



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

**RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL DE LA
FRONTERA ORIENTAL DEL DESIERTO DEL NAMIB
(NAMIBIA). Palinología de letrinas fósiles de damán.**

**Graciela Gil Romera
MEMORIA DE TESIS DOCTORAL**

Noviembre de 2006



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

**RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL DE LA FRONTERA
ORIENTAL DEL DESIERTO DEL NAMIB (NAMIBIA)
Palinología de letrinas fósiles de damán**

Memoria para optar al grado de DOCTORA en CIENCIAS (Sección Biológicas) que
presenta GRACIELA GIL ROMERA.

Este trabajo ha sido dirigido por Mercedes García Antón, profesora titular de
la Universidad Autónoma de Madrid, y José Sebastián Carrión García, catedrático de
la Universidad de Murcia.

Dra. Mercedes García Antón

Dr. José S. Carrión García

Madrid, noviembre de 2006

*A mis abuelos
a los que se fueron y a la que me queda
...por el orgullo que siempre desprendieron*

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	10
ÍNDICE DE TABLAS.....	13
AGRADECIMIENTOS.....	15
RESUMEN	21
1 INTRODUCCIÓN.....	23
1.1 MARCO CONCEPTUAL, JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS	25
1.2 PALINOLOGÍA EN ZONAS ÁRIDAS.....	28
1.2.1 El uso de letrinas fósiles.....	30
1.2.2 Damanes: hábitat, etología, y ecofisiología	32
2 DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO	37
2.1 GEOGRAFÍA FÍSICA Y GEOLOGÍA. REGIÓN NOROCCIDENTAL DE NAMIBIA.....	39
2.2 TIPIFICACIÓN DEL CLIMA; ORIGEN DE LA ARIDEZ Y PATRONES CLIMÁTICOS PRINCIPALES	41
2.2.1 Persistencia del sistema anticiclónico	41
2.2.2 Corriente de Benguela, aridez del Namib y su origen.....	43
2.2.3 Precipitaciones y temperaturas; causas, gradientes y estacionalidad	44
2.3 USO DE BIOMAS COMO UNIDADES ECOSISTÉMICAS. EL DESIERTO DEL NAMIB, EL NAMA-KAROO Y LA SABANA	50
2.3.1 Desierto	52
2.3.2 Nama-Karoo.....	55
2.3.3 Sabana	59
3 METODOLOGÍA COMÚN A TODOS LOS ANÁLISIS. LIMITACIONES METODOLÓGICAS .	63
3.1 IDENTIFICACIÓN DE LUGARES MÁS ADECUADOS Y MUESTREO DE CAMPO	65
3.2 MUESTREO, LIMPIEZA Y PROTOCOLO DE LABORATORIO	68
3.3 IDENTIFICACIÓN Y RECUENTO POLÍNICO Y DE CARBONES.....	70
3.4 CONTROLES CRONOLÓGICOS Y DATACIÓN	71
3.5 REPRESENTACIÓN GRÁFICA Y ANÁLISIS NUMÉRICO DE LOS RESULTADOS	71
3.6 POSIBLES LIMITACIONES INTERPRETATIVAS Y FORMA DE SOLVENTARLAS.....	73
3.6.1 Sesgo producido por la dieta del damán y otras fuentes de alteración polínica	73
3.6.2 Diferencias ambientales en cada lugar estudiado	75
3.6.3 Control cronológico, interpretación de los resultados en continuo y contexto estratigráfico	76

4 SECUENCIA POLÍNICA DE OKANDJOMBO. CAMBIO VEGETAL EN EL LÍMITE DE LA SABANA	79
4.1 SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y MEDIO FÍSICO	81
4.2 DETALLES METODOLÓGICOS	87
4.2.1 Análisis numérico	89
4.3 RESULTADOS	89
4.4 DISCUSIÓN	95
4.4.1 Descripción del paleoambiente durante el Holoceno Medio y Tardío: la sabana árida, el equilibrio árbol-poácea y su marco paleoclimático	101
4.4.2 Asentamientos humanos, modelos de ocupación y su implicación en el cambio vegetal.	112
4.5 SÍNTESIS Y CONCLUSIONES	115
5 LOS DEPÓSITOS DE VREDE, LAS INMEDIACIONES DEL RÍO HUAB.....	117
5.1 SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y MEDIO FÍSICO	119
5.2 DETALLES METODOLÓGICOS	124
5.3 DISCUSIÓN	133
5.3.1 Establecimiento humano, modelos de ocupación y su implicación en el cambio vegetal	140
5.4 SÍNTESIS Y CONCLUSIONES	142
6 LAS LETRINAS DE BRANDBERG; DINÁMICA AMBIENTAL EN LA “MONTAÑA DE FUEGO” DESDE EL PLEISTOCENO SUPERIOR.....	143
6.1 SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y MEDIO FÍSICO	145
6.2 DETALLES METODOLÓGICOS	154
6.2.1 Análisis numérico	156
6.3 RESULTADOS	156
6.4 DISCUSIÓN	163
6.4.1 Los registros pleistocenos previos al comienzo del glaciario (OIS 3: ca. 47 a 31 Ka BP)	165
6.4.2 Paleoambiente durante el Último Máximo Glaciar (ca. 17 Ka BP)	167
6.4.3 Holoceno; desde el Altitérico hasta el Holoceno reciente (ca. 7.5 -2.8 Ka BP)	172
6.4.4 Últimos siglos en las cumbres del macizo de Dâures	174
6.4.5 Ocupación humana en Brandberg desde el Pleistoceno hasta la actualidad y su relación con el cambio ambiental	174
6.5 SÍNTESIS PALEOCLIMÁTICA DE LA TRANSICIÓN PLEISTOCENO-Holoceno EN EL MACIZO DE DÂURES: CONTROL SOLAR, ATLÁNTICO O MONZÓNICO	176
6.5.1 Cambios en la precesión orbital	176

6.5.2 Expansión de los hielos polares y cambios durante el LGM	178
6.5.3 La influencia del Monzón desde el final del LGM hasta el Holoceno Medio ..	178
6.5.4 Otras fuentes de variabilidad y cambios recientes	180
6.6 CONCLUSIONES PRINCIPALES	181
7 SÍNTESIS PALEOAMBIENTAL DEL HOLOCENO EN EL NAMA-KAROO NOROCCIDENTAL.	
.....	183
7.1 ASPECTOS RELEVANTES DE LA HISTORIA DE LA VEGETACIÓN EN KAOKOVELD Y DAMARALAND.....	185
7.2 DINÁMICA CLIMÁTICA INFERIDA DE LAS TRANSFORMACIONES EN LA VEGETACIÓN	187
7.3 IMPORTANCIA SOCIAL DEL CAMBIO AMBIENTAL E IMPORTANCIA AMBIENTAL DEL CAMBIO SOCIAL EN	
NAMIBIA	191
8 CONCLUSIONES GENERALES	197
8.1 METODOLÓGICAS	199
8.2 PALEOAMBIENTALES: FITO GEOGRAFÍA, CLIMA Y ACCIÓN HUMANA.....	200
9 BIBLIOGRAFÍA.....	203
APÉNDICE I	221
A.I.1. LISTA DE PALINOMORFOS ENCONTRADOS, FAMILIA Y BIOTIPO.	223
A.I.2. TABLA RESUMEN DE LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS Y LOS REQUERIMIENTOS	
AMBIENTALES DE ALGUNOS TAXA ARBÓREOS.	225
A.I.3. DISTRIBUCIÓN DE ALGUNAS ESPECIES ARBÓREAS Y VARIABLES CLIMÁTICAS QUE PODRÍAN DETERMINAR	
SU ABUNDANCIA.	227
ANACARDIACEAE	228
BURSERACEAE	229
CAPPARACEAE	230
CELASTRACEAE	234
COMBRETACEAE	235
EBENACEAE	237
EUPHORBIACEAE	238
FABACEAE: CESALPINOIDEAE	241
OLEACEAE	242
SALVADORACEAE	243
STERCULIACEAE	244
A.I.4 IMÁGENES DE LOS TIPOS POLÍNICOS MÁS RELEVANTES.....	245
APÉNDICE II	249
APÉNDICE III	251

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig.- 1.1: Ubicación de las tres localidades presentadas en este estudio. <i>Location of the three sites presented in this study.</i>	27
Fig.- 1.2: Letrinas, de <i>Procavia capensis</i> con diferentes espesores. <i>Procavia capensis middens with different depths.</i>	31
Fig.- 1.3: <i>Procavia capensis</i>	32
Fig.- 1.4: Rocas impregnadas de <i>hyraceum</i> en los abrigos rocosos en los que habitan los damanes. <i>Hyraceum-impregnated rocks in the outcrops inhabited by hyraxes</i>	34
Fig.- 2.1: Mapa topográfico de Namibia. <i>Topographic map of Namibia.</i>	40
Fig.- 2.2: Patrones generales de circulación atmosférica. <i>General Atmospheric Circulation.</i>	42
Fig.- 2.3: Migración estacional de la ZCIT sobre África durante los solsticios. <i>Seasonal shift of the ITCZ during the solstices over Africa.</i>	45
Fig.- 2.4: Distribución de la precipitación en Namibia. <i>Rainfall pattern over Namibia.</i>	47
Fig.- 2.5: Estacionalidad de la precipitación en África meridional. <i>Rainfall seasonality over Southern Africa</i>	48
Fig.- 2.6: Variación interanual de la precipitación, temperaturas medias anuales y días heladas al año en Namibia. <i>Rainfall interannual variation, mean annual temperature and days of frost per year in Namibia.</i>	49
Fig.- 2.7: Esquema de los biomas existentes en África meridional según los biotipos de Raunkiaer. <i>Biomes in Southern Africa after the Raunkiaer biotypes.</i>	51
Fig.- 2.8: Mapa de los principales biomas y localización de los lugares estudiados. <i>Map of the main biomes and sites studied.</i>	51
Fig.- 2.9: Frontera nororiental del desierto, en el contacto con el Nama-Karoo. <i>Eastern desert margin in northern Namibia.</i>	52
Fig.- 2.10: Ejemplos de flora en el Desierto o en su zona transicional. <i>Flora from the Desert or from the transitional area.</i>	55
Fig.- 2.11: Aspecto del Gran Escarpe en la zona noroccidental del Namib. <i>Great Escarpment in North-western Namib.</i>	56
Fig.- 2.12: Vegetación y flora del Nama-Karoo en diferentes puntos del norte namibio. <i>Vegetation and flora from different points in the northern Namibian Nama-Karoo.</i>	58
Fig.- 2.13: Aspecto de la sabana en diferentes localizaciones orientales de Namibia. <i>Savanna at different eastern places in Namibia.</i>	59
Fig.- 2.14: Sabana en la zonas noroccidental de Namibia. <i>Savanna in north-western Namibia.</i>	61

Fig.- 3.1: Letrinas: selección y procesado de muestras. <i>Middens: selection and samples processing.</i>	66
Fig.- 3.2: Heces frescas adheridas a la roca mediante hyraceum. <i>Fresh pellets fixed to the rock by hyraceum.</i>	67
Fig.- 3.3: Muestra fósil de excremento de damán. <i>Fossil hyrax dung sample.</i>	69
Fig.- 3.4: Detalle de la flor de <i>Blepharis sp.</i> (Acanthaceae). <i>Flower's detail of Blepharis sp (Acanthaceae).</i>	74
Fig.- 4.1: Mapa de localización de Okandjombo. <i>Location map for Okandjombo.</i>	81
Fig.- 4.2: Afloramiento rocoso donde las letrinas de Okandjombo fueron encontradas. <i>Outcrop where the Okandjombo middens where found.</i>	82
Fig.- 4.3: Aspecto general del lugar donde se recuperó la secuencia de Okandjombo. <i>General view where the Okandjombo sequence was recovered.</i>	82
Fig.- 4.4: Diagrama de precipitación para cuatro estaciones meteorológicas próximas a Okandjombo. <i>Precipitation diagram from four meteorological stations near Okandjombo.</i>	84
Fig.- 4.5: Perfil esquemático de la distribución de los principales taxa a tenor de la topografía. <i>Schematic profile where the main taxa distribution is shown according to the topography.</i>	86
Fig.- 4.6: Cavidades del afloramiento rocoso en donde fueron muestreadas las letrinas de Okandjombo. <i>Rock shelters from the rock outcrop where the Okandjombo's latrines were sampled.</i>	87
Fig.- 4.7: Esquema del perfil de cada letrina muestreada en Okandjombo. <i>Profiles of middens recovered in Okandjombo.</i>	88
Fig.- 4.8: Detalle de una sección de la letrina de Okandjombo VI b. <i>Detail of one of the samples from the midden Okandjombo VI b.</i>	89
Fig.- 4.9: Letrinas y dataciones obtenidas en Okandjombo. <i>Middens and dating obtained in Okandjombo.</i>	90
Fig.- 4.10: Diagrama polínico de porcentajes del registro de Okandjombo. <i>Percentage pollen diagram from the Okandjombo record.</i>	92
Fig.- 4.11: Selección de taxa encontrados en Okandjombo ordenados según los ejes 1 y 2 del DCA y valores de cada taxon en los ejes. <i>DCA axis 1 and 2 for selected palynological types found in Okandjombo and table with the numerical values.</i> .	94
Fig.- 4.12: Diagrama polínico sintético de porcentajes para Okandjombo. <i>Synthetic percentage pollen diagram for trees, shrubs and herbs in Okandjombo.</i>	100
Fig.- 4.13: Espectros polínicos de Poaceae y <i>Tribulus</i> en el sondeo marino GeoB 1023. <i>Pollen spectra of Poaceae and Tribulus from marine core GeoB 1023.</i>	106
Fig.- 4.14: Valores de SSTs y Δ SSTs para el sondeo marino GeoB 6518 y el GeoB 1023. <i>SSTs and ΔSSTs inferred from marine cores GeoB 6518 and GeoB 1023.</i>	111

Fig.- 5.1: Mapa de localización de Vrede. <i>Location map for Vrede.</i>	119
Fig.- 5.2: Aspecto general del entorno de Vrede y del lugar donde se encontraron las letrinas. <i>General view of Vrede and the outcrop where the middens were obtained.</i>	121
Fig.- 5.3: Curvas de precipitación de las estaciones meteorológicas más próximas a Vrede. <i>Isohyets for the nearest meteorological stations to Vrede.</i>	122
Fig.- 5.4: Distribución de la vegetación según la topografía en Vrede. <i>Vegetation distribution after topography in Vrede.</i>	123
Fig.- 5.5: Aspecto de algunos de los depósitos de Vrede. <i>Some middens from Vrede.</i>	124
Fig.- 5.6: Esquema del perfil de cada letrina muestreada en Vrede. <i>Profiles of middens recovered in Okandjombo.</i>	125
Fig.- 5.7: Representación gráfica de la estratigrafía de cada letrina y las edades obtenidas en Vrede. <i>Vrede's middens and dating obtained.</i>	126
Fig.- 5.8: Diagrama polínico de porcentajes para las muestras recogidas en Vrede. <i>Percentage pollen diagram for Vrede's record.</i>	128
Fig.- 5.9: Diagrama polínico sintético para los principales taxa. <i>Synthetic pollen diagram representing the main taxa for tree, shrubs and herbs groups</i>	130
Fig.- 5.10: taxa ordenados según los ejes 1 y 2 del DCA y valores de cada taxon en los ejes para la secuencia de Vrede. <i>taxa ordination after DCA axis 1 and 2 and particular values for every taxa on the axis for the Vrede's sequence.</i>	132
Fig.- 6.1: Mapa de localización de Brandberg. <i>Situation map of Brandberg.</i>	146
Fig.- 6.2: Macizo de Brandberg; vista panorámica desde el oeste. <i>Brandberg massif; satellite picture and panoramic view from the west.</i>	146
Fig.- 6.3: Imagen de satélite de Brandberg con la localización de los dos puntos de muestreo. <i>Brandberg's satellite image with the sites studied indicated.</i>	147
Fig.- 6.4: Vista de las localidades estudiadas en Brandberg. <i>General view of the two studied sites in Brandberg.</i>	148
Fig.- 6.5: Curvas de precipitación de las estaciones meteorológicas más cercanas a Brandberg. <i>Rainfall curves for the closest meteorological stations to Brandberg.</i>	149
Fig.- 6.6: Imágenes de la vegetación de Brandberg en diferentes altitudes. <i>Brandberg vegetation at different elevations.</i>	153
Fig.- 6.7: Aspecto del depósito Falls Rock XI (FR XI). <i>View of the Falls Rock XI midden (FR XI).</i>	155
Fig.- 6.8: Esquema del perfil de muestreo de cada letrina de Brandberg. <i>Profiles of middens recovered in Brandberg.</i>	155
Fig.- 6.9: Diagrama polínico de porcentajes del registro de Brandberg. <i>Percentage pollen diagram from Brandberg.</i>	157

Fig.- 6.10: Representación gráfica de la estratigrafía de cada letrina y las edades obtenidas en Brandberg. <i>Brandberg's middens and dating obtained</i>	158
Fig.- 6.11: Ordenación DCA para la secuencia de Brandberg. <i>DCA ordination for the Brandberg's sequence</i>	161
Fig.- 6.12: Ordenación NMDS para la secuencia de Brandberg. <i>NMDS ordination for the Brandberg's sequence</i>	162
Fig.- 6.13: Reconstrucción de los biomas más importantes para el Último Máximo Glaciar en África austral. <i>Biome reconstruction for the LGM in Southern Africa</i>	171
Fig.- 6.14: Reconstrucción de la precipitación a partir de los sedimentos del cráter Tswaing, ajustada a la fluctuación precesional a 20°N y 30°S. <i>Rainfall reconstruction from the Tswaing Crater related to the orbital precession of summer insolation in 20°N and 30°S</i>	177
Fig.- 6.15: Influencia monzónica y estimas de la precipitación media anual en la frontera oriental del desierto del Namib. <i>Monsoonal influences and estimated mean annual rainfall at the eastern margin of the Namib Desert</i>	180

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 4.1: Edades calibradas y no calibradas obtenidas para las secuencia de Okandjombo. <i>Calibrated and uncalibrated dates obtained for the Okandjombo sequence</i>	91
Tabla 5.1: Edades calibradas y no calibradas obtenidas para la secuencia de Vrede. <i>Calibrated and uncalibrated dating obtained for the Vrede's sequence</i>	127
Tabla 5.2: Porcentajes parciales de algunos <i>taxa</i> seleccionados para cada una de las letrinas. <i>Partial percentages of some selected taxa for every midden</i>	131
Tabla 6.1: Edades calibradas y no calibradas obtenidas para la secuencia de Brandberg. <i>Calibrated and uncalibrated dates obtained for the Brandberg sequence</i>	158

AGRADECIMIENTOS

Una tesis doctoral es un trabajo que puede ser calificado de muchas maneras menos de individual. Como además sé que muchos lectores no pasarán de este apartado, me gustaría reconocer en las siguientes líneas a todos aquellos que a lo largo de este tiempo me han ayudado directa o indirectamente.

Mercedes García Antón despertó en mí un interés especial por la botánica y particularmente por la palinología; sin aquel encuentro medio casual esto hoy no sería. Gracias por ser más amiga que supervisora, por ser más maestra que jefa, por el tesón, la entrega, la disponibilidad, la eterna palabra de aliento y el perenne apoyo.

Pepe Carrión ha impulsado este proyecto con tantas ganas que era imposible pensar que algo pudiera salir mal. Su positivismo, efectividad y su constante esfuerzo transformaron mi vida en algo mucho más fácil de lo que yo creía. Gracias por dudar de mis dudas y no perder nunca el aliento que a los demás nos falta. En Murcia, Santiago y Noemí me facilitaron y resolvieron problemas que yo no sabía ni que tenía.

I am extremely thanked to Louis Scott. He patiently taught me everything about African pollen, hyrax middens, pleasant mornings chopping fossil shit, funny smells. Hundreds of emails in a long way till this end, in the shape of this volume. Louis made my stays in Bloemfontein much easier, supporting me in every stage, opening his lab and pollen collection up for me and letting me to abuse of his kindness to no limit. I am also thanked to Dora and Leenta Scott, who kindly let me be myself all over in their houses.

Eugène Marais has contributed to this work in many different and essential ways; from organizing long-driving journeys to offering field gear for a whole troop; from sharing his Namibia's neverending knowledge to cooking flat chickens in the middle of nowhere; from suggesting important ideas improving this work to driving us with good wine and an Italian coffee maker to his particular paradise. Thanks for the invaluable wisdom and for the confidence he always showed to this project. I am also thanked to George A. Brook who supported Namibian trips, dating and trusted the hyrax dung as a good palaeoenvironmental tool.

En la unidad de botánica de la Universidad Autónoma de Madrid he cultivado muchas cosas además de palinología. De Fátima Franco he aprendido las ganas de mejorar, de que el trabajo quedara bien hecho (si no perfecto). Y por supuesto el uso del diabólico programa para hacer diagramas polínicos (“...no tiene importancia...”, y al final sí que la tenía). La tenacidad con la que Javier Maldonado se enfrentaba a los retos palinológicos (o vitales) fue una fuente de inspiración única y, probablemente, irrepetible. Con Helios Sainz he aprendido a apreciar la travesía y mirar con ojos absorbentes de conocimiento lo que me rodea.

Solamente por tantas comidas que acababan en carcajadas, doy las gracias a mis compañeros, a los que tanto he echado de menos cuando no estaba en Madrid. Gracias a Juancho, porque desde que le conozco me ha estado regalando sabiduría desde su infinita modestia, porque ha leído con ojo crítico esta tesis y porque ha sido esencial en el *sprint* final...¿qué habría sido de mí durante el mes de agosto si no hubiera sido por él!. A Marta por el afán de superación constante que tanto motiva y por dejarme ocupar su máquina durante el maquetado (ha sido fundamental). A Isabel por la sencillez de sus movimientos que siempre acaban con éxito y tanto enseñan. A mis compis de despacho, Dani y Ángel, que se marcharon a la mitad y por tanto han tenido la fortuna de perderse lo peor... gracias por los días juntos, antes y después del B202. A Rut y Felipe, por tantas risas y mostrarme cómo ser feliz en lo diminuto. Del globo-plancton me llevo el premio; haber compartido tantos momentos tetruñeramente científicos con Rafa (mi ciudadano Medina), del que se aprende algo a cada minuto. A Paco Lara le debo el tiempo robado de su cámara adaptada al microscopio y el haberme ayudado a recortar frases.

Agradezco el constante apoyo y el tiempo compartido a Juan Carlos, Belenes, (Albertos y *Corrosion*), Vicente, Lisa, Nagore, Andrea y al resto de colegas de la unidad de Botánica.

Muchos otros autónomos siempre me alentaron y despertaron mi interés por la ciencia. Desde el huerto hasta en un piso de Alvarado, pasando por cursos de estadística, o durante la carrera en encuentros fortuitos con cafés que acompañaron, les estoy muy agradecida a Ignacio Flores, Paco M. Azcárate, Carmen (Tachu), Jorge Sánchez, Paloma Alcorlo y María Creuet.

Al grupo de Montes (Nacho, Juanma, Carlos, Fernando, Mar,...) agradezco la comprensión, las conversaciones científicas y las risas compartidas en viajes, cursos de doctorado y encuentros varios.

I spent several short stays in the Plant Sciences department of the University of the Free State where I was allowed to use all the available facilities. I am deeply thanked to Sakkie Pretorius and the rest of the staff, especially to those who helped with plant identification: Johan Venter and Johan Du Preez. I am also in debt with Petrus Chakane, who processed the samples in the lab, making my life much more relaxed. From the South African group I will always keep good memories from those who made Bloemfontein much funnier and friendlier for me: Maitland and Helga Seaman, Anson McCall, a los porteños queridos, Lloyd Rossouw, Jaques and Alma Fuller and especially Pieter Honniball, who improved my English and showed me the nicest sides of the Waterfront, the Mystic Boer and the Modder river. Baie dankie.

There has been several researchers who provided me with offprints, important publications or essential advices. In that concern I am very thanked to Brian Chase, John Irish, Ralf Vogelsang, Tilman Lenssen-Erz, Bernhard Eitel, Hendrick Hoeck, Martin Wittneben, Antjie Burke, and Peter Mitchell. I am profoundly thanked to the Tree Atlas Project of Namibia, especially to Barbara Curtis and Coleen Mannheimer for the free use I could do of the information. The geographical information was obtained

thanks to the Directorate of Environmental Affairs of Namibia through the ACACIA project (University of Köln). Additionally the Meteorological Service of Namibia provided the rainfall data.

En Liberación-Amauta encontré una fabulosa fórmula de desarrollo personal que creció en paralelo con este trabajo; gracias a todos sus miembros y gracias especiales a Diego y Paco. A la Federación de Jóvenes Investigadores le agradezco el esfuerzo gratuito para conseguir unos derechos que se nos debían -y aún se nos deben- desde hace varias décadas.

Los foros de Grasaparda y Mesafeos me sacudieron acertadamente el polen cuando hizo falta y nunca dudaron de que las deyecciones fósiles, además de divertidas, eran interesantes. Esto, en nombres, se traduce en una larga lista, medio en diáspora pero destaco a los que me acompañaron en la carrera (en la profesional y en la vital). Gracias a Alberto, Carmen, Vera, María y Sole con los que he aprendido tanto que no cabe en una tesis. A Pablo, que también ha realizado la revisión de algunos capítulos y que, como yo, sabe que el futuro está en los *pellets*. Gracias a Jesús, que ha sacado de mí poesía y tantas risas que no cabían en una caipiriña. A Eva, cuya inteligencia emocional ha sido clave y me ha obsequiado el brillo de Clara. A Óscar, Demian, Angelika...por tantas risas. Los geógrafos han sido una vía de escape única; Joana, Jaime, Marta P., Maru, Pedro, Juan, Edu, Carlos, Marta A, Raúl, Fernando y Roberto siempre me acompañaron con sus palabras de ánimo y sus risas en pantanos, bodas, jornadas ciclistas, días de sol de justicia en los llanos segovianos, estancias bolivianas, cuevas relucientes, gymkhanas infinitas que nos transportaban a la infancia.... Los *Smokin' Lovin' Machine* me devolvieron a la vida normal en nuestros clandestinos encuentros, gracias a Sergio y Bernardo.

Mi familia me ha prestado su constante apoyo y fidelidad, destacando a Patricia y Álex que siempre confiaron en que los esfuerzos tienen recompensa. Gracias a mi hermana Gloria por la risa sincrónica, por el post-teatro, por los que ganan cuando pierden en el Bukowski, por la revisión del español (¿o era castellano?) y por la mirada cómplice. Son mis padres a los que más gratitud debo; siempre dándome la confianza que a mi se me caía, por enseñarme a vivir y pensar libremente, por no dudar nunca de que conseguiría todo lo que me propusiera y alentar mi amor por la naturaleza.

Por las mañanas de domingo con los *Strokes* de fondo; por el año en que aprendimos a identificar un fuera de juego viendo a Henry; por un verano más de sequía (¿cíclica o no), a 33°C en La Perla; por corresponder con el sentimiento de un hemisferio sur que se quedaba a ratos pequeño y a ratos grande (a ratos Bolivia y a ratos Namibia); por las discusiones infinitas sobre física meteorológica; por las, siempre resueltas, dudas informáticas y por la cartografía, que sin él no sería. Pero especialmente, por la perenne comprensión que liberó en cada minuto de un camino que parecía sinfín...
a Miguel, eternamente agradecida

Esta tesis ha sido realizada con el soporte económico de una beca predoctoral del programa FPU del Ministerio de Educación y Ciencia (ref.- AP2002-023) que además financió dos estancias en Sudáfrica. Asimismo, este trabajo ha sido auspiciado por los proyectos del Ministerio de Educación y Ciencia REN 2003-02499-GLO, CGL-2006-02956/BOS y por el proyecto de la Fundación Séneca de Murcia 369 PI/04.

RESUMEN

Motivados por la escasez de estudios paleoambientales en zonas áridas, y especialmente en latitudes tropicales, se ha llevado a cabo un estudio paleopalinológico en el sector noroccidental de la frontera del Namib. La palinología en las regiones desérticas del planeta ha sido tradicionalmente relegada dada la ausencia de cuencas anóxicas en estas zonas. Por ello, en el presente estudio se ha trabajado con depósitos fecales de damán (*Procavia capensis* y *Procavia weltwitschia*) que por sus características físico-químicas y estratigráficas resultan ser idóneos para el aislamiento polínico.

Con el fin de detectar posibles cambios ambientales ocurridos en el pasado se recolectaron letrinas de damán en afloramientos rocosos situados a lo largo del bioma Nama-Karoo. Se trata de una zona de vegetación semiárida entre la Sabana y el Desierto en donde predominan caméfitos y hemicriptófitos y que por su carácter de ecotono es un territorio muy sensible a fluctuaciones bióticas y abióticas. Esto supone que el Nama-Karoo puede variar su estructura hacia el de las formaciones vegetales propias de los biomas colindantes bajo determinadas circunstancias ambientales. De este modo se tomaron muestras de tres localidades en la zona noroccidental del Nama-Karoo, siguiendo un transecto norte-sur.

Los registros se centran temporalmente en el Holoceno Medio en dos de las localidades, mientras que en la tercera se hallaron depósitos que permiten reconstruir cambios en la vegetación desde el Pleistoceno Superior (ca. 47 Ka BP) hasta la actualidad en la zona marginal del desierto del Namib. De los espectros polínicos obtenidos se infiere que se dieron cambios notables en la vegetación a lo largo del último ciclo glacial-interglacial. Diferentes parámetros orbitales, atmosféricos y oceánicos dieron lugar a un descenso de las temperaturas que no se correspondió con decrementos en la precipitación. Por el contrario el Holoceno se presenta como un periodo estable en términos climáticos, si bien se detectan diferentes pulsos húmedos ca. 6000 años BP, que fueron reduciendo su intensidad y recurrencia desde el último milenio hasta la actualidad. Diferentes estudios paleoambientales muestran cambios similares para las mismas fechas.

El impacto del hombre en esta zona fronteriza del desierto es difícil de valorar aunque varios trabajos arqueológicos y paleoantropológicos coinciden en que las posibles transformaciones del paisaje, debido al cambio de uso de cazador-recolector a pastoralista, no debieron ser importantes. En cualquier caso, la precipitación errática y su alta variabilidad interanual son los factores que con mayor probabilidad han determinado, y aún hoy determinan, los cambios en la vegetación.

1 INTRODUCCIÓN

Resumen

La escasez de estudios paleobotánicos en las zonas tropicales y subtropicales del globo, y especialmente en las zonas áridas, impide el desarrollo de hipótesis acerca de los cambios ambientales pasados en dichas regiones y su relación con otras partes del planeta. Con el ánimo de entender mejor los paleoambientes de zonas áridas se presenta esta tesis centrada en el estudio del cuadrante noroccidental namibio. Dado que la principal limitación para llevar a cabo trabajos paleopolínicos en zonas áridas es la escasa producción de polen así como la mala preservación de éste, se han estudiado letrinas fósiles de damán que solventan parcialmente estas cuestiones.

*Espacio original,
pues el desierto,
en su desnudez elemental,
representa una síntesis
material y espacial del cosmos.*

Gontard, M. 1976
San Juan Persa, poeta del desierto p 117.
Ed. Alfis, Túnez

1.1 Marco conceptual, justificación y objetivos

El imperativo de entender los cambios ambientales pasados como clave para afrontar los evidentes cambios presentes y futuros, se ha convertido en el objeto de estudio de numerosas disciplinas en las ciencias naturales.

Los archivos históricos cubren intervalos de tiempo demasiado cortos para descubrir las oscilaciones, tendencias y, en definitiva, las dinámicas que definieron un ambiente pretérito. Por ello, se hace necesario el uso de herramientas destinadas a recuperar registros que aporten una perspectiva temporal más amplia, pudiendo así reconstruir las características de aquellos escenarios.

En este sentido, la cuantificación y estudio del polen fósil conservado en diferentes sedimentos, el análisis de partículas de carbón y el reconocimiento de microfósiles no polínicos, permite evaluar las pautas de cambio vegetal que a su vez recoge las señales de variación de otros parámetros ambientales, como son las fluctuaciones climáticas y la acción del hombre. Además de la recreación de paleopaisajes, uno de los valores intrínsecos de la palinología es su papel como fuente de datos en el análisis de la biodiversidad de un determinado territorio dado que la variabilidad vegetal observada actualmente está parcialmente condicionada por la paleobiogeografía de dicho lugar.

La ciencia palinológica ha tenido un gran desarrollo en los últimos años, dando lugar a una ingente cantidad de registros, con una amplia cobertura tanto temporal como espacial. Este progreso ha sido realmente notable en Norteamérica y Europa noroccidental, estableciéndose un claro sesgo en la información disponible a tenor de la cobertura de datos generada en aquellos lugares en comparación con el resto del planeta. El acervo de resultados producido, tanto continentales como oceánicos, ha servido para establecer patrones de cambio en escalas regionales, continentales o incluso hemisféricas (van Zinderen Bakker, 1962; 1972; 1980; 1982; Heine, 1984; Weaver y Pujol, 1988; Bennett *et al.*, 1991; Moe, 1994; Ingolfsson y Norddahl, 1994; Beaulieu y Reille, 1995; Watson, 1996; Tzedakis *et al.*, 1997; Iriondo, 1999; Frogley *et al.*, 1999; Carrión y Van Geel, 1999; Partridge *et al.*, 1999b; Roucoux *et al.*, 2001; Christensen *et al.*, 2002; Huntley *et al.*, 2003; Tzedakis, 2003; Partridge *et al.*, 2004; Stuut y Lamy, 2004; Stuut *et al.*, 2004; Latorre *et al.*, 2005). Sin embargo, este condicionamiento geográfico en la obtención de nuevos registros limita el perfeccionamiento de modelos de cambio global, puesto que los estudios llevados a cabo aparecen en el marco de dos circunstancias concretas:

1. Se trata de trabajos centrados en el hemisferio Norte, donde se encuentra la mayor parte de las tierras emergidas. El sesgo espacial así producido ha originado modelos que, a pesar de ajustarse adecuadamente a oscilaciones

climáticas de pequeña y gran escala, así como a patrones de variación de la vegetación, sólo son funcionales a nivel intra-hemisférico. En la mitad Sur del planeta, eminentemente oceánica, los intentos de aplicación de dichos esquemas de cambio, la detección de tendencias de variación sincrónicas y la búsqueda de imágenes especulares del Norte en el Sur, han dado lugar a resultados contradictorios que muestran cómo ambos hemisferios pudieron responder de manera diferente a cambios climáticos (Partridge *et al.*, 1990; Iriondo, 1999; Partridge *et al.*, 1999b; Betancourt *et al.*, 2000; Christensen *et al.*, 2002; Latorre *et al.*, 2003 y miembros de los proyectos PEP I y PEP III).

2. Tanto en el hemisferio Norte como en el Sur, los registros de que se dispone hasta el momento proceden, mayoritariamente, de latitudes medias. La escasa compilación de registros en los trópicos los convierte en piezas claves en la búsqueda de una conexión paleoecológica interhemisférica ; en este sentido se están aunando los esfuerzos de numerosos investigadores bajo diferentes proyectos internacionales ([Past Global Changes](#), [International Geosphere-Biosphere Programme](#), [Palaeoclimate Model Intercomparison Project](#)).

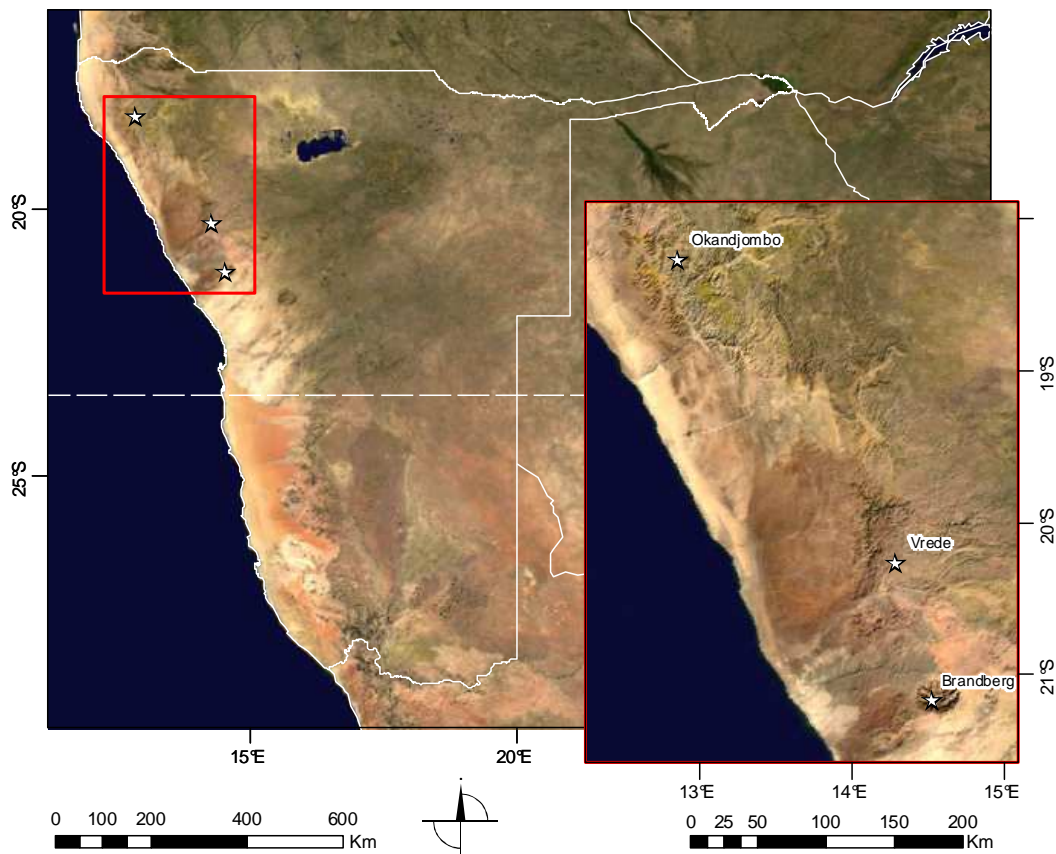
Dentro de las zonas tropicales del planeta, las regiones áridas se erigen como elementos fundamentales en la interpretación de los procesos climáticos ocurridos en tiempos geológicos y, sin duda y dadas las actuales circunstancias de calentamiento global, de las fases futuras (Davis *et al.*, 1985; Davis y Turner, 1986; Horowitz, 1992; Scott, 1996a; Carrión *et al.*, 1997a; Carrión *et al.*, 1997b; Scott, 2003; Stuut y Lamy, 2004; Stuut *et al.*, 2004; Scott *et al.*, 2004). Dado que la superficie cubierta por climas hiperáridos, áridos y semiáridos representa alrededor de un tercio del área del planeta (Le Houérou, 1996) resulta importante analizar cuáles son las dinámicas de cambio pasado con el fin de entender qué circunstancias podrían motivar los procesos de desertificación. Por otra parte, las fronteras de los desiertos han estado sujetas a frecuentes cambios causados por las fluctuaciones climáticas (Horowitz, 1992; Thomas *et al.*, 2000; Thomas y Shaw, 2002) así como las regiones más amenazadas del globo se han visto afectadas por la ya iniciada desertificación -entendida como el proceso de degradación de un territorio en climas áridos o sub-áridos debido tanto a causas climáticas como antropogénicas- a lo largo de la historia geológica (Alverson, *et al.*, 2003).

Motivados por la necesidad de estudios paleoecológicos en latitudes tropicales del hemisferio Sur, y en concreto en regiones áridas, presentamos esta memoria de tesis doctoral que estudia registros polínicos desde el Pleistoceno Superior (OIS3)¹ hasta

¹ *Oxygen Isotopic Stage*, OIS: siglas inglesas de Estadio Isotópico de Oxígeno.

la actualidad. Se trata de los análisis de polen fósil procedente de sedimentos biogénicos de origen fecal tomados en tres yacimientos diferentes en la región noroccidental del desierto del Namib (Namibia). Los sitios estudiados se encuentran entre los 18 y 21 °S, en la zona limítrofe del desierto *sensu stricto* con el bioma denominado Nama-Karoo (Fig.- 1.1).

Fig.- 1.1: Ubicación de las tres localidades presentadas en este estudio.
Location of the three sites presented in this study.



Fuente: Elaboración propia a partir de la imagen MODIS *Blue Marble* que provee la NASA (*NASA's Earth Observatory*).

Los antecedentes de estudios palinológicos en Namibia son estudios llevados a cabo especialmente sobre registros marinos (van Zinderen Bakker, 1984a; Shi *et al.*, 1998; Shi *et al.*, 2000; Shi *et al.*, 2001; Dupont y Wyputta, 2003; Dupont *et al.*, 2004) aunque también existen algunos trabajos en cuencas continentales (van Zinderen Bakker, 1984b; van Zinderen Bakker y Müller, 1987; Scott *et al.*, 1991; Scott, 1996; Scott *et al.*, 2004). En general, estos trabajos se encuentran dispersamente distribuidos en el territorio y recogen periodos temporales variables, con dataciones no siempre

calibradas que a veces resultan difíciles de comparar, y consecuentemente, complican los intentos de síntesis regional.

Así pues, con el fin de dar respuesta a algunas de las cuestiones planteadas, se persiguen los siguientes objetivos:

1. Establecer un cuadro de cambio vegetal con una cronología firme desde el Pleistoceno superior hasta la actualidad en el sector noroccidental de Namibia.
2. Analizar la dinámica de la vegetación en términos de migración de biomas en el ecotono del desierto del Namib y, dado el caso, el estudio de su diversidad.
3. Inferir las influencias climáticas y los posibles impactos antropogénicos a partir de los patrones de variación observados en las secuencias palinológicas y por comparación con otros *proxies* locales y regionales.
4. Proporcionar un contexto general a las pautas de variación en el ámbito del Hemisferio Sur.
5. Buscar posibles conexiones temporales con la variación climática en el Hemisferio Norte.

En el planteamiento de estos objetivos y en el análisis e interpretación de los datos subyace un principio fundamental de la paleopalínología y es la asunción de que las especies están en equilibrio con el clima actual y que, por tanto, variaciones en sus distribuciones actuales suponen variaciones ambientales. Sin embargo existen otros principios de interpretación particulares a la palínología en desiertos que se pasan a detallar a continuación.

1.2 Palinología en zonas áridas

Además del tradicional sesgo geográfico que ha caracterizado a la ciencia palinológica, los análisis polínicos en las regiones más áridas del planeta siempre han sido exigüos por diferentes causas tanto de índole metodológica como conceptual. Son limitaciones de carácter técnico (Horowitz, 1992):

- La mala preservación de los granos de polen en atmósferas oxidantes y en ambientes extremadamente erosivos como es el caso de los desiertos, lo que ha significado la búsqueda de polen fósil en ambientes reductores o en lugares donde el polen pudiera quedar depositado y protegido de ulteriores procesos degradación.

- La baja producción polínica en zonas áridas, que supone el uso de grandes cantidades de muestra ó no alcanzar a contar un número significativo de granos de polen en términos de representación de la riqueza y diversidad existente en el medio; y la alta tasa de deposición, que da lugar a riquezas polínicas más bajas.

- El origen incierto del polen promovido por el escaso efecto enmascarante que ejerce la vegetación local en áreas desérticas debido a su reducida producción polínica. Así la llegada de polen desde largas distancias puede ser más abundante que el recibido en cuencas pequeñas y cerradas. Especialmente en los desiertos o en áreas mesetarias continentales, en donde apenas existen barreras físicas que frenen el avance de los vientos, los cauces temporales en régimen de avenidas, o la influencia de corrientes marinas, puede promover la llegada de palinomorfos exógenos que logran ocultar totalmente el espectro polínico del ambiente local.

Sin embargo, la palinología en zonas áridas debe ser contextualizada dentro de esa realidad territorial que, en definitiva, no comparte mucho con la de las latitudes medias. A modo de ejemplo, la palinología tradicional emplea el porcentaje de polen arbóreo como fuente principal de información (Moore y Webb, 1978; Faegri y Iversen, 1989). No sólo la vegetación arbórea no es el principal componente de la cobertura vegetal en zonas áridas, sino que además la mayor parte de los árboles que crecen en los desiertos son entomófilos asegurando así su propia continuidad dada la distancia existente entre individuos (Horowitz, 1992). Este hecho supone que la cantidad de granos de polen de especies arbóreas recolectadas por muestra se mantiene normalmente por debajo de 150, cantidad mínima establecida en muchos tratados de palinología (Moore y Webb, 1978; Faegri y Iversen, 1989). Pero excepcionalmente existen zonas áridas o semiáridas cuya vegetación arbórea está bien adaptada a la sequía. Así, la composición vegetal de los ecotonos de las sabanas está codominada por herbáceas y árboles de manera que en estos ambientes no es difícil encontrar altas cantidades de polen arbóreo originado localmente.

Por otra parte, en ambientes de gran estrés hídrico pueden existir diferencias muy notables entre la vegetación situada a sombra de lluvias o en laderas muy expuestas a insolación (Horowitz, 1992). Consecuentemente, conocer con precisión la localización exacta de la muestra estudiada en relación a la dirección del viento y el origen de las precipitaciones puede ser de mucha ayuda en la tarea de distinguir entradas de polen regionales o locales. Por tanto, el análisis del transporte y la deposición cobra mayor importancia en estos estudios. Asimismo, es importante considerar la influencia que sobre un espectro polínico tiene el hecho de que las muestras hayan sido tomadas en lugares donde la vegetación está íntimamente asociada a cauces temporales, pequeños manantiales, cuencas endorreicas salinas o asentamientos humanos. En estos casos la composición florística local puede estar oscureciendo cambios a nivel regional.

Otra dificultad añadida a la tarea del palinólogo en regiones desérticas es la identificación polínica. El escaso conocimiento de los *taxa* propios de zonas áridas en lo

referente a la producción y morfología polínica (Scott, 1989b; Scott y Bousman, 1990; Horowitz, 1992; Scott, 1994; Scott, 1996; Carrión *et al.*, 2001), hábitat y biología (Jürgens, 1991; Maggs *et al.*, 1994; Jürgens, 1997; Maggs *et al.*, 1998), así como su mala preservación hace que en ocasiones no se pueda resolver la identificación más que a nivel de familia.

Todas estas limitaciones ponen de relieve la importancia del estudio de muestras modernas y de profundizar siempre que sea posible en la dinámica, hábitat y fenología de la vegetación objeto de estudio. Considerar estos factores a la hora de interpretar los resultados permitirá un enfoque más real de la reconstrucción paleoambiental.

1.2.1 El uso de letrinas fósiles

Dada la general ausencia de humedales, turberas, u otros medios sedimentarios similares en las regiones áridas del globo y que las muestras superficiales de polvo, rocas u otros materiales no suelen contener material polínico bien conservado (Scott *et al.*, 2003) ha conducido a muchos autores a utilizar tanto coprolitos como paleoletrinas de mamíferos (Pons y Quezel, 1958; Davis *et al.*, 1985; Davis y Turner, 1986; Scott y Bousman, 1990; Finley, 1990; Dial y Czaplewski, 1990; Spaulding *et al.*, 1990; Scott y Cooremans, 1992; Scott y Vogel, 1992; Hubbard y Sampson, 1993; Scott, 1994; Scott, 1996; Carrión *et al.*, 1997a; Carrión *et al.*, 1997b; Scott y Vogel, 2000; Carrión *et al.*, 2000; Pearson y Betancourt, 2002; Kuch *et al.*, 2002; Scott *et al.*, 2004; Maldonado *et al.*, 2005; Leroy y Simms, 2006; Maher, 2006; Yll *et al.*, 2006) o de aves (Fernández-Jalvo *et al.*, 1999). Estos trabajos prueban el origen de polen depositado tanto por la dieta del animal y sus hábitos en general, como el transporte aéreo.

La variabilidad entre los hábitos animales y las características del excremento podrían determinar el origen del espectro polínico observado, así como el hallazgo de macrofósiles vegetales u otros macrorrestos. En cualquier caso, el hecho de que el conjunto polínico obtenido sea consecuencia de la dieta del animal y de la lluvia polínica arrastrada por el viento, supone una gran ventaja conceptual a la hora de la interpretación de los resultados. La entrada de polen en el depósito de excrementos debida a transporte puramente animal, bien vía digestiva o bien incorporado por medio de estructuras externas (patas, pelos, garras, etc.) asegura la representación de la vegetación del entorno inmediato - en el caso de pequeños mamíferos- o de ambientes más lejanos - en el caso de mamíferos de mayor tamaño o aves, los cuales mantienen áreas de campeo más grandes-. Además, cuando los animales en cuestión forman letrinas, entendidas como lugares donde se defeca sistemáticamente, se pueden formar columnas sedimentarias de potencia variable (Fig.- 1.2), como es el caso de los

damanes discutido más adelante en este capítulo. En ellas, se puede producir una deposición natural de polen acarreado por el viento que completa así una representación más regional de la vegetación (Scott y Cooremans, 1992; Scott y Vogel, 1992; Scott, 1996; Scott *et al.*, 2004).

La conservación del polen en coprolitos y guano de diferentes animales se ha demostrado excelente (Scott y Bousman, 1990; Klein y Cruz-Uribe, 1996; Fernández-Jalvo *et al.*, 1999; Carrión *et al.*, 2001; Scott *et al.*, 2003; González-Sampérez *et al.*, 2003), puesto que mantiene una atmósfera anaerobia preservando la materia orgánica, incluida la esporopolenina -componente de la pared más externa del grano de polen (exina) y que en última instancia permite la identificación de los palinomorfos fósiles-. Además, dado que estos sedimentos biogénicos son recuperados de zonas áridas, la preservación de las letrinas suele ser mejor que en regiones más húmedas.

Fig.- 1.2: Letrinas, de *Procapra capensis* con diferentes espesores. *Procapra capensis middens with different depths.*

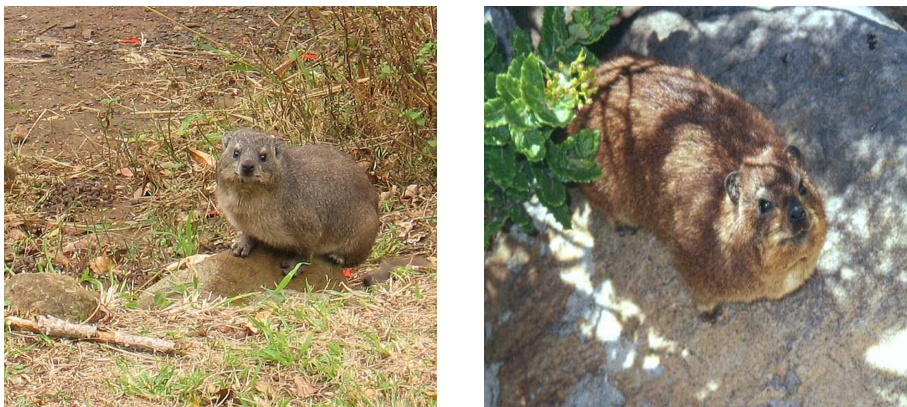


En definitiva, los excrementos fosilizados en forma de letrinas solventan los problemas de preservación en ambientes desérticos y permiten una representación de la vegetación local y regional más clara. Además, este tipo de material puede ser fácilmente datado con radiocarbono (Scott, 1989a; Horowitz, 1992).

1.2.2 Damanes: hábitat, etología, y ecofisiología

Los damanes (Fig.- 1.3) son mamíferos herbívoros del orden Hyracoidea (familia Procaviidae) que, a pesar de su aspecto de roedores, mantienen antepasados comunes a los elefantes y manatíes (Skinner y Smithers, 1990).

Fig.- 1.3: *Procavia capensis*



El registro fósil muestra que hace 36 millones de años, los damanes eran los ungulados de tamaño medio más extendidos en África, con hasta siete géneros diferentes (Hahn, 1935). Las primeras radiaciones neógenas de bóvidos - hace alrededor de 25 millones de años - redujeron notablemente la diversidad de damanes por su alta eficacia como ramoneadores y el antepasado común de Hyracoidea, Proboscidea y Sirenia, diversificó su explotación del nicho con el fin de afrontar la radiación adaptativa, de manera que esta divergencia dio lugar a diferentes animales con un uso del hábitat tan dispar como el de los citados órdenes (Hoeck, 1990; 2003). Actualmente se extienden por todo el continente africano y la península Arábiga, habitando un amplio rango de ambientes desde el bosque húmedo tropical hasta el desierto. En concreto, las especies estudiadas *Procavia welwitschia* y *Procavia capensis*, damán de las rocas ó de El Cabo respectivamente, habitan en abrigos rocosos o en cuevas a lo largo de la gran meseta africana.

Aunque los damanes guardan cierto parecido con los roedores, se ha observado que algunas de sus características biológicas provienen de una mezcla de diferentes mamíferos. A pesar de ser animales homeotermos, tienen un sistema de regulación de

la temperatura interna muy pobre, con una tasa metabólica muy lenta, razón por la que pasan gran parte del día expuestos al sol. Se trata de animales herbívoros que carecen de incisivos propios de roedores y que para la fragmentación de hojas y semillas emplean los molares mandibulares laterales, muy similares en estructura y forma a los de los rinocerontes (hypsodontos). A diferencia de otros herbívoros ungulados, los damanes no mastican el alimento deglutido para extraer el máximo de nutrientes sino que poseen un estómago multicameral que permite a las bacterias simbióticas la fragmentación enzimática de los materiales más difíciles de digerir, de modo que realiza una eficaz asimilación de la fibra, equivalente a la de los rumiantes, aunque en realidad no lo es.

Diferentes estudios sobre la dieta de damanes (Sale, 1965; Hoeck, 1975; Lensing, 1978; Fourie y Perrin, 1989) muestran que es variada, fundamentalmente compuesta por flores, frutos y hojas, aunque dependiendo de la estación puede variar su alimentación, siendo una gran proporción de la ingesta tallos de herbáceas. En general no es un animal selectivo, especialmente en aquellos lugares donde los recursos vegetales son escasos. En el caso de *Procavia* se podría decir que es un pastador que ramonea cuando escasea la hierba fresca (Walker *et al.*, 1978). Además, la habilidad trepadora del damán le permite aprovechar varios estratos de la vegetación (Fourie y Perrin, 1989). Alimentarse les lleva normalmente menos de una hora, lo que para un herbívoro es poco tiempo, pero la presión causada por sus numerosos depredadores - hienas, chacales, serpientes y aves rapaces- les exige permanecer cerca de sus refugios. Por lo mismo, sus áreas de campeo no suelen exceder los 500 m desde los abrigos rocosos. La búsqueda de agua tampoco supone un problema para los especímenes de *Procavia* puesto que sus eficientes riñones les permiten existir con una mínima ingesta de agua, completando sus requerimientos hídricos con la propia celulosa vegetal. Su gran capacidad para la concentración de urea y electrolitos es lo que les conduce a la excreción de grandes cantidades de carbonato cálcico no disuelto, junto con urea, en la orina (Rübsamen *et al.*, 1982). La cristalización de carbonato cálcico de la orina sobre las rocas es la causa del aspecto blanquecino de los farallones que quedan por debajo de las letrinas (Fig.- 1.4). A esta sustancia densa cristalizada se le denomina *hyraceum*, y fue empleada por las tribus locales y por los europeos como remedio para diferentes enfermedades del sistema nervioso (Hahn, 1935).

Fig.- 1.4: Rocas impregnadas de *hyraceum* en los abrigos rocosos en los que habitan los damanes. *Hyraceum-impregnated rocks in the outcrops inhabited by hyraxes*



Una de las ventajas fundamentales que ofrecen las letrinas de damanes es que los individuos de toda la colonia defecan siempre en el mismo lugar dentro de la cueva o refugio, hasta completar acumulaciones de excremento de espesor variable. En estos sedimentos, el *hyraceum* actúa por una parte cementando y fijando las acumulaciones de excrementos, protegiéndolas de la erosión mecánica y la oxidación, y por otra supone una superficie pegajosa sobre la letrina que sirve como trampa

para el polen transportado por el viento (Scott y Bousman, 1990; Scott y Cooremans, 1992; Hubbard y Sampson, 1993).

A los bloques de excremento así cementados también se les denomina *hyraceum* como extensión de esa sustancia excretada en la orina.

Al tratarse de animales coloniales, con un tamaño medio por colonia de entre 50 y 60 individuos, dependiendo de la disponibilidad de recursos, las letrinas están formadas por los excrementos de varios individuos, incrementando la variabilidad en el espectro polínico que pudiera estar debida a hábitos individuales.

Distribución de la información de la presente memoria de tesis.

Se presenta a continuación un capítulo descriptivo del medio físico en diferentes escalas, la metodología seguida y los resultados obtenidos para cada una de las localidades así como la discusión correspondiente. Por último, se ha realizado una síntesis del cambio ambiental durante el Holoceno Medio en el cuadrante noroccidental de Namibia.

El Apéndice I cuenta con información de diferente índole. Por una parte se han listado todos los palinomorfos identificados. Además se resumen los requerimientos ecológicos generales así como algunas características de algunos *taxa* arbóreos frecuentes en la zona. Asimismo se presenta la distribución y las abundancias de varios fanerófitos o nanofanerófitos junto con el la representación cartográfica de algunas variables climáticas que podrían resultar explicativas. Por último, se muestran imágenes de algunos tipos polínicos relevantes en el ámbito subtropical y tropical africano.

En el Apéndice II se muestra la localización de gran parte de los paleoarchivos citados en las discusiones de cada uno de los análisis.

En el Apéndice III se adjuntan dos artículos que se derivan de los resultados encontrados en este trabajo.

La nomenclatura de las especies vegetales sigue los textos de Curtis y Mannheimer (2005), Irish (1994), Jürgens (1997), Scholes (1997) y Palmer y Hoffman (1997).

Todas las fotografías presentadas han sido realizadas por la autora de esta memoria. En caso contrario se especifica en la propia imagen quién es el autor de la misma.

2 DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

Resumen

La zona estudiada se circunscribe al cuadrante noroccidental de Namibia, incluida en los territorios denominados como Damaraland y Kaokoveld. Los sedimentos analizados fueron recuperados de diferentes afloramientos rocosos en tres localidades situadas en la zona de ecotono entre el Desierto y la Sabana: el Nama-Karoo. Además, la zona estudiada es el límite entre la Gran Meseta africana y la llanura costera namibia. El clima que caracteriza a esta zona es árido, con alrededor de 100 mm de precipitación anual pero con una variabilidad interanual que fluctúa entre el 70 y el 80 %. Las escasas lluvias son fundamentalmente veraniegas, de origen subtropical o ecuatorial, dependiendo del sector. La aridez del Namib se debe a la estacionalidad del Anticiclón del Atlántico Sur, y al efecto de la corriente fría de Benguela.

Los biotipos que caracterizan al Nama-Karoo son hemicriptófitos y caméfitos, aunque ocasionalmente pueden aparecer terófitos tras el periodo de lluvias. Su composición puede variar en función de la proximidad al Desierto o a la Sabana.

No hay nada tan agobiante como ver ya,
desde el lugar que se abandona,
el lugar que se alcanzará al anochecer
o al día siguiente. Sin nada en medio.

Monod, T. 1983
Méharées. p.186
Actas del Sur. Arles.

El estudio de ecotonos para el análisis paleoambiental resulta especialmente interesante por distintas causas. El carácter transicional de las localidades estudiadas permite que los resultados obtenidos sean empleados como referentes para la identificación de patrones biogeográficos a escala continental (Gosz, 1992). Los ecotonos surgidos en niveles escalares grandes, como el producido por el encuentro del desierto y la sabana, pueden ser explicados como resultado de características climáticas a nivel regional más que por particularidades de cada hábitat. Así, gradientes de temperatura o precipitación determinan en gran medida la estructura y composición de las fronteras entre biomas.

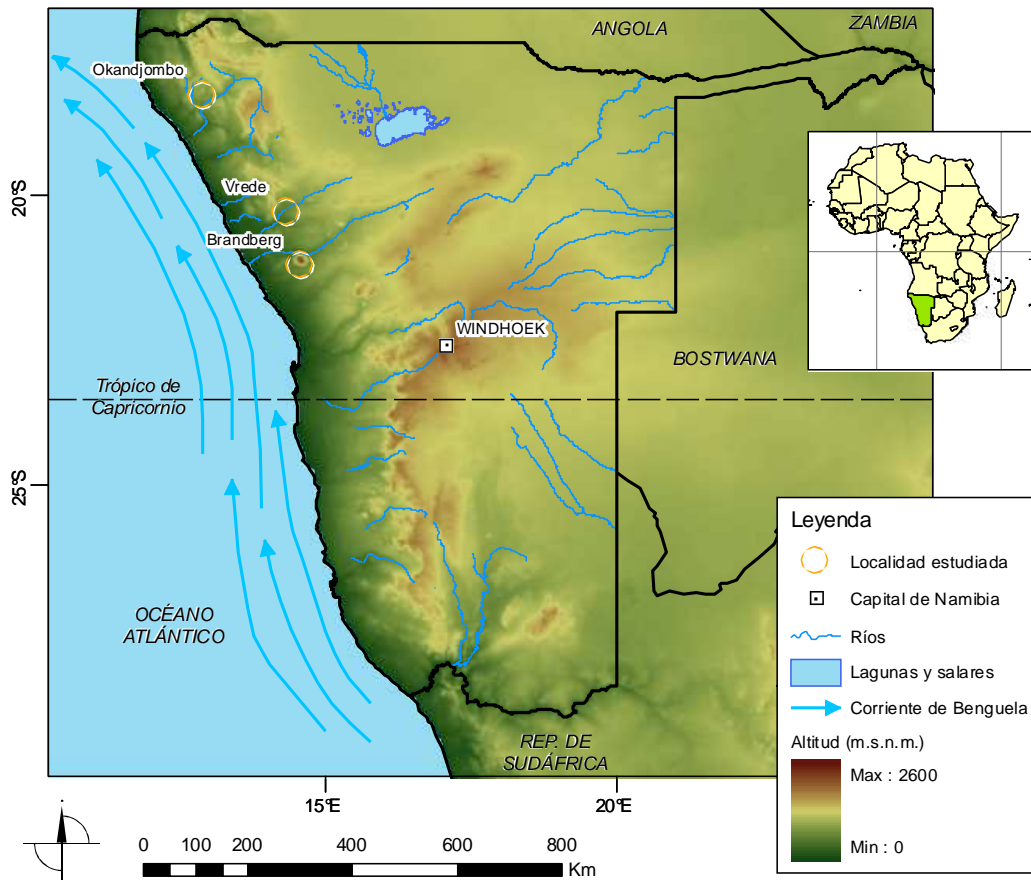
Además, en estas zonas se espera una gran biodiversidad dado que la transición entre ambientes muy contrastados da lugar a nuevos microhábitats que pueden ser explotados por una mayor variedad de especies.

Por otra parte, se ha comprobado que en las zonas transicionales aparecen propiedades diferentes a las de los biomas adyacentes, que pueden amplificar o atenuar algunos procesos ecosistémicos convirtiendo a estos lugares en espacios sensibles a cambios ambientales (Neilson, 1993; Noble, 1993).

A pesar de que cada lugar estudiado cuenta con sus propias características bióticas y abióticas, que serán detalladas en capítulos subsiguientes, todos ellos se ven afectados por una serie de rasgos comunes. Se sintetiza a continuación la geografía, el clima y el paisaje vegetal que caracteriza, por una parte la generalidad del país y concretamente el territorio estudiado.

2.1 Geografía física y geología. Región noroccidental de Namibia

Namibia comprende el territorio sudoccidental de África fronterizo con Sudáfrica, Angola, Botswana y Zambia. Topográficamente se caracteriza por un sistema de llanuras litorales que alcanzan entre 80 y 100 km hacia el interior, dependiendo de la zona, articulado con la Gran Meseta africana por un desnivel denominado Gran Escarpe. La topografía namibia (Fig.- 2.1 y 1.1) permite observar cómo el Escarpe discurre en dirección noroeste-sureste ocupando 120-200 kilómetros como un conjunto de colinas o pies de monte que delimitan las llanuras hacia el oriente.

Fig.- 2.1: Mapa topográfico de Namibia. *Topographic map of Namibia.*

Fuente: Elaboración propia a partir de la información disponible en el Atlas Digital de Namibia

Precisamente, los sedimentos estudiados fueron obtenidos en este Escarpe que bisagra los ambientes altiplánicos sabanoides de la meseta y los de la costa, esencialmente áridos.

Las planicies costeras conforman el desierto del Namib, que se extiende a lo largo de dos mil kilómetros desde el río Olifants (32° S en Sudáfrica) hasta el río Carunjamba (14° S en Angola). Este desierto ha sido tradicionalmente subdividido en cuatro subregiones fundamentales (van Zinderen Bakker, 1975; Lancaster, 1996; Jürgens *et al.*, 1997); Namib meridional o transicional, el campo dunar del Namib, las llanuras del Namib central y el Namib septentrional con la Costa de los Esqueletos. Las cualidades físicas de la región central y noroccidental del desierto resultan de especial interés para este estudio dado que las localidades estudiadas se hallan en un territorio transicional. Ese carácter de ecotono supone que el sector puede estar afectado por las variaciones en geología, clima y vegetación del Namib.

Geológicamente la zonas central y septentrional del desierto del Namib están conformadas por una extensa llanura rocosa en donde el grupo de rocas predominante pertenece a la orogenia Damara (entre 800 y 500 Ma), conformado fundamentalmente por carbonatos. Sin embargo, a lo largo de este cuadrante se dan intrusiones graníticas y afloramientos de esquistos en los que aparecen de forma salpicada algunos *inselbergs*, o cerros testigo del piedemonte transicional del Escarpe. Estos *inselbergs* son elevaciones que pertenecen al basamento proterozoico, esencialmente conformado por rocas metamórficas, generalmente gneises y anfibolitas. En este sector, el escarpe forma un paisaje de pequeñas elevaciones metamórficas muy fracturadas con una estructura del paisaje que hace a esta zona óptima para la búsqueda de letrinas de damán.

En el área noroccidental del desierto el único río permanente es el Kunene (17° S) en la frontera con Angola, mientras que el resto de cauces son temporales con una direccionalidad este-oeste, transportando agua únicamente en periodos de máxima pluviosidad, que, además, rara vez llega al Atlántico por no poder atravesar la extrema aridez de la franja de desierto más próxima a la costa.

2.2 Tipificación del clima; origen de la aridez y patrones climáticos principales

Namibia es un territorio eminentemente árido y comprender el origen de la hiper-aridez costera que da lugar al desierto del Namib y de los territorios colindantes pasa por revisar la circulación atmosférica en el sur de África.

2.2.1 Persistencia del sistema anticiclónico

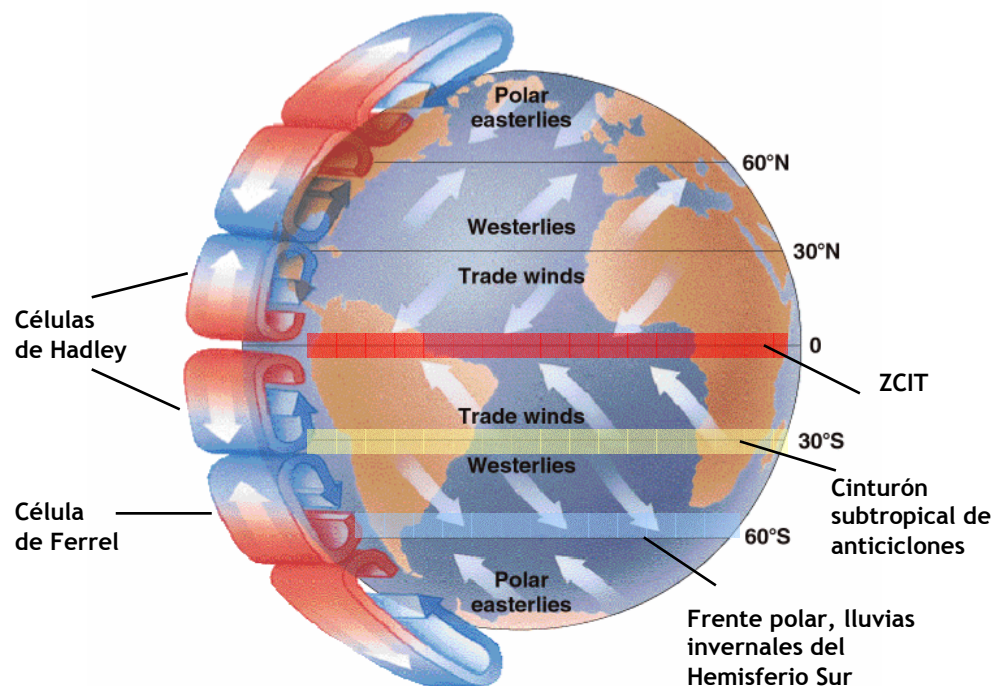
El clima de África meridional está fuertemente influido por su posición latitudinal en el subcontinente, el cual se extiende hacia al sur de forma acuminada hasta tan solo los 35° S y, en consecuencia, posee un carácter claramente tropical. Las variaciones climáticas son debidas, sobre todo, a la convergencia intertropical y sus fluctuaciones.

La Circulación General Atmosférica funciona en latitudes tropicales desplazando masas de aire desde latitudes medias hacia el ecuador en un movimiento suroeste-noreste. Esas corrientes de viento en superficie se denominan Alisios ó *Trade Winds*. Los Alisios de ambos hemisferios se dan encuentro en la zona de convergencia

intertropical (ZCIT) en donde las masas de aire cálido ascienden. Esta circulación conforma la denominada célula de Hadley en ambos hemisferios. Por otra parte, los vientos del oeste (*Westerlies*) se desplazan en superficie desde latitudes medias hacia los polos, dando lugar a la circulación subpolar o célula de Ferrell. Así, la divergencia en superficie de las masas de aire movidas por los *Westerlies* y los Alisios es lo que origina los cuasi-estacionarios cinturones de anticiclones tropicales. (1986b; 1988a) (Fig.- 2.2).

En el caso de África meridional, casi todo el territorio queda incluido dentro de este cinturón, siendo la masa continental lo que separa el Anticiclón del Atlántico Sur (AAS) del Anticiclón del Índico (AI). El hecho de que África del sur carezca de cordilleras importantes que dividan el territorio a efectos del desplazamiento de masas de aire, supone que la situación sinóptica en África meridional, y especialmente en su sector occidental, sea de continuidad del sistema de altas presiones (Goudie, 1996). Consecuentemente existe una constancia de días soleados y escasas precipitaciones a lo largo de todo el año.

Fig.- 2.2: Patrones generales de circulación atmosférica. *General Atmospheric Circulation*.



La divergencia superficial de los vientos Alisios y los *Westerlies* genera la existencia de un cinturón anticiclónico semipermanente alrededor de 30°S y 30°N. La convergencia de los vientos Polares y los *Westerlies* da lugar a un frente de bajas presiones en las altas latitudes.

2.2.2 Corriente de Benguela, aridez del Namib y su origen

La acción anticiclónica sobre el Atlántico sur se ve reforzada en la costa occidental por el efecto de la corriente de Benguela (Fig.- 2.1). Dada la permanencia de vientos de componente sur a lo largo de la costa Namibia, se produce el ascenso latitudinal de aguas sub-antárticas dando lugar a esta corriente de bajas temperaturas (10-14 °C) y salinidad pero rica en nutrientes (van Zinderen Bakker, 1975; Goudie, 1996; Shi *et al.*, 2000; Dupont y Wyputta, 2003). La temperatura de los vientos se ve reducida paulatinamente en su movimiento septentrional² afectando a todo el sistema costero sudoccidental y minimizando de este modo la evaporación y consecuente condensación que podría producir eventuales lluvias costeras.

Por otra parte, un efecto añadido de la corriente de Benguela sobre el continente es una inversión en el gradiente de presiones atmosféricas. La diferencia de temperatura entre el continente y el océano promueve la entrada de masas de aire frías hacia el interior dando lugar a bajas presiones sobre la superficie oceánica y a mayores presiones en el interior.

La situación sintética originada por la existencia de la corriente de Benguela y la permanencia anticiclónica es la causa de la aridez en Namibia.

De lo anterior se puede comprender que para cifrar la edad del desierto del Namib se precisa conocer la antigüedad del sistema climático que lo condiciona y éste, a su vez, depende de que el Atlántico Sur fuera lo suficientemente amplio como para poder mantener la circulación oceánica profunda y el intercambio energético de las células de Hadley. El Atlántico comenzó a formarse tras la separación de Gondwana durante el Triásico pero no fue hasta la mitad del Terciario cuando se dio la total separación de América del Sur y África. Igualmente, el desarrollo de las corrientes frías profundas que ascienden en la costa de Namibia tuvo lugar a finales del Oligoceno y se intensificó en el Mioceno Superior. En suma, se podría afirmar que el establecimiento de unas circunstancias claras de aridez en África sudoccidental tuvo lugar en el Oligoceno inferior, es decir, hace alrededor de 35 millones de años (van Zinderen Bakker, 1975).

² Se empleará septentrional en el sentido del hemisferio norte, es decir, como boreal. De igual manera nos referiremos a meridional como austral y estos dos últimos términos se emplearán indistintamente.

2.2.3 Precipitaciones y temperaturas; causas, gradientes y estacionalidad

La mayor entrada de energía solar en el hemisferio sur durante el verano da lugar a la migración austral de la ZCIT, así como de todos los sistemas atmosféricos asociados a ella, incluidos los cinturones de altas presiones (van Zinderen Bakker, 1975; Tyson, 1986; Nicholson y Entekhabi, 1987; Preston-Whyte y Tyson, 1988). A causa de esto, las bajas presiones monzónicas que confluyen en el este de África se desplazan sur-occidentalmente movidas por la acción de los vientos Alisios del Sur (Fig.- 2.3).

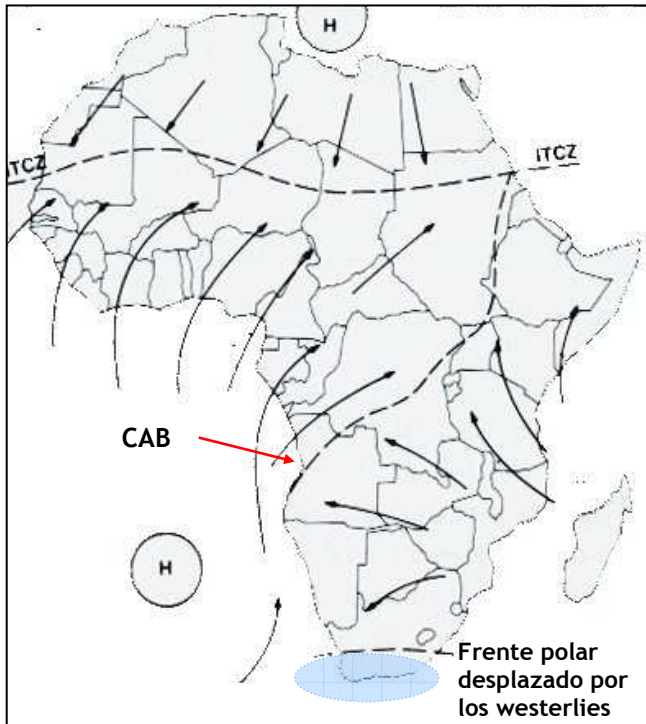
Estos sistemas transportadores de lluvias cruzan el subcontinente perdiendo gran parte de su humedad durante su desplazamiento y dejando ocasionales lluvias veraniegas en el interior namibio. A su llegada a la zona costera occidental la inversión barométrica producida, con masas de aire litorales muy frías, bloquea el descenso de las masas de aire cálido procedentes del Índico evitando así cualquier tipo de lluvias advectivas.

Sin embargo, durante el verano puede ocurrir que la corriente Benguela aumente su temperatura a causa de la mayor radiación solar, que junto con la migración meridional del AAS, debilita el mecanismo de altas presiones costeras que bloquea la entrada de precipitación oriental. Si esto ocurre se producen lluvias veraniegas en el cinturón costero aunque en general son precipitaciones irregulares con patrones espacio temporales muy erráticos que no responden a circunstancias sinópticas (Lancaster *et al.*, 1984; Günster, 1995; Jury y Engert, 1999; Hachfeld y Jürgens, 2000; du Plessis, 2001; Zeidler *et al.*, 2002; Legget *et al.*, 2003).

