

HOE KAN PLEISTOCENE ZOOGDIERPALEONTOLOGIE EEN BIJDRAGE LEVEREN AAN NATUURBEHOUD?

ELINE N. VAN ASPEREN, SCHOOL OF HISTORY, CLASSICS AND ARCHAEOLOGY, NEWCASTLE
UNIVERSITY, UNITED KINGDOM; ENVANASPEREN@PALAEO.EU

Samenvatting

Hoewel pleistocene zoogdieren op zichzelf al een interessant studieobject vormen, blijkt het onderzoek naar deze dieren van groot nut voor de moderne natuurbescherming. De studie van niet of nauwelijks door menselijke invloeden veranderde ecosystemen is van grote waarde voor het formuleren van een oorspronkelijke, natuurlijke situatie die als *baseline* kan dienen voor het vaststellen van de uitkomst die beoogd wordt met een bepaald natuurbeleidsplan. Het bestuderen van de karakteristieken van evenwichtige, succesvolle faunagemeenschappen en hun reacties op verstoringen van dit evenwicht kan ons helpen te bepalen welk beleid tot duurzame oplossingen leidt.

Hier bespreek ik twee voorbeelden hiervan, het eerste, *rewilding*, met betrekking tot grootschalige concepten die de achtergrond vormen van concrete beleidsplannen; het tweede, de Europese bison, als voorbeeld van hoe de pleistocene zoogdierpaleontologie ook in specifieke situaties informatie kan opleveren die het huidige natuurbeleid kan ondersteunen of veranderen.

Summary

Although Pleistocene mammals are themselves interesting objects of study, research into these animals can also be of great use to modern conservation practice. The study of ecosystems that have not or barely been impacted by human influence is of great value to the formulation of an original, natural situation that can serve as a baseline for determining the outcomes that should be aimed for in particular conservation policies. Examination of the characteristics of successful faunal communities in their equilibrium state, and their reactions to disturbance, can help us to identify what policies could lead to sustainable solutions.

Here I discuss two examples of this, the first, *rewilding*, pertains to large-scale concepts that form the background to concrete policies; the second, the European bison, as an example of the kind of information gained from Pleistocene mammalian palaeontology that can support or challenge existing conservation policy.

INTRODUCTIE

Veel mensen zijn geïnteresseerd in de reuzen van ,de ijstijd‘, en museumexposities van pleistocene vondsten trekken grote aantallen bezoekers. Maar wat betekent het onderzoek van pleistocene zoogdierresten voor de hedendaagse natuur?

Hoewel de lezers van dit tijdschrift het waarschijnlijk met mij eens zullen zijn dat pleistocene zoogdieren op zichzelf al een interessant studieobject vormen, kan een studie van hun overblijfselen ons ook informatie geven die toegepast kan worden in hedendaags natuurbeleid. Een van de problemen bij het formuleren van natuurbeleid is het zogenaamde *shifting baseline*-syndroom (Pauly, 1995). Als we gedegradeerde natuurlijke gebieden willen herstellen, hebben we goede informatie nodig over hoe de natuurlijke omgeving eruit zag voordat de aanwezigheid van menselijke samenlevingen dit begon te veranderen, zodat we kunnen bepalen welk beleid tot duurzame oplossingen leidt. Maar vaak gaan onze ecologische waarnemingen niet ver terug. Bovendien hebben we psychologisch gezien de neiging om de stand van zaken toen wij kinderen waren als normaal te zien, en we beseffen niet dat dit een al zeer gedegradeerde toestand was (de *shifting baseline*). Vaak richt natuurbeleid zich dan ook op het herstel van een situatie die al verarmd was – een verkeerde *baseline* dus. Paleontologisch onderzoek naar niet of nauwelijks door menselijke aanwezigheid beïnvloede verspreiding en gedrag van dieren kan dus bijdragen aan huidige strategieën voor natuurbehoud. Hierbij is het onderzoek naar pre-neolithische holocene en pleistocene faunas belangrijk. In dit artikel bespreek ik een aantal voorbeelden die de relevantie van dergelijk onderzoek laten zien. Het eerste voorbeeld, *rewilding*, is een alomvattend concept dat grote lijnen uitzet voor natuurbehoudstrategieën. Het tweede voorbeeld, de Europese wisent, is meer concreet en spitst zich toe op deze specifieke diersoort. Tot slot noem ik kort nog een aantal andere manieren waarop pleistocene zoogdierpaleontologie kan bijdragen aan natuurbehoud.

REWILDING

Wat is de juiste *baseline* voor natuurbehoud, de ,oorspronkelijk staat‘ die we willen herstellen? Het antwoord op deze vraag is van grote invloed op beleidsvoorstellen en de uitvoering ervan met betrekking tot natuurbeleid. Hoewel er veel discussie is over de waarde van het hanteren van een dergelijke *baseline*, een ,wilde‘ staat van de natuur waarin de mens weinig invloed had (zie bijvoorbeeld Cronon, 1995; Callicott & Nelson, 1998; Nelson & Callicott, 2008), is het noodzakelijk om een einddoel vast te stellen voor natuurbeleid. In de praktijk wordt een dergelijk doel vaak geformuleerd met behulp van een *baseline*. Maar waar situeren we deze ,oorspronkelijke staat‘ in het verleden? Vaak wordt de grens getrokken voor de invoering van de landbouw, in Nederland bijvoorbeeld in het Mesolithicum. Het voordeel van deze positie is dat het klimaat toentertijd vergelijkbaar was met het huidige klimaat. Het nadeel is dat menselijke populaties op dat punt al een grote invloed uitgeoefend hadden op de natuurlijke omgeving. De massa-extinctie aan het einde van het Pleistoceen is bijvoorbeeld waarschijnlijk minstens deels te wijten aan overbejaging (Martin, 1984; Alroy, 2001; Surovell & Waguespack, 2009; Surovell *et al.*, 2016). En er zijn aanwijzingen dat Mesolithische groepen hun omgeving veranderden door middel van het verbranden van bos om

open gebieden te scheppen die aantrekkelijk waren voor hun prooidieren (Innes & Blackford, 2003; Innes *et al.*, 2013). Meer en meer wordt er dan ook teruggekeken naar het Pleistoceen om een *baseline* te formuleren.

Naast het *baseline*-probleem spelen er nog een aantal andere zaken mee rond natuurbehoud. Tot nog toe was de strategie vaak om een statische, ideale toestand van bescherming te bereiken in relatief kleine, omheinde gebieden: natuurreservaten, nationale parken en dergelijke. Gezien de klimaatveranderingen die over de laatste decennia plaats hebben gevonden en naar alle waarschijnlijkheid nog tot in de verre toekomst door zullen gaan, zijn dergelijke kleine beschermde gebieden niet langer toereikend (Prober *et al.*, 2019). Er vindt dan ook op het moment een verschuiving plaats binnen de natuurbescherming naar beleid dat meer gericht is op het in stand houden van de biodiversiteit, functionaliteit en veerkracht van ecosystemen (bijvoorbeeld Heller & Zavaleta, 2009; Brown *et al.*, 2011; Schmitz *et al.*, 2015; Belote *et al.*, 2017) in grotere, met elkaar verbonden gebieden. Tegen deze achtergrond is het noodzakelijk dat wij een beter begrip krijgen van langetermijnprocessen die deze veerkracht ondersteunen dan wel ondermijnen (Barnosky *et al.*, 2017). Een concept wat in dit verband vaak genoemd wordt is *rewilding*.

