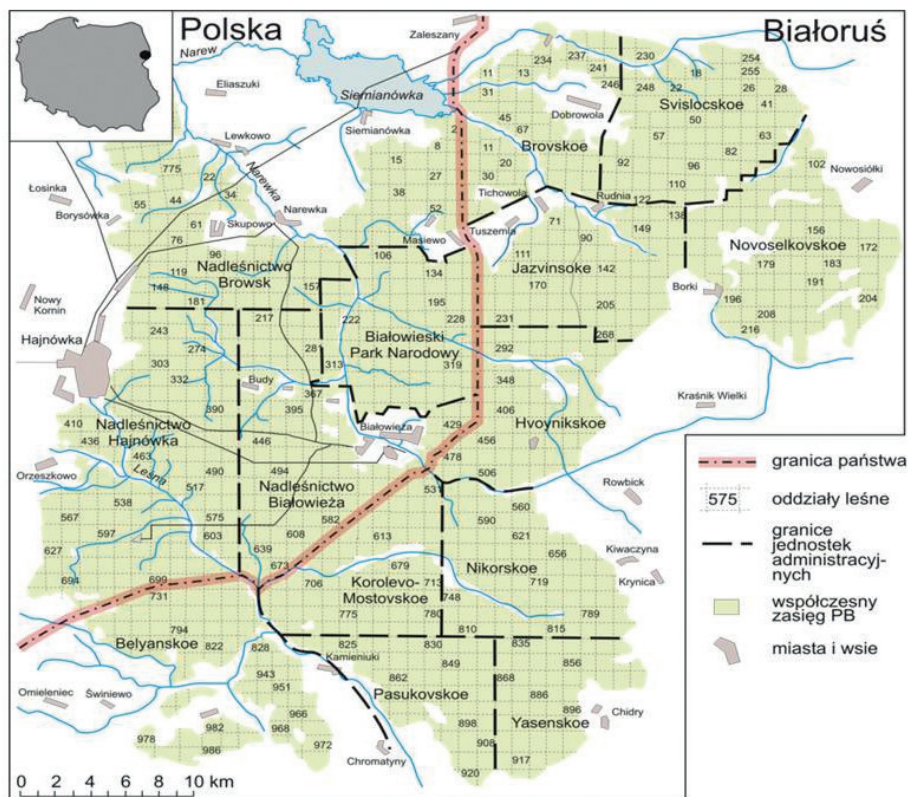
INLEIDING

Grote carnivoren (vleeseters), zoals de wolf, hebben een belangrijke regulerende functie in de natuur. Ze staan bovenaan in het voedselweb. Carnivoren hebben direct effect op hun prooidieren en daarmee indirect op de ontwikkeling van het voedsel dat de prooidieren eten, als bijvoorbeeld de twijgen van jonge boompjes. Dat het effect van een carnivoor trapsgewijs zorgt voor veranderingen in andere niveaus in het voedselweb is een voorbeeld van een trofische cascade. Toegepast op mijn onderzoek wil dat zeggen dat de aanwezigheid van de wolf invloed heeft op de edelherten en daardoor (mede) de verjonging van het bos bepaalt. De wolf voedt zich hoofdzakelijk met grote herbivoren als edelhert, ree en wild zwijn.

De carnivoren sturen het gedrag van de herbivoren en hebben zo invloed op de keuze van plekken waar de herbivoren zich bij voorkeur ophouden. Om predatie te voorkomen, zullen de herbivoren gebieden met hoge wolvenactiviteit mijden. Als ze die gevaarlijke plekken toch bezoeken besteden ze meer tijd aan waakzaam zijn, waardoor ze minder foerageren. Vooral dit indirecte effect kan de vraatpatronen beïnvloeden en daarmee ook de ontwikkeling van nieuwe boompjes. Kortom het patroon in de verjonging van een bos met edelherten, hangt samen met het gebiedsgebruik van wolven.

Waarom onderzoek in het oerbos van Białowieża?

Het oerbos van Białowieża in Polen (zie Box A) vormt een goed studiegebied om de invloed van wolven op bosverjonging te onderzoeken. De wolf is de belangrijkste predator en eet hier voornamelijk edelhert, de belangrijkste herbivoor. Wolven mijden de huizen en dorpen en zijn vooral nachtactief. De edelherten zijn dan ook minder waakzaam dichtbij het dorp Białowieża (of de



Box A. Beschrijving van het bos van Białowieża

Het bos van Białowieża (1400 km²) ligt op de grens van Polen en Wit-Rusland (zie kaart). Mijn onderzoek is uitgevoerd in het Poolse deel (580 km²), dat bestaat uit het Białowieża Nationaal Park (100 km²) en een actief beheerd deel (480 km²). Sinds 1921 wordt er niet gejaagd of gekapt in het Białowieża Nationaal Park. Daarnaast mag je maar een klein deel van het nationaal park samen met een gids te voet bezoeken. Het beheerde deel is vrij toegankelijk en heeft actieve bosbouw. Naast het actieve management zijn er ook natuurreservaten, met weinig menselijke invloed in het beheerde deel. Het bos wordt omringd door landbouw en de dorpen.

De meest voorkomende boomsoorten zijn eik (*Quercus robur*), esdoorn (*Acer platanoides*), linde (*Tilia cordata*), haagbeuk (*Carpinus betulus*), den (*Pinus sylvestris*) en spar (*Pinus sylvestris*). Deze komen in verschillende samenstellingen voor, waardoor het bos soms gedomineerd wordt door naaldbomen en even verderop door loofbomen. Langs de rivieren domineren zwarte els (*Alnus glutinosa*), es (*Fraxinus excelsior*) en iep (*Ulmus glabra*). Daarnaast komen er vijf verschillende hoefdieren, en twee grote carnivoren voor in het bos. Edelhert (*Cervus elaphus*), wild zwijn (*Sus scrofa*), ree (*Capreolus capreolus*), Europese bison (*Bison bonasus*) en eland (*Alces alces*) leven samen met wolf (*Canis lupus*) en lynx (*Lynx lynx*).

andere dorpjes in het bos). Hun waakzaamheid neemt toe naarmate zij zich op grotere de afstand van het dorp bevinden. De afstand tot het dorp Białowieża is dan ook een goede voorspeller voor het risico dat edelherten ervaren.

