

# PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B

BIOLOGICAL SCIENCES

## **Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes**

D. P. J. Kuijper, E. Sahlén, B. Elmhagen, S. Chamaillé-Jammes, H. Sand, K. Lone, J. P. G. M. Cromsigt

Published 26 October 2016. DOI: 10.1098/rspb.2016.1625

**26 October 2016, Volume 283, issue 1841**

*Original Publikation englisch*

<http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/283/1841/20161625>

*Übersetzung ins Deutsche*

(mit in Klammern eingefügter Erklärung einiger Fachbegriffe)

## **Pfoten ohne Krallen? Ökologische Wirkungen von großen Fleischfressern in Kulturlandschaften**

### **Abstract**

Großraubtiere werden häufig als Retter der Biodiversität und des Funktionierens von Ökosystemen durch ihre Schaffung von trophischen Kaskaden dargestellt, eine Idee, die hauptsächlich auf Studien basiert, die meist in relativ natürlichen Landschaften durchgeführt wurden.

(Trophische Kaskade: über die Nahrungskette vermittelte Veränderung der Produktion an pflanzlicher Biomasse in einem Ökosystem durch Einfluss von Beutegreifern (Prädatoren) auf pflanzenfressende Tierarten und somit auf die Vegetation)

In weiten Teilen der Erde, besonders in Europa leben große Fleischfresser allerdings in stark vom Menschen modifizierten Ökosystemen bzw. sie kehren zu solchen zurück.

Derzeit fehlt uns ein kohärenter Rahmen, um die Auswirkungen der Großraubtiere in Kulturlandschaften vorherzusagen. Wir untersuchen, wie menschliche Handlungen die ökologischen Rollen von Großraubtieren beeinflussen, indem sie ihre Dichte oder ihr Verhalten beeinflussen oder die von Mesoprädatoren oder Beutetierarten.

(Mesoprädatator: Raubtier mittlerer Ordnung, das sich von kleineren Beutetieren ernährt und selbst zum Beutetier eines größeren Beutegreifers werden kann. Spitzenprädatator: Raubtier, das am oberen Ende einer Nahrungskette steht und nicht von anderen Raubtieren gefressen wird)

Wir argumentieren, dass das Potential für dichtevermittelte trophische Kaskaden in Kulturlandschaften auf Gebiete mit sehr geringer Produktion an pflanzlicher Biomasse beschränkt ist, in denen sogar niedrige Zahlen an Fleischfressern (Karnivoren) die Dichten der Beutetierbestände beeinflussen, sowie auf die begrenzten Teile von Landschaften, in denen Karnivoren ökologisch funktionelle Dichten erreichen können. Das Potenzial für verhaltensvermittelte trophische Kaskaden kann weitverbreiteter und größer sein, da auch niedrige Populationsdichten bei Raubtieren das Verhalten der Beutetiere beeinflussen. Daraus schließen wir, dass die Wechselwirkungen zwischen Raubtier- und Beutetierbeständen in Kulturlandschaften sehr kontextabhängig sein dürften und dass menschliches Handeln häufig die ökologischen Auswirkungen von Großraubtieren abschwächen wird. Wir unterstreichen Wissenslücken und zeichnen neue Wege der Forschung auf, um die Rolle von Fleischfressern in Kulturlandschaften zu studieren.

## 1. Einleitung

Im vergangenen Jahrzehnt hat eine intensivierete Erforschung der ökologischen Effekte von Spitzenprädatoren stattgefunden, deren Ergebnisse darauf schließen lassen, dass Spitzenprädatoren die Struktur und die Funktion von Ökosystemen sowohl durch dichtevermittelte als auch durch verhaltensvermittelte trophische Kaskaden regulieren (Abbildung 1) [1-3]. Diese Forschung wird bei den Bemühungen zur Erhaltung und Regeneration der Raubtierbestände aktiv genutzt auch in Europa, wo Großraubtiere ihre ehemaligen Lebensräume rasch wiederbesiedeln [4]. Großraubtiere werden häufig als Retter der Biodiversität und Ökosystemfunktion dargestellt [5-7], eine Idee, die weitgehend auf Studien basiert, die primär aus relativ natürlichen Landschaften, insbesondere aus nordamerikanischen Nationalparks stammen (Abbildung 1).

Auf weiten Teilen der Erde, insbesondere auch in Europa leben die großen Karnivoren in von Menschen stark veränderten oder geformten Ökosystemen. Zum Beispiel bewohnen Wölfe (*Canis lupus*) und Braunbären (*Ursus arctos*) in Schweden Landschaften, die durch intensive Aktivitäten der Forstwirtschaft überformt wurden und durch einen der weltweit höchsten Jagddrücke auf Schalenwild (Paarhufer: Reh, Hirsche, Elche usw.), die Beutetiere der Großraubtiere. Diese Landschaften sind stark durch menschliche Aktivitäten modifiziert, obwohl die Dichte der menschlichen Bevölkerung generell niedrig ist. In Deutschland kehren Wölfe in Gebiete mit einigen der weltweit höchsten Bevölkerungsdichten zurück und sie bewohnen Landschaften mit quasi maßgeschneiderten Mosaiken unterschiedlicher Formen der Landnutzung. Eine Schlüsselfrage, die aus der beobachteten Erholung der Großraubtierbestände in Teilen Europas und Nordamerikas erwächst [3, 4], ist, welche Rolle die Großraubtiere in den Kulturlandschaften spielen. Sind sie hier in der Lage, ebenso starke Effekte durch eine trophische Kaskade zu erzeugen wie in den natürlicheren Landschaften, oder erschaffen verschiedene Einwirkungen des Menschen Pfoten ohne Krallen?

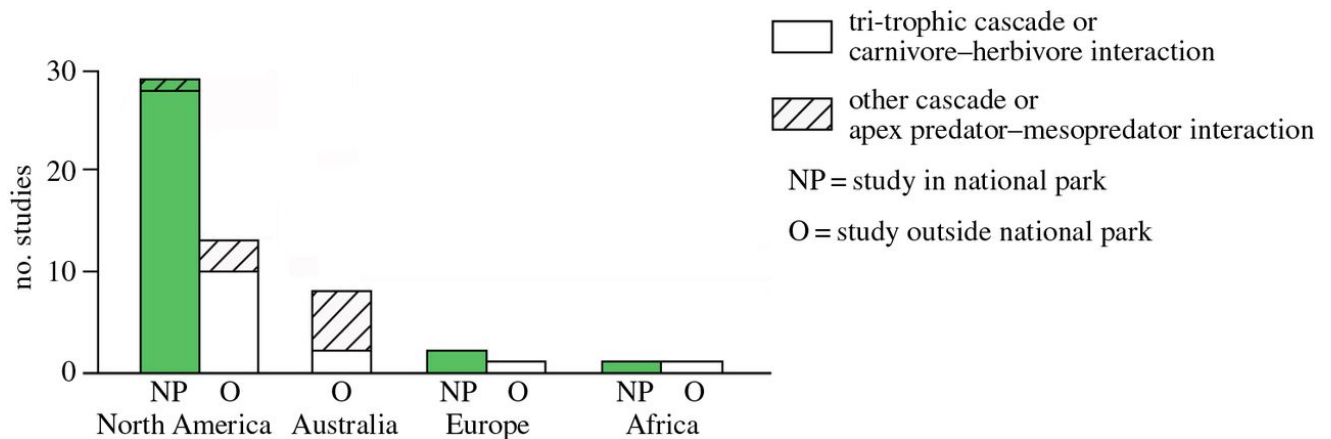


Abb. 1.

Der Nachweis von durch Großraubtiere induzierten trophischen Kaskaden ist auf einige Studiensysteme beschränkt, wie durch eine Suche nach dem String "trophische Kaskade" im Web of Science (4. Mai 2015) angezeigt wird. Hierbei entstanden 1102 Publikationen, 55 davon betreffen terrestrische Großraubtiere (> 15 kg), die entweder trophische Kaskaden auslösen oder das Verhalten oder die Fülle ihrer Beutetiere oder die Mesoprädatoren signifikant beeinträchtigen. (Online-Version in Farbe.)

In diesem Beitrag wird untersucht, wie Aktivitäten des Menschen die ökologische Funktion von Großraubtieren in Kulturlandschaften verändern. Wir untersuchen, was wir über direkte und indirekte Auswirkungen menschlichen Wirkens auf die Anzahl und das Verhalten von Fleischfressern (Karnivoren) und deren Beutetieren wissen, sowie die Nahrungsressourcen, von denen beide abhängig sind. Hierbei ist es erforderlich den Menschen in die Struktur des Nahrungsnetzes zu integrieren, um die Raubtier-Beutetier-Wechselwirkungen und die Kaskadeneffekte in vom Menschen dominierten Landschaften besser zu verstehen [8, 9]. Wir heben die Lücken in unserem Wissen hervor und zeichnen einen neuen Weg der Forschung auf. Unsere Herangehensweise ist etwas eurozentrisch. Dieser Kontinent mit seiner großen kulturellen, politischen und ökonomischen Vielfalt erlebt eine rasche, weiträumige Erholung von Beständen verschiedener Großraubtiere [4]. Europa präsentiert daher interessante Beispiele für die Funktionen dieser Raubtiere in der Vielzahl unterschiedlicher Kulturlandschaften. Dieses Wissen ist auch für andere dichter besiedelte Regionen ohne Wildnis relevant, in denen Großraubtiere mit Menschen koexistieren [10].

## 2. Steigende Karnivoren-Zahlen sogar in den von Menschen dominierten Teilen Europas

Während die Großraubtiere in den meisten Teilen der Erde nach wie vor rapide zurückgehen [3], zeigen einige Arten mittlerweile eine bemerkenswerte Erholung in weiten Teilen Europas [4] und Nordamerikas [3]. Drei große terrestrische Arten von Karnivoren kommen in ganz Europa vor und sind an Zahl zunehmend: Braunbär, Eurasischer Luchs und Wolf. Darüber hinaus wird der Goldschakal (*Canis aureus*) zunehmend außerhalb seines ursprünglichen südosteuropäischen Verbreitungsraums beobachtet mit bestätigten Sichtungen in Mittel- und Nordeuropa [11].

Die meisten europäischen Länder haben heute eine permanente und sich reproduzierende Population von mindestens einer dieser Fleischfresserarten [4]. Die Zunahmen der Populationen sind mit starken Ausdehnungen der Verbreitungsgebiete und Wiederbesiedlung ehemaliger Gebiete weitgehend außerhalb von Schutzgebieten verbunden. Bedeutsam ist, dass in diesem Prozess die Großraubtiere jetzt in neue Landschaften vordringen, die im vergangenen Jahrhundert oder längere Zeit nach ihrer Auslöschung durch den Menschen dramatisch verändert wurden. Besonders Wölfe sind erfolgreich in Besiedlung und Fortbestand in Landschaften mit relativ hohen menschlichen Besiedlungsdichten [4]. Zahlreiche sich vermehrende Wolfsrudel haben vor kurzem Gebiete besiedelt, die in der Nähe von Zentren menschlicher Aktivitäten liegen in Ländern wie Deutschland, Frankreich, Westpolen, Westfinland und Süd-Zentralschweden, wobei nun auch zwei Wolfsrudel in der Schweiz bestätigt wurden.