Rewilding heeft tot doel verloren ecologische processen te herstellen door middel van de herintroductie van lokaal uitgestorven soorten (Nogués-Bravo *et al.*, 2016; Svenning *et al.*, 2016). Grote zoogdieren spelen hierin vaak een belangrijke rol. Zowel grote carnivoren als grote herbivoren worden gezien als *keystone* soorten, die een structurerende rol spelen in het ecosysteem die groter is dan hun populatieomvang zou doen denken (Brown *et al.*, 2011). Grote zoogdieren, ook wel ,ecologische ingenieurs‘ genoemd, consumeren vegetatie en creëren daarmee open plekken in het landschap, bevruchten de bodem met hun uitwerpselen en transporteren zaden. Ze dienen als prooi voor grote carnivoren, en zorgen daardoor voor een toename in de populaties van zowel grote carnivoren als die van kleinere herbivoren die door de aanwezigheid van de grotere soorten een lagere predatiegraad hebben. Het beschermen van populaties van deze soorten, die aan de top van de voedselketen staan, heeft dan ook consequenties voor soorten lager in de piramide, zoals bijvoorbeeld insecten die op hun uitwerpselen leven, de vogels die deze insecten eten, kwetsbaardere plantensoorten die minder overwoekerd worden enzovoort (Nogués-Bravo *et al.*, 2016; Svenning *et al.*, 2016).

Hoewel we bij *rewilding* vaak aan spectaculaire soorten als olifanten en leeuwen denken, gaat het vaak juist over minder controversiële soorten als bevers, lynxen en paarden, die vaak tot enkele honderden jaren geleden voorkwamen in de gebieden waar herintroductie overwogen wordt (Rubenstein *et al.*, 2006; Caro, 2007). Soms is er zelfs sprake van passieve *rewilding*, bijvoorbeeld als delen van het landschap verwilderen als een gevolg van het opgeven van landbouw (Nogués-Bravo *et al.*, 2016), of soorten die vanuit een sterk afgenomen verspreidingsgebied weer gebieden binnentrekken waar ze honderden jaren geleden voor het laatst voorkwamen, zoals we nu in Europa met wolven zien gebeuren.

De meer extreme variant wordt ook wel als pleistocene *rewilding* aangeduid (Donlan, 2005), omdat het hier om

soorten (of sterk verwante soorten) gaat die tijdens het Pleistocene in het gebied voorkwamen, maar vaak al voor het begin van het Holoceen lokaal of volledig uitgestorven zijn. Pleistocene *rewilding* heeft in principe hetzelfde doel als *rewilding*, namelijk het herstellen van de ecologische en evolutionaire situatie van voor het uitsterven van deze soorten. Daarnaast is er vaak ook een ethische drijfveer: aangezien mensen deels verantwoordelijk waren voor dit uitsterven, is er nu een morele noodzaak om het uitsterven van de overgebleven, sterk bedreigde grote zoogdieren te voorkomen door het creëren van nieuwe, beter beschermde populaties (Rubenstein *et al.*, 2006). Er kleven een aantal grote bezwaren aan dit idee (bijvoorbeeld controverse rond het introduceren van soorten die genetisch verwant zijn aan uitgestorven soorten, mogelijke introductie van nieuwe ziekten, onverwachte ecologische neveneffecten, het feit dat ecosystemen niet statisch zijn en dus veranderd zijn sinds de soort uitstierf), die ik hier niet verder kan bespreken. Maar dit concept wordt met grote regelmaat gebruikt om herintroducties van met name grote carnivoren te verdedigen.

De pleistocene zoogdierpaleontologie speelt natuurlijk een belangrijk rol in pleistocene *rewilding*. Ten eerste kan de studie van pleistocene faunas ons informatie geven over het verspreidingsgebied van soorten: waar kwamen ze voor? Migreerden ze naar andere gebieden als het klimaat warmer of kouder werd? Welke routes volgden ze en welke obstakels kwamen ze daarbij tegen? Waar bevonden zich de refugia waar aan koude klimaten aangepaste soorten zich terugtrokken tijdens de warmere interglacialen, en die ten gevolge van de klimaatverandering opnieuw een belangrijke rol kunnen gaan spelen (Keppel *et al.*, 2012; Svenning *et al.*, 2016)? Sommige soorten zijn gevoeliger voor uitsterven als het klimaat verandert. Een studie van hun karakteristieken (bijvoorbeeld populatiegrootte en -dichtheid, reproductief gedrag) kan ons helpen te identificeren welke soorten in de toekomst wellicht meer kans op uitsterven hebben dan andere (Svenning *et al.*, 2016).

Ten tweede kunnen grootschaligere analyses van de pleistocene zoogdierfauna ons laten zien hoe groot de natuurlijke variatie in ecosystemen is en hoe zij reageren op een verstoring van het evenwicht (Barnosky *et al.*, 2017). De huidige klimaatverandering en de invloed van antropogeen landgebruik leiden steeds vaker tot niet-analoge of 'nieuwe' ecosystemen, die geen directe analogie in het verleden hebben (Truitt *et al.*, 2015). Omgekeerd zijn er ook perioden in het verleden waarin er planten- en dierengemeenschappen voorkwamen die geen directe tegenhanger in het heden hebben (Stewart, 2005; Gill *et al.*, 2009), juist ook in perioden waarin het klimaat snel veranderde, zoals tijdens de extreme klimaatschommelingen rond de overgang van de laatste ijstijd naar het Holoceen. Een gedetailleerde studie van deze faunas kan aan het licht brengen hoe de faunagemeenschap zich keer op keer herstructureerde.

Ten derde kunnen we onderliggende patronen in de faunagemeenschappen onderzoeken. Veel karakteristieken van de assemblages in hun geheel zijn stabiel over lange tijdsperiodes, ongeacht de specifieke soorten waaruit de assemblages bestaan. We kunnen hierbij denken aan wat wel 'functionele diversiteit' wordt genoemd, zoals de verdeling van de soor-

ten met betrekking tot lichaamsgewicht (Stegner & Holmes, 2013), grootte en positie in de voedselketen (Barnosky *et al.*, 2004); populatiedichtheden van bijvoorbeeld herbivoren tegenover carnivoren of bosbewoners tegenover soorten in open landschappen; en ecologische netwerken (Pires *et al.*, 2015). Met behulp van een zogenaamde "taxon-vrije analyse" kunnen deze patronen zichtbaar worden gemaakt.

Een voorbeeld van het belang dat paleontologische gegevens kunnen hebben bij *rewilding* is de herintroductie van wolven in Yellowstone National Park in de VS in 1995. Fossiele vondsten lieten zien dat wolven al minstens 3.000 jaar in het gebied geleefd hadden voor ze hier begin 20^e eeuw uitgeroeid werden (Barnosky, 1994). Hun belangrijkste prooi, wapiti (*Cervus canadensis*), gebruikte het gebied al die tijd als een kalvingsgebied, en vrijwel het hele zoogdierassemblage was al die millennia stabiel gebleven (Barnosky, 1994). Op grond van deze gegevens werd besloten de wolf te herintroduceren, met grote gevolgen, niet alleen voor de wapiti's in het park, maar ook voor de grizzlyberen, coyotes, vossen, bison, bevers, wilgen en ga zo maar door (Berger & Gese, 2007; Barber-Meyer *et al.*, 2008; Ripple & Beschta, 2012; Beschta & Ripple, 2016). Zo blijkt dat pleistocene (en holocene) zoogdierpaleontologie niet alleen behulpzaam kan zijn voor de meer extreme versies van *rewilding*, maar ook voor beperktere reintroducties. De Europese wisent is hier een ander voorbeeld van.

