

Resumen

La palinología de depósitos fecales inalterados o permineralizados se desarrolla casi sincrónicamente con el advenimiento del análisis paleobotánico de sedimentos como técnica habitual en paleoecología. Sin embargo, después de muchas décadas de esfuerzo analítico en turberas, sedimentos lacustres y marinos, no ha sido hasta los últimos años cuando los coprolitos y otros restos biogénicos han acabado por adquirir la relevancia que corresponde a su potencial paleoambiental. Desde el Paleozoico hasta el Holoceno, los granos de polen y esporas, así como otros microfósiles no polínicos, representan una fuente de información inestimable no sólo sobre paleoambientes sino también en relación con la investigación de paleodietas, paleopatologías, densidad de manadas de herbívoros, presión ganadera sobre el paisaje en períodos de influencia humana, etc. Muchos de estos estudios concurren en un contexto interdisciplinar bajo los auspicios de excavaciones arqueológicas, paleontológicas y paleoantropológicas.

El análisis polínico de coprolitos ha sido fundamental en nuestra comprensión de las pautas de interacción ecológica entre hongos, animales y plantas durante la primera radiación de plantas vasculares en el intervalo Ordovícico-Devónico, la formación de los primeros bosques en el Carbonífero y la diversificación de angiospermas en el Cretácico y Paleoceno. Más profusamente, ha permitido la reconstrucción de paisajes cuaternarios en períodos mal conocidos y en regiones áridas y semiáridas, donde los depósitos habitualmente poliníferos eran escasos o inexistentes. Algunos materiales como los coprolitos de hiena (*Crocota*, *Hyaena*), los nidos de damán (*Procavia capensis*), ratas de los desiertos del suroeste americano (*Neotoma*) y Namib-Kalahari (*Petromus*), han sido un recurso habitual. Otros, como el guano de aves y murciélagos, o los excrementos fosilizados de tejón, cápridos, insectos y algunos mamíferos extinguidos (*Myotragus balearicus*) sólo están empezando a mostrar su potencial paleoecológico. En los últimos años, la palinología ha encontrado un complemento interesante en los estudios de DNA fósil.

Palabras clave: Coprolitos, Palinología, Paleoecología, Micropaleontología, Tafonomía, Cuaternario.

Abstract

Palynological research on faecal materials developed almost synchronously with the earlier palaeoecological studies using a sedimentary body of evidence. After many decades of analytic effort in peatbogs, lakes and sea bottoms, the investigation of coprolites and similar biogenic remains has gained relevance corresponding to its palaeo-potential. From Palaeozoic to Holocene, pollen grains and spores, and other extra palynomorphs as well, are an unvaluable source of information, not only on past environments, but also about palaeodiets, palaeopathologies, density of late Quaternary megafauna populations, grazing pressure on the landscape in anthropic stages, etc. Many of these studies are multidisciplinarily performed in the context of archaeological, palentological, and paleoanthropological excavations.

*Pollen analysis of coprolites has been of paramount importance in our understanding of the ecological interaction patterns between fungi, animals, and plants during the Ordovician to Devonian embriophytic radiation, the appearance of the first forests during the Carboniferous, and the angiosperm diversification during the Cretaceous and Paleocene. Yet, this method has filled the gap of palaeolandscape reconstruction for poorly known territories, such as mid-latitude arid lands, where lakes and peatbogs are scarce or absent. A frequent resource for pollen analysis, hence, have been hyena (*Crocota*, *Hyaena*) coprolites, and the middens of African hyraxes (*Procavia capensis*), North American packrats (*Neotoma*) and southern African dassie-rats (*Petromus*). Other promising food stuffs include bat guano, badger coprolites, caprid scats, insect coprolites, and consolidated dung from extinct animals. Over the last few years, DNA fossil studies have been of great value to cohere aspects such as the identification of the coprolite-producing species, and the recognition of species of plants and animals which had been left no traces in the macro- or microfossil record.*

Key words: Coprolites, Palynology, Palaeoecology, Micropaleontology, Taphonomy, Quaternary.

Perspectivas del análisis polínico de coprolitos y otros depósitos biogénicos útiles en la inferencia paleoambiental

José S. Carrión*, Riker Yll**, José A. Riquelme*** y Penélope González ****

Introducción

La investigación sobre coprolitos constituye un trabajo detectivesco con gran poder de excitación intelectual. Las primeras observaciones de coprolitos provienen de documentos del siglo XIX sobre fauna mesozoica de Inglaterra (Mantell, 1822; Buckland, 1829), y Norteamérica (Dekay, 1830), así como del Eoceno de Francia (Robert, 1832). En realidad, la denominación de coprolito puede ser técnicamente incorrecta, puesto que muy a menudo hace referencia simplemente a heces deshidratadas que se preservan como tales en el contexto de una excavación, y no a un "fósil" en el sentido más convencional (Stewart y Rothwell, 1993). El caso es particularmente frecuente en regiones áridas y desérticas (Davis, 1990). En otras ocasiones, sin embargo, el material se encuentra petrificado o permineralizado y, a veces, fuertemente comprimido, pudiendo haber experimentado complejas dinámicas postdeposicionales (Larkin *et alii*, 2000).

Los coprolitos y otras "paleoheces" pueden encontrarse en turberas, paleosuelos, *coal balls*, fondos lacustres, cuevas y abrigos, a veces asociados a enterramientos o paleoletrinas (Taylor y Taylor, 1993). Como quiera que estos materiales re-

presentan los restos de ingestas alimentarias, ofrecen una información insustituible acerca de dietas prehistóricas, enfermedades y parásitos, adaptación ecológica, utilización de recursos, comportamiento y estacionalidad de la ocupación o actividad. En algunos contextos, los coprolitos humanos pueden también proveer información sobre cambios culturales (Dean, 2002).

A pesar de que hemos avanzado mucho durante los últimos años, uno de los aspectos más descuidados por la paleoecología ha sido el uso del análisis polínico con fines paleoecológicos. La naturaleza biogénico-fecal de estos materiales suele imponer una aproximación dialéctica dirigida privativamente al estudio de las dietas y paleopatologías del organismo o comunidad productoras del artefacto (Sobolik, 1998). Sin embargo, en muchas ocasiones, los coprolitos proporcionan además datos suficientes para elaborar inferencias paleoambientales contrastables. El presente artículo incidirá sobre este último aspecto a través de diversos ejemplos seleccionados de la literatura paleobiológica y con un énfasis especial en el Cuaternario y en algunos estudios recientes de carácter experimental.

Identificación del agente productor

Resulta fundamental partir de un conocimiento aproximado sobre el origen biológico del coprolito. Circunstancialmente, los propios espectros polínicos zoógenos pueden utilizarse como evidencia taxonómica *a posteriori*, pero deberían existir indicadores externos que garanticen una identificación independiente. En este sentido, el conjunto de evidencias de la excavación resulta crucial, sobre todo el contingente de hue-

* Departamento de Biología Vegetal, Universidad de Murcia, Campus de Espinardo, 30100 Murcia. carrion@um.es

** Área de Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Barcelona, 01893 Bellaterra, Barcelona. Errikartalmanol.Yll@uab.es

