



**HAL**  
open science

# L'ANALYSE POLLINIQUE DES COPROLITHES : UN OUTIL POUR LA RECONSTRUCTION DU PALEOENVIRONNEMENT

Jacqueline Argant, Michel Philippe

► **To cite this version:**

Jacqueline Argant, Michel Philippe. L'ANALYSE POLLINIQUE DES COPROLITHES : UN OUTIL POUR LA RECONSTRUCTION DU PALEOENVIRONNEMENT . Quaternaire, 2011. <hal-01779129>

**HAL Id: hal-01779129**

**<https://hal.science/hal-01779129v1>**

Submitted on 5 May 2018

**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.



HAL Authorization

# L'ANALYSE POLLINIQUE DES COPROLITHES : UN OUTIL POUR LA RECONSTRUCTION DU PALÉOENVIRONNEMENT



Jacqueline Argant<sup>1</sup> & Michel Philippe<sup>2</sup>

---

## RÉSUMÉ

Les coprolithes, excréments fossilisés, produits le plus souvent par des Carnivores broyeurs d'os (Canidés, Hyénidés), constituent un matériel précieux pour le palynologue car ils contiennent souvent du pollen ingéré par les animaux, avec la nourriture et l'eau entre autres. Ces grains de pollen donnent donc une image de la végétation contemporaine de la vie de l'animal, autour du site qu'il fréquentait à une période donnée, dans un rayon variable suivant les déplacements effectués par l'animal ou les animaux consommés.

Pour les paléontologues ou les archéologues, ils sont souvent la seule source de connaissance du milieu végétal passé dans le cas des sédiments minéraux fréquemment défavorables à la conservation du pollen, surtout dans les gisements très anciens. Trois exemples sont exposés (Andone, Saint-Vallier, Grotte des Deux Ouvertures) ainsi qu'une synthèse sur le potentiel d'informations paléoenvironnementales des coprolithes en général s'appuyant sur une trentaine d'analyses dans une fourchette chronologique allant du Villafranchien au Moyen Âge.

**Mots-clés :** palynologie, coprolithes, méthodologie, paléoenvironnement.

## ABSTRACT

### POLLEN ANALYSIS OF COPROLITES: A TOOL FOR PALAEOENVIRONMENTAL RECONSTRUCTION

Coprolites, fossilized excrements, produced most often by carnivores whose food intake includes crushed bone (Canidae, Hyenidae), are an invaluable source of information for the palynologist as they often contain pollen ingested by animals with their food and water or in other ways. These grains of pollen are therefore able to provide a picture of the vegetation contemporary with the life of an animal at a particular point of time at the site where the animal was found and within an area determined by the movements of the animal or the animals it consumed.

For paleontologists and archeologists, coprolites are often the only source of information on vegetation especially in the case of very old deposits and in mineral conditions often unfavourable to the preservation of pollen. Three examples are described (Andone, Saint-Vallier, Grotte des Deux Ouvertures) and a synthesis is provided on the potential paleoenvironmental information available from coprolites in general based on about 30 analyses ranging from the Villafranchian to the Middle Ages.

**Key-words:** palynology, coprolites, methodology, palaeoenvironment.

## 1 - INTRODUCTION

La prise en compte du paléoenvironnement lors des études de faune ou de préhistoire est devenue incontournable. La palynologie des sédiments, outil le plus souvent utilisé, a joué dans ce domaine un rôle important comme en témoignent en particulier les très nombreux travaux pionniers d'A. Leroi-Gourhan, M. Girard, J. Renault-Miskovsky, J. Argant et bien d'autres. Mais cette méthode n'est pas toujours applicable avec succès dans les sites paléontologiques ou archéologiques qui, en général, ne se trouvent pas dans les milieux offrant les meilleures conditions de conservation du pollen. Oxydation, alter-

nance de conditions sèches et humides, transport et remaniement des sédiments entraînent souvent l'altération ou la destruction du pollen dans les sites de plein air comme dans les remplissages de grotte (Bui-Thi-Mai, 1985; Groner, 1985; Argant, 1990; Campbell, 1999). Dans certains sites contenant des coprolithes de Hyénidés ou de Canidés, ceux-ci sont un autre moyen, et parfois le seul, d'obtenir des informations fiables sur le paléoenvironnement.

Le terme de coprolithe, créé en 1829 par Buckland pour désigner les fèces minéralisées des Dinosaures, s'étend ensuite à tous les restes de matériel fécal fossilisé en contexte paléontologique ou archéologique, conservé

---

<sup>1</sup> LAMPEA-UMR 6636, Université de Provence, MMSH, 5 rue du Château de l'Horloge, 13094 Aix-en-Provence Cedex 2, France.  
Courriel: j.argant@wanadoo.fr

<sup>2</sup> Conservateur honoraire du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon, C.C.E.C., 13A rue Bancel, 69007 Lyon, France.  
Courriel: mipauphi@wanadoo.fr.

par dessiccation ou minéralisation. L'étude systématique du contenu des coprolithes humains est due à Eric O. Callen à la fin des années 1950 aux Etats-Unis (Reinhard et Bryant, 1992), puis s'est largement développée avec introduction de la palynologie en 1964 (Martin & Sharrock, 1964). Le champ de la recherche est ensuite étendu aux coprolithes des animaux pour une approche paléoenvironnementale. Les recherches sur les coprolithes d'hyènes se sont particulièrement développées depuis 2000, en s'appuyant sur des comparaisons avec l'actuel. 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...) et prennent en compte l'aspect taphonomique (Fernández-Jalvo *et al.*, 2010). J'étudie moi-même (J.A.) depuis longtemps le contenu pollinique de coprolithes de différentes espèces animales (Argant, 1990) sur du matériel actuel et fossile. Cet article fait le point à partir des résultats d'une centaine d'analyses et montre par quelques exemples tout l'intérêt qu'il peut y avoir à multiplier ce genre d'analyses dans les sites paléontologiques ou archéologiques.

## 2 - MATÉRIEL ET MÉTHODE

### 2.1 - LES COPROLITHES ET LEUR CONTENU

Les coprolithes sont des excréments fossilisés 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. Dans le cas du mammoth par exemple, outre la conservation dans les sols gelés en permanence, il peut exister des coprolithes secs en boules tels ceux découverts et analysés à Bechan Cave (Utah) (Mead *et al.*, 1986). L'aspect, la forme et la taille de ces excréments suffisent généralement à les identifier. L'existence de coprolithes d'ours est parfois supposée, comme à la grotte des Eugles, en Chartreuse (A. Argant, com. pers.) et à la grotte de Furninha (Brugal, 2010) par exemple, mais difficile à démontrer.

Les coprolithes contiennent de nombreux éléments dont une fraction grossière avec graviers, fragments osseux, débris de végétaux ou de coquilles, poils, matière organique. Mais on peut en extraire aussi des composants microscopiques, en particulier phytolithes, pollen, ADN. Tous les animaux, quel que soit leur régime, absorbent quotidiennement des grains de pollen et des spores. Dans le cas des carnivores, ils sont avalés avec l'eau de boisson et/ou les proies (peau, contenu de la panse des herbivores, viscères), et/ou en léchant leur fourrure ou leurs pattes. Nombre d'entre eux mordillent et consomment volontiers des petites branches, des écorces, de la terre et même des cailloux. Ils mâchent et avalent fréquemment de l'herbe ou de la paille afin de favoriser leur digestion.

Résistant aux sucs digestifs, le pollen se retrouve dans les excréments malgré plusieurs jours de transit

intestinal. Dans le cas des animaux qui broient les os (Canidés, Hyénidés), le taux de minéralisation élevé et en particulier la richesse en phosphates (Martill, 1994) explique la fossilisation rapide des excréments. Les insectes coprophages n'ont pas de prise sur les coprolithes durs et leur conservation en surface est possible pendant un an ou plus en milieu sec et de nombreuses années en grotte (Larkin *et al.*, 2000). Ces coprolithes ont emprisonné les grains de pollen ingérés 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 sur un trajet précis, dans un cadre limité (local ou régional) et, par conséquent, les grains de pollen appartiennent aux végétaux fleurissant dans l'aire de déplacement de l'animal. On sait ainsi que les intestins des proies consommées sont d'importantes sources de pollen pour les déjections des Hyénidés et des Canidés. L'analyse pollinique du contenu du tube digestif d'un ruminant tel le mouton par exemple, montre que les viscères de ces animaux, l'intestin en particulier, contiennent en abondance des grains de pollen de nombreux taxons, dont la concentration augmente de la panse vers l'intestin et dans les crottes, et que ce contenu varie suivant la saison (Argant, 1990). Cependant, il n'est pas toujours possible de préciser cette saison avec certitude car des fleurs desséchées, ou du pollen tombé sur du feuillage, de l'herbe, des mousses, sur le sol ou sur un cadavre, peuvent être absorbés en même temps, et produire un mélange de grains de pollen étalés dans le temps (*ibid.*; Tomescu, 2006).