En el sector septentrional de Namibia existe una entrada suplementaria de precipitación, aunque muy ocasional. La diferencia de temperatura de las masas de aire procedentes del Atlántico -más frío- y del Índico -más cálido- da lugar al sistema de frentes de bajas presiones congoleños (CAB, del inglés *Congo Air Boundary*)³ que se desplaza hacia el sur durante enero y febrero pudiendo afectar a Botswana, Angola y norte de Namibia (Tyson, 1986).

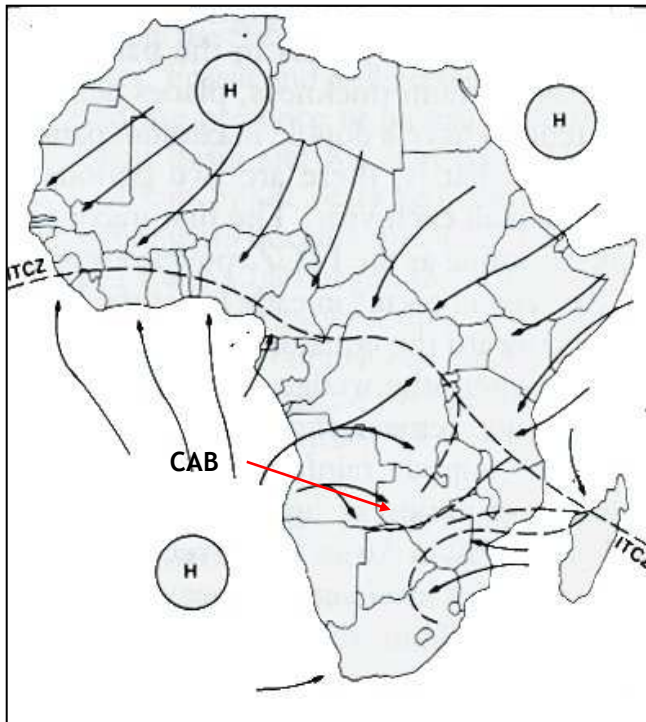
³ De ahora en adelante nos referiremos a este sistema de bajas presiones como CAB

Fig.- 2.3: Migración estacional de la ZCIT sobre África durante los solsticios.
Seasonal shift of the ITCZ during the solstices over Africa.



Durante el verano boreal la mayor incidencia solar en el hemisferio norte genera la migración septentrional de la ZCIT, así como los sistemas atmosféricos asociados a ella; el monzón, los frentes polares, etc. Este hecho es lo que genera aridez en África meridional durante el invierno, a excepción de la región de El Cabo, en donde al movimiento de las masas de aire polares hacia el norte da lugar a precipitación invernal en esta región.

CAB: Congo Air Boundary



Durante el verano austral la mayor incidencia solar en este hemisferio desplaza hacia el sur la ITCZ, y sus sistemas asociados. Esto supone la entrada masiva de lluvias en la zona oriental del subcontinente, que de forma ocasional puede alcanzar a Namibia.

Fuente: Whashington University in St. Louis.

<http://www.artsci.wustl.edu/~anthro/courses/306/itcz.gif>

Por otra parte, el aire frío y húmedo que penetra en el continente desde la zona costera de Namibia origina un nivel estable de niebla advectiva que puede avanzar entre 50 km y 100 km tierra adentro (Von Willert, *et al.*, 1994; Lancaster, 1996; Jürgens *et al.*, 1997) convirtiéndose en una de las fuentes fundamentales de humedad en la extrema aridez del desierto y que se presenta durante más de la mitad de los días a lo largo de un año (Giess, 1971; Hachfeld y Jürgens, 2000).

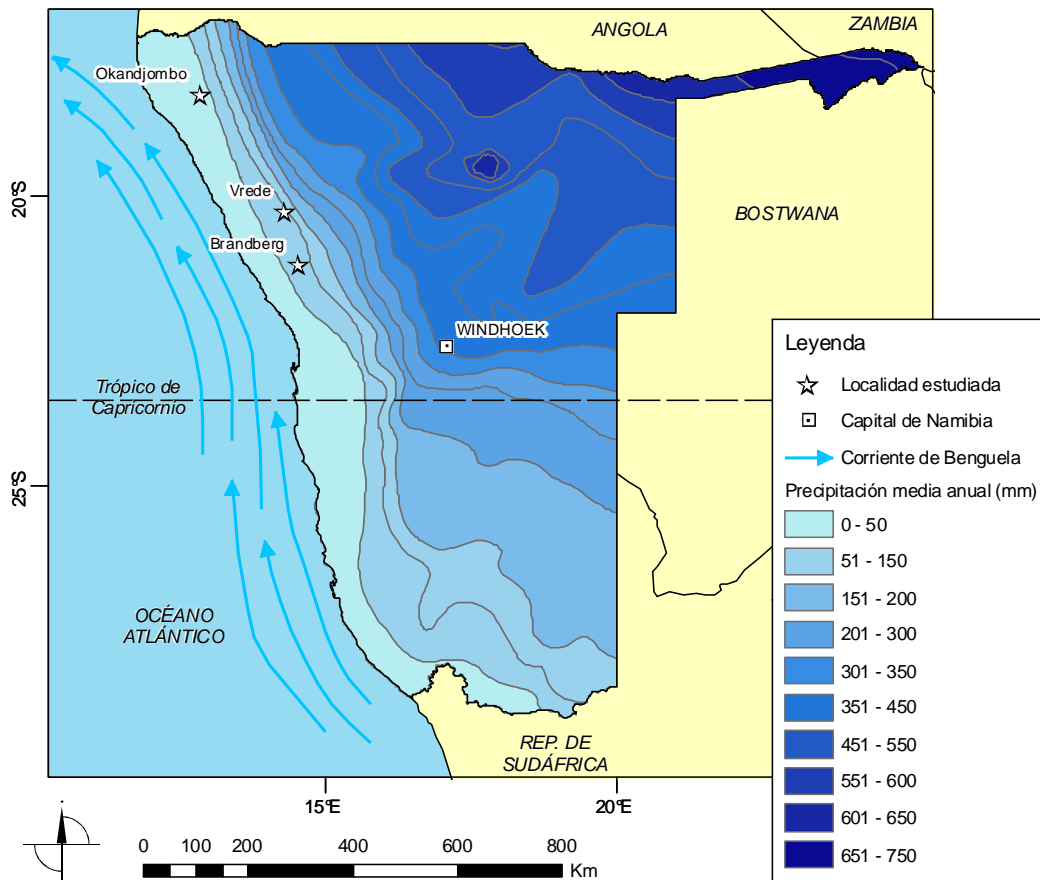
La precipitación es el parámetro que más condiciona las transformaciones del paisaje. Por ello, el conjunto de circunstancias atmosféricas y oceánicas explicado da lugar a un clima particularmente árido en Namibia donde las precipitaciones son esencialmente en verano (diciembre-febrero) haciéndose máximas en el extremo nororiental del territorio y mínimas a lo largo de la costa (Fig.- 2.4).

En concreto, en la franja propiamente definida como desierto el Namib, se da el gradiente más abrupto de precipitación. Allí, la lluvia recogida por los sistemas orientales y la niebla son las fuentes de recepción de pluviosidad y sus áreas de influencia varían en un espacio muy corto. Normalmente la niebla pierde importancia rápidamente de oeste a este reduciendo el 90% de su intensidad en la mitad del camino hacia el límite oriental del desierto (Rutherford y Westfall, 1994), es decir, a unos 60 km hacia el interior del continente (Hachfeld y Jürgens, 2000).

Sin embargo, la cantidad de lluvia aumenta en un gradiente inverso, de manera que el sector central del desierto, entre los límites occidentales y orientales, es el que representa el mayor núcleo de aridez por ser donde la niebla costera pierde casi toda su influencia y la entrada de precipitación oriental es prácticamente nula.

No obstante, no todo el territorio de África del Sur recibe las precipitaciones en verano. Existe otro gradiente noreste-suroeste que determina la estacionalidad de los máximos pluviométricos. Así, la región sur-sudoccidental capense, debido a su posición en el extremo más meridional, se ve afectada por los frentes polares asociados a los vientos del oeste (*westerlies*). Se trata de masas de aire subsidentes, frías y húmedas vinculadas a bajas presiones procedentes de altas latitudes. Estos vientos se sitúan alrededor de los 30° S durante el invierno (junio-agosto) y experimentan un desplazamiento a los 40° S durante el verano (diciembre-febrero), promovido por la ya explicada migración ecuatorial de la ZCIT. Por esta causa, la zona sur y sudoccidental de El Cabo cuenta con lluvias invernales abundantes (entre 500 y 750 mm de media anual), que decrecen rápidamente hacia el noreste.

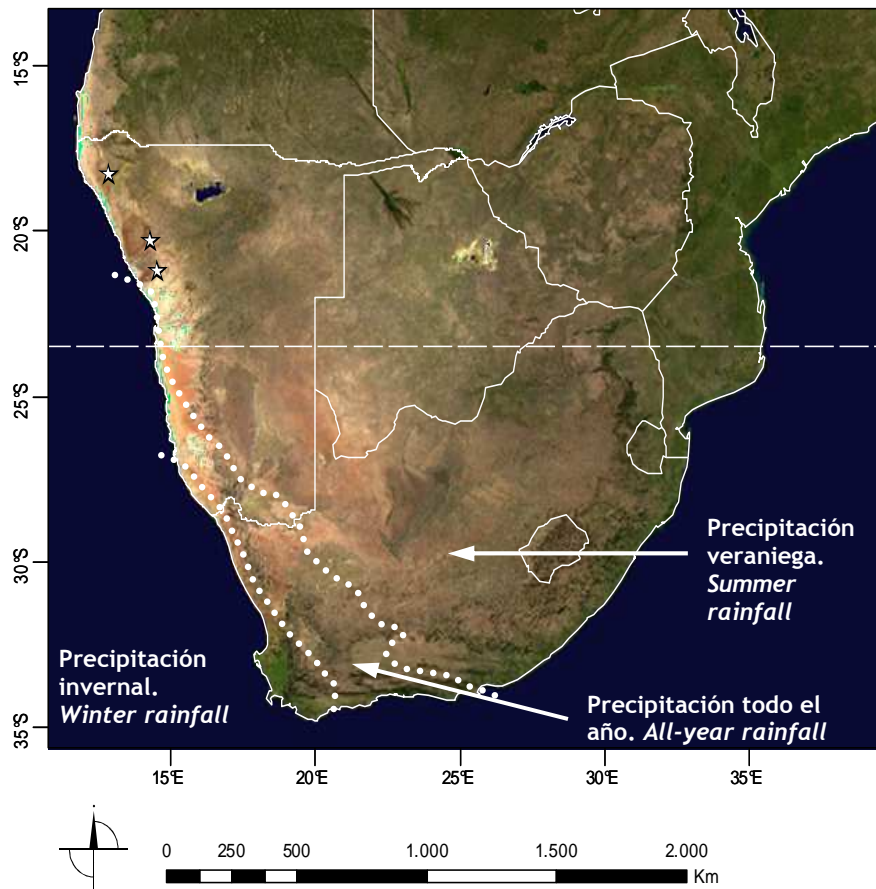
Fig.- 2.4: Distribución de la precipitación en Namibia. *Rainfall pattern over Namibia.*



Fuente: Elaboración propia a partir de la información disponible en el Atlas Digital de Namibia.

Independientemente de la estacionalidad y considerando que las fuentes de precipitación son originadas mayoritariamente en las regiones al norte y este de África meridional, se entiende bien la direccionalidad este-oeste del gradiente pluviométrico en Namibia (Fig.- 2.4). La cantidad de lluvia recibida es máxima en el área oriental de África austral y se va reduciendo hacia el oeste hasta alcanzar su mínimo en el desierto del Namib. Se podría decir que la isoyeta de 500 mm dividiría el subcontinente en una mitad oriental húmeda y otra occidental árida (Preston-Whyte y Tyson, 1988), excluyendo la región de El Cabo. Resulta difícil definir la estacionalidad en el núcleo más central del desierto y además su ocurrencia es muy asimétrica; para un mismo momento puede haber valores de precipitación muy distintos en escasos kilómetros de diferencia (Lancaster *et al.*, 1984; Tyson, 1986; Preston-Whyte y Tyson, 1988; Lancaster, 1996).

Fig.- 2.5: Estacionalidad de la precipitación en África meridional. *Rainfall seasonality over Southern Africa*

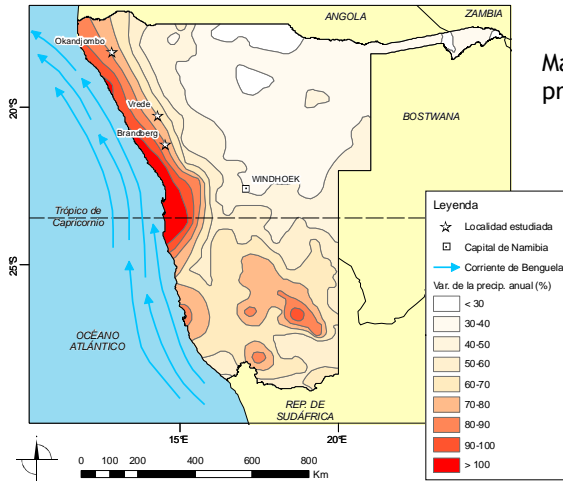


Estacionalidad de la precipitación en África meridional. Las líneas blancas discontinuas representan, de manera aproximada, los límites de cada una de las zonas cuyos rangos estacionales de precipitación son más probables.

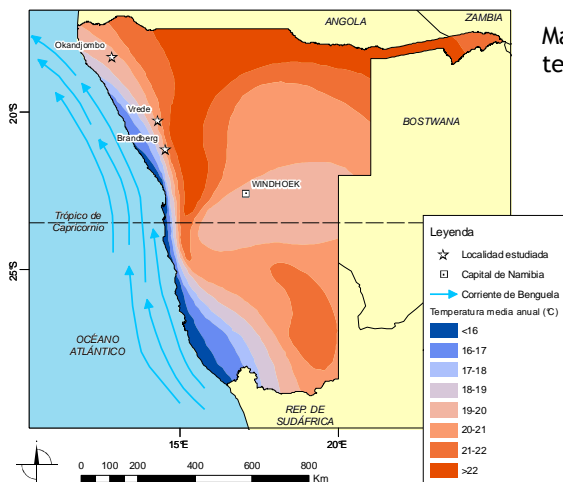
En cualquier caso el coeficiente de variación interanual de precipitación es tan alto que resulta muy difícil tipificar cualquier situación promedio (Fig.- 2.6)

En lo referido a las temperaturas, éstas también responden a ciertos gradientes, aunque en realidad las máximas temperaturas se registran en las zonas más continentales y septentrionales. Esto responde, por una parte, a la distancia al océano con su influencia amortiguadora y, por otra, a factores latitudinales (Fig.- 2.6). Sin embargo, el hecho de que la mayor parte del continente africano se encuentre elevado alrededor de 1100-1300 m.s.n.m. da lugar a temperaturas relativamente frías en áreas del interior, en comparación con latitudes similares en otros continentes (norte de África, Australia, etc.) llegando a producirse heladas (Fig.- 2.6).

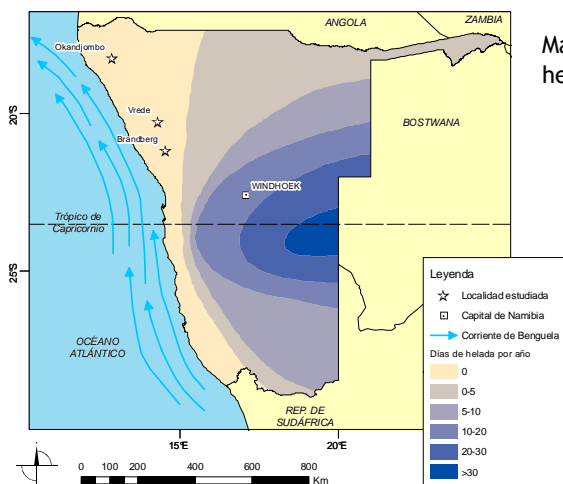
Fig.- 2.6: Variación interanual de la precipitación, temperaturas medias anuales y días helados al año en Namibia. *Rainfall interannual variation, mean annual temperature and days of frost per year in Namibia.*



Mapa de la variación interanual de la precipitación (mm)



Mapa de distribución de las temperaturas medias anuales (°C)



Mapa de distribución de los días de helada al año.

Fuente: Elaboración propia a partir de la información disponible en el Atlas Digital de Namibia.

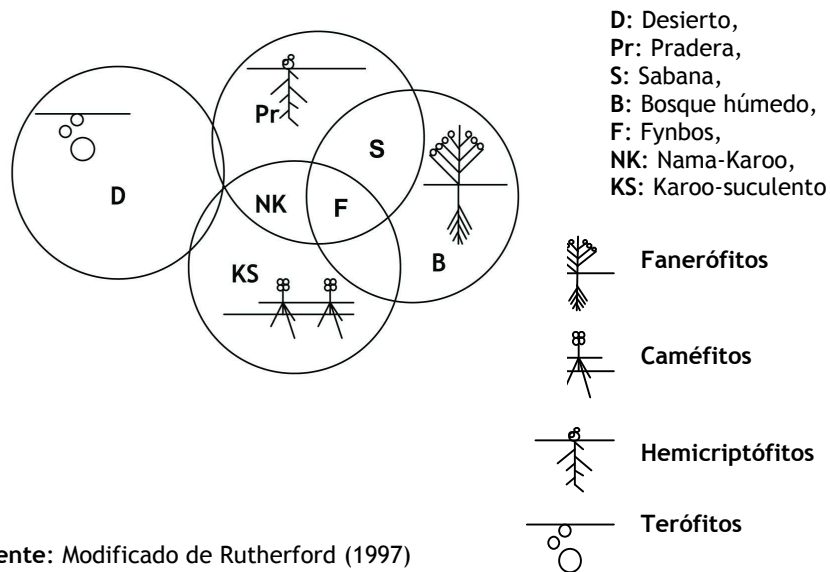
2.3 Uso de biomas como unidades ecosistémicas. El desierto del Namib, el Nama-Karoo y la Sabana

Existen diferentes aproximaciones para clasificar la vegetación de África meridional (Giess, 1971; van Zinderen Bakker y Werger, 1974; White, 1976; Werger, 1978; Goldblatt, 1978; Irish, 1994; Rutherford y Westfall, 1994; Rutherford, 1997) aunque fundamentalmente se pueden dividir en dos corrientes de estudio; una más bien biogeográfica, caracterizada por la identificación de regiones florísticas (White, 1976; Werger, 1978; Goldblatt, 1978) y otra centrada en el uso de biomas como categorías fundamentales de manejo, definidas en términos de tipos biológicos y climáticos (Giess, 1971; Rutherford y Westfall, 1986; Irish, 1994; Rutherford y Westfall, 1994). Ésta última será la empleada en el presente estudio dado que la definición de bioma así como su aplicación en el subcontinente resulta especialmente adecuada para cumplir con los propósitos de este volumen, más bien enfocado a un análisis paleoecológico que fitogeográfico. A pesar de ello, se realizarán pequeñas revisiones fitocorológicas de los diferentes biomas cuando se considere necesario para la interpretación de los resultados.

Rutherford y Westfall (1986, 1994), Rutherford (1997) y la revisión realizada por Irish (1994) emplean el término bioma refiriéndose a la mayor unidad territorial reconocida a nivel continental o subcontinental, cartografiable a una escala mínima de 1:10 000 000, y distinguible de otros biomas por las formas de vida de Raunkiaer (1934) dominantes cuando el sistema está en clímax. Esta sistematización considera, pero en segundo lugar, los rasgos climáticos que caracterizan cada unidad, medidos según el índice de aridez veraniega, SAI (del inglés *Summer Aridity Index*) y la precipitación recibida durante el invierno.

Los biomas que pueden distinguirse en el sur de África según esta clasificación son: desierto, sabana, Nama-Karoo, Karoo suculento, fynbos, praderas ó *grassland* y bosque húmedo templado (Fig.- 2.7). En concreto, en Namibia aparecen básicamente el desierto, la sabana, el Nama-Karoo y el Karoo suculento.

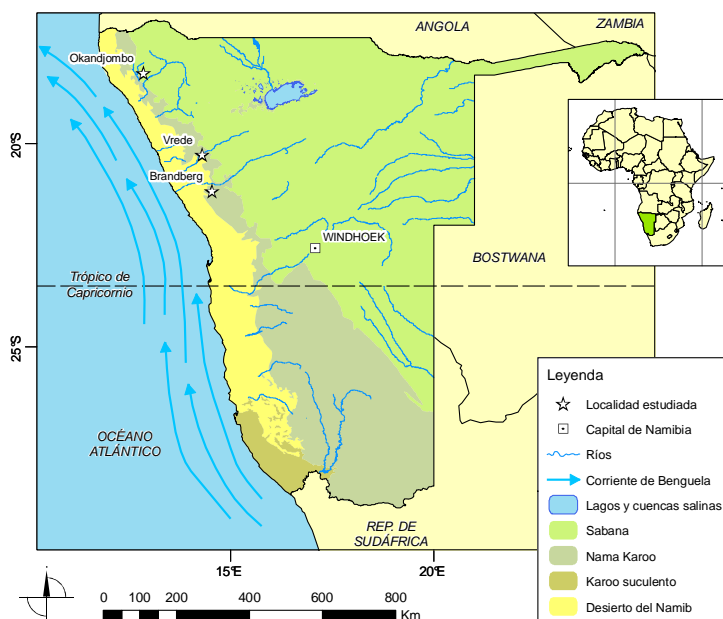
Fig.- 2.7: Esquema de los biomas existentes en África meridional según los biotipos de Raunkiaer. *Biomes in Southern Africa after the Raunkiaer biotypes.*



Fuente: Modificado de Rutherford (1997)

Las localidades estudiadas en esta tesis se encuentran en los límites del desierto con el Nama-Karoo, aunque se detectan algunas influencias sabanoides; por ello a continuación se detallarán algunas características fundamentales del Desierto, el Nama-Karoo y la Sabana (Fig.- 2.8)

Fig.- 2.8: Mapa de los principales biomas y localización de los lugares estudiados. *Map of the main biomes and sites studied.*



Fuente: Elaboración propia a partir de la información disponible en el Atlas Digital de Namibia

2.3.1 Desierto

Este bioma ocupa el 4.2% del sur de África (111.147 Km²) (Rutherford, 1997) extendiéndose por la costa desde el río Kunene hasta el Orange, y adentrándose alrededor de 80-100 Km hacia el continente, coincidiendo con la definición geográfica del desierto del Namib. Mantiene una precipitación media anual en la costa de 13 mm y de 70 mm en la zona oriental del desierto, que se produce esencialmente durante el verano, como se detalla más adelante según los índices de Rutherford y Westfall (1986; 1994). Cuenta con menos de 30 días de helada al año, una temperatura máxima para el mes más cálido de menos de 30° C y una temperatura mínima para el mes más frío que nunca baja de 0° C, lo que contrasta con los biomas colindantes.

El biotipo predominante en el desierto ha sido establecido por Rutherford y Westfall (1986; 1994) y Rutherford (1997) como terófito (Fig.- 2.7). Sin embargo, Irish (1994) establece una diferencia según la proximidad a la costa. Este autor observa una transición paulatina, comenzando en el este y en dirección oeste, desde la codominancia de caméfitos y hemicriptófitos propios del contacto con el Nama-Karoo hacia una sustitución de los hemicriptófitos por los terófitos con todavía presencia de caméfitos (Fig.- 2.9)

Fig.- 2.9: Frontera nororiental del desierto, en el contacto con el Nama-Karoo. *Eastern desert margin in northern Namibia.*



Nótese la abundancia de terófitos junto con la presencia aislada de algunos hemicriptófitos y caméfitos.

Más hacia el oeste, los caméfitos desaparecen totalmente y sólo se presentan terófitos que aparecen tras las infrecuentes lluvias. Sin embargo, en el cinturón litoral más occidental, caméfitos capaces de aprovechar la niebla costera predominante vuelven a aparecer con una dominancia exclusiva del territorio, lo que en realidad

constituiría un Karoo suculento, propio de áreas con precipitación invernal, de no ser porque es una zona con precipitación eminentemente veraniega⁴. El límite oriental de esta zona de predominancia camefítica coincide aproximadamente con la isoyeta de los 20 mm y con el sector en el que la precipitación horizontal media producida por niebla es dos veces mayor que la precipitación media anual (Irish, 1994). Apoyando este hecho, Seely (1978) ha mostrado cómo la cantidad de precipitación mínima necesaria para la germinación de semillas de terófitos es de, como mínimo, 20 mm. Todavía existe una comunidad vegetal más en la costa, capaz de aprovechar la precipitación horizontal; ésta se encuentra conformada únicamente por líquenes y su área de distribución se ajusta al Namib Central.

A pesar de que se reconocen estos tres sub-biomas con diferentes biotipos dominantes, la irregularidad de la precipitación en el desierto (con un coeficiente de variación de más del 80%, Fig.- 2.6), no permite asegurar los límites de extensión del sector puramente terófitico, haciendo que su cartografiado sea difícil y poco consistente.

Para los fines de este trabajo se aceptaría una definición del desierto más flexible en el que se asumiera una coexistencia de terófitos y caméfitos con una distribución zonal a tenor de la proximidad con el Nama-Karoo o con el sector litoral.

Una aproximación florística al sector más septentrional del Namib -área de mayor influencia posible en los lugares estudiados- también exige que se analice la franja del desierto según la afección por nieblas y la escasa precipitación. En la región más occidental del desierto, de alto predominio de nieblas y baja precipitación, la clara dominancia camefítica estaría representada por los halófitos *Zygophyllum stapffi* (Zygophyllaceae), *Arthroerua leubnitziae* (Amaranthaceae), *Suaeda fruticosa* (Chenopodiaceae), y la poácea *Asthenatherum forskalii* que hacia el este ocupan únicamente canales de drenaje y soportan concentraciones salinas edáficas muy altas. *Z. stapffi* ocupa rangos de hábitats más amplios que *A. leubnitziae* y ambas especies pueden ir acompañadas ocasionalmente por *Salsola tuberculata* (Giess, 1971; Jürgens et al., 1997; Hachfeld y Jürgens, 2000). En estas zonas más áridas, el suelo desnudo se cubre de terófitos tras las primeras lluvias.

Tras el cinturón de halófitas y hacia el este se alcanza el área de intensa aridez por la reducción en la influencia de la niebla y la aún escasa precipitación. En esta

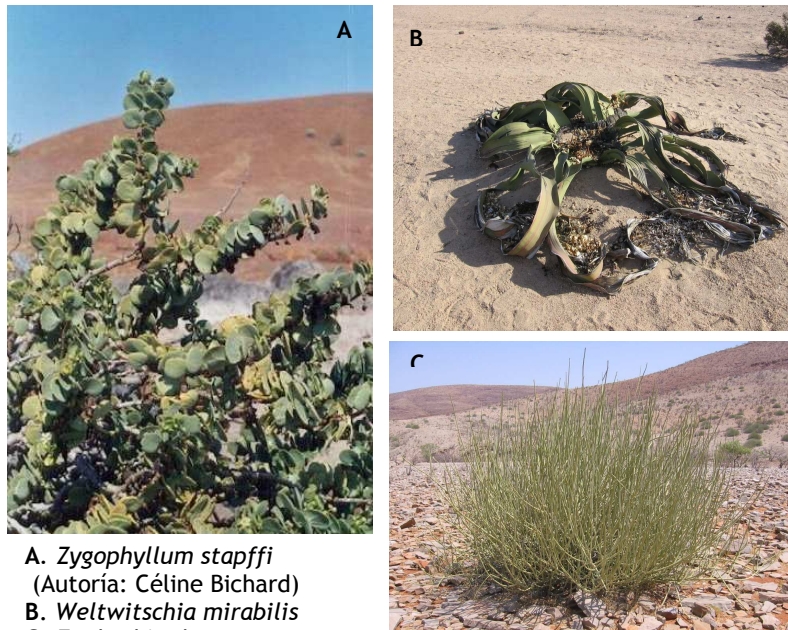
⁴ Si bien la estacionalidad de las lluvias o cualquier parámetro climático no es suficiente para determinar los biomas, dado que lo que los define son los biotipos observados y no habría razón para no considerar esa franja del desierto como Karoo suculento, Irish (1994) afirma que sus observaciones en la zona de contacto del desierto y el Karoo suculento tras producirse precipitaciones le sirven para asegurar que podría haber una codominancia de caméfitos y terófitos en el desierto mientras que en el Karoo suculento la abundancia de caméfitos es tal que el brote de terófitos no podría ser descrito como codominante del paisaje.

zona, los hábitats que contienen la escasa vegetación existente son los afloramientos rocosos, en ellos aparecen a veces *Salsola tuberculata* y suculentas como *Lithops ruschiorum* (Aizoaceae), *Sarcocaulon mossamedense* (Geraniaceae), y *Othonna lasiocarpa* (Asteraceae) mientras que a lo largo de las márgenes de los cauces temporales se encuentran *Petalidium setosum* (Acanthaceae), *P. giessii*, *P. angustitubum*, *Pechuel-Loeschea leubnitziae* (Asteraceae), *Asclepias buchenaviana* (Asclepiadaceae), *Scirpus littoralis*, *Adenolobus pechuelii* (Fabaceae) y *Calicorema capitata* (Amaranthaceae). Además pueden aparecer algunos freatófitos en los alrededores de esos cauces temporales representando la única vegetación perenne de la zona; este es el caso de la gimnosperma relictada endémica del desierto *Welwitschia mirabilis* (Welwitschiaceae) (Fig.- 2.10) o de la ocasional *Acacia reficiens* (Mimosoideae). Entre las gramíneas dominantes se encuentran *Stipagrostis ramulosa*, *Kaokochloa nigrirostris*, y *Eragostris cyperoides* (Giess, 1971) así como la terófito *S. obtusa* (Hachfeld y Jürgens, 2000).

La zona del desierto que mayor precipitación recibe es la situada en la porción más oriental, en donde los tallos suculentos de las distintas especies de *Euphorbia* (*E. gregaria*, *E. damarana*) (Fig.- 2.10) son muy relevantes en el paisaje, además de las endémicas *Barleria solitaria* (Asteraceae), *Indigofera cunensis*, *Merremia multisecta* (Convolvulaceae). Comunidades más propias del Nama-Karoo comienzan a aparecer con las presencias de *Boscia foetida* y *Maerua schinzii* (Capparaceae) ó *Acacia reficiens* y matas más densas de *Eragostris nindensis* y *Stipagorsits ciliata*. Si las dimensiones y cantidades de agua que aportan los cauces temporales son suficientes puede llegar a aparecer *Acacia erioloba*.

Dentro del contexto de la sucesión ecológica es difícil hablar de sucesión de una comunidad vegetal a otra, dado que se trata de un sistema inestable en el que la irregularidad de los parámetros ambientales no permite establecer patrones de perturbación-recuperación, ni transición de una comunidad a otra (Rutherford, 1997).

Fig.- 2.10: Ejemplos de flora en el Desierto o en su zona transicional. *Flora from the Desert or from the transitional area.*



A. *Zygophyllum stapffi*
(Autoría: Céline Bichard)
B. *Welwitschia mirabilis*
C. *Euphorbia damarana*

2.3.2 Nama-Karoo

El nombre de este bioma se debe a la concatenación del territorio denominado Namaland, en el sur de Namibia, y el área llamada Karoo en Sudáfrica. El término Karoo deriva de la palabra Hotentote (etnia proveniente de los San, ó Bosquimanos) “kuru”, que significa seco, tierra estéril. Este bioma representa el 22,7% del subcontinente con sus 607235 km², es decir, algo más de la extensión de la península Ibérica. En Namibia se encuentra ocupando la mayor parte de la zona interior meridional para después estrecharse hacia el noroeste formando la transición entre el desierto, hacia el oeste, y la sabana, hacia el este. De esta manera el Nama- Karoo en algunas zonas septentrionales es difícil de distinguir no siendo más que la evolución de un bioma a otro (Irish, 1994).

Su paisaje se caracteriza por grandes llanuras en las que se levantan *inselbergs* o cerros testigo del pedimento del Gran Escarpe; en realidad todo el Nama-Karoo namibio contiene al Escarpe africano. De manera que son frecuentes los afloramientos rocosos de materiales metamórficos Jurásicos visibles en diferentes puntos del horizonte de este sistema (Fig.- 2.11).

Fig.- 2.11: Aspecto del Gran Escarpe en la zona noroccidental del Namib. *Great Escarpment in North-western Namib.*



La precipitación media anual para la parte del bioma existente en Namibia se establece entre los 50 y los 230 mm en un gradiente equivalente al del desierto, aumentado de oeste a este. El Nama-Karoo no se ve tan afectado por la niebla y la precipitación es marcadamente estacional, recibiendo la mayor parte de las lluvias durante el verano. Sin embargo, el coeficiente de variación de lluvias decrece según aumenta la precipitación, lo que significa que en las zonas más próximas al desierto la estacionalidad pierde importancia.

En cuanto a la temperatura, la continentalidad creciente hacia el este hace que la amplitud térmica estacional sea un factor muy importante; así la máxima media del mes más cálido está por encima de los 30° C y la mínima del mes más frío varía entre 0 y -9° C. Además la probabilidad de hielo durante el invierno es alta, entre 30 y 180 días de helada al año (Rutherford y Westfall, 1994).

De forma general la vegetación que caracteriza a este bioma está compuesta por caméfitos y hemicriptófitos (White, 1976; Werger, 1978; Goldblatt, 1978; Irish, 1994), pudiendo ser abundantes los terófitos tras el periodo de lluvias. El componente hemicriptófitico es poco evidente en algunos lugares debido, según algunos autores, a presiones ganaderas (Irish, 1994; Rutherford y Westfall, 1994). Por ejemplo el ratio entre caméfitos y hemicriptófitos en depresiones está más equilibrado que en áreas muy expuestas. Igualmente, en suelos muy arenosos la protección frente al pastoreo es mayor de modo que la proporción de hemicriptófitos también aumenta. Cuando la erosión altera las formaciones arenosas el ratio vuelve a estar a favor de los caméfitos. En general, los hemicriptófitos son principalmente gramíneas C₄, adaptadas a las precipitaciones veraniegas.

La adaptación de los diferentes elementos a la sequía está dirigida al establecimiento de estructuras que permitan tolerar el estiaje, y así por ejemplo, los caméfitos son caducifolios facultativos en respuesta a la variabilidad de las precipitaciones.

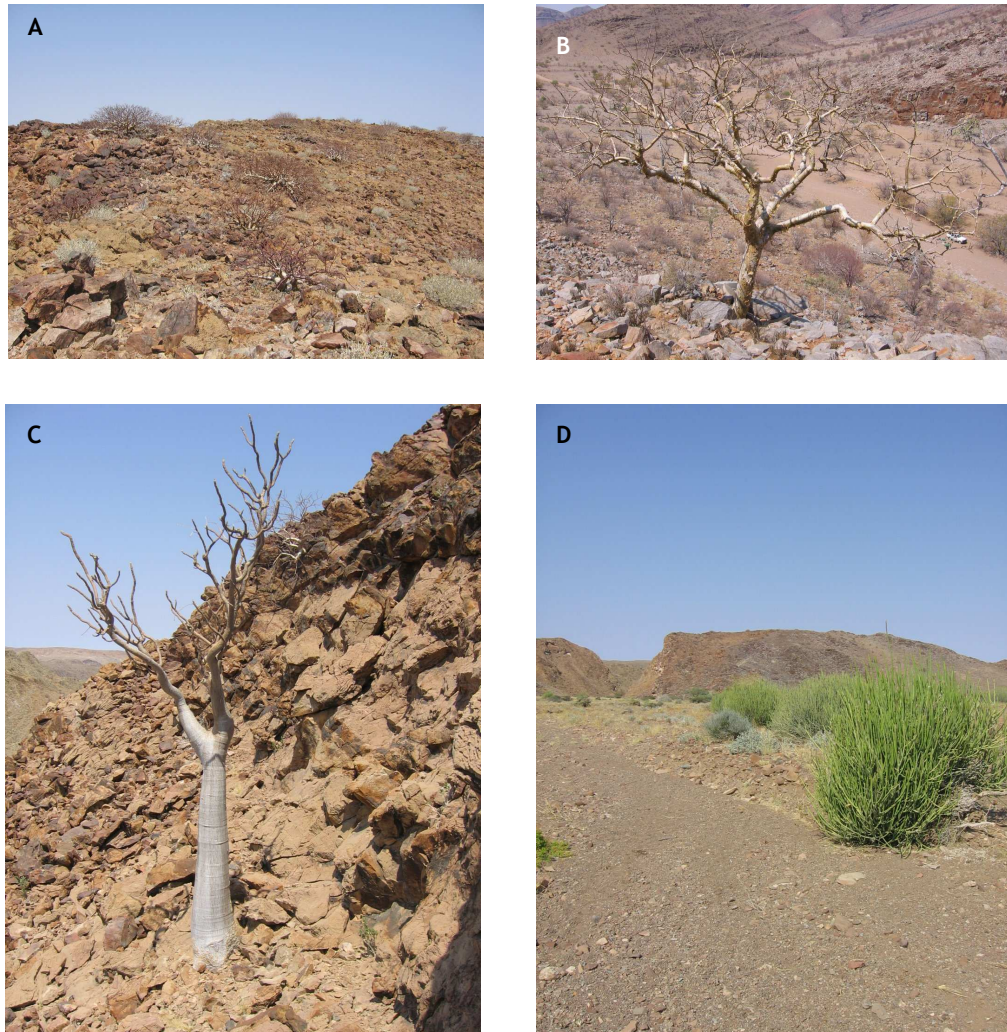
Sin embargo, el Nama-Karoo cuenta con cierta variabilidad de hábitats, permitiendo la explotación de distintos nichos a sus componentes (Palmer y Hoffman, 1997). Los afloramientos rocosos, con abruptos bloques desiguales, permiten cierto nivel de escorrentía, lo que facilita el establecimiento de arbustos leñosos y herbáceas de carácter méxico, de gran afinidad con la sabana. El lavado de estos materiales genera una acumulación de nutrientes en los pedimentos, que permiten el establecimiento de caméfitos deciduos y terófitos en esas zonas más fértiles y sitúa a los caméfitos perennes y a los hemicriptófitos en zonas más elevadas. En relación a la temperatura, las laderas de umbría albergan caméfitos de mayor porte, con más cobertura, mientras que las de solana ofrecen una cobertura dispersa de arbustos de menor tamaño, con algunas herbáceas en los lugares más elevados.

Aunque su composición florística varía según su proximidad al desierto o a la sabana, algunos de los caméfitos más relevantes son *Eriocephalus* spp., *Pentzia incana*, *Felicia* spp., *Lycium prunus-spinosa*, *Pteronia*, *Pentarinum* sp., *Maytenus senegalensis*, (sinónimo de *Gymnosporia senegalensis*), *Cadaba aphylla* (Capparaceae), *Justicia* spp., *Monechma* spp., *Blepharis* spp., *Petalidium* spp. Las zonas próximas a la sabana permiten la existencia de nanofanerófitos como *Maerua schinzii*, *Boscia albitrunca* y *B. foetida*, *Sterculia* spp. (Sterculiaceae), *Commiphora* spp. (Burseraceae), *Moringa ovalifolia* (Moringaceae), *Terminalia prunioides*, *Combretum* spp. (Combretaceae), *Acacia erioloba*. Entre las herbáceas destacan *Jamesbrittenia* (Scrophulariaceae), diferentes géneros de labiadas, así como *Arthroaerua* y *Suaeda* (Chenopodiaceae) en suelos salinos. Junto a los cauces intermitentes son abundantes ciertos árboles: *Salvadora persica* (Salvadoraceae), *Euclea pseudoebenus*, *Diospyros lycioides* (Ebenaceae), *Grewia* spp. (Tiliaceae), así como ciperáceas y ejemplares del género *Typha*.

La perturbación más frecuente es el pastoreo y en raras ocasiones se produce fuego. Los fenómenos de sucesión vegetal han sido estudiados en este bioma (Palmer *et al.*, 1990; Hoffman *et al.*, 1990; Hoffman, 1997), pero siempre en el sector más oriental del territorio sudafricano -región del Cabo oriental-, donde los parámetros climáticos también son diferentes (mayor probabilidad de precipitación invernal, etc.). Sin embargo, estos estudios parten igualmente de que la vegetación climática del Nama-Karoo es una codominancia de arbustos y herbáceas perennes junto con eventuales gramíneas anuales. El sobrepastoreo daría lugar a la proliferación de un estrato arbustivo no palatable, con escasez de hierbas perennes que podría desembocar en una escasa cobertura vegetal con una alta erosión de los suelos en caso de sequías prolongadas.

Aunque en líneas generales el Nama-Karoo se encuentra poco estudiado, se trata del ecosistema básico para el desarrollo de la industria ovina en Sudáfrica, Namibia y Botswana.

Fig.- 2.12: Vegetación y flora del Nama-Karoo en diferentes puntos del norte namibio. *Vegetation and flora from different points in the northern Namibian Nama-Karoo.*



A.: Aspecto del Nama-Karoo en las zonas altas de los inselbergs que se encuentran a lo largo del Gran Escarpe. Se trata de una formación caméfitica con algunas poáceas. La vegetación arbustiva está formada por los nanofanerófitos *Commiphora sp.* y *Sterculia sp.* También abundan entre los caméfitos las asteráceas. Los hemipterófitos son generalmente poáceas. **B. :** Nama-Karoo en la zona septentrional de Namibia, en un área próxima a la sabana. Nótese la mayor presencia de árboles. En primer plano hay un ejemplar de *Commiphora cf. anacardifolia*. **C.:** *Moringa sp.* en las laderas de un afloramiento rocoso. Estos árboles son eficaces aprovechando la escorrentía de las laderas. **D. :** Vegetación en una rambla próxima al límite del desierto en donde aparecen caméfitos de mayor porte o nanofanerófitos.

2.3.3 Sabana

La sabana es el bioma con mayor representación en Namibia y en África meridional en general (959000 Km²), ocupando el 46% del subcontinente. La sabana en Namibia se sitúa en la zona interior, extendiéndose desde las fronteras del Nama-Karoo, en suave transición con éste, hacia el noreste, comenzando en las abruptas colinas del Escarpe y extendiéndose por las llanuras arenosas del Kalahari (Fig.- 2.13).

Fig.- 2.13: Aspecto de la sabana en diferentes localizaciones orientales de Namibia. *Savanna at different eastern places in Namibia.*



Sabana en el Namibia sudoriental, sobre las arenas del Kalahari.



Sabana en la región septentrional de Namibia. Nótese la mayor densidad de árboles.

Las precipitaciones medias anuales se encuentran en un rango de entre 190-240 y 500 mm, y además son marcadamente veraniegas (Irish, 1994; Rutherford y Westfall, 1994). En la sabana se da un amplio rango de temperaturas mínimas que se estrecha en las zonas más áridas, en donde la continentalidad da lugar a hasta 120 días de helada por año (Fig.- 2.6). Asimismo este bioma tiene los veranos más largos que varían entre los 6 y 7 meses y medio.

La sabana se estructura en dos estratos fundamentales, compuestos por fanerófitos o nanofanerófitos (entre 2 y 10 m) y gramíneas hemisporófitas que en ocasiones son sustituidas por herbáceas dicotiledóneas (0.5 y 2 m). Para cualquier observador parecería que el nivel de herbáceas es continuo, dado que su pequeño nivel de organización hace creer que es una capa densamente poblada. Más bien, las herbáceas se disponen en grupos de matas y cepellones individuales. En ocasiones una matorralización de la sabana puede aparecer cuando se dan periodos prolongados de sequía (Scholes, 1997); en realidad se genera un paisaje con varios estratos, aunque

florísticamente es muy parecido a la sabana, dado que el matorral generado se debe al achaparramiento de los árboles propios de este bioma. En este contexto resulta muy difícil, si no arbitrario, establecer los límites de la sabana con respecto a otros biomas. Su similitud en algunos lugares con el Nama-Karoo o con el bioma de *grasslands* dificulta la posibilidad de identificar eficazmente sus límites. Según la disponibilidad de agua disminuye, la cobertura arbórea se va haciendo más escasa, reduciéndose a los cauces fluviales o hasta ser propiamente arbustos. En Namibia el gradiente de precipitación es tan abrupto que las sabanas pueden transformarse en desiertos de terófitos sin solución de continuidad con el Nama-Karoo (Scholes, 1997).

La sabana africana se divide fundamentalmente en sabana mesófila y sabana nanófila, siendo la primera propia de ambientes más húmedos y de suelos pobres en nutrientes, más superficiales. La sabana nanófila es la que aparece en zonas áridas con suelos más ricos y profundos (Huntley, 1982). En esta clasificación existen algunas excepciones como son las sabanas de *Colophospermum mopane* (Fabaceae) que son mesófilas y aparecen en zonas áridas con suelos pobres. En general, tanto los árboles de una como de otra formación afrontan la época seca mediante caducifolia o marcescencia y aquellos árboles que conservan sus hojas son extremadamente esclerófilos.

La sabana namibia noroccidental, que podría estar influyendo los sitios estudiados, es fundamentalmente árida (Fig.- 2.14). Se trata de las llanuras que extendiéndose desde los límites del escarpe acogen una gran variedad de especies de *Acacia* (*Acacia erioloba*, *A. caffra*, *A. hereroensis*, *A. mellifera*, *A. nigrescens*, *A. tortilis*, etc.), junto con otros árboles como *Dycrostachys cinerea* (Mimosoideae), *Commiphora spp.*, *Euclea spp.*, *Grewia spp.* En el sector más septentrional esta sabana nanófila da paso a una mesófila de *Colophospermum mopane* que también es acompañada por acacias y por especies tan relevantes como el baobab (*Adansonia digitata*, Bombacaceae). Además también aparece *Terminalia spp.*, *Combretum spp.*, *Boscia spp.*, *Maerua schinzii* y *Kirkia acuminata* (Kirkiaceae). En el estrato herbáceo la diversidad de gramíneas es bastante alta, destacando los géneros *Aristida*, *Sporolobus*, *Eragostris*, *Heteropogon*, *Stipagrostis uniplumis*, etc.

La estructura y dinámica de la sabana han sido profusamente estudiadas y discutidas, dado que la coexistencia de árboles y herbáceas en un sistema natural ha generado preguntas entorno a su estabilidad, las relaciones de competencia establecidas en ellos y las perturbaciones que fuerzan cambios en el ratio árboles:gramíneas.

Fig.- 2.14: Sabana en la zonas noroccidental de Namibia. *Savanna in north-western Namibia.*



Sabana en la que se da un proceso de matorralización notable. En primer plano abundan los ejemplares de mopane, de pequeño porte. Es una sabana mesófila sobre arenas y por tanto suelos muy pobres.



Escarpe noroccidental de Namibia. La mayor humedad que se recibe en la zona septentrional de Namibia permite una mayor densidad arbórea. Se trata de una sabana mixta de *Acacia spp.* y *Colophospermum mopane*.

Los fuegos son perturbaciones frecuentes en la sabana y afectan fundamentalmente a la biomasa generada hasta los dos metros de altura. El fuego junto con el pastoreo supone la mayor limitación para el reclutamiento de árboles jóvenes y consecuentemente una reducción en la competencia con las herbáceas. El fuego, en escalas temporales largas, puede conducir a un cambio florístico en sabanas húmedas puesto que especies cada vez más tolerantes a la sombra y sensibles al fuego van apareciendo (Scholes, 1997).

Las consecuencias del pastoreo en las sabanas áridas de Namibia han sido muy discutidas por diferentes autores. En general, el sobrepastoreo del estrato herbáceo en las sabanas reduce la competencia hídrica y parece permitir el reclutamiento y desarrollo de árboles jóvenes que, junto con periodos largos de sequía, sería una de las causas de la matorralización de la sabana (Walter, 1971; Walker *et al.*, 1981; Knoop y Walker, 1985). Sin embargo, recientes estudios parecen contradecir estas hipótesis, dado que no se asume que la interacción entre árboles y gramíneas sea en términos de competencia hídrica edáfica (Sullivan, 1996; Ward *et al.*, 1998; Ward y Ngairorue, 2000; Ward, 2005; Wiegand *et al.*, 2006). En capítulos subsiguientes se explicará más detalladamente la dialéctica existente entorno a esta cuestión.

En términos generales, consideramos que el Nama-Karoo podría entenderse como un sistema en equilibrio inestable entre dos estados: la sabana con mayor precipitación, radiación y menor humedad relativa, y el desierto costero, con prácticamente nula precipitación que, además, es altamente variable, menor radiación y mayor humedad relativa. Las perturbaciones empujan a este sistema en una u otra dirección, dependiendo del origen de las mismas; tras el cese de la fuerza transformadora permanece en una nueva situación hasta que se aplique otra fuerza que lo devuelva a la situación de Nama-Karoo. Esta escasa inercia convierte a este bioma en un lugar idóneo para detectar cambios ambientales.

3 METODOLOGÍA COMÚN A TODOS LOS ANÁLISIS. LIMITACIONES METODOLÓGICAS

Resumen

Se describe aquí la metodología empleada en todas las localidades mientras que las particularidades de cada estudio se harán explícitas en los capítulos correspondientes. Asimismo se detallan algunas de las limitaciones que supone trabajar con paleoletrinas en zonas áridas y cómo se han intentado solventar estos problemas.

3.1 Identificación de lugares más adecuados y muestreo de campo

La obtención de muestras polínicas en zonas áridas exige un previo proceso de selección de los mejores lugares para la consecución de material biogénico rico en polen bien conservado, así como de los más representativos para reconstrucciones ambientales del ambiente pasado.

Como ya se ha explicado en el capítulo descriptivo del medio, las localidades estudiadas se sitúan en la frontera entre la sabana y el desierto, bioma conocido como Nama-Karoo.

A cada lugar estudiado le fue asignado un nombre relacionado con la toponimia de su ubicación: Orupembe-Okandjombo, río Huab-Vrede y Brandberg. Como se observa en la Fig.-1.1, estas localidades se disponen a modo de transecto desde el NO hacia el SE.

Las letrinas de damán muestreadas fueron encontradas en casi todas las ocasiones en abrigos rocosos de colinas o montes testigo del Gran Escarpe. Se trata de afloramientos metamórficos donde se refugian los damanes cuyos excrementos son objeto de estudio. Una vez identificados los *inselbergs* o cerros rocosos en los que buscar letrinas fósiles, se procede a la selección de aquellas que parezcan no presentar ninguna discontinuidad o que permanezcan menos expuestas a la erosión.

La distinción de letrinas fósiles de otras formas pétreas es relativamente sencilla; a la vez que presentan un aspecto claramente mineral conservan una estructura que permite identificarlas como acumulaciones de excremento (Fig. - 3.1).

Posteriormente se procedió al muestreo de cada letrina, seccionándola sistemáticamente siguiendo los perfiles verticales de cada una de ellas, comenzando desde la zona más superficial (techo) hasta la más profunda (muro). Se procuró muestrear los depósitos de mayor potencia con el fin de extraer secuencias lo más largas posibles. Si bien no resultó necesario, en este punto, que las dimensiones de cada bloque de la letrina fueran constantes, se tomaron fragmentos cuyo tamaño permitiera un fácil manejo en el posterior empaquetado.

Fig.- 3.1: Letrinas: selección y procesado de muestras. *Middens: selection and samples processing.*



1, 2 y 3: Letrinas depositadas sobre diferentes substratos, lo que condiciona la sedimentación estratificada de cada una de ellas. Cuando se han tomado las medidas adecuadas y se ha determinado la forma en que la letrina fue depositada se procede a la sección secuencial de diferentes fragmentos (4)

5 y 6: de cada fragmento así seccionado se extraen posteriormente submuestras tratando de seguir las diferentes capas o niveles que pueden ser observadas externamente, lo que en ocasiones exige el uso de maquinaria dada la dureza de las paleoletrinas. Estas muestras serán procesadas para el aislamiento polínico.

En algunas ocasiones la recolección en letrinas completas resultó imposible dado que las acumulaciones no alcanzaban el grosor suficiente como para permitir un muestreo secuencial de las mismas. En estos casos se tomaron únicamente muestras independientes que reflejarían circunstancias puntuales en la historia ambiental y cuya datación representa una edad media para todo el conjunto polínico observado en esa muestra. Sin embargo, estas muestras resultaron especialmente útiles para completar lapsos temporales entre las diferentes letrinas de mayor potencia.

Por otra parte, se recogieron heces frescas (Fig.- 3.2) con el fin de estudiar la representación de la vegetación del entorno en las muestras de excremento. En el muestreo de excremento reciente se tuvo la precaución de no tomar las muestras más recientes, cuya superficie aún adherente actuaría como trampa polínica favoreciendo la contaminación con materiales exógenos al sistema.

Fig.- 3.2: Heces frescas adheridas a la roca mediante hyraceum. *Fresh pellets fixed to the rock by hyraceum.*



En depósitos biogénicos de otros roedores como los de la rata comerciante (*Neotoma*) del norte y centro de América, u otros roedores sudamericanos como las viscachas, se ha demostrado que diferentes muestras polínicas de un mismo depósito fósil son heterogéneas en su contenido (Betancourt y Davis, 1984; Betancourt *et al.*, 2000; Pearson y Betancourt, 2002; Maldonado *et al.*, 2005). Aunque hasta el momento, no se ha señalado que esto ocurra con las letrinas de damán (Scott, 1989a; Scott y Cooremans, 1992; Scott, 1994; Scott, 1996; Carrión *et al.*, 1997a, 1997b; Scott y Vogel, 2000; Scott *et al.*, 2004), se tomaron diferentes muestras modernas con el fin de tener una mejor representación del espectro polínico estudiado. Asimismo, el contexto estratigráfico de las deposiciones podría suponer un problema si material más reciente

se infiltrara en niveles más antiguos. Sin embargo, el control cronológico con radiocarbono ha demostrado que eso no ocurre de forma general.

Cada fracción de las letrinas fue convenientemente empaquetada y sellada así como etiquetada en el propio campo (Fig.- 3.1) para su posterior traslado al laboratorio.

3.2 Muestreo, limpieza y protocolo de laboratorio

Una vez en el laboratorio se procede al sub-muestreo de cada bloque de *hyraceum*. Para ello se limpian manualmente las capas más externas de la letrina, y todas las fracturas que se puedan observar en la superficie del depósito. El sedimento se vuelve a seccionar en fragmentos más pequeños cuyo grosor es variable debido a que se trata de muestrear de forma coherente con los niveles que se pueden observar visualmente; de manera que cada muestra no presenta un grosor constante a diferencia de lo que ocurre con los análisis polínicos llevados a cabo en otras cuencas sedimentarias como lagos o turberas. En el caso de las letrinas, éstas presentan niveles o capas que parecen ligadas estratigráficamente, por ello a la hora de muestrear se toma como criterio la conformidad de los estratos en vez de la constancia en el grosor de las muestras (Fig.- 3.1). De cada nivel se tomaron pequeños fragmentos de depósito de alrededor de 1 cm³ y una porción equivalente para la datación.

El fraccionamiento de los depósitos mostró como su interior está conformado por excrementos sueltos altamente compactados (Fig.- 3.3) que en ocasiones pueden ser fragmentados con un cincel y un pequeño martillo. En otros casos, la dureza alcanzada en el proceso de mineralización era tan elevada que se precisó el uso de maquinaria más compleja (Fig.- 3.1). Es interesante resaltar que en varias ocasiones durante la disección de los bloques se detectó un intenso olor a urea en el interior de los depósitos a pesar de haber permanecido sellados varios miles de años. Esto apoya las posibles condiciones de anoxia que permiten la conservación óptima del polen.

Fig.- 3.3: Muestra fósil de excremento de damán. *Fossil hyrax dung sample*.



Muestra aislada de excremento en donde se observa el agregado de deposiciones embebido en la matriz mineral

Seguidamente, se realizó la extracción química del polen en esas muestras de 1 cm³ y se practicó el protocolo de Faegri e Iversen (1989) y Scott y Bousman (1990). El fundamento de este procedimiento se basa en la eliminación de la materia orgánica no esporo-polínica por medio de varias digestiones de KOH, de los carbonatos por HCl y de los silicatos por HF, aunque en general su escaso contenido en sílice evita el último paso. En algunas de las muestras que presentaron menor contenido en materia orgánica se realizó una concentración de las muestras mediante separación mineral por flotación con ZnCl₂.

En las muestras frescas se llevó a cabo el mismo procedimiento pero además se realizó un proceso acetolítico con el fin de eliminar la celulosa y deshidratar los granos de polen.

Al principio de cada tratamiento se añadieron pastillas de esporas de *Lycopodium*, en un número conocido (18.583 esporas por pastilla), como marcador exógeno, con el fin de calcular la concentración polínica alcanzada en cada muestra en función de la pérdida de esporas (Stockmarr, 1973).

El residuo del proceso químico fue montado en glicerogelatina manteniendo las preparaciones fijas en los portaobjetos.

3.3 Identificación y recuento polínico y de carbones

La identificación de los tipos polínicos fue llevada a cabo en el microscopio óptico y mediante el uso comparativo con la palinoteca del Dr. L. Scott en Bloemfontein (República de Sudáfrica), con alrededor de 5000 láminas, y la colección fotográfica de este mismo laboratorio. Además, se emplearon las publicaciones del Dr. Van Zinderen Bakker (van Zinderen Bakker, 1953; van Zinderen Bakker y Coetzee, 1959; van Zinderen Bakker *et al.*, 1970; 1980) acerca de morfología polínica, la revisión de Scott (1982) sobre pólenes de Transvaal y los estudios polínicos de Bonnefille en África oriental (Bonnefille, 1980; Bonnefille y Riollot, 1988; Bonnefille *et al.*, 1991). Por último se consultó la base de datos disponible online de la *African Pollen Database*

Prácticamente en todas las muestras se contaron más de 300 granos de polen. Sin embargo, la palinología en zonas áridas se encuentra limitada por la escasa producción de biomasa con la que cuentan los ecosistemas estudiados. Por ello, en ocasiones resulta también difícil alcanzar las cifras de conteo estandarizadas en los estudios realizados en turberas u otros medios lacustres. En cualquier caso la diversidad, empleando el índice de Shannon-Weaver, se estabiliza alrededor de 200 granos de polen.

Además, se contabilizaron los fragmentos de carbón encontrados para poder obtener información acerca de posibles incendios, así como el manejo llevado a cabo en la zona. En raras ocasiones se encontraron partículas esféricas - productos derivados de la oxidación de combustibles fósiles (Tolonen, 1986), de aspecto carbonáceo - dado que la incidencia de dichas sustancias está supeditada a la combustión de petróleo, que en cualquier caso ha sido un fenómeno inexistente hasta tiempos muy recientes.

Del recuento de carbones se ha extraído la concentración del área de carbón ó áreas de carbón que se define como unidad de superficie de carbón por unidad de peso o volumen de la muestra. Esta medida ha sido calculada mediante una regresión logarítmica asociada con el número de partículas de carbón contabilizadas sin considerar su tamaño. Así, se predice el área ocupada por esos carbones pudiendo estimar la importancia del incendio (Tinner *et al.*, 1998).

A pesar del pequeño tamaño de las partículas, de los procesos de alteración post-deposicionales y de los tratamientos físico-químicos para la extracción del polen de los sedimentos, las áreas de carbón pueden servir para explicar la intensidad de los potenciales incendios y su cercanía a la zona muestreada (Tinner y Sheng Hu, 2003; Tinner *et al.*, 2005). La oscilación en el valor de este parámetro a lo largo del sondeo

puede ser comparada con las variaciones en los porcentajes polínicos y esto apoya las interpretaciones relativas a la existencia de fuegos en el pasado.

3.4 Controles cronológicos y datación

De forma paralela al proceso de submuestreo se tomaron fragmentos para ser datados de cada una de las muestras destinadas a la extracción polínica, o de muestras en posiciones equivalentes a éstas en el material remanente de la letrina. En el caso de acumulaciones de gran espesor se buscó un compromiso entre el número de muestras datadas y su representación, de modo que se determinó, en la medida de lo posible, la edad de las secciones más superiores y más inferiores de cada letrina.

Las muestras se dataron con ^{14}C en los laboratorios QUADRU de Pretoria (República de Sudáfrica) y el laboratorio de Datación con Radiocarbono de la Universidad de Georgia (Athens, Georgia). En algunas ocasiones, cuando no se disponía de material suficiente para dataciones tradicionales se empleó la técnica AMS (*Accelerator Mass Spectrometry*) realizado en la Universidad de Groningen y Georgia. Las dataciones fueron calibradas con los programas CALIB 5.0 (Stuiver y Reimer, 1986) y el programa CALP provisto por QUADRU. Las dataciones se ajustaron a las curvas calibradas para el hemisferio Sur de cada programa: SH Cal04 (McCormac *et al.*, 2004) y SHCAL98 (Vogel y Plicht, 1993) respectivamente.

3.5 Representación gráfica y análisis numérico de los resultados

El procesamiento de los recuentos polínicos y su representación en diagramas se llevó a cabo mediante los programas Tilia, Tiliagraph y TGView (Grimm, 1992). Con este paquete se calcularon las frecuencias relativas (%) y la concentración polínica total (nº de granos/gramo). La representación gráfica de estos datos polínicos se expresó en diagramas polínicos de porcentajes donde se adjuntaron las dataciones obtenidas.

Las frecuencias relativas de cada *taxon* se obtuvieron sobre la base de dos sumas polínicas:

Suma base: se trata de la adicción de todos los *taxa* identificados pertenecientes a los grupos arbóreo, arbustivo y herbáceo (ó fanerófito, caméfito, hemicriptófito y terófito, según el caso) y que se emplea como base porcentual para esporas y plantas acuáticas.

Suma total: es la suma del valor anterior junto con el grupo de *taxa* acuáticos y esporas y es utilizada para el cálculo de porcentajes del resto de los grupos.

Las unidades de la concentración polínica total se expresan en granos de polen por gramo de sedimento y puede ser útil para aproximarse a la dinámica de la vegetación cuyo polen es captado por los excrementos. La concentración polínica se ha entendido tradicionalmente como un indicador más preciso de la cobertura y la abundancia vegetal a lo largo del tiempo, ya que, al no basarse en valores porcentuales evitan el efecto de la sobre-representación de unos *taxa* sobre otros de manera que pueden mostrar incrementos o descensos polínicos reales.

Sin embargo, hay que tomar estos valores de concentración polínica absoluta con cuidado puesto que dependen de la tasa de sedimentación. Este valor no suele ser constante a lo largo de toda una letrina, de manera que una alta concentración polínica puede estar respondiendo a un incremento en la producción de polen así como a una reducción en la tasa de crecimiento de una letrina.

Con el fin de resumir los resultados en una ordenación espacial con un menor número de dimensiones ambientales, los resultados obtenidos en el proceso de conteo e identificación de los palinomorfos fueron sometidos a análisis multivariante. Para la elección del mejor método de análisis se tomó como criterio su ajuste a las asunciones metodológicas que cada técnica exige así como la capacidad de cada sistema para dar lugar a agrupaciones con sentido biológico. Se ensayó análisis de componentes principales (PCA, *principal component analysis*), análisis de correspondencias sin tendencia (DCA, *detrended correspondence analysis*) y escalado multidimensional no métrico (NMDS, *non-metric multidimensional scaling*). En todos los casos se tomaron los tipos polínicos que mantuvieran una representación mínima de un 5% a lo largo de toda la secuencia o que, en caso de no alcanzar esa representación, fueran relevantes en términos biológicos. Los análisis numéricos fueron llevados a cabo con el software de libre distribución PAST (Hammer *et al.*, 2001).

3.6 Posibles limitaciones interpretativas y forma de solventarlas

La palinología en zonas áridas, y en concreto la centrada en paleoletrinas, presenta limitaciones que, por una parte, son intrínsecas a la disciplina y, por otra, están motivadas por el ambiente y el material estudiados. En este apartado se detallan algunas posibles fuentes de incertidumbre que se han detectado y cómo, dado el caso, se han intentado resolver.

3.6.1 Sesgo producido por la dieta del damán y otras fuentes de alteración polínica

Si asumimos que la ingesta de una determinada planta se traduce en más polen de dicho espécimen depositado en el material estudiado, cabría plantearse hasta qué punto la dieta del damán no condiciona el espectro polínico observado. Como ya se ha explicado, se sabe que los damanes no son especialmente selectivos en su dieta, si bien tienen cierta preferencia por los tallos jóvenes de herbáceas y pastan siempre que es posible, también son ramoneadores facultativos (Walker *et al.*, 1978; Fourie y Perrin, 1989), dada su habilidad para trepar. De este modo, cuando el estrato herbáceo escasea aprovechan el forraje existente en árboles y arbustos que se mantiene durante la época seca en un estado semi-marcescente, dependiendo de la planta. Aunque no se han estudiado las preferencias alimenticias de los damanes en el Nama-Karoo podríamos asumir que el comportamiento es similar.

Tras los periodos de lluvia en el desierto, y hasta cierto punto en el Nama-karoo, aparecen gran cantidad de gramíneas -en general terófitos-, de manera que en esos momentos los damanes actuarían como pastadores. Esto aseguraría que en la secuencia polínica deducida únicamente por su dieta quedaría representada la profusión de terófitos. Sin embargo cabría pensar que si durante los periodos de máxima cobertura de herbáceas los damanes muestran una clara preferencia por éstas últimas, los demás tipos polínicos quedarían sub-representados. Pero es importante recordar que las características del sedimento con el que se trabaja facilitan la captación de la lluvia polínica a modo de trampa. Por ello, para valorar la sub- o sobre-representación de los diferentes *taxa* en los espectros polínicos hay que considerar otros parámetros como aquéllos relacionados con la fenología de cada *taxon*, su carácter entomófilo ó anemófilo, ó su ecología.

La determinación de *taxa* entomófilos frente a los anemófilos no es fácil dado que no hay estudios al respecto enfocados en la flora namibia u otras floras relacionadas. Como se decía al hablar de los constreñimientos de la palinología en

zonas áridas, cabría esperar que la mayoría de los *taxa* arbóreos que están adaptados a condiciones de aridez sean más bien de tipo entomófilos asegurando así su éxito reproductivo en un ambiente en el que la abundancia no es elevada. Los patrones florales pueden lanzar alguna luz sobre el tipo de polinización preferencial de cada *taxon*. Sin embargo esas deducciones no son unívocas puesto que en ocasiones flores inconspicuas son frecuentadas por insectos y las más olorosas y llamativas no son exclusivamente entomófilas. Con fines prácticos y a falta de estudios definitivos, consideramos que, salvo casos muy obvios como pueden ser las poáceas o acantáceas - estas últimas con diseños florales claramente orientados a la atracción de insectos (Fig.- 3.4) - los *taxa* registrados en las zonas áridas estudiadas sean ambivalentes a este respecto.

Fig.- 3.4: Detalle de la flor de *Blepharis sp.* (Acanthaceae). *Flower's detail of Blepharis sp (Acanthaceae).*



Con respecto al estudio de las muestras modernas, el proceso de fijación de las muestras con *hyraceum* no siempre ha dado comienzo, y pueden encontrarse en forma de excrementos sueltos impregnados en esa urea cristalizada aunque no conformando capas uniformes. En estos casos podría ocurrir que la dieta del damán determinara en mayor medida la variación vegetal observada puesto que la superficie adherente que actuaría como trampa no es funcional para captar polen aéreo.

Otra consideración interesante es si existen alteraciones entre los niveles de excremento de una letrina, es decir, si no existe la posibilidad de que parte del sedimento más reciente se infiltre hacia capas más inferiores. Hubbard y Sampson (1993) han estudiado el posible movimiento de *hyraceum* a través de columnas de

sedimento y muestran cómo la densidad de esta sustancia es tal que su desplazamiento por gravedad es escaso sino prácticamente nulo. Cuando la superficie sobre la que se deposita el excremento no es estrictamente horizontal el *hyraceum* podría fluir sobre la superficie, por lo que el proceso de limpieza exterior de la muestra resulta fundamental así como la selección de los sectores centrales de los depósitos. (Fig.- 3.1).

3.6.2 Diferencias ambientales en cada lugar estudiado

Las particularidades microambientales de cada lugar estudiado condicionan en cierto modo la forma en que se interpreta el espectro polínico obtenido. Así, por ejemplo, la direccionalidad local del viento es de especial importancia dado que en las zonas áridas o semi-áridas del planeta no suelen existir barreras que limiten el avance del viento. El aporte polínico anemófilo introduce una fuente de variabilidad alta en las muestras ya que para un mismo periodo de tiempo la influencia del viento sobre una acumulación puede generar una sobre-representación de un *taxa* mientras que en otra, más protegida del viento o expuesta a corrientes de otra dirección, se obtiene una representación diferente.

En el proceso de muestreo en campo es importante asegurar las direcciones probables del viento así como minimizar al máximo la contaminación de las muestras.

En el estudio de muestras frescas también la palinología de zonas áridas mantiene ciertas diferencias con la paleopalinología tradicional. Cada muestra moderna representa una situación ambiental puntual que podría estar recogiendo una determinada señal también puntual y diferente en cada caso. Si bien todas son actuales, diferencias de meses en su deposición sesga la representación vegetal debido a la alta variabilidad interanual de la precipitación en estas regiones. Así, una mayor presencia puntual de gramíneas en una muestra superficial puede no corresponderse con la situación circundante dado que pequeños incrementos en la precipitación pueden suponer una expansión de herbáceas que no necesariamente responden a una mayor humedad generalizada en todos los casos. Este hecho no es una fuente de variabilidad en las muestras fósiles dado que éstas representan, por norma general, lapsos de tiempo lo suficientemente grandes como para que la señal vegetal reflejada sea un promedio de varios años, en donde la respuesta estacional de la vegetación a las lluvias está atenuada por el paso del tiempo. Por ello, es importante que los excrementos frescos se tomen de diferentes letrinas, de manera que una muestra

variada pueda asegurar que la potencial variabilidad debida a lo errático de las lluvias o variación en la dieta se vea reducida.

3.6.3 Control cronológico, interpretación de los resultados en continuo y contexto estratigráfico

Una de las consideraciones a tener en cuenta respecto a los controles cronológicos son los contextos estratigráficos de este tipo de depósitos. Interpretar que las letrinas han sido depositadas de forma lineal entre cada una de las dataciones es algo arriesgado dado que existen múltiples factores que influyen en la deposición de material: densidad de población de damanes, abandono y posterior recuperación de las letrinas, alteraciones sedimentarias, potenciales problemas asociados al carácter discreto de las muestras tomadas, etc. En registros continuos como sondeos marinos, de turba o lacustres, la interpolación lineal en la estimación de las edades está más justificada, debido a que la alteración en la deposición o los lapsos de tiempo puede ser deducido más fácilmente observando las características geoquímicas del sedimento. Además, en este tipo de material se pueden deducir cambios ambientales de posibles hiatos sin depósito que sin embargo no se pueden derivar de forma unívoca en el caso de las letrinas fósiles.

Relacionado con el lapso temporal que representa cada muestra, está el factor limitante que suponen los distintos niveles de resolución de cada letrina. Así, en la comparación de diferentes letrinas es importante considerar que la variabilidad de los cambios en los porcentajes polínicos puede no deberse a cambios ambientales reales sino al grado de resolución de las muestras. En concreto, en depósitos donde aparece una sedimentación más lenta con un control cronológico menos resolutivo, la fluctuación de los distintos *taxa* registrada será menos acusada que la detectada en acumulaciones en donde el nivel resolutivo sea mayor con deposición más rápida. Esto será especialmente llamativo en un ambiente en donde la variabilidad interanual de las lluvias juega un papel tan importante.

Por tanto, el posible patrón de cambio vegetal en muestras que representen escalas temporales de centenas o milenios quedaría oculto debido a que la representación de cada *taxon* está promediada a lo largo de una mayor cantidad de años. En letrinas donde la deposición es más rápida, con muestras que reflejen cambios de décadas se detectarán cambios bruscos en las proporciones polínicas que deben ser interpretados cuidadosamente.

Además, la tasa de sedimentación entendida como cm de material depositado al año es difícil de valorar dado que este parámetro depende de que las muestras tomadas a lo largo de una columna sean de grosores equivalentes. Sin embargo, el submuestreo se lleva a cabo siguiendo niveles diferenciables a lo largo de cada letrina, que no son de grosores semejantes necesariamente.

En cualquier caso el análisis de muestras discretas no presume ninguna pérdida de información sino que más bien exige aplicar principios interpretativos distintos de aquéllos empleados en el estudio de sedimentos continuos. Además, al contar con letrinas de diferentes potencias y controles cronológicos absolutos, porciones discretas de sedimento, igualmente datadas, pueden servir para completar lapsos temporales que los depósitos más largos dejen vacíos.

4 SECUENCIA POLÍNICA DE OKANDJOMBO. CAMBIO VEGETAL EN EL LÍMITE DE LA SABANA

Resumen

Se presentan los resultados para la secuencia polínica más septentrional de las muestreadas, Okandjombo. En esta zona la influencia de la sabana y de los sistemas atmosféricos procedentes del ecuador es más notable. Se ha obtenido una secuencia polínica que muestra el cambio vegetal en el área para los últimos 6000 años cal. BP. Los principales resultados muestran que la influencia de la sabana en esta zona marginal del desierto ha sido importante para todo el periodo registrado dada la notable abundancia de *taxa* arbóreos. Se detecta un cambio ambiental relevante ca. 1300 cal BP, con un decremento de herbáceas, sobre todo poáceas, frente a un incremento de la vegetación arbórea. Este cambio ha sido interpretado desde distintos puntos de vista: fluctuaciones en la dinámica de la sabana-árida, incremento del sobre pastoreo y consecuente *bush encroachment* o alteraciones en la recurrencia de lluvias desde el Holoceno Medio hasta la actualidad. En éste último caso, los cambios en el patrón de precipitación permiten establecer dos escenarios climáticos diferentes.

*Llega la lluvia.
estoy preparado;
con el valor, con la risa
despertando los párpados.*

...

*Y ahora tengo un cuerpo
mudado para la fiesta.*

*Llega la lluvia.
Bienvenida sea.*

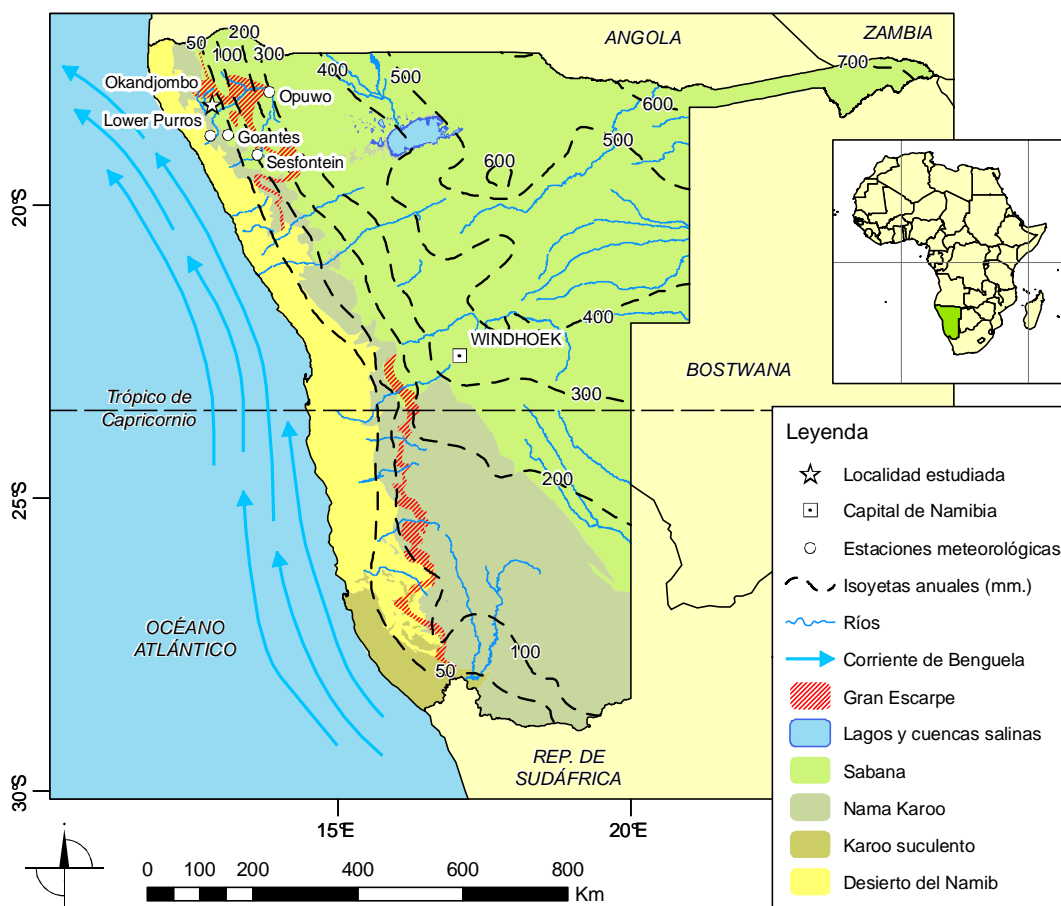
...