*** Departamento de Prehistoria y Arqueología, Universidad de Granada, 18071. Granada. riquelme@archaeologist.com

**** Instituto Pirenaico de Ecología, Avda. Montañana 1005, 50059 Zaragoza. pgonzal@unizar.es

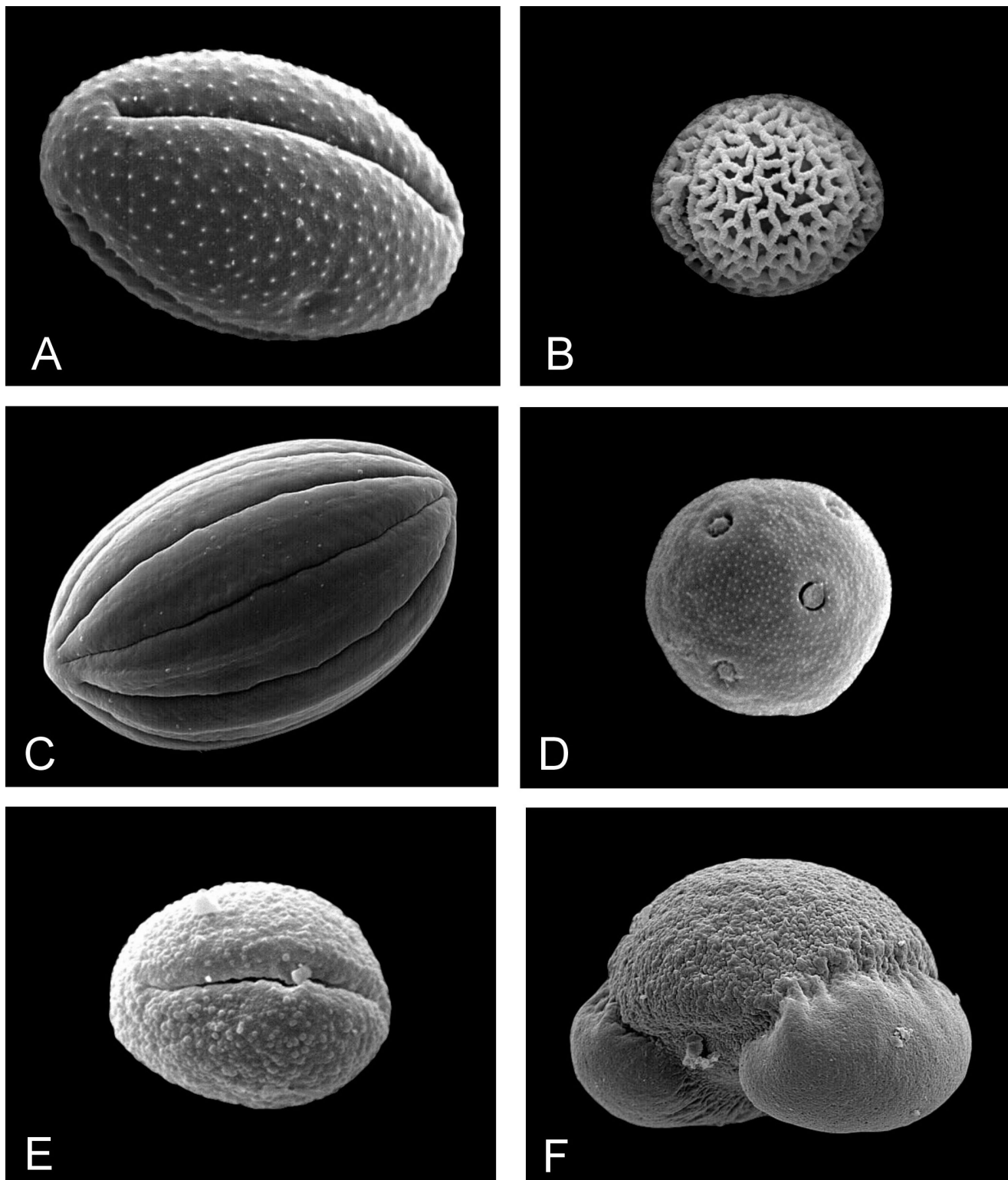


Fig. 1. Granos de polen al microscopio electrónico de barrido. A: *Artemisia*. B: *Olea*. C: *Ephedra*. D: *Plantago*. E: *Quercus*. F: *Pinus*.

sos. Los coprolitos de hiena, por ejemplo, suelen aparecer asociados a la concurrencia de cubiles, con huesos de hiena y de sus presas, estos últimos exhibiendo marcas características producidas por el depredador (Arribas y Palmqvist, 1998; Bonfiglio *et alii*, 2001).

Los rasgos morfológicos y anatómicos pueden resultar críticos. Conviene observar la forma, tamaño, color, fracturas, presencia de esquirlas de huesos y grado de alteración de éstas, grosor y textura del posible córtex, aparición de cristales, pelos, semillas, etc (Bryant, 1974; Carrión *et alii*, 2001). En ocasiones, la discriminación puede efectuarse por difracción de rayos X, morfometría de secciones y petrología (Horwitz y Goldberg, 1989). También se puede recurrir a procedimientos analíticos sencillos. Por ejemplo, los coprolitos humanos suelen presentar un color negro o marrón oscuro (también un olor inconfundible) cuando se rehidratan con una solución al 0,5% de fosfato trisódico. Los coprolitos de carnívoros, con la misma solución, se vuelven blancos o pardo amarillentos, mientras que los de herbívoros consiguen una tonalidad amarilla brillante (Bryant, 1974b; 1974c).

Los microfósiles no polínicos pueden ser de gran ayuda si se dispone de referentes u homólogos actuales. En un trabajo de una precisión impresionante, Schelvis (1992) llegó a determinar las especies de cápridos productores de varios coprolitos identificando los ácaros que contenían. El carácter parcial o completamente fecal de algunos sedimentos o estratos puede también ser deducido por la composición de organismos coprófilos (Davis, 1987; Carrión *et alii*, 2000a).

En los últimos años, las nuevas técnicas de taxonomía molecular han permitido la identificación del productor de los coprolitos y de su contenido vegetal y animal a través de la secuenciación de DNA de mitocondrias y cloroplastos (Sutton *et alii*, 1996; Poinar *et alii*, 1998; Reinhard *et alii*, 2002; Kuch *et alii*, 2002).

Consideraciones analíticas

El procedimiento de separación y concentración de palinormorfos en el caso de los coprolitos, no difiere del protocolo palinológico convencional, excepto quizá, en que suele resultar mucho menos tedioso. La mayor parte de los coprolitos pueden ser reducidos en unos cuantos pasos de disolución, centrifugación y decantación, siendo habitual el uso de hidróxido de sodio o potasio para la liberación de materias orgánicas y de ácido clorhídrico para la eliminación de carbonatos. El ácido fluorhídrico se hace necesario con algunos materiales silicatados, mientras que la flotación en líquido denso (cloruro de zinc, Thoulet, etc) no suele ser imprescindible, salvo que se presuma una concentración muy baja, como suele suceder en los coprolitos de algunos carnívoros. El fosfato trisódico puede utilizarse inicialmente si se prevee el análisis de macrorrestos, pero no debe excederse la concentración adoptada del 0,5% (Bryant, 1974b).



Fig. 2. Coprolito de hiena (*Crocota crocuta*).

Somos de la opinión de que ningún coprolito debería ser acetolizado, salvo en los casos en los que resulte sencillo detectar por otras vías la presencia de contaminantes recientes o posteriores a la formación del coprolito. Aún así, conviene tener en cuenta que la mezcla acetolítica puede destruir huevos de parásitos, algunos tipos de esporas y muchos tejidos (Warnock y Reinhard, 1992). Por otro lado, puede ser interesante analizar por separado el córtex y el núcleo, especialmente cuando el primero presente fracturas transversales.

No sabemos mucho sobre los procesos por los cuales el polen se preserva, destruye o es alterado en el interior de un coprolito, ni cómo se ve afectado por los procesos de transporte postdeposicional. Algunas observaciones sugieren que los ácidos del tracto digestivo de las hienas no degradan la exina (Fernández-Jalvo *et alii*, 1999), aunque puede constatarse un proceso general de miniaturización y adelgazamiento exínico en algunos casos (Carrión *et alii*, 2000b; Scott *et alii*, en prensa). Las variaciones en la concentración y diversidad polínica entre coprolitos de una misma especie pueden ser enormes (Carrión *et alii*, 2001) y en general, se pueden encontrar razones para ello.

Queremos señalar que entendemos la actividad palinológica en un sentido amplio, el señalado por Traverse (1988), quien considera que el palinólogo no debe limitarse a la identificación y recuento de granos de polen de espermatófitos y esporas de cormófitos vasculares (actividad decididamente cotidiana), sino incluir todos los restantes microfósiles que aparecen en las preparaciones microscópicas. Esto incluye esporas de hongos, algas y criptógamas no vasculares, ácaros, colémbolos y otros microartrópodos, así como microfósiles de origen biológico desconocido incluidos comúnmente en la taxonomía de acritarcos.

Esta es también la aproximación adoptada por unos cuantos autores europeos en el estudio de secuencias lacustres, turbosas y de rellenos kársticos (van Geel *et alii*, 1989, 1994; Carrión y van Geel, 1999; Carrión y Navarro, 2002; López-Sáez *et alii*, 2002). Ello supone un esfuerzo analítico adicional, pero compensa en la medida en que habilita un marco paleoecológico con un poder explicativo mucho mayor que el que deriva del recuento exclusivo de granos de polen.

Idealmente, los espectros polínicos de coprolitos deberían ser comparados con los del sedimento minerogénico que los contiene o a los que se asocia estratigráficamente, así como con algunos espectros de superficie. Por las diferencias de resolución y tafonomía, no debería esperarse una correlación estricta con secuencias coetáneas producidas desde lagos, turberas o fondos marinos, pero la señal paleoclimática será coincidente en la mayoría de los casos.

Coprolitos de artrópodos y origen de la interacción ecológica entre plantas terrestres y animales

Los coprolitos se encuentran desde el Silúrico Superior hasta la actualidad de forma ininterrumpida, afectando a una gran variedad de especies animales y bajo espectros espacio-temporales muy amplios (Labandeira, 2002). Los más antiguos aparecen en conjunción con el descubrimiento de los primeros biota terrestres, hace unos 425 Ma, y fueron depositados por animales que consumían esporas y tejidos vegetativos de plantas terrestres (Edwards *et alii*, 1995).