Außerdem streifen zunehmend einzelne Wölfe in stark transformierten Gebieten in Westdeutschland, in Dänemark und den Niederlanden umher und lassen sich nieder, was nahelegt, dass sich diese Expansion weiter fortsetzt. Diese Entwicklung stellt die traditionelle Sichtweise in Frage, dass menschliche Siedlungen und Aktivitäten generell die Entstehung von Großraubtierbeständen verhindern [12,13].

Tatsächlich können die Einstellung der Öffentlichkeit zu diesen Fleischfressern und die Wirksamkeit des rechtlichen Schutzes [4] stärkere Prädiktoren für die Präsenz und die Form der Wiederbesiedlung durch Fleischfresser sein als die Bevölkerungsdichte und Aktivität an sich [14]. Wenn sich die aktuellen Trends fortsetzen, wird die Häufigkeit von Großraubtieren in den Kulturlandschaften Europas in Zukunft noch zunehmen. Im folgenden Abschnitt verwenden wir ein einfaches Nahrungsnetz als Rahmen, um zu veranschaulichen, wie der Mensch die ökologische Rolle der Großraubtiere in diesen anthropogenen Landschaften beeinflusst.

### **3. Einflüsse des Menschen auf die trophischen Wechselwirkungen**

Großraubtiere können Ökosysteme beeinflussen, indem sie die Anzahl oder das Verhalten ihrer pflanzenfressenden Beutetiere direkt beeinflussen und somit auch die Vegetationsdynamik beeinflussen ("tritrophische Kaskaden") und / oder indem sie die Mesoprädatoren beeinflussen und damit deren Beutetierpopulationen [3]. Solche trophischen Kaskaden können in einem einfachen Diagramm eines Nahrungsnetzes konzipiert werden einschließlich der Wechselwirkungen zwischen Spitzenprädatoren, Mesoprädatoren, Pflanzenfressern und den unteren trophischen Ebenen (Vegetation).

Der Mensch übt normalerweise in der Kulturlandschaft einen direkten Einfluss auf die Großraubtiere, Mesoprädatoren und Beutetiere aus, indem er deren Bestandsdichten ("anthropogene Dichte-vermittelte Effekte") oder deren Verhalten ("anthropogene, verhaltensvermittelte Effekte") beeinflusst (Abb. 2). Der Mensch kann auch indirekt das Potential für trophische Kaskaden verändern, indem er die Ressourcenlandschaften, die "Foodscapes", von denen Beute- und ihre Raubtiere abhängen ("anthropogene Bottom-up-Effekte"), verändert. Dieser Rahmen erlaubt es uns, den Menschen in die trophische Kaskaden-Theorie [8, 9] auf einfache informative Weise einzubeziehen. Im Folgenden wird beschrieben, was wir derzeit über die anthropogenen Effekte wissen.

(anthropogen: vom Menschen beeinflusst, gestaltet oder geschaffen)

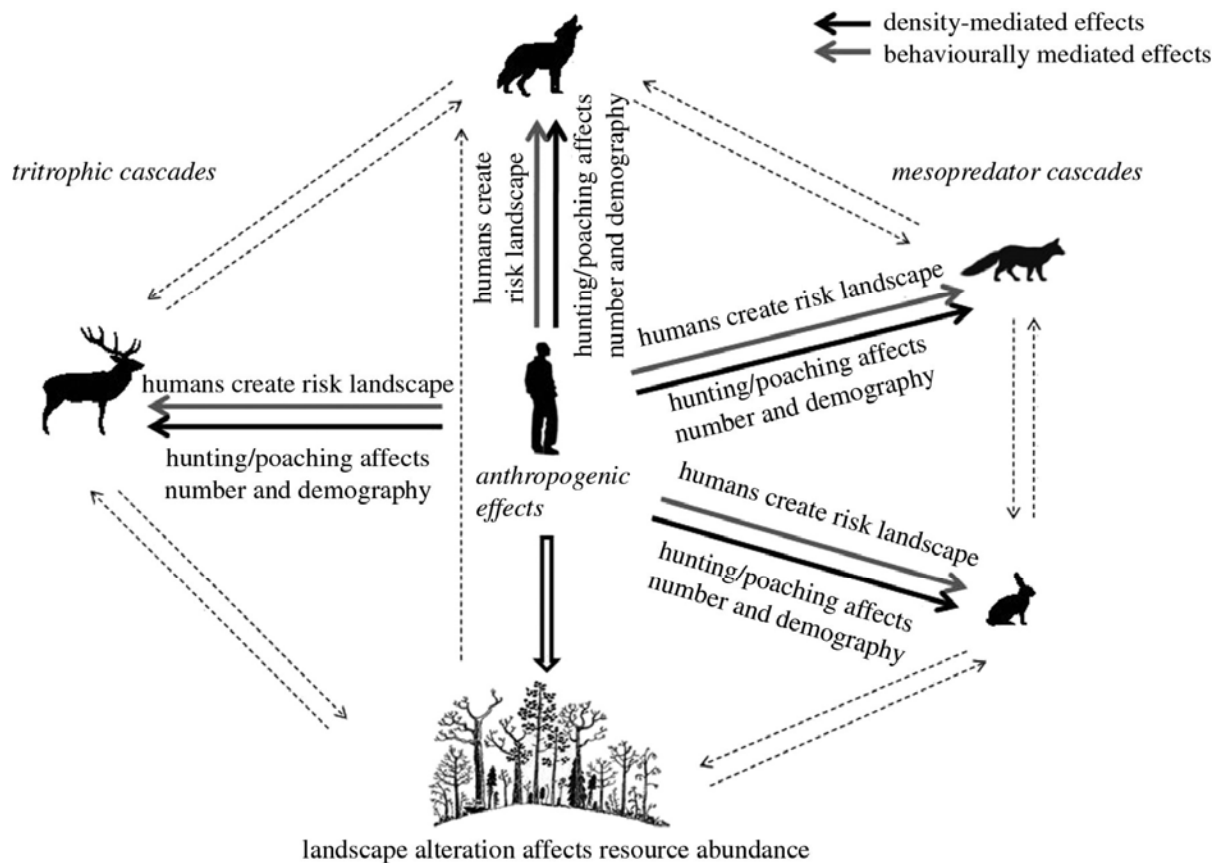


Abb. 2.

Spitzenprädatoren können tritrophische Kaskaden (symbolisiert durch Wolf, Hirsch und Baum) sowie Mesoprädatoren-Kaskaden (symbolisiert durch Wolf, Fuchs, Hase, Baum) verursachen. Bottom-up-Faktoren (Aufwärtspfeile) können diese trophischen Wechselwirkungen in die entgegengesetzte Richtung beeinflussen. Die Menschen beeinflussen alle Komponenten dieser Nahrungswege direkt, indem sie die Bestandsdichten der Tiere oder deren Verhalten verändern, und indirekt durch die Beeinflussung der Nahrungsressourcen.

#### (A) Anthropogene top-down-Dichte-vermittelte Effekte

(Auswirkungen einer durch Menschen bedingten Verringerung der Bestände an Spitzenprädatoren)

Trotz der Erholung der Großraubtierbestände in Europa und Teilen Nordamerikas übt der Mensch durch legale Jagd, Wilderei und Verkehrsunfälle immer noch einen großen Einfluss auf die Zahl der Fleischfresser aus [15]. In vielen Kulturlandschaften gibt es ein gewisses Maß an gesetzlich zulässigen Abschusszahlen, um den Mensch-Karnivoren-Konflikt zu verringern [16] oder aber eine zunehmende Diskussion über die Wiedereinführung einer solchen Kontrolle [17]. Beispiele für strikte Kontrollen finden sich beispielsweise in Australien [18], wo die Kontrolle des Dingo (*Canis lupus dingo*) in Regionen mit extensiver Schafzucht besonders streng ist [19].

In manchen Ländern hat neben der gesetzlichen Kontrolle auch Wilderei Auswirkungen auf die Erholung der Bestände, ihre genetische Vielfalt und Zuwachsraten bei kleinen sich erholenden Großraubtierpopulationen [20, 21]. Zum Beispiel zeigten Liberg et al. [20], dass die schwedische Wolfspopulation ohne Wilderei viermal so groß wäre. Dies deutet darauf hin, dass in vielen vom Menschen dominierten Landschaften die Größe der Großraubtierpopulationen wahrscheinlich weit unter dem Potenzial liegt, das durch die Verfügbarkeit von Beutetieren bestimmt würde [21,22].

Es ist fraglich, ob solche stark reduzierten Raubtierpopulationen Beutearten numerisch begrenzen oder regulieren können [16, 23, 24]. Bei sozialen Spezies wie Wölfen und Dingos kann sogar eine geringe Populationsverringerung die soziale Stabilität stören [25,26] und ihre funktionelle Rolle stärker beeinträchtigen, als allein aufgrund ihrer Zahl zu erwarten wäre [27].

Das Potenzial für numerische Effekte von Großraubtieren auf Beutepopulationen wird auch durch starke numerische Effekte der Bejagung der gleichen Beutepopulationen durch den Menschen in vielen anthropogenen Landschaften beeinflusst [28].

Die Ergebnisse der Wechselwirkung zwischen durch Menschen und durch Raubtiere induzierten numerischen Effekten sind eher unklar und komplex. Erstens variiert der Jagddruck stark durch kulturelle und demografische Kontexte und kann nicht immer die Huftiere [29] oder Mesoprädatorpopulationen [30] einschränken, insbesondere in Umgebungen mit hoher Biomassenproduktion. Manchmal kann der Jagddruck sogar die Zuwachsrates der Population erhöhen [31,32]. Zweitens sind die Richtung und die Größe der numerischen Effekte wahrscheinlich bei den Raubtier-Konstellationen stark unterschiedlich. In Skandinavien überwiegen die Abschüsse von Elchen (*Alces alces*) die populationsökologische Wirkung der Prädation durch Wölfe und Bären stark [31] (siehe auch [33]), während das Rehwild (*Capreolus capreolus*) vom Luchs mindestens ebenso reduziert wird wie durch menschliche Bejagung. Dieser Unterschied wird damit erklärt, dass Luchse häufig erwachsene Rehe erbeuten, wohingegen Wölfe und Bären vorwiegend junge Elche erbeuten, die noch nicht zur Reproduktion beitragen. Dies spiegelt auch einen allgemeinen Unterschied zwischen der Jagd durch den Menschen und durch verschiedene große Fleischfresserarten wider: die Menge der Tiere die aus den beiden Geschlechtern und den unterschiedlichen Altersklassen erbeutet werden [33, 34]. Drittens, wenn Großraubtiere zurückkehren, können die Jäger entweder ihre Abschusszahlen reduzieren, um die Gesamtmortalität zu begrenzen, sie können aber auch ihre Abschusszahlen beibehalten. Im letzteren Fall kann die additive Wirkung von Raubtieren und Bejagung zu verminderten Bestandsdichten beim Schalenwild führen [36]. Während die Raubtier-induzierte Sterblichkeit der Beutetiere in beiden Fällen ähnlich sein dürfte, kann das Potential der Raubtiere, die Bestandsdichten der Huftiere zu beeinflussen, durch Veränderungen der menschlichen Jagdpraktiken verstärkt oder reduziert werden.

