

LA COPROPALYNOLOGIE : COPROLITHES ET PALÉOENVIRONNEMENT

Jacqueline Argant

▶ **To cite this version:**

Jacqueline Argant. LA COPROPALYNOLOGIE : COPROLITHES ET PALÉOENVIRONNEMENT. Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco, 2014, 54, pp.39-44. hal-01779117

HAL Id: hal-01779117
https://hal.science/hal-01779117

Submitted on 19 Mar 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LA COPROPALYNOLOGIE : COPROLITHES ET PALÉOENVIRONNEMENT

[The copropalynology: coprolites and palaeoenvironment]

par

Jacqueline ARGANT*

En archéologie comme en paléontologie, la prise en compte du paléoenvironnement est devenue incontournable. La palynologie des sédiments a joué dans ce domaine un rôle important. Elle n'est pourtant pas toujours applicable avec succès dans les sites paléontologiques ou archéologiques qui, souvent, ne se trouvent pas dans les milieux offrant les meilleures conditions de conservation du pollen. Oxydation, alternance de conditions sèches et humides, remaniement des sédiments entraînent souvent l'altération ou la destruction du pollen dans les sites de plein air comme dans les remplissages de grotte. Dans certains cas, les coprolithes de hyénidés ou de canidés sont le seul moyen d'obtenir des informations fiables sur le paléoenvironnement.

Le terme de coprolithe, créé en 1829 par W. Buckland pour désigner les fèces minéralisées des Dinosaures, s'étend ensuite à tous les restes de matériel fécal fossilisé en contexte paléontologique ou archéologique, conservés par dessiccation ou minéralisation. L'étude systématique du contenu des coprolithes humains est due à E.O. Callen à la fin des années 1950 aux États-Unis (Reinhard & Bryant, 1992), puis s'est largement développée avec l'introduction de la palynologie en 1964 (Martin & Sharrock, 1964). La première mention de ces travaux en France est due à Arlette Leroi-Gourhan qui en décrit l'intérêt et en voit alors l'application possible aux coprolithes « *très probablement humains* » découverts par H. de Lumley « *dans un site levalloisien* » (Leroi-Gourhan Arl., 1966). Le champ de la recherche est ensuite étendu aux coprolithes des animaux pour une approche paléoenvironnementale. Les recherches sur les coprolithes des hyènes se sont particulièrement développées depuis 2000, en s'appuyant sur des comparaisons avec l'actuel.

I.- LES COPROLITHES : DÉFINITION GÉNÉRALE, FOSSILISATION, CONTENU

Les coprolithes sont produits le plus souvent par des carnivores qui broient des os (hyénidés, canidés), mais aussi par des omnivores (homme, sanglier) ou, plus rarement, par des herbivores si les conditions le permettent. L'aspect et la forme des excréments suffisent en général à identifier leurs « auteurs » malgré la variabilité dont la planche I donne un aperçu. Les coprolithes des hyénidés se distinguent facilement par leur morphologie : section circulaire, parfois une extrémité légèrement concave à la base et l'autre convexe, plus ou moins pointue selon les cas (pl. I - 1 et 2). Ils peuvent être de couleur variable selon le sédiment encaissant (pl. I - 1 à 3) mais l'intérieur est toujours beige clair en raison de leur forte teneur en phosphate de calcium provenant des os consommés, les composants organiques étant en grande partie digérés. Les coprolithes de canidés se reconnaissent à une forme plus allongée (pl. I - 4 à 7). Ils sont souvent bruns, gris brun ou rougeâtres, et leur consistance moins compacte que celle des coprolithes des hyénidés. Il est plus difficile de distinguer les coprolithes d'omnivores, souvent proches de ceux des carnivores. Par contre, la forme et la taille des excréments de caprinés sont caractéristiques ; il en est de même pour les grands herbivores. Les bouses fossiles du mammouth, par exemple, sont de grande taille (≥ 10 cm) et contiennent une fine poussière gris noir englobant des fragments de tiges d'herbacées non décomposées (pl. I - 8). Le contexte de découverte (grotte, terrier, habitat préhistorique ou historique...) et les vestiges associés restent dans tous les cas des bases également importantes d'identification.