### 2.2 - TRAITEMENT DES ÉCHANTILLONS :

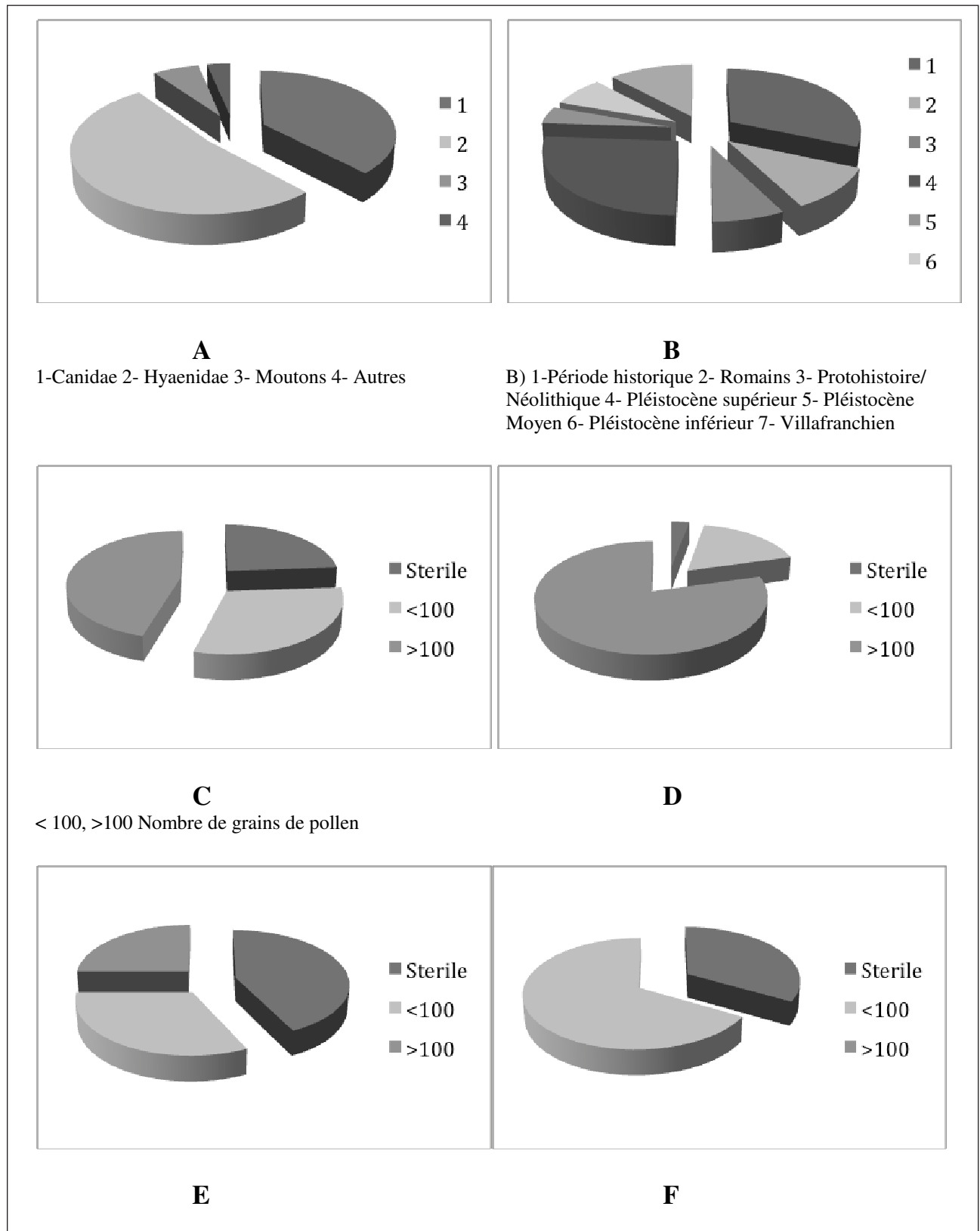
D'abord mesurés, pesés et photographiés afin de les archiver, car ils seront ensuite détruits, les coprolithes sont d'abord nettoyés très soigneusement par brossage sévère sous courant d'eau afin d'éliminer toute cause de pollution extérieure et d'être sûr de ne traiter que leur contenu. Celui-ci est ensuite préparé suivant la méthode classique et efficace de concentration en liqueur dense comprenant les principales étapes suivantes :

- décarbonatation par l'acide chlorhydrique (33 % à froid)
- désilicification par l'acide fluorhydrique (40 % à froid)
- traitement par la potasse à chaud (10 min.)
- concentration en liqueur dense (liqueur de Thoulet d = 2) après mixage et centrifugation
- dilution du culot dans la glycérine et montage entre lame et lamelle de la totalité du culot.

## 3 - RÉSULTATS

### 3.1 - VUE D'ENSEMBLE SUR UNE SÉRIE DE 92 ANALYSES DE COPROLITHES DE CARNIVORES ET D'HERBIVORES

Les coprolithes étudiés proviennent essentiellement de Carnivores (Hyénidés et Canidés) (fig.1, A). L'âge de ces



**Fig. 1: A- Répartition des 92 coprolithes selon l'origine animale.**

**B- Répartition des 92 coprolithes analysés suivant leur âge.**

**C- Résultats des analyses des 92 échantillons.**

**D- Résultats de l'analyse des coprolithes récents, depuis le Néolithique.**

**E- Résultats de l'analyse des coprolithes du Pléistocène moyen et supérieur.**

**F- Résultats de l'analyse des coprolithes du Pléistocène inférieur et du Villafranchien.**

*Fig. 1: A- Distribution of the animal origin of the 92 coprolites.*

*B- Distribution of the ages of the 92 analysed coprolites.*

*C- Results of the pollen analysis of 92 samples.*

*D- Results of the analysis of recent coprolites from Neolithic onward.*

*E- Results of the analysis of coprolites from Middle and Upper Pleistocene.*

*F- Results of the analysis of coprolites from Early Pleistocene and Villafranchian.*

échantillons se répartit entre la période historique et 2 Ma (Villafranchien) ( fig.1, B). La moitié des analyses se répartissent également entre la période historique et le Pléistocène récent. Un rapide bilan des résultats de l'analyse de tous ces échantillons montre que la moitié environ est soit stérile soit insuffisamment riche en pollen pour permettre une exploitation statistique (fig. 1, C). Les meilleurs résultats concernent les coprolithes les plus récents.

- du Néolithique à la période historique, les coprolithes de *Canis familiaris* sont souvent riches en pollen et donnent des informations fiables sur l'environnement de l'animal (fig. 1, D).

- Les coprolithes de *Crocuta* et de *Hyaena* du Pléistocène moyen et récent donnent des résultats contrastés; certains sont très riches en pollen (fig. 1, E).

- le plus souvent, les coprolithes des espèces plus anciennes, telle *Pachycrocuta*, contiennent une faible quantité de pollen (fig. 1, F), mais entre ancienneté et espèce, il n'est pas possible d'en préciser la cause.

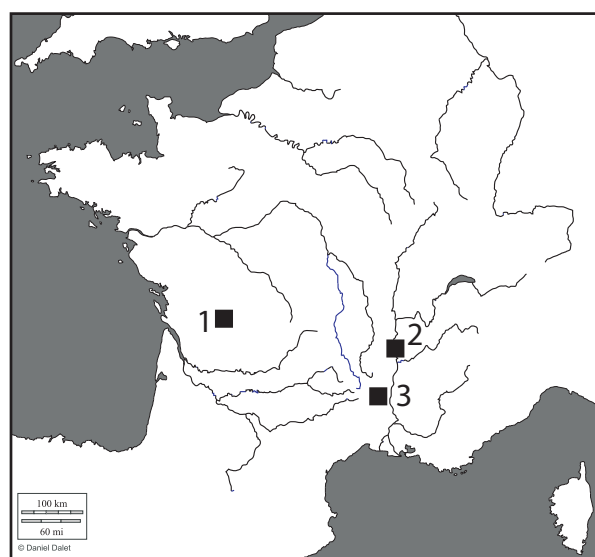
## Discussion

Cette rapide vue d'ensemble met en évidence la disparité des résultats que l'on peut attendre de l'analyse de coprolithes. On est encore loin d'en connaître toutes les raisons et cette question fait toujours l'objet de recherches approfondies (Fernández-Jalvo *et al.*, 2010). La concentration en pollen peut en effet varier de 0 (stérile) à plusieurs milliers de grains par gramme de coprolithe et le nombre de taxons de 0 à plus de 30. De nombreux paramètres peuvent expliquer cette disparité, depuis le moment où l'animal consomme sa nourriture jusqu'au jour où se fait l'analyse du coprolithe. Pour expliquer la pauvreté en pollen des coprolithes les plus anciens, Carrión *et al.* (2007) pensent que la longue durée et les conditions de leur séjour dans les sédiments après leur dépôt sont responsables de l'altération de leur contenu. Mais ce facteur n'est pas la seule cause possible, les coprolithes actuels pouvant être également stériles ou pauvres si l'animal, surtout s'il est carnivore, n'a pas été en contact avec de grandes quantités de pollen, en hiver par exemple, ou suivant la nature des aliments consommés. En plus de la saison peuvent aussi entrer en ligne de compte la rareté de la végétation en conditions très arides et, chez les Hyénidés, les régimes alimentaires variant au niveau des genres, *Pachycrocuta*, *Crocuta*, *Hyaena*, *Chasmaporthetes* ou même individuellement. Enfin, le hasard et la faiblesse statistique des exemples doivent être aussi pris en considération: le nombre réduit d'échantillons appartenant à des époques très anciennes diminue les chances de trouver des exemplaires riches en pollen.