Algunos ejemplos notables de coprolitos paleozoicos son los hallados en las formaciones Downton Castle, Ditton, Battery Point, Old Red Sandstone y Mattoon, las cuales se encuadran entre el Silúrico y el Carbonífero Superior (Stewart y Rothwell, 1993; Habgood, 2002). Aquí se encuentran raíces y tallos de cooksonioides, semillas de pteridospermas, órganos polínicos de medulosáceas, micrófilas y tallos de licópsidos y esfenópsidos, megáfilas y esporangios de helechos y una amplísima variedad de criptósporas, micrósporas, megásporas, esporas fúngicas y tipos polínicos de gimnospermas (Kenrick y Crane, 1997; Gensel y Edwards, 2001).

Estos coprolitos de artrópodos se pueden visualizar con nitidez esparcidos en la matriz de las *coal balls* del Pensilvanense euroamericano, estructuras que presentan una resolución histológica espectacular (Phillips y DiMichele, 1999). Generalmente son elipsoidales o esféricas, más raramente espiralados. Su tamaño es muy variable: desde las 50-200 μm en el caso de los producidos por ácaros oribátidos hasta las 10.000 μm de los de miriápodos y grandes insectos mandibulados. La información incluye no sólo evidencias paleontológicas y paleobotánicas sino también indicación de coprofauna, detritivoría y varios tipos de mutualismo (Behrensmeyer *et alii*, 1992; Labandeira *et alii*, 1997).

El origen y evolución de las asociaciones entre plantas vasculares y animales tiene una riquísima historia fósil, y hay que

admitir que ésta ha sido claramente infravalorada. Los datos empíricos, muchos de los cuales derivan del análisis de estos microcoprolitos, producen ahora información para discutir los primeros eventos de herbivoría y polinivoría (Traverse, 1992; Niklas, 1997), el origen y expansión inicial de las principales asociaciones ecológicas (Edwards y Selden, 1991; Labandeira, 2002), la simbiosis fúngica (Taylor y Osborn, 1996), el establecimiento de las asociaciones actuales y la supervivencia de relaciones antiguas (Pearson, 1995), así como los roles relativos de la extinción taxonómica y la convergencia (Willis y McElwain, 2002). En casi todos los casos, la investigación paleoecológica pertinente debe recurrir a diversos tipos de uniformismo (Labandeira *et alii*, 1997).

Coprolitos de animales mesozoicos y terciarios

Los coprolitos de dinosaurios ofrecen a menudo una vía directa para inferir herbivoría, aunque lo cierto es que su presencia en el registro fósil es escasa. Suelen tener entre 2 y 10 cm de diámetro y hasta 15 cm de longitud (Thulborn, 1991), presentando formas muy variables. En el Triásico, los contenidos incluyen fundamentalmente polen de pteridospermas, hojas de ginkgos y frondes de helechos. Más adelante, entre las formas jurásicas y cretácicas, suelen aparecer yemas de coníferas, semillas de cicadeoidófitos, frutos y polen de angiospermas (Chin y Gill, 1996). En algunos casos, se han encontrado flores completas (Nambudiri y Binda, 1989). Estos coprolitos contienen altas proporciones de fosfato cálcico y se deben en su mayoría a dinámicas sedimentarias fluviales y estuarinas (Thulborn, 1991). Los coprolitos de especies carnívoras son mucho más raros y no se han encontrado evidencias de omnivoría.

Llama la atención que, a pesar de su abundancia, los coprolitos de mamíferos, reptiles y escualos mesozoicos y terciarios apenas hayan sido explorados palinológicamente (McAllister, 1985). Por otro lado, hay que decir que los coprolitos de mamíferos mesozoicos pueden también aparecer asociados a *coal balls* (Schaal y Ziegler, 1992).

Coprolitos humanos

El potencial del estudio de los coprolitos humanos fue descrito inicialmente por Harsheberger en 1896. Sin embargo, las técnicas modernas deben ser reconocidas a Eric O. Callen, en su momento profesor de fitopatología en la Universidad McGill de Canadá. Callen trabajó intensamente para concienciar a sus contemporáneos arqueólogos, botánicos y arqueozoólogos sobre la importancia del estudio de las heces humanas. Hay que decir que su actividad fue escasamente comprendida y que Callen sufrió la amargura de la crítica en numerosas ocasiones, pues muchos colegas pensaban que se estaba dedicando a frivolidades.

El trabajo que probablemente consolida la metodología de análisis es el de Callen y Cameron (1960), aunque la investi-

gación monográfica más conocida es, sin duda, la de Fry (1976), quien analizó química y palinológicamente 146 coprolitos humanos de varias cuevas de Utah. Desde entonces, el análisis fecal se ha consolidado como una técnica valiosa en medicina, biología y arqueología (Fry, 1985).

Las heces humanas suelen contener restos de comida y componentes indigeribles, secreciones intestinales que no hayan sido reabsorbidas o destruidas, sustancias excretadas en el tracto digestivo (sobre todo fosfatos, calcio, sales, hierro y otros metales), virus, bacterias y sus productos metabólicos, elementos celulares incluyendo a veces sangre, pus, mucus, suero, en algunos casos enterolitos, cálculos biliares y pancreáticos, hormonas sexuales, etc. Por añadidura, suele haber restos animales (huesos, pelo, parásitos, insectos, escamas de reptiles, trozos de piel, espinas de pescado, restos de plumas) y vegetales (semillas, madera, carbón, fitolitos, polen, cristales, estomas y fibras).

El análisis de coprolitos humanos se ha ligado muy a menudo a investigaciones paleopatológicas y, en este sentido, la literatura es profusa en datos sobre la presencia prehistórica de endoparásitos, a menudo en morfos larvarios o de resistencia. Algunos géneros comunes identificados en contexto arqueológico han sido *Enterobius*, *Moniliformis*, *Ascaris*, *Trichuris*, *Metastrongylus*, *Heterakis*, *Fasciola*, *Diphyllobothrium*, *Entamoeba*, *Giardia*, y *Chilomastix*, entre otros (Moore *et alii*, 1969; Bouchet, 1995).

El análisis polínico parece consolidarse sobre todo a partir del trabajo pionero de Martin y Sharrock (1964), al cual siguieron otros más detallados, generalmente en combinación con macrorrestos (Bryant, 1974; 1974b). Así, entre los arqueólogos y paleoantropólogos norteamericanos y peruanos, existe una larga tradición palinológica, siendo famosos algunos descubrimientos como el de la ingesta de flores entre las sociedades precoloniales (Bryant, 1974c; Sobolik, 1988). Por ejemplo, en los territorios del suroeste de Estados Unidos, se ha podido comprobar que los indios navajos utilizaban como complemento dietético las flores de las especies de *Yucca*, *Agave*, *Opuntia*, *Dasyllirion*, *Prosopis*, *Artemisia*, *Brassica* y *Mamillaria*, entre otras.

Eventualmente, las mismas investigaciones han evidenciado usos farmacológicos (Reinhard *et alii*, 1991), incluso en depósitos del Holoceno inicial, como el Abrigo de Pedra Furada, en Brasil (De Miranda Chaves, 2002). Otras veces, aparece una señal inequívoca de ocupación estacional, como es el caso de algunas excavaciones en Sudán (Cummings, 2002). Dickson *et alii* (2002) han reconstruido incluso los itinerarios y domicilios de los fallecidos a partir del contenido intestinal de las famosas momias congeladas de *Ötzi*, en los Alpes (5300 BP) y *Long Ago Person Found*, en la Columbia Británica (550 BP). Sin embargo, en pocas situaciones se ha ensayado la inferencia paleoambiental desde el análisis polínico de coprolitos humanos. Un potencial incomprensiblemente desestimado, teniendo en cuenta que el productor es un animal omnívoro.

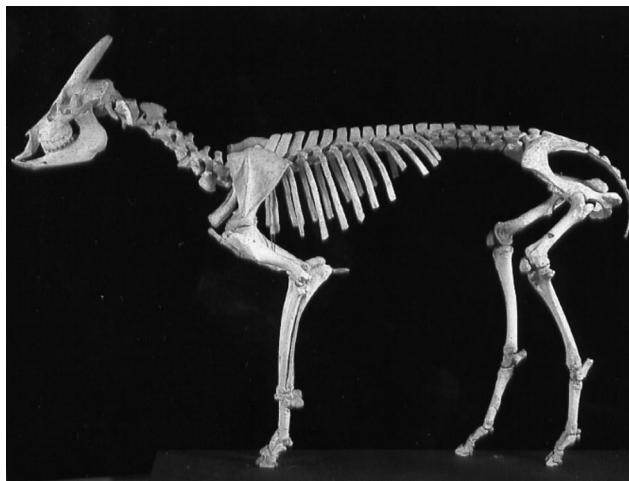


Fig. 3. *Myotragus balearicus*.