In het bos van Białowieża wordt de verjonging van veel boomsoorten onderdrukt door de hoge vraatdruk van het edelhert. Maar waar de wolf vaker aanwezig is, lijken de jonge boompjes (vanaf nu zaailingen genoemd) minder vraatschade te hebben. De kern van een wolventerritorium bevindt zich, gelet op het mensen-mijdend gedrag van de wolf, op grote afstand van de dorpen. Maar op kleinere schaal beïnvloeden plaatselijke omstandigheden het potentiële risico op predatie. Omgevallen bomen vergroten het risico omdat zij het zicht op de directe omgeving en de ontsnappingsmogelijkheden belemmeren. Edelherten zijn in de buurt van dit soort obstakels dan ook waakzamer waardoor ze minder foerageren. Doordat grote delen van het bos van Białowieża niet actief beheerd worden, bedekken veel omgevallen bomen de bosbodem. Behalve dat omgevallen bomen een risicovolle plek vormen voor edelherten, kunnen ze ook een fysiek obstakel zijn waardoor de toegang van de grote herbivoren tot de zaailingen wordt geblokkeerd. Het bos kent een hoge diversiteit aan boomsoorten. Sommige soorten worden vaker gegeten door de herbivoren dan andere. Het is daarom aannemelijk dat er per boomsoort verschillen zijn in het samenspel van vraat en predatierisico op de ontwikkeling van hun zaailingen.

Onderzoek en experimenten met hun resultaten

Met behulp van experimenten en beschrijvende studies heb ik in het bos van Białowieża onderzoek gedaan naar risicofactoren die herbivoren ervaren op landschappelijke schaal: het gebiedsgebruik door wolven. Ook heb ik gekeken naar de risicofactoren op een kleine schaal, in de vorm van omgevallen bomen. Hoe beïnvloeden beide factoren het gedrag van de herbivoren en daarmee het effect op de groei van jonge bomen? Hoe wordt dit samenspel beïnvloed door de beschikbaarheid van water en voedingsstoffen (abiotische omstandigheden) die ook in belangrijke mate de groei van zaailingen beïnvloeden? Hoe verschilt dit tussen de verschillende boomsoorten?

Onderzoek naar het belang van dood hout voor bosontwikkeling

Ik begon mijn onderzoek naar de 'predatie' van eikels door wild zwijn en muis in relatie tot de aan- en afwezigheid van dood hout op de bosbodem in zowel naaldbos als loofbos (zie Hoofdstuk 5). Voor dit experiment heb ik eikels begraven op een manier zoals muizen eikels verstoppen als wintervoorraad. Daarna hebben ik gekeken hoeveel van deze begraven eikels werden opgegeten. Bij dood hout blijken muizen de voornaamste eikelpredatoren zijn. Het hout biedt dekking aan de muizen en fysieke bescherming tegen predatie door wilde zwijnen. De eikels hebben de grootste kans om niet opgegeten te worden op plaatsen waar geen dood hout ligt én naaldbomen overheersen. In het naaldbos zijn minder wilde zwijnen, en in de afwezigheid van hout ook minder muizen. Deze uitkomsten komen overeen met onze beschrijvende studie, waarin we geïnventariseerd hebben op wat voor plekken kiemlingen van eiken groeien. We vonden alleen eikenkiemlingen op plekken

zonder dood hout in door naaldbomen gedomineerd bos. Maar verrassend genoeg werden de eiken zaailingen vooral gevonden op plekken met dood hout. De beste plek voor overleving en kieming van de eikels verschilt opvallend genoeg van de beste plek voor verdere ontwikkeling tot jonge boom. Daardoor is de kans op de ontwikkeling van eikel tot woudreus over het geheel genomen klein in dit bos.

Als vervolg heb ik met een beschrijvende studie en met een experiment nader onderzocht of en hoe omgevallen bomen in samenspel met wolven de ontwikkeling van zaailingen bevorderen. Onderzoek uitgevoerd door collega's in het bos van Białowieża laat zien dat edelherten waakzamer zijn bij dikke omgevallen bomen en deze mijden; en dan vooral op plekken die wolven vaak bezoeken. Door de hogere waakzaamheid besteden edelherten minder tijd aan eten op deze risicovolle plekken. Deze gedragsverandering (meer waakzaam, minder eten) suggereert dat de vraatpatronen aan zaailingen beïnvloed worden door de aanwezigheid van omgevallen bomen. De plaats waar deze boomstammen liggen in relatie tot het terreingebruik door de wolven lijkt van belang te zijn. In het Białowieża National Park heb ik samen met de studenten Jildou Schotanus en Ryan Leroux gezocht naar dikke omgevallen bomen (boomstamlengte van minimaal 12 meter en stamdikte van ongeveer 1 meter) op verschillende afstanden van het dorp Białowieża (zie Hoofdstuk 2). Van de zaailingen die in de nabije omgeving stonden hebben we de vraatintensiteit bepaald en de afstand tot de boomstam. De uitkomsten laten zien dat zaailingen dichtbij de boomstam minder vraatschade hadden dan zaailingen die 50 meter bij de boomstam vandaan staan. Bovendien hadden de zaailingen nog minder vraatschade naarmate de boomstam in delen van het bos lag waar vaak wolven aanwezig zijn. De kans voor zaailingen om met hun topscheut aan vraat door edelherten te ontsnappen (die kunnen tot circa 200 cm hoogte bij de scheuten) is dus het grootst als er vaak wolven zijn en veel boomstammen liggen, wat betekent dat meer zaailingen zullen door groeien tot in de omringende kroonlaag.

Boomsort-specifieke effecten van obstakels en wolf?

