

**INTERÉS DE ALGUNOS DEPÓSITOS  
BIOGÉNICOS EN LA RECONSTRUCCIÓN  
PALEOAMBIENTAL DE ZONAS ÁRIDAS.  
EL CASO DE *PROCAVIA*, *PETROMUS* Y *NEOTOMA*.  
II. DATOS PALINOLOGICOS**

J. S. CARRIÓN (1), L. SCOTT (2) & O. K. DAVIS (3)

(1) Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Facultad de Biología, Universidad de Murcia, Campus de Espinardo, 30100 Espinardo, Murcia, Spain.

(2) Department of Botany and Genetics, University of the Orange Free State, P.O. Box 339, Bloemfontein 9300, South Africa.

(3) Department of Geosciences, University of Arizona, Tucson, Arizona 85721, USA.

**Resumen:** Con el objetivo de mostrar la potencialidad analítica de algunos depósitos biogénicos en la palinología del Cuaternario reciente, se detallan algunas investigaciones realizadas en Sudáfrica y Namibia sobre *Procapia capensis* (Procaviidae) y *Petromus typicus* (Petromuridae), y en Estados Unidos sobre diferentes especies de *Neotoma* (Cricetidae). Los datos revisados y contrastados con estudios experimentales, demuestran que estos depósitos, especialmente los estratificados de *Procapia*, son fuentes de información de extraordinario valor desde una perspectiva paleoecológica, especialmente en ambientes donde la vegetación tiene un componente florístico dominado por especies zoófilas. Las buenas posibilidades de datación, la homogeneidad de las muestras y su aceptable representatividad del paisaje local y regional, así como la excelente preservación polínica, hacen de los depósitos de *Procapia* un material insustituible en algunos ambientes áridos y semiáridos. Respecto a *Petromus*, se evidencia la necesidad de un mayor número de análisis. La palinología en el caso de *Neotoma*, debido a la alta variabilidad interna de algunas muestras, debería ser contrastada, cuando fuera posible, con estudios de macrorrestos.

**Palabras Clave:** Palinología, Cuaternario, coprolitos, *Procapia*, *Petromus*, *Neotoma*.

**Abstract:** The goal of this paper is to show the potential of some biogenic deposits in Quaternary palynology. Results are presented of pollen analyses carried out in South Africa and Namibia on *Procapia capensis* (Procaviidae) and *Petromus typicus* (Petromuridae), as well as in United States on several species of *Neotoma* (Cricetidae). In the context of experimental research, these results show that *Procapia* middens are of great palaeoecological value, particularly where vegetation is mainly composed by entomophilous species. These middens are suitable of radiocarbon dating, exhibit acceptable pollen homogeneity among samples, good landscape representativity, and excellent pollen preservation. *Procapia* middens are, therefore, a primary source of palaeoecological information in arid lands. Regarding *Petromus*, more analytical effort is needed. The pollen composition of *Neotoma* middens is often variable among samples. It is therefore advisable to contrast palynology with macrofossil analysis.

**Key Words:** Palynology, Quaternary, middens, *Procapia*, *Petromus*, *Neotoma*.

## 1. Introducción

A fin de mostrar el potencial paleoecológico del análisis polínico de los depósitos biogénicos de *Procavia*, *Petromus* y *Neotoma*, expondremos los resultados y conclusiones más importantes de algunos estudios llevados a cabo en Sudafrica, Namibia y suroeste de Estados Unidos (Figs. 1 y 16). Se pondrá un énfasis especial en *Procavia capensis*, dado que sus restos resultan ser los que menos problemas tafonómicos plantean con vistas a la interpretación en términos de paisaje vegetal y paleoclima.

## 2. Secuencias polínicas

### 2.1. Rooiberge Shelter

Se estudiaron 13 muestras en una secuencia diagonal de unos 29 cm, obtenida de una acumulación estratificada de *P. capensis*, en uno de los múltiples escarpes rocosos de Rooiberge, cerca de la localidad de Clarens, Free State (Fig. 1). La secuencia es relativamente reciente y comprende unos 26 años desde la base, la cual pudo ser fechada alrededor de 1962-63 (Scott & Vogel, 1992).

Los diagramas polínicos (Figs. 2 y 3) muestran una parte inferior con predominio de Ericaceae y de los tipos *Pentzia* y *Anthospermum*, observándose una cierta sucesión interna. Subsiguientemente, hay un predominio de tipos leñosos como *Leucosidea* y *Buddleia*, con un componente herbáceo caracterizado por gramíneas y compuestas. La diversidad tipológica es alta y algunos elementos son más abundantes en los estratos más antiguos (*Maytenus*, Ebenaceae, *Rhus*, Scrophulariaceae), otros en los más recientes (*Clutia*, *Acacia*, *Tarchonanthus*, Chenopodiaceae, Umbelliferae, *Selaginella*, Pteridophyta), mientras que ciertos palinomorfos mantienen proporciones bajas y constantes (Myrtaceae, *Myrsine*, Cyperaceae, *Artemisia*, *Ruschia*, *Passerina*, etc). El porcentaje de indeterminados es insignificante a lo largo del registro (consistentemente menor del 5%), en coherencia con una preservación polínica excelente. En cuanto a la concentración total, hay que resaltar que ésta resulta sorprendentemente alta, con valores habituales por encima de 100.000 pólenes/gramo, alcanzando un máximo en torno a 640.000 pólenes/gramo coincidente con el de *Buddleia* (Fig. 2), el cual puede haber sido parcialmente determinado por un transporte selectivo.

La simple apreciación visual de los palinogramas evidencia una representatividad más que aceptable de los espectros polínicos en relación a la vegetación actual. Localmente, hay un predominio de formaciones graminoides, como ocurre en la mayor parte de las montañas y valles adyacentes. Sin embargo, en las zonas rocosas de altitud inferior a 2000 m o en las exposiciones térmicamente más favorables, crecen comunidades arborescentes de *Buddleia salviifolia*, *Leucosidea sericea*, *Clutia pulchella* y *Maytenus heterophylla*. Por otro lado, en ambientes cacuminales, se observa el desarrollo de una serie fisionómicamente relacionada con el fynbos capense, y en la que predominan *Passerina montana* y diferentes especies de *Erica*.

Las fluctuaciones en la composición polínica relativa parecen estar relacionadas con la acción combinada del cambio climático, el pastoreo y otras influencias locales. La estación de Bethlehem, situada a 40 Km al norte de Clarens, proporciona datos meteorológicos susceptibles de comparación con la curva de AP (Fig. 4). Por otro lado, los datos históricos recientes evidencian que la vertiente estudiada estuvo sobrepastoreada entre 1950 y 1985. La situación original plantea un paisaje dominado por comunidades heliófilas de asteráceas tipo *Pentzia*. El incremento progresivo de especies leñosas que acontece a continuación, podría ser parcialmente la consecuencia de la presión pastoral. Coetáneamente a este desarrollo se produjo la llegada del tendido eléctrico a Clarens, lo cual provocó una disminución en la demanda de madera como combustible, y en consecuencia, pudo también favorecer la expansión de la vegetación leñosa. La influencia del nivel de precipitaciones parece manifestarse en que los descensos de AP (por ejemplo, en 1964, 1967 y 1988) coinciden con máximos pluviométricos. Esto podría explicarse en función de que la respuesta fenológica de los elementos arbóreos es mucho más lenta que la de los terófitos y céspedes hemicriptofíticos de gramíneas.

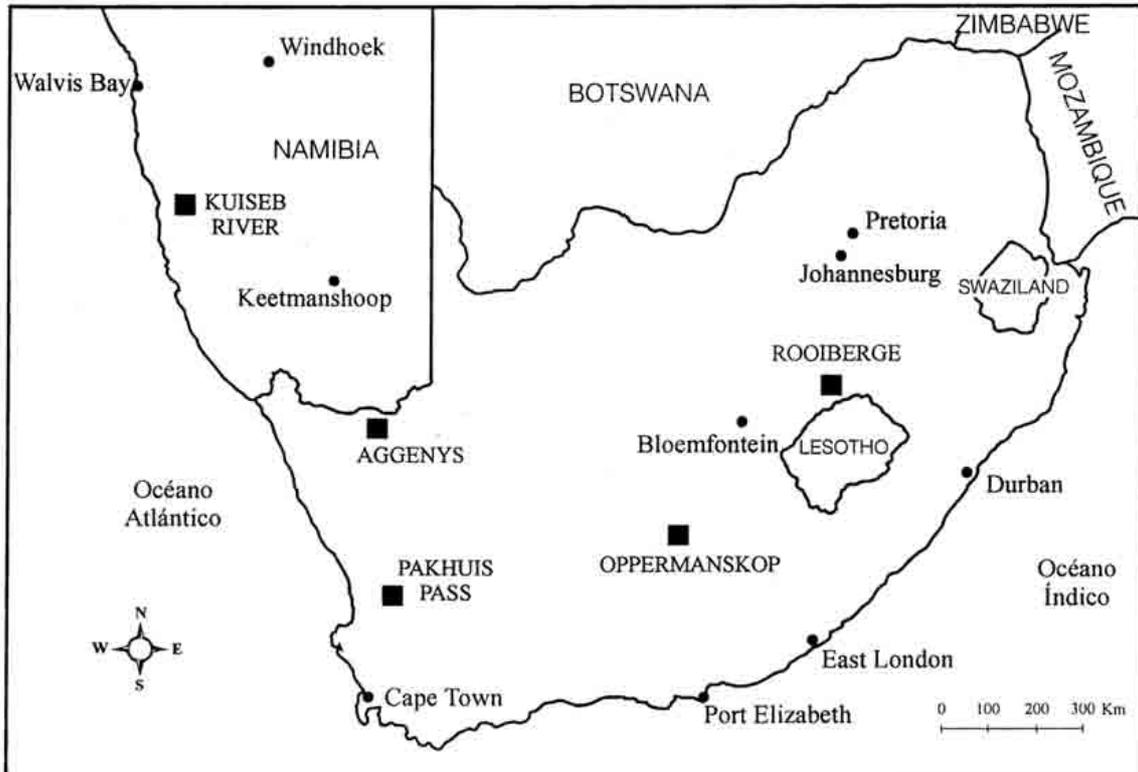


Fig. 1. Localidades estudiadas en el sur de Africa.  
Location of the sites studied in southern Africa.

## 2.2. Oppermanskop

Se investigaron dos depósitos de *P. capensis* localizados a 1700 m, sobre las areniscas de Blydefontein, cerca de Noupoort, Sudáfrica, en el bioma denominado karoo, bajo un ombroclima semiárido y con unas precipitaciones medias aproximadas de 366 mm anuales (Fig. 1).