Ces difficultés ne doivent pas faire oublier que, lorsque le nombre de grains conservés est faible, l'analyse des coprolithes apporte malgré tout des informations qualitatives précieuses, qui doivent être certes interprétées avec prudence, mais constituent souvent les seules indications fiables sur le paléoenvironnement.

Les trois exemples suivants illustrent l'apport des coprolithes à la connaissance de l'environnement d'un site archéologique et de deux sites paléontologiques pour lesquels il n'existe pas, à proximité immédiate, de séquence pollinique de référence établie en tourbière ou en lac (fig.2). C'est souvent le cas pour les périodes très anciennes ou pour les périodes historiques les plus récentes. D'autre part, dans chacun des cas évoqués les données polliniques obtenues à partir des sédiments encaissants étaient limitées et demandaient une vérification et un complément.

Les deux premiers exemples sont empruntés à des études déjà publiées qui seront simplement résumées. Le troisième exemple, inédit, qui porte sur une «grotte à ours» des Gorges de l'Ardèche, la Grotte des Deux Ouvertures, sera plus développé.



**Fig. 2: Localisation des sites choisis en exemple: 1- Andone (Villejoubert, Charente); 2- Saint-Vallier (Drôme); 3- Grotte des Deux Ouvertures (Saint-Martin-d'Ardèche, Ardèche).**

*Fig. 2: Location of the sites: Andone (Villejoubert, Charente); 2- Saint-Vallier (Drôme); 3-Grotte des Deux Ouvertures (Saint-Martin-d'Ardèche, Ardèche, France).*

### 3.2 - EXEMPLE 1

**Lieu:** Andone (Villejoubert, Charente, France), matériel récent (Moyen Age), coprolithes de *Canis familiaris*, Argant & Diot, 2009.

Le site fortifié d'Andone a été occupé par les Comtes d'Angoulême au cours de la seconde moitié du X<sup>e</sup> siècle; ils l'abandonnent entre 1020 et 1028. Il est donc très bien daté. Fouillé minutieusement de 1971 à 1995 par A. Debord (Bourgeois, 2009), il a livré de très nombreux coprolithes de Canidés domestiques d'une meute de chasse. Vingt-trois d'entre eux ont pu être analysés séparément, permettant de comparer entre elles des données polliniques obtenues en un même lieu et un même laps de temps et de les confronter aux informations produites par l'anthracologie et la carpologie.

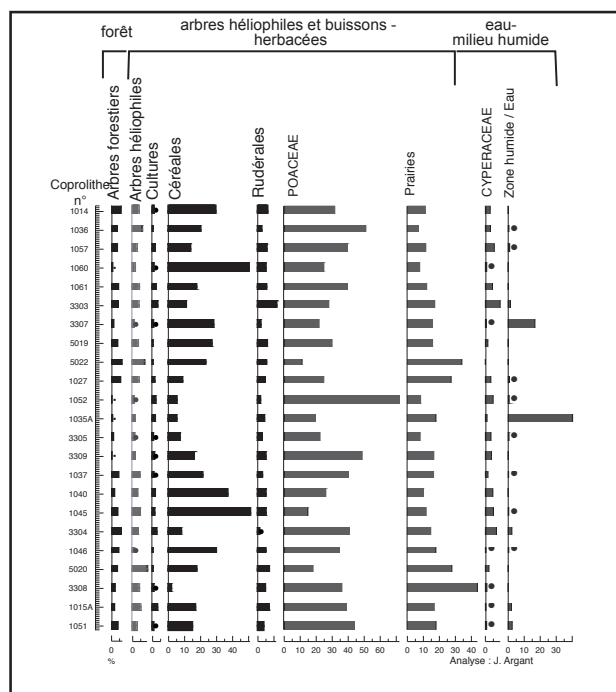


Fig. 3: Andone (Charente, France). Diagramme simplifié des résultats de l'analyse pollinique de 23 coprolithes de *Canis familiaris* (d'après Argant & Diot, 2009).

Fig. 3: Andone (Charente, France). Simplified diagram of the pollen analysis of 23 coprolites of *Canis familiaris* (after Argant & Diot, 2009).

**Résultat :** tous ces coprolithes sont riches (jusqu'à 13033 grains de pollen par gramme de coprolithe) en pollen très bien conservé et contiennent de 23 à 38 taxons différents. Les spectres obtenus sont d'une homogénéité remarquable tant du point de vue qualitatif que quantitatif. Les différences observées ne sont significatives que des parcours variables selon l'animal et des traitements différents au chenil (nourriture, litière). Tous les spectres montrent que le milieu forestier paraît réduit à une chênaie hêtraie dégradée où abondent les arbres et arbustes héliophiles, tandis que dominant largement les espaces destinés aux pâtures et aux cultures, à proximité d'une zone humide (fig. 3).

**Intérêt :** Les documents écrits ne donnent, comme souvent, que des indications vagues sur la végétation. L'analyse pollinique permet une description précise des environs du castrum. Le site d'Andone est un exemple de plus s'opposant à l'idée qu'une forêt continue et épaisse s'étendait uniformément sur tout le pays à l'aube de l'an Mil. Cette analyse démontre également tout l'intérêt de la démarche palynologique pour les périodes historiques lorsque les vestiges s'y prêtent, ce qui est souvent le cas des coprolithes.

### 3.3 - EXEMPLE 2

**Lieu :** Saint-Vallier (Drôme, France), coprolithes de *Pachycrocuta perrieri* du Pliocène final, provenant des fouilles de J. Viret (1954), Muséum d'Histoire naturelle de Lyon, Argant, 2004.

**Résultat :** A. Leroi-Gourhan (1973) avait réalisé une première analyse sur deux échantillons de loess durci malheureusement non repérés précisément en stratigraphie, et obtenu deux spectres polliniques. Les fouilles paléontologiques (1993-1999) du site Pliocène final de Saint-Vallier ont donné l'occasion de prélever 216 échantillons pour l'analyse pollinique, sur toute l'épaisseur des sédiments fins accumulés au-dessus des cailloutis de base. La plupart des sédiments analysés sont des limons loessiques tantôt stériles tantôt pauvres en grains de pollen, en raison du milieu oxydant et sans doute aussi de conditions de dépôt défavorables. Un coprolithe d'hyène, *Pachycrocuta perrieri*, pris dans un bloc à ossements extrait au cours des fouilles de Jean Viret dans les années 1950 et pouvant être rapporté au banc durci LD3 a pu être analysé. Il a fourni 21 grains de pollen seulement. Dans ce contexte très défavorable à l'accumulation et à la conservation des grains de pollen, ce résultat donne cependant une indication d'ordre qualitatif intéressante. Sont surtout représentés des arbres, uniquement feuillus, pour la plupart de milieu tempéré ou tempéré chaud, exigeants en lumière et demandant une certaine humidité édaphique. Il s'agit des composants classiques des chênaies caducifoliées (*Quercus*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Corylus*, *Alnus*) auxquels s'ajoutent *Betula* et *Platanus*. Ce dernier est relativement fortement représenté avec 7 des 21 grains observés. Les herbacées, enfin, sont minoritaires : il s'agit de Poaceae, Cyperaceae et Chenopodiaceae (4 grains en tout). La composition du spectre obtenu pour le banc durci LD3 contemporain des coprolithes est très proche de celle du coprolithe, avec notamment la présence de *Platanus* (fig. 4).

**Intérêt :** seule indication fiable recueillie sur la végétation contemporaine à coup sûr de la faune villafranchienne, cette analyse permet la validation des résultats obtenus sur les sédiments du banc de loess durci correspondant. Elle permet aussi de constater la conservation de pollen dans un coprolithe très ancien sorti du sédiment encaissant depuis plusieurs décennies.