Coprolitos de cápridos

Los coprolitos de cabras y ovejas son frecuentes en ciertos contextos arqueológicos desde el Neolítico (Karg, 1998; Akeret *et alii*, 1999). Los análisis polínicos no son tan habituales como los de macrorrestos, pero cuando se han combinado, proporcionan información paleodietética, datos sobre estacionalidad y paleoambientes. Uno de los trabajos más completos es el de Rasmussen (1993), quien reconstruyó de este modo las prácticas agrícolas y el paisaje en una región del norte de Suiza entre 5600 y 5200 BP, demostrando además una dieta invernal basada primordialmente en ramas y yemas de *Alnus* y *Corylus*.

El análisis polínico ha alcanzado aquí trascendencia a través de dos especies extinguidas. Mead *et alii* (1987) reconstruyeron la dieta de *Oreamnos harringtoni*, una cabra de las Montañas Rocosas. El caso de *Myotragus balearicus*, un pequeño cáprido endémico de Baleares, es todavía más conocido. El animal se extinguió hace más de 4000 años. Yll *et alii* (2001) han analizado coprolitos de *Myotragus* procedentes de la Cova Estreta (Sierra de Tramuntana, Mallorca), demostrando un consumo especializado en *Buxus balearica*, una planta con gran cantidad de alcaloides esteroideos y fuertemente tóxica. Estos hallazgos han dado lugar a una interesante hipótesis paleobiológica de coevolución adaptativa (Alcover *et alii*, 1999).

Excrementos fosilizados de vaca

Los excrementos consolidados de vaca pueden preservarse en antiguos corrales y a veces se reconocen en el curso de la excavación en poblados prehistóricos. Carrión *et alii* (2000a) han estudiado palinológicamente una buena cantidad de sedimentos de esta naturaleza en excavaciones de la Edad del Hierro en Zimbabwe, Botswana y Sudáfrica, dentro

de los biomas de la sabana, el *bushveld* y el *grassland*. Estos artefactos habían sido interpretados históricamente como residuos del proceso de ignición de metales. Ciertamente, los excrementos había sido quemados –probablemente como fuente de energía doméstica– y ésto ha ocasionado que algunos restos tengan un aspecto “vítreo” muy particular. El proceso, en cualquier caso, no habría afectado a la preservación polínica.

Los resultados obtenidos por Carrión *et alii* (2000) demuestran el origen fecal a través de la presencia de esporas de hongos coprófilos como el tipo 55A (van Geel *et alii*, 1989), *Thecaphora*, *Gelasinospora* y *Chaetomium* y huevos del parásito intestinal *Trichuris*. El estudio se contrastó con una amplia analítica de heces frescas, cuyos registros palinológicos se compararon, a su vez, con la vegetación actual. La reconstrucción paleoecológica sugiere cambios importantes en la vegetación regional durante los últimos 2000 años. Este trabajo podría constituir un modelo inicial para plantear investigaciones similares en algunos yacimientos de la Península Ibérica.

Megafauna cuaternaria y estudios sobre la densidad de herbívoros

Los análisis sobre coprolitos de grandes herbívoros cuaternarios se han centrado en la identificación de los macrorrestos vegetales, pero algunos trabajos incluyen datos polínicos de indiscutible utilidad paleoambiental. Thompson *et alii* (1980) analizaron el contenido microfósilífero de coprolitos tardiglaciares de una especie gigantesca de perezoso (*Nothrotheriops shastensis*) en Gypsum Cave (Nevada), Rampart y Muav (Arizona) y Aden Crater (Nuevo México). Los espectros polínicos dieron un cuadro detallado de la vegetación regional, mientras que los macrorrestos (sobre todo semillas y fitolitos) indicaban las preferencias dietéticas.

Conclusiones similares se alcanzan con los coprolitos de mastodontes y mamuts del final del Pleistoceno (Davis *et alii*, 1984; Mead *et alii*, 1986), habitualmente muy ricos en hojas, tallos, semillas y polen. Recientemente, McAndrews (2002) ha notado que los mastodontes norteamericanos rescatados de la turbera de Hiscock (Nueva York) tenían una dieta extraordinariamente diversa, incluyendo coníferas, helechos, licófitos y pequeños arbustos de las formaciones esteparias de las altiplanicies. Los coprolitos de mastodontes, por otro lado, a veces se presentan en forma de bolas impregnadas de arcilla, sin una morfología constante, situación en la que el contenido en esporas de sordariales puede resultar de gran utilidad para confirmar el origen (Pirozynski *et alii*, 1988).

En particular, la concentración de las esporas de *Sporormiella* y del tipo 55A se han utilizado para calcular la densidad de herbívoros en los ecosistemas tardocuaternarios de Norteamérica (Davis, 1987) y norte de Europa (van Geel *et alii*, 1994). Algunos modelos actualistas sugieren que esta inferencia es válida no sólo para sedimentos de cuevas y abrigos, sino también para paleolagos y turberas en cuyos al-

rededores es abundante el ganado (Davis, 2002). Una secuencia polínica de la Sierra de Segura (Jaén), confirma el modelo a través de la interpretación paleolimnológica de otros palinomorfos fúngicos y de las esporas del género de hepáticas *Riccia*, habitualmente ligado a ecosistemas muy pastoreados de alta montaña (Carrión, 2002a).

Potencial de los coprolitos de hiena

Los coprolitos de hiena presentan ciertas características favorables para el análisis polínico. En primer lugar, suelen preservar su integridad incluso en condiciones de transporte físicamente agresivas (Larkin *et alii*, 2000). En segundo lugar, son muy abundantes en yacimientos pleistocenos europeos. En tercer lugar, aunque no se conocen bien las razones, la preservación polínica es a veces magnífica, si bien en algunos casos, el coprolito es absolutamente estéril. En cuanto a la concentración polínica, hay que decir que resulta sorprendentemente variable (Scott y Klein, 1981; Scott, 1987; Scott y Brink, 1992; Fernández-Rodríguez *et alii*, 1995; Carrión *et alii*, 2000b, 2001; González-Sampériz *et alii*, 2003; Yll *et alii*, e.p.).

Los casos de coprolitos muy políferos pueden deberse a que la hiena consumió parte del tracto digestivo de un herbívoro, hecho supuestamente habitual entre las poblaciones cuaternarias de *Crocuta crocuta* (Carrión *et alii*, 2001). Los coprolitos de las especies marcadamente omnívoras como *Parahyaena brunnea* suelen contener polen en un porcentaje elevado de los casos, pero las concentraciones pueden llegar a ser muy bajas y concurrir con un adelgazamiento de la exina que a veces dificulta la identificación (Carrión *et alii*, 2000b). Finalmente, cabe señalar que las hienas recorren al día grandes distancias y lo mismo suele suceder con sus presas. Si éstas han ingerido cepellones de gramíneas, nos encontramos en una situación ideal, pues la muestra representa una especie de filtro polínico de la atmósfera y, por tanto, traduce la vegetación del entorno.

El polen llegaría al coprolito de una hiena a través de la ingestión de agua, aire, adherido a los elementos de la dieta, por el material vegetal y, como hemos señalado, por ingestión del tracto digestivo de un herbívoro. Determinar la incidencia relativa de cada componente resulta imposible, pero los espectros polínicos permiten llegar casi siempre a una especulación razonable sobre la influencia comparada de la dieta y el paleoambiente (Scott, 1987; Carrión *et alii*, 2001; Yll *et alii*, en revisión).

La interpretación paleoambiental debe tomar en consideración que los espectros polínicos pueden reflejar diferentes formaciones vegetales dentro del mosaico geográfico contemporáneo o, alternativamente, diferentes períodos dentro de un intervalo limitado por la cronología de la deposición (la cual debería ser determinada de forma independiente a la del continente sedimentario).



Fig. 4. Coprolitos de tejón (*Meles meles*).

Guanos y egagrópilas

El caso más detallado de análisis polínico sobre coprolitos de aves se debe a James y Burney (1997), quienes han estudiado la dieta de una especie acuática endémica de Hawaii (*Thambetochen chauliodous*), extinguida durante los últimos 500 años. Se ha demostrado que se alimentaba principalmente de helechos, sobre todo maratiáceas y aspleniáceas.

Fernández-Jalvo *et alii* (1999) y Scott *et alii* (2003) han estudiado el contenido polínico y ciertos aspectos tafonómicos de la incorporación del polen a las egagrópilas de rapaces nocturnas. Se demuestra, en este caso, un sesgo importante producido por la dieta y la estacionalidad de ocupación, sin que haya correlación con la lluvia polínica local.