Les coprolithes contiennent tous de nombreux éléments (fig. 1). On peut en extraire des composants microscopiques, en particulier des grains de pollen et des spores absorbés quotidiennement avec l'eau de boisson, la nourriture, ou par léchage du pelage ou des pattes. Résistant aux sucs digestifs, pollen et spores se retrouvent dans les excréments. Tous les coprolithes ne se conservent pas, fort heureusement ! Ils sont généralement rapidement décomposés et consommés par des coprophages (insectes, champignons, bactéries). Mais ces derniers ont peu de prise sur les coprolithes durs dont la conservation est même possible en surface pendant un an, ou

* Univ. Aix-Marseille, MCC, LAMPEA UMR 7269 du CNRS, Maison Méditerranéenne des Sciences de l'Homme, 5 rue du Château de l'Horloge, BP 647, 13094 Aix-en-Provence Cedex, France. [j.argant@wanadoo.fr]…

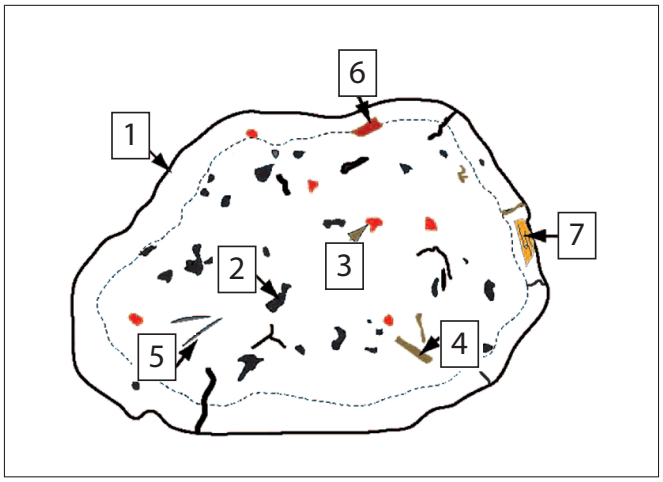


Fig. 1

Coupe schématique d'un coprolithe d'hyène (dessin J. Argant).
1 : cortex, **2** : vides, **3** : éléments grossiers, **4** : débris végétaux, **5** : poils, **6** : matière organique, **7** : fragments osseux.
Simplified section of a hyaena coprolite (drawing J. Argant).
***1**: Outer zone, **2**: Voids, **3**: Coarse fractions, **4**: Plant fragments, **5**: Hair, **6**: Organic matter, 7: Bone fragments.*

plus en milieu sec (Larkin *et al.*, 2000). Des coprolithes de hyénidés du Pléistocène peuvent ainsi être trouvés intacts après plusieurs dizaines de milliers d'années sur le sol de certaines grottes, mais la fossilisation reste le plus souvent favorisée surtout par un enfouissement rapide. Les grains de pollen ingérés, emprisonnés dans ces coprolithes, sont mis ainsi à l'abri de la destruction par des microorganismes aérobies (Scott *et al*., 2003). Leur contenu reflète nécessairement ce qu'un individu a absorbé au cours d'un trajet précis, les grains de pollen conservés appartenant donc aux végétaux fleurissant dans l'aire de déplacement de l'animal. Beaucoup d'études, en Afrique du Sud et au Proche-Orient, confirment que les spectres obtenus à partir de coprolithes d'hyènes actuelles sont très comparables à ceux des enregistrements polliniques provenant de sites de plein air (Scott, 1987 ; Scott *et al.*, 2003 ; Horwitz & Goldberg, 1989 ; Larkin *et al*., 2000). Dans le même temps, de nombreux sites paléontologiques ont donné lieu à des analyses de coprolithes d'hyènes fossiles, notamment en Espagne (Carrión *et al.,* 2005, par exemple). En France, l'étude du contenu pollinique de coprolithes de différentes espèces animales se poursuit depuis la fin des années 1980 sur du matériel actuel et fossile : coprolithes de caprinés (Richard, 1986 ; Argant, 1990), de hyénidés (Carpentier & Huault, 1984 ; Méon, 1987 ; Vivent, 1989 ; Argant, 1990, 2004, 2010 ; Argant & Bonifay, 2011), de canidés (Argant *et al.*, 2005 ; Argant & Diot, 2009). La planche II donne un aperçu de la diversité du matériel pollinique que l'on peut trouver et de la qualité de préservation du pollen, même dans le cas de coprolithes très anciens, du Pléistocène inférieur par exemple.

