

El libro cuenta con once capítulos sobre los grupos de paleoindicadores biológicos (unicelulares, vegetales y zoológicos) más utilizados en reconstrucciones ambientales y climáticas, en los que se compila información detallada de cada uno de ellos, técnicas y metodologías de trabajo, así como la presentación de diversos casos de estudio y referencias bibliográficas actualizadas. Rápidamente el lector obtendrá un panorama de los distintos registros biológicos que se utilizan en la Paleolimnología Neotropical.

Los dos primeros capítulos describen los bioindicadores unicelulares donde el lector quedará fascinado con la gran cantidad de información que se puede obtener con tan pequeños organismos, posteriormente se presentan los capítulos relacionados con los paleobioindicadores vegetales como polen, fitolitos, pigmentos sedimentarios y material carbonizado con los cuales se pueden realizar inferencias de cambios ambientales terrestres en la cuenca de estudio. Avanzando en los niveles de organización, se despliegan los capítulos sobre los paleobioindicadores zoológicos (crustáceos, dípteros y moluscos) más utilizados dada su alta sensibilidad y preferencias ecológicas. Finalmente, con el objetivo de que el lector pueda comprender y posteriormente explorar con la práctica el campo y laboratorio de la paleolimnología se presenta un capítulo enfocado a los métodos estadísticos más utilizados en las reconstrucciones paleoambientales.

PALEOBIOINDICADORES LACUSTRES NEOTROPICALES

Editores

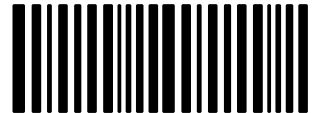
Liseth Pérez

Julieta Massaferro

Alexander Correa-Metrio

PALEOBIOINDICADORES LACUSTRES NEOTROPICALES

CODIGO ISBN



CODIGO ISBN



Paleobioindicadores lacustres neotropicales

Editado por

Liseth Pérez

Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad Universitaria, 04510, Ciudad de México, México
lcpereza@geologia.unam.mx

Julieta Massaferro

CONICET, CENAC/APN Fagnano 244, Bariloche, Argentina
julimassaferro@hotmail.com

Alexander Correa-Metrio

Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad Universitaria, 04510, Ciudad de México, México
acorrea@geologia.unam.mx

Asistente de edición

Karla Zurisadai Rubio Sandoval

Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad Universitaria, 04510, Ciudad de México, México
karla_zrsdz@hotmail.com

Editorial (UNAM)

ISBN: 978-607-30-0209-7

Tapa: Florencia Crocco

Dedicatoria

El presente libro está dedicado a todos aquellos estudiantes e investigadores Latinoamericanos y colaboradores, a quienes desde un inicio les apasionó aprender sobre el pasado y dedican horas y toda una vida a recabar información sobre cambios ambientales y climáticos actuales y pasados. Especialmente, a Mark Brenner y resto de paleolimnólogos y paleoclimatólogos neotropicales, quienes han compartido su conocimiento sobre los ecosistemas acuáticos neotropicales, y han inspirado a muchos estudiantes Latinoamericanos a sumergirse en el mundo del estudio de los sedimentos lacustres, asesorándolos e integrándolos en proyectos nacionales e internacionales para demostrar su potencial. Finalmente, a todos los autores de los diferentes capítulos compilados en este libro quienes colaboraron exitosamente con respeto y armonía, siendo un ejemplo para el resto de la comunidad científica.

Agradecimientos

A todos los autores de los once capítulos, quienes con mucha dedicación prepararon los textos y realizaron las revisiones sugeridas, así como a todos los expertos que nos apoyaron en las revisiones de los capítulos. Estamos muy orgullosos de su esfuerzo y del producto obtenido. Especialmente agradecemos a los proyectos PAPIIT IA101515, CONACYT 252148, y al proyecto de cooperación bilateral entre México y Argentina CONACYT-CONICET 190519, los cuales dieron origen a la idea de la creación de este libro al identificar la falta de información taxonómica y ecológica para muchos de los grupos taxonómicos con potencial paleolimnológico en la región Neotropical, y que promovieron la cooperación entre diferentes disciplinas y países en Latinoamérica.