El diagrama de Oppermanskop (Fig. 5) muestra un pico importante de gramíneas en la base de la secuencia (alrededor de 1200 años BP). Posteriormente, éstas decrecen hacia 1000 años BP, incrementándose las compuestas, escrofuláricas y ciperáceas. Después, entre 13 y 15 cm, las gramíneas se incrementan nuevamente para declinar de forma episódica hasta el final del registro, coincidiendo con incrementos de *Rhus*, *Euclea*, compuestas y quenopodiáceas. En la secuencia de Meerkat, menos potente, se da un cambio similar que representa la sucesión durante los últimos 300 años (Scott & Bousman, 1990).

Las proporciones de polen arbóreo son mayores en Oppermanskop que en Meerkat, probablemente debido a que la vegetación circundante es también más densa. Sin embargo, esto no se refleja en los espectros de superficie (Fig. 6), en los cuales predominan gramíneas y compuestas. De hecho, la vegetación circundante al abrigo de Oppermanskop está dominada por *Rhamnus prinoides*, *Cussonia paniculata*, *Rhus burchelli*, *Diospyros lycioides*, *Tarchonanthus camphoratus*, *Maytenus*, etc. Estas formaciones de montaña son discordantes con la vegetación del entorno, un karoo arbustivo. En otras localidades similares se observa la presencia de *Rhus erosa*, *Euclea crispa*, *Diospyros austro-africana* y la liana *Clematis brachiata*. Las concentraciones polínicas son generalmente menores de 100.000 pólenes/gramo.



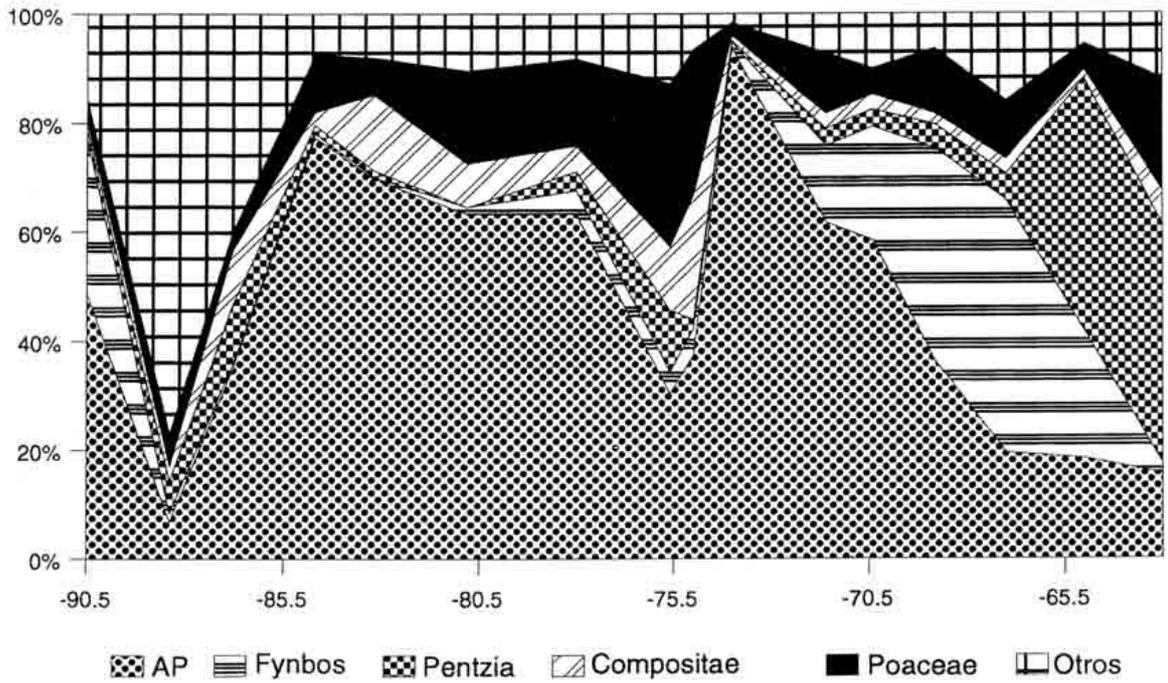


Fig. 3. Diagrama sintético de la secuencia de Rooiberg, Clarens.  
 Summary pollen diagram of the hyrax midden sequence from Rooiberg Shelter, Clarens.

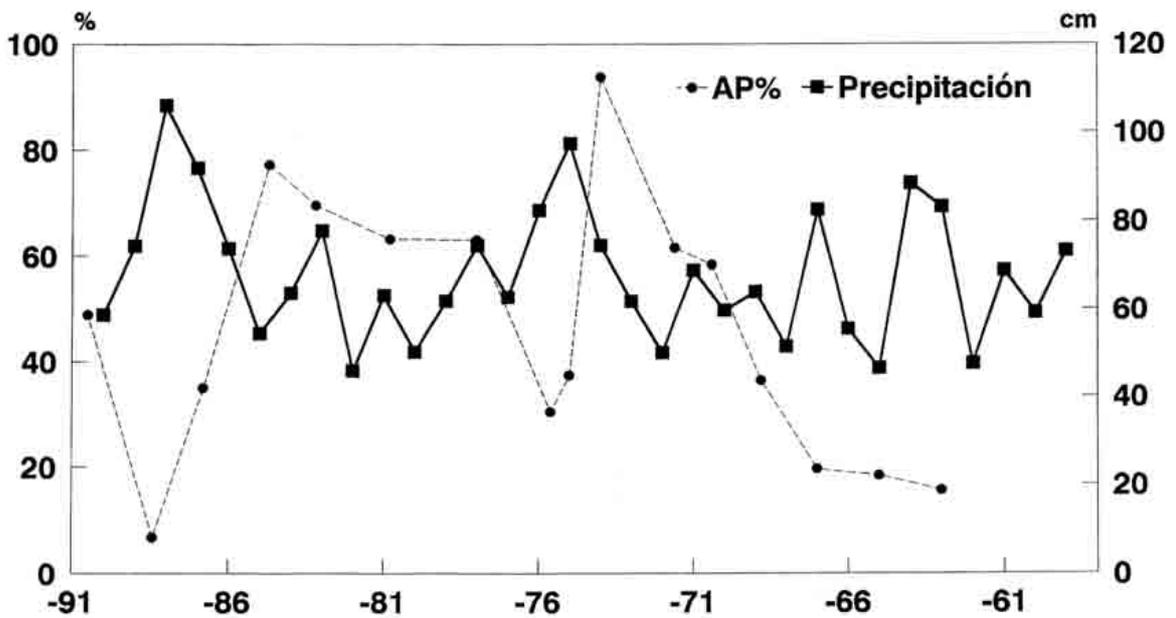


Fig. 4. Relación entre precipitaciones y contenido polínico en la secuencia de Rooiberg.  
 Rainfall data for Bethlehem between 1959 and 1990 compared with the tree pollen contents in the hyrax midden between ca. 1963 and 1990.

La secuencia de Oppermanskop (Fig. 5) sugiere condiciones climáticas húmedas entre 1200 y 300 años BP, con la excepción de un corto intervalo alrededor de 1000 años BP donde la vegetación arbustiva se expande, y que podría haber sido determinado por la prominente sequía constatada a finales del siglo XIX y principios del XX (Scott & Bousman, 1990). Después de 300 años BP, se incrementan *Rhus*, *Euclea* y las asteráceas, notándose una tendencia hacia la aridificación que, en cualquier caso podría tener un origen parcialmente antrópico por la denudación agropastoral de la zona. Esta evolución vegetal se adecúa notablemente al modelo de Roux & Voster (1983) sobre la dinámica paisajística del Karoo.

### 2.3. *Pakhuis Pass*

El abrigo rocoso de donde se extrajeron las muestras de *P. capensis* se encuentra bajo areniscas paleozoicas de la cordillera Cedarberg, en la región sudafricana del Cabo (Fig. 1). La vegetación actual es una maquia dentro del bioma denominado fynbos y en posición próxima al ecotono con el Karoo. Las lluvias son de invierno y se registran unos 450 mm de media anual. La vegetación está compuesta por asteráceas, diversas familias de plantas suculentas, restionáceas y nanofanerófitos como *Rhus* y *Euclea*. La potencialidad pluviométrica es mayor con la altitud, sobre todo por encima de los 1200 m, donde se pueden alcanzar hasta 1000 mm anuales y, donde la vegetación se transforma en un fynbos ombrófilo con predominio de ericáceas, restionáceas y proteáceas (Moll et al., 1984).

Se tomaron 16 muestras para análisis polínico y 15 para dataciones por radiocarbono, resultando en una secuencia desde aproximadamente 19.700 hasta 1370 años BP (Fig. 7). Estas fechas significan los depósitos de *P. capensis* más antiguos de África. También se muestrearon depósitos fecales recientes y sedimento en diferentes puntos a lo largo de un transecto que alcanzó hasta 20 Km al sur de la oquedad.

Los espectros polínicos de superficie (Fig. 8), encajan bien con las vegetaciones circundante y regional. En cuanto a la secuencia fósil (Fig. 9), los tipos más importantes son Restionaceae, Asteraaceae (incluyendo *Stoebe*), Cyperaceae, Poaceae, *Dodonea* y *Olea*. Se pueden observar dos zonas separadas por la línea de 14.000 BP. La zona A refleja la vegetación durante el último máximo glacial y la zona B el Tardiglacial y el Holoceno. En la zona A hay relativamente más polen de Scrophulariaceae, *Stoebe*, *Cliffortia*, *Lobostemon* y Proteaceae. La zona B muestra más suculentas, sobre todo Aizoaceae, *Dodonea* y *Olea*. Los elementos del componente ericoide, como Ericaceae, *Passerina* y *Cliffortia*, nunca son muy abundantes, pero son más característicos de la zona A.

Los resultados se ordenaron usando un análisis de componentes principales, el cual incluye 49 tipos (Fig. 10). De forma coherente con la zonación visual establecida previamente (Fig. 9), se observan afinidades positivas para *Stoebe*, Scrophulariaceae, *Lobostemon*, *Cliffortia*, Poaceae, Proteaceae y *Clutia*; y negativas para Aizoaceae, Restionaceae, *Anthospermum*, *Olea*, esporas de Pteridophyta, *Dodonea* y *Aloe*.

Cuando comparamos los datos de las tanatocenosis (Fig. 9) con los espectros polínicos recientes (Fig. 8), hay una falta global de analogía bastante aparente. Las afinidades son mayores entre las floras registradas por encima de los 800 m y las asociaciones polínicas correspondientes al último período glacial, en concreto la que forman *Stoebe* y Ericaceae, la cual resulta típica del Pleistoceno Superior en el sur del continente africano (Scott, 1989). Las muestras holocenas muestran una combinación de Aizoaceae con mayor frecuencia relativa de *Dodonea*, *Olea* y *Euclea*, es decir, más elementos arbustivos y arbóreos que las muestras pleistocenas. En un contexto global, este hecho tiene conexión con el descubrimiento, en las zonas templadas y subtropicales del Hemisferio Norte, de que la respuesta vegetal a los cambios climáticos postglaciares ha tenido un comportamiento indiscutiblemente individual (Huntley, 1990; Prentice et al., 1991). Así, lo que se conoce actualmente como asociación vegetal, al margen de su extensión espacial, no tiene precisamente una larga historia.