II.- COPROLITHES ET PALÉOENVIRONNEMENT

A - Sites paléontologiques

- Exemple 1 : le site paléontologique de Ceyssaguet (La Voûte-sur-Loire, Haute-Loire), Pléistocène inférieur (« Villafranchien »), fouillé par M.-F. Bonifay de 1984 à 1997, a fourni une faune abondante datée de 1,2 à 1,5 Ma et comprenant en majorité des Proboscidiens, des Carnivores, des Cervidés et des Équidés. La couche 2 a livré des coprolithes d'une hyène, *Pachycrocuta brevirostris,* groupés dans un même ensemble (pl. I - 1). Cinq d'entre eux ont été traités pour l'analyse pollinique, les lœss encaissants étant stériles en pollen. Ils ont permis de dénombrer 111 grains de pollen et 21 taxons : 10 d'herbacées et fougères et 11 d'arbres, parmi lesquels *Cedrus, Fagus*, *Ulmus, Betula* et *Tilia* (pl. II - 1 à 5), dénotant des conditions climatiques tempérées fraîches et un paysage en mosaïque où se côtoient des zones boisées et des espaces ouverts au sein desquels pouvaient évoluer les grands herbivores (Argant & Bonifay, 2011). Ils représentent la seule information possible sur l'environnement végétal de ce site.

- Exemple 2 : la Grotte des Deux Ouvertures (Ardèche), Pléistocène récent, a livré 3 coprolithes de *Crocuta spelaea* (hyène des cavernes) dans une couche à ossements d'ours du stade isotopique 3, autour de 34 800 cal. BP. Le pollen, trouvé en abondance, reflète une végétation largement dominée par les Poaceae et des steppiques telle *Artemisia* (pl. II - 6), indiquant un épisode climatique rigoureux en accord avec la datation obtenue sur les os. En plus des renseignements sur les conditions de vie des ours et hyènes des cavernes, ces coprolithes ont permis de discuter la position chronologique des vestiges (Argant & Philippe, 2011).

B - Sites archéologiques

- Les coprolithes humains : à titre d'exemple, citons les résultats obtenus à Terra Amata, site niçois occupé par les Acheuléens il y a 400 à 300 000 ans. Parmi 527 coprolithes extraits, 28 répartis sur les sols d'occupation pourraient être dus à l'homme. L'analyse pollinique de l'un d'entre eux révèle un paysage semi-ouvert avec pins et chênes principalement (Beaulieu, 1967 ; Renault-Miskovsky *et al.,* 2011), situant la période de dépôt du coprolithe analysé à la fin du printemps ou au début de l'été. Ces résultats concordent avec les données anthracologiques obtenues par ailleurs au niveau des sédiments encaissants.

- La contribution des coprolithes est moins fréquemment sollicitée pour les gisements de l'Holocène, période disposant généralement d'un éventail plus large de données environnementales grâce aux nombreuses analyses polliniques de référence en milieu naturel. Les sites archéologiques livrent parfois des coprolithes de canidés. Les figures 2A et 2B donnent une liste d'analyses effectuées sur des gisements d'âges divers, du Néolithique au Moyen Âge, et les résultats globaux obtenus, résumés sous forme graphique simplifiée. S'agissant

A

Sites (France)	Période	n	Milieu	Nb de taxons	Taxons remarquables	Parasites (%)	Réf. biblio
Andone (Villejoubert, Charente)	X^{e}-XI^{e} s.	23	habitat	71	Amaryllidaceae	*Trichuris* (0,14)	Argant & Diot, 2009
Mâcon - Bib. (Saône-et-Loire)	V^{e} s.	3	habitat	42	*Syringa vulgaris* - *Platanus*	*Trichuris*	Argant *et al*., 2005
Cybèle 1 - Lyon (Rhône)	Gallo-Romain	2	habitat	28	*Cedrus*	-	-
Cybèle 2 - Lyon (Rhône)		2	habitat				
Parc Saint-Georges (Lyon, Rhône)	Gallo-Romain	1	berge de Saône	36	-	*Capillaria* (79,35) ; *Trichuris* (2,9)	Argant *et al*., 2013
Varennes/Allier (Allier)	Période augustéenne	2	fosse	26	-	*Trichuris* (62)	-
Vieux Mounoï (Signes, Var)	Néolithique	3	grotte	37	-	-	-