Prefacio

A nivel mundial, la paleolimnología ha sido una herramienta utilizada para realizar reconstrucciones ambientales en los sistemas lacustres. Estos estudios han permitido conocer los procesos del cambio climático, la evolución de los cuerpos de agua, los cambios en las comunidades terrestres, así como los efectos del impacto humano sobre los ecosistemas. Sin embargo, en la región Neotropical, esta Ciencia no se comienza a explorar hasta la década de los 80. Actualmente, gracias al aumento de las capacidades humanas y tecnológicas y sin duda, gracias a la inmensidad de recursos acuáticos de la región, se han multiplicado los trabajos paleolimnológicos en esta área, motivo el cual impulsó la publicación de este libro. En este trabajo, se muestran las investigaciones y los numerosos avances alcanzados a partir del estudio de paleobioindicadores lacustres (diatomeas, amebas testadas, polen, fitolitos, pigmentos sedimentarios, material carbonizado, cladóceros, ostrácodos, quironómidos, moluscos, entre otros) realizados a lo largo y ancho de la región Neotropical. Es de gran satisfacción resaltar que la mayoría de autores que participaron en esta exhaustiva compilación de información y resultados son investigadores y estudiantes latinoamericanos, lo cual demuestra un alto potencial para futuras colaboraciones internacionales.

El libro cuenta con once capítulos escritos por los especialistas de los distintos grupos de paleoindicadores biológicos (unicelulares, vegetales y zoológicos), en donde por primera vez se compila información detallada de cada uno de ellos, técnicas y metodologías de trabajo, así como la presentación de diversos casos de estudio y referencias bibliográficas actualizadas. Los capítulos fueron diseñados para que el lector obtenga rápidamente un panorama de los distintos registros biológicos que se utilizan en la Paleolimnología Neotropical y sus potenciales como herramientas de reconstrucción ambiental y climática. Los dos primeros capítulos describen los bioindicadores unicelulares donde el lector quedará fascinado con la gran cantidad de información que se puede obtener con tan pequeños organismos, posteriormente se presentan los capítulos relacionados con los paleobioindicadores vegetales como polen, fitolitos, pigmentos sedimentarios y material carbonizado con los cuales se pueden realizar inferencias del cambios ambientales terrestres en la cuenca de estudio. Avanzando en los niveles de organización, se despliegan los capítulos sobre los paleobioindicadores zoológicos (crustáceos, dípteros y moluscos) más utilizados en las reconstrucciones ambientales dada su alta sensibilidad y preferencias ecológicas. Finalmente, con el objetivo de que el lector pueda comprender y posteriormente explorar con la práctica el campo y laboratorio de la paleolimnología se presenta un capítulo dedicado a los métodos estadísticos más utilizados en las reconstrucciones paleoambientales.

Conscientemente, invitamos a investigadores de diferentes países y grupos de investigación a colaborar para la elaboración de cada capítulo, con lo cual esperamos se fortalezcan nuevas redes dentro de Latinoamérica. Este trabajo pretende ser útil para una amplia gama de lectores, tanto para estudiantes experimentados, así como los recién llegados al campo de conocimiento de paleolimnología y especialistas de otras disciplinas relacionadas (limnólogos, científicos ambientales, arqueólogos, geógrafos, geólogos, etc.). Cabe mencionar que, aunque los capítulos de este volumen están orientados a estudios principalmente de ambientes lénticos, muchas de las técnicas e interpretaciones descritas se pueden aplicar a otro tipo de ambientes (turberas, fluviales, estuarios).

El libro “Paleobioindicadores lacustres Neotropicales” pretende ser así una herramienta de estudio en el ámbito de paleolimnología pero, a su vez, apunta a generar nuevos enfoques en las investigaciones científicas actuales. Con este libro, se intenta además fortalecer lazos con otras disciplinas, especialmente con la limnología, la ecología y la geología, para generar interpretaciones más confiables en relación a los cambios ambientales ocurridos en el pasado como así también los cambios del presente, el calentamiento global y otros impactos que están ocurriendo en el mundo moderno con origen antrópico y, de esta manera, establecer información de base para la toma de decisiones y establecimiento de políticas de conservación adecuadas en la región.

