



*over
de
evolutie
van
walging*



PJ Grimm



Copyright © PJ Grimm

www.pjgrimm.nl

Geschreven: periode 2009-2012

Versie 2025

Titel: Over de evolutie van walging

Auteur: PJ Grimm

ISBN: 9789465203027

DOI (versie 2023): doi.org/10.17026/dans-238-qxsj

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar worden gemaakt door middel van druk, fotokopie, geluidsband, elektronisch of op welke wijze dan ook, zonder schriftelijke toestemming van de auteur.

Over de methode

Het literatuuronderzoek van dit boek is – tenzij naar complete boeken wordt verwezen – verricht via google scholar en met een universiteitsaccount om vrij toegang te krijgen tot publicaties (met dank aan R. Lievers). Ik heb getracht om vrijwel alles in dit boek te staven met wetenschappelijke publicaties; zie de noten & bibliografie.

Over de afbeeldingen op de cover

Van links naar rechts: geacteerde expressie; reactie van gorilla op besmeuring met regen; reactie van een resusmakaak op sterke drank; reactie van een tamme rat op bitter.

‘Dat wat de Tao genoemd wordt, waar vind ik het?’

Zhuang Zi antwoordde: ‘Er is geen plek waar het niet is.’

‘Maar geef me een specifiek voorbeeld.’

‘In deze mier,’ zei Zhuang Zi.

‘Is dat zijn laagste vorm?’

‘In dit gierst,’ zei Zhuang Zi.

‘Kunt u een nog lagere vorm aanwijzen?’

‘In dit alledaagse aardewerk,’ zei Zhuang Zi.

‘Dat moet zijn laagste vorm zijn!’

‘Je vindt het ook in shit en pis,’ zei Zhuang Zi.

(...) u schiet mis met uw vragen.

(...) Niets is zonder Tao.

The Book of Chuang Tzu, chapter The shores of the Dark Waters

Inhoud

1.	Walging & smetvrees – ontogenie & fylogenie	p.7
2.	Biohazard	p.17
3.	Zindelijkheid & hygiëne	p.21
4.	Barrières	p.27
5.	Nutriënten	p.37
6.	Bij de mensapen	p.45
7.1.	Vlees	p.51
7.2.	Het taboe & de zwakke schakel	p.61
7.3.	De weerstand van de kok	p.69
8.1.	De australopiths	p.75
8.2.	<i>Homo</i> , proloog	p.81
8.3.	<i>Homo</i> , epiloog	p.85
	Noten	p.91
	Bibliografie	p.103

Hoofdstuk 1 Walging & smetvrees – ontogenie & fylogenie

Ontogenie = het ontwikkelingstraject van het individu

Fylogenie = de evolutionaire ontwikkeling van de species¹

In alle menselijke culturen bestaat een afkeer voor uitwerpselen, net als zelfreiniging na het doen van de behoefte (met steen, zand, sneeuw, stok, bladeren, borstel, papier, water...) en in vrijwel elke cultuur is het normaal om niet de behoefte te doen waar het sociale leven plaatsvindt. De oude Romeinen waagden zich naast elkaar in één sanitair, maar een dergelijk gebruik wijst natuurlijk eerder op minder preutsheid bij de daad dan op een gebrek aan afkeer. In streken in Vietnam en andere landen met traditionele rijstbouw worden menselijke uitwerpselen gebruikt voor de bemesting van de rijstvelden; toch gebeurt dit niet zonder hygiënische maatregelen, zoals de vermenging van de materie met as en kalkpoeder om het meer basisch te maken, het dragen van handschoenen en beperking van het gebruik. Ook bij de toepassing van dierlijke mest (bijvoorbeeld als bouw materiaal) komt afkeer kijken, vooral voor overbodige besmeuring en de stank. In het curieuze *The Scatologic Rites of All Nations* (1891) staan jaarlijkse rituelen beschreven waarbij bedwelmde Indianen zichzelf om magische redenen besmeurden met urine, uitwerpselen en andere smerigheden, en ervan dronken en aten; deze rituelen waren emotioneel zeer beladen en er werd soms bij gekokhalsd.²⁻⁴

Afkeer en hygiëne zijn natuurlijk niet vanaf de geboorte meteen volledig aanwezig. Kinderen worden pas in hun derde of vierde jaar zindelijk, een proces dat behalve door ouderlijke begeleiding bemiddeld wordt door fysieke aanpassingen, zoals controle over de sluitspieren en het kunnen voorvoelen van de ontlasting. Sigmund Freud kende kinderen van drie jaar oud een ‘anale fase’ toe waarin uitwerpselen gaan fascineren, wat er in feite op neerkomt dat ze sterker gaan prikkelen. Rond het derde levensjaar wordt bovendien de infantiele smaak voor slapstickhumor verrijkt met plas- en poepgrappen. Voor wat het waard is, de psychoanalyticus Sándor Ferenczi heeft de aversie voor modder, aarde en andere papperige substanties, die in dezelfde periode opduikt, in verband gebracht met de ontogenie van de afkeer voor uitwerpselen (besmeuring met zulk soort materiaal). Bij één experiment kregen kinderen van 16 maanden tot 5 jaar oud een sprinkhaan voorgeschoteld, een gedroogd visje met ogen en al, en ook een hondendrol gemaakt van pindakaas en stinkkaas. Iets meer dan de helft van de kinderen jonger dan twee waagde zich aan dat laatste en de vis, terwijl slechts één derde de sprinkhaan

kon waarderen, maar bij kinderen vanaf de twee jaar nam de aversie voor het ‘pinda- en smeerkaas’-ding sterk toe.⁵⁻¹⁰

Heel jonge kinderen vinden het niet erg om van de grond te eten. Op een relatief welgestelde plek in India zag ik eens een peuter een snoepje oprapen dat op de smerigst denkbare straat lag en net was voorgeproefd door een straathond. Aan de andere kant zag ik eens een meisje van drie een koekje afkeuren waaraan zand kleefde nadat het in de zandbak was gevallen. Veel kinderen zijn rond het derde levensjaar in staat een glas met drinken voor ‘niet meer goed’ te houden wanneer er een kakkerlak in heeft gezeten, zelfs als het insect eruit is gehaald. Besmeuring of contact met vieze (of enge) zaken weet dus al vroeg in de ontwikkeling iets dat net nog goed was grondig te verpesten.¹¹

Baby’s vertonen al expressies van walging, maar in eerste instantie alleen als reactie op onaangename smaken, met name de bittere en zure, of op andere onaangename prikkelingen in de mond, een haarlok bijvoorbeeld, of als reactie op bepaalde geuren, inclusief de stank van uitwerpselen. Daarnaast is het jonge kinderen eigen om geen non-voedsel zoals papier en zand op het dieet te zetten en hetzelfde geldt voor scherpe voorwerpen, levende wezens en enge dieren (misschien de sprinkhaan uit het experiment). Natuurlijk proberen ze wel het nodige uit en gebruiken ze (net als puppy’s) hun mond om alles dat los en vast zit te onderzoeken. Peuters leren verder van de walgingsexpressies van ouders of van ander protest of iets eetbaar is of niet. Dit hoeft niet te betekenen dat ze dan zelf al walging ervaren bij de zaken die hun rolmodellen afkeuren, ook al leren ze er het woordje ‘bah’ bij zeggen: een woordje is geen volwaardige emotionele reactie; wat dat betreft zijn non-verbale signalen betere indicators.¹²⁻¹⁶

We vinden parallellen bij andere dieren dan de mens. Vrijwel alle soorten zijn in staat onderscheid te maken tussen het eetbare en oneetbare (zelfs bijvoorbeeld planten en microben doen dit), om non-voedsel uit te stoten of bij verzadiging voedsel af te wijzen. De ‘gaapexpressie’ van walging (gekenmerkt door een open mond/bek en soms een uitgestoken tong) laat zich waarnemen bij tal van zoogdieren, waaronder primaten, knaagdieren, konijnen, coyotes, wolven en katten; kippen kleppen met de snavel en schudden net als zoogdieren met de kop. Dieren kunnen verder gruwen van allerlei geuren en veel soorten vertonen een afkeer voor meststanken en voor signalen van voedselbederf. (Een ander type expressie van walging dan de ‘gaap’ wordt gekenmerkt door een opgetrokken neus, wie weet als bescherming tegen schadelijke moleculen of ‘airborne’ ziektekiemen uit de bronnen van stank). Koeien weigeren

Risico's van uitwerpselen voor ongewervelde dieren[†]	
Gezondheid	Honingbijen kunnen sporen van de pathogene Nosemaschimmel oplopen via hun afval. Bij bladsnijmieren kunnen in feces aanwezige ziektekiemen & fungi de schimmelmonocultuur bedreigen die ze onderhouden.
Roofdieren	Sluipwespen vinden de rups <i>Epargyreus clarus</i> makkelijker in de buurt van zijn afval; reden voor de rups om het weg te slingeren.
Ruimtetekort	Ruimtetekort doet zich voor bij bladmineerders die in de nerven van bladeren leven.
Verstrikking en verstikking	Bladluizen en andere dieren die van plantensappen leven, scheiden een kleverige honingdauw af, met name verraderlijk voor de jonge nimfen.

voer dat is gemengd met uitwerpselen en grazen niet waar deze liggen.¹⁷⁻²¹

Eén van de redenen voor migratie bij het rendier is de hoeveelheid mest in het veld. Veel reptiel-, vogel- en zoogdiersoorten proberen hun nest vrij te houden van hun lichaamsafval. Katten begraven hun zaakje en o.a. wasberen, dassen, maki's, tapirs, verschillende skinken en gekko's defeceren op vaste plekken buiten hun nest (latrines).²²⁻²⁶

Alligators doen hun behoeften bij voorkeur niet in het water waarin ze jagen, maar op een hoge en droge plek. Bij de piratenbaars bevindt de anus zich verder naar voren dan bij andere vissen, vermoedelijk omdat de vis dan zijn afval kan lozen zonder het veilige nest te verlaten.²⁷⁻²⁸

Nesthygiëne is ook ongewervelde dieren eigen, met name soorten die in één vaste ruimte leven (zoals een bladnerf), die zich met vloeistoffen voeden (wat een volumineuze en kleverige afscheiding oplevert) of die in grote maatschappijen leven. Verschillende eusociale insecten dumpen hun feces buiten het nest of in een speciale kamer; bij meerdere bijensoorten houden de larven de boel binnen tot ze hun laatste ontwikkelingsstadium bereiken; de reuzenhoningbij houdt speciale gemeenschappelijke vluchten waarbij het regent van de uitwerpselen; blad-snijmieren kenner werkers die gespecialiseerd zijn in het opruimen van mierenmest (en bij de miersoort *Atta cephalotes* bestaat er agressie richting de vuilnismannen); bij sociale bladluizen (althans de soort *Pemphigus spyrothecae*) doen soldaten dit werk. Sociale spinmijten laten zich met deze eusociale insecten vergelijken: deze spinachtigen doen hun behoeften meestal op één vaste plek in het nest.²⁹⁻³⁴

Komt hygiëne voor bij ongewervelde dieren met een primitiever zenuwstelsel? Elke strandwandelaar kent de zandlussen die zeepieten (zoals de *Arenicola marina*) automatisch naar het oppervlak werken na een complex filterproces in hun lichaam. Heet dit hygiëne?³⁵

Sommige zoogdieren reinigen zich met de tong, maar dit is niet de enige strategie. Katten schudden zich soms schoon na het ontlasten en honden kunnen overgaan tot 'sleetje rijden'. Er zijn chimpanseemoeders geobserveerd die het achterste van hun kind of hun eigen besmeurde vacht schoonveegden met bladeren, kinderen die dit bij hun moeder deden en mannen bij vrouwen (voor de paring). Toch doen chimpansees nu en dan aan coprofagie en eens zag ik in de zoo van Arnhem een chimpansee iets uit het achterste van een groepsgenoot trekken, ondanks dat besmeuring normaal afkeer oproept. Eén bron beschrijft bonobo's die hun handen schoonveegden na het inspecteren of eten van het eigen materiaal. Bij honden komt het rollen in- en het opeten van de eigen feces of die van soortgenoten en andere dieren best vaak voor (bij één onderzoek vertoonde bijna de helft van de 517 honden met

gedragsproblemen coprofagie); bovendien houden teefjes hun nest schoon door het afval van hun pups te verorberen en pups kunnen dit gedrag navolgen. Ook katten en bijvoorbeeld ijsberen eten de feces van hun nestafhankelijke jongen op, ondanks dat coprofagie bij deze dieren in iedere andere context abnormaal is. Allerlei zangvogels houden tegelijkertijd hun maag gevuld als hun nest schoon door de rommel van hun jongen te verorberen in plaats van hun ‘fecale zakken’ te dumpen (wat de meeste vogels doen).³⁶⁻⁴⁴

Bij honden is aangetoond dat het speeksel schadelijk is voor notoire fecesbacteriën, zoals *Escherichia coli* en *Streptococcus canis*. Bij vrijwel alle dieren werkt speeksel als een barrière tegen ziektekiemen dankzij de aanwezigheid van immuuncellen en van agressieve enzymen en proteïnen/peptiden.⁴⁵⁻⁴⁷

Besmeuring, besmetting & smetvrees

Een cruciaal verschil tussen walging bij mensen en bij andere dieren ontstaat pas rond ons derde levensjaar met het opduiken van het besmettingsconcept. De meeste dieren vertonen afkeer en hygiëne bij een besmeuring in het hier & nu, bijvoorbeeld iets kleverigs in de vacht. Mensen reageren ook op besmeuring die in het hier & nu onzichtbaar is, niet voelbaar, niet ruikbaar en smaakloos – noem dit besmetting (of negatieve besmetting, in contrast met de heilzame positieve besmetting die wordt ervaren na het aanraken van bijvoorbeeld een idool of relikwieën).⁴⁸

Kinderen van drie jaar oud kunnen al een glas met drinken afkeuren nadat er een kakkerlak in heeft gezeten. Kinderen van een half jaar jonger weten dat beschimmeld brood niet goed is, ook nadat de schimmel is gecamoufleerd. Daarnaast begrijpen kinderen van rond de drie dat besmetting van voedsel of van het lichaam, veroorzaakt door contact met een verdacht voorwerp, ongedaan kan worden gemaakt met water of zeep.⁴⁹⁻⁵¹

De perceptie van besmetting wordt consequenter met het ouder worden en is breed aanwezig bij kinderen van zeven à acht jaar. Bovendien is de perceptie op die leeftijd rationeler: in één proef vonden oudere kinderen de nabijheid van lichaamsafval of gif een bedreiging voor hun voedsel en die van een smaakstof als zout niet, terwijl kinderen van vier aan al die zaken haast hetzelfde besmettingsgevaar toekenden. Ook zijn weinig drie jaar oude kinderen in staat te begrijpen hoe besmetting in facto werkt, via onzichtbare deeltjes of microben; later, vooral vanaf de zeven jaar, zijn deze abstracte zaken beter te behappen en kunnen kinderen de kennis gebruiken bij het inschatten van risico's en hoe die te vermijden. Kennis over hoe microben en giften zich verspreiden en ziek maken, is niet noodzakelijk voor het ervaren van besmettingsgevaar of er per se van invloed op, want kinderen met of zonder die kennis reageren

gemiddeld hetzelfde op allerlei walgelijke zaken en besmettingshaarden. Misschien is het eerder andersom: ons gevoel voor besmetting helpt ons te begrijpen hoe ziektekiemen en toxines functioneren. De perceptie van besmetting lijkt kortom niet aangeleerd en geen product van de rationaliteit, maar is intuïtief en enigszins buigbaar. Dit zien we terug in de antropologische literatuur van magische en medicinale gebruiken bij ‘primitieve’ volken die, naast op ervaring, eerder gebaseerd zijn op een intuïtief concept van besmetting, zowel goed- als kwaadaardig, dan op enig medisch inzicht.⁵²⁻⁵⁶

De ontwikkeling van obsessieve-compulsieve smetvrees vertoont parallellen met het bovenstaande. De obsessie bestaat bij deze stoornis uit de angst voor besmeuring en besmetting, terwijl het compulsieve gedrag uit rituelen bestaat die de besmetting moeten tegengaan of wegwassen en de angst op die manier wegnemen. Wanneer obsessieve-compulsieve smetvrees vóór de adolescentie opduikt, gebeurt dit bijna altijd rond het elfde en twaalfde levensjaar, maar incidenteel al op de leeftijd van drie. Patiënten jonger dan zes lijken doorgaans last te hebben van de compulsieve kant van de stoornis – excessief wassen vanwege een onprettig gevoel – terwijl het obsessieve malen pas later het leven steeds meer verzuurt.⁵⁷⁻⁶⁰

Besmetting doet denken aan associatie en aan conditionering. Neem dit voorbeeld: hondenaafval wordt in contact gebracht met een drinkglas; vervolgens wordt het glas gesteriliseerd en aan proefpersonen gevraagd of zij het nog durven te gebruiken, waarop het antwoord hopelijk ‘nee’ is. Associatie betekent niets anders dan dat het glas door het contact voortaan doet denken aan de besmettingshaard. Conditionering zou betekenen dat het glas door de associatie nu zelf walging opwekt. Er bestaat een duidelijk verschil tussen besmetting, gewone associatie en emotionele conditionering. Ten eerste onderscheidt (negatieve) besmetting zich van gewone associatie – en overlapt met conditionering – door in dienst te staan van een specifiek emotionele systeem, namelijk walging, met hygiënisch gedrag als gevolg. Ten tweede onderscheidt besmetting zich van emotionele conditionering doordat besmetting gemakkelijk en direct van het ene op het andere voorwerp overgaat en hoewel dit effect bij normale mensen met elke overdracht zwakker wordt, blijven mensen met obsessieve-compulsieve smetvrees zich emotioneel fixeren zodat ze zelfs na twaalf overdrachten nog even sterk kunnen walgen van elk aangetaste voorwerp...⁶¹

Een voorwerp hoeft niet besmet te blijven en besmetting hoeft niet veralgemeniseerd te worden. De hand schudden van iemand die er net onsmakelijke handelingen mee heeft verricht,

zal een gevoel van verontreiniging opleveren, maar hoeft er niet meteen voor te zorgen dat het schudden van de hand dagen later of na het wassen ervan – laat staan het schudden van handen in het algemeen – sterk vermeden wordt. Toch is er wel ruimte voor veralgemenisering en sommige zaken kunnen, hoeveel tijd en wasbeurten er ook overheen gaan, besmettelijk blijven: denk bijvoorbeeld aan een shirt dat eens gedragen werd door een massamoordenaar (moraliteit rekruteert walging, net als andersom). In de moslimwereld, delen van Afrika en Azië is het taboe om bij het eten of het aangeven van dingen de linkerhand te gebruiken, want dit deel van het lichaam wordt geassocieerd met onreine handelingen, lees: de zelfreiniging na het doen van de behoefte en het maakt niet uit of je die ‘methode van’ wel of niet deelt. Voeten, schoenen en sandalen kunnen eveneens als onrein gelden, want die zijn bestemd voor contact met de vuile grond, en schoeisel dat eens is besmeurd met vuiligheid blijft daarom bruikbaar, eerder dan een besmeurd glas dat bestemd is voor de mond.⁶²

Elke veralgemenisering staat met cognitieve ondersteuning en kan vallen met cognitieve ontkrachting: de viezigheid van de linkerhand wordt bevestigd door de wetenschap dat deze hand gereserveerd is voor onreine handelingen, dus in het algemeen niet vertrouwd kan worden; een hand daarentegen die incidenteel bevuild raakt, verder hopelijk vaak genoeg wordt gewassen, tegelijkertijd bestemd is voor reine handelingen, herbergt geen ernstig pathogeen gevaar, dus de walging blijft beperkt.

Nog een speculatief voorbeeld: in het algemeen zijn wc-randen vies, want kans is dat ze besmeurd zijn met gorigheid, zodat een willekeurige wc-rand vastpakken erg onplezierig uitpakt; aan de andere kant is het makkelijk om geen walging te voelen bij het vastpakken van de rand van een gloednieuwe pot in een winkel; makkelijker ook dan het vastpakken van een grondig schoongemaakte rand, maar met een geschiedenis van onrein contact...

Voor angst geldt dat fobieën vaak aanleiding geven tot irrationele ideeën (‘spinnen zijn erop uit om mensen aan te vallen’) en dat het nuanceren van zulke sterke vrees moeilijk is (anders bestond therapie niet). Als dit ook voor walging opgaat, kan het zo zijn dat erg walgelijke en stressvolle besmettingen immuun zijn voor sterilisatie: door de kracht van de emotie staan de herinnering aan de besmetting en de smetvrees sterker dan de emotieregulatie, in andere woorden: de limbische hersengebieden achter de emotie laten zich niet onderdrukken door de mediale prefrontaalcortex die roept: ‘hee! dit glas is weer 100% steriel!’.⁶³⁻⁶⁴

Samengevat

Het menselijk walgingsstelsel ondergaat een groeiproces dat stap voor stap verloopt en vanaf het derde jaar een unieke wending neemt met het opbloeien van het besmettingsconcept en later, met het aflopen van de eerste tien levensjaren, de morele circuits, wat ik onderbelicht heb gelaten. Dit zijn fenomenen die bij andere dieren niet of lang niet zo uitgesproken aanwezig zijn.

Eén wat onsmakelijke, maar toch fascinerende vraag die we kunnen stellen om te achterhalen waarom ons walgingsstelsel bijzonder werd, is bijvoorbeeld waarom we consequenter en breder van uitwerpselen walgen dan veel andere dieren doen. In andere woorden, waarom zijn andere dieren vaak zoveel viezer? De basale functie van walging – één die weerspiegeld wordt door de prikkels die de emotie van oudsher opwekken, en door hoe de emotie zich uit, onder andere binnen het onderliggende neurale, fysiologische en immunologische apparaat – is het weren van pathogene gevaren. Lichaamsafval is een belangrijke bron van zulke gevaren, dus kan een factor van invloed zijn geweest in de evolutie van de emotie. Het beantwoorden van de malle vraag zal, zo zullen we zien, de aandacht vanzelf voeren naar een aantal van de andere stimuli van walging en een aantal opmerkelijke events in de ontstaansgeschiedenis van onze eigen species (zie met name de hoofdstukken 7 en 8).⁶⁵

Over de functie van walging[‡]

De viscerale sensaties van walging (en, zo oogt en klinkt het, ook de primitiefste expressie en vocalisaties) staan allesbehalve ver van die bij misselijkheid, kokhalzen en braken; bovendien kunnen stimuli van walging deze verdedigingsreacties uitlokken. Verder helpt ziekte bij het conditioneren van de walgingsreactie en stimuli van walging wekken weer immunoreacties op. Bij heel veel dieren wekken (te) bittere smaken primitieve reacties van walging op; bitterreceptoren zijn oud als het dierlijk leven en buiten de mondholte ook aanwezig in het brein, de longen, het hart, het maag-darmstelsel, de urinewegen en het genitale traject; dit allemaal om pathogene indringers en toxines – al met al infectiegevaar – te detecteren (en bij fruitvliegen is zelfs vastgesteld dat de receptoren van invloed zijn op seksuele interesse, een vorm van interesse die bij ons sterk door walging getemperd wordt of juist die emotie sterk weet te temperen).

Bij gewervelde dieren zijn de hersencentra die bij de genoemde verdedigingsreacties

betrokken zijn en die samenwerken met het immuunsysteem, zoals de insula en de solitaire nucleus, ook erg actief bij walging.

In elk geval de insula is eveneens actief bij de repulsie voor mensen en onaangenaam gedrag, wat als het ware een sociale (vaak lompe en soms misplaatste) immunreactie is, en één waarbij we als expressie in elk geval de bovenlip optrekken (iets dat mensapen onbekend lijkt, terwijl zij zo nauw aan ons verwant zijn dat ze er wel de gezichtspieren voor hebben).

Hoofdstuk 2 Biohazard

‘Hoewel zeldzaam binnen de menselijke populatie in haar geheel, komt coprofagie voor bij ernstig zwakbegaafde mensen en mensen in een diepe staat van psychose. Binnen deze groep is coprofagie niet zeldzaam (...), maar zeker ongezond. Coprofagie is in verband gebracht met chronische infecties door darmparasieten, niet zelden associeerbaar met diarree en vermagering (...), en altijd is er de dreiging van de mogelijke verspreiding van het Hepatitis A virus (...). Dit probleem is met name gevaarlijk voor individuen die naar feces zoeken waar ze maar gevonden kunnen worden.’

Uit: Bugle en Rubin, (1993). Effects of a nutritional supplement on coprophagia: A study of three cases. *Research in Developmental Disabilities* 14(6), 445-456.

De uitwerpselen van dieren zijn een bron van ziektekiemen, van parasieten en van toxische substanties, in staat om lichaamscellen en weefsels te beschadigen, lichaamsfuncties te ontregelen en gevaarlijke immunoreacties uit te lokken, net als kostbare verdedigingsreacties zoals overgeven en diarree.¹

Toxische stoffen worden geproduceerd door de maagdarmflora en andere microben tijdens het weren van concurrenten en vijanden, het omzetten van voedingstoffen, het aanpassen van het leefmilieu of om het gestel van de gastheer klein te krijgen; daarnaast bevat de celwand van bacteriën gifstoffen die vrijkomen wanneer de bacterie het loodje legt; ten slotte kunnen uit binnenkomend voedsel gifstoffen worden vrijgemaakt die, al dan niet bewerkt, weer uit het lichaam komen.²⁻⁴

De organismen die in uitwerpselen domineren zijn de virussen, protozoa, schimmels en vooral bacteriën die het maagdarmsstelsel bewonen: volgens één studie wordt meer dan de helft van de massa van de vaste materie bepaald door lichaamseigen bacteriën. Sommige van deze vertrouwde micro-organismen kunnen in het lichaam ‘op hol slaan’ en zich tegen de gastheer keren: door zich te nestelen op een kwetsbare locatie en over te schakelen op een agressieve of parasitaire levensstijl, of door ‘overbevolking’, met als risico een grotere productie van toxines dan normaal.⁵⁻¹⁰

Ook kunnen uitwerpselen bevolkt worden door macroparasieten en hun eieren bevatten, denk aan wormen die zich in het spijsverteringstelsel nestelen. Mogelijk is er verder het risico dat mest macroparasieten uit het milieu aantrekt. Berucht is de parasiet *Toxoplasma gondii*, een protozoön die zich via kattenpoep verspreidt en terecht kan komen in de hersens van een

knaagdier; daar herprogrammeert de parasiet de seksuele- en angstcircuits, zodat het slachtoffer zich aangetrokken voelt tot de geur van katten in plaats van er bang voor is; het knaagdier wordt sneller opgegeten en het protozoön bereikt een nieuwe gastheer.¹¹⁻¹²

Wanneer het afval eenmaal op de grond ligt, zal het haast als een dood organisme worden afgebroken; slechts een klein deel van de ziektekiemen blijft achter in de omgeving. Meestal geldt dat het aantal microben steeds verder afneemt naarmate hun onfrisse habitat uitdroogt en toegankelijker wordt voor zonlicht en zuurstof en naarmate de zuurgraad en de temperatuur veranderen en naarmate de voedingswaarde daalt. Kortom, het gevaar voor de gezondheid krimpt doorgaans met het verstrijken van tijd.¹³

In eerste instantie kan het gezondheidsrisico juist toenemen, dankzij de macroparasieten en ziektekiemen die erop gedijen en vaak bijdragen aan de afbraak. Dit afbraakwerk brengt giftige afbraakproducten voort, vooral in de vorm van zwavel- en stikstofhoudende dampen. Bij te weinig ventilatie en in hoge concentraties kunnen zulke dampen de lucht in een nest bederven. Het levensbedreigende resultaat staat in de veeteelt bekend als mestlong.¹⁴⁻¹⁵

Een ander probleem met vers afval is de interesse van opportunisten, met name vliegen die ervan eten en drinken of die in mest hun eieren leggen. Opportunisten kunnen ziektekiemen overnemen en zelf veranderen in een haard van besmetting. Het infectiegevaar loopt op naarmate ze langer blijven hangen, met veel komen of als ze zich dicht bij het voedsel of het dagelijks leven ophouden. Nog een risico vormt de absorptie van toxines door sommige van deze gasten: maden kunnen bijvoorbeeld in een dodelijk maal veranderen door de opname van botuline, de beruchte toxine van de bacterie *Clostridium botulinum*.¹⁶⁻¹⁷

Ten slotte laten verschillende bacteriën, schimmels, protozoa en wormen robuuste sporen en eieren achter die voor langere tijd levensvatbaar en besmettelijk blijven, zelfs in een ongestuurd milieu, zoals oud en uitgedroogd afvalmateriaal.¹⁸

De letterlijk onsmakelijkste manier om met de benoemde gevaren in aanraking te komen is oraal, maar alle lichaamsopeningen voldoen en ziektekiemen kunnen ook via wonden in het lichaam belanden. Die laatste weg is het kansrijkst, want omzeilt barrières die immunologisch zwaarbewapend zijn en uitgerust met 'agressieve' moleculen, denk aan zweet, tranen, oorsmeer, speeksel, slijm, het spijsverteringstelsel, de urinewegen en het genitale traject. Bovendien is het lichaam via de bloedbaan goed bereikbaar (lymfevaten en het zenuwstelsel bieden hetzelfde voordeel). Contact met een opening hoeft niet rechttoe rechtaan te gebeuren en fecale ziektekiemen besmetten hun slachtoffer meestal langs een omweg, zoals langs de

genoemde opportunisten, de grond of het water, voedsel, objecten, andere personen of een deel van het eigen lichaam; zelfs microdeeltjes in de lucht kunnen ziektekiemen verspreiden. *Ons concept van de onwaarneembare besmetting, net als ons vermogen tot smetvrees, wordt door de mogelijkheid van de omweg evolutionair gerechtvaardigd.* Het schijnbare gebrek aan zo'n goedontwikkeld concept bij andere dieren, en aan smetvrees, is wat dat betreft best raadselachtig.¹⁹⁻²⁰

Trouwens, behalve voor de interne gezondheid is fecale materie ook nog eens schadelijk voor de gewone huid die slecht bestand is tegen de vochtigheid, de galzouten en de enzymatische proteasen en lipasen. Aantasting van de huid leidt weer tot een verhoogde kans op infecties en lompe immunoreacties (uitslag, jeuk, ontsteking). Jane Goodall heeft 'luierslag' bij de chimpansee beschreven. Haar voorbeeld is de chimpanseemoeder Melissa die met moeite voor een tweeling zorgde, zodat:²¹⁻²²

'zich bij de tweeling een erg kwalijke uitslag ontwikkelde, op hun buiken en binnenste dijen, en Melissa (...) had bij haar kruis ook best veel haar verloren. De oorzaak was dat ze alle drie bevuild raakten met urine en feces. Normaal gesproken vallen de uitwerpselen van een baby netjes tussen de dijen van de moeder als ze zit, en mocht dit fout gaan, dan pakt de moeder vlug een handvol bladeren en veegt zichzelf schoon. Met een tweeling wilde het zo niet werken en Melissa kon hier simpelweg niet mee om gaan.'

De schadelijkheid voor de huid verschilt met de samenstelling van de materie en dit lijkt van invloed op het gedrag van dieren, zo hebben gorilla's er minder moeite mee om in hun nest te defeceren dan orang-oetans of chimpansees, mogelijk omdat gorilla-afval vooral uit vezels bestaat, daarom droger en steviger is en niet even rijk zal zijn aan galzouten en vretende enzymen, terwijl de viezigheid minder snel in de vacht blijft hangen. Apart, niet?²³

Hoofdstuk 3 Zindelijkheid & hygiëne

Zindelijkheid = het ophouden van de behoeften om ze elders te lozen

Hygiëne = het ongedaan maken of vermijden van een besmeuring of idee van besmetting

Zindelijkheid en hygiënisch gedrag komen wijdverbreid voor. Het is heel eenvoudig: dieren die voor hun kunnen niet optimaal ‘discreet’ zijn, planten zichzelf met minder succes voort dan soortgenoten en concurrenten die dit wel zijn. Optimale hygiëne is extra belangrijk voor aankomende moeders en kwetsbare pasgeborenen, want met hen staat of valt de toekomst...

De gevaren van lichaamsafval zijn niet in elke ecologische setting gelijk: in de warme en vochtige tropen gedijen ziektekiemen en parasieten beter dan in kurkdroge of koude contrèien. Leven dieren in diep of stromend water, dan zinkt hun biohazard naar de bodem of wordt meegesleurd door de stroming. Concentraties pathogene organismen dalen in water sneller dan op land; het is zelfs zo dat sommige ziektekiemen in water eerder microbische vijanden ontmoeten die hen opeten. Vogels of diersoorten die hun tijd doorbrengen in de bomen ondervinden zelden problemen als ze de bodem bevuilden. Soorten die altijd in beweging zijn, lopen een kleiner risico op contact en besmetting dan dieren die voor langere tijd op één plek blijven.¹⁻³

De visdief is een vogel die of een territorium handhaaft of een zwervend bestaan leidt, reizend van de ene voedselplek naar de andere. In het eerste scenario verlaat de vogel zijn vaste stek om te defeceren, in het tweede scenario neemt hij die moeite niet.⁴

Ook paarden passen hun hygiënisch gedrag aan naar gelang de omstandigheden. Leven de dieren in het open veld en niet te dicht op elkaar, dan legen ze hun darmstelsel terwijl ze grazen; staan de dieren in een omsloten wei en komen ze vaak mest tegen, dan defeceren ze eerder op aparte plekken.⁵

Bij grote grazers die in omvangrijke kuddes rondtrekken, kan een gebrek aan zindelijkheid nuttig zijn, want bemesting voorkomt uitputting en bevordert de aanwas van vegetatie, zodat vertrouwde voedselgronden op tijd weer beschikbaar komen. Daar komt bij dat zindelijkke afzondering voor deze dieren lastig en onveilig is, vanwege het predatiegevaar.⁶

Naast door ecologie, beweeglijkheid en populatiegrootte wordt zindelijk gedrag beïnvloed door ook een vierde factor, namelijk eigendom. Veel dieren gebruiken hun lichaamsproducten

De graafgrage huiskat†

Huiskatten zijn kieskeurige eters en erg gevoelig voor verdachte geuren, smaken en voor voedsel dat eens verkeerd is gevallen. Vaak genoeg heb ik een kat ergens aan zien snuffelen om zich plotseling terug te trekken en in snelle pas weg te dribbelen met een iets opgetrokken neus, geschrokken ogen en licht afgeplatte oren. Vieze smaken lokken bij katten een kleine reactie uit: het likken van de neus en onwil om verder te proeven, terwijl plezierige smaken tot eten leiden en het likken van de lippen. Eens heb ik een kat zien ‘kokhalzen’ nadat het dier zich aan een stinkwants had gewaagd, maar behalve smerig zijn insectensecreties ook irriterend. Katten wagen zich niet aan coprofagie en er bestaat ongetwijfeld een sterke viscerale afkeer voor geur en contact met het eigen afval (al gebruiken ze wel hun tong om zichzelf te wassen). Dit is wellicht ook de reden waarom katten hun afval in de regel begraven. Toch vertonen niet alle katachtigen dit laatstgenoemde gedrag. Vraag: welke andere factoren kunnen van belang zijn?

Eén idee is dat dieren hun afval begraven zodat ze niet door predators worden ontdekt. Sommige vogels bijvoorbeeld vermijden detectie door de fecale zakken van hun jongen zo ver mogelijk van het nest te dumpen. Op kleine predators zoals de huiskat lijkt dit idee niet van toepassing. De verwilderde kat begraaft zijn goedje binnen het kerngebied van het territorium consequent (de plek waar hij slaapt), maar doet iets verderop die moeite niet; hij gebruikt soms zelfs zijn anale klieren om het van een territoriaal geurmerk te voorzien, precies ook wat tijgers doen.

Dit laatste past beter bij een andere interpretatie, namelijk dat gedomesticeerde katten hun uitwerpselen stelselmatig begraven om niet in conflict te komen met dominante soortgenoten. Huiskatten leven dichter op elkaar dan verwilderde katten en andere kleine predators, zodat hun territoria sterk overlappen. Bij de rode lynx is de situatie vergelijkbaar: jonge lynxen met de kleinste en minst gevestigde territoria begraven de eigen rommel frequent terwijl de volwassen exemplaren dit slechts af en toe doen.

en -secreties voor het afbakenen van het territorium, het merken van veelgebruikte routes en voor het toe-eigenen van voedselgronden. Uitwerpselen worden dan zorgvuldig verspreid over het leefgebied, bijvoorbeeld in latrines bij het nest en langs de territoriale grenzen. Buren en vreemdelingen bezoeken nu en dan dezelfde latrines, vooral die bij de grenzen, en vechten zo de dominante claims aan.⁷

Langs de routes die het dwergnijlpaard gebruikt om zijn favoriete voedselplekken te bereiken, mikt het dier op verticale objecten (meestal bomen en struiken) en besproeit die met een mengsel van mest en urine; het nijlpaard draait daarbij met zijn staart in het rond die bekleed is met speciale haren om een maximaal oppervlak te besproeien.⁸

Planologie

Eens bestond mijn studioappartement uit twee gedeelten, waarvan er in één geen apparaten stonden of snoeren lagen. In dit afgezette gebied liet ik mijn tamme rat vrij rondlopen en klimmen, maar 's nachts sloot ik haar op in een standaard knaagdierenkooi. De ene kant van deze nachtkooi werd gebruikt als slaap- en eetplek en de overkant als latrine. Overdag sliep de rat in een andere hoek in haar kamerdeel, een donkere plek waar ze telkens een nest van krantenpapier maakte. Was ze in dit tweede nest, dan vond ze de latrine van haar nachthok te ver weg, dus stond er in de buurt een tweede bak met houtsnippers. Af en toe sliep mijn rat in deze latrinebak en in beide latrines werd soms gegeten of gezocht naar eten en ratten doen, afhankelijk van hoe rijk hun dieet is, aan coprofagie, dus de afkeer voor uitwerpselen is beperkt. In elk geval heb ik een voorbeeld van hoe de grootte van het leefgebied samenhangt met zindelijkheid en hygiënisch gedrag:

- a) in een groot leefgebied is er behoefte aan extra latrines (of de behoeften moeten langer worden opgehouden).

Ratten zijn erg sociale dieren: ze kunnen lachen en huilen; ze dromen sociale dingen en slapen graag samen. Daarom had ik in het begin drie exemplaren. In die tijd waren twee latrines te weinig en moest ik in de hoeken van de ruimte extra dozen met houtsnippers neerleggen als gelegenhedslatrines. Het nachthok kreeg sneller te maken met vervuiling van het eet- en slaapgedeelte, en stankoverlast werd natuurlijk eerder een probleem. Kortom:⁹⁻¹⁰

- b) met het aantal dieren groeit de vraag naar latrines, wat in een groot leefgebied met veel ongebruikte ruimte leidt tot extra latrines of gelegenhedslatrines en in een klein

leefgebied met weinig ruimte tot een grotere ‘bezettingsgraad’ van de aanwezige latrine(s), waarbij de kans toeneemt dat ruimtes voor andere bezigheden besmeurd raken.

Naast de hoeveelheid dieren en de grootte van hun leefgebied is er de territoriale factor. Stel het volgende voor: twee even kleine gebieden met elk evenveel dieren. In het eerste gebied leeft één familie met één territorium; in het tweede gebied wonen drie families met bij elkaar drie territoria. Goede kans dat alle bewoners van het eerste gebied één territoriaal onderkomen delen volgens de gebruikelijke indeling van het dierenhol: voorraad- en slaapplekken binnen het nest, en latrines binnen of buiten het nest. Goede kans dat de drie families in het tweede gebied elk een eigen onderkomen bouwen en er dus, zeg, drie keer zoveel latrines zijn. Het gebruik van een ‘vreemde’ latrine staat in de verdeelde situatie gelijk aan een invasie en leidt tot agressie.¹¹

- c) het aantal latrines, hun verspreiding en bezetting hangt niet altijd rechtstreek af van de grootte van een gebied en het aantal dieren dat er leeft. Ook de territoriale situatie is bepalend. Bestaan er binnen gebied B meer territoria dan binnen gebied A, en zijn alle andere factoren gelijk, dan telt B waarschijnlijk toch meer latrines dan A.

Het is tamelijk saai, maar de regels zijn even aanwezig in het menselijk denken en doen als in het gedrag van andere dieren. Een paar simpele voorbeelden:

Regel a

Des te vaker, langer en verder we buitenshuis komen en daar verplichtingen hebben, des te fijner het is als we ook daar naar het toilet kunnen; zo niet, dan proberen we de behoeften op te houden.

Regel b

Bezoeken we één of andere massale activiteit – let’s say een festival – waar maar één bescheiden toilet is, dan pakt een bezoek eraan al gauw traumatiserend uit; vervolgens brengen de lukraak geïmproviseerde alternatieven de hygiëne van het complete festival in het geding. Een druk feest heeft dus een passend aantal latrines nodig; hoe beter onderhouden, hoe trouwer ze bezocht worden. De ruimte die voor de sanitaire voorzieningen beschikbaar is, wordt beperkt door hoe de rest van de festivalruimte benut wordt.

Regel c

In een plattelandsdorp kan een ouderwetse boerderij een familie van acht herbergen en aan één toilet genoeg hebben, maar een klein appartementencomplex in een stad met evenveel hectaren en acht individuen of vier stellen telt doorgaans voor elke appartement een afzonderlijk toilet. Ook is het, in het laatste geval, niet normaal wanneer de ene bewoner ongevraagd het toilet van de ander bezoekt, want dat is inbraak.

De Verenigde Naties streven ernaar elk huishouden of een zo klein mogelijke groep huishoudens te laten beschikken over een eigen latrine, aangesloten op een vorm van riolering of, in sommige streken van de wereld gewoner dan in andere, een ondergrondse put of afvoer boven water. De Westerse latrine bevindt zich binnenshuis, maar in veel regio's wordt dit geassocieerd met stankoverlast, vliegen en ander ongedierte.

Het 'moderne' model, dat trouwens al bestond in oude beschavingen, lijkt een historische inventie van landbouwsamenlevingen met steden. Bij jagers-verzamelaars, nomaden en kleine achtergebleven dorpen vinden we het niet echt terug. In verschillende dorpen in Afrika, de Arabische wereld en Zuidelijk Azië nam ik het volgende waar en de Wereldgezondheidsorganisatie rapporteert erover. Per dorp bestaat als latrine één vaste open plek of een klein aantal van zulke plekken, niet te ver verwijderd van waar het sociale leven plaatsvindt, maar ook niet te dichtbij. Met een beetje planning ligt de plek in één praktische windrichting, zodat het dorp niet omsingeld raakt door uitwerpselen of wordt geterroriseerd door stank, vliegen en andere opportunisten. Soms komt het voor dat een complete gemeenschap een gedeelte van het jaar verkast naar een andere plek, maar dit leidt niet tot totale onverschilligheid m.b.t. de hygiëne.¹²

Gaat een groepje of een enkeling op pad, dan wordt natuurlijk ook op andere plaatsen gedefecceerd, zolang dit maar niet gebeurt waar veel mensen lopen, voedsel wordt vergaard of bijvoorbeeld in een riviertje dat stroomafwaarts gebruikt wordt. Hoe dieper in de wildernis, hoe meer ruimte er bestaat voor gelegenheidslatrines. En in het gebied van een vijand staan de regels op de kop (het is regel om vijanden en mensen die om de één of andere reden op 'hun' lelijke plaats gewezen dienen worden, te besmeuren, daadwerkelijk of verbaal).

Bij voorkeur lijken mensen hun behoeften te doen om de hoek, achter begroeiing of een welving in het landschap en mannen delen bij het urineren de voorkeur van het dwergnijlpaard voor verticale objecten. Het valt te betwijfelen of onze behoefte aan privacy alleen deze bias verklaart; misschien zorgt het opzoeken van afzonderlijke objecten (of hoeken) ervoor dat afval zich opstapelt op locaties die tot de periferie behoren.

Al met al is het zindelijk gedrag van mensen maar deels vergelijkbaar met dat van chimpansees (en bonobo's), onze nauwste verwanten in de dierenwereld.

Op de grond laten chimpansees het liefst hun materie achter op een beschutte plek, bijvoorbeeld naast een gevallen boomtak. Als groep vertonen de mensapen geen voorkeur voor een bepaalde locatie. Chimpansees spenderen een groot deel van hun tijd in de bomen, waar ze foerageren en overnachten; regelmatig zoeken ze een andere plek op en haast elke nacht bouwen ze een nieuw nest. (Het bouwen van een nieuw nest is gebruikelijk bij alle mensapen en voorkomt dat de primaten onder een deken van parasieten en ongedierte slapen en is een uitkomst voor moeders met kinderen die nog niet zindelijk zijn en het nest steeds besmeuren.) Zitten chimpansees eenmaal in de bomen of in hun nest, dan valt hun afval zonder pardon omhoog.¹³⁻¹⁴

Bijna altijd leven chimpansees in veel kleinere gebieden dan menselijke jagers-verzamelaars, terwijl hun groepsomvang min of meer vergelijkbaar is. Ook leggen chimpansees per dag een kleiner aantal kilometers af. Daar staat tegenover dat de mensapen dus veel van hun tijd in de bomen doorbrengen en niet steeds terugkeren naar hetzelfde 'dorp'. Dit helpt wellicht verklaren waarom het zindelijk gedrag minder scrupuleus is dan bij ons.¹⁵

Hoofdstuk 4 Barrières

Aangezien veel ziektekiemen en parasieten zich in hun gastheren specialiseren, zal het afval van een dier het gevaarlijkst zijn voor de eigen species of vergelijkbare diersoorten. Mensen hebben meer te vrezen van dat van zoogdieren en vogels dan dat van een vis of een bij.¹

Toch zal het eigen afval en dat van ouders of nestgenoten meer onvermijdelijke of al vertrouwde gevaren herbergen dan dat van vage kennissen of volslagen vreemden. Het adaptieve immuunsysteem raakt ingespeeld op frequente gevaren en dit helpt verklaren waarom sommige dieren, die anders nooit coprofagie zouden bedrijven, de uitwerpselen van hun jongen durven te verorberen om het nest schoon te houden of de maag te vullen.²⁻³

Nestcoprofagie heeft meer voordelen, zeker als het jong zelf zich eraan waagt. Het kan een naïef immuunsysteem trainen en de darmflora verrijken. Dankzij vitamines, mineralen en slecht verteerde voedselresten kan het gedrag een welkome aanvulling op het normale dieet opleveren of zelfs (bij Duitse kakkerlakken) vervanging. Verder kan coprofagie het jong leren over hoe vies mest is. Maar contact kan ook lelijker uitpakken: soms pikken commerciële kuisdieren zoveel mest op van soortgenoten dat ze coccidiosis oplopen en doodgaan; het immuunsysteem van een volwassen kip weet wél raad met dit type infectie, veroorzaakt door protozoa. Ook bacteriële enteritis, via feces oploophbare infectie en ontsteking van de darmen, leidt bij jonge zoogdieren, vogels en reptielen sneller tot de dood dan bij volwassen exemplaren...⁴⁻¹⁰

Het excuus van vertrouwdheid – hoe vertrouwder de oorsprong van de uitgestoten materie, hoe kleiner het gezondheidsrisico – kan zich uitstrekken tot buiten het nest en gelden voor seksuele partners of groepsleden, maar het zal verdampen naarmate hun contact met vreemde milieus en vreemdelingen toeneemt (misschien één van de redenen waarom promiscue gedrag afkeer oproept).¹¹

In hoeverre een bepaald dier zich besmeuring en coprofagie kan veroorloven, hangt af van hoe goed het tegen de gevaren is opgewassen. Eén factor is de agressie van het immuunsysteem en het gemak waarmee het leert; een andere factor is de samenstelling van de darmflora; als derde factor is er de ‘ingebouwde’ weerbaarheid van het spijsverteringsstelsel; ook is het belangrijk hoe goed de barrières samenwerken/elkaar niet tegenwerken.

Wanneer een dier evolutionair gezien beter af is met coprofagie dan zonder, zal natuurlijke selectie zijn gestel scherper op de gezondheidsrisico's afstemmen om deze het hoofd te bieden. Is coprofagie overbodig, dan blijven mutaties die een kostbare, maar optimale

bescherming tegenwerken onbestraft, en zal een speciale weerstand geen ingang vinden of standhouden, zo valt te verwachten.

Het immuunsysteem, het microbioom en het spijsverteringskanaal

Beaglehonden die aan coprofagie doen, lopen het risico besmet te raken met *Filaroides hirthei*, een worm die zich op orale-fecale wijze verspreidt. Normaal is dit geen probleem, want het immuunsysteem schakelt de larven van de worm uit, zodat binnen het lichaam geen verdere infectie optreedt. Pas als het immuunsysteem faalt, omdat het kunstmatig of door omstandigheden onderdrukt wordt, gaat het mis. In dat geval weten de larven van de parasiet door de darmwand heen te breken en, via de lever en de lymfekanalen, de longen te infecteren; daar lokt hun groeiende aanwezigheid wanhopige immuunreacties uit, wat prima had gewerkt in de darmen, maar hier blijkbaar niet. Uiteindelijk gedraagt de geïnfecteerde hond zich ziek, wordt kortademig, krijgt diarree, ondervindt uitdroging en kan zelfs sterven. Veel wormen die zich verspreiden via uitwerpselen of de grond waarop deze belanden, geven soortgelijke problemen als *F. hirthei*. Berucht zijn de *Strongyloides*-wormen, waarvan *Strongyloides stercoralis* een oeroude vijand van de mens is.¹²⁻¹³

De kracht van het immuunsysteem kan door omstandigheden worden aangetast, zoals infectie en ontsteking, chronische stress, ondervoeding, medicijngebruik, seizoenswisselingen en ouderdom. Ook 'beheersbare' ziektekiemen en parasieten kunnen (dan) amok maken, bijvoorbeeld door tot onbeheersbare populaties uit te groeien, door op de verkeerde plek in het lichaam te belanden, door steeds excessievere immuunreacties uit te lokken (zoals bij allergie), of door kwaadaardig te worden dankzij het ontwaken of verwerven van pathogene genen die de microben met nieuwe toxines bewapenen of hen verpakken in nieuwe antigenen.¹⁴⁻¹⁵

Een dier dat niet aan coprofagie ontkomt, doet er in theorie goed aan selectief te zijn en zoveel mogelijk voor het bekende en lokale te gaan, de consumptie te doseren en bij zwakte te staken.

Het is mogelijk om muizen te kweken praktisch zonder maagdarmflora. De knaagdieren doen het uitstekend zolang hun omgeving steriel blijft, maar belanden ze in de normale wereld, dan zijn ze extra kwetsbaar voor bepaalde ziektekiemen (inclusief een paar die gedijen in uitwerpselen, zoals de bacteriën *Salmonella typhimurium* en *Shigella flexneri*). Binnen het maagdarmstelsel van bacteriearme muizen zijn weefsels van het afweersysteem onderontwikkeld, immuuncellen ondervertegenwoordigd en er zijn opvallend weinig signaalmoleculen

aanwezig waarmee het afweersysteem communiceert. Kortom, geen gestel is compleet of functioneert naar behoren zonder de maagdarmflora.¹⁶

De maagdarmflora stimuleert de ontwikkeling en training van het immuunsysteem, faciliteert zijn functioneren, vult aan waar het systeem tekortschiet en rekruteert het voor het eigen belang, bijvoorbeeld bij het uit de weg ruimen van concurrenten.¹⁷

De microben van de maagdarmflora houden elkaar ook in toom door nichebezetting: met behulp van toxines, of door veranderingen aan te brengen in het leefmilieu, zoals het verlagen van de zuurgraad. Verder helpt de maagdarmflora bij het onschadelijk maken van giftige stoffen.¹⁸⁻²⁰

Normaal verkeert de flora van het spijsverteringsstelsel in dynamisch evenwicht, maar onder andere stress, ziekte, medicatie, nieuwe voeding of ouderdom kunnen dat verstoren. Verstoring geeft zowel indringers van buitenaf als verraderlijke flora die al aanwezig is de kans te gedijen en nieuw terrein te veroveren. Mogelijke gevolgen? Uitbraak naar andere plekken in het lichaam, infectie en ontsteking van weefsels, extra productie van gevaarlijke toxines (vergiftiging dus) en microbenpopulaties die niet nutriënten aanmaken en het lichaam helpen om deze op te nemen, maar die voedingsstoffen inpikken en ondervoeding veroorzaken.²¹⁻²²

Een dier dat van coprofagie houdt, zou baat moeten hebben bij een flora die zich niet uit het veld laat slaan door de microbeninvasie die met elke hap viezigheid plaatsvindt. Het beste zou zijn als de fecesbacteriën die marginaal aanwezig zijn in iedere maagdarmflora, sterker aanwezig zijn bij liefhebbers van coprofagie; natuurlijk bacteriën die relatief goedaardig zijn, maar wel efficiënte bestrijders van het kwaadaardige tuig, waarmee ze immers gewoon zijn te concurreren.

Doet een dier zich te goed aan afval, dan wacht de besmette bolus (het doorgeslikte voedsel) een ruige tocht door het spijsverteringskanaal:

Hindernis 1 – speeksel en slijm, beide kleverige ‘hot spots’ van immuuncellen, enzymen en andere agressieve proteïnen en peptiden; bovendien voorkomt het slijmvlies van de darmwanden een uitbraak naar de bloed- en lymfevaten.²³

Hindernis 2 – de maag, een bad van vernietigende enzymen gecombineerd met een vretend zuur; ongestuurd voor veruit de meeste microben en bijna alle macroparasieten; daarnaast wordt via de maag (en het voorste deel van de dunne darm) de braakreactie getriggerd, bedoeld om het lichaam te verschonen van pathogene indringers, toxines en schadelijke substanties.²⁴

Hindernis 3 – de dunne darm; indringers die de maag overleven krijgen nu te maken met een snelle verandering van de zuurgraad, met sloopgrage galzuren, galzouten en verteringsenzymen en een superslagkrachtig immuunsysteem dat ook de lever beschermt; daarnaast neemt het aantal ‘lichaamseigen’ microben rap toe, die hun niche niet zonder slag of sloot opgeven aan nieuwkomers.²⁵⁻²⁶

Hindernis 4 – de achterdarmen (blindedarm, appendix, dikke darm, endeldarm); het immuunsysteem blijft slagkrachtig en de gezonde darmflora bereikt er haar piek; zowel via de dunne als dikke darm wordt diarree opgewekt, een tweede zondvloedmechanisme.

Het voorbeeld van de gier

Veel van de schadelijke organismen die in uitwerpselen zijn terug te vinden, gedijen net zo graag op ander dood materiaal en dragen bij aan de ontbinding van kadavers. In de eerste plaats zijn dit microben uit de directe omgeving, inclusief microben die op of in het lichaam leven, want het wegvallen van immunologische en fysieke barrières biedt hen ineens de ruimte amok te gaan. De stanken die de verderfflora met haar chemische processen produceert, en de aanblik van de ravage die zij en ook lichaamseigen enzymen aanrichten, maken dat een dood dier ons en veel andere dieren afschrikt, maar sommige species worden er juist door aangetrokken. Zulke, tja, fijnproevers zijn dankzij een krachtige defensie opgewassen tegen besmetting met hun microbische concurrenten en tegen de toxines die deze produceren...²⁷⁻³⁰

Gieren ontdekken moeiteloos stoffelijke overschotten in hun wijde omtrek, dankzij een scherp roofvogelzicht (de norm) of op basis van reuk (zoals bij de Amerikaanse kalkoengier). Sommige van deze vogels laten zich door meer rotte zaken aantrekken dan alleen kadavers.