El incremento en los elementos leñosos sugiere una mejoría climática a partir de 14.000 años BP, que tiene un claro paralelismo en las secuencias del Mediterráneo español, donde se constata una



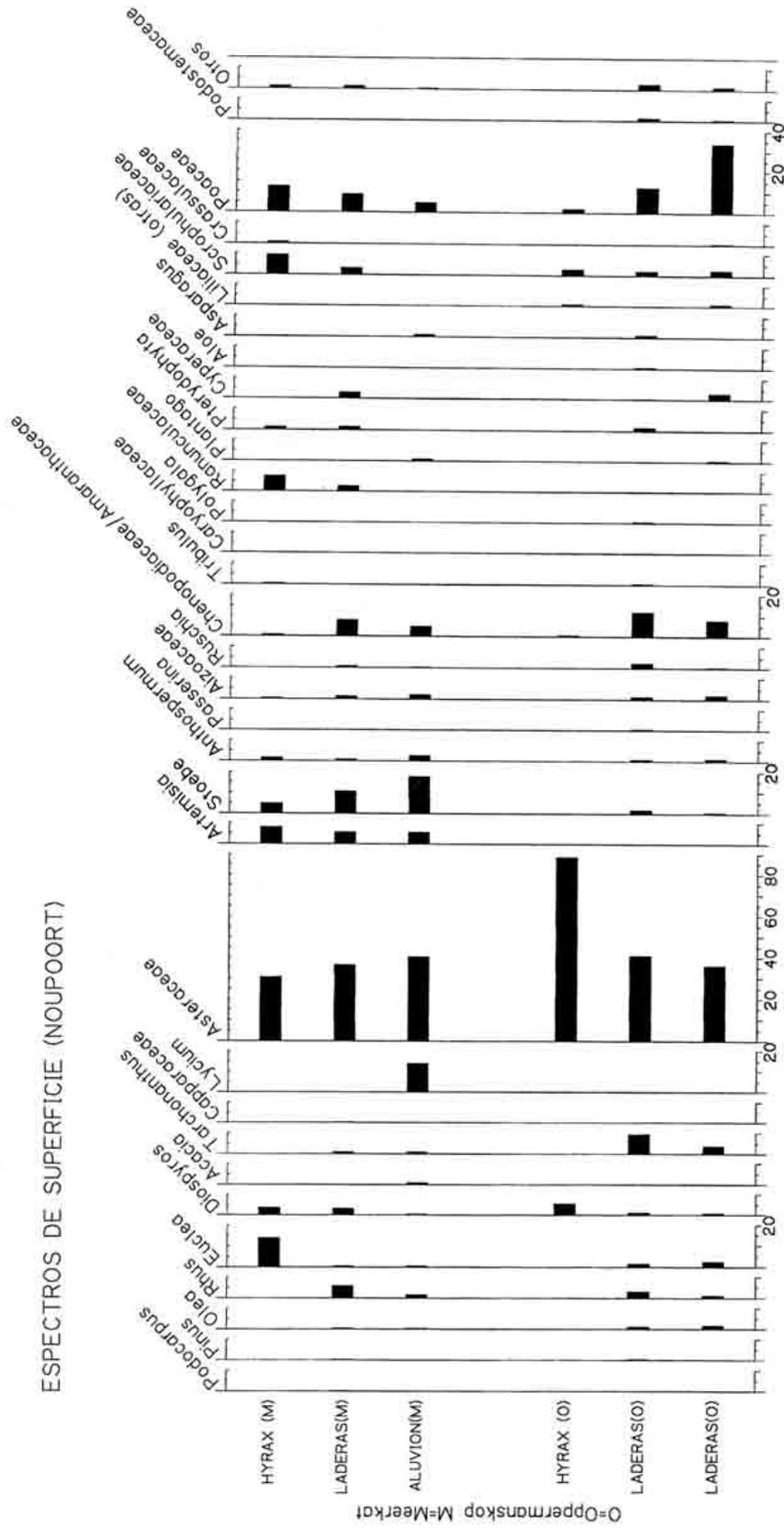


Fig. 6. Espectros polínicos de superficie en Noupoort. Surface pollen percentages from Blydefontein Basin, Noupoort.

colonización tardiglacial de *Quercus*, que se anticipa a la entrada del Holoceno nordeuropeo. Esto es visible en Padul (Pons & Reille, 1988), Lago de Ajo (Watts 1986), y en menor medida, en Carihuela (Carrión et al., en revisión). Resulta igualmente fascinante que *Stoebe* y Ericaceae vuelvan a incrementarse en el Holoceno final porque ésto sería un elemento de apoyo a la hipótesis de Magri (1995), que sostiene que los efectos del advenimiento de una nueva era glacial se manifiestan ya en el proceso de creciente deforestación de la cuenca mediterránea. El cambio climático con una tendencia hacia la aridificación estaría creando oportunidades para la extensión de comunidades heliófilas en detrimento de los bosques. La secuencia de Pakhuis Pass, por su posición bioclimática y biogeográfica transicional, habría resultado, por tanto, especialmente sensible a los cambios climáticos, y confirma el hecho de que las iniciativas internacionales de investigación insistan en la selección de puntos de muestreo en áreas de ecotono entre los grandes biomas, y no en el centro de los mismos, donde la vegetación parece haber respondido de forma acomodaticia a los cambios en los factores físicos del entorno.

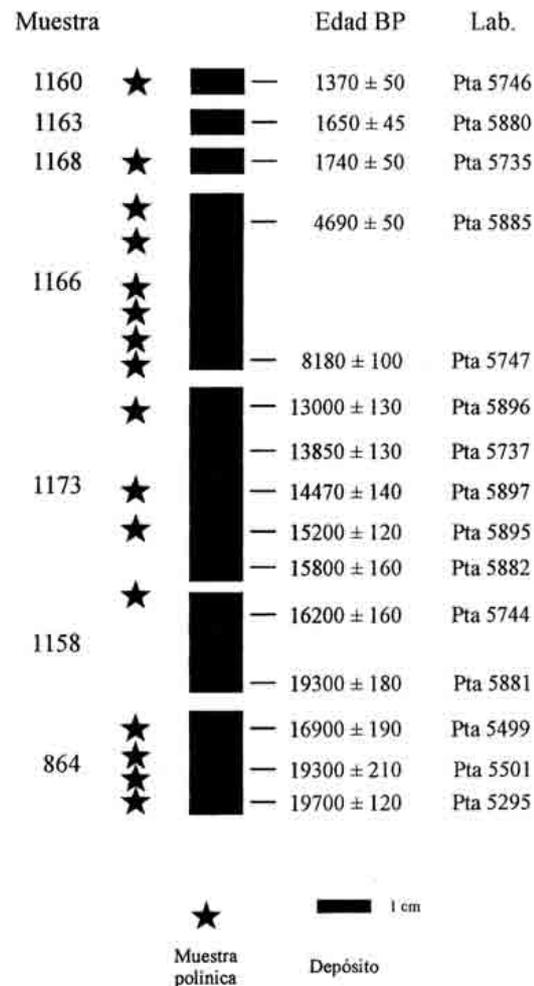


Fig. 7. Resultados de las dataciones radiocarbónicas en la secuencia de Pakhuis Pass.  
Schematic diagram of the hyrax middens showing positions of samples for radiocarbon dating and pollen analysis.

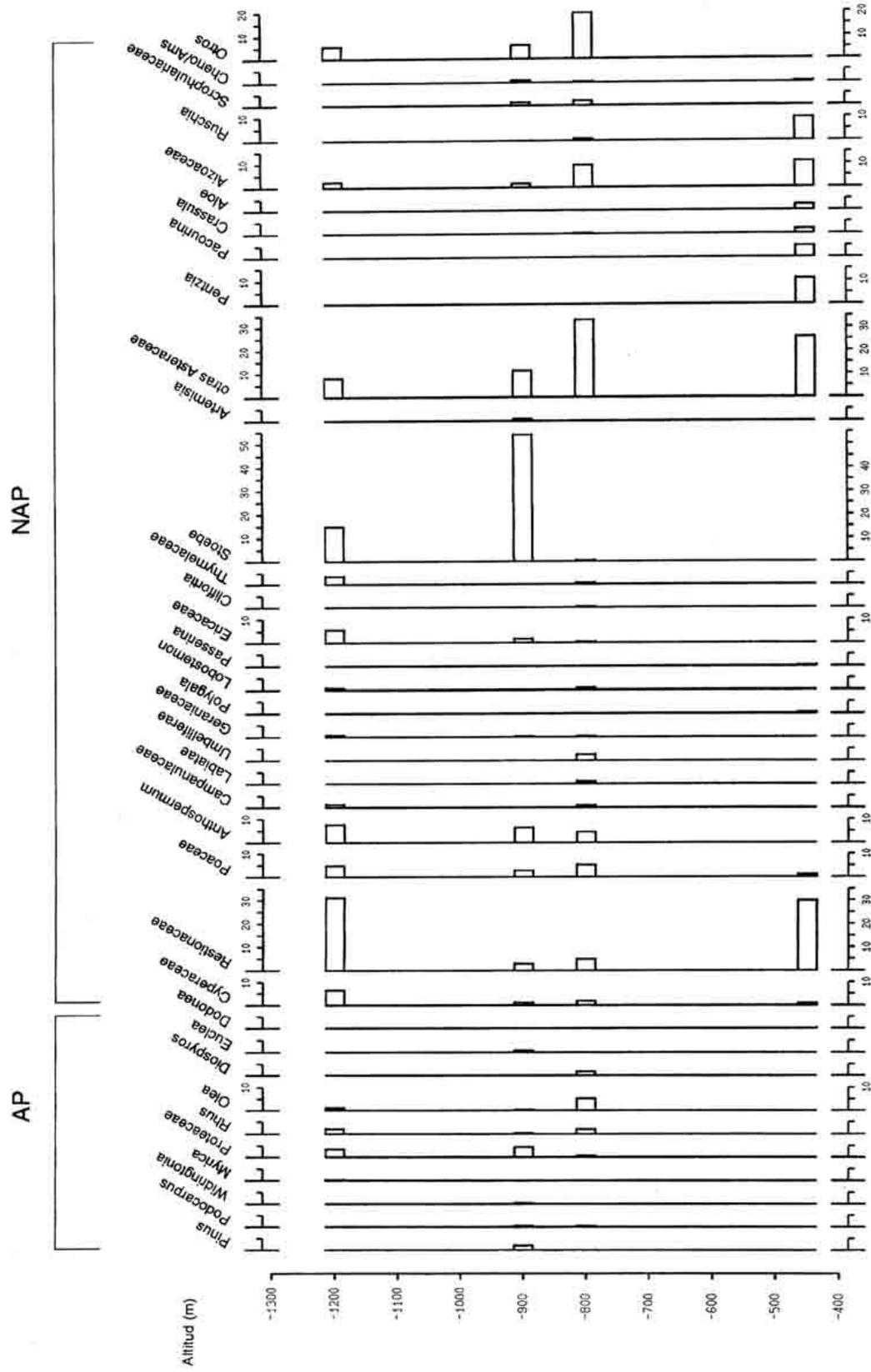


Fig. 8. Diagrama polínico de muestras de superficie en el transecto del Cederberg. *Pollen diagram of recent samples along an altitudinal transect of the Cederberg.*