Die Komplexitäten machen es schwierig, numerische Effekte der Wiederbesiedlung durch Fleischfresser auf die Beutetierdichten (einschließlich der Mesoprädatoren) in Anwesenheit einer bedeutenden Bejagung durch den Menschen vorherzusagen. Dies würde Studien erfordern, die die populationsbiologischen Effekte von Großraubtieren und menschlicher Jagd im gleichen System vergleichen.

#### (B) Anthropogene top-down-vermittelte Wirkungen

(Wirkungen von durch den Menschen bedingten Veränderungen bei den Spitzenprädatoren)

Das Potenzial der Wiederbesiedlung durch Großraubtiere, verhaltensvermittelte trophische Kaskaden in menschlich dominierten Landschaften zu schaffen, wird stark durch die Auswirkungen des Menschen auf das Verhalten der Großraubtiere und ihrer Beutetiere verändert. Dazu gehören indirekte Effekte durch Veränderungen in der Landschaft, in der Raubtiere und Beutetiere interagieren, und direkte Auswirkungen auf das Verhalten von Raubtieren und Beutetieren.

Landschaftsmerkmale, besonders die Vegetationsstruktur, sind Hauptdeterminanten der räumlichen Muster der Prädation, des Jagderfolges und des daraus resultierenden Prädationsrisikos [37]. Die Offenheit der Lebensräume ist ein wichtiger Faktor für das wahrgenommene Risiko. Ob Tiere sich in offenen oder geschlossenen Lebensräumen sicherer fühlen, ist abhängig von der Jagdstrategie ihrer Hauptfeinde (zum Beispiel Luchse sind Hinterhaltjäger, Wölfe sind Hetzjäger) und ihrer Fluchttaktik [38, 39]. In menschlich dominierten Landschaften wird die Offenheit des Lebensraums vor allem durch Aktivitäten wie Land- und Forstwirtschaft sowie städtische Aktivitäten bestimmt. Kürzlich erschienene Studien deuten sogar darauf hin, dass die Veränderungen durch den Menschen in der Landschaft die Reaktionen von Huftieren auf Simulationen eines Prädationsrisikos beeinflussen (siehe [40, 41]). Zum Beispiel zeigten Sahlén et al. [41], dass Damwild (*Dama dama*) sein Erscheinen auf Parzellen mit dem Geruch von Braunbären in einer von Wald dominierten Landschaft reduzierte, nicht jedoch wenn der Lebensraum durch menschliche Aktivitäten geöffnet wurde. Wir beginnen gerade erst zu verstehen, wie die menschlichen Modifikationen der Landschaften die Interaktion zwischen Prädatoren und Beutetieren beeinflussen.

Die direkten Auswirkungen menschlicher Aktivität auf das Verhalten von Raubtieren und Beutetieren wurden weiteren Studien unterzogen, die zeigen, dass menschliche Aktivität räumlich und zeitlich weitgehend gemieden wird [42]. Es gibt zahlreiche Nachweise, dass einige Großraubtierarten Menschen meiden und ihre Aktivität und das Muster ihres Erscheinens in Bereichen menschlicher Aktivität ändern [42-47], manchmal in feinen räumlich-zeitlichen Skalen [48]. Huftiere hingegen scheinen weniger empfindlich gegenüber menschlichen Aktivitäten zu sein als Raubtiere [42]. Darum können sie das Raubrisiko verringern, indem sie Gebiete menschlicher Aktivität nutzen und so den "menschlichen Schild-Effekt", erhöhen [49-51]. Bedeutet dies, dass Raubtiere in Kulturlandschaften "degradieren, um vorletzte Raubtiere zu werden" [24]? Das kann in manchen Fällen so sein, aber es kann auch das Gegenteil eintreten. Smith et al. [53] zeigten, dass weibliche Pumas (*Puma concolor*) mehr töteten und weniger Zeit für die Tötungen aufwendeten, wenn die menschliche Besiedlungsdichte zunahm. Um diese reduzierte Beuteverbrauchszeit zu kompensieren, erhöhten die Pumas in dichter besiedelten Gebieten die Anzahl von Hirschen, die sie töteten, verglichen mit den Tötungsraten in geringer besiedelten Gebieten. In diesem Fall führte die von Menschen verursachte Angst der Raubtiere zu stärkeren Auswirkungen auf Beutetiere und potenziell stärkeren trophischen Kaskadeneffekten.

Das Bild wird noch komplexer, wenn wir die Auswirkung der Jagd durch den Menschen betrachten. Die Jagd beeinflusst das Verhalten des Schalenwilds und die räumliche Verteilung stark [54-56]. Wenn Raubtiere in Kulturlandschaften zurückkehren, müssen Beutetiere auf das Risiko durch die Raubtiere und die menschlichen Jäger reagieren. Die menschliche Jagd ist oft mit anderen Umweltfaktoren assoziiert als diejenigen, die mit großen Raubtieren assoziiert sind [34, 57]. Als Ergebnis können Huftiere zwischen Risiken, die von Spitzenprädatoren und Menschen ausgehen, in Bedrängnis geraten [57]. Die Jagd kann (zumindest während eines Teils des Jahres) den oben erwähnten menschlichen Schild-Effekt aufheben, obwohl dies noch untersucht werden muss. Diese Effekte können durch menschliche Auswirkungen auf Landschaftsmerkmale, wie oben dargelegt, entweder gemildert oder verstärkt werden. Die Auswirkungen der interaktiven Effekte von menschlichen Jägern und Großraubtieren auf das Verhalten der Huftiere müssen auch untersucht werden. Die Huftiere zeigen wahrscheinlich die stärkste Reaktion auf das vorhersagbarste höchste Risiko, das in den menschlich-dominierten Landschaften die Jagd ist.

Die Jagd ist in der Regel räumlich und zeitlich begrenzt auf feste Jagdzeiten und Orte [54], und Huftiere können lernen, ihr Verhalten nur während der riskanten Zeiten und an den riskanten Orten anzupassen [58, 59]. Während die Auswirkungen der Jagd auf das Verhalten des Schalenwilds während der Jagdsaison überwiegen könnten [60], dürfte ihre Bedeutung während der Schonzeiten und in Gebieten mit weniger intensiver Bejagung gegenüber der Auswirkung der Raubtiere auf ihr Verhalten abnehmen.

Eine kritische ungelöste Frage, die bei der Betrachtung von verhaltensvermittelten Wirkungen in menschlich dominierten Landschaften von großer Bedeutung ist, ist die Frage der Beute-Naivität gegenüber der Rückkehr der Großraubtiere. In den meisten Teilen Europas und Nordamerikas waren Großraubtiere seit einem oder mehreren Jahrhunderten verschwunden. Mehrere Autoren weisen darauf hin, dass Beutetiere ihr energieaufwändiges Antiprädatorverhalten gegenüber natürlichen Raubtieren verloren haben könnten, nachdem diese Raubtiere jahrhundertlang nicht anwesend waren [40,61-63]. Dies gilt vor allem dort, wo die Jagd durch den Menschen einen starken und ganz anderen Selektionsdruck erzeugt [64]. Zum Beispiel haben Sand et al. [62] festgestellt, dass diejenigen Wölfe, die Skandinavien wiederbesiedeln, eine höhere Erfolgsquote beim Erbeuten von Elchen hatten als nordamerikanische Wölfe, und dass dies mit einem weniger effektiven Antiprädatorverhalten beim skandinavischen Elch einherging. Wir wissen nicht, wie häufig diese Form der Beute-Naivität ist. Es gibt klare Beispiele für Beutetiere, die auch nach einem Jahrhundert der Raubtierabwesenheit starke Antiprädatorreaktionen aufrechterhalten [41,65,66]. Jagd durch den Menschen spielt hier wahrscheinlich eine entscheidende Rolle, da in vielen Gebieten, in denen die Raubtiere zurückkehren, deren Bejagung immer noch ein dominierender Faktor bei der Mortalität der Raubtiere ist. Unter diesen Bedingungen wird es lang dauern, bis ein Selektionsdruck durch Prädatoren zum Antiprädatorverhalten führt, da die Jagd einen gegenläufigen Selektionsdruck ausüben kann [62]. Es ist interessant festzuhalten, dass bei den angeführten Studien, bei denen das Beutetierverhalten nicht naiv war, entweder keine Bejagung vorkam [65,66] oder die Studie außerhalb der Jagdsaison durchgeführt wurde [41].

In Anbetracht des oben Gesagten, ist es eine wichtige und offene Frage, unter welchen Bedingungen Huftiere erfolgreiche Antiprädator-Verhaltensweisen nach der lokalen Auslöschung ihrer natürlichen Feinde aufrechterhalten oder verlieren, und wie schnell - wenn überhaupt - sie diese Verhaltensweisen wiederherstellen, wenn Großraubtiere zurückkehren. Experimente in Australien lassen vermuten, dass einige Beutetierarten noch 150 Jahre nach Einführung nicht-einheimischer Raubtiere naiv bleiben, während andere sich dieser neuen Bedrohung anpassen [67].

### (C) Anthropogene Bottom-up-Effekte über Nahrungsressourcen

(Auswirkungen von durch den Menschen bedingter Erhöhung der pflanzlichen Primärproduktion und der Bestandsdichten bei den Beutetieren durch Erweiterung der Nahrungsressourcen)

In Kulturlandschaften beeinflusst der Mensch die Fülle an Nahrungsressourcen und die Qualität der Beutetiere für Meso- und Spitzenprädatoren. Tatsächlich ist in den letzten Jahrzehnten die Menge an Nahrungsmitteln, die bewusst oder unbewusst von Menschen bereitgestellt wird (sogenannte Nahrungszugaben), stark gestiegen [68,69]. Die Menschen haben die Produktivität von Systemen, die von Huftieren (Schalenwild) genutzt werden, durch verstärkte Stickstoffdüngung in der Landwirtschaft und durch Anpflanzung nährstoffreicher Kulturen stark erhöht.



In ähnlicher Weise kann die Forstwirtschaft die Futtermittelverfügbarkeit und -qualität durch Düngung erhöhen und durch Anbau attraktiver Futterpflanzen deutlich veränderte Nahrungsgrundlagen schaffen [70]. Allerdings kann die Forstwirtschaft auch eine Verringerung der Futterqualität und Fülle bewirken, indem als Nahrung hochwertige Laubbaumarten durch Nadelbäume ersetzt werden [71]. Ergänzende Winterfütterung ist auch eine übliche Praxis im Schalenwild-Management in weiten Teilen Europas [28]. Nahrungszugaben können die dichtevermittelten Wirkungen von Fleischfressern abschwächen [72], besonders wenn die Anzahlen der Raubtiere durch andere Faktoren als die Verfügbarkeit von Nahrung in menschlich dominierten Landschaften begrenzt sind. Nahrungszugaben gelten als einer der Hauptfaktoren für zunehmende Schalenwildbestände in Nordamerika und Europa [28,73]. Es wurde geschätzt, dass die Bestandsdichte an Elchen infolge forstwirtschaftlich bedingter Veränderungen der Landschaft im borealen Nordamerika um das Fünffache angestiegen ist [74].