Una perspectiva bien diferente nos la dan los guanos de quirópteros, un recurso común y factible en algunas cavidades naturales, viejos edificios abandonados, etc. Bui Thi Mai y Girard (2000) han analizado paquetes medievales estratificados de excrementos de murciélagos en cuevas del sistema kárstico de Arcy (Francia). No sólo las concentraciones polínicas son elevadísimas (hasta 178.280 granos/gramo), algo que ya se sabía a través de varios estudios experimentales con guano fresco (Navarro *et alii*, 2000), sino que además los espectros polínicos pueden reconstruir efectivamente los cambios vegetales acontecidos durante centurias en un área de varios kilómetros de diámetro. El material contiene también abundantes restos de insectos, los cuales colaboran en la elaboración de un cuadro paleoclimático. Con la misma orientación y resultados similares, Maher (2002) ha estudiado un registro estratigráfico de guano de *Myotis grisescens* de 75 cm de espesor y que cubre los últimos 2000 años en Tumbling Creek, una cueva de Missouri.

En un guano de quiróptero insectívoro, el polen se incorporaría fundamentalmente a través de los insectos capturados y por el aire; en menor grado, desde el cuerpo del pro-

pio animal. La actividad de captura es intensa y sabemos que la muestra polínica resulta comparable a la de algunos filtros atmosféricos utilizados en la captación aerobiológica estandarizada (Navarro *et alii*, 2000). Además, la dieta proporciona información de ritmo estacional, algo difícil de encontrar incluso en lagos con laminación. Los hiatos (ausencia de ocupación) pueden ser interpretados a veces en términos paleoclimáticos, pues algunas especies son muy sensibles a los cambios de temperatura. Si a ello sumamos las buenas perspectivas de datación radiocarbónica y el hecho de que el procedimiento de laboratorio sea muy sencillo, comprenderemos por qué el guano de murciélagos está despertando tanto interés en la comunidad paleoecológica durante los últimos años (Leroy y Simms, 2002).

“Middens” de roedores y damanes

Los ambientes sedimentarios susceptibles de análisis polínico convencional en zonas áridas encuentran una extensión bastante limitada, lo cual se suele traducir en la escasez de síntesis regionales. Afortunadamente, algunos depósitos biogénicos de cuevas, conservados bajo condiciones de aridez, presentan características que los hacen idóneos para la preservación polínica. Nos referimos fundamentalmente al caso de los sedimentos fecales de tres géneros de pequeños mamíferos, a saber, *Procavia*, *Petromus* y *Neotoma*.

El género *Procavia* (Procaviidae) incluye animales del tamaño aproximado de las cobayas. Vulgarmente conocidos como damanes (“hyraxes” de los anglosajones, “dassies” en Afrikaans), estos mamíferos tienen una apariencia de roedores; sin embargo, están mucho más próximos filogenéticamente a los elefantes que ningún otro ungulado (Olds y Shoshani, 1982). Se han descrito muchas especies, pero todas están bien adaptadas a la vida en ambientes rocosos. La distribución de *Procavia* es amplia dentro del continente africano, exceptuando el noroeste.

Nos interesa mayormente *Procavia capensis*, o damán del Cabo, una especie que vive de forma gregaria en abrigos rocosos. Las colonias, que pueden incluir hasta centenares de individuos, habitualmente defecan y orinan formando letrinas en áreas protegidas por la visera (Lynch, 1983). En condiciones de aridez, la orina concentrada (*hyracium*) puede consolidar los excrementos en acumulaciones estratigráficas verticales (*middens*) que suelen contener polen en un estado de preservación excelente y en altísimas concentraciones. Los damanes son exclusivamente vegetarianos, y consumen hojas, frutos, corcho y flores de una amplia variedad de especies, algunas de ellas muy tóxicas (Sale, 1965).

Los análisis polínicos sobre *middens* de damán han sido exitosos en términos de reconstrucción de paleopaisajes y paleoclimas en casi todos los casos, aunque la mayor parte son pertinentes a regiones del sur de África (Scott, 1994, 1996; Scott y Bousman, 1990; Scott y Vogel 1992; Carrión



Fig. 5. *Procavia capensis* (damán del Cabo).



Fig. 6. "Midden" de *Petromus* (Desierto del Namib).

et alii, 1999), con alguna excepción en el Sahara (Thinon *et alii*, 1996). El potencial paleoecológico es enorme para algunas zonas inexploradas de los desiertos del Namib, Kalahari y Sahara (Carrión *et alii*, 1997).

Petromus typicus (Petromuridae) es un roedor endémico del desierto del Namib, distribuido desde el sur de Angola hasta el noroeste de la Región del Cabo. A diferencia del damán, *Petromus* acumula deliberadamente material vegetal para la elaboración de nidos, lo cual se traduce en una mayor abundancia de macrorrestos en los depósitos fecales. *Petromus* vive en abrigos rocosos graníticos. Los middens en este caso están constituidas por material vegetal, heces isodiamétricas compactadas y un cemento urinario denso. La dieta de estos roedores es muy similar a la de *Procavia* y, por tanto, suponen un "captador" polínico (de hecho hiperactivo) en un contexto vegetal dominado por especies entomófilas que difícilmente serían recogidas como parte de la "lluvia polínica" de la atmósfera en una cuenca lacustre (Scott y Cooremans, 1992).

El género *Neotoma* (Cricetidae) comprende unas 22 especies de roedores de 40-60 cm de longitud, unos 300-400 gramos de peso, y distribución centrada en América del Norte y Central. La denominación anglosajona es "packrat" y su contrapartida en español es "rata comerciante", debido a su costumbre de liberarse del objeto que transportan cuando encuentran otro que les resulta más atractivo. Se alimentan de bayas, hojas, raíces y pequeños invertebrados, pero su dieta es mayoritariamente vegetariana. Existen algunas preferencias dietéticas en función de la especie (Wells, 1976).

Estos crítetidos construyen grandes nidificaciones sobre el suelo de abrigos rocosos, valiéndose de ramas y muchos otros objetos recolectados en un radio geográfico bastante amplio. *Neotoma* suele acumular los excrementos en áreas donde, adicionalmente, se acumulan restos vegetales extrínsecos, y cementarlos con orina concentrada. El resulta-

do es un depósito que se puede conservar en condiciones de extrema aridez y presenta posibilidades para la paleocarpología y palinología. Los middens de *Neotoma*, a diferencia de lo que ocurre con *Procavia*, no tienen por qué tener una distribución estratigráfica vertical, por lo que el trabajo interpretativo se halla más cerca del de un coprolito convencional.

Los estudios sobre *Neotoma*, llevados a cabo originalmente en Norteamérica, fueron definitivos para mostrar a la comunidad científica el potencial paleoecológico de este tipo de acumulaciones animales (Thompson, 1985; Davis y Anderson, 1987; Betancourt *et alii*, 1989). Desde entonces, las investigaciones han incluido un número creciente de análisis, acompañados habitualmente por estudios comparativos sobre almohadillas de musgos y muestras de suelo, y complementados por análisis de microfósiles (Cole, 1990; Carrión *et alii*, 1997; Smith y Betancourt, 1998).

Los middens de los tres géneros mencionados han sido los más recurridos en palinología, pero cabe mencionar otros estudios similares sobre ardillas del Pleistoceno canadiense (Pirozynski *et alii*, 1984) y middens de especies de *Leporillus* en Australia, como *L. apicalis* y *L. conditor* (Green *et alii*, 1983; Pearson, 1999; Allen *et alii*, 2000), así como de *Lagidium peruanum*, *Abrocoma cinerea* y varias especies de *Octodontomys* y *Phyllotis* del desierto de Atacama (Holmgren *et alii*, 2001; Latorre *et alii*, 2002; Pearson y Betancourt, 2002).

Algunos experimentos recientes

Existen dos tipos de datos empíricos producidos por investigaciones recientes que resultan pertinentes a esta revisión. En primer lugar, aquellos derivados de la comparación entre la vegetación, la lluvia polínica y la deposición polínica en

cuevas y abrigos. En otras palabras, se trata de estudiar el grado de representatividad de la cubierta vegetal exterior y, por tanto, el valor de la inferencia paleoambiental. Estos han mostrado resultados muy diferentes en función de la posición geográfica, climática y condiciones de sedimentación (Davis, 1990; Burney y Burney, 1993; Coles y Gilbertson, 1994), lo cual explicaría las diferencias en la calidad de los estudios paleoambientales (Carrión y Scott, 1999). En cuevas donde han existido condiciones persistentes de aridez y existen indicios de un aporte fecal, el reflejo de la vegetación desde las muestras polínicas del sedimento superficial de la cueva es extraordinario (Prieto y Carrión, 1999; Navarro *et alii*, 2000; 2001), sobre todo si la vegetación exterior está dominada por especies entomófilas y si el vector animal es un consumidor poco especializado. La moraleja sería que, bajo estas condiciones, el transporte biótico, más que suponer una distorsión, representa una ventaja.