PLEISTOCENE BISONS EN DE EUROPESE WISENT

De Europese bison of wisent (*Bison bonasus*; Fig. 1) was een veelvoorkomende soort in Europa tijdens het Midden- tot Laat-Holoceen (vanaf ongeveer 9.500 jaar geleden). De wisent leefde in gesloten en open loofbos, open naaldbos en woudsteppen (Benecke, 2005). In 1926-1927 stierf de wisent uit in het wild (Heptner *et al.*, 1966; Pucek, 2004), maar een herintroductieprogramma heeft vanaf de vijftiger jaren van de 20^e eeuw geleid tot 33 wilde wisentpopulaties in Oost-Europa (Pucek, 2004; Kerley *et al.*, 2012). Een aantal van deze herintroducties vonden plaats binnen een expliciet *rewilding*-model, onder leiding van de groep 'Rewilding Europe' (Rewilding Europe (z.j.)). Aangezien het merendeel van het open land in dit gebied in gebruik is voor de landbouw, leven de meeste van deze dieren in beboste gebieden. Om die reden wordt de wisent meestal gezien als een soort die aangepast is aan het leven in bossen, in tegenstelling tot zijn Noord-Amerikaanse verwanten, die zich meer thuis voelen in de open vlakten. Er zijn echter indicaties dat deze bossen een suboptimale habitat vormen voor deze dieren (Kerley *et al.*, 2012).

De beschikbare data betreffende de samenstelling van de voeding van de Europese wisent zijn tegenstrijdig. Het overzicht van Borowski *et al.* (1967, p. 368) stelt dat de voeding voor 50-80% bestaat uit kruiden en 20-50% uit houtig materiaal. Latere studies in het Białowieżabos en in de Kaukasus vonden veel lagere percentages voor houtig materiaal (6.7-16%; Heptner *et al.*, 1966; Gębczyńska *et al.*, 1991, p.309; Krasieńska & Krasieński, 2007). De geherintroduceerde wisents in de Kaukasus eten meer boombast en scheuten



MICHAEL GÄBLER, WIKIMEDIA COMMONS, CC-BY-SA 3.0

Figuur 1. Jonge Europese wisent (*Bison bonasus*) in het Wisentgehege Springe wildpark, Duitsland.
 Young European bison (*Bison bonasus*) in the Wisentgehege Springe wild park, Germany.

tijdens de winter, van 15% aan het begin van de winter tot 79% als het sneeuwdek dik is (Nemzev *et al.*, 2003). Een zelfde trend is zichtbaar bij de bisons in het Białowieżabos die geen toegang hebben tot extra bijvoeding. De dieren die wel toegang tot dit hooi hebben, consumeren maximaal 16% aan houtig materiaal, terwijl de dieren die niet bijgevoerd worden meer houtig materiaal (tot 65%) eten (Kowalczyk *et al.*, 2011, p.824). Hoewel deze dieren dus kunnen overleven op voedsel rijk aan houtig materiaal, geven ze de voorkeur aan het hooi en de landbouwproducten die ze tot ergernis van de boeren van de velden eten (Kowalczyk *et al.*, 2011). Een analyse van de *microwear* (microscopische krasjes en putjes op de tanden van de wisenten van het Białowieżabos, die aangeven wat de voedselsamenstelling was in de laatste paar dagen tot weken van leven), was ook erg variabel (Merceron *et al.*, 2014). Dit onderstreept de grote variatie in het eetgedrag van deze soort op basis van de beschikbaarheid van voedselbronnen en bijvoeding. De wisenten hadden eenzelfde voedselpakket als de edelherten waar ze mee samenleefden.

Dat de wisent als bosdier wordt gezien, is deels ook gebaseerd op de aanwezigheid van zogenaamde ‘woudbisons’ in het Europese Pleistoceen. Het genus *Bison* heeft een lange pleistocene geschiedenis, en wat betreft zijn verspreidingsgebied was de bison een van de meest succesvolle grote herbivoren in de pleistocene Holarctische fauna. De geleidelijke afkoeling die plaatsvond in het Vroeg-Pleistoceen (Midden- tot Laat-Villafranchien, 2.6-1.2 Ma BP) zorgde ervoor dat zich in de tot dan toe dichte wouden open gebieden begonnen te vormen. In de grote zoogdierfauna, die een grote diver-

siteit aan kleine en middelgrote boviden kende (Duvernois & Guérin, 1989; Crégut-Bonnouire, 2006; Brugal & Croitor, 2007), leidde dit onder andere tot de opkomst van een grotere bovide, die nu in het genus *Bison* (*Eobison*) (Sala, 1987; Kostopoulos, 1997; Masini & Sala, 2007) of in het genus *Eobison* (De Giuli *et al.*, 1987; Sher, 1997; Kostopoulos, 2006; Croitor & Brugal, 2007) geplaatst wordt. De oudste, nog vrij kleine bisons in Europa zijn gevonden in Venta Micena (Orce) in Spanje (*Bison* (*Eobison*) sp.; Martinez-Navarro *et al.*, 2011) en Pirro Nord (Apricena) in Italië (*B. (E.) degiulii*; De Giuli *et al.*, 1987; Masini, 1989; Bukhsianidze, 2005). Tijdens de faunaomslag van het Epivillafranchien (1.2-0.9 Ma BP), waarin veel bladetende grote herbivoren vervangen werden door graseters (Kahlke, 1999, 2014), vinden we deze laatste soort nog in Apollonia-1 (Mygdonia-bassin) in Griekenland (Kostopoulos, 1997; Maniakas & Kostopoulos, 2017). Naast deze vorm komt ook een nieuwe bison voor, de eerste grote bison met lange, slanke ledematen, kleine kop met korte hoorns en een duidelijke bult. Deze bisonsoort werd op grond van het rijke materiaal gevonden in de Duitse site Untermaßfeld (iets ouder dan 1 miljoen jaar; Kahlke, 1997, 2001a, 2001b, 2006; Kierdorf *et al.*, 2012) door Sher (1997) beschreven als een nieuwe soort, *B. menneri*, waarvan de evolutionaire oorsprong niet duidelijk is (Maniakas *et al.*, 2014). De midden- en laat-pleistocene bisonsoorten van het noordelijk halfrond zijn waarschijnlijk uit deze groep boviden voortgekomen door middel van een serie adaptieve radiaties (Flerov, 1975, 1979; Kahlke, 1999; Shapiro *et al.*, 2004), in Europa en Noord-Azië culminerend in de grote soort *Bison* (*B.*) *priscus* met lange hoorns (Kahlke, 1999).

De bison van Untermassfeld werd gezien als een woudbison op basis van de lange, slanke ledematen en korte hoorns (Sher, 1997). Ook de kort-hoornige, kleinere vormen van de vroeg-midden-pleistocene soort *Bison (B.) schoetensacki* uit de typelocaliteit Voigtstedt (ongeveer 700.000 jaar oud; Maul *et al.*, 2007) en Süssenborn (ongeveer 650.000 jaar oud; Kahlke *et al.*, 2011) worden wel gezien als woudbisons (zie Sala, 1987). Verder worden er ook bisonen, zoals *B. priscus* uit Taubach (130.000-115.000 jaar oud; Kahlke, 1977; Heinrich, 2003), gevonden in afzettingen uit het Eemien, toen Europa bedekt was met dichte loofbossen.