Het aantal zaailingen gemeten in bovenstaande studie werd zeer sterk gedomineerd door haagbeuk. Door deze eenzijdigheid konden we niet onderzoeken of het samenspel tussen verjonging van het bos, omgevallen bomen en wolven per boomsoort verschilt. Als experiment hebben we daarom zelf zaailingen van acht verschillende boomsoorten geplant in afwezigheid van een obstakel, op 50 cm afstand van een obstakel en geheel omsloten door een obstakel. De kunstmatige obstakels bestonden uit een 1 meter hoog vierkant hekwerk (van 5 m bij 5 m) dat aan de zijkanten was afgeschermd met zwart aardappeldoek. Op deze manier bootsten we het belemmeren van zicht en ontsnappingsmogelijkheden van omgevallen bomen na. De proefopstelling werd opgezet op 14 plekken verspreid over het beheerde deel van het bos. De vraatintensiteit en toename in hoogte van deze zaailingen hebben we vervolgens in vier opeenvolgende jaren gevolgd (zie Hoofdstuk 3). Daarnaast was dit experiment zo opgezet dat een aantal plekken dichtbij het dorp Białowieża (met minder vaak wolven) lag en andere verder weg (vaker wolven aanwezig, zie Hoofdstuk 4). Dus de

verwachting was dat herten de plekken ver weg van het dorp als meer risicovol zouden ervaren.

De resultaten laten zien dat de zaailingen dichtbij een obstakel minder vraatschade hadden. Op grond van de videofilmpjes, gemaakt door de door ons geplaatste cameravallen, konden we concluderen dat edelherten onze obstakels mijden, maar niet waakzamer worden bij de obstakels. Edelherten bezochten de geplante zaailingen zonder obstakels namelijk 2 keer zo vaak dan de zaailingen geplant bij obstakels. Ook bleek dat de plekken die vaker door wolven bezocht werden door edelherten minder frequent werden benut. Het experiment toont aan dat de zaailingen het beste overleven en het meest toenemen in hoogte wanneer ze omgeven zijn door obstakels. Op onze cameravallen hebben we geen edelherten of reeën over de obstakels heen zien springen, al zouden ze dat gemakkelijk hebben gekund.

Vooral esdoorn profiteerde van de aanwezigheid van onze obstakels. De zaailingen van deze soort werden tot acht maal zo hoog wanneer zij waren omgeven door obstakels. Zonder obstakels hadden de esdoortjes de hoogste vraatintensiteit en overleefden er minder. Ook linde (6.4x zo hoog wanneer omgeven door obstakels en 4.7x zo hoog dichtbij obstakels) en wilde peer (4.5x zo hoog dichtbij obstakels) profiteerden van de aanwezigheid van obstakels. Linde en peer zijn meer vraat-tolerant, d.w.z. zij hebben minder last van vraatschade. De soorten zwarte els, fijnspar en grove den zijn minder aantrekkelijk voor herbivoren. Zij profiteerden dan ook het minst, en doen het ook relatief goed in afwezigheid van obstakels.

Obstakels vergrootten aantoonbaar de kans voor aantrekkelijke boomsoorten om volwassen te worden, resulterend in een soortenrijker bos. Om als obstakel te fungeren moet het wel aan bepaalde criteria voldoen. Als eerste: de omgevallen bomen moeten dik en lang genoeg zijn. Onze experimentele opzet laat zien dat obstakels van 5 m lang en 1 m hoog beschermende effecten hebben op nabije zaailingen. Ten tweede: het hout moet langzaam vergaan om lang genoeg de beschermende functie te hebben zodat de zaailing kan doorgroeien tot boven de 2 meter. In het Białowieża National Park vormen vooral eiken, en sparren die dood zijn gegaan door de letterzetter (bastkever), natuurlijke obstakels met de vereiste afmetingen. Echter, in het door de mens beheerde deel van het bos worden omgevallen bomen verwijderd en voorkomt de houtkap dat oude bomen op een natuurlijke manier dood gaan. Als gevolg hiervan zijn er veel minder obstakels aanwezig in het beheerde bos waardoor er minder zaailingen uitgroeien tot in de kroonlaag.

Ook de aanwezigheid van wolven vermindert de vraatintensiteit van edelherten. Wolven zullen dan ook vooral een positief effect hebben op de geprefereerde boomsoorten zoals esdoorn. Over het algemeen vonden we dat de aanwezigheid van wolven juist in combinatie met boomstammen een positief effect heeft op de ontwikkeling van zaailingen. Maar dit effect verschilt tussen de boomsoorten. Onze resultaten laten zien dat het terreingebruik van wolven het gedrag van edelherten beïnvloedt en indirect ook de regeneratie van bomen, maar hoe precies is afhankelijk van de plaatselijke abiotische omstandigheden en boomsoort. Zonder obstakels wordt de overleving van esdoorn voornamelijk bepaald door de vraatdruk. Dat terwijl voor zowel linde, peer als eik de toename in hoogte vooral bepaald wordt door abiotische factoren. Ik wil dan ook benadrukken dat

het laten liggen van omgevallen bomen, de aanwezigheid van verschillende soorten herbivoren en carnivoren én de abiotische factoren belangrijk zijn voor de natuurlijke dynamiek en dus voor een bos met een hoge diversiteit in leeftijd en samenstelling van de boomlaag.

Reactie van edelherten op wolvenurine

Met het oog op de komst van de wolf naar Nederland heb ik in 2015 getest hoe de edelherten in Nationaal Park Veluwezoom, Nederland, reageerden op de aanwezigheid van wolvenurine (zie Hoofdstuk 6). Dit onderzoek vond dus plaats voor dat de wolf zich vestigde op de Veluwe in 2018. Op de Veluwezoom heb ik buisjes met wolvenurine opgehangen en het gedrag van passerende edelherten vastgelegd met een cameraval. Daarnaast hebben we op dezelfde manier ter controle water (geen geur) en allesreiniger (sterke onbekende geur) opgehangen. We hebben allesreiniger gebruikt als een extra controle als een onbekende vreemde geur. Nederlandse herten zouden namelijk op wolvenurine kunnen reageren simpelweg omdat ze de geur niet kennen. In dat geval zou de reactie op allesreiniger niet anders moeten zijn dan op wolvenurine. Om te zien of de edelherten in Nederland (geen wolven aanwezig) op een vergelijkbare manier op de geuren zouden reageren als edelherten die ervaring met de wolf hebben, heb ik hetzelfde experiment uitgevoerd in het bos van Białowieża, Polen. De resultaten waren verrassend aangezien zowel in Nederland als Polen de edelherten niet waakzamer werden op de plekken met wolvenurine. Waarschijnlijk zijn er sterkere of een combinatie van signalen nodig voordat de edelherten hun gedrag aanpassen. Onverwacht bleek ook dat de edelherten in Białowieża minder foerageerden bij de allesreiniger, terwijl de edelherten op de Veluwezoom niet op die geur reageerden. Vermoedelijk associëren de Veluwse edelherten de geur van allesreiniger met menselijke aanwezigheid en zijn ze daar door de hoge bezoekersaantallen aan gewend. In het minder druk door mensen bezochte bos van Białowieża is de allesreinigergeur waarschijnlijk onbekender, wat het verschil in reactie van de edelherten verklaart.