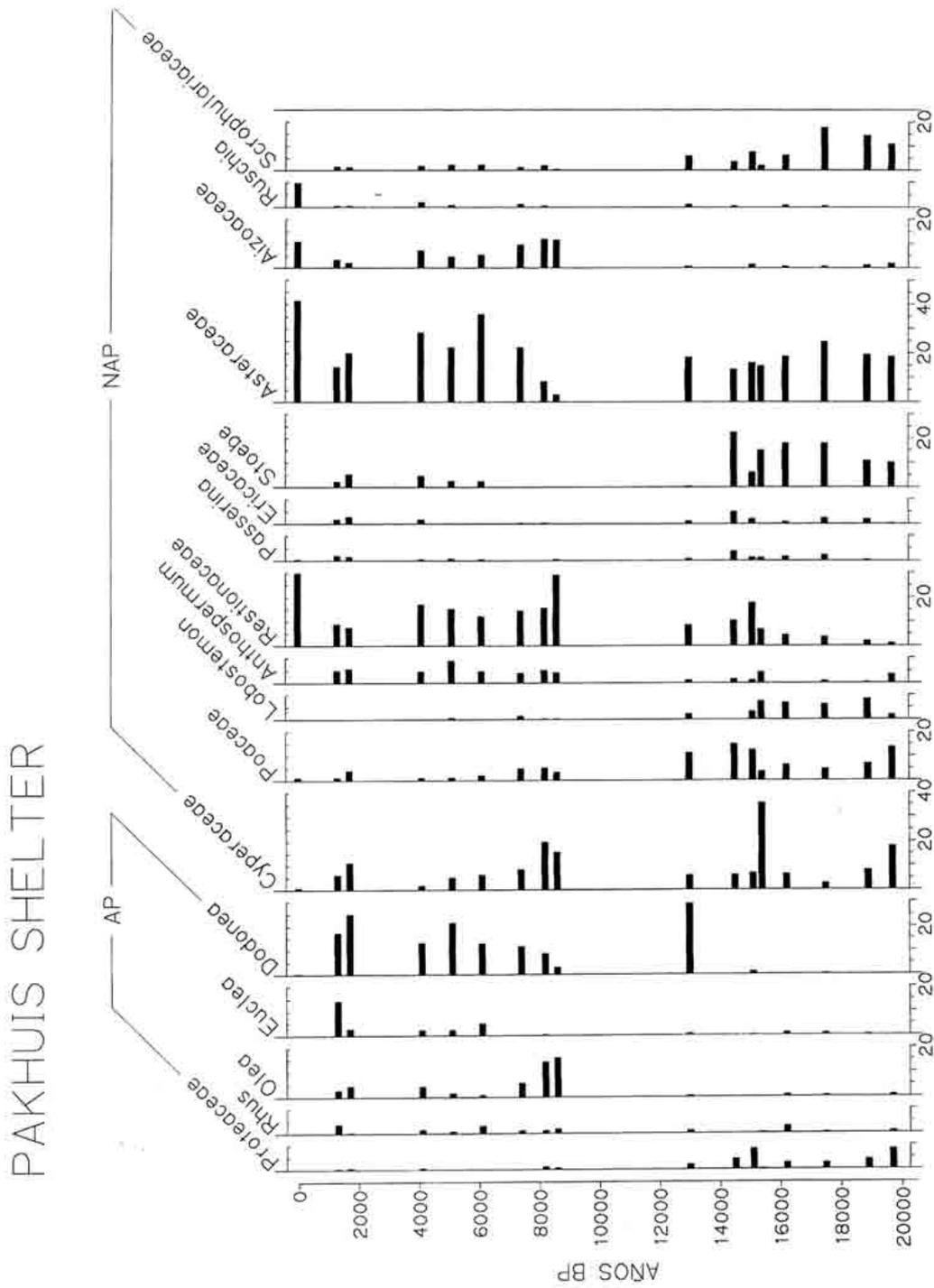


Fig. 9. Diagrama polínico de *Procapra* en Pakhuis shelter. The spectra are arranged according to age estimates based on radiocarbon dates in Fig. 8.

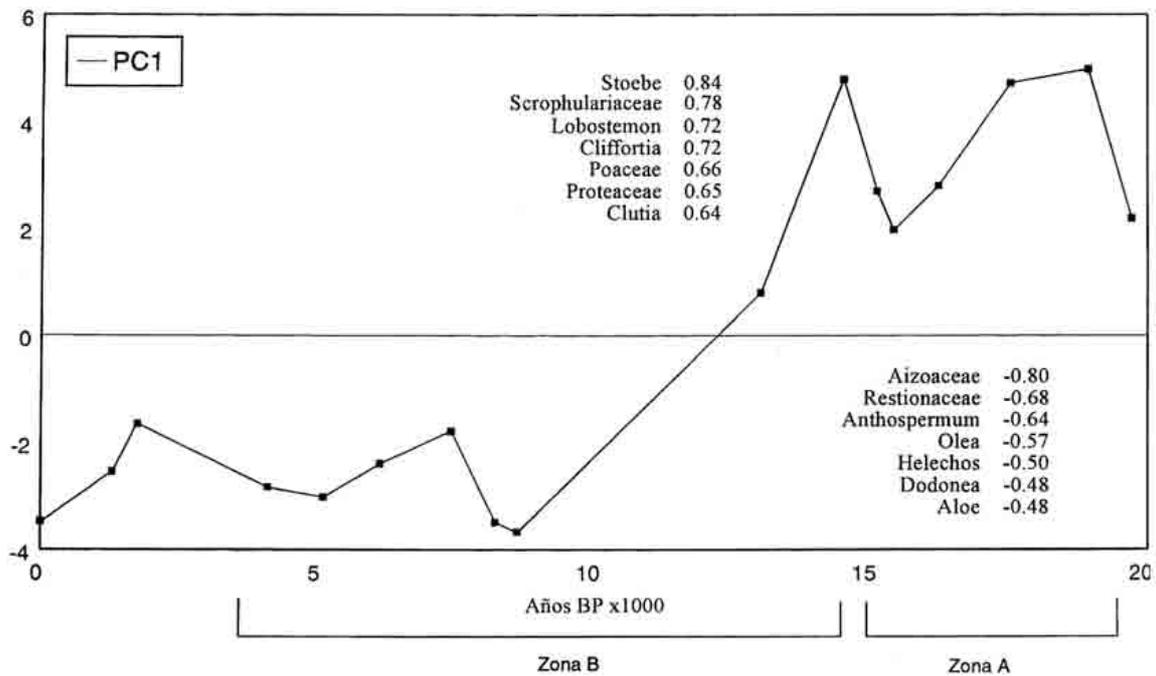


Fig. 10. Resultados del análisis de componentes principales en Pakhuis Pass. First principal component values for midden pollen data plotted against age estimates of spectra. The weightings of some positively loaded pollen taxa are indicated in the upper part of the diagram and negatively loaded ones in the lower part.

#### 2.4. Los depósitos de *Procapra* en Namibia

Los resultados hasta la fecha se limitan a 9 depósitos fósiles y algunos excrementos recientes de *P. capensis*, dispersos a lo largo de varios abrigos rocosos que bordean el Río Kuiseb en el Desierto del Namib (Fig. 1). Las 15 dataciones radiocarbónicas establecen una secuencia cronoestratigráficamente coherente que cubre los últimos dos mil años (Fig. 11).

Las concentraciones polínicas son muy altas; sólo 5 muestras arrojan valores inferiores al millón de pólenes/gramo (Fig. 12). Los tipos predominantes son Poaceae, *Salvadora*, *Euclea*, *Acacia*, Asteraceae, Aizoaceae y Chenopodiaceae-Amaranthaceae. A nivel de macrorrestos, se han identificado fragmentos de hojas de *Acacia* y algunas semillas (Scott, 1996). Las cinco muestras superiores (Fig. 11) son de origen reciente y supuestamente representan la lluvia polínica actual en un transecto aproximado de 30 Km, con altas concentraciones de *Salvadora* y bajos valores de Poaceae. Esto no responde al cuadro paisajístico local, dominado por freatófitos facultativos (*Acacia erioloba*, *A. albida*, *Tamarix usneoides*, *Euclea pseudobenus*, *Ziziphus mucronata*), y sugiere nuevamente que, en estos ambientes dominados por plantas zoófilas, los depósitos fecales son más fieles a la vegetación regional debido a los tipos particulares de transporte biótico que concurren en su composición polínica.

En el contexto de los conocimientos autoecológicos sobre las especies implicadas (Scott, 1996), el análisis de componentes principales (Fig. 13) permite interpretar las variaciones en las curvas polínicas como el resultado de cambios climáticos. *Salvadora* y *Acacia* covarían concomitantemente para el primer componente, el cual refleja fluctuaciones en las paleotemperaturas. *Acacia albida* y *Salvadora persica* serían los indicadores termófilos. En cuanto al segundo componente, resalta el contraste entre Chenopodiaceae, Acanthaceae, Asteraceae y Aizoaceae por un lado, y *Acacia erioloba*, *Euclea* y Liliaceae por otro. *Acacia erioloba* y *Euclea* serían los indicadores de aridez. Concluyente-