Als deze dieren werkelijk aan beboste habitats aangepast waren, dan aten ze waarschijnlijk veel bladeren. Bovendien die veel bladeren eten, zijn over het algemeen kleiner dan bovenden die meer gras eten, en ze vertonen vaak minder seksueel dimorfisme (Bro-Jørgensen, 2008). De bison van Untermassfeld heeft echter een sterk seksueel dimorf postcraniaal skelet en de proporties van de mandibula lijken sterk op die van *B. priscus* uit Siberië (Flerov, 1979; Sher, 1997). Bovendien zijn er in de site de overblijfselen van ten minste 50 individuen gevonden (Kahlke, 2006; Kahlke, in voorbereiding), waarvan het sterfteprofiel min of meer de structuur van een kudde vertegenwoordigt (Sher, 1997; Kahlke & Gaudzinski, 2005). Dit lijkt een te groot aantal dieren voor bosbewoners, die meestal kleinere groepen vormen (Estes, 1974; Jarman, 1974). Al deze dieren zijn omgekomen in een klein aantal overstromingen die het materiaal in een korte tijd afgezet hebben (Kahlke, 2001c, 2006; Kahlke & Gaudzinski, 2005). In de tijd dat de site gevormd is, was de wijde, vlakke vallei van de Werra bedekt met een soortenrijk loofbos (Kahlke, 2001c, 2006). Vanwege de frequente overstromingen werden veel bomen regelmatig beschadigd door hoge waterstanden. Deze bomen groeiden daarom waarschijnlijk niet tot grote hoogte. Drogere gedeelten hadden hogere bomen en minder dicht struikgewas. Open vegetatie was aanwezig op de rotsachtige hellingen. De ruimere omgeving kan gekarakteriseerd worden als een open parklandschap. Er was dus een grote variëteit aan biotopen en voedsel aanwezig. De assemblage van Voigtstedt is gevormd tijdens een warme periode waarin het gebied zwaar bebost was (Kahlke, 1965; Maul *et al.*, 2007; Kahlke & Kaiser, 2011). Het materiaal uit Süssenborn daarentegen werd afgezet in een open, continentaal landschap (Kahlke, 1969; Kahlke & Kaiser, 2011). De assemblage van Taubach vertegenwoordigt het interglaciaal maximum van het Eemien (Kahlke, 1977).

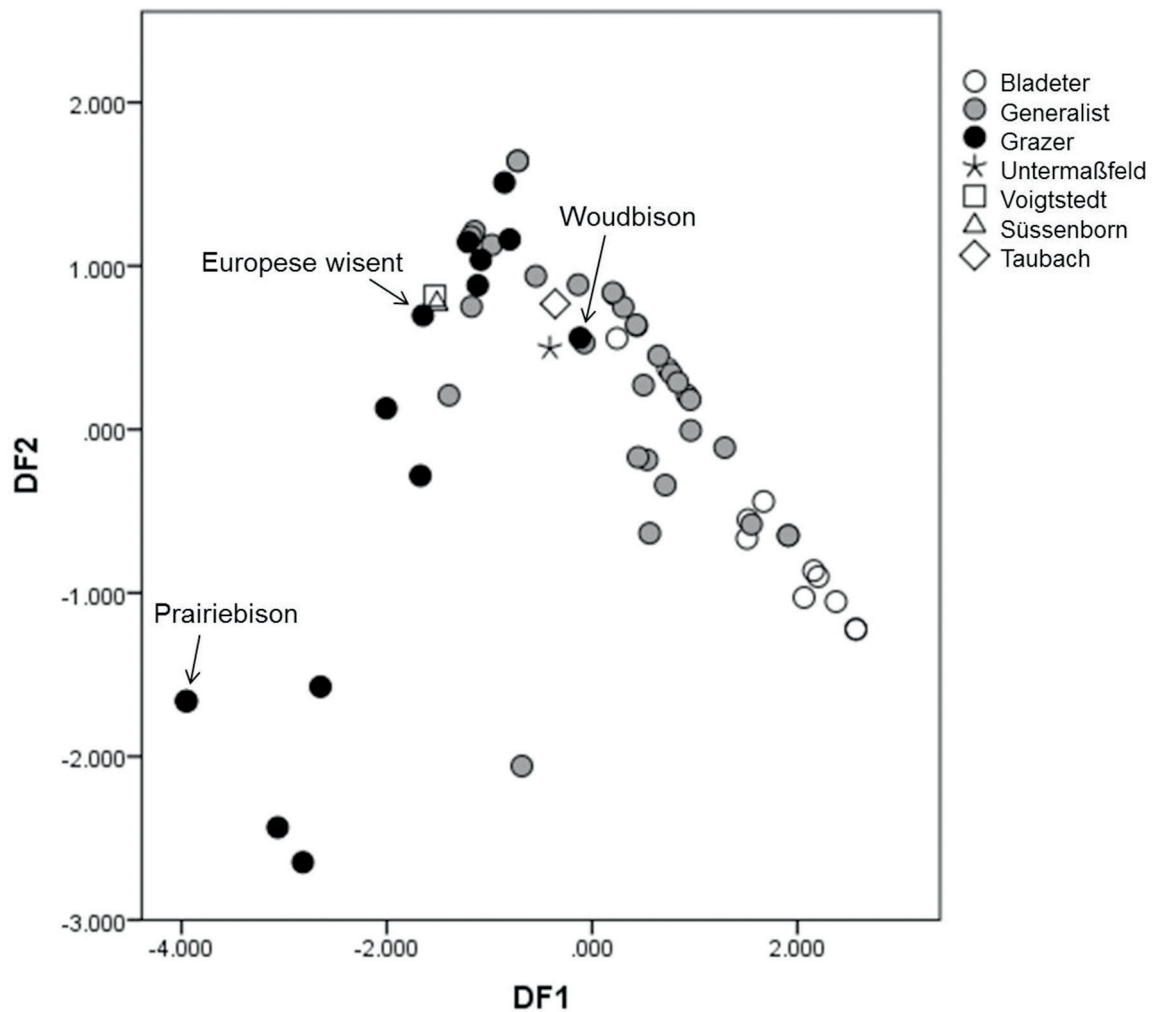
Om te testen of deze bisonsoorten werkelijk woudbisonen waren, onderzochten Van Asperen & Kahlke (2017) de afslijting van de kiezen van deze dieren. De *mesowear*-methode wordt vaak toegepast om de afslijtingspatronen te bestuderen die ontstaan over de levensduur van een herbivoor door het eten van bepaald plantaardig voedsel (Fortelius & Solounias, 2000; Rivals *et al.*, 2007b). Herbivoren die voornamelijk bladeren eten, hebben een afslijtingspatroon dat gedomineerd wordt door tand-tandcontact (attritie). Dit resulteert in scherpe knobbels aan de wangzijde van de bovenkaakskiezen en een hoog reliëf. Gras veroorzaakt daarentegen veel sterkere afslijting, zowel vanwege de silicaten die het bevat, als door het feit dat gras dichter bij de grond groeit en er daarom meer bodemmateriaal mee geconsumeerd wordt (abrasie; Williams & Kay, 2001). De kiezen van graseters zijn daarom afgerond

of vlak met laag reliëf. Een voordeel van deze methode is ook dat slechts een klein aantal bovenkaakskiezen (M1, M2 en M3) nodig is om een betrouwbaar resultaat te krijgen ($n > 10$; Fortelius & Solounias, 2000). De scores voor fossiele populaties kunnen statistisch worden vergeleken met een database van 64 hedendaagse soorten waarvan de voedingsgewoonten bekend zijn (Fortelius & Solounias, 2000) door middel van discriminantanalyse en clusteranalyse.

Van Asperen & Kahlke (2017) vergeleken de fossiele assemblages ook met de *mesowear* van drie (onder)soorten van de moderne bison: de Amerikaanse prairiebison (*B. bison bison*), Amerikaanse woudbison (*B. bison athabasca*; data van Rivals *et al.*, 2007a) en Europese wisent (*B. bonasus*; data van Rivals, 2012). De Amerikaanse prairiebison eet voornamelijk gras (tot 85-95%), naast kruiden, cypergrassen, bast en twijgen (Peden, 1976; Peden *et al.*, 1974; Schwartz & Ellis, 1981; Wydeven & Dahlgren, 1985; Plumb & Dodd, 1993; Coppedge *et al.*, 1998; Kagima & Fairbanks, 2013). Daarbij moet aangetekend worden dat de kruiden en het houtige materiaal weliswaar maar een klein deel van het voedsel uitmaken, maar wel bronnen van belangrijke voedingsstoffen zijn (Bergmann *et al.*, 2015). De Amerikaanse woudbison leeft niet overwegend in wouden, maar in een mozaïek aan habitats dat bestaat uit een parklandschap met veel gras, cypergrassen, wilg en boreaal bos (Reynolds *et al.*, 1978; Waggoner & Hinkes, 1986). Deze populaties eten daarom meer cypergrassen in de winter (42-95%, Reynolds *et al.*, 1978; Campbell & Hinkes, 1983; Larter & Gates, 1991), veel wilgenschuiten in de zomer (tot 95%; Waggoner & Hinkes, 1986; Larter & Gates, 1991), en soms korstmossen in het najaar (tot 40%, Larter & Gates, 1991). Het lijkt er echter op dat deze voedselbronnen met name worden aangeboord als de bisonen hun voorkeursvoedsel, gras, hebben uitgeput (Larter & Gates, 1991).