CONCLUSIES

Het directe effect van wolven op hertengedrag was in mijn onderzoek niet eenduidig: geen effecten van wolvenurine en geen grotere waakzaamheid nabij onze kunstmatige obstakels, maar deze obstakels werden wel vermeden. Onze dubbelzinnige resultaten over de door wolven bepaalde gedragseffecten komt waarschijnlijk omdat andere factoren als abiotisch omstandigheden en menselijke verstoring veel belangrijker zijn in de beheerde delen van het bos waar deze studies plaatsvonden. In het Białowieża Nationaal Park zagen collega's dat de edelherten waakzamer werden dichtbij omgevallen bomen, al helemaal als deze in delen van het bos lagen waar vaak wolven aanwezig zijn. Vervolgens heb ik gevonden dat de zaailingen op deze plekken daardoor minder vraatschade hebben. Echter, deze effecten heb ik minder duidelijk (edelherten niet waakzamer bij obstakels, maar obstakels wel gemeden) gevonden met het zaailing experiment uitgevoerd in het beheerde deel van het bos. In het beheerde bos lijken de abiotische omstandigheden en de

mate van menselijke verstoring veel bepalender dan effecten van wolven. Een recente studie laat zien dat in het gehele bos van Białowieża de wolvenactiviteit wordt bepaald door de afstand tot menselijke bebouwing gecombineerd met de afstand tot kleine natuureservaten (die ook in het beheerde deel voorkomen). De wolven benutten ook deze kleinere natuureservaten meer dan het omliggende beheerde bos. Daarnaast hebben in het beheerde deel houtkap en seizoensjacht tijdelijke effecten op de verspreiding van de herbivoren. Bovendien wordt het beheerde deel elke kilometer doorkruist door een bosweg, welke we, net als toeristische paden en jachthutten, niet konden mijden bij het opzetten van ons experiment. Zulke versturende factoren beïnvloeden niet alleen het gedrag en de verspreiding van de wolven, maar ook direct het gedrag en de verspreiding van de herbivoren. Daarnaast moeten de abiotische omstandigheden voor de ontwikkeling van zaailingen ook in orde zijn voordat wolven aantoonbaar indirect positief effect kunnen hebben op de regeneratie van het bos. De grote variatie in abiotische omstandigheden op de plekken van het experiment in het beheerde deel was waarschijnlijk in hoge mate bepalend voor de meetresultaten en de interpretatie. Hierdoor lijkt het erop dat het eenvoudiger is om effecten van wolven op lagere trofische niveaus te meten in het Białowieża Nationaal Park dan in het beheerde deel. In door de mens beïnvloede landschappen zijn de effecten van wolven op lagere trofische niveaus daardoor moeilijker meetbaar en minder duidelijk.

De komst van de wolf naar Nederland

In 2000 werd het eerste wolvenpaar met jongen waargenomen in het noordoosten van Saksen, Duitsland. De populatie heeft zich sindsdien westwaarts uitgebreid en groeide uit tot een omvang van 73 roedels in 2018. De eerste (officieel bevestigde) wolf stak in 2015 de Duits-Nederlandse grens over en liep een paar dagen door Drenthe en Groningen. Daarna keerde het jonge dier naar Duitsland terug en werd kort nadien overreden. Het jaar daarop kregen we opnieuw bezoek van een wolf, in de jaren daarna namen de aantallen toe. Vijf wolven gingen in 2017 op ontdekkingsstocht door Nederland en in 2018 telden we er acht. In het voorjaar van 2019 zijn voor het eerst sinds meer dan 150 jaar wolvenpups in Nederland geboren. Momenteel zijn er zes wolven op de Veluwe: een roedel bestaande uit 5 dieren en 1 solitair vrouwtje. Dit korte overzicht laat zien hoe snel kolonisatie van nieuwe gebieden kan gaan. De grote vraag is wat voor effecten de wolven zullen hebben op de Nederlandse landschappen.

De rol van de wolf in Nederland

Het meeste onderzoek naar de effecten van wolven op hun prooidieren en hoe die doorwerken in de vegetatie is gedaan in relatief rustige en natuurlijke gebieden. Dat betekent vooral zonder al te veel menselijke invloed. Het Nederlandse landschap is echter zeer sterk veranderd door de mens; er is vrijwel overal een hoge verstoringdruk door allerlei activiteiten. De resultaten van het onderzoek in gebieden met min of meer natuurlijke systemen en een geringe bevolkingsdichtheid zijn dan ook niet één op één toepasbaar op de Nederlandse (natuur)gebieden. De functie van wolven in

door de mens gedomineerde gebieden is lastig te voorspellen door de directe en indirecte effecten van de mens op het gedrag en de verspreiding van zowel de wolven als de (grote) herbivoren. Door de verschillende beheerregimes, geven de studies in het bos van Białowieża veel inzicht over hoe menselijke invloeden doorwerken in het voedselweb. Daarom denk ik dat de resultaten van dit proefschrift kunnen helpen bij het ontwikkelen van de verwachtingen over de invloed van de wolf op de samenstelling en verjonging van bos in Nederland.

Op basis van mijn onderzoeksresultaten en de bestudeerde wetenschappelijke literatuur durf ik te stellen dat de wolf in het algemeen een waardevolle aanwinst is voor het Nederlandse landschap, maar vooral voor de ontwikkeling van een natuurlijker bossysteem. Bij deze stelling houd ik rekening met mijn bevindingen over de invloed van lokale omstandigheden als obstakels en abiotische factoren. In het beheerde deel van Białowieża heb ik geconstateerd dat het effect van de wolf op lagere trofische niveaus moeilijker meetbaar is door onder andere menselijke verstoring. In vergelijking met Polen is in Nederland de bevolkingsdichtheid vier keer zo groot. Daarnaast is hier het wegennetwerk vele malen dichter wat tevens leidt tot een grotere verstoring van zowel wolven als van hun prooidieren. Het Nederlandse landschap is nagenoeg volledig ingericht voor intensief gebruik door mensen. Ik verwacht dan ook dat de mens op verschillende manieren de effecten van wolven op lagere trofische niveaus zal beïnvloeden. Daardoor zullen de effecten van de wolf op lagere trofische niveaus marginaal zijn. Dit betekent echter niet dat de wolf in het geheel geen effect zal hebben. Ik geef hiervoor de volgende redenen.