Ebenso wie ihre paarhufigen Beutetiere erhalten aber auch die Großraubtiere vermehrt Nahrungszugaben vom Menschen einschließlich leicht zu fangende Beute in Form von Viehbeständen [75], menschliche Abfälle [68] und Fleischabfälle beispielsweise nach Jagden [76]. Der erhöhte Reichtum an Nahrungsressourcen hat das Potential, größere Raubtierpopulationen entstehen zu lassen, als dies allein auf der Basis wild lebender Beutetiere möglich wäre [69]. Eine starke Antwort der Raubtierpopulationen auf diese erhöhte Nahrungsverfügbarkeit ist allerdings in den meisten Kulturlandschaften kaum zu erwarten. Wahrscheinlich wird die Einstellung des Menschen zu Großraubtieren deren Populationen unterhalb dessen begrenzen, was durch die Nahrungsressourcen möglich wäre [16,24]. Sofern sich das menschliche Verhalten nicht dramatisch ändert, werden in den meisten Kulturlandschaftstypen Nahrungszugaben beim Schalenwild zu stärkeren Zuwächsen führen als in den Raubtierpopulationen. Außerdem besagt die Theorie, dass die Raubtiere in den Systemen, in denen Wild und alternative Ressourcen in hoher Dichte vorkommen einen kleineren Teil der Wildtierpopulationen töten, was bedeutet, dass die Bestandsdichte beim Wild wahrscheinlich hauptsächlich durch die pflanzliche Nahrung geregelt wird [77].

Wir machen die Vorhersage, dass Nahrungszugaben sowohl für Raubtiere als auch für Schalenwild in Kulturlandschaften voraussichtlich zu einem reduzierten Potenzial für Top-down-Dichte-vermittelte Wirkungen von Raubtieren auf die Beutepopulationen führen und somit auch das Potenzial für trophische Kaskaden verringern. Diese Effekte von Nahrungszugaben können für Systeme geringer Produktivität besonders relevant sein, weil das Top-Down-Potential von Fleischfressern in hochproduktiven Systemen sehr eingeschränkt zu sein scheint [78]. Allerdings können unerwartete Konsequenzen aus Nahrungszugaben entstehen. Eine aktuelle Studie aus Australien zeigt, dass die Nahrungszugaben durch den Menschen die Beutepopulationen von Großraubtieren verändern können [79]. Das wird daran anschaulich, dass die australischen Dingos (*Canis lupus dingo*) in Gebieten mit Nahrungszugaben kleine Säugetiere bevorzugen, während sie in Gebieten ohne Nahrungszugaben Reptilien erbeuten.

Die Autoren weisen darauf hin, dass dies zu unerwarteten ökologischen Effekten bei den trophischen Kaskaden führen kann, die bislang weitgehend unerforscht sind.

#### **4. Auswirkungen von Fleischfressern in menschlich dominierten Landschaften: Wo und wann?**

Wir haben diskutiert, wie der Mensch die Großraubtiere, deren paarhufige Beutetiere und damit die unteren trophischen Ebenen (die Ressourcenbasis) in komplexer Weise beeinflusst. Die oben erwähnte Überprüfung deutet darauf hin, dass das Potential für Dichte-vermittelte trophische Kaskaden in menschlich dominierten Landschaften aus einer Reihe von Gründen eher begrenzt ist. Erstens sind in diesen Landschaften die Großraubtierzahlen durch andere Faktoren begrenzt als allein durch Verfügbarkeit von Wild als Beute. Ihre Populationen werden somit in vielen Fällen keine ökologisch funktionalen Ebenen erreichen, um die Populationen beim Schalenwild und bei den Mesoprädatoren zu regulieren oder signifikant zu beeinflussen [16, 23, 24].

Das Potential für die Top-down-Kontrolle wird noch weiter verringert, da in vielen vom Menschen gestalteten Landschaften menschliche Praktiken den Ressourcenreichtum für die Beute des Fleischfressers erhöhen. Diese Praktiken umfassen umfangreiche Nährstoffzugaben in Landwirtschaft und Waldbau in Kombination mit Wildtier-Management-Praktiken, wie z. B. ergänzende Fütterung. Dieser Ressourcenreichtum ermöglicht es den Beutetierpopulationen, über die Kontrolle des Fleischfressers hinaus zu wachsen [72]. Dichtevermittelte Effekte in menschlich dominierten Landschaften können sich auf weniger produktive Gebiete ohne menschliche Nahrungszugaben beschränken, wo sogar relativ niedrige Zahlen von Raubtieren die Beutetierdichten beeinflussen können, oder Teile der Landschaft in denen Raubtiere sinnvolle Dichten erreichen können, in denen Eingriffe des Menschen durch Bejagung des Schalenwilds minimal sind, wie große Nationalparks oder vielleicht auch militärische Sperrgebiete.

Nach den oben ausgeführten Überlegungen nehmen wir an, dass das Potential für verhaltensvermittelte trophische Kaskaden in menschlich dominierten Landschaften größer und weiter verbreitet ist als dichtevermittelte Effekte. Die Wirkungen großer Raubtiere auf das Beutetierverhalten wurden bereits bei geringen Raubtierdichten festgestellt [80], und solche Effekte können theoretisch von der Raubtierdichte entkoppelt werden [1]. In Landschaften mit moderater menschlicher Präsenz wurden fein skalierte Reaktionen im Verhalten von Huftieren auf Raubtiere [41, 51, 81] sowie landschaftsbezogene Reaktionen beobachtet, die sich auf Muster der Nahrungssuche auswirken [82]. In anderen umfassenderen Studien zur Bevorzugung von Habitaten bei Elchen wurden jedoch keine Veränderungen als Reaktion auf wiederbesiedelnde Wölfe nachgewiesen, was auf übergeordnete Effekte der menschlichen Jagd zurückzuführen war [63]. Außerdem stellte sich in mehreren Studien heraus, dass die räumliche Verteilung der Raubtiere stärker vom Menschen beeinflusst wird als von den Huftieren [42,49,50]. Anwesenheit von Menschen kann die Räuber-Beute-Regulation auf die Teile der Landschaft einengen, die am weitesten von menschlichen Aktivitäten entfernt sind [51,52]. Allgemein werden die Räuber-Beute-Interaktionen in menschlich dominierten Landschaften sehr kontextabhängig sein. Die Beuteverteilung und das Verhalten hängen von der kombinierten Risikolandschaft ab, die von Raubtieren und Menschen erzeugt wird, was wiederum von dem Raubtierjagdmodus, der Fluchttaktik der Beutetiere und von der räumlichen Konfiguration der Landschaft abhängt. So ist es im Gegensatz zu dichtevermittelten Wirkungen derzeit schwierig, eine allgemeine Schlussfolgerung auf die aktuellen oder zukünftigen Wirkungen von Raubtieren auf das Beutetierverhalten in Kulturlandschaften zu ziehen.

## 5. Eine Forschungsagenda für das Studium von Räuber-Beute-Interaktionen in anthropogenen Landschaften

Die aktuelle Rekolonisierung der europäischen und nordamerikanischen Landschaften durch mehrere Großraubtierarten bietet einzigartige Forschungsmöglichkeiten, um Räuber-Beute-Interaktionen in einer Vielzahl anthropogener Systeme zu untersuchen. Die Landschaften enthalten zeitliche und quantitative Gradienten der Rekolonisierung durch die Großraubtiere, der Dichte der menschlichen Bevölkerung, des Grades an Modifikation der Landschaften und ihrer Produktivität an Biomasse. Dies bietet eine einzigartige Basis für die Durchführung von "natürlichen Experimenten", um zu prüfen, wie und inwieweit diese Faktoren die funktionelle Rolle der Karnivoren beeinflussen (Abb. 3). In diesem Abschnitt schlagen wir eine Reihe von Forschungswegen vor, die dringend erforderlich sind, um die Bedeutung von Fleischfressern in anthropogenen Landschaften zu klären.

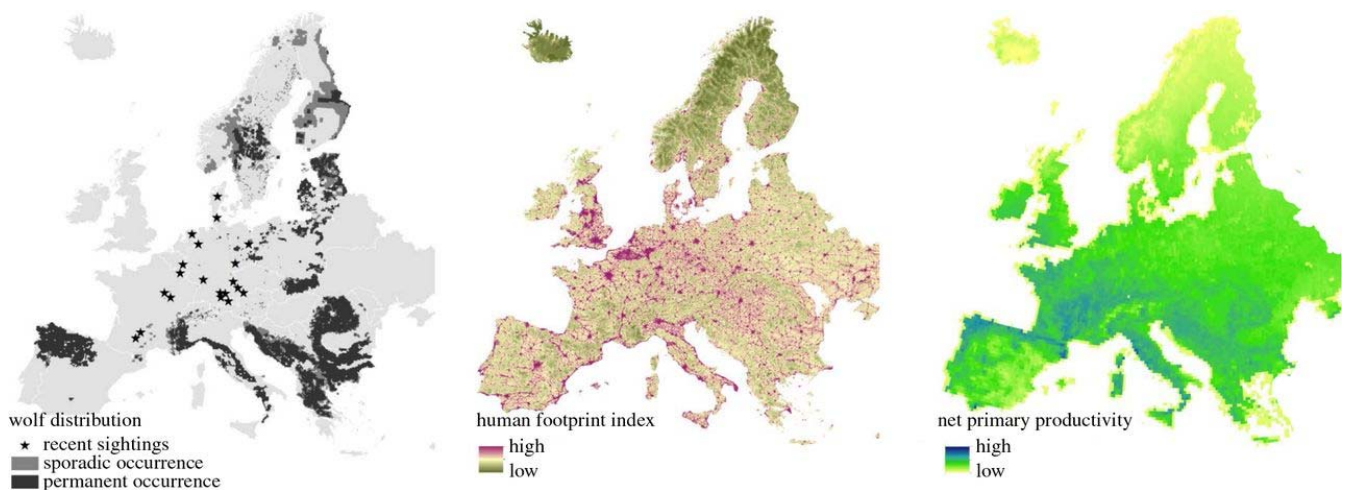


Abb. 3. Große Fleischfresser rekolonisieren zunehmend europäische Landschaften, hier dargestellt für den Wolf auf der Grundlage von Chapron et al. [4] und mit den letzten bestätigten Sichtungen aktualisiert. Zwei Hauptgradienten können den Einfluss der Karnivoren in den europäischen Landschaften erheblich verändern: (i) anthropogene Effekte, wie durch den menschlichen Fußabdruckindex angezeigt [83] und (ii) die Nettoprimärproduktion (NPP) der pflanzlichen Biomasse [84]. Die funktionelle Rolle der Karnivoren in Bereichen mit einem hohen Mensch-Fußabdruck und einer hohen Nettoprimärproduktion ist weitgehend unbekannt.