De statistische analyse van Van Asperen & Kahlke (2017; Fig. 2) laat zien dat de bisonen van Untermassfeld en Taubach een mengsel van gras en bladeren aten, in eenzelfde verhouding als de Amerikaanse woudbison. De bisonen van Süssenborn en Voigtstedt aten voedsel met een heel andere samenstelling: zij vallen in dezelfde groep als hedendaagse grazers, en met name de bisonen van Süssenborn hebben een *mesowear*-patroon dat erg lijkt op dat van de Europese wisent. De Amerikaanse prairiebison valt echter in een heel ander deel van de grafiek: dat van de “extreme grazers”, samen met zebras, witte neushoorns en topi.

Dit onderzoek laat zien dat zowel sommige pleistocene bisonpopulaties als de huidige Amerikaanse woudbison een minder abrasief voedselpakket hebben dan de huidige Europese wisent. Zelfs *Bison priscus*, meestal gezien als een typische steppebewoner, vond voldoende voedsel in de dichte interglaciale bossen van de riviervallei van Taubach en de open landschappen daaromheen. Het is interessant dat *Bison schoetensacki* een zelfde voedselpakket had in Voigtstedt en Süssenborn. Voor Süssenborn, waar het landschap open was (Kahlke, 1969; Kahlke & Kaiser, 2011), was dit te verwachten, maar voor Voigtstedt, waar het landschap voornamelijk bebost was (Kahlke, 1965; Kahlke & Kaiser, 2011), is het verrassend dat de bisonen graseters waren, hoewel ze waarschijnlijk ook bladeren en bast aten. Het feit dat er in Voigtstedt slechts



Figuur 2. Discriminantanalyse van mesowearscores voor hedendaagse grote herbivoren, inclusief bison en wisent, en pleistocene bisonassemblages (Van Asperen & Kahlke, 2017, fig. 4, p.305, Copyright © 2017 Elsevier BV, met toestemming van Elsevier).

Discriminant function analysis of mesowear scores for extant large herbivores, including bison, and Pleistocene bison assemblages (Van Asperen & Kahlke, 2017, fig. 4, p.305, Copyright © 2017 Elsevier BV, with permission).

weinig bisonmateriaal gevonden is, terwijl de meeste sites uit deze periode vaak veel bisonmateriaal bevatten (Kahlke, 1965), kan erop duiden dat deze dieren zich niet vaak in het bos rond de site ophielden, en voornamelijk verder weg in meer open gebieden leefden. Het lijkt er dan ook op dat bisonen een zekere flexibiliteit bewaard hebben in hun voedselkeuze. Ze kunnen overleven op een suboptimaal voedselpakket met een flink percentage bladeren als dat nodig is, misschien in bepaalde tijden van het jaar, en daar zelfs belangrijke voedingsstoffen uithalen. Sommige pleistocene zoogdieren, zoals de neushoorns van het genus *Stephanorhinus*, variëren over het hele herbivoor-spectrum, van graseter tot bladeter (Kahlke & Kaiser, 2011; Van Asperen & Kahlke, 2015). Maar gezien het feit dat er onder de fossiele bisonassemblages geen echte bladeters te vinden zijn, zelfs niet in de beboste omgevingen van Voigtstedt en Taubach, zijn deze dieren geen echte bosdieren. De huidige Europese wisenten worden steeds verder teruggedreven in beboste gebieden. Uit het onderzoek van Van Asperen & Kahlke (2017) blijkt, dat dit een verre van optimale situatie is en dat het noodzakelijk is dat de Europese wisenten toegang blijven houden tot open grasland.

CONCLUSIE

Hoewel pleistocene zoogdieren op zichzelf al een interessant studieobject vormen, blijkt het onderzoek naar deze dieren van groot nut voor de moderne natuurbescherming. De studie van niet of nauwelijks door menselijke invloeden veranderde ecosystemen is van grote waarde voor het formuleren van een oorspronkelijke, natuurlijke situatie die als *baseline* kan dienen voor het vaststellen van de uitkomst die beoogd wordt met een bepaald natuurbeleidsplan. Hoewel veel huidige ecosystemen zozeer verstoord of veranderd zijn onder menselijke invloed dat herstel niet altijd meer mogelijk is, kan pleistocene zoogdierpaleontologie ook in dergelijke situaties een bijdrage leveren door het bestuderen van de karakteristieken van evenwichtige, succesvolle faunagemeenschappen en hun reacties op verstoringen van dit evenwicht. In dit artikel heb ik twee voorbeelden hiervan besproken: het eerste, *rewilding*, met betrekking tot grootschalige concepten die de achtergrond vormen van concrete beleidsplannen; het tweede, de Europese bison, als voorbeeld van hoe de pleistocene zoogdierpaleontologie ook in specifieke situaties informatie

kan opleveren die het huidige natuurbeleid kan ondersteunen of veranderen.

Behalve mogelijkheden zijn er natuurlijk ook beperkingen. Met name de geografische en chronologische vertekening die er in het fossiele bestand aanwezig is, kunnen een obstakel vormen. Verschillende faunagemeenschappen worden vaak door elkaar gemengd in dezelfde afzettingen gevonden. IJsuitbreidingen tijdens de ijstijden hebben veel materiaal uit de warmere perioden vernietigd, zodat het bijvoorbeeld moeilijk is refugia van koud-aangepaste soorten in warmere perioden te traceren. En hoewel de grotere tijdsdiepte van de waarnemingen in de paleontologie ten opzichte van de kortere studieperioden in de moderne ecologie een pluspunt van de paleontologie is, is de tijdschaal van het meeste natuurbeleid veel korter.

Ik heb mij hier beperkt tot paleontologische analyses die met eenvoudige technieken direct op de botten kunnen worden uitgevoerd, maar we zouden hier natuurlijk verdere studies met behulp van invasievere en technologisch complexere technieken aan toe kunnen voegen. Radiokoolstofdateringen hebben bijvoorbeeld de kennis van oorzaken van het uisterven van verschillende soorten aan het einde van de laatste ijstijd verduidelijkt (Stuart & Lister, 2007, 2011, 2012). En de analyse van DNA uit fossiel materiaal (aDNA) biedt grote mogelijkheden ten aanzien van het reconstrueren van de dynamiek van hele populaties (bv. Dalén *et al.*, 2007). Het is dan ook duidelijk dat de pleistocene zoogdierpaleontologie een belangrijke hulpbron kan zijn bij het formuleren van natuurbeleid, en het is aan de paleontologische gemeenschap om dit feit onder de aandacht van de moderne ecologen en beleidsmakers te brengen!

DANKZEGGING

Ik dank R.-D. Kahlke voor de goede samenwerking en de gelegenheid om de bijzondere en goed gedocumenteerde collecties van het Senckenberg Institut für Quartärpaläontologie in Weimar te gebruiken. Dank aan Nike Liscaljet voor de suggestie om dit artikel te schrijven, en Anders Schinkel en Bert de Haar voor het redigeren van het uiteindelijk manuscript.