Ten eerste, met de terugkeer van de wolf hebben we weer een natuurlijke predator voor ree, edelhert en wild zwijn. Of wolven daadwerkelijk de populaties van deze prooidieren zullen reguleren, of dat de regulatie vooral door andere doodsoorzaken plaatsvindt (ziektes, voedselgebrek) staat al decennia lang ter discussie. We weten van studies in het bos van Białowieża dat wolven jaarlijks 9-13% van de zomeraantallen edelhert en 4-8% van de wilde zwijnen doden. De populaties worden daarnaast gereguleerd door predatie door de lynx en door de jacht. Daarom verwacht ik dat ook in Nederland de wolven de populaties van edelhert, ree en wild zwijn niet zullen reguleren.

Ten tweede, de karkassen van gedode dieren zijn belangrijke voedselbronnen voor aaseters (bijvoorbeeld raaf, buizerd, vos, marterachtigen), en aas-afhankelijke insecten. Ook vormen de karkassen een belangrijke voedselbron voor bodembacteriën en schimmels. Door de lokale toename van voedingsstoffen veranderen plantengemeenschappen.

Ten derde, wolven zullen naar alle waarschijnlijkheid het gedrag en terreingebruik van meso-carnivoren waaronder de vos en marters beïnvloeden. In Białowieża hebben we gezien dat wanneer een wolf een bepaalde plek bezocht heeft het langer duurt voordat een vos op dezelfde plek wordt gezien. Anderzijds: zie het effect op aaseters.

Ten vierde, edelherten, reeën en wilde zwijnen leren door ervaring en signalen (geur, krabsporen, wolvengehuil) het predatierisico op een plek in te schatten en passen daarop hun gedrag aan. Om de kans op predatie te verminderen foerageren ze vaker in grotere groepen. Daarnaast zullen edelherten en reeën risicovolle plekken mijden en ze zullen waakzamer worden op risicovolle

plekken. Deze gedragsverandering en of aanpassing in de ruimtelijke verspreiding zal waarschijnlijk leiden tot minder vraat in de gebieden die frequent gebruikt worden door wolven en misschien wel tot meer vraat buiten een wolventerritorium. Door deze variatie in vraat zal het bos er op de lange termijn gevarieerder uit gaan zien.

CONCLUSIE

Ik verwacht dat in reactie op de wolven de herbivoren en de meso-carnivoren hun gedrag zullen aanpassen met gevolgen voor lagere trofische niveaus. Toch zal de mate waarin dat gebeurt relatief klein zijn en moeilijk te meten door de grotere invloed van plaatselijke abiotische omstandigheden, maar vooral door de menselijke verstoring. Vanwege deze factoren moeten we mijn inziens de potentiële effecten van de terugkeer van de wolf op het Nederlandse landschap niet overschatten.

*Spelen is leren
tot het onverwachts ontaardt
in vossenheksenjacht.*



Addenda

Dankwoord

DANKWOORD

Een jaar geleden stond ik op het punt de handdoek in de ring te gooien. Waar ik er de eerste jaren van de PhD moeiteloos doorheen leek te wandelen, ging het in juni 2018 goed mis. Tijdens een vroege-ochtendfietstocht in Białowieża (wel een otter gezien...), liep ik een fikse hersenschudding op. Het herstel verliep trager dan mij lief was, en ik herkende mezelf niet meer. Daar kwamen de diagnoses van prostaatkanker en later darmkanker bij mijn vader nog bovenop. Deze samenloop van omstandigheden maakte de tweede helft van 2018 en het jaar 2019 mentaal zwaar. Maar door alle hulp en steun van mijn familie, mijn vrienden en collega's heb ik doorgezet, met dit proefschrift als eindresultaat. Ik wil dan ook graag iedereen bedanken met de volgende woorden.

Papsdo en mamsie, jullie hebben mij de passie voor natuur met de paplepel ingegoten. Met de bergschoenen aan, opschrijfboekje mee en loepje in de hand op zoek naar vogels, zoogdieren, bloemetjes, vlinders en paddenstoelen. Jullie hebben mij van jongs af aan geïnspireerd en de lust naar avontuur meegegeven. Dan is het extra leuk dat ik jullie gids kon zijn tijdens de jaarlijkse bezoeken aan Białowieża. En wat hebben we mooie dingen gezien en beleefd! Mijn favoriete plekjes – de haasbrug en Kosy Most – werden al snel ook jullie favoriete plekjes. We hebben samen ook veel plezier gehad. Hierdoor had ik zelfs mijn eerste wolf bijna gemist; ik dacht namelijk dat papa mij voor de gek hield toen hij zei dat er een wolf aan de bosrand stond. Ook hebben jullie actief meegeholpen met het veldwerk. Mama, je was een erg fijne veldassistent bij het plaatsen van wolvenurine en het ophangen van de cameravallen. Papa, jij zal nooit meer vergeten dat ik jou vroeg de vijf meest dominante plantensoorten te noteren, terwijl er vaak meer dan 25 aanwezig waren. En het spijt me, maar deze data zijn niet in het proefschrift terecht gekomen...

Papa, jij hebt de schoonheid van het bos met zijn inwoners op een beeldende, creatieve manier vastgelegd in haiku's (korte niet-rijmende gedichtjes). Ook de kern van mijn onderzoek heb je pakkend weten te verwoorden. Heel erg bedankt dat ik een aantal van deze haiku's heb mogen gebruiken in dit proefschrift!