Het gezicht van de Egyptische aasgier wordt gesierd door gele en oranje kleuren, bedoeld om een partner te veroveren. De vogel dankt de kleuren aan carotenoïden, stoffen die hij haalt uit de mest van grazers en die pigment, antioxidant en provitamine in één zijn. Het eten van de mest van grazers is ook waargenomen bij de gieren van de Nieuwe Wereld en verder zou de Afrikaanse kapgier smaak hebben voor het afval van leeuwen en mensen.³¹⁻³³

In het maagdarmstelsel van veel, zo niet alle gieren leven grote populaties agressieve aerobe microben die op rottend vlees en in feces zijn terug te vinden. Met deze potentiële gevaren is het immuunsysteem dus goed vertrouwd. Microben die niet goed tegen zuurstof kunnen, hebben moeite met het interne milieu van de gier, waaronder sommige relschoppers die een rol spelen in het ontbindingsproces.³⁴

Meerdere gersoorten zijn bestand tegen botuline, het levensgevaarlijke gif van de bederfbacterie *Clostridium botulinum*; ook zijn er gieren die zijn opgewassen tegen antrax, het dodelijke gif van *Bacillus anthracis*, een bodembacterie die vooral grazers treft.³⁵

Het maagzuur van gieren bereikt een vernietigend laag pH, terwijl het zuurgehalte voor en voorbij de maag neutraal is: veel notoire ziektekiemen, waaronder *Salmonella* en de antraxbacterie, overleven deze passage niet (wel passeren de sporen van de antraxbacterie de verteeringsappan, maar vaak is een vers kadaver al kaal gepikt voordat de erin huizende bacteriën sporen produceren).³⁶

Vliegenmaden uit kadavers overleven het interne milieu van de gier evenmin. Wel kunnen ze infecties veroorzaken in de krop van de slokdarm, waar voedsel vaak langer dan een dag wordt vastgehouden. Soms slagen parasitaire wormen erin het maagzuur te passeren; toch blijft hun aantal opvallend beperkt.³⁷⁻³⁹

Verschillende Amerikaanse gieren wassen zich met urine; dit gebeurt om het lichaam af te koelen en de zuurgraad van de uitscheiding werkt antiseptisch. Daarnaast wassen gieren zich na de maaltijd in water en pikken ze hun vacht schoon. Ten slotte helpt de kale of dun beklede kop van de aasetende vogels tegen besmeuring (al lijkt de precieze mate van bekleding samen te hangen met temperatuurregulatie en niet met besmeuring).⁴⁰⁻⁴²

Eén verdedigingsmechanisme dat ik nog niet heb genoemd, zal nog van belang blijken voor de weerstand van mensen en andere primaten, namelijk de peristaltiek. Gieren slaan hun maaltijd eerst op in hun krop die deel uitmaakt van de slokdarm. Hier overleven ziektekiemen en parasieten best, maar de met slijmvliesklieren uitgeruste kropwand isoleert ze van de rest van het lichaam. Via de slokdarm komt het voedsel in de maag terecht, waar het zuur de afbraak bevordert. Wat dan rest wordt *in beetjes* doorgesluisd naar de dunne darm die de verteeringsafroondt. De dunne darm van de gier is erg lang, want de vracht beweegt er snel doorheen en moet zoveel mogelijk voedingsstoffen vrijgeven. Het laatste station, de achterdarmen, is bij de gierfamilies nauwelijks ontwikkeld en een uur of zes/zeven na inname komen de eerste restanten al naar buiten. Dankzij dit snelle ‘beetje bij beetje’-transport hebben ziektekiemen en parasieten minimaal kans om de maag te overleven en anders de darmen te koloniseren. Extra beveiliging komt bij de gier in de vorm van een extra dik slijmvlies op de darmwanden (het muscularis mucosae) en grotere aantallen immuuncellen (leukocyten) in de dunne darm.⁴³⁻⁴⁸

De Afrikaanse maraboe†

Maar weinig vogels zijn afhankelijk van kadavers of lichaamsafval. Dit is niet verrassend, gezien de risico's die staan tegenover de voedingswaarde. Toch staan de gieren in hun voorkeuren niet alleen. Eén vogel met dezelfde smaak is de Afrikaanse maraboe. Net als de gieren van de Oude en de Nieuwe Wereld zijn maraboes verwant aan vogels die op dierlijk voedsel vertrouwen, in hun geval de ooievaarachtigen. Net als gieren huisvesten maraboes veel bederfbacteriën in hun darmen, samen met risicovolle schimmelsoorten. Op basis hiervan kwamen Keniaanse onderzoekers tot de conclusie dat accumulaties van maraboe feces een bedreiging voor de gezondheid zijn.

Met de Afrikaanse gieren concurreert de maraboe om kadavers. De vogel laat zich zien op vuilstortplaatsen, geniet in de dierentuin van de warmte van de mest van grazers of plukt er insecten uit. Toch zijn maraboes niet vies van hygiëne: er zijn vogels geobserveerd die mestkevers wasten in water alvorens ze op te eten.

Betrouwbare verslagen van coprofagie bij de Afrikaanse maraboesoorten zijn schaars; hetzelfde geldt voor andere vogels die houden van het rotte, zoals de zwarte wouw ('shite hawk'). In de regel bezitten grote karkassen meer voedingswaarde dan hoopjes feces en waarschijnlijk herbergt tien kilo aas een kleinere variatie aan gezondheidsrisico's dan tien kilo mest, noodgedwongen van verschillende bronnen.



Rechts twee Afrikaanse maraboes; in het midden een witruggier; linksachter een kapgier; linksvoor een withoofdgier (Diergaarde Blijdorp)

Bij de meeste vleesetende en rotzooi-etende zoogdieren reist het voedsel op dezelfde manier door het lichaam als bij de gier. Min of meer het omgekeerde is het geval bij mensen en verschillende andere omnivoren, en bij planteneters. Bij ons verblijft een maal veel langer in de darmen dan in de maag; onze achterdarmen zijn beter ontwikkeld dan bij ‘echte’ vleeseters en aaseters, terwijl de dunne darm in verhouding korter is dan bij vlees- en aaseters.⁴⁹

Anatomie is niet bindend: het spijsverteringsstelsel van varkens lijkt sterk op dat van mensen; toch reist voedsel door het varkenslichaam volgens het ritme van de ‘gierenperistaltiek’. Varkens eten gerust beschimmelde appels, happen soms van een kadaver of verslinden menselijke uitwerpselen en ik heb een dik varken eens een levend kuikentje zien opslokken.⁵⁰⁻⁵²

Er zijn meer voorbeelden van vieze gewoonten bij zoogdieren met de ‘gierenperistaltiek’: veelvraten, wasberen en buidelratten vergrijpen zich regelmatig aan uitwerpselen en aan kadavers, inclusief die van carnivoren; net als gieren kunnen hyena’s aas en allerlei soorten mest aan; honden ontwikkelen gemakkelijk een passie voor poep en bij coyotes vormt het een klein, maar stabiel onderdeel van het dieet; de poolvos doet in geval van nood een beroep op het lichaamsafval van beren.⁵³⁻⁵⁷

Rode vossen aan de andere kant, leven bij schaarste wel op kadavers, maar lijken het besproken soort lichaamsafval niet te lusten (en evenmin dode insecteneters, soortgenoten of andere carnivoren); ook bij de kieskeurige katachtigen en bij beren is coprofagie abnormaal, terwijl voedsel op de stereotypische wijze door hun lichaam reist. Zover ik weet is coprofagie nooit beschreven bij egels, fretten, marters, otters, de honingdas of Afrikaanse civetten en genetten: kleine zoogdieren die wel rottend materiaal naar binnen werken. Verschillende vogels met een smaak voor bederf, zoals de kraaiachtigen, lijken eveneens voorzichtig. Conclusie:⁵⁸⁻⁵⁹

veel zoogdieren die troep eten, hebben een ‘gierenperistaltiek’

niet alle zoogdieren met een ‘gierenperistaltiek’ eten troep

Behalve voor het verwerken van het pathogeen materiaal is een lang verblijf in de maag en een snel transport door de darmen nuttig bij een dieet van vers rauw vlees, rauwe vis of insecten en andere ongewervelde dieren. Niet per se omdat dit voedsel risico’s met zich meebrengt, maar omdat de verwerking ervan nu eenmaal plaatsvindt in de maag en de dunne darm, waar ook de meeste nutriënten worden opgenomen. De achterdarmen doen er bij een carnivoor of een insectivoor minder toe en zijn daarom minder ontwikkeld. Pas bij nood – door schaarste of concurrentie – zal een jager zijn dieet uitbreiden richting steeds verraderlijker voedsel, het liefst zo kieskeurig en tijdelijk mogelijk, maar als dat niet langer gaat... dan sterft zijn soort

Kosten en baten, de kat en de hond[‡]

Hondensoorten schuwen coprofagie niet, kattensoorten doen dit wel en sterk ook. Waarom?

Misschien ligt het antwoord bij de maag darmflora... Het afval van honden bezit een ander microben- en stankprofiel dan dat van katten en ook in de darmen zelf zijn er significante verschillen in welke microbenpopulaties domineren. Kort gezegd lijkt de flora van katten, rijk aan *Actinobacteria* en melkzuurbacteriën, meer op die van een specialist. Dit zou katten kwetsbaarder kunnen maken voor ontregeling en voorzichtiger met bedenkelijk voedsel.

Misschien telt het verschil in levensstijl... Katachtigen zijn niet altijd afhankelijk van een samenwerkende groep of leven helemaal solitair. Voor veel hondachtigen is het lastig om alleen een fatsoenlijke prooi te vangen, dus leven zij in roedels waarin de hoogste in rang het beste deel van de maaltijd claimt. Wie weet heeft dit als gevolg dat dieren die lager op de hiërarchische ladder staan zich genoodzaakt zien nutriënten bij te scharrelen, desnoods in feces, misschien wel die van de dominante dieren met hun superieure dieet.

Misschien telt het dieet... Honden zijn meer omnivoor dan katten. Bij honden beweegt het voedsel dan ook trager door de achterdarmen dan bij katten; toch blijft de peristaltiek die van een vleeseter. De kat slaagt erin al haar benodigde energie en nutriënten uit de jachtbuit te halen, terwijl dit de hond minder goed lukt. Gevolg is dat honden nu en dan genoodzaakt zijn voedingsstoffen elders te scoren en dan kunnen de eigen feces of die van andere dieren aantrekkelijk worden. Coprofagie is bij knaagdieren in verband gebracht met een gebrek aan de vitamines K en B12. B12 wordt door bacteriën in de achterdarmen aangemaakt, maar opgenomen via de dunne darm; de vitamine is aanwezig in vlees, maar niet zozeer in plantaardig voedsel. Door het eten van afval zou de trouwe viervoeter alsnog B12, aangemaakt door eigen of andermans darmbacteriën, kunnen scoren. In één studie werd een verband gelegd tussen coprofagie bij beagles en een vitamine B1-tekort, een nutriënt dat juist wel kant-en-klaar in veel voeding aanwezig is, maar een tekort is een tekort.

uit of ontwikkelt steeds sterkere aanvullende verdedigingsmechanismen om de smerige dingen aan te kunnen, zoals de voorouders van de gieren.⁶⁰

Nota bene: een aangepast gestel maakt een dier niet onkwetsbaar. Gieren lopen parasitaire infecties op; honden worden van veel van dezelfde fecale bacteriën ziek als mensen; varkens kunnen diarree krijgen van menselijke uitwerpselen. Dieren met vieze gewoonten zullen zich nooit helemaal onverschillig tonen over welke troep ze naar binnen werken, in welke conditie ze dit doen (ziek, ondervoed, gezond...) en op welke manier (bijvoorbeeld gecombineerd met geneeskrachtig materiaal of met materiaal dat de doorloop versnelt...). Rotzooi-eters bezitten voedselvoorkeuren en voedselaversies en om die reden ongetwijfeld basale viscerale gevoelens van walging.⁶¹⁻⁶³

Het ontstaan van vieze gewoontes bij vogels en zoogdieren heeft leuke parallellen bij de ongewervelde dieren. Gedacht wordt dat mestkevers en coprofagie bedrijvende kortschildkevers hun carrière begonnen als planteneters die hun blik geleidelijk verlegden naar rottende vegetatie. Daarna volgde in de dinosaurustijd (is de gedachte, niet dat iemand er bij was) de oriëntatie op de mest van herbivoren, rijk aan half-verwerkte vezels. Sommige mestkevers gingen zich toen ook bezighouden met het afval van omnivoren, en een aantal ontwikkelde smaak voor dat van carnivoren en voor aas. Verder zijn er mest- en kortschildkevers die van schimmels leven, en doodgravers – die sterk verwant zijn aan de kortschildkevers – leggen hun eieren in kadavers en maken jacht op de insecten die dode dieren aandoen.⁶⁴⁻⁶⁷

Ook de vliegen die op feces, kadavers en ander rottend materiaal afkomen, lijken af te stammen van een voorouder die hield van rottende vegetatie of met een smaak voor schimmels of micro-organismen, aangezien de primitiefste vliegensoorten hiervan leven. Krabben, kreeften, garnalen, slakken, wormen, zeesterren en allerlei zoöplankton kennen net zo'n brede verzameling aan voedselvoorkeuren als de vliegenfamilie en eten allerlei feces, hoe rijker aan koolhydraten & proteïnen hoe beter.⁶⁸⁻⁶⁹

Ongewervelde viespeuken overwinnen pathogene gevaren onder andere met behulp van antibacteriële en schimmeldodende afscheidingen en met specifieke voedselvoorkeuren, zoals voor een zo vers mogelijk kadaver of voor het lichaamsafval van één soort dier.⁷⁰

Hoofdstuk 5 Nutriënten

De verwerking van voedsel verloopt nooit 100% efficiënt. Het spijsverteringsstelsel heeft een beperkte capaciteit en vaak verdwijnt een oud maal omwille van een nieuwe voedzame vondst, nog voor het volledig verwerkt is. Daarnaast krijgen dieren met hun normale voeding stoffen binnen die hun systeem maar beperkt weet om te zetten en op te nemen, net als stoffen waar het simpelweg geen raad mee weet. Verder leidt ontregeling van de spijsvertering, zoals bij braken en diarree, tot inefficiëntie. Omdat het rendement van het maagdarmsstelsel kortom beperkt is, zijn uitwerpselen een bron van energie en vrijwel alle voedingsstoffen: aminozuren, vetzuren, vitamines, mineralen en water.¹

De rijkdom van zulke materie trekt opportunisten aan met verschillende voedselvoorkeuren, zoals voor restanten van vegetatie of van een prooi, of voor specifieke nutriënten, of voor de aanwezige microben of schimmels; op hun beurt bedienen deze dieren weer jagers en parasieten. De meeste bezoekers zijn kleine ongewervelde dieren, aangetrokken door de uitwerpselen van een groter dier; wie weet is de ratio voedingswaarde/gezondheidsrisico's voor hen gunstig.²

Redenen om niet aan coprofagie te doen

Er zijn ten minste drie redenen om de rijkdom van het biologisch afval te negeren. Deze redenen zullen dan ook beïnvloeden hoe kieskeurig een dier is dat wel aan coprofagie doet – of het zich bijvoorbeeld richt op alleen de eigen zoi, die van specifieke soortgenoten of juist die van andere soorten – en hoe frequent het gedrag voorkomt.

Reden één is het pathogene gevaar. Deze dreiging is afhankelijk van het dieet en de maag-darmflora van de producent. Het afval van rotzooi-eters bevat bijvoorbeeld allerlei verraderlijke flora. Maar ook mest van herbivoren kan een serieuze bedreiging inhouden voor de gezondheid. Mest van koeien bevat verraderlijke *E. coli*-varianten en sommige herbivoren eten zo eenzijdig dat hun uitwerpselen hoge doses plantengif bevatten.³⁻⁵

Er is kans dat het afval van een ziek dier extra pathogeen materiaal bevat, waardoor zelfs no-toire rotzooi-eters zo'n maal beter zouden mijden. In dat geval moeten er wel waarschuwingssignalen zijn, bijvoorbeeld wellicht de kattenbakstank van diarree veroorzaakt door een *Clostridium difficile*-infectie.⁶

Er zijn dieren die ondanks ziektekiemen en een niet toereikende weerstand coprofagie bedrijven. Waarschijnlijk omdat hun gedrag in de evolutie nooit is afgestraft. Neem de Amerikaanse bosrat *N. magister* die met uitsterven wordt bedreigd. Eén oorzaak voor het misfortuin van dit dier is het stelen van keutels uit de latrines van wasberen, een soort die eerder niet of weinig voorkwam in hetzelfde gebied. Probleem is dat de buit eieren kan bevatten van rondwormen die gespecialiseerd zijn in de wasbeer, maar in andere gastheren soms dodelijk verdwalen. Juist in de oude uitgedroogde materie die door de bosratten wordt opgeslagen om er nu en dan eetbare resten uit te pulken, staan zulke eieren op springen.⁷

Reden twee om de viezigheid te laten liggen is dat ze slecht aansluit op het dieet. Strikte carnivoren hebben bijvoorbeeld weinig aan de moeilijk- tot onverteerbare vezels in de mest van herbivoren. Ondertussen laat hun eigen dieet plus efficiënte vertering weinig over waar de spijsvertering van planteneters iets aan heeft... Dit en onderlinge concurrentie kan de kieskeurigheid bij mestkevers helpen verklaren. De meeste mestkevers zijn in feite planteneters en zij laten de materie van omnivoren en vleeseters links liggen; slechts een klein aantal soorten waagt zich in die laatste niche, maar niet zonder kieskeurigheid, zoals bijvoorbeeld een liefde voor het lichaamsafval van leeuwen en mensen, maar niet voor dat van hyena's.⁸⁻¹⁰

Veel waarnemingen van coprofaag gedrag gaan over dieren die selectief voeding uit uitwerpselen halen en de rest van het zootje mijden. Chimpansees halen zaden uit hun eigen zaakje; de Amerikaanse witvoetmuis zoekt dat van andere diersoorten op voor hetzelfde; ook de Schotse kruisbek, een vinkachtige, vist uit de mest van andere dieren zaden. De gewone kruisbek pikt calciumrijke botresten uit het afval van vleeseters, terwijl de witbandkruisbek calciumrijke visresten haalt uit dat van otters. De Afrikaanse zebamangoeste plukt miljoenpoten en kevers van de mest van buffels en olifanten; mestkevers worden ook door de bonte kraai gegeten, maar vooral in tijden van schaarste en als het even kan van een verse paardenhoop en niet van een koeienvlaai.¹¹⁻¹⁵

De onderwaterwereld telt allerlei vissen die uitwerpselen opeten en zo het water helpen schoonhouden, maar terwijl sommige enthousiast excreties ophappen met energierijke vetten en proteïnen, laten ze die die rijk zijn aan lastige koolhydraten zinken. Sommige van deze voorbeelden sluiten aan op de derde reden om niet aan coprofagie te doen: de beschikbaarheid van betere voeding.¹⁶

Reden drie dus. Grottosalamanders hebben het goed wanneer ze hun grot delen met grijze vleermuizen. In plaats van op insecten te jagen, eten ze dan vleermuizen uitwerpselen, want guano is net zo voedzaam en rent niet rond.¹⁷

Toch, laten we aannemen dat de voedingswaarde van mest in de regel minderwaardig is aan die van een maaltijd die niet al door maag en darmen is gereisd. Gaat een dier in dat geval over tot coprofagie, dan belast het de beperkte capaciteit van zijn maagdarmsstelsel met een mindere keuze, ten koste van de ruimte voor alternatieven. Daar komt bij dat de extra belasting van het immuunsysteem, bijvoorbeeld bij infecties, overgeven, diarree en koorts, het lichaam energie en nutriënten kost en dus flink afdingt op de voedingswaarde. Aangezien uitgestoten materie al eens een verteringsproces en, in de darmen, bacteriële fermentatie heeft ondergaan, wordt er misschien winst geboekt op de energiekosten van de vertering zelf. Hoe dan ook, veel dieren die zich aan viezigheid wagen of er dingen uitpikken, doen dit alleen in tijden van schaarste, bij een specifiek tekort aan voedingsstoffen of omdat vijanden, concurrenten, ziekte of ouderdom de weg naar een normaal en volwaardig dieet blokkeren. Eén studie doet verslag van ringstaartmaki's met tandproblemen die tijdens de schaarste van het droge seizoen hun dieet aanvulden met uitgedroogde mensen-, varkens- en hondendrollen. Aangezien ringstaartmaki's alleseters zijn, is hun keuze niet onbegrijpelijk en het uitgedroogde is vaak veiliger dan het verse, maar de onderzoekers betwijfelden of het gestel van zulke ondervoede apen wel berekend is op de risico's: op Madagaskar zijn mensen, varkens en honden nieuwkomers, zodat de repulsie van maki's niet of nauwelijks zou zijn afgestemd op hun aanwezigheid.¹⁸

Nutriënten & microspecialisten

De vitamines B en K₂ behoren tot de belangrijkste nutriënten die uit het besproken soort lichaamsafval zijn te winnen. Een gebrek aan deze vitamines is bij meerdere dieren, waaronder ratten en honden, reden om coprofagie te vertonen. Het gedrag blijkt ook nuttig voor het verwerven en terugwinnen van mineralen, waaronder stikstof, fosfor, calcium, magnesium, zink, koper en ijzer. Verder kunnen water en zout aantrekkelijke ingrediënten zijn. Tel daarbij op dat feces rijk zijn aan proteïnen uit vezels, vlees, insecten of gestorven microben, en aan de stikstofrijke aminozuren waaruit de eiwitten zijn opgebouwd. Verder bevatten voedselresten koolhydraten waaruit vetzuren zijn te halen, onmisbare bouw- en brandstoffen. Vetzuren uit vetten kunnen het afval eveneens verrijken.¹⁹⁻³⁰

Bij een aantal mentaal gehandicapte mensen is coprofagie (als een vorm van pica) succesvol bestreden door het dieet te verrijken.³¹

Behalve een bron van voedingsstoffen is het eten van feces, het likken van de anus of het drinken van anale afscheidingen een blijkbaar uitstekende methode om bacteriën e.d. over te brengen op de volgende generatie. Bij dieren met een specialistisch dieet vol stevige vezels is dit heel gewoon, aangezien hun koolhydraten zonder hulp van de juiste bacteriën, schimmels of protozoa niet zijn af te breken. Dit zien we onder andere bij de termieten en de nauw verwante houtetende kakkerlakken; bij die laatste staan de nimfen zij aan zij te dringen om uit de anuskamer van hun moeder een vloeistof op te slurpen die wemelt van de protozoa. Groene leguanen hebben een minder zorgzame moeder en beginnen hun leven in een nestkamer waar ze eerst grond ophappen om microben te winnen; een week later graven ze zich een weg naar buiten en beginnen planten te eten; in de tweede en derde week verlaten de dieren hun geboortestreek en eten ze het afvalmateriaal op van oudere soortgenoten. De eucalyptusetende koala produceert voor haar jong een speciale anale uitscheiding, want zonder haar flora kan de jonge koala geen bladeren verwerken of de giftige tannines verdragen waarmee eucalyptusbomen zich wapenen. Bij paarden en olifanten lijkt coprofagie uitsluitend voor te komen bij de jongen; verrijking van de darmflora is daarom een aannemelijke verklaring.³²⁻³⁶

Mensenbaby's lopen hun darmflora op door de alledaagse interactie met de omgeving, door normaal intiem contact met hun verzorgers en door borstvoeding; toch kunnen minder fraaie contacten tijdens de geboorte ook een bijdrage leveren.³⁷

Caecotrofie

Bij een deel van de dieren die stevige vezels eten en hun voedsel alleen met hulp van microspecialisten weten te verwerken, vindt die zogenoemde fermentatie pas achterin het spijsverteringsstelsel plaats, in de blinde en/of dikke darm. Een belangrijk deel van de nutriënten en energie die uit het voedsel zijn te halen, moet daarom hier worden opgenomen en dit kan problemen geven. In de eerste plaats hebben de achterdarmen moeite met de absorptie van stoffen waarmee de maag en dunne darm geen moeite hebben, met name vitamine B12. Ten tweede neemt efficiënte fermentatie tijd in beslag en hoe langer een dier vezels in de achterdarmen vasthoudt, hoe langer het duurt voor het nieuw voedsel kan doorsluizen of innemen. Konijnen hebben voor dit dilemma een fantastische oplossing gevonden die caecotrofie wordt genoemd: het opnieuw winnen van materie uit de blindedarm (caecum).³⁸⁻³⁹

Konijnen produceren twee soorten rommel. Eén is hard en rijk aan vezelresten, maar arm aan nutriënten; de andere is zacht en rijk aan vitamines, proteïnen, aminozuren en stikstof. De

harde vorm wordt alleen ingenomen als het konijn niets anders heeft om op te peuzelen; de zachte vorm, vaak voedzamer dan een vers maal, wordt altijd meteen van het achterste geplukt en zonder kauwen opgeslokt. Konijnen houden voedsel lang in hun superzure maag vast en om deze reden bevat de zachte feces een laag slijmvlies dat de microben erin beschermt. Dit is erg belangrijk, want het konijn verliest met het defeceren meer darmflora dan het op termijn kan missen.⁴⁰⁻⁴²

Het voorbeeld van het konijn is niet uniek. Min of meer vergelijkbaar gedrag en een vergelijkbare spijsvertering vinden we bij de buideldieren, de wezelmaki, de haas, de pika's en de knaagdieren. Niet al deze dieren hebben zich gespecialiseerd in lastige vezels, maar zijn toch geregeld afhankelijk van bacteriële fermentatie en van nutriënten die in de achterdarmen worden vrijgemaakt (misschien komt fermentatie verder van pas als de maag en dunne darm een maaltijd wel kunnen verteren, maar de bolus snel plaats moet maken voor een nieuw maal, zodat de goedontwikkelde achterdarmen het karwei kunnen overnemen).⁴³⁻⁴⁴

Sommige vogels verwerken hun voedsel met behulp van fermentatie achterin, waaronder kippen, kalkoenen en struisvogels. Bij deze dieren vindt het oppikken van de eigen of van anderen mest niet zo stelselmatig plaats als bij knaagdieren en konijnen. De reptielenfamilie telt fermenterende landschildpadden die niet alleen liefhebber zijn van de eigen uitwerpselen, maar ook die van koeien. Kijken we naar de amfibieën, dan vinden we consequent coprofaag gedrag en fermentatie bij de brulkikker. Of de verschillende vissen die vezels achterin verwerken hun dieet met uitwerpselen aanvullen is mij niet bekend. Bij de ongewervelde dieren is er de jeruzalemkever die materie uitstoot waarop schimmels uit het lichaam hun fermentatieding voortzetten; zonder coprofagie blijft deze houtetende kever niet in leven. Een aantal miljoenen doet eveneens aan een tweede ronde door het spijsverteringsstelsel.⁴⁵⁻⁵⁰

Fermentatie van vezels in de achterdarmen impliceert niet per se coprofagie/caecotrofie. Planten verschillen in voedingswaarde, verteerbaarheid en de ene vezeleter eet gevarieerder dan de ander. Zo leeft de reuzenkoeskoes van Australië van eucalyptusbladeren met veel stikstof en het dier hoeft zijn dieet niet aan te vullen met de eigen feces; de oostelijke koeskoes aan de andere kant, eet stikstofarme bladeren en doet wel aan coprofagie.⁵¹

Verder is postuur mogelijk van invloed. Met de grootte van een dier neemt het lichaamsvolume toe, inclusief het volume van maag en darmen; tegelijkertijd houdt een volumineus lichaam warmte, dus energie, beter vast. Kortom, bij grotere dieren, en in elk geval de volwassen exemplaren, levert de verwerking van voedsel wellicht meer op tegenover minder kosten, terwijl er meer ruimte en dus tijd is voor vertering en fermentatie en de opname van

nutriënten. Dit helpt misschien verklaren waarom volwassen olifanten, ondanks hun vezelrijke dieet, onder normale omstandigheden geen mest lusten en de rijkdom laten liggen voor andere dieren. Ook paarden laten hun mest liggen, misschien tot vreugde van het veulen of de voorbijlopende hond.⁵²⁻⁵⁵

Coprofagie door dieren die vezels in hun achterdarmen fermenteren, is niet zonder risico's. Dit geldt het meest voor jonge zoogdieren die net van de melkvoeding afstappen en waarbij de barrière van de maagdarmflora nog volop in ontwikkeling is. Bij het konijn helpt het superzure maagzuur waarschijnlijk om de gevaren van caecotrofie in te dammen. En mogelijk worden er in de darmen van dit dier, tijdens de vorming van de feces die rijk zijn aan voedingsstoffen meer gunstige dan ongunstige microben gerekruteerd. Verder beschikken herbivoren die achterin fermenteren in het algemeen over een goed ontwikkelde blinde darm (caecum), een darmdeel dat bij ons klein en ontstekingsgevoelig is, maar dient als toevluchtsoord voor nuttige microben en als uitvalsbasis van immuuncellen...⁵⁶⁻⁵⁹

Fermentatie, maar geen caecotrofie

Niet alle herbivoren verwerken lastige vezels in de darmen. Koeien, giraffes, schapen en verschillende andere hoefdieren fermenteren hun voedsel in vier maagcompartimenten. Ook de Zuid-Amerikaanse luiaard bezit vier magen om zijn dieet van bladeren te verwerken. Andere wezens die hun vezels al voorin fermenteren, slagen hier met slechts één maag in, zoals de kangoeroe, de boomrat *T. nigricauda* en een aantal primaten: de langoeren, de colobusapen en de neusapen. Er is één vogel, de hoatzin of stinkvogel, die de bladeren die hij eet in de krop fermenteert.⁶⁰

Fermentatie aan het begin van het spijsverteringstelsel betekent dat vitamines en andere voedingsstoffen daar al door microben aan- en vrij- worden gemaakt, waarna ze gemakkelijk door de maag, dunne darm of achterdarmen worden opgenomen. Verder gaat dode fermentatieflora direct naar de dunne darm om daar als extra proteïnebron te dienen; bij koeien helpen speciale enzymen zulke bacteriën te verteren. Het is denkbaar dat de concentratie van de goedaardige specialistische flora voorin het maagdarmstelsel, achterin meer ruimte overlaat voor generalisten met een pathogene potentie, zoals de eerder genoemde onprettige *E. coli*-varianten in de koeienvlaai.⁶¹

Hoewel fermentatie voorin en de gewoonte van herkauwen coprofaag gedrag in principe overbodig maken, zag ik eens hoe geiten in de Indiase Thar woestijn de race oplikten van een toerist met 'Delhi belly', maar dit vond plaats in een erg droog milieu.

Ten slotte nog zijn er planteneters zoals pandaberen en zaagvinken met een dieet vol onverteerbare vezels, maar die niet uitblinken in het fermenteren van zulke lastige koolhydraten. Deze dieren compenseren hun handicap door ontzettend veel te eten en wel het cytoplasma uit de plantencellen te winnen, maar de celwanden met de lastige koolhydraten uit te stoten. Coprofagie is bij zaagvinken of panda's zover ik weet nooit gerapporteerd en gezien wat ze benutten en uitstoten onwaarschijnlijk.⁶²

Benutting van uitscheidings bij ongewervelde dieren²	
Beschutting	Termietenheuvels worden met behulp van uitwerpselen gebouwd. Er zijn rupsen die er bladeren mee aan elkaar hechten.
Bescherming	Larven van schildkevers maken gesofisticeerde ‘harnassen’ van hun afval.
Camouflage	Nimfen van de roofkever <i>Salyavata veriegata</i> benutten de uitwerpselen van hun prooi, de termiet, om zichzelf te camoufleren.
Eileg	De eieren van de kever <i>Weiseana barkeri</i> komen niet uit als ze niet bedekt worden met het relevante soort lichaamsafval (dat waarschijnlijk uitdroging voorkomt).
Wapen/ter afschrikking	Cicaden en spuugbeestjes schieten anale vloeistoffen af wanneer ze worden gestoord.
‘Omkoping’	Binnen de bekende symbiose van bladluizen en mieren kopen de eerste met hun honingdauw de bescherming van de mieren.
Voedsel	Duitse kakkerlakken gebruiken hun afval als babyvoedsel. De gewone pissebed eet het zijne om een kopertekort te voorkomen.
Darmflora	Houtetende kakkerlakken en termieten geven hun speciale darmflora anaal-oraal door aan naïeve soortgenoten.
Bemesting	Schimmelkwekende termieten en bladsnijmieren gebruiken een speciale veilige vorm van hun mest als bemesting.
Als bakens	Kakkerlakken vinden hun nest terug dankzij de geur van hun feces; sommige mieren dito; de materie kan bij concurrenten territoriaal gedrag uitlokken.
Ter verkoeling	Larven van de bladwesp <i>Perga dorsalis</i> wrijven zich in met een vloeistof uit de anus als de temperatuur te hoog oploopt.

Hoofdstuk 6 Bij de mensapen



Coprofagie door een bejaarde chimpansee in Burger's Zoo



Coprofagie door een gorilla in Burger's Zoo

Gorilla

Coprofagie komt frequent voor bij de gorillasoorten en is met een beetje pech/geluk een gebeurtenis die bijblijft van het dierentuinbezoek. De gorilla bezit een goed ontwikkelde dikke darm, toegelegd op het fermenteren van cellulose en andere onverteerbare koolhydraten uit de bladeren die hij eet. Daarmee lijkt coprofagie bij deze primate dezelfde functie te dienen als bij veel andere vezeleers, maar hier staat het één en ander tegenover.¹⁻²

De gorilla eet niet eenzijdig: de mensaap leeft van meerdere soorten bladeren en vult zijn dieet aan met plantaardig materiaal dat beter verteerbaar is, vooral fruit dat bij overvloed het dieet gaat domineren. Verder haalt de gorilla proteïnen en ijzer uit insecten en zo nodig eet hij

grond om mineralen en heilzame stoffen binnen te krijgen (geofagie). Tel daarbij op dat de gorilla heel wat meer tijd aan eten besteedt dan aan bewegen, en coprofagie ligt al minder voor de hand. Dian Fossey heeft er het volgende over geschreven:³⁻¹⁰

‘Bij gorilla’s van alle leeftijden en beide seksen is het eten van de eigen mest waargenomen en, in mindere mate, de mest van andere gorilla’s. Coprofagie is het waarschijnlijkst tijdens aanhoudende periodes van dagrust gedurende het regenseizoen, wanneer de tijd die aan eten en reizen wordt gespendeerd minimaal is. De dieren verplaatsen hun achterste iets om hun behoefte in één hand op te vangen voordat deze de grond raakt. Vervolgens bijten ze in de drol en smakken tijdens het kauwen smakelijk met hun lippen. (...) Er wordt gedacht dat coprofagie bij gorilla’s dient om het dieet aan te vullen, mogelijk door het voorste gedeelte van het spijsverteringsstelsel te voorzien van vitamines, zoals vitamine B12, die in de dikke darm gesynthetiseerd worden.’

Pongo

De Aziatische orang-oetan leidt, net als de gorilla, een rustig leven en bezit, net als de gorilla, een ontwikkelde dikke darm, inclusief een darmflora die uit lastige vezels energie wint en belangrijke nutriënten. Wel is de blindedarm van de orang-oetan minder volumineus en neemt de dunne darm in verhouding meer ruimte in. Qua postuur is de orang-oetan een slag kleiner.¹¹⁻¹⁴

Orang-oetans kennen een gevarieerd dieet en passen zich gemakkelijk aan fluctuaties in het voedselaanbod aan. De Aziatische mensaap eet honderden soorten bladeren, tientallen soorten fruit en allerlei ander plantaardig materiaal, waaronder bloemen en zaden; verder eet de orang-oetan insecten en honing; daarnaast komt soms het eten van grond voor om mineralen te winnen en ook als zelfmedicatie. De Aziatische mensaap lijkt vaker dan de gorilla een beroep te doen op voeding die zich laat verteren en niet alleen fermenteren en op bronnen van proteïnen. Verder vertrouwt de orang-oetan bij schaarste niet uitsluitend op lastige vezels en hun sappen, maar ook op de vetreserves die hij opbouwt in betere tijden. Ten slotte is bij *Pongo* heel incidenteel het eten van vlees waargenomen, zelf gevangen of vers gevonden. Dierlijk voedsel bevat kant-en-klare vitamines B en K en geldt als een hoogwaardige bron van proteïnen, verteerbare koolhydraten en in variabele mate vetten.¹⁵⁻²¹

De verschillen tussen *Pongo* en *Gorilla* suggereren dat coprofagie bij *Pongo* weinig nodig is (wie weet zoekt die laatste, in plaats ervan, liever vlees op).

Over de frequentie van coprofagie in het wild is vrijwel niets bekend, maar in gevangenschap komt het gedrag bij orang-oetans zelden voor en wordt als abnormaal beschouwd en het gevolg van emotionele verwaarlozing, gebrekkige voeding en gekmakende verveling.²²

De variatie aan parasieten in de feces van orang-oetans is kleiner dan bij de gorilla's, wat erop kan wijzen dat de Aziatische mensaap er beter in slaagt parasieten te mijden. Maar goed ook, want in dierentuinen lijken orang-oetans vatbaarder voor fatale infecties met de rondworm *Strongyloides stercoralis* die zich via feces verspreidt. Verder ziet het type witte bloedcel (de eosinofiele granulocyt) dat de strijd aanbindt met rondwormen en andere macroparasieten er bij de orang-oetan iets anders uit dan bij chimpansees en mensen, maar in alle gevallen verschilt de cel wezenlijk van die bij de gorilla's.²³⁻²⁵

Binnen het maag-darmstelsel van de orang-oetan neemt de dunne darm, als gezegd, veel volume in, in elk geval meer dan bij de gorilla. Maar de gorilla heeft weer een groter lichaam, zodat de feitelijke lengte van de dunne darm vergelijkbaar is. Toch, als bij *Pongo* vertering veel belangrijker is dan fermentatie, dan is zijn lange dunne darm, in combinatie met een ongeslepen afweer en een traag transport van voedsel (na een kort verblijf in de maag), wellicht kwetsbaarder. Het infectiegevaar bij coprofagie lijkt dan groter.²⁶

Een mogelijk aanvullende verklaring voor meer kwetsbaarheid bij de orang-oetan is dat de mensaap bijna heel zijn leven doorbrengt in de bomen, waardoor hij weinig te maken heeft met ziektekiemen en parasieten die gedijen in de grond of in het afval dat daar belandt. Gorilla's brengen juist veel tijd op de bodem door, waar ze doorgaans hun nest bouwen. Deze interpretatie wint aan kracht als we kijken naar de gibbons, die ook het grootste deel van hun leven in de bomen spenderen, een orang-oetanachtig dieet volgen en coprofagie lijken te mijden. Gibbons zijn genetisch meer mensaap dan aap en hun leefgebied overlapt met dat van de orang-oetans. We kunnen natuurlijk ook kijken naar de brulapen van het Amazonegebied.

Brulapen leven in de bomen, bezitten weinig weerstand tegen wormen, laten weinig wormen achter in hun uitwerpselen, kennen zowel een breed dieet als fermentatie van bladeren in de achterdarmen en lijken niet aan coprofagie te doen. Bovendien defeceert de rode brulaap op die plekken in zijn gebied, waar hij niet slaapt, eet of regelmatig doorheen reist.²⁷⁻²⁹

Misschien is verder de tolerantie voor plantaardige gifstoffen iets om bij stil te staan, zoals tannines die dodelijk zijn voor verschillende pathogene bacteriën en de ontwikkeling tegen gaan van parasitaire wormen. Gorilla's bijvoorbeeld eten tanninerijke planten om van diarree te genezen. Orang-oetans verdragen tannines minder goed (al raadplegen zij eveneens medicinale planten, en ziekte kan smaak veranderen).³⁰⁻³³

Nog een mogelijke verklaring voor de relatieve kwetsbaarheid van de orang-oetan is zijn solitaire bestaan. Dit is een beetje kort door de bocht, want de Aziatische mensapen zijn niet strikt solitair en hebben door hun promiscuïteit waarschijnlijk meer risicovolle contacten met vreemdelingen dan de gorilla's die in harems leven. Wel betekent het kleine vaste gezelschap bij de gorilla, dat wanneer één lid een parasiet of ziektekiem oploopt, de rest dit waarschijnlijk ook doet, zodat de weerstand van de complete club mogelijk stapsgewijs bijleert. Bij het nu en dan ontmoeten van vrienden en vooral vreemdelingen – het sociale leven van de orang-oetan – verloopt het bijleren wellicht niet zo consequent of gedoseerd. De promiscue levensstijl van de orang-oetan lijkt weerspiegeld in het grote aantal witte bloedcellen dat circuleert in zijn systeem, bedoeld om nieuwe gevaren met maximale kracht te verwelkomen, wat misschien de kans op schadelijke overreacties bij een vies dieet weer vergroot...³⁴⁻³⁶

De gangbare verklaring voor de pseudo-solitaire levensstijl van orang-oetans is overigens dat de mensapen er minder voedsel per oppervlak oerwoud door hoeven te delen, wat de kans op schaarste verkleint. Hoe rijker het voedselaanbod, hoe onaantrekkelijker coprofagie ook nog eens wordt.³⁷

Pan

Van de mensapen staan de chimpansee (*Pan troglodytes*) en de bonobo (*Pan paniscus*) genetisch het dichtst bij de mens.³⁸

Chimpansees eten vooral fruit, maar allerlei groenvoer is welkom, het liefst arm aan onverteerbare vezels en rijk aan proteïnen, verteerbare suikers en eventueel vetten. Verder op het menu staan insecten en hun producten, zoals honing, gal en termietenklei. Chimpansees eten vlees en ze jagen om dit te verkrijgen, alleen of in groepen. Ten slotte worden extra mineralen en andere nuttige stoffen nu en dan verworven via geofagie.³⁹⁻⁴⁰

Vergeleken met de gorilla en de orang-oetan, is de chimpansee niet goed in het verwerken van cellulose, hoewel hij microben huisvest die gespecialiseerd zijn in fermentatie van zulke vezels. Ook is de dikke darm van de chimpansee minder ontwikkeld, terwijl de dunne darm relatief volumineus is, een teken dat *Pan* het veel meer moet hebben van verteringprocessen dan fermentatie. *Pan*-soorten houden hun voedsel minder lang in de achterdarmen vast dan de andere mensapen en een maaltijd met lastige vezels wordt juist versneld uitgescheiden om plaats te maken voor beter verteerbaar voedsel, net als bij ons gebeurt. Chimpansees lijken met tannines iets meer moeite te hebben dan gorilla's, al gebruiken ze soms tanninerijke planten tegen infecties. De chimpansee brengt veel tijd door in de bomen, bouwt het liefst daar zijn nest, maar komt geregeld op de grond. Ten slotte kennen chimpansees, minder dan mensen,

maar meer dan de andere mensapen, een druk sociaal leven dat een hoop snelle energie vergt. Fermentatie kost juist tijd en vraagt rust.⁴¹⁻⁴⁹

Al met al zouden chimpansees niet zo op coprofagie aangewezen mogen zijn als de gorilla's (al zou het niet ernstig vloeken met hun liefde voor rauw vlees). Jane Goodall heeft er dit over geschreven:⁵⁰

‘Coprofagie komt slechts zelden voor in Gombe. Bij één volwassen vrouw, Pallas, werd het eten van de eigen feces vaak waargenomen, (van 1971 tot haar dood in 1982), gewoonlijk wanneer ze diarree had. Voor het grootste deel plukte ze er het onverteerde voedsel tussenuit, zoals vruchten en zaden, en at ze dat op. Haar kinderen aten, na dit ingespannen te hebben aangezien, soms zelf ook een beetje. Eén jong mannetje, Frodo, werd vijf keer in één maand gezien tijdens het eten van zijn feces (twee keer at hij de volledige stoelgang); toen staakte hij de gewoonte. Gedurende één droog seizoen (1981) steeg het aantal observaties van coprofagie plotseling toen zes individuen dit gedrag gingen vertonen (vier van hen meerdere keren). Telkens ging het om het eten van onverteerde voedselresten. Toen de erg oude vrouw Flo niet langer in staat bleek om in bomen met dikke stammen te klimmen of ver te reizen, plukte ze soms voedselresten uit haar eigen feces en die van anderen. Haar jonge zoon imiteerde dit gedrag.’

De neiging van jonge chimpansees om hun rolmodellen na te apen, legt een extra risico van coprofagie bloot en Goodall brengt dit na-apen in verband met latere darminfecties bij de kinderen.⁵¹

Soms gaat coprofagie samen met de opwindings van de jacht. Eén observatie betreft een chimpansee die zijn vinger herhaaldelijk in de anus van een dode colobusaap prikt en daarna met smaak aflikt. Een andere observatie gaat over een chimpansee die een spoor van stressdiarree oplickt, achtergelaten door een op de vlucht geslagen baviaan. Dit soort coprofagie ligt in zekere zin in het verlengde van het eten van de volle darmen van de prooi, een gewoonte die wel meer roofdieren eigen is.⁵²⁻⁵³

Hoofdstuk 7.1 Vlees

‘Gomara [16^e eeuw] schrijft dit walgelijke dieet toe aan één bepaalde stam, de “Yaguaces” van Florida. “Zij eten spinnen, mieren, wormen, twee soorten hagedissen, slangen, aarde, hout, en mest van allerlei soorten wilde dieren.”

(...) De Duitse jezuïet, Vader Jacob Baegert, zegt, doelend op de volken van zuidelijk Californië (waartussen hij van 1748 tot 1765 onafgebroken leefde): “Ze eten de zaden van de pitahaya (reuzencactus) nadat die onverteerd door hun eigen magen zijn gegaan. Ze nemen hun eigen uitwerpselen, scheiden de zaden, roosteren, malen en eten ze

(...)

De Indianen van Noord-Amerika “koken,” volgens Harmon [1820], “de pens van de buffel, terwijl er nog veel mest aan vastkleeft,” (...) “Velen zien een bouillon gemaakt met kariboe-mest of de mest van de haas als een lekkernij.’

Uit: Bourke, (1891). *Scatologic Rites of All Nations*, p.33-34.

Ook in tijden van honger en in hardvochtige strafkampen komt het eten van zaden uit uitwerpselen van dieren voor of consumptie van de mest zelf. Soms heeft een luxeproduct een dubieuze herkomst, zoals het Indonesische ‘Kopi Loewak’ dat wordt gemaakt van koffiebonen die hun exclusiviteit danken aan een gang door het spijsverteringskanaal van de civetkat. Wat opvalt bij de meeste voorbeelden is dat het voedsel verhit wordt en dit dingt af op de pathogene risico’s. Bovendien zijn voorbeelden als hierboven geciteerd (in hoeverre ze betrouwbaar zijn) betrekkelijk zeldzaam. De conclusie blijft dat er diepe verschillen bestaan in de mate waarin de mens wordt afgestoten door het eigen afval en de mate waarin dit voor de mensapen geldt. Vooral als we zien dat onze nauwste verwanten af en toe tot coprofagie overgaan zonder daarmee verontwaardiging op te roepen bij groepsgenoten of het idee besmet te zijn (tenminste, geen waarneming wijst daarop). Wel lijken chimpansees en bonobo’s de consumptie van andermans afval te schuwen, net als wij de aanblik van andermans afval meer schuwen.¹⁻³

Uitwerpselen van chimpansees en bonobo’s zijn aan de zachte kant; dit past bij hun fruitdieet en bij de consumptie van zachte groenten. Die van mensen zijn steviger en in de regel het product van een dieet dat voor een belangrijk deel uit het koolhydraat zetmeel bestaat. Grassen (denk hier aan graan, rijst, maïs, sorghum) zijn rijk aan zetmeel; hetzelfde gaat op voor

ondergrondse reserves (zoals yam, aardappel, cassave); alleen met behulp van het enzym amylase is zetmeel verteerbaar (het is namelijk steviger dan de suikers van fruit). Verder eten mensen meer en gevarieerder vlees dan *Pan*, want toen onze voorouders zich op het open savanneland waagden, evolueerden zij tot bewapende ‘pack hunters’ die de concurrentie met gevaarlijke carnivoren niet uit de weg gaan; ook leven langs meren, rivieren en kusten met het bijbehorende voedselaanbod zal een rol hebben gespeeld.⁴⁻⁷

De laatste voorouder die wij met de chimpansees deelden, was net zo weinig chimpansee als mens en de vieze gewoonten van *Pan* (net als die van de gorilla) zouden aanpassingen kunnen zijn aan het leven in het dichte regenwoud van Afrika. Toch, onze walging blijft bijzonder verfijnd en de evolutionaire geschiedenis van dieren leunt sterk op verschuivingen in het dieet. De vraag klinkt misschien gek (heel dit boek is een beetje gek, zo niet borderline klinisch gestoord, zeker de eerste versies), maar kan het dat het eten van meer dierlijk voedsel extra risico’s bond aan het (proto)menselijke lichaamsafval, zodat de walging ervoor consequenter en breder werd dan bij de mensapen?⁸

Idee 1, phyla bacteria

Eten ratten voor langere tijd stelselmatig meer vlees dan gewoonlijk, dan vindt in wat ze uitstoten een bescheiden toename plaats van de hoeveelheid proteobacteriën (zoals *E. Coli*) terwijl het aantal vezelminnende bacteriën (voornamelijk *Lactobacilli*) daalt. Wordt het dieet verrijkt met vezels, dan gaat dit vaak weer ten koste van de proteobacteriën, terwijl leden van de bacteriefamilies *Lactobacilli* en *Bifidobacteria* (die probioticadranks zo gezond maken) terrein veroveren. Ook kan een toenemende vleesconsumptie extra galzuren opleveren en meer stinkende afvalproducten.⁹⁻¹¹

Ter vergelijking: dat wat strike vleeseters uitstoten, bevat weinig of vrijwel geen *Bifidobacteria*. Ondertussen herbergt het, in plaats van vezelminnende *Lactobacilli*, *Lactobacilli*-varianten die vlees koloniseren (al zijn deze bederfbacteriën niet per se schadelijk). Verder maken proteobacteriën – bederfbacteriën met schadelijke varianten – bij verschillende vleeseters een aanzienlijk percentage van de fecale flora uit. Daarnaast telt het spijsverteringskanaal en dus afval van vleeseters grote populaties zwavelverwerkende bacteriën, waaronder pathogene *Proteus*-, *Pseudomonas*-, *Campylobacter*- en *Salmonella*-bacteriën; zulke microben concurreren in het maagdarmsstelsel met de vriendelijke methaanmakers die bij de planteneters domineren.¹²⁻¹⁵

Al met al lijkt een vleesdieet de aanwas te bevorderen van bacteriën uit de phyla *Proteobacteria* en *Firmicutes* (waartoe ook de zwavelverwerkers en *Lactobacilli* behoren). Deze twee

phyla zijn verantwoordelijk voor het bederf van kadavers, vlees, vis en ander toegankelijk organisch materiaal. Omdat de leden van de genoemde bacterie-orden graag teren op de biochemie van dierlijke cellen, is het misschien niet gek dat een aantal van de gevaarlijkste ziektekiemen op aarde zich onder hen bevinden, zoals de onderstaande notoire veroorzakers van (voedsel)vergiftiging.¹⁶

<i>Bacillus cereus</i>	<i>Arcobacter butzleri</i>	<i>Salmonella typhimurium</i>
<i>Campylobacter jejuni</i>	<i>Escherichia coli</i>	<i>Shigella flexneri</i>
<i>Clostridium perfringens</i>	<i>Plesiomonas shigelloides</i>	<i>Shigella sonnei</i>
<i>Listeria monocytogenes</i>	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	<i>Vibrio parahaemolyticus</i>
<i>Staphylococcus aureus</i>	<i>Salmonella enteritidis</i>	<i>Yersinia enterocolitica</i>

Des te vaker een dier vlees eet of rottend materiaal, des te groter de kans dat het ziektekiemen en hun sporen tegenkomt, oploopt, huisvest en verspreidt...

Voeding mag van invloed zijn op de flora van het maagdarmsstelsel en dus het afval, genen zijn god. Neem de pandabeer: dit dier leeft uitsluitend van bamboe en bezit tegelijkertijd het maagdarmsstelsel en de flora van de gemiddelde beer, al huisvest de panda wel een kleine populatie celluloseverwerkende bacteriën.¹⁷⁻¹⁸

De rol van de genen is bij mensen even groot. Afhankelijk van het milieu en andere factoren kunnen mensen heel verschillende microbenspecies herbergen, maar die diversiteit is voor ons argument een beetje een façade. Waar het om gaat is wat de microben in het lichaam uitvoeren: in wat voor milieu zetten ze welke moleculen op welke manier om. Zo bekeken, kent de mensheid slechts een paar enterotypes met specialistische en generalistische microben die steeds uit dezelfde hogere groepen afkomstig zijn. Eén van de voornamelijk profielen die in menselijke uitwerpselen zijn gevonden, wordt gedomineerd door *Bacteroides*-bacteriën; een tweede door *Prevotella*-species. Of een kind nu opgroeit met het eten van vlees of met een vegetarisch dieet, genetische verwantschap voorspelt beter welke flora het verwerft dan dieet.¹⁹⁻²⁰

De flora van mensen is duidelijk niet die van een typische vleeseter. In een aantal onderzoeken is de fecale flora van verschillende diersoorten vergeleken en geconcludeerd dat die van dieren die genetisch en evolutionair verwant zijn het meest overeenkomt. Mensen vallen in dezelfde categorie als de chimpansees en de bonobo's en deze staat weer het dichtst bij de

iets lossere verzameling van de gorilla's en de orang-oetans. Ook uit analyses van de afvalflora van chimpansees en mensen komt geen duidelijk verschil in biohazard naar voren.²¹

Idee 2, ziektekiemen en parasieten van de prooi

Dat een jager meer kans maakt om parasieten en ziektekiemen op te lopen dan een dier dat nauwelijks in contact komt met de lichaamssappen, het bloed en het vlees, de ingewanden en de organen van een ander dier, klinkt aannemelijk. Kan wat een jager door zulke intieme ontmoetingen oploopt zich verspreiden via het eigen afval, dan rechtvaardigt dit wie weet een strengere afkeer voor die secundaire besmettingshaard.²²

Tegenargument één is dat de weerstand van een jager berekend moet zijn op de gevaren van het eten van vlees en in staat om ziektekiemen en parasieten direct te elimineren. De gier bijvoorbeeld loopt dankzij zijn smerige dieet keer op keer parasitaire wormen op; toch slaagt de vogel erin de populaties zo in te dammen dat er zelden een probleem van komt. Vanwege dit-zelfde gestel hoeft de gier besmettingshaarden minder te vrezen.²³

In een Indiaas wildreservaat bleek (op basis van hun uitwerpselen) gemiddeld 96% van de strikte carnivoren besmet met parasieten, tegenover 72% van de strikte herbivoren; het gemiddeld aantal soorten parasieten was bij de carnivoren twee keer zo hoog. Aan de andere suggereerde de studie dat herbivoren met veel parasieten sneller werden opgegeten, terwijl de dieren die zich niet lieten opeten, zoals de olifant en het stekelvarken, even besmet als de carnivoren waren met een haast even grote variatie aan parasieten. De parasieten die bij twee van de drie onderzochte carnivoren (de tijger en luipaard tegenover de dhole) domineerden, waren helemaal niet van prooien afkomstig.²⁴

Het risico dat onze jachtgrage voorouders liepen om gevaarlijke ziektekiemen en parasieten over te nemen van hun prooi, was ongetwijfeld afhankelijk van het soort prooi, diens conditie, welke delen er gegeten werden, de geschiktheid van de jager als gastheer voor pathogene gevaren en de staat van zijn gestel. Walging voor het eten van bepaalde prooien of bepaalde lichaamsdelen en fatsoenlijke 'keukenhygiëne' is dan een adequate en een in het dierenrijk breed gedeelde strategie; extra walging voor het eigen afval klinkt onnodig.

Idee 3, pathogene opportunisten

Worden uitwerpselen niet vroegtijdig gesnapt door hondachtigen, marterachtigen, gieren, mestkevers of kortschildkevers, dan komen allerlei andere dieren een kijkje nemen, zoals mieren, oormwormen, veenmollen, sluipwespen en meer. Vaak blijven alleen de vliegen (vooral

dambordvliegen, bromvliegen en groene vleesvliegen) hangen of keer op keer terugkomen: ze eten van-, paren op- of leggen eieren in de rommel. Krijgt een coprofagiebedrijvend dier vliegenlarven binnen, dan bestaat er kans op infectie en ontsteking van de darmen (myasis intestinalis).²⁵⁻²⁶

Op menselijke feces komen bijna altijd generalisten af, opportunisten die geïnteresseerd zijn in die van meerdere dieren. Slechts een enkele opportunist vertoont enige voorkeur voor de onze, zoals de griezelige vlieg *Musca sorbens*. Dit insect, dat verwant is aan de huisvlieg, draagt de parasitaire bacterie *Chlamydia trachomatis* mee die een ontsteking veroorzaakt aan het bindvlies van het oog, eindigend in blindheid. Er bestaan nog andere besmettingshaarden voor trachoom dan deze vlieg, zoals besmette individuen en de dingen die ze aanraken; bovendien groeit het risico op besmetting als de hygiëne verslechtert en de bevolkingsdruk toeneemt.²⁷⁻²⁸

Natuurlijk kampen ook andere dieren met zulke verraderlijke fijnproevers. De vlieg *Musca autumnalis* voedt zich met het gezichtsvocht van vee en daarnaast met hun mest, waar de vlieg eieren in legt. Deze vlieg kan een ware plaag vormen dankzij de oogworm *Thelazia rhodesi* of de bacterie *Moraxella bovis* die beide ooginfecties veroorzaken, soms eindigend in blindheid. Er bestaat een parasitaire worm (*Heterotylenchus autumnalis*) die de smaak van de vlieg voor mest deelt en besmette vrouwelijke vliegen zo manipuleert dat zij het vee met rust laten en uitsluitend nog die eerste target bezoeken.²⁹

Alle dieren kampen met pathogene opportunisten. Naarmate er meer aantrekkelijke vuiligheid wordt geproduceerd en/of er langer bij in de buurt wordt verbleven, zou het probleem via natuurlijke selectie best evolutionaire veranderingen kunnen afdwingen die hygiëne en zindelijkheid ten goede komen.

Contact met ziekte-dragende opportunisten kan door extra vlees- of visconsumptie op ten minste twee manieren toenemen.