Contenido

Indicadores unicelulares

Página

Capítulo 1: Bacillariophyta

Autores: Margarita Caballero, Nora I. Maidana

1. Introducción	1
2. Biología	1
- Origen y evolución	2
- Morfología y taxonomía	3
- Ciclo de vida	5
- Formas de vida	7
- Ecología	9
- Biogeografía	10
3. Metodología	12
- Muestreo de diatomeas modernas	12
- Muestreo de diatomeas para estudios paleoambientales	13
4. Uso de diatomeas como paleobioindicadores	15
- Lago La Luna, Nevado de Toluca, centro de México	15
- Laguna Pululos, Jujuy, Argentina	18
5. Agradecimientos	20
6. Referencias bibliográficas	20

Capítulo 2: Amebas Testadas: Arcellinida y Cercozoa

Autores: Itzel Sigala, Jaime Escobar

1. Introducción	24
2. Biología	25
- Morfología y taxonomía	25
- Hábitat y reproducción	27
- Ecología	28
- Diversidad y biogeografía	31
- Sistemática	32
- Evolución	32
3. Metodología	33
- Muestras actuales en cuerpos lacustres	33
- Muestras fósiles	33
4. Uso de las amebas testadas como paleobioindicadores lacustres	34
5. Perspectivas a futuro	37
6. Agradecimientos	37
7. Referencias bibliográficas	37

Capítulo 3: Polen

Autores: Ma. Socorro Lozano-García, Marcela Sandra Tonello, Silvina Stutz

1. Introducción	44
2. Biología	45
- Origen de los palinomorfos	45
- Mecanismos de dispersión	46
- Preservación	46
- Morfología	46
3. Metodología	47
- Técnicas paleoambientales	47
4. Uso del polen como paleobioindicador en el Pleistoceno tardío y Holoceno	53
- México	53
- Centroamérica	55
- Sudamérica	56
5. Perspectivas a futuro	58
6. Agradecimientos	59
7. Referencias bibliográficas	59

Capítulo 4: Fitolitos

Autores: Alejandro F. Zucol, Margarita Osterrieth, Natalia L. Borrelli, Noelia I. Patterer

1. Introducción	65
2. Biología	66
- Origen y variabilidad	66
- Los fitolitos en la naturaleza	70
3. Metodologías de obtención	72
- Fitolitos en plantas	72
- Fitolitos en suelos, paleosuelos y sedimentos	72
- Características de los fitolitos y su tratamiento	73
4. Los estudios de fitolitos en América Latina	76
5. Perspectivas a futuro	78
6. Agradecimientos	79
7. Referencias bibliográficas	79

Capítulo 5: Pigmentos sedimentarios

Autores: Andrea Lami, Piero Guilizzoni, Patricia Jana, Roberto Urrutia

1. Introducción	85
- Presencia y distribución de pigmentos	86
- Pigmentos como biomarcadores	86
2. Metodología	91
- Determinación espectrofotométrica	91
- Espectroscopia de reflectancia en la reconstrucción climática	93
3. Aplicación de los pigmentos como paleoindicadores	94
- Patagonia Central Argentina	94
- Región Pampeana (Pampa Argentina)	95
- Chile Central	96
4. Perspectivas a futuro	98
5. Agradecimientos	99
6. Referencias bibliográficas	99

Capítulo 6: Partículas de carbón vegetal para la reconstrucción de regímenes de incendios

Autores: Minerva López-Pérez, Alexander Correa-Metrio, Flavia Quintana

1. Introducción	103
2. Escalas de estudio del fuego	104
3. Paleo-Fuego	107
4. Metodología	110
- Registro actual	110
- Registro fósil	111
5. Aplicación de las partículas de carbón vegetal en paleo reconstrucción	115
- México y Centroamérica	115
- Sudamérica	118
6. Perspectivas a futuro	120
7. Agradecimientos	120
8. Referencias bibliográficas	120

Indicadores zoológicos

Página

Capítulo 7: Branchiopoda: Phyllopoda: Diplostraca: Cladocera

Autores: Yosahandy Vázquez-Molina, Edyta Zawisza, Liseth Pérez, Alexander Correa-Metrio

1. Introducción	124
2. Biología de los cladóceros	125
- Hábitat, ciclo de vida y reproducción	125
- Morfología, taxonomía y sistemática	127
- Evolución	128
- Ecología	129
- Biogeografía	129
3. Metodología	129
- Estudio de cladóceros modernos	129
- Estudio de cladóceros en secuencias sedimentarias	130
4. El uso de los cladóceros como paleobioindicadores	131
- México y Centroamérica	132
- Sudamérica	133
5. Perspectivas a futuro	134
6. Agradecimientos	135
7. Referencias bibliográficas	135