B

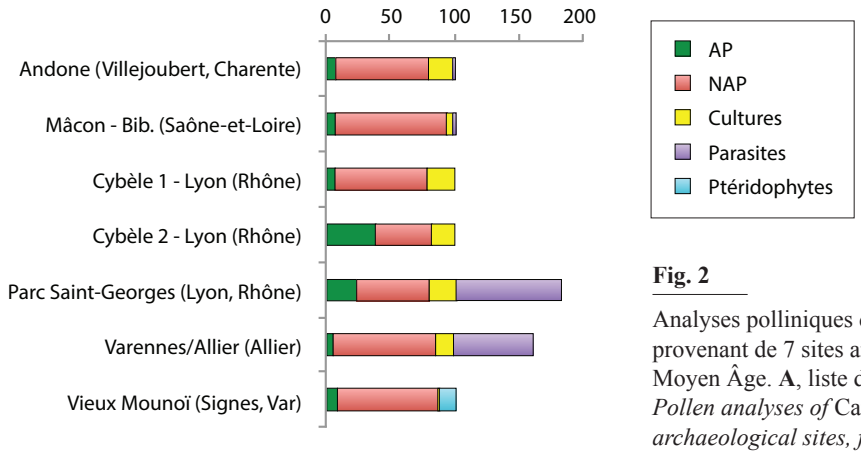


Fig. 2

Analyses polliniques de coprolithes de *Canis familiaris* provenant de 7 sites archéologiques, du Néolithique au Moyen Âge. **A**, liste des sites ; **B**, résultats simplifiés.
Pollen analyses of Canis familiaris *coprolites from 7 archaeological sites, from the Neolithic to the Middle Ages.* ***A****, List of the sites;* ***B****, Simplified results.*

d'animaux domestiqués, le contenu des coprolithes reflète bien le caractère anthropisé de leur milieu de vie, avec une représentation toujours élevée du pollen d'herbacées, et la nette expression des cultures, avec du pollen de céréales et de plantes messicoles essentiellement, et plus rarement de vigne, de chanvre ou de lin, *Sorbus domestica* et *Quercus* (pl. II - 7 à 12). Le cas du castrum d'Andone (Villejoubert, Charente) est particulièrement éloquent sur ce point (Argant & Diot, 2009). La présence de parasites intestinaux donne parfois des indications sur l'état sanitaire des animaux domestiques. Il s'agit le plus souvent d'œufs de *Trichuris* sp. ou de *Eucoleus (Capillaria)* cf. *aerophila* (pl. II - 13).

Dans tous les cas où des sédiments ont pu être analysés en parallèle du point de vue palynologique, il existe une bonne concordance avec les spectres des coprolithes, ce qui est un encouragement à pratiquer l'analyse de ces derniers chaque fois que c'est possible.

III.- CONCLUSION

Les coprolithes sont parfois très riches en pollen et leur contenu, directement lié à ce que l'homme ou l'animal ont consommé, reflète parfaitement les milieux dans lesquels ceux-ci ont évolué. L'image pollinique qui en résulte n'est donc pas toujours locale, mais peut être plutôt régionale. Le fait important est que cette image reste contemporaine de l'animal. Même si le pollen est peu abondant, il permet de contrôler les résultats éventuellement obtenus sur le sédiment encaissant et, dans le cas où celui-ci est pauvre ou stérile, l'intérêt de ces analyses devient primordial. La conservation généralement excellente du pollen permet des déterminations précises. Quelle que soit la période considérée, l'analyse pollinique des coprolithes apporte toujours des informations précieuses sur le paléoenvironnement, y compris pour les périodes très récentes, voire actuelles.