Janneke, Marieke en Bart ook jullie wil ik bedanken. Het kleine zusje ging op avontuur, dat was wel even wennen voor iedereen. In Białowieża heb ik naast alle avonturen ook moeilijke momenten gekend. Gelukkig kon ik altijd even met jullie bellen. Nog fijner vond ik het dat jullie bij mij langs zijn geweest. Ook jullie hebben mee geholpen met het veldwerk. Janneke, als "veldslaaf" heb jij alle 1792 geplante zaailingen helpen meten. Maar zodra het werk gedaan was gingen we op zoek naar Bobr en Zubr (Pools voor bever en bizon). Op die manier kon ik jullie kennis laten maken met mijn 'Poolse thuis'. Want thuis voel ik mij in de rust en ruimte van de Poolse bossen. Na jullie bezoek konden jullie dat nog meer begrijpen.

Als gezin hebben we veel moois beleefd, maar ook een zeer zware periode achter de rug. Ook al gaat het met iedereen stukken beter, voorbij is het niet. Ik ben ontzettend blij met en trots op jullie. Ik hoop dat we samen nog veel avonturen beleven!

Chris en Dries: jullie heb ik leren kennen tijdens mijn eerste masterproject. Toen had ik niet kunnen denken dat dit het begin zou zijn van een mooie periode van nauwe samenwerking. Na het afronden van mijn master hebben we gedrieën een Sandwichbeurs aangevraagd en gekregen. De samenwerking met jullie heb ik als zeer prettig ervaren. Gedegen, met opbouwend commentaar, maar ook met veel waardering en complimenten. En we konden samen veel lachen. Door deze omgang met elkaar hebben we een echte vertrouwensband opgebouwd. Daardoor voelde ik mij veilig om grapjes te maken, maar ook om in tranen uit te barsten. De fijne werksfeer die jullie beiden wisten te creëren, zorgde ervoor dat ik gemotiveerd en met lol aan mijn proefschrift gewerkt heb.

Dries, bedankt voor al je hulp en begeleiding in Białowieża. Bedankt voor de fijne discussies over wetenschap, Polen en Nederland. We hielden die in het kantoor of 's avonds bij een vuurtje met een biertje in mijn hand. Mede door jou is Białowieża als een tweede thuis gaan voelen.

Chris, bedankt voor je begeleiding en goede gesprekken in Groningen. Bedankt voor de gezellige sfeer en je tomeloze enthousiasme. Op momenten dat ik door de bomen het bos niet meer zag, zorgde jij ervoor dat ik het overzicht weer terug kreeg. Ook nog bedankt voor de sneeuwbal in mijn gezicht. Je krijgt hem beslist een keertje terug.

Ik wil ook graag mijn collega's van de RUG bedanken. Ingeborg en Joyce, bedankt voor jullie ondersteunende rol bij het bestellen van materialen, het administratief geregeld, jullie gezelligheid en luisterend oor. Corine, achter de schermen heb je veel voor mij gedaan. Heel erg bedankt voor je steun de afgelopen tijd, het meedenken en het regelen van mijn verlenging. Jacob, door je Poolse ervaringen hebben we veel interessante gesprekken gehad over het Polen van vroeger en nu.

De fijne groep RUG-collega's heeft ervoor gezorgd dat ik met plezier naar mijn werk ging. In verloop van tijd is er nogal wat veranderd in de samenstelling, maar ik hoop dat ik iedereen heb onthouden. Georgette, Ruth, Michiel, Hacen, Jelmer, Jeroen, Rienk, Margje, Kasper, Yvonne V., Janne O., Nadia, Koosje, Karen, Yvonne K., Liz, Rik, Drew, Inger, Karin, Janne N., Max, Bea, Guido, Laura, Bjorn and Megan: thanks for all the joyful coffee breaks, lunches and outside-the-office activities. These (non)scientific chats were really important to bond, to stay motivated and to enjoy going to work.

In de afgelopen jaren hebben veel studenten mij geholpen met het veldwerk in zowel Polen als Nederland. Jildou, Ryan, Daan, Bob, Marianne, Jelle, Marcel en Koen bedankt voor jullie harde werken, inzet en de gezelligheid in het veld en in de pizzeria.

Moreover, I would like to thank my colleagues from the Mammal Research Institute of the Polish Academy of Sciences. Rafal Kowalczyk and Kryzstof Schmidt thank you for having me as master student, guest researcher and bursary student. Thank you for thinking along and for the support with arranging permits to conduct the fieldwork and signing all the necessary documents.

I also like to thank Agnieszka Maciejewska for arranging all the administration and the accommodations for the students and me. A big thanks to Romek and Andrzej for their assistance in the field. Dziękuję bardzo!

Tomasz Samojlik, thanks a lot for the funny cartoons you drew once papers were published. Your comic books and cartoons are inspiring to think about science communication in a creative way.

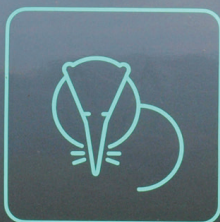
Dear Marcin, Kuba, Tom, Ewa and Paulina, you were not only great colleagues, but also great friends. Bonfires with pivo and kielbasa, jamming sessions at the Bike Cafe, playing billiard in the basement of the institute and off course our group trips to Belarus and Kampinoski Park Narodowy. Thanks to your hospitality and friendship Białowieża feels like a second home to me. Marcin, you played a major role in arranging the permission and practicalities for the planting experiment. Moreover, your ideas and feedback were a great inspiration to me. Kuba, thanks for your valuable feedback on the stats and for your GIS skills. Ewa, thanks a lot for your enthusiasm, cheerfulness, translator skills and mental support. Tom - man from the valley who has devoted his life to studying wolves in Poland - thanks for being my partner in crime on our adventures through the forest.

Finn - the guy who collected 4000 bird scats - I am happy we met! You brought the new dimension of playing beach volleyball in my Białowieża life. I will never forget our struggles during the pizza challenge, but I am glad we did it and still proud that you managed!

I'd like to thank all the other colleagues, students and people that I met during my stay in Białowieża. I had struggles with the language barrier. Although sometimes frustrating, it often resulted in funny "conversations" with the border police, shop owners, foresters or random people I met (mainly in the middle of nowhere). Combining all these friendships and experiences really made me love the people and the forest of Białowieża, leaving me in tears the last time I left.