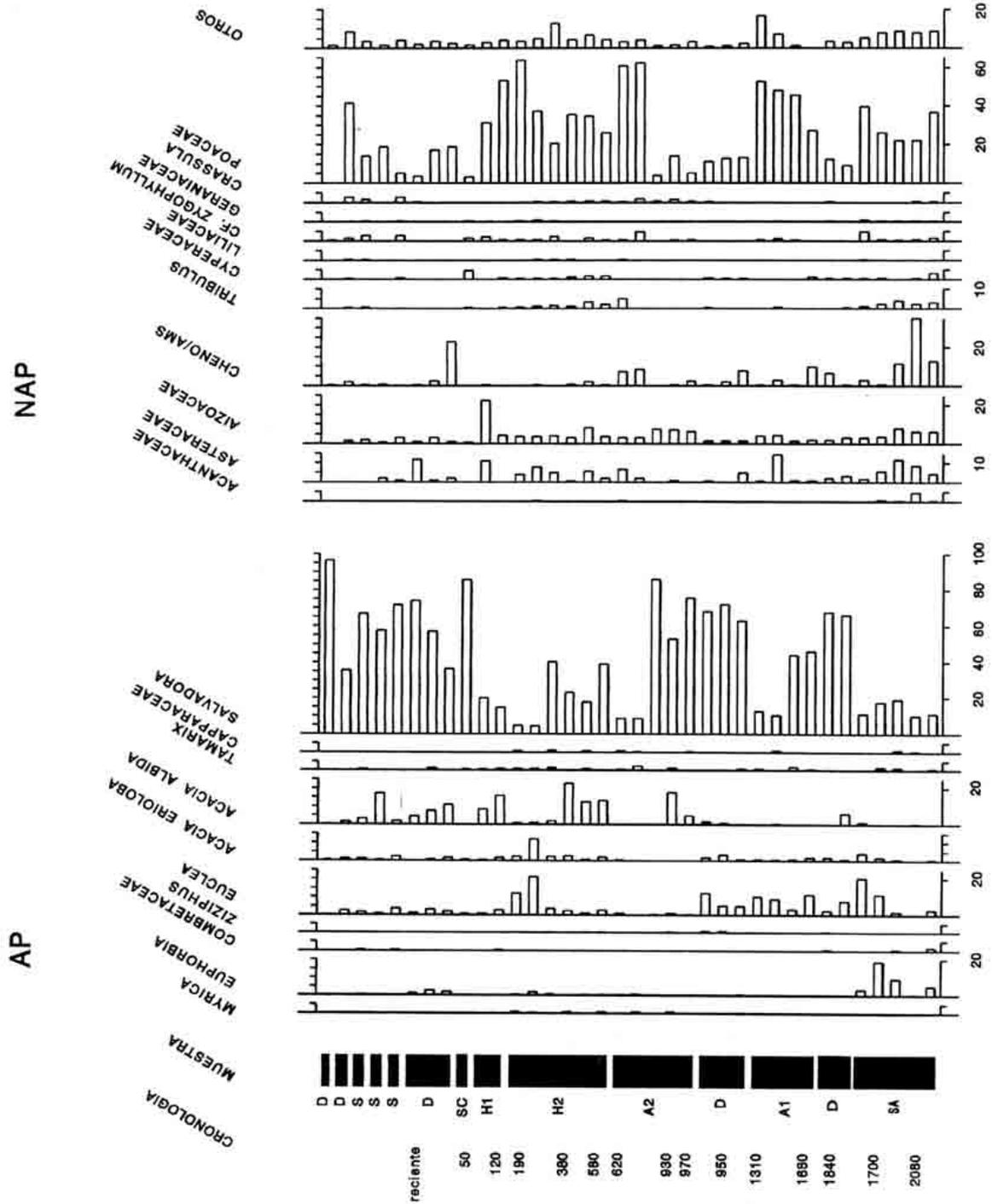


Fig. 11. Diagrama polínico combinado de *Procavia* en la cuenca del Río Kuiseb, Namibia.  
 Pollen diagram of midden sequences combined in the Kuiseb River, Namibia.

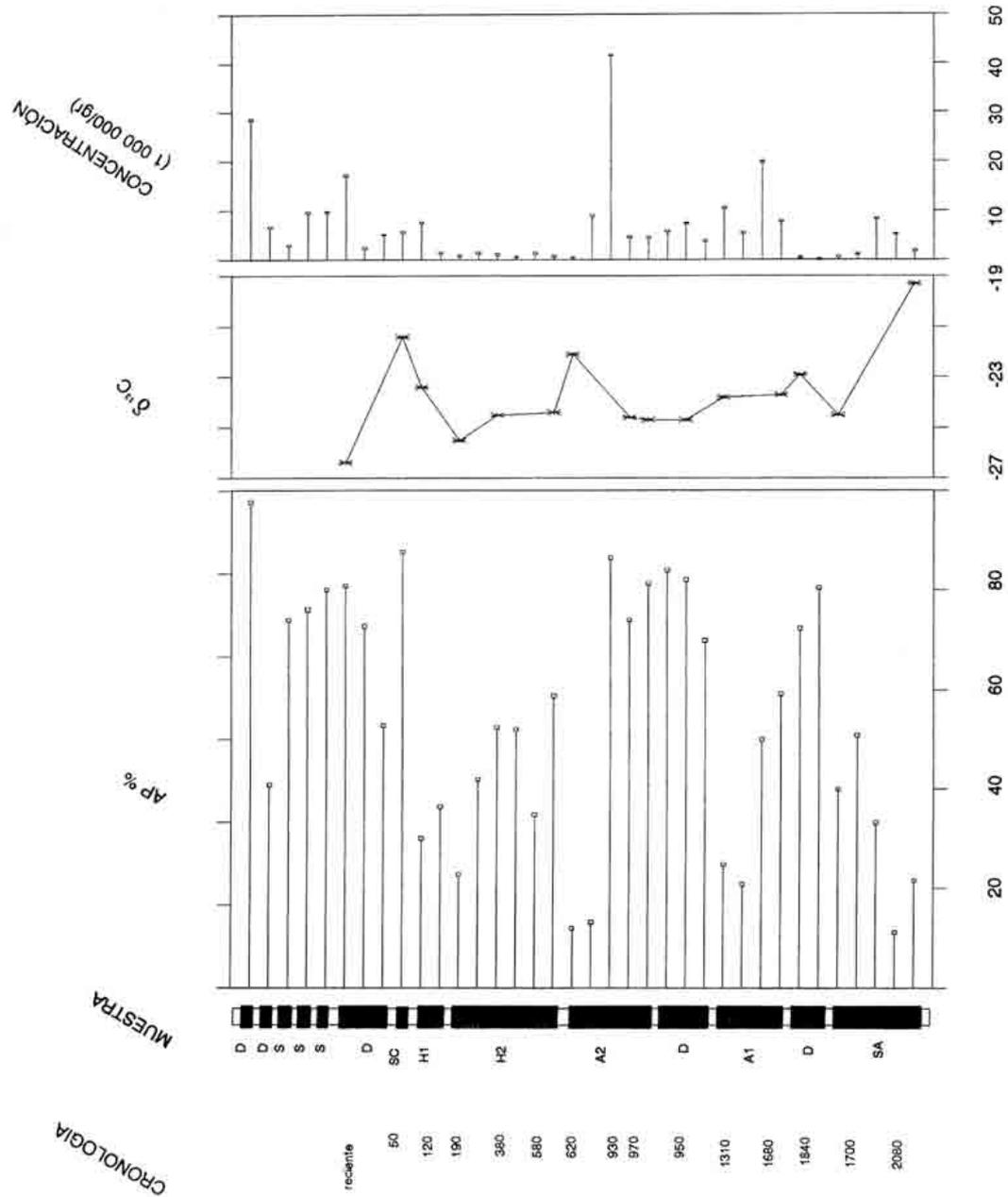


Fig. 12. Relación entre porcentajes de AP, concentraciones polínicas y proporción isotópica de <sup>13</sup>C. *Arboreal pollen ratios, stable isotope ratios and pollen concentrations in midden sequences combined.*

mente, el registro indica condiciones cálidas y secas entre 970 y 930 años BP, y frías y húmedas entre 700 y 620 años BP. Estas conclusiones encuentran apoyo en otros datos palinológicos, como los de Otjikoto (Scott et al., 1991) o incluso en evidencias geomorfológicas locales y regionales como el régimen de avenidas del Río Kuiseb (Vogel & Rust, 1987), o los propios ciclos de desecación de las cuencas al norte del Namib (Vogel, 1989).

### 2.5. Los análisis sobre *Petromus* en Namaqualand

Se estudiaron 4 muestras de *Petromus typicus* procedentes de Aggenys, Namaqualand, en la Región del Cabo noroccidental (Fig. 1), en una zona que apenas registra 100 mm de precipitación media anual con una distribución netamente invernal. Dos de las muestras son deposiciones actuales (8 y 9, Fig. 14), y de las dos restantes, la superior (muestra 10, Fig. 14) podría ser también más o menos reciente. La muestra 11, aunque de edad desconocida, es indiscutiblemente fósil y fue extraída de la parte más solidificada de la estructura. Los espectros 8 y 10 son muy similares cualitativamente a los datos obtenidos desde *P. capensis* en la misma zona (Scott & Cooremans, 1992), y responden a la vegetación regional en Namaqualand (Fig. 15), con Aizoaceae como elemento prioritario, en concentraciones del 29-42% aproximadamente. La muestra 11, por contra, tiene una composición polínica claramente diferenciada, con predominio de Chenopodiaceae-Amaranthaceae (35%), Compositae (51%) y menores valores de Aizoaceae (2%). Las asteráceas, en cualquier caso, están bien representadas en la vegetación del noroeste de Sudáfrica (Fig. 15).

Scott & Cooremans (1992) realizaron análisis de componentes principales a efectos de comparar las muestras de *Petromus* con las de *Procapra* en la misma región, resultando en un notable grado de similitud entre ambos tipos de material en cuanto a la composición y frecuencias polínicas relativas. Sin embargo, como se observa en la Figura 14, hay una diferencia considerable entre los espectros recientes de *Petromus* y los fósiles, lo cual sugiere que las condiciones en las que se formó la muestra 11 fueron más próximas a las que actualmente dominan el Karoo Central. Por otro lado, la similitud entre *Procapra* y *Petromus* de Namaqualand demuestra que el comportamiento dietético diferencial no es de una importancia capital en el control de la composición polínica y, en consecuencia, valida los depósitos biogénicos de estos animales desde una perspectiva paleoecológica.

### 2.6. Organ Pipe Cactus National Monument

Se trata de una secuencia fósil realizada sobre deposiciones de *Neotoma* del Desierto de Sonora, en el suroeste de Arizona, concretamente en el denominado Organ Pipe Cactus National Monument (Fig. 16).

Las muestras ofrecen una gran variabilidad interna, pero a pesar de ello, se observa de forma neta la transición desde el Holoceno al Pleistoceno (Fig. 18). El descenso en *Juniperus* desde el 87% a 13.500 años BP hasta el 2% a 10.540 años BP se asocia con la llegada de plantas del Desierto de Sonora como *Cercidium*, *Fouquieria* y *Cereus*, constatables a 10.540 años BP, o de *Trixus*, presente en la muestra inmediatamente más reciente.

La vegetación actual puede tener un origen relativamente reciente. Los altos porcentajes del tipo polínico *Cereus* indican que la vegetación moderna se desarrolla, como muy pronto, a partir de 3500 años BP. Podemos trazar este desarrollo calculando el grado de similaridad entre las muestras fósiles y dos muestras recientes (AL2B y AL2C, Fig. 18). La similaridad se calcula recurriendo en el análisis a los tipos más abundantes durante el Holoceno, a saber *Eriogonum*, *Larrea*, *Ambrosia*, Compositae, Chenopodiaceae-Amaranthus y *Cereus*. La curva para AL2B evidencia una similaridad alta para las muestras holocenas, mientras que AL2C muestra un incremento abrupto en la similitud entre 7560 y 3480 años BP. La curva de AL2B está influenciada por *Larrea* y Compositae más que AL2C, la cual está dominada por *Cereus*. Ambas curvas muestran al unísono un cambio abrupto Pleistoceno-Holoceno y un cambio menor entre 7500 y 3500.