Capítulo 8: Crustacea: Ostracoda

Autores: Liseth Pérez, Cecilia Laprida, Gabriela Cusminsky

1. Introducción	138
2. Biología	139
- Hábitat, ciclo de vida y reproducción	139
- Morfología y Taxonomía	140
- Evolución	141
- Sistemática	142
- Clasificación de los ostrácodos	142
- Ecología	144
- Diversidad y biogeografía	145
3. Metodología	146
- Muestras actuales	146
- Muestras fósiles	148
4. El uso de los ostrácodos como paleobioindicadores	149
- México y Centroamérica	149
- El Caribe	152
- América del Sur intertropical	153
Altiplano-Puna	153
Llanura pampeana	154
Patagonia Central y Norte	155
Patagonia austral	156
5. Perspectivas a futuro	158
6. Agradecimientos	159
7. Referencias bibliográficas	159

Capítulo 9: Diptera: Chironomidae

Página

Autores: Julieta Massaferró, Alberto Araneda, Luciana Motta

1. Introducción	165
2. Biología	166
- Ciclo de vida y reproducción	166
- Morfología	167
- Ecología y hábitat	168
- Biogeografía	169
- Taxonomía y sistemática	170
3. Metodología	171
- Actual	171
- Paleo	172
4. El uso de los quironómidos en paleoecología	173
- Centroamérica	174
- Sudamérica	175
Brasil	175
Pampas (Argentina)	175
Patagonia	176
5. Perspectivas a futuro	183
6. Agradecimientos	184
7. Referencias bibliográficas	184

Capítulo 10: Mollusca

Autores: Denisse Álvarez Sanhueza, Claudio G. De Francesco

1. Introducción	192
2. Biología	193
- Diversidad y Taxonomía	193
- Ecología	195
3. Metodología	196
- Actual	196
- Paleo	197
4. El uso de los moluscos como paleobioindicadores	198
- Reconstrucciones paleoambientales	198
- Reconstrucciones paleoclimáticas	201
5. Perspectivas a futuro	204
6. Agradecimientos	204
7. Referencias bibliográficas	204

Capítulo 11: Métodos cuantitativos para la reconstrucción paleoambiental

Autores: Dayenari Caballero-Rodríguez, Alexander Correa-Metrio

1. Introducción	207
2. Características generales de los métodos cuantitativos	208
3. Análogos Modernos (MAT)	210
4. Promedios Ponderados (WA)	213
5. Promedios Ponderados – Mínimo Cuadrados Parciales (WA-PLS)	215
6. LOESS y SyAs	218
7. Aplicación de los métodos mediante R (software)	220
8. Agradecimientos	221
9. Referencias bibliográficas	221

Capítulo 4: Fitolitos

Alejandro F. Zucol, Laboratorio de Paleobotánica CICYTTP-CONICET, Materi y España s/n, Diamante (E3105BWA), Entre Ríos, Argentina / Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad Autónoma de Entre Ríos, Argentina, cidzucol@infoaire.com.ar

Margarita Osterrieth, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-CONICET-UNMdP, Instituto de Geología de Costas y del Cuaternario-FCEyN-UNMdP-CIC, CC722 (7600) Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina, mosterrii@hotmail.com

Natalia L. Borrelli, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-CONICET-UNMdP, Instituto de Geología de Costas y del Cuaternario-FCEyN-UNMdP-CIC, CC722 (7600) Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina, nlborel@mdp.edu.ar

Noelia I. Patterer, Laboratorio de Paleobotánica CICYTTP-CONICET, Materi y España s/n, Diamante (E3105BWA), Entre Ríos, Argentina / Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad Autónoma de Entre Ríos, Argentina, noepatt1@hotmail.com

Palabras clave: Biomineralizaciones, Silicofitolitos, Calcifitolitos, Latinoamérica.