### (A) Wechselwirkungen zwischen Wildtiermanagement und Auswirkungen von Großraubtieren

Eine Schlüsselfrage ist, wie Huftiere auf die Wiederbesiedlung durch die Großraubtiere unter den Bedingungen der intensiven Wildtier-Management-Praktiken sowie der Jagd reagieren. Wie oben beschrieben, beeinflusst die Jagd die Beutetierreaktionen stark und es bleibt unklar, unter welchen Bedingungen und inwieweit sie die Effekte der Karnivoren aufheben kann. In dieser Situation sind die Beutetiere unterschiedlichen räumlichen und zeitlichen Risikomustern durch verschiedene Typen von Beutegreifern ausgesetzt: Menschen und Großraubtiere.

Wie reagieren Beutetierarten auf eine Vielfalt von Kontrast- oder Überlappungsrisiken in Gebieten, in denen sowohl menschliche Jäger als auch Großraubtiere anwesend sind (siehe [57])? Wie interagieren verschiedene menschliche Jagdmethoden mit den verschiedenen Raubtier-Typen (Hinterhaltjäger / Hetzjäger)? Inwieweit erklärt die Jagd die unterschiedliche Beute-Naivität gegenüber den zurückkehrenden Großraubtieren?

Da die menschliche Jagd in der Regel besser vorhersehbar ist als die Prädation [34], sind die durch Karnivoren induzierten Risikoeffekte außerhalb der Jagdzeit stärker ausgeprägt? Um diese Fragen zu untersuchen, bedarf es besserer und detaillierter Angaben darüber, wie Jäger, Raubtiere und ihre gemeinsamen Beutearten räumlich und zeitlich menschlich dominierte Landschaften nutzen. Schließlich müssen wir ein besseres Verständnis dafür entwickeln, wie Jäger und Raubtiere ihr funktionales Verhalten durch die jeweilige Gegenwart des anderen oder menschliche Aktivität im Allgemeinen verändern. Vorläufige Daten deuten darauf hin, dass sowohl die Jäger [35] als auch die Raubtiere [53] reagieren, aber die Auswirkungen ihres veränderten funktionellen Verhaltens auf komplexe trophische Kaskaden sind bisher weitgehend unerforscht in Forschung und Wildtiermanagement.

#### (B) Ökosystemproduktivität und Wirkungen von Großraubtieren in anthropogenen Landschaften

Der Einfluss der Karnivoren auf die Beutetierpopulationen hängt weitgehend von der Produktivität der Landschaft ab, die die Zuwachsraten und die Bestandsdichten der Beutetierpopulationen bestimmt [85]. Daher wäre zu erwarten, dass menschliche Managementsysteme und Nahrungszugaben mit den Wirkungen von Fleischfressern auf Beutepopulationen in Wechselwirkung stehen [86].

Die gegenwärtige Wiederbesiedlung Europas erfolgt entlang sehr großer Gradienten der Produktivität, der Bevölkerungsdichte sowie der Intensität der Landnutzung (Abb. 3). Populationsbiologische Studien [78] zu einzelnen Beutetierarten entlang dieser großräumigen Gradienten könnten die Auswirkungen von Raubtieren im Vergleich zu den anderen Faktoren, die die Bestände der Beutetierarten regulieren, verdeutlichen und zeigen, wie ihre funktionelle Rolle durch die jeweiligen Ressourcenbedingungen verändert wird. Die Wechselwirkungen zwischen menscheninduzierter Produktivität und natürlicher Produktivität verdienen Beachtung, denn sie können Schlüsselfaktoren für den Einfluss der Karnivoren in Kulturlandschaften sein.

#### (C) Bevölkerungsdichte und Auswirkungen von Großraubtieren

Unter Nutzung der Anwesenheit des Menschen als Schutzschild können Beutearten das Raubrisiko verringern, indem sie sich näher an Bereiche mit höherer menschlicher Präsenz heranwagen, die von Raubtieren gemieden werden [42, 49]. Die Menschen haben das Potenzial, Raubtiere (und ihre Wirkungen) von bestimmten Lebensräumen oder Teilen der Landschaft auszuschließen [51]. Wie bereits erwähnt, können die Raubtiere aber auch von höheren Beutetierdichten in besiedelten Gebieten profitieren [10,87]. Die Prädationsrate kann aufgrund von Störungen an Tötungsstellen ansteigen [53]. Die Anwesenheit des Menschen kann somit die Auswirkungen von Karnivoren auf die Beutepopulationen verringern oder auch verstärken durch den Einfluss auf das Verhalten der Raubtiere, doch haben wir derzeit ein geringes Verständnis dessen, was die Variation der Effekte antreibt.

Eine gleichzeitige Ausstattung von Raub- und Beutetieren mit GPS-Sendern in den kontrastierenden Landschaften (natürlichen und hoch anthropogenen) ist eine wichtige Methode zur Quantifizierung der Tötungsraten, Verwendung der Beute, der Ursachen der Beutetiermortalität sowie des Einflusses auf das Verhalten in kontrastierenden Landschaften mit Anwesenheit des Menschen.

#### (D) Landschaftskonfiguration und Räuber-Beute-Interaktionen

Eine weitere drängende Frage ist, wie die Veränderungen der Landschaft durch den Menschen die ökologischen Wirkungen der Großraubtiere gestalten. Vom Menschen modifizierte Landschaften auf der ganzen Erde enthalten nun neue Kombinationen und Mosaik unterschiedlicher Formen der Landnutzung, einschließlich intensiver und weniger intensiver Land- und Forstwirtschaft, Netzwerke mit linearen Eigenschaften, städtischen Regionen, wenig beeinflussten Naturräumen und so weiter. Menschliche Handlungen verleihen Landschaften eine mehr heterogene oder mehr homogene Gestalt je nach Ort und Form der menschlichen Wirtschaftsweise. Zum Beispiel kann die Forstwirtschaft mehr Offenheit in zuvor homogenen Waldgebieten schaffen oder das Gegenteil, wenn zuvor offener Lebensraum aufgeforstet wird. Diese menschlichen Praktiken gestalten Risiko- und Ressourcenlandschaften der paarhufigen Beutetiere um. Wir müssen mehr darüber herausfinden, wie diese Variablen und Veränderungen der Landschaftsgestaltung die Räuber-Beute-Wechselwirkungen und resultierenden trophischen Kaskaden beeinflussen.

Detaillierte Studien der Muster von Tierbewegungen können aufzeigen wie Karnivoren auf Veränderung in der Landschaft reagieren und ob sie ihre Jagdtechniken verändern. Sind Beutetiere besser in der Lage, den Raubtieren zu entkommen, oder ist es wegen des Mangels an Zufluchtsgebieten schwieriger, der Prädation zu entgehen?

#### (E) Trophische Kaskadeneffekte durch Raubtieren in Kulturlandschaften

Wir fanden wenige Studien, die Kaskadeneffekte durch Großraubtiere auf niedrigeren trophischen Ebenen in Kulturlandschaften untersuchen. Während eine wachsende Zahl von Studien zeigt, wie Karnivoren die Anzahl und das Verhalten von Herbivoren und Mesoprädatoren in den Landschaften beeinflussen, gibt es kaum Studien darüber, was dies für niedrigere trophische Werte bedeutet. Die wenigen Untersuchungen [82,85] stammen aus Gebieten geringer Bevölkerungsdichte. Künftige Studien sollten das Potential für trophische Kaskaden in intensiver genutzten Kulturlandschaften berücksichtigen unter Verwendung des kürzlich vorgeschlagenen Goldstandard-Ansatzes [88] und zwar unter expliziter Einbeziehung des Menschen als Teil des Nahrungsnetzes und als Agenten, der die funktionelle Rolle von Großraubtieren verändert. Die Rückkehr der Großraubtiere in die Kulturlandschaften kann Mensch-Wildtier-Konflikte mildern oder auch nicht. Sie könnte zum Beispiel die Verbisschäden durch Schalenwild verringern oder aber infolge der Unterdrückung der Kontrolle durch die Mesoprädatoren die Bestandsdichten bestimmter Wildarten erhöhen.

## F) Menschliche Dimensionen von Großraubtieren in anthropogenen Landschaften

Die Eignung von Landschaften für Großraubtiere basiert auf deren Ansprüchen an den Lebensraum in den Gebieten ihrer natürlichen Verbreitung. [12,13]. Die gegenwärtige Rekolonisierung von Kulturlandschaften durch Großraubtiere in Teilen Europas zeigt jedoch, dass die Raubtiere flexiblere Lebensraumanforderungen haben können als bisher angenommen. Die zukünftige Verbreitung und die Zahl der Großraubtiere in Kulturlandschaften können daher eher durch Variation der Akzeptanz des Menschen [10,24] als durch Habitatzusammensetzung und Beuteverfügbarkeit gesteuert werden.

Menschen aus verstädterten Gebieten haben eine eher positive Einstellung gegenüber Großraubtieren [89], was bedeutet, dass diese Räume die geeignetsten Areale für die künftige Wiederkolonisierung durch Großraubtiere sein könnten. Jedoch ändern sich diese positiven Einstellungen dramatisch, wenn es zu Konflikten mit rekolonisierenden Raubtieren kommt. Tatsächlich nimmt die Anti-Wolf-Stimmung in einigen Gebieten wieder zu, in denen Wolfsbestände sich erholt haben [89], was zu einer lokalen Akzeptanz von Wilderei an Raubtieren in einem breiteren Sektor der Bevölkerung führt [90]. Ob ein gewisses Maß an legaler, schützender Jagd auf Raubtiere zur verstärkten öffentlichen Akzeptanz der Raubtiere beiträgt oder nicht, ist ebenfalls Gegenstand intensiver Debatte [17,21,91]. Da die Unterschiede in den Akzeptanzniveaus die stärkste Determinante für die Ausmaße der Wirkungen von Fleischfressern in den Kulturlandschaften sind, ist die Wichtigkeit des Verständnisses für die Motive nicht zu unterschätzen.

## 6. Schlussbemerkungen

Generell können wir einen größeren Nutzen aus den (semi-) natürlichen Experimenten ziehen, die zurzeit in Kulturlandschaften stattfinden. Wie bereits in der Einleitung hervorgehoben, argumentieren wir, dass die rasche Rekolonisierung durch verschiedene Großraubtiere und die starken Kontraste in Kultur, Politik, Wirtschaft und anthropogenen Wirkungen innerhalb relativ kurzer Entfernungen Europa zu einem großartigen System machen, um die Wirkungen von Karnivoren in Kulturlandschaften zu studieren als Modell für durch den Menschen veränderte Landschaften in anderen Teilen der Erde. Wir betonen, dass beide, sowohl die direkten als auch die indirekten Raubtier-Beute-Wechselwirkungen und schließlich die ökologischen Auswirkungen der Großraubtiere zweifellos in anthropogenen Landschaften ganz anders sein werden als im Vergleich mit natürlichen Landschaften. Viele Formen menschlicher Tätigkeiten schwächen die ökologischen Wirkungen der Großraubtiere ab. Es mag daher wichtig sein, die ökologische Gesamtrolle der Großraubtiere nicht zu romantisieren [6,7], vor allem in Kulturlandschaften, da die wissenschaftliche Basis hierfür derzeit begrenzt ist.

Beiträge der Autoren:

Diese Publikation entstand aus dem Workshop "Carnivore top-down-Effekte in einer europäischen Landschaft der Angst: Was wissen wir und wohin gehen wir von hier?", Organisiert von E.S. und J.P.G.M.C. als Teil der Jahrestagung der schwedischen Ökologischen Gesellschaft Oikos im Jahr 2015 in Umeå, Schweden. Alle Autoren nahmen am Workshop teil, wo der erste Entwurf für die Peer Review erstellt wurde.