### 3.4 - EXEMPLE 3

**Lieu :** Grotte des Deux Ouvertures (Saint-Martin-d'Ardèche, Ardèche, France), Pléistocène supérieur, (OIS 3), coprolithes de *Crocuta crocuta spelaea* provenant des fouilles de M. Philippe (2007) dans cette grotte à *Ursus spelaeus*

#### Contexte :

Connue depuis très longtemps, la grotte des Deux Ouvertures s'ouvre en rive gauche de l'Ardèche, à la sortie des Gorges (fig. 2), zone située en limite nord du domaine actuel de la garrigue méditerranéenne : forêts à chêne vert et érable de Montpellier bien développées sur le plateau ; saule, peuplier noir, sureau sur les substrats plus humides au fond des gorges, près de la rivière. Ce n'est qu'en 1985 que sont découvertes, dans le réseau profond de la grotte, des gravures paléolithiques et de nombreux vestiges osseux et traces d'*Ursus spelaeus* (os, bauges,

Trees	<i>Pinus</i>	<i>Alnus</i>	<i>Betula</i>	<i>Fraxinus</i>	<i>Juniperus</i>	<i>Picea</i>	<i>Quercus</i>	<i>Platanus</i>	<i>Ligustrum</i>	<i>Corylus</i>	<i>Cedrus</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Fagus</i>	<i>Abies</i>	<i>Ulmus</i>
Sous / under LD3 z = 365,62	x	x	x		x		x				x			x	
Upper loess LD3	x		x	x	x	x	x			x	x			x	x
SV96 527-LD 3	x	x	x	x			x	x	x	x			x	x	
Coprolithe / Coprolite			x	x	x		x	x		x		x			
Ecologie / Ecology	Héliophiles / <i>Heliophilous</i>						Héliophiles ou mi-ombre <i>heliophilous or half shade</i>			mi-ombre / <i>half shade</i>	Ombre ou mi-ombre / shade or half shade		Ombre / <i>shade</i>	var.	var.

Herbs	<i>Poaceae</i>	<i>Cyperus</i>	<i>Plantago</i>	<i>Chenopodium</i>	<i>Ambrósia</i>	<i>Artemisia</i>	<i>Caryophyllus</i>	<i>Polygonum</i>	<i>Rumex</i>
Sous / under LD3 z = 365,62		x	x	x	x		x	x	
Upper loess LD3	x		x	x		x			x
SV96 527	x	x	x	x	x	x	x	x	
Coprolithe / Coprolite	x	x		x					
Ecologie / Ecology	Héliophiles / <i>Heliophilous</i>						Ecologie variable / <i>Variable ecology</i>		

Saint-Vallier (Drôme, France)  
X = présence du taxon / *presence of the taxon*  
Cases grises = taxon dominant / *Grey squares = dominant taxon*  
LD3 = loess durci / *hardened loessic layer*

Fig. 4 : Saint-Vallier (Drôme, France). Représentation simplifiée des résultats d'analyse de sédiments et d'un coprolithe de *Pachycrocuta perrieri* (d'après Argant, 2004).

Fig.4: Saint-Vallier (Drôme, France). Simplified results of the analysis of sediments and of one coprolite of *Pachycrocuta perrieri* (after Argant, 2004).

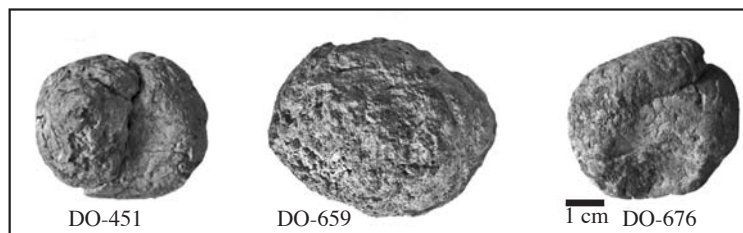


Fig.5: Grotte des Deux Ouvertures. Coprolithes de *Crocuta crocuta spelaea* analysés.

Fig.5: Grotte des Deux Ouvertures. Coprolites of *Crocuta crocuta spelaea* analysed.

parois polies) (Gély & Porte, 1996). Une fouille réalisée en 2007 sous la direction de l'un de nous (M.P.) a permis des prélèvements pour la sédimentologie et la palynologie. Les résultats des tests palynologiques, effectués sur cinq échantillons de sédiments de chacune des unités stratigraphiques et d'un bouchon stalagmitique, sont positifs dans deux cas, US 1 et US 2 (Philippe *et al.*, 2009). Ils indiquent un paysage très ouvert traduisant des conditions climatiques froides et sèches. Le taux de pollen d'arbres y est voisin de 2 % avec pin et bouleau uniquement. L'armoise (28,9 %) domine avec les Poaceae (45 %) et d'autres Astéraceae (13,3 %). L'hyène des cavernes, *Crocuta crocuta spelaea*, est attestée par quelques restes osseux et dentaires et par trois coprolithes très bien conservés (fig. 5) trouvés dans la couche la plus riche en vestiges d'*Ursus spelaeus* (US 3, fig. 6). Une moitié de chacun de ces coprolithes a été réservée pour l'analyse pollinique.

#### Les coprolithes (n° 451, n° 659, n° 676)

**Description :** De couleur jaune beige, leur forme est bien caractéristique avec une partie déprimée à l'opposé d'une partie pointue (cassée sur l'échantillon 659), et une constriction bien marquée sur l'échantillon 676. Ils sont de taille relativement grande ce qui est classique pour *Crocuta crocuta spelaea* (fig 7, tab. 1).

#### Analyse :

Leur traitement a été réalisé suivant la méthode décrite précédemment dans le paragraphe 2-2.

Vingt microlitres du résidu obtenu après le traitement ont été montés entre lame et lamelle 22x32 mm. Les pourcentages de chaque taxon sont calculés par rapport à la somme pollinique totale qui comprend tous les grains de pollen d'arbres, d'herbacées et les spores, ces dernières d'ailleurs étant très rares.

#### Résultats :

Ils se révèlent tous les trois riches en pollen : la concentration en pollen est estimée respectivement à 7900, 5325 et 1740 grains par gramme de coprolithe traité. On observe aussi des phytolithes, des débris végétaux et des éléments allongés, translucides, de forme et de taille régulière (20 µm environ) plus ou moins rectangulaire, d'origine et de nature non déterminées pour l'instant (fig. 8). Une

Coprolithe n°	Dimensions (mm)			Masse (g)
451	57,8	49,0	37,0-42,5	44,7
659	54,0	44,5	43,1	37,2
676	46,3	43,1	40,0	35,2

Tab. 1 : Taille des coprolithes.

Tab. 1: Size of the coprolites.