Briones Lurueña, J., 2004
El valor y la risa.
Kadmos. Madrid

4.1 Situación geográfica y medio físico

La zona estudiada se sitúa a 95 km de la costa en el extremo noroccidental de Namibia (Fig.- 4.1). Se trata de un área muy cercana al asentamiento de Okandjombo (18° 15' 46"S 12° 51' 02"E, 824 m.s.n.m.), entre las localidades de Orupembe y Opuwo.

Fig.- 4.1: Mapa de localización de Okandjombo. *Location map for Okandjombo.*



En esta figura se muestra la ubicación de la localidad estudiada junto con las isoyetas medias anuales y los principales biomas definidos en Namibia. Además aparecen representadas las estaciones meteorológicas más próximas a Okandjombo.

Fuente: Elaboración propia a partir de la información disponible en el Atlas Digital de Namibia

Fig.- 4.2: Afloramiento rocoso donde las letrinas de Okandjombo fueron encontradas. *Outcrop where the Okandjombo middens were found.*



Fig.- 4.3: Aspecto general del lugar donde se recuperó la secuencia de Okandjombo. *General view where the Okandjombo sequence was recovered.*



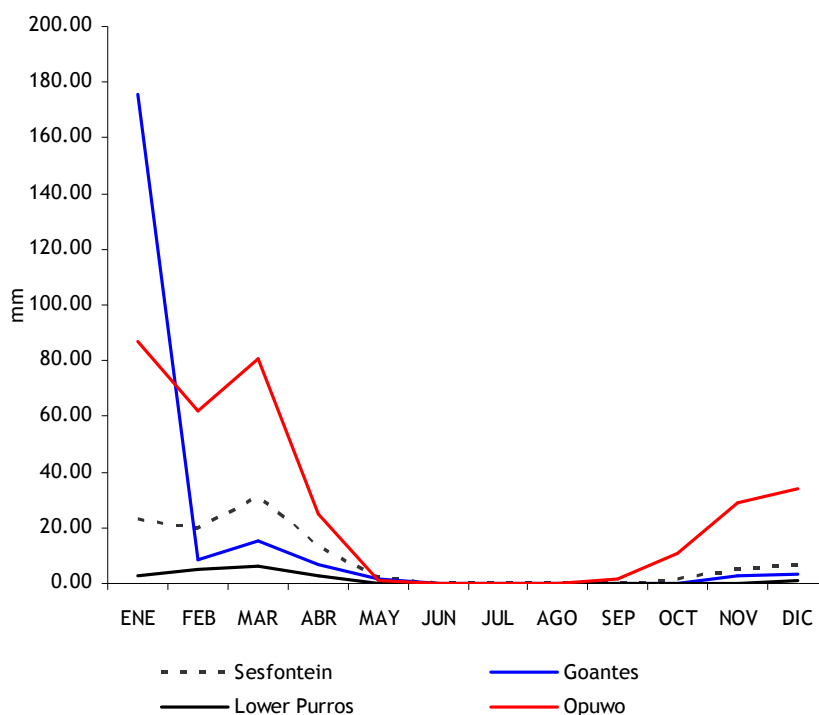
Las letrinas fueron encontradas en afloramientos rocosos cuarcíticos del grupo Nosib (Orogenia Damara)(Miller, 1983), conformando un conjunto de elevaciones que articulan el extremo más occidental del Gran Escarpe. Estas rocas se encuentran profusamente fracturadas debido a la existencia de diversos planos de esquistosidad, así como a la compleja historia tectónica que determina la fisonomía del paisaje (Fig.- 4.2). Las fisuras generadas en las rocas sirven de refugio a los damanes y además estas cavidades protegen las letrinas de la erosión. Una falla fracciona el roquedo en dos conjuntos rocosos que dejan entre ellos el plano fundamental de la falla ocupado por una rambla (Fig.- 4.3)

La localidad estudiada se encuentra en la transición hacia el desierto de manera que se trata de una zona de ecotono que reúne varias características de los diferentes ambientes que la rodean. En términos climáticos, la precipitación media anual en Okandjombo se estima en 50 mm aunque este valor ha sido deducido por la unión de puntos cercanos en isoyetas que han sido extrapoladas posteriormente (Atlas Digital de Namibia-Proyecto ACACIA). La precipitación media es difícil de precisar dada la ausencia de estaciones meteorológicas próximas y las que existen a mayor distancia no son realmente significativas para este lugar. A pesar de ello, en la Fig.- 4.4 se han representado las curvas de precipitación anual para varias estaciones meteorológicas relativamente cercanas. No obstante, los datos recogidos resultaron ser discontinuos pues existen periodos de tiempo durante los cuales no hubo registro. En la Fig.- 4.4 se observa cómo existe un máximo de precipitación veraniega entre diciembre y enero, así como una entrada posterior de precipitación de menor entidad entre febrero y marzo. Un ejemplo de la incongruencia entre las isoyetas mostradas en la Fig.-2.6 y los datos reales es la estación de Goantes. Ésta aparece en el límite de los 50 mm de media anual mientras que sus valores reales alcanzan casi los 200 mm. Estas diferencias puede que se deban a causas microclimáticas que no quedan registradas en la distribución general de las lluvias.

Como quedó explicado en el capítulo 2, el origen de las precipitaciones en este sector se encuentra en la llegada de masas de aire procedentes del Índico. A pesar de transportar poca humedad, pueden penetrar en las zonas más próximas a la costa dado el debilitamiento del Anticiclón del Atlántico Sur y la corriente Benguela durante el verano. Asimismo, los posibles pulsos húmedos que han sido registrados en Namibia, y especialmente en su sector más septentrional, se relacionan principalmente con la ocasional migración meridional de los sistemas de bajas presiones. Así, la migración meridional de ZCIT y el CAB en su desplazamiento hacia el sur de Botswana y el norte de Namibia promueven incursiones de precipitación extraordinarias para este área (van

Zinderen Bakker, 1975; Tyson, 1986; Nicholson y Entekhabi, 1987; Preston-Whyte y Tyson, 1988; Nicholson, 2000).

Fig.- 4.4: Diagrama de precipitación para cuatro estaciones meteorológicas próximas a Okandjombo. *Precipitation diagram from four meteorological stations near Okandjombo.*



	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	Media total anual
Sesfontein	23.5	19.9	31.5	12.9	2.3	0.2	0.0	0.0	0.0	1.9	5.0	7.1	104.3
Lower Purros	2.8	4.9	6.4	3.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.2	1.4	18.9
Goantes	175.6	8.5	15.3	7.0	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	2.8	3.6	214.7
Opuwo	87.1	62.1	81.0	24.8	1.1	0.0	0.0	0.0	1.6	10.9	28.8	34.3	331.7

El periodo registrado por cada estación meteorológica es variable:

Sesfontein: 1901-1986

Goantes: 1982-2000

Lower Purros: 1980-2000

Opuwo: 1936-1996

La localización de las estaciones aparece indicada en la figura 4.1

Okandjombo se encuentra dentro de los límites del Nama-Karoo, si bien según se avanza hacia al norte de Namibia la separación biogeográfica entre sabana y desierto va siendo cada vez más arbitraria, dado que el paso de un bioma a otro se acentúa progresivamente. En lo referente a la vegetación regional actual, Okandjombo se sitúa en el límite occidental (localidades de Kaoko-Otavi u Opuwo) de una sabana mesófila relativamente densa, dominada por *Colophospermum mopane* en la que se intercalan diferentes especies del género *Acacia* (Fig.-2.13).

De esta forma, la sabana está influyendo notablemente en la composición y la estructura de la vegetación de la zona estudiada, confiriendo al paisaje vegetal una organización cercana a la doble estratificación, con una coexistencia de árboles (sobre todo nanofanerófitos), arbustos rastreros y un estrato herbáceo dominado fundamentalmente por poáceas. Los árboles no suelen superar los 8 m de altura, y se distribuyen localmente minimizando la exposición al sol por lo que se concentran en las laderas de umbría. En la Fig.- 4.5 se muestra un perfil de la distribución de la flora según condicionamientos topográficos. Los árboles que muestran una mayor resistencia a la exposición al sol y a situaciones edáficas adversas incluyen varias especies de *Commiphora* (Burseraceae), básicamente representado por *C. virgata*, *C. wildii*, *C. giesi*, *C. multijuga*, y *Sterculia africana* (Sterculiaceae), que se sitúan en las cimas de los afloramientos y en las zonas más rocosas (Curtis, y Mannheimer, 2005). Las especies del género *Commiphora* son capaces de crecer en situaciones de elevada evapotranspiración, siendo el fanerófito predominante en la ladera de solana. Los taxa *Terminalia prunioides*, *Combretum* (Combretaceae) y *Euphorbia guerichiana* (Euphorbiaceae) son progresivamente más patentes conforme se desciende hacia el cauce seco. Éstos son en general más abundantes en umbrías donde además aparece muy ocasionalmente la combretácea *Combretum watii*, que es endémica, o *C. imberbe* típica de márgenes de ramblas o ríos (Apéndice A.1.3).

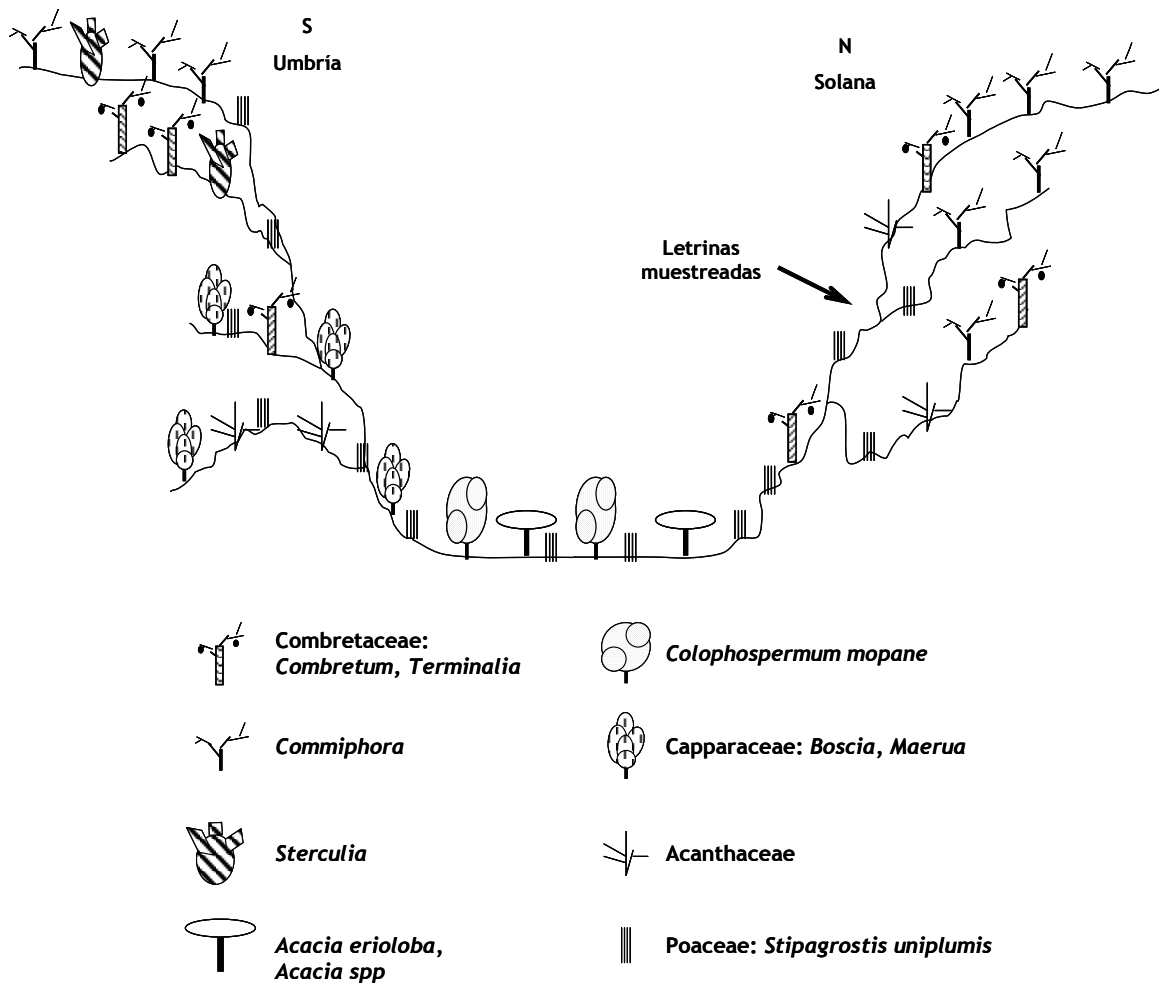
En el pie de las colinas rocosas se hacen más frecuentes las caparáceas *Boscia albitrunca*, *B foetida*, y *Maerua schinzii* (Capparaceae) acompañadas por ejemplares dispersos de la bignoniácea *Rhigozum brevispinosum*, así como de *Euphorbia damarana* y *E. virosa*.

Dentro de los propios límites del lecho fluvial aparece de forma notable la cesalpinoidea *Colophospermum mopane*, especie capaz de rebrotar del propio tronco tras ser talado y con gran eficiencia hídrica sobre suelos arenosos. Distintas especies del género *Acacia* aparecen asimismo en el cauce, aunque domina *Acacia erioloba* (Mimosoideae) junto con la salvadorácea *Salvadora persica* y la ebenácea *Euclea pseudobenus*.

En el estrato arbustivo destacan las acantáceas *Justicia* y *Petalidium*, ampliamente distribuidas por todo el Nama-Karoo y soportando largos periodos de sequía. Además son frecuentes diferentes asteráceas, así como *Myrothamnus flabellifolius* (Myrothamnaceae), planta denominada localmente “arbusto de la resurrección” puesto que tiene la capacidad de soportar largos periodos de estiaje con estado vegetativo ralentizado, recuperando la turgencia y floreciendo con las primeras

lluvias. Entre las herbáceas sobresale la poácea hemicriptófito *Stipagrostis uniplumis* (Poaceae), aunque también aparecen algunas poáceas terófiticas y la zigofilácea *Tribulus terrestris*.

Fig.- 4.5: Perfil esquemático de la distribución de los principales taxa a tenor de la topografía. Schematic profile where the main taxa distribution is shown according to the topography.

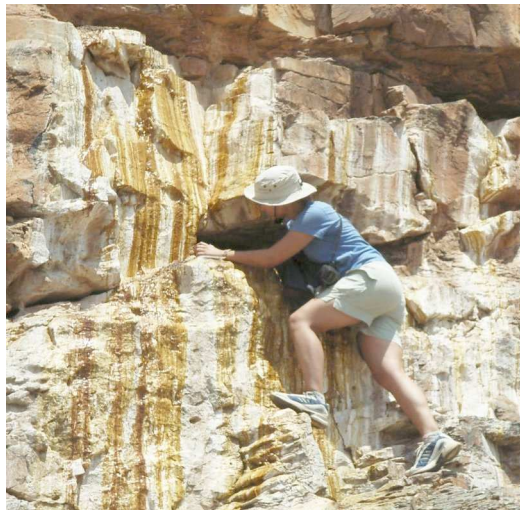


4.2 Detalles metodológicos

Las letrinas estudiadas fueron extraídas en la ladera de solana del afloramiento (Fig.- 4.6); un total de seis letrinas fueron muestreadas si bien sólo cuatro de ellas han sido analizadas.

El proceso de muestreo de la letrina fósil seguido es el descrito en el Capítulo 3. En el esquema representado en la Fig.- 4.7 se muestra el contexto estratigráfico de las letrinas; los depósitos identificados con números romanos fueron posteriormente subdivididos en un número variable de muestras en función del espesor de cada letrina.

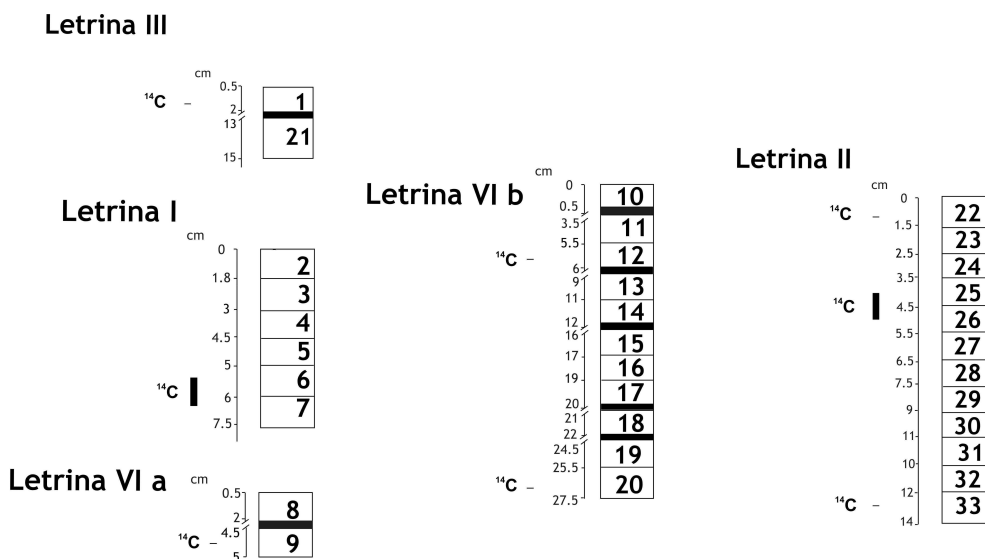
Fig.- 4.6: Cavidades del afloramiento rocoso en donde fueron muestreadas las letrinas de Okandjombo. *Rock shelters from the rock outcrop where the Okandjombo's latrines were sampled.*



Nótese al abundancia de *hyraceum* adherida a las paredes rocosas

Las letrinas estudiadas son depósitos de color marrón oscuro, con una superficie brillante y rígida, probablemente debido a la solidificación del *hyraceum*. En el proceso de muestreo se comprobó como cada letrina mantenía durezas diferentes, si bien todas ellas se muestran extremadamente rígidas en el exterior. En el caso concreto de la letrina II se precisó una sierra eléctrica geológica como la mostrada en la Fig.- 3.1. Se observó que las letrinas fósiles pueden contener macrorrestos vegetales en un estado de conservación muy bueno. Aunque en general, dado que los damanes no acumulan restos, este hallazgo no fue frecuente (Fig.- 4.8)

Fig.- 4.7: Esquema del perfil de cada letrina muestreada en Okandjombo.
Profiles of middens recovered in Okandjombo.



Las bandas negras dentro de cada letrina representan fragmentos que no fueron procesados. Se indican las muestras que fueron enviadas a datar.

Se tomaron ocho muestras para la datación con ^{14}C y AMS y posterior calibración. La representación moderna está formada por 3 muestras de excremento fresco (M1, M2 y M3) recogidas en diferentes abrigos rocosos dentro del afloramiento y una (M4) que constituye la parte superior de la letrina VI pero no embebida en el conjunto fósil.

Fig.- 4.8: Detalle de una sección de la letrina de Okandjombo VI b. *Detail of one of the samples from the midden Okandjombo VI b.*



Se indica la aparición de un resto vegetal que podría corresponder con el tallo de una poácea.

4.2.1 Análisis numérico

Se calcularon la riqueza y la diversidad a lo largo de la secuencia, con las muestras ordenadas cronológicamente y se eligió el análisis DCA para representar la ordenación espacial de los resultados. En ausencia de normalidad y respuesta lineal de las variables a los gradientes (o desconociendo si esta última condición se cumple) el uso de PCA no resultaba el más coherente. En el caso de NMDS la varianza captada por cada dimensión era menor que la expresada en los ejes de DCA.

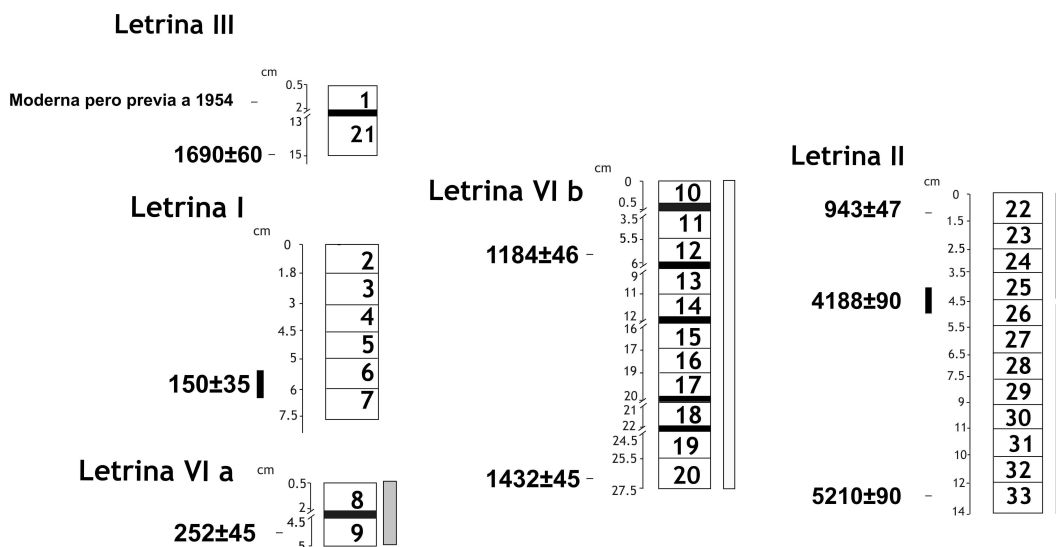
4.3 Resultados

El análisis polínico llevado a cabo permitió la identificación de 41 *taxa* diferentes de espermatófitos. Además se pudo determinar la existencia de esporas triletas y monoletas, (mayoritariamente de pteridófitos). Asimismo se detectó la existencia de esporas y arbusculos o fragmentos de arbusculos del hongo micorrízico *Glomus* (Fig.- 4.10).

El conjunto de las letrinas estudiadas permite estudiar las pautas de cambio vegetal en la región desde *ca.* 5200 años BP (Fig.- 4.10 y Tabla 4.1). En términos

generales, las secciones modernas representan adecuadamente la vegetación actual, aunque se observa cierta heterogeneidad en los porcentajes de Combretaceae obtenidas en cada muestra.

Fig.- 4.9: Letrinas y dataciones obtenidas en Okandjombo. *Middens and dating obtained in Okandjombo.*



Observando el diagrama expuesto en la Fig.- 4.10 cabe destacar la ausencia de un cambio cualitativo en la composición florística a lo largo del registro de Okandjombo. Sin embargo, éste sí refleja una alteración cuantitativa notable en la relación árboles:herbáceas entre el periodo 5-4 Ka BP y los últimos 1400 años. Entre los componentes del estrato arbóreo *C. mopane*, Combretaceae, *Acacia*, *Commiphora* y Capparaceae son los tipos arbóreos más frecuentes mientras que las poáceas y *Tribulus* (Zigophyllaceae) son los elementos del componente herbáceo más relevantes. Respecto a los palinomorfos del estrato arbustivo, es conveniente señalar que corresponden mayoritariamente a *taxa* entomófilos. Esto podría suponer, a priori, cierta infra-representación, aunque su escasa abundancia en la vegetación parece explicar la baja proporción en las muestras modernas.

Las acantáceas son la familia que más destaca, con un patrón de variación heterogéneo entre los géneros, seguidas de Aizoaceae y Asteraceae. Su representación polínica, invariable si bien escasa, indica una presencia más o menos continua en la zona de estudio, aunque probablemente se distribuyeran de forma dispersa.

Tabla 4.1: Edades calibradas y no calibradas obtenidas para las secuencia de Okandjombo. *Calibrated and uncalibrated dates obtained for the Okandjombo sequence.*

Lab No	¹⁴ C (años no calibrados BP)	Edades calibradas (años BP)	Edades calibradas (años AD-BC)	δ ¹³ C (‰PDB)
UG 01056. III (1)	moderna *		1683-1954 AD	-23.15
Pta-9384. I (6 y 7)	150±35	152	348(409)-438 AD	-24.4
UG 01057. VIa (9)	252±45	280	1650-1802 AD	-23.27
UG 01058. VIb (11)	1184±46	1200	869(893)-972 AD	-24.03
UG 01059. VIb (20)	1432±45	1445	662(653)-675 AD	-24.18
UG 01054. II (22)	943±47	1001	1037(1160)-1197 AD	-21.44
Pta-9385. III (21)	1690±60	1637	348(409)-438 AD	-23.8
UG 01055. II (entre 25 y 26)	4188±50	4240	2884-2579 BC	-21.80
Pta-9387. II (33)	5210±90	6126	4045-(3972) 3938 BC	-22.8

*moderna, pero probablemente pre-1954

UG: laboratorio de Datación con Radiocarbono de la Universidad de Georgia. Datación AMS.

Pta.-: QUADRU. Datación tradicional.

Los números romanos se refieren a las letrinas mientras que los árabes se refieren a las muestras. Las dataciones calibradas y no calibradas se ofrecen con un error de $\delta \pm 1$.

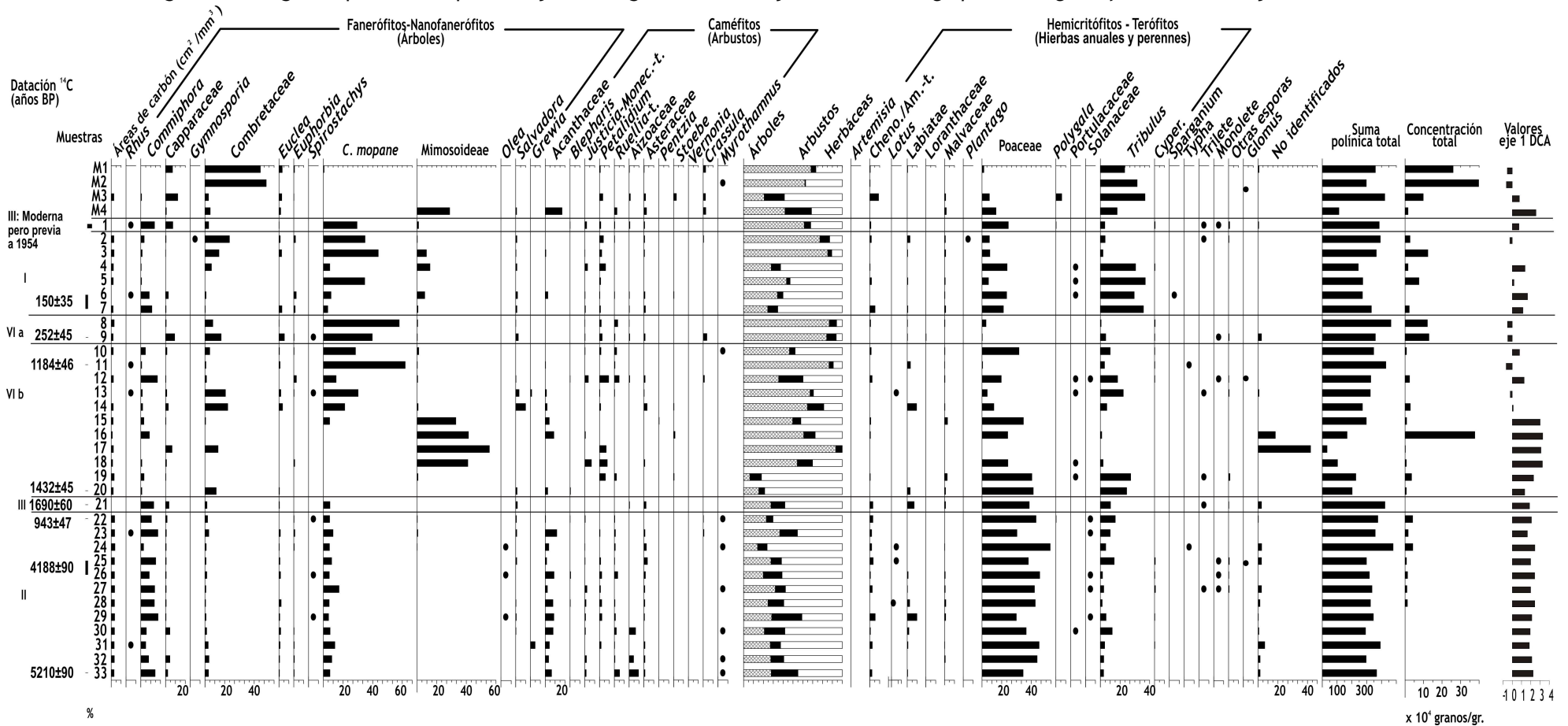
De igual modo, entre los terófitos y hemcriptófitos, los tipos polínicos Lamiaceae y Chenopodiaceae-Amaranthaceae mantienen una baja representación, aunque constante en el tiempo y con escasa variabilidad.

Si bien los palinomorfos sin identificar no son abundantes, en los casos de las muestras 16 y 17 quedaron como no identificados un elevado porcentaje de granos de polen. Dichas muestras no mantienen una suma polínica alta y por tanto deberán ser interpretadas cuidadosamente.

En prácticamente todas las muestras se llegó a contar un mínimo de 250 granos de polen excepto en la secuencia 16-18 de la letrina VI b y en la muestra reciente M4. La concentración polínica media se sitúa alrededor de 100×10^3 granos por gramo de sedimento (Fig.- 4.10)

Las áreas de carbón (mm^2/cm^3) mantuvieron valores relativamente bajos y constantes a lo largo de toda la secuencia, aunque fueron ligeramente más altas en la letrina II.

Fig.- 4.10: Diagrama polínico de porcentajes del registro de Okandjombo. *Percentage pollen diagram from the Okandjombo record.*



Los números romanos corresponden con cada una de las letrinas representadas en la Fig. 4.8. Las dataciones están expresadas en años BP no calibradas. En el extremo derecho se han representado los valores de cada muestra en el eje 1 del DCA. Cada una de las líneas horizontales representa el comienzo de una letrina o muestra diferente. Las muestras 1 y 21 forman parte de la misma letrina aunque se muestran de manera independiente con el fin de encajar los resultados en una secuencia cronológica coherente.

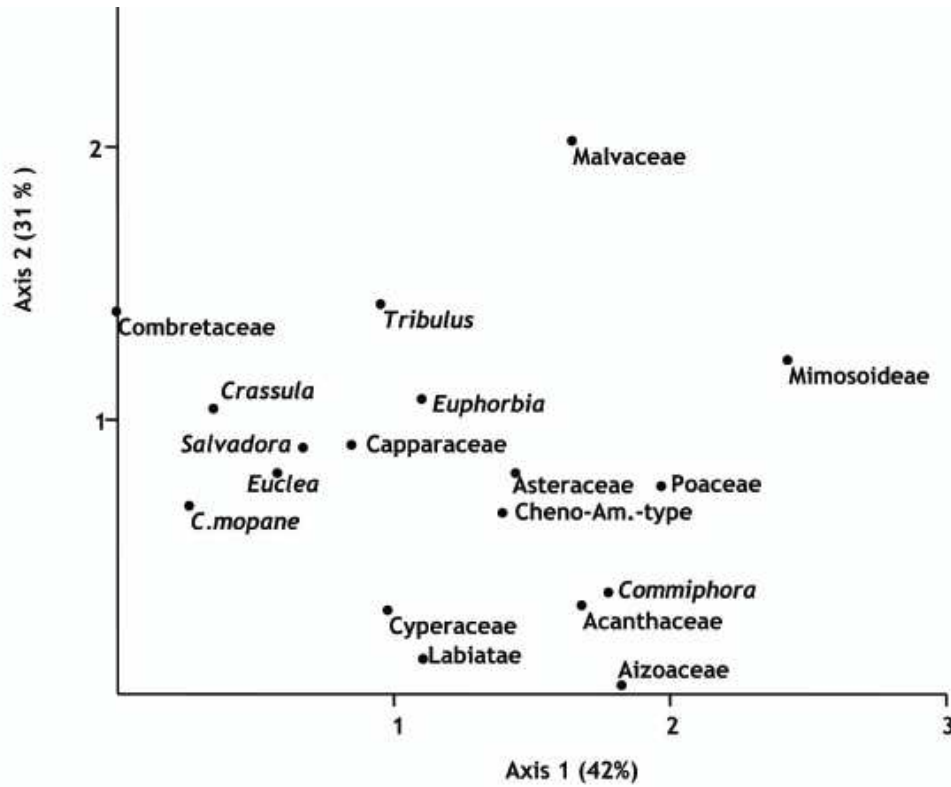
G. Gil Romera

El primer eje del DCA explica el 42% de la variabilidad observada (Fig.- 4.11) y ordena con los valores más pequeños a la mayor parte de los *taxa* arbóreos (*C. mopane*, Combretaceae, *Euclea*, *Salvadora*, Capparaceae) excepto Mimosoideae aunque también agrupa algunos hemicriptófitos y terófitos (*Tribulus* y Lamiaceae). Los valores mayores en el eje 1 corresponden fundamentalmente a caméfitos y herbáceas (Poaceae, Acanthaceae, Aizoaceae o el tipo polínico Chenopodiaceae-Amaranthaceae) así como los grupos de árboles *Commiphora* y Mimosoideae. El eje 2 explica el 31% de la varianza restante y contrasta un complejo grupo de *taxa* cuyos valores mayores corresponden con Malvaceae, *Tribulus*, Combretaceae y Mimosoideae mientras que los menores incluyen Aizoaceae, Lamiaceae, Cyperaceae, Acanthaceae y *Commiphora*.

Los valores de cada muestra en el eje 1 se representan en el extremo izquierdo de la

Fig.- 4.10. Éstos parecen sugerir valores altos y estables desde el comienzo de la secuencia en la letrina II hasta ca. 1.3 Ka BP, en donde se produce una fluctuación errática con oscilaciones acusadas hasta el presente.

Fig.- 4.11: Selección de *taxa* encontrados en Okandjombo ordenados según los ejes 1 y 2 del DCA y valores de cada *taxon* en los ejes. *DCA axis 1 and 2 for selected palynological types found in Okandjombo and table with the numerical values.*



	Axis 1	Axis 2	
Combretaceae	0,000	Aizoaceae	0,000
<i>C. mopane</i>	0,266	Labiatae	0,198
<i>Crassula</i>	0,351	Cyperaceae	0,298
<i>Salvadora</i>	0,671	Acanthaceae	0,319
<i>Euclea</i>	0,680	<i>Commiphora</i>	0,374
Capparaceae	0,849	<i>mopane</i>	0,682
<i>Tribulus</i>	0,954	Poaceae	0,731
Cyperaceae	0,984	Cheno-Am	0,790
<i>Euphorbia</i>	1,106	Asteraceae	0,817
Labiatae	1,121	<i>Euclea</i>	0,855
Asteraceae	1,426	<i>Salvadora</i>	0,892
Cheno-Am	1,436	Capparaceae	0,905
Malvaceae	1,653	<i>Crassula</i>	1,036
Acanthaceae	1,682	<i>Euphorbia</i>	1,068
<i>Commiphora</i>	1,752	Mimosoideae	1,209
Aizoaceae	1,835	Combretaceae	1,387
Poaceae	1,889	<i>Tribulus</i>	1,412
Mimosoideae	2,433	Malvaceae	2,014

4.4 Discusión

En el intento de interpretar los resultados representados en el diagrama polínico se han encontrado ciertos problemas que sólo pueden ser resueltos satisfactoriamente a través del estudio detallado de muestras de polen moderno procedentes de una región más amplia. La variabilidad encontrada en las muestras modernas puede deberse a condicionantes tafonómicos, puesto que la muestra M3 fue tomada en la zona más alta de la ladera norte, mientras que las muestras M1 y M2 fueron extraídas de fracturas en la propia pendiente. Además, en la muestra M4, que forma parte de la zona superficial de una letrina, se observan mayores porcentajes de polen de tipo *Acacia* y *Acanthaceae* que en el resto de muestras modernas. Esto podría relacionarse con procesos deposicionales diferenciales, como una menor influencia del viento o un papel más importante de la dieta del damán. Puede que al encontrarse formando parte de una letrina ya conformada y cementada en *hyraceum* haya habido una menor entrada de polen arrastrado por el viento que en los excrementos frescos y sueltos en la superficie de los abrigos rocosos. Estudios tafonómicos nos permitirían atribuir, de una forma más fiable, las variaciones recientes en los porcentajes de los diferentes *taxa* a causas deposicionales, a la variabilidad fenológica o a los cambios ambientales reales. En definitiva, una aproximación metodológica de este tipo nos ayudaría a inferir relaciones de causalidad en el espectro polínico fósil.

Asimismo, tal y como se exponía en la metodología, puede ocurrir que las muestras modernas estén condicionadas en mayor medida por cambios puntuales que las fósiles, de manera que la variabilidad así producida resulta difícil de controlar.

Determinar si la señal polínica registrada es de origen local o regional es complejo; por una parte se carece de inventarios de vegetación en las áreas circundantes o de mapas de vegetación de detalle que permitieran hacer aproximaciones acerca del origen de los *taxa*. Por otra parte, a pesar de que la fuente principal de polen es la dieta del damán, la ausencia de grandes barreras topográficas que frenen el avance de los vientos podría suponer que parte de los *taxa* observados hayan sido depositados por vía aérea. En concreto, una mayor incidencia de vientos orientales, frecuentes durante el verano, explicaría la llegada de polen procedente de la sabana. Sin embargo la dominancia de vientos en esta zona no está clara puesto que la incidencia de los sistemas atmosféricos ecuatoriales (ZCIT y CAB) podrían igualmente aportar polen desde el norte. De modo similar los vientos del sur-sureste arrastrarían *taxa* desde las zonas más áridas del desierto u otras zonas de Nama-Karoo durante la mayor parte del año.

En relación con el origen del polen resulta interesante la presencia de algunos géneros arbóreos. Por ejemplo *Olea* aparece de forma puntual en la letrina más antigua entre ca. 5000 y 4000 años BP pero actualmente no se encuentra en la zona. Asimismo *Spirostachys* y *Rhus* son árboles que no se encuentran en el área estudiada pero que sin embargo se presentan de manera aislada a lo largo de la secuencia. Contrariamente, se da el caso de *taxa* que a pesar de hallarse en lugares cercanos a Okandjombo quedan reflejados en el registro fósil esporádicamente como puede ser el caso de *Gymnosporia*.

El hecho de que cada letrina mantenga una variabilidad interna alta en la tasa de sedimentación (Fig.- 4.10) subraya el cuidado que hay que tener a la hora de estimar la cronología de forma lineal en las muestras no datadas de manera absoluta - especialmente en aquellas cuyas dataciones más próximas difieren en varios milenios- y de la interpretación del cambio en términos del tiempo que representan.

Así, en la base de la letrina II entre las muestras 26 y la 33 se recogen sólo mil años con 7 muestras entre ellas mientras que en la zona superior del mismo depósito se registran más de 3000 años y tan solo existen 4 muestras. Obviamente, el nivel de detalle del cambio producido a lo largo de la base de la acumulación es mucho mayor que el observado en su sector más superficial. Por las mismas razones, la comparación entre letrinas independientes y la observación de las oscilaciones en términos relativos debe hacerse de forma cauta. Si entendiéramos las letrinas como secuencias depositadas de manera cuasi-lineal, una presunta escala de centurias como la establecida en el depósito II presentaría un patrón de cambio muy diferente al observado en la letrina VI b donde podemos concebir una resolución en décadas. Todas estas observaciones ponen de manifiesto la necesidad de profundizar más en las limitaciones estratigráficas del método empleado que, por otro lado, es el único disponible.

Por otra parte, existen cambios en la concentración total que, o bien marcan diferentes ratios de sedimentación, o bien responden a una expansión de la vegetación. Como se explicaba en la metodología, profundizar en la tasa de sedimentación de toda la secuencia resulta difícil. Por tanto, la concentración polínica es un parámetro que, con la información disponible actualmente, resulta difícil de interpretar.

Con respecto al análisis de correspondencias, aunque resulta difícil identificar gradientes o patrones de distribución a la luz de los conjuntos que se obtienen, se pueden destacar algunos aspectos de la ordenación. El eje 1 puede ser leído como un gradiente de pertenencia a la sabana, en el que los valores menores indican una sabana más densa - *Colophospermum mopane*, Combretaceae, Capparaceae o freatófitos como

Euclea y *Salvadora*- o apuntan hacia una regresión en la cobertura del estrato herbáceo.

Si bien *Mimosoideae* representa a *taxa* relacionados con la expansión de la sabana, su alto valor en el componente 1 puede deberse a su aparición aislada de forma destacada en la letrina VIb (entre las muestras 16 y 18), en donde aparece con proporciones elevadas en muestras en las que la suma polínica obtenida es muy baja.

Los *taxa* agrupados con valores mayores son aquellos que indican condiciones más propias del desierto pero que responden rápidamente a las precipitaciones (*Poaceae*, *Chenopodiaceae*) o que pueden florecer durante largos periodos de sequía (*Commiphora*, *Acanthaceae*, *Aizoaceae*) (Curtis y Mannheimer, 2005).

El eje 2 del DCA es difícil de interpretar en términos de gradientes ambientales subyacentes dado que la significación biológica de tal agrupación no es fácil de deducir considerando además, que la mayoría de los *taxa* no tienen valores muy diferentes de 1. La presencia en proporciones constantemente bajas y aisladas de *Malvaceae* y *Aizoaceae* podría estar sesgando el análisis.

La variación errática de los valores del eje 1 del DCA en las muestras más recientes podría estar indicando perturbaciones ambientales reflejadas por la variación constante de diferentes *taxa*. No obstante, es importante recordar que la escala temporal de las muestras desde los últimos 1400 años es variable y por tanto los espectros polínicos que registran están condicionados por el lapso temporal recogido en cada caso.

A pesar de las limitaciones detalladas se podría concebir el conjunto de letrinas como una secuencia. Se puede así establecer una comparación en términos de tendencias entre el cambio que refleja la letrina más antigua, con una amplitud temporal de 5000 años, y todas las más recientes, las cuales detectan cambios a distintas escalas desde los últimos 1500 años.

Con la información disponible hasta este momento se ha tratado de investigar sobre posibles modelos e hipótesis que expliquen el patrón de cambio de la secuencia polínica. Para facilitar el seguimiento de las interpretaciones ulteriores se ha realizado una figura sintética con los *taxa* más relevantes dentro de cada biotipo (Fig.- 4.12). En ésta se detalla la estratigrafía de cada letrina, las dataciones obtenidas y los resultados sintéticos para cada muestra.

Tal y como se exponía en la descripción física de esta localidad, aunque nos encontramos dentro de los límites del Nama-Karoo, tanto la vegetación actual como la reflejada en el espectro polínico muestra una clara influencia florística y estructural de elementos de la sabana árida. La abundancia de fanerófitos y en especial de

Combretaceae, *Colophospermum mopane*, *Acacia*, Capparaceae, etc., son buena muestra de dicha proximidad con la sabana. El paisaje vegetal que indica la relación árboles: arbustos: herbáceas durante el Holoceno Medio podría interpretarse también como una sabana más abierta, o como un ambiente del tipo del Nama-Karoo pero con mayor cobertura de nanofanerófitos.

El papel de ecotono que juega el Nama-Karoo es especialmente notable en este sector septentrional donde el tránsito entre Sabana y Desierto es menos gradual que en las zonas meridionales. Así, las variaciones en la vegetación a lo largo de la secuencia podrían ser parcialmente entendidas en términos de dinámica de la sabana, tal y como se muestran las agrupaciones de *taxa* en el eje 1 del DCA.

Los posibles efectos de la proximidad del Namib sobre la vegetación de este sector son difíciles de identificar dado que la propia dinámica vegetal del desierto depende únicamente de la cantidad de precipitación, factor que, por otra parte, es irregular e impredecible en términos regionales. La presencia de poáceas terófitas en la zona sería una consecuencia de su cercanía al desierto, si bien discriminar en el elenco de pólenes fósiles aquéllas que representan las terófitas es inviable. Sin embargo, los *taxa* extremadamente bien adaptados a la aridez, todos aquellos que se correlacionan con valores mayores con el eje 1 del DCA, pueden ser indicadores de mayor aridez frente a los *taxa* de la sabana.

Si bien los pequeños valores de la relación árboles: herbáceas durante el Holoceno Medio (6-4 Ka BP) no nos permite hacer estimas de la cobertura real de ninguno de los dos grupos, la mayor frecuencia de poáceas podría interpretarse como consecuencia de una mayor disponibilidad hídrica. Muchas especies gramínoideas se caracterizan por transpirar intensamente cuando el abastecimiento de agua es favorable. Entonces realizan una intensa fotosíntesis, produciendo gran cantidad de masa orgánica en un corto periodo de tiempo (Seely, 1978; 1997). Tras el periodo húmedo siguen transpirando hasta que la planta se seca, dejando con vida el cono del tallo y el sistema radical en el caso de las hemicriptófitas o deshidratándose completamente en el caso de las terófitas. Puesto que las precipitaciones en zonas áridas tienen un carácter errático y están heterogéneamente distribuidas en el tiempo y en el espacio (Günster, 1995), la dominancia de herbáceas entre ca. 5200 y 1300 años BP podría deberse, no tanto a una mayor cantidad de precipitación, sino a un incremento en la frecuencia y a una mejor distribución espacial de las lluvias.

Por tanto, el declive del estrato herbáceo durante los últimos 1400 años aproximadamente sería la consecuencia de un paulatino establecimiento de las condiciones de aridez imperantes hoy en la zona. Durante el último milenio, las lluvias habrían tendido a ser menos frecuentes, menos cuantiosas y menos predecibles. Este

hecho habría permitido cierta constancia en las herbáceas, especialmente terófitas - cuya labilidad les permite una rápida respuesta a los incrementos en la pluviosidad.

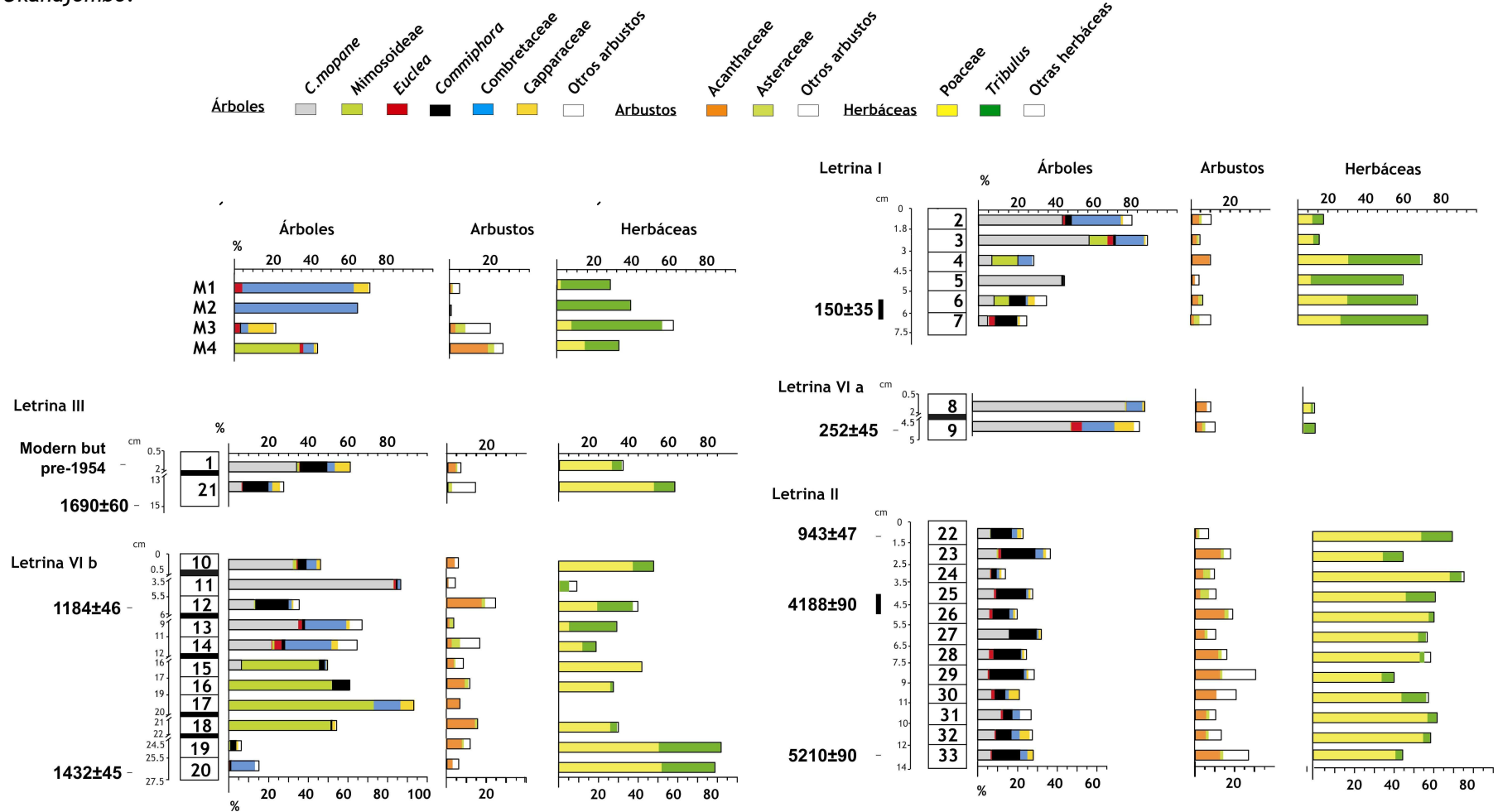
Si a tenor de la mayor concentración de poáceas se infiere una mejor precipitación, también se esperaría un incremento en la floración de árboles aumentando su proporción en el espectro fósil. Sin embargo, lo que se observa es que durante el Holoceno Medio el componente leñoso mantuvo porcentajes reducidos y estables. La abundancia de árboles aumentó precisamente cuando la frecuencia de poáceas disminuía durante el último milenio. Esta correlación negativa podría estar ligada a diferentes factores ecológicos vinculados a la interacción de los dos estratos de la sabana y a la intervención de estos controles en diferentes escalas espacio-temporales.

Cabría plantearse otra hipótesis alternativa. Si bien la abundancia de herbáceas durante el Holoceno Medio fue ocasionada por una mejor distribución más regular de las precipitaciones, el periodo subsiguiente pudo ser mucho más húmedo generando una expansión del estrato arbóreo. Según esta idea, desde ca. 1400 años BP habrían aparecido circunstancias más húmedas que las actuales y que las previas. Sin embargo, cabría preguntarse a qué se debe la progresiva reducción de herbáceas si se asume que la disponibilidad hídrica era aún mejor que en la fase anterior.

Tanto en un caso como en otro parece evidente que la zona siempre ha recibido una precipitación veraniega, dado que los únicos *taxa* que podrían indicar lo contrario son las suculentas (*Aizoaceae* y *Crassula*). El hecho de que estos *taxa* aparezcan en la actualidad en esta región, en la que la mayor entrada de pluviosidad es durante el verano, les resta valor como indicadores de una potencial precipitación invernal.

Más adelante en este capítulo se explicarán en detalle las alternativas de cambio sugeridas pero antes se hace necesario un breve análisis de los determinantes de la interacción árbol-poácea en las sabanas áridas. La comprensión de la estructura de la sabana ayudará a discernir las causas de tan acusado cambio en la dominancia de árboles y herbáceas y a entender mejor los dos escenarios propuestos.

Fig.- 4.12: Diagrama polínico sintético de porcentajes para Okandjombo. *Synthetic percentage pollen diagram for trees, shrubs and herbs in Okandjombo.*



Se muestran los resultados porcentuales para algunos *taxa* seleccionados junto con los perfiles de cada letrina, el grosor de las muestras y las dataciones no calibradas de ^{14}C .

4.4.1 Descripción del paleoambiente durante el Holoceno Medio y Tardío: la sabana árida, el equilibrio árbol-poácea y su marco paleoclimático

Como se mencionaba en la descripción de la Sabana en el capítulo 2, la coexistencia de árboles y herbáceas en el mismo ambiente ha estimulado la investigación ecológica durante mucho tiempo y aún continúa siendo un tema a debate. El supuesto equilibrio árbol-poácea que se atribuye a la sabana ha sido frecuentemente explicado a través de la bien conocida hipótesis de Walter (1971; 1973) del doble uso radical del nicho. Según esta visión se asume que el sistema de ramificación fasciculado de las raíces de las poáceas está especialmente adaptado a la absorción hídrica en suelos arenosos, con gran capacidad para la retención de agua incluso fuera del periodo de lluvias. Sin embargo, las especies leñosas mantienen un sistema radical extensivo; las gruesas raíces se extienden a gran distancia tanto en sentido horizontal como en profundidad. Este sistema de ramificación permite la extracción de agua en suelos rocosos en los que este recurso se reparte irregularmente. Así, las poáceas serían capaces de aprovechar pequeñas cantidades de precipitación y retenerla en las capas superiores del suelo evitando su percolación hacia niveles inferiores. Si las lluvias superan los 300 mm el suelo se humedece hasta mayor profundidad, entonces las poáceas aumentan de tamaño pero dejan que cierta cantidad de agua se aproveche en los niveles inferiores, permitiendo así a las leñosas sobrevivir a la época seca y dando lugar a un pequeño matorral. Si la precipitación aumenta aún más, los árboles grandes pueden aparecer de forma aislada manteniendo el estrato herbáceo que actuaría regulando la cantidad de agua que alcanzará el horizonte edáfico de las raíces de las leñosas. Si la abundancia de leñosas fuera verdaderamente grande, a causa de lluvias abundantes y muy recurrentes, las copas de los árboles formarían una cobertura que impediría el desarrollo de las poáceas.

Según este planteamiento, el frágil equilibrio de la ratio árbol: herbácea se vería fácilmente perturbado cuando se altera alguno de sus componentes. El sobrepastoreo supone la retirada del estrato herbáceo, lo que evita la pérdida por transpiración y deja más agua disponible para las especies leñosas. Éstas se desarrollan más fácilmente haciendo que la sabana se convierta en un matorral denso de especies no muy palatables. En tales circunstancias los plantones de árboles no están en competencia con las raíces de las poáceas, de manera que si los árboles tienen éxito en el establecimiento impiden el desarrollo de un estrato de poáceas continuo. Además, la dispersión zoócora de semillas por el tracto digestivo facilita un desarrollo más fácil y extensivo de los árboles. Este fenómeno de matorralización, designado en inglés como

bush encroachment, fue introducido en el capítulo 2 al hablar de la sabana. Se trata de un proceso ampliamente comprobado en África meridional y que preocupa a gran parte de los pastores cuyo ganado depende de la cubierta de herbáceas que aparece tras las lluvias veraniegas en ausencia de dicha matorralización.

Estudios más recientes, centrados en diferentes aspectos ambientales, han permitido la aparición de nuevas hipótesis acerca del potencial equilibrio de la sabana árida en zonas marginales. Estos trabajos no reconocen el mecanismo identificado por Walter (1971) como ampliamente generalizable ya que se han observado grandes diferencias en el grado de acceso a la humedad edáfica disponible entre las diferentes especies de poáceas y de árboles. Para explicar la realidad multiescalar de la sabana se han empleado diferentes aproximaciones; estudio demográfico de diferentes *taxa* arbóreos, análisis de los factores limitantes para el establecimiento de leñosas y, especialmente interesantes aquellos que han ensayado modelos espacio-temporales de la dinámica vegetal (Belsky, 1990; Jeltsch *et al.*, 1996; Scholes, 1997; Scholes y Archer, 1997; Ward y Ngairorue, 2000; Gillson, 2004; Wiegand *et al.*, 2005; Ward, 2005). De hecho, las simulaciones espacio-temporales muestran que las sabanas áridas puede que no representen una mezcla equilibrada de dos estratos, sino más bien un sistema inherentemente inestable que persiste debido a perturbaciones como precipitaciones erráticas, herbivoría y fuego (Sullivan, 1996; 1999).

En concreto, Wiegand *et al.* (2006) proponen una hipótesis que entiende la sabana como un mosaico dinámico que permite la ocurrencia coetánea, tanto de teselas en las que se da la coexistencia de herbáceas y árboles, como de otras en las que se haya empezado a dar un proceso de matorralización. En tal escenario, la expansión de un matorral, la existencia de individuos arbóreos maduros y la sabana abierta serían tres estadios de un mismo sistema en una sucesión cíclica. Serían las perturbaciones externas las promotoras del cambio de una forma a otra (Jeltsch *et al.*, 1996). Según Scholes (1997) y Zeidler *et al.* (2002) los determinantes primarios de la estructura de la sabanas áridas son la disponibilidad hídrica y los nutrientes edáficos.

La expansión del estrato arbóreo comienza con la coincidencia espacio-temporal de varios eventos de precipitación sobre una tesela de sabana abierta, lo que permite alcanzar el nivel crítico de disponibilidad hídrica para germinación de los árboles. Transcurrido el tiempo, es la propia competencia entre elementos arbóreos lo que hace que la sabana vuelva a hacerse más abierta. Dado que las lluvias en las sabanas áridas están distribuidas azarosamente, la concurrencia de varios eventos de precipitación en una sola zona es rara; esto conlleva que exista una disparidad espacial muy importante dentro de la sabana dando lugar a un mosaico en el que pueden darse simultáneamente los tres estratos (Wiegand *et al.*, 2005; 2006).

Una vez explicadas las hipótesis sobre los controles estructurales del bioma y considerando diferentes circunstancias ambientales, se replantean a continuación las dos posibles situaciones climáticas que podrían estar reflejadas en esta secuencia y que denominaremos como escenarios paleoambientales I y II.

ESCENARIO PALEOAMBIENTAL I: circunstancias de relativa humedad durante el Holoceno Medio y posterior establecimiento de la aridez.

A la luz de la hipótesis de Walter (1971, 1973), un régimen pluviométrico superior al actual desde el 5200 BP hasta ca. 1300 años BP sería la causa de la mayor proporción encontrada para las poáceas. Sin embargo, esa mejora en la precipitación no habría sido suficiente para la germinación masiva de fanerófitos en un primer momento, que se mantuvieron con una reducida aunque estable frecuencia. En algún momento en el transcurso de este intervalo temporal, la recurrencia y cantidad de lluvias fue suficiente como para permitir el desarrollo arbóreo, especialmente de *Colophospermum mopane*, lo que podría haber generado una competencia entre los estratos herbáceo y leñoso, dando lugar, en última instancia, a una retracción de las áreas con poáceas.

Por otra parte, el declive en las herbáceas a partir de ca. 1300 BP podría ser debido parcialmente a la creciente aridez, probablemente similar a la actual, con lluvias distribuidas de forma dispersa y eventos de precipitación menos recurrentes. Sin embargo, los árboles habrían seguido utilizando el recurso edáfico disponible. Además, el nivel freático se habría elevado tras el relleno en la cabecera de los cauces fluviales remontantes del Gran Escarpe durante el pulso húmedo acontecido en el periodo precedente. Esto habría dado lugar a una mayor cantidad de humedad útil. Además, la progresiva reducción en la cubierta de poáceas habría permitido el establecimiento de árboles juveniles, aunque esta última especulación exigiría altas precipitaciones que permitieran el establecimiento de plantones; especialmente en el caso de *C. mopane* y ciertas combretáceas cuyo desarrollo requiere condiciones óptimas (Apéndice A.1.2 y A.1.3)

Además, y siguiendo con la línea de la teoría de Walter (1971, 1973), podrían existir determinantes no climáticos que explicaran el cambio en la ratio árbol: poácea. Intervalos de sequía producidas en otros lugares más australes de Namibia podrían haber empujado a los megahervíboros a pastar en zonas septentrionales, permitiendo así la expansión del estrato arbóreo en un proceso claro de matorralización de la sabana. Esto explicaría el evidente incremento en las proporciones de fanerófitos y el consecuente decremento de las poáceas. No en vano, la antigua presencia de actividades ganaderas en el área (Albrecht *et al.*, 2001) apoya la posibilidad de una

matorralización debida a sobrepastoreo. Por otra parte, *Tribulus*, otra herbácea frecuente en los espectros fósiles de Okandjombo, es una especie marcadamente ruderal que aparece asociada con valores bajos al eje 1 del DCA junto con el conjunto arbóreo. Este hecho sustentaría la posibilidad de achaparramiento del paisaje derivado del uso ganadero.

No obstante, es necesario considerar la realidad territorial de la localidad estudiada antes de acogerse totalmente a la hipótesis de Walter (1971) y la competencia hídrica entre los componentes de la sabana. En primer lugar, los suelos en este área son muy escasos. La roca madre aparece al descubierto en casi todos los lugares alrededor de la rambla excepto en el propio cauce seco del río, donde se ha dado un mayor desarrollo edáfico (Fig.- 4.3). Esto habría dificultado enormemente una amplia expansión de árboles sobre los afloramientos rocosos. En segundo lugar, no todos los fanerófitos que forman parte de la sabana árida tienen un sistema radical profundo y extensivo (Apéndice A.1.2), lo que nos llevaría a pensar si en las sabanas áridas los factores que más determinan el equilibrio entre los estratos es la competencia hídrica y el impacto ganadero y no una pluviosidad poco predecible con un coeficiente de variación superior al 70%.

En el marco conceptual de la sabana dinámica expuesto por Wiegand y sus colaboradores (2005, 2006) se podría explicar la fluctuación detectada ca. 1300 años BP como una reacción inherente al sistema en respuesta a una distribución espacial regular de las lluvias durante una fase temporal larga. En otras palabras, no sería la interacción competitiva entre árboles y herbáceas lo que habría motivado el cambio ó el uso pastoral del territorio, sino que una bonanza climática, en términos de lluvias regulares, sobre una tesela del mosaico habría promovido la expansión de árboles. Si contáramos con datos polínicos fiables entre 4000 y 2000 BP quizá se comprobaría cómo el incremento en la cobertura arbórea fue gradual promovido por esa fase húmeda. La consecuente disminución en la cobertura de poáceas no estaría entonces motivada por una reducción en las precipitaciones o por una mayor incidencia de las actividades ganaderas. Un incremento significativo en la presencia arbórea, en su dinámica natural hacia la matorralización tras un periodo largo de lluvias, dio lugar a teselas de sabana más densa y con menos poáceas, que no desaparecerían sino que ocuparían otras áreas. Sin embargo, no se descarta que un retorno a las condiciones de relativa aridez reactivara los fenómenos de sucesión en la sabana, haciendo que el estrato arbóreo se hiciera más disperso y volviendo de nuevo a las circunstancias de una sabana heliófila.

Aplicada a nuestro caso de estudio, el principal problema de esta hipótesis es que, debido a la ausencia de modelos precisos sobre las relaciones entre lluvia polínica

y vegetación, no se puede determinar si el polen “capturado” en nuestras muestras proviene de más de una tesela. Los que apoyan el modelo dinámico de la sabana no especifican las dimensiones de cada área del mosaico, aunque asumen que varios estados se dan simultáneamente. En caso de que el espectro polínico reflejara la vegetación de más de un sector del mosaico, la entrada diferencial de polen se habría realizado a lo largo de toda la secuencia de forma constante.

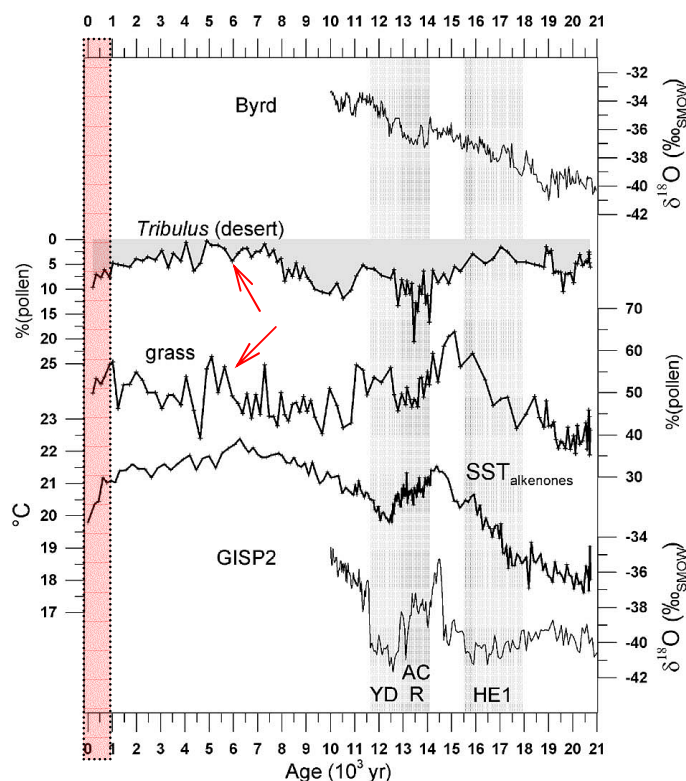
Las causas climáticas que puedan explicar lluvias más frecuentes durante el pasado podrían estar relacionadas con ligeras variaciones en la circulación atmosférica, generando pulsos húmedos o lluvias más regulares. Cambios en la ZCIT, en el CAB o en el *jet stream* subtropical, así como en las corrientes oceánicas y la temperatura superficial del océano⁵ (Tyson, 1986; Preston-Whyte y Tyson, 1988) podrían explicar las circunstancias de mayor humedad. Se sabe que los actuales pulsos húmedos de periodo largo (de unos pocos años a décadas) que afectan al sector sudoccidental africano son originados por anomalías negativas en los campos de presión atmosférica (Tyson, 1986; Tyson *et al.*, 2002). El desplazamiento hacia el sudoeste de los sistemas transportadores de humedad (ZCIT y CAB) facilita la formación de ondas de Alisios cuyas depresiones atmosféricas pueden alcanzar la zona septentrional de Namibia, dando lugar a la convergencia de las masas de aire y a la liberación sobre esta área del calor latente acumulado (Fig.-2.2).

Existen algunas evidencias paleoclimáticas que apoyan circunstancias de mayor humedad durante el Holoceno Medio en la zona noroccidental de Namibia (Kaokoveld y Damaraland) (Apéndice II).

El registro polínico más cercano viene del sondeo marino GeoB 1023 en el litoral namibio-angoleño, en un área próxima a la desembocadura del río Kunene (17°09'S 11°01'E). En la Fig.- 4.13 se muestra como en este estudio la curva de Poaceae experimentaba una elevación mientras que la de *Tribulus* decrecía entre 6.3 y 4.8 ka cal BP (Shi *et al.*, 1998; Dupont *et al.*, 2004). Aunque este estudio se sitúa alrededor de 200 km hacia el norte de Okandjombo estos resultados parecen confirmar unas condiciones de humedad durante el Holoceno Medio en un marco regional. Además existe cierto paralelismo en las oscilaciones descritas por las poáceas; así en el GeoB 1023 el espectro de poáceas fluctúa desde *ca.* 5000 BP con una reducción final en los últimos 1000 años de forma similar a como ocurre en Okandjombo.

⁵ De ahora en adelante la temperatura superficial del océano se denotará por sus siglas en inglés SST (*Sea Surface Temperature*)

Fig.- 4.13: Espectros polínicos de Poaceae y *Tribulus* en el sondeo marino GeoB 1023. *Pollen spectra of Poaceae and Tribulus from marine core GeoB 1023.*



Las curvas representadas en 2° y 3° lugar comenzando desde arriba corresponden a los espectros polínicos de *Tribulus* y Poaceae deducidos del sondeo GeoB1023 en la costa fronteriza de Angola y Namibia. Las flechas rojas indican las diferentes reacciones de poáceas y *Tribulus* ca. 6 Ka cal. BP. La banda coloreada resalta los cambios a lo largo del último milenio.

Fuente: Shi *et al.*, 1998

En el yacimiento de Oruwanje 95/1, a unos 30 km al este de Okandjombo, se llevó a cabo el estudio antracológico de diferentes sedimentos, encontrándose distintas especies arbóreas entre ca. 3000 y 500 años BP (Albrecht *et al.*, 2001). Las proporciones de las diferentes especies encontradas (*Colophospermum mopane*, *Terminalia spp.*, *Combretum spp.*, *Commiphora spp.*) sugieren que no se han producido grandes cambios ambientales. Sin embargo, se encontró mayor cantidad de *Ptaeroxylon obliquum* en los niveles más antiguos que en los modernos. Ésta es una especie abundante en ambientes más húmedos del norte de Namibia en la frontera con Angola. Además, está ampliamente distribuida en los bosques montañosos de África, pero en Namibia se encuentra en el límite sudoccidental de su distribución. Su presencia implicaría asumir una ligera mejora en las condiciones de humedad durante el origen del asentamiento de Oruwanje 95/1.

El estudio mineralógico de un registro holoceno de arcillas marinas obtenido del mismo sondeo marino GeoB 1023, muestra la existencia de un aporte masivo de sedimentos fluviales entre 6 y 5 ka cal BP (Gingele, 1996). Esto podría ser resultado de un periodo húmedo durante ese tiempo.

Los estudios de SSTs derivados del análisis de alquenonas⁶ en el GeoB 1023 muestran una disminución en la temperatura durante los últimos 1000 años que también se detecta en estudios llevados a cabo en áreas más meridionales del Atlántico sur (Kirst *et al.*, 1999) (Fig.- 4.13). Tal y como se explicaba en el capítulo 2, la temperatura del océano en el sudoccidente africano determina en gran medida la entrada de lluvias en Namibia debido a la inversión térmica y de presiones producida entre el aire frío y húmedo proveniente de la corriente de Benguela y el más cálido y seco de origen oriental. Diferentes estudios confirman que las SSTs modulan la precipitación debido a la evaporación diferencial en función de la temperatura oceánica (Nicholson y Entekhabi, 1987; Nicholson, 2000). Esto regula la cantidad de aire húmedo que puede alcanzar la costa namibia y por tanto los eventos de mayor precipitación están vinculados a SSTs altas e inversamente las sequías se relacionan con bajas SSTs (Kirst *et al.*, 1999; Dupont y Behling, 2006). La reducción en la temperatura registrada en GeoB 1023 durante el último milenio habría conducido a mayores presiones atmosféricas en el continente y consecuentemente a condiciones más áridas. Sin embargo, es importante señalar que el acoplamiento del sistema atmósfera-océano no está muy claro dado que existen anomalías que parecen tener conexión con los eventos cálidos y fríos de El Niño/ La Niña (que de ahora en adelante se denominará ENSO según la notación inglesa *El Niño Southern Oscillation*) (Nicholson y Entekhabi, 1987; Nicholson, 2000).

Existen otras evidencias que confirman un posible episodio de pluviometría relativamente alta durante el Holoceno en el noroeste Namibia, con una aridez progresiva para los últimos mil años. Aunque muy diversas en términos de sus cronologías y ubicaciones, se citarán algunas de ellas con el fin de hacer patente el cambio ambiental emergente regionalmente (Apéndice II)

Los trabajo de Rust y Vogel (1988) y Vogel (1989), Eitel *et al.* (2005) y Srivastava *et al.* (2005) en diferentes aspectos geomorfológicos de los ríos Hoanib, Hoarusib y

⁶ Las alquenonas son cetonas altamente resistentes a la degradación que pueden permanecer en restos fósiles y que son producidas por fitoplancton de la clase Prymnesiophyceae. En concreto el cocolitoforoideo *Emiliana huxleyi* responde a cambios en la temperatura del agua alterando la producción de alquenonas insaturadas de cadena larga (C₃₉) en la estructura de sus células. Se ha establecido experimentalmente que la temperatura del agua en la que estos organismos forman sus células puede ser estimada midiendo el ratio de alquenonas insaturadas (C₃₇-C₃₉) que se conservan en sedimentos marinos.

Khumib, muestran una intensa actividad erosiva entre 8 y 1 ka BP, seguida de un establecimiento progresivo de la aridez generalizado hasta las condiciones actuales. Brunotte y Sander (2000) describen las características del loess acumulado durante los últimos 3000 años en diferentes cuencas hidrográficas de Kaokoland (Omungunda, Opuwo y Okaoraore). Estos depósitos responderían a un incremento en la actividad fluvial en la transición del Holoceno Medio al Holoceno Tardío. Eitel y sus colaboradores (2005), en el estudio granulométrico de las arenas de la terraza fluvial de Amspoort, en la cuenca del Hoanib, concluyen que durante los últimos mil años, la precipitación se redujo progresivamente.

En definitiva este escenario es coherente con la existencia de un episodio húmedo, con lluvias más frecuentes y mejor distribuidas que las actuales, desde ca. 5 hasta ca. 1.4 Ka BP. La reducción en las poáceas y el aumento en *Tribulus* reflejarían un declive de las lluvias y un mayor impacto ganadero a lo largo del último milenio. El incremento contradictorio de las proporciones arbóreas en esta última fase sería una consecuencia retardada de las lluvias acaecidas en el periodo previo. Dada la capacidad de los fanerófitos para establecerse tras largos periodos de precipitación y su longevidad les habría permitido resistir la posterior aridez.

ESCENARIO PALEOAMBIENTAL II: condiciones de relativa aridez durante el Holoceno Medio y pulso húmedo en la transición al Holoceno Tardío.

Tal y como queda expuesto en los resultados del DCA, se puede considerar que los *taxa* relacionados positivamente con el eje 2 son aquellos que forman parte de la vegetación más adaptada a la aridez en un sentido amplio. Es decir, se trata de un grupo en el que sus componentes o bien pueden perdurar en años de sequía produciendo alguna flor (Acanthaceae, *Commiphora*, Aizoaceae, Asteraceae, Lamiaceae) o bien permanecen como terófitos floreciendo ante pequeños incrementos en la precipitación (Poaceae, Cyperaceae, Chenopodiaceae- Amaranthaceae).

Así, un periodo no especialmente húmedo, aunque probablemente algo más que el actual, explicaría la escasa presencia arbórea coetánea a frecuencias altas de poáceas y de otras leñosas como *Commiphora*, más competitiva que otros árboles en ambientes con un patrón de precipitación estocástico. La posterior expansión arbórea iniciada con el incremento en Mimosoideae sería la respuesta a una mejor distribución y recurrencia de lluvias en este lugar, que se habría producido ca. 1400 años BP. De manera que la alternativa sugerida en este escenario tiene un sentido climático opuesto a la anterior.

Si se considera que la estructura de la vegetación en esta zona se ajusta al modelo dinámico, podríamos suponer que un sector del bioma que mantuviera una estructura abierta, con pies arbóreos dispersos, se hizo más denso durante los últimos 1500 años aproximadamente, cuando las lluvias fueron más frecuentes y permitieron la paulatina germinación y desarrollo de árboles. La reducción en poáceas no se debería entonces a menor cantidad de lluvia sino a una matorralización de ciertas teselas en el ecotono de la sabana que habría disminuido la proporción del estrato herbáceo. La competencia interespecífica en el grupo de los árboles habría supuesto una nueva apertura de la sabana en los últimos tiempos generando un patrón errático en el comportamiento de los distintos fanerófitos. En este caso, la respuesta de la vegetación leñosa a la mejoría hídrica no se produce en un lapso temporal largo, como se sugería en el modelo previo, sino en el plazo de algunos siglos de lluvias frecuentes. Cambios bruscos de este tipo en la precipitación durante periodos temporales cortos no parecen improbables considerando el alto coeficiente de variación de las precipitaciones registrado en el último siglo.

A pesar de la inercia interna del modelo dinámico de sabana, cabe esperar que las progresivas circunstancias de aridez establecidas a lo largo de los últimos siglos hayan promovido una reducción paulatina en las proporciones de los árboles típicos de la sabana. No obstante, en las muestras recientes M1 y M2 los porcentajes de Combretaceae son inusualmente altos.