## Funding

The work of D.P.J.K. was supported by funding of the National Science Centre, Poland (grant no. 2012/05/B/NZ8/01010 and no. 2015/17/B/NZ8/02403). J.P.G.M.C. received support from grants from the Swedish Environmental Protection Agency (NV-01337-15) and the EU FP7 Marie Curie Career Integration Grant programme ('HOTSPOT' PCIG10-GA-2011-304128). B.E. was supported by the Swedish Research Council Formas (grant no. 2015-826) and Ekoklim at Stockholm University.

Published by the Royal Society. All rights reserved.

## Literatur

1. [↵](#)
  1. Creel S,
  2. Christianson D

. 2008 Relationships between direct predation and risk effects. *Trends Ecol. Evol.* 23, 194–201. ([doi:10.1016/j.tree.2007.12.004](https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.12.004))

[CrossRef](#)[Medline](#)[Web of Science](#)[Google Scholar](#)
2.
  1. Estes JA et al.

2011 Trophic downgrading of planet earth. *Science* 333, 301–306. ([doi:10.1126/science.1205106](https://doi.org/10.1126/science.1205106))

[Abstract](#)/[FREE Full Text](#)[Google Scholar](#)
3. [↵](#)
  1. Ripple WJ et al.

2014 Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343, 1241484. ([doi:10.1126/science.1241484](https://doi.org/10.1126/science.1241484))

[Abstract](#)/[FREE Full Text](#)[Google Scholar](#)
4. [↵](#)
  1. Chapron G et al.

2014 Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346, 1517–1519. ([doi:10.1126/science.1257553](https://doi.org/10.1126/science.1257553))

[Abstract](#)/[FREE Full Text](#)[Google Scholar](#)
5. [↵](#)
  1. Ray JC,
  2. Redford KH,
  3. Steneck RS,

4. Berger J

. 2005 *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Washington, DC: Island Press.

6. [↵](#)

1. Mech LD

. 2012 *Is science in danger of sanctifying the wolf?* *Biol. Conserv.* 150, 143–149. ([doi:10.1016/j.biocon.2012.03.003](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.003))

[CrossRefGoogle Scholar](#)

7. [↵](#)

1. Allen BL,  
2. Fleming PJS,  
3. Allen LR,  
4. Engeman RM,  
5. Ballard G,  
6. Leung LK-P

. 2013 *As clear as mud: a critical review of evidence for the ecological roles of Australian dingoes*. *Biol. Conserv.* 159, 158–174. ([doi:10.1016/j.biocon.2012.12.004](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.12.004))

[CrossRefWeb of ScienceGoogle Scholar](#)

8. [↵](#)

1. Dorresteijn I,  
2. Schultner J,  
3. Nimmo DG,  
4. Fischer J,  
5. Hanspach J,  
6. Kuemmerle T,  
7. Kehoe L,  
8. Ritchie EG

. 2015 *Incorporating anthropogenic effects into trophic ecology: predator–prey interactions in a human-dominated landscape*. *Proc. R. Soc. B* 282, 20151602. ([doi:10.1098/rspb.2015.1602](https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1602))

[Abstract/FREE Full TextGoogle Scholar](#)

9. [↵](#)

1. Haswell PM,  
2. Kusak J,  
3. Hayward M

. *In press*. *Large carnivore impacts are context-dependent*. *Foodwebs*. ([doi:10.1016/j.fooweb.2016.02.005](https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2016.02.005))



10. [↵](#)

1. Carter NH,
2. Linnell JDC

. 2016 *Co-adaptation is key to coexisting with large carnivores. Trends Ecol. Evol.* 31, 575–578. ([doi:10.1016/j.tree.2016.05.006](https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.05.006))

[Google Scholar](#)

11. [↵](#)

1. Trouwborst A,
2. Krofel M,
3. Linnell JDC

. 2015 *Legal implications of range expansions in a terrestrial carnivore: the case of the golden jackal (Canis aureus) in Europe. Biodivers. Conserv.* 24, 2593–2610. ([doi:10.1007/s10531-015-0948-y](https://doi.org/10.1007/s10531-015-0948-y))

[Google Scholar](#)

12. [↵](#)

1. Niedziałkowska M,
2. Jędrzejewska W,
3. Mysłajek RW,
4. Nowak S,
5. Jędrzejewska B,
6. Schmidt K

. 2006 *Environmental correlates of Eurasian lynx occurrence in Poland: large scale census and GIS mapping. Biol. Conserv.* 133, 63–69. ([doi:10.1016/j.biocon.2006.05.022](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.022))

[Google Scholar](#)

13. [↵](#)

1. Huck M,
2. Jędrzejewski W,
3. Borowik T,
4. Miłoś-Cielma M,
5. Schmidt K,
6. Jędrzejewska B,
7. Nowak S,
8. Mysłajek RW

. 2010 *Habitat suitability, corridors and dispersal barriers for large carnivores in Poland. Acta Theriol.* 55, 177–192. ([doi:10.4098/j.at.0001-7051.114.2009](https://doi.org/10.4098/j.at.0001-7051.114.2009))

[Google Scholar](#)

14. [↵](#)

1. Linnell JDC,
2. Swenson JE,
3. Andersen R

. 2001 *Predators and people: conservation of large carnivores is possible at high human densities if management policy is favourable*. *Anim. Conserv.* 4, 345–349. ([doi:10.1017/S1367943001001408](https://doi.org/10.1017/S1367943001001408))

[Google Scholar](#)

15. [↵](#)

1. Nowak S,
2. Mysłajek RW

. 2016 *Wolf recovery and population dynamics in Western Poland, 2001–2012*. *Mammal Res.* 61, 83–98. ([doi:10.1007/s13364-016-0263-3](https://doi.org/10.1007/s13364-016-0263-3))

[Google Scholar](#)

16. [↵](#)

1. Ordiz A,
2. Bischof R,
3. Swenson JE

. 2013 *Saving large carnivores, but losing the apex predator?* *Biol. Conserv.* 168, 128–133. ([doi:10.1016/j.biocon.2013.09.024](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.09.024))

[CrossRefGoogle Scholar](#)

17. [↵](#)

1. Treves A

. 2009 *Hunting for large carnivore conservation*. *J. Appl. Ecol.* 46, 1350–1356. ([doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01729.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01729.x))

[CrossRefGoogle Scholar](#)

18. [↵](#)

1. Ritchie EG,
2. Elmhagen B,
3. Glen AS,
4. Letnic M,
5. Ludwig G,
6. McDonald RA

. 2012 *Ecosystem restoration with teeth: what role for predators?* *Trends Ecol. Evol.* 27, 265–271. ([doi:10.1016/j.tree.2012.01.001](https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.01.001))

[CrossRefMedlineWeb of ScienceGoogle Scholar](#)

19. [↵](#)

1. Johnson CN,
2. Isaac JL,
3. Fisher DO

. 2007 *Rarity of a top predator triggers continent-wide collapse of mammal prey: dingoes and marsupials in Australia. Proc. R. Soc. B* 274, 341–346.  
([doi:10.1098/rspb.2006.3711](https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3711))

[Abstract/FREE Full Text](#)[Google Scholar](#)

20. [↵](#)

1. Liberg O,
2. Chapron G,
3. Wabakken P,
4. Pedersen HC,
5. Hobbs NT,
6. Sand H

. 2012 *Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. Proc. R. Soc. B* 279, 910–915.  
([doi:10.1098/rspb.2011.1275](https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1275))

[Abstract/FREE Full Text](#)[Google Scholar](#)

21. [↵](#)

1. Kaltenborn BP,
2. Brainerd SM

. 2016 *Can poaching inadvertently contribute to increased public acceptance of wolves in Scandinavia? Eur. J. Wildl. Res.* 62, 179–188.  
([doi:10.1007/s10344-016-0991-3](https://doi.org/10.1007/s10344-016-0991-3))

[Google Scholar](#)

22. [↵](#)

1. Fuller TK

. 1989 *Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. Wildl. Monogr.* 105, 3–41.

[Google Scholar](#)

23. [↵](#)

1. Soulé ME,
2. Estes JA,
3. Berger J,
4. Del Rio CM

. 2003 *Ecological effectiveness: conservation goals for interactive species*. *Conserv. Biol.* 17, 1238–1250. ([doi:10.1046/j.1523-1739.2003.01599.x](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01599.x))

[CrossRefWeb of ScienceGoogle Scholar](#)

24. [↵](#)

1. Oriol-Cotterill A,
2. Valeix M,
3. Frank LG,
4. Riginos C,
5. Macdonald DW

. 2015 *Landscapes of coexistence for terrestrial carnivores: the ecological consequences of being downgraded from ultimate to penultimate predator by humans*. *Oikos* 124, 1263–1273. ([doi:10.1111/oik.02224](https://doi.org/10.1111/oik.02224))

[CrossRefGoogle Scholar](#)

25. [↵](#)

1. Fryxell JM,
2. Mosser A,
3. Sinclair ARE,
4. Packer C

. 2007 *Group formation stabilizes predator–prey dynamics*. *Nature* 449, 1041–1043. ([doi:10.1038/nature06177](https://doi.org/10.1038/nature06177))

[CrossRefMedlineWeb of ScienceGoogle Scholar](#)

26. [↵](#)

1. Wallach AD,
2. Johnson CNJ,
3. Ritchie EG,
4. O'Neill AJ

. 2010 *Predator control promotes invasive dominated ecological states*. *Ecol. Lett.* 13, 1008–1018. ([doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01492.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01492.x))

[MedlineGoogle Scholar](#)

27. [↵](#)

1. Wallach AD,
2. Ritchie EG,
3. Read J,
4. O'Neill AJ

. 2009 *More than mere numbers: the impact of lethal control on the social stability of a top-order predator*. *PLoS ONE* 4, e6861. ([doi:10.1371/journal.pone.0006861](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006861))

[CrossRefMedlineGoogle Scholar](#)

28. [↵](#)

1. Apollonio M,
2. Andersen R,
3. Putman R

. 2010 *European ungulates and their management in the 21st century*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

29. [↵](#)

1. Milner JM,
2. Bonenfant C,
3. Mysterud A,
4. Gaillard J-M,
5. Csányi S,
6. Stenseth NC

. 2006 *Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: biological and cultural factors*. *J. Appl. Ecol.* 43, 721–734. ([doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01183.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01183.x))

[CrossRefGoogle Scholar](#)

30. [↵](#)

1. Baker PJ,
2. Harris S

. 2006 *Does culling reduce fox (*Vulpes vulpes*) density in commercial forests in Wales, UK?* *Eur. J. Wild. Res.* 52, 99–108. ([doi:10.1007/s10344-005-0018-y](https://doi.org/10.1007/s10344-005-0018-y))

[Google Scholar](#)

31. [↵](#)

1. Gervasi V et al.

2012 *Predicting the potential demographic impact of predators on their prey: a comparative analysis of two carnivore–ungulate systems in Scandinavia*. *J. Anim. Ecol.* 81, 443–454. ([doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01928.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01928.x))