A la memoria del Dr Dafydd Wynn Parry (1919-2015)

1. Introducción

Los fitolitos son biomineralizaciones de origen vegetal, es decir, depositaciones minerales y mineraloides generadas como consecuencia de distintos procesos metabólicos de los organismos vegetales (Coe et al. 2014). Es relevante destacar que las biomineralizaciones han acompañado la evolución de la vida desde los inicios de la presencia de la biota en el planeta; por lo cual están presentes en todos los niveles de la biósfera (Osterrieth 2004). En las plantas vasculares se encuentran presentes en idioblastos, elementos celulares discordantes del resto de las células de los tejidos, denominados litocistos. Los fitolitos pueden formarse en el citoplasma celular, ocupar todo el lumen de la célula o bien espacios intercelulares, dando origen a distintas formas que en muchos casos permiten reconocer los tejidos en donde se originaron, como así también, el grupo taxonómico que los produce. De acuerdo a su composición química, los fitolitos pueden ser cálcicos o calcifitolitos, y se encuentran principalmente presentes en depositaciones cristalinas de oxalato y carbonato de calcio (Prychid y Rudall 1999), originadas mayoritariamente en los tejidos parenquimáticos. Por otra parte, los fitolitos síliceos o silicofitolitos, que se originan por la depositación de sílice amorfa hidratada o dióxido de silicio polimerizado, principalmente en los tejidos epidérmicos/subepidérmico, de conducción y sostén (*sensu* Hayward y Parry 1973; Amos 1952).

2. Biología

Origen y variabilidad

Calcifitolitos

La depositación de cristales de oxalato de calcio es muy común en los tejidos vegetales ya que es el proceso por el cual las plantas neutralizan el exceso de calcio (Lersten y Horner 2008b). Estos cristales se forman a partir del calcio proveniente del medio ambiente, que es absorbido por las raíces y distribuido por la planta vía xilema de acuerdo al flujo que generan los procesos tenso-coheso-transpiratorios; y del oxalato sintetizado biológicamente (Lersten y Horner 2008b). Su presencia se ha reportado en más de 215 familias, pudiendo generarse en cualquier estructura de la planta: flores, hojas, tallos, raíces y semillas; en sus dos formas: monohidratada ($\text{CaC}_2\text{O}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, whewellita) y polihidratada ($\text{CaC}_2\text{O}_4 (2+X) \text{H}_2\text{O}$, wheddellita) de acuerdo a Franceschi y Nakata (2005), siendo whewellita la forma termodinámicamente más estable (Baran y Monje 2008).

Los cristales de oxalato de calcio pueden adoptar diferentes morfologías, algunas de ellas con alto grado de complejidad: prismas, que se presentan solitarios o en cantidad dentro de una única célula; estiloides, cristales elongados que se encuentran solitarios en las células; ráfides, que se presentan como manojos de forma aguzada; drusas, conglomerados de cristales que se disponen solitarios aunque en algunos casos pueden encontrarse varios por célula y arenas de cristales, que se definen como masas de cristales angulosos de 1 a 40 μm (Figura 1 y 2 A) (Franceschi y Nakata 2005).

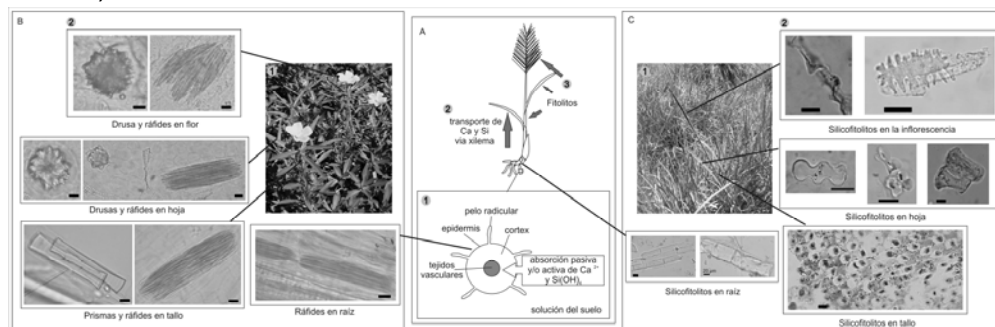


Figura 1. A. Esquema de la formación de fitolitos: 1) Esquema de la sección transversal de la raíz de una planta donde es absorbido el calcio y el ácido monosilícico; 2) Transporte de calcio y silicio a través del xilema; 3) Localización de los fitolitos en la planta. **B.** Cristales de oxalato de calcio en diferentes órganos de *Ludwigia peploides*, herbácea nativa característica de ambientes acuáticos: 1) Detalle de las hojas, tallo y flor, 2) Oxalatos de calcio observados mediante el clarificado de diferentes órganos (hoja, tallo, raíz, flor). **C.** Silicofitolitos en diferentes órganos de una gramínea nativa pampeana (*Paspalum quadrifarium*): 1) Detalle de la inflorescencia y del tallo, 2) Silicofitolitos obtenidos mediante calcinación en diferentes órganos (inflorescencia, hojas, tallo y raíz). Barra 10 μm . (modificado de Coe et al. 2014).