Asimismo, no se puede descartar la influencia de actividades ganaderas, que como en el escenario propuesto anteriormente, explicarían una mayor frecuencia de *Tribulus* y una reducción de poáceas, pero no el incremento de árboles dentro del marco de una matorralización por sobrepastoreo.

Ayudando el desarrollo de fanerófitos sabanoides, se observa que los valores del eje 1 del DCA desde ca. 1400 BP se hacen menores, indicando un progreso arbóreo, si bien el elemento con valores más bajo es Combretaceae. Su representación en las muestras modernas podría estar condicionado por diferencias deposicionales que, dado el escaso conocimiento tafonómico de que disponemos en este tipo de material, son difíciles de calibrar.

Desde una perspectiva climática, las causas de una mayor precipitación son las mismas que las expuestas en el apartado previo. Dado que es poco probable que la humedad procedente del Índico alcance la costa y puesto que Okandjombo está en el límite de la influencia del CAB en su ocasional desplazamiento meridional, una entrada extraordinaria de precipitación estaría relacionada con esos sistemas asociados a la

ZCIT. Así, una mayor precipitación en esta zona se debe a la llegada de humedad procedente de los sistemas ecuatoriales.

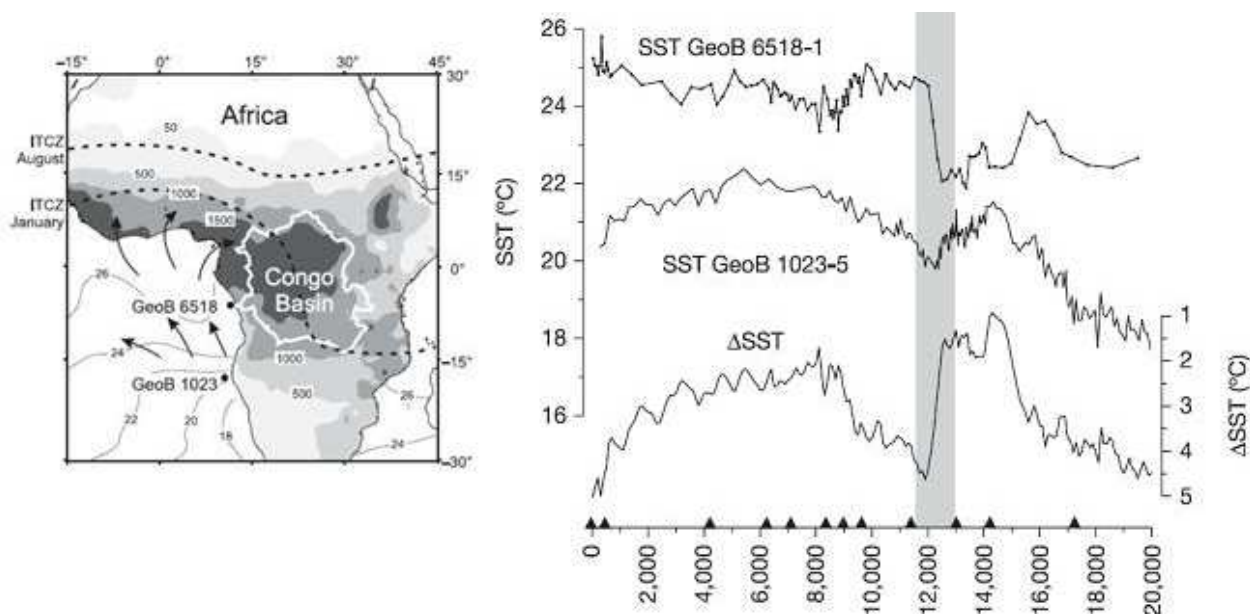
En conexión con los focos de formación de bajas presiones en el CAB, en torno a 4 Ka BP se detecta un pulso árido de ocurrencia brusca y de diferente duración en África ecuatorial que está ampliamente documentado y aceptado (véase la revisión realizada por Marchant y Hooghiemstra, 2004). A pesar de que en la secuencia polínica estudiada se carece de un control cronológico fiable entre 4188±90 y 943±47 años BP, la mayor frecuencia de *taxa* adaptados a la aridez extrema y la baja presencia de árboles durante ese tiempo podría ser debida a una menor entrada de lluvias procedentes de la cuenca del Congo.

Como se exponía en el escenario I, parece ser que los cambios multimilenarios en la circulación oceánica han tenido un papel clave en la modulación del transporte de humedad de la ZCIT en el continente africano, incluso en un plano interhemisférico. A pesar de que los controles cronológicos y las escalas resolutivas son distintos, existen algunas evidencias de los cambios en SSTs ecuatoriales que nos permiten confirmar esta hipótesis.

Schefuß *et al.* (2005) establecen que el gradiente de SSTs entre el Atlántico ecuatorial y el subtropical genera a su vez un gradiente de presiones que en definitiva controla la intensidad de los Alisios. Estos autores comparan los registros pleistocenos y holocenos de SSTs de un sondeo marino en la desembocadura del Congo (GeoB 6518 a 05° 35' S de latitud) y el ya citado GeoB 1023 de la desembocadura del río Kunene (Fig.- 4.14). Este trabajo demuestra que cuando aparecen anomalías negativas en las temperaturas del Atlántico sur mientras se dan anomalías positivas en el Atlántico ecuatorial, es decir, cuando el gradiente de SSTs aumenta, se refuerza la actividad de los Alisios, que incrementan su velocidad a tenor del gradiente de presiones generado. El fortalecimiento de los vientos de componente este acelera el desplazamiento de las masas de aire hacia al oeste frenando la entrada de humedad procedente del Golfo de Guinea y disminuyendo así la precipitación en la masa continental africana ecuatorial. Por el contrario, cuando el Δ SSTs es menor, el gradiente de presiones no es tan fuerte de manera que se ralentiza la actividad de los vientos Alisios. Este hecho permite la entrada de masas húmedas del Atlántico ecuatorial en el continente provocando mayor precipitación. Se observa en la Fig.- 4.14 como el Δ SSTs alrededor de 4000 años cal. BP alcanza un máximo relativo (nótese que la escala es inversa). Esto habría supuesto un decremento en la humedad relativa transferida al ecuador africano y consecuentemente transportada por el sistema CAB en su migración hacia el sur. Sin embargo, varios ciclos de enfriamiento-calentamiento en el gradiente de temperaturas oceánicas tras el máximo a los 4 Ka cal. BP muestran la dificultad para determinar la

duración de este pulso árido. Aunque está demostrada la influencia de las SSTs del Atlántico oriental en el patrón de precipitación de África sudoccidental (Nicholson y Entekhabi, 1987; Jury y Engert, 1999) el establecimiento y duración del evento árido del Holoceno medio es difícil de explicar empleando únicamente la variación en SSTs.

Fig.- 4.14: Valores de SSTs y Δ SSTs para el sondeo marino GeoB 6518 y el GeoB 1023. *SSTs and Δ SSTs inferred from marine cores GeoB 6518 and GeoB 1023.*



A la izquierda se representa la localización de los sondeos marinos GeoB 6518 y 1023, en la cuenca del Congo y en la desembocadura del Kunene respectivamente. A la derecha se han representado las curvas para la temperatura superficial del océano deducido de ambos sondeos para los últimos 20000 años. Además se muestran los valores para el incremento de temperatura en las aguas tropicales como diferencia de las temperaturas ecuatoriales y meridionales. Nótese que la escala de esta curva es inversa.

Fuente: Schefuß *et al.* 2005

Existen, además, algunos trabajos palinológicos realizados por Vincens *et al.* (1998, 1999) en zonas lacustres de la cuenca del Congo (Camerún, Ghana y República Democrática del Congo). Los estudios llevados a cabo en el lago Sinnda (alrededor de 1000 km hacia al norte de Okandjombo, a 3° 50' S de latitud) registran un evento árido desde 4200 a 1300 años BP, con una notable reducción en el nivel del lago y un cambio importante en la composición florística. Estos autores detectan que durante el último milenio se restablecieron las condiciones de mayor humedad en la cuenca. La mayor disponibilidad hídrica ecuatorial podría estar vinculada con una potencial mejora en las precipitaciones recibidas en el área septentrional de Namibia.

En esta hipótesis se sugiere la existencia de circunstancias de aridez, aunque con lluvias menos erráticas que las actuales, entre ca. 5.2 y 1.4 Ka BP. Un paisaje abierto con dominancia de poáceas y otros arbustos, netamente Nama-karoideo es prueba de estas características climáticas durante ese periodo. Una posterior mejora en las condiciones hídricas debido a la mayor cantidad de pluviosidad transportada por los sistemas ecuatoriales habría permitido la expansión y desarrollo del estrato arbóreo.

4.4.2 Asentamientos humanos, modelos de ocupación y su implicación en el cambio vegetal.

En los dos posibles modelos explicativos del cambio vegetal se considera la posibilidad de que la entrada de ganado hubiera determinado en parte la transformación de un paisaje abierto en un espacio con mayor densidad de leñosas a través del tan discutido fenómeno de *bush encroachment*. Sin embargo, como se indicaba previamente, habría que plantearse en primer lugar si las actividades de pastoreo en los términos en que se producen en las áreas marginales de la sabana son las causantes de la posible matorralización del ecotono del desierto. En segundo lugar sería importante cuantificar, en la medida de lo posible, la presencia humana, es decir, la densidad de población y la de sus rebaños para valorar la posible presión ganadera. Además sería necesario conocer cuándo se dio la primera presencia humana en este sector noroccidental de Namibia.

Uno de los debates más extendidos acerca de la ocupación humana del sudoeste africano es el que gira entorno a cuándo se dio el paso de las sociedades cazadoras-recolectoras a las ganaderas.

En el trabajo llevado a cabo por Albrecht *et al.* (2001), además de carbones fósiles, se encontró abundante industria lítica, cerámicas, y macrorrestos de fauna y flora y de animales domésticos. La presencia de mandíbulas de cabras y restos de metatarsos de oveja muestra cómo algunas sociedades pastorales pudieron ya existir en Namibia desde el 3000 BP.

El estudio de pinturas rupestres de diferentes localidades de Namibia central y septentrional aporta información relevante para el debate. Diferentes autores asocian las pinturas llevadas a cabo con trazos muy finos con la tradición de los cazadores recolectores. Lenssen-Erz y Vogelsang (2005) han estudiado las pinturas rupestres y petroglifos de la cueva del yacimiento de Omungunda 99/1, situada a 70 Km al norte de Okandjombo y en ella se han encontrado pinturas manuales que datan del 700 BP.

Kinahan (1984) mediante la interpretación de pinturas del sur de Kaokoland y la datación de coprolitos de oveja asegura que en ese sector la entrada de ganado se remontaría al 2100 BP y que habría habido una segunda oleada de asentamientos con ganado en el 700 BP.

A pesar de que la variedad de resultados hace difícil establecer una fecha para la transformación cultural, parece que existe un acuerdo entre los arqueólogos africanistas en que los animales domésticos habrían estado ampliamente extendidos en el norte de Namibia desde hace alrededor de 2000 años (Henshilwood, 1996). Además se afirma que en los primeros momentos, la tenencia ganadera no habría producido un cambio económico ó cultural absoluto. Más bien se habría producido de forma paulatina, de manera que las sociedades cazadoras-recolectoras nómadas habrían empezado a llevar consigo alguna o algunas ovejas de manera ocasional.

En la actualidad el grupo étnico más extendido en el extremo noroeste de Namibia y suroeste de Angola es el de los himbas. Esta etnia es en realidad una escisión de los herero, un grupo más ampliamente distribuido en la zona central y septentrional de Namibia (Jacobsohn, 1995). El trabajo antropológico realizado por Giner-Abati (1992) sobre los himbas aporta valiosos datos sobre su etnografía, forma de vida y utilización del medio. Este autor, entre otros (Bollig y Schulte, 1999; Kinahan, 2001) establece que la raciología de los herero encuentra su base en los bantúes occidentales, de los que se cree que llegaron en sucesivas oleadas migratorias desde la zona de los grandes lagos del sur de Etiopía y Kenia. El registro escrito más antiguo de que se dispone y que menciona por primera vez a indígenas del suroeste de Angola es en la obra *Relações do reino de Congo, regiao de Africa e das terras circunvizinhas-tiradas dos escritos e discursos de Duarte Lopez* escrita por Filippo Pigafetta en 1591 y que habla de un reino denominado *Cimbebas* al sur de Angola, asentado en la margen derecha del Kunene y dominado por el rey Matama (Giner-Abati, 1992).

Los herero son un pueblo ganadero nómada que en su migración sudoccidental, con un modelo de asentamiento disperso, llegaron a alcanzar Windhoek, la actual capital de Namibia. Sin embargo, parte de la población herero permaneció en las orillas del Kunene que, durante el siglo XIX, experimentó diferentes asaltos por parte de la vecina tribu meridional de los nama. Estas incursiones, junto con una terrible peste bovina, mermaron el ganado herero. Estas pérdidas forzaron a recuperar su actividad de cazador-recolector, lo que les empobreció notablemente. Esta parte de la población herero comenzó a ser conocida por las poblaciones vecinas como *tjimba* que deriva de *ondjimba-ndjimba* que significa “cavar la tierra”. Los herero que huían de los namas cruzando el Kunene hacia Angola, llegaron a las áreas ocupadas por los ngambwe que les denominaron *ovahimba* (plural de himba) y que significa “mendigo”. Así, la

población que hoy se denomina himba no es más que una parte de los herero que quedó asentada en el noroccidente namibio. Éstos siguen siendo ganaderos nómadas con un número variable de cabezas que se reparten entre bovino y ovino. Las prácticas ganaderas de los himba se respetan desde hace muchos siglos y pueden ser causa de la expulsión del clan en caso de desobediencia (Giner-Abati, 1992). Los pastos se organizan de forma comunal de manera que cada clan se asegura el mismo derecho sobre las extensiones existentes. Además, cada pastor del clan se cerciora de que los rebaños no ocupan el mismo área en periodos prolongados de tiempo. Uno de los principios básicos de su manejo es la retirada del ganado de los pastos justo después de la época de lluvia. De este modo, se aseguran la dispersión de semillas de terófitos cuya biomasa puede ser aprovechada una vez seca (Bollig y Schulte, 1999). En el caso de los pastos hemicriptófitos, su baja tasa de crecimiento en comparación con los terófitos, les permite un uso a largo plazo. Sin embargo, se reconoce que en años de sequía intensa se permite el uso de pastos tras las lluvias e incluso el ganado pequeño ramonea intensamente diferentes árboles.

Por su forma de ocupación del territorio, extensiva y dispersa, y su nomadismo, resulta difícil estimar su densidad de población. Sin embargo para la aproximación a su uso de los recursos naturales Bollig y Schulte (1999) han llevado a cabo análisis de la percepción del cambio ambiental de los indígenas y su comparación con el conocimiento científico. Las conclusiones más interesantes de estos estudios es que los himbas perciben que, en las últimas décadas, ha habido un descenso generalizado de las precipitaciones, lo que coincide con el registro pluviométrico namibio que identifica una disminución de la pluviosidad de un 20% en los últimos 20 años. En cualquier caso, los himbas reconocen que esto no determina la direccionalidad de un cambio ambiental porque la variabilidad de la precipitación es muy alta y especialmente el momento en que la época húmeda comienza; de hecho para ellos lo más importante a la hora de valorar los pastos es la velocidad de germinación de las distintas especies de poáceas.

En definitiva, parece que el uso del territorio por parte de los himbas no es la causa fundamental de la pérdida de pastos y potencial matorralización de la sabana, especialmente en esta zona marginal de la misma donde las condiciones de aridez y la estocasticidad de la precipitación limitan en gran medida el desarrollo de las especies de hemicriptófitos. Sin embargo, la actividad ganadera en años de sequía podría disminuir el potencial pascícola, aunque esto no llevara en ningún caso a una mayor germinación de árboles.

4.5 Síntesis y conclusiones

Las características del medio físico en esta zona, su carácter de ecotono y su posición septentrional con posibilidad de lluvias tropicales de cierta envergadura, nos permite trazar el paleoambiente de esta zona y su dinámica en el contexto de la sabana árida. En este marco conceptual, los cambios observados en la secuencia del Holoceno Medio de Okandjombo se podrían adscribir a los modelos de sabana dinámica que entienden este bioma como un mosaico con diferentes teselas en las que diferentes estadios de vegetación (sabana con alta densidad de leñosas, sabana matorralizada y sabana abierta) se pueden dar de manera simultánea en distintos lugares de una misma sabana. El cambio de un estadio a otro dependería de los condicionantes fundamentales de la sabana árida; las características del suelo y la regularidad de las precipitaciones.

Si bien en el registro presentado no se dan pautas de fluctuación a nivel cualitativo sí que existen cambios cuantitativos. En concreto, en torno a 1300 BP se da un notable incremento en la proporción de *Acacia*, *Combretaceae* y *Colophospermum mopane* mientras que algunas herbáceas, fundamentalmente poáceas, disminuyen sus proporciones.

Este cambio puede deberse a numerosos factores, entre ellos los propiamente relacionados con la estratigrafía y transporte polínico. Sin embargo, los cambios en el patrón de precipitaciones también podrían justificar la transformación de esta zona de un espacio Nama-karoideo a una sabana más o menos densa. Los posibles controles o influencias climáticas dan pie a dos escenarios alternativos dada la correlación negativa de árboles y poáceas. En uno se establece que un incremento pluviométrico desde ca. 5000 hasta 1300 años BP explicarían la alta concentración de poáceas pero no la escasez de árboles. Alternativamente, unas circunstancias iniciales de relativa aridez - aunque más húmedas que las actuales- habrían promovido la existencia de una alta proporción de Poaceae pero no el desarrollo de árboles. El estrato arbóreo se habría expandido durante el último milenio bajo la influencia de una posible fase pluviosa, que sin embargo dificulta la explicación de la menor cobertura de poáceas.

Lamentablemente, la falta de sincronía y la diferente resolución de los controles paleoclimáticos independientes hacen que ambos modelos explicativos sean excesivamente especulativos. Si hubiéramos de inclinarnos por la opción más parsimoniosa, sería la sugerida en el escenario II. Así, la transformación del paisaje en una sabana de mopane más densa se habría producido bajo condiciones de mayor humedad, al tiempo que se retraían las poáceas por competencia. Un posible cambio en el régimen de precipitaciones a consecuencia de la humedad transportada por sistemas

como el CAB es posible. No obstante, en vista de la variedad de resultados obtenidos en los distintos estudios acerca de las SSTs, la relación de causalidad entre mayor precipitación en la cuenca del Congo y pulsos húmedos en el norte de Namibia se hace difícil. Además para rechazar esta posible hipótesis solo hace falta contemplar los resultados de los distintos paleoarchivos regionales expuestos; el último pulso húmedo detectado se da durante el Holoceno Medio tras el cual se imponen progresivas condiciones de aridez.

Consecuentemente asumiendo el contexto paleoclimático establecido por otras evidencias y considerando las diferentes escalas temporales que registra cada letrina, lo más razonable sería pensar que el incremento de fanerófitos depende, en cierta medida, de la reactividad de la sabana a la variabilidad interanual o incluso interdecadal de las lluvias. Así pues, un Holoceno Medio con circunstancias de mayor humedad que las actuales, seguido de un incremento en la aridez, nos parece la valoración más plausible.

5 LOS DEPÓSITOS DE VREDE, LAS INMEDIACIONES DEL RÍO HUAB

Resumen

Se presentan los resultados para Vrede, localidad intermedia en el transecto NO-SE. Se trata de una zona más influenciada por el desierto que por la sabana, con una vegetación netamente Nama-karoidea, muy árida y con lluvias altamente variables. Se ha obtenido una secuencia polínica para los últimos 7000 años *ca.* BP. En ella se detecta una fluctuación entorno a *ca.* 1200 cal BP, reflejando un cambio brusco en la vegetación desde una mayor concentración de Poaceae y vegetación arbórea, sobre todo *Commiphora*, hacia una estructura dominada por hemicriptófitos, especialmente Acanthaceae, y muy ocasionalmente terófitos. Este cambio se interpreta como una reducción de la recurrencia de lluvias hacia la aridez imperante en el área. Esta hipótesis se ve apoyada por diferentes estudios paleoclimatológicos centrados en los cambios del Holoceno Medio.

*This what I meant to be: a poetess of interiority,
an inwardness of stones, the emotions of ants,
the consciousness of the thinking parts of the brain.
It seems to be the only career, if we except death,
for wich life in the desert has fitted me.*

“In the heart of the country”

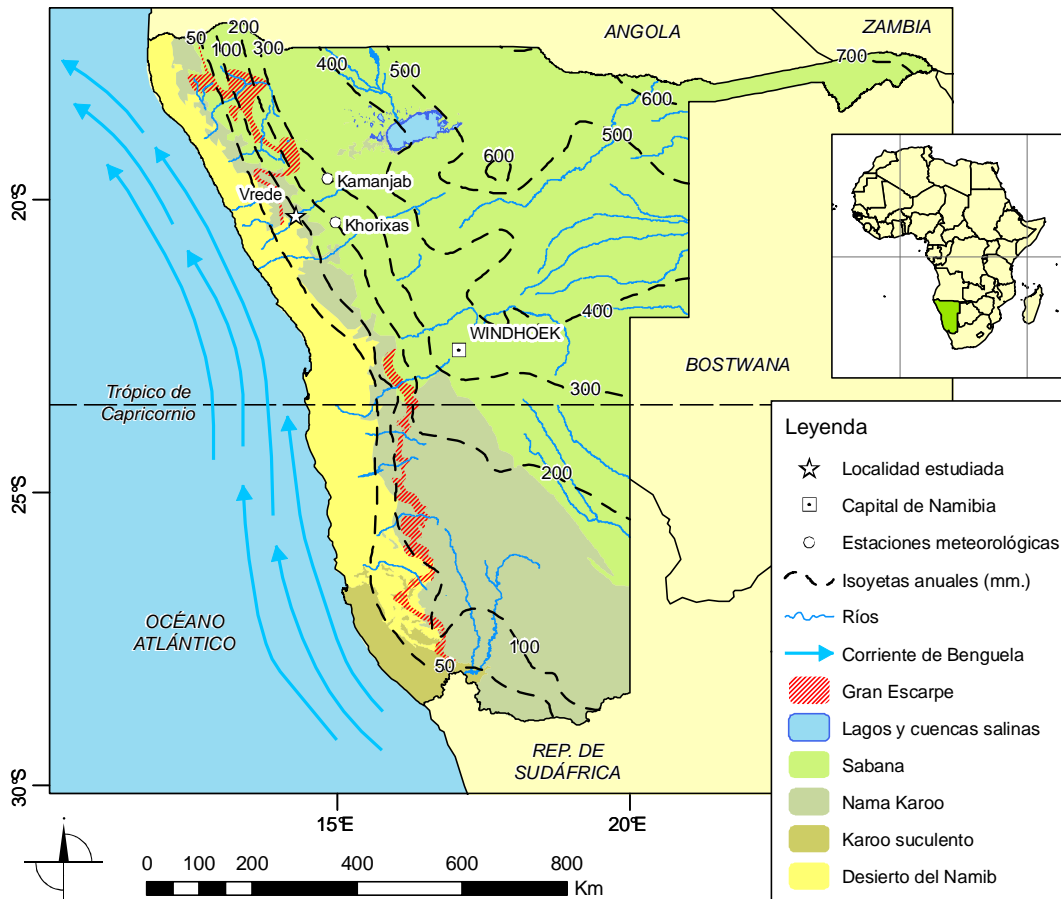
J.M. Coetzee, 1976.

Minerva. London.

5.1 Situación geográfica y medio físico

El área estudiada se encuentra a 540 m.s.n.m en el límite occidental del Gran Escarpe Africano, en un área próxima al río Huab denominada Vrede (Fig.- 5.1)

Fig.- 5.1: Mapa de localización de Vrede. *Location map for Vrede.*



En esta figura se muestra la ubicación de la localidad estudiada junto con las isoyetas medias anuales y los principales biomas definidos en Namibia. Además aparecen representadas las estaciones meteorológicas más próximas a Vrede. **Fuente:** Elaboración propia a partir de la información disponible en el Atlas Digital de Namibia.

Vrede se sitúa a 100 km de la costa aproximadamente (20° 19' 49" S, 14° 10' 11" E), en un área cercana a la carretera comarcal C39 de Khorixas a la Costa de los Esqueletos, dentro del límite septentrional de la región denominada Damaraland⁷, próxima al límite con Kaokoveld.

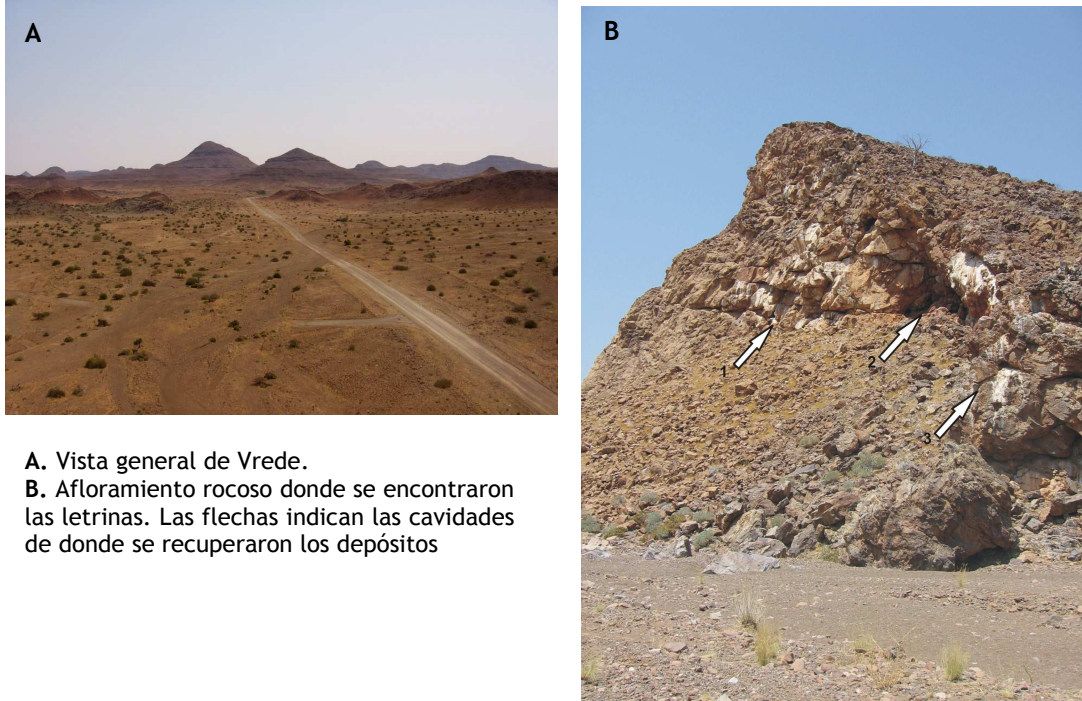
Las letrinas fueron halladas en una vertiente rocosa de caliza dolomítica, esquistos y silicatos calcáreos de la formación denominada Karibib (Orogenia Damara)(Miller, 1983; Schneider, 2004). (Fig.- 5.2). Estos afloramientos son frecuentes en la zona y pueden llegar a alcanzar alturas considerables, limitado a su alrededor por llanuras que les confieren un aspecto de *inselberg* (Fig.- 5.2). En esta colina se observó menor esquistosidad que en la de Okandjombo aunque también se encontraron cavidades que debieron servir de refugio a los damanes. Sin embargo, estas fisuras en las rocas no eran tan profundas ni amplias como las encontradas en la localidad más septentrional. En las proximidades del roquedo existe una rambla muy amplia que es tributaria del río Huab, el cual se encuentra a 10 km escasos de esta zona.

Vrede también se sitúa en la transición de la sabana al desierto, lo que en términos climáticos se traduce en una precipitación media anual próxima a los 50 mm. En la Fig.- 5.3 se muestran las curvas de precipitación para las estaciones climáticas más próximas a Vrede, que al igual que en el caso anterior, al situarse en una posición más oriental, recibirán una precipitación mayor que la que se pudiera recoger en Vrede de existir una estación. En ambos casos se observa un máximo de precipitación durante el verano austral (diciembre-marzo) más continuo que el detectado en Okandjombo. Asimismo, se registra una menor de precipitación a lo largo del año (ver tabla anexa a Fig.-5.3). En este caso la precipitación es mucho más dependiente de la entrada de masas procedentes del Índico.

Como ya se ha explicado a lo largo de los capítulos 2 y 4, las lluvias procedentes del este de África austral son escasas por lo que el gradiente de precipitación hacia el interior desde Vrede es mucho más acusado que en Okandjombo.

⁷ En la actualidad esta región no se denomina Damaraland, dado que este término hace referencia al *homeland* establecido durante los tiempos de la colonia alemana y posteriormente durante la dominación de la República de Sudáfrica sobre Namibia. Actualmente Damaraland se encuentra dividida entre las regiones de Kunene y Erongo pero en cualquier caso Damaraland será el término empleado por ser el más común en ámbitos científicos de carácter geográfico.

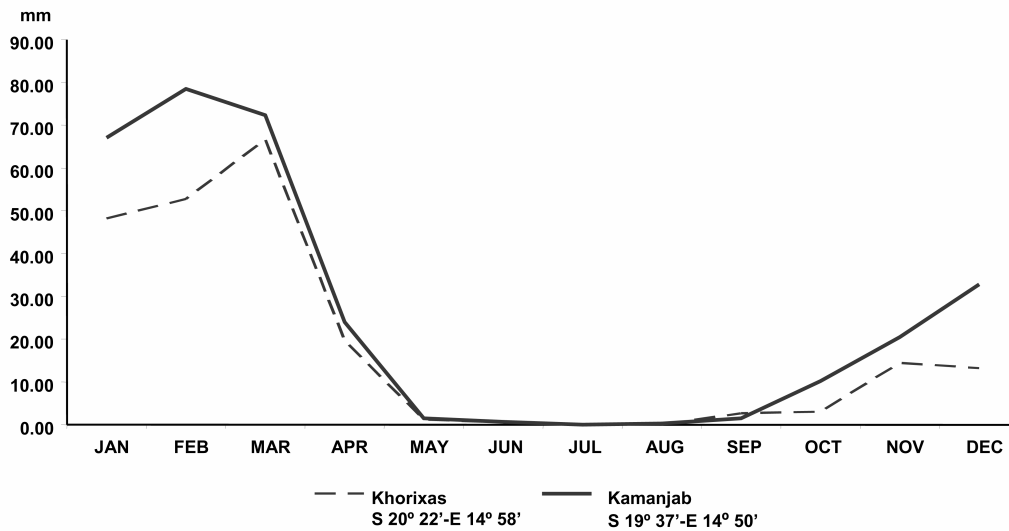
Fig.- 5.2: Aspecto general del entorno de Vrede y del lugar donde se encontraron las letrinas. *General view of Vrede and the outcrop where the middens were obtained.*



A. Vista general de Vrede.
B. Afloramiento rocoso donde se encontraron las letrinas. Las flechas indican las cavidades de donde se recuperaron los depósitos

En Okandjombo la probabilidad de incursiones del sistema CAB era mayor dada su posición más septentrional. Por ello, las lluvias recibidas en esta zona son menos cuantiosas que en Okandjombo como puede comprobarse al comparar la estación meteorológica de Goantes con la de Khorixas que es la más próxima al lugar donde se encuentra el afloramiento. En cualquier caso, la variabilidad interanual es igualmente elevada, entre el 70 y el 80% (ver Fig.-2.6 y Apéndice A.1.3). Las incursiones de la niebla costera hacia el interior originan una fuente adicional de humedad. Éstas pueden llegar a ser intensas cuando las temperaturas del océano presentan anomalías negativas, siendo la corriente Benguela más fría de lo habitual. La direccionalidad de los vientos es fundamentalmente oriental, aunque en ocasiones se da una entrada procedente del oeste cargados de humedad marina que arrastran las nieblas desde la costa hasta más de los 100 km.

Fig.- 5.3: Curvas de precipitación de las estaciones meteorológicas más próximas a Vrede. Isohyets for the nearest meteorological stations to Vrede.



	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	Media total anual
Khorixas	47,0	51,4	65,0	18,7	1,1	0,5	0,0	0,1	2,6	3,0	14,5	12,9	216,7
Kamanjab	65,9	77,1	71,0	23,6	1,5	0,7	0,0	0,3	1,5	10,2	20,5	32,8	305,0

Khorixas: desde 1954 hasta 1994

Kamanjab: desde 1940 hasta 1994

La precipitación está medida en mm

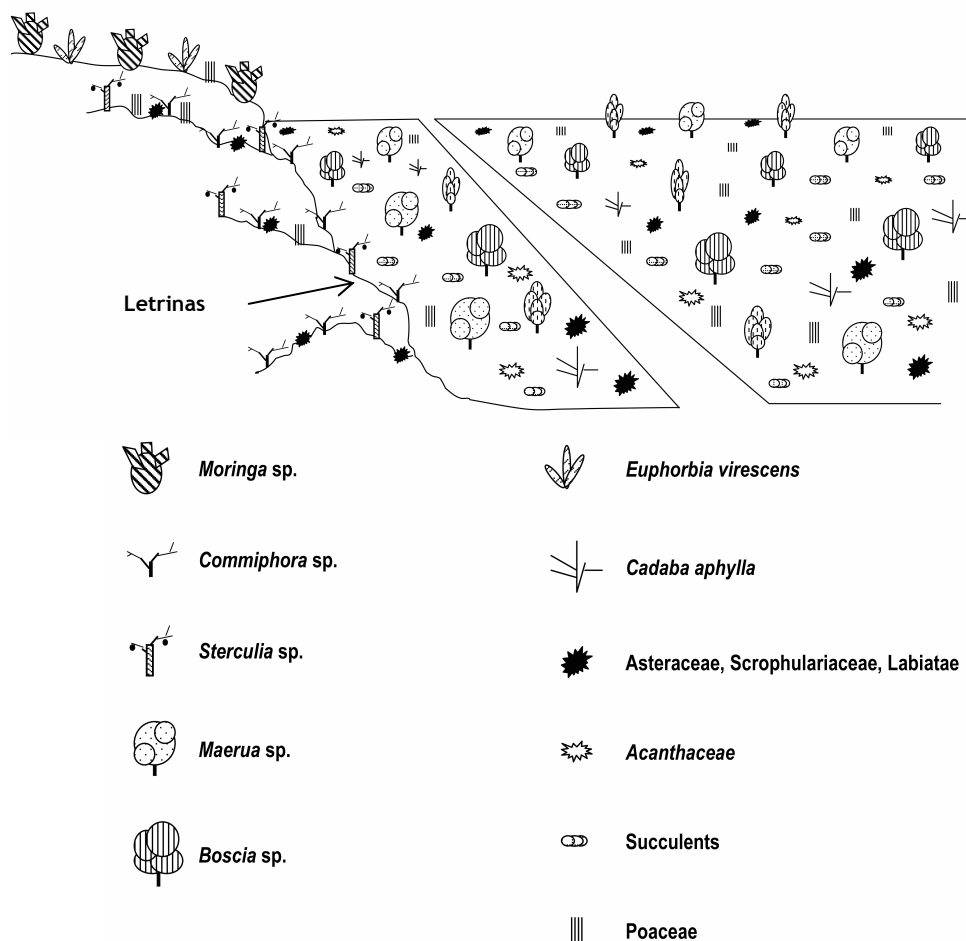
La localización de las estaciones aparece indicada en la figura 5.1

Vrede también se sitúa dentro de los límites del Nama-Karoo, cuya fisonomía del paisaje es esencialmente de caméfitos o hemicriptófitos y de los terófitos. La contribución de elementos arbóreos es mucho menos notable en este caso, en donde no se conservan tantos elementos florísticos propios de sabana y abundan más los estrictamente definidos para este bioma transicional. La vegetación local está fuertemente condicionada por la humedad edáfica y consecuentemente por la profundidad de los suelos. En la figura Fig.- 5.4 se muestran los principales *taxa* encontrados en la zona en relación a su distribución topográfica. Debido a que la campaña de campo fue llevada a cabo durante la época seca, han podido ser identificados muy pocos hemicriptófitos y terófitos. A pesar de ello se observó que los ejemplares de *Commiphora spp.* (fundamentalmente *Commiphora krauseliana*, *C. virgata* y *C. wildii*) *Moringa ovalifolia*, *Sterculia africana* y *Euphorbia virosa* ocupaban las posiciones más expuestas en las zonas rocosas, mientras que *Acanthaceae* (principalmente *Justicia spp.* y *Blepharis spp.*), *Asteraceae*, *Labiatae* y *Scrophulariaceae* se disponen en los lugares con suelos algo más profundos dentro del

mismo afloramiento rocoso o en las zonas con menor pendiente y escorrentía. Además, algunos pies aislados de *Terminalia* (Combretaceae), *Boscia albitrunca* y *Maerua schinzii* (Capparaceae) fueron identificados en las zonas con menor elevación o en la rambla. Los biotipos dominantes son, sobre todo, terófitos y hemicriptófitos, destaca la presencia de *Stipagrostis uniplumis*, así como *Tribulus terrestris*. Además, en el área del arroyo abandonado, se encontraron algunos ejemplares de *Salsola* y *Cadaba aphylla*.

Según se reduce la distancia al río Huab, todos estos *taxa* se hacen más abundantes a excepción de aquellos cuyo crecimiento es óptimo en los roquedos (*Commiphora*, *Sterculia*, *Moringa* y *Euphorbia virosa*; para más detalles acerca de los requerimientos de la vegetación ver Apéndice A.I.2 y A.I.3). Además comienzan a aparecer los freatófitos *Euclea pseudobenus*, *Salvadora persica*, y otros árboles como *Colophospermum mopane* o *Acacia* spp. Por último aparece un estrato arbustivo compuesto por *Tamarix usneoides*, *Datura stramonium*, *Salsola* spp. y *Sarcocornia* spp.

Fig.- 5.4: Distribución de la vegetación según la topografía en Vrede. *Vegetation distribution after topography in Vrede.*



5.2 Detalles metodológicos

Las rocas que circundan las cavidades donde se recolectaron las letrinas presentan incrustaciones blanquecinas de ureatos. Por el contrario, los depósitos fósiles tienen un aspecto marrón claro menos intenso y mate que los depositados en Okandjombo (Fig.- 5.5). Este hecho es sintomático de mayor aridez dado que la precipitación de la urea se relaciona positivamente con la aridez (Rübsamen *et al.*, 1982).

Las letrinas se encontraron en diferentes cavidades de manera consecutiva y fueron extraídas tratando de seguir en todo momento la coherencia estratigráfica. Dadas las pequeñas dimensiones de las oquedades, el muestreo fue difícil en algunos casos (Fig.- 5.5).

Fig.- 5.5: Aspecto de algunos de los depósitos de Vrede. *Some middens from Vrede.*

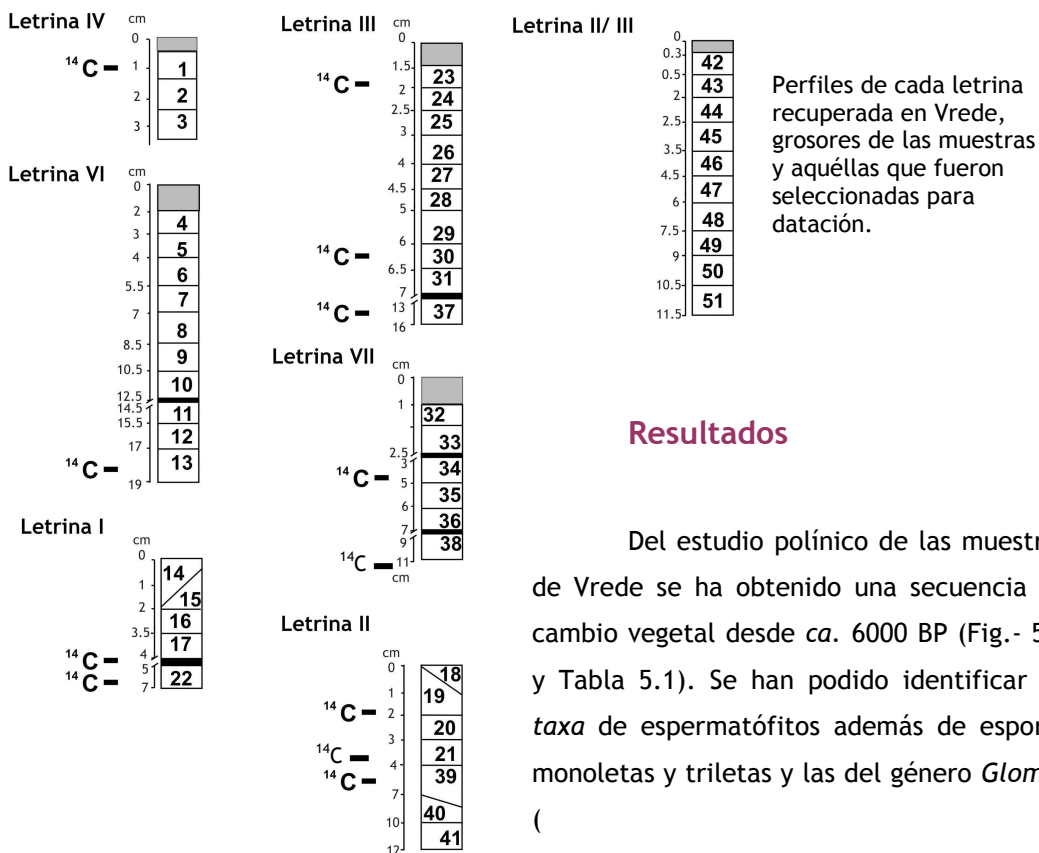


Se tomaron muestras de un total de ocho depósitos aunque un grupo de muestras de la letrina V no ha sido analizado (Fig.- 5.6). Igual que en el caso anterior, algunos depósitos fueron sub-muestreados en el laboratorio y se sometió a análisis polínico un total de 51 muestras, de las que 15 fueron enviadas para su control cronológico.

Además se tomaron cuatro muestras frescas de excremento de damán de diferentes posiciones en la misma colina estudiada. Éstas fueron empleadas como análogos modernos (M1, M2, M3, y M4).

Con respecto al análisis numérico se eligió el análisis de correspondencias para la ordenación.

Fig.- 5.6: Esquema del perfil de cada letrina muestreada en Vrede. *Profiles of middens recovered in Okandjombo.*



Resultados

Del estudio polínico de las muestras de Vrede se ha obtenido una secuencia de cambio vegetal desde ca. 6000 BP (Fig.- 5.7 y Tabla 5.1). Se han podido identificar 40 *taxa* de espermatófitos además de esporas monoletas y triletas y las del género *Glomus* (

Fig.- 5.8).

No se observan variaciones importantes en el espectro polínico obtenido para Vrede, ni en términos cualitativos ni cuantitativos.

La letrina II/III fue encontrada posteriormente y se nombró así por encontrarse en una cavidad entre los depósitos II y III. Sin embargo, no contamos con dataciones absolutas para este depósito por el momento, y por tanto los resultados han sido colocados de manera independiente en el diagrama polínico de porcentajes (

Fig.- 5.8 continuación).

Las muestras modernas (M1-M4) representan adecuadamente la vegetación actual. A pesar de ello se observan diferencias en los porcentajes de algunos tipos polínicos como Capparaceae o también se da la ausencia de *Commiphora*

Al igual que en el caso de Okandjombo, la variabilidad en la tasa de sedimentación es alta, tanto dentro de cada letrina como entre ellas. El ejemplo más llamativo de este hecho es el de la letrina II en la que en 7 cm de muestra, sin interrupciones, se recogen más de 6000 años. La muestra 39, que representa los 6160 ±

80 con 3 cm de grosor, es precedida por la 21, de 1910 ± 60 BP. De la misma manera ocurre en las muestras basales de la letrina I, en las que 5 cm representan mil años de edad, si bien hay 1 cm que no fue analizado.

Alrededor de 250 granos de polen fueron suficientes para alcanzar la diversidad recogidas en las muestras de polen. La concentración polínica media es de alrededor de 100×10^3 granos por gramo de sedimento (

Fig.- 5.8). La mayor concentración se alcanza en las muestras más modernas.

Las áreas de carbón (mm^2/cm^3) mantuvieron valores relativamente bajos y constantes a lo largo de toda la secuencia, y fueron ligeramente más elevadas en las letrinas más antiguas. En las muestras modernas no se registran áreas de carbón.

Fig.- 5.7: Representación gráfica de la estratigrafía de cada letrina y las edades obtenidas en Vrede. *Vrede's middens and dating obtained.*

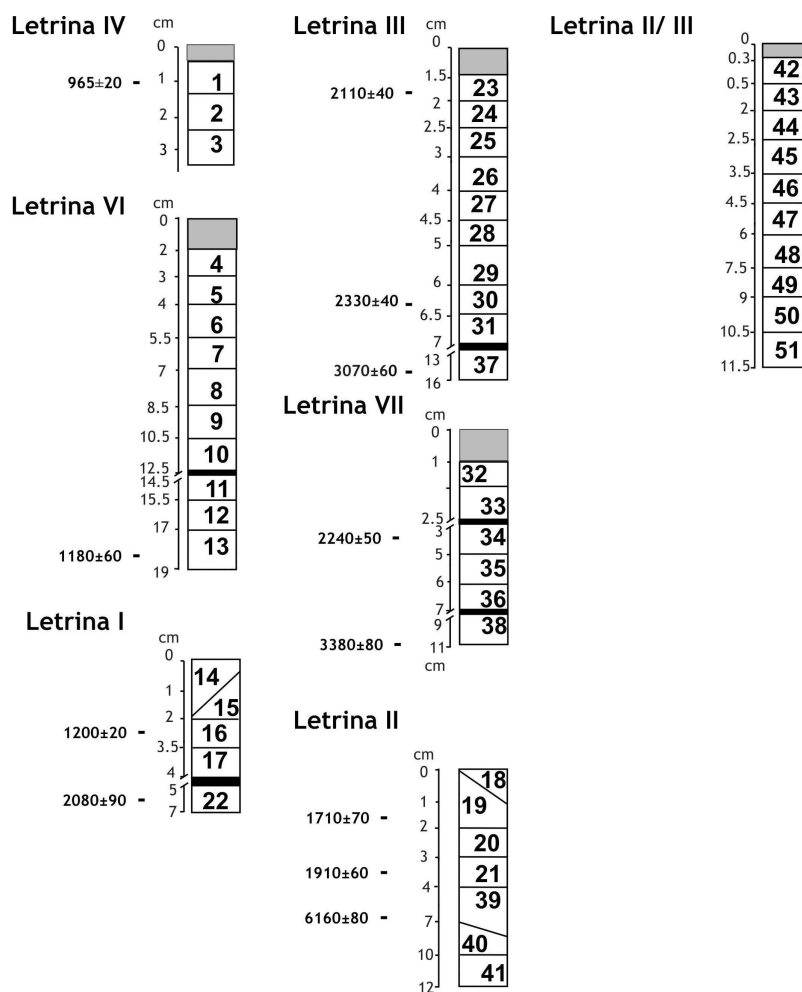


Tabla 5.1: Edades calibradas y no calibradas obtenidas para la secuencia de Vrede. *Calibrated and uncalibrated dating obtained for the Vrede's sequence.*

Lab No	¹⁴ C (años no calibrados BP)	Edades calibradas (años BP)	Edades calibradas (años AD-BC)	δ ¹³ C (‰PDB)
IV Pta-8630 (1)	965±20	904	1040-1159 AD	-24.2
VI GrA-20769 (13)	1180±60	1085	811-847 AD	-25.5
I Pta-8876 (17)	1200±20	1093	876-895 AD	-24.7
II Pta-8878 (19)	1710±20	1623	382-409 AD	-24.7
II Pta-8879 (21)	1910±60	1929	72-228 AD	-24.6
I Pta-8645 (22)	2080±90	2180	173 BC-60 AD	-25.7
III GrA-22030 (23)	2210±40	2212	353-299 BC	-19.6
VII Pta-8883 (30)	2240±50	2335	370 -186 BC	-25.6
III GrA-22031 (34)	2330±40	2352	394 -370 BC	-20.9
VII Pta-8888 (37)	3030±50	3273	1298-1130	-24.3
III Pta-8649 (38)	3070±60	3363	1298-1130 BC	-24.3
II Pta-8645 (39)	6160±80	7175	5212-4813 BC	-22.2

Pta.-: QUADRU. Datación tradicional.

GrA: Groeningen. Datación AMS.

Los números romanos se refieren a las letrinas mientras que los árabes se refieren a las muestras. Las dataciones calibradas y no calibradas se ofrecen con un error de $\delta \pm 1$.

En la Fig.- 5.9 se ha representado cada letrina de manera independiente con los resultados para cada grupo de *taxa* más relevantes. A pesar de la distinta resolución obtenida, se detecta una progresiva reducción en la presencia de herbáceas, particularmente de poáceas, que resulta paralela a una disminución general en la proporción de árboles y a un incremento uniforme de Acanthaceae. De este modo, las muestras más antiguas de cada letrina reflejan mayor cantidad de poáceas y árboles y menos acantáceas de promedio que las más recientes.

La progresiva reducción de las poáceas también se constata entre las letrinas; los depósitos que comprenden edades más modernas tienen un menor porcentaje de poáceas que aquellos que representan periodos más antiguos.

La Tabla 5.2 recoge los porcentajes parciales para cada letrina de algunos *taxa* seleccionados. En este caso, se observa cómo en los cambios entre letrina no se detecta una tendencia clara en la variación de árboles, mientras que las poáceas y acantáceas alcanzan sus valores menores y mayores respectivamente en las acumulaciones más modernas.

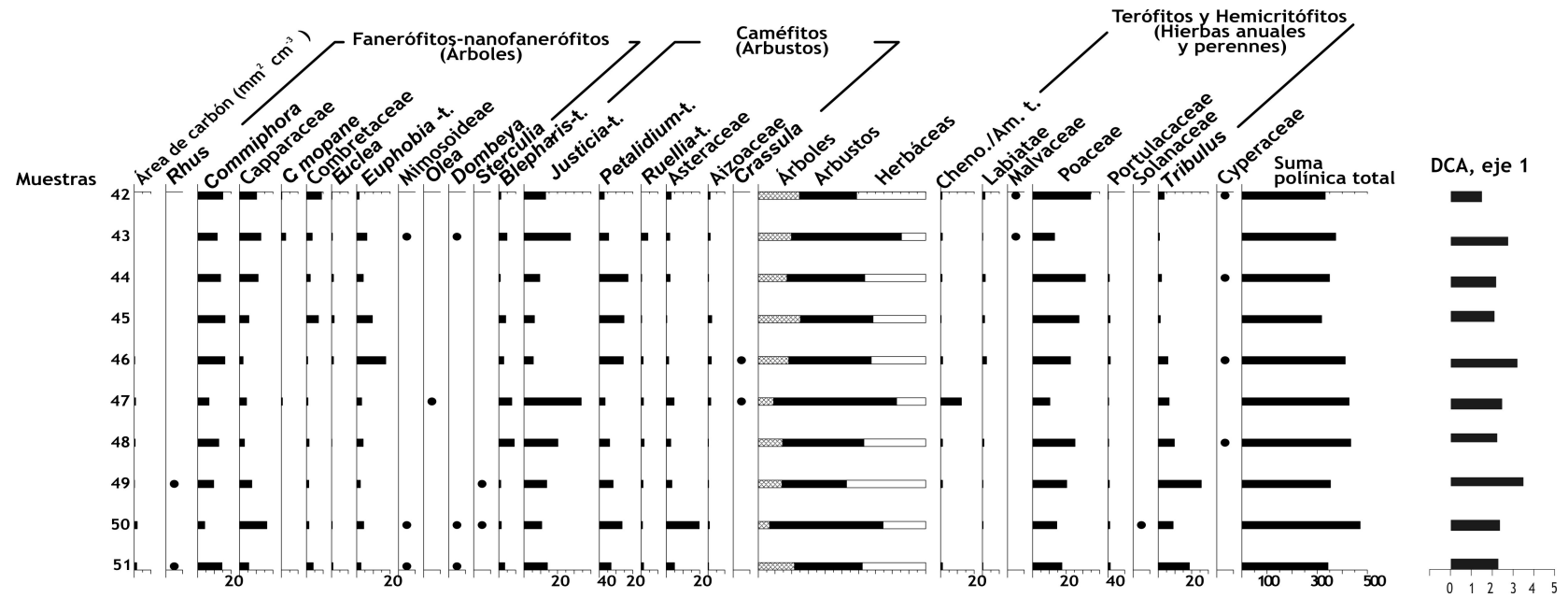


Fig.- 5.8: Diagrama polínico de porcentajes para las muestras recogidas en Vrede. *Percentage pollen diagram for Vrede's record*

G. Gil Romera

Nótese que se han representado los resultados de manera cronológica lo que ha supuesto separar algunas muestras del conjunto de cada letrina (comparar con Fig.- 5.7). De manera que, por ejemplo, en el caso de la letrina II las muestras 39, 40 y 41 fueron colocadas en la base del diagrama por ser las muestras más antiguas mientras que la 18, 19, 20 y 21 datan del 1710 BP por lo que se han ubicado hacia la mitad del diagrama, en orden cronológico con las precedentes y las siguientes letrinas. Los números romanos corresponden con cada una de las letrinas. Las dataciones están expresadas en años BP no calibradas. En el extremo derecho se han representado los valores de cada muestra en el eje 1 del DCA.

Fig.- 5.8: (Continuación)



Para la letrina II/III no se cuenta con dataciones absolutas

G. Gil Romera

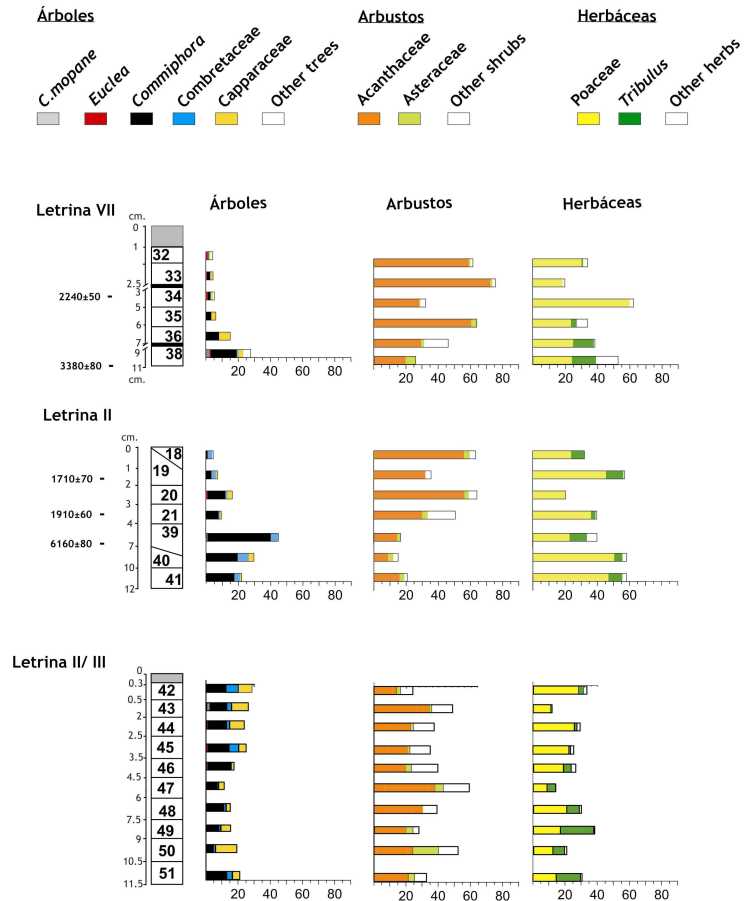
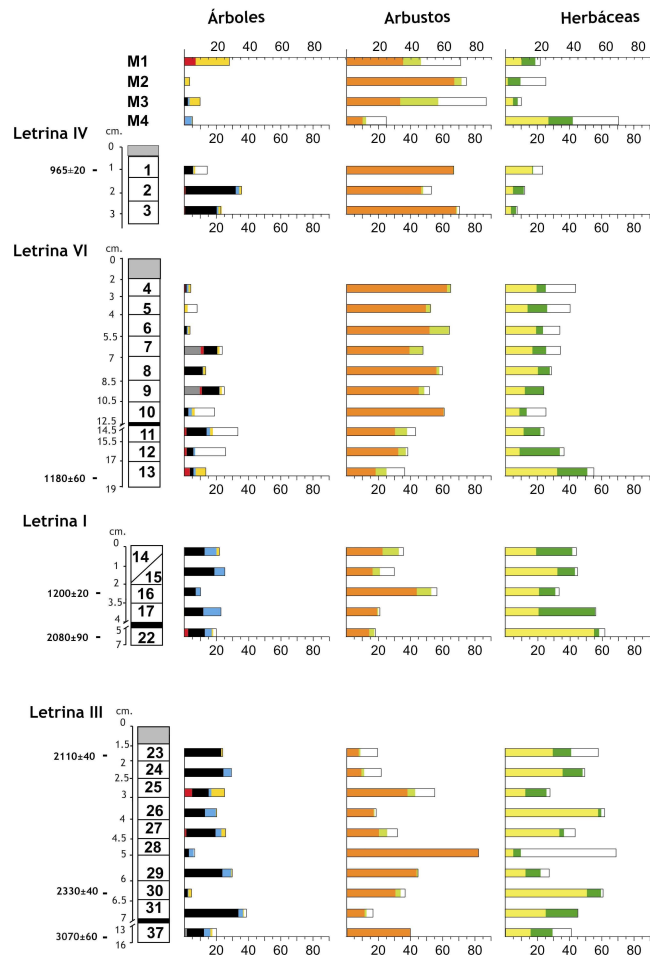


Fig.- 5.9: Diagrama polínico sintético para los principales taxa. *Synthetic pollen diagram representing the main taxa for tree, shrubs and herbs groups*

Se muestran los resultados porcentuales para algunos taxa seleccionados junto con los perfiles de cada letrina, el grosor de las muestras y las dataciones no calibradas de ¹⁴C.

Tabla 5.2: Porcentajes parciales de algunos *taxa* seleccionados para cada una de las letrinas. *Partial percentages of some selected taxa for every midden.*

Letrina	Acanthaceae	<i>C. mopane</i>	Combretaceae	<i>Commiph.</i>	Poaceae	<i>Tribulus</i>
IV	61,72	0,00	1,22	19,95	7,87	3,41
VI	45,29	2,21	0,89	5,48	16,66	10,71
I	37,42	1,32	2,45	7,51	20,80	13,57
III	29,25	0,19	3,25	16,72	28,05	9,56
VII	50,19	0,37	0,37	4,65	29,55	3,90
II	28,36	0,25	3,33	15,87	36,57	6,92
II/III	30,48	0,37	3,01	11,86	21,37	8,37

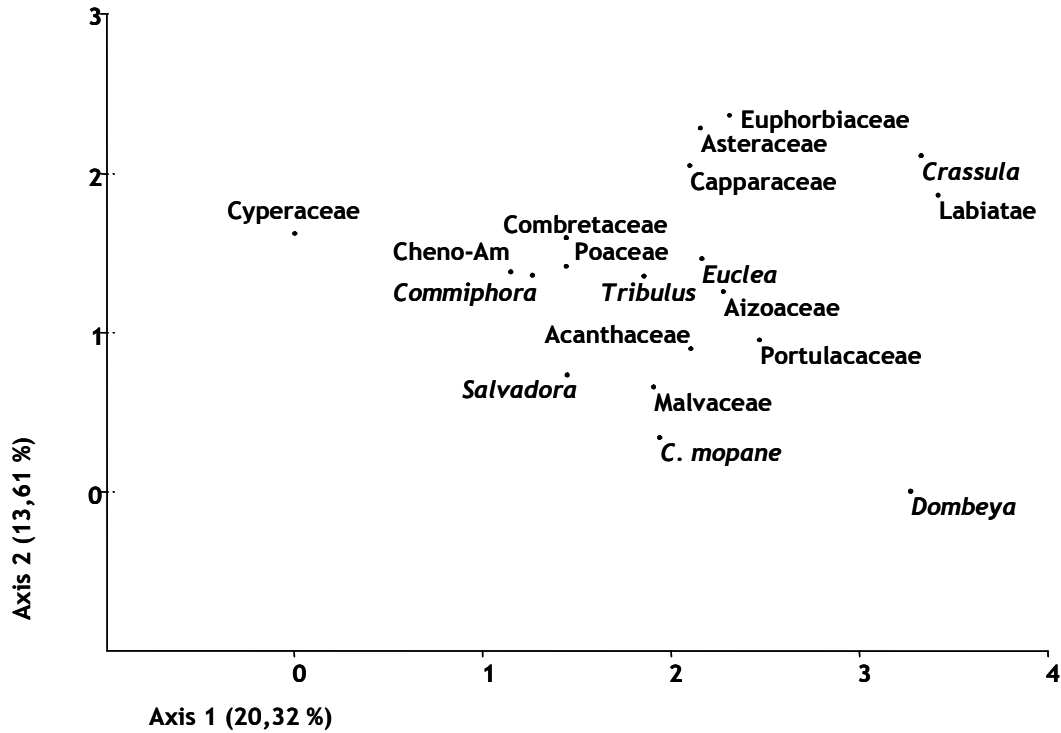
Las letrinas han sido ordenadas de abajo a arriba por orden cronológico según la antigüedad de la muestra basal en cada una de los depósitos, excepto en el caso del depósito II/III que carece de datación absoluta.

En este caso DCA y PCA aportaron información muy similar en sus respectivos ejes primarios, a pesar de las asunciones que se hacen al emplear PCA (normalidad de las variables y respuesta lineal de cada *taxon* a cada una de las dimensiones obtenidas). El ensayo de NMDS, por basarse esta técnica en matrices de disimilitud, generó una agrupación fundamentada en las distancias de los *taxa* sin valores nulos con respecto al resto, lo cual originó una ordenación difícil de explicar desde el punto de vista biológico, con Acanthaceae, *Commiphora*, *Tribulus* y Poaceae en posiciones disjuntas y alejadas del resto de *taxa* que aparecían formando una nube densa y conjunta.

La ordenación obtenida para el DCA se muestra en la Fig.- 5.10. La disposición de los *taxa* a lo largo del eje 1 aún mantiene en parte el efecto arco observado en PCA, en el que las variables no se relacionan linealmente con los gradientes. Sin embargo, tras el reescalado y la segmentación de los ejes propios de DCA el resultado cambia sólo ligeramente. Se observaron las ordenaciones tras cambiar el número de segmentos aplicados sin que esto variara sustancialmente el resultado.

La varianza explicada por el eje 1 es de alrededor del 20% de la variabilidad, mientras que el eje 2 explica el 13% de la varianza restante. En este caso, con valores menores a lo largo del eje 1, se encuentran Cyperaceae, Chenopodiaceae, Poaceae, *Tribulus*, *Commiphora*, o Combretaceae. Los valores mayores del eje 1 están representados en su mayoría por *taxa* como Labiatae, *Crassula*, Euphorbiaceae, Portulacaceae, Aizoaceae, Capparaceae y Asteraceae.

Fig.- 5.10: taxa ordenados según los ejes 1 y 2 del DCA y valores de cada taxa en los ejes para la secuencia de Vrede. *taxa ordination after DCA axis 1 and 2 and particular values for every taxa on the axis for the Vrede's sequence.*



	Axis 1		Axis 2
Cyperaceae	0,00	<i>Dombeya</i>	0,00
<i>Cheno-Am.</i>	1,15	<i>C. mopane</i>	0,34
<i>Commiphora</i>	1,26	Malvaceae	0,65
Combretaceae	1,44	<i>Salvadora</i>	0,73
Poaceae	1,44	Acanthaceae	0,89
<i>Salvadora</i>	1,45	Portulacaceae	0,94
<i>Tribulus</i>	1,86	Aizoaceae	1,25
Malvaceae	1,91	<i>Tribulus</i>	1,35
<i>C. mopane</i>	1,94	<i>Commiphora</i>	1,36
Capparaceae	2,10	<i>Cheno-Am.</i>	1,38
Acanthaceae	2,11	Poaceae	1,41
Asteraceae	2,16	<i>Euclea</i>	1,46
<i>Euclea</i>	2,16	Combretaceae	1,59
Aizoaceae	2,27	Cyperaceae	1,61
Euphorbiaceae	2,31	Labiatae	1,86
Portulacaceae	2,47	Capparaceae	2,04
<i>Dombeya</i>	3,27	<i>Crassula</i>	2,11
<i>Crassula</i>	3,33	Euphorbiaceae	2,26
Labiatae	3,42	Asteraceae	2,28

5.3 Discusión

Observando las muestras modernas destacan las diferencias entre M1 y el resto. Esto probablemente se deba a que M1 se tomó en la posición más elevada del afloramiento rocoso, por lo que se encontraba sometida a una exposición al viento diferente que las otras, en posiciones más resguardadas. Por otra parte, podría ocurrir que las diferencias entre muestras modernas se deban a posibles cambios de hábito del damán motivados por la estacionalidad. Si como se explicó en la introducción, los damanes son preferentemente pastadores, una mayor presencia de herbáceas implica, en esta zona, lluvias más frecuentes o abundantes, lo que no necesariamente se traduce en más flores en los árboles puesto que algunos de ellos mantienen una floración definida e independiente de la época de lluvias (Curtis y Mannheimer, 2005). De modo que la ausencia de polen de árboles en los espectros polínicos de las muestras M2, M3 y M4 no tiene por qué ir ligado inequívocamente a una menor presencia arbórea, sino también a diferencias en la floración. Por ello, la variabilidad observada en las muestras modernas puede ser atribuida a que se depositaron en diferentes condiciones de lluvias estacionales (M4 presenta gran cantidad de herbáceas), la consecuente selección por parte de los damanes y diferentes exposiciones al viento.

Las muestras modernas presentaron una mayor concentración polínica que podría responder al carácter discreto, en términos temporales, que tienen estas secciones. Es decir, que un mayor número de granos de polen por gramo de una muestra que representa un tiempo corto y concreto es difícilmente comparable con aquellas que reflejan largos periodos de deposición.

En cuanto a las diferencias en el control cronológico, en este caso se cuenta con más de una datación por letrina lo que permite observar cómo la deposición no es ni con mucho constante. Lo más probable es que estas diferencias se deban al abandono y posterior recuperación de las letrinas, por lo que resulta difícil determinar tasas de sedimentación.

Los resultados obtenidos en Vrede apoyan la existencia de una aridez relativamente constante desde el Holoceno Medio hasta la actualidad en el área. No obstante, si se hacen valoraciones de la transformación del paisaje en términos globales, se observan patrones de cambio fáciles de identificar. Así, se puede afirmar que este lugar se ha mantenido desde el Holoceno Medio con una estructura propia del Nama-Karoo; los árboles pierden relevancia en el paisaje, en relación a la secuencia más septentrional de Okandjombo, mientras que las acantáceas cobran importancia, siendo el representante más abundante entre los hemicriptófitos. Tanto Asteraceae

como Euphorbiaceae son familias que quedan relegadas a un segundo plano en la representación polínica.

El hecho de que siempre hayan existido en el área formas arbóreas excluye la posibilidad de que el núcleo central del desierto hubiera avanzado en dirección oriental hasta este punto. Dentro del estrato arbóreo destaca *Commiphora*, *taxon*, como hemos visto, muy adaptado a la sequía y con capacidad para crecer sobre suelo desnudo. Es seguido por Combretaceae, que si bien agrupa a *Terminalia* y *Combretum* nos parece que representa al primero con mayor probabilidad, dado que la zona de estudio queda incluida dentro de las áreas de distribución donde las diferentes especies de *Terminalia* son más abundantes. Sin embargo, las especies de *Combretum* tienen óptimos en áreas más alejadas, con requerimientos hídricos mayores (Apéndice A.I.3). Además, *Combretum* fue encontrado en las proximidades del río Huab mientras que *Terminalia* aparecía de manera aleatoria en las llanuras circundantes al afloramiento rocoso. En este caso, la presencia de *Colophospermum mopane* es escasa, apareciendo de forma aislada y muy puntualmente. Es interesante destacar que *Euclea* se hace más patente en las muestras más modernas mientras que *Salvadora*, también freatófito, reduce su abundancia paulatinamente, aunque la presencia de ninguna de ellas es muy relevante en el área actualmente, salvo en las zonas más próximas al río.

Al igual que en Okandjombo, el eje 1 de DCA podría interpretarse como un indicador de las condiciones de humedad; variaciones positivas en el patrón de precipitaciones, tanto espaciales y temporales como en cuantía, promoverían el desarrollo de terófitos y permitiría asimismo el establecimiento de un mayor número de pies de *Commiphora* y Combretaceae. Esto no significa que todos aquellos elementos agrupados con valores mayores indiquen circunstancias de aridez, sino más bien una menor competencia ante cambios en la humedad ambiental disponible.

El eje 2 no generó una ordenación que permitiera deducir un gradiente ambiental fácilmente identificable. El uso de DCA implica una respuesta unimodal de los *taxa* a los gradientes ambientales (con rango óptimo de adaptación relativamente estrecho) y esto es algo que se desconoce tanto como que esa respuesta pueda ser lineal. Se intuye que los *taxa* de zonas áridas podrían reaccionar de forma lineal a una mejoría hídrica que a partir de un cierto valor transforma su respuesta en unimodal dado que son especies altamente adaptadas a la aridez que darían paso a otros elementos más propios de la sabana y consecuentemente limitarían los extremos del nicho ecológico a explotar. Sin embargo, como decimos, no hay indicios en los conjuntos vegetales de cada letrina de una transformación real del Nama- Karoo en sabana, de modo que, probablemente, la reacción de los *taxa* sometidos a análisis

multivariante sea de tipo lineal más que unimodal. A pesar de ello se eligió este análisis porque reduce en gran medida la dependencia del eje 2 sobre el 1 minimizando el efecto arco, y no precisa que las variables se distribuyan de forma normal.

Consecuentemente, si asumimos que las variaciones en el eje de DCA 1 recogen la respuesta de la vegetación ante incrementos en la precipitación, el progresivo aumento de los valores de éste a lo largo de las letrinas podría apuntar a un paulatino empeoramiento en la calidad de las lluvias -valores grandes de DCA correspondían con *taxa* cuya floración es independiente de la precipitación-, tanto en el plano espacial como en el temporal. La menor frecuencia de terófitos y el decremento generalizado de árboles mientras que las acantáceas se hacen más frecuentes, apoyan la idea de circunstancias de mayor aridez durante los últimos mil años. En este sentido el espectro polínico reflejado en la letrina IV (ca. 900 cal. BP) muestra una importante reducción en la presencia de Poaceae. Sin embargo los árboles mantienen niveles próximos al 20%, si bien es cierto que la dominancia arbórea es para *Commiphora*, mientras que otros elementos, más sensibles a la aridez, disminuyen. Resulta interesante la alta concentración polínica que alcanza esta letrina. Este parámetro podría interpretarse como una mayor producción polínica o quizá como una mayor frecuencia de visitas a la letrina con respecto a las anteriores. Aunque como se viene explicando el escaso control cronológico y los diferentes espesores de cada muestra no permiten determinar a ciencia cierta una tasa de sedimentación fiable.

Con respecto a la precipitación, en este caso no se debió alcanzar el umbral que permitiera el desarrollo de una sabana árida. Probablemente por ello las abundancias de árboles y herbáceas nunca llegaron a estar tan condicionadas por relaciones interespecíficas como en el caso de la sabana árida explicado en el capítulo 4.

Las condiciones extremas en las zonas hiperáridas no permiten el establecimiento de una gran biomasa de manera que la competencia entre distintos individuos se ve minimizada y esto permite que cada individuo optimice los recursos del espacio que ocupa. Por tanto, la covariación de árboles y herbáceas es positiva en este caso, excepto para las caparáceas que en cualquier caso no se alejan mucho del grupo de valores menores en el eje DCA 1. Esto puede deberse a diferentes causas, entre ellas a que Capparaceae mantiene una floración independiente de la precipitación por lo que probablemente su reactividad a cambios en la precipitación sea menor.

En referencia a los cambios de humedad, al observar los espectros polínicos de las letrinas de forma individual (Fig.- 5.9) se comprueba que los de la número II recogen el patrón de cambio de buena parte del resto de letrinas. A pesar de su

equivoca estratigrafía, con un posible abandono y posterior recuperación, el decremento en la frecuencia de árboles y el incremento en la abundancia de Acanthaceae coinciden con el establecimiento de mayor aridez. La variación en la frecuencia de poáceas, si bien mantiene una tendencia a la reducción, no apunta claramente hacia un empeoramiento de la precipitación, aunque en cualquier caso puede que las muestras más modernas de este depósito no alcancen el último milenio (su datación superior corresponde a 382-409 AD).

En el caso concreto de la letrina III se observa un patrón desigual en la evolución de estos *taxa* con proporciones regulares de árboles y erráticas de herbáceas y acantáceas entre 2330 y 2110 años BP. Esto puede ser efecto de la menor escala resolutive, en la que, si asumiéramos una deposición constante, estaríamos observando cambios en una escala de décadas en donde el cambio en árboles puede no ser tan importante mientras que el de poáceas, por ser su desarrollo totalmente dependiente de la época de lluvias, está condicionado al carácter irregular de la precipitación.

De manera general, los depósitos que registran los cambios vegetales entre ca. 3000 y 2000 años BP (letrinas III y VII) reflejan una mayor abundancia de terófitos y fanerófitos que los que recogen entre 2000 y 1000 años BP (letrinas VI y IV) que mantienen una mayor frecuencia de hemicriptófitos y menor de árboles y herbáceas.

Además de una posible mejoría en la frecuencia de lluvias durante el periodo comprendido entre 6 Ka BP y 1.2 Ka BP no hay que descartar que durante el transcurso de ese tiempo o en fases a lo largo de él, nieblas intensas hubieran alcanzado puntos del interior que habrían facilitado un mejor desarrollo de terófitos. La aparición de mopane, aunque en reducidas proporciones, en las muestras del Holoceno Medio indica condiciones de mayor humedad que las actuales puesto que este árbol se sitúa en las inmediaciones del río en la actualidad. Además, en las muestras modernas o las pertenecientes a la letrina IV *Colophospermum* no aparece, y en realidad en esta área se encuentra en el límite de su distribución.

De todos los componentes de la estocasticidad de la lluvia en la zona limítrofe del desierto, el más errático es el establecimiento del periodo de lluvias, (Bollig y Schulte, 1999). Si en Okandjombo esto era un factor determinante, en Vrede lo es aún más dado que no cuenta con una posible entrada de precipitación de origen ecuatorial por la migración austral de la ZCIT. Por lo tanto, esta zona presenta una dependencia total de a las lluvias monzónicas. Por otra parte, a falta de una flora que indique lo contrario, la estacionalidad de la precipitación en esta zona se ha mantenido, desde el Holoceno Medio, como veraniega. Consecuentemente, el posible cambio en la precipitación que se postula para el periodo comprendido entre ca. 6 y 1 Ka BP no

estaría relacionado con la migración meridional del sistema frontal que produce lluvias invernales en el extremo más meridional de África, sino con un reforzamiento del sistema monzónico.

Los resultados paleoclimáticos obtenidos en las zonas más próximas a la localidad estudiada son muy heterogéneos, tanto respecto a la naturaleza de los materiales analizados como en lo referido a las edades que estudian (Apéndice II). Sin embargo, la mayoría de ellos reconocen que durante la fase denominada Altitérmico holoceno⁸ (Partridge *et al.*, 1990; Partridge *et al.*, 1999b), entre 8 y 4 Ka BP se dan condiciones de humedad en Namibia, tanto en las zonas interiores más orientales del desierto del Kalahari como en las áreas occidentales fronterizas con el desierto del Namib. Esta fase húmeda y cálida, que es ampliamente reconocida en diferentes lugares de África meridional, se llegó a extender tanto que podría haber alcanzado la franja más extrema del desierto hace alrededor de 4000 años. Posteriormente dejaría paso a una progresiva aridez con cambios irregulares en la cantidad de precipitación (Eitel *et al.*, 2004; Eitel *et al.*, 2006), (ver Fig.- 6.15 en el capítulo siguiente).