[CrossRefMedlineGoogle Scholar](#)

32. [↵](#)

1. Sand H,
2. Vucetich JA,
3. Zimmermann B,
4. Wabakken P,
5. Wikenros C,
6. Pedersen HC,

7. Peterson RO,
8. Liberg O

. 2012 Assessing the influence of prey–predator ratio, prey age structure and packs size on wolf kill rates. *Oikos* 121, 1454–1463. ([doi:10.1111/j.1600-0706.2012.20082.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20082.x))

[CrossRefWeb of ScienceGoogle Scholar](#)

33. [↵](#)

1. Wright GJ,
2. Peterson RO,
3. Smith DW,
4. Lemke TO

. 2006 Selection of northern Yellowstone elk by gray wolves and hunters. *J. Wildl. Manage.* 70, 1070–1078. ([doi:10.2193/0022-541X\(2006\)70\[1070:SONYEB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[1070:SONYEB]2.0.CO;2))

[Google Scholar](#)

34. [↵](#)

1. Cromsigt JPGM et al.

. 2013 Hunting for fear: innovating management of human–wildlife conflicts. *J. Appl. Ecol.* 50, 544–549. ([doi:10.1111/1365-2664.12076](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12076))

[CrossRefGoogle Scholar](#)

35. [↵](#)

1. Wikenros C,
2. Sand H,
3. Bergström R,
4. Liberg O,
5. Chapron G

. 2015 Response of moose hunters to predation following wolf return in Sweden. *PLoS ONE* 10, e0119957. ([doi:10.1371/journal.pone.0119957](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119957))

[Google Scholar](#)

36. [↵](#)

1. Jędrzejewski W,
2. Jędrzejewska B,
3. Okarma H,
4. Schmidt K,
5. Zub K,
6. Musiani M

. 2000 Prey selection and predation by wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland. *J. Mammal.* 81, 197–212. ([doi:10.1644/1545-1542\(2000\)081<0197:PSAPBW>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081<0197:PSAPBW>2.0.CO;2))

[Abstract/FREE Full Text](#)[Google Scholar](#)

37. [↵](#)

1. Kauffman MJ,
2. Varley N,
3. Smith DW,
4. Stahler DR,
5. MacNulty DR,
6. Boyce MS

. 2007 Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator–prey system. *Ecol. Lett.* 10, 690–700. ([doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01059.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01059.x))

[CrossRef](#)[Medline](#)[Web of Science](#)[Google Scholar](#)

38. [↵](#)

1. Moreno S,
2. Delibes M,
3. Villafuerte R

. 1996 Cover is safe during the day but dangerous at night: the use of vegetation by European wild rabbits. *Can. J. Zool.* 74, 1656–1660. ([doi:10.1139/z96-183](https://doi.org/10.1139/z96-183))

[CrossRef](#)[Web of Science](#)[Google Scholar](#)

39. [↵](#)

1. Creel S,
2. Winnie J,
3. Maxwell B,
4. Hamlin K,
5. Creel M

. 2005 Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology* 86, 3387–3397. ([doi:10.1890/05-0032](https://doi.org/10.1890/05-0032))

[CrossRef](#)[Web of Science](#)[Google Scholar](#)

40. [↵](#)

1. Gervasi V,
2. Sand H,
3. Zimmermann B,
4. Mattisson J,
5. Wabakken P,
6. Linnell JDC

. 2013 *Decomposing risk: Landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates*. *Ecol. Appl.* 23, 1722–1734. ([doi:10.1890/12-1615.1](https://doi.org/10.1890/12-1615.1))

[Google Scholar](#)

41. ↵

1. Sahlén E,
2. Noell S,
3. DePerno CS,
4. Kindberg J,
5. Spong G,
6. Cromsigt JPGM

. 2016 *Phantoms of the forest: legacy risk effects of a regionally extinct large carnivore*. *Ecol. Evol.* 6, 791–799. ([doi:10.1002/ece3.1866](https://doi.org/10.1002/ece3.1866))

[Google Scholar](#)

42. ↵

1. Rogala JK,
2. Hebblewhite M,
3. Whittington J,
4. White CA,
5. Coleshill J,
6. Musiani M

. 2011 *Human activity differentially redistributes large mammals in the Canadian Rockies National Parks*. *Ecol. Soc.* 16, 16. ([doi:10.5751/ES-04251-160316](https://doi.org/10.5751/ES-04251-160316))

[Google Scholar](#)

43.

1. Theuerkauf J,
2. Jędrzejewski W,
3. Schmidt K,
4. Gula R

. 2003 *Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Białowieża Forest (Poland)*. *J. Wildl. Manage.* 67, 706–716. ([doi:10.2307/3802677](https://doi.org/10.2307/3802677))

[CrossRefWeb of ScienceGoogle Scholar](#)

44.

1. Wam HK,
2. Eldegard K,
3. Hjeljord O



. 2012 From overlooking to concealed: predator avoidance in an apex carnivore. *Eur. J. Wildl. Res.* 58, 1001–1003. ([doi:10.1007/s10344-012-0670-y](https://doi.org/10.1007/s10344-012-0670-y))

[CrossRefGoogle Scholar](#)

45.

1. Ordiz A,
2. Støen O-G,
3. Delibes M,
4. Swenson JE

. 2011 Predators or prey? Spatio-temporal discrimination of human-derived risk by brown bears. *Oecologia* 166, 59–67. ([doi:10.1007/s00442-011-1920-5](https://doi.org/10.1007/s00442-011-1920-5))

[CrossRefMedlineWeb of ScienceGoogle Scholar](#)

46.

1. Sunde P,
2. Stener SØ,
3. Kvam T

. 1998 Tolerance to humans of resting lynxes *Lynx lynx* in a hunted population. *Wildl. Biol.* 4, 177–183.

[Google Scholar](#)

47. ↵

1. Brook LA,
2. Johnson CN,
3. Ritchie EG

. 2012 Effects of predator control on behaviour of an apex predator and indirect consequences for mesopredator suppression. *J. Appl. Ecol.* 49, 1278–1286. ([doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02207.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02207.x))

[CrossRefGoogle Scholar](#)

48. ↵

1. Carter NH,
2. Shrestha BK,
3. Karki JB,
4. Pradhan NMB,
5. Liu J

. 2012 Coexistence between wildlife and humans at fine spatial scales. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 109, 15 360–15 365. ([doi:10.1073/pnas.1210490109](https://doi.org/10.1073/pnas.1210490109))

[Abstract/FREE Full TextGoogle Scholar](#)

49. [↵](#)

1. Berger J

. 2007 Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. *Biol. Lett.* 3, 620–623. ([doi:10.1098/rsbl.2007.0415](https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0415))

[Abstract/FREE Full Text](#)[Google Scholar](#)

50. [↵](#)

1. Muhly TB,  
2. Semeniuk C,  
3. Massolo A,  
4. Hickman L,  
5. Musiani M

. 2011 Human activity helps prey win the predator–prey space race. *PLoS ONE* 6, e17050. ([doi:10.1371/journal.pone.0017050](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017050))

[CrossRef](#)[Medline](#)[Google Scholar](#)

51. [↵](#)

1. Kuijper DPJ,  
2. Bubnicki JW,  
3. Churski M,  
4. Mols B,  
5. van Hooft P

. 2015 Context-dependence of risk effects: wolves and tree logs create patches of fear in an old-growth forest. *Behav. Ecol.* 26, 1558–1568. ([doi:10.1093/beheco/arv107](https://doi.org/10.1093/beheco/arv107))

[Abstract/FREE Full Text](#)[Google Scholar](#)

52. [↵](#)

1. Hebblewhite M,  
2. White CA,  
3. Nietvelt CG,  
4. McKenzie JA,  
5. Hurd TE,  
6. Fryxell JM,  
7. Bayley SE,  
8. Paquet PC

. 2005 Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology* 86, 2135–2144. ([doi:10.1890/04-1269](https://doi.org/10.1890/04-1269))

[CrossRef](#)[Web of Science](#)[Google Scholar](#)

53. [↵](#)

1. Smith JA,

2. Wang Y,
3. Wilmers CC

. 2015 *Top carnivores increase their kill rates on prey as a response to human-induced fear. Proc. R. Soc. B* 282, 20142711.  
([doi:10.1098/rspb.2014.2711](https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2711))

[Abstract/FREE Full Text](#)[Google Scholar](#)

54. [↵](#)

1. Proffitt KM,
2. Grigg JL,
3. Hamlin KL,
4. Garrott RA

. 2009 *Contrasting effects of wolves and human hunters on elk behavioral responses to predation risk. J. Wildl. Manage.* 73, 345–356.  
([doi:10.2193/2008-210](https://doi.org/10.2193/2008-210))

[Google Scholar](#)

55.

1. Tolon V,
2. Dray S,
3. Loison A,
4. Zeileis A,
5. Fischer C,
6. Baubet E

. 2009 *Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear. Can. J. Zool.* 87, 1129–1137. ([doi:10.1139/Z09-101](https://doi.org/10.1139/Z09-101))

[CrossRef](#)[Google Scholar](#)

56. [↵](#)

1. Padié S,
2. Morellet N,
3. Hewison AJM,
4. Martin J-L,
5. Bonnot N,
6. Cargnelutti B,
7. Chamaillé-Jammes S

. 2015 *Roe deer at risk: teasing apart habitat selection and landscape constraints in risk exposure at multiple scales. Oikos* 124, 1536–1546.  
([doi:10.1111/oik.02115](https://doi.org/10.1111/oik.02115))

[Google Scholar](#)

57. [↵](#)

1. Lone K,
2. Loe LE,
3. Gobakken T,
4. Linnell JDC,
5. Odden J,
6. Remmen J,
7. Mysterud A

. 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. ([doi:10.1111/j.1600-0706.2013.00938.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00938.x))

[CrossRefWeb of ScienceGoogle Scholar](#)

58. [↵](#)

1. Sönnichsen L,
2. Bokje M,
3. Marchal J,
4. Hofer H,
5. Jędrzejewska B,
6. Kramer-Schadt S,
7. Ortmann S

. 2013 *Behavioural responses of European roe deer to temporal variation in predation risk*. *Ethology* 119, 233–243. ([doi:10.1111/eth.12057](https://doi.org/10.1111/eth.12057))

[CrossRefGoogle Scholar](#)

59. [↵](#)

1. Lone K,
2. Loe LE,
3. Meisingset EL,
4. Stamnes I,
5. Mysterud A

. 2015 *An adaptive behavioural response to hunting: surviving male red deer shift habitat at the onset of the hunting season*. *Anim. Behav.* 102, 127–138. ([doi:10.1016/j.anbehav.2015.01.012](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.01.012))

[CrossRefGoogle Scholar](#)

60. [↵](#)

1. Ciuti S,
2. Northrup JM,
3. Muhly TB,
4. Simi S,
5. Musiani M,
6. Pitt JA,
7. Boyce MS

. 2012 *Effects of humans on behaviour of wildlife exceed those of natural predators in a landscape of fear*. *PLoS ONE* 7, e50611. ([doi:10.1371/journal.pone.0050611](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050611))

[CrossRef](#)[Medline](#)[Google Scholar](#)