LITERATUUR

- Alroy, J. (2001) A multispecies overkill simulation of the end-pleistocene megafaunal mass extinction. *Science* 292, 1893–1896.
- Barber-Meyer, S.M., L.D. Mech, P.J. White (2008) Elk calf survival and mortality following wolf restoration to Yellowstone National Park. *Wildlife Monographs* 169, 1–30.
- Barnosky, E.H. (1994) Ecosystem dynamics through the past 2000 years as revealed by fossil mammals from Lamar cave in Yellowstone National Park, USA. *Historical Biology* 8, 71–90.
- Barnosky, A.D., C.J. Bell, S.D. Emslie, H.T. Goodwin, J.I. Mead, C.A. Repenning, E. Scott, A.B. Shabel (2004) Exceptional record of mid-Pleistocene vertebrates helps differentiate climatic from anthropogenic ecosystem perturbations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101, 9297–9302.
- Barnosky, A.D., E.A. Hadly, P. Gonzalez, J. Head, J.D. Polly, A.M. Lawing, J.T. Eronen, D.D. Ackerly, K. Alex, E. Biber, J. Blois, J. Brashares, G. Ceballos, E. Davis, G.P. Dietl, R. Dirzo, H. Doremus, M. Fortelius, H.W. Greene, J. Hellmann, T. Hickler, S.T. Jackson, M. Kemp, P.L. Koch, C. Kremen, E.L. Lindsey, C. Looy, C.R. Marshall, C. Mendenhall, A. Mulch, A.M. Mychajliw, C. Nowak, U. Ramakrishnan, J. Schnitzler, K.D. Shrestha, K. Solari, L. Stegner, M.A. Stegner, N.C. Stenseth, M.H. Wake, Z. Zhang, Z. (2017) Merging paleobiology with conservation biology to guide the future of terrestrial ecosystems. *Science* 355, eaah4787.
- Belote, T.R., M.S. Dietz, P.S. McKinley, A.A. Carlson, C. Carroll, C.N. Jenkins, D. Urban, T.J. Fullman, J.C. Leppi, G.H. Aplet (2017) Mapping conservation strategies under a changing climate. *BioScience* 67, 494–497.
- Benecke, N. (2005) The Holocene distribution of European bison – the archaeozoological record. *Munibe (Antropologia-Arkeologia)* 57, 421–428.
- Bergmann, G.T., J.M. Craine, M.S. Robeson II, N. Fierer (2015) Seasonal shifts in diet and gut microbiota of the American bison (*Bison bison*). *PLoS ONE* 10, e0142409.
- Berger, K.M., E.M. Gese, (2007) Does interference competition with wolves limit the distribution and abundance of coyotes? *Journal of Animal Ecology* 76, 1075–1085.
- Beschta, R.L., W.J. Ripple (2016) Riparian vegetation recovery in Yellowstone: The first two decades after wolf reintroduction. *Biological Conservation* 198, 93–103.
- Borowski, S., Z., Kasiński, L. Miłkowski (1967) Food and role of the European bison in forest ecosystems. *Acta Theriologica* 12, 367–376.
- Bro-Jørgensen, J. (2008) Dense habitats selecting for small body size: a comparative study on bovids. *Oikos* 117, 729–737.
- Brown, C., R. McMorran, M.F. Price (2011) Rewilding – a new paradigm for nature conservation in Scotland? *Scottish Geographical Journal* 127, 288–314.
- Brugal, J.-P., R. Croitor (2007) Evolution, ecology and biochronology of herbivore associations in Europe during the last 3 million years. *Quaternaire* 18, 129–152.
- Bukhsianidze, M. (2005) *The fossil Bovidae of Dmanisi*. Ph.D. Thesis, International Doctorate “Environmental, Humans and Compartmental Dynamics”, Università degli Studi di Ferrara, Italy.
- Callicott, J.B., M.P. Nelson (Eds.) (1998) *The great new wilderness debate*. University of Georgia Press, Athens.
- Campbell, B.H., M. Hinkes (1983) Winter diets and habitat use of Alaska bison after wildfire. *Wildlife Society Bulletin* 11, 16–21.
- Caro, T. (2007) The Pleistocene re-wilding gambit. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 281–283.
- Coppedge, B.R., D.M. Leslie Jr., J.H. Shaw (1998) Botanical composition of bison diets on tallgrass prairie in Oklahoma. *Journal of Range Management* 51, 379–382.
- Crégut-Bonnoure, E. (2006) European Ovivovini, Ovini and Caprini (Caprinae, Mammalia) from the Plio-Pleistocene: new interpretations. in: Kahlke, R.-D., L.C. Maul, P. Mazza (Eds.), *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: Regional developments and interregional correlations*, Volume I, Proceedings of the 18th International Senckenberg Conference (VI International Palaeontological Colloquium in Weimar). Courier Forschungsinstitut Senckenberg 256, 139–158.
- Croitor, R., J.-P. Brugal (2007) New insights concerning Early Pleistocene cervids and bovids in Europe: dispersal and correlation. in: Kahlke, R.-D., L.C. Maul, P. Mazza (Eds.), *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: Regional developments and interregional correlations*, Volume II, Proceedings of the 18th International Senckenberg Conference (VI International Palaeontological Colloquium in Weimar). Courier Forschungsinstitut Senckenberg 259, 47–59.