Como se citaba en el capítulo previo, los trabajos llevados a cabo en las cuencas de los ríos más septentrionales Hoanib, Hoarusib y Khumib (Rust y Vogel, 1988) (Apéndice II) se han centrado en el estudio geomorfológico de las terrazas. Los sedimentos de alta energía producidos por periodos muy erosivos en las zonas de cabecera de los ríos y acumulados en la terraza más joven del río Hoanib, así como los precipitados calcáreos encontrados en diferentes puntos del valle de este río indican eventos de escorrentía o fases de precipitación más intensa que la actual en 5.2 Ka BP, 4.6 Ka BP y 1.5 Ka BP. Posteriormente, Eitel y sus colaboradores (2006) han profundizado en el estudio de las fases erosivas del río Hoanib generando una extensa colección de dataciones OSL, (*Optical Simulated luminescence*). Encontraron que diferentes fases más áridas que la presente se sucedieron durante el Holoceno a lo largo de la cuenca, desde la finalización del OIS 2 (*ca.* 12000 años BP), hasta *ca.* 3 Ka BP. Esas fases de menor precipitación se alternaban, dando lugar a pulsos intermedios de características climáticas similares a las actuales, lo que en parte podría explicar las diferentes edades obtenidas para el periodo húmedo por ambos grupos de investigadores. Para el equipo de Bernhard Eitel fue durante el Holoceno Tardío cuando se produjo una fase de lluvias más intensas y frecuentes que las actuales y que se debieron prolongar desde *ca.* 3000 BP hasta la Pequeña Edad del Hielo. El complejo sedimentario que se sitúa entre los siglos XIV y XIX responde a un periodo de acumulación de menor intensidad que los detectados por este equipo durante el comienzo del Holoceno pero que puso fin al máximo pluviométrico en la cuenca del río

⁸ Que en el hemisferio norte se conoce como “Óptimo Climático Holoceno”

Hoanib. A pesar de la distancia (alrededor de 150 km), nuestros resultados polínicos parecen coincidir con las fases más húmedas detectadas durante el Holoceno Medio y Tardío por ambos equipos. El hecho de que hasta ca. 3000 años BP se dieran fases áridas de irregular duración que terminaran con circunstancias similares a las actuales podría explicar la variabilidad observada en los porcentajes de árboles y poáceas encontrados en la letrina III.

Los estudios polínicos continentales más cercanos son los llevados a cabo en el lago Otjikoto y en un manantial subterráneo de la ciudad de Windhoek (Scott *et al.*, 1991). Este último refleja el cambio vegetal ocurrido entre ca 7000 y 2500 años BP mientras que en el sedimento lacustre se registran cambios entre ca. 3000 y 1800 BP. A pesar de representar dinámicas vegetales diferentes, de este estudio se deduce una fase de relativa humedad en el área de Windhoek entre 7 y 6 Ka BP seguida de una progresiva aridez en el comienzo del segundo milenio antes del presente. Esto se apoya en los resultados para Otjikoto en donde se establece cierta aridez desde 3.5 Ka BP. Tal fase de aridez fue interrumpida por un pulso húmedo difícil de datar, dado que se detectan incoherencias cronológicas en la estratigrafía del sedimento, aunque en este estudio se asume que es previo al 1000 BP. Desde ca. 1 Ka BP se constata una situación de creciente aridez hasta la actualidad en el área del lago.

En cuanto a los análisis de polen a partir de testigos marinos de la costa namibia, los más próximos son el ODP 1082 (Rommerskirchen *et al.*, 2003) y el GeoB 1711 (Shi *et al.*, 2001; Rommerskirchen *et al.*, 2003). Sin embargo, en ninguna de las dos publicaciones se muestran diagramas polínicos de porcentajes completos ni secuencias continuas, de manera que no es posible establecer comparaciones.

Los trabajos realizados sobre los sedimentos del río Kuiseb también resultan de gran interés. El río Kuiseb se sitúa en el Namib central y es el cauce semi-permanente que separa el Mar de Arena del Namib, donde aparecen los campos dunares activos, del desierto de reg que se encuentra situado al norte. Los estudios sedimentológicos de los limos depositados en algunas secciones del valle han permitido inferir fases de escorrentía muy intensa entre 15 y 6 Ka BP (Srivastava *et al.*, 2006). Scott (1996) analizó algunas letrinas fósiles de damán recuperadas de abrigos rocosos situados en las inmediaciones del cauce del Kuiseb. En este registro se obtuvieron patrones de cambio en la vegetación desde ca. 2000 BP y se comprueba cómo tanto las poáceas como el árbol dominante *Salvadora persica* muestran fluctuaciones de forma periódica cada 100-200 años. En este caso se identifican varios posibles pulsos áridos y húmedos hasta el 900 BP donde las proporciones de poáceas y de *Salvadora* se estabilizan. En este

estudio, las dinámicas de árboles y herbáceas son opuestas, de manera que los incrementos de poáceas se corresponden con menor porcentaje de árboles, especialmente en el caso de *Salvadora*. Según este autor, la reducción de poáceas indica fases áridas en las que los árboles aparecerían sobre-representados en el excremento, apoyando así el posible sesgo observado bien por la dieta del damán, o bien por condicionantes tafonómicos.

Además de las citadas, existen múltiples evidencias que apoyan la fase húmeda del Holoceno Medio, aunque con diferentes límites cronológicos (Partridge *et al.*, 1990; 1993; Brook *et al.*, 1996; 1999; Heine, 2005; Eitel *et al.*, 2006). En general, se identifica un óptimo climático con intensas precipitaciones desde ca. 8 Ka BP hasta 4-2 Ka BP, dependiendo de la zona.

De esto podríamos deducir que la señal vegetal que se refleja desde ca. 3000 años BP en la secuencia de Vrede es la del progreso paulatino del desierto con algunos pulsos húmedos. Desafortunadamente no se cuenta con dataciones fiables para la Pequeña Edad del Hielo (la más moderna es de 1040-1159 AD) lo que nos impide tener certeza acerca de si este fue el periodo culminante en la aridez en África sudoccidental. En cualquier caso, del cambio vegetal observado se deduce que unas condiciones ambientales como las actuales se establecieron definitivamente en el 841-847 AD (Tabla 5.1).

Para terminar con los aspectos puramente climáticos que promueven el cambio vegetal, los trabajos realizados por Nicholson y sus colaboradores (1987; 2000) Jury y Engert (1999) y Tyson *et al.* (1986; 2002) sobre las causas de variabilidad climática actuales en África meridional, muestran posibles fases periódicas de precipitación. Los ciclos de lluvias parecen estar relacionados con los cambios en SSTs o con teleconexiones con eventos ENSO. En concreto, Nicholson (2000) describe ciclos de precipitación más intensa cada 5 años en el norte de Namibia. Quizá una periodicidad menor durante el Holoceno Medio debido a una mayor incidencia de las lluvias monzónicas podría explicar las altas proporciones de terófitos en nuestra secuencia entre 6000 y 1200 años BP. Asimismo, los máximos porcentajes de poáceas alcanzados en algunas muestras podrían representar máximos pluviométricos en términos de décadas, siempre y cuando se asuma que las letrinas son depositadas de forma continua hasta su culminación y de manera constante en el tiempo.

5.3.1 Establecimiento humano, modelos de ocupación y su implicación en el cambio vegetal

Los posibles efectos antropogénicos son difíciles de detectar en la secuencia de Vrede por varias razones. La fundamental es que la variabilidad observada puede ser tan dependiente de la altísima varianza climática, que la acción del hombre en los últimos milenios no haya sido tan determinante como en las latitudes medias del hemisferio norte. Si la varianza interanual en la precipitación puede alcanzar el 80% en algunos sectores de esta región, la disminución en poáceas y un potencial aumento en *Tribulus* puede atribuirse a la variabilidad climática antes que al efecto de sobrepastoreo. Sin embargo, cabría pensar que la progresiva aridez establecida tras el Altitérico holoceno hubiera propiciado movimientos migratorios de megaherbívoros que habrían coadyuvado al efecto desertificador del clima.

En cualquier caso, y a diferencia de Kaokoveld, existe poca información de la ocupación humana en la región de Damaraland dada la ausencia de estudios arqueológicos o paleoetnográficos publicados.

Los damara son la comunidad indígena más abundante y que da nombre a la región. Se trata de una población de origen khoisan (vinculada a los bosquimanos) con una tradición cazadora- recolectora precolonial (hasta el siglo XVIII) que ha cambiado hacia ganadera pero sobre todo agricultora tras la colonización alemana⁹ (Ward *et al.*, 2000).

Sullivan (1996; 1999), ha realizado un estudio muy completo del uso moderno del territorio que practican esta etnia. Su trabajo ha estado centrado en la potencial degradación de las comunidades vegetales en el área de Sesfontein (indicada en Fig.- 4.1), donde ha existido una población estable desde hace varios siglos debido a la existencia de un manantial. El análisis multivariante de comunidades vegetales con diferentes usos le llevan a concluir que los efectos negativos del manejo humano en el noroeste namibio son extremadamente locales y se circunscriben a sectores muy reducidos dentro de los propios asentamientos. Afirma, de hecho, que la alta variabilidad de los componentes abióticos del sistema son los que dirigen los cambios ambientales fundamentales.

Asimismo, encuentra que economías basadas en ganadería nómadas son las que menor impacto generan por no focalizar la explotación de los recursos y ser principalmente extensivas. En el caso que nos ocupa no parece lógico pensar que los

⁹ Durante los siglos XVII y XVIII los damaras fueron esclavos de los Namas que llegaron posteriormente a la zona central de Namibia aunque también están estrechamente relacionados con los san. Tras la llegada de los colonos los damara sirvieron a los alemanes cuyos misioneros les enseñaron principios de agricultura.

habitantes de esta zona durante el Holoceno Medio mantuvieran un gran número de cabezas de ganado, y mucho menos que éstos rebaños estuvieran asentados en vez de ser nómadas. Si asumimos que el nomadismo tiene un escaso impacto sobre la vegetación, podríamos inferir que la transformación en una escala temporal larga, como la registrada en la secuencia polínica de Vrede, no está reflejando efectos antropogénicos importantes.

Como se explicaba en el capítulo previo, (Albrecht *et al.*, 2001; Lenssen-Erz y Vogelsang, 2005) las primeras comunidades pastoralistas de Kaokoveld son encontradas hace alrededor de 2000 años, bastante antes de la llegada de las oleadas migratorias de bantúes iniciales (Vogelsang *et al.*, 2002) y la transformación ganadera no fue de hecho inmediata.

Esta zona tiene, sin embargo, un carácter más árido que la estudiada en el capítulo previo, por lo que los impactos causados por el hombre pueden perdurar durante más tiempo dada la escasa capacidad de resistencia que tiene una zona árida con tan alta variabilidad climática interanual. Una tala o pastoreo durante un año de lluvias puede estar seguida de varios años sin precipitación en esta zona marginal lo que se traduce en un efecto aridificante que podría ser registrado en las letrinas. Cabría entonces plantearse que la aridez desarrollada en el último milenio podría estar parcialmente debida a pastoreo a pequeña escala en el área. En cualquier caso existe un debate, aún abierto, sobre el manejo de estas zonas áridas del extremo occidental de Namibia. Por un lado se plantea que la degradación actual del paisaje no es tal y que en realidad se trata de análisis superficiales en escalas temporales demasiado cortas (Sullivan, 1996; 1997; Ward *et al.*, 1998; Sullivan, 1999; Ward *et al.*, 2000). Por otro lado se afirma que el uso tradicional del territorio es el causante de la denudación de los suelos, de la tala incontrolada y de las crecientes tasas de estabulación que aparecen en Namibia (Bollig y Schulte, 1999; Bollig, 2002; Brunotte *et al.*, 2002).

Sea como fuere, estas poblaciones habrían permanecido establecidas en lugares próximos a los manantiales que se sitúan en las áreas más interiores de Damaraland (Sullivan, 1999) y no tan cercanas al área estudiada.

Con respecto a la incidencia del fuego, resulta llamativo que los valores del área de carbón sean nulos en las muestras más recientes. Bien es cierto que los incendios parecen no haber tenido una gran importancia en esta zona a lo largo de la secuencia, como se deriva del citado parámetro. Este hecho nos lleva a pensar en que el fuego no tiene una gran ocurrencia actualmente en el área marginal del desierto y que su intensidad en el pasado no ha debido ser un agente de modelado de un ecosistema que genera tan poca biomasa.

5.4 Síntesis y conclusiones

La región limítrofe del desierto del Namib en el área de Damaraland (sur del distrito Kunene) mantiene en la actualidad una vegetación propia de Nama-Karoo, de hemicriptófitos y eventuales terófitos tras los periodos de lluvias. La precipitación media anual se sitúa entre los 50 y los 100 mm y presenta un coeficiente de variación interanual próximo al 80%. La dinámica paleoambiental de este sector durante el Holoceno Medio parece haber sido de estabilidad, tal y como se refleja en la secuencia polínica obtenida. Sin embargo, la variabilidad cuantitativa de los espectros polínicos durante el periodo estudiado nos permite asegurar que el cambio ambiental más claramente registrado es el de una mejor precipitación -en términos de frecuencia, con una menor varianza interanual, y de cantidad- durante el Holoceno Medio, entre el 6160 BP (5212-4813 BC) y el 1180 BP (811-847 AD). Esta fase húmeda parece coincidir con el Altitérmico del Holoceno Medio (Óptimo Climático Holoceno del hemisferio norte) registrado ampliamente en diferentes lugares del subcontinente.

Durante los últimos 1200 años se habría ido estableciendo en esta zona una aridez progresiva como consecuencia del cambio de la influencia monzónica desde un límite más occidental hasta el actual más oriental en el que se encuentra la localidad estudiada. Las lluvias que se hubieran producido durante el Holoceno Medio habrían permitido una mayor frecuencia de poáceas terófitas y una floración de leñosas abundante de aquellos *taxa* cuyo periodo reproductivo depende del comienzo de las lluvias. El avance oriental del desierto durante el último milenio puede estar condicionado por una serie de causas climáticas operando a diferentes escalas como las variaciones de las SSTs, tanto en el Índico como en el Atlántico, ó posibles teleconexiones con los fenómenos de El Niño. Identificar las causas de la aridez en la zona resulta difícil dada la escasa resolución cronológica con que cuenta la secuencia así como la naturaleza del material observado.

No se descarta la acción humana dado que la existencia de comunidades indígenas en esta área es reconocida desde la Edad de Piedra tardía (7000-2500 BP según Vogelsang et al., 2002). Sin embargo, se desconocen los modelos de ocupación de este sector marginal del desierto y la elevada variabilidad del clima impide identificar los posibles impactos relacionados con el pastoreo. En cualquier caso, la actividad ganadera del área no es tan intensa como la que se da en las áreas más septentrionales o interiores de Namibia, donde la sabana facilita un pastoreo intensivo.

6 LAS LETRINAS DE BRANDBERG; DINÁMICA AMBIENTAL EN LA “MONTAÑA DE FUEGO” DESDE EL PLEISTOCENO SUPERIOR¹⁰.

Resumen

Los resultados que se exponen en este capítulo son los de la localidad más meridional estudiada; se trata de letrinas encontradas en abrigos rocosos próximos a la cumbre de la montaña tipo *inselberg* más alta de Namibia, el monte Brandberg (2573 m.s.n.m.). El hecho de que se trate de un macizo montañoso aislado, que alcanza gran altura sobre la llanura costera namibia, condiciona una vegetación muy característica y diferente a la de los biomas circundantes. De estas letrinas se ha obtenido una secuencia de la dinámica vegetal desde ca. 47000 años BP hasta la actualidad. Se registra un claro cambio en la vegetación durante el Último Máximo Glaciar, vinculada a una reducción en la precipitación y la temperatura que es sucedida por una flora más termófila durante el Holoceno. La ocupación humana en Brandberg es relevante, cómo se deduce por los numerosos estudios de sus miles de pinturas rupestres, aunque su impacto en la zona no está claro.

“...Aunque el clima [durante el gran periodo glaciar] no fuera perfectamente adecuado para ellas, sobrevivirían, pues el cambio de temperatura tuvo que ser lentísimo y las plantas poseen, sin duda, cierta capacidad de aclimatación.”

Darwin, C. 1858. *El origen de las especies*. p 467. Ed. Espasa Calpe. 1988. 632 pp

¹⁰ Quien suscribe no participó en la campaña de muestreo de esta localidad, que se realizó en el año 2002. Cinco muestras de las veintiséis presentadas aquí fueron previamente analizadas y publicadas por Scott *et al.* (2004).

6.1 Situación geográfica y medio físico

El macizo de Dâures, tal y como se le conoce entre los damara, es un conjunto montañoso granítico de origen cretácico que se levanta 1800 metros por encima de la llanura que articula el Gran Escarpe con la costa. Forma un inmenso *inselberg* de 25 x 21 Km de diámetro (Fig.- 6.1 y Fig.- 6.2). Este conjunto montañoso se localiza a unos 80 km hacia el interior desde la costa atlántica, en el centro de la región de Damaraland (actualmente Erongo). Tanto su denominación entre los damara, Dâures, como entre los herero, Omukuruwaro, como su nombre en afrikáans, Brandberg, significa “la montaña de fuego” ó “el monte ardiente”. Esto hace referencia a la gama de rojos que adquiere el granito al amanecer cuando es iluminado por la luz del sol.

Brandberg se originó por la intrusión de granitos a través de la chimenea activa de un volcán durante el comienzo del Cretácico (ca. 146 Ma), previo a la escisión del Gondwana. Tras la fractura del mega-continente hace 135 millones de años, que separó África de la placa Brasileña, Brandberg quedó en su posición actual cercana al océano Atlántico. En la actualidad, todo el macizo está compuesto por granitos con diferentes grados de acidez que se disponen anularmente dejando en su base rocas sedimentarias y basaltos derivados de las erupciones volcánicas originarias de este macizo (Miller, 2000).

Las letrinas estudiadas fueron encontradas en dos localidades diferentes dentro de este macizo (Fig.- 6.3 y Fig.- 6.4). La localidad denominada *Gladiator*¹¹, se sitúa en el norte, a una altitud de 1800 m.s.n.m. (21° 4' 36" S, 14° 35' 39" E) mientras que la localidad *Falls Rock* o *Wasserfallfläche* se ubica a. 2000 m.s.n.m, al sur del conjunto montañoso (21° 10' 43" S, 14° 32' 53" E).

¹¹ Este nombre se debe a un nuevo orden de insectos, Mantophasmatodea, del que dos de sus géneros fueron hallados en Brandberg. El orden fue descrito en 2002 mediante la comparación de un ejemplar de 45 millones de años fosilizado en ámbar procedente de mar Báltico que coincidía con ejemplares de una colección entomológica muy antigua de Tanzania (Klass *et al.*, 2002). Se trata de insectos similares a los fásmidos cuyo exosqueleto durante la fase de pupa se asemeja a la armadura de un gladiador.

Fig.- 6.1: Mapa de localización de Brandberg. *Situation map of Brandberg.*

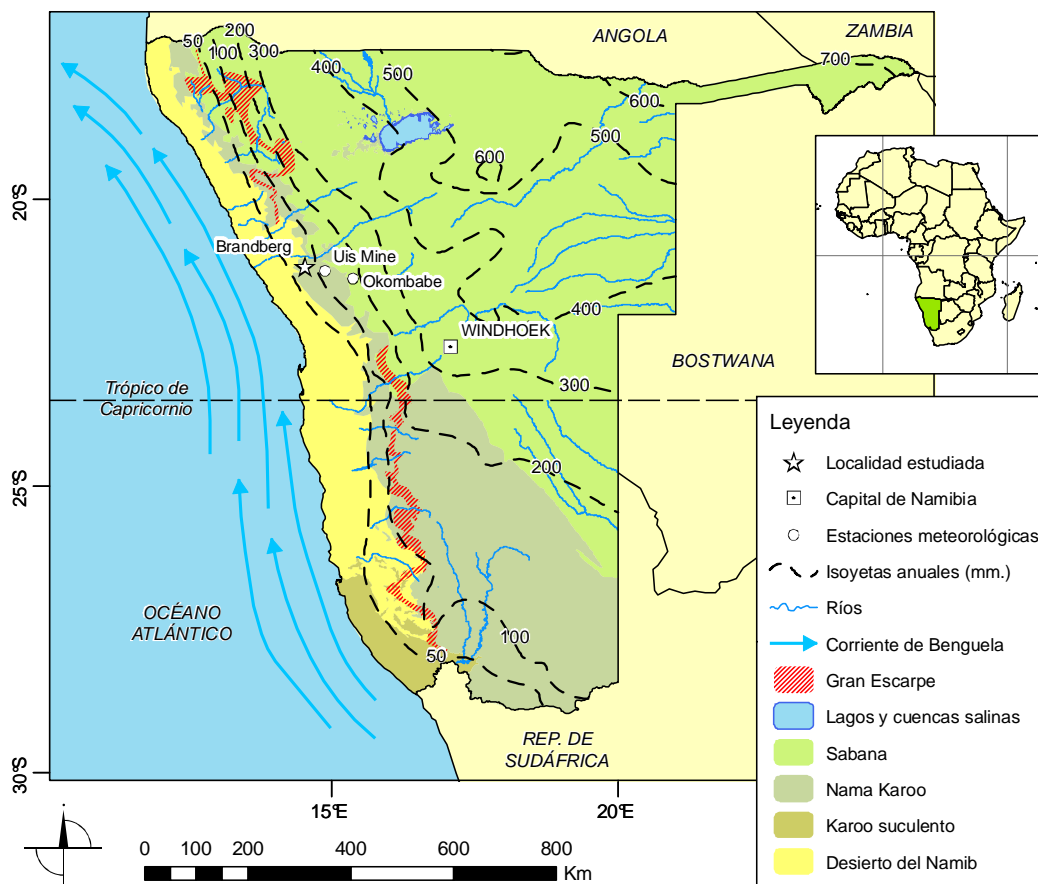


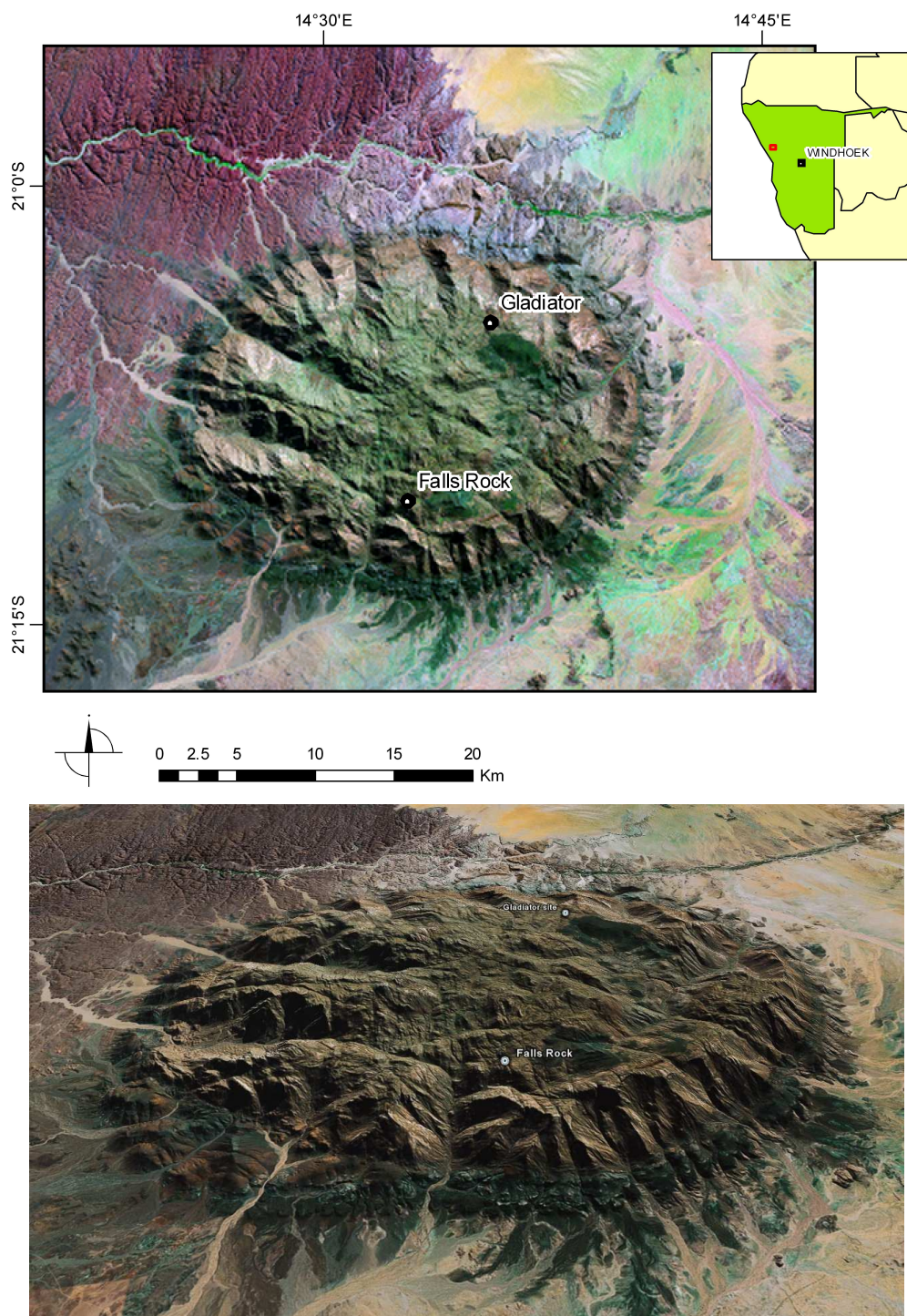
Fig.- 6.2: Macizo de Brandberg; vista panorámica desde el oeste. *Brandberg massif; satellite picture and panoramic view from the west.*



Autor: J. Irish

La elevación del macizo de Dâures se puede contemplar desde una distancia de varios kilómetros. Nótese la cobertura de nubes en zona de la cumbre.

Fig.- 6.3: Imagen de satélite de Brandberg con la localización de los dos puntos de muestreo. *Brandberg's satellite image with the sites studied indicated.*



Fuente: la imagen superior es de elaboración propia a partir de las imágenes de satélite del satélite Landsat extraídas del servidor de la NASA. La inferior ha sido obtenida de la plataforma de información geográfica *Google Earth*.

Fig.- 6.4: Vista de las localidades estudiadas en Brandberg. *General view of the two studied sites in Brandberg.*



Vista del área de Falls Rock. La flecha indica el abrigo rocoso en donde se encontraron las letrinas.

Autor: E. Marais



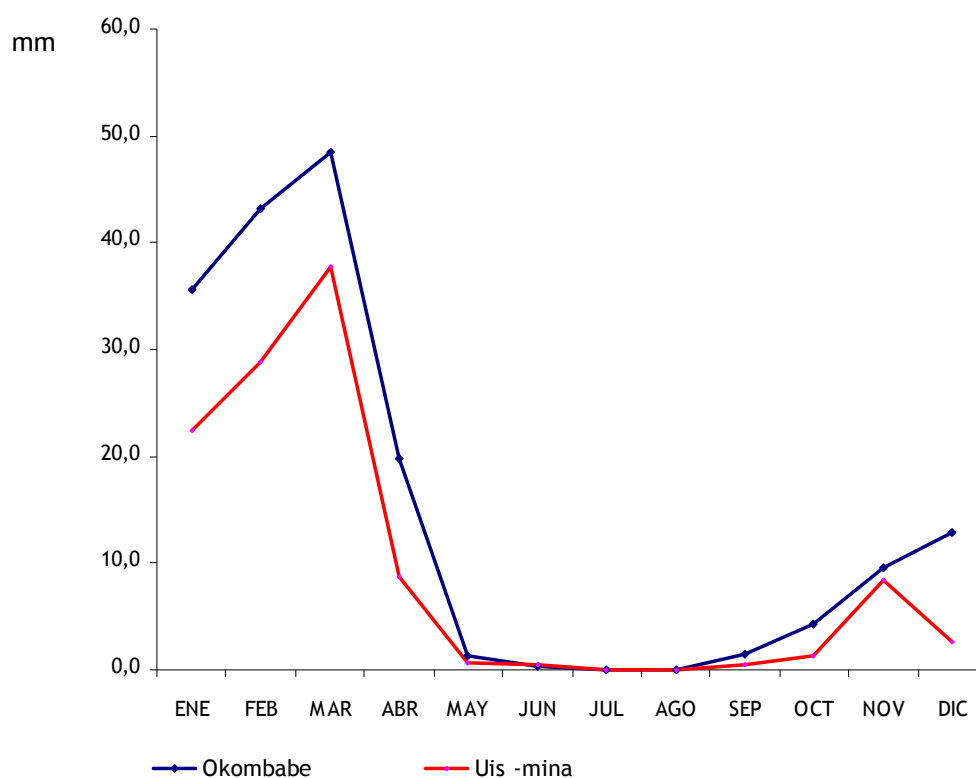
Afloramiento en la localidad de *Gladiator*

Autor: J. Irish

Si bien el territorio alrededor de Brandberg presenta un clima muy árido, la humedad y la temperatura varían sensiblemente con la altitud. Desafortunadamente no se cuenta con datos climáticos de esta montaña, siendo la mina de Uis la estación meteorológica más próxima (Fig.- 6.1 y Fig.- 6.5). Por lo tanto, las inferencias climáticas que se van a exponer están basadas en las variaciones de precipitación y temperatura que cabrían esperar considerando las dimensiones y las características de este macizo (Olszewski, 2000).

Fig.- 6.5: Curvas de precipitación de las estaciones meteorológicas más cercanas a Brandberg. *Rainfall curves for the closest meteorological stations to Brandberg.*

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	Media total anual
Okombabe	35,6	43,2	48,4	19,7	1,3	0,3	0,0	0,0	1,6	4,2	9,5	12,9	176,7
Uis -mina	22,4	28,8	37,7	8,8	0,6	0,5	0,0	0,0	0,5	1,3	8,4	2,7	111,7



Uis: datos desde 1934 hasta 1979

Okombabe: desde 1902 hasta 1975

Las estaciones meteorológicas aparecen en la Fig.-5.1

Con respecto a la precipitación, en la estación de la mina de Uis (800 m.s.n.m.) se registran alrededor de 100 mm de media anual. Sin embargo, un macizo montañoso de estas características debería presentar un patrón de lluvias individual en el que la precipitación orográfica determinara un gradiente de humedad independiente de las circunstancias en la base de la montaña. En cualquier caso, la mayor entrada de lluvias se produce durante el verano entre los meses de enero y marzo. Además, en las zonas altas pueden darse periodos húmedos desde noviembre hasta abril o precipitación orográfica más frecuente (Olszewski, 2000). En algunos años, aunque muy ocasionalmente, se han detectado en Brandberg eventos de pluviosidad invernal, debido a la entrada de masas húmedas del Atlántico. Éstas pueden penetrar lo suficiente en el continente y generar una cobertura de nubes de media altura en las zonas altas de las pendientes de barlovento (Fig.- 6.2).

Las estimaciones realizadas por algunos investigadores para la precipitación media anual en las cumbres del macizo de Brandberg son de alrededor de 200 mm (Olszewski, 2000). Esto parece corresponderse con las precipitaciones encontradas en las regiones más meridionales de Namibia. De todas formas, para explicar variaciones en la vegetación en un medio donde la precipitación es tan altamente variable es importante considerar otras fuentes microescalares de variabilidad de la humedad: escorrentía, tiempo de permanencia del agua en el sustrato, etc. En definitiva, el régimen hídrico disponible para la vegetación de Brandberg está condicionado no solo por la precipitación sino también por condiciones microclimáticas.

La temperatura, a diferencia de los otros lugares estudiados, juega un papel determinante en la distribución de la vegetación. Asumiendo la bien conocida relación termométrica de que por cada 100 m ascendidos la temperatura desciende un grado, y si se toma como temperatura máxima los 40°C que se pueden alcanzar en Uis durante el verano, la temperatura máxima media en la cima de Brandberg se encontraría entre los 18 y los 20° C. Las heladas no son frecuentes dado que las masas de aire frío del sur nunca alcanzan su punto de congelación por debajo de los 2500 m en esta área. Esto se debe a que el aire se encuentra constantemente en movimiento a causa de los vientos costeros que ocasionalmente pueden aportar algo de precipitación horizontal. En la cumbre se espera que la media de las mínimas no se encuentre por debajo de los 10°C mientras que la media de las máximas no supere los 30°C (Olszewski, 2000). En cualquier caso, resulta difícil tipificar la temperatura en Brandberg porque además hay que considerar efectos diversos de la propia topografía del macizo. Un ejemplo es la acción reflectiva del calor del granito sobre el aire que queda inmediatamente por encima, que en cierto modo amortigua las temperaturas nocturnas.

Los vientos de superficie dominantes en esta zona son de componente W-NW (entre el 16 y el 40% del total de la ocurrencia de vientos) y durante el verano son frecuentes las fuerzas del E-NE, acarreado consigo posibles masas húmedas continentales. Sin embargo, tras el verano, los vientos de componente este transportan un aire cada vez más seco que puede alcanzar los 40° y que se denominan *bergwinds*.

La importancia de Brandberg como área sensitiva a cambios ambientales se encuentra en diferentes causas. Varios investigadores resaltan el notable contraste de las formaciones vegetales de Brandberg con las de las áreas circundantes al macizo (Irish, 1994; Craven y Craven, 2000). La diversidad de la vegetación en Brandberg puede atribuirse tanto al encuentro de las floras del desierto y la sabana como a la gran variedad de microhábitats que la montaña ofrece (Craven y Craven, 2000; Wittneben, 2003). Por otra parte, la antigüedad del macizo ha mantenido aisladas las comunidades vegetales de la cumbre, con mayor precipitación y menor temperatura, de las basales, más térmicas y con menor entrada de agua. La alta especialización de la flora a su hábitat explica que Brandberg tenga un 7% del elemento endémico vascular de Namibia¹² de forma exclusiva y que, además comparta un 13% de la flora endémica vascular del país con otros lugares (Maggs *et al.*, 1998). Burke ha llevado a cabo estudios detallados acerca de la vegetación de los *inselbergs* del Nama-Karoo (Burke, 2002; Burke *et al.*, 2003; Burke, 2003; 2004; 2005) comprobando cómo las elevaciones rocosas aisladas a lo largo del gran escarpe han supuesto una fuente de variabilidad y riqueza en la flora. A su vez, resalta su papel como indicadores de posibles cambios climáticos.

A pesar del alto valor natural, se cuenta con poca información precisa sobre las diferentes comunidades vegetales existentes en el macizo de Dâures, de manera que resulta difícil establecer posibles pisos de vegetación existentes. Además, cada sector de la montaña se encuentra afectado por diferentes influencias climáticas lo que complica la tipificación de una vegetación estratificada. La zona basal occidental de Brandberg se sitúa dentro del bioma del Desierto mientras que la oriental está dentro de los límites del Nama-Karoo (Fig.- 6.1) y por tanto recibe una mayor cantidad de precipitación. Sin embargo, Craven y Craven (2000) han observado que en el área septentrional, donde la insolación es elevada, se encuentra la misma flora que en la ladera sur pero desplazada a mayor altitud. Se podría decir que las pendientes de

¹² La flora vascular endémica de Namibia es de un 17% lo que supone un valor extraordinariamente alto para un país árido. Entre sus vecinos sólo le supera Sudáfrica (70% de flora endémica) y Angola (24% de flora endémica), mientras que Zambia, Zimbabwe y Botswana mantienen menores porcentajes.

Brandberg mantienen una diversidad longitudinal de oeste a este, o lo que es lo mismo, siguiendo el gradiente de precipitación general.

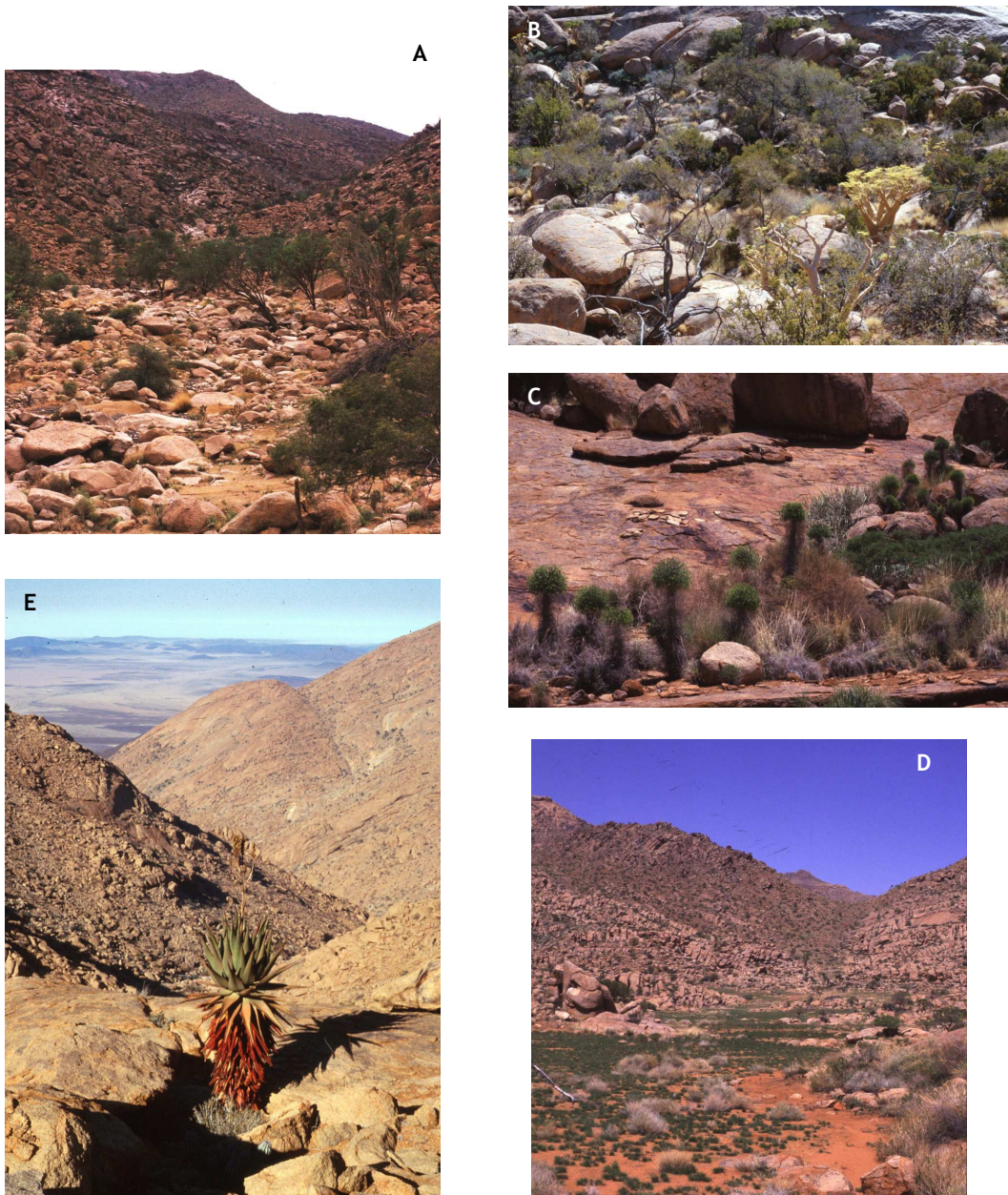
De este modo, el área occidental basal presenta una vegetación compuesta por una escasa flora leñosa hemicriptófito y un eventual estrato de terófitas tras las infrecuentes lluvias. En bajas altitudes del sector oriental de este macizo circular se encuentra una vegetación típicamente Nama-karoidea, con mayor abundancia de árboles. Se desarrollan diferentes especies del género arbóreo *Commiphora*, ejemplares de *Acacia montis-usti* y *Boscia albitrunca* (Wittneben, 2003) junto con poáceas hemicriptófitas.

En altitudes medias Wittneben (2003) define una sabana abierta con árboles de pequeño tamaño (Fig.- 6.6), sobre todo dominada por *Acacia hereroensis* y *Dombeya rotundifolia*, y otros árboles de forma muy dispersa como *Moringa ovalifolia* (Moringaceae), *Boscia* spp., *Maerua schinzii* y *M. parviflora* (Capparaceae), *Euphorbia guerichiana* (Euphorbiaceae), *Aloe dichotoma* (Asphodelaceae), *Terminalia prunioides* (Combretaceae) o *Sterculia quinqueloba* (Sterculiaceae). Según este autor, en las zonas más elevadas del macizo de Dâures, por encima de los 2000 m.s.n.m., predomina una vegetación arbustiva densa con cierta similitud al Karoo-suculento. Se trata de una tapiz integrado bien por caméfitos, sobre todo *Eriocephalus dinterii* (Asteraceae) y *Galenia africana* (Aizoaceae) o bien por nanofanerófitos, como matas de *Olea europaea*. En la cumbre no abundan las herbáceas, que además son terófitas y permanecen confinadas a zonas donde, por alguna causa, la humedad es mayor.

Sin permanecer en un rango altitudinal establecido, aunque sin sobrepasar los 2000 metros, aparecen diferentes especies de los géneros *Blepharis*, *Monechma* y *Petalidium* (Acanthaceae), *Calicorema* (Amaranthaceae), *Pelargonium*, *Sarcocaulon* (Geraniaceae), *Hermania* (Sterculiaceae), *Vernonia* (Asteraceae). Dentro del grupo de las herbáceas destacan los taxa *Amaranthus* (Amaranthaceae), *Hibiscus* (Malvaceae), *Forskaolea* (Urticaceae), *Monsonia* (Geraniaceae) y numerosas especies de los géneros de poáceas *Enneapogon*, *Eragrostis* y *Stipagrostis* (Poaceae).

En las gargantas y barrancos que seccionan el macizo se hacen frecuentes *Tamarix usneoides* (Tamaricaceae), *Euclea pseudobenus* y *E. undulata* (Ebenaceae), *Rhus burchelli* (Anacardiaceae), *Salvadora persica* (Salvadoraceae), *Combretum imberbe* (Combretaceae) y *Acacia erioloba* (Mimosoideae), especialmente en la zona basal (Fig.- 6.6). Según se avanza hacia la cumbre se hacen más frecuentes *Euphorbia virosa*, *Ozoroa crassinervia* (Anacardiaceae), las solanáceas *Lycium* y *Nicotiana* y la zigofilácea *Tribulus terrestris*, (Craven y Craven, 2000).

Fig.- 6.6: Imágenes de la vegetación de Brandberg en diferentes altitudes.
Brandberg vegetation at different elevations.



A. Vegetación de una rambla en la zona baja. El árbol dominante es *Acacia montis-usti*. B. Densidad de árboles y arbustos en las altitudes medias de Brandberg (sobre todo *Cyphostemma spp.* y *Acacia spp.*). C. Formación típica de un arroyo en la altiplanicie. D. Vegetación en las zonas próximas a la cumbre; nótese la dominancia de caméfitos y hemipterófitos. E. *Aloe littoralis* en la garganta Hungurob, en un área próxima a *Falls Rock*.

Autores: John Irish, A, C y D
Eugène Marais, B y E

En la planicie¹³ de la cumbre se ha descrito una sabana marginal o de montaña (Irish, 1994) en donde son abundantes los árboles. Localmente se encuentran también manchas de vegetación aunque con una fisonomía más achaparrada probablemente debido a la altitud (presión atmosférica y viento). Algunos investigadores creen que esta estructura, en la que aparecen árboles parcheados con caméfitos y hemicriptófitos, podría corresponderse con el bioma de Fynbos que únicamente aparece bajo un régimen de precipitación mediterráneo (Irish, com. pers.) (Fig.- 6.6)

Tanto las precipitaciones algo mayores, y ocasionalmente invernales, como la menor evapotranspiración, permite que en ambas localidades estudiadas se de una formación de sabana semiárida abierta pero con una densidad de árboles mayor que en las zonas inferiores. Además, se trata de árboles cuyas áreas de distribución se circunscriben exclusivamente a la altiplanicie de la montaña: *Acacia hereroensis*, *Euclea undulata*, *Dombeya rotundifolia*, *Rhus marlothii* y *R. burchelli*, y *Olea europaea* sbsp. *africana*. Las asteráceas *Senecio cinerascens*, y en menor medida *Pentzia tomentosa* (endémica del Brandberg), son relativamente frecuentes en las cumbres. También aparecen algunos géneros de suculentas como *Crassula*, *Tetragonia*, *Aizoon* (Aizoaceae), *Lithops* y *Hereroa* (Mesembryanthemaceae) y diferentes acantáceas. Las poáceas varían su abundancia dependiendo de las zonas aunque en cualquier caso los géneros dominantes en la cumbre (hasta los 2000 m.s.n.m) son *Pennisetum*, *Eragrostis* y *Aristida*.

6.2 Detalles metodológicos

Se tomaron muestras de dos letrinas diferentes en la localidad más septentrional, *Gladiator*. Finalmente de esta localidad solo fueron estudiadas dos muestras de excremento modernas, una de las cuales es de hiena (M1), y otra perteneciente a la letrina II (M2). En *Falls Rock* solo se han estudiado 6 de las trece letrinas que fueron encontradas y una muestra fresca de excremento de damán (M3).

Las acumulaciones fueron sub-muestreadas manualmente con la ayuda de un cincel, pero sus durezas nunca exigieron el uso de otra maquinaria (Fig.- 6.7). En la figura 6.10 se detallan los grosores de cada una de las letrinas así como su contexto estratigráfico en las acumulaciones. Finalmente se analizaron 26 muestras de las cuales seis fueron datadas con radiocarbono mediante la técnica tradicional y una séptima mediante AMS.

¹³ No se trata realmente de una superficie plana, como un altiplano o un monte mesa, pero lo es en relación a las abruptas pendientes que circundan las cumbres.

Fig.- 6.7: Aspecto del depósito Falls Rock XI (FR XI). View of the Falls Rock XI midden (FR XI).

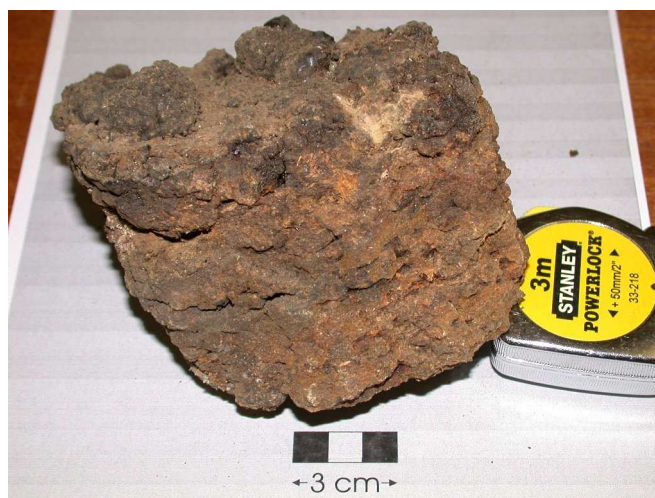
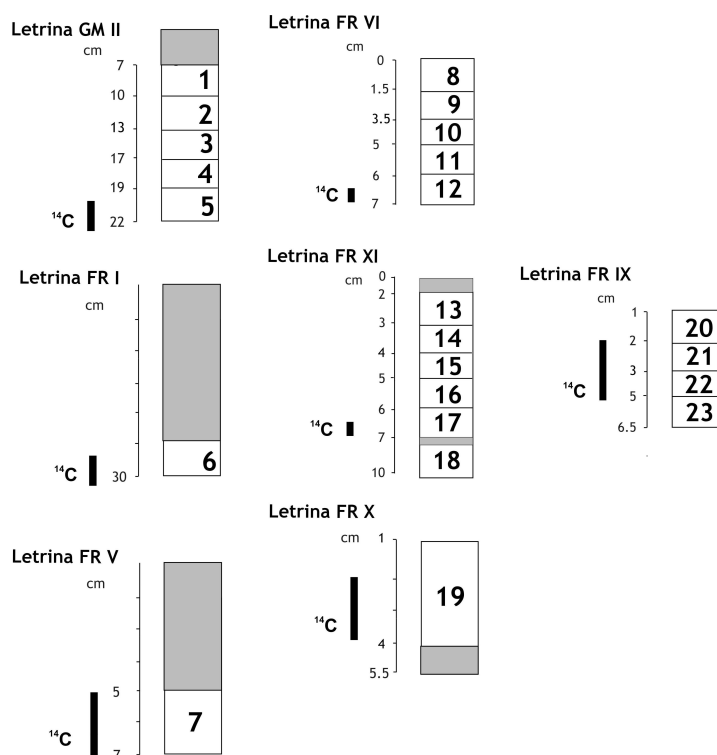


Fig.- 6.8: Esquema del perfil de muestreo de cada letrina de Brandberg. Profiles of middens recovered in Brandberg.



Las bandas grises representan partes de la letrina que no fueron procesadas

6.2.1 Análisis numérico

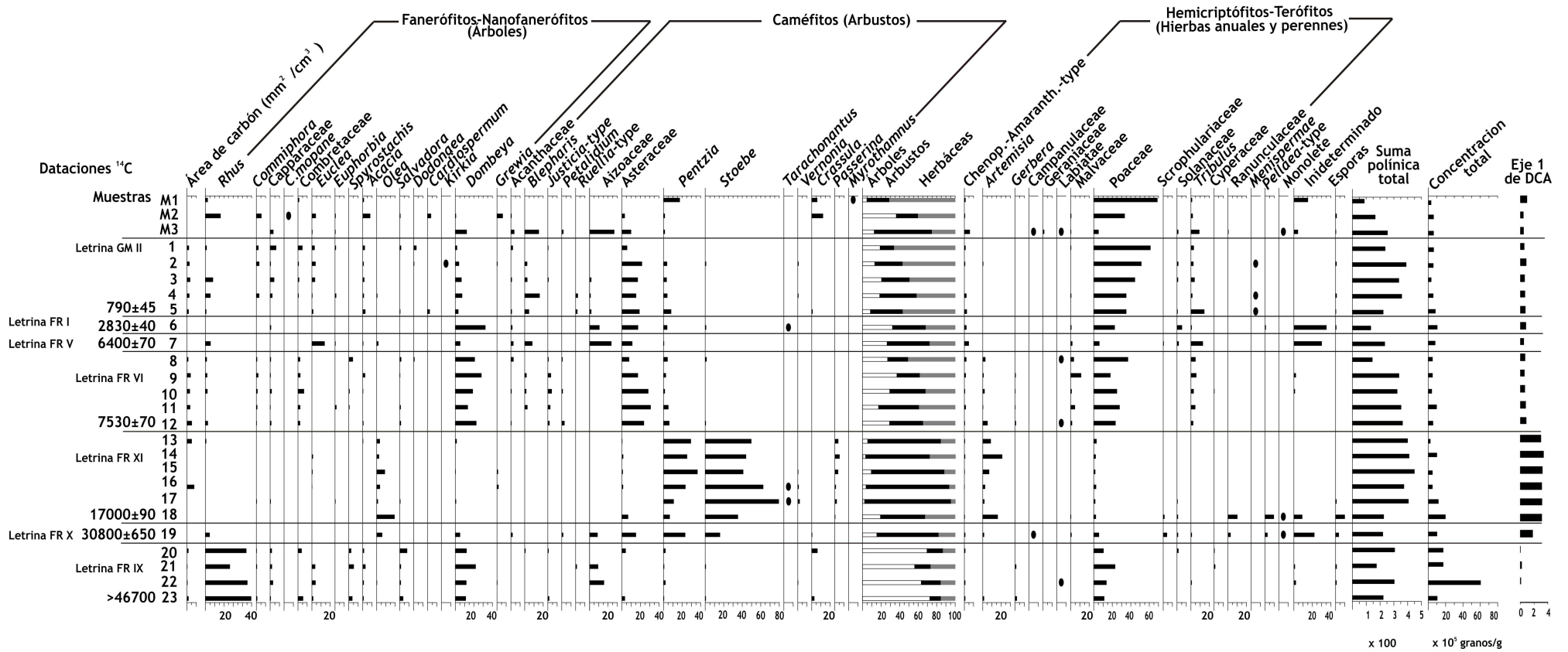
Se llevaron a cabo los análisis DCA y también NMDS. En este último se comparan las distancias euclídeas de cada par de observaciones con los obtenidos en una matriz de disimilitud y se representan gráficamente los puntos según esas distancias euclídeas de modo que se ajuste al máximo a las distancias realmente observadas. Como esta técnica no emplea ningún criterio para captar la mayor varianza en cada dimensión, realiza iteraciones hasta que se obtiene la mejor solución posible. Con este análisis se logra un resultado que no fuerza la ordenación en ningún sentido y permite una aproximación más real a las observaciones (Gauch, 1982; Hammer y Harper, 2005) Sin embargo, dado que un número diferente de iteraciones puede dar lugar a ordenaciones desiguales, se realizó primero un DCA para determinar más fácilmente qué solución era la más adecuada.

6.3 Resultados

Se identificaron 49 tipos polínicos de espermatófitos y esporas del helecho *Pellaea* además de algunas esporas monoletas (Fig.- 6.9).

Las letrinas recogen la dinámica vegetal en la zona superior de Brandberg desde el Pleistoceno Superior hasta la actualidad, ofreciendo una secuencia para la transición del último glaciar-interglaciar (Fig.- 6.9 y Fig.- 6.10). Con respecto a la cronología obtenida hay que destacar que la base de la letrina FR IX ha sido datada con más de 46700 años BP (Tabla 6.1) puesto que el 14C tiene su límite de datación en 40000 BP aproximadamente. Las escalas temporales en que los cambios vegetales ocurren son difíciles de identificar dado que no se cuenta más que con una datación por letrina o sencillamente con muestras independientes datadas. A pesar de ello, se han colocado los resultados por orden cronológico en la Fig.- 6.9. Entre las muestras modernas (M1, M2 y M3) existen algunas diferencias como las concentraciones de *Rhus*, *Pentzia*, *Crassula*, *Aizoaceae*, *Blepharis*, *Dombeya* ó *Poaceae*. En general, podría decirse que éstas se ajustan adecuadamente a la vegetación presente en el área; los valores promediados para las tres muestras dan como resultado un 18% de árboles, un 36% de arbustos y un 45% de herbáceas.

Fig.- 6.9: Diagrama polínico de porcentajes del registro de Brandberg. *Percentage pollen diagram from Brandberg.*



L. Scott y G.Gil Romera

Fig.- 6.10: Representación gráfica de la estratigrafía de cada letrina y las edades obtenidas en Brandberg. *Brandberg's middens and dating obtained.*

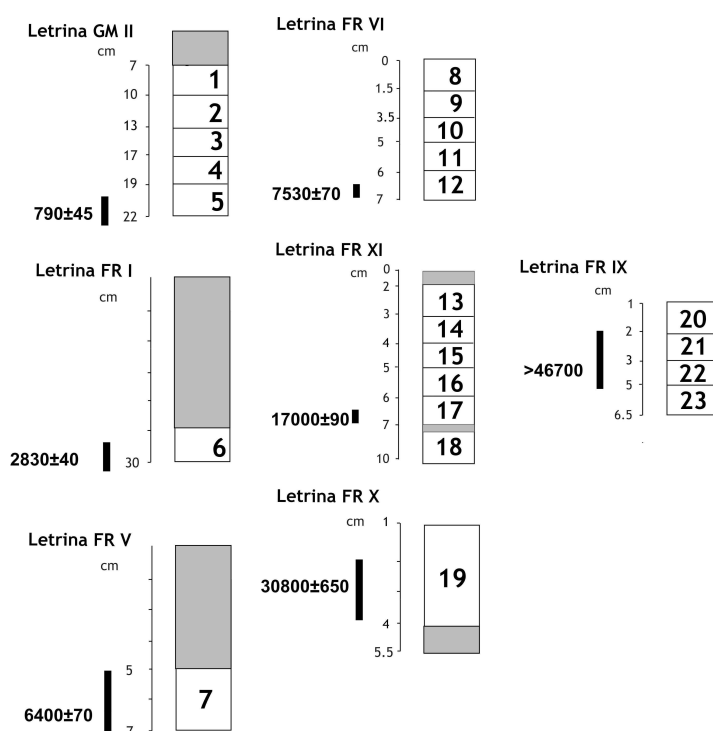


Tabla 6.1: Edades calibradas y no calibradas obtenidas para la secuencia de Brandberg. *Calibrated and uncalibrated dates obtained for the Brandberg sequence.*

Lab No	^{14}C (años no calibrados BP)	Edades calibradas (años BP)	Edades calibradas (años AD-BC)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰PDB)
GMII-Pta. 8894 (5)	790 ± 45	692	1216-1272 AC	-22.8
FRI-GrA 22033 (6)	2830 ± 40	2883	1028-923 BC	-22.8
FRV-Pta. 8899 (7)	6400 ± 70	7412	5387-5323 BC	-23.1
FRVI-Pta 9382 (12)	7530 ± 70	8326	6460 - 6355 BC	-23.4
FRXI- Pta 8902 (17)	17000 ± 90	20100	18366-17983 BC	-27
FRX- Pta 8887 (19)	30800 ± 650	-	-	-25
FRIX-Pta 9383 (23)	> 46700	-	-	-19.6

Es importante recordar que M1 y M2 fueron tomadas en la localidad denominada *Gladiator* y M3 fue recogida en *Falls Rock*. Además M1 es una muestra de excremento de hiena.

Las áreas de carbón presentan valores bajos a lo largo de toda la secuencia y en muchas muestras no se contabilizaron partículas carbonáceas.

En general, las muestras analizadas mostraron riquezas polínicas elevadas, de un orden de magnitud superior a las encontradas en las secuencias más septentrionales. Las concentraciones absolutas mantuvieron una media entorno a 100×10^4 . Con respecto a la variación en las concentraciones polínicas detectadas, resulta interesante que se alcanza un máximo a lo largo de las muestras más antiguas (letrina FR IX).

En el espectro fósil cabe destacar que, dentro de la escasez de muestras estudiadas, se perciben cambios importantes en la vegetación desde el Pleistoceno Superior, incluso considerando que se desconoce la frecuencia de cambio y el ratio de acumulación.

Así, las muestras entre la 19 y la 23, ambas inclusive, permiten visualizar que entre ca. 46 y 30 Ka BP había una mayor densidad de árboles. Este resultado es relevante dada la subestimación implícita al método y puesto que los damanes fundamentalmente pastan y solo ramonean en ausencia de hierbas. De estos valores se desprende una verdadera expansión, sobre todo de algunos árboles, como *Rhus*, *Dombeya*, Capparaceae y Combretaceae. En este periodo la abundancia de poáceas apenas alcanza el 20% mientras que en el estrato arbustivo o de hemicriptófitos, tan sólo destacan los aizoáceas y crasuláceas.

En el depósito FR XI, que presuntamente correspondería con el último máximo glacial¹⁴, esta tendencia es reemplazada por una considerable expansión del estrato arbustivo a tenor del incremento de algunas asteráceas, como *Stoebe*, que actualmente no se halla en Brandberg, *Artemisia*, o *Pentzia*. Asimismo, la Thymeleaceae *Passerina* tiene su única presencia en la letrina FR XI, siendo un género monoespecífico en Namibia pero sin presencia en Brandberg (base de datos del Instituto por la Biodiversidad de Namibia). En cuanto al estrato arbóreo, *Olea* es el fanerófito mejor representado durante esta fase. El declive del estrato herbáceo es también muy notable, reduciéndose considerablemente la participación de poáceas sin que se dé un incremento de los tipos de Chenopodiaceae-Amaranthaceae u otras herbáceas. Es interesante destacar que la única aparición de Ranunculaceae y el helecho *Pellaea* se da en esta letrina y la precedente que representa ca. 31 Ka BP.

La información polínica recogida desde la letrina FR VI en adelante registraría de manera discontinua los cambios vegetales durante la mayor parte del Holoceno. De esta forma, en la letrina FR VI se observa cómo vuelve a darse un incremento en la proporción de algunos *taxa* arbóreos como *Dombeya*, Combretaceae, *Commiphora*, y *Rhus*. Paralelamente se aprecia la expansión de otras leñosas arbustivas como el conjunto de las acantáceas, o las asteráceas excepto para *Artemisia*, *Pentzia* y *Stoebe*.

¹⁴ De ahora en adelante este periodo se denotará por sus siglas en inglés como LGM (*Last Glacial Maximum*).

Estos taxa, sin embargo, experimentan un declive brusco que en el caso de *Stoebe* es particularmente acusado. Asimismo, durante el periodo que queda registrado entre las muestras 8 y 12, aumenta notablemente la proporción de Poaceae, *Tribulus* y Malvaceae y, de manera menos significativa, lo hacen los taxa agrupados bajo los tipos Chenopodiaceae-Amaranthaceae.

Desde el Holoceno Medio hasta los últimos siglos, la tendencia más notable es la expansión del estrato herbáceo, especialmente Poaceae, la progresiva reducción de caméfitos y hemicriptófitos y la existencia de un nivel constante de árboles, aunque sujeto a cierta variación cuantitativa. En las últimas muestras de la letrina GM II desaparece Aizoaceae, *Dombeya* experimenta cierta reducción y Capparaceae aumenta su importancia. El resto de árboles se mantienen de forma constante, excepto *Olea* que se presenta de manera bastante puntual.

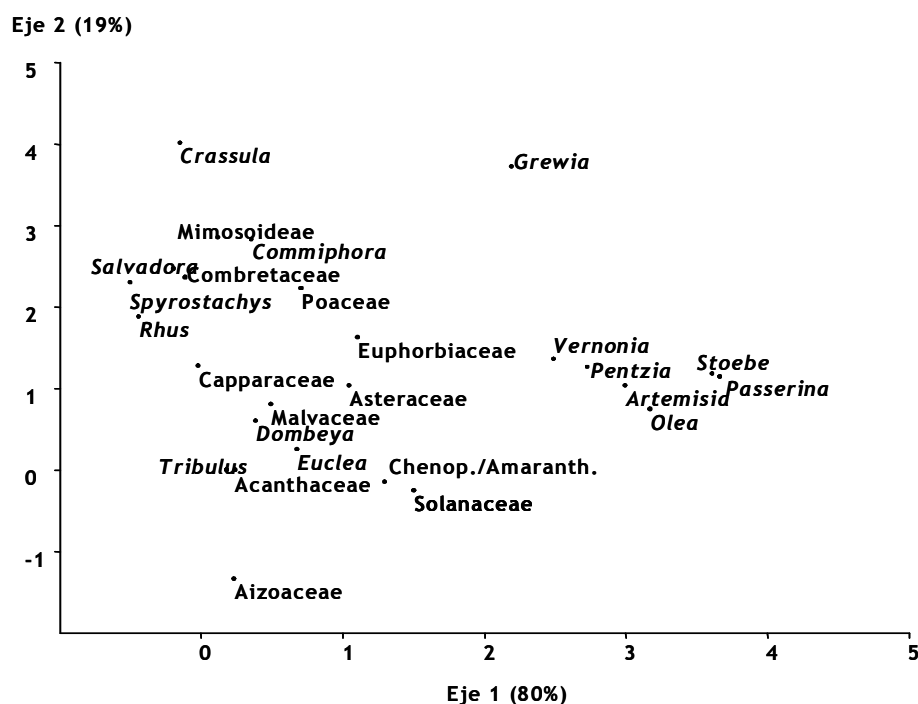
Con respecto a las técnicas multivariantes se muestran los resultados de la ordenación para DCA y NMDS porque, a pesar de que el último podría resultar más objetivo, resulta poco elegante puesto que la ordenación finalmente elegida tras diferentes iteraciones se ha realizado en función de los resultados obtenidos en DCA.

Los grupos derivados de NMDS para la coordenada 1 son similares a los obtenidos en el eje 1 de DCA; ambas técnicas agrupan *Artemisia*, *Passerina*, *Olea*, *Stoebe* y *Pentzia* de forma clara e independiente del resto.

El DCA explica casi toda la variabilidad en un eje. Por una parte el eje 1 en DCA (Fig.- 6.11), que representa el 80% de la varianza observada, mantiene con máximos valores el grupo de taxa citados (en azul), mientras que en el extremo negativo agrupa a un conjunto, fundamentalmente de elementos arbóreos, como *Spirostachys*, *Rhus*, *Salvadora*, *Crassula*, Combretaceae y Capparaceae (en rojo). Por otra parte, el eje 2 explica el 19% de la varianza y representa en su extremo positivo a un grupo heterogéneo de árboles como *Grewia*, Mimosoideae, *Commiphora*, *Salvadora* y con valores negativos a Aizoaceae, Solanaceae, Chenopodiaceae, Acanthaceae, etc.

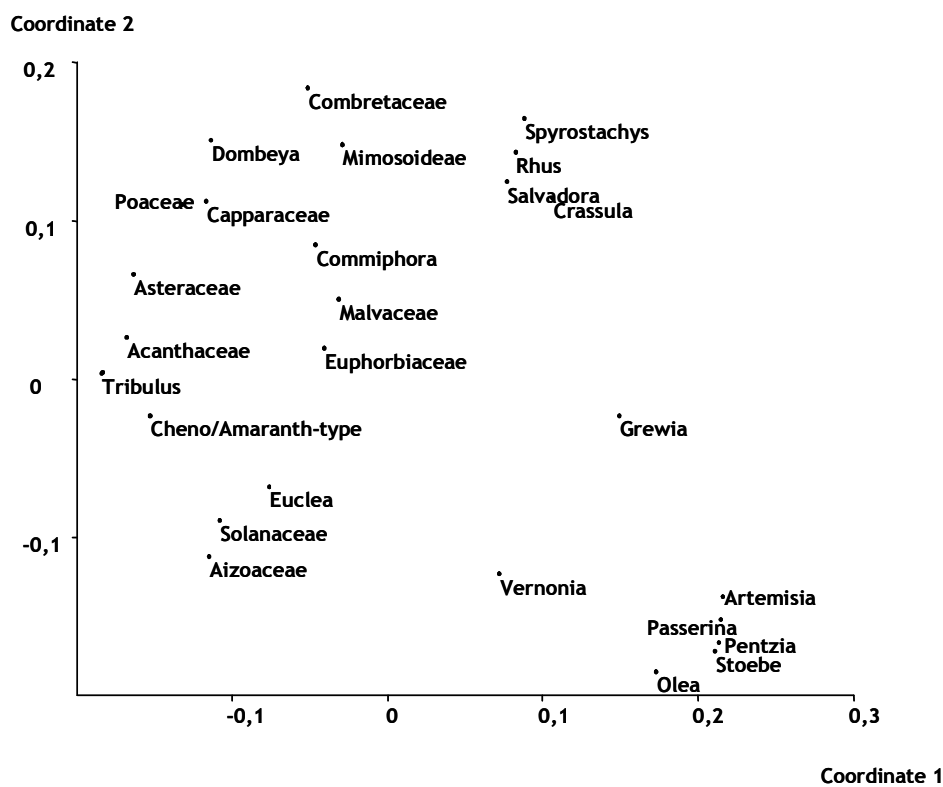
En el caso del NMDS (Fig.- 6.12) las mayores distancias en la coordenada 1 son las representadas por el grupo de *Olea*, *Stoebe*, *Pentzia*, *Passerina* y *Artemisia* frente a *Tribulus*, Acanthaceae, Asteraceae, Chenopodiaceae y Poaceae. En la coordenada 2 los máximos valores corresponden a Combretaceae, *Spirostachys*, *Dombeya*, Mimosoideae y *Rhus*, mientras que *Olea*, *Stoebe*, *Pentzia* y *Passerina* mantienen valores negativos.

Fig.- 6.11: Ordenación DCA para la secuencia de Brandberg. DCA ordination for the Brandberg's sequence.



	Eje 1		Eje 2
<i>Spyrostachys</i>	-0,50	<i>Aizoaceae</i>	-1,33
<i>Rhus</i>	-0,44	<i>Solanaceae</i>	-0,26
<i>Salvadora</i>	-0,20	<i>Chenop./Amaranth.</i>	-0,14
<i>Crassula</i>	-0,15	<i>Acanthaceae</i>	-0,01
<i>Combretaceae</i>	-0,12	<i>Tribulus</i>	0,00
<i>Capparaceae</i>	-0,02	<i>Euclea</i>	0,25
<i>Mimosoideae</i>	0,12	<i>Dombeya</i>	0,61
<i>Tribulus</i>	0,17	<i>Olea</i>	0,75
<i>Aizoaceae</i>	0,23	<i>Malvaceae</i>	0,81
<i>Acanthaceae</i>	0,24	<i>Artemisia</i>	1,03
<i>Commiphora</i>	0,36	<i>Asteraceae</i>	1,04
<i>Dombeya</i>	0,38	<i>Passerina</i>	1,15
<i>Malvaceae</i>	0,49	<i>Stoebe</i>	1,18
<i>Euclea</i>	0,67	<i>Pentzia</i>	1,26
<i>Poaceae</i>	0,71	<i>Capparaceae</i>	1,28
<i>Asteraceae</i>	1,05	<i>Vernonia</i>	1,36
<i>Euphorbiaceae</i>	1,10	<i>Euphorbiaceae</i>	1,63
<i>Chenop./Amaranth.</i>	1,30	<i>Rhus</i>	1,88
<i>Solanaceae</i>	1,50	<i>Poaceae</i>	2,23
<i>Grewia</i>	2,19	<i>Spyrostachys</i>	2,31
<i>Vernonia</i>	2,49	<i>Combretaceae</i>	2,36
<i>Pentzia</i>	2,73	<i>Salvadora</i>	2,47
<i>Artemisia</i>	2,99	<i>Commiphora</i>	2,83
<i>Olea</i>	3,17	<i>Mimosoideae</i>	2,85
<i>Stoebe</i>	3,61	<i>Grewia</i>	3,72
<i>Passerina</i>	3,66	<i>Crassula</i>	4,01

Fig.- 6.12: Ordenación NMDS para la secuencia de Brandberg. *NMDS ordination for the Brandberg's sequence.*



	Coordenada 1	Coordenada 2	
Tribulus	-0,18317	Olea	-0,18566
Acanthaceae	-0,16732	Stoebe	-0,17276
Asteraceae	-0,16339	Pentzia	-0,1671
Chenopodiaceae/Am	-0,15276	Passerina	-0,15279
Poaceae	-0,13196	Artemisia	-0,13786
Capparaceae	-0,1164	Vernonia	-0,12361
Aizoaceae	-0,11458	Aizoaceae	-0,11269
Dombeya	-0,11365	Solanaceae	-0,090658
Solanaceae	-0,108	Euclea	-0,06848
Euclea	-0,076012	Chenopodiac	-0,024062
Combretaceae	-0,050885	Grewia	-0,02347
Commiphora	-0,046366	Tribulus	0,0033649
Euphorbiaceae	-0,040526	Euphorbiaceae	0,019119
Malvaceae	-0,031248	Acanthaceae	0,025719
Mimosoideae	-0,02898	Malvaceae	0,050062
Vernonia	0,071929	Asteraceae	0,065696
Salvadora	0,076848	Commiphora	0,084552
Rhus	0,082752	Poaceae	0,11015
Spyrostachys	0,08859	Capparaceae	0,11205
Crassula	0,10618	Crassula	0,11423
Grewia	0,14907	Salvadora	0,12439
Olea	0,17305	Rhus	0,14319
Stoebe	0,21089	Mimosoideae	0,14756
Pentzia	0,21337	Dombeya	0,15064
Passerina	0,21463	Spyrostachys	0,16413
Artemisia	0,21584	Combretaceae	0,1832

6.4 Discusión

Si bien solo se dispone de una datación por letrina, la dinámica de la vegetación registrada en los depósitos de Brandberg muestra que a lo largo de la última transición glacial esta zona estuvo sometida a importantes cambios ambientales.

A pesar del escaso conocimiento que se tiene de la vegetación de la zona en términos de las comunidades vegetales que existen y sus interacciones, se observan dos momentos de cambio definitivo tanto cualitativo como cuantitativo, en la composición florística de Brandberg. Uno durante el Pleistoceno Superior, en la frontera del LGM y otro registrado en las muestras que forman parte ya del Holoceno Superior-Medio hasta la actualidad.

Este hecho queda claramente expuesto en los resultados obtenidos en los análisis multivariantes, en donde *Stoebe*, *Pentzia*, *Artemisia*, *Olea* y *Passerina* forman un grupo independiente, con máximos valores en los gradientes ambientales expresados en el eje-coordenada 1 en los resultados de ambas técnicas. Por ello, las puntuaciones de cada muestra de la letrina FR XI expresan los máximos en el eje 1 del DCA, representado en el diagrama polínico.

El eje 1 en el caso de DCA, parece indicar un gradiente termométrico en el que los máximos valores del eje estarían representados por aquellos *taxa* capaces de soportar menores temperaturas. Por ejemplo *Olea*, y *Pentzia* (posiblemente *P. tomentosa*), se encuentran en la actualidad en la cumbre de Brandberg, o bien se trata de plantas cuya distribución actual se da en lugares generalmente más frescos y húmedos. Éste es el caso de *Artemisia*, cuyo único representante actual en Namibia es *Artemisia afra* y se encuentra en las zonas húmedas de las sabanas orientales de Namibia. *Passerina* es un género que actualmente se distribuye por diferentes zonas costeras de la región del Cabo, así como en las montañas Drakensberg al este de Sudáfrica. En Namibia se localiza en las montañas Auas cerca de Windhoek, donde el número de días de helada y la precipitación es mayor que en las zonas costeras, aunque la evapotranspiración es también más elevada. Por último, *Stoebe*, que tampoco se presenta en el área actualmente y es monoespecífica en Namibia (*Stoebe plumosa*, actualmente denominada *Seriphium plumosa*), aparece en áreas rocosas en diferentes localizaciones de África meridional desde Madagascar, región del Cabo occidental o áreas del Gran Escarpe en Namibia hasta la frontera con Angola. En cualquier caso el valor de esta planta como indicador ambiental es, por el momento difícil de determinar (Scott y Woodborne, 2006).

Los mínimos valores del eje 1 serían para un grupo de *taxa* que tolera altas temperaturas, o que sencillamente se desarrolla bien en áreas donde no hay heladas y existe una disponibilidad hídrica relativamente alta. Así es el caso de *Spirostachys*, que tampoco está presente en el área, apareciendo su única especie, *S. africana*, en zonas próximas al río Kunene y en las regiones interiores próximas a Etosha, donde tanto la insolación como la precipitación son mayores (Apéndice A.I.3). Algo similar ocurre en el caso de *Rhus*; existen dos especies que aparecen en Brandberg de manera escasa entre los 1800 y los 2000 m.s.n.m (Craven y Craven, 2000) pero sobre todo se da en las zonas interiores de la sabana Namibia, donde la temperatura, la insolación y la precipitación son mayores. *Salvadora* es un árbol termófilo y típicamente de riberas (Curtis y Mannheimer, 2005) mientras que Combretaceae y Capparaceae son árboles que, como se ha visto a lo largo de los capítulos previos, pueden soportar temperaturas muy altas.

El eje 2 del DCA resulta de difícil interpretación puesto que agrupa *taxa* con diferentes competencias ambientales. Sin embargo, podría estar indicando un gradiente de humedad en donde los valores más positivos están representados por árboles y poáceas que reflejarían circunstancias de mejoría hídrica, a excepción de *Crassula* que sin ser arbóreo aparece en las cumbres de Brandberg. Los valores negativos y menores están definidos por herbáceas y pequeños arbustos propios de zonas áridas (Solanaceae, Acanthaceae, Chenopodiaceae, *Tribulus*) y algunos árboles como *Euclea*, *Dombeya* y *Olea*. No obstante, estas leñosas se ven favorecidas por la precipitación, aunque su floración óptima transcurre fuera de la época de lluvias (Curtis y Mannheimer, 2005). Además, son difíciles de interpretar en términos de aridez, si bien no detentan los mínimos valores en el eje 2 del DCA.