Los cristales de oxalato de calcio pueden encontrarse en un único tejido o en múltiples tejidos dentro de una misma especie. La morfología de los cristales puede ser de un solo tipo en toda la planta, de varios tipos de acuerdo al órgano en el cuál se encuentren, o también, distintas morfologías pueden hallarse en el mismo órgano vegetal (Franceschi y Nakata 2005). Aún con este amplio rango de posibilidades, la morfología de los cristales y su distribución es constante dentro de los taxones vegetales, por lo cual, estas características son consideradas caracteres taxonómicos (Monje y Baran 2002) que indican, a su vez, una estrecha regulación genética sobre la formación de estas biomineralizaciones (Franceschi y Nakata 2005).

Cabe destacar, que otro grupo de organismos que poseen una importante producción de biomineralizaciones oxalatos y carbonatos de calcio, son las comunidades fúngicas. Estos organismos generan cristales de manera intra y/o extracelular, con morfologías muy semejantes a las generadas por las plantas (Figura 2 B) (Verrecchia et al. 1993).

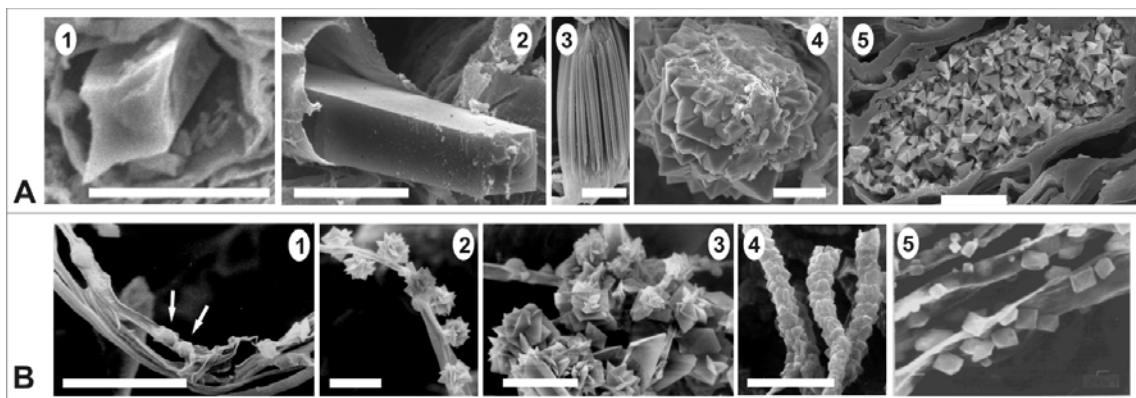


Figura 2. Principales morfologías de cristales de oxalato de calcio en **A:** plantas. 1) Prisma (Borrelli et al. 2009), 2) Estiloide (Prychid y Rudall 1999), 3) Ráfides (Prychid y Rudall 1999), 4) Drusas (Borrelli et al. 2008a), 5) Arenas de cristales. **B:** en hongos. 1) Núcleos primarios (Osterrieth et al. 2000), 2) Rosetas (Osterrieth et al. 2000), 3) Drusas (Osterrieth et al. 2000), 4) romboedros de calcita (Osterrieth 2004), 5) Dipirámides (Osterrieth 2004) Barra: 10 μm en todos excepto en A2, B3, B4: 100 μm .

Silicofitolitos

Las depositaciones silíceas se encuentran presentes en diversos grupos de las plantas vasculares y no vasculares (Hodson et al. 2005), siendo las familias Poaceae, Cyperaceae y Arecaceae las principales productoras (Piperno 2006). Las plantas absorben el ácido monosilícico de la solución del suelo, que es transportado vía xilema y finalmente depositado como biomineralizaciones de sílice amorfo (Bertoldi de Pomar 1975). Su presencia, como así también la forma en que se deposita se encuentra vinculado a factores genéticos/metabólicos en contraste, con los factores

mesológicos/ambientales en que se desarrolla cada individuo. Por lo cual, el modo y las características en que los distintos grupos vegetales depositan la sílice amorfa resulta en muchos casos particular originando distintas formas fitolíticas, pudiendo copiar parcial o totalmente la forma celular (Parry y Smithson 1964), generarse libre en el citoplasma (Tomlinson et al. 2011) y/o en los espacios intercelulares (Piperno 2006), por lo cual, sus formas generalmente guardan relación con los componentes tisulares en donde se han formado.