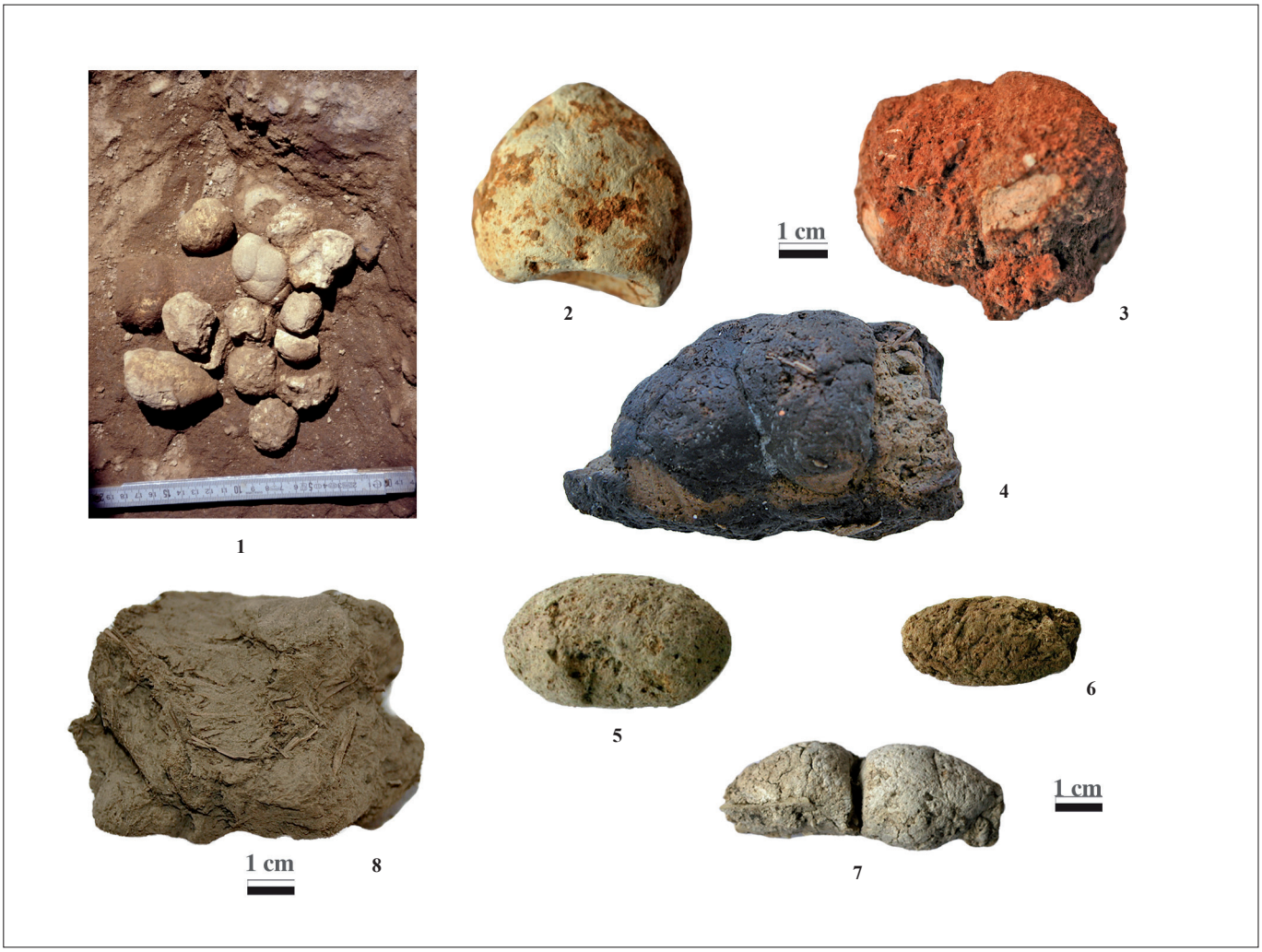


Planche I

Exemples de coprolithes (clichés J. Argant, sauf 1, cliché M.-F. Bonifay).
Clichés 1 à 3 : Coprolithes de hyénidés. **1** : *Pachycrocuta spelaea*, groupe de coprolithes in situ (Ceyssaguet, Haute-Loire) ; **2** : *Crocuta spelaea* (Lunel-Viel, Hérault). Dernier segment avec apex et base déprimée caractéristiques ; **3** : *Crocuta spelaea* (Oliveira, Portugal). Noter l'encroûtement rougeâtre en surface. Clichés 4 à 6 : Coprolithes de chien (*Canis familiaris*). **4** : Berge de Saône, Parc Saint-Georges, (Lyon, Rhône), gallo-romain ; **5** : Mâcon Bibliothèque (Saône-et-Loire), V^{e} siècle ; **6** : Cybèle (Lyon, Rhône), gallo-romain. Cliché **7** : Excrément de loup actuel *(Canis lupus*), Parc du Gévaudan (Lozère). Cliché **8** : Fragment de coprolithe de mammouth (*Mammuthus primigenius*), (Chukotka, Sibérie orientale).
Coprolites (photos J. Argant, except 1, photo M.-F. Bonifay).
Photos 1 to 3: *Hyaenids coprolites. **1**:* Pachycrocuta brevirostris, *a group of coprolites in situ (Ceyssaguet, Haute-Loire); **2**:* Crocuta spelaea *(Lunel-Viel, Hérault). Last segment with its characteristic apex and depressed base; **3**:* Crocuta spelaea *(Oliveira, Portugal). Note reddish crust on the surface. Photos 4 to 6: Dog coprolites* (Canis familiaris)*. **4**: Bank of the river Saône, Parc Saint-Georges, (Lyon, Rhône), Gallo-Roman period; **5**: Mâcon Bibliothèque (Saône-et-Loire), Vth century ; **6**: Cybèle (Lyon, Rhône), Gallo-Roman period. Photo 7*: *Wolf fece (*Canis lupus), *Gévaudan Park (Lozère). Photo **8***: *Fragment of a mammoth coprolite* (Mammuthus primigenius) *(Chukotka, Eastern Siberia).*