Mijn vrienden Emma, Brian, Karen G., Veerle, Tom, Jildou, Nadia, Koosje, Karen B., Yvonne, Iris en Femke bedankt voor alle gezellige avondjes en uitjes door de jaren heen. Emma en Brian, bedankt voor alle fijne borrels inclusief het heerlijke eten, het slappe geouwehoer en de foute grappen. Jullie zagen hoezeer ik mij thuis voelde in het bos. Ik ben dan ook heel erg blij dat we tijdens jullie verblijf in Białowieża zoveel moois hebben gezien. Bedankt dat jullie zulke fantastische vrienden zijn en altijd voor me klaar staan. Karen, onze vriendschap die begon op de middelbare school leidde tot samenwonen in onze studententijd. Nog steeds geniet ik van onze gesprekken met een kop thee op de bank.

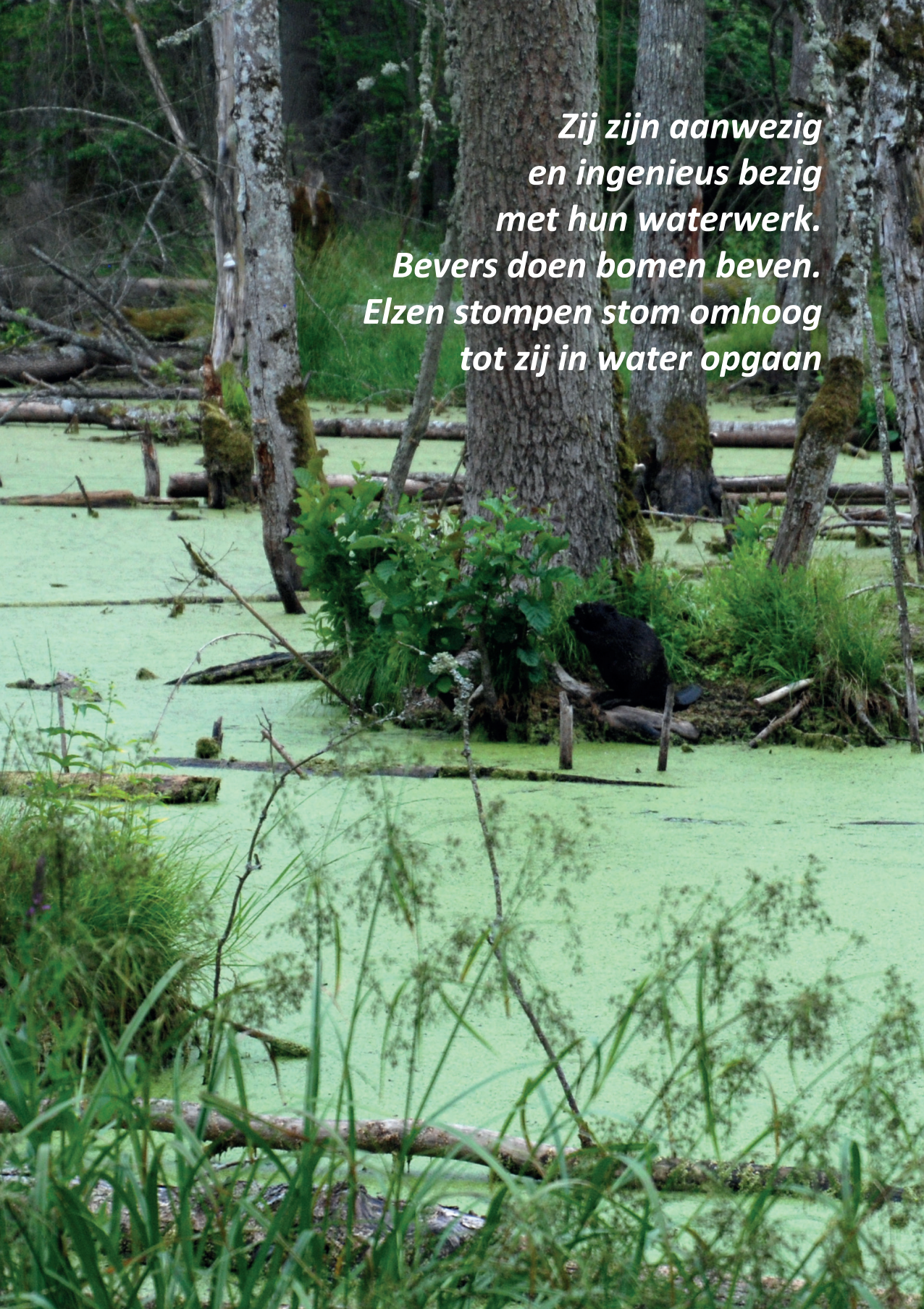
Daarnaast heb ik veel ontspanning, gezelligheid en afleiding gevonden in het boulderen met David, Heleen, Ewout, Marc, Eelco, Ad en Julia. David, het afgelopen jaar ben jij een grote rol in mijn leven gaan spelen. Wanneer ik na het werk direct door wilde gaan naar de boulderhal, bood jij regelmatig aan eerst bij jou te eten. Daarnaast voelde je feilloos aan wanneer mij iets dwars zat. Dat was nogal wat de afgelopen tijd. Ik kon mijn verhaal bij jou kwijt en wat begon als vriendschap leidde naar meer. We lachen veel, maar kunnen ook goede gesprekken voeren. Ik ben blij mijn passie voor de natuur met jou te kunnen delen en hoop dat nog veel te doen in de tijd die gaat komen.



Instytut Biologii Ssaków
Polskiej Akademii Nauk
Białowieża





A black beaver is seen in a forest pond. The water is covered with a thick, green algal bloom. The beaver is positioned near the base of a large tree trunk, surrounded by fallen logs and other debris. The background shows more trees and a dense forest. The text is overlaid on the upper right portion of the image.