El otro experimento ha sido diseñado recientemente por Carrión (2002b) y tiene unas connotaciones similares. Este autor ha seleccionado muestras de diferente naturaleza (fecal, superficie del suelo, fondo de pequeña cuenca sedimentaria) en un área geográfica que corresponde con la de las formaciones vegetales xerotérmicas e iberomagrebies del sureste peninsular. Estas formaciones están dominadas por especies de angiospermas arbustivas entomófilas, cuya capacidad de dispersión polínica por el aire es muy limitada, lo cual reduce el valor del análisis polínico en medio convencional. De hecho, muchos taxa indicadores (*Periploca*, *Withania*, *Maytenus*, *Asparagus*, *Chamaerops*, *Nerium oleander*, *Lycium*, *Osyris*, etc) no aparecen en los diagramas de marjales litorales (Pantaleón-Cano *et alii*, 2003) y sí en niveles de fases de sobrepastoreo en secuencias lacustres altimontanas (Carrión *et alii*, 2003).

Los resultados de este trabajo demuestran que los mejores análogos de la vegetación local y regional son las muestras de excrementos (cabra, oveja, conejo, jabalí) y que, por añadidura, estos espectros muestran las mejores condiciones analíticas en términos de concentración polínica y diversidad de taxa. Este último dato es de importancia capital en una de las formaciones vegetales con mayor fitodiversidad del continente europeo.

Parece claro que la palinología en zonas áridas y semiáridas demanda el uso de coprolitos y otros sedimentos biogénicos de naturaleza similar para producir un cuadro paleoecológico menos fragmentado y más coherente con la biogeografía actual. Los sesgos en contra de las especies entomófilas pueden ser intrascendentes cuando se estudia una secuencia lacustre en latitudes templadas o en ambiente boreal. Sin embargo, los ecosistemas tropicales y subtropicales, incluyendo las áreas de clima mediterráneo, precisan de una aproximación palinológica menos ortodoxa, sobre cuyas bases conceptuales, sin duda, habrá que seguir investigando en los próximos años.

Agradecimientos

Este artículo forma parte del curso de la investigación financiada por los proyectos REN2003-02499-GLO (Ministerio de Ciencia y Tecnología) PI-17/00739/FS/01 (Fundación Séneca, Región de Murcia).

Bibliografía

- AKERET, Ö.; HAAS, J.N.; LEUZINGER, U. & JACOMET, S. (1999): "Plant macrofossils and pollen in goat/sheep faeces from the Neolithic lakeshore settlement Arbon Bleiche 3, Switzerland". *The Holocene*, 9: 175-182.
- ALCOVER, J.A.; PEREZ-OBÍOL, R.; YLL, E.I. & BOVER, P. (1999): "The diet of *Myotragus balearicus* Bate 1909 (Artiodactyla: Caprinae), an extinct bovid from the Balearic Islands: evidence from coprolites". *Biological Journal of The Linnean Society*, 66: 57-74.
- ALLEN, V.; HEAD, L.; MEDLIN, G. & WITTER, D. (2000): "Palaeoecology of the Gap and Coturaundee ranges, western New South Wales, using stick-nest rat (*Leporillus* sp.) (Muridae) middens". *Austral Ecology*, 25: 333-343.
- ARRIBAS, A. & PALMOVIST, P. (1998): "Taphonomy and palaeoecology of an assemblage of large mammals: hyaenid activity in the Lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain)". *Geobios*, 31: 3-47.
- BEHRENSMEYER, A.K.; DAMUTH, J.D.; DIMICHELE, W.A.; POTTS, R.; SUES, H.D. & WING, S.L. (1992): *Terrestrial ecosystems through time*. University of Chicago Press. Chicago.
- BETANCOURT, J.L., VAN DEVENDER, T.R. & MARTIN, P.S. (1989): *Packrat middens: the last 40,000 years of biotic change*. University of Arizona Press. Tucson.
- BONFIGLIO, L.; MANGANO, G.; MARRA, A.C. & MASINI, F. (2001): "A new late Pleistocene vertebrate faunal complex from Sicily (S. Teodoro Cave, North-Eastern Sicily, Italy)". *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 40 (2): 149-158.
- BOUCHET, F. (1995): "Recovery of helminth eggs from archeological excavations of the Grand Louvre (Paris, France)". *The Journal of Parasitology*, 81: 785-787.
- BRYANT, V.M.JR. (1974a): "The role of coprolite analysis in archeology". *Bulletin of the Texas Archeological Society*, 45: 1-28.
- (1974b): "Prehistoric diet in southwest Texas: the coprolite evidence". *American Antiquity*, 39: 407-420.
- (1974c): "Pollen analysis of prehistoric human feces from Mammoth Cave, Kentucky". *Archaeology of the Mammoth Cave Area*: 203-209. Academic Press. New York.
- BUCKLAND, W. (1829): "On the discovery of coprolites, or fossil faeces, in the Lias at Lyme Regis, and in other formations". *Geological Society of London, Transactions*, 2: 223-236.
- BUI THI MAI ET GIRARD, M. (2000): "Les guanos de chauve-souris d'âge médiéval de la Grande Grotte d'Arcy-sur-Cure (Yonne). Analyse pollinique et implications paléobotaniques". *Géologie Alpine*, 31: 83-95.
- BURNEY, D.A. & BURNEY, L.P. (1993): "Modern pollen deposition in cave sites: experimental results from New York State". *New Phytologist*, 124: 523-535.
- CALLEN, E.O. & CAMERON, T.W.M. (1960): "A prehistoric diet revealed in coprolites". *The New Scientist*, 8: 35-40.
- CARRIÓN, J.S. (2002a): "Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe". *Quaternary Science Reviews*, 21: 2047-2066.
- (2002b): "A taphonomic study of modern pollen assemblages from dung and surface sediments in arid environments of Spain". *Review of Palaeobotany and Palynology*, 120: 217-232.
- ; BRINK, J. S.; SCOTT, L. & BINNEMAN, J.N.F. (2000b): "Palynology and palaeo-environment of Pleistocene hyena coprolites from an open-air occurrence at Oyster Bay, Eastern Cape coast, South Africa". *South African Journal of Science*, 96: 449-453.
- & NAVARRO, C. (2002): "Cryptogam spores and other non-pollen microfossils as sources of palaeoecological information: case-studies from Spain". *Annales Botanici Fennici*, 39: 1-14.
- ; RIQUELME, J.A.; NAVARRO, C. & MUNUERA, M. (2001): "Pollen in hyena coprolites reflects late glacial landscape in southern Spain". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 176: 193-205.