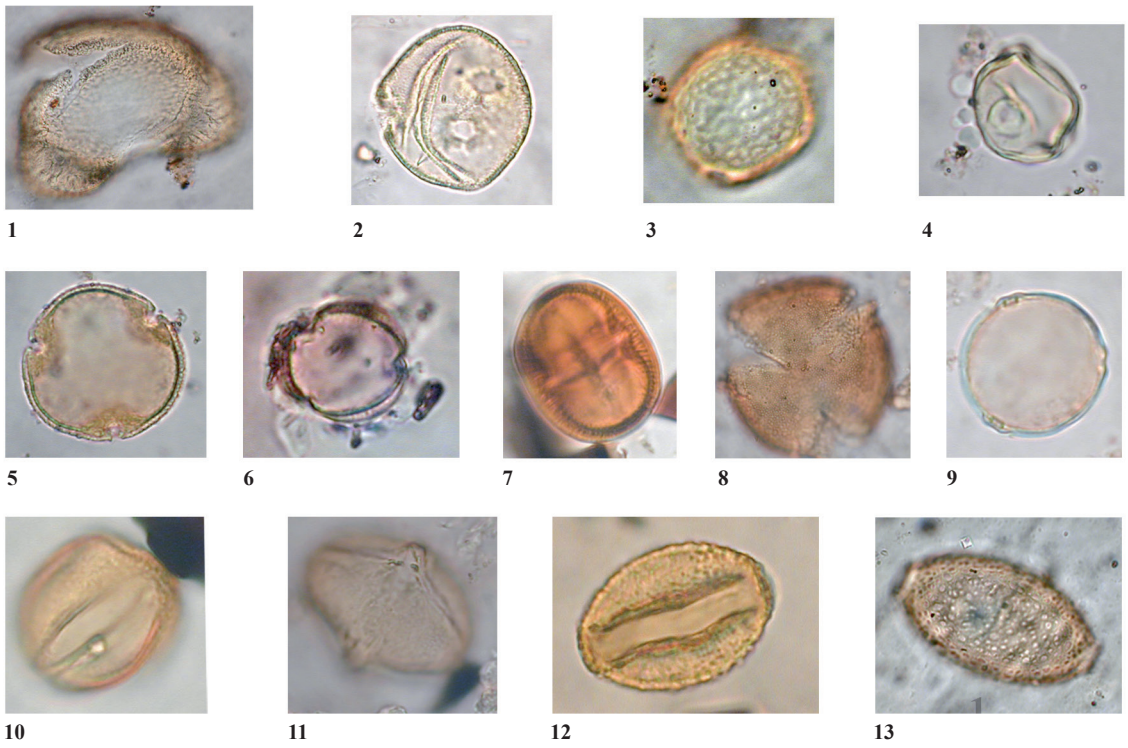


Planche II

Pollen extrait de coprolithes (clichés 1 à 12, J. Argant).
Clichés 1 à 4 : coprolithes de *Pachycrocuta brevirostris* (Ceyssaguet, Haute-Loire), Pléistocène inférieur (Villafranchien). **1** : *Cedrus* ; **2** : *Fagus* ; **3** : *Ulmus* ; **4** : *Betula*. Cliché 5 : coprolithe de *Pachycrocuta perrieri* (Senèze, Domeyrat, Haute-Loire), Pléistocène inférieur (Villafranchien). **5** : *Tilia*. Cliché 6 : coprolithe de *Crocuta spelaea* (Grotte des Deux Ouvertures, Ardèche), Pléistocène supérieur. **6** : *Artemisia*. Clichés 7 à 12 : coprolithes de *Canis familiaris* du castrum d'Andone (Villejoubert, Charente). **7** : *Centaurea cyanus* ; **8** : *Linum* usitatissimum ; **9** : *Cannabis sativa* ; **10** : *Vitis vinifera* ; **11** : *Sorbus domestica* ; **12** : *Quercus*. Cliché **13** : Parasite : œuf de *Eucoleus* (*Capillaria*) cf. *aerophilia,* ver nématode, extrait du coprolithe de *Canis familiaris* du Parc Saint-Georges (Lyon, Rhône).
Pollen grains from coprolites (Photos 1 to 12, J. Argant).
Photos 1 to 4: from Pachycrocuta brevirostris *(Ceyssaguet, Haute-Loire), Lower Pleistocene (Villafranchian)*. ***1****:* Cedrus*;* ***2****:* Fagus*;* ***3****:* Ulmus*;* ***4****:* Betula. *Photo 5*: *from* Pachycrocuta perrieri *(Senèze, Domeyrat, Haute-Loire), Lower Pleistocene (Villafranchian)*. ***5****:* Tilia. *Photo 6: from* Crocuta spelaea *(Grotte des Deux Ouvertures, Ardèche), Upper Pleistocene.* ***6****:* Artemisia. *Photos 7 to 12*: *from* Canis familiaris *of the castrum of Andone (Villejoubert, Charente)*. ***7****:* Centaurea cyanus; ***8****:* Linum usitatissimum; ***9****:* Cannabis sativa; ***10****:* Vitis vinifera; ***11*** *:* Sorbus domestica; ***12*** *:* Quercus. *Photo* ***13****: Parasite: egg of* Eucoleus (Capillaria) cf. aerophilia*, Nematod worm from a coprolite of* Canis familiaris *of Parc Saint-Georges (Lyon, Rhône)*.

Bibliographie

Argant J. (1990).– Climat et environnement au Quaternaire dans le Bassin du Rhône d'après les données palynologiques. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 111, pp. 1-199.