- Cronon, W. (1995). The trouble with wilderness; or, getting back to the wrong nature. in: Cronon, W. (Ed.), *Uncommon ground: Rethinking the human place in nature*. W.W. Norton, New York, pp. 69–90.
- Dalén, L., V. Nyström, C. Valdiosera, M. Germonpré, M. Sablin, E. Turner, A. Angerbjörn, J.L. Arsuaga, A. Götherström (2007) Ancient DNA reveals lack of postglacial habitat tracking in arctic fox. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 6726–6729.
- De Giuli, C., F. Masini, D. Torre (1987) The Latest Villafranchian Faunas in Italy: the Pirro Nord Fauna. *Palaeontographia Italica* 74, 51–62.
- Donlan, J. (2005) Re-wilding North America. *Nature* 436, 913–914.
- Duvernois, M.-P., C. Guérin (1989) Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien supérieur d'Europe occidentale. *Geobios* 22, 339–379.
- Estes, R.D. (1974) Social organization of the African Bovidae. in: Geist, V., F. Walther (Eds.), *The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management*, IUCN, Morges, 166–205.
- Flerov, C.C. (1975) Die *Bison*-Reste aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf. *Abhandlungen des Zentralen geologischen Instituts, Paläontologische Abhandlungen* 23, 163–200.
- Flerov, C.C. (1979) Sistemaika i evoljuzija. in: Sokolov, V.E. (Ed.), *Zubr. Morfologija, sistematika, evoljuzija*, Nauka, Moskau, 9–127.
- Fortelius, M., N. Solounias (2000) Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates* 3301, 1–36.
- Gębczyńska, Z., M. Gębczyński, E. Martynowicz (1991) Food eaten by the free-living European bison in Białowieża Forest. *Acta Theriologica* 36, 307–313.
- Gill, J.L., J.W. Williams, S.T. Jackson, K.B. Lininger, G.S. Robinson, (2009) Pleistocene megafaunal collapse, novel plant communities, and enhanced fire regimes in North America. *Science* 326, 1100–1103.
- Heinrich, W.-D. (2003) Rodentier-Biostratigraphie und Altersstellung pleistozäner Säugetier-Fundstätten Mitteldeutschlands. in: Burdukiewicz, J.M., L. Fiedler, W.-D. Heinrich, A. Justus, E. Brühl (Eds.), *Erkenntnisjäger. Kultur und Umwelt des frühen Menschen; Festschrift für Dietrich Mania*. Veröffentlichungen des Landesmuseums für Archäologie Sachsen-Anhalt 57/I, 237–245.
- Heller, N.E., E.S. Zavaleta, (2009). Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation* 142, 14–32.
- Heptner, V.G., A.A. Nasimovič, A.G. Bannikov (1966) *Die Säugetiere der Sowjetunion; Band I: Paarhufer und Unpaarhufer*. Gustav Fischer, Jena.
- Innes, J.B., J.J. Blackford (2003) The ecology of Late Mesolithic woodland disturbances: model testing with fungal spore assemblage data. *Journal of Archaeological Science* 30, 185–194.
- Innes, J.B., J.J. Blackford, P. Rowley-Conwy (2013) Late Mesolithic and early Neolithic forest disturbance: a high resolution palaeoecological test of human impact hypotheses. *Quaternary Science Reviews* 77, 80–100.
- Jarman, P.J. (1974) The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48, 215–267.
- Kagima, B., W.S. Fairbanks (2013) Habitat selection and diet composition of reintroduced native ungulates in a fire-managed tallgrass prairie reconstruction. *Ecological Restoration* 31, 79–88.
- Kahlke, H.-D. (Ed.), 1965. *Das Pleistozän von Voigtstedt*. Paläontologische Abhandlungen A II, 221–692.
- Kahlke, H.-D. (Ed.) (1969). *Das Pleistozän von Süßenborn*. Paläontologische Abhandlungen A III, 367–788.
- Kahlke, H.-D. (Ed.) (1977) *Das Pleistozän von Taubach bei Weimar*. Quartärpaläontologie 2, 1–509.
- Kahlke, R.-D. (Ed.) (1997) *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz 40, I–VI, 1–418.
- Kahlke, R.-D. (1999) *The history of the origin, evolution and dispersal of the Late Pleistocene Mammuthus-Coelodonta faunal complex in Eurasia (large mammals)*. Fenske Companies, Rapid City.
- Kahlke, R.-D. (Ed.) (2001a) *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz 40, I–VIII, 419–698.
- Kahlke, R.-D. (Ed.) (2001b) *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 3*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz 40, I–VI, 699–1030.
- Kahlke, R.-D. (2001c) Die unterpleistozäne Komplexfundstelle Untermassfeld – Zusammenfassung des Kenntnisstandes sowie synthetische Betrachtungen zu Genesemodell, Paläoökologie und Stratigraphie. in: Kahlke, R.-D. (Ed.), *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 3*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz 40, 931–1030.
- Kahlke, R.-D. (2006) Untermassfeld - A late Early Pleistocene (Epivillafranchian) fossil site near Meiningen (Thuringia, Germany) and its position in the development of the European mammal fauna. *British Archaeological Reports, International Series* 1578, 1–141.
- Kahlke, R.-D. (2014) The origin of Eurasian mammoth faunas (*Mammuthus-Coelodonta* Faunal Complex). *Quaternary Science Reviews* 96, 32–49.
- Kahlke, R.-D. (in press) Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen.
- Kahlke, R.-D., S. Gaudzinski (2005) The blessing of a great flood: differentiation of mortality patterns in the large mammal record of the Lower Pleistocene fluvial site of Untermassfeld (Germany) and its relevance for the interpretation of faunal assemblages from archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 32, 1202–1222.
- Kahlke, R.-D., T.M. Kaiser (2011) Generalism as a subsistence strategy: advantages and limitations of the highly flexible feeding traits of Pleistocene *Stephanorhinus hundsheimensis* (Rhinocerotidae, Mammalia). *Quaternary Science Reviews* 30, 2250–2261.
- Kahlke, R.-D., N. García, D.S. Kostopoulos, F. Lacombat, A.M. Lister, P.P.A. Mazza, N. Spassov, V.V. Titov (2011) Western Palaeo-arctic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe. *Quaternary Science Reviews* 30, 1368–1395.
- Keppel, G., K.P. van Niel, G.W. Wardell-Johnson, C.J. Yates, M. Byrne, L. Mucina, A.G.T. Schut, S.D. Hopper, S.E. Franklin (2012) Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 21, 393–404.
- Kerley, G.I.H., R. Kowalczyk, J.P.G.M. Cromsigt (2012) Conservation implications of the refugee species concept and the European bison: king of the forest or refugee in a marginal habitat? *Ecography* 35, 519–529.
- Kierdorf U., R.-D. Kahlke, S. Flohr (2012) Healed fracture of the tibia in a bison (*Bison menneri* Sher, 1997) from the late Early Pleistocene site of Untermassfeld (Thuringia, Germany). *International Journal of Paleopathology* 2, 19–24.
- Kostopoulos, D.S. (1997) The Plio-Pleistocene artiodactyls