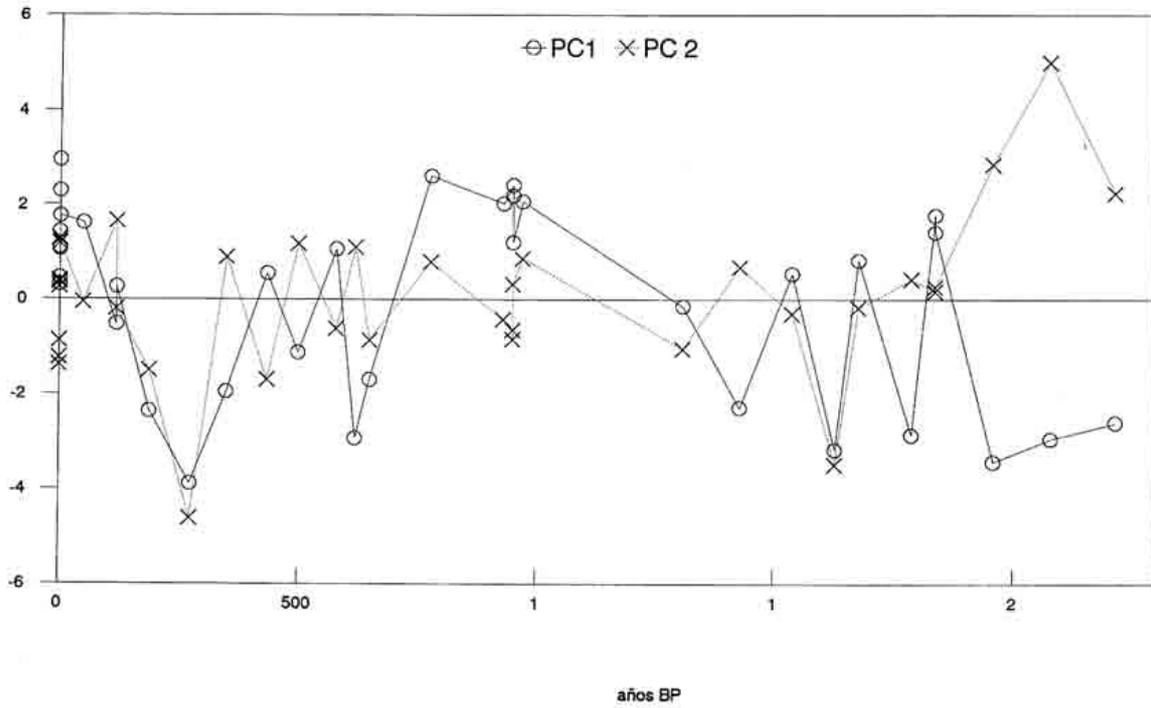


Fig. 13. Resultados del análisis de componentes principales en la secuencia combinada de Kuseb. *First and second principal component values for pollen in Kuseb River midden samples.*

### North-western Cape

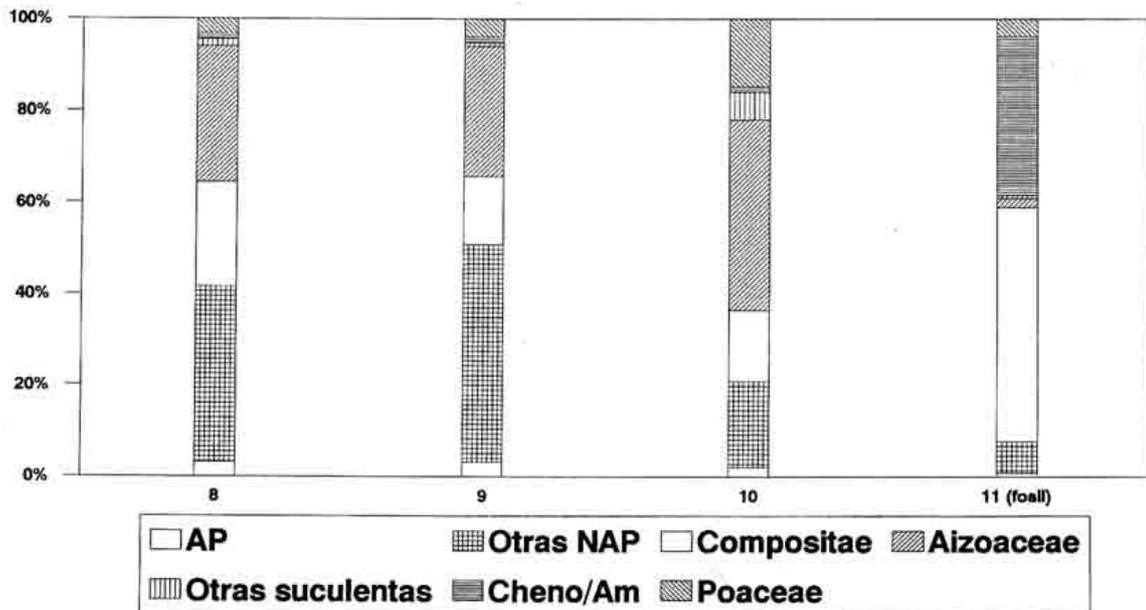


Fig. 14. Histograma polínico para *Petromus* en Namaqualand. *Pollen percentages in *Petromus* dung from the north-western Cape Province.*

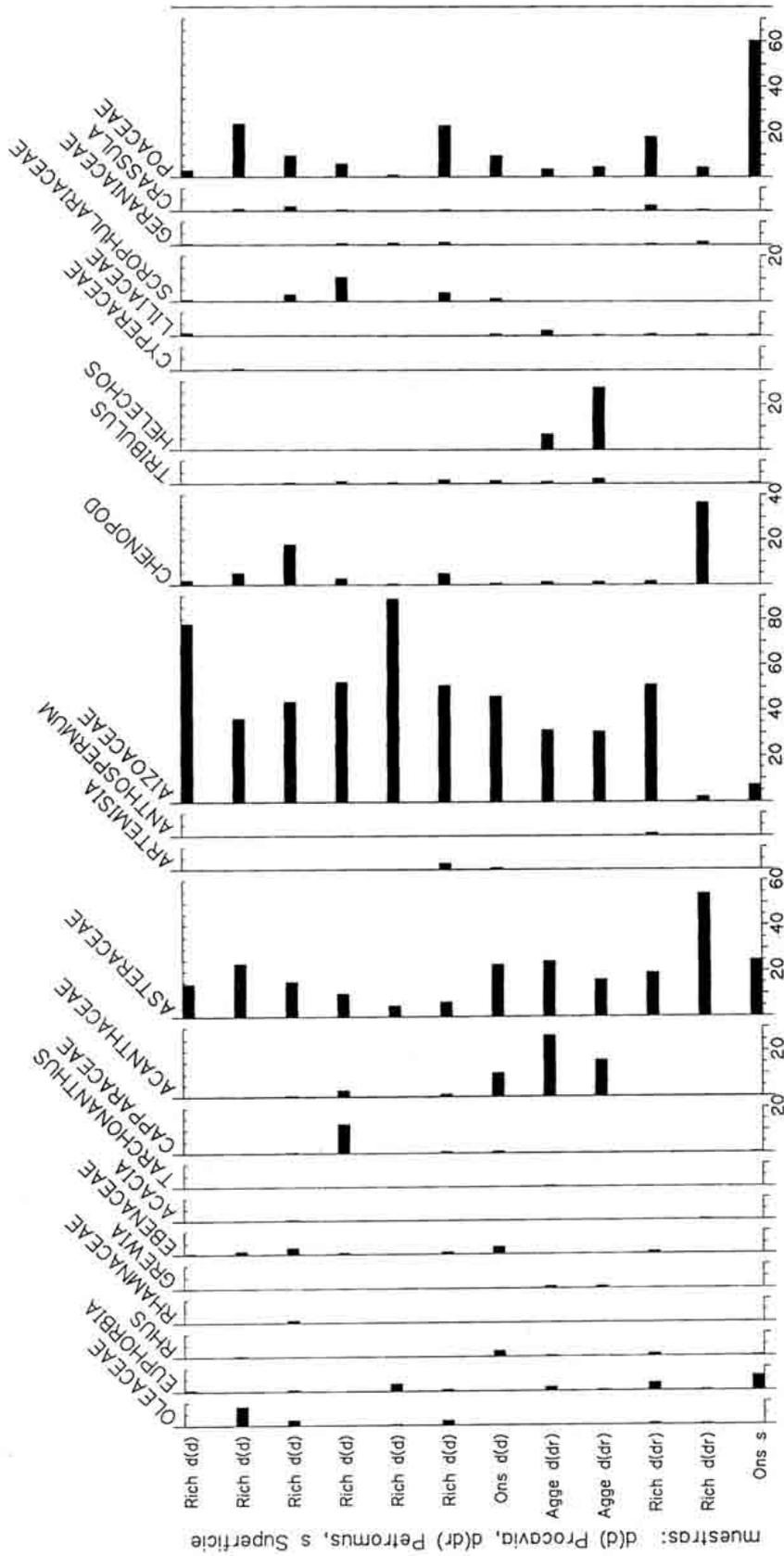


Fig. 15. Datos polínicos de superficie y biogénicos (1-11) para Namaqualand. *Dung and surface pollen data for the Namaqualand region. Starting from left: samples 1-11 (dung) and sample 7539 (surface). Scale: highest bars 40% (higher values terminated at this level).*