Argant J. (2004).– Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France) : palynologie. *In* : Faure M., Guérin C. (eds), «*Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France)* ». *Geobios* 37, pp. 81-90.

Argant J. (2010).– Palynologie des coprolithes d'hyène de Romain-la-Roche (Doubs, France) : apport paléoenvironnemental. *In* : Guérin C., Malvesy T. (dir.), «*L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France)* », Genève, Muséum d'histoire naturelle. *Revue de Paléobiologie*, 29, 2, pp. 473-476.

Argant J., Argant T., Barthélémy D. (2005).– Fouilles sur le Plateau de la Baille, occupation de l'Antiquité tardive. « Une ferme sur le castrum ». Données de l'archéozoologie et de la palynologie. *In* : Résultats des dernières recherches archéologiques en Mâconnais. *Groupement archéologique mâconnais 1954-2004*, Mâcon, pp. 54-71.

ARGANT J., BONIFAY M.-F. (2011).– Les coprolithes de hyène (*Pachycrocuta brevirostris*) de la couche 2 du site villafranchien de Ceyssaguet (Lavoûte-sur-Loire, Haute-Loire, France) : analyse pollinique et indications paléoenvironnementales. *Quaternaire*, 22, 1, pp. 3-12.

ARGANT J., BOUBY L., LATOUR-ARGANT C., MARTIN S. (2013).– Les marqueurs du paysage et les végétaux. *In* : Ayala G. (dir.), «*Lyon, Saint-Georges. Archéologie, environnement et histoire d'un espace fluvial en bord de Saône*». Editions de la Maison des sciences de l'homme, Paris, pp. 362-393.

ARGANT J., DIOT M.-F. (2009).– Analyse palynologique des coprolithes de chiens (*Canis familiaris*) du *castrum* d'Andone. *In* : Bourgeois L. (dir.), «*Une résidence des comtes d'Angoulême autour de l'an Mil. Le castrum d'Andone (Villejoubert, Charente)*». Publication des fouilles d'André Debord (1971-1995) ». Publication du CRAHM – Caen. Chapitre 4 : La faune et la flore, pp. 373-382.

ARGANT J., PHILIPPE M. (2011).– L'analyse pollinique des coprolithes : un outil pour la reconstruction du paléoenvironnement. *In* : Argant A. & Argant J. (coord.), "*Proceedings of the 16th International Cave Bear and Lion Symposium*", Azé (Saône-et-Loire), 22-26 septembre 2010. *Quaternaire*, Hors-série (4), pp. 307-318.