Ten eerste zal het lichaamsafval sneller overgebleven proteïnen en vetten bevatten. Deze nutriënten kunnen zorgen dat het afvalmateriaal in het milieu iets langzamer wordt afgebroken dan bij een verteerbaar vegetarisch dieet en dan voor langere tijd opportunisten aantrekt.³⁰

De tweede manier, die een stuk interessanter klinkt, komt neer op extra aanbod: vliegen en andere opportunisten die van lichaamsafval houden, houden ook van vlees en vis of leggen daar hun eieren in. Frequenter dierlijk voedsel eten, vergroot dus de kans op indirect oraal-fecaal contact, want telkens trekt de maaltijd ook riskante opportunisten aan. Nota bene: de meeste vliegen die op groenvoer afkomen, kennen zulke vieze interesses niet.³¹

Misschien dat een goed gevoel voor keukenhygiëne afdoende is om met het gevaar van opportunisten om te gaan, zoals afkeer om het slagerswerk vlak bij huis uit te voeren, verscherpte afkeer voor voedselbederf en voor het laten rondslingeren van rottend materiaal. Het concept van besmetting zou extra welkom zijn om ongedierte te identificeren, niet alleen vliegen, maar ook kakkerlakken of ratten, en het voedsel dat ze verontreinigen:

dier + walgelijk materiaal = besmet dier = ongedierte
ongedierte + voedsel = besmet voedsel

Idee 4, collateral effect

Hoe meer vlees of proteïnen een dieet bevat, hoe meer stinkende afvalproducten er geproduceerd worden door de enzymen van het lichaam, door de maagdashflora en door de microben die meereizen naar buiten. Voorbeelden van afvalproducten zijn de uitgesproken fecesstanken indool en skatool, de lijkenlucht cadaverine, opdringerige ammoniakmoleculen, rot ruikende zwavelverbindingen, en een hele reeks kaas-, kots- en kattenbakachtige vetzuren.³²

Afhankelijk van de voeding kan wat chimpansees en bonobo's uitstoten al behoorlijk stinken. Fruit laat alcoholketens en zuren achter en krijgen de mensapen in de dierentuin uien, dan verergeren zwavelverbindingen de stank, terwijl komkommers niet traceerbaar zijn; vlees lijkt geen verschil te maken, maar in de dierentuin (en doorgaans ook in het wild) is de vleesconsumptie bescheiden en die van vezels groot. Vaak vermindert extra vezels eten de hoeveelheid stinkende afvalproducten.³³⁻³⁴

voedingsstof	elementen	o.a. in	afbraakproces	afbraakproducten
nucleïnezuur	C, H, O, N, P,	levende cel	proteolyse, deanimering	aminozuren, peptiden, amines (cadaverine, putrescine, trimethylamine), ammonia, indolen, H ₂ S
proteïnen	C, H, O, N, (P, S)	vlees, vis		
chitine	C, H, O, N	exoskelet		
pectine	C, H, O	fruit	pectinolyse	methanol, suikerzuren
koolhydraten	C, H, O	vezels	hydrolyse, fermentatie	organische zuren (bv. cresol), CO ₂ , methaan, alcohol
vetten	C, H, O, N, (P, S)	vlees, vis	hydrolyse, vet- zuurdegradatie	glycerol, vetzuren

Opmerking: koeienmest en de mest van andere grazers stinkt door een combinatie van ammoniak, het scherp ruikende molecuul P_2O_5 , zwavelverbindingen en een profiel aan vetzuren dat meestal afwijkt van dat van de vleeseterodeur.³⁵

Als de feces van carnivoren een distinctieve odeur bezitten, zou het voor dieren die op het menu staan handig zijn om die geur te herkennen en erdoor afgeschrikt te worden, niet? Misschien wordt onze repulsie voor lichaamsafval, waaronder het eigen, wel versterkt door een nuttige aversie voor dat van roofdieren. Veel prooidieren reageren inderdaad op de geuren van vijanden:

- Het zwartstaarthert eet geen bladeren waaraan de stank kleeft van de uitwerpselen van lynxen, bergleeuwen, wolven en coyotes. Met het verstrijken van de tijd went het aan de stank van wolven en coyotes, maar het blijft die van de katten afstotelijk vinden, erger nog dan een rotte eierengeur.³⁶
- Schapen weigeren voedsel te eten dat besmet is met de geur van roofdierenmest, vaker dan wanneer het besmet is met de lucht van eigen uitstotingen of die van omnivoren als varkens, ratten en zelfs beren.³⁷
- Naast voedsel dat besmet is met de eigen mest, lusten koeien niets waar de afvalstank van coyotes en vossen in hangt of die van poema's en in beduidend mindere mate geldt dit met betrekking tot beren.³⁸
- De keutels van zowel dassen als konijnen kunnen besmet zijn met de *Mycobacteria* die rundertuberculose veroorzaken. Toch vermijden runderen tijdens het grazen de besmettingshaarden van konijnen beduidend minder dan die van dassen (opportunistische omnivoren), zelfs als die laatste niet besmet zijn, maar de eerste wel.³⁹
- Geiten lijken hun eigen afval niet te vinden stinken, maar vermijden wel voedsel met een koeienmestgeur, mits er een alternatief maal is. Heviger worden geiten afgestoten door de stank van beren, leeuwen en tijgers, maar niet door die van poema's. Bij tijgerfeces is het effect groter als het roofdier zich eerder vergrepen heeft aan geiten.⁴⁰⁻⁴¹

In onderzoeken naar dit soort gedrag wordt de mate van afschrikking vaak aan de hand van twee dingen bepaald:

- 1) de onwil van het dier om besmeurd voedsel te eten;

- 2) hoe lang het duurt voor er gewenning optreedt en het dier zich alsnog aan het voedsel waagt (mits dit gebeurt).

Hierdoor is moeilijk te zeggen of er sprake is van walging, angstgedrag of misschien allebei. Beide emoties kunnen het eetgedrag stilleggen en beide zijn te overkomen. Om te weten welke emotie een dier vertoont, is het nuttig om te weten wat er precies in de hersenen plaatsvindt, want in welke mate zijn er circuits aan het werk die zich met een bepaalde emotie laten associëren?⁴²

Tot in het brein is onderzocht hoe ratten op trimethylthiazoline (C₆H₁₁NS) reageren, een geurcomponent in de feces van verschillende roofdieren. Het ruiken ervan veroorzaakt bij ratten typisch angstgedrag, zoals bevriezing, vermijding van de plek waar de geur hangt én niet-eten; ook neemt de hoeveelheid stresshormonen in het bloed toe; tegelijkertijd zijn in het brein de angstcircuits flink actief. Toch blijken er op hetzelfde moment circuits actief die bemiddelen bij het vies vinden van voedsel en viscerale ervaringen, zoals die van walging, maar niet zozeer angst. Het lijkt erop dat de rat de TMT-geur tegelijkertijd griezelig vindt en vindt stinken, maar dat angst de dominante reactie is.⁴³

Geurcomponenten die uitsluitend de aanwezigheid van een roofdier verraden zullen niet per se walging oproepen, geen wansmaakachtige sensatie, en om die reden niet per se als stank worden ervaren, want zulke geuren worden als feromonen verwerkt en bewerkstelligt op zo'n manier een onbestemd gevoel van angst. Walging wordt getriggerd door afvalproducten die op pathogeen gevaar duiden, want vergelijkbare afvalproducten als die van o.a. een carnivorendieet komen vrij bij de ontbinding van kadavers, dus een algemene vorm van biohazard; verder is er overlap met het geurprofiel van sommige rottende vegetatie (o.a. witte kool), dood water en ook zwavelhoudende plantengiffen en vulkanische bronnen. Walging waarschuwt niet per se voor het soort gevaar voor lijf en leden dat een roofdier vormt.⁴⁴⁻⁴⁹

Onze gruwel voor de genoemde stanken berust op een al oeroude en breed gedeelde gevoeligheid voor indicators van ziektegevaar. Predatorgevaar oefende waarschijnlijk geen invloed uit op deze walgingsgevoeligheid en dan – via die route – ook niet op hygiënisch gedrag.

(Vraag: zou repulsie bij predatorgevaar of bij de ravage aangericht door predators misschien het immuunsysteem klaar kunnen stomen om een bloederige aanval te incasseren?)

Walging versus angst[†]

Als een dier tegelijkertijd angst en walging vertoont, werpt het twee verschillende reacties in de strijd elk met een eigen evolutionaire functie. Angst – ‘freeze, flight, fight, faint, panic, paralyze’ – is de reactie die het beste past bij predatorgevaar.

- Functioneel verschil: walging gaat van oudsher contact met pathogene stoffen tegen; angst bereidt het lichaam voor op vluchten of vechten of doet het bevroren of verlammen.
- Verschil in expressie: de gezichtsexpressies bij walging en die bij angst zijn zeer verschillend: bij angst trekken de wenkbrauwen naar elkaar toe en omhoog, gaan de opperste oogleden omhoog, spannen de onderste zich, en trekken de gespannen lippen naar achteren toe richting de oren, terwijl de mond vaak iets open gaat; dit vergroot i.i.g. het visuele vermogen, en zendt een totaal andere boodschap uit naar anderen dan de verschillende expressies van walging.
- Fysiologisch verschil: walging leunt op parasympatische activiteit van het zenuwstelsel; angst gebruikt sympathische activiteit (net als bijvoorbeeld frustratie, zodat als de ‘spanning’ nog geen heel specifieke vorm aanneemt, mensen er verschillende interpretaties aan kunnen geven).
- Verschil m.b.t. de stressrespons: walging lijkt gepaard te gaan met een verlaagd speekselcortisolgehalte, een verlaagd hartritme en een afnemende systolische bloeddruk (bovendruk) en polsslag, maar bij angst zijn al deze zaken verhoogd, net als de diastolische bloeddruk (onderdruk).
- Verschil in attentie: angst stuurt de aandacht razendsnel naar het gevaar, waarbij de situatie nauwkeurig geanalyseerd wordt door de visuele cortex; bij walging verloopt de aandachtfocus veel trager (een walgend dier keert zich in eerste instantie ook liever van de stimulus af) en de visuele cortex reageert dan ook minder fel.
- Maar dan de schrikreflex: net als bij angst schrikken mensen tijdens een ervaring van walging makkelijker en heviger, zoals door een plotseling geluid; toch, woede en verdriet hebben hetzelfde effect.

Idee 5, mensetende opportunisten

Toen onze voorouders gaandeweg het bosland verlieten, kregen ze te maken met imposante hyenasoorten, sabeltandkatten, cheeta's, luipaarden, iets later ook leeuwen, en een voorloper van de Afrikaanse wilde hond, en krokodillen langs de waterkant.⁵⁰

Apen die in georganiseerde groepen leven, in bomen kunnen klimmen, voor elkaar opkomen, zich bewapenen en misschien ook graag hun moed bewijzen zijn bepaald geen hapklaar maal. Zelfs savannebavianen verdrijven en verwonden luipaarden en cheeta's en eens is waargenomen hoe een chimpanseegroep een luipaardenhol aanviel en één van de jongen doodde. Daar komt bij dat de imposante predators uit de tijd van onze voorouders zich op de grotere prooien oriënteerden en de kleine proto-mensen zouden voor hen niet de beste buit zijn geweest. Ondanks de nuances is het aannemelijk dat er nu en dan geofende menseneters opdoken en ook het gevaar van nieuwsgierige carnivoren verdient aandacht. Voor een opportunist als de prehistorische hyena zouden de restanten van het diverse dieet van onze voorouders, en toch rijk aan dierlijk voedsel, een mooie aanvulling op het eigen dieet zijn geweest (maar het roven van een verse buit, net binnengehaald en niet al eens gegeten, zou nog aantrekkelijker zijn geweest). Een ander gevaar is ontdekt te worden door agressieve territoriale dieren.⁵¹⁻⁵³

Signalen van bederf werken als een uithangbord. Meerdere carnivoren van onze tijd komen af op kadavers of de feces van andere carnivoren. Wanneer hyena's een rottende substantie aantreffen, wrijven ze de geur in hun vacht alsof het parfum is; bij thuiskomst levert dit positieve aandacht van groepsgenoten op. In één onderzoek werd hetzelfde gedrag bij wolven onderzocht: zij wreven zich gretig in met de stank van beren- en poema-uitwerpselen, maar toonden een sterke weerzin om van de bron te proeven: de nieuwswaarde telde wellicht, eventuele voedingswaarde niet. Voor andere vleeseters telt de voedingswaarde weer: buidelratten komen liever op coyotefeces af dan die van de lynx, ondanks dat de coyote hun geduchte vijand is, maar het dieet van de coyote kent meer variatie en dat maakt zijn materie mogelijk voedzamer.⁵⁴⁻⁵⁷

Of ongewenste aandacht van gevaarlijke roofdieren een afdoende evolutionaire verklaring maakt voor extra walging kan ik niet zeggen. Vermoedelijk hadden onze voorouders aan al bestaande repulsie, angst, agressie, samenwerking en cognitie genoeg om ongewenste confrontaties met carnivoren en andere dieren uit de weg te gaan.

Hoe dan ook, we zijn een hoop leuke weetjes rijker.

Hoofdstuk 7.2 Het taboe & de zwakke schakel

Niet jagende makaken zien vlees niet als voedsel, zelfs bij een tekort aan proteïnen. Lijden dezelfde apen aan het syndroom van Klüver-Bucy, gekenmerkt door schade aan de temporale kwab, dan stoppen ze gewillig rauw vlees in hun mond, maar ook oneetbare objecten en feces.¹⁻²

Ratten zijn heel voorzichtige eters, des te beter, want hun fysiologie en neurologie maakt braken onmogelijk. Van nieuw voedsel proeven ratten eerst kleine beetjes en bij ziekteverschijnselen ontwikkelen ze sneller een afkeer voor proteïnerijk voedsel dan voor koolhydraten; soortgenoten laten zich door de kieskeurigheid beïnvloeden.³⁻⁴

Bavianen kunnen leren jagen, maar ze eten liever geen onvertrouwde prooien, zelfs niet als een dappere enkeling dit wel doet, wat bleek toen wrede onderzoekers wilde bavianen levende konijnen voorschotelden.⁵

Katten mogen strikte carnivoren zijn, ze ontwikkelen snel en langdurig een aversie voor voedsel dat verkeerd valt en tonen zich terughoudend naar onbekend rauw vlees toe. Zelden wagen katten zich aan rottend materiaal. Ook bij vis past neofobie: jonge katten proeven sneller voor het eerst tonijn in aanwezigheid van hun moeder dan wanneer ze alleen zijn.⁶⁻⁸ Net zo nuttig als het aannemen van manieren is de mogelijkheid ze weer af te leren: hyena's zetten hun persoonlijk verworven voorzichtigheid opzij als de rest van de groep wel gewoon eet.⁹⁻¹⁰

In principe is vers rauw vlees steriel, maar al gauw raakt het geïnfecteerd door bederfflora uit de directe omgeving en trekt het opportunisten aan. De spieren van een ongezonde prooi kunnen van begin af aan besmet zijn met ziektekiemen of parasieten, maar bij orgaanvlees is het risico veruit het grootst. Is de weerstand van een dier berekend op de gevaren, dan moet de spijsvertering het voedsel nog kunnen verwerken.¹¹⁻¹²

Het is kortom logisch dat vleesetende dieren kieskeurig zijn, ongetwijfeld geholpen door sensaties van walging. En in de vorm van culturele taboes kan kieskeurigheid riskant gedrag, inclusief coprofagie, voor generaties de wereld uithelpen.

De kieskeurigheid van jagers

Eén vorm van kieskeurigheid betreft het soort prooi. Veel vleeseters verkiezen herbivoren boven carnivoren of insectivoren, terwijl ze kannibalisme vermijden. Uitzonderingen bestaan: muizen vergrijpen zich aan dode soortgenoten, want blijkbaar bevat het incidentele

kannibalenmaal de juiste nutriënten tegenover aanvaardbare gezondheidsrisico's. Eén van de vroegste sporen van vleesconsumptie door een proto-mens zou ongeveer 2 miljoen jaar oud zijn en wijzen op een variatie aan prooien, waaronder bokken, impala's, zwijnen, neushoorns, nijlpaarden, krokodillen, schildpadden en meervallen. In de prehistorie van de moderne mens was de jachtbuit ook gevarieerd en bevatte zelfs hollenbieren; wel ging de voorkeur uit naar planteneters. Kannibalisme is de menselijke species nooit vreemd geweest; aanwijzingen hiervoor reiken tot 1,5-1,8 miljoen jaar terug.¹³⁻¹⁸

Jagers kijken bij het kiezen van hun prooi naar kracht en gezondheid. Een gezonde volwassen prooi is de optimale maaltijd, maar weerbaar. Een gezonde jonge prooi is een eenvoudiger maal, zolang volwassenen er niet over waken, maar kleiner. Oude, zieke of gewonde prooien laten zich het gemakkelijkst vangen, maar kunnen een besmettingshaard zijn. Wolven schrikken terug voor confrontaties met grote prooien die in de kracht van hun leven staan, terwijl ze een verzwakt of jong individu niet graag laten gaan. De grote katten van Afrika en Azië durven wel op de grote volwassenen te jagen die goed in het vlees zitten. Zover ik weet eet onze soort, als er keuze is, liever een dier dat stevig in het vel zit en gezond oogt dan een ziekelijk scharminkel, maar we zijn flexibel. De mammoeten en mastodonten die in de prehistorie werden gevangen, waren volwassenen exemplaren van beide seksen (mogelijk van de kudde afgezonderd), net als jonge, oude en verzwakte individuen.¹⁹⁻²²

Gedoseerd eten is een derde vorm van kieskeurigheid: net als de rat een kleine dosis uitproberen en dan afwachten of gewoon eten met mate. Parasieten en ziektekiemen die goed te bevechten zijn, kunnen bij zwakte of in grote aantallen overweldigen en hetzelfde gaat op voor toxines. Eén proto-menselijk fossiel van 1,4-1,8 miljoen jaar oud vertoont sporen van hypervitaminosis A, onder andere op te lopen door het eten van te veel lever. Voor de mens bestaan er meer redenen om geen schranspartijen aan te richten zoals sommige carnivoren dat doen. Eén gevaar van plotseling veel meer vlees eten, is dat de voorraad verteringsenzymen niet op de hoeveelheid proteïnen berekend is en uitgeput raakt; vervolgens worden de β -toxines van de darmbacterie *Clostridium perfringens* C niet langer efficiënt afgebroken met gevolgen die variëren van ongemakkelijke vegetariërsdiarree tot dodelijke darmperforaties. Verder zijn we niet in staat om te overleven op een dieet dat uitsluitend uit vlees bestaat of het moet erg vetrijk zijn; de 'konijnenuithongering' waartoe een dergelijk dieet leidt, is mogelijk omdat de verwerking van alleen proteïnen ons meer energie kost dan ze oplevert en uiteindelijk tot stikstofvergiftiging leidt (hyperammonemia, hyperaminoacidemia). Voor de proto-mensen waren

β -toxines, konijnenuithongering en stikstofvergiftiging wellicht even reële gevaren als een overdosis vitamine A.²³⁻²⁶

Verder hebben jagers de optie om bepaalde delen van een prooi te eten en andere te laten liggen. Vooral de organen, inclusief de hersenen, kunnen parasieten en ziektekiemen herbergen, maar zijn tegelijkertijd de vetrijkste en voedzaamste delen van de prooi en de lekkerste naar de smaak van de liefhebber. Door mensen wordt zo ongeveer elk deel van een dier wel ergens gegeten, of het nu organen zijn, ogen of genitaliën, soms rauw, meestal verhit. Toch bestaan er scherpe culturele verschillen in wat eetbaar wordt geacht en wat niet. Dit geldt behalve voor de delen van dieren, voor de soorten zelf, bijvoorbeeld het wel of niet eten van larven, vleermuizen, honden of varkens. Als soort heeft de mens een enorm repertoire, maar op lokaal cultureel niveau bestaan er heel specifieke en diepgaande aversies, waardoor de opportunistische omnivoor tegelijkertijd een heel voorzichtige eter is.²⁷⁻²⁸

Het taboe

Mensen hanteren rond het eten van proteïnebronnen en sommige andere voeding strenge door walging en bijgeloof bewaakte criteria die ontstaan onder invloed van de eigen smaak, de opvoeding, de cultuur en wereldwijsheid. In het Midden-Oosten zijn schapentestikels een delicatesse, in de Filippijnen ei met embryo, en in Nederland wordt rauwe haring gehapt. Laat het eten van lichaamsdelen of van specifieke dieren, al dan niet bereid volgens een bepaalde methode, zich niet rijmen met onze individuele of culturele manieren, dan roept het gedrag verbazing, verontwaardiging en walging op. Wie probeert een dergelijke culturele barrière te slechten, uit noodzaak, nieuwsgierigheid of aangemoedigd door anderen, doet dit doorgaans met aarzeling.²⁹

Veel dieren leren van elkaar waar ze eten kunnen vinden, wat lekker is en wat oneetbaar, maar echte culturele tradities die dankzij bemoeizuchtige reacties van groepsgenoten en het opleggen van taboes in stand worden gehouden, en van generatie op generatie overgaan, zoals iets lijkt alleen bij de mens aanwezig. In deze context is morele verontwaardiging zeker een factor die aanstootgevende gewoontes, inclusief coprofagie, de wereld uit helpt.

Interlude: het eten van aas

Bederfflora infecteert een gestorven dier in rap tempo. Trekt het stoffelijk overschot aaseters en opportunisten aan, dan zullen die door erin te wroeten en het te verscheuren microben verder over doen verspreiden en pathogene maagdarmflora bevrijden, zoals *Clostridium*

perfringens- en *Campylobacter*-bacteriën. Daarbij verbeteren de grote aaseters de toegang tot het karkas voor de ongewervelde opportunisten. En opportunisten bezitten hun eigen collecties ziektekiemen die ze op het kadaver kunnen overbrengen.³⁰⁻³³

De ontbinding van een dood dier heeft baat bij warme en vochtige omstandigheden en wordt het gehinderd door koude en droogte. Voor jagers die vooral in de schaarse wintertijd terugvallen op kadavers, zoals vossen, lynxen en poema's, vermindert dit misschien de risico's voor de gezondheid.³⁴⁻³⁵

Bij jagende bavianen en chimpansees is het eten van aas, of beter gezegd de afkeer ervoor, goed gedocumenteerd. Deze primaten eten in de regel geen vlees van een prooi die niet zojuist zelf of door kameraden is gedood. Gebeurt dit toch, dan gaat het om een beest dat eerder door groepsgenoten werd gedood en achtergelaten of om een prooi afgepakt van een andere predator, bijvoorbeeld een luipaard. In alle gedocumenteerde gevallen ging het om een karkas van meestal een paar uur tot hooguit twee dagen oud. Favoriete prooien die aan een onbekende oorzaak zijn gestorven, blijven onaangeraakt; hoogstens een enkeling durft na uitgebreide inspectie een stuk te proberen, meestal zonder navolging. Bij de chimpansee is afkeer waargenomen voor signalen van ontbinding. In het werk van Jane Goodall komt de jonge Flint voorbij die niet in staat was afscheid te nemen van zijn gestorven moeder:³⁶⁻³⁸

‘Flint keek naar haar vanaf de oever, ging naar haar toe om haar aan te raken, haar hand in de zijne te nemen. Af en toe vlooid hij haar even. Toen merkte hij plotseling dat vliegen eitjes in haar oor hadden gelegd. De ontbinding zet snel in in de tropen. Flint staarde naar haar oor, raakte de eitjes aan, rook aan zijn vinger en schoot direct de oever op, zijn vingers alsmaar met kracht afvegend aan het gras.’

In de dierenwereld is geur de belangrijkste indicator voor dood en bederf. Over afstoting door visuele signalen van ontbinding bestaat nauwelijks documentatie. Toch zijn mensen erg gevoelig voor de visuele stimuli. Eén bijzonder voorbeeld is onze gruwel voor vliegenmaden, waarvan een dood dier letterlijk barst.

Maden kunnen ziektekiemen meedragen, dodelijke toxines van bacteriën verzamelen en hun aanwezigheid bevordert de verspreiding van microben. Daarnaast is het gekrioel van maden op aas een goede indicatie voor de mate waarin het bedorven is en één die een gebrek aan stank zou compenseren. Binnen enkele minuten beginnen vliegen al eieren te leggen in een ontzield lichaam en na een dag graven er maden in. Als eerste zullen de weke delen aan de

insectenkaken ten prooi vallen, maar het duurt in een gematigd klimaat circa twee dagen voor de fase begint waarin het lijk opzwelt en ten slotte, met hulp van het gekrioel, de huid scheurt. De larvenpopulatie bereikt dan haar hoogtepunt en migreert de grond in om te verpoppen. Een acceptabel stuk vlees valt tegen die tijd niet meer te vinden.³⁹⁻⁴³

Misschien dat mensen een aangeboren aanleg bezitten om vliegenlarven en wat er op lijkt, vies te vinden, net zoals er een oeroude aanleg bestaat om de kriebels te krijgen van andere krioelende beestjes. Het eerste is nuttig voor het vermijden van bedorven vlees en voor de keukenhygiëne; het tweede nuttig voor de nesthygiëne, de lichaamshygiëne en, in combinatie met angst, het vermijden van giftige kaken en stekels. Mogelijk wordt het vies vinden van vliegenlarven geholpen door de associatie met kadavers, rottend voedsel, met stank of de expressies van walging bij andere mensen. Kijken we naar de mug, een dier dat nogal gevaarlijk is voor de gezondheid, maar zich niet ophoudt in afstotelijke milieus en er anders uitziet, dan ervaren we, zover ik weet, niet dezelfde of helemaal geen merkbare walging. Zelfs fysiek contact met vliegen brengt naar mijn weten niet dezelfde repulsie te weeg als bij contact met madden valt te verwachten en het wordt lang niet zo gevreesd; aan de andere kant zijn we aan contact met vliegen gewend, want het is minder vermijdelijk.⁴⁴

De zwakke schakel

De afkeer voor het eten van aas bij bavianen en chimpansees is door de antropologe Sonia Ragain en haar collega's in verband gebracht met de morfologie van het spijsverteringskanaal. Carnivoren en rotzooi-eters laten hun voedsel ruime tijd in de maag dobberen en kneden, om het dan beetje bij beetje, maar in snelle vaart, door de dunne darm te jagen, waarna het via de minimaal ontwikkelde achterdarmen het lichaam verlaat. Bij chimpansees, bavianen en de meeste andere primaten wordt het voedsel juist kort in de maag vastgehouden, waarna het volgens een strak schema door de dunne darm beweegt om dan nog zo'n 2/3 van de totale digestietijd in de achterdarmen door te brengen. Maar hoe langer voedsel over de reis door de darmen doet (na slechts een kort zuur- en enzymenbad in de maag), hoe groter de kans dat meereizende pathogene microben het traject infecteren, kolonies stichten en ontstekingsreacties uitlokken.⁴⁵⁻⁴⁷

Vooraf de dunne darm is een kwetsbaar traject, want hoewel het superieure bescherming geniet van het immuunsysteem en aan het begin, van de verteringsenzymen, gal en de zuurgraad, is de darmflora er minder gevarieerd en kleinschaliger aanwezig dan in de achterdarmen. Bovendien draagt de prominente aanwezigheid van het immuunsysteem bij aan de ontstekingsgevoeligheid van de dunne darm, terwijl braken en diarree – reacties die via de dunne

darm zijn op te wekken – bij herhaling schade en uitdroging veroorzaken. Ten slotte is het orgaan onmisbaar voor de opname van essentiële nutriënten en hét portaal naar de lever en de alvleesklier, zodat ongewenste flora ondervoeding kan veroorzaken en, bij opname van toxines door de genoemde organen, systeemwijde vergiftiging.⁴⁸⁻⁵⁷

Het dieet van savannebavianen bestaat voor een groot deel uit verteerbaar voedsel en dus neemt hun dunne darm binnen het spijsverteringskanaal relatief veel volume in, terwijl ontwikkelde achterdarmen het mogelijk maken om een beroep te doen op lastige koolhydraten. Bavianen jagen niet zo stelselmatig als chimpansees, maar mijden net als zij kadavers. Verder is coprofagie voor bavianen abnormaal gedrag, al zijn Kaapse bavianen eens betrapt op het eten van insecten uit olifantenmest. Trouwens, gele bavianen zoeken een nieuwe slaapplek op wanneer er onder de oude veel uitwerpselen liggen en het begint te wemelen van de wormen.⁵⁸⁻⁶²

De dunne darm van chimpansees is naar verhouding minder lang en volumineus dan die van de bavianen of gibbons en orang-oetans (met hun ‘schonere’ dieet), maar verhoudingsgewijs langer en volumineuzer dan die van de gorilla’s (die coprofagie niet schuwen). Coprofagie bij chimpansees lijkt niet te stroken met het angstvallig mijden van aas, maar is bij de chimpansee een beperkt fenomeen en in de regel gericht op de eigen materie.

Dan mensen. Verhoudingsgewijs neemt de dunne darm bij ons nog veel meer volume in dan bij de mensapen of bavianen het geval is. Bij de mensapen wordt 50% van het totale volume van het spijsverteringskanaal door de dikke darm ingenomen, bij ons slechts 20%, terwijl de dunne darm bij ons bijna 60% inneemt, tegenover 15-30% bij de mensapen. Met rond de zes meter is de menselijke dunne darm bovendien erg lang.⁶³

	Maag	Dunne darm	Dikke darm	Blinde darm
<i>Mens</i>	± 24%	± 56%	± 19%	± 1%
Chimpansee	± 20%	± 23%	± 52%	± 5%
Gorilla	± 25%	± 14%	± 54%	± 7%
Orang-oetan	± 17%	± 27,5%	± 53%	± 2,5%
Gibbon	± 24%	± 29%	± 45%	± 2%
<i>naar Milton, (1999b)</i>				

Het idee is, in onze evolutie vond er steeds meer interactie plaats tussen de dunne darm en rissicovolle materie van buiten, simpelweg omdat absorptie van nutriënten op dit traject steeds belangrijker werd. Ondertussen lijken de verdedigingsbarrières weinig te zijn aangescherpt.⁶⁴

Nota bene: het spijsverteringskanaal van de Zuid-Amerikaanse kapucijnapen lijkt sterk op dat van mensen (dus met veel procent naar de dunne darm). Deze dieren eten allerlei kleine prooien en insecten, maar jagen niet stelselmatig en hun dieet bestaat voor het grootste deel uit verteerbaar plantaardig materiaal. Opmerkelijk genoeg eten kapucijnapen soms van kadavers en zelfs coprofagie komt voor. Links van mij ligt bijvoorbeeld een rapport over een klein groepje bruine kapucijnapen dat het karkas vindt van een nachtaapje en er uitgebreid van eet, alleen de ingewanden en organen vermijnd. Rechts van mij ligt een rapport over leden van dezelfde soort, maar dan in gevangenschap, die het lichaamsafval van groepsgenoten consumeren, zonder kliplare reden. Wat kapucijnapen onderscheidt, is dat ze klein zijn en voedsel doorreist hun spijsverteringskanaal ongeveer zes keer sneller dan bij mensen, chimpansees en bavianen gebeurt. Hierdoor krijgen microben veel minder tijd om te verveelvoudigen en des te kleiner is het infectiegevaar.⁶⁵⁻⁶⁹

Ons spijsverteringskanaal is zonder meer veranderd sinds elke laatste voorouder met een mensaap en lijkt het vermijden van dubieus voedsel (inclusief lichaamsafval) behoorlijk te rechtvaardigen, veel meer, denk ik, dan de ideeën van het vorige hoofdstuk.

De theorie van de aasetende voorouder

Een klassieke opvatting is dat toen onze voorouders zich gingen wagen op de open savanne, ze geen partij vormden voor de woeste beesten die daar al leefden. Voor hun dierlijke proteïnen zouden de proto-mensen zijn aangewezen op aas of schamele resten, zoals het merg uit botten achtergelaten door een grote carnivoor. Ragir en collega's hierover:⁷⁰⁻⁷²

‘Ongekookt met bacteriën besmet vlees zou buikziekte hebben veroorzaakt en volwassen mensensoorten hebben geleerd aas te mijden. Vermijding van aas zou snel door heel de groep zijn verspreid, omdat de jongen zich aanpassen aan de voedselvoorkeuren van de volwassenen.’

Uit fossielen van prooien is op te maken dat vleesconsumerende proto-mensen actief de jacht bedreven, maar mogelijk ook verse prooien stalen van andere roofdieren, zoals dat nu soms

door bavianen en chimpansees gebeurt, en merg uit botten niet ongemoeid lieten. Misschien vormden de proto-mensen geen partij voor de monsterroofdieren van hun tijd, maar omdat deze zich specialiseerden in de grotere prooidieren en de proto-mensen opportunistische jagers van klein postuur waren, zal er van brute concurrentie weinig sprake zijn geweest, tenminste niet in eerste instantie. Onze voorouders werden allengs socialer, sneller, slimmer en technischer en hoe imposanter de prooi, hoe meer prestige voor de jager en hoe meer dierlijk vet voor iedereen.⁷³⁻⁷⁵

Toch is het zeker niet uitgesloten dat onze voorouders, als het zo uitkwam, profiteerden van een gevonden dood dier of in schaarse tijden van half-bedorven vlees. Kijk naar de Hazda, een volk dat leeft op de vlakten van Tanzania. Over de leden van de Hazda is geschreven dat ze hun jachtbuit aanvullen met kadavers, meestal gestolen van weggejaagde carnivoren, inclusief leeuwen, maar in een enkel geval achtergelaten en verrot. In een periode van 14 maanden bestond de vleesconsumptie voor 14% uit dieren die niet door menselijke jagers waren gedood. Het eten van aas gebeurde vooral in het droge seizoen. De meeste andere jagende volken delen de gewoontes van de Hazda echter niet en heel belangrijk, het buitgemaakte aas werd altijd gekookt.⁷⁶

Hoofdstuk 7.3 De weerstand van de kok

Vergeleken met de mensapen mag de mens een relatief lange dunne darm bezitten, maar gemeten naar lichaamspostuur is ons totale spijsverteringskanaal juist verrassend klein. Het merendeel van de energie die bij een mensaap van dezelfde grootte in maag en achterdarmen zou zijn gestoken, lijkt bij ons in het brein geïnvesteerd. Tegelijkertijd leiden we een energieverslindend leven: menselijke jagers-verzamelaars maken bijvoorbeeld langere dagtochten dan de mensapen (het klimmen in bomen door die laatste meegerekend). Verder zetten mensen met een grotere frequentie kinderen op de wereld die hulpelozer beginnen en langer afhankelijk blijven dan bij de mensapen het geval is.¹⁻³

Om dit allemaal te bekostigen, hebben we of heel veel of heel hoogwaardig voedsel nodig of allebei. Zijn we aangewezen op rauw voedsel, dan geeft heel veel eten problemen: in de eerste plaats omdat de capaciteit van het maagdarmsstelsel mee zou moeten groeien, wil het de grotere hoeveelheden efficiënt verwerken. Daarnaast moet er extra voedsel worden vergaard, meer tijd aan eten worden besteed en langer worden gerust om de maaltijd te verwerken.

Maar mensen besteden beduidend minder tijd aan eten en rusten dan de mensapen.⁴

Ook kleven er beperkingen aan de consumptie van heel hoogwaardig rauw voedsel. Dierlijk voedsel is erg hoogwaardig, zeker als het vetrijk is, en toch zijn we niet aangepast op het eten van grote hoeveelheden en kleven er serieuze gezondheidsrisico's aan rauwe eieren, vlees, vis en zeevruchten. Kijken we naar hoogwaardig plantaardig voedsel, dan hebben we moeite met onbewerkte wortels, knollen, bollen, et cetera, vanwege de harde structuur of de gifstoffen die erin huizen. Ander hoogwaardig voedsel is sterk gebonden aan seizoenen en tikt alleen in grote hoeveelheden aan, zoals noten en zaden, suikerrijk fruit en ongewervelde dieren.⁵

Als oplossing voor de paradox hebben de evolutiebiologen Richard Wrangham en Rachel Carmody de kookhypothese verzonnen. De twee betogen dat het alledaagse koken lang geleden door ingenieuze voorouders is ontdekt en onze evolutie diepgaand heeft beïnvloed. Dankzij bereiding van voedsel door het te verhitten, halen we extra energie en nutriënten uit onze voeding en hoeven onze tanden, kaken, mondspieren en het maagdarmsstelsel daar minder hard en lang voor te werken.⁶

Verhitting van voedsel, zeker tot het kookpunt van water, verandert de chemie ervan en maakt het in veel gevallen beter meng-, kauw- en verteerbaar. Zetmeel, onze favoriete koolhydraat, wordt door verhitting beter verteerbaar, waardoor de verwerking minder afhangt van de

De mens als carnivoor[†]

Handicaps	Oplossingen
Geen klauwen, kaken en tanden die zijn aangepast op het grijpen en verscheuren van de prooi.	Gereedschap (inclusief wapens); samenwerking.
Te zwakke kaken en te vriendelijke tanden voor het kauwen van vlees en een erg kleine mondholte.	Bereiding (met gereedschap en/of door verhitting).
Een voor echte carnivoren atypisch maagdarmstelsel met een naar verhouding kleinere maag en beter ontwikkelde achterdarmen.	Omnivoor dieet; bereiding van dierlijk voedsel.
Een inefficiënte vertering van proteïnen, vanwege het korte verblijf in de maag en de relatief snelle gang naar de achterdarmen waar bacteriën veel van wat vrij is gemaakt opeisen.	Doserings (verdeling van porties over de tijd); bereiding.
Kans op vergiftiging of uithongering bij een dieet dat te rijk is aan proteïnen.	Doserings; omnivoor dieet.
Slecht bestand tegen de ziektekiemen en parasieten op rauw of niet vers vlees.	Kieskeurigheid; bereiding.

relatief inefficiënte darmflora. Het gevolg is een flinke energiewinst. Muizen op een dieet van opgewarmd zetmeelrijk voedsel wegen zwaarder dan muizen met hetzelfde dieet maar rauw. Verhitting van proteïnerijk voedsel biedt in een aantal gevallen vergelijkbare voordelen: volgens één dubbele studie halen mensen uit een gekookt kippenei 45% tot wel 78% meer energie dan uit de rauwe variant. De python is tot een kwart minder energie kwijt aan het verteren van vlees dat gemaald en gekookt is dan aan een complete rauwe prooi. Over muizen is trouwens bekend dat gekookt voedsel sterker effect heeft op het lichaamsgewicht dan gemalen voedsel; dit geldt zowel voor een maaltijd rijk aan zetmeel als voor verschillende soorten vlees.⁷⁻¹¹

Verhitting van vlees zorgt ervoor dat, afhankelijk van temperatuur en tijd, de vezels losser van elkaar gaan zitten, waardoor het vlees smakelijker wordt, beter kauwbaar en toegankelijker voor de verteringssappen. Het klinkt niet onaannemelijk dat de hunkering om vlees te eten, en het adequaat te bereiden, sterker is als vlees beter smaakt.¹²

Een ander idee is dat als koken de vleesconsumptie deed toenemen, onze voorouders een meer divers plantaardig dieet konden gaan volgen, omdat ze de nutriënten en energie die ze voortaan uit vlees haalden niet meer uit planten hoefden te winnen.¹³

Ook vetrijk voedsel kan baat hebben bij verhitting, zo zou het omzetten van vetten in toegankelijke oliën maken dat enzymen en galzuren sneller en efficiënter hun werk doen; daar komt bij dat de spijsvertering de vetten dan zelf minder hoeft te verhitten en dit scheelt energie.

Omdat de aanwezigheid van vetten als een rem werkt op het transport door de dunne darm, is het denkbaar dat een efficiëntere afbraak de kans op vertraging verkleint, misschien ook het gevoel van verzadiging vermindert, dus de capaciteit van het maagdarmsstelsel ook iets vergroot.¹⁴⁻¹⁵

Volgens Wrangham en Carmody wordt er om nog een andere reden energie bespaard: omdat verhitting tot het kookpunt van water de meeste ziektekiemen en toxines in voedsel vernietigt, scheelt dit de weerstand werk en dus energie. Laat ik Wrangham uitgebreid citeren:¹⁶⁻¹⁷

‘Evolutionaire aanpassingen aan bereid voedsel verklaren wellicht ook waarom mensen minder goed tegen gifstoffen lijken te kunnen dan andere mensapen. Mijn ervaring bij het proeven van vele soorten voedsel die primaten in het wild eten, is dat het voedsel van chimpansees beter smaakt dan dat van gewone apen. Desondanks smaken sommige van de vruchten, zaden en bladeren die chimpansees selecteren ons zo vies dat ik ze nauwelijks kan doorslikken. De smaak ervan is sterk en uitgesproken, een duidelijke aanwijzing voor de aanwezigheid van

niet-verteerbare stoffen, waarvan een deel naar alle waarschijnlijkheid voor mensen giftig is – en in veel mindere mate voor chimpansees. (...)

De verschillen in voedselvoorkeur tussen chimpansees en mensen duiden erop dat onze soort een verminderde fysiologische tolerantie heeft voor voedsel met een hoog gehalte aan gifstoffen of tannines. Door koken worden veel gifstoffen vernietigd. Misschien hebben we daardoor een in verhouding gevoelige smaak ontwikkeld. Waren we daarentegen aangepast aan een dieet van rauw vlees, dan zou je aanwijzingen verwachten voor een hoge weerstand tegen de gifstoffen die worden geproduceerd door de bacteriën die in rauw vlees leven. Daarvoor bestaat geen bewijs. Zelfs als we ons voedsel koken zijn we kwetsbaar voor bacteriële infecties. Volgens de Amerikaanse centra voor voedselcontrole en -preventie zijn er in de Verenigde Staten alleen al door *Salmonella* per jaar meer dan 40.000 gevallen van voedselvergiftiging, terwijl mogelijk tot wel een miljoen gevallen niet worden gerapporteerd. Het totaal geschatte aantal gevallen, veroorzaakt door de top twintig van meest gevaarlijke bacteriën (waaronder *Staphylococcus*, *Clostridium*, *Campylobacter*, *Listeria*, *Vibrio*, *Bacillus* en *Escherichia coli*) loopt in de tientallen miljoenen per jaar. De beste bescherming bestaat eruit vlees, vis en eieren tot boven de 60 °C te verhitten en geen voedsel te eten dat ongepasteuriseerde melk of eieren bevat. De kookhypothese doet vermoeden dat, omdat onze voorouders hun vlees doorgaans konden verhitten, de mens relatief kwetsbaar is (...) voor de bacteriën die op rauw vlees voorkomen.’

Er bestaan wel culturen waar vlees rauw wordt gegeten, zelfs vetrijk orgaanvlees, maar dit gebeurt selectief; het vlees is dan vers en hopelijk van een gezond dier of het gebeurt in gebieden waar het klimaat verrotting vertraagt, zoals in het poolgebied. Andere manieren van bereiding die schadelijke microben de das ondoen of weren, zijn het laten fermenteren (bijvoorbeeld door melkzuurbacteriën) of drogen en pekelen van bepaalde soorten vlees en vis. In veel culturen zijn rauwe vis en schaaldieren populairder dan vlees in rauwe vorm; opnieuw zijn versheid en selectiviteit de sleutel, maar wat ook een rol kan spelen is het hoge vetgehalte van maritiem voedsel, want bij verhitting bestaat wel kans op het weglekken van nuttige vetten. Verhitting is alleen aantrekkelijk als het de voedingswaarde verhoogt, de smaak verbetert of met risico's korte metten maakt. Om deze reden verhitten we zelden fruit en vinden chimpansees opgewarmde appels niet beter dan rauwe, terwijl ze anders wel opgewarmd voedsel prefereren.¹⁸⁻²²

Samengevat: omdat we ons dierlijk voedsel bereiden door het bijvoorbeeld te versnijden, te drogen of te verhitten, hebben we, vergeleken met de chimpansee en andere vleesetende dieren die hun prooien zonder gereedschap verscheuren en rauw verslinden, een onderontwikkelde weerstand tegen de pathogene, parasitaire en toxische gevaren die kleven aan rauw vlees en kadavers, en dan al helemaal aan afvalproducten als feces. Wrangham drukt het zo uit:²³

‘Het eten van vlees was zeker een belangrijke factor in de menselijke evolutie en voeding, maar het heeft minder invloed op ons lichaam gehad dan gekookt voedsel. We gedijen niet goed op een rauw dieet, er is niet één cultuur waar rauw voedsel een belangrijke voedselbron vormt, en aanpassingen in ons lichaam maken duidelijk waarom wij niet goed met rauw voedsel overweg kunnen. (...). We zijn veeleer koks dan carnivoren.’

Hoofdstuk 8.1 De australopiths

Eens werd de wereld door een veel grotere diversiteit aan mensapen bevolkt dan vandaag het geval is, en door meer mensensoorten. Tien miljoen jaar terug klom een op de orang-oetan lijkende species nog door de tropische vegetatie van Spanje. De orang-oetans zouden uiteindelijk geïsoleerd raken op Borneo en Sumatra, terwijl de tak die naar ons zou voeren overstak naar Afrika toen zich ± 10 miljoen jaar geleden een landbrug zou hebben voorgedaan. Deze epische gebeurtenis zou gepaard zijn gegaan met een complexe klimaatverandering waarbij de voedselrijke regenwouden van Eurazië plaatsmaakten voor koeler en droger bos- en grasland. Ook Afrika ontsprong de dans niet: 7-8 miljoen jaar geleden bestonden, zo lijkt het, regenwouden alleen nog bij de evenaar, langs water en in de hoger gelegen gebieden. In deze periode begon de evolutie van de gorilla, vermoedelijk in het hoogland waar de soort zich aan moest passen aan een dieet van relatief energiearme bladeren. In hetzelfde Oost Afrika gedijden verschillende andere mensapen in het savannebosland; deze inmiddels uitgestorven primaten bezaten aanpassingen die het lopen op twee benen vergemakkelijkten en vormden volgens sommige onderzoekers de proloog van ons verhaal.¹⁻⁶

DNA verraadt dat de proto-mens en de proto-chimpansee 4 tot 8 miljoen jaar geleden elk hun eigen weg gingen. Het gemiddelde, 5-6 miljoen jaar geleden, valt elegant samen met een vermoedelijke klimatologische terugval: gedurende anderhalf miljoen jaar werd equatoriaal Afrika weer vochtiger en het regenwoud herwon terrein. Terwijl de proto-chimpansees zich specialiseerden in het leven in het regenwoud, verschenen in het savannebosland de succesvolle australopiths, waarvan het vroegste fossiel 4 miljoen jaar oud is. Gedacht wordt dat de australopiths aan de wieg van de moderne mens staan. Hun bekendste vertegenwoordiger is de Ethiopische Lucy, een *A. afarensis* die 3,2 miljoen jaar terug leefde.⁷⁻⁹

De vroege australopiths

Australopithecus was ongeveer even lang en zwaar als de moderne chimpansee, maar bezat een iets groter brein. Anders dan bij de chimpansee waren de enkels van de australopiths minder geschikt om snel de bomen in te klimmen. Wel bezaten de australopiths aapachtige armen, geschikt voor het vastgrijpen van takken en het plukken van vruchten. Een menselijkere hand voorzag in een fijnere greep. *Australopithecus* liep op twee benen, maar hun kortheid en het kleine postuur beperkten de snelheid, en het lopen vergde meer energie dan bij ons.¹⁰⁻¹⁵

De stevige kaken van *Australopithecus* wijzen samen met grote en vlakke kiezen en ontwikkelde snijtanden op een dieet van hard, maar breek- en maalbaar voedsel, zoals zaden en noten en wellicht ondergrondse plantaardige reserves, zoals stengelknollen en wortelstokken. Toch laat de dentale microstructuur geen sporen zien van dit dieet, wat doet vermoeden dat zulk voedsel niet of hoogstens incidenteel werd gegeten, bijvoorbeeld in het droge seizoen, wanneer geliefde fruitsoorten, jonge bladeren, bloemen, insecten, enzovoorts, het lieten afweten. Een andere interpretatie is dat de kaken en het gebit van de australopiths waren aangepast op het langdurig kauwen op flinke hoeveelheden vegetatie, zoals (jonge) bladeren of allerlei grassen met hun halmen, zaden en rizomen.¹⁶⁻¹⁹

Waar het gebit van de vroege australopiths niet erg geschikt voor lijkt, is het uiteen trekken van taai en stevig voedsel, waaronder vlees. In Ethiopië zijn wel botten gevonden van meer dan 3 miljoen jaar oud die volgens de ontdekkers door gewone stenen beschadigd zijn tijdens het afsnijden van vlees en het winnen van merg, maar aan deze interpretatie en de associatie met *Australopithecus* wordt nog getwijfeld. Een andere ‘aanwijzing’ voor vlees eten bij de vroege australopiths is het feit dat bonobo’s, chimpansees en (zeer zelden) orang-oetans dit doen. Toch oogt het gebit van *Pan* veel gevaarlijker dan dat van de australopiths of de andere mensapen die het savannebosland bewoonden.²⁰⁻²¹

Gezien de anatomie van hun heupen en borstkas bezaten de australopiths volumineuze achterdarmen die niet onderdeden aan die van de chimpanseesoorten. Aten de australopiths gaandeweg meer verteerbaar in plaats van fermenteerbaar voedsel, bijvoorbeeld de zetmeelrijke delen van grassen, wortels, bollen en knollen, dan benaderde hun dunne darm misschien die van de bavianen die zowel ontwikkelde achterdarmen als een lange dunne darm bezitten. Het amylase-enzym zou dan van pas zijn gekomen, want zonder zo’n enzym wordt zetmeel alleen in de achterdarmen verwerkt.²²⁻²³

Australopithecus leefde in een wereld van bos-, struik- en grasland met een breed voedselaanbod. Chimpansees die zich in dit soort open, maar wel drogere milieus ophouden, kunnen een gebied bestrijken van meer dan 100 vierkante kilometer, twee tot vier keer groter dan hun leefgebied in het oerwoud. De australopiths maakten veel efficiënter gebruik van het voedselaanbod in het savannebosland dan de chimpansees van nu; bovendien konden de proto-mensen dankzij hun twee loopbenen verder reizen bij het dagelijkse foerageren, aangezien ze bij

het afleggen van afstanden minder energie verbrandden dan welke mensaap ook; ondertussen konden ze voedsel en eventueel gereedschap met zich meedragen.²⁴⁻²⁹

We hebben gezien dat periodes van schaarste chimpansees verleiden tot coprofagie, bijvoorbeeld om intacte zaden terug te winnen. Als de australopiths in tijden van schaarste op alternatief en goed verteerbaar voedsel konden terugvallen, vertoonden ze zulk gedrag wellicht niet.

De australopiths van Zuidelijk Afrika

De evolutie van de mensapen en de australopiths in Oost Afrika lijkt beïnvloed door oprukkend gras- en bosland en een cyclus van langdurige vochtige en drogere klimaatfases. Vanaf circa 3 miljoen jaar geleden kwam daar een invloed bij die de wereld nog altijd in zijn greep houdt: de era van de ijstijden. Er kwam een trend van verkoeling en verdroging, zodat graslandschappen oprukten en het bosland van Lucy gefragmenteerd raakte. In het oosten maakten de vroege australopiths plaats voor nieuwe specialistische varianten. In Zuidelijk Afrika zou het klimaat pas een miljoen jaar later radicaal zijn veranderd: vrolijke bossen, onderbroken door struiken, gras en een enkele rivier bleven er op veel plekken intact en *A. africanus* zwaaide er de scepter. De vroegste fossielen van *A. africanus* zijn tussen de 2,6 en 3 miljoen jaar oud.³⁰⁻³¹

Met zijn kortere benen en langere armen was *A. africanus* beter gebouwd op het klimmen in bomen dan de Oost-Afrikaanse soorten. Behalve op bosvoedsel sluit de moleculaire signatuur van het tandglazuur aan op een dieet met veel termieten en andere insecten, maar ook op het eten van wortels, knollen, bollen, et cetera, van de grassen, struiken en bomen in het open land, en wellicht waterplanten. Nog beter dan bij Lucy waren de kiezen, voorkiezen en kaken van *A. africanus* toegerust op het breken en malen van hard voedsel of juist het kauwen op flinke hoeveelheden vegetatie. Verder bezat de Zuid-Afrikaanse species snijtanden die geschikt waren voor het taaiere materiaal, inclusief stevige vezels en vlees. Eén *A. africanus*-fossiel vertoont sporen van *brucellosis*, een ziekte die op te lopen is door het eten van grazers.³²⁻³⁷

Eén en ander kan erop wijzen dat *A. africanus* of een variant (of anders een gemeenschappelijke voorouder) aan de basis stond van *Homo*, het genus waartoe wijzelf behoren. Veelzeggende overeenkomsten zijn te vinden in de structuur van het gebit, details van de kaken,

eigenschappen van de schedelholte en (in hoeverre dit van de schedel valt af te leiden) de anatomie van het brein. De schouders en armen van zowel *A. africanus* als de vroege *Homo* waren aapachtiger dan die van de Oost-Afrikaanse australopiths. Het idee van verwantschap wordt ook aangemoedigd door de soort *A. sediba*, die ten minste 1,78-1,95 miljoen jaar geleden in het zuiden rondliep.³⁸⁻⁴²

A. sediba bezat nog het bescheiden brein van de australopiths, maar al het vlakkere gezicht van *Homo*. Als gevolg waren de kaken van *A. sediba* minder krachtig dan die van *A. africanus* en bovendien was zijn gebit minder robuust. Het dieet van de gevonden *A. sediba*-fossielen bestond voor 95% uit bosvoedsel, zoals bladeren, fruit en barst. Schaarste kon *A. sediba* oplossen door verder te foerageren, want hoewel zijn voeten waren aangepast op het klimmen in bomen, bezat de mensachtige de lange loopbenen en bijpassende heupen van de vroege *Homo*. *A. sediba* beschikte over handen met lange duimen en korte vingers die ideaal lijken voor het hanteren en fabriceren van gereedschap en modernere waren dan de handen van *A. africanus*, maar ook dan die van zeker één vroege *Homo*-species. Het is onbekend of *A. sediba* gereedschap gebruikte.⁴³⁻⁴⁸

Ondanks de overeenkomsten wordt niet gedacht dat de gevonden fossielen van *A. sediba* voorouders van ons zijn. Onze genus ontstond waarschijnlijk in Oost Afrika, meer dan een half miljoen jaar eerder. Mogelijk verscheen *A. sediba* pas toen Zuidelijk Afrika droger en koeler werd, zoals eerder in het oosten was gebeurd, met aanpassingen die *Homo* toen al had gemaakt, in het bijzonder de betere loopbenen om verder te kunnen foerageren. *Homo* evolueerde tot een gebruiker van gereedschap, een jager en vuurbedwinger. *A. sediba* had minder succes.⁴⁹

De robuuste australopiths

De strategie van de eerste *Homo*-soorten en *A. sediba* was niet de enige die het hoofd bood aan de schijnbare trend van verkoeling, verdroging en de verschraling van bosland. In Oost- en later Zuidelijk Afrika verschenen verschillende voedselspecialisten met sterk uitstekende jukbeenderen, massieve kaken, krachtige kaakspieren, nog grotere kiezen met een dikke laag glazuur en in de meeste gevallen verkleinde snij- en hoektanden. Sommige specialisten lijken ‘onafhankelijk’ ontstaan, terwijl andere een eigen genus hebben gekregen, namelijk *Paranthropus*. Zover bekend is de vroegste vertegenwoordiger van deze tak *P. aethiopicus*, maar de indrukwekkendste heet *P. boisei*, die leefde van circa 2,4 tot 1,4 miljoen jaar geleden.