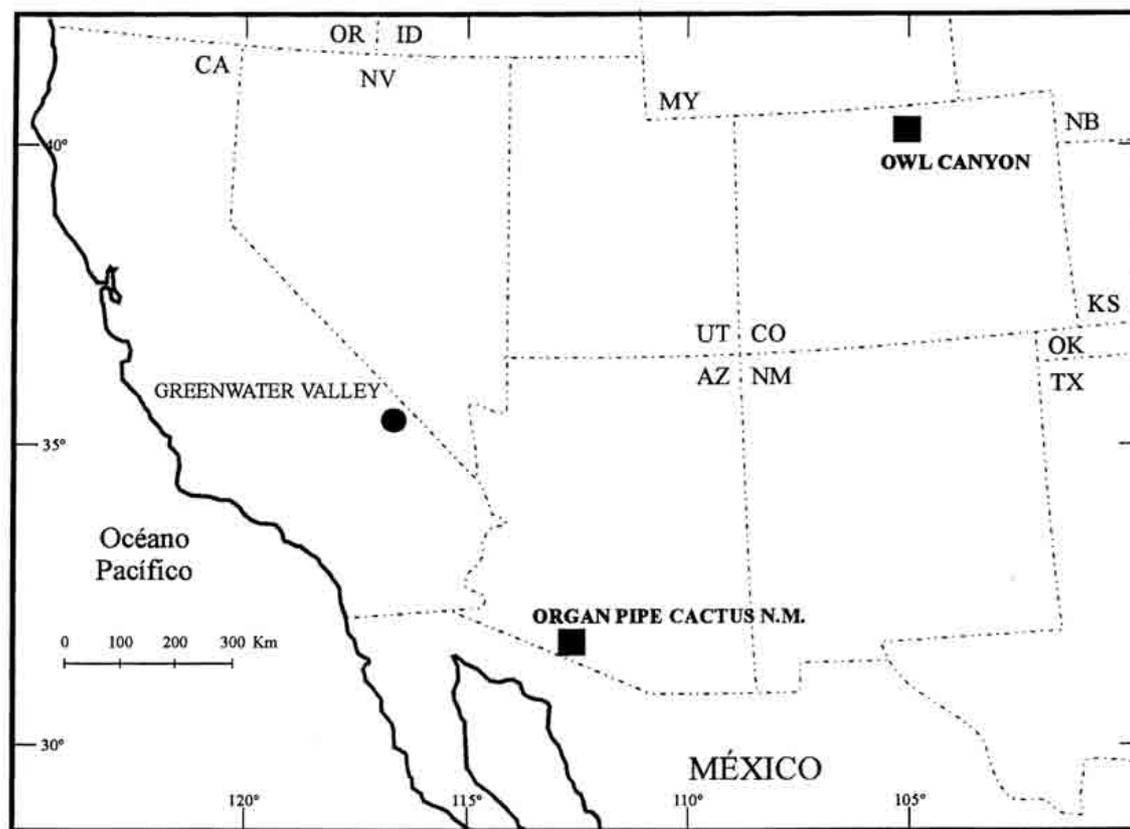


Fig. 16. Localización de los sitios estudiados en el suroeste de Estados Unidos.  
*Location of sites considered in SW United States.*

Con el fin de evaluar la incidencia de los cuatro diferentes tipos de transporte de partículas que intervienen en los espectros polínicos de los depósitos de *Neotoma* (Fig. 17), Davis & Anderson (1987) compararon la composición polínica de los mismos con la vegetación supuestamente productora en varias zonas del suroeste de Estados Unidos (Fig. 16). Se consideraron 4 tipos de muestras atendiendo al tamaño, grado de consolidación y estructura de las mismas. La conservación polínica resultó ser excelente y la concentración globalmente muy alta, lo cual no es inhabitual en este material. Thompson (1985) recoge hasta 197.000 pólenes/gramo. Las muestras de Davis & Anderson (1987) oscilan entre 4870 y 629.508 pólenes/gramo y sus análisis reflejan bastante bien las diferencias locales en las abundancias de *Larrea*, *Ambrosia* y *Coleogyne* en Greenwater Valley. Por añadidura, las plantas más abundantes en el Organ Pipe National Monument, *Larrea* y Compositae, son al mismo tiempo, las más frecuentes en los espectros polínicos de *Neotoma*. Las diferencias regionales en la abundancia de *Ambrosia* y *Chenopodiaceae-Amaranthus* entre Greenwater Valley y Organ Pipe también son apreciables en los análisis palinológicos.

### 2.7. Secuencia de Owl Canyon

En la localidad de Owl Canyon, Larimer County, Colorado, se estudiaron 8 depósitos de *Neotoma*, situados a 1890 m de altitud sobre materiales calizos y en un contexto vegetal de pastizales, con bosques en las zonas rocosas de *Pinus ponderosa*, *Juniperus scopulorum*, *Cercocarpus montanus*, *Rhus trilobata*, así como una población disyunta de *Pinus edulis* (Fig. 16).

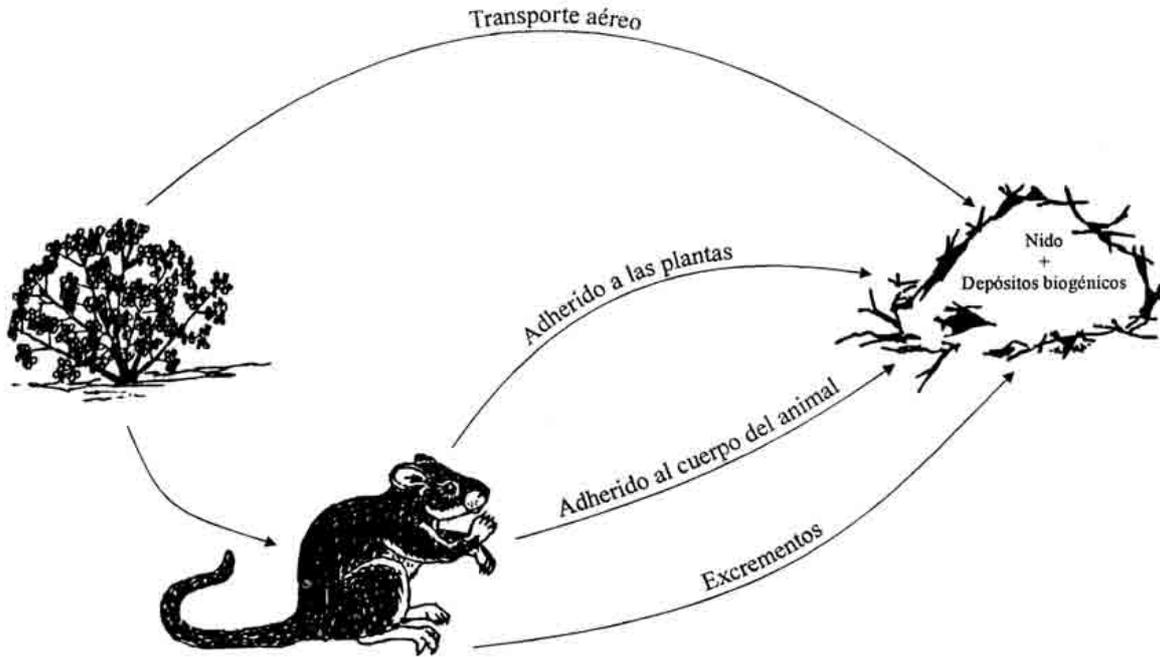


Fig. 17. Origen de los espectros polínicos de los depósitos biogénicos de *Neotoma*.  
Sources of *Neotoma* pollen.

Considerando los espectros polínicos (Fig. 19), hay que resaltar claras diferencias entre los tres más antiguos (de 5090 a 4090 años BP aproximadamente) y los cinco más modernos (420 a 110 años BP aproximadamente). Estos últimos contienen proporciones más elevadas de *P. edulis* y más bajas de *Cercocarpus*, umbelíferas, esporas triletas y gramíneas. *Juniperus* y *Artemisia* mantienen proporciones altas y relativamente constantes. El incremento en *P. edulis* coincide con los datos dendrocronológicos que sugieren que esta especie de pino piñonero colonizó la zona alrededor de 300-400 años BP (Wright, 1952)

Los estudios de Davis & Anderson (1987) demuestran que, en términos cuantitativos, el polen llega a los depósitos de *Neotoma* sobre todo por vía aérea y a través del material vegetal que los animales utilizan para la construcción de los nidos (Fig. 17). La incorporación a través de las heces o del propio cuerpo del animal es mínima.

### 3. Reflexión final

Las deposiciones de *Procyon capensis* proporcionan espectros polínicos representativos del componente florístico local y regional. Esto se deduce de la similaridad entre las muestras fósiles y las recientes, así como de la que existe respecto a los espectros de superficie. Por añadidura, en algunos casos, la vegetación productora aparece mejor representada en las muestras biogénicas que en las de sedimento superficial, evidenciándose que los aportes fecales corrigen el sesgo anemófilo de las muestras minerales. Las escasas muestras estudiadas de *Petromus* parecen ofrecer unas posibilidades similares, pero se requieren estudios adicionales para confirmar este hecho. La limitación fundamental del análisis en depósitos de *Neotoma* es la gran variabilidad de las muestras en cuanto a su composición polínica. Este problema, sin embargo, se corrige con éxito complementando la palinología con el estudio de macrorrestos, los cuales, a diferencia de lo que ocurre con *Procyon*, suelen ser abundantes.

Organ Pipe Cactus National Monument

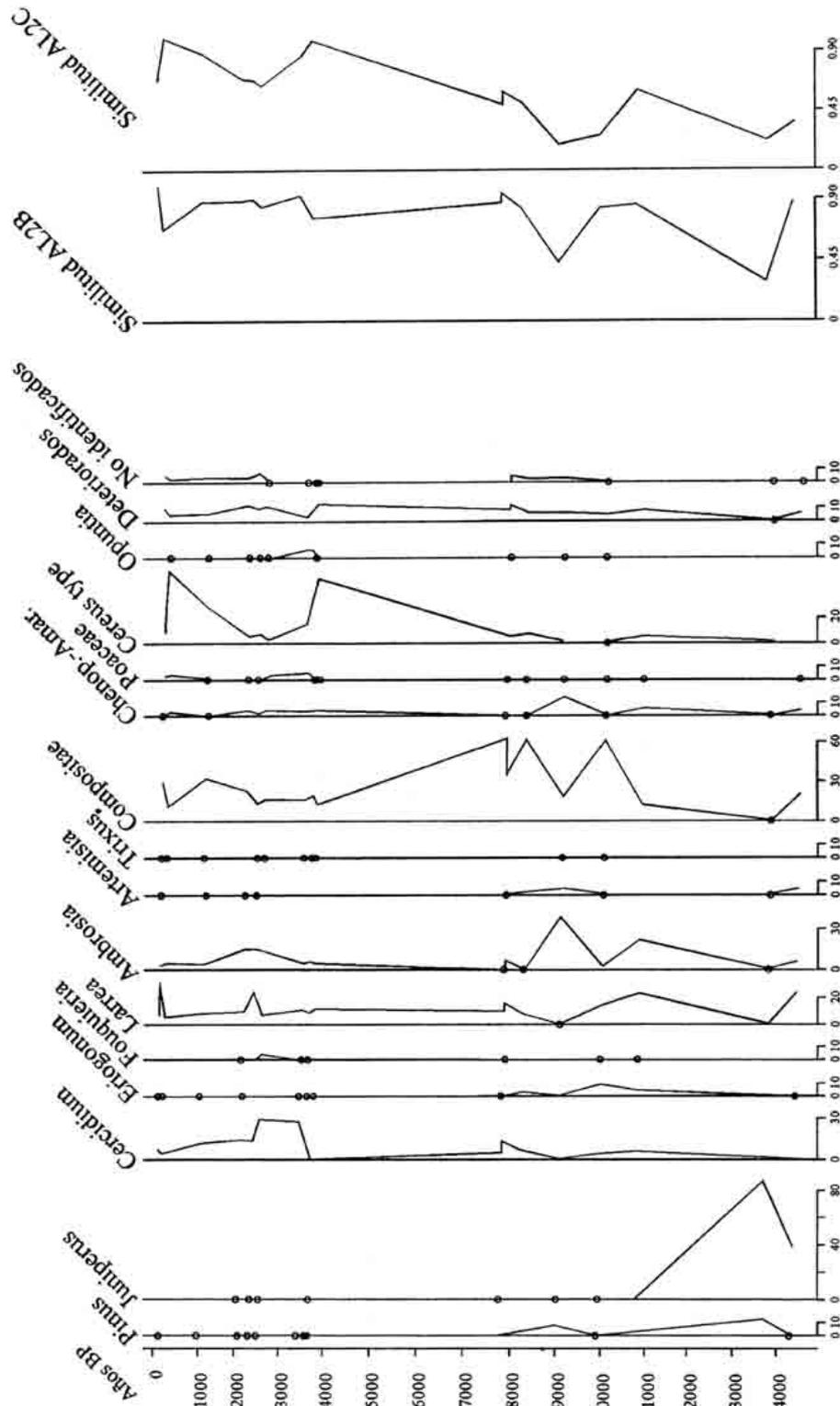


Fig. 18. Secuencia polínica de Organ Pipe Cactus National Monument.  
Pollen sequence of Organ Pipe Cactus National Monument.