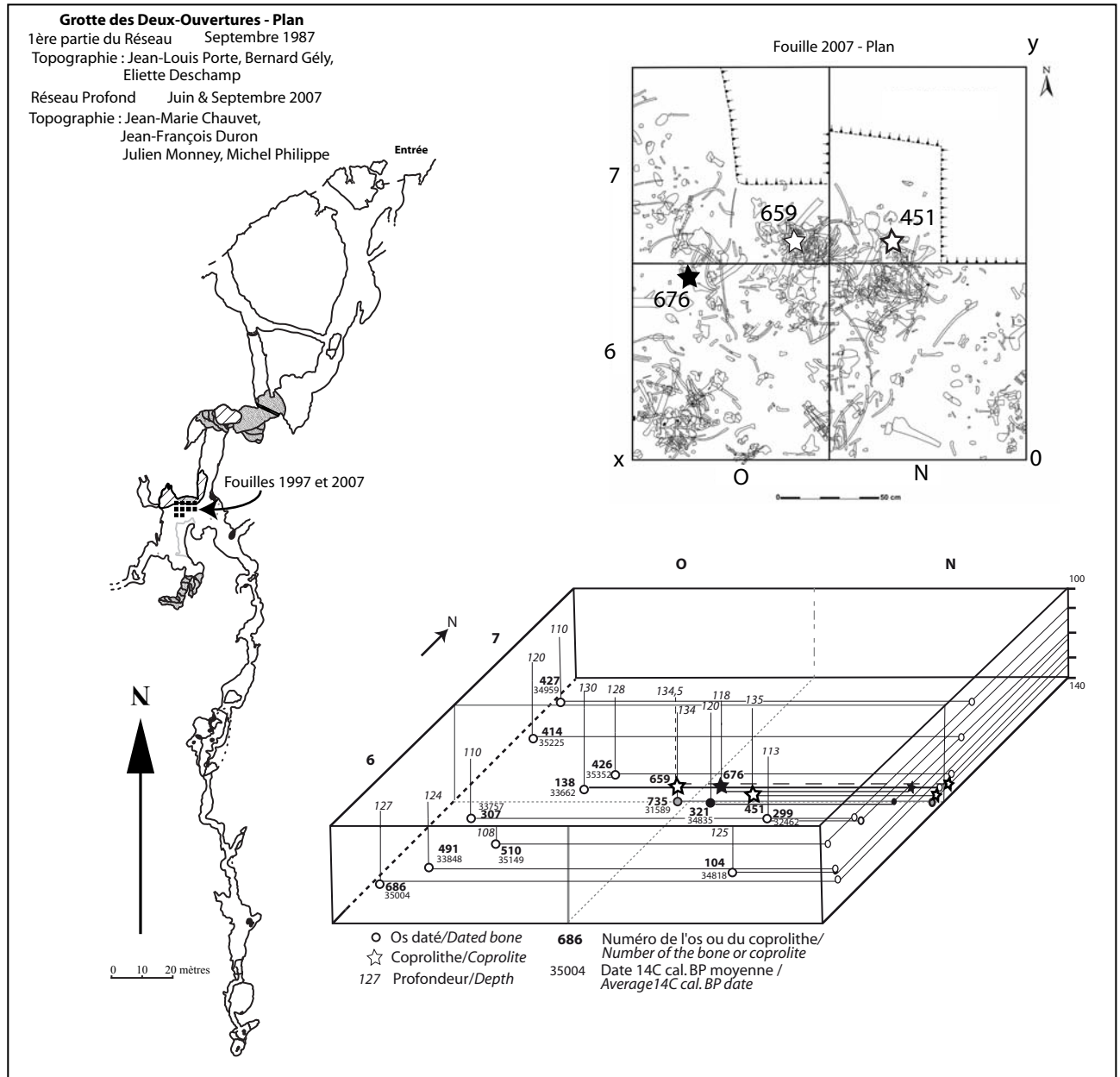


Fig. 6: Grotte des Deux Ouvertures. Plan de la grotte et localisation des coprolithes analysés.  
 Fig. 6: Grotte des Deux Ouvertures. Map of the cave and location of the coprolites analysed.

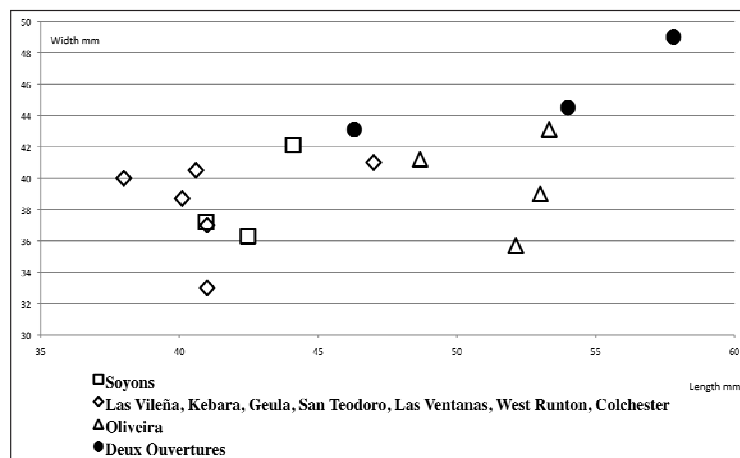


Fig.7: Taille moyenne (Longueur x largeur en mm) des coprolithes de Crocuta spelaea de sites d'Europe et du proche Orient. Position des coprolithes des Deux Ouvertures.  
 Fig.7: Mean size (Length x width in mm) of coprolites of Crocuta crocuta spelaea from sites of Europe and Middle East. Position of the coprolites of Deux Ouvertures.



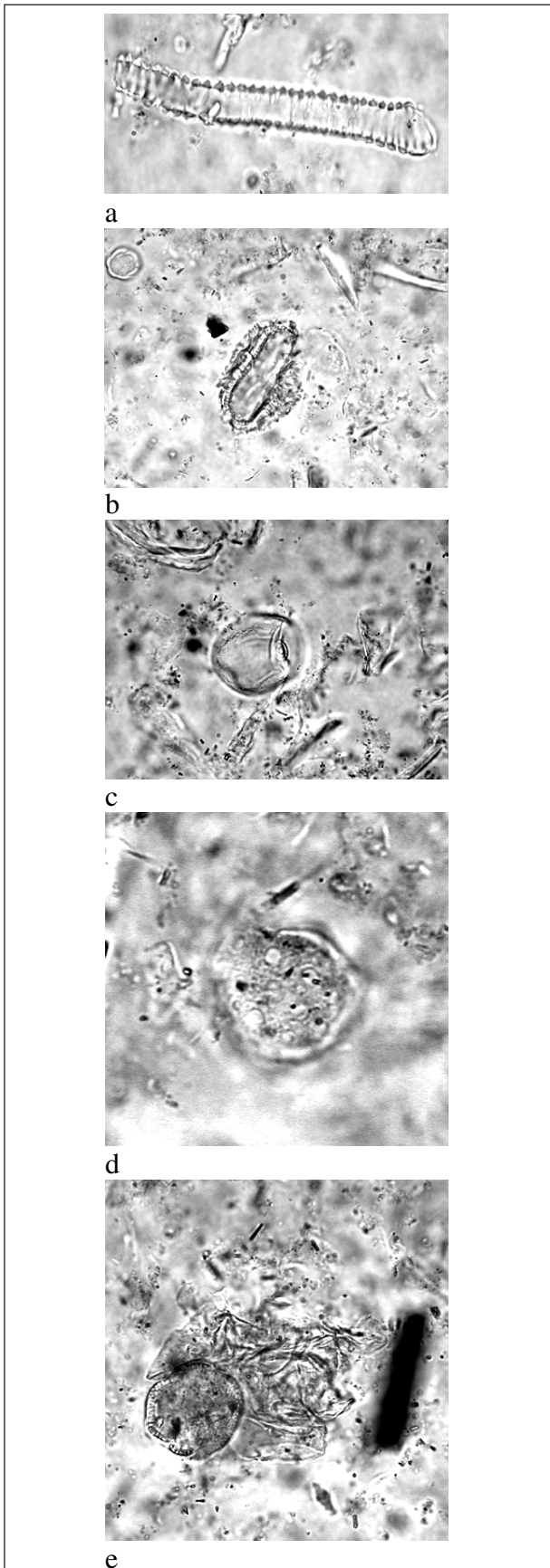


Fig. 8: (a) Phytolite, (b) pollen de Rubiaceae et *Eryngium*, et éléments allongés indéterminés observés dans le coprolithe 676, (c) Poaceae, (d) Chenopodiaceae, grain très usé, (e) amas de Poaceae et Caryophyllaceae.

Fig. 8: (a), Phytolite, (b) pollen of Rubiaceae and *Eryngium*, and undetermined long elements in the coprolite 676, (c) Poaceae, (d) Chenopodiaceae, worn grain, (e) several Poaceae and Caryophyllaceae pollen grains.

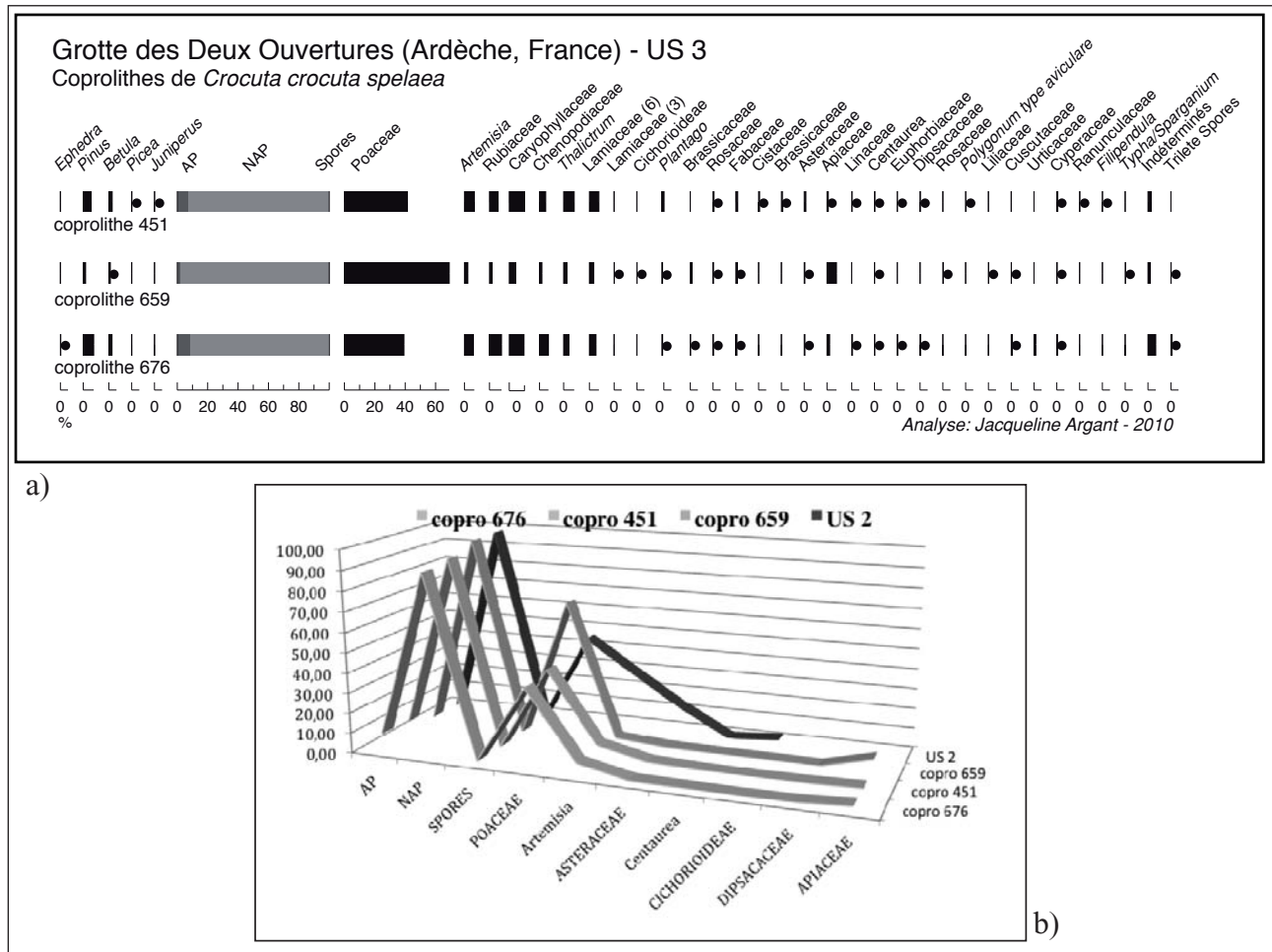
grande quantité de matière végétale a manifestement été absorbée, probablement en consommant les viscères d'un herbivore. Le nombre de grains comptés sur une fraction de la lame d'observation microscopique varie entre 877 et 390 suivant l'échantillon et 36 taxons différents ont été identifiés, dépassant ainsi largement le seuil de 20 taxons à partir duquel un spectre est considéré comme représentatif. Les grains de pollen sont peu colorés et leur exine paraît parfois très mince. De ce fait lorsqu'ils sont froissés ils deviennent difficiles à identifier, ce qui explique le taux de grains indéterminés de 1,6 à 5,12 %.