Mogelijk bracht *P. boisei* een groot deel van zijn tijd langs de waterkant door met het kauwen op vegetatie. De moleculaire signatuur van zijn glazuur wijst op een dieet van hoofdzakelijk cypergrassen, zoals papyrus. De dentale microstructuur van *P. boisei* vertoont geen sporen van hard voedsel, ondanks het machtige kauwapparaat.⁵⁰⁻⁵³

Gedurende de tijd dat *P. boisei* Oost Afrika verfraaide, evolueerde in hetzelfde gebied de jagende *Homo*, wat erop wijst dat de twee soorten elkaar niet stevig beconcurrerden.⁵⁴

Rond de tijd van *A. sediba*, toen het Zuid-Afrikaanse klimaat ingrijpend veranderde, verscheen in dezelfde regio *P. robustus*, waarschijnlijk een afstammeling van *P. boisei*. Zuidelijk Afrika was minder rijk aan waterlandschappen met hun cypergrassen, zodat het dieet van *Paranthropus* verbreedde en in die zin ging lijken op dat van *A. africanus* die in dezelfde periode van het toneel verdween. *P. robustus* bleef tot rond een half miljoen jaar geleden bestaan en leefde lange tijd naast de jagende *Homo*.⁵⁵⁻⁵⁷

Hoofdstuk 8.2 *Homo*, proloog

De vroegste fossielen van *Homo* zijn 2 tot 2,5 miljoen jaar oud; de oudste stenen werktuigen die met *Homo* worden geassocieerd en volgens één vast procedé werden gefabriceerd, dateren van ca. 2,6 miljoen jaar geleden. Zo'n 2 miljoen jaar terug begon de vroege *Homo* zich te verspreiden. Meerdere mensensoorten die Oost Afrika verlieten voor het Zuiden en Eurazië, zouden in hun nieuwe habitat geïsoleerd raken en hun eigen evolutionaire pad inslaan of uitsterven.¹⁻⁴

Het Oost-Afrikaanse fossielenbestand wordt gedomineerd door *H. habilis*. Deze mensensoort was ongeveer zo klein en zwaar als de australopiths, maar behept met een groter en moderner brein, langere loopbenen en een vlakker gezicht met nog altijd krachtige, maar wel kleinere kaken, kiezen en voorkiezen. *H. habilis* was niet het enige type *Homo* in Oost Afrika; rond dezelfde tijd leefde bijvoorbeeld ook *H. rudolfensis*, waarvan op dit moment alleen een schedel, wat tanden, een gedeeltelijke kaak en heupfragmenten bekend zijn.⁵⁻⁶

Het zuiden van Afrika werd bewoond door ten minste *H. naledi* en *H. gautengensis*. Beide leken enigszins op *H. habilis*.⁷

In Georgië zijn de best bewaard gebleven fossielen gevonden. De Georgische kolonist was langer en zwaarder dan *H. habilis*; zijn benen, heupen en wervelkolom laten zich vergelijken met die van de moderne mens en waren geschikt om lange afstanden mee te lopen of wellicht voor de sprint.⁸

In Europa, Noord Afrika en Azië zijn stenen werktuigen gevonden die vanwege hun leeftijd en primitiviteit op de aanwezigheid van de vroege *Homo* kunnen wijzen.⁹

Meer dan fascinerend zijn de complete overblijfselen die zijn ontdekt op het Indonesische eiland Flores, namelijk van een dwergvorm die het midden houdt tussen een australopith en een vroege *Homo*. Deze *H. floresiensis* leefde tot 50.000 jaar terug. In de grot waar de fossielen gevonden zijn, zijn ook aanwijzingen voor vuurgebruik gevonden van ca. 40.000 jaar geleden, maar waarschijnlijk achtergelaten door onze species.¹⁰

De stenen werktuigen van de vroege *Homo* werden – zoveel lijkt zeker – gebruikt om vlees van de botten van prooien te snijden en de botten te breken om bij het merg te komen. De eerste gebruikers joegen bij voorkeur in de buurt van water – tenminste daar hebben we fossielen van – en de diversiteit aan prooien is indrukwekkend en duidt op samenwerking, evenals het vermogen de buit tegen predators te verdedigen of hen te bestelen.¹¹⁻¹²

Naarmate de concurrentie om schaarse voedselgronden toenam, met predators of andere groepen, en de jagers ambitieuzer werden, kan het lopen van lange afstanden met de buit over de nek en wellicht een sprintaanval om die buit te winnen, een onderlichaam hebben bevoordeeld als dat van de moderne mens. Oververhitting zal bij de inspanningen een probleem hebben gevormd, zodat de vacht van onze voorouders geleidelijk uitdunde en het zweetvermogen toenam (ons zweetvermogen is een unicum). Dit helpt misschien het langere postuur van *H. georgicus* verklaren, want een groter lichaam houdt meer water vast, naast dat het op de juiste benen sneller is en grotere afstanden afleggen kan.¹³⁻¹⁸

Door mensen-DNA te vergelijken met dat van de mensapen valt op basis van 'random' mutaties te gissen hoe oud sommige genen ongeveer zijn. De menselijke variant van het gen voor de melanocortin-1-receptor, belangrijk voor de bescherming van de blote huid tegen Uv-straling, zou minimaal 0,6 tot 1,2 miljoen jaar oud zijn. Een andere interessante datering is die van een genetische verandering die onder andere bescherming kon hebben geboden tegen een type malaria dat prevalent was voordat de moderne malariaparasieten ontstonden. Deze verandering zou 2,7 tot 2,8 miljoen jaar geleden plaats hebben gevonden, dus toen de vroege *Homo* ontstond. Deze 'malariamutatie' kan in mijn ogen een indicatie voor een dunnere vacht zijn, aangezien vacht een barrière is voor muggen, dus hoe bloter de huid, hoe vaker muggen steken en hoe luider de roep om immuniteit tegen hun ziekten. De mutatie kwam wel met een prijskaartje: bij een dieet van rood vlees en melk geeft de mutatie op termijn mogelijk een verhoogde kans op nadelige auto-immuunreacties en een verminderde weerstand tegen bepaalde pathogene gevaren, zoals de Sub-AB-toxine van *E. coli*-bacteriën. Wellicht niet handig bij een dieet van rauw vlees. Zou koken (het bereiden van voedsel door het te verhitten) al bij de vroege *Homo* zijn begonnen?¹⁹⁻²¹

Het is opvallend dat de omvang van de kaken en het gebit bij de vroege *Homo*-species afnam en geen carnivorenproporties aannam, terwijl het belang van vlees in het dieet toenam, wat onderstreept wordt door de moleculaire signatuur van het tandglazuur. De evolutiebiologen Wrangham en Carmody brengen de minder uitstekende heupbladen van *H. erectus* in verband met geslonken achterdarmen (en dus meer percentage voor de dunne darm), maar dit slinken moet al bij de vroege *Homo* zijn begonnen.

Misschien zijn kieskeurig eten en het feit dat onze voorouders hun voedsel versneden met gereedschap verklaring genoeg voor het contrast. Toch zou verhitting van voedsel een

kwetsbaarheid (mede dankzij een grotere rol voor de dunne darm) voor de pathogene gevaren in rauw dierlijk voedsel beter hebben gecompenseerd.²²⁻²³

Het Oost Afrika van de vroege *Homo* borrelde van de vulkanische activiteit en was daarmee, aldus één artikel, een ideale leerschool voor de beheersing van het vuur (voeg toe: het verhitten van voedsel); een ander artikel legt de nadruk op natuurbranden.²⁴

Helaas is archeologisch bewijs schaars, want kampvuren laten zelden sporen na voor de eeuwigheid. Vooralnog zijn de eerste mogelijke sporen van vuurbeheersing 1 tot 1,5 miljoen jaar oud en gevonden in een grot in Zuid-Afrika.²⁵⁻²⁶

Met de komst van de vroege *Homo* zal moreel besef ook een ‘boost’ hebben gekregen. Morele sentimenten worden logischerwijs scherper naarmate het overleven van de groep afhankelijker is van vrede tussen haar bewapende leden, hun besef van plicht en verantwoordelijkheid naar elkaar toe en respect voor de wijsheid van traditie. Het resultaat is een snelle en krachtige eliminatie van gedrag dat anderen en de groep in gevaar lijkt te brengen of tegen de borst stuit. Voor de bewapende, jagende en reislustige *Homo* moet dit meer hebben gegolden dan voor de australopiths of de mensapen in hun min of meer veilige wouden.

Eén belangrijke consequentie zal een betere zorg voor de zwakken en zieken zijn geweest. Het eerdergenoemde fossiel (van een *H. erectus* weliswaar) met symptomen van een overdosis vitamine A, heeft langer geleefd dan zonder hulp mogelijk zou zijn geweest. Chimpansees die niet langer in staat zijn een evenwichtig dieet te vergaren, vinden de oplossing niet in hulp van groepsgenoten, maar in coprofagie. In onze maatschappij zou zoiets een schandaal zijn; misschien gold hetzelfde al voor *H. erectus*.

Hoofdstuk 8.3 *Homo*, epiloog

Homo erectus

De vroege *Homo* verspreidde zich over de oude wereld tijdens een gunstige klimaatfase 1,7-2 miljoen jaar geleden. Toen deze fase afliep, bleef het wereldklimaat veranderen onder invloed van de ijstijden. Afrika en Azië werden nog droger, aanvankelijk ook een stuk koeler en de seizoen-verschillen nog scherper. Graslanden als die van de moderne Serengeti ontstonden en bosland werd alsmaar schaarser. Migrerende kuddes deden het goed in deze wereld; desondanks maakten de reuzenpredators die niet al het veld hadden geruimd bij eerdere klimaatveranderingen, nu plaats voor kleinere varianten. *Homo erectus* was gebouwd voor dit milieu.¹⁻⁴

H. erectus verscheen circa 1,7-1,8 miljoen jaar geleden en leek meer op de moderne mens dan op de australopiths. Met zijn gemiddelde 1,7 meter en 60 kilo was hij langer en woog hij zwaarder dan de andere mensensoorten. Daarnaast beschikte *H. erectus* over een significant groter en zwaarder brein. Het aapachtige bovenlichaam met de lange armen van de vroege *Homo*-species maakte plaats voor een bouw die minder geschikt was voor het klimmen in bomen, maar beter voor lopen, rennen en – een niet te onderschatten factor – waden in water (m.b.t. hygiëne: denk ook aan het feit dat onze soort de reinigende kracht van water bijzonder weet te waarderen). In plaats van een plompe ruime ribbenkast, bezat *H. erectus* een smalle en hoge borstkas, wat niet vloekt met een moderner maagdarmsstelsel. Net als de vroege *Homo* produceerde *H. erectus* steenbijlen, maar volgens een intelligenter en efficiënter procedé. Er is afdoende bewijs dat vuur werd gebruikt door proto-mensen die van *H. erectus* afstamden, en wie weet door *H. erectus* zelf.⁵⁻¹³

H. erectus was een ‘pack hunter’ die zich niet makkelijk bang liet maken door roofdieren. De opvatting is dat *H. erectus* voor zijn veiligheid niet afhankelijk was van bomen en daar niet per se zijn nest in bouwde. Misschien zocht *H. erectus* voor zijn nachtrust steeds een natuurlijke beschutting op, maar ik durf best te suggereren dat het bouwen van het nachtelijk nest inmiddels was geëvolueerd tot het bouwen van een soort hutten en er primitieve dorpen bestonden die voor korte of langere tijd bleven staan, wie weet met een brandend vuur om roofdieren op afstand te houden. Zindelijkheid en hygiëne zullen herkenbare vormen hebben aangenomen, aangemoedigd door sterkere morele sentimenten.¹⁴

Circa 1,5 miljoen jaar geleden kwam er aan de aanvankelijke verkoeling weer even een einde en nam de regenval in subtropisch Afrika en Azië toe, zo lijkt het. De slimme en geharde *H. erectus* greep zijn kans en verspreidde zich naar Zuidelijk Afrika en – via Zuid-Arabië of de Levant – naar het Midden- en Verre Oosten (Israël, India, China, Indonesië) en ook Noord-Afrika en Europa. Als gevolg van het uitzwerven ontstonden allerlei rassen met eigen uiterlijke kenmerken en ongetwijfeld culturele verschillen. Wanneer het klimaat meezat, zwierven sommige van deze rassen uit tot ver buiten hun gebied, om daarna weer te verdwijnen of op een andere plek geïsoleerd te raken.¹⁵⁻¹⁸

Wanneer het klimaat tegenzat, overleefden sommige populaties op plekken waar de tegenslag klein bleef (sommige tot zo recent als 70.000 jaar geleden), terwijl groepen en rassen op andere plekken uitstierven, maar op het scherpst van de snede vond evolutie plaats.¹⁹

Homo sapiens sapiens

Tijdens de era van *H. erectus* gingen de ijstijden met lagere temperaturen en meer droogte gepaard dan ervoor, maar vanaf 900.000 jaar geleden werden ze extremer ‘dan ooit’. In Europa zorgde het voortschrijden van de ijskappen ervoor dat onbevoren land overdekt raakte met dichte bossen, terwijl delen van Afrika en het Midden-Oosten ten prooi vielen aan genadeloze droogte. Ook in Azië raakten de gematigde delen door bossen overwoekerd of werden te droog om in te overleven. Trokken de ijskappen terug, dan nam de habitat van *Homo* toe, tot de volgende ijstijd. Volgens archeoloog Robin W. Dennell en collega’s konden de menssoorten tijdens deze ijstijden in een aantal toevluchtsoorden alleen standhouden door te evolveren. Dit zou in kustgebieden zijn gebeurd als die van het mediterrane Europa en Zuidelijk en Oostelijk Afrika. Hier viel de koude en de droogte mee, maar was het klimaat minder voorspelbaar dan in bijvoorbeeld de subtropen van India, Indonesië of China, delen van de wereld waar *H. erectus* nog lang bleef voortbestaan, net als in Indonesië de Floresmens.²⁰⁻²¹

De mediterrane wereld bood een overvloed aan vetrijk zeevoedsel, terwijl de landprooien voor het invallen van de winter extra vetreserves opbouwden. Daarnaast was het risico van oververhitting bij inspanning kleiner dan rond de evenaar. Het idee is dat dit factoren zijn die expansie en reorganisatie van het brein begunstigen.²²⁻²⁵

H. antecessor is de oudst bekende opvolger van *H. erectus*. In Zuidwest Europa ging deze soort een paar honderdduizend jaar mee, maar lijkt het veld te hebben geruimd tijdens de catastrofale ijstijd van 650.000 jaar terug. Daarop verschenen mensachtigen die collectief worden aangeduid als *H. heidelbergensis*. De *H. heidelbergensis*-species verspreidden zich over de

oude wereld in een milde periode, 400.000 jaar geleden, en gingen niet veel later ten onder tijdens een serie diepe glaciële dalen en warme pieken die tot 250.000 jaar geleden duurde. In diezelfde periode verscheen in Europa de neanderthaler, terwijl in Afrika de archaïsche versie van de moderne mens zou zijn ontstaan; verder leefde er in Azië ten minste de mysterieuze Denisovaman die genetisch dichterbij de neanderthaler stond dan bij de moderne mens.²⁶⁻³⁰

Gedacht wordt dat de archaïsche mens in Afrika te maken kreeg met extreme droogte die hij overleefde in i.i.g. de kustgebieden van het oosten en het zuiden.³¹

Langs de waterkant en mogelijk met hulp van een intensief zeevoedseldieet zou toen het moderne menselijk brein zijn ontstaan, met een betere connectiviteit en een langere ontwikkelings- en dus aanpassingsperiode dan bij de andere mensesoorten (de grotere hersenen van *H. neanderthalensis* stopten bijvoorbeeld in de tienerjaren al met groeien, zo lijkt het).³²⁻³³

Ongeveer 70.000 jaar geleden begon *H. sapiens sapiens* met blijvend succes in golven de wereld te overspoelen. Dankzij inzicht, technologie en aanpassingsvermogen bereikte de moderne mens plekken waar zich nog geen mensesoort had vertoond; hij overleefde de laatste grote ijstijd en schiep een nieuwe wereld met eusociale trekken (op basis van iets voorbij verwantschap, partnerliefde of vriendschap, namelijk cultuur: memen in plaats van genen), omvangrijke bevolkingscentra en bijkomende pathogene risico's.³⁴⁻³⁵

Als het menselijke gevoel voor walging al niet zo scherp was als tegenwoordig, was de nieuwe wereld misschien wel de ideale omgeving voor het laatste beetje evolutie. Toch bestaan op dit vlak geen duidelijke verschillen tussen mensen in landbouwsamenlevingen met steden en populaties die van oudsher nomadisch of als jagers-verzamelaars leven, zoals de Khoisan van Zuidelijk Afrika. Wat we walgelijk vinden kan wel per cultuur verschillen, maar de potentie om op die manier van zoiets te walgen is universeel en ouder dan, en mogelijk een voorwaarde voor, de moderne beschaving met haar volgestampte bevolkingscentra.³⁶

Met deze drie hoofdstukken van geromantiseerde paleontologie – zoals alle paleontologische theorie gebaseerd op te weinig data en met een te grote errormargin – zijn we aan het einde van dit boek beland.

De evolutie van het menselijk brein †

Met de komst van *Homo* dijde de schedel uit naar achteren en omhoog, terwijl het gezicht platter werd. De omvang van het brein zou in sprongen toenemen, vooral de omvang van het cerebellum en de cerebrale cortex; minstens zo belangrijk was een reorganisatie van deze structuren.

Het cerebellum is belangrijk voor ‘diepgewortelde’ georganiseerde spierbewegingen (denk daarbij ook aan technische handelingen, zingen en praten). De cerebrale cortex is de zetel van ‘hogere’ sensorische, motorische en associatieve functies.

Nog voor de expansie begon, lijkt bij sommige australopiths al een mate van reorganisatie te hebben plaatsgevonden. Er zijn aanwijzingen dat de orbitofrontale cortex (OFC) van de Zuid-Afrikaanse *A. africanus* minder chimpansee-achtig was.

De OFC is belangrijk voor waardeoordelen, zoals over morele kwesties of de kwaliteit van zintuiglijke sensaties. Zo worden in de OFC sensaties van de tong met geuren en visuele beelden gecombineerd met als resultaat een rijkere ervaring van smaak, wat weer benut wordt bij het genereren, vasthouden en afleren van voedselvoorkeuren en -aversies. Verfijning van de OFC zal flexibel foerageren in dynamische of nieuwe milieus ten goede zijn gekomen.

Binnen het genus *Homo* is expansie van de pariëtale cortex één van de opvallendste trends. Dit deel van de cortex speelt een onmisbare rol bij het dirigeren, vasthouden en loslaten van de bewuste aandacht.

De eerste steenbijlen werden vervaardigd volgens één simpel procedé dat nauwelijks veranderde, totdat *H. erectus* opdook. *H. erectus* werkte symmetrisch en onderbrak nu en dan acties om op een andere plek iets bij te werken. Deze manier van werken vereist activiteit in een deel van de pariëtale cortex – de supramarginale gyrus – dat betrokken is bij de aandacht en van een frontaal gebied dat betrokken is bij georganiseerd abstract denken.

Interessant genoeg lijkt de pariëtale cortex ook belangrijk voor het volgen van besmetting, en één van de twee pariëtale gebieden die bij mensen met obsessieve-compulsieve smetvrees in een smetvreessituatie extra actief zijn, is de supramarginale gyrus.

Denken mensen aan een beladen woord, dan gaat dit samen met tal van meer en minder krachtige associaties: synoniemen, beelden, geuren, viscerale sensaties en andere herinneringen. Het woord krijgt door deze associaties betekenis en kan via associatie zelf dingen beladen maken (ze als het ware besmetten). We brengen de klanken en spierbewegingen die woorden heten in verband met allerlei andere indrukken: hierdoor krijgt taal betekenis. Aangezien denken uit weinig anders bestaat dan (interne of externe) indrukken die andere indrukken opwekken, is het zeer aannemelijk dat de evolutie van het menselijk denk- en taalvermogen hand in hand zijn gegaan.

Volgens archeoloog Steven Mithen dachten onze voorlopers grotendeels in gescheiden denkmodules, elk met een eigen specialisme, zoals één voor het sociale wel en wee, één voor het foerageren, enzovoort. Naarmate in het brein taal tot haar wasdom kwam, werden de soorten informatie meer combineerbaar en re-combineerbaar (denk bijvoorbeeld aan religie, een fenomeen dat o.a. draait op het zien van menselijke eigenschappen in de natuur om ons heen). Het is lastig te zeggen wat bijvoorbeeld de neanderthaler in een vriendelijkere wereld had kunnen bereiken, maar de moderne mens overwon een bepaalde 'treshold' en plotseling verscheen binnen relatief korte tijd de moderne beschaving met haar technologie, veeteelt, landbouw, steden, enzovoort.

Noten

1 Walging & smetvrees – ontogenie & fylogenie

- 1 Gould, (1977)
- 2 *Vietnam*: Knudsen, (2008); Phuc, (2006)
- 3 *Mest, bv.:* Curtis, (1999)
- 4 *Scatologic Rites*: Bourke, (1891)
- 5 *Zindelijkheid & coprofobie*: Rozin, (1986)
- 6 *Zindelijkheid & fysiologie*: Largo, (1978); Largo, (1977)
- 7 Freud, (1908); Freud, (1905)
- 8 *Humor*: Miller (1997), p.116; eigen waarnemingen
- 9 Ferenczi, (1914, 1952)
- 10 *Experiment 16mnd-5 jr.:* Rozin, (1986)
- 11 *Experiment kakkerlak*: Siegal (1990); Siegal, (1988)
- 12 *Smaakaversie pasgeborenen*: Steiner, (2001); Berridge, (2000); Messinger, (1997); Soussignan, (1997); Izard, (1995); Kajiura, (1992); Rosenstein, (1988); Fox, (1986); Ganchrow, (1983); Steiner, (1974); Steiner, (1973). ~ Baby's vertonen de gaapexpressie (AU26/27 in FACS) met name bij bittere smaken, en een zure mond (AU18) bij zure smaken, Ze vertonen nog niet de expressie van walging met de naar beneden getrokken mondhoeken en naar voren gedrukte onderlip (AU15+AU17 in FACS) die de gaap vaak lijkt te vervangen.
- 13 *Haarlok (bij 4 mnd)*: Miller, (1997), p.55
- 14 *Geuraversie pasgeborenen*: Soussignan, (1997); Schaal, (1995); Steiner, (1979); Steiner, (1974) ~ zie voor het verband met fecesstank: Sato, (2001). Bij geuraversie is de gezichtsexpressie als bij noot 20.
- 15 *Over non-voedsel*: Rozin, (1986); Rozin, (1985)
- 16 *Invloed ouders*: Stevenson, (2010); Shutts, (2009); Bayliss, (2007); Repacholi, (1998)
- 17 *Planten & microben*: Chamovitz, (2012); Berg, (2006)
- 18 *'Gaap'-expressie dieren*: Ganchrow, (1990); Travers, (2007); Simmen, (2003); Steiner, (2001); Berridge, (2000); Van den Bos, (2000); Steiner, (1995); Dinardo, (1994); Rozin, (1993); Steiner, (1984); Ganchrow, (1979); Grill, (1978) .
- 19 *Geuraversie dieren*: Smith, (2010); Cooper, (2000); Dohi, (1999); Epple, (1995) ~ zie verder: Cox, (2010a); Fankhauser, (2008); Smith, (2008); Suárez, (2002); Daniels, (2001b); Daniels, (2001a); Moe, (1999); Arnould, (1998); Mason, (1998); Mason, (1996); Nolte, (1994); Weldon, (1993); Arnould, (1992); Dohi, (1991); Pfister, (1990); Melchior, (1985); Müller-Schwarze, (1972) ~ zie voor breinstudies: Endres, (2009); Fendt, (2008); Kobayakawa, (2007); Fendt, (2005); Myers, (2005); Day, (2004)
- 20 *Expressie opgetrokken neus*: Rozin, (1994). Bij mensen wordt de expressie gekenmerkt door AU9 in FACS
- 21 *Koeien*: Dohi, (1991)
- 22 *Rendier*: Gunn, (2003)
- 23 *Nesthygiëne*: Curtis, (2007)
- 24 *Latrines zoogdieren*: ibid; Jones, (2009); H3.†
- 25 *Latrines skinken*: Bull, (1999)
- 26 *Latrines gekko's*: Shah, (2006)
- 27 *Alligators*: LeBuff, Jr., (1957)
- 28 *Piratenbaars*: Tiemann, (2004)
- | † <u>Kader ongewervelden</u> | |
|------------------------------|---|
| 1 | <i>Nosema</i> : Chen, (2008) |
| 2 | <i>Bladsnijmieren</i> : Currie, (1999) |
| 2 | <i>Sluijpwesp & rups</i> : Weiss, (2003) |
| 3 | <i>Bladmijneters</i> : Hering, (1951) ~ zie ook: Sato, (2006) |
| 4 | <i>Verstrikking & verstikking</i> : Weiss, (2006); Sato, (2006); Pike, (2002); Benton, (1992) |
- 29 *Hygiëne ongewervelden*: Weiss, (2006)
- 30 *Bijenlarven*: Michener, (1974)
- 31 *Reuzenhoningbij*: Mardan, (1989) ~ zie ook: Michener, (1974)
- 32 *Bladsnijmieren & opruimers*: Hart, (2001)
- 33 *Bladluizen & opruimers*: Benton, (1992)
- 34 *Spinmijten*: Sato, (2008); Sato, (2006)
- 35 *Zeepieten*: Riisgård, (1998)
- 36 *Honden & katten*: eigen waarnemingen
- 37 *Chimpansees & schoonvegen*: Goodall, (1986)
- 38 *Chimpansees & coprofagie*: Bertolani, (2011); Payne, (2008); Krief, (2004); Fritz, (1992b); ibid
- 39 *Chimpansees & besmeuring*: Goodall, (1986); Koffka, (1924)
- 40 *Bonobo's*: Sakamaki, (2010)
- 41 *Honden & coprofagie*: Van der Borg, (2006)
- 42 *Katten*: Kirk, (2000)
- 43 *IJsberen*: Hansson, (1983)
- 44 *Zangvogels*: McKay, (2009); Stake, (2001); Dell'omo, (1998); McGowan, (1995); Hard, (1991); Morton, (1977)
- 45 *Speeksel & E. coli*: Kohari, (2009); Hart, (1990)
- 46 *Speeksel & S. canis*: Hart, (1990)
- 47 *Speeksel algemeen*: Abbas, (2010); Prescott, (2005); Nieuw Amerongen, (2002); Schenkels, (1995)
- 48 Toch, mogelijk voorbeeld van 'besmetting' bij de chimpansee: De Waal, (1989), p.72 (citeert Goodall)
- 49 *Experiment kakkerlak*: Siegal, (1990)
- 50 *Brood*: ibid
- 51 *Water & zeep*: Siegal, (1988)
- 52 *Besmetting bij 7-8 jr.:* Springer, (1994); Rozin, (1985); Fallon, (1984)
- 53 *Besmettingsgevaar bij 4 vs 7 jr.:* Toyama, (1999)
- 54 *Begrip bij 3 jr vs ouder*: Solomon, (1999); Kalish, (1996); Au, (1993); Rosen, (1993); Fallon, (1984)
- 55 *Kennis niet noodzakelijk*: Stevenson, (2010); Siegal, (1990); Siegal, (1988) ~ zie verder:

Solomon, (1999); Kalish, (1996); Springer, (1994); Au, (1993); Rosen, (1993)

56 *Antropologie*: Frazer, (1922); Bourke, (1891)

57 *Smetvrees & OCD*: Rettew, (1992)

58 *Smetvrees bij 10-15 jr.*: Leckman, (1997); Honjo, (1989)

59 *Smetvrees bij 3 jr.*: Oner, (2008); Honjo, (1989)

60 *<6 jr & compulsies vs obsessies*: Rettew, (1992)

61 *OCD & fixatie op besmetting*: Tolin, (2004)

62 Eigen waarnemingen

63 *Angst & irrationele ideeën*: Cisler, (2009); Thorpe, (1995); Arntz, (1993)

64 *mPFC vs limb. circuits*: Hermann, (2009); Hermann, (2007) ~ zie ook: Miller, (2005); Le-Doux, (1996)

65 *Functie walging*: Zie bijvoorbeeld: Stevenson, (2012); Harrison, (2010); Rubio-Godoy, (2007)

‡ Kader functie walging

1 *Bitterreceptoren*: Lee, (2016).

2 *Bij fruitvliegen*: Lacaille (2007); Moon, (2009); Koganezawa, (2010)

3 *Sociale walging & de expressie*: Rozin, (1994). De expressie wordt gekenmerkt door AU10 in FACS

2 Biohazard

1 Sato, (2001)

2 *Exotoxines*: Guarner, (2003); Linström, (2001); Weese, (2000); Janzen, (1977) ~ zie ook: Sears, (1996)

3 *Endotoxines*: Rietschel, (1994)

4 *Toxines voedsel*: Sorensen, (2004); Rowland, (1988); Rafter, (1987)

5 *Virussen*: Kempf, (2010); Amar, (2007); Zhang, (2006)

6 *Protozoa*: Amar, (2007); Amar, (2004)

7 *Schimmels*: Handl, (2011); Liggenstoffer, (2010); Nicholson, (2010); Ott, (2008); Suchodolski, (2008b); Scupham, (2006); Buslau, (1990)

8 *Bacteriën*: Handl, (2011); Swanson, (2011); Amar, (2007); Harmsen, (2002); Sghir, (2000); Cummings, (1991)

9 *Fec. massa*: Stephen, (1980) ~ Zie ook: Van Houte, (1966)

10 *'Op hol slaan'*: Wexler, (2007); Prescott, (2005); Hube, (2000); Mata, (1972)

11 *Macroparasieten*: Gonçalves, (2003); Medica, (1996); Fossey, (1983), p.46

12 *T. gondii*: House, (2011); Koch, (2011)

13 Sinton, (2007); Climburg, (2000) ~ zie ook: Prescott, (2005); Curtis, (1992)

14 *Tox. damp*: Amon, (2006); Clanton, (2000); Hobbs, (1999)

15 *Dung lung*: Donham, (1988); Osbern, (1981) ~ zie ook: Tiemann, (2004)

16 *Vliegen e.d.*: Gopi Sundar, (2003); Climburg, (2000); Greenberg, (1973)

17 *Maden & botuline*: Hubalek, (1991); Foreyt, (1980) ~ zie ook: Janzen, (1977)

18 Logiudice, (2001) ~ zie ook: Prescott, (2005)

19 *Indirecte besmetting*: Prescott, (2005) ~ zie ook: Phuc, (2006); Gerba, (2005); Climburg, (2000); Greenberg, (1973)

20 *Barrières*: Schwaab, (2011); Abbas, (2010); Kohari, (2009); Prescott, (2005); Moreau, (2001); McDade, (1999); Schenkels, (1995); Hart, (1990)

21 *Schadelijkheid vochtigheid, gal & enzym.*: Buckingham, (1986)

22 Goodall, (1990)

23 Reynolds, (1965) ~ maar zie ook: Lukas, (2003)

3 Zindelijkheid & hygiëne

1 *Microben & T & droogte*: Carter, (2007); Prescott, (2005); Narasimha Rao, (1998); Gill, (1979)

2 *Microben op land vs water*: Gerba, (2005); Climburg, (2000) ~ zie ook: Prescott, (2005)

3 *Vijanden in water*: Pachepsky, (2011); Kreader, (1998); Korhonen, (1991)

4 Nisbet, (1983)

5 Lamoot, (2004)

6 *Bemesting verrijkt*: Evans, (2011); Ilum Sørensen, (2009); McNaughton, (1988); Ruess, (1988)

7 *Latrines & territorium*: Monclús, (2009); Jordan, (2007); Irwin, (2004); Ralls, (2004); Boydston, (2001); Tuytens, (2001); Sneddon, (1991); Wemmer, (1988); Bailey, (1974)

8 Kranz, (1982)

9 *Emoties ratten*: Panksepp, (1998)

10 *Populatie & latrines, bv.*: Tuytens, (2001)

† Kader huiskat

1 *Kieskeurigheid*: Bradshaw, (2006); Bradshaw, (1986)

2 *Reactie op vieze smaak*: Van den Bos, (2000)

3 *Graafgedrag kat & predatorhypothese*: Jansen, (2009); Kirk, (2000)

3 *Rovers & fecale zakken vogels*: Petit, (1989); Weatherhead, (1984)

4 *Graafgedrag wilde katten*: Crowell-Davis, (2004); Feldman, (1994); MacDonald, (1987); Liberg, (1980); Panaman, (1981)

5 *Tijger & geurmerk*: Smith, (1989)

6 *Rode lynx*: Bailey, (1974); MacDonald, (2001)

11 *Indeling nest*: Reichman, (1990) ~ zie ook: James III, (2010)

12 *WHO, o.a.*: Cairncross, (2003) ~ zie ook: /www.google.com/ [open field defecation]; Bourke, (1891)

13 *Hygiëne & zindelijkheid*: Wrangham, (1994); Goodall, (1986).

14 *Dagelijks nest bij chimpansees*: James III, (2010); Goodall, (1986); Reynolds, (1965); Anderson, (1998). *Bij andere mensapen*: Lukas, (2003); Galdikas, (1995); Fossey, (1983)

15 *Vergelijking met jagers-verzamelaars*: Marlowe, (2005)

4 Barrières

1 Check bv. Wolfe, (2007); McFall-Ngai, (2007)
2 *Adaptieve immuunsysteem*: Abbas, (2010); Prescott, (2005)
3 *Nestcoprofagie*: H1 noten 42-44
4 *Jongen & coprofagie*: Gonzalez, (2006); Crowell-Davis, (1989); Galef, (1979)
5 *Training immuunsysteem* (geldt immers voor algemeen contact met ziektekiemen): Abbas, (2010); Prescott, (2005) ~ zie ook: Holt, (2000)
6 *Vrijmaking darmflora*: Nalepa, (2001); Troyer, (1984); Osawa, (1993)
7 *Voedingswaarde feces*: H5 ~ mbt Duitse kakkerlakken: Kopanic Jr., (2001)
8 *Leren*: Marinier, (1995); Galef, (1979) ~ denk ook aan Freuds anale fase
9 *Coccidiosis*: Folz, (1986)
10 *Enteritis*: Greiner, (2002); Frazier, (1993); Hart, (1990)
11 *2 artikelen over pathogene dreigingen in relatie tot groepsgrootte, sociale intimiteit en contact met vreemdelingen*: Altizer, (2003); Loehle, (1995) ~ zie ook 'access to mutualistic endosymbiotic microbes: an underappreciated benefit of group living': Lombardo, (2008)
12 *Beagles*: Genta, (1984)
13 *Strongyloides*: Keiser, (2004). Ericsson, (2001); Genta, (1989)
14 Abbas, (2010); Lesourd, (1997); Nelson, (2004); O'Leary, (1990) ~ de invloed van seizoenswisselingen is controversiël, maar zie: Srinivasan, (2008); Bowden, (2008); Bowden, (2007); Nelson, (2004)
15 *Amok*: Prescott, (2005); Mata, (1972); Wexler, (2007); Hube, (2000); MacDonald, (2005); Packey, (2008)
16 Round, (2009); Snyder, (1990); Wells, (1982); Gordon, (1966)
17 Maynard, (2012); Gilmore, (2003); Guarner, (2003); Hooper, (2002); Hooper, (2001); Van der Waaij, (1987); Van der Waaij, (1971)
18 *Toxines*: Sears, (1996)
19 *Leefmilieu*: zie noot 17 ~ en voor effect pH-verandering op ziektekiemen: Fayol-Messaoudi, (2005)
20 *Onschadelijk maken gifstoffen*: Swann, (2009); Upreti, (2004)
21 *Evenwicht & verstoring*: Lozupone, (2012); Woodmansey, (2007); Hopkins, (2002); Hopkins, (2001); Shimizu, (2006); Eutamene, (2007); Gilmore, (2003); Hooper, (2002); Kau, (2011)
22 *Gevolgen verstoring*: Lozupone, (2012); Tremaroli, (2012); Prescott, (2005); Mata, (1972) ~ zie ook noot 17
23 Abbas, (2010); Prescott, (2005); Nieuw Amerongen, (2002); Schenkels, (1995)

24 Tennant, (2008); Martinsen, (2005); Prescott, (2005); Smith, (2003); Sarker, (1992); Gianella, (1972)
25 *pH, gal en enzymen*: Prescott, (2005) ~ Hofmann, (2006); Inagaki, (2006); Prescott, (2005); Ganz, (2003); Gunn, (2000); Sarker, (1992); Binder, (1975); Percy-Robb, (1972) ~ Sarker, (1992)
26 *Immuunsysteem darmen*: Cerutti, (2008); Kelsall, (2005); Kunkel, (2000); Haneberg, (1994)
27 *Fecesmicroben op kadavers*, vergelijk: Climburg, (2000); Harmsen, (2002); Sghir, (2000) ~ met: Gill, (1998); Narasimha Rao, (1998); Gill, (1980); Janzen, (1977)
28 *Hoe kadavers ontbinden*: Dekeirsschieter, (2009); Carter, (2007); Swift, (1979)
29 *Stanken die aantrekken/afschrikken*: Shivik, (2006)
30 *Concurrentie macro- en micro-opportunisten*: Janzen, (1977)
31 *Aasgier & carotenoiden*: Negro, (2002) ~ zie verder: Olson, (1998)
32 *Coprofagie Amerikaanse gieren*: Coleman, (1985)
33 *Kapgieren*: Verdoorn, (2004)
34 Kocijan, (2009); Blanco, (2007); Carvalho, (2003); Houston, (1975)
35 Turnbull, (2008); Carvalho, (2003)
36 Houston, (1975)
37 *Overlevingskansen maden*: Braack, (1984)
38 *Kropinfecties*: Houston, (1975)
39 *Overlevingskansen wormen*: Kocijan, (2009); Houston, (1975)
40 *Wassen met urine*: Arad, (1989); Larochelle, (1982); Hatch, (1970)
41 *Wassen na maaltijd*: Houston, (1975)
42 *Kaalheid & temperatuurregulatie*: Ward, (2008)
43 *Maagdarmstelsel (witrug)gier*: Houston, (1975)
44 *pH helpt digestie*: Grémillet, (2012)
45 *De peristaltiek*, vergelijk: Houston, (1975); Ragir, (2000b); Hilton, (1999)
46 *Beschermende functie ervan*: Ragir, (2000b)
47 *Muscularis mucosae*: Houston, (1975) ~ bij de witruggier
48 Leukocyten: ibid ~ bij de witruggier

† Kader maraboe

1 *Phylogenie gieren & maraboes*: Hackett, (2008)
2 *Flora maraboe*: Nyakundi, (2011)
3 *Eetgedrag maraboes*: Nyakundi, (2011); Terkel, (1994); Seibt, (1978); Janzen, (1976)
4 *Wassen mestkevers*: Seibt, (1978)

49 *Anatomie en peristaltiek bij zoogdieren*: Karasov, (2007); Kararli, (1995); Ragir, (2000b);

Milton, (1988); Dressman, (1986); Clemens, (1980b)

50 *Bij varkens*: Kararli, (1995); Milton, (1988)

51 *Varkens & kadavers*: Berryman, (2002); Galdikas, (1978)

52 *Varkens & coprofagie*: Gonzalez, (2006); Hawe, (1991)

53 *Veelvraten, wasberen en buidelratten*: Livingston, (2005); DeVault, (2004); Gipson, (2003); Hornocker, (1981).

54 *Hyena's*: Owens, (1978); Kruuk, (1976)

55 *Honden*: Van der Borg, (2006); /www.hondenpage.com/

56 *Coyotes*: Steinmann, (2011); Livingston, (2005)

57 *Poolvos*: Swift, (1979)

58 *Rode vossen*: Cagnacci, (2003); Baltrūnaitė, (2002); MacDonald, (1977).

59 *Katten en beren*: Kirk, (2000); Folk Jr., (1972)

60 *Over vertering van vlees en van insecten*: Karasov, (1988).

61 *Gieren*: Houston, (1975).

62 *Honden*: Bell, (2009).

63 *Varkens*: Hawe, (1991).

64 *Begonnen met rottende vegetatie*: Costa, (2006); Cambefort, (1985)

65 *Evolutie mestkevers in het Meso- en Cenozoicum*: Davis, (2002)

‡ <u>Kader met kosten en baten, de kat en de hond</u>	
1	<i>Factor 1, zie voor de maagdarmflora</i> : Handl, (2011); Suchodolski, (2011); Ritchie, (2010); Desai, (2009)
2	<i>Factor 2, sociale leven</i> : MacDonald, (2001)
3	<i>Mbt dominante dieren</i> , bv: Chapman, (2005).
4	<i>Factor 3, over het dieet</i> : Bradshaw, (2006); MacDonald, (2001); LeGrand-Defretin, (1994).
5	<i>Spijvertering katten versus honden</i> : zie noot ‡4
6	<i>De kat leeft op jachtbuit alleen</i> : Brosey, (2000) ~ tegenover Herschel, (1981) ~ en: Morris, (1985)
7	<i>Coprofagie en vit K</i> : Vermeer, (1995); Giovannetti, (1982); Hörnicke, (1981); Barnes, (1962)
8	<i>En B12</i> : Sukemori, (2006); Sukemori, (2003); Ebino, (1986); Morgan, (1964); Barnes, (1962); Richter, (1945)
9	<i>Beagles & B1-tekort</i> : Read, (1981)
66	<i>Mestkever & mest van niet-herbivoren en aas</i> : Krell, (2003)
67	<i>Doodgravers</i> : Ikeda, (2008); Rozen, (2008); Costa, (2006)
68	<i>Vliegen</i> : Friedrich, (1997)
69	<i>Andere ongewervelden</i> : Poulsen, (2005a); Pilati, (2004); Dearborn, (1996); Frankenberg, (1967)
70	Costa, (2006), o.a. p.404, 423 en 429 ~ zie ook: Rozen, (2008)

5 Nutriënten

1	Zie bijvoorbeeld: Karasov, (2007); Hirakawa, (2001)	15	<i>Bonte kraai</i> : Horgan, (2004)
2	Wat op de materie afkomt: Climburg, (2000); Miller, (1954) ~ zie ook: Costa, (2006)	16	<i>Vissen</i> : Bailey, (1982)
3	<i>Verraderlijke darmbacteriën</i> : Kocijan, (2009); Blanco, (2007); Carvalho, (2003); Houston, (1975) ~ en: Schwab, (2011); Schwab, (2009) ~ en: Handl, (2011); Suchodolski, (2011); Swanson, (2011); Bell, (2009); Suchodolski, (2008a) ~ en: Ritchie, (2010); Desai, (2009) ~ en: Suarez, (1997); Hackstein, (1996); Gibson, (1988) ~ zie verder: /www.microbewiki.kenyon.edu/	17	<i>Grotto salamanders</i> : Fenolio, (2006)
4	<i>Koienmest & (o.a.) E. coli</i> : Berard, (2009); Dowd, (2008); Ozutsumi, (2005)	18	<i>Ringstaartmaki's</i> : Fish, (2007)
5	<i>Plantengiffen</i> : Cooper, (2007); Sorensen, (2004); Cid, (2003); Robbins, (1991) ~ zie ook: Janzen, (1977) over dodelijke doses alfatoxinen in schapenfeces, verwijzend naar: Allcroft, (1965)	19	<i>Vit. B</i> : Sukemori, (2006); Sukemori, (2003); Fajardo, (1989); Ebino, (1986); Giovannetti, (1982); Read, (1981); Hintz, (1969); Morgan, (1964); Barnes, (1962); Richter, (1945); Hörnicke, (1981)
6	Burdette, (2007) ~ en: /www.flutrackers.com/ met het verslag van een verpleegster	20	<i>Vit. K₂</i> : Vermeer, (1995); Giovannetti, (1982); Hörnicke, (1981); Barnes, (1962)
7	Logiudice, (2001)	21	<i>N</i> : Karasov, (2007); Hirakawa, (2001)
8	<i>Carnivoren en lastige vezels</i> : Sunvold, (1995); Karasov, (1988)	22	<i>P</i> : Kemme, (1997); Tadayyon, (1969)
9	<i>Herbivoren & carnivorendieet</i> : Karasov, (1988) ~ zie ook: Shipman, (1989)	23	<i>Ca</i> : Gallant, (2004); Tadayyon, (1969)
10	<i>Mestkevers</i> : Krell, (2003); Gittings, (1998); Fincher, (1970)	24	<i>Mg</i> : Ohta, (1996); Tadayyon, (1969)
11	<i>Chimpansees</i> : Bertolani, (2011); Krief, (2004); Fritz, (1992b)	25	<i>Zn & Cu</i> : Hintz, (1969)
12	<i>Witvoetmuisen</i> : Logiudice, (2001)	26	<i>Fe</i> : Gonzalez, (2006); Neale, (1984); Neale, (1982); Hintz, (1969) ~ toch is de verrijking bij ratten niet altijd significant: Zhang, (1992); Tيدهag, (1988); Ranger, (1984); Geever, (1969)
13	<i>Kruisbekvogels</i> : Gallant, (2004)	27	<i>NaCl</i> : Sukemori, (2006)
14	<i>Zebamangoeste</i> : Janzen, (1976)	28	<i>Vezels & vetzuren</i> : Karasov, (2007); Hirakawa, (2001)
		29	<i>Proteïnen, aminozuren & N</i> : Sukemori, (2003); Yutaka, (2002); Levine, (1999); Yutaka, (1999); Zhou, (1999); Takahashi, (1998); Torrallardona, (1996); Cranford, (1989); Fajardo, (1989); Flurel, (1988); Chilcott, (1985); Hörnicke, (1981)
		30	<i>Vetten & vetzuren</i> , bv: Van de Kamer, (1949)
		31	Baker, (2005); Bugle, (1993)
		32	<i>Kakkerlakken & termieten</i> : Nalepa, (2001)

- 33 *Groene leguanen*: Troyer, (1984)
 34 *Koala's*: Osawa, (1993)
 35 *Paarden*: Crowell-Davis, (1989); Crowell-Davis, (1985)
 36 *Olifanten*: Leggett, (2004)
 37 *Fanaro*, (2003); Favier, (2003); Mackie, (1999)
 38 *Over caecotrofie*: Karasov, (2007); Hirakawa, (2001)
 39 *Economie van de spijsvertering en halfslachtige fermentatie*: Clauss, (2007); Demment, (1985)
 40 *Konijn & caecotrofie*: Karasov, (2007); Hirakawa, (2001); Björnag, (1999); Hörnicke, (1981)
 41 *Verblijf in de maag & pH*: Kararli, (1995)
 42 *Verlies darmflora*: Jilge, (1975) ~ zie verder over het slijmvlies: Hirakawa, (2001)
 43 *Het rijtje dieren*: Borges, (2007); Karasov, (2007); Hirakawa, (2001); Björnag, (1999)
 44 *Geen vezeldieet, wel nut fermentatie*: Demment, (1985)
 45 *Vogels*: Clench, (1995); Duke, (1995); Folz, (1986)
 46 *Landschildpadden*: Avery, (1998); Heather, (1992); Mares, (1971)
 47 *Brulkikker*: Pryor, (2005)
 48 *Vissen & fermentatie*: Mountfort, (2002); Clements, (1997)
 49 *Jeruzalemkever*: Burnett, (1969)
 50 *Miljoenpoten*: McBrayer, (1973)
 51 Hume, (1984)
 52 *Volume, energieverlies & de spijsvertering*: Clauss, (2007); Blumberg, (2002); Hirakawa, (2001); Demment, (1985)
 53 *Olifanten*: Clemens, (1982) ~ en Leggett, (2004)
 54 *Lot olifantenfeces op savanne*: Janzen, (1976)
 55 *Paarden*: Hintz, (1994) ~ en Crowell-Davis; (1989); Crowell-Davis, (1985)
- 56 *Gevaar voor jonge zoogdieren*: Fann, (2001)
 57 *Maagzuur konijn & bescherming*: *ibid*; Dinamore, (1997)
 58 *Gunstige > ongunstige microben in feces, zie voor scheidingsmechanismen*: Björnag, (1999) ~ plus die van ratten en muizen bevatten opvallend veel *Lactobacilli*: Brooks, (2003); Dewhurst, (1999); Hemme, (1980)
 59 *Blinde darm*: Laurin, (2011); Smith, (2009); Bollinger, (2007); Dasso, (2000); Dasso, (1997)
 60 *Dieren met fermentatie voorin*: Karasov, (2007); www.mapoflife.org/
 61 *Flora koeienmest*: Berard, (2009); Dowd, (2008); Ozutsumi, (2005)
 62 *Zaagvinken, panda's*: Zhu, (2011); Karasov, (2007)
- | Kader ongewervelden | |
|---------------------|---|
| 1 | <i>Beschutting, termieten</i> : Noirot, (1970) |
| 2 | <i>Beschutting, rupsen</i> : Weiss, (2006); Aiello, (1981) ~ zie ook: Aiello, (2003) |
| 3 | <i>Bescherming</i> : Vencl, (1999) |
| 4 | <i>Camouflage</i> : McMahan, (1982) |
| 5 | <i>Eileg</i> : Hodek, (2003); Nahrung, (1999); Nahrung, (1997) ~ zie ook: Ang, (2008) |
| 6 | <i>Wapen/afschrikking</i> : Stehr, (1987) |
| 7 | <i>'Omkoping'</i> : Costa, (2006) |
| 8 | <i>Voedsel, kakkerlakken</i> : Kopanic Jr., (2001) |
| 9 | <i>Voedsel, pissebedden</i> : Hassall, (1982) |
| 10 | <i>Darmflora</i> : Nalepa, (2001) |
| 11 | <i>Bemesting, bladsluiswormen</i> : Poulsen, (2005b) |
| 12 | <i>Bemesting, termieten</i> : Darlington, (1994) |
| 13 | <i>Als bakens, kakkerlakken</i> : Chikayoshi, (1974) ~ zie ook: Lorenzo, (1996) |
| 14 | <i>Als bakens, mieren</i> : Traniello, (1980); Hölldobler, (1978) |
| 15 | <i>Als bakens, concurrenten</i> : Dillon, (2000); Ballard, (1984); Borden, (1967) |
| 16 | <i>Ter verkoeling</i> : Seymour, (1974) |

6 Bij de mensapen

- 1 *Darmen*: Caton, (1999a); Milton, (1987); Milton, (1986); Chivers, (1980); Steiner, (1954)
 2 *Fermentatie*: Frey, (2006); Remis, (2004); Caton, (1999a); Collet, (1984)
 3 *Grootte & digestie*: Milton, (1999a); Milton, (1987); Martin, (1985)
 4 *Bladeren*: Rothman, (2007); Rogers, (2004); Remis, (2001); Fossey, (1983)
 5 *Ander materiaal*: Doran-Sheehy, (2009); Remis, (2001); Rogers, (1990); Fossey, (1983)
 6 *Fruit*: Doran, (2002); Robbins, (2002); Remis, (2001); Remis, (1997)
 7 *Insecten*: DeBlauwe, (2008); Tutin, (1992)
 8 *Geofagie primaten*: Krishnamani, (2000); Mahaney, (1995) ~ ander voorbeeld: Houston, (2001) ~ en bij mensen: Dominy, (2004)
 9 *Eten vs bewegen*: Watts, (1988); Fossey, (1983) ~ zie ook: Vedder, (1984)
 10 Fossey, (1983), p.46
 11 *Rustige leven*: Morrogh-Bernard, (2008b); Milton, (1999a); Milton, (1987)
- 12 *Dikke darm*: Schmidt, (2005); Remis, (2004); Caton, (1999b); Milton, (1987); Chivers, (1980)
 13 *Fermentatie*: Schmidt, (2005); Remis, (2004); Caton, (1999b)
 14 *Blinde & dunne darm*: Milton, (1987)
 15 *Gevarieerder dieet*: Dierenfeld, (1997)
 16 *Bestand tegen fluctuaties*: Hatt, (2002)
 17 *Invulling dieet*: Knott, (1998); Dierenfeld, (1997); Hamilton, (1994); Leighton, (1993); Galdikas, (1988); Rijksen, (1978); MacKinnon, (1974)
 18 *Geofagie*: Stambolic-Robb, (1997); Sugardjito, (1981)
 19 *Meer proteïnebronnen & verteerbaar voedsel*: Dierenfeld, (1997); Utami, (1997); Hamilton, (1994); Leighton, (1993); Galdikas, (1988); Sugardjito, (1981) ~ want zie voor de gorilla: Rothman, (2008a); Rothman, (2008b); Rogers, (1990); Calvert, (1985) ~ zie ook: Harrison, (2011)
 20 *Vetreserves*: Zihlman, (2000); Wheatley, (1987); Wheatley, (1982)

21 *Vlees*: Dellatore, (2009); Utami, (1997); Sugardjito, (1981)

22 Zuhra, (2009); Husband, (2008); Markham, (1990); Kessler, (1982); Hill, (1966) ~ en correspondentie met Artis en Apenheul

23 *Parasieten in feces*: Mul, (2007)

24 *S. stercoralis*: Munson, (1990)

25 *Eosinofiele granulocyten*: Huser, (1967)

26 *Dunne darm*, vergelijk: Ragir, (2000b) ~ met Milton, (1987) ~ met Steiner, (1954)

27 *'Leven in bomen'-hypothese*: Harper III, (1982) ~ zie ook: Nunn, (2012)

28 *Gibbons*: Harrison, (2011); Cocks, (2008); Müller, (2003)

29 *Brulapen*: Stuart, (1998); Gilbert, (1997); Glander, (1977)

30 *Tannines heilzaam*: Villalba, (2007); Nguyen, (2005); Min, (2003); Chung, (1998)

31 *Zelfmedicatie gorilla*: Alphonse, (2008); Huffman, (2001).

32 *Zelfmedicatie orang-oetan*: Gustafsson, (2011); Morrogh-Bernard, (2008a)

33 *Tannines*: Remis, (2006); Simmen, (2003); Remis, (2002) ~ zie verder: Wrangham, (1998); ~ voor smaakmodulatie door ziekte zie: Bernays, (2005).

34 *Sociale leven orang-oetan vs gorilla*: Galdikas, (1995); Fossey, (1983)

35 *Groepsgewijs leren bij gorilla*, zie ook: Lombardo, (2008)

36 *Witte bloedcellen*: Anderson, (2004); Nunn, (2002); Nunn, (2000)

37 *Verklaring levensstijl*: Galdikas, (1995)

38 *Pan genetisch het dichtst bij mens*: Prüfer, (2012); Bradley, (2008)

39 *Dieer*: Hohmann, (2010); Goodall, (1986) ~ en diet bonobo: Rafert, (1997)

40 *Groenvoer met proteïnen*, enz.: Conklin-Brittain, (1998); Wrangham, (1998); Tutin, (1993); Milton, (1987)

41 *Over cellulose* e.d.: Kišidayová, (2009); Milton, (1988)

42 *Fermentatieflora*: Ushida, (2011); Pomažbíková, (2010); Kišidayová, (2009)

43 *Dikke darm*: Chivers, (1980)

44 *Dunne darm*: Milton, (1987)

45 *Transport door darmen*: Remis, (2004); Caton, (1999a); Milton, (1988)

46 *Tannines*: zie noot 33

47 *Zelfmedicatie*: Villalba, (2007); Huffman, (2001)

48 *Bomen vs bodem*: Boehm, (1999); Goodall, (1986)

49 *Sociale leven*: Milton, (1999a); Milton, (1987)

50 Goodall, (1986), p.247-248 ~ andere voorbeelden: Bertolani, (2011); Krief, (2004); Fritz, (1992b); Garcia, (1984); Suzuki, (1966) ~ maar zie voor de bonobo: Sakamaki, (2010)

51 Goodall, (1986) ~ zie ook: Nash, (1999); Fritz, (1992a)

52 *Colobusaap & baviaan*: Goodall, (1986)

53 Google: do carnivores eat the digestive system?

7.1. Vlees

1 *Hongernood & strafkampen*: /google.com/ [famine+eating+manure]

2 *Kopi Luwak*: eigen waarnemingen; /www.wikipedia.org/

3 *Coprofagie chimpansees*: Bertolani, (2011); Krief, (2004); Fritz, (1992b); Goodall, (1986); Suzuki, (1966)

4 *Textuur van afval bij Pan*: correspondentie met Artis en Apenheul

5 *Mens & zetmeel*: Ströhle, (2011); Milton, (2000)

6 *Mens vs Pan & vlees*: ibid ~ en: Rafert, (1997); Stanford, (1996); Goodall, (1986) ~ zie ook: Braun, (2010)

7 *'Pack hunter' & visser*: zie hoofdstuk 8.

8 *Laatste voorouder*: zie hoofdstuk 8.

9 *Op vleesdieet*: Hentges, (1977); Porter, (1940)

10 *Vezels*: Rastall, (2004) ~ maar zie ook: Barry, (2010) ~ zie verder: Bindelle, (2008); Leser, (2000); Campbell, (1997) ~ specifiek voor mensen: Cummings, (2002); Cummings, (2001); Yamakoshi, (2001); Djouzi, (1997); Birkett, (1996); Hayakawa, (1990); Mitsuoka, (1987)

11 *Galzuren*: Reddy, (1981); Cummings, (1978); Reddy, (1977); Reddy, (1975) ~ maar zie ook: Morotomi, (1997); Cummings, (1979a)

12 *Vleeseters & Bifidobacteria*: Endo, (2010)

13 *Vleeseters & Lactobacilli*: ibid

14 *Vleeseters & Proteobacteria*: ~ beren: Schwab, (2011); Schwab, (2009) ~ honden: Handl, (2011); Suchodolski, (2011); Swanson, (2011); Bell, (2009); Suchodolski, (2008a) ~ gieren: Kocijan, (2009); Blanco, (2007); Carvalho, (2003); Houston, (1975) ~ andere vogels: Nyakundi, (2011); Blanco, (2006); Bangert, (1988)

15 *Zwavel vs methaan*: Suarez, (1997); Hackstein, (1996); Gibson, (1988).