- ; SANCHEZ-GÓMEZ, P. & MOTA, J. (2003): Fire and grazing are contingent on the Holocene vegetation dynamics of Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene*, 13: 839-849.
- & SCOTT, L. (1999): "The challenge of pollen analysis in palaeoenvironmental studies of hominid beds: the record of Sterkfontein caves". *Journal of Human Evolution*, 36: 401-408.
- ; – & DAVIS, O.K. (1997): "Interés de algunos depósitos biogénicos en la reconstrucción paleoambiental de zonas áridas". El caso de *Procvavia*, *Petromus* y *Neotoma*. *Cuaternalario y Geomorfología*, 11: 45-73.
- ; –; HUFFMAN, T. & DREYER, C. (2000a): "Pollen analysis of Iron Age cow dung in southern Africa". *Vegetation History and Archaeobotany*, 9: 239-249.
- ; –; & VOGEL, J. (1999): "Twentieth-century changes in montane vegetation in the eastern Free State, South Africa, derived from the analysis of hyrax dung middens". *Journal of Quaternary Science*, 14: 1-16.
- & VAN GEEL, B. (1999): "Fine-resolution Upper Weichselian and Holocene palynological record from Navarrés (Valencia, Spain) and a discussion about factors of Mediterranean forest succession". *Review of Palaeobotany and Palynology*, 106: 209-236.
- CHIN, K. & GILL, B.D. (1996): "Dinosaurs, dung beetles, and conifers: participants in a Cretaceous food web". *Palaïos*, 11: 280-285.
- COLE, K.L. (1990): "Reconstruction of past desert vegetation along the Colorado River using packrat middens". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 76: 349-366.
- COLES, G.M. & GILBERTSON, D.D. (1994): "The airfall-pollen budget of archaeologically important sites: Creswell Crags, England". *Journal of Archaeological Science*, 21: 735-755.
- CUMMINGS, L.S. (2002): "Through the microscope: a look at Early and Late Christian diet in Nubia". In O.K. DAVIS & S. LEROY (Eds.): *Palynomorphs in dung, a key to diet, the environment and evolution. Abstracts of the Faeces Facies Symposium*. University College. London.
- DAVIS, O.K. (1987): "Spores of the dung fungus *Sporormiella*: increased abundance in historic sediments and before Pleistocene megafaunal extinction". *Quaternary Research*, 28: 290-294.
- (1990): "Caves as sources of biotic remains in arid western North America". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 76: 331-348.
- (2002): "Fungal spores from coprolites, a means of detecting herbivore density". In O.K. DAVIS & S. LEROY (Eds.): *Palynomorphs in dung, a key to diet, the environment and evolution. Abstracts of the Faeces Facies Symposium*. University College. London.
- ; AGENBROAD, L.; MARTIN, P.S. & MEAD, J.I. (1984): "The Pleistocene dung blanket of Bechan Cave, Utah". *Special Publication Carnegie Museum of Natural History*, 8: 267-282.
- & ANDERSON, R.S. (1987): "Pollen in packrat (*Neotoma*) middens: pollen transport and the relationship of pollen to vegetation". *Palynology*, 11: 185-198.
- DEAN, G.W. (2002): "The science of coprolite analysis: the view from Hinds Cave". In O.K. DAVIS & S. LEROY (Eds.): *Palynomorphs in dung, a key to diet, the environment and evolution. Abstracts of the Faeces Facies Symposium*. University College. London.
- DEKAY, J.E. (1830): "On the discovery of coprolites in North America". *Philosophical Magazine*, 7: 321-322.
- DICKSON, J.H.; MUDIE, P.J. & HEBDA, R. (2002): "Analysing the intestinal contents of ancient icemen (Ötzi and Long Ago Person Found): revealing itineraries and domiciles". En O.K. DAVIS & S. LEROY (Eds.): *Palynomorphs in dung, a key to diet, the environment and evolution. Abstracts of the Faeces Facies Symposium*. University College. London.
- EDWARDS, D. & SELDEN, P.A. (1991): "The development of early terrestrial ecosystems". *Botanical Journal of Scotland*, 46: 337-366.
- ; SELDEN, P.A.; RICHARDSON, J.B. & AXE, L. (1995): "Coprolites as evidence for plant-animal interaction in Siluro-Devonian terrestrial ecosystems". *Nature*, 377: 329-331.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; SCOTT, L. & DENYS, C. (1999): "Taphonomy of pollen associated with predation". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 271-282.
- FERNÁNDEZ-RODRIGUEZ, C.; RAMIL, P. & MARTINEZ CORTIZAS, A. (1995): "Characterization and depositional evolution of hyaena (*Crocota crocuta*) coprolites from La Valiña Cave (northwest Spain)". *Journal of Archaeological Science*, 22: 597-607.
- FRY, G.F. (1976): "Analysis of prehistoric coprolites from Utah". *University of Utah Anthropological Papers*, 97: 1-47.
- (1985): "Analysis of fecal material". En *The analysis of prehistoric diets*: 127-154. Academic Press. New York.
- GENSEL, P.G. & EDWARDS, D. (2001): *Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*. Critical Moments & Perspectives in Paleobiology and Earth history. Columbia University Press. New York.
- GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P.; MONTES, L. & UTRILLA, P. (2003): "Pollen in hyena coprolites from Gabasa Cave (northern Spain)". *Review of Palaeobotany and Palynology*, 126: 7-15.
- GREEN, N.; CALDWELL, H.; HOPE, J. & LULY, J. (1983): "Pollen from an 1800 year old stick-nest rat (*Leporillus* sp.) midden from Gualta, western New South Wales". *Quaternary Australasia*, 1: 31-41.
- HABGOOD, K. (2002): "The origin of Lower Devonian spore-rich coprolites". In O.K. DAVIS & S. LEROY, S. (Eds.): *Palynomorphs in dung, a key to diet, the environment and evolution. Abstracts of the Faeces Facies Symposium*. University College. London.
- HOLMGREN, C.A.; BETANCOURT, J.L.; RYLANDER, K.A.; ROQUE, J.; TOVAR, O.; ZEBALLOS, H.; LINARES, E. & QUADE, J. (2001): "Holocene vegetation history from fossil rodent middens near Arequipa, Perú". *Quaternary Research*, 56: 242-251.
- HORWITZ, L.K. & GOLDBERG, P. (1989): "A study of Pleistocene and Holocene hyaena coprolites". *Journal of Archaeological Science*, 16: 71-94.
- JAMES, H.F. & BURNEY, D.A. (1997): "The diet and ecology of Hawaii's extinct flightless waterfowl: evidence from coprolites". *Biological Journal of the Linnean Society*, 62: 279-297.
- KARG, S. (1998): "Winter- and spring-foddering of sheep/goat in the Bronze Age site of Fivè-Carera, northern Italy". *Environmental Archaeology*, 1: 87-94.
- KENRICK, P. & CRANE, P.R. (1997): "The origin and early evolution of land plants". *Nature*, 389: 33-39.
- KUCH, M.; ROHLAND, N.; BETANCOURT, J.L.; LATORRE, C.; STEPPAN, S. & POINAR, H.N. (2002): "Molecular analysis of a 11700-year-old rodent midden from the Atacama Desert, Chile". *Molecular Ecology*, 11: 913-924.
- LABANDEIRA, C.C. (2002): "The history of associations between plants and animals". In C. HERRERA, C. & O. PELLMYR (Eds.): *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*: 26-74. Blackwell, Oxford.
- ; PHILLIPS, T.L. & NORTON, R.A. (1997): "Oribatid mites and decomposition of plant tissues in Paleozoic coal-swamp forests". *Palaïos*, 12: 317-351.
- LARKIN, N.R.; ALEXANDER, J. & LEWIS, M.D. (2000): "Using experimental studies of recent faecal material to examine hyaena coprolites from the West Runton Freshwater Bed, Norfolk, U.K.". *Journal of Archaeological Science*, 27: 19-31.
- LATORRE, C.; BETANCOURT, J.L.; RYLANDER, K.A. & QUADE, J. (2002): "Vegetation invasions into absolute desert: a 45000 yr rodent midden record from the Calama-Salar de Atacama basins, northern Chile (lat 22°-24° S)". *GSA Bulletin*, 114: 349-366.
- LOPEZ-SAEZ, J.A.; LOPEZ, P. & MARTIN, M. (2002): "Palaeoecology and Holocene environmental change from a saline lake in south-west Spain: protohistorical and prehistorical vegetation in Cádiz Bay". *Quaternary International*, 93-94: 197-206.
- LEROY, S. & SIMMS, M.J. (2002): "Palynological analysis of a 2000 year-old bat guano deposit in Wales (UK)". En O.K. DAVIS & S. LEROY (Eds.): *Palynomorphs in dung, a key to diet, the environment and evolution. Abstracts of the Faeces Facies Symposium*. University College. London.
- LYNCH, C.D. (1983): "The mammals of the Orange Free State". *Memoirs van die Nasionale Museum Bloemfontein*, 18.
- MAHER, L.J., Jr. (2002): "Environmental information from the palynology of bat guano". In O.K. DAVIS & S. LEROY (Eds.): *Palynomorphs in dung, a key to diet, the environment and evolution. Abstracts of the Faeces Facies Symposium*. University College. London.
- MANTELL, G.A. (1822): *The fossils of the South Downs; or Illustrations of the Geology of Sussex*. London, 320 pp.
- MARTIN, P.S. & SHARROCK, F.W. (1964): "Pollen analysis of prehistoric human feces: a new approach to ethnobotany". *American Antiquity*, 30: 168-180.
- MCALLISTER, J.A. (1985): "Reevaluation of the formation of spiral coprolites". *University of Kansas Paleontological Contributions*, 114.