Owl Canyon, Colorado

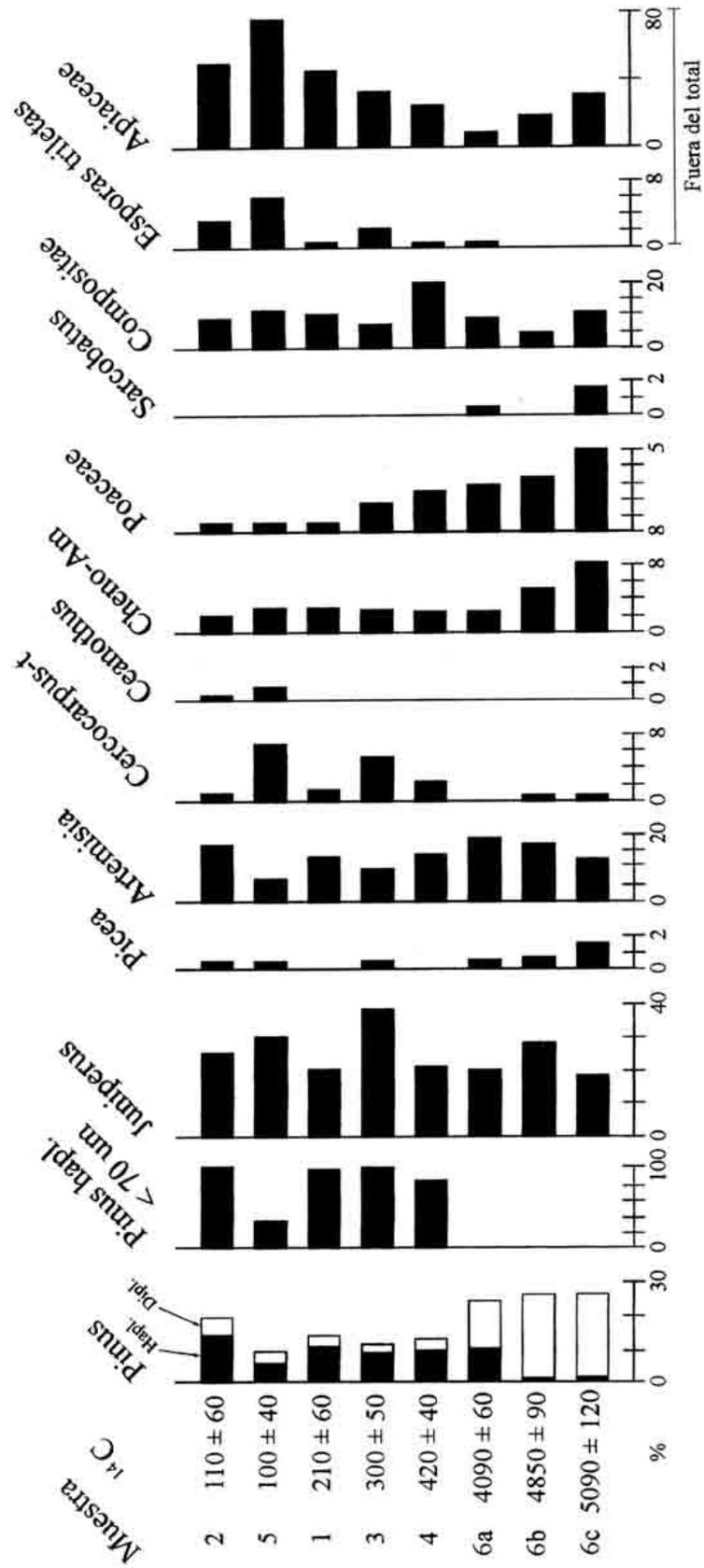


Fig. 19. Secuencia polínica de Owl Canyon.  
Pollen sequence of Owl Canyon.

Algunas secuencias, como las de *Procapra* en Rooiberg, ejemplifican cómo la interpretación de la palinoestratigrafía en estos depósitos tropieza con los mismos obstáculos conceptuales que la palinología convencional: las influencias bióticas y físicas pueden enmascarar mutuamente sus efectos sobre la reconstrucción de la dinámica vegetal. Para superar esta limitación se requiere un incremento en la precisión taxonómica de las tanatocenosis descritas, incluyendo análisis de macrorrestos (Lindquist & Fall, 1987) y una mayor resolución estratigráfica, aparte de un marco experimental más profuso. Pero en relación con la palinología de depósitos fecales y coprolíticos, nos encontramos todavía en una fase pionera y es necesario un esfuerzo prospectivo importante. Muchos otros materiales, como los depósitos fecales de *Leporillus* en Australia (Green et al. 1983), las egagrópilas de rapaces nocturnas (Fernández-Jalvo et al., 1996; Scott et al., 1996), el guano de murciélagos y aves (Dimbleby 1985), o los excrementos momificados de algunos herbívoros (Davis et al., 1984) podrían representar una fuente primaria de información paleoecológica en zonas donde la vegetación tiene un componente florístico mayoritariamente entomógamo o donde la aridez limita la existencia de depósitos organogénicos convencionales.

### Agradecimientos

Uno de los autores (José S. Carrión) agradece a la DGICYT la concesión de la beca PR95-209 para realizar una estancia investigadora en la Free State University, Sudáfrica, bajo la supervisión de Louis Scott. Este artículo se ha inspirado en esta experiencia investigadora y en el estimulante intercambio científico con Owen Davis. Vaya mi agradecimiento para todas aquellas personas que hicieron provechosa dicha estancia, especialmente para Melanie van Straaten, la familia Scott y todos los miembros del Department of Botany and Genetics. Los fondos de la DGICYT PB93-0446 han sido de gran ayuda en el desarrollo de esta investigación. F. Scott y M. Munuera son responsables de la confección de buena parte del material gráfico de este artículo.

### Referencias bibliográficas

- Carrión, J.S., Munuera, M. & Navarro, C.** (en revisión). Paleoenvironmental reconstructions of cave sediments on the basis of palynology: An example from Carihuela Cave (Granada, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*.
- Davis, O.K. & Anderson, R.S.** (1987). Pollen in packrat (*Neotoma*) middens: pollen transport and the relationship of pollen to vegetation. *Palynology*, 11, 185-198.
- Davis, O.K., Agenbroad, L.D., Martin, P.S. & Mead, J.I.** (1984). The Pleistocene dung blanket of Bechan Cave, Utah. En: GENOWAYS, H.H. & DAWSON, M.R. (eds.). Contribution in vertebrate paleontology. *Carnegie Museum Natural History Special Publication*, 8, 267-282.
- Dimbleby, G.W.** (1985). *The palynology of archaeological sites*. Academic Press, London.
- Fernández-Jalvo, Y., Scott, L. & Denys, C.** (1996). Pollen composition in owl pellets and their environmental implications. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 323; 259-265.
- Huntley, B.** (1990). European vegetation history: palaeovegetation maps from pollen data 13,000 yr BP to present. *Journal of Quaternary Science*, 5, 103-122.
- Green, N., Caldwell, H., Hope, J. & Luly, J.** 1983. Pollen from an 1800 year old stick-nest rat (*Leporillus* sp.) midden from Gualta, Western New South Wales. *Quaternary Australasia* 1: 31-41.
- Lindquist, C.A. & Fall, P.L.** (1987). Fossil hyrax middens from the Middle East. A new source of palaeobotanical evidence. In: *Int. Union Quaternary Research*, 12th Int. Congr., Ottawa.
- Magri, D.** (1995). Some questions on the late-Holocene vegetation of Europe. *The Holocene*, 5, 354-360.

- Moll, E.J., Campbell, B.M., Cowling, R.M., Bossi, L., Jarman, M.L. & Boucher, C.** (1984). A description of major vegetation categories in and adjacent to the Fynbos Biome. *South Africa National Scientific Programmes Report*, 83, 1-29.
- Pons, A. & Reille, M.** (1988). The Holocene and upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66, 243-263.
- Prentice, I.C., Bartlein, P.J. & Webb, T. III.** (1991). Vegetation and climate changes in eastern North America since the last glacial maximum. A response to continuous climatic forcing. *Ecology*, 72, 2038-2056.
- Roux, P.W. & Voster, M.** (1983). Vegetation change in the Karoo. *Proceedings of the Grassland Society of South Africa*, 18, 25-29.
- Scott, L.** (1989). Hyrax (Procaviidae) and dassie-rat in Africa. In: P.S. Martin et al. (Editors), *Fossil packrat middens: the last 40,000 years of biotic change*. Tucson: University of Arizona Press.
- Scott, L.** (1996). Palynology of hyrax middens: 2000 years of palaeoenvironmental history in Namibia. *Quaternary International*, 33, 73-79.
- Scott, L. & Bousman, B.** (1990). Palynological analysis of hyrax middens from Southern Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 7, 367-379.
- 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.** (1991). Holocene environmental changes in Namibia inferred from pollen analyses of swamp and lake deposits. *The Holocene*, 1, 8-13.
- Scott, L., Fernández-Jalvo, Y. & Denys, C.** (1996). Owl pellets, pollen and the palaeoenvironment. *South African Journal of Science*, 92, 223-224.
- 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.
- Thompson, R.S.** (1985). Palynology and *Neotoma* middens. *AASP Contribution Series*, 16, 89-112.
- Vogel, J.** (1989). Evidence for past climatic change in the Namib desert. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 70, 355-366.
- Vogel, J.C. & Rust, U.** (1987). Environmental changes in the Kaokoland Namib Desert during the present millennium. *Madoqua*, 15, 5-16.
- Watts, W.A.** (1986). Stages of climatic change from Full Glacial to Holocene in northwestern Spain, southern France and Italy: a comparison of the Atlantic coast and the Mediterranean Basin. En: GHAZI, A. & FANTECHI, R. (eds.). *Current issues in Climatic Research*. Sophia Antipolis: Proceedings of the EC Climatology Programme Symposium, France.
- Wright, C.W.** (1952). *An ecological description of an isolated pinyon grove*. Tesis. University of Colorado, Boulder, 44 pp.