16 Prescott, (2005); Bover-Cid, (2003); Gill, (1998); Narasimha Rao, (1998); Gill, (1980); Janzen, (1977); /www.microbewiki.kenyon.edu/

17 *Voeding vs genen*: Ochman, (2010); Ley, (2008a); Ley, (2008b)

18 *Panda*: Zhu, (2011); Karasov, (2007); Hackstein, (1996)

19 *Twee enterotypes*: Lozupone, (2012); Arumugam, (2011) ~ zie verder: Tap, (2009); Eckburg, (2005); Sghir, (2000); Suau, (1999)

20 *Flora kind*: Lozupone, (2012); Yatsunenka, (2012); Penders, (2006); Palmer, (2007); Fanaro, (2003); Favier, (2003); Mackie, (1999) ~ maar mbt invloed dieet, zie ook: Wu, (2011)

21 Ochman, (2010); Ley, (2008a); Ley, (2008b) ~ vergelijk ook noot 18-19 met: Ushida, (2011); Szekely, (2010); Uenishi, (2007)

22 *'Trophic transmission'*: Lafferty, (2006); Lindenfors, (2007); Hethcote, (2004); Han, (2001)

~ zie ook: [/scholar.google.com/](http://scholar.google.com/) [trophic transmission]

23 *Gier*: Blanco, (2007); Kocijan, (2009); Carvalho, (2003); Houston, (1975)

24 Watve, (1995)

25 Climborg, (2000); Mundy, (1975); Miller, (1954)

26 [/scholar.google.com/](http://scholar.google.com/) [Sarcophaga+Mysiasis] of [Sarcophaga+Pseudomysiasis]

27 'Zijn generalisten': Chin, (2010); Lee, (2006); Piñero, (2004); Krell, (2003); Lussenhop, (1980); Toyama, (1976)

28 *Musca sorbens*: Emerson, (2001)

29 Kaya, (1979)

30 *Langzamere afbraak*: Sunvold, (1995); Aarink, (2007); Spoelstra, (1979)

31 Marisa, (2008); Bänziger, (2004); Marchenko, (2001); Greenberg, (1991); Hobson, (1932)

32 *Afvalproducten*: Barry, (2010); Le, (2009); Le, (2005); Rastall, (2004); Macfarlane, (2003); Hughes, (2001); Arnould, (1998); Suarez, (1997); Smith, (1997a); Smith, (1997b); Smith, (1996); Dehnhard, (1991); Macfarlane, (1986); Cummings, (1979b); Salter, (1973)

33 Correspondentie met Artis en Apenheul ~ zie ook: Kišidayová, (2009)

34 *Extra vezels*: Rastall, (2004); Bindelle, (2008); Leser, (2000); Campbell, (1997); Birkett, (1996) ~ maar zie ook: Barry, (2010)

35 *Grazersmest*: Velthof, (2000)

36 Melchior, (1985); Müller-Schwarze, (1972)

37 Suárez, (2002); Daniels, (2001a); Arnould, (1998); Arnould, (1992); Pfister, (1990)

38 Dohi, (1999); Pfister, (1990) ~ zie ook: Aoyama, (1994); Suárez, (2002) ~ en: Moe, (2010); Fankhauser, (2008)

39 Daniels, (2001b)

40 *Geiten algemeen*: Aoyama, (1994); Weldon, (1993)

41 *Geiten & tijger*: Cox, (2010b) ~ zie ook: Berton, (1998)

42 *Studieoverzicht*: Apfelbach, (2005) ~ voor meer verwarring: McEvoy, (2008); Apfelbach,

(2005); Weldon, (1993); Müller-Schwarze, (1972)

43 *TMT en brein*: Endres, (2009); Fendt, (2008); Fendt, (2005); Myers, (2005); Day, (2004); McGregor, (2000)

† Kader over walging vs angst

1 *Functie*: Ekman, (1994); Tomkins, (1962-1992); Plutchik, (1962, 1990); Darwin, (1872, 1998)

2 *Fysiologie*: Levenson, (1992)

3 *Expressie angst*: Ekman, (2003)

4 *Perceptie*: Lerner, (2007)

5 *Aandacht*: Krusemark, (2011)

6 *Schrikreflex*: Erlichman, (1997); Vrana, (1994) ~ negatief affect, arousal en stress faciliteren de reflex: Gewirtz, (1998); Simons, (1996); Cook, (1991); Vrana, (1990)

44 *Als feromonen*: Masini, (2010); Staples, (2008a); Staples, (2008b); McGregor, (2004); McGregor, (2000) ~ zie ook: Boehm, (2005). ~ over angstgeuren zonder stank: Albrecht, (2011); Lundström, (2010); Glausiusz, (2008)

45 *Geuren ontbinding*: Dekeirsschiet, (2009); Hoffman, (2009); Vass, (2008); Statheropoulos, (2007); Statheropoulos, (2005); Vass, (2004)

46 *Rottende vegetatie*: Mason, (1998); Mason, (1996)

47 *Dood water*: eigen waarneming

48 *Plantengiffen*: Mason, (1998) ~ zie ook: Lev-Yadun, (2009)

49 *Vulkanische bronnen*: eigen waarneming

50 Treves, (2007)

51 *Savanebavianen*: ibid

52 *Chimpansees*: Boesch, (1991); Hiraiwa-Hasegawa, (1986)

53 *Oriëntatie grote predators*: Carbone, (2007)

54 *'Meerdere carnivoren'*: Gipson, (2003); Howard, (2002)

55 *Hyena's*: Drea, (2002)

56 *Wolven*: Ryon, (1986)

57 *Buidelrat*: Gipson, (2003)

7.2 Het taboe & de zwakke schakel

1 *Makaken*: Hill, (1975)

2 *Klüver-Bucy*: Aggleton, (1981)

3 *Knaagdieren braken niet*: Horn, (2013)

4 *Voorzichtigheid*: Bernstein, (1984). *Sociale invloed*: Hishimura, (2001); Hishimura, (2000); Kuan, (1997) ~ de ratten nemen de afkeer over of hij wordt erdoor versterkt en verlengd, maar zie ook: Galef, (2000); Galef, (1999)

5 Strum, (1983); Strum, (1981)

6 *Aversie*: Bradshaw, (2006); Bradshaw, (1986)

7 *Rottend materiaal*: Ragg, (2000); Molsher, (1999); Paltridge, (1997)

8 *Tonijn*: Wyrwicka, (1980)

9 *Ervaring & voedselaversies dieren*: Galef, (2009); Bradshaw, (2006); Galef, (2001)

10 *Hyena's*: Yoerg, (1991)

11 *Steriel*: Gill, (1979)

12 *Besmetting*: Prescott, (2005); Bover-Cid, (2003); Ragir, (2000b); Zimmer, (2000); Gill, (1998); Narasimha Rao, (1998); Gill, (1980); Janzen, (1977)

13 *Voorkeur voor herbivoren*: dit is een logische consequentie van de trofische piramide

14 *Nadelen kannibalisme*: Rudolf, (2010); Bolker, (2008); Rudolf, (2007); Nishimura, (2004) ~ maar zie ook: Palomares, (1999); Polis, (1989); Fox, (1975)

15 *Muizen*: Wuensch, (1993); Carr, (1981) ~ zie ook: Pfenning, (2000); Wildy, (1998)

16 *Vleesconsumptie 2ma*: Braun, (2010); Steele, (2010)

17 *In de prehistorie*: Waguespack, (2003)

18 *Kannibalisme 1,5-1,8ma*: Pickering, (2000) ~ zie ook: Fernández-Jalvo, (1999)

- 19 *Selectie prooi algemeen*: Wirsing, (2002); Koi-
vunen, (1996); Watve, (1995); Hudson, (1992);
Temple, (1987)
- 20 *Wolven*: Wright, (2006); Husseman, (2003);
Mech, (2001)
- 21 *Grote katten*: Hayward, (2006a); Hayward,
(2006b); Hayward, (2005); Karanth, (1995)
- 22 *In de prehistorie*: Waguespack, (2003)
- 23 *Parasieten... t/m ...overweldigen*: Lozupone,
(2012); Prescott, (2005); Mata, (1972)
- 24 *Hypervitaminosis A*: Walker, (1982)
- 25 *β-toxines*: Ragir, (2000b)
- 26 *Konijnenuithongering & stikstofvergiftiging*:
Mann, (2000). Speth, (1989); Speth, (1983);
Stefansson, (1944)
- 27 *Gevaar organen*: Prescott, (2005); Zimmer,
(2000); Gajdusek, (1976) ~ en voedsaamheid:
Mann, (2000); Milton, (1999a)
- 28 *Breed repertoire, culturele variatie*: Fessler,
(2003); Diamond, (1997), p.146; Harris, (1987)
- 29 Ibid
- 30 *Bederflora*: Dekeirsschieter, (2009); Carter,
(2007); Ragir, (2000b); Swift, (1979) ~ zie ook:
Prescott, (2005); Bover-Cid, (2003); Gill,
(1998); Narasimha Rao, (1998); Gill, (1980);
Janzen, (1977)
- 31 *Campylobacteria en C. perfringens*: Ragir,
(2000b)
- 32 *Opportunisten & besmetting*: Nyakundi,
(2011); Greenberg, (1973); Greenberg, (1972)
- 33 *Verbetering toegang*: Meehan, (2005); Ellison,
(1990)
- 34 *Baat bij...:* Carter, (2007); Prescott, (2005)
- 35 *Vossen, lynxen, poema's*: Cagnacci, (2003);
Baltrūnaitė, (2002); MacDonald, (1977);
McCord, (1974); Knopff, (2010); Bauer, (2005)
- 36 *Bavianen*: Strum, (1983); Strum, (1981)
- 37 *Chimpansees*: Watts, (2008); Muller, (1995);
Hasegawa, (1983); Goodall, (1986); Hasegawa,
(1983)
- 38 Goodall, (2000), p.119-120
- 39 *Maden & ziektekiemen*: Greenberg, (1973);
Greenberg, (1972)
- 40 *Maden & toxines*: Hubalek, (1991); Nevins,
(1971); Foreyt, (1980) ~ zie ook: Janzen,
(1977)
- 41 *Invloed op ontbinding*: Carter, (2007)
- 42 *Indicatie bederf*: Greenberg, (1991)
- 43 *Ontbindingsstadia*: Dekeirsschieter, (2009);
Carter, (2007)
- 44 *Gevaar muggen*: Tolle, (2009)
- 45 Ragir, (2000b)
- 46 *Transport bij carnivoren*: Karasov, (2007);
ibid; Kararli, (1995); Dressman, (1986); Clem-
ens, (1980b); Houston, (1975)
- 47 *Transport bij primaten*: Ardente, (2011); Ragir,
(2000b); Caton, (1999a); Caton, (1999b); Mil-
ton, (1999a); Milton, (1988); Clemens, (1980a)
- 48 *Dunne darm kwetsbaar*: Ragir, (2000b)
- 49 *Immuunsysteem*: Cerutti, (2008); Kelsall,
(2005); Kunkel, (2000); Haneberg, (1994)
- 50 *Verteringsenzymen*: Sarker, (1992) ~ zie ook:
Ganz, (2003)
- 51 *Gal*: Hofmann, (2006); Inagaki, (2006); Begley,
(2005); Gunn, (2000); Binder, (1975); Percy-
Robb, (1972)
- 52 *Zuurgraad*: Fallingborg, (1999); Fallingborg,
(1990); Evans, (1988); Dressman, (1986)
- 53 *Flora*: Guarner, (2003); Hooper, (2002)
- 54 *Ontsteking*: Kelsall, (2005); Sherman, (2004);
Russo, (1999)
- 55 *Braken & diarree*: Hu, (2007); Lang, (1999);
Kamoto, (1993) ~ en: Field, (2003)
- 56 *Ondervoeding*: Mata, (1972).
- 57 *Opname toxines*: Maksymowych, (1999); Ra-
mos, (1996); Kumagai, (1982); Holt, (1981) ~
vergelijk dit met: Mrsny, (1992)
- 58 *Dieet (incl jacht)*: Rhine, (1986); Butynski,
(1982); Strum, (1981); Hausfater, (1976)
- 59 *Spijsverteringskanaal*: Clemens, (1980a); Ma-
kita, (1989)
- 60 *Coprofagie*: Kessel, (2001)
- 61 *Kaapse bavianen*: Wrangham, (2009b)
- 62 *Gele bavianen*: Hausfater, (1982)
- 63 *Percentages*: Milton, (1999b); Milton, (1987)
- 64 *Verdedigingsbarrieres zie bv (mbt maagzuur)*:
Dressman, (1986) ~ en: Tennant, (2008); Mar-
tinsen, (2005); Smith, (2003); Gianella, (1972)
- 65 *Spijsverteringskanaal kapucijnapen*: Ferrari,
(1995); Maclarnon, (1986)
- 66 *Dieet & jacht*: Resende, (2003); Rose, (1997);
Rose, (1994); Fedigan, (1990) ~ en: Galetti,
(1994); Chapman, (1990); Chapman, (1987)
- 67 *Kadaver*: Carretero-Pinzón, (2008).
- 68 *Coprofagie*: Prates, (2005).
- 69 *Snel transport*: Wehncke, (2003); Lambert,
(1998); Zhang, (1995); Rowell, (1991) ~ 6x
sneller: Claus, (2008); Lambert, (1998); Milton,
(1984); Clemens, (1980a)
- 70 *Klassieke hypothese*: Blumenschine, (1988);
Potts, (1988); Read-Martin, (1975); Szalay,
(1975) ~ en modernere versies: O'Connell,
(2002); Lewis, (1997); Blumenschine, (1994)
- 71 *Merg eten*: Blumenschine, (1993); Blumen-
schine, (1991) ~ maar zie ook: Lupo, (1998);
Monahan, (1996)
- 72 Ragir, (2000b), p.489.
- 73 *Mens als jager*, het debat: Domínguez-Rodrigo,
(2007); Domínguez-Rodrigo, (2006) en Domín-
guez-Rodrigo, (1997) ~ versus: Blumenschine,
(2007); Blumenschine, (1995); Shipman,
(1986a), Shipman, (1986b) ~ versus Oliver,
(1994) ~ zie ook: Domínguez-Rodrigo, (2005);
Domínguez-Rodrigo, (2003); Domínguez-
Rodrigo (2002a); Domínguez-Rodrigo,
(2002b); Marean, (1998); Capaldo, (1997); Mo-
nahan, (1996); Bunn, (1994)
- 74 *Bavianen & chimpansees*: Strum, (1983);
Strum, (1981) ~ en: Watts, (2008); Hasegawa,
(1983); Goodall, (1986); Hasegawa, (1983)
- 75 *Toenemende concurrentie*: Domínguez-
Rodrigo, (2005); Waguespack, (2003); Mona-
han, (1996); Shipman, (1986b) ~ een alterna-
tieve kijk: O'Connell, (2002) ~ zie ook: Lewis,
(2007); Domínguez-Rodrigo, (2001)
- 76 O'Connell, (1988) ~ Over koken: Ragir,
(2000b) ~ Zij verwijst naar persoonlijke com-
municatie met O'Connell

7.3 De weerstand van de kok

- 1 *Klein spijsverteringskanaal*: Hladik, (2002); Aiello, (1995); Maclarnon, (1986)
- 2 *Energie in brein geïnvesteerd*: Kotrschal, (2013); Aiello, (1995) ~ zie ook: Aiello, (2002); Aiello, (1997); Leonard, (1994) ~ maar zie ook: Snodgrass, (2009); Hladik, (2002)
- 3 *Energieverslindend leven*: Marlowe, (2005); Kaplan, (2000)
- 4 *ibid*; zie ook noot 6.
- 5 *Wortels, knollen, etc.*: Ragir, (2000a); Ragir, (2000b)
- 6 Wrangham, (2017); Wrangham, (2010); Carmody, (2009); Wrangham, (2009a)

† Kader: de mens als carnivoor

- 1 *Carnivorenfysiologie & compensatie*: Darwin, (1879, 2004)
- 2 *Atypisch maagdarmsstelsel*: Milton, (1987); Maclarnon, (1986)
- 3 *Inefficiënte vertering*: Cummings, (1997); Gibson, (1989); Chacko, (1988); Macfarlane, (1988); Gibson, (1976)
- 4 *Bacteriën eisen van alles op*: Cummings, (1997); McNeil, (1988); Mason, (1984)
- 7 *Zetmeel, algemeen*: Carmody, (2009)
- 8 *Zetmeel & muisen*: Carmody, (2011)
- 9 *Kippenei*: Evenepoel, (1999); Evenepoel, (1998)

- 10 *Python*: Boback, (2007)
- 11 *Muisen*: Carmody, (2011)
- 12 Carmody, (2009) ~ zie ook: Carmody, (2011); Boback, (2007) ~ toch hoeft verhitting van vlees niet altijd positief effect te hebben; het is afhankelijk van het soort vlees en de mate en duur van verhitting. Hitte kan essentiële aminozuren breken en spiervezels juist steviger maken.
- 13 Sponheimer, (2009)
- 14 *Verhitting & vetten*: Carmody, (2009) ~ zie ook: Armand, (1999); Armand, (1996)
- 15 *'Ileal & jejunal brake'*: Van Citters, (1999); Lin, (1997); Spiller, (1984)
- 16 *Mbt weerstand*: Wrangham, (2010); Carmody, (2009); Wrangham, (2009a)
- 17 Wrangham, (2009a), p.50-53
- 18 *Rauw vlees eten in culturen*: eigen waarnemingen (Ethiopië) ~ zie ook: Mann, (2000); Milton, (1999a)
- 19 *Fermenteren, drogen, pekelen*: Prescott, (2005); Rahman, (2005)
- 20 *Rauwe vis eten*: eigen waarnemingen
- 21 *Weglekken vet*: Carmody, (2009)
- 22 *Chimpansees*: Wobber, (2008)
- 23 Wrangham, (2009a), p.53

8.1 De australopiths

- 1 *Mensapen Mioceen*: Begun, (2007) ~ zie ook: Dennell, (2010); Elton, (2008)
- 2 *Spanje, Dryopithecus*: Almécija, (2007); Begun, (2005)
- 3 *Landbrug*: Begun, (2007); Begun, (2005); Stewart, (1998)
- 4 *Klimaat Afrika 0-10Ma*: Plana, (2004)
- 5 *Gorilla*: Thalmann, (2007) ~ grofweg zijn er de laaglandgorilla's in het westen en de hooglandgorilla's in het oosten. Ik wijs het hoogland als oorspronkelijk milieu aan vanwege de fysiologische aanpassing op het bladerendieet bij alle gorilla's en in het laagland hoeft een fruiteter zich vast niet zo sterk aan te passen. Bovendien zijn alle westelijke laaglandgorilla's vrij recente afsplitsingen van die in het oosten: Prado-Martinez, (2013)
- 6 *Mensapen savannebosland*: Strait, (2010a); Elton, (2008) ~ het gaat om: ca 7Ma, *Sahelanthropus tchadensis*; ca 6Ma, *Orrorin tugenensis*; ca. 5,7Ma, *Ardipithecus kadabba*; ca 4,4-3,4Ma, *Ardipithecus ramidus* ~ als proloog: Haile-Selassie, (2012); Lovejoy, (2009a); Lovejoy, (2009b); Richmond, (2008)
- 7 *Splitsing protomens-protouchimpansee*: Prado-Martinez, (2013); Bradley, (2008) ~ zie ook: Wilkinson, (2011); Perry, (2005)
- 8 *Klimaat Afrika 5-3,5Ma*: Plana, (2004)
- 9 *Australopiths*: Strait, (2010a)

- 10 *Lengte & gewicht*: Reno, (2003); McHenry, (1998) ~ zie ook: Strait, (2010a)
- 11 *Brein*: Chaline, (2003) ~ zie ook: Strait, (2010a)
- 12 *Enkels*: DeSilva, (2009)
- 13 *Armen*: Lovejoy, (2009a); Thorpe, (2009) ~ zie ook: Strait, (2010a)
- 14 *Handen*: Almécija, (2010); Tocheri, (2008); Alba, (2003) ~ zie ook: Strait, (2010a)
- 15 *Lopen*: Pontzer, (2009); Sellers, (2005); Wang, (2004a) ~ vergelijk dit met: Steudel-Numbers, (2007); Steudel-Numbers, (2006); Steudel-Numbers, (2004) ~ zie ook: Strait, (2010a)
- 16 *Kaken & tanden*: Dominy, (2008); Lucas, (2008); Macho, (2005); Teaford, (2000)
- 17 *En ondergrondse reserves*: Dominy, (2008)
- 18 *En microstructuur*: Ungar, (2010); Grine, (2006a); Grine, (2006b) ~ zie ook: Berthaume, (2010); Macho, (2010); Estebarez, (2009)
- 19 *Grassen*: Cerling, (2011)
- 20 *Gebit en vlees*: Ungar, (2010); Lucas, (2008); Teaford, (2000)
- 21 *Bewerkte botten*: McPherron, (2010) ~ versus: Domínguez-Rodrigo, (2010)
- 22 *Achterdarmen Australopithecus*: Wrangham, (2010)
- 23 *Darmsstelsel bavianen*: Makita, (1989); Clemens, (1981); Clemens, (1980a)
- 24 *Habitat Australopithecus*: Joordens, (2011); Dennell, (2010); Elton, (2008); Kingston,

	(2007); Haywood, (2006); Bobe, (2004); Bonnefille, (2004)	39	<i>Schedel</i> : Neubauer, (2004) ~ <i>over het venus sinus systeem</i> ~ zie ook: Leakey, (2001)
25	<i>Habitat chimpanzees, savanne</i> : Pruetz, (2009); Tutin, (1983); Baldwin, (1982); Izawa, (1970); Suzuki, (1969) ~ <i>versus regenwoud</i> : Newton-Fisher, (2003); Formenty, (1999)	40	<i>Neurale organisatie</i> : Neubauer, (2004); Falk, (2000)
26	<i>Aanpassing aan savannevoedsel</i> : Sponheimer, (2006a); Sponheimer, (2003) ~ zie verder: Balter, (2012); Lee-Thorp, (2010); Codron, (2008); Sponheimer, (2005a); Van der Merwe, (2003) ~ maar zie ook Henry, (2012)	41	<i>Ledematen</i> : Ruff, (2009); Green, (2008); Green, (2007); Haeusler, (2007); Haeusler, (2004); Richmond, (2002)
27	<i>Twee benen & verder foerageren</i> : Isbell, (1996)	42	<i>A. sediba</i> : Wong, (2012); Pickering, (2011); Berger, (2010)
28	<i>Twee benen & energiebesparing</i> : Pontzer, (2009); Pontzer, (2004)	43	<i>Brein & gezicht</i> : Carlson, (2011)
29	<i>Twee benen & sjouwen (bij Cebus)</i> : Ottoni, (2008)	44	<i>Gebit, kaken</i> : Berger, (2010)
30	<i>Klimaat</i> : Joordens, (2011); Dennell, (2010); Trauth, (2009); Elton, (2008); Trauth, (2007); Barnosky, (2005); DeMenocal, (2004); DeMenocal, (1995)	45	<i>Dieet</i> : Henry, (2012)
31	<i>A. africanus</i> : Herries, (2013); Herries, (2010); Walker, (2006); Luyt, (2003); Reed, (1997).	46	<i>Voeten</i> : Zipfel, (2011)
32	<i>Fysiologie & klimmen</i> : Almécija, (2010); Green, (2008); Green, (2007).	47	<i>Benen & heupen</i> : Kibii, (2011); Zipfel, (2011); Berger, (2010)
33	<i>Moleculaire signatuur en flexibel dieet</i> : Codron, (2008); Van der Merwe, (2003) ~ <i>insecten</i> : Peters, (2005); Sponheimer, (2005a); Sponheimer, (2005b) ~ <i>USO's</i> : ibid; Yeakel, (2007) ~ zie voor <i>waterplanten</i> : Wrangham, (2009b) vs Herries, (2010); Sponheimer, (2005b)	48	<i>Handen</i> : Kivell, (2011) ~ vergelijk dit met: Tocheri, (2008); Tocheri, (2007) ~ zie ook: Moyà-Solà, (2008)
34	<i>Gebit & hard voedsel</i> : Strait, (2010b); Lucas, (2008); Teaford, (2000) ~ als <i>'terugvalvoedsel'</i> : Strait, (2009); Grine, (1986)	49	<i>Oorsprong Homo</i> : zie hoofdstuk 8.2.
35	<i>Gebit & vegetatie</i> : Cerling, (2011)	50	<i>Onafhankelijke robuuste aanpassingen</i> : Strait, (2010a) ~ <i>A. garhi</i> en Stw 574: Herries, (2011); Clarke, (2008); Asfaw, (1999)
36	<i>Snijtanden</i> : Teaford, (2000); Ungar, (1991) ~ zie ook: Ungar, (2007); Scott, (2005)	51	<i>Paranthropus</i> : Rotman, (2005); Constantino, (2004)
37	<i>Brucellosis</i> : D'Anastasio, (2011); D'Anastasio, (2009) ~ zie ook: Peters, (2005); Sponheimer, (1999); Vogel, (1999)	52	<i>Dieet P. boisei</i> : Cerling, (2011); Lee-Thorp, (2011); Rabenold, (2011); Lee-Thorp, (2010); Van der Merwe, (2008)
38	<i>Gebit, kaken</i> : McHenry, (1998)	53	<i>Hard voedsel</i> : Constantino, (2011); Dominy, (2008); Strait, (2008); Ungar, (2007); Scott, (2005) ~ bij <i>P. boisei</i> : Ungar, (2008) ~ zie ook: Bocherens, (2011)
		54	Cerling, (2011); Wood, (2004)
		55	<i>P. robustus</i> : Lee-Thorp, (2011); Strait, (2010a); Rotman, (2005); Constantino, (2004) ~ Herries, (2011); Herries, (2010); Herries, (2009)
		56	<i>Dieet</i> : Codron, (2008); Ungar, (2007); Yeakel, (2007); Sponheimer, (2006b); Peters, (2005); Scott, (2005); Sponheimer, (2005a); Sponheimer, (2005b); Backwell, (2001); Ungar, (1991)
		57	<i>P. robustus & jagende Homo</i> : Wood, (2004)

8.2 Homo, proloog

1	<i>Vroegste fossielen</i> : Prat, (2005); Kimbel, (1997); Suwa, (1996); Bromage, (1995)	7	Curnoe, (2010); Smith, (2008); White, (2000); Grine, (1996)
2	<i>Vroegste werktuigen (Oldowan)</i> : Domínguez-Rodrigo, (2010); Domínguez-Rodrigo, (2005); Semaw, (2000); Heinzelin, (1999) ~ zie ook: Stout, (2010); Stout, (2005)	8	Ferring, (2011); Pontzer, (2010); Wallace, (2008); Lordkipanidze, (2007)
3	<i>Verspreiding ~ Azië, Zuid-Afrika</i> : Ferring, (2011); Curnoe, (2010); Wong, (2009); Zhu, (2008); Wong, (2016); ~ <i>Mediterrane gebied</i> : Arzarello, (2010); Sahnouni, (2010) ~ zie ook: Dennell, (2010); Dennell, (2005)	9	<i>Oldowan, overzicht</i> : Barsky, (2009) ~ 1. <i>Europa</i> : Arzarello, (2010); Crochet, (2009); Arzarello, (2007) ~ en over <i>werktuigen van of een H. habilis-achtige of een Homo erectus-achtige</i> : Landeck, (2010); Parfitt, (2010); Oms, (2000); Martínez-Navarro, (1997) ~ en <i>mysterieuze Midderrane fossielen</i> : Bermúdez de Castro, (2011); Carbonell, (2008) ~ 2. <i>Noord-Afrika</i> : Sahnouni, (2010); Chaid-Saoudi, (2006); Sahnouni, (2002) ~ 3. <i>Azië</i> : Zhu, (2004) ~ zie ook: Deng, (2008); Tang, (2000)
4	<i>Vroege Homo, evolutionaire diversiteit</i> : Leakey, (2012); González-José, (2008); Smith, (2008); Wood, (1999); Grine, (1996); Lieberman, (1996)	10	<i>H. Florensis</i> : Morley, (2016); Sutikna, (2016); Wong, (2009) ~ <i>Zie ook de conclusie bij</i> : Pontzer, (2010)
5	<i>H. habilis</i> : Haeusler, (2004); Ungar, (2004); McHenry, (2000); McHenry, (1998).	11	<i>Oldowan functie</i> : Domínguez-Rodrigo, (2005); Heinzelin, (1999)
6	<i>H. rudolfensis</i> : Leakey, (2012); Bromage, (2008); McHenry, (2000); Suwa, (1996); Bromage, (1995)		

- 12 *Diversiteit jachtbuit*: Domínguez-Rodrigo, (2007); Domínguez-Rodrigo, (2006); Domínguez-Rodrigo, (1997); Morwood, (2005); Lordkipanidze, (2007); Heinzelin, (1999) ~ *vondsten bij Turkanameer*: Braun, (2010); Steele, (2010)
- 13 *Modern onderlichaam & dragen buit*: Wang, (2004a); Wang, (2004b) ~ zie ook: Faith, (2009); Domínguez-Rodrigo, (2002a)
- 14 *Modern onderlichaam & afstanden*: Steudel-Numbers, (2006); Steudel-Numbers, (2004)
- 15 *Modern onderlichaam & rennen*: Steudel-Numbers, (2007) ~ zie voor rennend jagen: Steudel-Numbers, (2009); Lieberman, (2007)
- 16 *Oververhitting, vachtverlies & zweten*: Jablonski, (2010)
- 17 *Groot lichaam & vasthouden water*: Wheeler, (1993); Wheeler, (1992)
- 18 *Groot lichaam & afstanden*: Sellers, (2005); Antón, (2002)
- 19 *'Melanocortin-1-receptor'-gen*: Rogers, (2004)
- 20 *'Malaria mutatie' + consequenties*: Varki, (2010); Chou, (2002)
- 21 *Vacht & muggen*: De Jong, (2007) ~ *over andere factoren (die niet opgaan)*: Wolfe, (2002)
- 22 *Moleculaire signatuur*: Balter, (2012)
- 23 *Heupbladen*: Wrangham, (2017); Wrangham, (2010); Carmody, (2009); Wrangham, (2009a) ~ zie ook: Kibii, (2011)
- 24 *Leerschool*: Parker, (2016); Medler, (2011)
- 25 *Vuur & archeologisch bewijs*: Roebroeks, (2011)
- 26 *Vuursporen van IMA*: Berna, (2012)

8.3 *Homo*, epiloog

- 1 *Gunstige kilmaatfase*: Joordens, (2011), p.90
- 2 *Klimaatverandering*: Trauth, (2009); Elton, (2008); Trauth, (2007); Barnosky, (2005); Trauth, (2005); Bobe, (2004); DeMenocal, (2004); Luyt, (2003); DeMenocal, (1995)
- 3 *Kuddes*: MacDonald, (2001)
- 4 *Predators*: Lewis, (2007); Treves, (2007)
- 5 *Verschijning 1,7-1,8Ma*: Lepre, (2011), Lepre, (2010)
- 6 *Vergelijking met australopiths & moderne mens*: González-José, (2008); Wood, (1999)
- 7 *Hoogte en gewicht*: McHenry, (2000)
- 8 *Brein*: Rightmire, (2004); Chaline, (2003); McHenry, (2000)
- 9 *Ledematen*: McHenry, (2000)
- 10 *Waden in water*: Verhaegen, (2007)
- 11 *Borstkas en maag darmstelsel*: Wrangham, (2010); Wrangham (2009a) ~ maar zie ook: Wrangham, (2017)
- 12 *Vuur*: Berna, (2012); Bellomo, (1994); Gowlett, (1981) ~ en: Goren-Inbar, (2004) ~ en: Shen, (2009); Wu, (1999); Weiner, (1998) ~ zie ook: Henry, (2011); Roebroeks, (2011)
- 13 *Werktuigen (Acheulean)*: Faisal, (2010); Carbone, (2009) ~ maar zie ook: Moore, (2009); Kimura, (2002); Clark, (1994)
- 14 *Minder in bomen*: Wrangham, (2010); Wrangham, (2009a); McHenry, (2000) ~ zie ook: Ruff, (1991)
- 15 *Klimaat 1,5Ma*: Joordens, (2011), p.90
- 16 *Verspreiding, Zuidelijk Afrika*: Herries, (2011); Herries, (2010) ~ *naar Azië via Zuid-Arabie/Levant*: Bailey, (2009); Bailey, (2007), 'versus' Fernandes, (2006); Derricourt, (2005) ~ *Israël*: Belmaker, (2002) ~ *India*: Dennell, (2011a); Pappu, (2011) ~ *China*: Ao, (2010) ~ *Indonesië*: Hoffmann, (2006); Larick, (2001) ~ *Noord-Afrika*: Raynal, (2010); Raynal, (2001) ~ *Europa*: Jiménez-Arena, (2011); Scott, (2009); Berger, (2008); Bermúdez de Castro, (2007)
- 17 *Diversiteit, rassen*: Wu, (2010); Durband, (2008); Bermúdez de Castro, (2007); Spoor, (2007); Suwa, (2007); Kaifu, (2005); Kidder, (2004); Manzi, (2003) ~ *Culturen*: Otte, (2010); Lycett, (2008)
- 18 *Uitzwerven rassen*: Spoor, (2007); Kappelman, (2008); Kidder, (2004)
- 19 *'Populatie-eilanden'*: Yokoyama, (2008) ~ en: Shen, (2009); Zhao, (2001); Grün, (1998) ~ en: Manzi, (2003) ~ en: Saragusti, (2001); Goren-Inbar, (2000)
- 20 *IJstijden, geschiedenis*: Joordens, (2011), p.90; Barnosky, (2005); /www.wikipedia.org/ [Five Myr Climate Change.svg], [Atmospheric CO2 with glaciers cycles.gif], [Co2 glacial cycles 800k.png] ~ *droogte & bosland*: Carrión, (2011); Leroy, (2011); Muttoni, (2010); Carto, (2009)
- 21 *En evolutie Homo*: Dennell, (2011b) ~ zie ook: Ash, (2007)
- 22 *Vetrijk zeevoedsel*: ibid
- 23 *Vetreserves prooien*: Mann, (2000)
- 24 *Vetten & breinexpansie*: Carlson, (2007); Cunnane, (2003); Leonard, (2003); Kuzawa, (1998)
- 25 *Temperatuur & breinexpansie*: Blumberg, (2002); Nelson, (1998); Fialkowski, K.R. (1986)
- 26 *H. antecessor*: Gómez-Olivencia, (2010); Berger, (2008); Bermúdez de Castro, (2007); Bermúdez de Castro, (2004); Bermúdez de Castro, (2003); Bermúdez de Castro, (1997) ~ zie ook: Parfitt, (2010)
- 27 *H. heidelbergensis*: Manzi, (2011); Wagner, (2010)
- 28 *Neanderthaler*: Green, (2010); Hublin, (2009); Bischoff, (2007); Bermúdez de Castro, (2004); Bermúdez de Castro, (1997)
- 29 *H. sapiens*: McDougall, (2005); Clark, (2003) ~ zie ook: Mounier, (2011); Nomade, (2011); McBrearty, (2000); Clark, (1994)
- 30 *Denisova*: Meyer, (2012); Krause, (2010); Reich, (2010)
- 31 *Marean*: (2010); Scholz, (2007)

- 32 *Rol zeevoedsel*: Marean, (2010); Broadhurst, (2002); Broadhurst, (1998) ~ zie ook: Bradbury, (2011); Broadhurst, (2002); Crawford, (2000); Broadhurst, (1998) ~ maar zie ook: Carlson, (2007)
- 33 *Ontwikkelingsperiode brein*: Fields, (2008); De Graaf-Peters, (2006); Gogtay, (2004) ~ *versus de neanderthaler*: Gunz, (2010); Smith, (2010) ~ maar zie ook: Zollikofer, (2010); Bermúdez de Castro, (2001); Bermúdez de Castro, (1999)
- 34 *'Out of Africa' 70Kya*: Oppenheimer, (2012)
- 35 *Unieke verspreiding & prestaties*: *ibid*; Mellars, (2006); Mithen, (1996)
- 36 *Khisan*: Schlebusch, (2012)

† <u>Kader: evolutie brein</u>	
1	<i>Evolutie schedel & inhoud</i> : Bruner, (2003a); haline, (2003)
2	<i>Evolutie cerebellum & cerebrum</i> : Oldham, (2006); Deacon, (1997)
3	<i>Brein A. africanus</i> : Beaudet, (2018); Falk, (2000)
4	<i>Functie OFC</i> : Rolls, (2005); Bechara, (2000)
5	<i>Evolutie pariëtale cortex</i> : Bruner, (2010); Bruner, (2004)
6	<i>Functie pariëtale cortex</i> : Corbetta, (2005); Culham, (2001); Posner, (1984)
7	<i>Evolutie steenbijlen</i> : Carbonell, (2009)
8	<i>Acheulean & fMRI</i> : Faisal, (2010)
9	<i>OCD & pariëtale cortex</i> : Rotge, (2008); Menzies, (2008)
10	<i>Taal & symbolisch denken</i> : Deacon, (1997) ~ zie ook: Krause, (2007).
11	<i>Mithen</i> : Mithen, (1996)

Bibliografie

- Aarnink, A.J.A. & Verstegen, M.W.A. (2007). Nutrition, key factor to reduce environmental load from pig production. *Livest Sci* 109(1-3), 194-203.
- Abbas, A.K., et al. (2010). *Cellular and molecular immunology*, 6th ed. (Saunders Elsevier).
- Aggleton, J.P. & Passingham, R.E. (1981). Syndrome produced by lesions of the amygdala in monkeys (*Macaca mulatta*). *J Comp Physiol Psychol* 95(6), 961-977.
- Aiello, A. & Solis, M.A. (2003). Defense mechanisms in Pyralidae and Choreutidae: fecal stalactites and escape holes, with remarks about cocoons, camouflage and aposematism. *J Lepidop Soc* 57(3), 168-175.
- Aiello, A. (1981). Life history of *Antaeotricha* sp. (Lepidoptera: Oecophoridae: Stenomatinae) in Panama. *Psyche* 88(1-2), 163-168.
- Aiello, L.C. & Wells, C.K. (2002). Energetics and the evolution of the genus homo. *Annu Rev Anthropol* 31, 323-338.
- Aiello, L.C. & Wheeler, P. (1995). The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Curr Anthropol* 36(2), 199-221.
- Aiello, L.C. (1997). Brains and guts in human evolution: the expensive tissue hypothesis. *Bras J Genet* 20(1), 141-148.
- Alba, D.M., et al. (2003). Morphological affinities of the *Australopithecus afarensis* hand on the basis of manual proportions and relative thumb length. *J Hum Evol* 44(2), 225-254.
- Albrecht, J., et al. (2011). Smelling chemosensory signals of males in anxious versus nonanxious condition increases state anxiety of female subjects. *Chem Senses* 36(1), 19-27.
- Allcroft, R. (1965). Aspects of alfatoxicosis in farm animals. Wogan, N.G. Ed. *Mycotoxins in Foodstuffs*. (M.I.T. Press).
- Almécija, S., et al. (2007). Orang-like manual adaptations in the fossil hominoid *Hispanopithecus laietanus*: first steps towards great ape suspensory behaviours. *Proc R Soc B* 274(1624), 2375-2384.
- Almécija, S., et al. (2010). Early origin for human-like precision grasping: A comparative study of pollical distal phalanges in fossil hominins. *PLoS ONE* 5(7), e11727.
- Alphonse, N., et al. (2008). Chemical study of the stems of *Urtica massaica*, a medicinal plant eaten by mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*) in Parc National des Volcans, Rwanda. *Res J Appl Sci* 3(7), 514-520.
- Altizer, S., et al. (2003). Social organization and parasite risk in mammals: Integrating theory and empirical studies. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34, 517-547.
- Amar, C., et al. (2004). Detection and identification by real time PCR/RFLP analyses of *Cryptosporidium* species from human faeces. *Lett Appl Microbiol* 38(3), 217-222.
- Amar, C.F.L., et al. (2007). Detection by PCR of eight groups of enteric pathogens in 4,627 faecal samples: re-examination of the English case-control infectious intestinal disease study (1993-1996). *Eur J Clin Microbiol Infect Dis* 26(5), 311-323.
- Amon, B., et al. (2006). Methane, nitrous oxide and ammonia emissions during storage and after application of dairy cattle slurry and influence of slurry treatment. *Agric, Ecosyst, Environ* 112(2-3), 153-162.
- Anderson, J.R. (1998). Sleep, sleeping sites, and sleep-related activities: Awakening to their significance. *Am J Primatol* 46, 63-75.
- Anderson, M.J., et al. (2004). Primate mating systems and the evolution of immune response. *J Reprod Immunol* 61(1), 31-38.
- Ang, T.Z., et al. (2008). Quantifying the costs and benefits of protective egg coating in a Chrysomelid beetle. *Ecol Entomol* 33, 484-487.
- Antón, S.C., et al. (2002). An ecomorphological model of the initial hominid dispersal from Africa. *J Hum Evol* 43(6), 773-785.
- Ao, H., et al. (2010). Astronomical dating of the Xiantai, Donggutuo and Maliang Pleolithic sites in the Nihewan Basin (North China) and implications for early human evolution in East Asia. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol, Paleoecol* 297(1), 129-137.
- Aoyama, M., et al. (1994). Feeding-deterrent substance in cattle feces: its effects on ingestive behavior in goats. *Appl Anim Behav Sci* 40(3-4), 253-262.
- Apfelbach, R., et al. (2005). The effects of predator odors in mammalian prey species: A review of field and laboratory studies. *Neurosci Biobehav Rev* 29(8), 1123-1144.
- Arad, Z., et al. (1989). Thermoregulation in turkey vultures: vascular anatomy, arteriovenous heat exchange, and behavior. *Condor* 91(3), 505-514.
- Ardente, A., et al. (2011). Relationship between gastrointestinal transit time and anesthetic fasting protocols in the captive chimpanzee, *Pan troglodytes*. *J Med Primatol* 40(3), 181-187.
- Armand, M., et al. (1996). Physicochemical characteristics of emulsions during fat digestion in human stomach and duodenum. *AJP* 271(1), G172-G183.
- Armand, M., et al. (1999). Digestion and absorption of 2 fat emulsions with different droplet sizes in the human digestive tract. *Am J Clin Nutr* 70(6), 1096-1106.

- Arnould, C. & Signoret, J-P. (1992). Sheep food repellents: Efficacy of various products, habituation, and social facilitation. *J Chem Ecol* 19(2), 225-236.
- Arnould, C., et al. (1998). Which chemical constituents from dog feces are involved in its food repellent effect in sheep. *J Chem Biol* 24(3), 559-576.
- Arntz, A., et al. (1993). Negative beliefs of spider phobics: A psychometric evaluation of the spider phobia beliefs questionnaire. *Adv Behav Res Ther* 15(4), 257-277.
- Arumugam, M., et al. (2011). Enterotypes of the human gut microbiome. *Nature* 473, 174-180.
- Arzarello, M. & Peretto, C. (2010). Out of Africa: The First evidence of Italian peninsula occupation. *Quater Int* 223-224, 65-70.
- Arzarello, M., et al. (2007). Evidence of earliest human occurrence in Europe: the site of Pirro Nord (Southern Italy). *Naturwissenschaften* 94(2), 107-112.
- Asfaw, B., et al. (1999). *Australopithecus garhi*: A new species of early hominid from Ethiopia. *Science* 284(5414), 629-635.
- Ash, J. & Gallup, G.G. (2007). Paleoclimatic variation and brain expansion during human evolution. *Hum Nat* 18(2), 109-124.
- Au, T.K., et al. (1993). Developing an intuitive understanding of conservation and contamination: Invisible particles as a plausible mechanism. *Dev Psychol* 29(2), 286-299.
- Avery, H.W. (1998). Nutritional ecology of the desert tortoise (*Gopherus agassizii*,) in relation to cattle grazing in the Mojave Desert. (University of California).
- Backwell, L.R. & d'Errico, F. (2001). Evidence of termite foraging by Swartkrans early hominids. *PNAS* 98(4), 1358-1363.
- Bailey, G. (2009). The Red Sea, coastal landscapes, and hominin dispersals. Petraglia, M. & Rose, J. Eds. *The Evolution of Human Populations in Arabia*. (Dordrecht: Springer).
- Bailey, G.N., et al. (2007). Coastlines, submerged landscapes, and human evolution: The Red Sea basin and the Farasan islands. *J Isl Coast Archeol* 2(2), 127-160.
- Bailey, T.G. & Robertson, D.R. (1982). Organic and caloric levels of fish feces relative to its consumption by coprophagous reef fishes. *Mar Biol* 69, 45-50.
- Bailey, T.N. (1974). Social organization in a bobcat population. *J Wildl Manage* 38(3), 435-446.
- Baker, D., et al. (2005). Naturalistic inquiry and treatment of coprophagy in one individual. *J Dev Physical Disabil* 17(4), 361-367.
- Baldwin, P.J., et al. (1982). Wide-ranging chimpanzees at Mt. Assirik, Senegal. *Int J Primatol* 3(4), 367-385.
- Ballard, J.B., et al. (1984). Influence of selected environmental factors upon German cockroach (Orthoptera: Blattellidae) exploratory behaviour in choice boxes. *J Econ Entomol* 77(5), 1206-1210.
- Balter, V., et al. (2012). Evidence for dietary change but not landscape use in South African early hominins. *Nature* 489(7411), 558-560.
- Baltrūnaitė, L. (2002). Diet composition of the red fox (*Vulpes vulpes* L.), pine marten (*Martes martes* L.) and raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides* gray) in clay plain landscape, Lithuania. *Acta Zoologica Lit* 12(4), 362-369.
- Bangert, R.L., et al. (1988). A survey of the aerobic bacteria in the feces of captive raptors. *Avian Dis* 32(1), 53-62.
- Bänziger, H. & Pape, T. (2004). Flowers, faeces and cadavers: natural feeding and laying habits of flesh flies in Thailand (Diptera: Sarcophagidae, Sarcophaga spp.). *J Nat Hist* 38(13), 1677-1694.
- Barnes, R.H. (1962). Nutritional implication of coprophagy. *Nutr Rev* 20(10), 289-291.
- Barnosky, A.D. (2005). Effects of quaternary climatic change on speciation in mammals. *J Mamm Evol* 12(1/2), 247-262.
- Barry, K.A., et al. (2010). Dietary cellulose, fructooligosaccharides, and pectin modify fecal protein catabolites and microbial populations in adult cats. *J Anim Sci* 88(9), 2978-2987.
- Barsky, D. (2009). An overview of some African and Eurasian Oldowan sites: Evaluation of hominin cognition levels, technological advancement and adaptive skills. Hovers, E. & Braun, D.R. Eds. *Interdisciplinary Approaches to the Oldowan*. (Dordrecht: Springer).
- Bauer, J.W., et al. (2005). Scavenging behavior in puma. *Southwest Nat* 50(4), 466-471.
- Bayliss, A.P., et al. (2007). Affective evaluations of objects are influenced by observed gaze direction and emotional expression. *Cognition* 104, 644-653.
- Beaudet, A., et al. (2018). The endocranial shape of *Australopithecus africanus*: surface analysis of the endocasts of Sts 5 and Sts 60. *J. Anat.* 232, 296-303.
- Bechara, A., et al. (2000). Emotion, decision making and the orbitofrontal cortex. *Cereb Cortex* 10(3), 295/307.
- Begley, M., et al. (2005). The interaction between bacteria and bile. *FEMS Microbiol Rev* 29(4), 625-651.
- Begun, D.R. (2005). *Sivapithecus* is east and *Dryopithecus* is west, and never the twain shall meet. *Anthropol Sci* 113(1), 53-64.
- Begun, D.R. (2007). Fossil record of Miocene hominoids. Henke, W. & Tattersall, T. Eds. *Handbook of Paleoanthropology*. (Springer).
- Bell, J.A., et al. (2009). Ecological characterization of the colonic microbiota of normal and diarrheic dogs. *Interdiscip Perspect Infect Dis* v2008, ID149694.

- Bellomo, R.V. (1994). Methods of determining early hominid behavioral activities associated with the controlled use of fire at FxJj20 Main, Koobi Fora, Kenya. *J Hum Evol* 27(1-3), 173-195.
- Belmaker, et al. (2002). New evidence for hominid presence in the Lower Pleistocene of the Southern Levant. *J Hum Evol* 43(1), 43-56.
- Benton, T. & Foster, W. (1992). Altruistic housekeeping in a social aphid. *Proc R Soc B* 247(1320), 199-202.
- Berard, N.C., et al. (2009). Potential to reduce *Escherichia coli* shedding in cattle feces by using sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) forage, tested in vitro and in vivo. *Appl Environ Microbiol* 75(4), 1074-1079.
- Berg, H.C. (2006). Marvels of bacteria behavior. *Proc Am Philos Soc* 150(3), 428-442.
- Berger, G.W., et al. (2008). Luminescence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain. *J Hum Evol* 55(2), 300-311.
- Berger, L.R., et al. (2010). *Australopithecus sediba*: A new species of *Homo*-like australopithecine from South Africa. *Science* 328(5975), 195-204.
- Bermúdez de Castro, J.M. & Rosas, A. (2001). Pattern of dental development in Hominid XVIII from the Middle Pleistocene Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *Am J Phys Anthropol* 114(4), 325-330.
- Bermúdez de Castro, J.M., et al. (1997). A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible ancestor to Neanderthals and modern humans. *Science* 276(5317), 1392-1395.
- Bermúdez de Castro, J.M., et al. (1999). A modern human pattern of dental development in Lower Pleistocene hominids from Atapuerca-TD6 (Spain). *PNAS* 96(7), 4210-4213.
- Bermúdez de Castro, J.M., et al. (2003). Gran Dolina-TD6 versus Sima de los Huesos dental samples from Atapuerca: evidence of discontinuity in the European Pleistocene population? *J Archaeol Sci* 30(11), 1421-1428.
- Bermúdez de Castro, J.M., et al. (2004). The Atapuerca sites and their contribution to the knowledge of human evolution in Europe. *Evol Anthropol* 13(1), 25-41.
- Bermúdez de Castro, J.M., et al. (2011). Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *J Hum Evol* 61(1), 12-25.
- Bermúdez de Castro, J.M., et al. (2007). Comparative analysis of the Grand Dolina-TD6 (Spain) and Tighennif (Algeria) hominin mandibles. *Bull et Mém de la Soc d'Anthrop de Paris* 19(3-4), 149-167.
- Berna, F., et al. (2012). Microstratigraphic evidence of in situ fire in the Acheulean strata of Wonderwerk Cave, Northern Cape province, South Africa. *PNAS* 109(20), E1215-E1220.
- Bernays, E.A., & Singer, M.S. (2005). Taste alteration and endoparasites. *Nature* 436(7050), 476.
- Bernstein, I.L., et al. (1984). Learned aversions to proteins in rats on a dietary self-selection regimen. *Behav Neurosci* 98(6), 1065-1072.
- Berridge, K.C. (2000). Measuring hedonic impact in animals and infants: microstructure of affective taste reactivity patterns. *Neurosci Biobehav Rev* 24, 173-198.
- Berryman, H.E. (2002). Disarticulation pattern and tooth mark artifacts associated with pig scavenging of human remains: A case study. Haglund, W.D. & Sorg, M.H. Eds. *Advances in Forensic Taphonomy*. (CRC Press).
- Berthaume, M., et al. (2010). The effect of early hominin occlusal morphology on the fracturing of hard food items. *Anat Rec* 293(4), 594-606.
- Bertolani, P. & Pruett, J.D. (2011). Seed reingestion in savannah chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal. *Int J Primatol*.
- Berton, F., et al. (1998). Modulation of mice anxiety in response to cat odor as a consequence of predators diet. *Physiol Behav* 65(2), 247-254.
- Bindelle, J., et al. (2008). Nutritional and environmental consequences of dietary fiber in pig nutrition: a review. *Biotechnol, Agron, Soc Environ* 12(1), 69-80.
- Binder, H.J., et al. (1975). Bile acid inhibition of intestinal anaerobic organisms. *Am J Clin Nutr* 28(2), 119-125.
- Birkett, A., et al. (1996). Resistant starch lowers fecal concentrations of ammonia and phenols in humans. *Am J Clin Nutr* 63(5), 766-772.
- Bischoff, J.L., et al. (2007). High-resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. *J Archaeol Sci* 34(5), 763-770.
- Björnhag, G. & Snipes, R.L. (1999). Colonic separation mechanism in lagomorph and rodent species – a comparison. *Zoosyst Evol* 75(2), 275-281.
- Blanco, G., et al. (2006). Faecal bacteria associated with different diets of wintering red kites: influence of livestock carcass dumps in microflora alteration and pathogen acquisition. *J Appl Ecol* 43(5), 990-998.
- Blanco, G., et al. (2007). Geographical variation in cloacal microflora and bacterial antibiotic resistance in a threatened avian scavenger in relation to diet and livestock farming practice. *Environ Microbiol* 9(7), 1738-1749.
- Blumberg, M.S. (2002). *Body heat*. (Harvard University Press).
- Blumenschine, R.J. & Madrigal, T.C. (1993). Variability in long bone marrow yields of East African ungulates and its zooarchaeological implications. *J Archaeol Sci* 20(5), 555-587.
- Blumenschine, R.J. (1988). Reinstating an early hominid scavenging niche: A reply to Potts. *Curr Anthropol* 29(3), 483-486.

- Blumenschine, R.J. (1995). Percussion marks, tooth marks, and experimental determinations of the timing of hominid and carnivore access to long bones at FLK Zinjanthropus, Olduvai Gorge, Tanzania. *J Hum Evol* 29(1), 21-51.
- Blumenschine, R.J., et al. (1991). Hominid carnivory and foraging strategies, and the socio-economic function of early archaeological sites. *Philos Trans R Soci B Biol Sci* 334(1270), 211-221.
- Blumenschine, R.J., et al. (1994). Competition for carcasses and early hominid Behav Ecol: A case study and conceptual framework. *J Hum Evol* 27(1-3), 197-213.
- Blumenschine, R.J., et al. (2007). Carnivore tooth-marks, microbial bioerosion, and the invalidation of Domínguez-Rodrigo and Barba's (2006) test of Oldowan hominin scavenging behavior. *J Hum Evol* 53(4), 420-426.
- Boback, S.M., et al. (2007). Cooking and grinding reduces the cost of meat digestion. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 148(3), 651-656.
- Bobe, R. & Behrensmeyer, A.K. (2004). The expansion of grassland ecosystems in Africa in relation to mammalian evolution and the origin of the genus *Homo*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol, Paleoecol* 207(3-4), 399-420.
- Bocherens, H., et al. (2011). Hominin palaeoecology in late Pliocene Malawi: first insights from isotopes (^{13}C , ^{18}O) in mammal teeth. *S Afr J Sci* 107(3-4), 1-6.
- Boehm, C. (1999). *Hierarchy in the Forest*. (Harvard University Press).
- Boehm, U., et al. (2005). Feedback loops link odor and pheromone signaling with reproduction. *Cell* 123(4), 683-695.
- Boesch, C. (1991). The effects of leopard predation on grouping patterns in forest chimpanzees. *Behav* 117(3-4), 220-242.
- Bolker, B.M., et al. (2008). Disease as a selective force precluding widespread cannibalism: a case study of an iridovirus of tiger salamanders, *Ambystoma tigrinum*. *Evol Ecol Res* 10(1), 105-128.
- Bollinger, R.R., et al. (2007). Biofilms in the large bowel suggest an apparent function of the human vermiform appendix. *J Theor Biol* 249(4), 826-831.
- Bonnefille, R., et al. (2004). High-resolution vegetation and climate change associated with Pliocene *Australopithecus afarensis*. *PNAS* 101(33), 12125-12129.
- Borden, J. (1967). Factors influencing the response of *Ips confusus* (Coleoptera: Scolytidae) to male attractant. *Can Entomol* 99(11), 1164-1193.
- Borges, L.V. & Colares, I.G. (2007). Feeding habits of capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*, Linnaeus 1766), in the ecological reserve of Taim (ESEC – Taim) – south of Brazil. *Bras Arch Biol Technol* 50(3), 409-416.
- Bourke, J.G. (1891). *Scatologic rites of all nations*. (W.H. Lowdermilk & Co).
- Bover-Cid, S., et al. (2003). Contribution of contaminant enterobacteria and lactic acid bacteria to biogenic amine accumulation in spontaneous fermentation of pork sausages. *Eur Food Res Technol* 216(6), 477-482.
- Bowden, T.J. (2008). Modulation of the immune system of fish by their environment. *Fish & Shellfish Immunol* 25(4), 373-385.
- Bowden, T.J., et al. (2007). Seasonal variation and the immune response: A fish perspective. *Fish & Shellfish Immunol* 22(6), 695-706.
- Boydston, E.E., et al. (2001). Sex differences in territorial behavior exhibited by the spotted hyena (*Hyaenidae*, *Crocuta crocuta*). *Ethology* 107(5), 369-385.
- Braack, L.E.O. (1984). Mortality of blow-fly larvae (Diptera: Calliphoridae) in the digestive tract of vultures. *Koedoe* 27(1), 5-8.
- Bradbury, J. (2011). Docosahexaenoic acid (DHA): An ancient nutrient for the modern human brain. *Nutrients* 3(5), 529-554.
- Bradley, B.J. (2008). Reconstructing phylogenies and phenotypes: a molecular view of human evolution. *J Anat* 212(4), 337-353.
- Bradshaw, J.W.S. (1986). Mere exposure reduces cat's neophobia to unfamiliar food. *Anim Behav* 34(2), 613-614.
- Bradshaw, J.W.S. (2006). The evolutionary basis for the feeding behavior of domestic dogs (*Canis familiaris*) and cats (*Felis catus*). *J Nutr* 136(7), 1927S-1931S.
- Braun, D.R., et al. (2010). Early hominin diet included diverse terrestrial and aquatic animals 1.95 Ma in East Turkana, Kenya. *PNAS* 107(22), 10002-10007.
- Broadhurst, C.L., et al. (1998). Rift valley lake fish and shellfish provided brain-specific nutrition for early *Homo*. *Br J Nutr* 79(1), 3-21.
- Broadhurst, C.L., et al. (2002). Brain-specific lipids from marine, lacustrine, or terrestrial food resources: potential impact on early African *Homo sapiens*. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol* 131(4), 653-673.
- Bromage, T.G., et al. (1995). Paleoanthropology of the Malawi Rift: An early hominid mandible from the Chiwondo beds, northern Malawi. *J Hum Evol* 28(1), 71-108.
- Bromage, T.G., et al. (2008). Craniofacial architectural constraints and their importance for reconstructing the early *Homo* skull KNM-ER 1470. *J Clin Pediatr Dent* 33(1), 43-54.
- Brooks, S.P.J., et al. (2003). Culture-independent phylogenetic analysis of the faecal flora of the rat. *Can J Microbiol* 49, 589-601.
- Brosey, B.P., et al. (2000). Gastrointestinal volatile fatty acid concentrations and pH in cats. *Am J Vet Res* 61(4), 359-361.