- MCANDREWS, J.H. (2002): "Fossil pollen grains in the digesta of mice and mastodonts". In O.K. DAVIS & S. LEROY (Eds.): *Palynomorphs in dung, a key to diet, the environment and evolution. Abstracts of the Faeces Facies Symposium*. University College. London.
- MEAD, J.I.; AGENBROAD, L.D.; DAVIS, O.K. & MARTIN, P.S. (1986). "Dung of *Mammuthus* in the arid southwest, North America". *Quaternary Research*, 25: 121-127.
- ; AGENBROAD, L.D.; PHILLIPS, A.M. & MIDDLETON, L.T. (1987): "Extinct mountain goat (*Oreamnos harrington*) in southeastern Utah". *Quaternary Research*, 27: 323-331.
- MOORE, J.G.; FRY, G.F. & ENGLERTT, E. (1969): "Thorny-headed worm infection in North American prehistoric man". *Science*, 163: 1324-1325.
- NAMBURDI, E.M.V. & BINDA, P.L. (1989): "Dicotyledonous fruits associated with coprolites from the Upper Cretaceous (Maastriichtian) Whitemud Formation, southern Saskatchewan, Canada". *Review of Palaeobotany and Palynology*, 59: 57-66.
- NAVARRO, C.; CARRIÓN, J.S.; NAVARRO, J.; MUNUERA, M. & PRIETO, A.R. (2000): "An experimental approach to the palynology of cave deposits". *Journal of Quaternary Science*, 15: 603-619.
- ; –; MUNUERA, M. & PRIETO, A.R. (2001): "A palynological study of karstic cave sediments on the basis of their potential for palaeoecological reconstruction". *Review of Palaeobotany and Palynology*, 117: 245-265.
- NIKLAS, K.J. (1997): *The evolutionary biology of plants*. The University of Chicago Press. Chicago.
- OLDS, N. Y. SHOSHANI, J. (1982): *Procapra capensis*. *Mammalian Species*, 171: 1-7.
- PANTALEÓN-CANO, J.; YLL, E.I.; PÉREZ-OBIO, R. & ROURE, J.M. (2003): "Palynological evidence for vegetational history in semi-arid areas of the western Mediterranean (Almería, Spain)". *The Holocene*, 13:109-119.
- PEARSON, L.C. (1995): *The diversity and evolution of plants*. CRC Press. Boca Raton.
- (1999): "Late Holocene biological records from the middens of stick-nest rats in the Central Australian arid zone". *Quaternary International*, 59: 39-46.
- & BETANCOURT, J.L. (2002): "Understanding arid environments using fossil rodent middens". *Journal of Arid Environments*, 50: 499-511.
- PHILLIPS, O. & DIMICHELE, W.A. (1999): "Coal ball sampling and quantification". En T.P. JONES & N.P. ROWE (Eds.): *Fossil plants and spores*: 206-209. The Geological Society. London.
- PIROZYNSKI, K.A.; CARTER, A. & DAY, R.G. (1984): "Fungal remains in Pleistocene ground squirrel dung from Yukon territory, Canada". *Quaternary Research*, 22: 375-382.
- ; JARZEN, D.M.; CARTER, A. & DAY, R.G. (1988): "Palynology and mycology of organic clay balls accompanying mastodon bones, New Brunswick, Canada". *Grana*, 27: 123-139.
- POINAR, H.N.; HOFREITER, M.; SPAULDING, W.G.; MARTIN, P.S. & STANKIEWITZ, B.A. (1998): "Molecular coproscopy: dung and diet of the extinct ground sloth *Nothrotheriops shastensis*". *Science*, 281: 402-406.
- PRIETO, A.R. & CARRIÓN, J.S. (1999): "Tafonomía polínica: sesgos abióticos y bióticos del registro polínico en cuevas". *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina*, 6: 59-64.
- RASMUSSEN, P. (1993): "Analysis of goat/sheep faeces from Egolzwil 2, Switzerland: evidence for branch and twig foddering of livestock in the Neolithic". *Journal of Archaeological Science*, 20: 479-502.
- REINHARD, K.J.; HAMILTON, D.L. & HEVLY, R.H. (1991): "Use of pollen concentration in paleopharmacology: coprolite evidence of medicinal plants". *Journal of Ethnobiology*, 11: 117-132.
- ; MIRANDA, S. & INÍGUEZ, A. (2002): "Plant DNA in prehistoric coprolites: evidence of diet or contamination?" In O.K. DAVIS & S. LEROY (Eds.): *Palynomorphs in dung, a key to diet, the environment and evolution. Abstracts of the Faeces Facies Symposium*. University College. London.
- SALE, J.B. (1965): *Some aspects of the behaviour and ecology of the rock hyrax (Genera Procapra and Heterohyrax)*. Tesis. University College, Nairobi.
- SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. (1992): *Messel: an insight into the history of life and of the Earth*. Oxford University Press. Oxford.
- SCHLIS, J. (1992): "The identification of archaeological dung deposits on the basis of remains of predatory mites (Acari; Gamasida)". *Journal of Archaeological Science*, 19: 677-682.
- SCOTT, L. (1987): "Pollen analysis of hyena coprolites and sediments from Equus Cave, Taung, Southern Kalahari (South Africa)". *Quaternary Research*, 28: 144-156.
- (1994): "Palynology of Late Pleistocene hyrax middens, southwestern Cape Province, South Africa: a preliminary report". *Historical Biology*, 9: 71-81.
- (1996): "Palynology of hyrax middens: 2000 years of palaeoenvironmental history in Namibia". *Quaternary International*, 33: 73-79.
- & BOUSMAN, B. (1990): "Palynological analysis of hyrax middens from southern Africa". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 7: 367-379.
- & BRINK, J.S. (1992): "Quaternary palaeoenvironments of pans in central South Africa: palynological and palentological evidence". *South African Geograf*, 19: 22-34.
- & COOREMANS, B. (1992): "Pollen in recent *Procapra* (hyrax), *Petromus* (dassie rat) and bird dung in South Africa". *Journal of Biogeography*, 19: 205-215.
- & KLEIN, R.G. (1981): "A hyena-accumulated bone assemblage from Late Holocene deposits at Deelpan, Orange Free State". *Annals of the South African Museum*, 86: 217-227.
- ; FERNÁNDEZ-JALVO, & CARRIÓN, J.S. (2003): "Taphonomy of pollen in hyena coprolites from Spain and South Africa". *Paleontologia Africana*, 39: 1-13.
- & VOGEL, J. (1992): "Short-term changes of climate and vegetation revealed by pollen analysis of hyrax dung in South Africa". *Review of Palaeobotany and Palynology*, 74: 283-291.
- SMITH, F.A. & BETANCOURT, J.L. (1998): "Response of bushy-tailed woodrats (*Neotoma cinerea*) to Late Quaternary climatic change in the Colorado Plateau". *Quaternary Research*, 50: 1-11.
- SOBOLIK, K.D. (1988): "The importance of pollen concentration values from coprolites: an analysis of Southwest Texas samples". *Palynology*, 12: 201-214.
- STEWART, W.N. & ROTHWELL, G.W. (1993): *Paleobotany and the evolution of plants*, 2 edn. Cambridge University Press. Cambridge.
- SUTTON, M.Q.; MALIK, M. & OGRAM, A. (1996): "Experiments on the determination of gender from coprolites by DNA analysis". *Journal of Archaeological Science*, 23: 263-267.
- TAYLOR, T.N. & OSBORN, J. M. (1996): "The importance of fungi in shaping the paleoecosystem". *Review of Palaeobotany and Palynology*, 90: 249-262.
- & TAYLOR, E.L. (1993): *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall. Englewood Cliffs.
- THINON, M.; BALLOUCHE, A. & REILLE, M. (1996): "Holocene vegetation of the central Saharan mountains: the end of a myth". *The Holocene*, 6: 457-462.
- THOMPSON, R.S. (1985): "Palynology of *Neotoma* middens". *AASP Contribution Series*, 16: 89-112.
- ; VAN DEVENDER, T.R.; MARTIN, P.S.; FOPPE, T. & LONG, A. (1980): "Shasta Ground Sloth (*Nothrotheriops shastensis* Hoffstetter) at Shelter Cave, New Mexico: environment, diet, and extinction". *Quaternary Research*, 14: 360-376.
- THULBORN, R.A. (1991): "Morphology, preservation and palaeobiological significance of dinosaur coprolites". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 83: 341-366.
- TRAVERSE, A. (1988): *Paleopalynology*. Unwin Hyman Ltd. Boston.
- (1992): "Manifestations of sporopollenin, chitin and other "non-degradable plastics" in the geologic record, as evidence for major biologic events". *Geophytology*, 22: 65-71.
- VAN GEEL, B., COOPE, G.R. & VAN DER HAMMEN, T. (1989): "Palaeoecology and stratigraphy of the Lateglacial type section at Usselo (The Netherlands)". *Review of Palaeobotany and Palynology*, 60: 25-129.
- ; PALS, J.P.; VAN REENEN, G.B.A. & VAN HUISSTEDEN, J. (1994): "The indicator value of fossil fungal remains, illustrated by the palaeoecological record of a Late Eemian / Early Weichselian deposit in the Netherlands". *Meded. Rijks Geol. Dienst*, 52: 297-316.
- WARNOCK, P.J. & REINHARD, K.J. (1992): "Methods of extracting pollen and parasite eggs from latrine soils". *Journal of Archaeological Science*, 19: 261-264.
- WILLIS, K.J. & MCELWAIN, J.C. (2002): *The evolution of plants*. Oxford University Press. Oxford.
- YLL, E.I.; CARRIÓN, J.S.; MARRA, A.C. & BONFIGLIO, L. (e.p.): "Pollen in late Pleistocene hyena coprolites from San Teodoro Cave (Sicily, Italy)". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- ; PANTALEÓN, J. AND ROURE, J.M. (2001): "Análisis polínico de coprolitos de *Myotragus balearicus*. La extinción de especies animales y vegetales durante el Holoceno en Mallorca (Islas Baleares)". En M.A. FOMBELLA, D. FERNÁNDEZ & R. M. VALENCIA (Eds.): *Palinología: Diversidad y aplicaciones*, 205-212. Universidad de León.