Le tableau 2 et le diagramme (fig. 9a) permettent de constater l'homogénéité des résultats donnés par ces trois échantillons :

Grotte des Deux Ouvertures						
Coprolithes	451	659	676	451	659	676
	n			%		
<i>Ephedra</i>			1			0,26
<i>Pinus</i>	46	10	27	5,25	1,61	6,91
<i>Betula</i>	19	6	8	2,17	0,97	2,05
<i>Picea</i>	1			0,11		
<i>Juniperus</i>	1			0,11		
<b>AP</b>	<b>67</b>	<b>16</b>	<b>36</b>	<b>7,64</b>	<b>2,58</b>	<b>9,21</b>
<b>NAP</b>	<b>810</b>	<b>603</b>	<b>352</b>	<b>92,36</b>	<b>97,26</b>	<b>90,03</b>
<b>Spores</b>		<b>1</b>	<b>3</b>		<b>0,16</b>	<b>0,77</b>
<b>Poaceae</b>	<b>364</b>	<b>428</b>	<b>153</b>	<b>41,51</b>	<b>69,03</b>	<b>39,13</b>
<i>Artemisia</i>	57	14	23	6,50	2,26	5,88
<b>Rubiaceae</b>	<b>50</b>	<b>11</b>	<b>31</b>	<b>5,70</b>	<b>1,77</b>	<b>7,93</b>
<i>Plantago</i>	13	2	2	1,48	0,32	0,51
<b>Chenopodiaceae</b>	<b>36</b>	<b>10</b>	<b>23</b>	<b>4,10</b>	<b>1,61</b>	<b>5,88</b>
<i>Thalictrum</i>	61	14	13	6,96	2,26	3,32
<b>Lamiaceae (type <i>Mentha</i>)</b>	<b>55</b>	<b>18</b>	<b>17</b>	<b>6,27</b>	<b>2,90</b>	<b>4,35</b>
Lamiaceae		1			0,16	
Cichorioideae		1			0,16	
<b>Caryophyllaceae</b>	<b>89</b>	<b>26</b>	<b>38</b>	<b>10,15</b>	<b>4,19</b>	<b>9,72</b>
Brassicaceae		8	1		1,29	0,26
Rosaceae	6	2	1	0,68	0,32	0,26
Fabaceae	11	6	3	1,25	0,97	0,77
Cistaceae	6			0,68		
Brassicaceae	6			0,68		
Asteraceae	10	3	2	1,14	0,48	0,51
Apiaceae	8	39	7	0,91	6,29	1,79
Linaceae	3		2	0,34		0,51
Centaurea	3	1	1	0,34	0,16	0,26
Euphorbiaceae	1		1	0,11		0,26
Dipsacaceae	2		1	0,23		0,26
Rosaceae		2			0,32	
<i>Polygonum type aviculare</i>	1			0,11		
Liliaceae		1			0,16	
Cuscutaceae		1	3		0,16	0,77
Urticaceae			5			1,28
Cyperaceae	6	2	2	0,68	0,32	0,51
Ranunculaceae	2			0,23		
<i>Filipendula</i>	1			0,11		
<i>Typha/Sparganium</i>		2			0,32	
Indéterminés	19	10	20	2,17	1,61	5,12
Trilete spores		1	3		0,16	0,77
<b>Total</b>	<b>877</b>	<b>620</b>	<b>391</b>			

Tab. 2: Coprolithes des Deux Ouvertures. Résultats des comptages polliniques (nombre absolu et pourcentages).

Tab. 2: Coprolites of Deux Ouvertures. Results of the pollen counts (numbers and percentages).



**Fig. 9 :** Grotte des Deux Ouvertures. Analyse pollinique des 3 coprolithes: a- Diagramme détaillé; b - Diagramme simplifié et comparaison avec le sédiment encaissant (US 2).

Fig. 9 : Grotte des Deux Ouvertures. Pollen analysis of the coprolites: a- Detailed diagram; b - Simplified diagram and comparison with sediment analysis (US 2).

– les arbres ne représentent que 2,6 à 9 %, avec seulement *Pinus* et *Betula*, arbres héliophiles pionniers, sans doute cantonnés dans des lieux abrités des Gorges. *Ephedra*, arbuste xérophile, n'apparaît que dans le coprolithe 676.

– les herbacées dominent largement, avec des taxons steppiques: Poaceae surtout (39 à 69 %), *Artemisia* (2,3 à 6,5 %), Rubiaceae (1,8 à 8 %), Chenopodiaceae (1,6 à 5,9 %), *Thalictrum* (2,3 à 7 %), Caryophyllaceae (4,2 à 10,2 %).

En accord avec l'analyse des sédiments encaissants (US.2, fig. 9b), ces spectres révèlent des conditions climatiques froides et sèches.

**Intérêt:** Cette analyse donne des résultats cohérents et fiables permettant de caractériser l'environnement au moment d'une période d'occupation de la grotte par les ours et les hyènes des cavernes et, compte tenu du grand nombre de datations  $^{14}\text{C}$ -AMS de la couche fossilifère dans laquelle les coprolithes ont été recueillis, elle permet d'examiner avec précision le lien entre la courbe GRIP des variations isotopiques  $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$  enregistrées dans les glaces du Groenland et les spectres polliniques des coprolithes.

Les datations utilisées participeront également à une synthèse en cours dans le projet «Datation Grottes Ornées», dirigé par J. Monney.

Douze datations  $^{14}\text{C}$ -AMS sur *Ursus spelaeus* de la même couche forment un ensemble cohérent (tab. 3). A l'intérieur de cette couche la chronologie suivant la profondeur n'est cependant pas toujours respectée (fig. 6). Par exemple l'os DO-735 situé à 134 cm de profondeur est daté à 31 589 cal. BP (valeur moyenne), tandis que l'os DO-510 à -108 cm est daté à 35 149 cal. BP. Des os plus récents se retrouvent donc en dessous d'os plus anciens. Cette anomalie peut s'expliquer par l'histoire des bouleversements subis par les sédiments. Des bauges très nettes ont été relevées dans la «galerie des ours» dont le sol bosselé garde la marque de cuvettes successivement creusées, occupées, puis arasées, comblées et piétinées par les nouveaux hivernants (Philippe *et al.*, 2009). Si des os étaient alors en surface ils ont forcément été déplacés et ont pu glisser au fond de ces cuvettes. Les ruissellements observés venant des parties hautes, le passage répété des ours, sont autant de causes supplémentaires de la perturbation de la position initiale des os et de leur brassage sur une faible épaisseur. Les coprolithes d'hyène présents parmi les ossements ont probablement été affectés de la