61. [↵](#)

1. Berger J,
2. Swenson JE,
3. Persson IL

. 2001 *Recolonizing carnivores and naive prey: conservation lessons from Pleistocene extinctions*. *Science* 291, 1036–1039. ([doi:10.1126/science.1056466](https://doi.org/10.1126/science.1056466))

[Abstract](#)/[FREE Full Text](#)[Google Scholar](#)

62. [↵](#)

1. Sand H,
2. Wikenros C,
3. Wabakken P,
4. Liberg O

. 2006 *Cross-continental differences in patterns of predation: will naive moose in Scandinavia ever learn?* *Proc. R. Soc. B* 273, 1421–1427. ([doi:10.1098/rspb.2005.3447](https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3447))

[Abstract](#)/[FREE Full Text](#)[Google Scholar](#)

63. [↵](#)

1. Nicholson KL,
2. Milleret C,
3. Månsson J,
4. Sand H

. 2014 *Testing the risk of predation hypothesis: the influence of recolonizing wolves on habitat use by moose*. *Oecologia* 176, 69–80. ([doi:10.1007/s00442-014-3004-9](https://doi.org/10.1007/s00442-014-3004-9))

[Google Scholar](#)

64. [↵](#)

1. Ciuti S,
2. Muhly TB,
3. Paton DG,
4. McDevitt AD,
5. Musiani M,
6. Boyce MS

. 2012 Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear. *Proc. R. Soc. B* 279, 4407–4416. ([doi:10.1098/rspb.2012.1483](https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1483))

[Abstract/FREE Full Text](#)[Google Scholar](#)

65. [↵](#)

1. Li C,
2. Yang X,
3. Ding Y,
4. Zhang L,
5. Fang H,
6. Tang S,
7. Jiang Z

. 2011 Do Père David's deer lose memories of their ancestral predators? *PLoS ONE* 6, e23623. ([doi:10.1371/journal.pone.0023623](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023623))

[Medline](#)[Google Scholar](#)

66. [↵](#)

1. Chamaillé-Jammes S,
2. Malcuit H,
3. Le Saout S,
4. Martin J-L

. 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. ([doi:10.1007/s00442-013-2843-0](https://doi.org/10.1007/s00442-013-2843-0))

[Google Scholar](#)

67. [↵](#)

1. Carthey AJR,
2. Banks PB

. 2016 Naiveté is not forever: responses of a vulnerable native rodent to its long term alien predators. *Oikos* 125, 918–926. ([doi:10.1111/oik.02723](https://doi.org/10.1111/oik.02723))

[Google Scholar](#)

68. [↵](#)

1. Oro D,
2. Genovart M,
3. Tavecchia G,
4. Fowler MS,
5. Martínez-Abraín A

. 2013 Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecol. Lett.* 16, 1501–1514. ([doi:10.1111/ele.12187](https://doi.org/10.1111/ele.12187))

[CrossRefMedlineGoogle Scholar](#)

69. [↵](#)

1. Newsome TM,
2. Dellinger JA,
3. Pavey CR,
4. Ripple WJ,
5. Shores CR,
6. Wirsing AJ,
7. Dickman CR

. 2015 *The ecological effects of providing resource subsidies to predators.* *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 1–11. ([doi:10.1111/geb.12236](https://doi.org/10.1111/geb.12236))

[Google Scholar](#)

70. [↵](#)

1. Kuijper DPJ,
2. Cromsigt JPGM,
3. Churski M,
4. Adam B,
5. Jędrzejewska B,
6. Jędrzejewski W

. 2009 *Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest?* *For. Ecol. Manage.* 258, 1528–1535. ([doi:10.1016/j.foreco.2009.07.010](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.010))

[CrossRefGoogle Scholar](#)

71. [↵](#)

1. Jędrzejewska B,
2. Okarma H,
3. Jędrzejewski W,
4. Miłkowski L

. 1994 *Effects of exploitation and protection on forest structure, ungulate density and wolf predation in Białowieża Primeval Forest, Poland.* *J. Appl. Ecol.* 31, 664–676. ([doi:10.2307/2404157](https://doi.org/10.2307/2404157))

[Google Scholar](#)

72. [↵](#)

1. Muhly TB,
2. Hebblewhite M,
3. Paton D,
4. Pitt JA,
5. Boyce MS,
6. Musiani M

. 2013 Humans strengthen bottom-up effects and weaken trophic cascades in a terrestrial food web. *PLoS ONE* 8, e64311. ([doi:10.1371/journal.pone.0064311](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064311))

[Google Scholar](#)

73. [↵](#)

1. Côté SD,
2. Rooney TP,
3. Tremblay J-P,
4. Dussault C,
5. Waller DM

. 2004 Ecological impacts of deer overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 113–147. ([doi:10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105725](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105725))

[CrossRefWeb of ScienceGoogle Scholar](#)

74. [↵](#)

1. Serrouya R,
2. McLellan BN,
3. Boutin S,
4. Seip DR,
5. Scott EN

. 2011 Developing a population target for an overabundant ungulate for ecosystem restoration. *J. Appl. Ecol.* 48, 935–942. ([doi:10.1111/j.1365-2664.2011.01998.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.01998.x))

[Google Scholar](#)

75. [↵](#)

1. Torres RT,
2. Silva N,
3. Brotas G,
4. Fonseca C

. 2015 To eat or not to eat? The diet of the endangered Iberian wolf (*Canis lupus signatus*) in a human-dominated landscape in Central Portugal. *PLoS ONE* 10, e0129379. ([doi:10.1371/journal.pone.0129379](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129379))

[Google Scholar](#)

76. [↵](#)

1. Mateo-Tomas P,
2. Olea PP,
3. Moleon M,
4. Vicente J,
5. Botella F,
6. Selva N,



7. Viñuela J,
8. Sánchez-Zapata JA

. 2015 *From regional to global patterns in vertebrate scavenger communities subsidized by big game hunting. Divers. Distrib.* 21, 913–924. ([doi:10.1111/ddi.12330](https://doi.org/10.1111/ddi.12330))

[CrossRefGoogle Scholar](#)

77. [↵](#)

1. Messier F

. 1994 *Ungulate population models with predation: a case study with the north American moose. Ecology* 75, 478–488. ([doi:10.2307/1939551](https://doi.org/10.2307/1939551))

[CrossRefWeb of ScienceGoogle Scholar](#)

78. [↵](#)

1. Melis C et al.

. 2009 *Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, Capreolus capreolus, population density across Europe. Glob. Ecol. Biogeogr.* 18, 724–734. ([doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00480.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00480.x))

[Google Scholar](#)

79. [↵](#)

1. Newsome TM,
2. Ballard G-A,
3. Fleming PJS,
4. van de Ven R,
5. Story GL,
6. Dickman CR

. 2014 *Human-resource subsidies alter the dietary preferences of a mammalian top predator. Oecologia* 175, 139–150. ([doi:10.1007/s00442-014-2889-7](https://doi.org/10.1007/s00442-014-2889-7))

[MedlineGoogle Scholar](#)

80. [↵](#)

1. Laundré JW,
2. Hernández L,
3. Altendorf KB

. 2001 *Wolves, elk, and bison: reestablishing the 'landscape of fear' in Yellowstone National Park, USA. Can. J. Zool.* 79, 1401–1409. ([doi:10.1139/z01-094](https://doi.org/10.1139/z01-094))

[CrossRefWeb of ScienceGoogle Scholar](#)

81. [↵](#)

1. Kuijper DPJ,
2. Verwijmeren M,
3. Churski M,
4. Zbyryt A,
5. Schmidt K,
6. Jędrzejewska B,
7. Smit C

. 2014 What cues do ungulates use to assess predation risk in dense temperate forests? *PLoS ONE* 9, e84607. ([doi:10.1371/journal.pone.0084607](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084607))

[CrossRef](#)[Medline](#)[Google Scholar](#)

82. [↵](#)

1. Kuijper DPJ,
2. de Kleine C,
3. Churski M,
4. van Hooft P,
5. Bubnicki J,
6. Jędrzejewska B

. 2013 Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography* 36, 1263–1275. ([doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00266.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00266.x))

[CrossRef](#)[Google Scholar](#)

83. [↵](#)

*Wildlife Conservation Society and Center for International Earth Science Information Network. 2005 Last of the Wild project: Global Human Footprint dataset. See <http://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/wildareas-v2-human-footprint-geographic>. ([doi:10.7927/H4M61H5F](https://doi.org/10.7927/H4M61H5F))*

84. [↵](#)

1. Imhoff ML,
2. Bounoua L,
3. Ricketts T,
4. Loucks C,
5. Harriss R,
6. Lawrence WT

. 2004 HANPP collection: global patterns in net primary productivity. Palisades, NY: NASA Socioeconomic Data and Applications Center.

85. [↵](#)

1. Elmhagen B,
2. Ludwig G,
3. Rushton SP,

4. Helle P,
5. Lindén H

. 2010 *Top predators, mesopredators and their prey: interference ecosystems along bioclimatic productivity gradients*. *J. Anim. Ecol.* 79, 785–794. ([doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01678.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01678.x))

[MedlineGoogle Scholar](#)

86. ↵

1. Gagné C,
2. Mainguy J,
3. Fortin D

. 2016 *The impact of forest harvesting on caribou–moose–wolf interactions decreases along a latitudinal gradient*. *Biol. Conserv.* 197, 215–222. ([doi:10.1016/j.biocon.2016.03.015](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.015))

[Google Scholar](#)

87. ↵

1. Basille M,
2. Herfindal I,
3. Santin-Janin H,
4. Linnell JDC,
5. Odden J,
6. Andersen R,
7. Arild Høgda K,
8. Gaillard J-M

. 2009 *What shapes Eurasian lynx distribution in human dominated landscapes: selecting prey or avoiding people?* *Ecography* 32, 683–691. ([doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05712.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05712.x))

[CrossRefWeb of ScienceGoogle Scholar](#)

88. ↵

1. Ford AT,
2. Goheen JR

. 2015 *Trophic cascades by large carnivores: a case for strong inference and mechanism*. *Trends Ecol. Evol.* 30, 725–735. ([doi:10.1016/j.tree.2015.09.012](https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.012))

[Google Scholar](#)

89. ↵

1. Williams CK,
2. Ericsson G,
3. Heberlein TA

. 2002 A quantitative summary of attitudes toward wolves and their reintroduction. *Wildl. Soc. Bull.* 30, 575–584.

[Google Scholar](#)

90. [↵](#)

1. Gangaas KE,
2. Kaltenborn BP,
3. Andreassen HP

. 2013 Geo-spatial aspects of acceptance of illegal hunting of large carnivores in Scandinavia. *PLoS ONE* 8, e68849. ([doi:10.1371/journal.pone.0068849](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068849))

[CrossRef](#)[Medline](#)[Google Scholar](#)

91. [↵](#)

1. Chapron G,
2. Treves A

. 2016 Blood does not buy goodwill: allowing culling increases poaching of a large carnivore. *Proc. R. Soc. B* 283, 20152939. ([doi:10.1098/rspb.2015.2939](https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2939))

**26 October 2016, Volume 283, issue 1841**

Übersetzung ins Deutsche: Eva Nessenius, Dezember 2016