La coordenada 1 del NMDS resulta interesante porque parece integrar en un solo eje los gradientes de precipitación y temperatura, presentando en el extremo positivo los *taxa* más propios de ambientes frescos y húmedos. Así ocurre con el grupo de asteráceas indicativas de condiciones más frías, además de *Olea* y *Passerina*, seguido de *taxa* que aparecen en áreas con medias pluviométricas mayores como *Spirostachys*, *Rhus*, *Grewia*, etc. En el extremo negativo aparecen las herbáceas o *taxa* leñosos más termófilos que, o bien soportan la aridez o bien indican regímenes pluviométricos propios del desierto, con escasa precipitación altamente variable. Es así el caso de *Tribulus*, Acanthaceae, el resto de asteráceas y las poáceas además de *taxa* arbóreos como Capparaceae o Combretaceae. Algunos elementos que no encajan adecuadamente con ese patrón ambiental son *Dombeya*, propio de zonas interiores con lluvias más regulares y *Euclea* que aparece en los cauces temporales. De cualquier modo, que la coordenada 1 parezca agrupar precipitación y temperatura a lo largo de un solo gradiente es lo esperable. Por una parte, ambos parámetros están fuertemente

correlacionados, y por otra la respuesta de las especies a la precipitación y la temperatura es sinérgica especialmente en una montaña que, por las características de su entorno inmediato, presenta una flora muy reactiva a cambios ambientales.

La coordenada 2 vuelve a mostrarse con una complicada interpretación puesto que en el extremo negativo se presenta de nuevo la agrupación del LGM, propia de ambientes de cumbre mientras que el extremo positivo agrupa árboles con distintas áreas de distribución y requerimientos. Si asumiéramos que este eje representa cambios en la disponibilidad hídrica podríamos pensar que el extremo negativo representa aquellas plantas mayor capacidad para aprovechar menor evapotranspiración junto con reducidas precipitaciones. Lo opuesto operaría en el extremo positivo. Sin embargo, en ambos conjuntos existen elementos que no se ajustan a tal gradiente lo que podría deberse, observando las distribuciones actuales de los diferentes árboles, a que los elementos no están totalmente condicionados por la evapotranspiración. Por tanto, se deben tomar con cuidado los resultados obtenidos a lo largo de este eje.

6.4.1 Los registros pleistocenos previos al comienzo del glaciario (OIS 3: ca. 47 a 31 Ka BP)

Si tomáramos como más significativos los resultados ambientales deducidos del eje-coordenada 1 de DCA y NMDS, podríamos decir que hace ca. 47 Ka, durante el Pleistoceno Superior, las precipitaciones eran probablemente más regulares y abundantes que en la actualidad. Esta interpretación se sustentaría en la mayor presencia de *Rhus*, *Spirostachys*, *Salvadora* (árboles agrupados positivamente en la coordenada 1 de NMDS). Las temperaturas serían probablemente como las presentes en el área según se observa a través de las proporciones similares de Combretaceae, *Commiphora* y Capparaceae (valores negativos del eje 1 de DCA). Las poáceas mantenían proporciones elevadas pero no tan altas como las actuales. Tal resultado podría ser interpretado como indicativo de lluvias más frecuentes en la actualidad que durante el Pleistoceno Superior. Sin embargo, la dinámica de la vegetación en Brandberg no está totalmente supeditada a la del Desierto o el Nama-Karoo, especialmente en las áreas de altura intermedia, en las que se extiende una vegetación más próxima a la sabana con un parchado de caméfitos. De esta manera, precipitaciones lo suficientemente abundantes habrían permitido durante la última fase del Pleistoceno una mayor frecuencia de árboles en las localidades estudiadas, en donde actualmente aparece un matorral abierto, con una presencia de Poaceae menor en relación al estrato arbóreo.

En general las muestras de la letrina FRIX presentan una formación vegetal más densa y cerrada que la actual, cuya producción polínica sería probablemente mayor en vista de las altas concentraciones polínicas.

Una tendencia diferente comienza a observarse a partir de la muestra datada en ca. 31 Ka BP (muestra 19). Esta muestra incrementa notablemente su valor en el eje 1 del DCA lo que está asociado a que *Rhus*, *Dombeya*, Aizoaceae y Poaceae disminuyen notablemente, *Spirostachys*, *Salvadora* y *Euclea* desaparecen y se da paso al conjunto arbustivo de las asteráceas *Pentzia*, *Stoebe* y a *Olea* en el estrato arbóreo. Este cambio en la vegetación podría evidenciar una disminución notable de la temperatura sin cambios esenciales en la precipitación que quizá se viera parcialmente reducida dado que asteráceas y *Olea* son propias de las zonas más altas de Brandberg en la actualidad.

El incremento de precipitación en las cumbres de Brandberg durante el Pleistoceno Medio podría no estar directamente relacionado con un incremento de la precipitación a nivel regional, los escasos paleoarchivos próximos a la zona para esta época, parecen coincidir en la existencia de pulsos húmedos en Namibia entre 48 y 40 Ka BP (Apéndice II).

Los registros continentales más cercanos son los procedentes del río Kuiseb, en la zona central del desierto (Heine y Heine, 2002; Bourke y Shaw, 2003; Srivastava *et al.*, 2006). Aquí, el análisis geoquímico de las terrazas ha mostrado que se dieron diferentes procesos de gradación del río y paleoinundaciones, al menos en la zona de cabecera del río.

En áreas más alejadas de Brandberg otros estudios continentales también han registrado cambios en el régimen hídrico. En el kartsveld, en la zona septentrional de Namibia y sudoccidental de Botswana, investigaciones sobre travertinos y espeleotemas han arrojado valiosos resultados para la reconstrucción de la precipitación en esa región (Brook *et al.*, 1996; 1999). Estos trabajos han detectado la señal de diferentes pulsos húmedos a lo largo del Pleistoceno Superior con una precipitación mayor que la actual entre los 40 y 36 Ka BP.

Los numerosos estudios llevados a cabo en las dunas fósiles y activas del Kalahari (Stokes *et al.*, 1997; 1998; O'connor y Thomas, 1999; Thomas *et al.*, 2000; 2002; 2005) muestran cómo a lo largo del último periodo glacial-interglacial han existido diferentes fases de movilización dunar, lo que exige circunstancias de extrema aridez, con precipitación por debajo de los 50 mm, o de incremento de la evapotranspiración. Las fases que apoyan una detención en el avance de las dunas son entendidas como fases húmedas, si bien esto no implica una reconstrucción exacta de la precipitación recibida y consecuentemente no se puede asegurar que una fase

húmeda pasada represente más precipitación que la actual. En cualquier caso, una de las fases de receso en el avance dunar se registra entre 46-40 Ka BP lo que apoya la probabilidad de precipitaciones más frecuentes en el área meridional del Kalahari.

En el plano oceánico, sin embargo, el estudio multidisciplinar del sondeo marino GeoB 1711 (Little *et al.*, 1997b; Shi *et al.*, 2001) situado a 23° 18'S 12° 22' E, indica que durante el periodo comprendido entre 51 y 42 Ka BP los vientos del sureste (*trade winds*) a lo largo de la costa incrementaron su intensidad. Esto habría disminuido notablemente la temperatura superficial del océano debido al refuerzo de la corriente Benguela, de lo que se esperaría una intensificación de la inversión térmica que evita la lluvia en la costa, tal y como se ha descrito en capítulos previos.

Los trabajos sintéticos de Partridge y colaboradores (Partridge *et al.*, 1990; 1993; Scott, 1999; Partridge *et al.*, 1999a; 1999b; 2004) sobre diferentes paleoarchivos del interior sudafricano muestran que, al menos en el área de precipitación veraniega, el patrón de precipitación alternó pulsos húmedos y áridos entre 50 y 30 Ka BP. No obstante, se reconoce un claro descenso de las temperaturas en toda la región sudafricana para ese periodo.

En definitiva, se podría afirmar que los cambios registrados en la vegetación de la cumbre de Brandberg durante el Pleistoceno Superior permiten inferir un modelo de precipitación diferente del actual. Las lluvias serían probablemente más frecuentes y cuantiosas permitiendo la existencia de un estrato arbóreo que dominara sobre el herbáceo hasta elevaciones mayores que las presentes, lo que supondría la migración altitudinal de los árboles hacia la zona muestreada (2000 m.s.n.m.). Al final de este periodo las circunstancias parecen cambiar hacia una progresiva aridez, o al menos hacia una menor temperatura, reduciéndose la proporción de árboles y aumentando notablemente los arbustos propios de zonas más frías y húmedas.

6.4.2 Paleoambiente durante el Último Máximo Glaciar (ca. 17 Ka BP)

El Último Máximo Glaciar en el hemisferio sur no parece totalmente sincrónico con el del hemisferio norte. Existe un gran debate entorno a qué causas desencadenaron ambos fenómenos, en qué orden y si existe algún tipo de conexión interhemisférica entre ellos (Little *et al.*, 1997a; Iriondo, 1999; Partridge *et al.*, 1999a; 1999b; Holmgren *et al.*, 2003). En general se acepta que el LGM tuvo su máximo en el hemisferio sur entre ca. 21 y 17.5 Ka BP (Holmgren *et al.*, 2003; Partridge *et al.*, 2004) y así se considerará en esta interpretación.

Las muestras de la letrina FR XI registran los cambios ambientales para la fase culminante del LGM. En ellos existe una clara dominancia del estrato arbustivo, y en concreto de los géneros *Pentzia* y *Stoebe*, seguidos de *Artemisia* y *Olea* que son los *taxa* que aparecen con valores más positivos en los ejes principales de las ordenaciones realizadas. Esta dominancia lleva a pensar en un ambiente más frío que el precedente y que el actual en Brandberg, especialmente si se considera la escasa representación arbórea de aquellos *taxa* más termófilos como *Rhus*, *Commiphora*, Combretaceae, etc. Es probable que se diera cierta reducción en la precipitación aunque no muy notable, dado que los *taxa* agrupados positivamente también representan una situación de relativa humedad. Así, sus áreas de distribución actuales se incluyen dentro de regiones de precipitaciones por encima de los 100 mm si bien *Stoebe plumosa* aparece en la actualidad en las zonas costeras de Namibia.

Por otra parte, la práctica total desaparición de los *taxa* que reaccionan rápidamente a los cambios de precipitación (poáceas, *Tribulus*, Malvaceae) podría estar indicando un decremento en las lluvias. Sin embargo, hay que tener en cuenta que una reducción en la evapotranspiración, promovida por el descenso de la temperatura, habría permitido que la precipitación eficaz en el área fuera mayor, a pesar de que la entrada pluviométrica real fuera la misma o menor que durante la última fase del Pleistoceno Superior. Solamente aquellos elementos florísticos capaces de aprovechar el menor ratio precipitación:evapotranspiración, pero con temperaturas menores, son los que finalmente resultarían exitosos. Por tanto, el componente terofítico y hemicriptofítico se habría visto reducido por ser menos eficaz en tales circunstancias.

Probablemente durante este periodo se diera en el área marginal del desierto un mayor número de días de helada que en la actualidad (Fig.-2.6), de manera que la mayor parte de los árboles escasamente adaptados a las heladas, habrían experimentado una reducción en su área, especialmente en las cumbres del macizo. En el caso de *Olea*, su distribución actual en Namibia es muy dispersa pero soporta bien bajas temperaturas. De hecho aparece en la zona de cumbre de Brandberg, mientras que el resto de especímenes arbóreos, a pesar de encontrarse en proporciones relativamente abundantes en zonas donde las heladas varían entre 5 y 20 días al año, tienen sus máximas frecuencias en áreas donde las mínimas por debajo de 0°C son escasas (Apéndice A.1.3).

Aunque en general las fluctuaciones en $\delta^{13}\text{C}$ no han resultado significativas en ninguna localidad, el valor para la muestra que representa 17000 BP en Brandberg disminuye hasta 5 puntos con las precedentes y sucesivas llegando a -27 ‰ (Tabla 6.1). Si bien de este valor no se puede inferir una transformación absoluta de plantas C4 a C3

-siendo los valores típicos a partir de -30 ‰-, sí que podría indicar una mayor frecuencia de las últimas y, consecuentemente, mayor humedad durante el invierno.

Existen numerosos registros continentales y oceánicos del LGM que apoyan un descenso de la temperatura generalizado a nivel subcontinental de hasta 6°C menos de promedio (Bousman *et al.*, 1988; Scott, 1989b; Talma y Vogel, 1990; Partridge *et al.*, 1990; Scott, 1990; Partridge *et al.*, 1993; Scott, 1994; Partridge *et al.*, 1999b; Scott y Vogel, 2000; Holmgren *et al.*, 2003; Scott y Lee-Thorp, 2004; Partridge *et al.*, 2004; Scott *et al.*, 2004). La revisión realizada por Deacon y Lancaster (1988) para todo el subcontinente enfatiza cómo la fase terminal del Pleistoceno estuvo marcada por el incremento de la precipitación de forma diferencial en cada región, mientras que las temperaturas disminuyeron notablemente, hasta 9°C en el interior sudafricano. (Véase Apéndice II)

Los registros más cercanos al área de estudio para este periodo recrean las condiciones de precipitación más que las termométricas por tratarse del estudio geomorfológico de diferentes depósitos continentales. En el río Kuiseb, el modelo tentativo realizado por Heine y Heine (2002) muestra cómo entre 20 y 17 Ka BP el desierto del Namib y la zona más oriental de éste mantenían circunstancias de mayor aridez que la actual al igual que los ya citados trabajos de Eitel y sus colaboradores sobre depósitos fluviales en el norte de Namibia (Eitel y Zöller, 1996; Eitel y Blümel, 2002; Eitel *et al.*, 2005; 2006). Concluyen que durante el LGM diferentes fases de pedogénesis y estabilidad afectaron a las terrazas de los distintos cauces abandonados que surcan la zona norte del Namib.

El equipo de Shi y Dupont (Shi *et al.*, 1998; 2000; 2001; Rommerskirchen *et al.*, 2003) ha analizado diferentes sondeos marinos a lo largo de la costa Namibia. Sus resultados muestran que durante el periodo comprendido entre 21 y 17.5 Ka BP las circunstancias climáticas eran probablemente más frías que las actuales. Estos autores, constatan que durante el LGM se dio la presencia relativamente abundante de *taxa* de zonas templadas y flora Capense como Ericaceae, Restionaceae y Asteroideae. Este hecho les lleva a afirmar la posible migración septentrional, más al norte incluso que Brandberg, de los cinturones climáticos asociados al vórtice circumpolar. De este modo los *westerlies* habrían podido afectar una estrecha franja en la zona costera de Namibia. Estas observaciones resultan controvertidas cuando se comparan con los resultados polínicos que hemos obtenido en Brandberg. En nuestros registros no existe una flora típicamente Capense y todos los *taxa* detectados presentan distribuciones óptimas en zonas de precipitación veraniega. De haber existido tal migración de los cinturones climáticos hacia el norte, desde los 30 a los 21°S, una profunda

transformación en el paisaje vegetal debería esperarse en las zonas continentales y próximas a la costa en Namibia. Especialmente en Brandberg, que habría servido de refugio para una flora adaptada a los frentes polares de la región de El Cabo por mantener condiciones adecuadas de precipitación y temperatura.

En cualquier caso, en estos sondeos marinos las SSTs entre 21 y 17 Ka BP se muestran muy bajas pero en constante aumento. Tal resultado indica un proceso de deglaciación, y que las precipitaciones originadas por advección de las masas de aire Atlánticas serían prácticamente nulas. Estos fenómenos coinciden con las fases de construcción dunar durante el LGM que parece que se dieron en el desierto del Kalahari (Stokes *et al.*, 1998; Thomas *et al.*, 2000; Thomas y Shaw, 2002). Esto supondría una reducción de alrededor de 100 mm en la precipitación media anual, o una intensificación notable del viento. En este sentido, si los vientos del sureste hubieran experimentado una aceleración suficiente, probablemente habrían sido la causa de una intensificación de la corriente Benguela y la consecuente reducción de las SSTs.

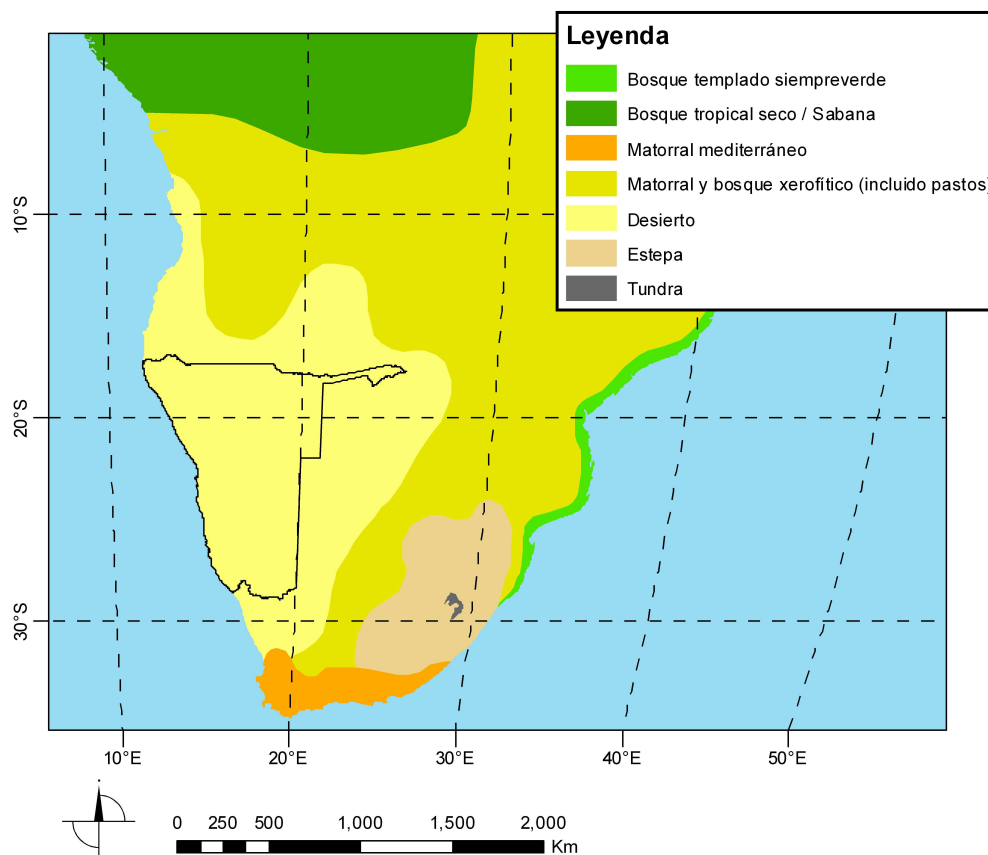
En Sudáfrica diferentes paleoarchivos continentales prueban la existencia de una reducción termométrica. Los estudios polínicos de letrinas de damán llevados a cabo por Scott (1994) y Scott *et al.* (2006) en la zona del Cabo Occidental muestran como en el periodo entre 18 y 16 Ka BP, y a pesar de tratarse de una formación vegetal de tipo fynbos (bioma dominado básicamente por flora arbustiva), se da una matorralización acusada con una flora dominada por Asteraceae, sobre todo *Stoebe*, y Scrophulariaceae. Según este autor, esa dominancia se debe a una reducción en la temperatura, que no es acompañada paralelamente por cambios en la humedad.

Los trabajos palinológicos en lugares de precipitación veraniega sudafricana revelan que las temperaturas a lo largo del LGM se vieron severamente reducidas y, además registran diferentes pulsos de humedad, con duraciones desiguales (Scott, 1989b; Scott *et al.*, 1995; Scott, 1999).

El estudio de de las curvas de $\delta^{18}\text{O}$ derivadas de espeleotemas en dos cuevas de Sudáfrica (Talma y Vogel, 1990; Holmgren *et al.*, 2003), indican que durante el LGM la temperatura media descendió hasta 5°C.

Por último, Partridge (1990) ha realizado una síntesis subcontinental de los biomas predominantes para la situación promedio durante el LGM (Fig.- 6.15). En ella se observa que el desierto debió mantener una extensión considerablemente más amplia que la actual mientras que un bosque xerofítico con matorral - que también incluye praderas - era el bioma predominante.

Fig.- 6.13: Reconstrucción de los biomas más importantes para el Último Máximo Glaciar en África austral. *Biome reconstruction for the LGM in Southern Africa.*



Fuente: Modificado de Partridge *et al.*, 2004

En resumen podemos afirmar que durante el último máximo glaciar, en Brandberg se dio un enfriamiento evidente que causó un cambio en el paisaje vegetal. Disminuyó la presencia arbórea y herbácea y se extendió, a su vez, un matorral de asteráceas junto con algunos olivos como único representante de los árboles. No parece que hubiera cambios notables en las condiciones pluviométricas si bien una reducción en la evapotranspiración habría tenido un efecto similar a conservar las lluvias más regulares y abundantes registradas en las letrinas previas.

6.4.3 Holoceno; desde el Altitérico hasta el Holoceno reciente (ca. 7.5 -2.8 Ka BP)

La mejora climática holocena está marcada por el declive del grupo de *taxa* que representa valores positivos en DCA y NMDS para dejar paso a la mayor parte de los árboles que reaparecen junto con un incremento en la presencia de Poaceae. A pesar de que se carece de información relativa a la transición real desde el Pleistoceno al Holoceno, los cambios en la vegetación apuntan hacia una menor aridez.

La fisonomía del paisaje durante el comienzo del Holoceno probablemente se asemejaría al Nama-Karoo pero con una entrada de precipitación más recurrente o predecible que permitiera la existencia de árboles. Éstos quedarían probablemente confinados a las zonas de ribera, tal y como lo hacen en las zonas más bajas fuera de Brandberg. Las circunstancias ambientales serían por tanto similares a las actuales aunque probablemente las precipitaciones serían más eficaces dando paso a una mayor frecuencia de árboles que la actual.

Se podría afirmar que los cambios observados en la letrina FR VI reflejan circunstancias de mejoría térmica, probablemente con menor número de heladas y lluvias más frecuentes. Sin embargo, es probable que esas lluvias no fueran tan cuantiosas como las Pleistocenas previas al LGM, donde la abundancia de árboles podría indicar una sabana más densa. Asimismo es posible que una mayor temperatura hubiera permitido la reaparición de Combretáceas y *Commiphora*, así como acantáceas, más adaptadas al aprovechamiento hídrico en circunstancias de elevada temperatura. Este podría ser el caso de la mayoría de las poáceas que ahora aparecen en Brandberg. Por otra parte, la creciente presencia de Aizoaceae también indica un incremento en la temperatura. Aunque esta familia presenta sus géneros únicamente en la cumbre de la montaña, está comparativamente más adaptada a las altas temperaturas que el estrato arbustivo que recede durante el Holoceno.

Dentro de la escasez de registros paleoambientales existentes en el área, todos denotan un óptimo climático que se prolongaría desde el comienzo del Holoceno, con un máximo térmico y diferentes fases de intensa precipitación durante el Holoceno Medio. La comparación con nuestros datos resulta problemática puesto que el control cronológico de las letrinas holocenas es discontinuo en relación con los paleoarchivos existentes, y la resolución de las muestras es difícil de determinar.

Algunas de las evidencias con que se cuenta para este periodo ya han sido discutidas en capítulos previos. Por ejemplo, los estudios de depósitos fluviales al norte de Namibia encuentran que el comienzo del Holoceno fue más cálido aunque también se alternaron diferentes fases con precipitaciones que debieron ser parecidas a las actuales (Rust y Vogel, 1988; Eitel *et al.*, 2001; 2005; 2006). Este período de alternancia de aridez continuó hasta *ca.* 2 ka BP, momento en el que se da un periodo de elevada escorrentía en el que las precipitaciones habrían sido notablemente mayores que las actuales. Algo similar encuentran Heine y Heine (2002) en el río Kuiseb, en donde alrededor de 7.5 Ka BP se da un mínimo de precipitación en la cabecera del río, que posteriormente *ca.* 2.5 Ka BP es sucedido por una fase de escorrentía aunque de menor importancia que la sequía previa.

Los trabajos polínicos de Scott (1991) en Windhoek y en el lago Otjikoto muestran un periodo de creciente humedad entre 7 y 6 Ka BP que es sucedido por una fase de aridez de duración indeterminada que alterna con algunos pulsos húmedos antes de 1 Ka BP. Por otra parte, se reconocen pulsos húmedos en el abrigo rocoso de Mirabib (zona central del Namib). El hallazgo de fósiles de micromamíferos con 6000 años de antigüedad propios de zonas con un estrato de herbáceas bien formado como son los gerbos (*Gerbillurus* spp.) (Brain y Brain, 1977) indicaría la existencia de una fase húmeda durante ese tiempo.

Los estudios de sedimentos marinos de Gingele (1996) en la desembocadura del Kunene indican que debió existir un periodo de máxima escorrentía en el río durante el Holoceno Medio que terminó *ca.* 4000 BP. Los espectros polínicos de los sondeos GeoB 1023 y GeoB 1711 para el Holoceno muestran una variabilidad errática en las presencias de los *taxa* relacionados con la sabana abierta y las poáceas aunque parece que éstas y *Tribulus* se mantienen en constante aumento (Shi *et al.*, 1998; 2000; 2001).

Las reconstrucciones de paleotemperaturas a partir de espeleotemas y acuíferos en Sudáfrica (Talma y Vogel, 1990; Holmgren *et al.*, 2003) indican que el Holoceno comenzó con circunstancias de aridez y altas temperaturas, y, consecuentemente, una elevada evapotranspiración. Durante el Holoceno Medio hasta 2 Ka BP las temperaturas se redujeron, y desde los 2 Ka BP hasta la actualidad se dieron diferentes pulsos cálidos.

En general, de los *proxies* obtenidos en la mitad meridional de África se desprende que entre el comienzo del Holoceno y *ca.* 6 Ka BP se dieron varias fases húmedas dependiendo de la localidad. En general, los registros del desierto concurren en que las condiciones hídricas eran definitivamente mejores para ese periodo que en la actualidad. Esta fase más húmeda alcanza un máximo alrededor de 2 Ka BP. Con respecto a las temperaturas, no se cuenta con ningún *proxy* cercano aunque en

Sudáfrica se alcanza un máximo entre 10 y 7 Ka BP, tras lo cual es evidente un constante descenso termométrico hasta el Holoceno Medio.

6.4.4 Últimos siglos en las cumbres del macizo de Dâures

La última letrina estudiada, GMII, muestra el patrón de cambio ambiental alrededor del 1200-1300 AD. El notable incremento en las poáceas, mientras que árboles y arbustos reducen sus áreas, podría indicar el establecimiento definitivo de temperaturas cada vez más elevadas con lluvias erráticas. Estas circunstancias permiten la existencia de árboles y vegetación leñosa, pero sobre todo abundantes poáceas, bien hemicriptófitas, que afrontarían bien la elevada evapotranspiración, o bien terófitas, que aprovechan adecuadamente cualquier incremento en la pluviosidad. La desaparición de *Spirostachys* y la escasa presencia de *Salvadora* y *Euclea* apoyan la escasez de lluvias durante los últimos siglos.

Esta tendencia hacia circunstancias de mayor aridez queda registrada en los diferentes paleoarchivos citados anteriormente. En efecto, la mayoría de los autores destacan ciclos de escasa precipitación, cada vez más frecuentes que por algunos de ellos son identificados como correspondientes a la Pequeña Edad del Hielo (Holmgren *et al.*, 2003; Eitel *et al.*, 2006). Los estudios palinológicos en Namibia, tanto continentales (Scott *et al.*, 1991; Scott, 1996) como oceánicos (Shi *et al.*, 1998; 2000; 2001), también muestran un claro declive en la presencia de árboles y una mayor abundancia de herbáceas, mientras que las SSTs en la costa Namibia se reducen durante el último milenio. De todo ello se infieren condiciones de creciente aridez.

6.4.5 Ocupación humana en Brandberg desde el Pleistoceno hasta la actualidad y su relación con el cambio ambiental

El macizo de Dâures es internacionalmente conocido por sus pinturas rupestres; cuenta con más de 40.000 representaciones distribuidas alrededor de todo el macizo granítico cuya mayor parte fueron hechas hace entre 6000 y 2000 años (Lenssen-Erz, 2000). En concreto Kinahan (1991) ha estudiado las pinturas rupestres y la industria lítica de la Edad de Piedra, a lo largo de la garganta de Hungorob, cuya cabecera surge en una zona muy próxima al abrigo rocoso de *Falls Rock* (abreviado como FR en este estudio). Este autor deduce de sus hallazgos que la zona alta del citado arroyo estuvo ocupada periódicamente desde hace ca. 4500 años en tres fases diferentes en ca. 4300 BP, 1800 BP y 700 BP. Las poblaciones que ocupaban este territorio eran esencialmente

cazadoras y permanecían en *Falls Rock* durante los periodos de sequía en las zonas bajas, donde la aridez siempre debió ser intensa. Cuando sequías más fuertes afectaban incluso las zonas de cumbre de Dâures, los grupos de cazadores abandonaban estos asentamientos para establecerse en otros lugares. Entre los restos encontrados no hay evidencia de animales domésticos que acompañaran a los cazadores antes del 700 BP. Kinahan afirma que en ése momento el abrigo rocoso pasó de ser una zona de establecimiento permanente para ser empleado como resguardo para el incipiente ganado doméstico. Parece ser que una nueva forma de trashumancia comenzó a darse en esta etapa pastoril; las pequeñas cantidades de ganado existentes permanecerían en las zonas bajas durante el verano para aprovechar el pasto producido por las lluvias veraniegas, que a pesar de su erratismo generan un nivel aprovechable de poáceas a partir de 20 mm (Seely, 1978). De esta forma se permitiría el crecimiento de las herbáceas perennes en la zona alta de la garganta Hungorob, que serían posteriormente aprovechadas durante las estaciones menos favorables.

Según los resultados obtenidos para la secuencia polínica de Brandberg, el notable incremento en la proporción de poáceas en la letrina datada ca. 800 BP no parece coincidir con una mayor incidencia del pastoreo. Bien es cierto que esta letrina procede de la localidad septentrional (*Gladiator*), donde la dinámica ganadera podría haber sido diferente. Otra alternativa posible a esta influencia habría sido que una fase de lluvias excepcionalmente buenas durante ese periodo hubiera permitido el desarrollo de Poaceae.

Otro elemento relacionado con la actividad ganadera es *Tribulus terrestris* una planta zoócora, que se presenta abundantemente en la zona alta de la garganta Hungorob. Kinahan sugiere que, dado que los grandes herbívoros salvajes no se desplazan hacia la cumbre de Dâures, la expansión de esta especie herbácea podría haber estado provocada por la mayor incidencia de ganado. En el espectro polínico estudiado se observa un incremento notable de *Tribulus* desde ca. 7500 BP. Considerar este género introducido por el ganado en un tiempo tan temprano podría resultar algo arriesgado. No obstante, no se pueden descartar incursiones de otros animales no domésticos que ascendieran hacia la cumbre en busca de agua durante épocas más áridas en la base del macizo de Dâures.

En la actualidad no se da la presencia de pastores de forma regular en esta zona.

6.5 Síntesis paleoclimática de la transición Pleistoceno-Holoceno en el macizo de Dâures: control solar, atlántico o monzónico

Hay que tener especial cuidado a la hora de buscar las causas de los cambios climáticos que generan respuestas en el paisaje vegetal de Brandberg dado que se están analizando las fluctuaciones en la frontera del desierto y, especialmente, en un área de montaña. La transición del desierto, por su posición intermedia entre la franja hiperárida y la sabana más húmeda, resulta especialmente interesante a este respecto. La variabilidad de un factor clave como la precipitación está compuesta por la interacción del monzón, las variaciones oceánicas en la corriente Benguela, y por supuesto, por la posición del Anticiclón del Atlántico Sur (AAS).

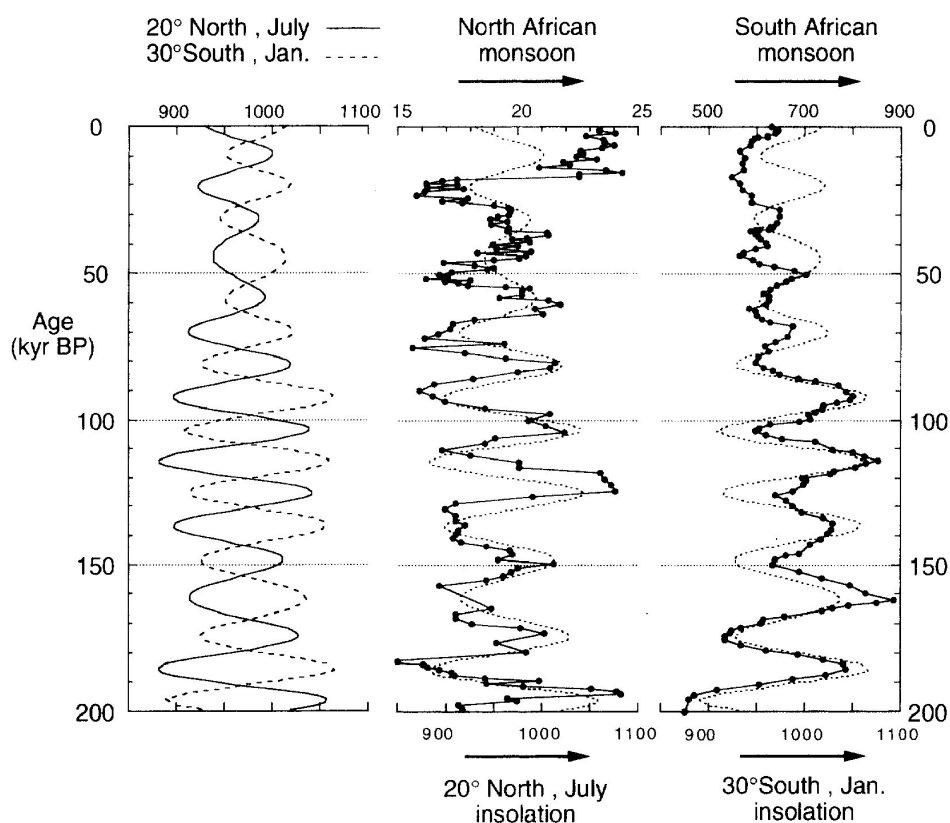
Los distintos modelos paleoclimáticos del LGM establecidos para África meridional basan sus fundamentos en diferentes parámetros atmosféricos u oceánicos. Deacon y Lancaster (1988) realizan una extensa revisión de todos estos modelos para el subcontinente; nosotros destacaremos solamente los aspectos que afectan esencialmente a la climatología namibia.

6.5.1 Cambios en la precesión orbital

Partridge y sus colaboradores han demostrado que los cambios en la precipitación en África meridional han estado vinculados a las fluctuaciones precesionales hasta el Pleistoceno Superior (Partridge *et al.*, 1990; 1997; 1999a; 1999b; 2004). En la Fig.- 6.14 se muestra la variación de radiación solar en ambos hemisferios a lo largo de los últimos 200.000 años en función de la precesión orbital así como la variabilidad de la precipitación reconstruida a partir del sedimento de diatomeas de la cuenca endorreica de Pretoria en Sudáfrica (Cráter Tswaing a 25°S).

Se observa cómo la variación en la precipitación en esta zona es precesional hasta ca. 40 Ka BP, momento en el que siendo la insolación máxima, la pluviosidad se desacopla del forzamiento orbital manteniendo diferentes pulsos húmedos y áridos entre 40 Ka BP hasta el comienzo del Holoceno. Este hecho supone que, a pesar de la migración austral de la ZCIT durante los periodos de máxima insolación, debieron existir otros mecanismos atmosféricos que controlaran la precipitación.

Fig.- 6.14: Reconstrucción de la precipitación a partir de los sedimentos del cráter Tswaing, ajustada a la fluctuación precesional a 20°N y 30°S. *Rainfall reconstruction from the Tswaing Crater related to the orbital precession of summer insolation in 20°N and 30°S.*



La precipitación está medida en mm/año y la insolación en W/m^2 . La precipitación para el Monzón norteafricano está reconstruida a partir de un sedimento marino frente a la costa del Sahara. Fuente: Partridge *et al.*, 1997

Para el caso del extremo occidental de Namibia, la variabilidad en la cantidad de lluvia recibida en la zona oriental de África austral (donde se encuentra la cuenca endorreica de Pretoria) determinaría el flujo remanente con capacidad de alcanzar la costa Atlántica. Sin embargo, en el registro de Brandberg hemos comprobado que entre ca. 47 y 30 Ka BP se dan circunstancias de mayor humedad, a pesar de que los resultados para la reconstrucción de la precipitación en la zona oriental de África del sur muestran una reducción de 100 mm en la precipitación. En cualquier caso, los controles cronológicos de ambos registros no son idénticos.

Por otra parte, cabría plantearse la posibilidad de que en la costa namibia el efecto de la migración de la ZCIT hubiera acarreado otros frentes asociados. Por ejemplo el CAB podría haber aportado precipitación, aunque es improbable que esto hubiera ocurrido en latitudes tan meridionales.

6.5.2 Expansión de los hielos polares y cambios durante el LGM

La hipótesis más extendida acerca de las fluctuaciones climáticas durante la última glaciación apoya que la expansión de la capa de hielo antártica habría intensificado la circulación atmosférica de los cinturones climáticos asociados al vórtice circumpolar mediante una compresión de las células de Ferrell y Hadley hacia la zona ecuatorial (véase el apartado referente al clima en el capítulo 2). Este hecho habría promovido una migración septentrional de los *westerlies* de hasta 5 grados, generando en última instancia lluvias de carácter invernal hasta los 20°S. Según algunos autores esa precipitación invernal podría haber afectado una estrecha franja de la costa namibia y no el interior, más sujeto a los efectos de las masas húmedas del Índico (Dupont *et al.*, 2004; Dupont y Behling, 2006). En cualquier caso, esto no supondría un incremento real en la precipitación sino un cambio en la estacionalidad en el territorio de África meridional.

Sin embargo, ya se ha señalado que tal cambio en la estacionalidad de las lluvias no se registra en los archivos continentales de Namibia, incluido el que se presenta aquí. Más bien se detecta un claro descenso en las temperaturas, acompañado de aridez que habría sido generada por el bloqueo más acusado de las lluvias advectivas. Tal situación probablemente se deba a la estabilidad del cinturón anticiclónico subtropical que habría promovido una permanencia estable del AAS alrededor de los 20°S. Coadyuvando a este efecto, los *trade winds* del sureste se habrían visto localmente reforzados en la costa namibia por la compresión de los cinturones climáticos, intensificando así el efecto de la corriente Benguela.

Por otra parte, la corriente Agulhas - corriente cálida del sureste sudafricano en el Océano Índico - redujo su temperatura durante el LGM, cuando el enfriamiento del Atlántico alteró la circulación termohalina global. Este fenómeno habría restringido la transferencia de calor de Agulhas a Benguela actuando como un mecanismo de retroalimentación positiva sobre la aridez, ya establecida en las regiones centrales de África meridional (Partridge *et al.*, 1990; Partridge *et al.*, 1997; 1999a).

6.5.3 La influencia del Monzón desde el final del LGM hasta el Holoceno Medio

Eitel y sus colaboradores han trabajado intensamente sobre las variaciones climáticas ambientales en la frontera oriental del desierto del Namib (Eitel y Zöller, 1996; Eitel y Blümel, 2002; Eitel *et al.*, 2005; 2006). En general llegan a la conclusión de que tras la fase árida durante el LGM, que afectó a buena parte de África

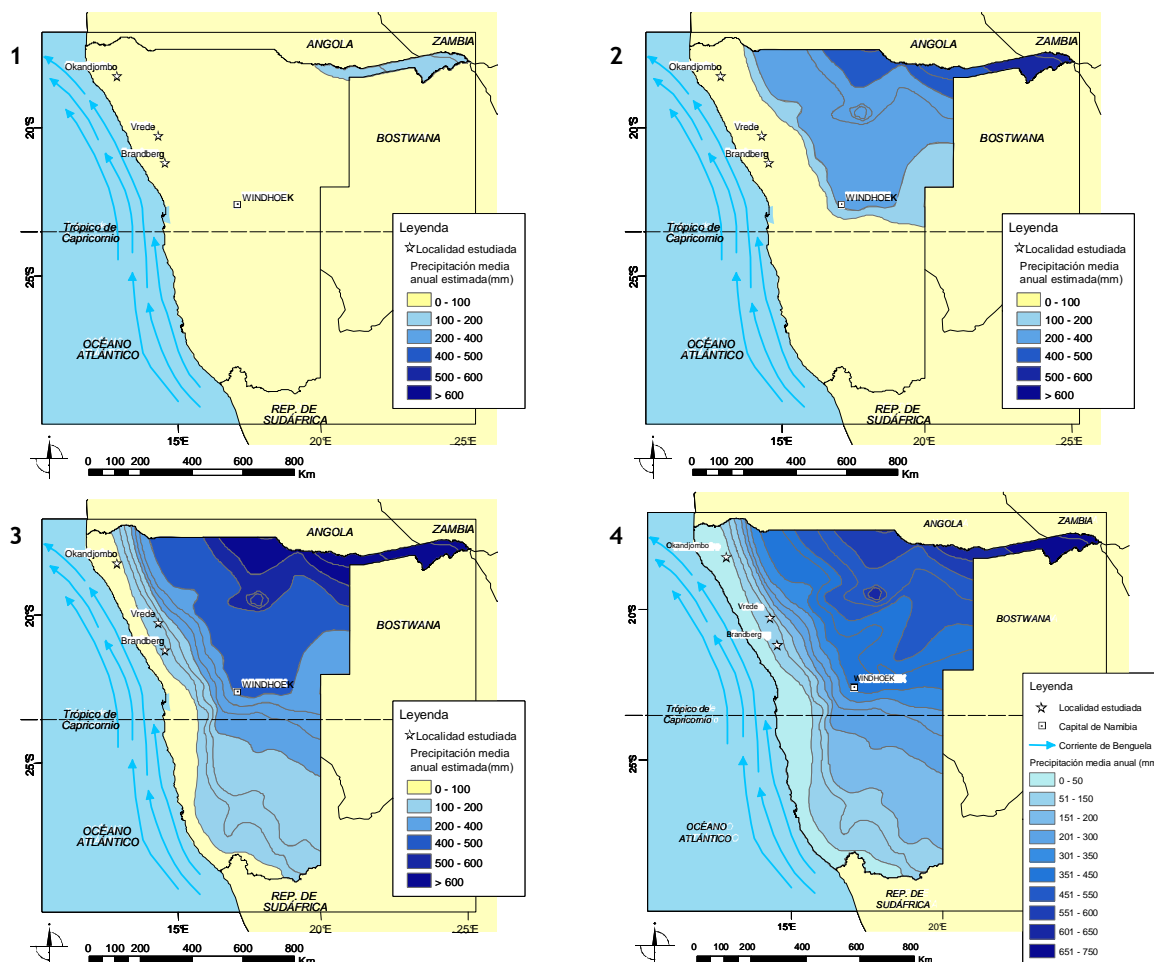
sudoccidental, hubo una progresiva regresión del desierto y un avance de la sabana semi-árida, apoyándose también en las fases de avance/recesión de las dunas del Kalahari.

Estos autores proponen un modelo de expansión de las áreas bajo influencia monzónica desde las regiones nororientales del subcontinente hacia el suroeste durante el postglacial (Fig.- 6.15).

Según esta propuesta, la aridez extrema habría persistido en la mayor parte de la zona central de África meridional durante el LGM. Posteriormente, en el Dryas reciente y hasta *ca.* 8 Ka BP grandes cantidades de hielo Ártico comenzaron su fusión alterando profundamente la circulación termohalina. Consecuentemente el gradiente termométrico del Atlántico ecuatorial que también fue alterado. Las variaciones en la SSTs ecuatoriales y subtropicales controlan parcialmente la localización de la ZCIT, de manera que ese cambio del gradiente propició un desplazamiento meridional del "ecuador térmico" (ZCIT). Conjuntamente se produjo un progresivo debilitamiento de los vientos del sureste y la migración del cinturón de anticiclones hacia el sur, lo que habría permitido la entrada de masas de aire procedentes del Monzón asiático desde la costa oriental de África hacia el suroeste. Esta influencia monzónica habría alcanzado su máximo alrededor de 8 Ka BP, momento en el que la precipitación podría haber sido de alrededor de 200 mm en las inmediaciones de Brandberg, y probablemente de más en la cumbre. Desde este máximo y hasta el Holoceno Medio (*ca.* 4 ka BP), se habría establecido una situación climática muy similar a la presente, en la que la frontera del desierto habría avanzado hasta su posición actual. Este proceso de avance de la sabana hacia la zona occidental desde el LGM se habría producido de manera discontinua por medio de pulsos húmedos en escala de siglos.

Los resultados obtenidos en Brandberg apoyan esta tendencia de mejoría climática postglacial, que se dio mediante el incremento de precipitación favoreciendo la recuperación de una sabana árida en la cima de la montaña.

Fig.- 6.15: Influencia monzónica y estimas de la precipitación media anual en la frontera oriental del desierto del Namib. *Monsoonal influences and estimated mean annual rainfall at the eastern margin of the Namib Desert.*



1.Situación durante el LGM (20 Ka BP). 2. Avance de la influencia monzónica durante la fase postglacial, ca. 14 Ka BP. 3. Durante el Holoceno Medio (8-4 Ka BP). Nótese que el límite de 100-200 mm avanza sensiblemente hacia el oeste con respecto a la situación actual. 4. Situación actual. Nótese que la leyenda mantiene rangos pluviométricos diferentes.

Fuente: Elaboración propia a partir de la información geográfica disponible en el Atlas Digital de Namibia y de las estimaciones hechas por Eitel *et al.* 2002

6.5.4 Otras fuentes de variabilidad y cambios recientes

Todos los mecanismos atmosféricos descritos no actuaron, ni lo hacen en la actualidad, de forma independiente aunque en cada momento la predominancia de cada uno de ellos sobre el clima determinó los cambios que se observan en la secuencia polínica de Brandberg.

Además de estas fuentes de variabilidad sobre el clima existen otras que resultan de difícil identificación temporal dado que las muestras que se presentan no cuentan con una resolución clara y fácil de determinar; especialmente en esta secuencia de Brandberg donde solo se dispone de una datación por letrina. En cualquier caso, la variabilidad generada a causa de El Niño parece clave para entender las fluctuaciones climáticas más recientes (Nicholson y Entekhabi, 1987; Jury y Engert, 1999; Nicholson, 2000; Mason, 2001).

Las consecuencias que desencadenan los fenómenos ENSO sobre África meridional son diferentes en ambas costas; durante la fase cálida (El Niño) la célula anticiclónica del Océano Índico permanece estacionaria, dando lugar a años excepcionalmente secos. Consecuentemente, son años secos también en el margen oriental del desierto del Namib, muy dependiente, como hemos visto, de las lluvias orientales del subcontinente. No obstante, se ha observado que en la fase cálida de El Niño se suele dar un inesperado incremento de las lluvias al comienzo de la época de lluvias (diciembre-enero) mientras que el resto de la estación es más seca de lo normal. En algunas ocasiones excepcionales hay años inusualmente secos en Namibia, vinculados con ENSO, que son especialmente húmedos en Brandberg, como ocurrió durante el trienio 1981-1983 (Olszewski, 2000). Los ciclos ENSO tienen una recurrencia que varía entre 3 y 7 años y podrían explicar pulsos húmedos detectados en las cimas de Dâures que afectasen en diferentes sentidos la dinámica vegetal. Por ejemplo, la predominancia reciente de poáceas, con capacidad para aprovechar las primeras lluvias del verano, podría estar relacionada con teleconexiones ENSO que marcaran el comienzo temprano del periodo húmedo aunque éste fuera finalmente más seco.

6.6 Conclusiones principales

La secuencia polínica de Brandberg ofrece un patrón de cambio vegetal desde ca. 47 Ka BP hasta la actualidad, mostrando las fluctuaciones ocurridas durante el Último Máximo Glaciar y la recuperación postglaciar hasta el Holoceno Medio.

El periodo previo al LGM aparece con una vegetación de sabana probablemente más densa que la actual, con mayor predominancia arbórea y gran escasez de arbustos. Durante la fase glacial, árida y relativamente más fría, la fisionomía del paisaje es esencialmente arbustiva con predominancia de *taxa* capaces de soportar reducidas temperaturas y aprovechar una importante disminución en la evapotranspiración sin un incremento en la precipitación. Además, no se constata un cambio en la estacionalidad de las lluvias. A pesar de no contar con información para la transición Pleistoceno-

Holoceno, las diferencias en la vegetación vuelven a ser muy notables en el comienzo del Holoceno: se reduce considerablemente la representación arbustiva, que solo conserva Acanthaceae y Asteraceae (excluyendo *Stoebe* y *Pentzia*). Paralelamente se aprecia una notable expansión del estrato arbóreo, aunque no tan considerable como el previo al LGM. Las muestras disponibles para el Holoceno Medio y Tardío muestran ya una vegetación similar a la actual, en donde los árboles son escasos y predominan Poaceae, *Tribulus* y acantáceas. Distintos trabajos paleoambientales concurren con los resultados polínicos observados en Brandberg.

Por otra parte, existen evidencias de un incipiente pastoreo en la zona de cumbre próxima a *Falls Rock* alrededor del 700 BP. La actividad ganadera habría estado establecida de forma trashumante, al menos temporalmente, aprovechando los pastos de verano en la zona baja y los de invierno en la zona alta. Este hecho explicaría el progresivo aumento de *Tribulus* pero no la proliferación de poáceas, cada vez mayor desde el 1300 AD.

Diversas causas climáticas podrían haber determinado los cambios observados en la precipitación y la temperatura. Entre ellos destacan la precesión orbital del Sol, los cambios en las células atmosféricas vinculadas al vórtice circumpolar y la influencia del Monzón asiático.

7 SÍNTESIS PALEOAMBIENTAL DEL HOLOCENO EN EL NAMA-KAROO NOROCCIDENTAL.

Resumen

Con este capítulo se persigue integrar los resultados obtenidos para las tres localidades dentro de un marco de referencia del cambio ambiental holoceno ocurrido en el límite nor-oriental del desierto del Namib. Asimismo, se intenta buscar aquellas conexiones a escala hemisférica o interhemisféricas que expliquen las fluctuaciones observadas. Por último, se listan las conclusiones inferidas de esta de tesis.

De las cronologías obtenidas en los grupos de sedimentos estudiados, el Holoceno es el periodo mejor representado. En concreto se dispone de mayor información para los cambios observados desde el Holoceno Medio hasta la actualidad. Si bien en Brandberg se estudiaron sedimentos desde el Pleistoceno Superior, en el capítulo referente a esta localidad se detalló extensivamente un posible marco climático de variabilidad que explicara los cambios detectados para ese periodo. Por tanto, esta discusión se centrará en los cambios acaecidos desde el Holoceno Medio hasta la actualidad.

7.1 Aspectos relevantes de la historia de la vegetación en Kaokoveld y Damaraland

The Namib is the land of changeless change.

Bannister, A., Johnson, P., 1979. *Africa's harsh paradise*.
Country Life Books, p 20.

Aunque existen considerables distancias y diferencias ambientales entre las localidades estudiadas se pueden destacar algunos aspectos comunes. Además se detectan fluctuaciones sincrónicas que nos indican que el límite del desierto no ha debido permanecer tan inmutable al cambio como sugieren Bannister y Johnson.

A lo largo del Holoceno la vegetación observada en las tres localidades se ha mantenido constante en términos cualitativos aunque con fluctuaciones cuantitativas notables en algunos casos. Como se ha explicado, éstas podrían estar en parte debidas a la naturaleza del sedimento. En cuanto a lo que tienen en común los diferentes yacimientos, cabe destacar la presencia casi constante de *Commiphora*, Capparaceae y Combretaceae a lo largo del Holoceno. *Commiphora* mantiene una relevancia considerable en Vrede dado que es el representante arbóreo con mayor capacidad para soportar la aridez. Consecuentemente, es muy abundante en esta localidad que es la más interior, a baja altitud y alejada de la influencia de los sistemas ecuatoriales. En general, tanto este árbol como las Combretaceae (*Combretum* y *Boscia*) y las Capparaceae (*Maerua* y *Cadaba*) se muestran con proporciones fluctuantes a lo largo del Holoceno, con una relativa tendencia a reducir su presencia especialmente en Brandberg y en Vrede. En el caso de Okandjombo la cercanía con el bioma de sabana muestra una mayor presencia arbórea hasta la actualidad, aunque en este caso es *Colophospermum mopane* el árbol que acumula mayor representación. La presencia de mopane resulta interesante porque su distribución (Apéndice A.I.3) parece estar condicionada por diferentes factores aunque no se tiene certeza del porqué de su área

de ocupación. Su aparición en las muestras más antiguas de Vrede podría estar ligada a una expansión de este árbol en las inmediaciones del río durante el Holoceno Medio.

Otros *taxa* destacados en el estrato arbóreo es *Dombeya* que aparece de forma prominente en la letrina VI de Vrede, ca. 1100 años BP. Este hecho resulta de especial interés dado que este género se presenta en áreas con mayor precipitación que la recibida en Vrede (Apéndice A.I.3). Por tanto, al menos hasta ca.1000 años cal. BP, pudo haber lluvias más frecuentes incluso en el extremo más oriental de la frontera del Namib. *Dombeya* desaparece o experimenta una notable retirada en Vrede y Dâures a partir de 1300 AD (ca. 750 años cal. BP) aunque en las cumbres de Brandberg mantiene una presencia notable durante el Holoceno Medio para sufrir un declive ca. 800 años BP.

Las acantáceas son el grupo más relevante en el estrato arbustivo, en el que se han identificado 5 géneros diferentes, aunque el significado ambiental de ellos resulta de difícil interpretación con los datos disponibles. Las proporciones de esta familia discurren en dirección contraria a lo largo del tiempo en las diferentes localidades: en Okandjombo mantiene proporciones relativamente mayores de acantáceas durante el Holoceno Medio que experimentan un paulatino descenso hasta la actualidad y en Vrede se produce un progresivo aumento de su proporción desde ca. 1000 cal. años BP hasta el presente. Esta fluctuación inversa encuentra explicación en las diferentes dinámicas ecosistémicas que caracterizan cada localidad. En Okandjombo con mayor influencia de la sabana, el estrato arbustivo es menos importante o también puede ser que esté sub- representado en el diagrama polínico; de este modo el incremento tardío de árboles oscurece la presencia de Acantáceas. En Vrede, la progresiva disminución conjunta de árboles y herbáceas de manera conjunta deja a las Acantáceas como el elemento dominante en el área.

En cuanto a las herbáceas, las poáceas son el grupo mayoritario en las tres localidades; como se ha discutido esto puede ser en parte debido a los hábitos, más bien pastadores, de los damanes. La dinámica de este grupo resulta interesante dado que se ha interpretado, en líneas generales, como un indicador de cambios en el régimen hídrico. Especialmente en el caso de las terófitas, su rápida reacción al incremento de lluvias ha servido para interpretar mejorías en la frecuencia y predictabilidad de las lluvias. Si bien no se pueden distinguir las poáceas terófitas de las hemicriptófitas, el incremento actual de poáceas en el Nama-Karoo se produce tras los periodos de lluvias. Tanto en Okandjombo como en Vrede, la presencia de poáceas era mayor durante el Holoceno Medio que en la actualidad, lo que nos llevaría a pensar en una fase más húmeda durante ese tiempo, o bien una escorrentía mayor, con mayor tiempo de permanencia del agua en el suelo.

Los cambios en la ratio árboles:herbáceas en las diferentes localidades han sido tratados de manera independiente puesto que, como se ha explicado, a pesar de formar parte del mismo bioma, cada localidad está influida por diferentes controles. Al igual que ocurría con las acantáceas, en Okandjombo el cambio de las proporciones árboles y herbáceas no covaría como ocurre en Vrede. La interpretación de los cambios en las poáceas conduce a conclusiones similares en términos de humedad disponible en el ambiente en ambos casos si bien, en el caso de Okandjombo se han considerado, además, otros factores relacionados con los modelos espaciales dinámicos para la sabana árida. Varios estadios simultáneos de la sabana dentro de un mismo territorio explican la variación en el ratio de árboles y hierbas, en términos de humedad por una parte, pero también como un proceso inter e intra competitivo de los árboles, dando lugar a un parcheado de fanerófitos, nanofanerófitos y hierbas en el mismo espacio. Además, también se han considerado las preferencias de los damanes, que podrían haber ramoneado durante fases más áridas dado que en ocasiones los árboles mantienen floraciones independientes de las precipitaciones.

7.2 Dinámica climática inferida de las transformaciones en la vegetación

Así pues, de las variaciones vegetales estudiadas se desprende que durante el Holoceno se dieron perturbaciones ambientales en el margen del desierto que promovieron cambios importantes en la composición cuantitativa y cualitativa del bioma. Sin embargo, las diferentes alteraciones en cada localidad originaron transformaciones que no tuvieron la misma direccionalidad debido a que las situaciones de origen y la inercia de cada área son diferentes. Así, se comprueba en la cima de Brandberg cómo durante el comienzo del Holoceno el incremento de temperatura, probablemente acompañado de una mejoría en la disponibilidad hídrica, se tradujo en una recuperación forestal y una tímida expansión herbácea, lo que apuntaría hacia el establecimiento de una sabana. Durante el Holoceno Medio los sedimentos de Vrede muestran que la recurrencia o regularidad de las lluvias debió ser mayor que la actual en esta zona tan árida dada la elevada presencia de poáceas y otras herbáceas así como la mayor proporción de los árboles. En el caso de Okandjombo, donde el equilibrio inestable del Nama-Karoo en la actualidad parece estar más próximo a la sabana y a su dinámica ecosistémica, la predominancia de poáceas también apoya un Holoceno Medio más húmedo que posteriormente debió promover el desarrollo de árboles.

En las tres localidades existen indicios de que según avanzó el Holoceno, la acción sinérgica de circunstancias de mayor aridez e intensa incidencia de actividades humanas debieron transformar el paisaje en el Nama-Karoo que hoy observamos:

desiguales proporciones de hemcriptófitos y terófitos que surgen tras periodos de lluvia. En el caso particular de las cumbres de Brandberg, con características ambientales totalmente diferentes a las otras localidades, el incremento de poáceas frente a la recesión de árboles nos indica una progresiva aridez que habría impedido el desarrollo de fanerófitos. En los resultados obtenidos para los sedimentos más septentrionales, la gradual disminución de poáceas (Okandjombo y Vrede) junto con la mayor proporción de representantes de Acanthaceae (Vrede), apuntan hacia un aumento en la aridez o hacia un creciente *bush encroachment*, especialmente en el caso de Okandjombo, aunque esta posibilidad nos parece la menos probable.

Las causas no directamente antropogénicas de una gradual aridez establecida durante el último milenio podrían encontrarse en una menor incidencia de Monzón sobre el margen oriental del desierto. Tal y como se exponía en el capítulo 6, Eitel *et al.* (2005) en su modelo de influencia monzónica sobre Namibia, basado en sus propios hallazgos de erosión fluvial y en el avance de las dunas lineares del Kalahari (Thomas *et al.*, 2002, 2005), observa cómo desde el LGM hasta 4000 BP la precipitación media anual aumenta desde el noreste hacia el suroeste de Namibia. Un paulatino avance de la influencia monzónica pudo tener su máximo en el margen oriental del desierto durante el Altitérmico Holoceno, es decir entre 8 y 4 Ka BP. Este hecho podría haber sido especialmente notable en la localidad de Okandjombo, en donde la entrada de precipitación monzónica se habría producido antes que en las otras dos localidades dada su posición septentrional, y en la que los efectos del CAB y la migración de la ZCIT habrían perdurado durante más tiempo a lo largo del Altitérmico Holoceno. Por tanto, es probable que la tardía expansión del desierto hacia su actual límite oriental no afectara tan notablemente al sedimento de Okandjombo. Allí, la alternancia de pulsos húmedos y secos habría tenido un periodo de recurrencia menor o la más probable influencia de los mecanismos atmosféricos septentrionales (CAB y ZCIT) habrían permitido condiciones de humedad favorables durante más tiempo. Esto podría explicar, en última instancia, el tardío incremento de árboles, especialmente de *Colophospermum mopane*, y el brusco cambio en la ratio árboles:herbáceas, sin recurrir a una matorralización antrópica.

No existen entre las muestras presentadas en este trabajo, muchas que reflejen el periodo comprendido entre 4000 y 2000 años BP. Las que existen se muestran aisladas o en letrinas con una sola datación de manera que se mantiene una gran incertidumbre acerca de la evolución vegetal en estas áreas durante el citado periodo. A pesar de ello, la información paleobotánica que arrojan permite inferir circunstancias de relativa humedad, en clara continuación con las fases húmedas del Altitérmico

Holoceno. Esa aridez creciente habría tenido lugar en forma de lluvias menos recurrentes alternando con sequías de mayor duración, sequías que se habrían establecido de manera prolongada ca. 1400-1200 años BP.

En el plano hemisférico, los cambios ambientales holocenos en los desiertos subtropicales costeros de otros continentes también apoyan fases húmedas durante el Holoceno Medio. Betancourt et al. (Betancourt *et al.*, 2000; Maldonado *et al.*, 2005) han estudiado el polen depositado en paleomadrigueros de diferentes roedores como vizcachas (*Lagidium viscacia*) ó chinchillas (*Abrocoma cinerea*) a lo largo del desierto de Atacama (entre 17 y 26°S). En sus resultados encuentran que durante el Holoceno Medio (entre 7.5 y 4.5 cal. Ka BP), en las zonas centrales y septentrionales del desierto, pudieron darse pulsos húmedos no continuos, que sin embargo no son sincrónicos con los del sur del desierto ni con las evidencias encontradas por otros investigadores (Grosjean, 2001). No obstante, las investigaciones en la zona de prepuna chilena, en el límite del desierto central de Atacama (22-23°S), descubren condiciones de mayor humedad que las actuales en varios pulsos dentro del Holoceno Medio: 7.6-6.3, 4.4-3.2 y posiblemente entorno a 1.8-1.2 Ka BP (Latorre *et al.*, 2003). Además, afirman que en esta zona del desierto chileno, las floras típicamente áridas se establecieron ca. 3.2 Ka BP. Un Holoceno Medio, equivalente al de Atacama, podría haberse dado en el Namib en forma de fases húmedas con lluvias recurrentes y predecibles y quizá más cuantiosas. Iriondo (1999) realizó una revisión de las evidencias paleoclimáticas para este periodo, también denominado Altitérmico (*Hypsithermal* en su término inglés), en el hemisferio Sur. Parece que numerosos investigadores coinciden en afirmar una posible migración meridional de los cinturones climáticos entre 7 y 6 Ka BP, lo que habría supuesto un incremento de temperatura y de precipitación en todo el hemisferio. Este hecho parece coincidir con un progresivo incremento de la radiación solar sobre el hemisferio sur desde el comienzo del holoceno Medio. Aunque, como se mostraba en la Fig. 6.13, la reconstrucción de la precipitación realizada por Partridge *et al.* (1999) parece estar desvinculada de parámetros orbitales desde ca. 40 Ka BP.

Los trabajos realizados sobre depósitos fluviales y eólicos en el desierto de Simpson (23 °S) en Australia Nanson *et al.* (1994) también tipifican un pulso húmedo durante el Holoceno Medio que es atribuido por estos autores a la reactivación del sistema monzónico asiático y parece afectar al interior australiano.

Estos hallazgos apoyan que, al menos a nivel hemisférico, debió darse una fase de mejoría climática, en términos hídricos, en los desiertos costeros meridionales durante el Holoceno Medio. Asimismo, este óptimo hídrico coincide temporalmente con

lo que se ha llamado el Periodo Húmedo Africano, un intervalo entre 15 y 6 Ka BP en el que se registran circunstancias de humedad en las bajas latitudes africanas y que se atribuye, de manera general, al reforzamiento que experimentó el Monzón norteafricano como resultado de la variación orbital que también pudo haber afectado al Monzón Índico (Masson *et al.*, 2000).

En el ámbito interhemisférico las conexiones climáticas, y sobre todo los mecanismos atmosféricos que potencialmente podrían producir sincronías, continúan resultando controvertidos. Se dan tantos casos de sincronías ante los cambios climáticos abruptos detectados en el hemisferio norte como casos de lo contrario. Por ejemplo, si como se explicaba en el capítulo previo, fue la alteración de la circulación termohalina lo que promovió un incremento del influjo tropical sobre Namibia durante el Dryas Reciente, la causa de menores precipitaciones durante los últimos milenios podría haber sido una menor fusión de hielo, tal y cómo sucedió durante el LGM. Esto resulta contradictorio dado que durante el último milenio la fusión de hielo Ártico y la descarga de los ríos continentales al océano se han visto incrementada.

En general y a pesar de las diferencias hemisféricas, numerosos estudios sobre el Óptimo Climático Holoceno y los resultados de las modelizaciones para el Holoceno Medio muestran que en el hemisferio norte se dio un incremento de la temperatura de hasta 4°C (Koshkarova y Koshkarov, 2004; Kaufman *et al.*, 2004) entre 9000 y 5000 Ka BP. Es durante este periodo cuando el Sahara experimenta un considerable incremento en la precipitación media anual (Periodo Húmedo Africano) que permitió el desarrollo de una capa constante de herbáceas y el relleno de numerosos lagos en este desierto, lo que ha motivado que a esta fase se le denomine “Sahara verde”, (Claussen y Gayler, 1997; Wasson y Claussen, 2002; Kuper y Kröpelin, 2006). La finalización de esta fase húmeda parece que fue abrupta con un incremento de la aridez y una transformación del paisaje que se produjo en el orden de unos pocos siglos *ca.* 5-4 Ka BP (De Menocal *et al.*, 2000). Ni la resolución temporal de los paleoarchivos de Namibia, ni del estudiado presente trabajo, nos permite establecer cómo se produjo el final de la fase húmeda del Holoceno Medio; aunque en líneas generales no parece que fuera abrupto como el del hemisferio norte. El efecto combinado y sinérgico de varios mecanismos atmosféricos interactuando, cuyo estudio escapan al alcance de esta tesis, podrían explicar una circunstancia de mayor aridez desde 1.5 Ka BP (*ca.* 600 cal. AD). Al no poder comparar nuestros resultados con otros registros de forma fiable en escalas de centurias o décadas, no se pueden extrapolar los efectos de algunos de estos procesos. Este es el caso de ENSO que parece haber presentado periodos diferentes a los actuales antes de *ca.* 7 Ka BP generando pulsos húmedos/áridos más frecuentes desde el

Holoceno Medio. Además parece mantener un lapso temporal en sus efectos sobre la costa occidental de África de casi un año (Labeyrie *et al.*, 2003; Bradley *et al.*, 2003)

7.3 Importancia social del cambio ambiental e importancia ambiental del cambio social en Namibia

*Mais là où pas personne peut vivre,
quelques hommes, peut-être, peuvent apprendre à vivre*

Camus, A. 1954. *Désert vivant*.
Paris, Société française du livre. p 7.

A pesar de que África constituye la llamada “cuna de la humanidad”, los restos arqueológicos y paleontológicos en Namibia no son tan numerosos como los existentes en la zona oriental del continente o en la vecina República de Sudáfrica. Sin embargo, como en otros capítulos, nos referimos a la explotación que los hombres anatómicamente modernos (*ca.* 150 Ka BP) han hecho del territorio y a cómo los cambios ambientales han promovido sus transformaciones culturales así como los recientes cambios sociales han producido alteraciones en su medio.

Diferentes comportamientos modernos caracterizan al hombre de la Edad de Piedra; evidencias para la Edad de Piedra Intermedia (*ca.* 27 Ka BP), en niveles humificados de la excavación de Mumbwa, en Zambia, muestran la existencia de hogares apuntando a un uso temprano del fuego. Se trataba de un hombre cazador, poco selectivo que empleaba herramientas no muy perfeccionadas. Si nos centramos en la Edad de Piedra Superior, es decir, desde 20 Ka BP, todas las evidencias muestran un hombre cazador que manejaba útiles cada vez más elaboradas para su caza (Mitchell, 2002), con capacidad para una selección eficaz de los alimentos más nutritivos, para la pesca y para el almacenamiento de productos (Mellars, 1989).

El LGM fue un periodo que debió afectar profundamente las poblaciones establecidas en África meridional, aunque no tanto como a las Eurasiáticas, dado el bajo número de artefactos que se encuentran en los sitios arqueológicos entre 20 y 15 Ka BP. La escasez de plantas y animales debida al incremento de la aridez y el descenso generalizado de la temperatura promovió la migración masiva de estos cazadores-recolectores hacia latitudes menores. Es cierto que estas posibles rutas migratorias permanecen poco exploradas y no se sabe si fue un fenómeno generalizado para todo el subcontinente (Mitchell, 2002). Por ejemplo, en la cueva Apolo XI, al sur de Namibia, cerca del río Orange, se han encontrado restos humanos que datan precisamente del LGM (19-18 Ka BP). Consecuentemente, la reocupación postglaciar de nuevas, o las

mismas, localidades se debió dar desde aquellos lugares en donde el efecto del LGM se había dejado sentir menos. Esta reocupación fue especialmente notable en distintos abrigos rocosos a lo largo del Gran Escarpe, en todos los países que se encuentra afectados por este relieve, ya que estas zonas son captadores de lluvias naturales. Asimismo, en el Kalahari y sur de Namibia, el descenso de temperatura podría haber dado lugar a una reducción de la evapotranspiración, permitiendo la existencia de una producción primaria con la habilidad de aprovechar la baja transpiración a la vez que permanecer con bajas temperaturas. Este es el caso de Brandberg que, formando parte aislada del Gran Escarpe (en fisonomía aunque no en origen), habría presentado un espacio ocasionalmente habitable para poblaciones nómadas que pudieran utilizar la potencial productividad mediante la caza de ungulados. Si durante esta fase la densidad de población aumentó en esta zona es una incógnita difícil de hallar.

Durante el avance del Pleistoceno, nuevas adaptaciones comportamentales parece que permitieron al hombre cazador comenzar a emplear la producción vegetal no transformada¹⁵. Tanto la ingesta de frutos silvestres como de tubérculos debió hacerse cada vez más frecuente durante el Pleistoceno Superior, lo que afinaría técnicas de cavado y el desarrollo de herramientas con mangos, del tipo de picos y consecuentemente el uso de madera. Esto habría sido especialmente frecuente en zonas donde abundan los neófitos como en el bioma de *Grassland*. Es durante el Pleistoceno Superior cuando se da una evidente divergencia en los modelos económicos existentes en el subcontinente (2002). Por ejemplo en la zona nor-occidental del Kalahari, en la frontera de Botswana con Namibia, se han encontrado restos de peces de agua dulce junto con restos humanos de entre ca. 15-12 Ka BP, indicando actividades pesqueras (Brook *et al.*, 1992).

Durante la transición Pleistoceno/Holoceno se intensifica el uso de plantas y se comienzan a utilizar todo tipo de semillas y frutos. Los restos de *Sclerocarya birrea* (marula) y *Acanthosicyos horrida* (melón !Nara) son abundantes en los yacimientos de sabana a lo largo de Namibia. Además, se comienza a dar caza a algunos animales como los damanes y otros roedores que aparecen también entre los restos de estos asentamientos (Walker, 1995)

En general, la transición Pleistocena/Holocena genera un cambio cultural con una serie de adaptaciones que está dirigida hacia grupos de menor tamaño, más territoriales y cada vez más centrados en menor número de recursos móviles, es decir, en el uso de plantas y caza menor (Deacon, 1972). En cuanto a los movimientos poblacionales y la demografía las poblaciones parecen incrementarse a lo largo del Holoceno. Sin embargo, entre 12 y 10 y alrededor de 8.5 ka se da una caída que podría

¹⁵ Desde un punto de vista teórico, esto debió de ocurrir como necesidad fisiológica a una alimentación no estrictamente proteínica, si bien las variaciones adaptativas del hombre con respecto a su alimentación son aún controvertidas

haber estado vinculada con periodos de aridez, bien relacionados con el Dryas Reciente o bien con un pulso de aridez previo al Periodo Húmedo Africano.

Según avanzó el Holoceno, las diferentes comunidades cazadoras-recolectoras desarrollaron diferentes técnicas de supervivencia y modelos de colonización en función de los biomas que habitaban. En el caso del Karoo y el Desierto, se han descrito dos fases de intensa ocupación en 4.5-4.3 Ka BP y 2.6-2.3 Ka BP. No obstante, una ocupación previa en la cueva de Wonderwerk, en el Nama-Karoo sudafricano (región del Cabo Norte), muestra petroglifos de jirafas y otros animales más propios de la sabana, indicando una posible migración meridional de la sabana durante el Holoceno Medio (Beaumont y Vogel, 1989), que también coincide con nuestros resultados.

Por otra parte, diferentes proyectos arqueológicos afirman que el sur de Namibia permaneció despoblado entre 5100 y 3200 BP (Kinahan, 1991), aunque las localidades que se presentan en esta tesis permanecerían fuera del área descrita por Kinahan (a excepción de Brandberg).

Además, en zonas más áridas que Brandberg, como Mirabib, en el Namib Central, se dieron circunstancias ambientales más húmedas que las actuales ca. 7000 BP, lo que probablemente permitiera el uso del afloramiento rocoso como refugio. En la zona de Namibia septentrional, en el área del río Kunene aparece gran cantidad de industria microlítica, especialmente en las montañas Erongo, en el límite del Nama-Karoo con la Sabana. Es probable que la mayor facilidad para captar lluvia que tienen las montañas del Escarpe debió facilitar el establecimiento de asentamientos más regulares en el tiempo. En éstos se constata que, desde 6 Ka BP, se mantuvieron pequeños bóvidos y se empleó de forma estacional *Cyperus fulgens*, pero que, por lo impredecible de las lluvias, no mantenía una comunidad estable dependiendo de este recurso.

Los yacimientos estudiados en Kaokoveld por Vogelsang *et al.* (2002) muestran que la ocupación en esta región debió darse de forma tardía y que no fue masiva, sobre todo en la zona más noroccidental, mientras que las zonas más próximas a Kavango (noreste namibio) atrajeron más población por la abundancia de recursos hídricos y humedales.

Se ha encontrado industria lítica de tipo proyectil en diferentes niveles de las excavaciones próximas a Okandjombo en niveles entre 7000 y 3500 BP. Así, se confirma que lo que supone la existencia de cazadores en la zona a lo largo de ese periodo y que según estos autores debieron frecuentar esta región si bien no permanecieron de manera estable en la zona. En cualquier caso, las evidencias del Holoceno Medio muestran una ocupación dispersa que resulta contradictoria con las circunstancias de

mayor humedad registradas, si bien esto puede deberse a que se conocen pocos registros aún del sector noroccidental Namibio. Otro efecto de la posible mayor precipitación es que se habrían desarrollado las leñosas dificultando la caza, aunque tal expansión no es sincrónica con los resultados hallados en Okandjombo, que serían los más próximos. Ese posible incremento en la humedad habría dado lugar a la dispersión de enfermedades, como la malaria, que hubieran motivado la migración de estas poblaciones hacia Damaraland.

Entre 2500 y 600 BP se empezaron a utilizar elementos de cerámica y se da con mayor frecuencia la presencia de animales domésticos en Damaraland. Este hecho resulta sincrónico con otras evidencias encontradas en la región de el Cabo (Mitchell, 2002). Se desconoce el origen preciso de las primeras técnicas pastorales aunque se presume que pudieron entrar en Kaokoveld desde Angola y no se sabe si mantuvieron una continuidad o abandonaron el pastoreo para retomarlo más tarde. En Okandjombo y en Brandberg los estudios de yacimientos y pinturas rupestres parecen asegurar que hasta el 2000 BP no aparecieron los primeros animales domésticos acompañando al hombre (Kinahan, 1991; Lenssen-Erz, 2000; Albrecht *et al.*, 2001; Vogelsang *et al.*, 2002; Lenssen-Erz y Vogelsang, 2005). Esta presencia habría sido escasa y no habría supuesto una transformación radical de un modelo cazador-recolector a uno ganadero. En el caso particular de Brandberg habría tenido un carácter trashumante de aprovechamiento de los pastos de verano en la zona baja y de los de invierno en la zona de cumbre de Dâures. Este macizo habría servido como punto de atracción para numerosas comunidades que buscarían en estas montañas recursos durante épocas desfavorables (Kinahan, 1991; Pager, 1993). De los restos antracológicos para este periodo Vogelsang *et al.* (2002) registran una flora sin grandes cambios que respondería a cierta estabilidad ambiental.

No se sabe mucho de la ocupación precolonial en tiempos históricos, si bien la tradición oral himba asegura que su llegada al noroeste namibio se produjo hace alrededor de 250 años (Vogelsang *et al.*, 2002) y basa su economía en la explotaciones ganaderas reducidas, manteniendo pequeños rebaños de cabras y en ocasiones algunas vacas.