Reference	Dated bone	Square	Stratigraphical location (depth in cm)	Ref. labo	BP date	Cal. BP date	Median cal. BP date
DO - 307	humerus	O6	z = - 104 à -116	GrA-46174	28 950 +/- 150	34444-33069	33757
DO - 427	tibia	O6	z = - 108 à - 115	GifA 10122 SacA 20174	30 320 +/- 750	36564-33354	34959
DO - 510	metapodial bone	O6	z = -108	Lyon-6898 SacA 18910	30 330 +/- 510	36361-33937	35149
DO - 299	humerus	N6	z = -113	GrA-46164	28 230 +/- 140	33075-31848	32462
DO - 321	humerus	N6	z = - 120	GrA-46165	30 220 +/- 170	35091-34578	34835
DO - 414	ulna	O7	z = - 120	Lyon-6899 SacA 18911	30 400 +/- 520	36400-34050	35225
DO - 491	metapodial bone	O6	z = - 124	GifA 10123 SacA 20175	29 130 +/- 990	36218-31477	33848
DO - 104	humerus	N6	z = - 125	GrA-46163	30 180 +/- 160	35069-34566	34818
DO - 686	metapodial bone	O6	z = - 127	GifA 10124 SacA 20176	30 390 +/- 750	36601-33406	35004
DO - 426	metapodial bone	O6	z = - 128	GifA 10121 SacA 20173	30 750 +/- 790	37104-33600	35352
DO - 138	talus	O7	z = - 130	Lyon-6900 SacA 18912	30 340 +/- 510	33366-33958	33662
DO - 735	humerus	O7	z = - 134	GrA-46180	27 440 +/- 130	31900-31278	31589

**Tab. 3 : Dates de 12 os d'*Ursus spelaeus* de la même couche. Les échantillons sont classés suivant leur profondeur croissante. Courbes de calibration Int. Cal.09 - OxCal v.4.1.7, Reimer *et al.*, 2009.**

Tab. 3: Datings of 12 bones of *Ursus spelaeus* from the same layer. The samples are put in increasing depth. Calibration curves Int. Cal.09 - OxCal v.4.1.7, Reimer *et al.*, 2009.

même façon et nous pouvons admettre qu'ils sont contemporains des ossements les plus proches. Le nombre élevé de datations obtenues, exceptionnel pour une couche à ossements d'*Ursus spelaeus*, confirme nettement cette interprétation. Le brassage des vestiges n'est sans doute pas rare en grotte, mais il est généralement impossible à déceler en l'absence de datations multiples, cas le plus fréquent.

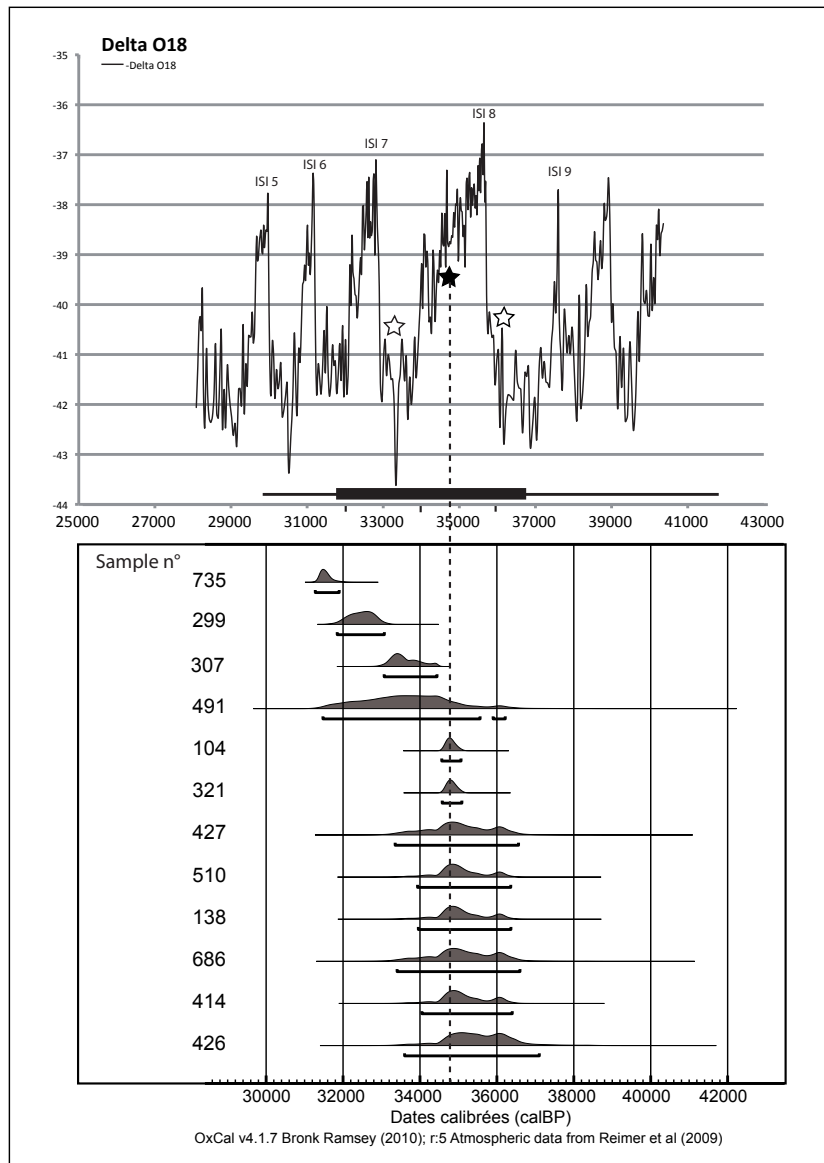
L'occupation de la grotte par les ours se situe au stade isotopique 3, dans une fourchette de 5 200 ans environ, entre 31 900 et 37 100 cal. BP (calibration à 2 sigmas, OxCal v. 4.1.7; Reimer & al., 2009) (fig.10). Cet intervalle comprend deux périodes de réchauffement interstadiques rapides et de grande amplitude correspondant aux Dansgaard-Oeschger events 7 (D/O 7, interstade d'Arcy) et 8 (D/O 8, interstade des Cottés) qui permettent d'habitude le développement de taxons mésothermophiles tels *Corylus* et *Quercus*, et, entre les deux, une période de refroidissement maximum (NorthGRIP Members, 2004). Huit dates sur douze se situent avec un maximum de probabilité autour de 34 800 cal. BP, ce qui correspond à une situation intermédiaire entre le maximum du réchauffement et le maximum de froid (fig. 10, étoile noire). L'indication très nette de conditions climatiques rigoureuses données par l'analyse palynologique des coprolithes exclut le maximum des deux phases successives de réchauffement. Les résultats de cette analyse restent compatibles avec la date de 34 800 cal. BP car cette dernière est intermédiaire entre le maximum du réchauffement (autorisant le développement de feuillus mésothermophiles) et le froid maximum (qui supposerait vraisemblablement un caractère encore plus steppique de la végétation). Mais les données polliniques des coprolithes seraient toutefois en meilleur accord avec le pic de froid maximum situé autour de 33 200 cal. BP, entre D/O 7 et D/O 8. Il n'est pas possible de trancher pour l'ins-

tant : la datation des coprolithes eux-mêmes permettrait peut-être de confirmer l'hypothèse de l'intervalle D/O 7-D/O 8.

#### 4 - CONCLUSION GÉNÉRALE

Les coprolithes peuvent constituer parfois une source de données non négligeables pour la connaissance des paléoenvironnements. Mis à l'abri de l'oxydation dans ce milieu fermé, le pollen et les spores absorbés principalement avec la nourriture s'y conservent bien. Les études sur des coprolithes actuels confirment que les spectres obtenus représentent valablement la végétation contemporaine. Cependant, certains coprolithes peuvent être stériles ou se montrer très pauvres en pollen, ce qui est souvent le cas pour les plus anciens. Il n'y a toutefois pas de règle absolue et l'essai mérite toujours d'être tenté.

Les coprolithes de Hyénidés et de Canidés sont les plus fréquemment trouvés, en grotte comme en site de plein air. Quelle que soit la période, ils constituent souvent la seule source de pollen lorsque les sédiments minéraux sont palynologiquement stériles. Les gisements les plus anciens du Pliocène et du Pléistocène ancien ou moyen paraissent cependant moins riches. Ils ne livrent souvent que des résultats qualitatifs comme à Saint-Vallier (Argant, 2004), Senèze, Romain-la-Roche (Argant, 2010), Ceysseguet (Argant & Bonifay, 2011) en France; Oliveira (Zilhão *et al.*, 2010) au Portugal; Trlica et Baranica au Montenegro et en Serbie (Argant & Dimitrijevi, 2007). Dans les cas favorables, les spectres complets établis à partir de grandes quantités de pollen permettent le calcul de pourcentages et une interprétation en terme de végétation et de climat. C'est assez fréquent pour les sites du Pléistocène supérieur et de l'Holocène : la grotte des Deux Ouvertures et celle de Châteaubourg



**Fig. 10: Grotte des Deux Ouvertures. Distribution des dates  $^{14}\text{C}$ -AMS calibrées obtenues sur les 12 ossements d'*Ursus spelaeus* et position par rapport à la courbe isotopique  $\delta O18$  GRIP. Positions hypothétiques possibles des coprolithes compte tenu des dates et des résultats de l'analyse pollinique (étoiles).**

*Fig.10: Grotte des Deux Ouvertures. Distribution of the  $^{14}\text{C}$ -AMS calibrated dates of the 12 bones of *Ursus spelaeus* and their relation with the  $\delta O18$  GRIP curve. Hypothetical possible positions of the coprolites according to the dates and to the results of pollen analysis (stars).*

en Ardèche (France) (Pautret-Homerville *et al.*, 2012) en sont un exemple. Dans certaines grottes, la grande quantité de coprolithes d'hyène conservés, parfois de l'ordre de plusieurs centaines, permet même des études stratigraphiques et chronologiques. Les coprolithes de Canidés peuvent aussi donner de précieux renseignements. Ils sont souvent nombreux et bien conservés dans les gisements récents protohistoriques ou historiques.