- Bruner, E. (2003a). Fossil traces of the human thought: paleoneurology and the evolution of the genus *Homo*. *J Anthropol Sci* 81, 29-56.
- Bruner, E. (2004). Geometric morphometrics and paleoneurology: brain shape evolution in the genus *Homo*. *J Hum Evol* 47(5), 279-303.
- Bruner, E. (2010). Morphological differences in the parietal lobes within the human genus. *Curr Anthropol* 51(S1), S77-S88.
- Buckingham, K.W. & Berg, R.W. (1986). Etiologic factors in diaper dermatitis: The role of feces. *Pediatr Dermatol* 3(2), 107-112.
- Bugle, C. & Rubin, H.B. (1993). Effects of a nutritional supplement on coprophagia: A study of three cases. *Res Dev Disabil* 14(6), 445-456.
- Bull, C.M., et al. (1999). Olfactory discrimination in scat-piling lizards. *Behav Ecol* 10(2), 136-140.
- Bunn, H.T. & Ezzo, J.A. (1993). Hunting and scavenging by Plio-Pleistocene hominids: Nutritional constraints, archaeological patterns, and behavioural implications. *J Archaeol Sci* 20(4), 365-398.
- Burdette, S.D. & Bernstein, J.M. (2007). Does the nose know? The odiferous diagnosis of *Clostridium difficile*-associated diarrhea. *Clin Infect Dis* 44(8), 1142.
- Burnett, A.M., et al. (1969). Reingestion of feces and excretion rates of ZN⁶⁵ in *Popilius Disjunctus* versus *Cryptocercus Punctulatus*. *Ecology* 50(6), 1094-1096.
- Buslau, M., et al. (1990). Fungal flora of human faeces in psoriasis and atopic dermatitis. *Mycoses* 33(2), 90-94.
- Butynski, T.M. (1982). Vertebrate predation by primates: a review of hunting patterns and prey. *J Hum Evol* 11(5), 421-430.
- Cagnacci, F., et al. (2003). Carrion dependence and food habits of the red fox in an Alpine area. *Ital J Zool* 70(1), 31-38.
- Cairncross, S. (2003). Sanitation in the developing world: current status and future solutions. *Int J Environ Health Res Research* 13, S123-S131.
- Calvert, J.J. (1985). Food selection by western gorillas (*G. g. gorilla*) in relation to food chemistry. *Oecologia* 65(2), 236-246.
- Cambefort, Y. & Walter, P. (1985). Description du nid et de la larve de *Paraphytus aphodioides* Boucomont et notes sur l'origine de la coprophagie et l'évolution des Coléoptères Scarabaeidae s. str. *Ann de la Soc entomol* 21(4), 351-356.
- Campbell, J.M., et al. (1997). Selected indigestible oligosaccharides affect large bowel mass, cecal and fecal short-chain fatty acids, pH and microflora in rats. *J Nutr* 127(1), 130-136.
- Capaldo, S.D. (1997). Experimental determinations of carcass processing by Plio-Pleistocene hominids and carnivores at FLK 22 (*Zinjathropus*), Olduvai Gorge, Tanzania. *J Hum Evol* 33(5), 555-597.
- Carbone, C., et al. (2007). The cost of carnivory. *PLoS Biol* 5(2), e22.
- Carbonell, E., et al. (2008). The first hominin of Europe. *Nature* 452(7186), 465-469.
- Carbonell, E., et al. (2009). From homogeneity to multiplicity: A new approach to the study of archaic stone tools. Hovers, E. & Braun, D.R. Eds. *Interdisciplinary Approaches to the Oldowan*. (Springer).
- Carlson, B.A. & Kingston, J.D. (2007). Docosahexaenoic acid, the aquatic diet, and hominin encephalization: Difficulties in establishing evolutionary links. *Am J Hum Biol* 19(1), 132-141.
- Carlson, K.J., et al. (2011). The endocast of MH1, *Australopithecus sediba*. *Science* 333(6048), 1402-1407.
- Carmody, R.N. & Wrangham, R.W. (2009). The energetic significance of cooking. *J Hum Evol* 57(4), 379-391.
- Carmody, R.N., et al. (2011). Energetic consequences of thermal and nonthermal food processing. *PNAS* 108(48), 19199-19203.
- Carr, W.J., et al. (1981). A natural food aversion in Norway rats and in house mice. *Behav Neural Biol* 31(3), 314-323.
- Carretero-Pinzón, X., et al. (2008). Observation on black-capped capuchins (*Cebus apella*) feeding on an owl monkey (*Aotus brumbacki*) in the Colombian Llanos. *Neotrop Prim* 15(2), 62-63.
- Carrión, J.S., et al. (2011). Early human evolution in the Western Palearctic: Ecological scenarios. *Quater Sci Rev* 30(11-12), 1281-1295.
- Carter, D.O., et al. (2007). Cadaver decomposition in terrestrial ecosystems. *Naturwissenschaften* 94, 12-24.
- Carto, S.L., et al. (2009). Out of Africa and into an ice age: on the role of global climate change in the late Pleistocene migration of early modern humans out of Africa. *J Hum Evol* 56(2), 139-151.
- Carvalho, L.R., et al. (2003). Dominant culturable bacterial microbiota in the digestive tract of the American black vulture (*Coragyps atratus* Bechstein 1793) and search for antagonistic substances. *Bras J Microbiol* 34, 218-224.
- Caton, J. M. (1999a). A preliminary report on the digestive strategy of the western lowland gorilla. *Australas Primatol* 13(4), 2-7.
- Caton, J. M., et al. (1999b). Digesta Retention in the gastrointestinal tract of the orangutan (*Pongo pygmaeus*). *Primates* 4(4): 551-558.
- Cerling, T.E., et al. (2011). Diet of *Paranthropus boisei* in the early Pleistocene of East Africa. *PNAS* 108(23), 9337-9341.
- Cerutti, A. & Rescigno, M. (2008). The biology of intestinal immunoglobulin A responses. *Immunity* 28(6), 740-750.
- Chacko A, en Cummings, J.H. (1988). Nitrogen losses from the human small bowel: obligatory losses and the effect of physical form. *Gut* 29(6), 809-15.

- Chaid-Saoudi, Y., et al. (2006). The fauna and associated artefacts from the Lower Pleistocene site of Mansourah (Constantine, Algeria). *CR Palevol* 5(8), 963-971.
- Chaline, J. (2003). Increased cranial capacity in hominid evolution and preeclampsia. *J Reprod Immunol* 59(2), 137-152.
- Chamovitz, D. (2012). What a plant smells. *Sci Am* 306, 62-65.
- Chapman, C. (1987). Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. *Folia Primatol* 49(2), 90-105.
- Chapman, C.A. & Fedigan, L.M. (1990). Dietary differences between neighboring *Cebus capucinus* groups: Local traditions, food availability or responses to food profitability? *Folia Primatol* 54(3-4), 177-186.
- Chapman, C.A., et al. (2005). Assessing dietary protein of colobus monkeys through faecal sample analysis: a tool to evaluate habitat quality. *Afr J Ecol* 43, 276-278.
- Chen, Y., et al. (2008). *Nosema ceranae* is a long-present and wide-spread microsporidian infection of the European honey bee (*Apis mellifera*) in the United States. *J Invert Pathol* 87(2), 186-188.
- Chikayoshi, K., et al. (1974). Possible role of feces for directional orientation of the German cockroach, *Blattella germanica* L. (Orthoptera: Blattellidae). *Appl Entomol Zool* 9, 271-272.
- Chilcott, M.J. & Hume, I.D. (1985). Coprophagy and selective retention of fluid digesta: Their role in the nutrition of the common ringtail possum, *Pseudocheirus peregrinus*. *Aust J Zool* 33(1), 1-15.
- Chin, H.C., et al. (2010). A study of cow dung diptera in Sentul Timur, Kuala Lumpur, Malaysia. *J Trop Med Parasitol* 33(2), 53-61.
- Chivers, D. J. & Hladik, C. M. (1980). Morphology of the gastrointestinal tract in primates: Comparisons with other mammals in relation to diet. *J Morphol* 166, 337-86.
- Chou, H-H., et al. (2002). Inactivation of CMP-N-acetylneuraminic acid hydroxylase occurred prior to brain expansion during human evolution. *PNAS* 99(18), 11736-11741.
- Chung, K-T., et al. (1998). Tannins and human health: A review. *Crit Rev Food Sci Nutr* 38(6), 421-464.
- Cid, M.S., et al. (2003). Acute toxic plant estimation in grazing sheep ingesta and feces. *J Range Manage* 56(4), 353-357.
- Cisler, J.M., et al. (2009). Disgust sensitivity and emotion regulation potentiate the effect of disgust propensity on spider fear, blood-injection-injury fear, and contamination fear. *J Behav Ther Exp Psychiatry* 40(2), 219-229.
- Clanton, C.J. & Schmidt, D.R. (2000). Sulfur compounds in gases emitted from stored manure. *Trans ASABE* 43(5), 1129-1239.
- Clark, J.D., et al. (1994). African *Homo erectus*: old radiometric ages and Young Oldowan assemblages in the Middle Awash Valley, Ethiopia. *Science* 264(5167), 1907-1910.
- Clark, J.D., et al. (2003). Stratigraphic, chronological and behavioural contexts of Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 423(6941), 747-752.
- Clarke, R.J. (2008). Latest information on Sterkfontein's *Australopithecus* skeleton and a new look at *Australopithecus*. *S Afr J Sci* 104(11-12), 442-448.
- Claus, M., et al. (2008). The influence of natural diet composition, food intake level, and body size on ingesta passage in primates. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 150(3), 274-281.
- Clauss, M., et al. (2007). A case of non-scaling in mammalian physiology? Body size, digestive capacity, food intake, and ingesta passage in mammalian herbivores. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 148(2), 249-265.
- Clemens, E. & Phillips, B. (1980a). Organic acid production and digesta movement in the gastrointestinal tract of the baboon and sykes monkey. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol: Physiology* 66(3), 529-532.
- Clemens, E.T. & Maloiy, G.M.O. (1981). Colonic electrolyte flux and gut composition as seen in four species of sub-human primates. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol: Physiology* 69(3), 543-549.
- Clemens, E.T. & Maloiy, G.M.O. (1982). The digestive physiology of three East African herbivores: the elephant, rhinoceros and hippopotamus. *J Zool* 198(2), 141-156.
- Clemens, E.T. & Stevens, C.E. (1980b). A comparison of gastrointestinal transit time in ten species of mammal. *J Agric Sci* 94(3), 735-737.
- Clements, K.D. (1997). Fermentation and gastrointestinal microorganisms in fishes. Mackie, R.I. & White, B.A. Eds. *Gastrointestinal Microbiology Vol.1*. (Chapman & Hall).
- Clench, M.H. & Mathias, J.R. (1995). The avian cecum: A review. *Wilson Bull* 107(1), 93-121.
- Climburg, A., et al. (2000). Wildland recreation and human waste: A review of problems, practices, and concerns. *Environ Manage* 25(6), 587-598.
- Cocks, L., & Campbell, C. (2008). Husbandry manual for the Javan Gibbon (*Hylobates moloch*). www.perthzoo.wa.gov.au/.
- Codron, D., et al. (2008). What insights can baboon feeding ecology provide for early hominin niche differentiation? *Int J Primatol* 29(3), 757-772.
- Coleman, J.S., et al. (1985). Salt-eating by black and turkey vultures. *Condor* 87, 291-292.
- Collet, J., et al. (1984). Experimental demonstration of cellulose digestion by *Troglodytella gorillae*, an intestinal ciliate of lowland gorillas. *Int J Primatol* 5, 328.
- Conklin-Brittain, N.L., et al. (1998). Dietary responses of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance. II. Macronutrients. *Int J Primatol* 19(6), 971-998.

- Constantino, P. & Wood, B. (2004). Paranthropus paleobiology. *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. Paleoantropología*, 137-151.
- Constantino, P.J., et al. (2011). Adaptation to hard-object feeding in sea otters and hominins. *J Hum Evol* 61(1), 89-96.
- Cook, E.W., et al. (1991). Emotional dysfunction and affective modulation of startle. *J Abnorm Psychol* 100, 5-13.
- Cooper, J., et al. (2000). Strategies for the avoidance of faeces by grazing sheep. *Appl Anim Behav Sci* 69(1), 15-33.
- Cooper, R.G. (2007). Poisoning in ostriches following ingestion of toxic plants – field observations. *Trop Anim Health Prod* 39(6), 439-443.
- Corbetta, M., et al. (2005). Neural basis and recovery of spatial attention deficits in spatial neglect. *Nature Neurosci* 8(11), 1603-1610.
- Costa, J.T. (2006). *The other insect societies*. (The Belknap Press of Harvard University).
- Cox, T. (2010a). *Predator faecal odours as repellents to manage feral goats and kangaroos*. (PhD Thesis, School of Animal Studies, The University of Queensland).
- Cox, T.E., et al. (2010b). Pest responses to odors from predators fed a diet of target species conspecifics and heterospecifics. *J Wildl Manage* 74(8), 1737-1744.
- Cranford, J.A. & Johnson, E.O. (1989). Effects of coprophagy and diet quality on two microtine rodents (*Microtus pennsylvanicus* and *Microtus pinetorum*). *J Mamm* 70(3), 494-502.
- Crawford, M.A., et al. (2000) Evidence for the unique function of docosahexaenoic acid during the evolution of the modern hominid brain. *Lipids* 34(S1), S39-S47.
- Crochet, J.Y., et al. (2009). A new vertebrate fauna associated with lithic artefacts from the Early Pleistocene of the Hérault Valley (Southern France) dated around 1.57 Ma. *CR Palevol* 8(8), 725-736.
- Crowell-Davis, S.L. & Caudle, A.B. (1989). Coprophagy by foals: recognition of maternal feces. *Appl Anim Behav Sci* 24(3), 267-272.
- Crowell-Davis, S.L. & Houpt, K.A. (1985). Coprophagy by foals: effect of age and possible functions. *Equine V J* 17(1), 17-19.
- Crowell-Davis, S.L., et al. (2004). Social organization in the cat: a modern understanding. *J Feline Med Surg* 6, 19-28.
- Culham, J.C. & Kanwisher, N.G. (2001). Neuroimaging of cognitive functions in human parietal cortex. *Curr Opin Neurobiol* 11(2), 157-163.
- Cummings, J.H. & Macfarlane, G.T. (1991). The control and consequences of bacterial fermentation in the human colon. *J Appl Microbiol* 70(6), 443-459.
- Cummings, J.H. & Macfarlane, G.T. (1997). Role of intestinal bacteria in nutrient metabolism. *Clin Nutr* 16(1), 3-11.
- Cummings, J.H. & Macfarlane, G.T. (2002). Gastrointestinal effects of prebiotics. *Br J Nutr* 87(S2), S145-S151.
- Cummings, J.H., et al. (1978). Influence of diets high and low in animal fat on bowel habit, gastrointestinal transit time, fecal microflora, bile acid, and fat excretion. *J Clin Invest* 61(4), 953-963.
- Cummings, J.H., et al. (1979a). The effect of meat protein and dietary fiber on colonic function and metabolism. I. Changes in bowel habit, bile acid excretion, and calcium absorption. *Am J Clin Nutr* 32(10), 2086-2093.
- Cummings, J.H., et al. (1979b). The effect of meat protein and dietary fiber on colonic function and metabolism. II. Bacterial metabolites in feces and urine. *Am J Clin Nutr* 32(10), 2094-2101.
- Cummings, J.H., et al. (2001). Prebiotic digestion and fermentation. *Am J Clin Nutr* 73(2), 415S-420S.
- Cunnane, S.C. & Crawford, M.A. (2003). Survival of the fattest: fat babies were the key to evolution of the large human brain. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 136(1), 17-26.
- Curnoe, D. (2010). A review of early *Homo* in southern Africa focusing on cranial, mandibular and dental remains, with the description of a new species (*Homo gautengensis* sp. nov.). *HOMO – J Comp Hum Biol* 61(3), 151-177.
- Currie, C.R., Mueller, U.G. & Malloch, D. (1999). The agriculture pathology of ant fungus gardens. *PNAS* 96(14), 7998-9002.
- Curtis, T.P., et al. (1992). Influence of pH, oxygen, and humic substances on ability of sunlight to damage fecal coliforms in waste stabilization pond water. *Appl Environ Microbiol* 58(4), 1335-1343.
- Curtis, V.A. (2007). A natural history of hygiene. *Can J Infect Med Microbiol* 18(1), 11-14.
- Curtis, V., et al. (1999). Dirt and disgust: A Darwinian perspective on hygiene. *Med Anthropol* 11(1), 143-158.
- D’Anastasio, R., et al. (2009). Possible brucellosis in an early hominin skeleton from sterkfontein, South Africa. *PLoS ONE* 4(7), e6439.
- D’Anastasio, R., et al. (2011). Origin, evolution and paleoepidemiology of brucellosis. *Epidemiol Infect* 139(1), 149-156.
- Daniels, M.J. & Hutchings, M.R. (2001a). The response of cattle and sheep to feed contaminated with rodent faeces. *Vet J* 162(3), 211-218.
- Daniels, M.J., et al. (2001b). The grazing response of cattle to pasture contaminated with rabbit faeces and the implications for the transmission of Paratuberculosis. *Vet J* 161(3), 306-313.
- Darlington, J.E.C.P. (1994). Nutrition and evolution in fungus-growing termites. Hunt, J.H. & Nalepa, C.A. Eds. *Nourishment and Evolution in Insect Societies*. (Westview).
- Darwin, C. (1872, 1998). *The expression of the emotions in man and animals*. (Oxford University Press).

- Darwin, C. (1879, 2004). *The descent of man, and selection in relation to sex.* (Penguin Classics).
- Dasso, J.F. & Howell, M.D. (1997). Neonatal appendectomy impairs mucosal immunity in rabbits. *Cell Immunol* 182(1), 29-37.
- Dasso, J.F., et al. (2000). A morphological and immunohistological study of the human and rabbit appendix for comparison with the avian bursa. *Dev Comp Immunol* 24(8), 797-814.
- Davis, A.L.V., et al. (2002). Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *J Biog* 29(9), 1217-1256.
- Day, H.E.W., et al. (2004). The pattern of brain *c-fos* mRNA induced by a component of fox odor, 2,5-dihydro-2,4,5-Trime-thylthiazoline (TMT), in rats, suggests both systemic and processive stress characteristics. *Brain Res* 1025(1-2), 139-151.
- De Graaf-Peters, V.B. & Hadders-Algra, M. (2006). Ontogeny of the human central nervous system: What is happening when? *Early Hum Dev* 82(4), 257-266.
- De Jong, R. & Knols, B.G.J. (2007) Selection of biting sites by mosquitoes. Bock, G.R. & Cardew, G. Eds. *Ciba Foundation Symposium 200 - Olfaction in Mosquito-Host Interactions.* (John Wiley & Sons).
- Deacon, T.W. (1997). *The symbolic species. The co-evolution of language and the brain.* (W.W. Norton & Company).
- Dearborn, J.H., et al. (1996). The diet of *Ophioparte gigas* (Echinodermata: Ophiuroidea) along the Antarctic Peninsula, with comments on its taxonomic status. *Polar Biol* 16(5), 309-320.
- DeBlauwe, I. & Janssens, G.P. (2008). New insights in insect prey choice by chimpanzees and gorillas in Southeast Cameroon: The role of nutritional value. *Am J Phys Anthropol* 135(1), 42-55.
- Dehnhard, M., et al. (1991). Rapid and accurate high-performance liquid chromatographic method for the determination of 3-methylindole (skatole) in faeces of various species. *J Chromatogr* 566(1), 101-107.
- Dekeirsschieter, J., et al. (2009). Cadaveric volatile organic compounds released by decaying pig carcasses (*Sus domesticus* L.) in different biotopes. *Forensic Sci Int* 189(1), 46-53.
- Dell’Omo, G., et al. (1998). Parental recycling of nestling faeces in the common swift. *Anim Behav* 56(3), 631-637.
- Dellatore, D.F., et al. (2009) Two cases of mother-infant cannibalism in orangutans. *Primates* 50(3), 277-281.
- DeMenocal, P.B. (1995). Plio-Pleistocene African climate. *Science* 260(5233), 53-59.
- DeMenocal, P.B. (2004). African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth Planet Sci Lett* 220(1-2), 3-24.
- Demment, M.W. & Van Soest, P.J. (1985). A nutritional explanation for body-size patterns of ruminants and non-ruminant herbivores. *Am Nat* 125, 641-672.
- Deng, C., et al. (2008). Timing of the Nihewan formation and faunas. *Quater Res* 69(1), 77-90.
- Dennell, R. & Roebroeks, W. (2005). An Asian perspective on early human dispersal from Africa. *Nature* 438(7071), 1099-1104.
- Dennell, R. (2011a). An earlier acheulian arrival in South Asia. *Science* 331(6024), 1532-1533.
- Dennell, R.W. (2010). The colonization of ‘Savannahstan’: Issues of timing(s) and patterns of dispersal across Asia in the late Pliocene and early Pleistocene. Norton, C.J. & Braun, D.R. Eds. *Asian Paleoanthropology: From Africa to China and beyond.* (Springer).
- Dennell, R.W., et al. (2011b). Hominin variability, climatic instability and population demography in Middle Pleistocene Europe. *Quater Sci Rev* 30(11-12), 1511-1524.
- Derricourt, R. (2005). Getting “Out of Africa”: Sea crossings, land crossings and culture in the hominin migrations. *J World Prehist* 19(2), 119-132.
- Desai, A.R., et al. (2009). Characterization and quantification of feline fecal microbiota using *cpn60* sequence-based methods and investigation of animal-to-animal variation in microbial population structure. *Vet Microbiol* 137(1-2), 120-128.
- DeSilva, J.M. (2009). Functional morphology of the ankle and the likelihood of climbing in early hominins. *PNAS* 106(16), 6567-6572.
- DeVault, T.L., et al. (2004). Factors influencing the acquisition of rodent carrion by vertebrate scavengers and decomposers. *Can J Zool* 82(3), 502-509.
- De Waal, F. (1989). *Peacemaking among primates.* (Harvard University Press).
- Dewhirst, F.E., et al. (1999). Phylogeny of the defined murine microbiota: altered Schaedler flora. *Appl Environ Microbiol* 65(8), 3287-3292.
- Diamond, J. (1998) *Zwaarden, paarden & ziektekiemen.* (Het Spectrum).
- Dierenfeld, E.S. (1997). Orangutan nutrition. Sodaro, C. Ed. *Orangutan SSP Husbandry Mammal.* (Brookfield: Orangutan SSP & Brookfield Zoo).
- Dillon, R.J., et al. (2000). Exploitation of gut bacteria in the locust. *Nature* 403(6772), 851.
- Dinamore, J.E., et al. (1997). The protective role of gastric acidity in neonatal bacterial translocation. *J Pediatr Surg* 32(7), 1014-1016.
- Dinardo, L.A. & Travers, J.B. (1994). Hypoglossal neural activity during ingestion and rejection in the awake rat. *J Neurophysiol* 72(3), 1181-1191.
- Djouzi, D. & Andlueux, C. (1997). Compared effects of three oligosaccharides on metabolism of intestinal microflora in rats inoculated with a human faecal flora. *Br J Nutr* 78, 313-324.

- Dohi, H., et al. (1991). Cattle feeding deterrents emitted from cattle feces. *J Chem Ecol* 17(6), 1197-1203.
- Dohi, H., et al. (1999). Separation of deterrents to ingestive behavior of cattle from cattle feces. *J Anim Sci* 77(3), 756-761.
- Domínguez-Rodrigo, M. & Barba, R. (2006). New estimates of tooth mark and percussion mark frequencies at the FLK Zinj site: the carnivore-hominid-carnivore hypothesis falsified. *J Hum Evol* 50(2), 170-194.
- Domínguez-Rodrigo, M. & Barba, R. (2007). Five more arguments to invalidate the passive scavenging version of the carnivore-hominid-carnivore model: a reply to Blumenschine et al. (2007a). *J Hum Evol* 53(4), 427-433.
- Domínguez-Rodrigo, M. & Pickering, T.R. (2003). Early hominid hunting and scavenging: A zooarcheological review. *Evol Anthropol* 12(6), 275-282.
- Domínguez-Rodrigo, M. (1997). Meat-eating by early hominids at the FLK 22Zinjanthropus site, Olduvai Gorge (Tanzania): an experimental approach using cut-mark data. *J Hum Evol* 33(6), 669-690.
- Domínguez-Rodrigo, M. (2001). A study of carnivore competition in riparian and open habitats of modern savannas and its implications for hominid behavioral modeling. *J Hum Evol* 40(2), 77-98.
- Domínguez-Rodrigo, M. (2002a). Hunting and scavenging by early humans: The state of the debate. *J World Prehist* 16(1), 1-54.
- Domínguez-Rodrigo, M., et al. (2002b). The ST stite complex at Peninj, West Lake Natron, Tanzania: Implications for early hominid behavioural models. *J Archaeol Sci* 29(6), 639-665.
- Domínguez-Rodrigo, M., et al. (2005). Cutmarked bones from Pliocene archaeological sites at Gona, Afar, Ethiopia: implications for the function of the world's oldest stone tools. *J Hum Evol* 48(2), 109-121.
- Domínguez-Rodrigo, M., et al. (2010). Configurational approach to identifying the earliest hominin butchers. *PNAS* 107(49), 20929-20934.
- Dominy, N.J., et al. (2004). Adaptive function of soil consumption: an in vitro study modeling the human stomach and small intestine. *J Exp Biol* 207(pt2), 319-324.
- Dominy, N.J., et al. (2008). Mechanical properties of plant underground storage organs and implications for dietary models of early hominins. *Evol Biol* 35(3), 159-175.
- Donham, K.J., et al. (1988). Production rates of toxic gases from liquid swine manure: Health implications for workers and animals in swine confinement buildings. *Biol Wastes* 24(3), 161-173.
- Doran, D. M., et al. (2002). Western lowland gorilla diet and resource availability: New evidence, cross-site comparisons, and reflections on indirect sampling methods. *Am J Primatol* 58(3), 91-116.
- Doran-Sheehy, D., et al. (2009). Male and female western gorilla diet: Preferred foods, use of fallback resources, and implications for ape versus old world monkey foraging strategies. *Am J Phys Anthropol* 140(4), 727-738.
- Dowd, S.E., et al. (2008). Evaluation of the bacterial diversity in the feces of cattle using 16S rDNA bacterial tag-encoded FLX amplicon pyrosequencing (bTEFAP). *BMC Microbiol* 8(125).
- Drea, C.M., et al. (2002). Responses to olfactory stimuli in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*): I. Investigation of environmental odors and the function of rolling. *J Comp Psychol* 116(4), 331-341.
- Dressman, J.B. (1986). Comparison of canine and human gastrointestinal physiology. *Pharm Res* 3(3), 123-131.
- Duke, G.E. (1995). Movement of urine in the lower colon and cloaca of ostriches. *Condor* 97, 165-173.
- Durband, A.C. (2008). Mandibular fossa morphology in the Ngandong and Sambungmacan fossil hominids. *Anat Rec* 291(10), 1212-1220.
- Ebino, K.Y., et al. (1986). Analyses of constituents of feces and the effect of a vitamin B₁₂ fortified diet on coprophagy in the mouse. *Exp Anim* 35, 381-386.
- Eckburg, P.B., et al. (2005). Diversity of the human intestinal microbial flora. *Science* 308(5728), 1635-1638.
- Ekman, P. (2003) *Emotions revealed*. (Owl Books).
- Ekman, P. & Davidson, R., Eds. (1994). *The nature of emotion*. (Oxford University Press).
- Ellison, G.T.H. (1990). The effect of scavenger mutilation on insect succession at impala carcasses in Southern Africa. *J Zool* 220(4), 679-688.
- Elton, S. (2008). The environmental context of human evolutionary history in Eurasia and Africa. *J Anat* 212(4), 377-393.
- Emerson, P.M., et al. (2001). Human and other faeces as breeding media of the trachoma vector *Musca sorbens*. *Med Vet Entomol* 15(3), 314-320.
- Endo, A., et al. (2010). Diversity of Lactobacillus and Bifidobacterium in feces of herbivores, omnivores and carnivores. *Anaerobe* 16(6), 590-596.
- Endres, T. & Fendt, M. (2009). Aversion- vs fear-inducing properties of 2,4,5-trimethyl-3-thiazoline, a component of fox odor, in comparison with those of butyric acid. *J Exp Biol* 212, 2324-2327.
- Epple, G., et al. (1995). Feeding responses to predator based repellents in the mountain beaver (*Aplodontia rufa*). *Ecol Appl* 5(4), 1163-1170.
- Ericsson, D.D., et al. (2001). Diagnosis of *Strongyloides stercoralis* infection. *Clin Infect Dis* 33(7), 1040-1047.
- Erllichman, H., et al. (1997). Startle reflex modulation by pleasant and unpleasant odors in a between-subjects design. *Psychophysiology* 34, 726-729.

- Estebarez, F., et al. (2009). Testing hypotheses of dietary reconstruction from buccal dental microwear in *Australopithecus afarensis*. *J Hum Evol* 57(6), 739-750.
- Eutamene, H. & Bueno, L. (2007). Role of probiotics in correcting abnormalities of colonic flora induced by stress. *Gut* 56(11), 1495-1497.
- Evans, D.F., et al. (1988). Measurement of gastrointestinal pH profiles in normal ambulant human subjects. *Gut* 29(8), 1035-1041.
- Evans, R. (2011). Some impacts of overgrazing by reindeer in Finnmark, Norway. *Rangifer* 16(1), 3-19.
- Evenepoel, P., et al. (1998). Digestibility of cooked and raw egg protein in humans as assessed by stable isotope techniques. *J Nutr* 128(1), 1716-1722.
- Evenepoel, P., et al. (1999). Amount and fate of egg protein escaping assimilation in the small intestine of humans. *AJP – GI* 277(5), G935-G943.
- Faisal, A., et al. (2010). The manipulative complexity of lower Paleolithic stone toolmaking. *PLoS ONE* 5(11), e13718.
- Faith, J.T., et al. (2009). Long-distance carcass transport at Olduvai Gorge? A quantitative examination of Bed I skeletal element abundances. *J Hum Evol* 56(3), 247-256.
- Fajardo, G. & Hörnicke, H. (1989). Problems in estimating the extent of coprophagy in the rat. *Br J Nutr* 62, 551-561.
- Falk, D., et al. (2000). Early Hominid brain evolution: a new look at old endocasts. *J Hum Evol* 38(5), 695-717.
- Fallingborg, J. (1999). Intraluminal pH of the human gastrointestinal tract. *Dan Med Bull* 46(3), 183-196.
- Fallingborg, J., et al. (1990). Measurement of gastrointestinal pH and regional transit times in normal children. *J Pediatr Gastroenterol Nutr* 11(2), 211-214.
- Fallon, A.E., et al. (1984). The child's conception of food: The development of food rejections with special reference to disgust and contamination sensitivity. *Child Dev* 55, 566-575.
- Fanaro, S., et al. (2003). Intestinal microflora in early infancy: composition and development. *Acta Paediatrica Suppl* 91(441), 48-55.
- Fankhauser, R., et al. (2008). Dung avoidance as a possible mechanism in competition between wild and domestic ungulates: two experiments with chamois *Rupicapra rupicapra*. *Eur J Wildl Res* 54(1), 88-94.
- Fann, M.K. & O'Rourke, D. (2001). Normal bacterial flora of the rabbit gastrointestinal tract: A clinical approach. *Semin Avian Exot Pet Med* 10(1), 45-47.
- Favier, C.F., et al. (2003). Development of bacterial and bifidobacterial communities in feces of newborn babies. *Anaerobe* 9, 219-229.
- Fayol-Messaoudi, D., et al. (2005). pH-, lactic acid-, and non-lactic acid-dependent activities of probiotic lactobacilli against *Salmonella enterica* Serovar Typhimurium. *Appl Environ Microbiol* 71(10), 6008-6013.
- Fedigan, L.M. (1990). Vertebrate predation in *Cebus capucinus*: Meat eating in a neotropical monkey. *Folia Primatol* 54(3-4), 196-205.
- Feldman, H.N. (1994). Methods of scent marking in the domestic cat. *Can J Zool* 72, 1093-1099.
- Fendt, M. & Endres, T. (2008). 2,3,5-Trimehtyl-3-thiazoline (TMT), a component of fox odor – Just repugnant or really fear-inducing? *Neurosci Biobehav Rev* 3(7), 1259-1266.
- Fendt, M., et al. (2005). TMT-induced autonomic and behavioral changes and the neural basis of its processing. *Neurosci Biobehav Rev* 29(8), 1145-1156.
- Fenolio, D.B., et al. (2006). Coprophagy in a cave-adapted salamander; the importance of bat guano examined through nutritional and stable isotope analyses. *Proc R Soc B Biol Sci* 273(1585), 439-443.
- Ferenczi, S. (1914, 1952). The ontogenesis of the interest in money. Ferenczi, S. Ed. *First contributions to psychoanalysis*. (Hogarth Press).
- Fernandes, C.A., et al. (2006). Absence of post-Miocene Red Sea land bridges: biogeographic implications. *J Biog* 33, 961-966.
- Fernández-Jalvo, Y., et al. (1999). Human cannibalism in the Early Pleistocene in Europe (Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *J Hum Evol* 37(3-4), 591-622.
- Ferrari, S.F. en Lopes, M.A. (1995). Comparison of gut proportions in four small-bodied Amazonian cebids. *Am J Primatol* 35(2), 139-142.
- Ferring, R., et al. (2011). Earliest human occupations at Dmanisi (Georgian Caucasus) dated to 1.85-1.79 Ma. *PNAS* 108(26), 10432-10436.
- Fessler, D.M.T., en Navarrete, C.D. (2003). Meat is good to taboo. *J Cogn Cult* 3(1), 1-40.
- Fialkowski, K.R. (1986). A mechanism for the origin of the human brain: A hypothesis. *Curr Anthropol* 27(3), 288-290.
- Field, D.R. (2008). White matter matters. *Sci Am* 298(3), 42-49.
- Field, M. (2003). Intestinal ion transport and the pathophysiology of diarrhea. *J Clin Invest* 111(7), 931-943.
- Fincher, G.T., et al. (1970). Attraction of coprophagous beetles to feces of various animals. *J Parasitol* 56(2), 378-383.
- Fish, K.D., et al. (2007). Coprophagy by wild ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) in human-disturbed locations adjacent to the Beza Mahafaly Special Reserve, Madagascar. *Am J Primatol* 69, 713-718.

- Flurel, C.L. & Zucker, H. (1988). Coprophagy in marmosets due to insufficient protein (amino acid) intake. *Lab Anim* 22(4), 330-331.
- Folk Jr., G.E., et al. (1972). Physiological condition of three species of bears in winter dens. *Bears Biol Manage* 2, 107-123.
- Folz, S.D., et al. (1986). Precluding coccidiosis with an anti-coprophagia drug. *Vet Parasitol* 22(3-4), 243-247.
- Foreyt, W.J. & Abinanti, F.R. (1980). Maggot-associated type C botulism in game farm pheasants. *J Am Vet Med Assoc* 177(9), 827-828.
- Formenty, P., et al. (1999). Ebola virus outbreak among wild chimpanzees living in a rain forest of Côte d'Ivoire. *J Infect Dis* 179(S1), S120-S126.
- Fossey, D. (1983). *Gorillas in the mist*. (Penguin Books).
- Fox, L.R. (1975). Cannibalism in natural populations. *Annu Rev Ecol Syst* 6, 87-106.
- Fox, N.A. & Davidson, R.J. (1986). Taste-elicited changes in facial signs of emotion and the asymmetry of brain electrical activity in human newborns. *Neuropsychologia* 24(3), 417-422.
- Frankenberg, D. & Smith Jr., K.L. (1967). Coprophagy in marine animals. *Limnol Oceanogr* 12(3), 443-450.
- Frazer, J.G. (1922). *De gouden tak*. (Olympus).
- Frazier, K.S., et al. (1993). Diagnosis of enteritis and enterotoxemia due to *Clostridium difficile* in captive ostriches (*Struthio camelus*). *J Vet Diagn Invest* 5(4), 623-625.
- Freud, S. (1905). *Three Essays on the Theory of Sexuality*. (Basic Books).
- Freud, S. (1908). Character and Anal Erotism. Strachey, J. Ed. *The Standard Edition of the Complete Psychological Works of Sigmund Freud, Volume IX (1906-1908)*. (The Hogarth Press & The Institute of Psychoanalysis).
- Frey, J.C., et al. (2006). Fecal bacterial diversity in a wild gorilla. *Appl Environ Microbiol* 72(5), 3788-3792.
- Friedrich, M. & Tautz, D. (1997). Evolution and phylogeny of the diptera: A molecular phylogenetic analysis using 28S rDNA sequences. *Syst Biol* 46(4), 674-698.
- Fritz, J., et al. (1992a). Abnormal behaviors, with a special focus on rocking, and reproductive competence in a large sample of captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am J Primatol* 27(3), 161-176.
- Fritz, J., et al. (1992b). The relationship between forage material and levels of coprophagy in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Zoo Biol* 11(5), 313-318.
- Gajdusek, D.C. (1976, 1992). Unconventional viruses and the origin and disappearance of kuru. Lindsten, J. Ed. *Physiology or Medicine: Nobel Lectures 1971-1980*. (World Scientific Publishing).
- Galdikas, B.M.F. (1978). Orangutan death and scavenging by pigs. *Science* 200(4337), 68-70.
- Galdikas, B.M.F. (1988). Orangutan diet, range, and activity at Tanjung Puting, Central Borneo. *Int J Primatol* 9(1), 1-35.
- Galdikas, B.M.F. (1995). *De spiegel van het paradijs*. (Atlas).
- Galef, B.G. & Giraldeau, L.A. (2001). Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Anim Behav* 61, 3-15.
- Galef, B.G. & Whiskin, E.E. (2000). Demonstration of a socially transmitted flavor aversion in rats? Kuan and Colwill (1997) revisited. *Psychon Bull Rev* 7(4), 631-635.
- Galef, B.G. (1979). Investigation of the functions of coprophagy in juvenile rats. *J Comp Physiol Psychol* 93(2), 295-305.
- Galef, B.G. (2009). Chapter 4: Strategies for social learning: Testing predictions from formal theory. *Adv Study Behav* 39, 117-151.
- Galef, B.G., et al. (1999). What observer rats don't learn about foods from demonstrator rats. *Learn Behav* 27(3), 316-322.
- Galetti, M. & Pedroni, F. (1994). Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in southeast Brazil. *J Trop Ecol* 10(1), 27-39.
- Gallant, D. (2004). White-winged crossbills obtain forage from river otter. *Wilson Bull* 116(2), 181-184.
- Ganchrow, D., et al. (1979) Behavioural displays to gustatory stimuli in newborn rabbit pups. *Chem Senses Flavour* 4, 49-61.
- Ganchrow, J.R., et al. (1983). Neonatal facial expressions in response to different qualities and intensities of gustatory stimuli. *Inf Behav Dev* 6(4), 189-200.
- Ganchrow, J.R., et al. (1990). Behavioral reactions to gustatory stimuli in Young chicks (*Gallus gallus domesticus*). *Dev Psychobiol* 23, 103-117.
- Ganz, T. (2003). The role of antimicrobial peptides in innate immunity. *Integr Comp Biol* 43(2), 300-304.
- Garcia, J., et al. (1984). Conditioning disgust and fear from mollusk to monkey. Alkon, D. & Farley, J. Eds. *Primary Neural Substrates of Learning and Behavioral Change*. (Cambridge University Press).
- Geever, E.F., et al. (1969). Effect of coprophagy on experimental iron absorption in the rat. *J Nutr* 98(1), 95-98.
- Genta, R.M. & Schad, G.A. (1984). *Filaroides hirthei*: Hyperinfective lungworm infection in immunosuppressed dogs. *Vet Pathol* 21(3), 349-354.
- Genta, R.M. (1989). Global prevalence of Strongyloidiasis: Critical review with epidemiologic insights into the prevention of disseminated disease. *Clin Infect Dis* 11(5), 755-767.
- Gerba, C.P. & Smith Jr., J.E. (2005). Sources of pathogenic microorganisms and their fate during land applications of wastes. *J Environ Qual* 34(1), 42-48.

- Gewirtz, J.C., et al. (1998). Lesions of the bed nucleus of the stria terminalis block sensitization of the acoustic startle reflex produced by repeated stress, but not fear-potentiated startle. *Prog Neuro-Psychopharmacol Biol Psychiatry* 22(4), 625-684.
- Gianella, R.A., et al. (1972). Gastric acid barrier to ingested microorganisms in man: studies in vivo and in vitro. *Gut* 13(4), 251-256.
- Gibson, G.R., et al. (1988). Occurrence of sulphate-reducing bacteria in human faeces and the relationship of dissimilatory sulphate reduction to methanogenesis in the large gut. *J Appl Microbiol* 65(2), 103-111.
- Gibson, J.A., et al. (1976). Protein absorption and ammonia production: the effects of dietary protein and removal of the colon. *Br J Nutr* 35(1), 61-5.
- Gibson, S.A., et al. (1989). Significance of microflora in proteolysis in the colon. *Appl Environ Microbiol* 55(3), 679-683.
- Gilbert, K.A. (1997). Red howling monkey use of specific defecation sites as a parasite avoidance strategy. *Anim Behav* 54(2), 451-455.
- Gill, C.O. & Newton, K.G. (1980). Growth of bacteria on meat at room temperature. *J Appl Bacteriol* 49, 315-323.
- Gill, C.O. (1979). Intrinsic bacteria on meat. *J Appl Bacteriol* 47(3), 367-378.
- Gill, C.O. (1998). Microbiological contamination of meat during slaughter and butchering of cattle, sheep and pigs. Davies, A. & Board, R. Eds. *The Microbiology of Meat and Poultry*. (Thomas Science).
- Gilmore, M.S. & Ferretti, J.J. (2003). The thin line between gut commensal and pathogen. *Science* 299(5615), 1999-2002.
- Giovannetti, P.M. (1982). Effect of coprophagy on nutrition. *Nutr Res* 2(3), 335-349.
- Gipson, P.S., et al. (2003). Responses of opossums and raccoons to bobcat and coyote feces. *West N Am Nat* 63(4), 538-540.
- Gittings, T. & Giller, P.S. (1998). Resource quality and the colonisation and succession of coprophagous dung beetles. *Ecography* 21, 581-592.
- Glander, K.E. (1977). Poison in a monkey's garden of eden. *Nat Hist* 86(3), 146-151.
- Glausiusz, J. (2008). The hidden power of scent. *Sci Am Mind* 19(4), 38-45.
- Gogtay, N., et al. (2004). Dynamic mapping of human cortical development during childhood through early adulthood. *PNAS* 101(21), 8174-8179.
- Gómez-Olivancía, A., et al. (2010). The costal skeleton of Homo antecessor: preliminary results. *J Hum Evol* 59(6), 620-640.
- Gonçalves, M.L.C., et al. (2003). Human intestinal parasites in the past: new findings and a reviews. *Mem do Inst Oswaldo Cruz* 98(suppl 1), 103-118.
- Gonzalez, A.E., et al. (2006). Transmission dynamics of Taenia solium and potential for pig-to-pig transmission. *Parasitol Int* 55, S131-S135.
- González-José, R., et al. (2008). Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in Homo evolution. *Nature* 453(7196), 775-778.
- Goodall, J. (1986). *The chimpanzees of Gombe, patterns of behavior*. (Harvard University Press).
- Goodall, J. (1990). *Through a window*. (Houghton Mifflin Company).
- Goodall, J. (2000). Alleen op de berg. Kayzer, W. Ed. *Het boek van de schoonheid en de troost*. (Olympus).
- Gopi Sundar, K.S. & Choudhury, B.C. (2003). Nest sanitation in Sarus Cranes *Grus antigone* in Uttar Pradesh, India. *Forktail* 19, 144-146.
- Gordon, H.A., et al. (1966). Aging in germ-free mice: life tables and lesions observed at natural death. *J Gerontol* 21(3), 380-387.
- Goren-Inbar, N., et al. (2000). Pleistocene milestones on the out-of-Africa corridor at Gesher Benot Ya'aqov Israel. *Science* 289(5481), 944-947.
- Goren-Inbar, N., et al. (2004). Evidence of hominin control of fire at Gesher Benot Ya'aqov, Israel. *Science* 304(5671), 725-727.
- Gould, S.J. (1977). *Ontogeny and phylogeny*. (Belknap Press).
- Gowlett, J.A.J., et al. (1981). Early archaeological sites, hominid remains and traces of fire from Chesowanja, Kenya. *Nature* 294(5837), 125-129.
- Green, D.J. & Gordon, A.D. (2008). Metacarpal proportions in *Australopithecus africanus*. *J Hum Evol* 54(5), 705-719.
- Green, D.J., et al. (2007). Limb-size proportions in *Australopithecus afarensis* and *Australopithecus africanus*. *J Hum Evol* 52(2), 187-200.
- Green, R.E., et al. (2010). A draft sequence of the Neanderthal genome. *Science* 328(5979), 710-722.
- Greenberg, B. & Klowden, M. (1972). Enteric bacterial interactions in insects. *Am J Clin Nutr* 25(12), 1459-1466.
- Greenberg, B. (1973). *Flies and Disease*. (Princeton University Press).
- Greenberg, B. (1991). Flies as forensic indicators. *J Med Entomol* 28(5), 565-577.
- Greiner, E.C. (2002). Coccidiosis in reptiles. *Semin Avian Exot Pet Med* 12(1), 49-56.
- Grémillet, D., et al. (2012). Vultures of the seas: Hyperacidic stomachs in wandering albatrosses as an adaptation to dispersed food resources including fishery wastes. *PLoS ONE* 7(6), e37834.
- Grill, H.J. & Norgren, R. (1978). The taste reactivity test. I. Mimetic responses to gustatory stimuli in neurologically normal rats. *Brain Res* 143, 263-279.

- Grine, F.E. (1986). Dental evidence for dietary differences in Australopithecus and Paranthropus: a quantitative analysis of permanent molar microwear. *J Hum Evol* 15(8), 783-822.
- Grine, F.E., et al. (1996). Phenetic affinities among early *Homocrania* from East and South Africa. *J Hum Evol* 30(3), 189-225.
- Grine, F.E., et al. (2006a). Molar microwear in *Praeanthropus afarensis*: Evidence for dietary stasis through time and under diverse paleoecological conditions. *J Hum Evol* 51(3), 297-319.
- Grine, F.E., et al. (2006b). Was the early Pliocene hominin 'Australopithecus' anamensis a hard object feeder? *S Afr J Sci* 102(7-8), 301-310.
- Grün, R., et al. (1998). ESR and U-series analyses of teeth from the palaeoanthropological site of Hexian, Anhui province, China. *J Hum Evol* 34(6), 555-564.
- Guarner, F. & Malagelada, J.-R. (2003). Gut flora in health and disease. *Lancet* 361, 512-519.
- Gunn, A. & Irvine, R.J. (2003). Subclinical parasitism and ruminant foraging strategies: A review. *Wildl Soc Bull* 31, 117-126.
- Gunn, J.S. (2000). Mechanisms of bacterial resistance and responses to bile. *Microbes Infect* 2(8), 907-913.
- Gunz, P., et al. (2010). Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans. *Curr Biol* 20(21), R921-R922.
- Gustafsson, E., et al. (2011). Neophobia and learning mechanisms: How captive orangutans discover medicinal plants. *Folia Primatol* 82(1), 45-55.
- Hackett, S.J., et al. (2008). A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320(5884), 1763-1768.
- Hackstein, H.P. & Van Alen, T.A. (1996). Fecal methanogens and vertebrate evolution. *Evolution* 50(2), 559-572.
- Haeusler, M. & MacHenry, H.M. (2004). Body proportions of *Homo habilis* reviewed. *J Hum Evol* 46(4), 433-465.
- Haeusler, M. & McHenry, H.M. (2007). Evolutionary reversals of limb proportions in early hominids? Evidence from KNM-ER 3735 (*Homo habilis*). *J Hum Evol* 53(4), 383-405.
- Haile-Selassie, Y., et al. (2012). A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations. *Nature* 483(7391), 565-569.
- Hamilton, R.A. & Galdikas, B.M.F. (1994). A preliminary study of food selection by the orangutan in relation to plant quality. *Primates* 35(3), 255-263.
- Han, L., et al. (2001). Four predator prey models with infectious diseases. *Math Comp Model* 34(7-8), 849-858.
- Handl, S., et al. (2011). Massive parallel 16S rRNA gene pyrosequencing reveals highly diverse fecal bacterial and fungal communities in healthy dogs and cats. *FEMS Microbiol Ecol*, 76(2), 301-310.
- Haneberg, B., et al. (1994). Induction of specific immunoglobulin A in the small intestine, colon-rectum, and vagina measured by a new method for collection of secretions from local mucosal surfaces. *Infect Immun* 62(1), 15-23.
- Hansson, R. & Thomassen, J. (1983). Behavior of polar bears with cubs in the denning area. *Int Conf Bear Res and Manage* 5, 246-254.
- Hard, P.L., et al. (1991). Parental consumption of nestling feces: good food or sound economics? *Behav Ecol* 2(1), 69-76.
- Harlow, H.J. (1981). Effect of fasting on rate of food passage and assimilation efficiency in badgers. *J Mamm* 62(1), 173-177.
- Harmsen, H.J.M., et al. (2002). Extensive set of 16S rRNA-based probes for detection of bacteria in human feces. *Appl Environ Microbiol* 68(6), 2982-2990.
- Harper III, J.S. (1982). Disseminated strongyloidiasis in patas monkeys and great apes. *Proc Am Assoc Zool Vet Meet*, 44-47.
- Harris, M. & Ross, E.B. Eds. (1987). *Food and evolution: Toward a theory of human food habits*. (Temple University Press).
- Harrison, M.E. & Marshall, J. (2011). Strategies for the use of fallback foods in apes. *Int J Primatol* 32(3), 531-565.
- Harrison, N.A., et al. (2010). The embodiment of emotional feelings in the brain. *J Neurosci* 30(38), 12878-12884.
- Hart, A.G. & Rarnieks, F.L.W. (2001). Task partitioning, division of labour and nest compartmentalization collectively isolate hazardous waste in the leafcutting ant *Atta cephalotes*. *Behav Ecol Sociobiol* 49(5), 387-392.
- Hart, B.L. & Powell, K.L. (1990). Antibacterial properties of saliva: Role in maternal periparturient grooming and in licking wounds. *Physiol Behav* 48, 383-386.
- Hasegawa, T., et al. (1983). New evidence on scavenging behavior in wild chimpanzees. *Curr Anthropol* 24, 231-232.
- Hassall, M. en Rushton, S.P. (1982). The role of coprophagy in the feeding strategies of terrestrial isopods. *Oecologia* 53, 374-381.
- Hatch, D.E. (1970). Energy conserving and heat dissipating mechanisms of the turkey vulture. *Auk* 87(1), 111-124.
- Hatt, J.-M. & Liesegang, A. (2002). Nutrition of western lowland gorillas (*Gorilla g. gorilla*) and Sumatran orang-utans (*Pongo pygmaeus abelii*) in captivity. *EAZWW 4th Sci Meet*.
- Hausfater, G. & Meade, B.J. (1982). Alternation of sleeping groves by yellow baboons (*Papio cynocephalus*) as a strategy for parasite avoidance. *Primates* 23(2), 287-297.
- Hausfater, G. (1976). Predatory behavior of yellow baboons. *Behav* 56(1/2), 44-68.

- Hawe, S.M. & Walker, N. (1991). The effects of involuntary coprophagy on the production of skatole in growing pigs. *Anim Prod* 53(1), 105-109.
- Hayakawa, K., et al. (1990). Effects of soybean oligosaccharides on human faecal flora. *Microb Ecol Health Dis* 3(6), 293-303.
- Hayward, M.W. & Kerley, G.I.H. (2005). Prey preferences of the lion (*Panthera leo*). *J Zool* 267(3), 309-322.
- Hayward, M.W., et al. (2006a). Prey preferences of the cheetah (*Acinonyx jubatus*) (Felidae: Carnivora): morphological limitations or the need to capture rapidly consumable prey before kleptoparasites arrive? *J Zool* 270(4), 615-627.
- Hayward, M.W., et al. (2006b). Prey preferences of the leopard (*Panthera pardus*). *J Zool* 270(2), 298-313.
- Haywood, A.L. & Valder, P.J. (2006). Vegetation cover in a warmer World simulated using a dynamic global vegetation model for the Mid-Pliocene. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol, Paleocol* 237(2-4), 412-427.
- Heather, P., et al. (1992). Preliminary correlations between coprophagy, bacterial and parasitic intestinal loads, and the growth of neonatal desert tortoises, *Gopherus agassizii*: An experimental study. *Proc 7th Symp of the Desert Tortoise Council*.
- Heinzlin, J., et al. (1999). Environment and behavior of 2,5-million-year-old Bouri hominids. *Science* 284(5414), 625-629.
- Hemme, D., et al. (1980). *Lactobacillus murinus* n. sp., a new species of the autochthonous dominant flora of the digestive tract of rat and mouse. *Ann de Microbiol* 131A(3), 297-308.
- Henry, A.G., et al. (2011). Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium). *PNAS* 108(2), 486-491.
- Henry, A.G., et al. (2012). *The diet of Australopithecus sediba*. *Nature* 487(7405), 90-93.
- Hentges, D.J., et al. (1977). Effect of a high-beef diet on the fecal bacterial flora of humans. *Cancer Res* 37(2), 568-571.
- Hering, E.M. (1951). *Biology of the leaf miners*. (Junks).
- Hermann, A., et al. (2007). Diminished medial prefrontal cortex activity in blood-injection-injury phobia. *Biol Psychol* 75(2), 124-130.
- Hermann, A., et al. (2009). Emotion regulation in spider phobia: role of the medial prefrontal cortex. *Soc Cogn Affect Neurosci* 4(3), 257-267.
- Herries, A.I.R. & Shaw, J. (2011). Paleomagnetic analysis of the Sterkfontein palaeocave deposits: Implications for the age of the hominin fossils and stone tool industries. *J Hum Evol* 60(5), 523-539.
- Herries, A.I.R., et al. (2009). A multi-disciplinary seriation of early *Homo* and *Paranthropus* bearing palaeocaves in southern Africa. *Quater Int* 202(1-2), 14-28.
- Herries, A.I.R., et al. (2010). Letter to the editor: Geochronology and palaeoenvironments of Southern African hominin-bearing localities—A reply to Wrangham et al., 2009. “Shallow-water habitats as sources of fallback foods for hominins”. *Am J Phys Anthropol* 143(4), 640-646.
- Herries, A.I.R., et al. (2013). A multi-disciplinary perspective on the age of *Australopithecus* in Southern Africa. Reed, M.E., et al. Eds. *The Paleobiology of Australopithecus* (Springer).
- Herschel, D.A., et al. (1981). Absorption of volatile fatty acid, Na, and H₂O by the colon of the dog. *Am J Vet Res* 42(7), 1118-1124.
- Hethcote, H.W., et al. (2004). A predator – prey model with infected prey. *Theor Popul Biol* 66(3), 259-268.
- Hill, C.A. (1966). Coprophagy in apes. *Int Zoo Yearbook* 6(1), 251-257.
- Hill, C.W. & Riopelle, A.J. (1975). Protein deprivation in primates: VI. Food preferences of adult rhesus monkeys maintained on low-protein diets. *Percept & Motor Skills* 41(1), 199-204.
- Hilton, G.M., et al. (1999). Digestion strategies of meat- and fish-eating birds. Adams, N.J. & Slotow, R.H. Eds. *Proceedings of the 22th International Ornithology Congress, Durban*. (Birdlife South Africa).
- Hintz, H.F. & Cymbaluk, N.F. (1994). Nutrition of the horse. *Annu Rev Nutr* 14, 243-267.
- Hintz, H.F. (1969). Effect of coprophagy on digestion and mineral excretion in the guinea pig. *J Nutr* 99, 375-378.
- Hiraiwa-Hasegawa, M., et al. (1986). Aggression toward large carnivore by wild chimpanzees of Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Folia Primatol* 47(1), 8-13.
- Hirakawa, H. (2001). Coprophagy in leporids and other mammalian herbivores. *Mammal Rev* 31(1), 61-80.
- Hishimura, Y. (2000). Enhancement of food aversion by exposure to a poisoned conspecific in Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Jpn Psychol Res* 42(3), 183-187.
- Hishimura, Y. (2001). The effect of prior acquisition of food aversion on the poisoned-partner effect. *Jpn Psychol Res* 43(3), 162-166.
- Hladik, C.M. & Pasquet, P. (2002). The human adaptations to meat eating: a reappraisal. *Hum Evol* 17(3-4), 199-206.
- Hobbs, P.J., et al. (1999). Production and emission of odours and gases from ageing pig waste. *J Agric Eng Res* 72, 291-298.
- Hobson, R.P. (1932). Studies on the nutrition of blow-fly larvae: IV. The normal role of micro-organisms in larval growth. *J Exp Biol* 9, 366-377.
- Hodek, I. (2003). Role of water and moisture in diapauses development (A review). *Eur J Entomol* 100, 223-232.
- Hoefling, A., et al. (2009). When hunger finds no fault with moldy corn: Food deprivation reduces food-related disgust. *Emotion* 9(1), 50-58.