Resulta difícil valorar la incidencia antrópica en las zonas marginales dado que se carece de datos fiables de población o registros históricos del control del ganado. En la frontera del desierto las comunidades indígenas se establecen en núcleos pequeños y definidos que dan lugar a asentamientos cerrados distantes entre sí. Sin embargo, se ha observado que desde 1975 hasta la actualidad, la ocupación en la zona norte del desierto ha ido creciendo. Estas comunidades explotan los pastos más cercanos a sus

asentamientos llegando a producir una erosión edáfica considerable cuando se dan sequías prolongadas (Brunotte *et al.*, 2002). Parte de la reducción en la concentración de poáceas detectada podría estar relacionada con este proceso de pastoreo, aunque tampoco se puede descartar que la variabilidad interanual de la precipitación sea cada vez mayor y, consecuentemente, se reduzca la media porcentual de las herbáceas halladas en cada muestra.

En relación con esto, no consideramos que el fenómeno de *bush encroachment* o matorralización producida por sobrepastoreo en la sabana árida haya sido una fuente de variabilidad vegetal determinante en ninguna de las tres zonas estudiadas. Si bien en Okandjombo parte del reciente incremento arbóreo podría estar vinculado con este proceso de matorralización. En el límite del desierto el control ambiental más determinante para el desarrollo de la vegetación es la precipitación y su alta variabilidad, al menos en escalas temporales de décadas, y es lo que limita la expansión de herbáceas, matorral y árboles en la sabana árida.

A diferencia de otras comunidades pastorales nómadas, la quema no es una práctica común en esta zona, de manera que las concentraciones de carbón que hemos encontrado en este estudio responderán o bien a incendios naturales, también improbables dada la escasa biomasa que se acumula en el límite del desierto, o a pequeños fuegos que los pastores hacen para cocinar o calentarse. En cualquier caso esas concentraciones no son muy significativas (alrededor de $1 \text{ cm}^2/\text{mm}^3$).

Por otra parte, en el trabajo que se presenta aquí no se han considerado variaciones en la concentración de CO_2 como una fuente de variación en la vegetación, puesto que no se dispone de registros que reflejen cambios en la concentración atmosférica de este gas. No obstante, el rápido cambio que éste ha experimentado en el último milenio podría haber motivado una expansión del estrato arbóreo en aquellos lugares donde la precipitación hubiera permitido el desarrollo de leñosas, como es el caso de la zona más septentrional de Namibia, en el límite de las influencias tropicales.

Al estudiar cómo el calentamiento global podría afectar a los distintos biomas en Namibia, el ya citado estudio de Eitel *et al.* (2003; 2006) pone de manifiesto que todos los periodos de calentamiento global pasados fueron acompañados de lluvias inducidas por el Monzón en Namibia oriental. Según estos autores, tal factor podría frenar en cierta medida los efectos acidificantes del calentamiento inducido por el hombre desde el siglo XIX. Sin embargo, en este trabajo no se especifican los mecanismos de la circulación atmosférica global que podrían catalizar un mayor efecto monzónico en la actualidad. En esta línea, y contrariamente a lo que surge Eitel,

Thuiller *et al.* (2006) realizan previsiones acerca de los potenciales efectos del cambio climático en los biomas de Namibia. Este trabajo muestra cómo los pronósticos basados en Modelos Atmosféricos Generales y en la simulación HadCM3, predicen que para el 2050 el suelo desprovisto de vegetación se incrementará en un 16% mientras que el Nama-Karoo se expandirá un 19% a tenor de la ocupación de la sabana. Esto supone una pérdida importante si además se considera que ambos porcentajes están calculados bajo los escenarios del IPCC¹⁶ más optimistas.

¹⁶ IPCC: *International Panel for the Climate Change*

8 CONCLUSIONES GENERALES

A lo largo de esta memoria de tesis se han alcanzado una serie de conclusiones que pueden ser agrupadas bajo dos epígrafes fundamentales: conclusiones metodológicas y paleoambientales

8.1 Metodológicas

1. El estudio polínico de letrinas fósiles se ha mostrado, una vez más, de utilidad para la reconstrucción de la vegetación en zonas áridas. En concreto las letrinas de damán en la frontera oriental del Namib presentan una concentración polínica suficiente como para que se pueda llevar a cabo el estudio palinológico en esta zona carente de cuencas sedimentarias adecuadas para el depósito y conservación de polen.
2. Las muestras de excremento moderno tomadas como control de la vegetación actual mostraron variaciones inter.-muestra considerables, probablemente debidas a diferentes deposiciones polínicas a causa de factores topográficos, estacionales, etc. Diferentes muestras actuales tomadas como promedio en cada una de las localidades estudiadas representaron adecuadamente la vegetación circundante tanto en una escala de metros como de algunos kilómetros. Se precisa de más estudios sobre la representatividad que tienen las muestras modernas de la vegetación circundante.
3. La dieta del damán no parece suponer un sesgo importante en los espectros polínicos obtenidos dado que, a pesar de ser preferentemente un animal pastador, no es muy selectivo y puede ramonear. En cualquier caso se podría asumir cierta sub-representación de la vegetación arbórea. El *hyeracium* que cementa las muestras mantiene un papel de trampa polínica determinante a la hora de captar polen anemófilo.
4. Las muestras fósiles estudiadas reflejan el cambio vegetal en diferentes escalas temporales pudiendo variar entre décadas y siglos. El cálculo de la tasa de sedimentación de este tipo de depósitos biogénicos ha resultado de difícil estimación dado que hay numerosos factores que escapan a nuestro control como son el abandono y posterior ocupación de una letrina, cambios demográficos importantes, etc.

5. Se ha hecho patente la necesidad de estudios tafonómicos más profundos sobre el polen depositado en las letrinas fósiles de damán dado que todavía existen incógnitas acerca del proceso de depósito y fosilización de palinomorfos en este tipo de material.
6. En el análisis numérico de las muestras el análisis de correspondencias sin tendencia (DCA) se presentó como el más adecuado por no suponer normalidad y asumir respuestas unimodales de los taxa.
7. La interpretación de la vegetación en términos ambientales ha resultado difícil debido a que en ocasiones la determinación *taxonómica* no se pudo completar hasta niveles de género o especie y además porque las comunidades vegetales en Namibia así como sus rangos ecológicos están todavía escasamente investigadas.

8.2 Paleoambientales: fitogeografía, clima y acción humana.

1. Se ha obtenido una reconstrucción de la vegetación para el límite del desierto del Namib en su sector noroccidental que refleja el cambio vegetal desde el Pleistoceno Superior (OIS 3) hasta la actualidad.
2. Se pueden destacar algunas variaciones climáticas que han podido motivar cambios sustanciales en la vegetación a pesar de que el desierto del Namib ha permanecido climatológicamente estable.
3. Se puede afirmar que, al igual que otras regiones de África meridional, Namibia se vio afectada por los cambios climáticos del Último Máximo Glaciar. De los registros preglaciares se deduce que, al menos en las cumbres de esta montaña, se debieron dar circunstancias especialmente húmedas, con mayores precipitaciones que las actuales, permitiendo la expansión de una importante cobertura arbórea, especialmente de *Rhus*.
4. No se puede asegurar que durante el Último Máximo Glaciar apareciera en la zona de Namibia central y septentrional una flora típicamente capense tal y como se ha sugerido a partir de análisis polínicos oceánicos. De ello se deduce que probablemente no se diera un cambio en la estacionalidad de las lluvias tan al norte del actual límite de lluvias invernales.

5. De la única muestra postglaciar previa al Holoceno Medio de que se dispone, se deducen unas circunstancias ambientales similares a las actuales.
6. En todas las localidades estudiadas el Holoceno Medio se presenta como un periodo de mayor humedad, con lluvias si no más cuantiosas sí más predecibles y frecuentes. El incremento de herbáceas, como ocurre en los estudios más septentrionales, o bien la presencia de árboles, como es el caso en Brandberg, son indicadores de mayor humedad.
7. Las posibles causas de un Holoceno Medio más húmedo podrían estar relacionadas con una mayor influencia de los vientos monzónicos. Una mayor insolación en el hemisferio Sur, motivada por el cambio precesional hace 6000 años, habría promovido la migración de los cinturones climáticos hacia el sur y, consecuentemente, de las masas de aire húmedas orientales y ecuatoriales (sistemas ZCIT y CAB).
8. En Okandjombo la proximidad a la sabana ha dado lugar a que el registro de polen arbóreo haya sido mayor al que correspondería a una zona dentro del Nama-Karoo. Esto supone una interpretación ambiental en términos de dinámica ecológica de la sabana árida. El modelo de parches dinámicos para la sabana árida se ha mostrado como el más adecuado para interpretar los espectros polínicos de la frontera de la sabana con el desierto.
9. Desde el Holoceno Medio hasta la actualidad se ha producido una progresiva reducción en las lluvias o su variabilidad interanual ha aumentado. Esto se muestra a través de la clara reducción en poáceas en las áreas septentrionales y de árboles en Brandberg. La expansión de un matorral de acantáceas en las inmediaciones del río Huab también apunta hacia un incremento de la aridez dada la capacidad de estos arbustos para soportar la sequía.
10. El impacto que el hombre ha tenido sobre la vegetación es difícil de evaluar, aunque los asentamientos humanos en la zona marginal del desierto son escasos y las comunidades existentes basan su economía en pastoralismo semi-nómada. Esto habría sido causa de una progresiva reducción en herbáceas pero sólo desde los últimos 3 siglos que es cuando

parece que las poblaciones himbas se establecieron definitivamente en el norte de Namibia e introdujeron el ganado como forma de economía.

11. No consideramos la matorralización o *bush encroachment* como una forma de variabilidad vegetal importante en esta zona tan árida dado que la expansión de nanofanerófitos exige unos niveles de precipitación que actualmente no se dan en el área.
12. Las inferencias climáticas derivadas de este trabajo coinciden con otras muchas evidencias paleoambientales en los planos local, regional, subcontinental y hemisférico.

9 BIBLIOGRAFÍA

- A**lbrecht, M., Berke, H., Eichhorn, B., Frank, T., Kuper, R., Prill, S., Vogelsang, R., Wenzel, S., 2001. Oruwanje 95/1: a late Holocene stratigraphy in Northwestern Namibia. *Cimbebasia*. 17, 1-22.
- Alverson, K.D., Bradley, R.S., Pedersen, T.F., (Eds.). 2003. *Palaeoclimate, Global Change and the Future*. Springer, 221 pp.
- B**eaulieu, J.L., Reille, M., 1995. Pollen records from the Velay craters: A review and correlation of the Holsteinian interglacial with isotopic stage 11. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst*. 52, 59-70.
- Beaumont, P.B., Vogel, J.C., 1989. Patterns in the age and context of rock art in the Northern Cape. *South African Archaeological Bulletin*. 44, 73-81.
- Belsky, A.J., 1990. Tree/Grass ratios in East African savannas; a comparison of existing models. *Journal of Biogeography*. 17, 483-489.
- Bennett, K.D., Tzedakis, P.C., Willis, K.J., 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography*. 18, 103-115.
- Betancourt, J.L., Davis, O.K., 1984. Packrat middens from Canyon Northeastern Arizona: Palaeoecological and Archaeological implications. *Quaternary Research*. 21, 56-64.
- Betancourt, J.L., Latorre, C., Rech, J.A., Quade, J., Rylander, K.A., 2000. A 22,000-yr record of monsoonal precipitation from northern Chile's Atacama Desert. *Science*. 289, 1542-1546.
- Bollig, M., 2002. Problems of resource management in Namibia's rural communities: transformations of land tenure between state and local community. *Die Erde*. 133, 155-182.
- Bollig, M., Schulte, A., 1999. Environmental change and pastoral perceptions: degradation and indigenous knowledge in two African pastoral communities. *Human Ecology*. 27, 493-514.
- Bonnefille, R., 1980. *Pollen des savannes d'Afrique Orientale*. Éditions du CNRS, Paris.
- Bonnefille, R., Riollet, G., 1988. The Kashiru Pollen Sequence (Burundi) Palaeoclimatic Implications for the last 40,000 yr B.P. in Tropical Africa. *Quaternary Research*. 30, 19-35.
- Bonnefille, R., Riollet, G., Buchet, G., 1991. Nouvelle séquence pollinique d'une tourbière de la crête Zaïre-Nil (Burundi). *Review of Palaeobotany and Palynology*. 67, 315-330.
- Bourke, M. and Shaw, A., 2003. Slack water deposits in the Kuiseb Canyon, Namibia En: *Paleoflood III. Conference Proceedings*. Hood river. Oregon.

- Bousman, C.B., Partridge, T.C., Scott, L., Seaman, M., Metcalfe, S.E., Vogel, J.C., Brink, J.S., 1988. Palaeoenvironmental implications of late Pleistocene and Holocene valley fills in Blydefontein Basin, Noupoot, C.P. South Africa. *Palaeoecology of Africa*. 19, 43-67.
- Bradley, R.S., Briffa, K.R., Cole, J., Hughes, M.K., Osborn, T.J., 2003. The Climate of the Last Millennium. En: Alverson, K., Bradley, R.S., Pedersen, T.F. (Eds.) *Palaeoclimate, Global Change and the Future*. 105-141. Springer.
- Brain, C.K., Brain, V., 1977. Microfaunal remains from Mirabib: some evidence of palaeoecological changes in the Namib. *Madoqua*. 10, 285-293.
- Brook, G.A., Cowart, J.B., Marais, E., 1996. Wet and dry periods in the southern African summer rainfall zone during the last 300 Kyr: speleothems, tufa and sand dune age data. *Palaeoecology of Africa*. 24, 147-158.
- Brook, G.A., Haberyan, K.A., De Filippis, S., 1992. Evidence of a shallow lake in Tsodilo Hill, Botswana, 17500 to 15000 yr BP: further confirmation of a widespread Late Pleistocene humid period in the Kalahari Desert. *Palaeoecology of Africa*. 23, 165-175.
- Brook, G.A., Marais, E., Cowling, R.M., 1999. Evidence of wetter and drier conditions in Namibia from tufas and submerged speleothems. *Cimbebasia*. 15, 29-39.
- Brunotte, E., Sander, H., 2000. Loess accumulation and soil formation in Kaokoland Northern/ Namibia as indicators of Quaternary climatic change. *Global and Planetary Change*. 26, 67-75.
- Brunotte, E., Sander, H., Frangen, J., 2002. Human induced environmental changes in areas favourable and unfavourable for land use in Kaokoland, Namibia. *Die Erde*. 133, 133-152.
- Burke, A., 2002. Plant communities of a Central Namib inselberg landscape. *Journal of Vegetation Science*. 13, 483-492.
- Burke, A., 2003. The role of Namibian inselbergs in contributing to local and regional plant species richness. *Biodiversity and Conservation*. 12, 469-486.
- Burke, A., 2004. From plains to inselbergs: species in special habitats as indicators for climate change? *Journal of Biogeography*. 31, 831-841.
- Burke, A., 2005. Vegetation types of mountain tops in Damaraland, Namibia. *Biodiversity and Conservation*. 14, 1487-1506.
- Burke, A., 2006. Savanna trees in Namibia-Factors controlling their distribution at the arid end of the spectrum. *Flora*. 201, 189-201.
- Burke, A., Esler, K.J., Pienaar, E., Barnard, P., 2003. Species richness and floristic relationships between mesas and their surroundings in Southern Africa Nama Karoo. *Diversity and Distributions*. 9, 43-53.

- Carrión, J.S., Riquelme, J.A., Navarro, C., Munuera, M., 2001. Pollen in hyaena coprolites reflects late glacial landscape in southern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 176, 193-205.
- Carrión, J.S., Scott, L., Davis, O.K., 1997a. Interés de algunos depósitos biogénicos en la reconstrucción paleoambiental de zonas áridas. El caso de *Procavia*, *Petromus* y *Neotoma*. II. Datos palinológicos. *Cuaternario y Geomorfología*. 11, 51-73.
- Carrión, J.S., Scott, L., Davis, O.K., 1997b. Interés de algunos depósitos biogénicos en la reconstrucción paleoambiental de zonas áridas. El caso de *Procavia*, *Petromus* y *Neotoma*. I. Bases conceptuales y metodológicas. *Cuaternario y Geomorfología*. 11, 45-50.
- Carrión, J.S., 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 Paleobotany and Palynology*. 106, 209-236.
- Carrión, J.S.C., Scott, L., Huffman, T., Dreyer, C., 2000. Pollen analysis of Iron Age cow in Southern Africa. *Vegetation History and Archaeobotany*. 9, 239-249.
- Christensen, B.A., Kalbas, J.L., Maslin, M., Murray, R.W., 2002. Palaeoclimatic changes in Southern Africa during the intensification of Northern Hemisphere glaciation: evidence from ODP Leg 175 Site 1085. *Marine Geology*. 180, 117-131.
- Claussen, M., Gayler, V., 1997. The Greening of the Sahara during the Mid-Holocene: Results of an Interactive Atmosphere-Biome Model. *Global Ecology and Biogeography Letters*. 6, 369-377.
- Coetzee, J.A., 1967. *Pollen Analytical studies in East and Southern Africa*. Faculty of Sciences, Department of Botany, University of the Free State, SA.
- Craven, P., Craven, D., 2000. The flora of the Brandberg, Namibia. En: Kirk-Spriggs, H., Marais, E. (Eds.) *Dâures-Biodiversity of the Brandberg Massif, Namibia*. 49-67. Cimbebasia Memoir, 9. National Museum of Namibia, Solitaire Press. Windhoek
- Curtis, B., Mannheimer, C. 2005. *Tree Atlas of Namibia*. National Botanical Research Institute, Windhoek, Namibia. 674 pp.
- Davis, O.K., Scott, A.R., Fall, P.L., O'Rourke, M.K., Thompson, R.S., 1985. Palynological evidence for early Holocene aridity in the southern Sierra Nevada, California. *Quaternary Research*. 24, 322-332.
- Davis, O.K., Turner, R.M., 1986. Palynological evidence for the historic expansion of juniper and desert shrubs in Arizona, U.S.A. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 49, 177-193.
- De Menocal, P.B., Ortiz, J., Guilderson, T., Adkins, J., Sarnthein, M., Baker, L., Yarusinski, M., 2000. Abrupt onset and termination of the African Humid Period: Rapid climate response to gradual insolation forcing. *Quaternary Science Reviews*. 19, 347-361.

- Deacon, J., 1972. A revision of the Post-Pleistocene in South Africa. *South African Archaeological Society Godwin Series*. 1, 26-45.
- Deacon, J., Lancaster, N. 1988. *Late Quaternary Palaeoenvironments of Southern Africa*. Clarendon Press, Oxford, England.
- Dial, K.P., Czaplewski, N.J., 1990. Do woodrat middens accurately represent the animals' environment and diets?. The Woodhouse Mesa study. En: Betancourt, J.L., van Devender, T.R., Martin, P.S. (Eds.) *Packrat middens; the last 40 000 years of biotic change*. 43-58. The University of Arizona Press.
- du Plessis, W.P., 2001. Effective rainfall defined using measurements of grass growth in the Etosha National Park Namibia. *Journal of Arid Environments*. 48, 397-417.
- Dupont, L.M., Behling, H., 2006. Land-sea linkages during deglaciation: high resolution records from the eastern Atlantic off the coast of Namibia and Angola (ODP site 1078). *Quaternary International*. 148, 19-28.
- Dupont, L.M., Kim, J.-H., Schneider, R.R., Shi, N., 2004. Southwestern African climate independent of Atlantic sea surface temperatures during the Younger Dryas. *Quaternary Research*. 61, 318-324.
- Dupont, L.M., Wyputta, U., 2003. Reconstructing pathways of aeolian pollen transport to the marine sediments along the coastline of SW Africa. *Quaternary Science Review*. 22, 157-174.
- E**itel, B., Blümel, W.-D., 2002. Environmental transitions between 22 ka and 8 ka in monsoonally influenced Namibia- A preliminary chronology. *Z.Geomorph.N.F.* 126, 31-57.
- Eitel, B., Blümel, W.D., Hüser K., Mauz, B., 2001. Dust and loessic alluvial deposits in Northwestern Namibia (Damaraland, Kaokoveld): sedimentology and palaeoclimatic evidence based on luminescence data. *Quaternary International*. 76/77, 57-65.
- Eitel, B., Blümel, W.D., Hüser K., 2004. Palaeoenvironmental Transitions Between 22 ka and 8 ka in monsoonally influenced Namibia. En: Smykajt-Kloss, W., Felix-Henningsen, P. (Eds.) *Palaeoecology of Quaternary Drylands*. 167-194. Springer-Verlag. Heidelberg.
- Eitel, B., Kadereit, A., Blümel, W.D., Hüser, K., Kromer, B., 2005. The Aamspoort Silts, northern Namib desert (Namibia): formation, age and palaeoclimatic evidence of river-end deposits. *Geomorphology*. 64, 299-314.
- Eitel, B., Kadereit, A., Blümel, W.-D., Hüser, K., Lomax, J., Hilgers, A., 2006. Environmental changes at the eastern Namib Desert margin before and after the Last Glacial Maximum: New evidence from fluvial deposits in the upper Hoanib River catchment, northwestern Namibia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 234, 201-222.
- Eitel, B., Zöller, L., 1996. Soils and sediments in the basin of Diepriver-Uitskot (Khorixas district, Namibia): Age, geomorphic and sedimentological investigation, paleoclimatic interpretation. *Palaeoecology of Africa*. 26, 159-172.

- F**aegri, K., Iversen, J., 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. John Wiley & Sons, New York. 328 pp.
- Fernández-Jalvo, Y., Scott, L., Denys, C., 1999. Taphonomy of pollen associated with predation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 149, 271-282.
- Finley, R.B., 1990. Woodrat ecology and behaviour and the interpretation of palaeomiddens. En: Betancourt, J.L., van Devender, R., Martin, P.S. (Eds.) *Packrat middens; the last 40 000 years of biotic change*. 28-42. The University of Arizona Press.
- Fourie, L.J., Perrin, M.R., 1989. Quantitative and qualitative aspects of the diet of rock hyrax (*Procavia capensis* Pallas, 1766) in the Mountain Zebra National Park. *Journal of African zoology*. 103, 361-370.
- Frogley, M.R., Tzedakis, P.C., Heaton, T.H.E., 1999. Climate variability in northwest Greece during the last Interglacial. *Science*. 285, 1886-1889.
- G**auch, H.G. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, 298 pp.
- Giess, W., 1971. A preliminary Vegetation Map of South West Africa. *Dinteria*. 4
- Gillson, L., 2004. Testing non-equilibrium theories in savannas: 1400 years of vegetation change in Tsavo National Park, Kenya. *Ecological complexity*. 1, 281-298.
- Gingele, F.X., 1996. Holocene climatic optimum in Southwest Africa-evidence from the marine clay mineral record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 122, 77-87.
- Giner-Abati, F. 1992. *Los himba : etnografía de una cultura ganadera de Angola y Namibia*. Amarú, Salamanca.
- Goldblatt, P., 1978. An analysis of the flora of southern Africa: its characteristics, relationships and origins. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 65, 369-436.
- González-Sampériz, P., Montes, L., Utrilla, P., 2003. Pollen in hyaena coprolites from Gabasa cave (northern Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*. 126, 7-15.
- Gosz, J.R., 1992. Ecological functions in a biome transition zone: translating local responses to broad-scale dynamics. En: Hansen, A.J., De Castri, F. (Eds.) *Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*. 55-75. Springer Verlag.
- Goudie, A.S., 1996. Climate: Past and Present. En: Adams, W.M., Goudie, A.S., Orme, A.T. (Eds.) *The physical geography of Africa*. 34-59. Oxford University Press. New York
- Grimm, E.C., 1992. Tilia, version 2.
- Grosjean, M., 2001. Mid-Holocene climate in the south-central Andes: Humid or Dry? *Science*. 292, 2391a

- Günster, A., 1995. Grass cover distribution in the central Namib a rapid method to assess regional and local rainfall patterns of arid regions? *Journal of Arid Environments*. 29, 107-114.
- Hachfeld, B., Jürgens, N., 2000. Climate patterns and their impact on the vegetation in a fog driven desert: The Central Namib Desert in Namibia. *Phytocoenologia*. 30, 567-589.
- Hahn, H., 1935. *Die Familie der Procaviidae*. Inaugural-Dissertation. Friedrich-Wilhelm-Universität zu Berlin. Druck von Reinhold Berger, Leipzig.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. 2005. *Palaeontological data analysis*. Blackwell Publishers, 368 pp.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 4, 1-9.
- Heine, K., 1984. Late Quaternary Climatic Changes of the Southern Hemisphere. *Zbl.Geol.Paläeont.* 1, 1751-1768.
- Heine, K., 2005. Holocene Climate of Namibia: A review based on geoarchives. *African Study Monographs*. Suppl. 30, 119-133.
- Heine, K., Heine, J.T., 2002. A paleohydrologic reinterpretation of the Homeb Silts, Kuiseb river, central Namib desert (Namibia) and palaeoclimatic implications. *Catena*. 48, 107-130.
- Henshilwood, C., 1996. A revised chronology for pastoralism in southernmost Africa: new evidence of sheep at c. 2000 BP. from Blombos Cave, South Africa. *Antiquity*. 70, 945-949.
- Hoeck, H.N., 1975. Differential feeding behaviour of the sympatric hyrax *Procavia johnstoni* and *Heterohyrax brucei*. *Oecologia*. 22, 15-47.
- Hoeck, H.N., 1990. Hyraxes. En: Parker, S.P. (Eds.) *Grzimek's Encyclopedia of Mammals*. 535-546. McGraw-Hill. New York
- Hoeck, H.N., 2003. IUCN/ Afrotheria specialist group.
www.calacademy.org/research/bmammals/afrotheria/Hyracoidea.html.
- Hoffman, M.T., 1997. Human impacts on vegetation. En: Cowling, R.M., Richardson, D.M., Pierce, S.M. (Eds.) *Vegetation of Southern Africa*. 507-534. Cambridge University Press.
- Hoffman, M.T., Barr, G.D., Cowling, R.M., 1990. Vegetation dynamics in the semi-arid eastern Karoo, South Africa: the effect of seasonal rainfall and competition on grass and shrub basal cover. *South African Journal of Science*. 86, 462-463.
- Holmgren, K., Lee-Thorp, J.A., Cooper, G.R.J., Lundblad, K., Partridge, T.C., Scott, L., Sitaldeen, R., Talma, A.S., Tyson, P.D., 2003. Persistent millennial-scale climatic variability over the past 25,000 years in Southern Africa. *Quaternary Science Reviews*. 22, 2311-2326.

- Horowitz, A. 1992. *Palynology of arid lands*. Elsevier, Amsterdam. 485 pp.
- Hubbard, R.N.L.B., Sampson, C.G., 1993. Rainfall estimates derived from the pollen content of modern hyrax dung: an evaluation. *South African Journal of Science*. 89, 199-204.
- Huntley, B., Alfano, M.J., Allen, J.R.M., Pollard, D., Tzedakis, P.C., de Beaulieu, J.-L., Grüger, E., Watts, B., 2003. European vegetation during marine isotope stage-3. *Quaternary Research*. 59, 195-212.
- Ingolfsson, Ó., Norrdahl, H., 1994. A review of the environmental history of Iceland, 13 000-9000 yr BP. *Journal of Quaternary Science*. 9, 147-150.
- Iriondo, M.H., 1999. Last Glacial Maximum and Hypsithermal in the Southern Hemisphere. *Quaternary International*. 62, 11-19.
- Irish, J., 1994. The biomes of Namibia as determined by objective categorisation. *Navorsing van die Nasionale Museum, Bloemfontein*. 10
- Jacobsohn, M., 1995. *Negotiating meaning and change in space and material culture. An ethno-archaeological study among semi-nomadic Himba-Herero herders in North-western Namibia*. University of Cape Town
- Jeltsch, F., Milton, S., Dean, W.R.J., van Rooyen, N., 1996. Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology*. 84, 583-595.
- Jürgens, N., 1991. A new approach to the Namib region I: Phytogeographic subdivision. *Vegetatio*. 97, 21-38.
- Jürgens, N., 1997. Floristic biodiversity and history of African arid regions. *Biodiversity and Conservation*. 6, 495-514.
- Jürgens, A., Burke, A., Seely, M.K., Jacobson, K.M., 1997. Desert. En: Cowling, R.M., Richardson, D.M., Pierce, S.M. (Eds.) *Vegetation of Southern Africa*. 189-211. Cambridge University Press. Cambridge
- Jury, M.R., Engert, S., 1999. Teleconnections modulating inter-annual climate variability over northern Namibia. *International Journal of Climatology*. 19, 1459-1475.
- Kaufman, D.S., Ager, T.A., Anderson, N.J., Anderson, P.M., Andrews, J.T., Bartlein, P.J., Brubaker, L.B., Coats, L.L., Cwynar, L.C., Duvall, M.L., 2004. Holocene thermal maximum in the western Arctic (0-180[deg]W). *Quaternary Science Reviews*. 23, 529-560.
- Kinahan, J., 1984. The stratigraphy and lithic assemblages of Falls Rock Shelter, Western Damaraland, Namibia. *Cimbebasia*. 4, 13-27.

- Kinahan, J. 1991. *Pastoral Nomads of the Central Namib desert- The people History forgot*. Namibia Archaeological Trust. New Namibia Books, Windhoek.
- Kinahan, J., 2001. The present of the past: archaeology, environment and land rights on the lower Kunene river. *Cimbebasia*. 17, 23-29.
- Klass, K.-D., Zompro, O., Kristensen, N. P., Adis, J. 2002. Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the Afrotropics. *Science*, 296, 1456-1459.
- Kirst, G.J., Schneider, R.R., Müller, P.J., von Storch, I., Wefer, G., 1999. Late Quaternary temperature variability in the Benguela current system derived from alkenones. *Quaternary Research*. 52, 92-103.
- Klein, R.G., Cruz-Uribe, K., 1996. Size variation in the Rock Hyrax (*Procavia capensis*) and Late Quaternary Climatic Change in South Africa. *Quaternary Research*. 46, 193-207.
- Knoop, W.T., Walker, B.H., 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a Southern African savanna. *Journal of Ecology*. 73, 235-253.
- Koshkarova, V.L., Koshkarov, A.D., 2004. Regional signatures of changing landscape and climate of northern central Siberia in the Holocene. *Russian Geology and Geophysics*. 45, 672-685.
- Kuch, M., Rohland, N., Betancourt, J.L., Latorre, C., Stepan, S., Poinar, H.N., 2002. Molecular analysis of an 11,700-year old rodent midden from the Atacama Desert, Chile. *Molecular Ecology*. 11, 913-924.
- Kuper, R., Kröpelin, S., 2006. Climate-Controlled Holocene Occupation in the Sahara: Motor of Africa's Evolution. *Science*. DOI: 10.1126/science.1130989
- Labeysrie, L., Cole, J., Alverson, K., Stocker, T., 2003. The history of climate dynamics in the Late Quaternary. En: Alverson, K., Bradley, R.S., Pedersen, T.F. (Eds.) *Palaeoclimate, Global Change and the Future*. 33-61. Springer.
- Lancaster, N., 1996. Desert environments. En: Adams, W.M., Goudie, A.S., Orme, A.T. (Eds.) *Physical geography of Africa*. 13-237. Oxford University Press. New York
- Lancaster, N., Lancaster, J., Seely, M.K., 1984. Climate of the Central Namib Desert. *Madoqua*. 14, 5-61.
- Latorre, C., Betancourt, J.L., Rech, J.A., Quade, J., Holmgren, C., Placzek, C., Maldonado, A., Vuille, M., Rylander, K.A., 2005. Late Quaternary History of the Atacama Desert. En: Smith, M., Hesse, P. (Eds.) *23 Degrees South: The Archaeology and Environmental History of the Southern Deserts*. 73-90. National Museum of Australia Press. Canberra, Australia
- Latorre, C., Betancourt, J.L., Rylander, K.A., Quade, J., Matthei, O., 2003. A vegetation history from the arid prepuna of northern Chile (22-23° S) over the last 13,500 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 194, 223-246.
- Le Houérou, H.N., 1996. Climate change, drought and desertification. *Journal of Arid Environments*. 34, 133-185.

- Legget, K., Fennessy, J., Schneider, S., 2003. Does land use matter in an arid environment? A case study from the Hoanib river catchment, North-Western Namibia. *Journal of Arid Environments*. 53, 529-543.
- Lensing, J.E., 1978. *The feeding ecology of the rock hyrax, Procavia capensis Pallas 1766, in South West Africa*. Dep. Natl. Conserv. Tourism South West Africa Admin. 253 pp.
- Lenssen-Erz, T., 2000. People, cattle and land. Transformation of a pastoral society in Southwestern Africa. En: Bollig, M., Gewald, J.-B. (Eds.) *Picturing ecology through animal metaphorism-Prehistoric hunter-gatherers and the first pastor-foragers in Namibia*. 95-118. Rüdiger Köppe Verlag Köln. Köln
- Lenssen-Erz, T., Vogelsang, R., 2005. Populating no-man's-land- Rock art in Northern Namibia. *South African Archaeological Society. Goodwin series*. 9, 54-62.
- Leroy, S.A., Simms, M.J., 2006. Iron age to medieval entomogamous vegetation and *Rhinolophus hipposideros* roost in South-Eastern Wales (UK). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 237, 4-18.
- Little, M.G., Schneider, R.R., Kroon, D., Price, B., Summerhayes, C.P., Segl, M., 1997a. Trade wind forcing of upwelling, seasonality and Heinrich events as a response to sub- Milankovitch climate variability. *Palaeoceanography*. 12, 568-576.
- Little, M.G., Schneider, R.R., Kroon, D., Price, B., Wefer, G., 1997b. Rapid changes in the Benguela Upwelling System for the last 160,000 years as indicated by abundances of planktonic foraminifera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 130, 135-161.
- M**aggs, G.L., Craven, P., Kolberg, H.H., 1998. Plant speices richness, endemism, and genetic resources in Namibia. *Biodiversity and Conservation*. 7, 435-446.
- Maggs, G.L., Kolberg, H.H., Hines, C.J.H., 1994. Botanical diversity in Namibia-an overview. *Strelitzia*. 1, 93-104.
- Maher, L.J.Jr., 2006. Environmental information from guano palynology of insectivorous bats of the central part of the United States of America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 237, 19-31.
- Maldonado, A., Betancourt, J.L., Latorre, C., Villagran, C., 2005. Pollen analyses from a 50,000-yr rodent midden series in the southern Atacama Desert (25° 30'S). *Journal of Quaternary Science*. 20, 493-507.
- Marchant, R., Hooghiemstra, H., 2004. Rapid environmental change in African and South American tropics around 4000 yr. BP: a review. *Earth Science Reviews*. 66, 217-260.
- Mason, S.J., 2001. El Niño, climate change, and Southern African climate. *Environmetrics*. 12, 237-345.
- Masson, V., Vimeux, F., Jouzel, J., Morgan, V., Delmotte, M., Ciais, P., Hammer, C., Johnsen, S., Lipenkov, V.Y., Mosley-Thompson, E., Petit, J.-R., Steig, E.J., Stievenard, M., Vaikmae, R., 2000. Holocene climate variability in Antarctica based on 11 ice-core isotopic records. *Quaternary Research*. 54, 348-358.

- McCormac, F.G., Hogg, A.G., Blackwell, P.G., Buck, C.E., Higham, T.F.G., Reimer, P.J., 2004. SHCal04 Southern Hemisphere Calibration 0 - 1000 cal BP. *Radiocarbon*. 46, 1087-1092.
- Mellars, P., 1989. Major issues in the emergence of the modern humans. *Current Anthropology*. 30, 349-385.
- Miller, R.M., 1983. The Pan-African Damara Orogen of South West Africa/Namibia. En: Miller, R.M. (Eds.) *Evolution of the Damara Orogen of South West Africa/Namibia*. 431-515. Special Publication of the Geological Society of South Africa, 11. Pretoria.
- Miller, R.M., 2000. Geology of the Brandberg Massif, Namibia and its environs. En: Kirk-Spriggs, H., Marais, E. (Eds.) *Dâures-Biodiversity of the Brandberg Massif, Namibia*. 17-38. Cimbebasia Memoir, 9. National Museum of Namibia, Solitaire Press. Windhoek
- Mitchell, P. 2002. *The Archaeology of Southern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge. 515 pp.
- Moe, D., 1994. Climatic Variations in Western Norway During the Last 13,000 Years. A Review. *Geologija*. 17, 159-165.
- Moore, P.D., Webb, J.A., 1978. *An Illustrated Guide to Pollen Analysis*. John Wiley & Sons. London. 192 pp.
- N**anson, G.C., Chen, X.Y., Price, D.M., 1994. Aeolian and fluvial evidence of changing climate and wind patterns during the past 100 ka in the western Simpson Desert, Australia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 113, 87-102.
- Neilson, R.P., 1993. Transient ecotone response to climatic change: some conceptual and modelling approaches. *Ecological applications*. 3, 385-395.
- Nicholson, S.E., 2000. The nature of rainfall variability over Africa on time scales of decades to millenia. *Global and Planetary Change*. 26, 137-158.
- Nicholson, S.E., Entekhabi, D., 1987. Rainfall variability in Equatorial Southern Africa: relationships with Sea Surface temperatures along the Southwestern Coast of Africa. *Journal of climate and applied meteorology*. 26, 561-578.
- Noble, I.R., 1993. A model for responses of ecotones to climate change. *Ecological applications*. 3, 396-403.
- O**'Connor, P.W., Thomas, D.S.G., 1999. The timing and environmental significance of Late Quaternary Linear Dune development in Western Zambia. *Quaternary Research*. 52, 44-55.
- Olszewski, J.D.S., 2000. Brandberg climatic considerations. En: Kirk-Spriggs, H., Marais, E. (Eds.) *Dâures-Biodiversity of the Brandberg Massif, Namibia*. 39-48. Cimbebasia Memoir, 9. National Museum of Namibia, Solitaire Press. Windhoek

- Pager, H., 1993. *The rock paintings of the Upper Brandberg. Part II: Hungorob gorge*. Heinrich-Barth-Institute. Köln
- Palmer, A.R., Hoffman, M.T., 1997. Nama-Karoo. En: Cowling, R.M., Richardson, D.M., Pierce, S.M. (Eds.) *Vegetation of Southern Africa*. 167-188. Cambridge University Press.
- Palmer, A.R., Hobson, C.G., Hoffman, M.T., 1990. Vegetation change in a semi-arid succulent dwarf shrubland in the Eastern Cape, South Africa. *South African Journal of Science*. 86, 392-402.
- Partridge, T.C., Avery, D.M., Botha, G.A., Brink, J.S., Deacon, J., Herbert, R.S., Maud, R.R., Scholtz, A., Scott, L., Talma, A.S., Vogel, J.C., 1990. Late Pleistocene and Holocene climatic change in Southern Africa. *South African Journal of Science*. 86, 302-306.
- Partridge, T.C., De Menocal, P.B., Lorentz, S.A., Paiker, M.J., Vogel, J.C., 1997. Orbital forcing of climate over South Africa: A 200,000-year rainfall record from the Pretoria saltpan. *Quaternary Science Reviews*. 16, 1125-1133.
- Partridge, T.C., Kerr, S.J., Metcalfe, S.E., Scott, L., Talma, A.S., Vogel, J.C., 1993. The Pretoria Saltpan: a 200,000 year Southern African lacustrine sequence. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 101, 317-337.
- Partridge, T.C., Metcalfe, S.E., Scott, L., 1999a. Conclusions and implications for a model of regional palaeoclimates during the Last two Glacial Cycles. En: Partridge, T.C. (Eds.) *Investigations into the Origin, Age and Palaeoenvironments of the Pretoria Saltpan*. 193-198. Council of Geosciences. Geological Survey of South Africa. Memoir 85.
- Partridge, T.C., Scott, L., Hamilton, J.E., 1999b. Synthetic reconstructions of Southern African environments during the Last Glacial Maximum (21-18Kyr) and the Holocene Altithermal (8-6 Kyr). *Quaternary International*. 57/58, 207-214.
- Partridge, T.C., Scott, L., Schneider, R.R., 2004. Between Agulhas and Benguela: responses of Southern African climates of the Late Pleistocene to current fluxes, orbital precession and the extent of the Circum-Antarctic vortex. En: Batterbee, R., Gasse, F. (Eds) *Past Climate Variability through Europe and Africa*. Springer, Dordrecht.
- Pearson, S., Betancourt, J.L., 2002. Understanding arid environments using fossil rodent middens. *Journal of Arid Environments*. 50, 499-511.
- Pons, A., Quezel, P., 1958. Premières remarques sur l'étude palynologique d'un guano fossile du Hoggar. *Comptes rendus des séances de l'Académie de Sciences*. 244, 3390-2292.
- Preston-Whyte, R.A., Tyson, P.D. 1988. *The atmosphere and weather of Southern Africa*. Oxford University Press, Cape Town.
- Raunkiaer, C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. The Clarendon Press., Oxford. 632 pp.

- Rommerskirchen, F., Eglinton, G., Dupont, L.M., Güntner, U., Wenzel, C., Rullkötter, J., 2003. A north to south transect of Holocene southeast Atlantic continental margin sediments: Relationship between aerosol transport and compound-specific $\delta^{13}C$ land plant biomarker and pollen records. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*. 4, 1101-1130.
- Roucoux, K.H., Shackleton, N., de Abreu, L., Schönfeld, J., Tzedakis, P., 2001. Combined Marine Proxy and pollen Analyses Reveal Rapid Iberian Vegetation Response to North Atlantic Millennial Scale Climate Oscillations. *Quaternary Research*. 56, 128-132.
- Rübsamen, K., Hume, I.D., Engelhardt, W.V., 1982. Physiology of the Rock Hyrax. *Comp.Biochem.Physiol.* 72A, 271-277.
- Rust, U., Vogel, J.C., 1988. Late Quaternary environmental changes in the Northern Namib Desert as evidenced by fluvial landforms. *Palaeoecology of Africa*. 19, 127-137.
- Rutherford, M.C., 1997. Categorization of biomes. En: Cowling, R.M., Richardson, D.M., Pierce, S.M. (Eds.) *Vegetation of Southern Africa*. 91-98. Cambridge University Press.
- Rutherford, M.C., Westfall, R.H., 1986. The Biomes of Southern Africa - an objective categorization. *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa*. 54, 1-98.
- Rutherford, M.C., Westfall, R.H., 1994. Biomes of Southern Africa: an objective categorization. *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa*. 63
- S**ale, J.B., 1965. *Some aspects of the behaviour and ecology of the rock hyrax (Genera Procavia and Heterohyrax)*. University College, Nairobi Kenya
- Schefuß, E., Schouten, S., Schneider, R., 2005. Climatic controls on central African hydrology during the past 20.000 years. *Nature*. 437, 1003-1006.
- Schneider, G. 2004. *The Roadside Geology of Namibia*. Gbrüder Borntraeger, Berlin.
- Scholes, R.J., 1997. Savanna. En: Cowling, R.M., Richardson, D.M., Pierce, S.M. (Eds.) *Vegetation of Southern Africa*. 258-277. Cambridge University Press.
- Scholes, R.J., Archer, S.R., 1997. Tree-Grass interactions in savannas. *Annu.Rev.Ecol.Sys.* 28, 517-544.
- Scott, L., 1982. Late Quaternary Fossil pollen grains from the Transvaal, South Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 36, 241-278.
- Scott, L., 1989a. Hyrax (Procaviidea) and dassie-rat (Petromuridae) middens in palaeoenvironmental studies in Africa. En: Betancourt, J.L., van Devender, T.R., Martin, P.S. (Eds.) *Packrat middens: The last 40 000 years of biotic change*. University of Arizona Press. Tucson
- Scott, L., 1989b. Climatic Conditions in Southern Africa since the Last Glacial Maximum, inferred from Pollen Analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 70, 345-353.

- Scott, L., 1990. Palynological evidence for Late Quaternary environmental change in Southern Africa. *Palaeoecology of Africa*. 21, 259-268.
- Scott, L., 1994. Palynology of Late Pleistocene hyrax middens, Southwestern Cape Province, South Africa: a preliminary report. *Historical Biology*. 9, 71-81.
- Scott, L., 1996. Palynology of Hyrax middens: 2000 years of palaeoenvironmental history in Namibia. *Quaternary International*. 33, 73-79.
- Scott, L., 1999. Vegetation history and climate in the Savanna biome South Africa since 190,000 ka: a comparison of pollen data from the Tswaing Crater (the Pretoria Saltpan) and Wonderkrater. *Quaternary International*. 57-8, 215-223.
- Scott, L., 2003. The Holocene of Middle Latitude Arid Areas. En: Mackay, A., Batarbee, R., Birks, J., Oldfield, F. (Eds.) *Global Change in the Holocene*. 396-405. Arnold. London
- Scott, L., Bousman, C.B., 1990. Palynological analysis of hyrax middens from Southern Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 76, 367-379.
- Scott, L., Bousman, C.B., Nyakale, M., 2005. Holocene pollen from swamp, cave and hyrax dung deposits at Blydefontein (Kikowsberge), Karoo, South Africa. *Quaternary International*. 129, 49-59.
- Scott, L., Cooremans, B., 1992. Pollen in recent *Procavia* (Hyrax), *Petromus* (dassie rat) and bird dung in South Africa. *Journal of Biogeography*. 19, 205-215.
- Scott, L., Cooremans, B., de Wet, J.S., Vogel, J.C., 1991. Holocene environmental changes in Namibia inferred from pollen analysis of swamp and lake deposits. *The Holocene*. 1, 8-13.
- Scott, L., Fernández-Jalvo, Y., Carrión, J.S., Brink, J., 2003. Preservation and interpretation of pollen in hyaena coprolites: taphonomic observations from Spain and Southern Africa. *Palaeontology Africana*. 39, 83-91.
- Scott, L. y Lee-Thorp, J.A. 2004. Holocene climatic trends and rhythms in Southern Africa. En: Batterbee, R , Gasse, F. (Eds) *Past Climate Variability through Europe and Africa*. Springer, Dordrecht, pp. 699-91.
- Scott, L., Marais, E., Brook, G.A., 2004. Fossil hyrax dung and evidence of Late Pleistocene and Holocene vegetation types in the Namib desert. *Journal of Quaternary Science*. 19, 1-4.
- Scott, L., Steenkamp, M., Beaumont, P.B., 1995. Palaeoenvironmental conditions in South Africa at the Pleistocene-Holocene transition. *Quaternary Science Review*. 14, 937-947.
- Scott, L., Vogel, J.C., 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.
- Scott, L., Vogel, J.C., 2000. Evidence for environmental conditions during the last 20 000 years in Southern Africa from 13C in fossil hyrax dung. *Global and Planetary Change*. 26, 207-215.

- Scott, L., Woodborne, S., 2006. Pollen analysis and dating of Late Quaternary fecal deposits (hyraceum) in the Cederberg, Western Cape, South Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*. In press
- Seely, M.K., 1978. Grassland productivity: the desert end of the curve. *South African Journal of Science*. 74, 295-297.
- Shi, N., Dupont, L.M., Beug, H.-J., Schneider, R., 1998. Vegetation and climate changes during the last 21000 years in S.W. Africa based on a marine pollen record. *Vegetation History and Archaeobotany*. 7, 127-140.
- Shi, N., Dupont, L.M., Beug, H.-J., Schneider, R.R., 2000. Correlation between Vegetation in Southwestern Africa and Oceanic Upwelling in the Past 21000 years. *Quaternary Research*. 54, 72-80.
- Shi, N., Schneider, R.R., Beug, H.-J., Dupont, L.M., 2001. Southeast trade wind variations during the last 135 kyr: evidence from pollen spectra in eastern South Atlantic sediments. *Earth and Planetary Science Letters*. 187, 311-321.
- Skinner, J.D., Smithers, R.H.N. 1990. *The mammals of the Southern African subregion*. University of Pretoria, Republic of South Africa.
- Spaulding, W.G., Betancourt, J.L., Croft, L.K., Cole, K.L., 1990. Packrat middens: their composition and methods of analysis. En: Betancourt, J.L., van Devender, T.R., Martin, P.S. (Eds.) *Packrat middens; the last 40 000 years of biotic change*. 59-83. The University of Arizona Press.
- Srivastava, P., Brook, G.A., Marais, E., 2005. Depositional environment and luminescence chronology of the Hoarusib river Clay Castles sediments, northern Namib desert, Namibia. *Catena*. 59, 187-204.
- Srivastava, P., Brook, G.A., Marais, E., Morthekei, P., Singhvi, A.K., 2006. Depositional environment and OSL chronology of the Homeb silt deposits, Kuiseb River, Namibia. *Quaternary Research*. 65, 478-491.
- Stockmarr, J., 1973. Determination of spore concentration with an electronic particle counter. *Danm.geol.Unders. Arbog* 1972, 87-89.
- Stokes, S., Haynes, G., Thomas, D.S.G., Horrocks, J.L., Higginson, M., Malifa, M., 1998. Punctuated aridity in southern Africa during the last glacial cycle: The chronology of linear dune construction in the northeastern Kalahari. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 137, 305-322.
- Stokes, S., Thomas, D.S.G., Washington, R., 1997. Multiple episodes of aridity in southern Africa since the last interglacial period. *Nature*. 388, 154-158.
- Stuiver, M., Reimer, P.J., 1986. A computer program for radiocarbon age calibration. *Radiocarbon*. 28, 1022-1030.
- Stuut, J.-B.W., Crosta, X., van der Borg, K., Schneider, R., 2004. Relationship between Antarctic sea ice and Southwestern African climate during the late Quaternary. *Geology*. 32, 909-912.
- Stuut, J.-B.W., Lamy, F., 2004. Climate variability at the southern boundaries of the Namib (Southwestern Africa) and Atacama (Northern Chile) coastal deserts during the last 120,000 yr. *Quaternary Research*. 62, 301-309.

- Sullivan, S., 1996. Towards a non-equilibrium ecology: perspectives from an arid land. *Journal of Biogeography*. 23, 1-5.
- Sullivan, S., 1999. The impacts of the people and livestock on topographically diverse open wood- and shrub-lands in arid North-west Namibia. *Global Ecology and Biogeography*. 8, 257-277.
- Sullivan, S., Konstant, T.L., 1997. Human impacts on woody vegetation, and multivariate analysis: a case study based on data from Khowarib settlement, Kunene Region. *Dinteria*. 25, 87-120.
- T**alma, A.S., Vogel, J.C., 1990. Late Quaternary Palaeotemperatures Derived from a Speleothem from Cango Caves, Cape Province, South Africa. *Quaternary Research*. 37, 203-213.
- Thomas, D.S.G., Knight, M., Wiggs, G.F.S., 2005. Remobilization of Southern African desert dune by twenty-first century global warming. *Nature*. 435, 1218-1221.
- Thomas, D.S.G., O'Connor, P.W., Bateman, M.D., Shaw, P.A., Stokes, S., Nash, D.J., 2000. Dune activity as a record of late Quaternary aridity in the Northern Kalahari: new evidence from northern Namibia interpreted in the context of regional arid and humid chronologies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 156, 243-259.
- Thomas, D.S.G., Shaw, P.A., 2002. Late Quaternary environmental change in Central Southern Africa: new data, synthesis, issues and prospects. *Quaternary Science Reviews*. 21, 783-797.
- Thuiller, W., Midgley, G.F., Hughes, G.O., Bomhard, B., Drew, G., Rutherford, M.C., Woodward, F.I., 2006. Endemic species and ecosystem sensitivity to climate change in Namibia. *Global Change Biology*. 12, 759-776.
- Tinner, W., Conedera, M., Ammann, B., Lotter, F, 2005. Fire ecology north and south of the Alps since the last ice age. *The Holocene*. 15, 1214-1226.
- Tinner, W., Conedera, M., Ammann, B., Gäggeler, H.W., Geyde, S., Jones, R., Säggesser, B., 1998. Pollen and charcoal in lake sediments compared with historically documented forest fires in Southern Switzerland since AD 1920. *The Holocene* 8,1, 31-42.
- Tinner, W., Sheng Hu, F., 2003. Size parameters, size-class distribution and area-number relationship of microscopic charcoal: relevance for fire reconstruction. *The Holocene*. 13, 499-505.
- Tolonen, K., 1986. Charred particle analysis. En: Berglund, B.E. (Eds.) *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. 485-495. John Wiley and Sons Ltd.
- Tyson, P.D. 1986. *Climatic Change and variability in Southern Africa*. Oxford University Press, Cape Town.
- Tyson, P.D., Cooper, G.R.J., McCarthy, M.G.F., 2002. Millennial to multi-decadal variability in the climate of Southern Africa. *International Journal of Climatology*. 22, 1105-1117.

- Tzedakis, P., 2003. Timing and duration of the last interglacial conditions in Europe: a chronicle of a changing chronology. *Quaternary Science Reviews*. 23, 763-768.
- Tzedakis, P.C., Andrieu, V., de Beaulieu, J.-L., Crow Hurst, S., Follieri, M., Hooghiemstra, H., Magri, D., Reille, M., Sadori, L., Shackleton, N.J., Wijmstra, T.A., 1997. Comparison of terrestrial and marine records of changing climate of the last 500,000 years. *Earth and Planetary Sciences Letters* 150, 171-176.
- V**an Zinderen Bakker, E.M. 1953. *South African pollen grains and spores. I*. A.A.Balkema, Amsterdam - Cape Town. 88 pp.
- van Zinderen Bakker, E.M., 1962. A late-glacial and post-glacial climatic correlation between East Africa and Europe. *Nature*. 194, 201-203.
- van Zinderen Bakker, E.M., 1972. The evolution of Late-Quaternary Palaeoclimates of Southern Africa. *Palaeoecology of Africa*. 9, 160-202.
- van Zinderen Bakker, E.M., 1975. The origin and palaeoenvironment of the Namib Desert biome. *Journal of Biogeography*. 2, 65-73.
- van Zinderen Bakker, E.M., 1980. Comparison of Late-Quaternary climatic evolutions in the Sahara and the Namib Kalahari region. *Palaeoecology of Africa*. 12, 381-394.
- van Zinderen Bakker, E.M., 1982. African Palaeoenvironments 18000 yr BP. *Palaeoecology of Africa*. 15, 77-99.
- van Zinderen Bakker, E.M., 1984a. Palynological evidence for Late Cenozoic arid conditions along the Namibia coast from Holes 532 and 530A, LEG 75, Deep Sea Drilling Project. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*. LXXV, 763-768.
- van Zinderen Bakker, E.M., 1984b. A Late- and Post- Glacial pollen record from the Namib desert. *Palaeoecology of Africa*. 16, 421-428.
- van Zinderen Bakker, E.M., Coetzee, J.A. 1959. *South African pollen grains and spores. III*. A.A. Balkema, Amsterdam-Cape Town. 200 pp.
- van Zinderen Bakker, E.M., Müller, M., 1987. Pollen Studies in the Namib desert. *Pollen et Spores*. 24, 185-206.
- van Zinderen Bakker, E.M., Welman, W.G., Kuhn, L. 1970. *South African pollen grains and spores. VI*. A.A. Balkema, Amsterdam-Cape Town. 110 pp.
- van Zinderen Bakker, E.M., Werger, M.J.A., 1974. Environment vegetation and phytogeography of the high altitude bogs of Lesotho. *Vegetatio*. 29, 37-49.
- Vincens, A., Schwartz, D., Bertaux, J., Elenga, H., 1998. Late Holocene changes in Western Equatorial Africa inferred from pollen from lake Sinnda, Southern Congo. *Quaternary Research*. 50, 34-45.
- Vincens, A., Schwartz, D., Elenga, H., Reynaud-Farrera, I., Alexandre, A., Bertaux, J., Mariotti, A., Martin, L., Meunier, J.D., Nguetsop, F., Servant, M., Servant-Vildary, S., Wirmann, D., 1999. Forest response to climatic changes in Atlantic

- Equatorial Africa during the last 4000 years BP and inheritance on the modern landscapes. *Journal of Biogeography*. 26, 879-885.
- Vogel, J.C., 1989. Evidence of Past Climatic change in the Namib desert. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 70, 355-366.
- Vogel, J.C., Plicht, V.D., 1993. Calibration curve for short-lived samples, 1900-3900 BC. *Radiocarbon*. 35, 87-92.
- Vogelsang, R., Eichhorn, B., Ritcher, J., 2002. Holocene human occupation and vegetation history in Northern Namibia. *Die Erde*. 133, 113-132.
- Von Willert, D.J., Eller, B.M., Werger, M.J.A., Brinckmann, E., Ihlenfeldt, H.D. 1992. *Life Strategies of Succulents in Deserts with Special Reference to the Namib*. Cambridge University Press, 360 pp.
- W**alker, A., Hoeck, H.N., Perez, 1978. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science*. 201, 908-910.
- Walker, B.H., Ludwig, D., Holling, C.S., Peterman, R.S., 1981. Stability of semi-arid savanna grazing systems. *Journal of Ecology*. 69, 473-498.
- Walker, N.J., 1995. The archaeology of the San: the late stone Age of Botswana. En: Sanders, A.J.G.M. (Eds.) *Speaking for the Bushmen*. 54-87. The Botswana Society. Gaborone.
- Walter, H. 1971. *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Oliver & Boyd, Edinburgh. 539 pp.
- Walter, H. 1973. *Vegetation of the Earth in relation to climate and the eco-physiological conditions*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart-London-New York.
- Walter, H. 1997. *Zonas de vegetación y clima. Breve exposición desde el punto de vista causal y global*. Omega, Barcelona.
- Ward, D., 2005. Do we understand the causes of bush encroachment in African savannas? *African Journal of Range and Forage Science*. 22, 101-105.
- Ward, D., Ngairorue, B.T., 2000. Are Namibian grasslands desertifying? *Journal of Range Management*. 53, 138-144.
- Ward, D., Ngairorue, B.T., Apollus, A., Tjiveze, H., 2000. Perceptions and realities of land degradation in arid Otjimbingwe, Namibia. *Journal of Arid Environments*. 45, 337-356.
- Ward, D., Ngairorue, B.T., Khatena, J., Samuels, R., Ofran, Y., 1998. Land degradation is not necessary outcome of communal pastoralism in arid Namibia. *Journal of Arid Environments*. 40, 357-371.
- Wasson, R.J., Claussen, M., 2002. Earth system models: a test using the mid-Holocene in the southern hemisphere. *Quaternary Science Reviews*. 21, 819-824.
- Watson, C.S., 1996. The vegetational history of the northern Apennines, Italy: information from three new sequences and a review of Regional vegetational change. *Journal of Biogeography*. 23, 805-841.

- Weaver, P.P.E., Pujol, C., 1988. History of the last deglaciation in the Alboran Sea (Western Mediterranean) and adjacent North Atlantic as revealed by coccolith foras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 64, 35-42.
- Werger, M.J.A., 1978. Biogeographical divisions of Southern Africa. En: Werger, M.J.A. (Eds.) *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. 145-170. Junk. The Hague
- White, F., 1976. The vegetation map of Africa-the history of a complete project. *Boissiera*. 24, 659-666.
- Wiegand, K., Saltz, D., Ward, D., 2006. A patch-dynamics approach to savanna dynamics and woody plant encroachment-Insights from an arid savanna. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 7, 229-242.
- Wiegand, K., Ward, D., Saltz, D., 2005. Multi-scale patterns and bush encroachment in an arid savanna with a shallow soil layer. *Journal of Vegetation Science*. 16, 311-320.
- Wilson, T.B., Witkowski, E.T.F., 1998. Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. *Journal of Arid Environments*. 38, 541-550.
- Wittneben, M., 2003. *Vegetation of the Brandberg Mountain, Namibia. Diplom Thesis*. 85 pp. MSc thesis. University of Bremen.
- Yll, R., Carrión, J.S., Bonfiglio, L., Marra, C., 2006. Vegetation reconstruction on the basis of pollen in Late Pleistocene hyaena coprolites from San Teodoro Cave (Sicily, Italy). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 237, 32-39.
- Zeidler, J., Hanrahan, S., Scholes, M., 2002. Land-use intensity affects range condition in arid to semi-arid Namibia. *Journal of Arid Environments*. 52, 389-403.

URLs consultadas. Última visita: agosto de 2006.

- IUCN/ Afrotheria specialist group:
www.calacademy.org/research/bmammals/afrotheria/Hyracoidea.html
- Namibian biodiversity Database: www.biodiversity.org.na
- Mosaico LANDSAT NASA: <https://zulu.ssc.nasa.gov/mrsid/>
- Atlas of Namibia Project. 2002. *Directorate of Environmental Affairs, Ministry of Environment and Tourism*. www.dea.met.gov.na
- Digital Atlas of Namibia: http://www.uni-koeln.de/sfb389/e/e1/download/atlas_namibia/main_namibia_atlas.html
- *African Pollen Database*: <http://medias.obs-mip.fr/apd/accueil.htm>
- PAGES (*Past Global Changes*): <http://www.pages.unibe.ch/index.html>
- PIMP (*Palaeoclimate Model Intercomparison Project*): <http://www-lsce.cea.fr/pmip2/>
- IGBP (*International Geo-Biosphere Programme*): <http://www.igbp.kva.se/cgi-bin/php/frameset.php>
- United Nations Convention to Combat Desertification: <http://www.unccd.int/>

APÉNDICE I

Este apéndice cuenta con cuatro apartados diferentes:

A.I.1: listado de todos los palinomorfos encontrados, ordenados por biotipos.

A.I.2: tabla que resume las principales características biológicas y requerimientos ambientales de algunos *taxa* arbóreos.

A.I.3: cartografía sintética de la distribución de algunas especies arbóreas y variables climáticas que podrían condicionar su distribución. Los mapas referidos a las especies han sido extraídos de Curtis y Mannheimer (2005) y posteriormente georreferenciados. Las variables climáticas han sido modificadas del Atlas Digital de Namibia disponible online (2002).

A.I.4: láminas con fotografías de microscopio electrónico de los tipos polínicos tropicales y subtropicales más representativos. Las imágenes fueron tomadas con una cámara Moticam 2300 adaptada a un microscopio Olympus Bx40 (Laboratorio de Briología, UAM) y con una cámara Nikon Coolpix 995 adaptada a un microscopio Zeiss Photo-microscope III (Laboratorio de Palinología, UOFS). Todas las fotografiadas fueron tomadas con una resolución de 1000 aumentos.

Se pueden encontrar las descripciones morfológicas completas de los tipos polínicos en van Zinderen Bakker (1953), van Zinderen Bakker y Coetzee (1959), van Zinderen Bakker et al. (1970), Coetzee (1967) y Scott (1982).

A.I.1. Lista de palinomorfos encontrados, familia y biotipo.

FANERÓFITOS O

NANOFANERÓFITOS

Anacardiaceae

Rhus.

Burseraceae

Commiphora spp.

Capparaceae

Incluye los tipos: *Boscia spp.*, *Maerua schinzii* y *Cadaba aphylla*

Celastraceae

Gymnosporia senegalensis-nanofanerófito

Combretaceae

Combretum spp.

Terminalia spp.

Ebenaceae

Euclea pseudobenus

Euphorbiaceae

Euphorbia spp

Spirostachys africana

Fabaceae

Colophospermum mopane

Mimosoideae. Incluye los tipos *Acacia spp.* y *Dicrostachys cinerea*

Kirkiaceae

Kirkia

Nyctaginaceae

Oleaceae

Olea europaea sbsp. africana

Salvadoraceae

Salvadora persica.

Sapindaceae

Cardiospermum

Dodonaea

Sterculiaceae

Dombeya rotundifolia

Tiliaceae

Grewia spp.

CAMÉFITOS

Acanthaceae

Blepharis.

Justicia-type: incluye a *Monechma*

Petalidium

Ruellia

Aizoaceae

Asteraceae

Pentzia

Stoebe

Tarchonanthus

Vernonia

Crassulaceae

Crassula

Myrothmanaceae

Myrothamnus

HEMICRIPTÓFITOS O TERÓFITOS

Asteraceae

Artemisia

Gerbera

Lactucoideae

Caryophyllaceae

Campanulaceae

Chenopodiaceae

Incluye *Amaranthaceae*

Fabaceae

Lotus

Geraniaceae

Labiatae

Liliaceae

Loranthaceae

Malvaceae

Plantaginaceae

Plantago.

Polygalaceae

Polygala

Poaceae

Portulacaceae

Scrophulariaceae

Solanaceae
Zygophillaceae
Tribulus terrestris

TAXA ACUÁTICOS O PROPIOS DE
ZONAS ENCHARCADAS

Cyperaceae
Ranunculaceae
Typhaceae
Typha

A.I.2. Tabla resumen de las principales características biológicas y los requerimientos ambientales de algunos *taxa* arbóreos.

La información aquí recopilada proviene de Burke (2006), Scholes (1997) y Wilson y Witkowsky (1998).

Taxon	Palinomorfo	Familia	Días de helada	Prep. mínima media anual (mm)	Déficit hídrico (mm)	Tolerancia al fuego	Capacidad de rebrote de mata
<i>Commiphora anacardifolia</i>	<i>Commiphora</i>	Burseraceae	0	0-50	< 2100-2300	-	-
<i>Commiphora virgata</i>	<i>Commiphora</i>	Burseraceae	0	0-50	< 2100-2300	-	-
<i>Boscia albitrunca</i>	Capparaceae	Capparaceae	Tolerante	> 50	Todos los rangos	Alta	Alta
<i>Maerua schinzii</i>	Capparaceae	Capparaceae	<10	> 50	Todos los rangos	Media	-
<i>Combretum imberbe</i>	Combretaceae	Combretaceae	< 20	> 50	< 2300-2500	Media-Alta	Alta
<i>Terminalia prunioides</i>	Combretaceae	Combretaceae	<5	> 50	< 2300-2500	Media-Alta	Alta
<i>Euclea pseudobenus</i>	<i>Euclea</i>	Ebenaceae	<10	> 50	< 2300-2500	Baja	-
<i>Euphorbia guerichiana</i>	<i>Euphorbia</i>	Euphorbiaceae	<10	> 50	< 2300-2500	-	-
<i>E. damarana</i>	<i>Euphorbia</i>	Euphorbiaceae	< 5	> 50	< 2100-2300	-	-
<i>E. virosa</i>	<i>Euphorbia</i>	Euphorbiaceae	<10	> 50	< 2100-2300	-	-
<i>Acacia erioloba</i>	Mimosoideae	Fabaceae	Tolerante	> 50	Todos los rangos	Media	Media
<i>Dicrostachys cinerea</i>	Mimosoideae	Fabaceae	Tolerante	> 50	< 2300-2500	Media	-
<i>Colophospermum mopane</i>	<i>C. mopane</i>	Fabaceae	< 5	> 50	< 2100-2300	Media	Alta
<i>Salvadora persica</i>	<i>Salvadora</i>	Salvadoraceae	< 5	> 50	< 2100-2300	-	-

(Continuación)

Taxon	Palinomorfo	Sistema radical	Dispersión de la semilla	Viabilidad de la semilla	Éxito en el establecimiento, germinación, etc.	Otros condicionantes	Comentarios
<i>Commiphora anacardifolia</i>	<i>Commiphora</i>	Superficiales, con crecimiento lateral	Zoocoria	-	-	Especie endémica de la región NW de Namibia. Usada en la construcción de vallado.	
<i>Commiphora virgata</i>	<i>Commiphora</i>	Superficiales, con crecimiento lateral	Zoocoria	-	-		Endémico de Namibia
<i>Boscia albitrunca</i>	Capparaceae	Muy profundo, puede alcanzar hasta los 60 m	Zoocoria	Baja tasa de germinación pero ésta ocurre muy rápidamente	Germinan fácilmente pero a la sombra de otros árboles (<i>Acacia</i> , <i>Euphorbia</i>)	Eficacia media en la extracción de agua, esclerófilo, tasa lenta de crecimiento	Ampliamente distribuido
<i>Maerua schinzii</i>	Capparaceae	-	Zoocoria	-	-	Árbol profusamente ramoneado por el alto valor nutritivo de sus hojas. Empleada medicinalmente.	
<i>Combretum imberbe</i>	Combretaceae	Raíz principal muy profunda y ramificada lateralmente	Anemocoria	Baja tasa de germinación	Alta mortalidad de los plantones	Aparece fundamentalmente en suelos doleríticos, aluviales o fuertemente compactados. Se le considera un freatófito facultativo y tiene una lenta tasa de crecimiento	Madera empleada como combustible y en fabricación de herramientas. En el caso de <i>Terminalia</i> se consumen sus hojas en infusión
<i>Terminalia prunioides</i>	Combretaceae	Raíz principal muy profunda y ramificada lateralmente	Anemocoria	-	-	Más resistente a la sequía y a las heladas que <i>Combretum</i>	
<i>Euclea pseudobenus</i>	<i>Euclea</i>	Raíz principal muy profunda y ramificada lateralmente	Zoocoria	-	-	Freatófito	Fruto comestible
<i>Euphorbia guerichiana</i>	<i>Euphorbia</i>	-	Pasiva	-	-	-	-
<i>E. damarana</i>	<i>Euphorbia</i>	-	Zoocoria	-	-	Rápida expansión tras las lluvias, pero pocos individuos sobreviven	Los frutos son comidos por mironamíferos
<i>E. virosa</i>	<i>Euphorbia</i>	-	Pasiva	-	-	-	-
<i>Acacia erioloba</i>	Mimosoideae	Raíz principal con un crecimiento lateral, próximo a la superficie	Zoocoria	Semilla muy longeva, hasta 50 años	La germinación se produce tras años húmedos, cuando tienen lugar lluvias frecuentes más que abundantes	-	-
<i>Dicrostachys cinerea</i>	Mimosoideae	-	Zoocoria	-	-	-	-
<i>Colophospermum mopane</i>	<i>C. mopane</i>	Superficiales, con crecimiento lateral	Pasiva	No tolera la competencia con herbáceas para su establecimiento	-	Altamente eficiente en el uso de agua y nitrógeno, aparece en suelos oligotróficos.	Importante valor económico por su uso como combustible, en construcción, etc. Además las larvas de la mariposa nocturna <i>Imbrasia belina</i> forman parte de la dieta de las poblaciones himbas que consideran a este árbol como sagrado.
<i>Salvadora persica</i>	<i>Salvadora</i>	-	Zoocoria	-	-	Freatófito	Fruto comestible, varios usos medicinales.

A.1.3. Distribución de algunas especies arbóreas y variables climáticas que podrían determinar su abundancia.

En cada una de las fichas siguientes se presenta la distribución de las especies arbóreas que podrían representar de manera más adecuada cada uno de los palinomorfos encontrados. A esas distribuciones se les ha superpuesto las curvas de variación de 6 parámetros climáticos que podrían determinar en cierto modo sus límites de distribución y que, por tanto, podrían resultar útiles en la inferencia de cambios ambientales en el pasado.

Los parámetros climáticos son:

- Temperatura media anual (°C)
- Días de helada al año
- Precipitación media anual (mm/año)
- Variación interanual de la precipitación (%)
- Ratio de evapotranspiración anual (mm/año)
- Días de niebla al año.

Los datos climáticos han sido extraídos del Atlas Digital de Namibia. Este proyecto basa su información en la red de estaciones meteorológicas existentes en Namibia.

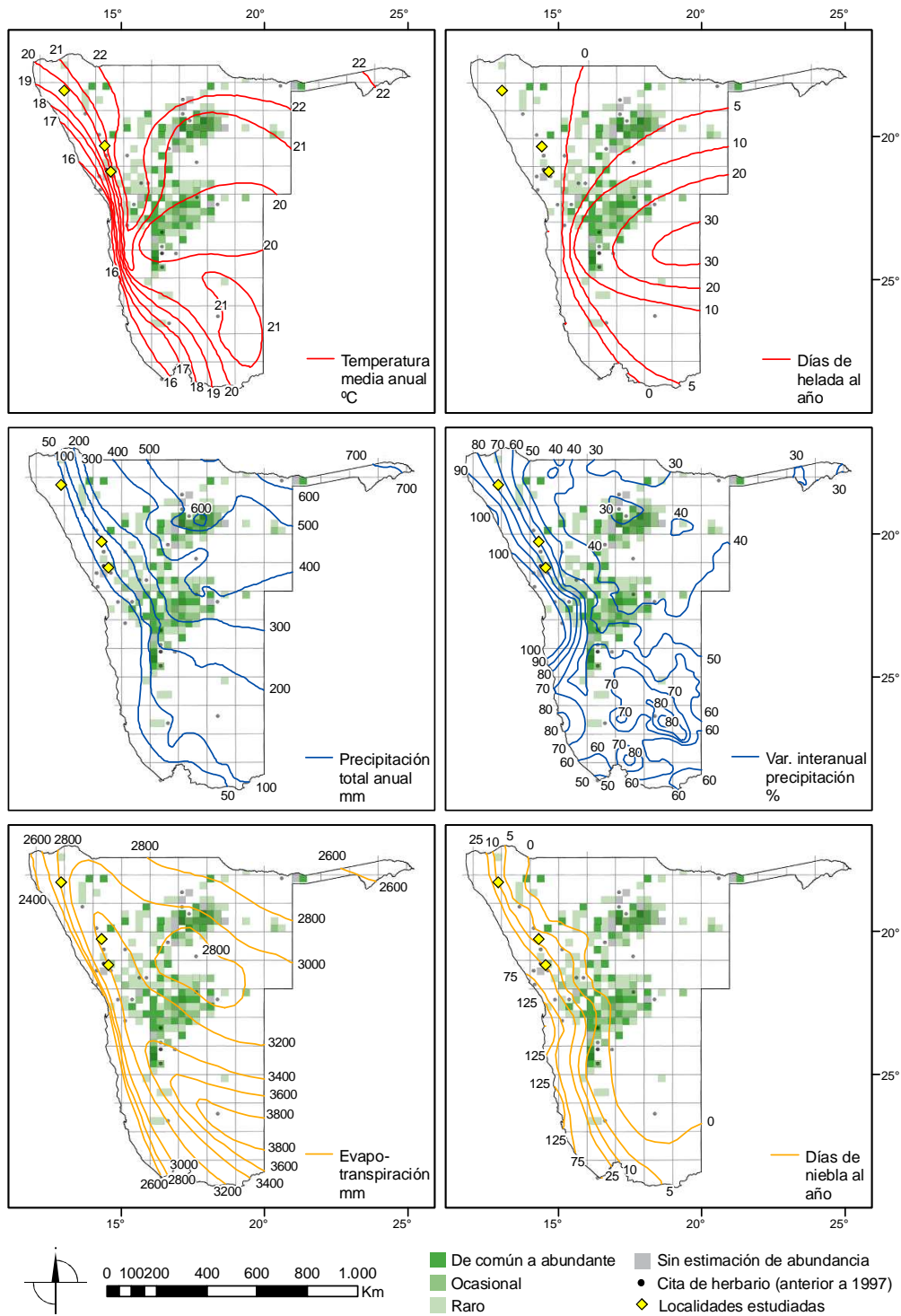
La información referida a las especies ha sido modificada del Atlas de Árboles de Namibia de Curtis y Mannheimer (2005) Estas autoras establecen la distribución de las especies según los siguientes rangos de abundancia:

- De común a abundante
- Ocasional
- Raro
- Cita de herbario anterior a 1997
- Sin estimación de abundancia.

Las cuadrículas representan un cuarto de grado (alrededor de 27x27 km).