Dans tous les cas les coprolithes constituent un recours bien réel lorsqu'il n'y a pas d'autres données polliniques de référence. Ils constituent un outil précieux pour le paléontologue et le préhistorien qui ont le devoir de les conserver. Ces restes peuvent d'ailleurs se prêter à de nombreuses autres analyses, minérales, chimiques, rayons X, datation  $^{14}\text{C}$ -AMS, ADN ancien, comme cela est envisagé pour les coprolithes de la grotte des Deux Ouvertures.

## REMERCIEMENTS

Les fouilles réalisées en 2007 dans la Grotte des Deux-Ouvertures sous la direction de M. Philippe et poursuivies depuis par Julien Monney ont pu avoir lieu grâce aux autorisations de la commune de Saint-Martin-d'Ardèche, de la Réserve naturelle nationale des gorges de l'Ardèche et de la Direction générale des affaires culturelles Rhône-Alpes, avec le soutien financier du Ministère de la Culture, du Conseil Général de l'Ardèche, et l'aide de l'ANR-MADAPCA et du LSCE en la personne d'H. Valladas.

Les auteurs remercient également M. Girard et H. Méon pour leur relecture attentive qui a permis d'améliorer le manuscrit

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARGANT J., 1990** - Climat et environnement au Quaternaire dans le Bassin du Rhône d'après les données palynologiques. *Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon*, **111**, 1-199.
- ARGANT J., 2000** - Châteaubourg (Ardèche). Les données palynologiques in Pautret-Homerville C. *Les Carnivores pléistocènes de la Grotte de Châteaubourg en Ardèche*. Mémoire de maîtrise d'archéologie (mention paléontologie), Université Paris 1, 60-62.
- 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**, 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**, 473-476.
- ARGANT J., & BONIFAY M-F., 2011** - Les coprolithes de hyène (*Pachycrocuta brevirostris*) de la couche 2 du site villafrançien de Ceysseguyet (Lavoûte-sur Loire, Haute-Loire, France) : analyse pollinique et indications paléoenvironnementales. *Quaternaire*, **22**, n° 1, 3-12
- ARGANT J., & DIMITRIJEVIĆ V., 2007** - Pollen analyses of Pleistocene hyaena coprolites from Montenegro and Serbia. *Annales Géologiques de la Péninsule Balkanique*, **68**, Belgrade, 73-80
- 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, 373-382.
- BOURGEOIS L. (dir.), 2009** - 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, 562 p.
- BRONK RAMSEY C., 2009** - Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon*, **51**(1), 337-360.
- BRUGAL J-P., 2010** - Carnivores pléistocènes (Hyénidés, Canidés, Félidés) dans les grottes du Portugal. In Actas de la reunión sobre cubiles de hiena (y otros grandes Carnívoros) en los yacimientos arqueológicos della Península Iberica, Zona Arqueológica, **13**, Alcalá de Henares, 299-308.
- BRYANT V.M. Jr, & DEAN G.W., 2002** - Eric O. Callen and the Early Years of Coprolite Analysis. (1900-1970). *35nd Annual Meeting of the American Association of Stratigraphic Palynologists*. September 2002.
- 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, 223-236.
- BUI-THI-MAI, 1985** - Conservation des pollens et leur interprétation en milieu archéologique. In : Renault-Miskovsky J., Bui-Thi-Mai & Girard M. (Eds), *Palynologie archéologique*. C.N.R.S., Paris, 23-37.
- CAMPBELL I.D., 1999** - Quaternary pollen taphonomy: examples of differential redeposition and differential preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **149**, 245-256.
- 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), 191-202.
- FERNÁNDEZ-JALVO Y., SCOTT L., CARRIÓN J.S., GIL-ROMERA G., BRINK J., NEUMANN F., & ROSSOUW L. (2010)** - Pollen Taphonomy of hyaena coprolites: an experimental approach. Actas de la reunión sobre cubiles de hiena (y otros grandes Carnívoros) en los yacimientos arqueológicos della Península Iberica, *Zona Arqueológica*, **13**, Alcalá de Henares, 148-156.
- GELY B., & PORTE J-L., 1996** - Les gravures paléolithiques de la grotte des Deux-Ouvertures. *Bulletin de la Société Préhistorique Ariège-Pyrénées*, **51**, 81-98.
- GRONER U., 1985** - *Palynologie der Karsthöhlensedimente im Hölloch, Zentralschweiz*. Dissertation Universität Zurich, 172 p.
- HORWITZ L.K., & GOLDBERG P., 1989** - A Study of Pleistocene and Holocene Hyaena Coprolites. *Journal of Archaeological Science*, **16**, 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**, 19-31.
- LEROI-GOURHAN A., 1973** - Les cèdres « villafrançiens » de Saint-Vallier (Drôme). *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, **34**, 1, 25-30.
- MARTILL D.M., 1994** - La fossilisation instantanée. *La Recherche*, **269**, Vol. 25, 996-1002.
- MARTIN P. S., & SHARROCK E W., 1964** - Pollen Analysis of Prehistoric Human Feces: A New Approach to Ethnobotany. *American Antiquity* **30**, 168-180.
- MEAD J.I., AGENDROAD L.D., DAVIS O.K., & MARTIN P.S., 1986** - Dung of *Mammuthus* in the arid south-west, North America. *Quaternary Research*, **25**, 121-127.
- NORTHGRIP Members, 2004** - High-resolution record of the northern hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature*, **431**, 147-151.
- PAUTRET-HOMERVILLE C., COMBIER J., ARGANT A., GÉLY B., & ARGANT J., ce volume** - La « Grotte aux Ours » de Châteaubourg (Ardèche, France) : le point sur un site découvert il y a un siècle et demi. In Argant A. & Argant J. (coord.) : Proceedings of the 16th International Cave Bear and Lion Symposium, Azé (Saône-et-Loire, France), 22-26 septembre 2010, *Quaternaire*.
- PHILIPPE M., MONNEY J., ARGANT J., CHAUVET J-M., DEBARD E., GÉLY B., LATEUR N., & STOCCHETTI S., 2009** - La grotte ornée paléolithique des Deux-Ouvertures (Saint-Martin-d'Ardèche) en tant que « grotte à ours des cavernes ». *Ardèche Archéologie*, **26**, 3-14.
- REIMER P. J., BAILLIE M. G. L., BARD E., BAYLISS A., BECK J. W., BLACKWELL P. G., BRONK RAMSEY C., BUCK C. E., BURR G. S., EDWARDS R. L., FRIEDRICH M., GROOTES P. M., GUILDERSON T. P., HAJDAS I., HEATON T. J., HOGGA A. G., HUGHEN K. A., KAISER K. F., KROMER B., MCCORMAC F. G., MANNING S. W., REIMER R. W., RICHARDS D. A., SOUTHON J. R., TALAMO S., TURNEY C. S. M., VAN DER PLICHT J., & WEYHENMEYER C. E., 2009** - IntCal09 and Marine 09 radiocarbon age calibration curves, 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, **51**(4), 1111-1150.
- 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, 245-288.
- SCOTT L., 1987** - Pollen analysis of hyena coprolites and sediments from Equus Cave, Taung, southern Kalahari (South Africa). *Quaternary Research* **28**, 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**, 83-91.
- TOMESCU A.M.F., 2006** - Probing the seasonality signal in pollen spectra of Eneolithic coprolites (Hârşova-Tell, Constanţa County, Southeast Romania). In In honorem Silvia Marinescu-Bîlcu, *Cultură și Civilizație la Dunărea se Jos*, **XXII**, 207-221.
- ZILHÃO J., ANGELUCCI D.E., ARGANT J., BRUGAL J-P., CARRIÓN J.S., CARVALHO R., FUENTES N., & NABAIS M., 2010** - Humans and Hyenas in the Middle Paleolithic of Gruta da Oliveira (Almonda karstic system, Torres Novas, Portugal). Actas de la reunión sobre cubiles de hiena (y otros grandes Carnívoros) en los yacimientos arqueológicos della Península Iberica, *Zona Arqueológica*, **13**, Alcalá de Henares, 299-308.