BEAULIEU J.-L. de (1967).– Aspects de la végétation d'un nouveau site préhistorique mindélien des Alpes-Maritimes, d'après l'analyse pollinique. *Comptes Rendus Académie des Sciences de Paris*, 264, Série D, pp. 2741-2743.

BUCKLAND W. (1829).– On the Discovery of Coprolites, or Fossil Feces, in the Lias at Lyme Regis, and in other Formations. *Geological Society of London, Transactions Series* 2 (3), pt. 1, pp. 223-236.

CARPENTIER G., HUAULT M.-F. (1984).– Analyse pollinique d'un coprolithe de hyène trouvé dans les formations alluviales saaliennes de Tourville-la-Rivière (Seine-Maritime). *Bulletin du Centre de Géomorphologie de Caen*, CNRS, 29, pp. 49-55.

CARRIÓN J.S., GIL G., RODRÍGUEZ E., FUENTES N., GARCÍA-ANTÓN M., ARRIBAS A. (2005).– Palynology of badger coprolites from central Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 226, pp 259– 271.

CARRIÓN J.S., SCOTT L., ARRIBAS A., FUENTES N., GIL-ROMERA G., MONTOYA E. (2007).– Pleistocene landscapes in central Iberia inferred from pollen analysis of hyena coprolites. *Journal of Quaternary Science*, 22, 2, pp. 191-202.

HORWITZ L.K., GOLDBERG P. (1989).– A Study of Pleistocene and Holocene Hyaena Coprolites. *Journal of Archaeological Science*, 16, pp. 71-94.

LARKIN N., ALEXANDER J., LEWIS M. (2000).– Using experimental studies of recent faecal material to examine hyaena coprolites from the West Runton Freshwater Bed, Norfolk, England. *Journal of Archaeological Science*, 27, pp. 19-31.

LEROI-GOURHAN Arl. (1966).– L'analyse pollinique des coprolithes. *Bulletin de la Société préhistorique française*. C. R. des séances mensuelles, LXIII, 5, pp. 163-164.

MARTIN P. S., SHARROCK E W. (1964).– Pollen Analysis of Prehistoric Human Feces: A New Approach to Ethnobotany. *American Antiquity*, 30, pp. 168-180.

MÉON H. (1987).– Analyse palynologique des sédiments et des coprolithes de la grotte de la Carrière à Gerde. *In* : Clot A. (dir.), «*La Grotte de Gerde (Hautes-Pyrénées), site préhistorique et paléontologique*». Société Ramond éd., Bagnères-de-Bigorre, pp. 92-95.

REINHARD K.J., BRYANT V.M. Jr. (1992).– Coprolite Analysis. A Biological Perspective on Archaeology. Natural Resources. *School of Papers in Natural Resources*, University of Nebraska, Lincoln, pp. 245-288.

RENAULT-MISKOVSKY J., BEAULIEU J.-L. DE, VERNET J.-L., BEHRE K.E., LARTIGOT A.-S. (2011).– Études palynologique, anthracologique et des macrorestes végétaux des formations pliocènes et pléistocènes du site de Terra Amata. *In* : Lumley H. de (dir.), «*Terra Amata, Nice, Alpes-Maritimes, France*». CNRS éditions, II, pp. 13-40.

RICHARD H. (1986).– Analyse pollinique des niveaux archéologiques et des coprolithes. *In* : Pétrequin P. (dir.), «*Les sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-Lacs (Jura)*». Éditions de la Maison des Sciences de l'Homme, Paris, pp. 149-153.

SCOTT L. (1987).– Pollen analysis of Hyena coprolites and sediments from Equus Cave, Taung, southern Kalahari (South Africa). *Quaternary Research*, 28, pp. 144-156.

SCOTT L., FERNÁNDEZ-JALVO Y., CÁRRION J.S., BRINK J. (2003).– Preservation and interpretation of pollen in hyaena coprolites: taphonomic observations from Spain and southern Africa. *Palaeontologica Africa,* 39, pp. 83-91.

VIVENT D. (1989).– Analyses polliniques de coprolithes d'hyènes de deux sites paléolithiques d'Auvergne (Saint-Hippolyte, Puy-de-Dôme, et Châtelperron, Allier). *Revue d'Archéologie du Centre de la France*, 28, pp. 229-235.