*Zij zijn aanwezig
en ingenieus bezig
met hun waterwerk.
Bevers doen bomen beven.
Elzen stompen stom omhoog
tot zij in water opgaan*

Addenda

Curriculum Vitae

Personal information

Name Hermine A.L. van Ginkel, Annelies
 Address Achterhorst 4a, 9751 AL Haren, the Netherlands
 Date of birth 17/12/1990
 Place of birth Westerbork, the Netherlands
 Telephone +31(0)611427878
 Email hal.van.ginkel@gmail.com



Work Experience

- | | |
|-------------------|--|
| 10/2014 – 08/2019 | Joined PhD between the Conservation Ecology Group, GELIFES, University of Groningen, The Netherlands, and the Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences in Białowieża, Poland. Topic: "Landscape of fear in closed canopy forests. Combined effects of coarse woody debris and wolves on regeneration of palatable and less palatable tree species." |
| 03/2014 – 07/2014 | Field assistant at the Animal Ecology Group, University of Groningen. Participated in a nestbox study on great tits (<i>Parus major</i>) in the Lauwersmeer area, the Netherlands. |

Publications

- **Van Ginkel, H.A.L.**, Smit C. and Kuijper, D.P.J. 2019. Behavioral response of naïve and non-naïve deer to wolf urine. *PLoS ONE* 14(11): e0223248
- **van Ginkel, H.A.L.**, Kuijper D.P.J., Schotanus, J. and Smit, C. 2019. Wolves and tree logs: the importance of fine-scale risk factors for tree regeneration over a predation risk gradient. *Ecosystems* 22:202-212.
- **van Ginkel, H.A.L.**, Kuijper, D.P.J., Churski, M., Zub, K., Szafranska, P. and Smit, C. 2013. Safe for saplings not safe for seeds: *Quercus robur* recruitment in relation to coarse woody debris in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Forest Ecology and Management* 304:73-79.

Lectures

- 'Landschap van angst: hoe wolven bosverjonging kunnen stimuleren', KNNV Groningen, 20-02-2018, Haren, The Netherlands
- 'Wolves and tree logs: the importance of fine-scale risk factors for tree regeneration over a predation risk gradient' and 'Keep calm and carry on: behavioural comparison of naïve and non-naïve deer in response to wolf urine', Netherlands Annual Ecology Meeting (NAEM), 13/14-02-2018, Lunteren, The Netherlands.
- 'Keep calm and carry on: behavioural comparison of naïve and non-naïve deer in response to wolf urine', Conference 'Ecology Across Borders', December 2017, Ghent, Belgium.
- 'Wolves and tree logs: the importance of fine-scale risk factors for tree regeneration over a predation risk gradient', Conference of the Ecological Society of America (ESA), August 2017, Portland, Oregon, United States of America.
- Masterclass 'Biologie en onderzoek voor 3VWO+' ('Biology and Research'), 05-10-2016, Hondsrug College Emmen. In collaboration with Jeroen Onrust (PhD-student RUG)
- 'Landschap van angst: hoe wolven bosverjonging kunnen stimuleren', Congrestival, 27-08-2016, Haren.
- Guest speaker 'Student for one day', University of Groningen, December 2015, 2016, 2017.

Supervised students

- Jelle Wichers (MSc-student) University of Groningen, 2017, 'Ecology of fear: the impact of wolves on mesopredator behaviour'.
- Koen Brouwer (MSc-student) University of Groningen, The Netherlands, 2017, 'Fear of humans? Effect of human disturbance on tree regeneration'.
- Marcel Becker (MSc-student) Friedrich-Schiller-Universität Jena, Germany, 2017. 'Creating a landscape of fear in Belarus'.
- Marjanne Havinga (MSc-student) University of Groningen, The Netherlands, 2016, 'How do Dutch deer react to predator cues'.
- Jildou Schotanus (MSc-student) University of Groningen, The Netherlands, 2015, 'A landscape of fear: how wolves and coarse woody debris influence tree regeneration'.
- Ryan LeRoux (BSc-student) Van Hall Larenstein Leeuwarden, The Netherlands, 2015, 'A landscape of fear: how wolves and coarse woody debris influence tree regeneration'.

Media-attention

- Trouw, 29-11-2019, 'Wolvenurine laat edelherten op de Veluwe volledig koud'.
- Ukrant.nl, 28-11-2019, 'Onderzoek: wolvenplas schrikt edelherten niet af'.
- Dagblad van het Noorden, 20-09-2019, 'Onderzoekers RUG en UMCG maken kans op Klokhuis Wetenschapsprijs'
- Dagblad van het Noorden, 28-05-2018, 'Onderzoekers RuG: Wolf in Nederland is goed voor Landschap van angst'
- NRC, 26-05-2018, Opinie 'Geen paniek. De wolf is terug'
- Dagblad van het Noorden, 24-05-2018, Opinie 'Behoud het maatschappelijk draagvlak voor de wolf'
- Trouw, de Verdieping – Monica Wesseling, 30-06-2016 - Hoe de wolf ons landschap zal veranderen.
- Natuurprogramma 'Roeg' van TV Drenthe, 04-06-2016: Onderzoek in het oerbos van Bialowieza naar effecten van wolven op hertengedrag en indirect op de vegetatie.
- Vroege Vogels Radio, 24-07-2016: Wolvenpis op de Veluwe
- RTV Drenthe, 26-07-2016: Hoe reageren herten en reeën op wolvenpis – radio en tv
- Omroep Gelderland, 26-07-2016: Hoe reageren herten en reeën in de Velwezooom op wolvenpis

Scholarships and Prizes

- Top 10 nomination for the 'Klokhuis Wetenschapsprijs 2019'.
- Nern-NecoV Poster price Netherlands Annual Ecology Meeting (NAEM) 2019, 2^{ste} prize (€200)
- Nern-NecoV Poster price Netherlands Annual Ecology Meeting (NAEM) 2017, 1^{ste} prize (€300)
- KNAW Fonds Ecologie (Academy Ecology Fund) 2014 (€9000). To cover research costs for the project: Landscape of fear in closed canopy forests.
- Ubbo Emmius Sandwich PhD-position, University of Groningen, 2014. Landscape of fear in closed canopy forests: combined effects of coarse woody debris and wolves on the regeneration of palatable and less palatable tree species.

Education

2014 - 2019	PhD. Community Ecology , University of Groningen
2011 – 2014	Master Ecology and Evolution , University of Groningen
2008 – 2011	Bachelor Biology , University of Groningen <i>Major track: Ecology and Evolution, University of Groningen</i> <i>Minor track: Earth Sciences, Utrecht University</i>
2002 – 2008	VWO , Esdal College Emmen