- (Vertebrata, Mammalia) of Macedonia. 1. The fossiliferous site Apollonia-I, Mygdonia basin of Greece. *Geodiversitas* 19, 845-875.
- Kostopoulos, D.S. (2006) Greek bovids through time. *Hellenic Journal of geosciences* 41, 141-152.
- Kowalczyk, R., P. Taberlet, E. Coissac, A. Valentini, C. Miquel, T. Kamiński, J.M. Wójcik (2011) Influence of management practices on large herbivore diet – Case of European bison in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Forest Ecology and Management* 261, 821-828.
- Krasińska, M., Z.A. Krasiński (2007) *European bison; The nature monograph*. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża.
- Larter, N.C., C.C. Gates (1991) Diet and habitat selection of wood bison in relation to seasonal changes in forage quantity and quality. *Canadian Journal of Zoology* 69, 2677-2685.
- Maniakas, I., D.S. Kostopoulos (2017) Morphometric-palaeoecological discrimination between *Bison* populations of the Western Palaearctic. *Geobios* 50, 155-171.
- Maniakas, I., R.-D. Kahlke, D.S. Kostopoulos (2014) Morphometric-palaeoecological discrimination between two Epivillafranchian *Bison* populations of the Western Palaearctic. in: Delfino, M., G. Carnevale, M. Pavia (Eds.), *XII Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, Abstract Book and Field Trip Guide*. Società Paleontologica Italiana, Torino, 101.
- Martin, P.S. (1984) Prehistoric overkill: the global model. in: Martin, P.S. (Ed.), *Quaternary extinctions: a prehistoric revolution*. The University of Arizona Press, Tuscon, 354-403.
- Martínez-Navarro, B., S. Ros-Montoya, M.P. Espigares, P. Palmqvist (2011) Presence of the Asian origin Bovini, *Hemibos* sp. aff. *Hemibos gracilis* and *Bison* sp., at the early Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Spain). *Quaternary International* 243, 54-60.
- Masini, F. (1989) *I Bovini villafranchiani dell'Italia*. Tesi di Dottorato in Paleontologia, Università degli Studi di Modena e Reggio Emilia.
- Masini, F., F. Sala (2007) Large- and small-mammal distribution patterns and chronostratigraphic boundaries from the Late Pliocene to the Middle Pleistocene of the Italian peninsula. *Quaternary International* 160, 43-56.
- Maul, L.C., W.-D. Heinrich, S.A. Parfitt, A.-C. Paunescu (2007) Comment on the correlation between magnetostratigraphy and the evolution of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) during the Early and early Middle Pleistocene. in: Kahlke, R.-D., L.C. Maul, P. Mazza (Eds.), *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution; Regional developments and interregional correlations*. Volume II. Proceedings of the 18th International Senckenberg Conference (VI International Palaeontological Colloquium in Weimar). Courier Forschungsinstitut Senckenberg 259, 243-263.
- Merceron, G., E. Hofman-Kamińska, R. Kowalczyk (2014) 3D dental microwear texture analysis of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Forest Ecology and Management* 328, 262-269.
- Nelson, M.P., J.B. Callicott (Eds.) (2008) *The wilderness debate rages on*. University of Georgia Press, Athens.
- Nemzev, A.S., A.Ju. Puzačenko, G.S. Rautian (2003) Ekologija. in: Nemzev, A.S., G.S. Rautian, A.Ju. Puzačenko, T.P. Sipko, B.A. Kalabushkin, I.V. Mironenko (Eds.), *Zubr na Kavkaze*. Majkop, Moskou, 150-213.
- Nogués-Bravo, D., D. Simberloff, C. Rahbek, N.J. Sanders (2016) Rewilding is the new Pandora's box in conservation. *Current Biology* 26, R83-R101.
- Pauly, D. (1995) Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 430.
- Peden, D.G. (1976) Botanical composition of bison diets on short-grass plains. *The American Midland Naturalist* 96, 225-229.
- Peden, D.G., G.M. Van Dyne, R.W. Rice, R.M. Hansen (1974) The trophic ecology of *Bison bison* L. on shortgrass plains. *Journal of Applied Ecology* 11, 489-497.
- Pires, M.M., P.L. Koch, R.A. Fariña, M.A.M. Aguiar, S.F. dos Reis, P.R. Guimarães Jr. (2015) Pleistocene megafaunal interaction networks became more vulnerable after human arrival. *Proceedings of the Royal Society B* 282, 20151367.
- Plumb, G.E., J.L. Dodd (1993) Foraging ecology of bison and cattle on a mixed prairie: implications for natural area management. *Ecological Applications* 3, 631-643.
- Prober, S.M., V.A.J. Doerr, L.M. Broadhurst, K.J. Williams, F. Dickson (2019) Shifting the conservation paradigm: a synthesis of options for renovating nature under climate change. *Ecological Monographs* 89, e01333.
- Pucek, Z. (Ed.) (2004) *European bison; Status survey and conservation action plan*. IUCN, Cambridge.
- Rewilding Europe (z.j.) *Southern Carpathians, Romania. A wilderness arc at the heart of Europe*, <https://rewildingeurope.com/areas/southern-carpathians> (oktober 2019).
- Reynolds, H.W., R.M. Hansen, D.G. Peden (1978) Diets of the Slave River lowland bison herd, Northwest Territories, Canada. *Journal of Wildlife Management* 42, 581-590.
- Ripple, W.J., R.L. Beschta (2012) Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. *Biological Conservation* 145, 205-213.
- Rivals, F. (2012) Ungulate feeding ecology and middle Pleistocene paleoenvironments at Hundsheim and Deutsch-Altenburg 1 (eastern Austria). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 317-318, 27-31.
- Rivals, F., N. Solounias, M.C. Mithlacher (2007a). Evidence for geographic variation in the diets of late Pleistocene and early Holocene *Bison* in North America, and differences from the diets of recent *Bison*. *Quaternary Research* 68, 338-346.
- Rivals, F., M.C. Mithlacher, N. Solounias (2007b) Effect of ontogenetic-age distribution in fossil and modern samples on the interpretation of ungulate paleodiets using the mesowear method. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27, 763-767.
- Rubenstein, D.R., D.I. Rubenstein, P.W. Sherman, T.A. Gavin (2006) Pleistocene Park: Does re-wilding North America represent sound conservation for the 21st century? *Biological Conservation* 132, 232-238.
- Sala, B. (1987) *Bison schoetensacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Mid-Pleistocene – Italy) and revision of the European species of bison. *Palaeontographia Italica* 74, 113-170.
- Schmitz, O.J., J.J. Lawler, P. Beier, C. Groves, G. Knight, D.A. Boyce, J. Bulluck, K.M. Johnston, M.L. Klein, K. Muller, D.J. Pierce, W.R. Singleton, J.R. Strittholt, D.M. Theobald, S.C. Trombulak, A. Trainor (2015) Conserving biodiversity: Practical guidance about climate change adaptation approaches in support of land-use planning. *Natural Areas Journal* 35, 190-203.
- Schwartz, C.C., J.E. Ellis (1981) Feeding ecology and niche separation in some native and domestic ungulates on the shortgrass prairie. *Journal of Applied Ecology* 18, 343-353.
- Shapiro, B., A.J. Drummond, A. Rambaut, M.C. Wilson, P.E. Matheus, A.V. Sher, O.G. Pybus, M.T.P. Gilbert, I. Barnes, J. Binladen, E. Willerslev, A.J. Hansen, G.F. Baryshnikov, J.A. Burns, S. Davydov, J.C. Driver, D.G. Froese, C.R. Harington, G. Keddle, P. Kosintsev, M.L. Kunz, L.D. Martin, R.O. Stephenson, J. Storer, R. Tedford, S. Zimov, A. Cooper (2004) Rise and fall of the Beringian steppe bison. *Science* 306, 1561-1565.

Sher, A.V. (1997) An Early Quaternary Bison population from Untermaßfeld: *Bison menneri* sp. nov. in: Kahlke, R.-D. (Ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 1*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz 40, 101-180.

Stegner, M.A., M. Holmes (2013) Using palaeontological data to assess mammalian community structure: Potential aid in conservation planning. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 372, 138-146.

Stewart, J.R. (2005) The ecology and adaptation of Neanderthals during the non-analogue environment of Oxygen Isotope Stage 3. *Quaternary International* 137, 35-46.

Stuart, A.J., A.M. Lister (2007) Patterns of Late Quaternary megafaunal extinctions in Europe and northern Asia. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 259, 287-297.

Stuart, A.J., A.M. Lister (2011) Extinction chronology of the cave lion *Panthera spelaea*. *Quaternary Science Reviews* 30, 2329-2340.

Stuart, A.J., A.M. Lister (2012) Extinction chronology of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* in the context of late Quaternary megafaunal extinctions in northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews* 51, 1-17.

Surovell, T.A., N.M. Waguespack (2009) Human prey choice in the late Pleistocene and its relation to megafaunal extinctions. in: Haynes, G. (Ed.), *American megafaunal extinctions at the end of the pleistocene*. Springer, Dordrecht, 77-105.

Surovell, T.A., S.R. Pelton, R. Anderson-Sprecher, A.D. Myers (2016) Test of Martin's overkill hypothesis using radiocarbon dates on extinct megafauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 886-891.

Svenning, J.-C., P.B.M. Pedersen, C.J. Donlan, R. Ejrnaes, S. Faurby, M. Galetti, D.M. Hansen, B. Sandel, C.J. Sandom, J.W. Terborgh, F.W.M. Vera (2016) Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 898-906.

Truitt, A.M., E.F. Granek, M.J. Duveneck, K.A. Goldsmith, M.P. Jordan, K.C. Yazzie (2015) What is novel about novel ecosystems: Managing change in an ever-changing world. *Environmental Management* 55, 1217-1226.

Van Asperen, E.N., R.-D. Kahlke (2015) Dietary variation and overlap in Central and Northwest European *Stephanorhinus kirchbergensis* and *S. hemitoechus* (Rhinocerotidae, Mammalia) influenced by habitat diversity. *Quaternary Science Reviews* 107, 47-61.

Van Asperen, E.N., R.-D. Kahlke (2017) Dietary traits of the late Early Pleistocene *Bison menneri* (Bovidae, Mammalia) from its type site Untermassfeld (Central Germany) and the problem of Pleistocene 'wood bison'. *Quaternary Science Reviews* 177, 299-313.

Waggoner, V., M. Hinkes (1986) Summer and fall browse utilization by an Alaskan bison herd. *Journal of Wildlife Management* 50, 322-324.

Williams, S.H., R.F. Kay (2001) A comparative test of adaptive explanations for hypsodonty in ungulates and rodents. *Journal of Mammalian Evolution* 8, 207-229.

Wydeven, A.P., R.B. Dahlgren (1985) Ungulate habitat relationships in Wind Cave National Park. *Journal of Wildlife Management* 49, 805-813.