- Hoffman, E.M., et al. (2009). Characterization of the volatile organic compounds present in the headspace of decomposing human remains. *Forensic Sci Int* 186(1), 6-13.
- Hofmann, A.F. & Eckmann, L. (2006). How bile acids confer gut mucosal protection against bacteria. *PNAS* 103(12), 4333-4334.
- Hohmann, G., et al. (2010). Plant foods consumed by *Pan*: Exploring the variation of nutritional ecology across Africa. *Am J Phys Anthropol* 141(3), 476-485.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1978). The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behav Ecol Sociobiol* 3(1), 19-60.
- Holt, P.G. & Jones, C.A. (2000). The development of the immune system during pregnancy and early life. *Allergy* 55(8), 688-697.
- Holt, S. (1981). Observations on the relation between alcohol absorption and the rate of gastric emptying. *Can Med Assoc J* 124(3), 267-277.
- Honjo, S., et al. (1989). Obsessive-compulsive symptoms in childhood and adolescence. *Acta Psychiatrica Scand* 80, 83-91.
- Hooper, L.V. & Gordon, J.I. (2001). Commensal host-bacterial relationships in the gut. *Science* 292, 1115-1118.
- Hooper, L.V., et al. (2002). How host-microbial interactions shape the nutrient environment of the mammalian intestine. *Annu Rev Nutr* 22, 283-307.
- Hopkins, M.J. & Macfarlane, G.T. (2002). Changes in predominant bacterial populations in human faeces with age and with *Clostridium difficile* infection. *J Med Microbiol* 51, 448-454.
- Hopkins, M.J., et al. (2001). Age and disease related changes in intestinal bacterial populations assessed by cell culture, 16S rRNA abundance, and community cellular fatty acid profiles. *Gut* 48, 198-205.
- Horgan, F.G. & Berrow, S.D. (2004). Hooded crow foraging from dung pats: Implications for the structure of dung beetle assemblages. *Biol Environ Proc R Ir Acad* 104(2), 119-124.
- Horn, C.C., et al. (2013). Why can't rodents vomit? A comparative, behavioral, anatomical, and physiological study. *PLoS ONE* 8(4), e60537.
- Hörnigke, H. (1981). Utilization of caecal digesta by caecotrophy (soft faeces ingestion) in the rabbit. *Livest Prod Sci* 8, 361-366.
- Hornocker, M.G. & Hash, H.S. (1981). Ecology of the wolverine in Northwestern Montana. *Can J Zool* 59, 1286-1301.
- House, P.K., et al. (2011). Predator cat odors activate sexual arousal pathways in brains of *Toxoplasma gondii* infected rats. *PLoS ONE* 6(8), e23277.
- Houston, D.C. & Cooper, J.E. (1975). The digestive tract of the whiteback griffon vulture and its role in disease transmission among wild ungulates. *J Wildl Dis* 11, 306-313.
- Houston, D.C., et al. (2001). Soil consumption by elephants might help to minimize the toxic effects of plant secondary compounds in forest browse. *Mammal Rev* 31(3), 249-254.
- Howard, M.E., et al. (2002). Efficacy of feces as an attractant for mammalian carnivores. *Southwest Nat* 47(3), 348-352.
- Hu, D-L., et al. (2007). Staphylococcal enterotoxin induces emesis through increasing serotonin release in intestine and it is downregulated by cannabinoid receptor 1. *Cell Microbiol* 9(9), 2267-2277.
- Hubalek, Z. & Halouzka, J. (1991). Persistence of *Clostridium botulinum* type C toxin in blow fly (Calliphoridae) larvae as a possible cause of avian botulism in spring. *J Wildl Dis* 27(1), 81-85.
- Hube, B., et al. (2000). Secreted lipases of *Candida albicans*: cloning, characterization and expression analysis of a new gene family with at least ten members. *Arch Microbiol* 174(5), 362-374.
- Hublin, J.J. (2009). The origin of Neanderthals. *PNAS* 106(38), 16022-16027.
- Hudson, P.J., et al. (1992). Do parasites make prey vulnerable to predation? Red grouse and parasites. *J Anim Ecol* 61(3), 681-692.
- Huffman, M.A. (2001). Self-medicative behavior in the African great apes: An evolutionary perspective into the origins of human traditional medicine. *BioScience* 51, 651-661.
- Huffman, O.F., et al. (2006). Relocation of the 1936 Mojokerto skull discovery site near Perning, East Java. *J Hum Evol* 50(4), 431-451.
- Hughes, R., et al. (2001). Dose-dependent effect of dietary meat on endogenous colonic N-nitrosation. *Carcinogenesis* 22(1), 199-202.
- Hume, I.D., et al. (1984). Physiological mechanisms of foliage digestion in the greater glider and ringtail possum (marsupialia: pseudocheiridae). Smith, A.P. & Hume, I.D. Eds. *Possums and Gliders*. (Australian Mammal Society).
- Husband, S., et al. (2008, update Fogarty, D.). Environmental Enrichment. www.brookfieldzoo.org/.
- Huser, H.-J. & Webb, C.M. (1967). Variation of the fine structure in granulocytes of great apes. *Cell Mol Life Sci* 23(8), 669-670.
- Husseman, J.S., et al. (2003). Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. *Oikos* 101(3), 591-601.
- Ikeda, H., et al. (2008). Evolutionary relationships among food habit, loss of flight, and reproductive traits: Life-history evolution in the Silphinae (Coleoptera: Silphidae). *Evolution* 62(8), 2065-2079.

- Illum Sørensen, L., et al. (2009). Trampling and spatial heterogeneity explain decomposer abundances in a sub-arctic grassland subjected to simulated reindeer grazing. *Ecosystems* 12(5), 830-842.
- Inagaki, T., et al. (2006). Regulation of antibacterial defense in the small intestine by the nuclear bile acid receptor. *PNAS* 103(10), 3920-3925.
- Irwin, M.T., et al. (2004). Lemur latrines: Observations of latrine behavior in wild primates and possible ecological significance. *J Mamm* 85(3), 420-427.
- Isbell, L.A. & Young, T.P. (1996). The evolution of bipedalism in hominids and reduces group size in chimpanzees: alternative responses to decreasing resource availability. *J Hum Evol* 30(5), 389-397.
- Izard, C.E., et al. (1995). The ontogeny and significance of infants' facial expressions in the first 9 months of life. *Dev Psychol* 31(6), 997-1013.
- Izawa, K. (1970). Unit groups of chimpanzees and their nomadism in the savanna woodland. *Primates* 11(1), 1-45.
- Jablonski, N.G. (2010). The naked truth. *Sci Am* 302(2), 28-35.
- James III, R.N. (2010). The origin of spaces: Understanding residential satisfaction from ape nests, human cultures and the hierarchy of natural housing functions. *Housing Theory Soc* 27(4), 279-295.
- Jansen, J. (2009). 'Culinair' schraapgedrag van katten bij de voerbak. /www.jjsupport.nl/.
- Janzen, D.H. (1976). The depression of reptile biomass by large herbivores. *Am Nat* 110(973), 371-380.
- Janzen, D.H. (1977). Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *Am Nat* 111(980), 691-713.
- Jilge, B. & Meyer, H. (1975). Coprophagy dependent changes of anaerobic bacterial flora in stomach and small intestine of rabbit. *Z Versuchstierkunde* 17(5-6), 308-314.
- Jiménez-Arena, J.M., et al. (2011). The oldest handaxes in Europe: fact or artefact? *J Archaeol Sci* 38(12), 3340-3349.
- Jones, C. & Jackson, D. (2009). A first record of latrine use by European hedgehogs *Erinaceus europaeus* (Linnaeus, 1758). *Mammalia* 73(2), 145-147.
- Joordens, J.C.A. (2011). *The power of place: hominin evolution and dispersal driven by climate change*. (Vrije Universiteit Amsterdam).
- Jordan, N.R., et al. (2007). Latrine distribution and patterns of use by wild meerkats: implications for territory and mate defence. *Anim Behav* 73, 613-622.
- Jurisch, C. & Geidezis, L. (1997). Minimum passage rates through the digestive tract of otters *Lutra lutra* Linné, 1758 (Mustelidae). *Mammalia* 61, 123-126.
- Kaifu, Y., et al. (2005). Taxonomic affinities and evolutionary history of the early Pleistocene hominids of Java: Dentognathic evidence. *Am J Phys Anthropol*, 128(4), 709-726.
- Kajiura, H., Cowart, B.J. & Beauchamp, G.K. (1992). Early development change in bitter taste responses in human infants. *Dev Psychol* 25(5), 375-386.
- Kalish, C.W. (1996). Preschoolers' understanding of germs as invisible mechanisms. *Cogn Dev* 11(1), 83-106.
- Kamoto, T., et al. (1993). Mechanisms of cisplatin- and m-chlorophenylbiguinide-induced emesis in ferrets. *Eur J Pharmacol* 238(2-3), 369-376.
- Kaplan, H.S., et al. (2000). A theory of human life history evolution: diet, intelligence and longevity. *Evol Anthropol* 9(4), 156-185.
- Kappelman, J., et al. (2008). First *Homo erectus* from Turkey and implications for migrations into temperate Eurasia. *Am J Phys Anthropol* 135(1), 110-116.
- Karanth, K.U. & Sunquist, M.E. (1995). Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forests. *J Anim Ecol* 64(4), 439-450.
- Kararli, T.T. (1995). Comparison of the gastrointestinal anatomy, physiology, and biochemistry of humans and commonly used laboratory animals. *Biopharm Drug Dispos* 16, 351-380.
- Karasov, W.H. & Del Rio, C.M. (2007). *Physiological Ecology: How animals process energy, nutrients, and toxins*. (Princeton University Press).
- Karasov, W.H. & Diamond, J.M. (1988). Interplay between physiology and ecology in digestion: Intestinal nutrient transporters vary within and between species according to diet. *BioScience* 38(9), 602-611.
- Kau, A.L., et al. (2011). Human nutrition, the gut microbiome and the immune system. *Nature* 474(7351), 327-336.
- Kaya, H.K., et al. (1979). Influence of the nematode, *Heterotylenchus autumnalis*, on the behavior of face fly, *Musca autumnalis*. *Environ Entomol* 8(3), 537-540(4).
- Keiser, P.B. & Nutman, T.B. (2004). *Strongyloides stercoralis* in the immunocompromised population. *Clin Microbiol* 17(1), 208-217.
- Kelsall, B.L. & Leon, F. (2005). Involvement of intestinal dendritic cells in oral tolerance, immunity to pathogens, and inflammatory bowel disease. *Immunol Rev* 206(1), 132-148.
- Kemme, P.A., et al. (1997). Factors affecting phosphorus and calcium digestibility in diets for growing-finishing pigs. *J Anim Sci* 75(8), 2129-2146.
- Kempf, C., et al. (2010). Virusnachweis in Kotproben und klinische sowie labordiagnostische Befunde von Hunden mit akutem haemorrhgischem Durchfall. *Tierärztl Prax Kleintiere* 38, 79-86.

- Kessel, A. en Brent, L. (2001). The rehabilitation of captive baboons. *J Med Primatol*, 30(2), 71–80.
- Kessler, H., et al. (1982). Hepatitis A and B at the London Zoo. *J Infect* 4, 63-67.
- Kibii, J.M., et al. (2011). A partial pelvis of *Australopithecus sediba*. *Science* 333(6048), 1407-1411.
- Kidder, J.H. & Durband, A.C. (2004). A re-evaluation of the metric diversity within *Homo erectus*. *J Hum Evol* 46(3), 297-313.
- Kimbel, W.H., et al. (1997). Systematic assessment of a maxilla of *Homo* from Hadar, Ethiopia. *Am J Phys Anthropol* 103(2), 235-262.
- Kimura, Y. (2002). Examining time trends in the Oldowan technology at Beds I and II, Olduvai Gorge. *J Hum Evol* 43(3), 291-321.
- Kingston, J.D. & Harrison, T. (2007). Isotopic dietary reconstructions of Pliocene herbivores at Laetoli: Implications for early hominin paleoecology. *Palaeoogeogr. Palaeoclimatol, Paleoecol* 243(3-4), 272-306.
- Kirk, C.A., et al. (2000). Normal cats. Hand, M.S., et al. Eds. *Small Animal Clin Nutr 4th Ed.* (Walsworth).
- Kišidayová, S., et al. (2009). Effect of high- and low-fiber diets on fecal fermentation and fecal microbial populations of captive chimpanzees. *Am J Primatol* 71, 548-557.
- Kivell, T.C., et al. (2011). *Australopithecus sediba* hand demonstrates mosaic evolution of locomotor and manipulative abilities. *Science* 333(6048), 1411-1417.
- Knopff, K.H., et al. (2010). Scavenging makes cougars susceptible to snaring at wolf bait stations. *J Wildl Manage* 74(4), 644-653.
- Knott, C.D. (1998). Changes in orangutan caloric intake, energy balance, and ketones in response to fluctuating fruit availability. *Int J Primatol* 19(6), 1061-1079.
- Knudsen, L.G., et al. (2008). The fear of awful smell: risk perceptions among farmers in Vietnam using wastewater and human excreta in agriculture. *Southeast Asian J Trop Med Public Health* 39(2), 341-352.
- Kobayakawa, K., et al. (2007). Innate versus learned odour processing in the mouse olfactory bulb. *Nature* 450(7169), 503-508.
- Koch, C. (2011). Fatal attraction. *Sci Am Mind* 22(2), 16-17.
- Kocijan, I., et al. (2009). Microflora and internal parasites of the digestive tract of Eurasian griffon vultures (*Gyps fulvus*) in Croatia. *Eur J Wildlife Res* 55(1), 71-74.
- Koffka, K. & Ogden, R.M. (1924). *The growth of the mind.* (London: Routledge)
- Koganezawa, et al. (2010). The shaping of male courtship posture by lateralized gustatory inputs to male-specific interneurons. *Curr. Biol.* 20, 1-8.
- Kohari, D., et al. (2009). Does the maternal grooming of cattle clean bacteria from the coat of calves? *Behav Processes* 80(2), 202-204.
- Koivunen, V., et al. (1996). Prey choice of tengmalm's owls (*Aegolius funereus funereus*): preference for substandard individuals? *Can J Zool* 74(5), 816-823.
- Kopanic Jr., R.J. & Holbrook, G.L. (2001). An adaptive benefit of facultative coprophagy in the German cockroach *Blattella germanica*. *Ecol Entomol* 26(2), 154-162.
- Korhonen, L.K. & Martikainen, P.J. (1991). Survival of *Escherichia coli* and *Campylobacter jejuni* in untreated and filtered lake water. *J Appl Bacteriol* 71(4), 379-382.
- Kotrschal, A., et al. (2013). Artificial selection on relative brain size in the guppy reveals costs and benefits of evolving a larger brain. *Curr Biol* 23(2), 168-171.
- Kranz, K.R. (1982). A note on the structure of tail hairs from a pygmy hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*). *Zoo Biol* 1(3), 237-241.
- Krause, J., et al. (2007). The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with neandertals. *Curr Biol* 17(21), 1908-1912.
- Krause, J., et al. (2010). The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature* 464(7290), 894-897.
- Kreder, C.A. (1998). Persistence of PCR-detectable *Bacteroides distasonis* from human feces in river water. *Appl Environ Microbiol* 64(10), 4103-4105.
- Krell, F.-T., et al. (2003). The beetle fauna of hyaena latrines: coprocenoses consisting of necrophagous beetle (Coleoptera Trogidae Scarabaeidae). *Trop Zool* 16(2), 145-152.
- Krief, S., et al. (2004). On the possible adaptive value of coprophagy in free-ranging chimpanzees. *Primates* 45(2), 141-145.
- Krishnamani, R. & Mahaney, W.C. (2000). Geophagy among primates; adaptive significance and ecological consequences. *Anim Behav* 59, 899-915.
- Krusemark, E.A. & Li, W. (2011). Do all threats work the same way? Divergent effects of fear and disgust on sensory perception and attention. *J Neurosci* 31(9), 3429-3434.
- Kruuk, H. (1976). Feeding and social behaviour of the striped hyaena (*Hyaena vulgaris* Desmarest). *Afr J Ecol* 14(2), 91-111.
- Kuan, K-L. & Colwill, R.M. (1997). Demonstration of a socially transmitted taste aversion in the rat. *Psychon Bull Rev* 4(3), 374-377.

- Kumagai, S. & Aibara, K. (1982). Intestinal absorption and secretion of ochratoxin A in the rat. *Toxicol Appl Pharmacol* 64(1), 94-102.
- Kunkel, E.J., et al. (2000). Lymphocyte CC chemokine receptor 9 and epithelial thymus-expressed chemokine (TECK) expression distinguish the small intestine immune compartment: Epithelial expression of tissue-specific chemokines as an organizing principle in regional immunity. *J Exp Med* 192(5), 761-768.
- Kuzawa, C.W. (1998). Adipose tissue in human infancy and childhood: An evolutionary perspective. *Yearbook Phys Anthropol* 41, 177-209.
- Lacaille, et al. (2007). An inhibitory sex pheromone tastes bitter for *Drosophila* males. *PLoS one* 8(e661).
- Lafferty, K.D., et al. (2006). Parasites dominate food web links. *PNAS* 103(30), 11211-11216.
- Lambert, J.E. (1998). Primate digestion: Interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. *Evol Anthropol*, 7(1), 8-20.
- Lamoot, I., et al. (2004). Eliminative behaviour of free-ranging horses: do they show latrine behaviour or do they defecate where they graze. *Appl Anim Behav* 86, 105-121.
- Landeck, G. (2010). Further evidence of a Lower Pleistocene arrival of early humans in Northern Europe – The Untermassfeld Site (Germany). *Coll Antropol* 34(4), 1229-1238.
- Lang, I.M. (1999). Noxious stimulation of emesis. *Dig Dis Sci* 44(8), 58S-63S.
- Largo, R.H. & Stutzle, W. (1977). Longitudinal study of bowel and bladder control by day and at night in the first six years of life. I: Epidemiology and interrelations between bowel and bladder control. *Dev Med Child Neurol* 19, 598-606.
- Largo, R.H., et al. (1978). Development of intestinal and bladder control from birth until the 18th year of age. Longitudinal study. *Schweiz Med Wochenschr* 108, 155-160.
- Larick, R., et al. (2001). Early Pleistocene ⁴⁰Ar/³⁹AR ages for Bapang Formation hominins, Central Jawa, Indonesia. *PNAS* 98(9), 4866-4871.
- Larochelle, J., et al. (1982). Temperature regulation in the black vulture. *Can J Zool* 60(4), 491-494.
- Laurin, M., et al. (2011). The cecal appendix: One more immune component with a function disturbed by post-industrial culture. *Anat Rec* 294(4), 567-579.
- Le, P.D., et al. (2005). Odour from Anim Prod: its relation to diet. *Nutr Res Rev* 18(1), 3–30.
- Le, P.D., et al. (2009). Odour and ammonia emission from pig manure as affected by dietary crude protein level. *Livest Sci* 121(2-3), 267-274.
- Leakey, M.G., et al. (2001). New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature* 410(6827), 433-440.
- Leakey, M.G., et al. (2012). New fossils from Koobi Fora in northern Kenya confirm taxonomic diversity in early Homo. *Nature* 488(7410), 201-204.
- LeBuff, Jr., C. (1957). Observations on captive and wild North American crocodilians. *Herpetologica* 13(1), 25-28.
- Leckman, J.F., et al. (1997). Symptoms of obsessive-compulsive disorder. *Am J Psychiatry* 154(7), 911-917.
- LeDoux, J. (1996). *The emotional brain*. (Simon & Schuster Paperbacks).
- Lee, C.M. & Wall, R. (2006). Cow-dung colonization and decomposition following insect exclusion. *Bull Entomol Res* 96(3), 315-322.
- Lee, R.B. & Daly, R., Eds. (1999). *The Cambridge encyclopedia of hunters and gatherers*. (Cambridge University Press).
- Lee, R.J. & Cohen, N.A. (2016). Bitter taste bodyguards. *Sci Am* 314(2), 30-35.
- Lee-Thorp, J. (2011). The demise of “Nutcracker Man”. *PNAS* 108(23), 9319-9320.
- Lee-Thorp, J.A., et al. (2010). Stable isotopes in fossil hominin tooth enamel suggest a fundamental dietary shift in the Pliocene. *Philos Trans R Soci B Biol Sci* 365(1556), 3389-3396.
- Leggett, K. (2004). Coprophagy and unusual thermoregulatory behaviour in desert-dwelling elephants of north-western Namibia. *Pachyderm* 36, 113-114.
- Legrand-Defretin, V. (1994). Energy requirements of cats and dogs – what goes wrong? *Int J Obes Relat Metab Disord* 18(S1), 8-13.
- Leighton, M. (1993). Modeling dietary selectivity by bornean orangutans: Evidence for integration of multiple criteria in fruit selection. *Int J Primatol* 14(2), 259-313.
- Leonard, W.R. & Robertson, M.L. (1994). Evolutionary perspectives on human nutrition: The influence of brain and body size on diet and metabolism. *Am J Hum Biol* 6(1), 77–88.
- Leonard, W.R., et al. (2003). Metabolic correlates of hominid brain evolution *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 136(1), 5-15.
- Lepre, C.J. & Kent, D.V. (2010). New magnetostratigraphy for the Olduvai Subchron in the Koobi Fora Formation, north-west Kenya, with implications for early Homo. *Earth Planet Sci Lett* 290(3-4), 362-374.
- Lepre, C.J., et al. (2011). An earlier origin for the Acheulian. *Nature* 477, 82-85.
- Lerner, J.S., et al. (2007). Facial expressions of emotion reveal neuroendocrine and cardiovascular stress responses. *Biol Psychiatry* 61(2), 253-260.

- Leroy, S.A.G., et al. (2011). Vegetation context and climatic limits of the Early Pleistocene hominin dispersal in Europe. *Quater Sci Rev* 30(11-12), 1448-1463.
- Leser, T.D., et al. (2000). Changes in bacterial community structure in the colon of pigs fed different experimental diets and after infection with *Brachyspira hyodysenteriae*. *Appl Environ Microbiol* 66(8), 3290-3296.
- Lesourd, B.M. (1997). Nutrition and immunity in the elderly: modification of immune responses with nutritional treatments. *Am J Clin Nutr* 66(2), 478S-484S.
- Levenson, R.W. (1992). Autonomic nervous system differences among emotions. *Psychol Sci* 3, 23-27.
- Levine, S. & Saltzman, A. (1999). Effect of coprophagy on serum area and the weight of the gastrointestinal tract of fed or fasted rats. *Lab Anim* 33(3), 265-268.
- Lev-Yadun, S., et al. (2009). A sheep in wolf's clothing: do carrion and dung odours of flowers not only attract pollinators but also deter herbivores? *BioEssays* 31(1), 84-88.
- Lewis, M.E. & Werdelin, L. (2007). Patterns of change in the Plio-Pleistocene carnivores of Eastern Africa: Implications for hominin evolution. Bobe, R., et al. Eds. *Hominin Environments in the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence*. (Springer).
- Lewis, M.E. (1997). Carnivore paleoguilds of Africa: implications for hominid food procurement strategies. *J Hum Evol* 32(2-3), 257-288.
- Ley, R.E., et al. (2008a). Evolution of mammals and their gut microbes. *Science* 320(5883), 1647-1651.
- Ley, R.E., et al. (2008b). Worlds within worlds: evolution of the vertebrate gut microbiota. *Nature Rev Microbiol* 6(10), 776-788.
- Liberg, O. (1980). Spacing patterns in a population of rural free roaming domestic cats. *Oikos* 35, 336-349.
- Lieberman, D.E. & Bramble, D.M. (2007). The evolution of marathon running: Capabilities in humans. *Sports Med* 37(4-5), 288-290.
- Lieberman, D.E., et al. (1996). Homoplasy and early Homo: an analysis of the evolutionary relationships of *H. habilis sensu stricto* and *H. rudolfensis*. *J Hum Evol* 30(2), 97-120.
- Liggenstoffer, A.S., et al. (2010). Phylogenetic diversity and community structure of anaerobic fungi (phylum Neocallimastigomycota) in ruminant and non-ruminant herbivores. *ISME J* 4, 1225-1235.
- Lin, H.C., et al. (1997). Intestinal transit is more potently inhibited by fat in the distal (ileal brake) than in the proximal (jejunal brake) gut. *Dig Dis Sci* 42(1), 19-25.
- Lindfors, P., et al. (2007). Parasite species richness in carnivores: effects of host body mass, latitude, geographical range and population density. *J Global Ecol Biog* 16(4), 496-509.
- Linström, M., et al. (2001). Multiplex PCR assay for detection and identification of *Clostridium botulinum* types A, B, E, and F in food and fecal material. *Appl Environ Microbiol* 67(12), 5694-5699.
- Livingston, T.R., et al. (2005). Scat removal: a source of bias in feces-related studies. *Wildl Soc Bull* 33(1), 172-178.
- Loehle, C. (1995). Social barriers to pathogen transmission in wild animal populations. *Ecol* 76(2), 326-335.
- Logiudice, K. (2001). Latrine foraging strategies of two small mammals: Implications for the transmission of *Baylisascaris procyonis*. *Am Midland Nat* 146(2), 369-378.
- Lombardo, M.P. (2008). Access to mutualistic endosymbiotic microbes: an underappreciated benefit of group living. *Behav Ecol Sociobiol* 62(4), 479-497.
- Lordkipanidze, D., et al. (2007). Postcranial evidence from early Homo from Dmanisi, Georgia. *Nature* 449(7160), 305-310.
- Lorenzo, M.G. & Lazzari, C.R. (1996). The spatial pattern of defaecation in *Triatoma infestans* and the role of faeces as a chemical mark of the refuge. *J Insect Physiol* 42(9), 903-907.
- Lovejoy, C.O., et al. (2009a). Careful climbing in the Miocene: The forelimbs of *Ardipithecus ramidus* and humans are primitive. *Science* 326(5949), 70e1-70e8.
- Lovejoy, C.O., et al. (2009b). The great divides: *Ardipithecus ramidus* reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes. *Science* 326(5949), 100-106.
- Lozupone, C.A., et al. (2012). Diversity, stability and resilience of the human gut microbiota. *Nature* 489(7415), 220-230.
- Lucas, P.W., et al. (2008). Inferences regarding the diet of extinct hominins: structural and functional trends in dental and mandibular morphology within the hominin clade. *J Anat* 212(4), 486-500.
- Lukas, K.E., et al. (2003). Nest building in captive *Gorilla gorilla gorilla*. *Int J Primatol* 24(1), 103-124.
- Lundström, J.N. & Olsson, M.J. (2010). Functional neuronal processing of human body odors. *Vitam Horm* 83, 1-23.
- Lupo, K.D. (1998). Experimentally derived extraction rates for marrow: Implications for body part exploitation strategies of Plio-Pleistocene hominid scavengers. *J Archaeol Sci* 25(7), 657-675.
- Lussenhop, J., et al. (1980). Insect effects on bacteria and fungi in cattle dung. *Oikos* 34(1), 54-58.
- Luyt, C.J. & Lee-Thorp, J.A. (2003). Carbon isotope ratios of Sterkfontein fossils indicate a marked shift to open environments c. 1.7 Myr ago. *S Afr J Sci* 99(5-6), 271-273.
- Lycett, S.J. & Von Cramon-Taubadel, N. (2008). Acheulean variability and hominin dispersals: a model-bound approach. *J Archaeol Sci* 35(3), 553-562.
- MacDonald, D. Ed. (2001). *The encyclopedia of mammals*. (Facts on File).

- MacDonald, D.W. (1977). On food preference in the red fox. *Mammal Rev* 7(1), 7-23.
- MacDonald, D.W., et al. (1987). Social dynamics, nursing coalitions and infanticide among farm cats, *Felis catus*. *Adv Ethol Suppl* 28, 1-66.
- MacDonald, T.T. & Monteleone, G. (2005). Immunity, inflammation, and allergy in the gut. *Science* 307(5717), 1920-1925.
- Macfarlane, G.T. & Allison, C. (1986). Utilisation of protein by human gut bacteria. *FEMS Microbiol Lett* 38(1), 19-24.
- Macfarlane, G.T., et al. (1988). Contribution of the microflora to proteolysis in the human large intestine. *J Appl Microbiol* 64(1), 37-46.
- Macfarlane, S. & Macfarlane, G.T. (2003). Food and the large intestine. Fuller, R. & Perdígón, G. Eds. *Gut Flora, Nutrition, Immunity and Health*. (Blackwell Publishing).
- Macho, G.A. & Shimizu, D. (2010). Kinematic parameters inferred from enamel microstructure: new insights into the diet of *Australopithecus anamensis*. *J Hum Evol* 58(1), 23-32.
- Macho, G.A., et al. (2005). *Australopithecus anamensis*: A finite-element approach to studying the functional adaptations of extinct hominins. *Anat Rec A Discov Mol Cell Evol Biol* 283A(2), 310-318.
- Mackie, R.I., et al. (1999). Developmental *Microb Ecol* of the neonatal gastrointestinal tract. *Am J Clin Nutr* 69(5), 1035S-1045S.
- MacKinnon, J. (1974). The behavior and ecology of wild orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Anim Behav* 22(1), 3-74.
- Maclarnon, A.M., et al. (1986). Gastro-intestinal allometry in primates and other mammals including new species. Else, J.G. & Lee, P.C. Eds. *Primate Ecology and Conservation*. (Cambridge University Press).
- Mahaney, W.C., et al. (1995). Mountain gorilla geophagy: A possible seasonal behavior for dealing with the effects of dietary changes. *Int J Primatol* 16(3), 475-488.
- Makita, T., et al. (1989). Splanchnology, body and organ weights, and the length of intestine of 5 troops of baboon. *Yamaguchi J Vet Med* 16, 71-86.
- Maksymowych, A.B., et al. (1999). Pure botulinum neurotoxin is absorbed from the stomach and small intestine and produces peripheral neuromuscular blockade. *Infect Immun* 67(9), 4708-4712.
- Mann, N. (2000). Dietary lean red meat and human evolution. *Eur J Nutr* 39(2), 71-79.
- Manzi, G. (2011). Before the emergence of *Homo sapiens*: Overview on the Early-to-Middle Pleistocene Fossil record (with a proposal about *Homo heidelbergensis* at the subspecific level). *Int J Evol Biol* 2011, ID582678.
- Manzi, G., et al. (2003). The one-million-year-old *Homo* cranium from Bouri (Ethiopia): a reconsideration of its *H. erectus* affinities. *J Hum Evol* 44(6), 731-736.
- Marchenko, M.I. (2001). Medicolegal relevance of cadaver entomofauna for the determination of the time of death. *Forensic Sci Int* 120(1-2), 89-109.
- Mardan, M. & Kevan, P. (1989). Honeybees and 'yellow rain'. *Nature* 341, 191.
- Marean, C.W. (1998). A critique of the evidence for scavenging by Neandertals and early modern humans: new data from Kobeh Cave (Zagros Mountains, Iran) and Die Kelders Cave 1 Layer 10 (South Africa). *J Hum Evol* 35(2), 111-136.
- Marean, C.W. (2010). When the sea saved humanity. *Sci Am* 303(2), 40-47.
- Mares, M.A. (1971). Coprophagy in the Texas Tortoise, *Gopherus berlandieri*. *Texas J Sci* 23(2), 300-301.
- Marinier, S.L. & Alexander, A.J. (1995). Coprophagy as an avenue for foals of the domestic horse to learn food preferences from their dams. *J Theor Biol* 173(2), 121-124.
- Marisa, H. (2008). Biocontrol of flesh fly and blow fly; attracting of *Sarcophaga carnaria* and *Lucilia caesar* by the smell of fried salted and dried fish. *JPS* 11(2), 535-538.
- Markham, R.J. (1990). Breeding orangutans at Perth Zoo: twenty years of appropriate husbandry. *Zoo Biol* 9, 171-182.
- Marlowe, F.W. (2005). Hunter-gatherers and human evolution. *Evol Anthropol* 14(2), 54-67.
- Martin, R.D., et al. (1985). Gastrointestinal allometry in primates and other mammals. Jungers, W.L. Ed. *Size and Scaling in Primate Biology*. (Plenum Press).
- Martínez-Navarro, B., et al. (1997). Fuente Nueva-3 (Orce, Granada, Spain) and the first human occupation of Europe. *J Hum Evol* 33(5), 611-620.
- Martinsen, T.C., et al. (2005). Gastric juice: A barrier against infectious diseases. *Basic Clin Pharmacol Toxicol* 96(2), 94-102.
- Masini, C.V., et al. (2010). Accessory and main olfactory systems influences on predator odor-induced behavioral and endocrine stress responses in rats. *Behav Brain Res* 207(1), 70-77.
- Mason, J.R. & Clark, L. (1996). Avoidance of cabbage fields by snow geese. *Wilson Bull* 108(2), 369-371.
- Mason, J.R. (1998). Mammal repellents: Options and considerations for development. *VPC18*.
- Mason, V.C. (1984). Metabolism of nitrogenous compounds in the large gut. *Proc Nutr Soc* 43(1), 45-53.
- Mata, L.J., et al. (1972). Gastrointestinal flora of children with protein-calorie malnutrition. *Am J Clin Nutr* 25, 1118-1126.
- Maynard, C.L., et al. (2012). Reciprocal interactions of the intestinal microbiota and immune system. *Nature* 489(7415), 231-241.

- McBrayer, J.F. (1973). Exploitation of deciduous litter by *Apheloria Montana* (Diplopoda: Eurydesmidae). *Pedobiologia* 13, 90-98.
- McBrearty, S. & Brooks, A.S. (2000). The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. *J Hum Evol* 39(5), 453-463.
- McCord, C.M. (1974). Selection of Winter Habitat by Bobcats (*Lynx rufus*) on the Quabbin Reservation, Massachusetts *J Mamm* 55(2), 428-437.
- McDade, T.W. & Worthman, C.M. (1999). Evolutionary process and the ecology of human immune function. *Am J Hum Biol* 11, 705-717.
- McDougall, I., et al. (2005). Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia. *Nature* 433(7027), 733-736.
- McEvoy, J., et al. (2008). Know thy enemy: Behavioural response of a native mammal (*Rattus lutreolus velutinus*) to predators of different coexistence histories. *Austral Ecol* 33(7), 922-931.
- McFall-Ngai, M. (2007). Adaptive immunity: care for the community. *Nature* 445, 153.
- McGowan, K.J. (1995). A test of whether economy or nutrition determines fecal sac ingestion in nesting corvids. *Condor* 97, 50-56.
- McGregor, I.S., et al. (2000). Not all 'predator odours' are equal: cat odour but not 2,4,5-trimethylthiazoline (TMT; fox odour) elicits specific defensive behaviours in rats. *Behav Brain Res* 129(1-2), 1-16.
- McGregor, I.S., et al. (2004). Neural correlates of cat odor-induced anxiety in rats: Region-specific effects of the benzodiazepine midazolam. *J Neurosci* 24(17), 4134-4144.
- McHenry, H.M. & Berger, L.R. (1998). Body proportions of *Australopithecus afarensis* and *A. africanus* and the origin of the genus *Homo*. *J Hum Evol* 35(1), 1-22.
- McHenry, H.M. & Katherine, C. (2000). Australopithecus to homo: Transformations in body and mind. *Annu Rev Anthropol* 29, 125-146.
- McKay, J.E., et al. (2009). Fecal-sac ingestion by spotted towhees. *Condor* 111(3), 503-510.
- McMahan, E.A. (1982). Bait-and-capture strategy of a termite-eating assassin bug. *Insectes Soc* 29(2), 346-351.
- McNaughton, S.J., et al. (1988). Large animals and process dynamics in African ecosystems. *Bioscience* 38(11), 794-800.
- McNeil, N.L. (1988). Nutritional implications of human and mammalian large intestinal function. *World Rev Nutr Dietetic* 56, 1-42.
- McPherron, S.P., et al. (2010). Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3,39 million years ago at Dikika, Ethiopia. *Nature* 466, 857-860.
- Mech, L.D., et al. (2001). Winter severity and wolf predation on a formerly wolf-free elk herd. *J Wildl Manage* 65(4), 998-1003
- Medica, D.L., et al. (1996). Grazing behavior of horses on pasture: predisposition to strongylid infection? *J Eq Vet Sci* 16(10), 421-426.
- Medler, M.J. (2011). Speculations about the effects of fire and lava flows on human evolution. *Fire Ecol* 7(1), 13-23.
- Meehan, E.P., et al. (2005). Bear predation on pacific salmon facilitates colonization of carcasses by fly maggots. *Am Midland Nat* 153(1), 142-151.
- Melchior, M.A. & Leslie, C.A. (1985). Effectiveness of predator fecal odors as black-tailed deer repellents. *J Wildl Manage* 49(2), 358-362.
- Mellars, P. (2006). Why did modern human populations disperse from Africa ca. 60,000 years ago? A new model. *PNAS* 103(25), 9381-9386.
- Menzies, L., et al. (2008). Integrating evidence from neuroimaging and neuropsychological studies of obsessive-compulsive disorder: The orbitofronto-striatal model revisited. *Neurosci Biobehav Rev* 32(3), 525-549.
- Messinger, D.S., et al. (1997). A dynamic systems approach to infant facial action. Russell, J.A. & Fernandez-Dols, J.M., Eds. *The Psychology of Facial Expression*. (Cambridge University Press).
- Meyer, M., et al. (2012). A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. *Science* (Epub, ahead of print).
- Michener, C.D. (1974). *The social behaviour of the bees*. (Belknap).
- Miller W.I. (1997). *The anatomy of disgust*. (Harvard University Press).
- Miller, A. (1954) Dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) and other insects in relation to human feces in a hookworm area of Southern Georgia. *Am J Trop Med Hyg* 3(2), 372-389.
- Miller, L.A., et al. (2005). Neural underpinnings of fear and its modulation: Implications for anxiety disorders. *J Neuropsychiatry Clin Neurosci* 17(1), 1-6.
- Milton, (1986). Features of digestive physiology in primates. *News Physiol Sci* 1, 76-79.
- Milton, K. & Demment, M.W. (1988). Digestion and passage kinetics of chimpanzees fed high and low fiber diets and comparison with human data. *J Nutr* 118, 1082-1088.
- Milton, K. (1984). The role of food-processing factors in primate food choice. Rodman, P. & Cant, J. Eds. *Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates*. (Columbia University Press).

- Milton, K. (1987). Primate diets and gut morphology: Implications for hominid evolution. Harris, M. & Ross, E.B. Eds. *Food and evolution: Toward a theory of human food habits*. (Temple University Press).
- Milton, K. (1999a). A hypothesis to explain the role of meat-eating in human evolution. *Evol Anthropol* 8, 11-21.
- Milton, K. (1999b). Nutritional characteristics of wild primate foods: Do the diets of our closest living relatives have lessons for us? *Nutrition* 15(6), 488-498.
- Milton, K. (2000). Hunter-gatherer diets – a different perspective. *Am J Clin Nutr* 71(3), 665-667.
- Min, B.R. & Hart, S.P. (2003). Tannins for suppression of internal parasites. *J Anim Sci* 81(14 suppl2), E102-E109.
- Mithen, (1996). *The prehistory of the mind*. (Thames and Hudson).
- Mitsuoka, T., et al. (1987). Effect of fructo-oligosaccharides on intestinal microflora. *Nahrung* 31(5-6), 427-436.
- Moe, S.R., et al. (1999). Reindeer (*Rangifer tarandus*) response to feces and urine from sheep (*Ovis aries*) and reindeer. *Rangifer* 19(2), 55-60.
- Molsher, R., et al. (1999) Feeding ecology and population dynamics of the feral cat (*Felis catus*) in relation to the availability of prey in central-eastern New South Wales. *Wildl Res* 26(5), 593-607.
- Monahan, C.M. (1996). New zooarcheological data from Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania: implications for hominid behavior in the early Pleistocene. *J Hum Evol* 31(2), 93-128.
- Monclús, R., et al. (2009). Red foxes (*Vulpes vulpes*) use rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) scent marks as territorial marking sites. *J Ethol* 27, 153-156.
- Moon, S.J., et al. (2009). A *Drosophila* gustatory receptor essential for aversive taste and inhibiting male-to-male courtship. *Curr Biol* 19(19), 1623-1627.
- Moore, M.W., et al. (2009). Continuities in stone flaking technology at Liang Bua, Flores, Indonesia. *J Hum Evol* 57(5), 503-526.
- Moreau, J.M., et al. (2001). Phospholipase A₂ in rabbit tears: A host defense against *Staphylococcus aureus*. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 42(10), 2347-2354.
- Morgan, T.B. (1964). Coprophagy and vitamin B12 in the rat. *Br J Nutr* 18(1), 585-602.
- Morley, M.W., et al. (2016). Initial micromorphological results from Liang Bua, Flores (Indonesia): site formation processes and hominin activities at the type locality of *Homo floresiensis*. *J Archaeol Sc*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jas.2016.06.004>.
- Morotomi, M., et al. (1997). Effects of a high-fat diet on azoxymethane-induced aberrant crypt foci and fecal biochemistry and microbial activity in rats. *Nutr Cancer* 27(1), 84-91.
- Morris, J.G. (1985). Nutritional and metabolic responses to arginine deficiency in carnivores. *J Nutr* 115(4), 524-531.
- Morrogh-Bernard, H.C. (2008a). Fur-rubbing as a form of self-medication in *Pongo pygmaeus*. *Int J Primatol* 29(4), 1059–1064.
- Morrogh-Bernard, H.C., et al. (2008b). Orangutan activity budgets and diet: A comparison between species populations and habitats. Wich, S.A., et al. Eds. *Orangutans: Geographic Variation in Behavioral Ecology and Conservation* (Oxford University Press).
- Morton, M.L. (1977). Fecal sac ingestion in the mountain white-crowned sparrow. *Condor* 81, 72-77.
- Morwood, M.J., et al. (2005). Further evidence for small-bodied hominins from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 437(7061), 1012-1017.
- Mounier, A., et al. (2011). The stem species of our species: A place for the archaic human cranium from Ceprano, Italy. *PLoS ONE* 6(4), e18821.
- Mountfort, D.O., et al. (2002). Hindgut fermentation in three species of marine herbivorous fish. *Appl Environ Microbiol* 68(3), 1374-1380.
- Moyà-Solà, S., et al. (2008). Taxonomic attribution of the Olduvai hominid 7 manual remains and the functional interpretation of hand morphology in robust australopithecines. *Folia Primatol* 79(4), 215-150.
- Mrsny, R.J. (1992). The colon as a site for drug delivery. *J Control Release* 22(1), 15-34.
- Müller-Schwarze, D. (1972). Responses of young black-tailed deer to predator odors. *J Mamm* 53(2), 393-394.
- Mul, I.F., et al. (2007). Intestinal parasites of free-ranging, semicaptive, and captive *Pongo abelii* in Sumatra, Indonesia. *Int J Primatol* 28(2), 407-420.
- Muller, M.N., et al. (1995). A note on scavenging by wild chimpanzees. *Folia Primatol* 65(1), 43-47.
- Müller, S., et al. (2003). Chromosomal phylogeny and evolution of gibbons (Hylobatidae). *Hum Genet* 113(6), 493-501.
- Mundy, P.J. (1975). Hatching and rearing of two chicks by the hooded vulture. *Ostrich* 46(1), 45-50.
- Munson, L. & Montali, R.J. (1990). Pathology and diseases of great apes at the National Zoological Park. *Zoo Biol* 9, 99-105.
- Muttoni, G., et al. (2010). Human migration into Europe during the late Early Pleistocene climate transition. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol, Paleoecol* 269(1-2), 79-93.
- Myers, E.A. & Rinaman, L. (2005). Trimethylthiazoline supports conditioned flavor avoidance and activates viscerosensory, hypothalamic, and limbic circuits in rats. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 288(6), R1716-R1726.
- Nahrung, H. & Marohasy, J. (1997). Maternal frass is necessary for embryonic development in *Weiseana barkeri* Jacoby (Coleoptera: Chrysomelidae). *Austr Journal Entomol* 36, 95-96.

- Nahrung, H.F. & Merritt, D.J. (1999). Moisture is required for the termination of egg diapauses in the chrysomelid beetle, *Homichloda barkeri*. *Entomol Exp Appl* 93(2), 201-207.
- Nalepa, C.A., et al. (2001). Detritivory, coprophagy and the evolution of digestive mutualisms in Dictyoptera. *Insectes Soc* 48(3), 194-201.
- Narasimha Rao, D., et al. (1998). Meat microbiology and spoilage in tropical countries. Davies, A. & Board, R. Eds. *The Microbiology of Meat and Poultry*. (Thomas Science).
- Nash, L.T., et al. (1999). Variables influencing the origins of diverse abnormal behaviors in a large sample of captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am J Primatol* 48(1), 15-29.
- Neale, R.J. (1982). Coprophagy in iron-deficient rats. *Lab Anim* 16(2), 204-207.
- Neale, R.J. (1984). Coprophagy in iron-deficient rats: II. 2 novel methods of prevention. *Lab Anim* 18(2), 119-124.
- Negro, J.J., et al. (2002). An unusual source of essential carotenoids. *Nature* 416(6883), 807.
- Nelson, D.A. & Nunneley, S.A. (1998). Brain temperature and limits on transcranial cooling in humans: quantitative modeling results. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 78(4), 353-359.
- Nelson, R.J. (2004). Seasonal immune function and sickness responses. *Trends Immunol* 25(4), 187-192.
- Neubauer, S., et al. (2004). Three-dimensional digital imaging of the partial *Australopithecus africanus* endocranium MLD 37/38. *Can Assoc Radiol J* 55(4), 271-278.
- Nevins, M.P. & Grant, D.W. (1971). Bioconcentration and biotransfer of aflatoxin. *Bull Environ Contam Toxicol* 6(6), 552-558.
- Newton-Fisher, N.E. (2003). The home range of the Sonso community of chimpanzees from the Budongo Forest, Uganda. *Afr J Ecol* 41(2), 150-156.
- Nguyen, T.M., et al. (2005). Effect of foliages containing condensed tannins and on gastrointestinal parasites. *Anim Feed Sci Technol* 121(1-2), 77-87.
- Nicholson, M.J., et al. (2010). Diversity of anaerobic gut fungal populations analyzed using ribosomal ITS1 sequences in faeces of wild and domesticated herbivores. *Anaerobe* 16(2), 66-73.
- Nieuw Amerongen, A.V. & Veerman, E.C.I. (2002). Saliva – the defender of the oral cavity. *Oral Dis* 8(1), 12-22.
- Nisbet, I.C.T. (1983). Defecation behavior of territorial and nonterritorial common terns (*Sterna hirundo*). *Auk* 100(4), 1001-1002.
- Nishimura, K. & Isodo, Y. (2004). Evolution of cannibalism: referring to costs of cannibalism. *J Theor Biol* 226(3), 293-302.
- Noirot, C. (1970). The nests of termites. Krishna, K. & Weesner, F.M. Eds. *Biology of Termites*. (Academic).
- Nolte, D.L., et al. (1994). Why are predator urines aversive to prey? *J Chem Ecol* 20(7), 1505-1515.
- Nomade, S., et al. (2011). First ⁴⁰Ar/³⁰Ar age of the Ceprano man (central Italy). *Quater Geochronol* 6(5), 453-457.
- Nunn, C.L. (2002). A comparative study of leukocyte counts and disease risks in primates. *Evolution* 56(1), 177-190.
- Nunn, C.L. (2012). Primate disease ecology in comparative and theoretical perspective. *Am J Primatol* 74(6), 497-509.
- Nunn, C.L., et al. (2000). Promiscuity and the primate immune system. *Science* 290(5494), 1168-1170.
- Nyakundi, W.O. & Mwangi, W. (2011). Isolation and characterization of pathogenic bacteria and fungi from *Leptoptilos crumeniferus* (marabou stork) droppings. *J Appl Technol Environ Sanit* 1(1), 93-106.
- O'Connell, J.F., et al. (1988). Hazda scavenging: Implications for Plio/Pleistocene hominid subsistence. *Curr Anthropol* 29(2), 356-363.
- O'Connell, J.F., et al. (2002). Male strategies and Plio-Pleistocene archaeology. *J Hum Evol* 43(6), 831-872.
- O'Leary, A. (1990). Stress, emotion, and human immune function. *Psychol Bull* 108(3), 363-382.
- Ochman, H., et al. (2010). Evolutionary relationships of wild hominids recapitulated by gut microbial communities. *PLoS Biol* 8(11), e1000546.
- Ohta, A., et al. (1996). Prevention of coprophagy modifies magnesium absorption in rats fed with fructo-oligosaccharides. *Br J Nutr* 75, 775-784.
- Oldham, M.C., et al. (2006). Conservation and evolution of gene coexpression networks in human and chimpanzee brains. *PNAS* 103(47), 17973-17978.
- Oliver, J.S. (1994). Estimates of hominid and carnivore involvement in the FLK Zinjanthropus fossil assemblage: some socioecological implications. *J Hum Evol* 27(1-3), 267-294.
- Olson, V.A. & Owens, P.F. (1998). Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends Ecol Evol* 14(12), 510-514.
- Oms, O., et al. (2000). Early human occupation of Western Europe: Paleomagnetic dates for two sites in Spain. *PNAS* 97(19), 10666-10670.
- Oner, O. & Oner, P. (2008). Psychopharmacology of pediatric obsessive-compulsive disorder: three case reports. *J Psychopharmacol* 22(7), 809-811.
- Oppenheimer, S. (2012). Out-of-Africa, the peopling of continents and islands: tracing uniparental gene trees across the map. *PNAS* 367(1590), 770-784.

- Osawa, R., et al. (1993). Microbiological studies of the intestinal microflora of the koala, *Phascolarctos cinereus*. 2. pap, a special maternal feces consumed by juvenile koalas. *Aust J Zool* 41(6), 611-620.
- Osborn, L.N. & Crapo, R.O. (1981). Dung lung: A report of toxic exposure to liquid manure. *Ann Intern Med* 95(3), 312-314.
- Ott, S., et al. (2008). Fungi and inflammatory bowel disease: alterations of composition and diversity. *Scand J Gastroenterol* 43(7), 831-841.
- Otte, M. (2010). Before Levallois. *Quater Int* 223-224, 273-280.
- Otoni, E.B. & Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: Overview and implications. *Evol Anthropol* 17(4), 171-178.
- Owens, M.J. & Owens, D.D. (1978). Feeding ecology and its influence on social organization in Brown hyenas (*Hyaena bruceana*, Thunberg) of the Central Kalahari Desert. *Afr J Ecol* 16(2), 113-135.
- Ozutsumi, Y., et al. (2005). Culture-independent analysis of fecal microbiota in cattle. *Biosci Biotechnol Biochem* 69(9), 1793-1797.
- Pachepsky, Y.A. & Shelton, D.R. (2011). *Escherichia coli* and fecal coliforms in freshwater and estuarine sediments. *Crit Rev Environ Sci Technol* 41(12), 1067-1110.
- Packey, C.D. & Sartor, R.B. (2008). Interplay of commensal and pathogenic bacteria, genetic mutations, and immunoregulatory defects in the pathogenesis of inflammatory bowel diseases. *J Intern Med* 263(6), 597-606.
- Palmer, C., et al. (2007). Development of the human infant intestinal microbiota. *PLoS Biol* 5(7), e177.
- Palomares, F. & Caro, T.M. (1999). Interspecific killing among mammalian carnivores. *Am Nat* 153(5), 492-508.
- Paltridge, R., et al. (1997). Diet of the feral cat (*Felis catus*) in Central Australia. *Wildl Res* 24(1), 67-76.
- Panaman, R. (1981). Behavior and ecology of free-ranging female farm cats (*Felis catus* L.). *Z Tierpsychol* 56(1), 59-73.
- Panksepp, J. (1998). *Affective neuroscience*. (Oxford University Press).
- Pappu, S., et al. (2011). Early Pleistocene presence of Acheulian hominins in South India. *Science* 331(6024), 1596-1599.
- Parfitt, S.A., et al. (2010). Early Pleistocene human occupation at the edge of the boreal zone in northwest Europe. *Nature* 466(7303), 229-233.
- Parker, C.H., et al. (2016). The pyrophilic primate hypothesis. *Evol Anthropol* 25, 54-63.
- Payne, C.L.R., et al. (2008). Coprophagy by the semi-habituated chimpanzees of Semliki, Uganda. *Pan Afr News* 15(2).
- Penders, J., et al. (2006). Factors influencing the composition of the intestinal microbiota in early infancy. *Pediatrics* 118(2), 511-22.
- Percy-Robb, I.W. & Collee, J.G. (1972). Bile acids: A pH dependent antibacterial system in the gut? *Br Med J* 3(5380), 813-815.
- Perry, G.H., et al. (2005). Comparative analyses reveal a complex history of molecular evolution for human NYH16. *Mol Biol Evol* 22(3), 379-382.
- Peters, C.R. & Vogel, J.C. (2005). Africa's wild C₄ plant foods and possible early hominid diets. *J Hum Evol* 48(3), 219-236.
- Petit, K., et al. (1989). Fecal sac removal: Do the pattern and distance of dispersal affect the chance of nest predation? *Condor* 91, 479-482.
- Pfenning, D.W. (2000). Effect of predator-prey phylogenetic similarity on the fitness consequences of predation: A trade-off between nutrition and disease? *Am Nat* 155(3), 335-345.
- Pfister, J.A., et al. (1990). Effects of predator fecal odors on feed selection by sheep cattle. *J Chem Ecol* 16(2), 573-583.
- Phuc, P.D., et al. (2006). Practice of using human excreta as fertilizer and implications for health in Nghean Province, Vietnam. *Southeast Asian J Trop Med Public Health* 37(1), 222-229.
- Pickering, R., et al. (2011). *Australopithecus sediba* at 1.977 Ma and implications for the origins of the genus *Homo*. *Science* 333(6048), 1421-1423.
- Pickering, T.R., et al. (2000). Brief communication: Cutmarks on a Plio-Pleistocene hominid from Sterkfontein, South Africa. *Am J Phys Anthropol* 111(4), 579-584.
- Pike, N., et al. (2002). How aphids lose their marbles. *Proc Biol Sci* 269(1497), 1211-1215.
- Pilati, A., et al. (2004). Evidence of coprophagy in freshwater zooplankton. *Freshwater Biol* 49(7), 913-918.
- Piñero, F.S. & Avila, J.M. (2004). Dung-insect community composition in arid zones of south-eastern Spain. *J Arid Environ* 56(2), 303-327.
- Plana, V. (2004). Mechanisms and tempo of evolution in the African Guineo-Congolian rainforest. *Philos Trans R Soci B Biol Sci* 359(1450), 1585-1594.
- Plutchik, R. (1962, 1990). *The emotions*. (University Press of America).
- Polis, G.A., et al. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other. *Annu Rev Ecol Syst* 20, 297-330.
- Pomajbíková, K., et al. (2010). A survey of entodiniomorphid ciliates in chimpanzees and bonobos. *Am J Phys Anthropol* 142(1), 42-48.
- Pontzer, H. & Wrangham, R.W. (2004). Climbing and the daily energy cost of locomotion in wild chimpanzees: implications for hominoid locomotor evolution. *J Hum Evol* 46(3), 315-333.