Anacardiaceae

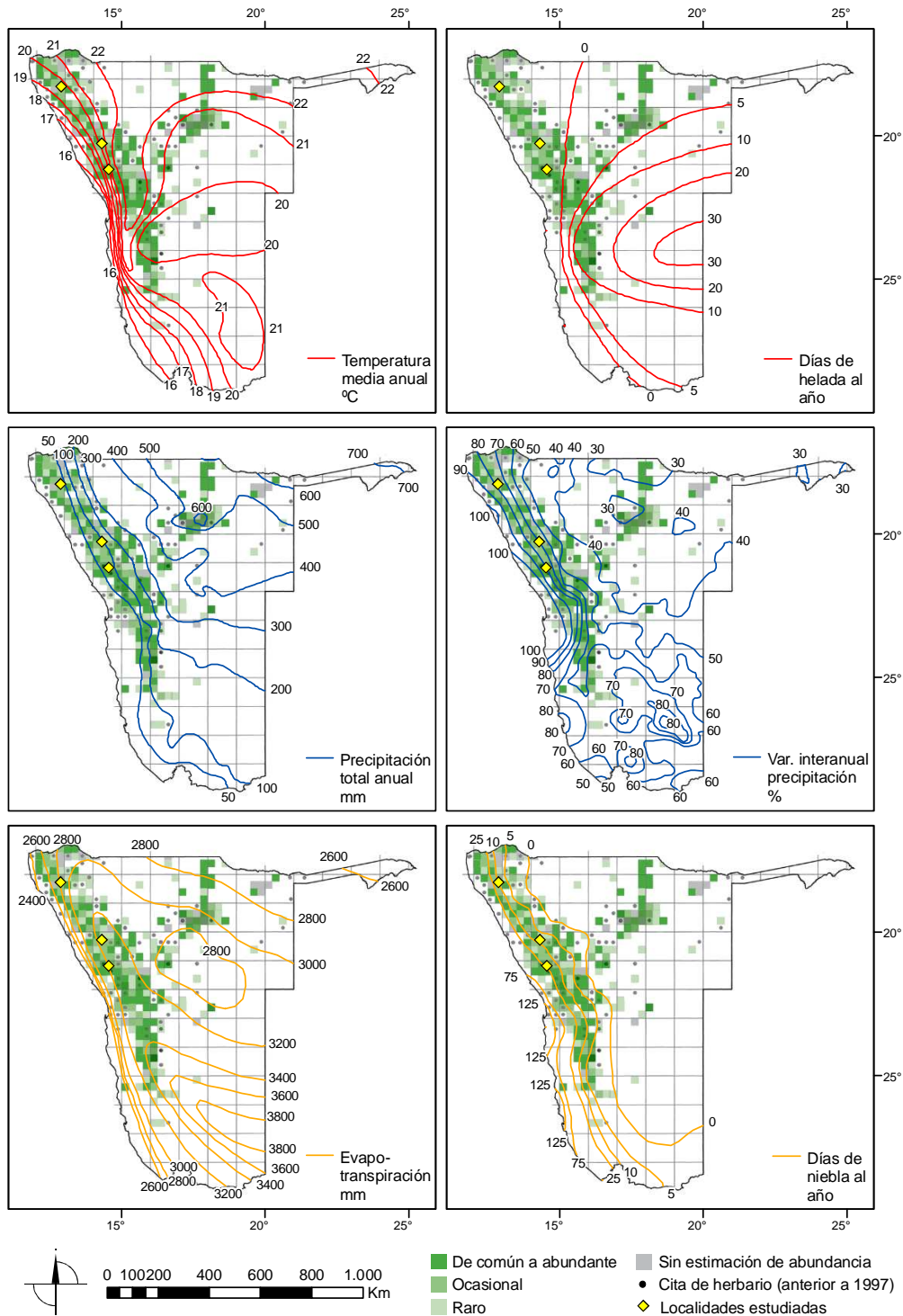
Rhus marlothii



Burseraceae

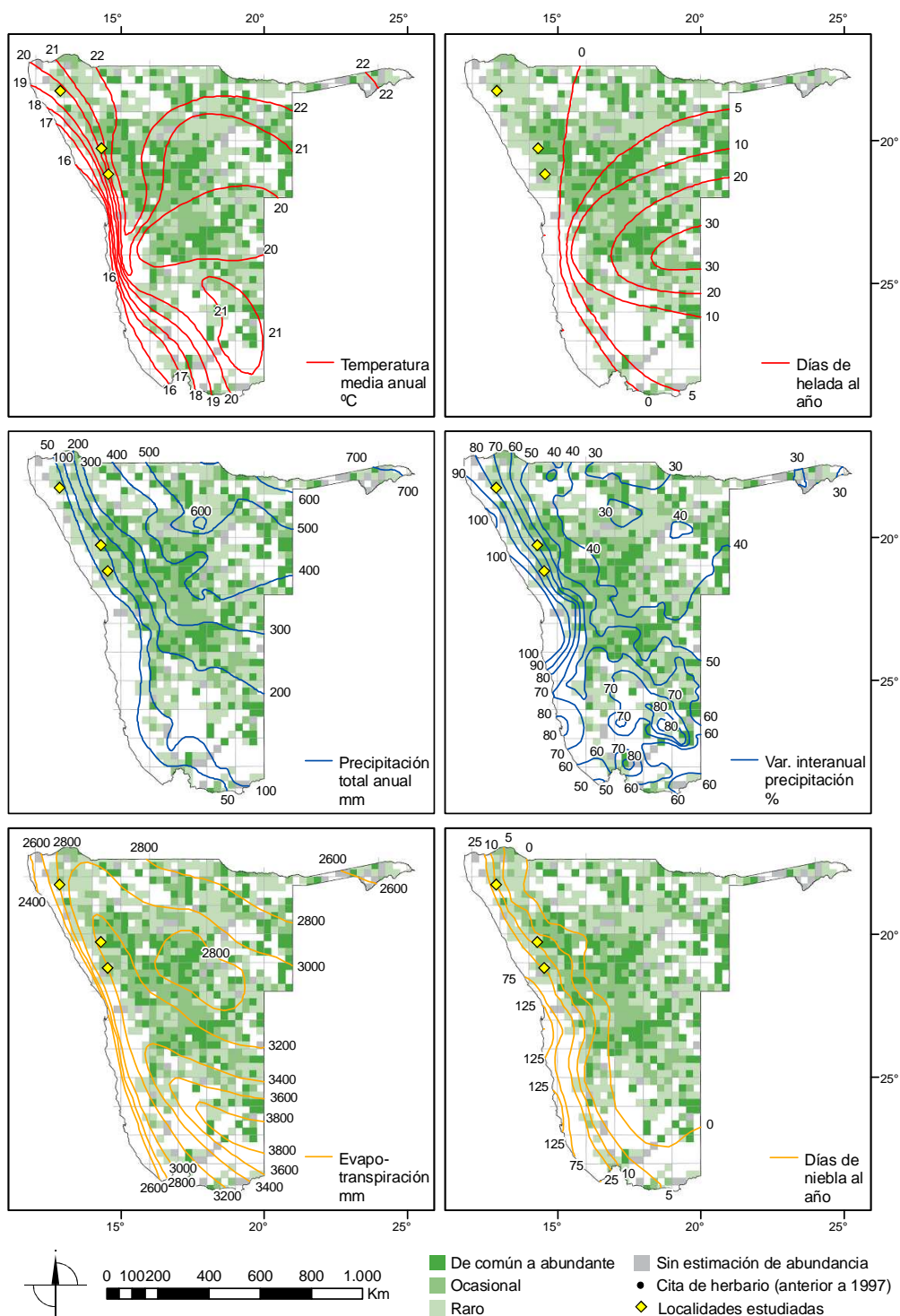
***Commiphora* spp.**

La distribución que se presenta es una composición de las abundancias de *Commiphora saxicola*, *C. tenuipetiolata*, *C. virgata* y *C. wildii*.

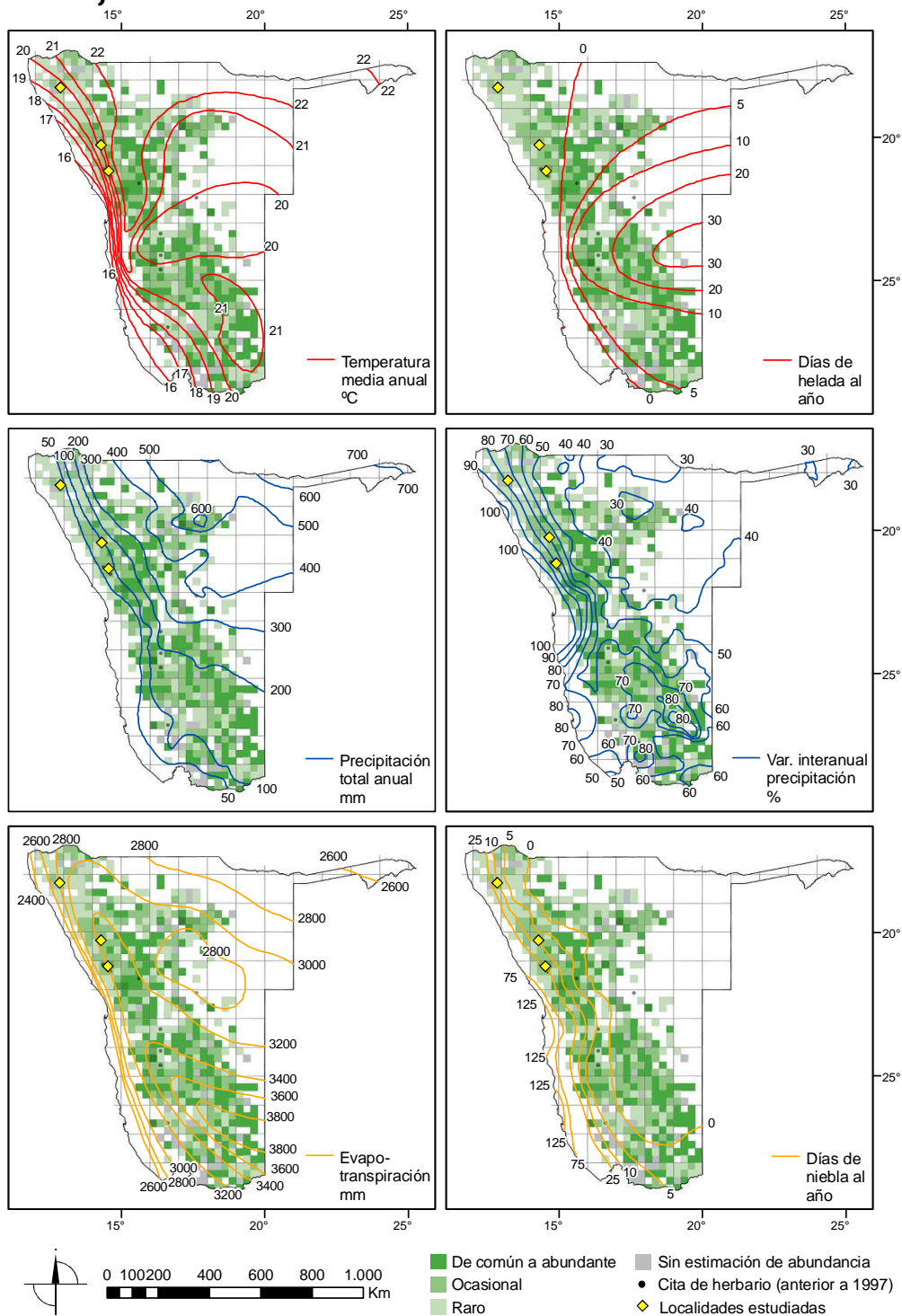


Capparaceae

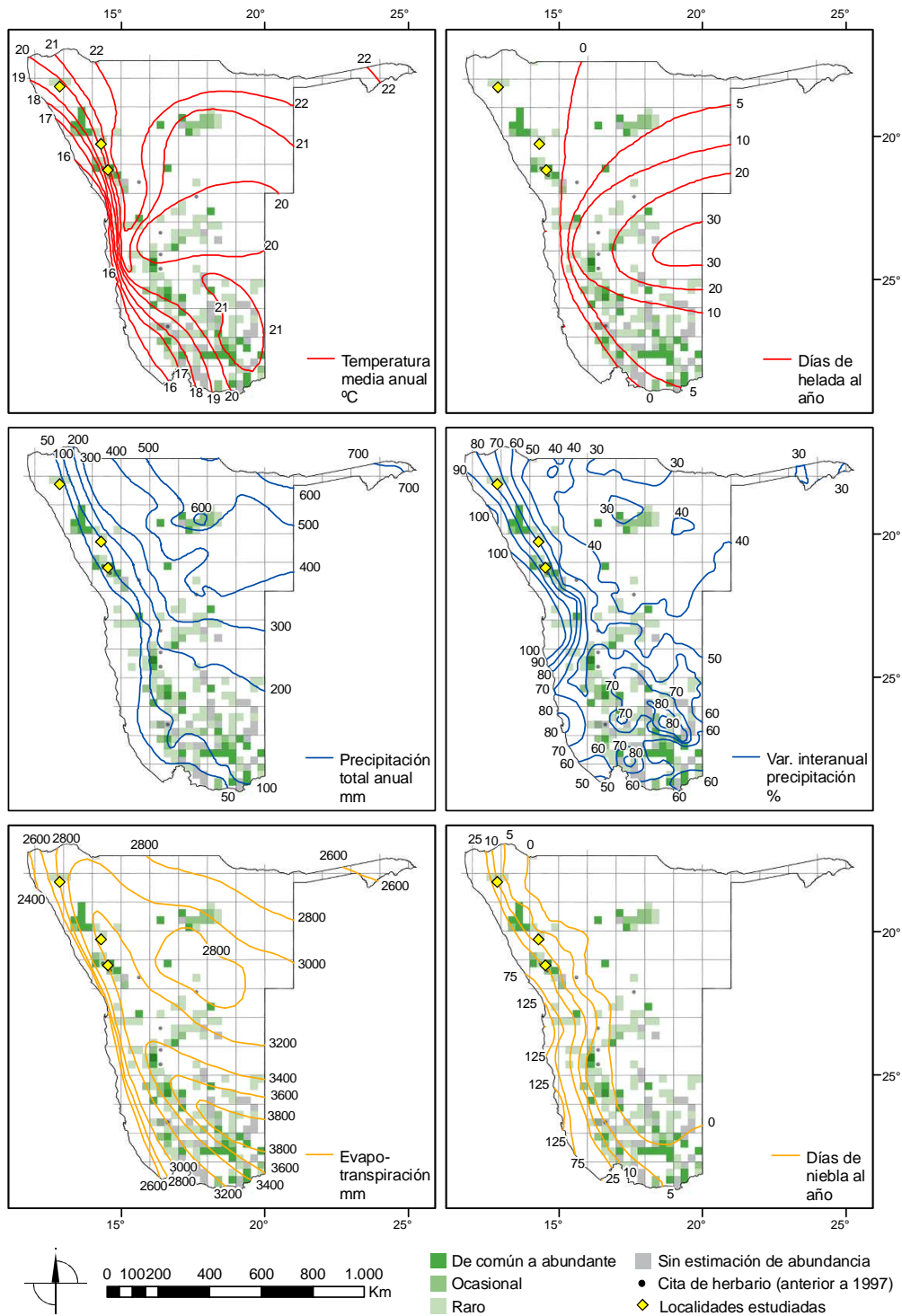
Boscia albitrunca



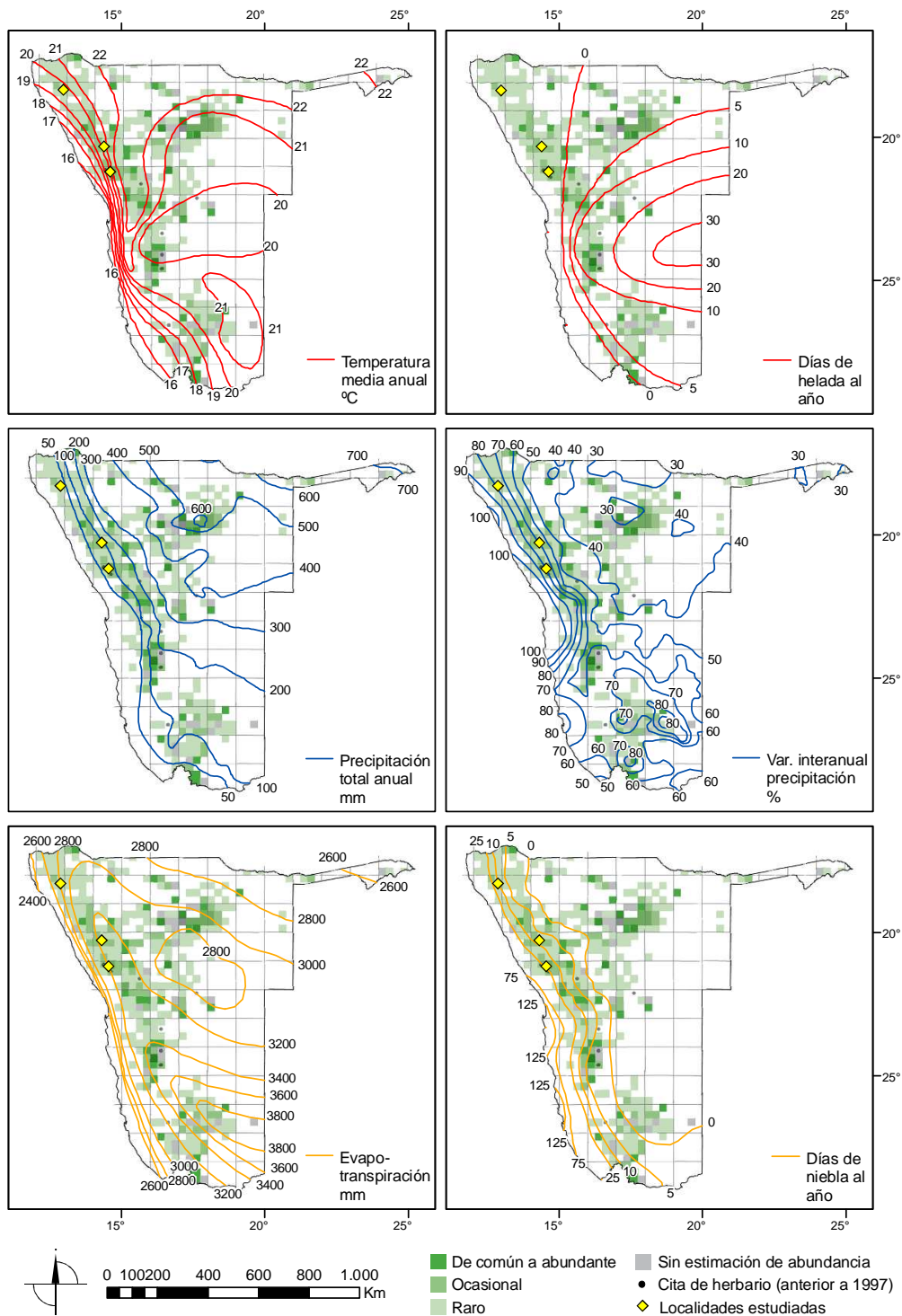
Boscia foetida



Cadaba aphylla

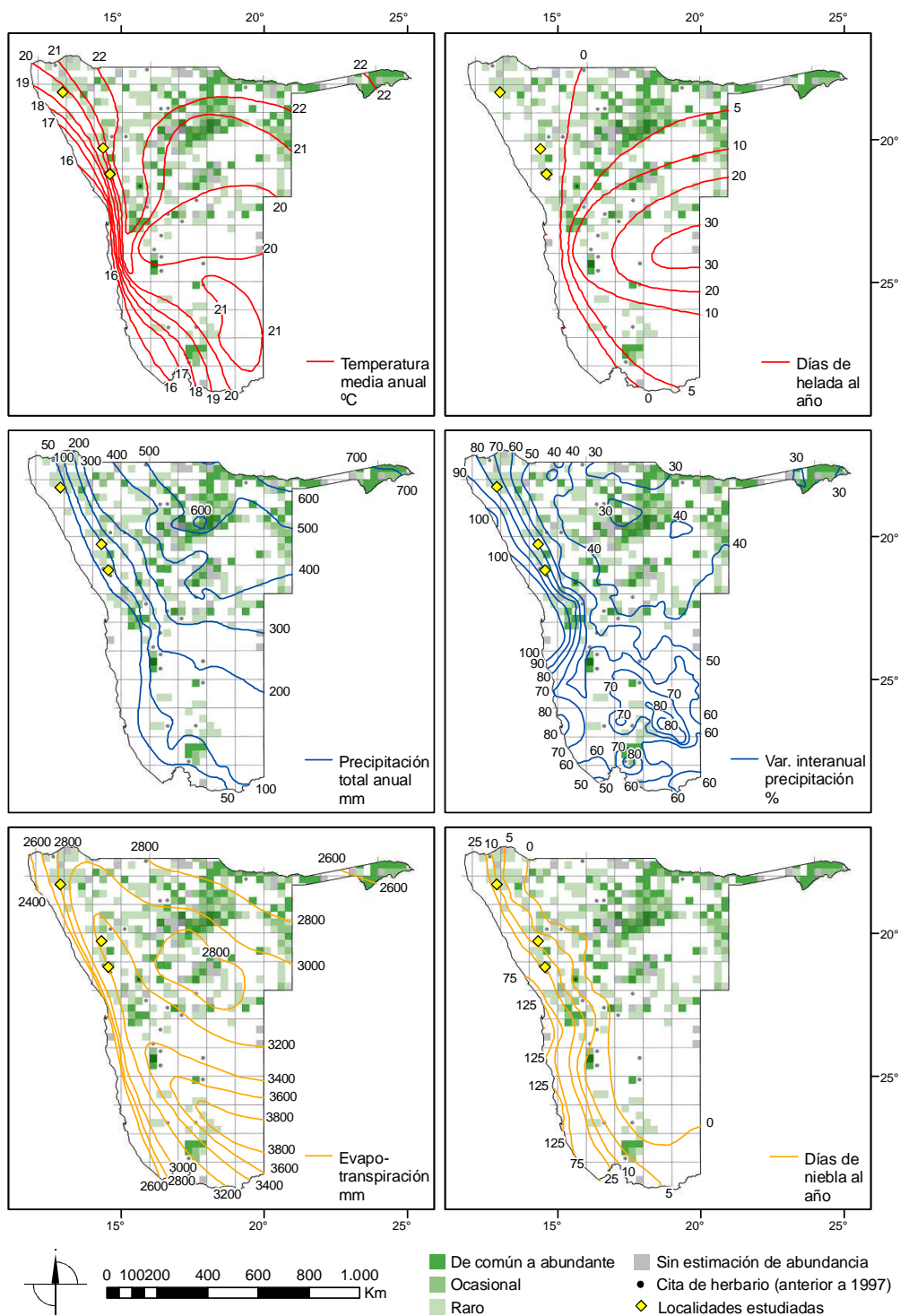


Maerua schinzii



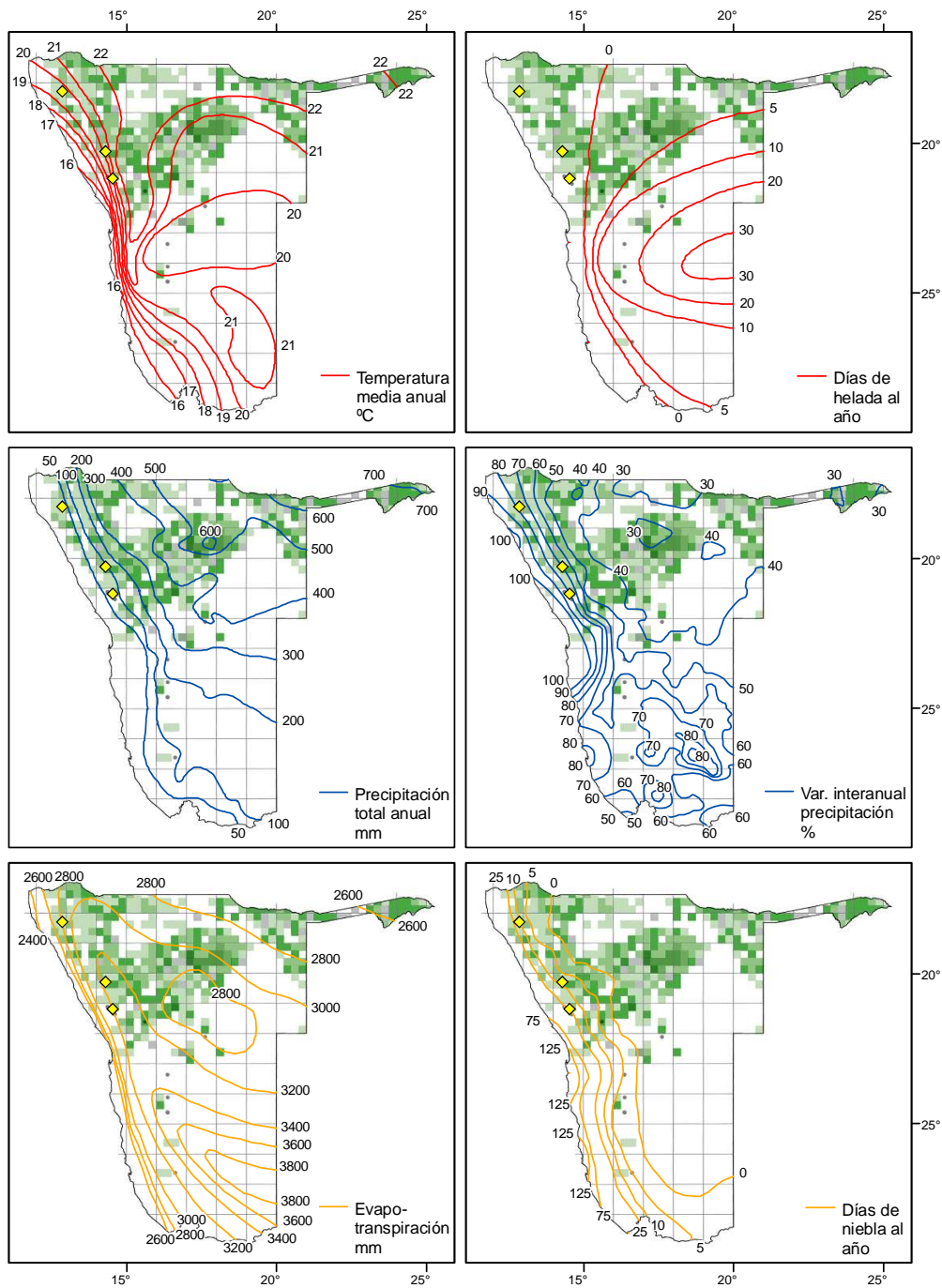
Celastraceae

Gymnosporia senegalensis



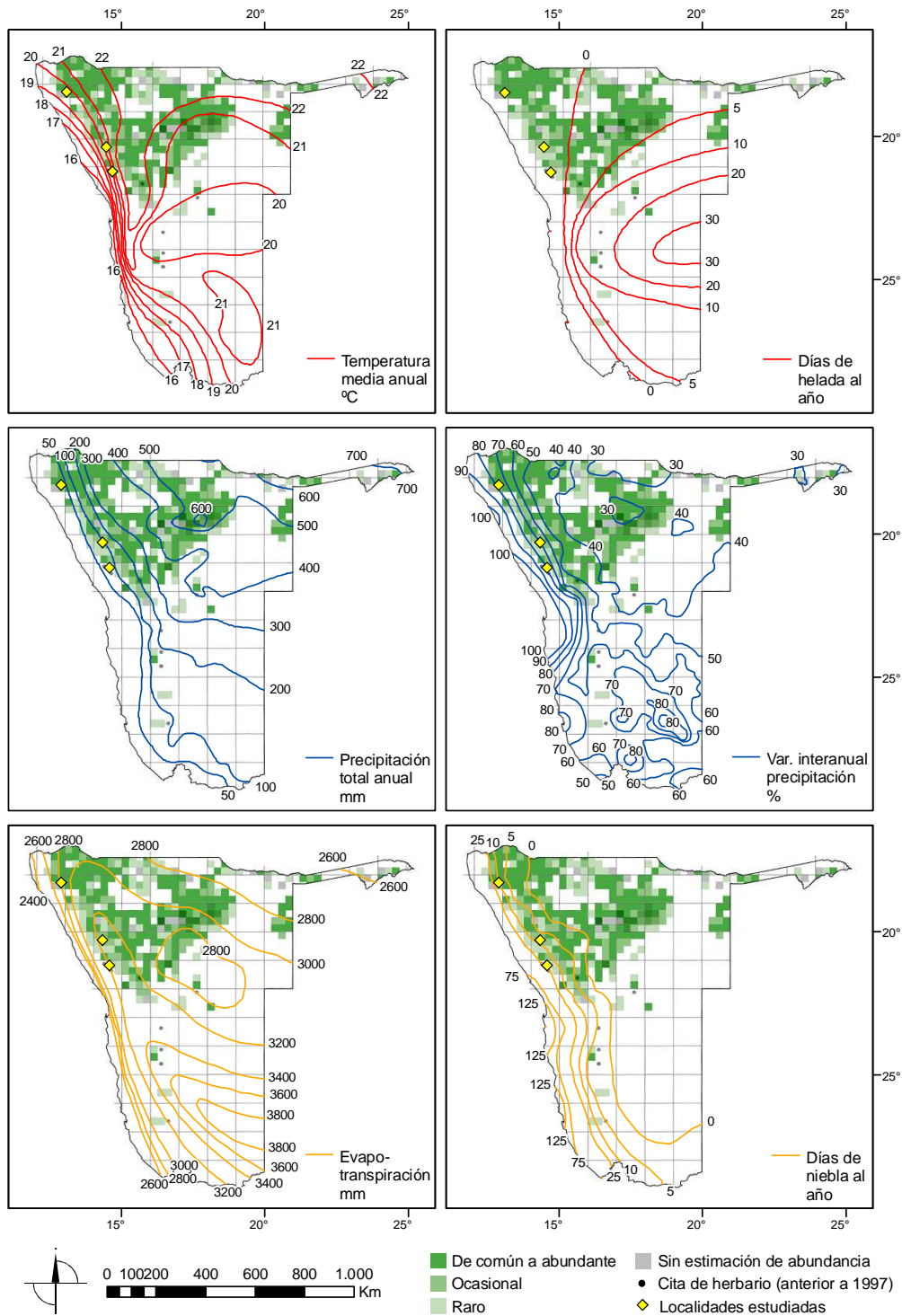
Combretaceae

Combretum imberbe



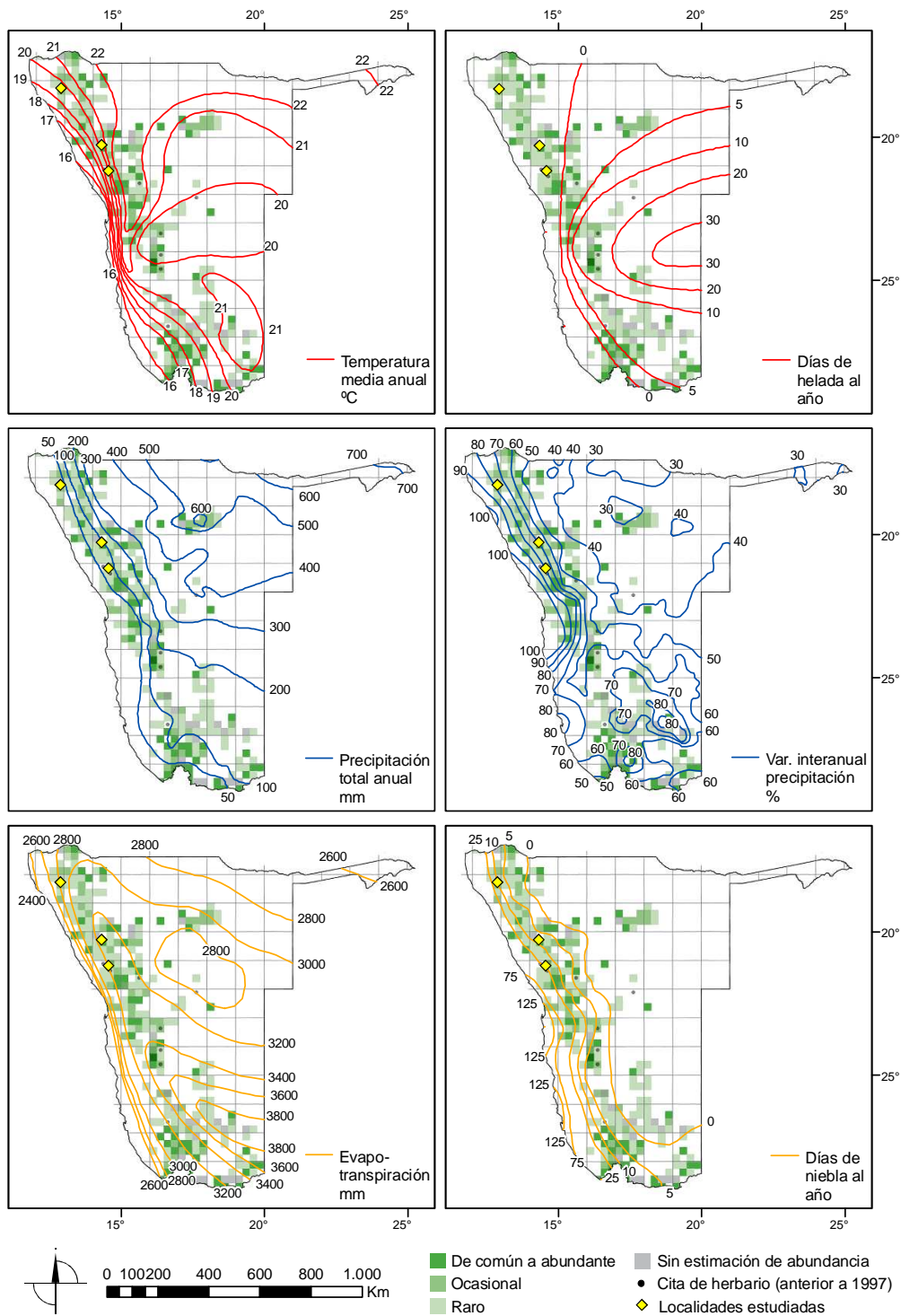
- De común a abundante
- Ocasional
- Raro
- Sin estimación de abundancia
- Cita de herbario (anterior a 1997)
- Localidades estudiadas

Terminalia prunioides



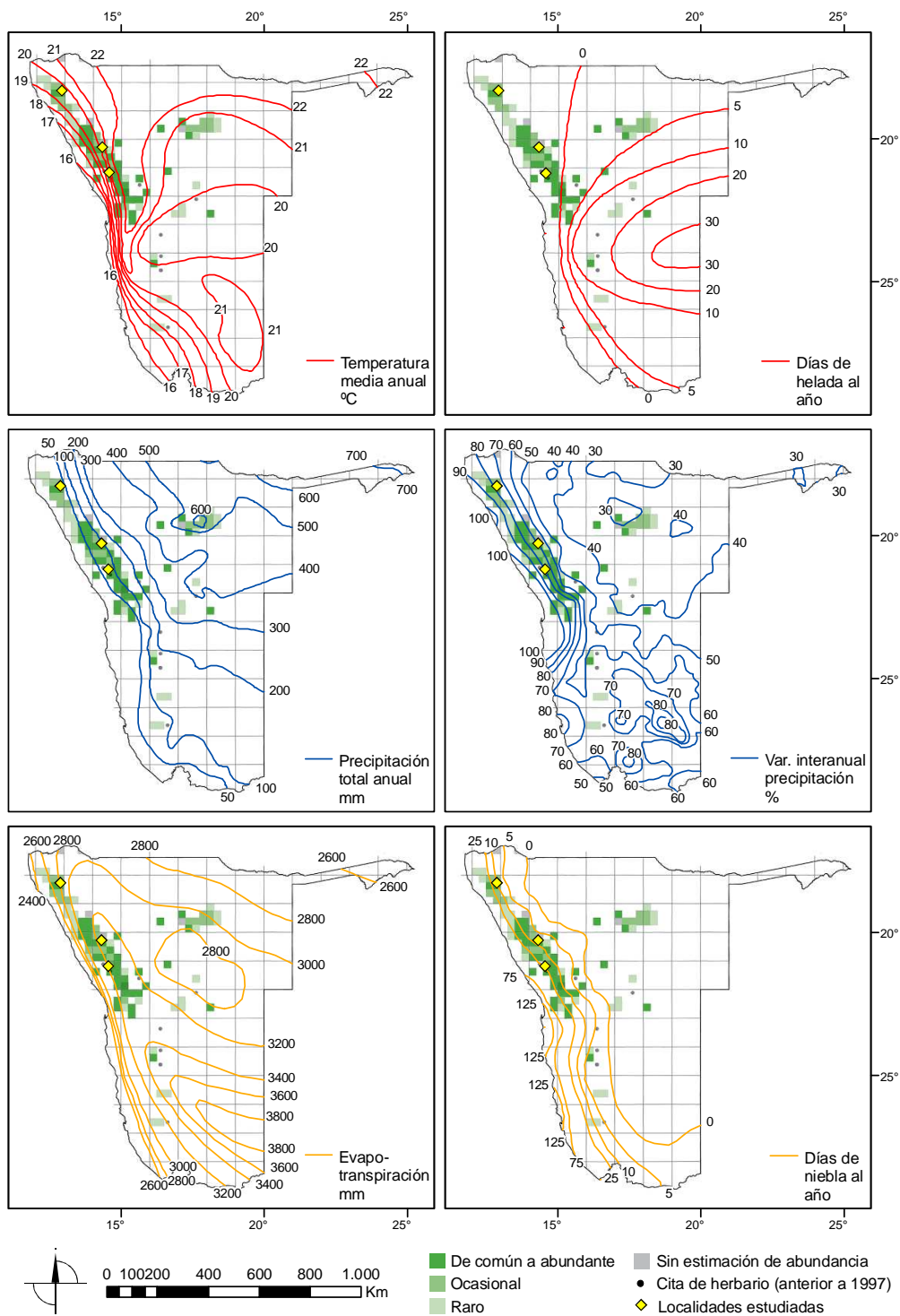
Ebenaceae

Euclea pseudobenus

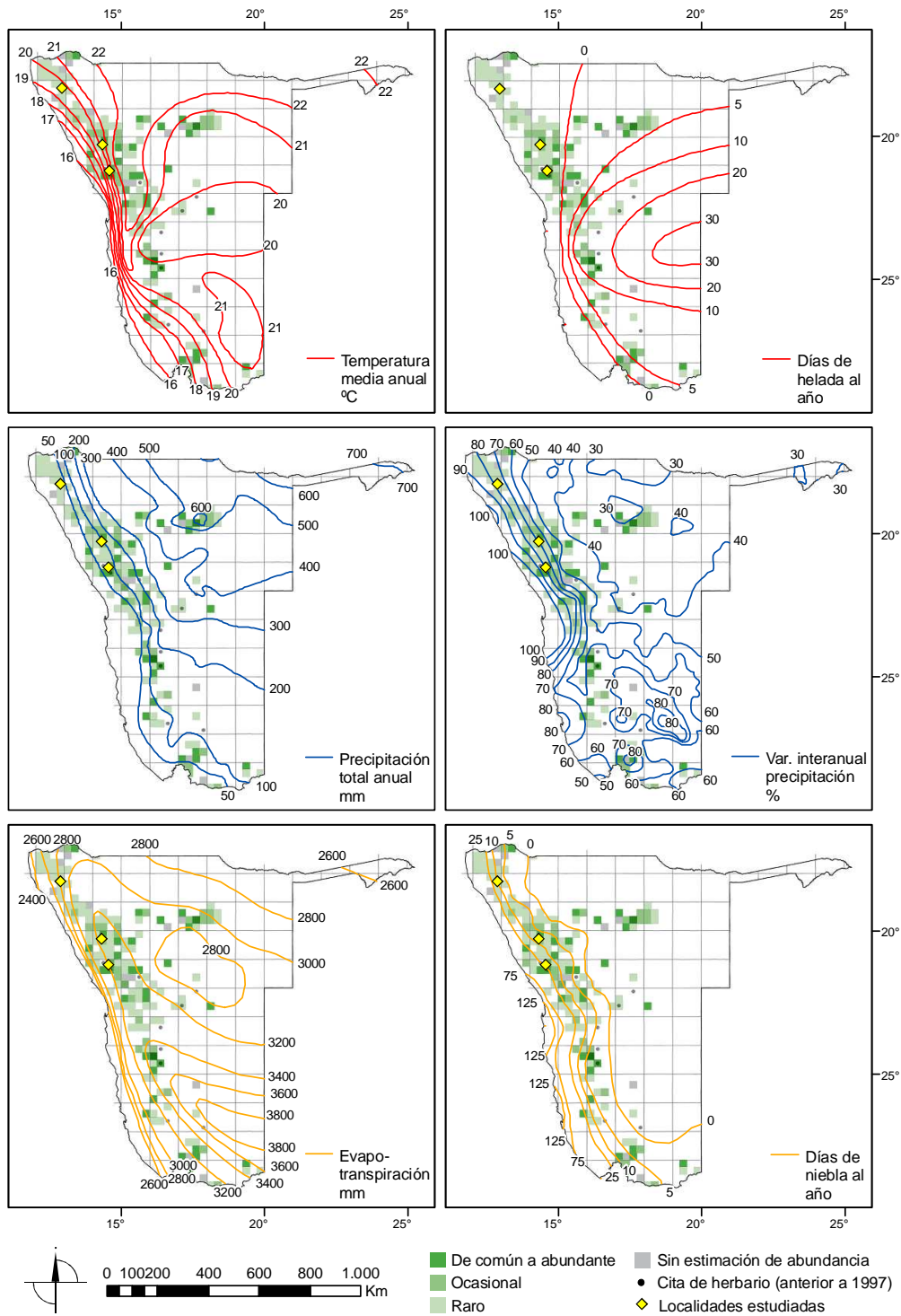


Euphorbiaceae

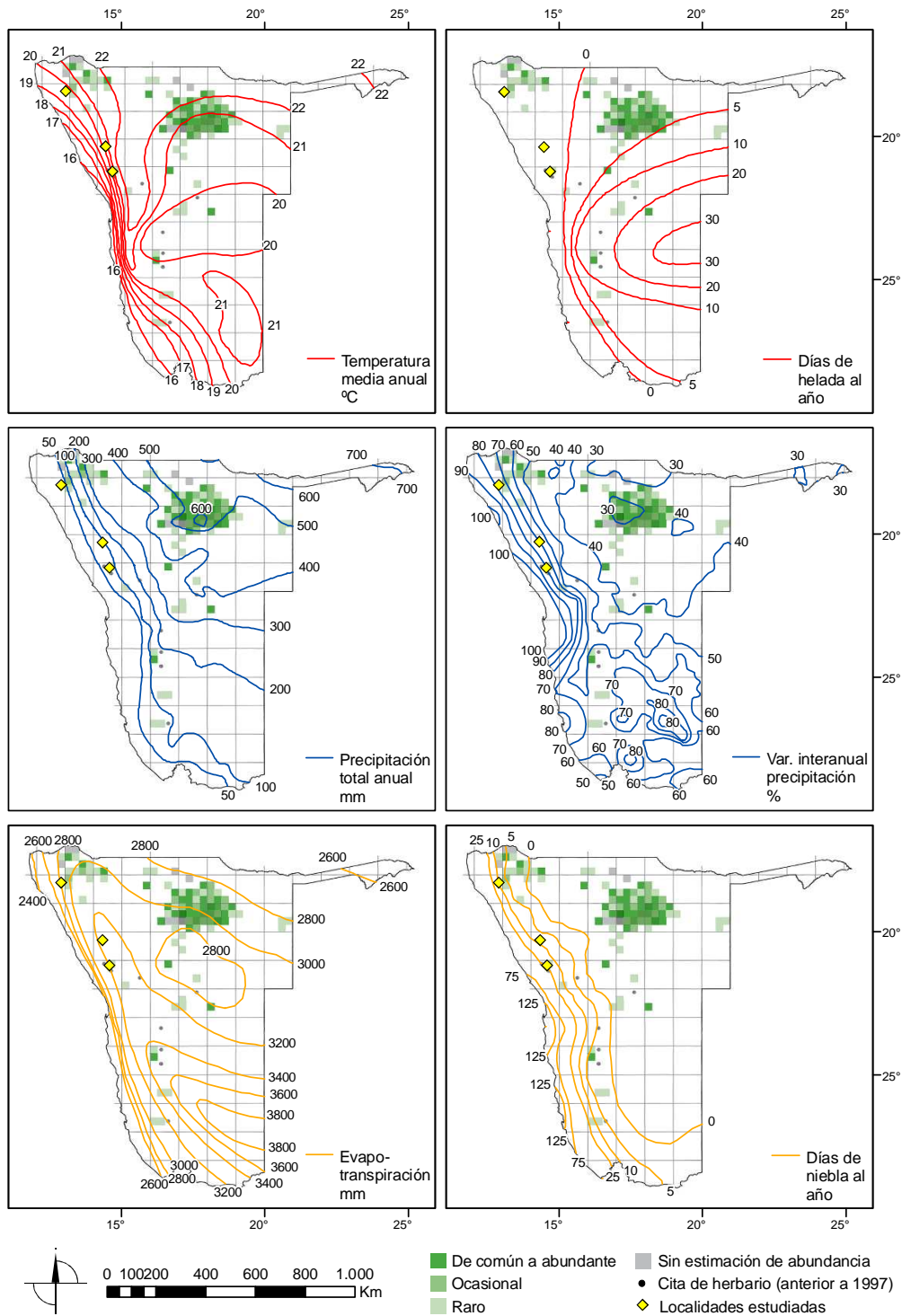
Euphorbia damarana



Euphorbia virosa

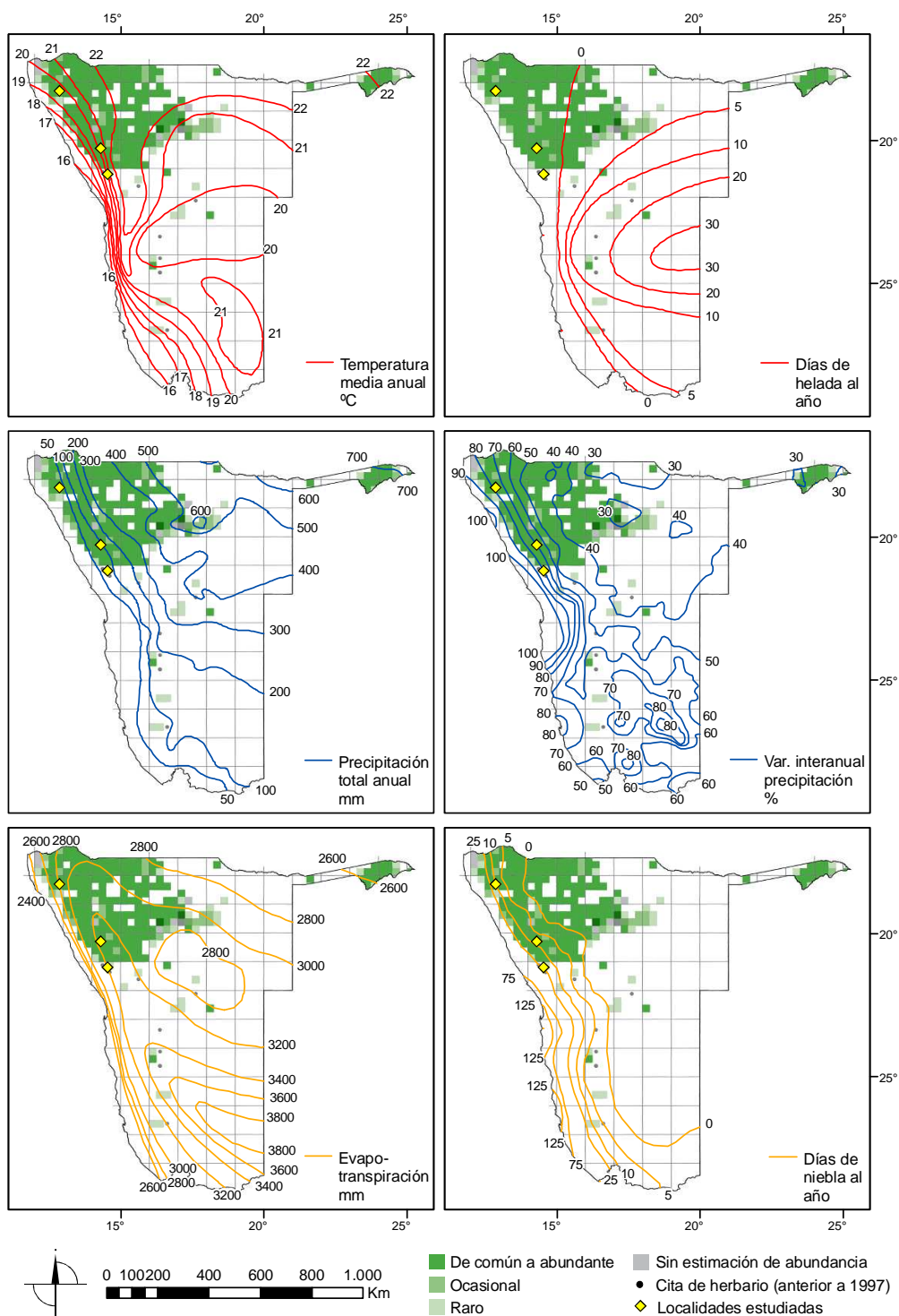


Spirostachys africana



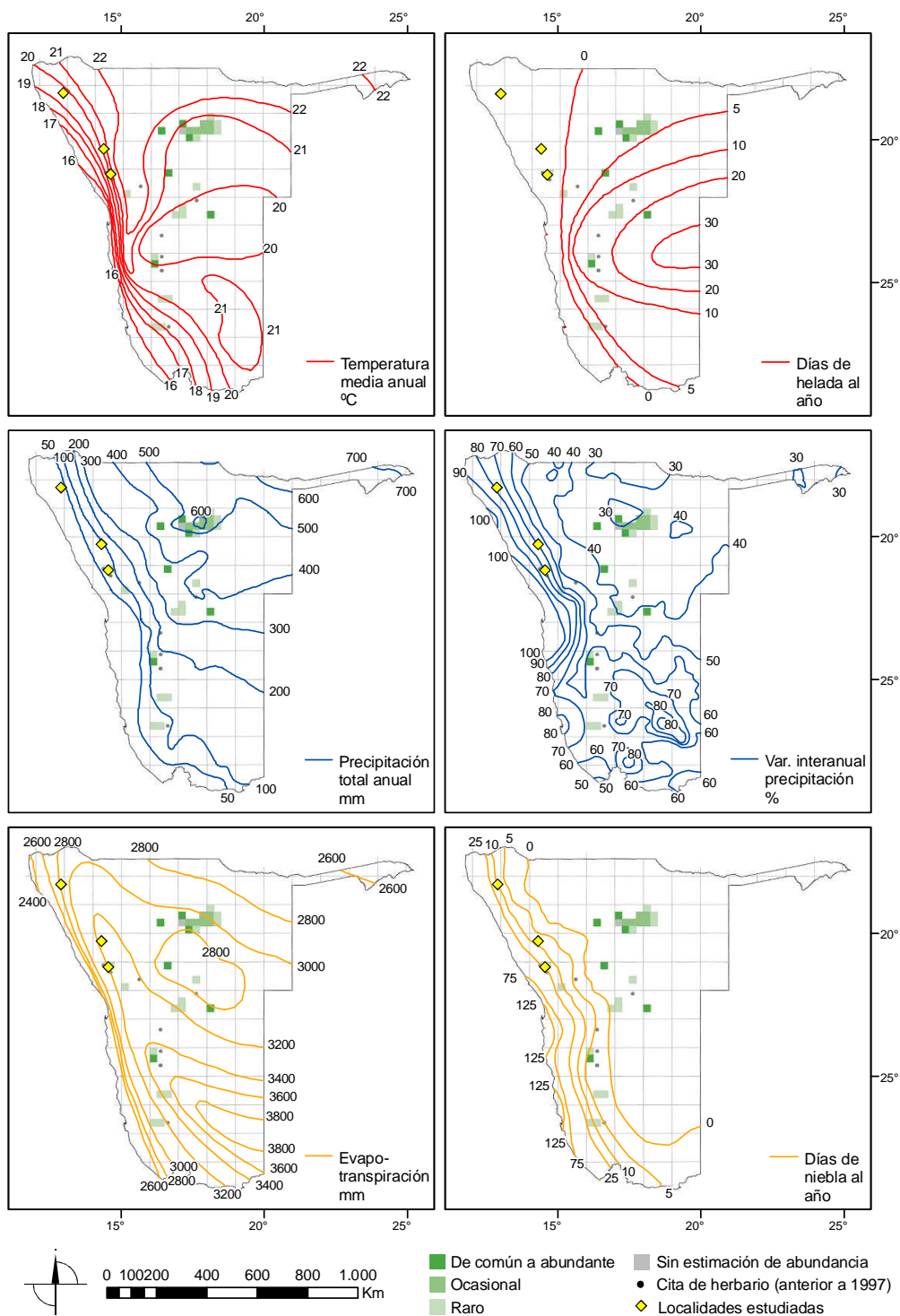
Fabaceae: Cesalpinoideae

Colophospermum mopane



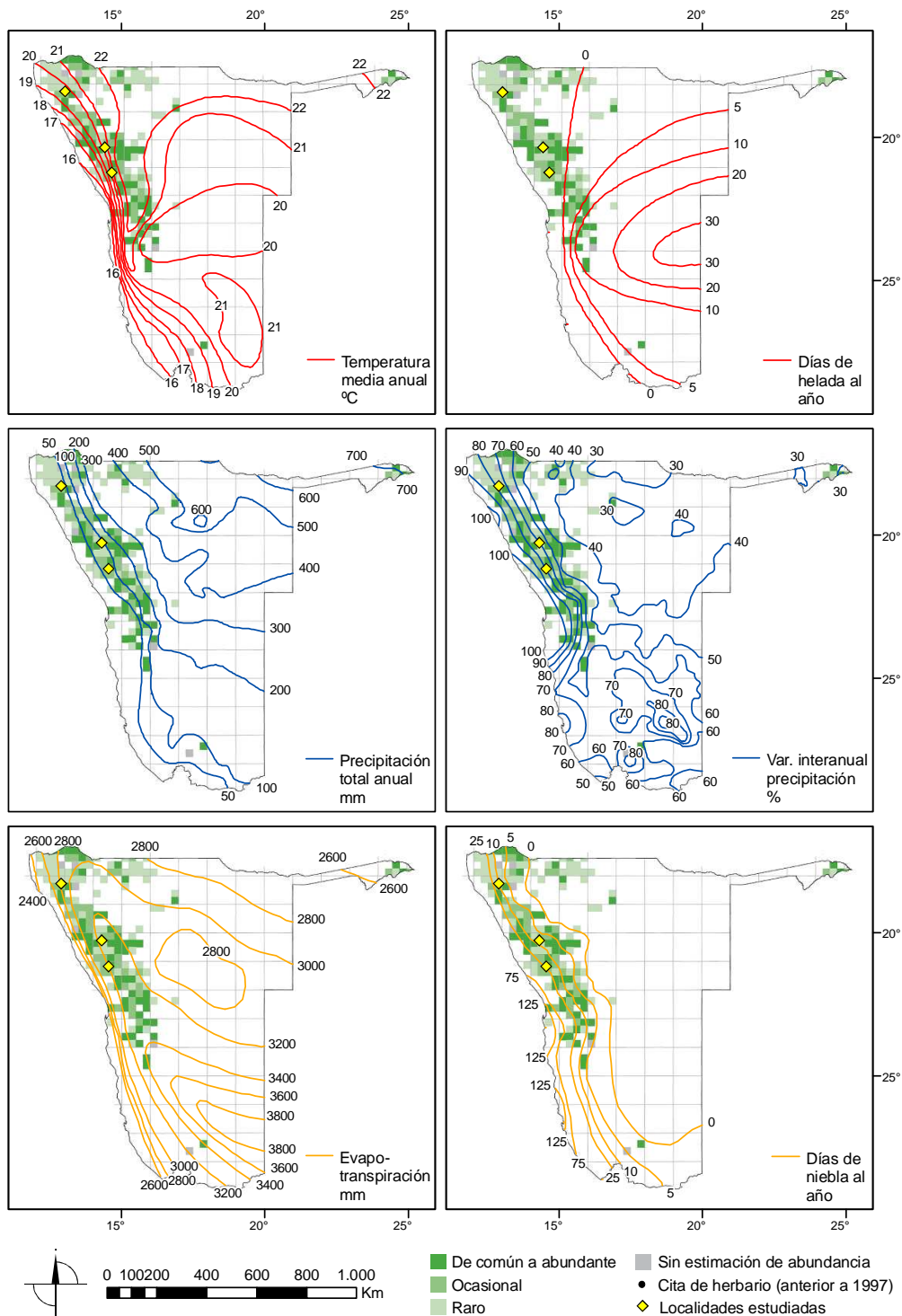
Oleaceae

Olea europaea sbsp. africana



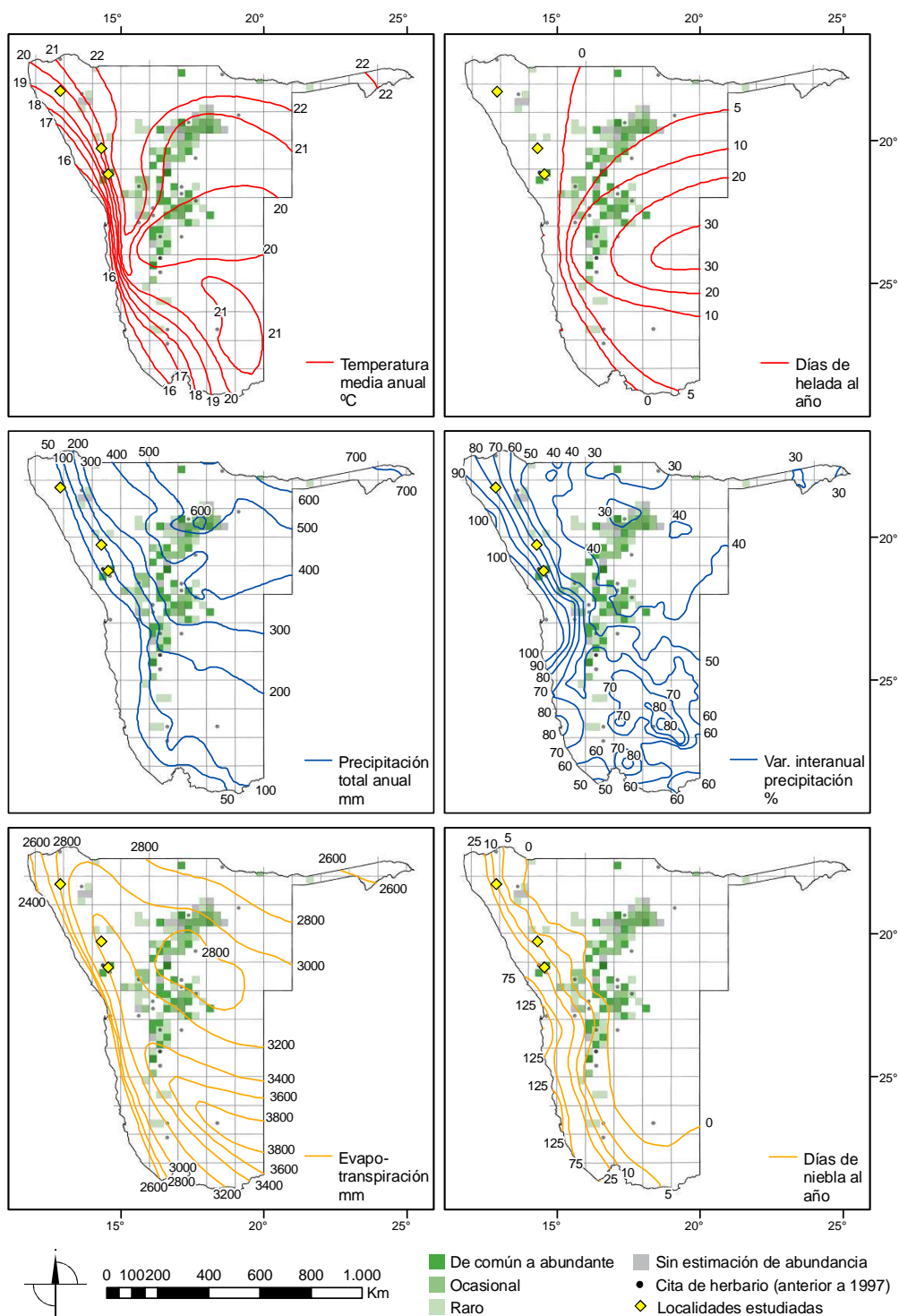
Salvadoraceae

Salvadora persica

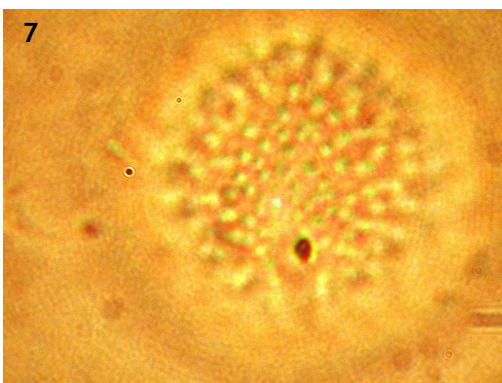
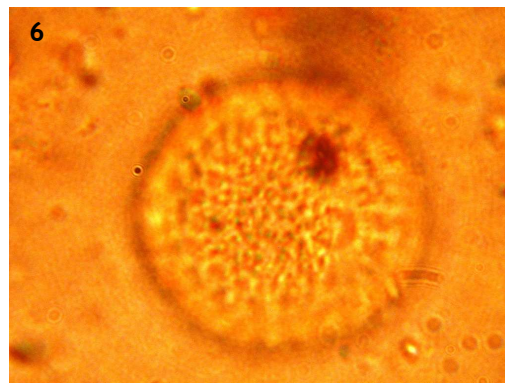
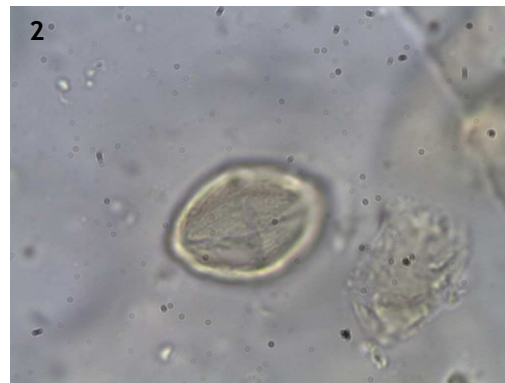


Sterculiaceae

Dombeya rotundifolia

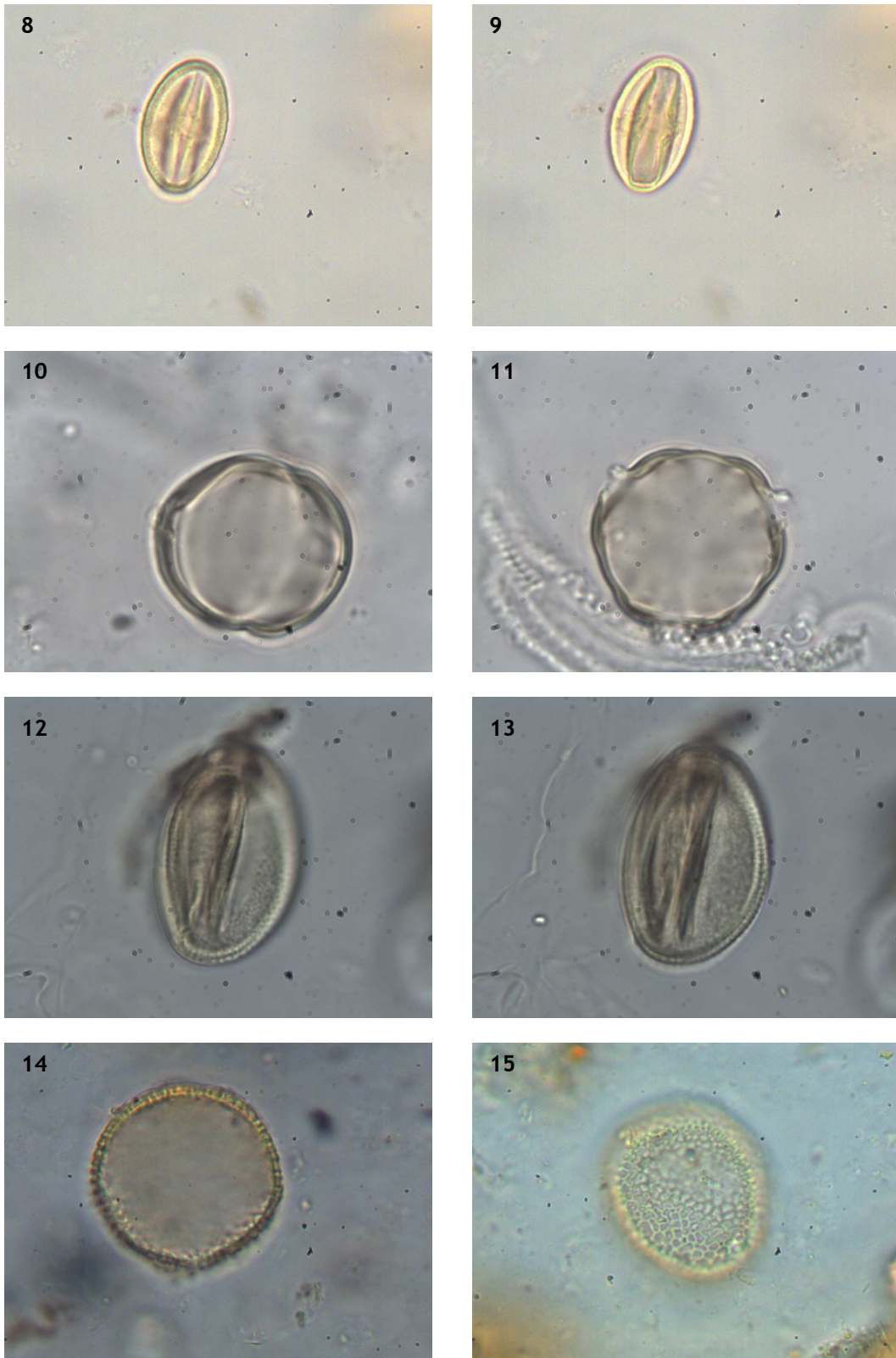


A.I.4 Imágenes de los tipos polínicos más relevantes



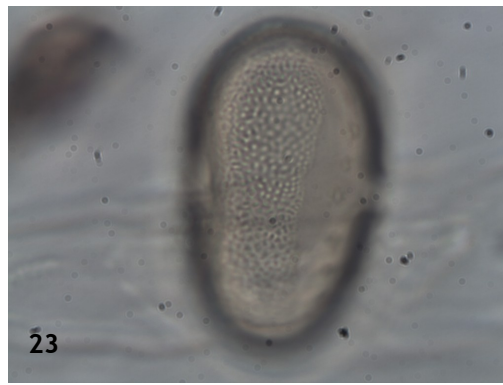
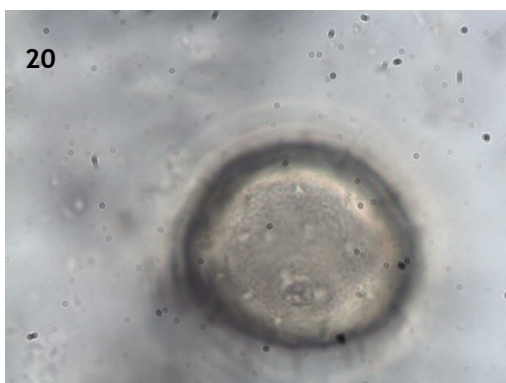
1, 2, 3, 4: *Rhus* sp.
5, 6 y 7: *Commiphora* sp.

●—————●
20 μ



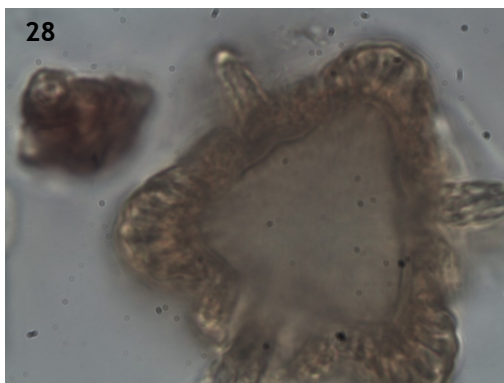
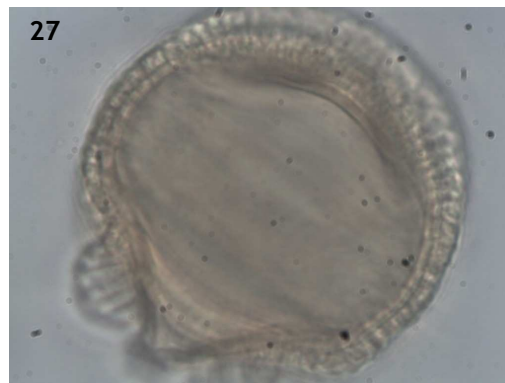
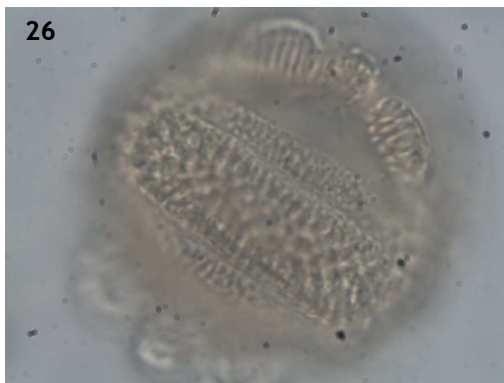
8,9: Capparaceae. 10, 11: Combretaceae. 12, 13: *Euclea* sp. 14 y 15: *Colophospermum mopane*

20 μ



16: Mimosoideae. 17, 18: *Salvadora persica*. 19, 20: *Dombeya rotundifloia*. 21, 22: *Grewia* sp. 23: *Blepharis* sp

● ————— ●
20 μ



24: *Blepharis* sp 25: *Justicia-Monechma*-type, 26, 27, 28: *Petalidium*- type.. 29, 30 v 31: *Ruellia*-type

● ————— ●
20 μ

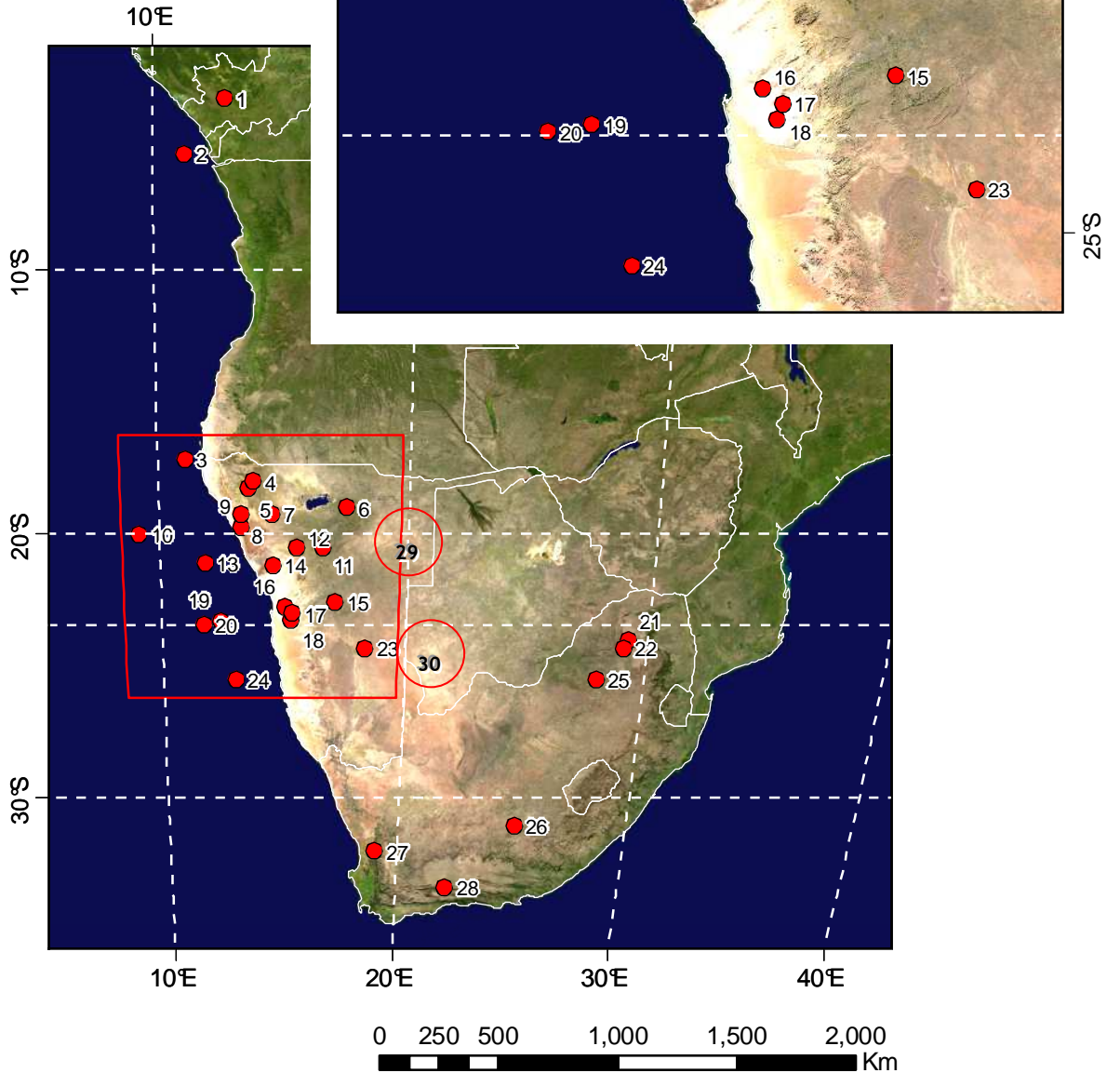
APÉNDICE II

Mapa que muestra la situación de los trabajos referidos, así como los tres sitios descritos en esta memoria de tesis.

Leyenda

- Localidades referidas
- ☆ Localidad estudiada
- Namibia.shp

0 50 100 200 300 400
Km



No Referencia	Localidad
1 Vincens <i>et al.</i> ,1998	Sinnda
2 Schefuß <i>et al.</i> 2005	GeoB 6518
3 Shi <i>et al.</i> 2005; Dupont <i>et al.</i> 2004; Gingele, 1996	GeoB 1023
4 Lensen-Erz y Vogelsang, 2005; Brunotte <i>et al.</i> , 2002	Omungunda
5 Albrecht <i>et al.</i> , 2001	Oruwanje
6 Scott <i>et al.</i> 1991	Otjikoto
7 Eitel <i>et al.</i> 2001 Srivastava <i>et al.</i> , 2005	Hoanib
8 Eitel <i>et al.</i> 2001 Srivastava <i>et al.</i> , 2005	Hoarusib
9 Eitel <i>et al.</i> 2005; 2006	Aamspoort
10 Rommerskirchen <i>et al.</i> , 2003	GeoB 1028
11 Eitel <i>et al.</i> , 2002	Otjiwarongo
12 Eitel <i>et al.</i> , 2001	Huab
13 Rommerskirchen <i>et al.</i> , 2003	ODP 1082
14 Kinahan, 1991	Falls Rock
15 Scott <i>et al.</i> , 1991	Windhoek
16 Brook <i>et al.</i> , 1996	Rössing Cave
17 Brain y Brain, 1977	Mirabib
18 Srivastava <i>et al.</i> 2006; Heine y Heine, 2002; Scott, 1996	Homeb-Kuiseb
19 Shi <i>et al.</i> 2001; Little <i>et al.</i> , 1997	GeoB 1711
20 Rommerskirchen <i>et al.</i> , 2003	GeoB 1710
21 Holmgren <i>et al.</i> , 2003	Cold Air cave
22 Scott, 1999	Wonderkrater
23 Stute y Talma, 1997	Stampriet
24 Rommerskirchen <i>et al.</i> 2003	ODP 1084
25 Partridge <i>et al.</i> , 1997	Pretoria salt
26 Scott <i>et al.</i> , 2005; Bousman <i>et al.</i> 1988	Blydefontein
27 Scott, 1994; 2006	Packhuis Pass
28 Talma y Vogel, 1992	Cango caves
29 Thomas <i>et al.</i> , 2000; 2002; 2005	Kalahari
30 Thomas <i>et al.</i> , 2000; 2002; 2005	Kalahari

APÉNDICE III

- Gil-Romera, G., Scott, L., Marais, E., Brook, G. A. Middle to late Holocene moisture changes in the desert of northwest Namibia derived from fossil hyrax dung pollen. *The Holocene* (in press)
- Gil-Romera, G., Scott, L., Marais, E., Brook, G. A. Late Holocene environmental change in the north-western Namib desert margin: new fossil pollen evidence from hyrax middens. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (under review)