- Pontzer, H., et al. (2009). The metabolic cost of walking in humans, chimpanzees, and early hominins. *J Hum Evol* 56(1), 43-54.
- Pontzer, H., et al. (2010). Locomotor anatomy and biomechanics of the Dmanisi hominins. *J Hum Evol* 58(6), 492-504.
- Porter, J.R. & Rettger, L.F. (1940). Influence of diet on the distribution of bacteria in the stomach, small intestine and cecum of the white rat. *J Infect Dis* 66(2), 104-110.
- Posner, M.I., et al. (1984). Effects of parietal injury on covert orienting of attention. *J Neurosci* 4(7), 1863-1874.
- Potts, R. (1988). On an early hominid scavenging niche. *Curr Anthropol* 29(1), 153-155.
- Poulsen, L.K. & Kioerboe, T. (2005a). Coprophagy and coprorhexy in the copepods *Acartia tonsa* and *Temora longicornis*: clearance rates and feeding behaviour. *Mar Ecol Prog Ser* 299, 217-227.
- Poulsen, M. & Boomsma, J.J. (2005b). Mutualistic fungi control crop diversity in fungus-growing ants. *Science* 307(5710), 741-744.
- Prado-Martinez, J., et al. (2013). Great ape genetic diversity and population history. doi:10.1038/nature12228.
- Prat, S., et al. (2005). First occurrence of early *Homo* in the Nachukui formation (West Turkana, Kenya), at 2.3-2.4 Myr. *J Hum Evol* 49(2), 230-240.
- Prates, H.M. & Bicca-Marques, J.C. (2005). Coprophagy in captive brown capuchin monkeys (*Cebus paella*). *Neotrop Prim* 13(3), 18-21.
- Prescott, L.M., Harley, J.P. & Klein, D.A. (2005). *Microbiology 6th ed.* (McGraw-Hill).
- Prüfer, K., et al. (2012). The bonobo genome compared with the chimpanzee and human genomes. *Nature* 486(7404), 527-531.
- Pruetz, J.D. & Bertolani, P. (2009). Chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) behavioral responses to stresses associated with living in a savanna-mosaic environment: Implications for hominin adaptations to open habitats. *PaleoAnthropology*, 252-262.
- Pryor, G.S. & Bjorndal, K.A. (2005). Symbiotic fermentation, digesta passage, and gastrointestinal morphology in bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*). *Physiol Biochem Zool* 78(2), 201-215.
- Rabenold, D. & Pearson, O.M. (2011). Abrasive, silica phytoliths and the evolution of thick molar enamel in primates, with implications for the diet of *Paranthropus bosei*. *PLoS ONE* 6(12), e28379.
- Rafert, J. & Vineberg, E.O. (1997) Bonobo Nutrition – relation of captive diet to wild diet. *Bonobo Husbandry Manual, American Association of Zoos and Aquariums*.
- Rafter, J.J., et al. (1987). Cellular toxicity of fecal water depends on diet. *Am J Clin Nutr* 45(3), 559-563.
- Ragg, J.R., et al. (2000). The scavenging of ferrets (*Mustela furo*), feral cats (*Felis domesticus*), possums (*Trichosurus vulpecula*), hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) and harrier hawks (*Circus approximans*) on pastoral farmland in New Zealand: Implications for bovine tuberculosis transmission. *N Z Vet J* 48(6), 166-175.
- Ragir, S. (2000a). Diet and food preparation: Rethinking early hominid behavior. *Evol Anthropol* 9(4), 153-155.
- Ragir, S., et al. (2000b). Gut morphology and the avoidance of carrion among chimpanzees, baboons, and early hominids. *J Anthropol Res* 56, 477-512.
- Rahman, M.S., et al. (2005). Microbial and physico-chemical characteristics of dried meat processed by different methods. *Int J Food Eng* 1(2).
- Ralls, K. & Smith, D.A. (2004). Latrine use by San Joaquin kit foxes (*Vulpes macrotis mutica*) and coyotes (*Canis latrans*). *West N Am Nat* 64(4), 544-547.
- Ramos, A.J. & Hernández, E. (1996). *In situ* absorption of aflatoxins in rat small intestine. *Mycopathologia* 134(1), 27-30.
- Ranger, C.R. & Neale, R. (1984). Iron availability from soy, meat and soy/meat samples in anemic rats with and without prevention of coprophagy. *J Food Sci* 49(2), 585-589.
- Rastall, R.A. (2004). Bacteria in the gut: Friends and foes and how to alter the balance. *J Nutr* 134(8), 2022S-2026S.
- Raynal, J-P., et al. (2001). The earliest occupation of North-Africa: the Moroccan perspective. *Quater Int* 75(1), 65-75.
- Raynal, J-P., et al. (2010). Hominid cave at Thomas Quarry I (Casablanca, Morocco): Recent findings and their context. *Quater Int* 223-224, 369-382.
- Read, D.H. & Harrington, D.D. (1981). Experimentally induced thiamine deficiency in beagle dogs: Clinical observations. *Am J Vet Res* 42, 984-991.
- Read-Martin, C.E., et al. (1975). Australopithecine scavenging and human evolution: An approach from faunal analysis. *Curr Anthropol* 16(3), 359-368.
- Reddy, B.S. (1981). Diet and excretion of bile acids. *Cancer Res* 41, 3766-3768.
- Reddy, B.S., et al. (1975). Effect of high risk and low risk diets for colon carcinogenesis on fecal microflora and steroids in man. *J Nutr* 105(7), 878-884.
- Reddy, B.S., et al. (1977). Effect of type and amount of dietary fat and 1,2-dimethylhydrazine on biliary bile acids, and neutral sterols in rats. *Cancer Res* 37, 2132-2137.
- Reed, K.E. (1997). Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene. *J Hum Evol* 32(2-3), 289-322.
- Reich, D., et al. (2010). Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature* 468(7327), 1053-1060.

- Reichman, O.J. & Smith, S.C. (1990). Burrows and burrowing behavior by mammals. Genoways, H.H. Ed. *Current Mammalogy*. (Plenum Press).
- Remis, M.J. & Dierenfeld, E.S. (2004). Digesta passage, digestibility and behavior in captive gorillas under two dietary regimens. *Int J Primatol* 25(4), 825-845.
- Remis, M.J. & Kerr, M.E. (2002). Taste responses to fructose and tannic acid among gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Int J Primatol* 23(2), 251-261.
- Remis, M.J. (1997). Gorillas as seasonal frugivores: Use of variable resources. *Am J Primatol* 43(2), 87-109.
- Remis, M.J. (2006). The role of taste in food selection by African apes: implications for niche separation and overlap in tropical forests. *Primates* 47, 56-64.
- Remis, M.J., et al. (2001). Nutritional aspects of Western Lowland Gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) diet during seasons of fruit scarcity at Bai Hokou, Central African Republic. *Int J Primatol* 22(5), 807-836.
- Reno, P.L., et al. (2003). Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* was similar to that of modern humans. *PNAS* 100(16), 9404-9409.
- Repacholi, B.M. (1998). Infants' use of attentional cues to identify the referent of another person's emotional expression. *Dev Psychol* 34, 1017-1025.
- Resende, B.D., et al. (2003) Some observations on the predation of small mammals by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Neotrop Prim* 11(2), 103-104.
- Rettew, D.C., et al. (1992). Obsessions and compulsions across time in 79 children and adolescents with obsessive-compulsive disorder. *J Am Acad Child Adolesc Psychiatry* 31(6), 1050-1056.
- Reynolds, V. (1965). Some behavioral comparisons between the chimpanzee and the mountain gorilla in the wild. *Am Anthropol* 67(3), 691-706.
- Rhine, R.J., et al. (1986). Insect and meat eating among infant and adult baboons (*Papio cynocephalus*) of Mikumi National Park, Tanzania. *Am J Phys Anthropol* 70(1), 105-118.
- Richmond, B.G. & Jungers, W.L. (2008). *Orrorin tugenensis* femoral morphology and the evolution of hominin bipedalism. *Science* 319(5870), 1662-1665.
- Richmond, B.G., et al. (2002). Early hominin limb proportions. *J Hum Evol* 43(4), 529-548.
- Richter, C.P. & Rice, K.K. (1945). Self selection studies on coprophagy as a source of vitamin B complex. *Am J Physiol* 143, 344-354.
- Rietschel, E.T., et al. (1994). Bacterial endotoxin: molecular relationship to structure to activity and function. *FASEB J* 8(2), 217-225.
- Rightmire, G.P. (2004). Brain size and encephalization in early to Mid-Pleistocene Homo. *Am J Phys Anthropol* 124(2), 109-123.
- Riisgård, H.U. & Banta, G.T. (1998). Irrigation and deposit feeding by the lungworm *Arenicola Marina*, characteristics and secondary effects on the environment. A review of current knowledge. *Vie Milieu* 48(4), 243-257.
- Rijksen, H.D. (1978). A field study on Sumatran orang utans (*Pongo pygmaeus abelii* Lesson 1827). Ecology, behaviour and conservation. (*Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen*).
- Ritchie, L.E., et al. (2010). Characterization of fecal microbiota in cats using universal 16S rRNA gene and group-specific primers for *Lactobacillus* and *Bifidobacterium* spp. *Vet Microbiol* 144(1-2), 140-146.
- Robbins, C.T., et al. (1991). Variation in mammalian physiological responses to a condensed tannin and its ecological implications. *J Mamm* 72(3), 480-486.
- Robbins, M. & McNeilage, A. (2002). Home range and frugivory patterns of mountain gorilla's in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *Int J Primatol* 24(3), 467-491.
- Roebroeks, W. & Villa, P. (2011). On the earliest evidence for habitual use of fire in Europe. *PNAS* 108(13), 5209-5214.
- Rogers, A.R., et al. (2004). Genetic variation at the MC1R locus and the time since loss of human body hair. *Curr Anthropol* 45(1), 105-108.
- Rogers, M.E., et al. (2004). Western gorilla diet: A synthesis from six sites. *Am J Primatol* 64(2), 173-192.
- Rogers, M.E., et al. (1990). Gorilla diet in the Lope Reserve, Gabon: A nutritional analysis. *Oecologia* 84(3): 326-339.
- Rolls, E.T. (2005). *Emotion explained*. (Oxford University Press).
- Rose, L.M. (1994). Sex differences in diet and foraging behavior in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Int J Primatol* 15(1), 95-114.
- Rose, L.M. (1997). Vertebrate predation and food-sharing in *Cebus* and *Pan*. *Int J Primatol* 18(5), 727-765.
- Rosen, A.B. & Rozin, P. (1993). Now you see it, now you don't: The preschool child's conception of invisible particles in the context of dissolving. *Dev Psychol* 29(2), 300-311.
- Rosenstein, D. & Oster, H. (1988). Differential facial responses to four basic tastes in newborns. *Child Dev* 59, 1555-1568.
- Rotge, J-Y., et al. (2008). Provocation of obsessive-compulsive symptoms: a quantitative voxel-based meta-analysis of functional neuroimaging studies. *J Psychiatry Neurosci* 33(5), 405-412.
- Rothman, J.M., et al. (2007). Nutritional composition of the diet of the gorilla (*Gorilla beringei*): a comparison between two montane habitats. *J Trop Ecol* 23(6), 673-682.

- Rothman, J.M., et al. (2008a). Fiber-bound nitrogen in gorilla-diets: Implications for estimating dietary protein intake of primates. *Am J Primatol* 70, 690-694.
- Rothman, J.M., et al. (2008b). Nutritional quality of gorilla diets: consequences of age, sex and season. *Oecologia* 155, 111-122.
- Rotman, A. (2005). The robust australopithecines: Evidence for the genus *Paranthropus*. *Totem* 13(1), 80-84.
- Round, J.L. & Mazmanian, S.K. (2009). The gut microbiota shapes intestinal immune responses during health and disease. *Nature Rev Immunol* 9(5), 313-323.
- Rowell, T.E. & Mitchell, B.J. (1991). Comparison of seed dispersal by guenons in Kenya and capuchins in Panama. *J Trop Ecol* 7(2), 269-274.
- Rowland, I.R. (1988). Interactions of the gut microflora and the host in toxicology. *Toxicol Pathol* 16(2), 147-153.
- Rozen, D.E., et al. (2008). Antimicrobial strategies in burying beetles breeding on carrion. *PNAS* 105(46), 17890-17895.
- Rozin, P. & Millman, L. (1987). Family environment, not heredity, accounts for family resemblance in food preferences. *Appetite* 8, 125-134.
- Rozin, P. & Tuorila, H. (1993). Simultaneous and temporal contextual influences on food acceptance. *Food Qual Prefer* 4(1-2), 11-20.
- Rozin, P., et al. (1984). Family resemblances in attitudes to food. *Dev Psychol* 20(2), 309-314.
- Rozin, P., et al. (1985). The child's conception of food: The development of contamination sensitivity to 'disgusting' substances. *Dev Psychol* 21(6), 1075-1079.
- Rozin, P., et al. (1986). The child's conception of food: Differentiation of categories of rejected substances in the 1.4 to 5 year range. *Appetite* 7, 141-151.
- Rozin, P., et al. (1994). Varieties of disgust faces and the structure of disgust. *J Pers Soc Psychol* 66(5), 870-881.
- Rubio-Godoy, M., et al. (2007). Serotonin – a link between disgust and immunity? *Med Hypotheses* 68(1), 61-66.
- Rudolf, V.H., et al. (2010). Cannibals in space: the coevolution of cannibalism and dispersal in spatially structured populations. *Am Nat* 175(5), 513-524.
- Rudolf, V.H.W. & Antonovics, J. (2007). Disease transmission by cannibalism: rare even or common occurrence? *Proc R Soc B* 274(1614), 1205-1210.
- Ruess, R.W. & McNaughton, S.J. (1988). Ammonia volatilization and the effects of large grazing mammals on nutrients loss from East African grassland. *Oecologia* 77(3), 382-386.
- Ruff, C. (2009). Relative limb strength and locomotion in *Homo habilis*. *Am J Phys Anthropol* 138(1), 90-100.
- Ruff, C.B. (1991). Climate and body shape in hominid evolution. *J Hum Evol* 21(2), 81-105.
- Russo, P.A., et al. (1999). Autoimmune enteropathy. *Pediatr Dev Pathol* 2(1), 65-71.
- Ryon, J., et al. (1986). Scent rubbing in wolves (*Canis lupus*): the effect of novelty. *Can J Zool* 64(3), 573-577.
- Sahnouni, M., et al. (2002). Further research at the Oldowan site of Ain Hanech, North-eastern Algeria. *J Hum Evol* 43(6), 925-937.
- Sahnouni, M., et al. (2010). Ecological background to Plio-Pleistocene hominin occupation in North Africa: the vertebrate faunas from Ain Boucherit, Ain Hanech and El-Kherba, and paleosol stable-carbon-isotope studies from El-Kherba, Algeria. *Quater Sci Rev* 30(11-12), 1303-1317.
- Sakamaki, T. (2010). Coprophagy in wild bobobos (*Pan paniscus*) at Wamba in the Democratic Republic of the Congo: a possibly adaptive strategy? *Primates* 51(1), 87-90.
- Salter, D.N. (1973). The influence of gut micro-organisms on utilization of dietary protein. *Proc Nutr Soc* 32(2), 65-71.
- Saragusti, I. & Goren-Inbar, N. (2001). The bifacial assemblages from Gesher Benot Ya'aqov, Israel: illuminating patterns in 'Out of Africa' dispersal. *Quater Int* 75(1), 85-89.
- Sarker, S.A. & Gyr, K. (1992). Non-immunological defence mechanisms of the gut. *Gut* 33(7), 987-993.
- Sato, H., et al. (2001). Analysis of malodorous volatile substances of human waste: Feces and urine. *J Health Sci* 47(5), 483-490.
- Sato, Y. & Saito, Y. (2006). Nest sanitation in social spider mites: Interspecific differences in defecation behavior. *Ethology* 112(7), 664-669.
- Sato, Y. & Saito, Y. (2008). Evolutionary view of waste-management behavior using volatile chemical cues in social spider mites. *J Ethol* 26, 267-272.
- Schaal, B., et al. (1995). Odor sensing in the human fetus: Anatomical, functional, and chemoecological bases. Lecanuet, J-P., et al. Eds. *Fetal Development: A psychobiological perspective*. (Lawrence Erlbaum Associates).
- Schenkels, L.C.P.M., et al. (1995). Biochemical composition of human saliva in relation to other mucosal fluids. *CROBM* 6(2), 161-175.
- Schlebusch, C.M., et al. (2012). Genomic variation in seven Khoe-San groups reveals adaptations and complex African history. *Science* DOI 10.1126/science.1227721.
- Schmidt, D.A., et al. (2005). Fiber digestibility by the orangutan (*Pongo abelii*): in vitro and in vivo. *J Zoo Wildl Med* 36(4), 571-580.

- Scholz, C.A., et al. (2007). East African megadroughts between 125 and 75 thousand years ago and bearing on early-modern human origins. *PNAS* 104(42), 16416-16421.
- Schwaab, M., et al. (2011). Human antimicrobial proteins in ear wax. *Eur J Clin Microbiol Infect Dis* 30(8), 997-1004.
- Schwab, C. & Gänzle, M. (2011). Comparative analysis of fecal microbiota and intestinal microbial metabolic activity in captive polar bears. *Can J Microbiol* 57(3), 177-185.
- Schwab, C., et al. (2009). Bacterial populations and metabolites in the feces of free roaming and captive grizzly bears. *Can J Microbiol* 55(12), 1335-1346.
- Scott, G.R. & Gibert, L. (2009). The oldest hand-axes in Europe. *Nature* 461(7260), 82-85.
- Scott, R.S., et al. (2005). Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature* 436(7051), 693-695.
- Scupham, A.J., et al. (2006). Abundant and diverse fungal microbiota in the murine intestine. *Appl Environ Microbiol* 72(1), 793-801.
- Sears, C.L. & Kaper, J.B. (1996). Enteric bacterial toxins: Mechanisms of action and linkage to intestinal secretion. *Microbiol Rev* 60(1), 167-215.
- Seibt, U. & Wickler, W. (1978). Marabou storks wash dung beetles. *Z Tierpsychol* 46, 324-327.
- Sellers, W.I., et al. (2005). Stride lengths, speed and energy costs in walking of *Australopithecus afarensis*: using evolutionary robotics to predict locomotion of early human ancestors. *J R Soc Interface* 2(5), 431-441.
- Semaw, S. (2000). The world's oldest stone artefacts from Gona, Ethiopia: Their implications for understanding stone technology and patterns of human evolution between 2.6-1.5 million years ago. *J Archaeol Sci* 27(12), 1197-1214.
- Seymour, R.S. (1974). Convective and evaporative cooling in sawfly larvae. *J Insect Physiol* 20(12), 2447-2449, 2451-2457.
- Sghir, A., et al. (2000). Quantification of bacterial groups within human fecal flora by oligonucleotide probe hybridization. *Appl Environ Microbiol* 66(5), 2263-2266.
- Shah, B., et al. (2006). Social aggregation by thick-tailed geckos (*Nephurus milii*, Gekkonidae): does scat piling play a role? *Aust J Zool* 54(4), 271-275.
- Shen, G., et al. (2009). Age of Zhoukoudian *Homo erectus* determined with (26)Al/(10)Be burial dating. *Nature* 458(7235), 198-200.
- Sherman, P.M., et al. (2004). Neonatal enteropathies: Defining the causes of protracted diarrhea of infancy. *J Pediatr Gastroenterol Nutr* 38(1), 16-26.
- Shimizu, K., et al. (2006). Altered gut flora and environment in patients with severe SIRS. *J Trauma* 60(1), 126-133.
- Shipman, P. & Walker, A. (1989). The costs of becoming a predator. *J Hum Evol* 18(4), 373-392.
- Shipman, P. (1986a). Scavenging or hunting in early hominids: Theoretical framework and tests. *Am Anthropol* 88(1), 27-43.
- Shipman, P. (1986b). Studies of hominid – Faunal interactions at Olduvai Borge. *J Hum Evol* 15(8), 691-706.
- Shivik, J.A. (2006). Are vultures birds, and do snakes have venom, because of macro- and microscavenger conflict? *Bioscience* 56(10), 819-823.
- Shutts, K., et al. (2009). Social information guides infants' selection of foods. *J Cogn Dev* 10(1-2), 1-17.
- Siegal, M. & Share, D.L. (1990). Contamination sensitivity in young children. *Dev Psychol* 26(3), 455-458.
- Siegal, M. (1988). Children's knowledge of contagion and contamination as causes of illness. *Child Dev* 59, 1353-1359.
- Simmen, B. & Charlot, S. (2003). A comparison of taste thresholds for sweet and astringent-tasting compounds in great apes. *C.R. Biol* 326(4), 449-455.
- Simons, R.C. (1996). *Boo! Culture, experience, and the startle reflex*. (Oxford University Press).
- Sinton, L.W., et al. (2007). Survival of indicator and pathogenic bacteria in bovine feces on pasture. *Appl Environ Microbiol* 73(24), 7917-7925.
- Smith, E.A. & Macfarlane, G.T. (1996). Enumeration of human colonic bacteria producing phenolic and indolic compounds: effects of pH, carbohydrate availability and retention time on dissimilatory aromatic amino acid metabolism. *J Appl Microbiol* 81(3), 288-302.
- Smith, E.A. & Macfarlane, G.T. (1997a). Dissimilatory amino acid metabolism in human colonic bacteria. *Anaerobe* 3(5), 327-337.
- Smith, E.A. & Macfarlane, G.T. (1997b). Formation of phenolic and indolic compounds by anaerobic bacteria in the human large intestine. *Microb Ecol* 33(3), 180-188.
- Smith, H.F. & Grine, F.E. (2008). Cladistic analysis of early Homo crania from Swartkrans and Sterkfontein, South Africa. *J Hum Evol* 54(5), 684-704.
- Smith, H.F., et al. (2009). Comparative anatomy and phylogenetic distribution of the mammalian cecal appendix. *J Evol Biol* 22(10), 1984-1999.
- Smith, J.L. (2003). The role of gastric acid in preventing foodborne disease and how bacteria overcome acid conditions. *J Food Prot* 66(7), 1292-1303.
- Smith, J.L.D., et al. (1989). Scent marking in free-ranging tigers, *Panthera tigris*. *Anim Behav* 37(1), 1-10.
- Smith, L.A., et al. (2008). Livestock grazing behavior and inter-versus intraspecific disease risk via the fecal-oral route. *Behav Ecol* 20(2), 426-432.

- Smith, L.A., et al. (2010). Effect of group composition on the grazing behaviour of herbivores. *Anim Behav* 80(3), 527-534.
- Smith, T.M., et al. (2010). Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *PNAS* 107(39), 20923-20928.
- Sneddon, I.A. (1991). Latrine use by the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *J Mamm* 72(4), 769-775.
- Snodgrass, J.J., et al. (2009). The energetic of encephalization in early hominids. Hublin, J.-J. & Richards, M.P. Eds. *The Evolution of Hominin Diets*. (Springer).
- Snyder, D.L., et al. (1990). Life span, morphology, and pathology of diet-restricted germ-free and conventional Lobund-Wistar rats. *J Gerontol* 45(2), B52-B58.
- Solomon, G.E.A. & Cassimatis, N.L. (1999). On facts and conceptual systems: Young children's integration of their understanding of germs and contagion. *Dev Psychol* 35(1), 113-126.
- Sorensen, J.S., et al. (2004). A specialist herbivore (*Neotoma stephensi*) absorbs fewer plant toxins than does a generalist (*Neotoma albigula*). *Physiol Biochem Zool* 77(1), 139-148.
- Soussignan, R., et al. (1997). Facial and automatic responses to biological and artificial olfactory stimuli in human neonates: Re-examining early hedonic discrimination of odors. *Physiol Behav* 62(4), 745-758.
- Speth, J.D. & Spielmann, K.A. (1983). Energy source, protein metabolism, and hunter-gatherer subsistence strategies. *J Anthropol Archaeol* 2(1), 1-31
- Speth, J.D. (1989). Early hominid hunting and scavenging: the role of meat as an energy source. *J Hum Evol* 18(4), 329-343.
- Spiller, R.C., et al. (1984). The ileal brake – inhibition of jejunal motility after ileal fat perfusion in man. *Gut* 25(4), 365-374.
- Spoelstra, S.F. (1979). Volatile fatty acids in anaerobically stored piggery wastes. *Neth J Agric Sci* 27, 60–66.
- Sponheimer, M. & Dufour, D.L. (2009). Increases dietary breadth in early hominin evolution: Revisiting arguments and evidence with a focus on biogeochemical contributions. Hublin, J.-J. & Richards, M.P. Eds. *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence*. (Springer).
- Sponheimer, M. & Lee-Thorp, J. (1999). Isotopic evidence for the diet of an early hominid, *Australopithecus africanus*. *Science* 283(5400), 368-370.
- Sponheimer, M. & Lee-Thorp, J.A. (2003). Differential resource utilization by extant great apes and australopithecines: towards solving the C₄ conundrum. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 136(1), 27-34.
- Sponheimer, M., et al. (2005a). Sr/Ca and early hominin diets revisited: new data from modern and fossil tooth enamel. *J Hum Evol* 48(2), 147-156.
- Sponheimer, M., et al. (2005b). Hominins, sedges, and termites: new carbon isotope data from the Sterkfontein valley and Kruger National Park. *J Hum Evol* 48(3), 301-312.
- Sponheimer, M., et al. (2006a). Do “savanna” chimpanzees consume C₄ resources? *J Hum Evol* 51(2), 128-133.
- Sponheimer, M., et al. (2006b). Isotopic evidence for dietary variability in the early hominin *Paranthropus robustus*. *Science* 314(5801), 980-982.
- Spoor, F., et al. (2007). Implications of new early *Homo* fossils from Ileret, east of Lake Turkana, Kenya. *Nature* 448(7154), 688-691.
- Springer, K. & Belk, A. (1994). The role of physical contact and association in early contamination sensitivity. *Dev Psychol* 30(6), 864-868.
- Srinivasan, V., et al. (2008). Immunomodulation by melatonin: Its significance for seasonally occurring diseases. *Neuroimmunomodulation* 15(2), 93-101.
- Stake, M.M. & Cavanagh, P.M. (2001). Removal of host nestlings and fecal sacs by brown-headed cowbirds. *Wilson Bull* 113(4), 456-459.
- Stambolic-Robb, A. (1997). Geophagy amongst free-ranging Sumatran orang-utans (*Pongo pygmaeus abelii*) of Gunung Leuser National Park and ex-captive orang-utans (*Pongo pygmaeus pygmaeus*) of Sungai rain forest, Indonesia. (*M.Sc. thesis, York University*).
- Stanford, C.B. (1996). The hunting ecology of wild chimpanzees: Implications for the evolutionary ecology of Pliocene hominids. *Am Anthropol* 98(1), 96-112.
- Staples, L.G., et al. (2008a). Rats discriminate individual cats by their odor: Possible involvement of the accessory olfactory system. *Neurosci Biobehav Rev* 32(7), 1209-1217.
- Staples, L.G., et al. (2008b). Cat odor, but not trimethylthiazoline (fox odor), activates accessory olfactory and defense-related brain regions in cats. *Neuroscience* 151(4), 937-947.
- Statheropoulos, M., et al. (2005). A study of volatile organic compounds evolved from decaying human body. *Forensic Sci Int* 153(2), 147-155.
- Statheropoulos, M., et al. (2007). Environmental aspects of VOC's evolved in the early stages of human decomposition. *Sci Total Environ* 385(1-3), 221-227.
- Steele, T.E. (2010). A unique hominin menu dated to 1.95 million years ago. *PNAS* 107(24), 10771-10772.
- Stefansson, V. (1944). *Arctic manual*. (Macmillan).
- Stehr, F.W. (1987). *Immature insects*. (Kendall/Hunt).

- Steiner, J.E. & Glaser, D. (1984). Differential behavioral responses to taste stimuli in non-human primates. *J Hum Evol* 13(8), 709-723.
- Steiner, J.E. & Glaser, D. (1995). Taste-induced facial expressions in apes and humans. *Hum Evol* 10(2), 97-105.
- Steiner, J.E. & Harpaz, S. (1987). Behavior stereotypes of food acceptance and of the rejection of 'bitter' food in the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Chem Senses* 12, 89-97.
- Steiner, J.E. (1973). The gustofacial response: Observation on normal and anencephalic newborn infants. *Symp Oral Sens Percept* 4, 254-478.
- Steiner, J.E. (1974). Discussion paper: innate, discriminative human facial expressions to taste and smell stimulation. *Ann N Y Acad Sci* 237, 229-233.
- Steiner, J.E. (1979). Human facial expressions in response to taste and smell stimulation. Reese, H.W. & Lipsitt, L.P. Eds. *Advances in Child Development and Behavior* Vol.13. (Academic Press).
- Steiner, J.E., et al. (2001). Comparative expression of hedonic impact: affective reactions to taste by human infants and other primates. *Neurosci Biobehav Rev* 25, 53-74.
- Steiner, P.E. (1954). Anatomical observations in a gorilla gorilla. *Am J Phys Anthropol* 12(2), 145-180.
- Steinmann, K.W., et al. (2011). Dietary patterns of Pennsylvania coyotes during winter. *KJUR* 1(1), 13-18.
- Stephen, A.M. & Cummings, J.H. (1980). The microbial contribution to human faecal mass. *J Med Microbiol* 13(1), 45-56.
- Studel-Numbers, K. (2006). Energetics in *Homo erectus* and other early hominins: The consequences of increased lower-limb length. *J Hum Evol* 51(5), 445-453.
- Studel-Numbers, K.L. & Tilkens, M.J. (2004). The effect of lower limb length on the energetic cost of locomotion: implications for fossil hominins. *J Hum Evol* 47(1-2), 95-109.
- Studel-Numbers, K.L. & Wall-Scheffler, C.M.W. (2009). Optimal running speed and the evolution of hominin hunting strategies. *J Hum Evol* 56(4), 355-360.
- Studel-Numbers, K.L., et al. (2007). The evolution of human running: Effects of changes in lower-limb length on locomotor economy. *J Hum Evol* 53(2), 191-196.
- Stevenson, R.J. (2012). Disgust elevates core body temperature and up-regulates certain oral immune markers. *Brain Behav Immun* 26(7), 1160-1168.
- Stevenson, R.J., et al. (2010). Children's response to adult disgust elicitors: development and acquisition. *Dev Psychol* 46(1), 165-177.
- Stewart, C-B. & Disotell, T.R. (1998). Primate evolution – in and out of Africa. *Curr Biol* 8(16), R582-R588.
- Stout, D., et al. (2005). Raw material selectivity of the earliest stone toolmakers at Gona, Afar, Ethiopia. *J Hum Evol* 48(4), 365-380.
- Stout, D., et al. (2010). Technological variation in the earliest Oldowan from Gona, Afar, Ethiopia. *J Hum Evol* 58(6), 474-491.
- Strait, D.S. (2010a). The evolutionary history of the Australopithecines. *Evol Edu Outreach* 3(3), 341-352.
- Strait, D.S., et al. (2008). Craniofacial strain patterns during premolar loading: Implications for human evolution. Vinyard, C.J., et al. Eds. *Primate Craniofacial Function and Biology – Developments in Primatology: Progress and Prospects, Part III*. (Springer).
- Strait, D.S., et al. (2009). The feeding biomechanics and dietary ecology of *Australopithecus africanus*. *PNAS* 106(7), 2123-2129.
- Strait, D.S., et al. (2010b). The structural rigidity of the cranium of *Australopithecus africanus*: Implications for diet, dietary adaptations, and the allometry of feeding biomechanics. *Anat Rec* 293(4), 583-593.
- Ströhle, A. & Hahn, A. (2011). Diets of modern hunter-gatherers vary substantially in their carbohydrate content depending on environments: results from an ethnographic analysis. *Nutr Res* 31(6), 429-435.
- Strum, S.C. (1981). *Processes and products of change: Baboon predatory behavior at Gilgil, Kenya*. (Columbia University Press).
- Strum, S.C. (1983). Baboon cues for eating meat. *J Hum Evol* 12(4), 327-336.
- Stuart, M., et al. (1998). Parasites of wild howlers (*Alouatta* spp.). *Int J Primatol* 19(3), 439-512.
- Suárez, E. & Orihuela, A. (2002). The effect of exposure to feces from four farm species on the avoidance behaviour and feed consumption of sheep. *Livest Prod Sci* 77(2-3), 119-125.
- Suarez, F., et al. (1997). Insights into human colonic physiology obtained from the study of flatus composition. *AJP – GI* 272(5), G1028-G1033.
- Suau, A., et al. (1999). Direct analysis of genes encoding 16S rRNA from complex communities reveals many novel molecular species within the human gut. *Appl Environ Microbiol* 65(11), 4799-4807.
- Suchodolski, J.S. (2011). Companion animal symposium: Microbes and gastrointestinal health of dogs and cats. *J Anim Sci* 89(5), 1520-1530.
- Suchodolski, J.S., et al. (2008a). Analysis of bacterial diversity in the canine duodenum, jejunum, ileum, and colon by comparative 16S rRNA gene analysis. *FEMS Microbiol Ecol* 66(3), 567-578.

- Suchodolski, J.S., et al. (2008b). Prevalence and identification of fungal DNA in the small intestine of healthy dogs and dogs with chronic enteropathies. *Vet Microbiol* 132(3-4), 379–388.
- Sugardjito, J. & Nurhuda, N. (1981). Meat-eating behavior in wild orangutans *Pongo pygmaeus*. *Primates* 22(3), 414-416.
- Sukemori, S., et al. (2003). Amino acid, mineral and vitamin levels in hydrous faeces obtained from coprophagy-prevented rats. *J Anim Physiol Anim Nutr* 87(5-6), 213-220.
- Sukemori, S., et al. (2006). Investigation on the growth of coprophagy-prevented rats with supplemented vitamin B12. *J Anim Physiol Anim Nutr* 90(9-10), 402–406.
- Sunvold, G.D., et al. (1995). In vitro fermentation of cellulose, beet pulp, citrus pulp, and citrus pectin using fecal inoculums from cats, dogs, horses, humans, and pigs and ruminal fluid from cattle. *J Anim Sci* 73(12), 3639-3648.
- Sutikna, T., et al. (2016). Revised stratigraphy and chronology for *Homo floresiensis* at Liang Bua in Indonesia. [doi:10.1038/nature17179](https://doi.org/10.1038/nature17179).
- Suwa, G., et al. (1996). Mandibular postcanine dentition from the Shungura Formation, Ethiopia: Crown morphology, taxonomic allocations, and Plio-Pleistocene hominid evolution. *Am J Phys Anthropol* 101(2), 247-282.
- Suwa, G., et al. (2007). Early Pleistocene *Homo erectus* fossils from Konso, southern Ethiopia. *Anthropol Sci* 115(2), 133-151.
- Suzuki, A. (1966). On the insect-eating habits among wild chimpanzees living in the savanna woodland of Western Tanzania. *Primates* 7(4), 481-487.
- Suzuki, A. (1969). An ecological study of chimpanzees in a savanna woodland. *Primates* 10(2), 103-148.
- Swann, J., et al. (2009). Gut microbiome modulates the toxicity of hydrazine: a metabonomic study. *Mol Biosyst* 5(4), 441-449.
- Swanson, K.S., et al. (2011). Phylogenetic and gene-centric metagenomics of the canine intestinal microbiome reveals similarities with humans and mice. *ISME J* 5, 639-649.
- Swift, M.J., et al. Eds. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems*. (University of California Press).
- Szalay, F.S. (1975). Hunting-scavenging protohominids: A model for hominid origins. *Man* 10(3), 420-429.
- Szekely, B.A., et al. (2010). Fecal bacterial diversity of human-habituated wild chimpanzees (*Pan troglodytes*, *schweinfurthii*) at Mahale Mountains National Park, Western Tanzania. *Am J Primatol* 72, 566-574.
- Tadayyon, B. & Lutwak, L. (1969). Role of coprophagy in utilization of triglycerides, calcium, magnesium and phosphorus in the rat. *J Nutr* 97, 243-245.
- Takahashi, T. & Sakaguchi, E. (1998). Behaviors and nutritional importance of coprophagy in captive adult and young nutrias (*Myocastor coypus*). *J Comp Physiol B* 168(4), 281-288.
- Tang, Y., et al. (2000). Discovery of a Pliocene stone tool at Yuxian, Hebei province. *Chin Sci Bull* 45(4), 380-383.
- Tap, J., et al. (2009). Towards the human intestinal microbiota phylogenetic core. *Environ Microbiol* 11(10), 2574–2584.
- Teaford, M.F. & Ungar, P.S. (2000). Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *PNAS* 97(25), 13506-13511.
- Temple, S.A. (1987). Do predators always capture substandard individuals disproportionately from prey populations? *Ecology* 68(3), 669-674.
- Tennant, S.M., et al. (2008). Influence of gastric acid on susceptibility to infection with ingested bacterial pathogens. *Infect Immun* 76(2), 639-645.
- Terkel, A. (1994). Breeding the Marabou stork *Leptoptilos crumeniferus*: at the Zoological Center Tel Aviv and Noorder Zoo, Emmen. *Int Zoo Yearbook* 33(1), 55-62.
- Thalmann, O., et al. (2007). The complex evolutionary history of gorillas: Insights from genomic data. *Mol Biol Evol* 24(1), 146-158.
- Thorpe, S.J. & Salkovskis, P.M. (1995). Phobic beliefs: Do cognitive factors play a role in specific phobias? *Behav Res Ther* 33(7), 805-816.
- Thorpe, S.K.S., et al. (2009). Orangutans employ unique strategies to control branch flexibility. *PNAS* 106(31), 12646-12651.
- Tidehag, P., et al. (1988). The extent of coprophagy in rats with differing iron status and its effect on iron absorption. *Lab Anim* 22(4), 313-319.
- Tiemann, J.S. (2004). Observations of the pirate perch, *Aphredoderus sayanus* (Gilliams), with comments on sexual dimorphism, reproduction, and unique defecation behavior. *J Freshwat Ecol* 19(1), 115-121.
- Tocheri, M.W., et al. (2007). The primitive wrist of *Homo floresiensis* and its implications for hominin evolution. *Science* 317(5845), 1743-1745.
- Tocheri, M.W., et al. (2008). The evolutionary history of the hominin hand since the last common ancestor of *Pan* and *Homo*. *J Anat* 212(4), 544-562.
- Tolin, D.F., et al. (2004). Sympathetic magic in contamination-related OCD. *J Behav Ther Exp Psychiatry* 35(2), 193-205.
- Tolle, M.A. (2009). Mosquito-borne diseases. *Curr Probl Pediatr Adolesc Health Care* 39(4), 97-140.
- Tomkins, S.S. (1962-1992). *Affect imagery consciousness*. (Springer Publishing Company, 2008).
- Torrallardona, D., et al. (1996). Microbial amino acid synthesis and utilization in rats: the role of coprophagy. *Br J Nutr* 76, 701-709.

- Toyama, G.M. & Ikeda, J.K. (1976). An evaluation of fly breeding and fly parasites at animal farms on Leeward and Central Oahu. *Proc Hawaii Entomol Soc* 22(2), 353-368.
- Toyama, N. (1999). Developmental changes in the basis of associational contamination thinking. *Cogn Dev* 14(2), 343-361.
- Traniello, J. (1980). Colony specificity in the trail pheromone of an ant. *Naturwissenschaften* 67(7), 361-362.
- Trauth, M.H., et al. (2005). Late Cenozoic moisture history of East Africa. *Science* 309(5743), 2051-2053.
- Trauth, M.H., et al. (2007). High- and low-latitude forcing of Plio-Pleistocene East African climate and human evolution. *J Hum Evol* 53(5), 475-486.
- Trauth, M.H., et al. (2009). Trends, rhythms and events in Plio-Pleistocene African climate. *Quater Sci Rev* 28(5-6), 399-411.
- Travers, J.B., et al. (2007). Taste reactivity and Fos expression in GAD1-EGFP transgenic mice. *Chem Senses* 32(2), 129-137.
- Tremaroli, V. & Bäckhed, F. (2012). Functional interactions between the gut microbiota and host metabolism. *Nature* 489(7415), 242-249.
- Treves, A. & Palmqvist, P. (2007). Reconstructing hominin interactions with mammalian carnivores (6.0-1.8 Ma). Gursky, S. & Nekaris, K.A.I. Eds. *Primate Anti-Predator Strategies*. (Springer).
- Troyer, K. (1984). Behavioral acquisition of the hindgut fermentation system by hatchling *Iguana iguana*. *Behav Ecol Socio-biol* 14(3), 189-193.
- Turnbull, P.C.B., et al. (2008). Naturally acquired antibodies to *Bacillus anthracis* protective antigen in vultures of southern Africa. *Onderstepoort J Vet Res* 75(2), 95-102.
- Tutin, C.E.G. & Fernandez, M. (1992). Insect-eating by sympatric lowland gorillas (*Gorilla g. gorilla*) and chimpanzees (*Pan t. troglodytes*) in the Lopé Reserve, Gabon. *Am J Primatol* 28(1), 29-40.
- Tutin, C.E.G. & Fernandez, M. (1993). Composition of the diet of chimpanzees and comparisons with that of sympatric lowland gorillas in the lobe reserve, Gabon. *Am J Primatol* 30(3), 195-211.
- Tutin, C.E.G., et al. (1983). Social organization of savanna-dwelling chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, at Mt. Assirik, Senegal. *Primates* 24(2), 154-173.
- Tuytens, F.A.M., et al. (2001). Estimating group size and population density of Eurasian badgers *Meles meles* by quantifying latrine use. *J Appl Ecol* 38, 1114-1121.
- Uenishi, G., et al. (2007). Molecular analysis of the intestinal microbiota of chimpanzees in the wild and in captivity. *Am J Primatol* 69, 367-76.
- Ungar, P. (2004). Dental topography and diets of Australopithecus afarensis and early Homo. *J Hum Evol* 46(5), 605-622.
- Ungar, P.S. & Grine, F.E. (1991). Incisor size and wear in *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*. *J Hum Evol* 20(4), 313-340.
- Ungar, P.S. (2007). Dental topography and human evolution with comments on the diets of *Australopithecus africanus* and *Paranthropus*. Bailey, S.E. & Hublin, J-J. Eds. *Dental Perspectives on Human Evolution: State of the Art Research in Dental Paleanthropology. Vertebrate Paleobiology and Paleanthropology Part IV*. (Springer).
- Ungar, P.S., et al. (2008). Dental microwear and diet of the Plio-Pleistocene hominin *Paranthropus boisei*. *PloS ONE* 3(4), e2044.
- Ungar, P.S., et al. (2010). Molar microwear textures and the diets of *Australopithecus anamensis* and *Australopithecus afarensis*. *Philos Trans R Soci B Biol Sci* 365(1556), 3345-3354.
- Upreti, R.K., et al. (2004). Gut microflora & toxic metals: chromium as a model. *Indian J Med Res* 119(2), 49-59.
- Ushida, K. (2011). Intestinal bacteria in chimpanzees in Bossou: A preliminary study of their nutritional implication. Matsuzawa, T., et al. Eds. *The Chimpanzees of Bossou and Nimba*. (Springer).
- Utami, S.S. & Van Hooff, J.A. (1997). Meat eating by adult female Sumatran orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*). *Am J Primatol* 43(2), 159-165.
- Van Citters, G.W. & Lin, H.C. (1999). The ileal brake: A fifteen year progress report. *Curr Gastroenterol Rep* 1(5), 404-409.
- Van de Kamer, J.H., et al. (1949). Rapid method for the determination of fat in feces. *J Biol Chem* 177(1), 347-355.
- Van den Bos, R., et al. (2000). Taste reactivity patterns in domestic cats (*Felis silvestris catus*). *Appl Anim Behav Sci* 69(2), 149-168.
- Van der Borg, en Graat, L. (2006). *Pilot study to identify risk factors for coprophagic behaviour in dogs*. (Wageningen Universiteit).
- Van der Merwe, N.J., et al. (2003). The carbon isotope ecology and diet of *Australopithecus africanus* at Sterkfontein, South Africa. *J Hum Evol* 44(5), 581-597.
- Van der Merwe, N.J., et al. (2008). Isotopic evidence for contrasting diets of early hominins *Homo habilis* and *Australopithecus boisei* of Tanzania: research letter. *S Afr J Sci* 104(3-4), 153-155.
- Van der Waaij, D. (1987). Colonization resistance of the digestive tract – mechanism and clinical consequences. *Die Nahrung* 31(5-6), 507-517.
- Van der Waaij, D., et al. (1971). Colonization resistance of the digestive tract in conventional and antibiotic-treated mice. *J Hyg (London)* 69, 405-411.

- Van Houte, J. & Ibbons, R.J. (1966). Studies of the cultivable flora of normal human feces. *Antonie van Leeuwenhoek* 32(1), 212-222.
- Varki, A. (2010). Uniquely human evolution of sialic acid genetics and biology. *PNAS* 107(S2), 8939-8946.
- Vass, A.A., et al. (2004). Compositional odor analysis database. *J Forensic Sci* 49(4), 760-769.
- Vass, A.A., et al. (2008). Odor analysis of decomposing buried human remains. *J Forensic Sci* 53(2), 384-391.
- Vedder, A.L. (1984). Movement patterns of a group of free-ranging mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) and their relation to food availability. *Am J Primatol* 7(2), 73-88.
- Velthof, G.L., et al. (2000). *Relationships between animal nutrition and manure quality: A literature review on C, N, P and S compounds*. (Wageningen: Alterra-rapport 063).
- Vencl, F.V., et al. (1999). Shield defense of a larval tortoise beetle. *J Chem Ecol* 25(3), 549-566.
- Verdoorn, G.H. (2004). Refining our vulture culture. /www.scienceinAfrica.co.za/
- Verhaegen, M., et al. (2007). The original econiche of the genus *Homo*: Open plain or waterside? Munoz, S.I. Ed. *Ecology Research Progress* (Nova Science Publishers).
- Vermeer, C., et al. (1995). Role of vitamin K in bone metabolism. *Annu Rev Nutr* 15, 1-21.
- Verplaetse, J. (2008). *Het morele instinct*. (Nieuwezijds).
- Villalba, J.J. & Provenza, F.D. (2007). Self-medication and homeostatic behaviour in herbivores: learning about the benefits of nature's pharmacy. *Animal* 1(9), 1360-1370.
- Vogel, G. (1999). Did early African hominids eat meat? *Science* 283(5400), 303.
- Vrana, S.R. & Lang, P.J. (1990). Fear imagery and the startle-probe reflex. *J Abnorm Psychol* 99, 189-197.
- Vrana, S.R. (1994). Startle reflex response during sensory modality specific disgust, anger and neutral imagery. *J Psychophysiol* 8, 211-218.
- Wagner, G.A., et al. (2010). Radiometric dating of the type-site for *Homo heidelbergensis* at Mauer, Germany. *PNAS* 107(46), 19726-19730.
- Waguespack, N.M. & Surovell, T.A. (2003). Clovis hunting strategies or how to make out on plentiful resources. *Am Antiq* 68(2), 333-352.
- Walker, A., et al. (1982). A possible case of hypervitaminosis A in *Homo erectus*. *Nature* 296(5854), 248-250.
- Walker, J. (2006). U-Pb isotopic age of the StW 573 hominid from Sterkfontein, South Africa. *Science* 314(5805), 1592-1594.
- Wallace, I.J., et al. (2008). The bipedalism of the Dmanisi hominins: Pigeon-toed early *Homo*? *Am J Phys Anthropol* 136(4), 375-378.
- Wang, W. & Crompton, R.H. (2004a), The role of load-carrying in the evolution of modern body proportions. *J Anat* 204(5), 417-430.
- Wang, W., et al. (2004b). Comparison of inverse-dynamics musculo-skeletal models of AL 288-1 *Australopithecus afarensis* and KNM-WT 15000 *Homo ergaster* to modern humans, with implications for the evolution of bipedalism. *J Hum Evol* 47(6), 453-478.
- Ward, J., et al. (2008). Why do vultures have bald heads? The role of postural adjustment and bare skin areas in thermoregulation. *J Therm Biol* 33(3), 168-173.
- Watts, D.P. (1988). Environmental influences on mountain gorilla time budgets. *Am J Primatol* 15(3), 195-211.
- Watts, D.P. (2008). Scavenging by chimpanzees at Ngogo and the relevance of chimpanzee scavenging to early hominin behavioral ecology. *J Hum Evol* 54(1), 125-133.
- Watve, M.G. & Sukumar, R. (1995). Parasite abundance and diversity in mammals: Correlates with host ecology. *PNAS* 92(19), 8945-8949.
- Weatherhead, P.J. (1984). Fecal sac removal by Tree Swallows: the cost of cleanliness. *Condor* 86, 187-191.
- Weese, J.S., et al. (2000). Survival of *Clostridium difficile* and its toxins in equine feces: implications for diagnostic test selection and interpretation. *J Vet Diagn Invest* 12(4), 332-336.
- Wehncke, E.V., et al. (2003). Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. *J Ecol* 91(4), 677-685.
- Weiner, S., et al. (1998). Evidence for the use of fire at Zhoukoudian, China. *Science* 281(5374), 251-253.
- Weiss, E., et al. (2006). Autonomous cultivation before domestication. *Science* 312(5780), 1608-1610.
- Weiss, M.R. (2003). Good housekeeping: Why do shelter-dwelling caterpillars fling their frass? *Ecol Lett* 6, 361-370.
- Weldon, P.J., et al. (1993). Carnivore fecal chemicals suppress feeding by alpine goats (*Capra hircus*). *J Chem Ecol* 19(12), 2947-2952.
- Wells, C.L., et al. (1982). Resistance of mice with limited intestinal flora to enteric colonization by *Clostridium botulinum*. *J Infect Dis* 146(6), 791-796.
- Wemmer, C. & Montali, R. (1988). Latrine use and the subcaudal gland of the brow-antlered deer (*Cervus eldi thamin*). *J Mamm* 69(4), 815-818.
- Wexler, H.M. (2007). Bacteroides: the good, the bad, and the nitty-gritty. *Clin Microbiol Rev* 20(4), 593-621.

- Wheatley, B.P. (1982). Energetics of foraging in *Macaca fascicularis* and *Pongo pygmaeus* and a selective advantage of large body size in the orang-utan. *Primates* 23(3), 348-363.
- Wheatley, B.P. (1987). The evolution of large body size in orangutans: A model for hominoid divergence. *Am J Primatol* 13(3), 313-324.
- Wheeler, P.E. (1992). The thermoregulatory advantages of large body size for hominids foraging in savannah environments. *J Hum Evol* 23(4), 351-362.
- Wheeler, P.E. (1993). The influence of stature and body form on hominid energy and water budgets; a comparison of Australopithecus and early *Homo* physiques. *J Hum Evol* 24(1), 13-28.
- White, T.D., et al. (2000). Jaws and teeth of *Australopithecus afarensis* from Maka, Middle Awash, Ethiopia. *Am J Phys Anthropol* 111(1), 45-68.
- Wildy, E.L., et al. (1998). Cannibalism enhances growth in larval long-toed salamanders, (*Ambystoma macrodactylum*). *J Herpetol* 32(2), 286-289.
- Wilkinson, R.D., et al. (2011). Dating primate divergences through integrated analysis of palaeontological and molecular data. *Syst Biol* 60(1), 16-31.
- Wirsing, A.J., et al. (2002). Relationship between body condition and vulnerability to predation in red squirrels and snowshoe hares. *J Mamm* 83(3), 707-715.
- Wobber, V., et al. (2008). Great apes prefer cooked food. *J Hum Evol* 55(2), 340-348.
- Wolfe, N.D., et al. (2002). The impact of ecological conditions on the prevalence of malaria among orangutans. *Vector Borne Zoonot Dis* 2(2), 97-103.
- Wolfe, N.D., et al. (2007). Origins of major human infectious diseases. *Nature* 447(7142), 279-283.
- Wong, K. (2009). Rethinking the hobbits of Indonesia. *Sci Am* 301(5), 46-53.
- Wong, K. (2012). First of our kind. *Sci Am* 306(4), 21-29.
- Wong, K. (2016). Mystery man. *Sci Am* 314(3), 20-29.
- Wood, B. & Collard, M. (1999). The human genus. *Science* 284(5411), 65-71.
- Wood, B. & Strait, D. (2004). Patterns of resource use in early *Homo* and *Paranthropus*. *J Hum Evol* 46(2), 119-162.
- Woodmansey, E.J. (2007). Intestinal bacteria and ageing. *J Appl Microbiol* 102(5), 1178-1186.
- Wrangham, R. & Carmody, R. (2010). Human adaptation to the control of fire. *Evol Anthropol* 19(5), 187-199.
- Wrangham, R. (2009a). *Koken*. (Nieuw Amsterdam).
- Wrangham, R. (2017). Control of fire in the paleolithic. *Curr. Anthropol* 58(16), S303-313.
- Wrangham, R., et al. (2009b). Shallow-water habitats as sources of fallback foods for hominins. *Am J Phys Anthropol* 140(4), 630-642.
- Wrangham, R.W., et al. (1994). Seed dispersal by forest chimpanzees in Uganda. *J Trop Ecol* 10(3), 355-368.
- Wrangham, R.W., et al. (1998). Dietary response of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance I. Antifeedants. *Int J Primatol* 19(6), 949-970.
- Wright, G.J., et al. (2006). Selection of northern Yellowstone elk by gray wolves and hunters. *J Wildl Manage* 70(4), 1070-1078.
- Wu, G.D., et al. (2011). Linking long-term dietary patterns with gut microbial enterotypes. *Science* 334(6052), 105-108.
- Wu, X. (1999). Investigating the possible use of fire at Zhoukoudian, China. *Science* 283(5400), 299.
- Wu, X., et al. (2010). Morphological and morphometric analysis of variation in the Zhoukoudian *Homo erectus* brain endocasts. *Quater Int* 211(1-2), 4-13.
- Wuensch, K.L. (1993). Cross-species fostering affects meat preferences of wild house mice. *J Gen Psychol* 120(4), 413-419.
- Wyrwicka, W. & Long, A.M. (1980). Observations on the initiation of eating of new food by weanling kittens. *Ingegr Psychol Behav Sci* 15(3), 115-122.
- Yamakoshi, J., et al. (2001). Effect of proanthocyanidin-rich extract from grape seeds on human fecal flora and fecal odor. *Microb Ecol Health Dis* 13(1), 25-31.
- Yatsunenko, T., et al. (2012). Human gut microbiome viewed across age and geography. *Nature* 486(7402), 222-227.
- Yeakel, J.D., et al. (2007). The isotopic ecology of African mole rats informs hypotheses on the evolution of human diet. *Proc R Soc B Biol Sci* 274(1619), 1723-1730.
- Yoerg, S.I. (1991). Social feeding reverses learned flavor aversions in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *J Comp Psychol* 105(2), 185-189.
- Yokoyama, Y., et al. (2008). Gamma-ray spectrometric dating of late *Homo erectus* skulls from Ngandong and Sambungmacan, Central Java, Indonesia. *J Hum Evol* 55(2), 274-277.
- Yutaka, T. & Ei, S. (1999). Significance of coprophagy in the utilization of dietary nitrogen in the guinea pig. *Exp Herbivora* 23, 43-38.
- Yutaka, T. & Ei, S. (2002). Significance of coprophagy in nitrogen utilization in the guinea pig. *Exp Herbivora* 26, 71-77.
- Zhang, D., et al. (1992). Effect of coprophagy on bioavailability of iron from plant foods fed to anemic rats. *Plant Foods Hum Nutr* 42(2), 97-108.

- Zhang, S-Y. & Wang, L-X. (1995). Fruit consumption and seed dispersal of *Ziziphus cinnamomum* (*Rhamnaceae*) by two sympatric primates (*Cebus apella* and *Ateles paniscus*) in French Guiana. *Biotropica* 27(3), 397-401.
- Zhang, T., et al. (2006). RNA viral community in human feces: Prevalence of plant pathogenic viruses. *PLoS Biol* 4(1), e3.
- Zhao, J-X., et al. (2001). Therman ionization mass spectrometry U-series dating of a hominid site near Nanjing, China. *Geology* 29(1), 27-30.
- Zhou, W., et al. (1999). Studies on the mechanism of absorption, digestion and utilization of $\sim(15)\text{N}$ urea in rabbits III. Utilization of urea in diet for coprophagy prevented rabbit. *Jiangsu J Agric Scis*.
- Zhu, L., et al. (2011). Evidence of cellulose metabolism by the giant panda gut microbiome. *PNAS* 108(43), 17714-17719.
- Zhu, R.X., et al. (2004). New evidence on the earliest human presence at high northern latitudes in northeast Asia. *Nature* 431(7008), 559-562.
- Zhu, R.X., et al. (2008). Early evidence of the genus *Homo* in East Asia. *J Hum Evol* 55(6), 1075-1085.
- Zihlman, A.L. & McFarland, R.K. (2000), Body mass in lowland gorillas: A quantitative analysis. *Am J Phys Anthropol* 113(1), 61-78.
- Zimmer, C. (2000). *Parasite rex*. (Free Press).
- Zipfel, B., et al. (2011). The foot and ankle of *Australopithecus sediba*. *Science* 333(6048), 1417-1420.
- Zollikofer, C.P.E. & Ponce de León, M.S. (2010). The evolution of hominin ontogenies. *Semin Cell Dev Biol* 21(4), 441-452.
- Zuhra, R., et al. (2009). Aktivitas makan orangutan (*Pongo pygmaeus*) di Pusat Primata Schmutzer, Jakarta. *J Primatol Indones* 6(2), 21-2.