Así, algunos autores consideran que, de acuerdo al tipo de depositación se pueden diferenciar las formas que ocurren dentro de las células, como así también, las depositaciones en espacios intercelulares. Estableciendo además una diferencia entre las células silíceas típicas (cuerpos silíceos, silica bodies) para los elementos que se forman durante el desarrollo del vegetal y componen los tejidos de modo habitual (Figura 3); y silicificaciones atípicas, que se dan en casos particulares ya sean traumáticos o bien en respuesta a etapas fenológicas (Blackman y Parry 1968; Blackman 1971; Sangster 1970a y b). La concentración de los fitolitos en la planta variará con la etapa fenológica del vegetal, como así también, en relación con las diferentes partes de la planta (Bertoldi de Pomar 1975, Zucol 2001). Mientras que la abundancia de sílice será variable de acuerdo a los procesos metabólicos que acompañan la vida del vegetal, y a la localización de muchos de estos procesos en ciertos órganos. Por ejemplo, Parry y Smithson (1958) describen el proceso de silicificación de células buliformes foliares de gramíneas, y observan que esta mineralización se incrementa en etapas próximas a la desecación de la hoja, que es cuando estas células pierden su importancia funcional en la apertura y cierre higroscópico de la hoja, y en el almacenamiento de agua. Los silicofitolitos, además del dióxido de sílice, se componen por agua (4-10%) y trazas de Al, Fe, Mn, Mg, P, Cu y N, pudiendo presentar carbono orgánico ocluido en la matriz silícea (Lanning et al. 1958; Jones y Beavers 1963; Wilding 1967; Handreck y Jones 1968; Lewin y Reimann 1969; Bartoli y Wilding 1980). Son cuerpos sólidos, hialinos, transparentes u opacos (según su contenido de materia orgánica y microelementos), de apariencia vítrea, óptimamente isotrópicos, con un índice de refracción (IR) de 1.410 (1.458) 1.465 (Teruggi 1955; Jones y Beavers 1963; Piperno 2006). El tamaño de estos cuerpos se encuentra dentro del rango 5-250 μm y su peso específico oscila entre 1.50 (2.10) 2.30 gr/cm^3 (Jones y Milne 1963; Lanning 1963). En general, los fitolitos (calcifitolitos y silicofitolitos) son necesarios para el normal crecimiento y desarrollo de las plantas ya que brindan distintos tipos de beneficios en lo referente a su metabolismo y economía fisiológica, proveen rigidez y permiten que los órganos se mantengan erguidos favoreciendo el aprovechamiento de la energía solar y participando además en procesos de detoxificación al inmovilizar metales y otros contaminantes (Jones y Handreck 1967; Epstein 1999; Prychid y Rudall 1999; Molano-Flores 2001; Massey et al. 2007). Se han detectado interacciones beneficiosas entre la sílice y otros elementos, como el Zn, Mn y P. A niveles tóxicos de Mn, el agregado de Si disminuye la toxicidad, ya que aumenta la capacidad del tejido foliar a tolerar el Mn en plantas de arvejas (*Phaseolus vulgaris*). En

algunos casos como en la cebada, el Si no disminuye la toxicidad de la elevada concentración de Mn, sino que, favorece su mejor distribución en toda la planta (Jones y Handreck 1967; Epstein 1994; 1999). En cereales como arroz y trigo, el Si favorece la resistencia del estrés salino disminuyendo la concentración de sodio (Epstein 1994; 1999). Asimismo contribuye a la resistencia de ataques de hongos, parásitos y herbívoros en cultivos y gramíneas en general (Epstein 1994; 1999; McNaughton et al. 1985); y afecta positivamente al crecimiento y desarrollo de varias especies, como es el caso de *Bromus secalinus* y *Cucumis sativus* (pepino) de acuerdo a Epstein (1994).

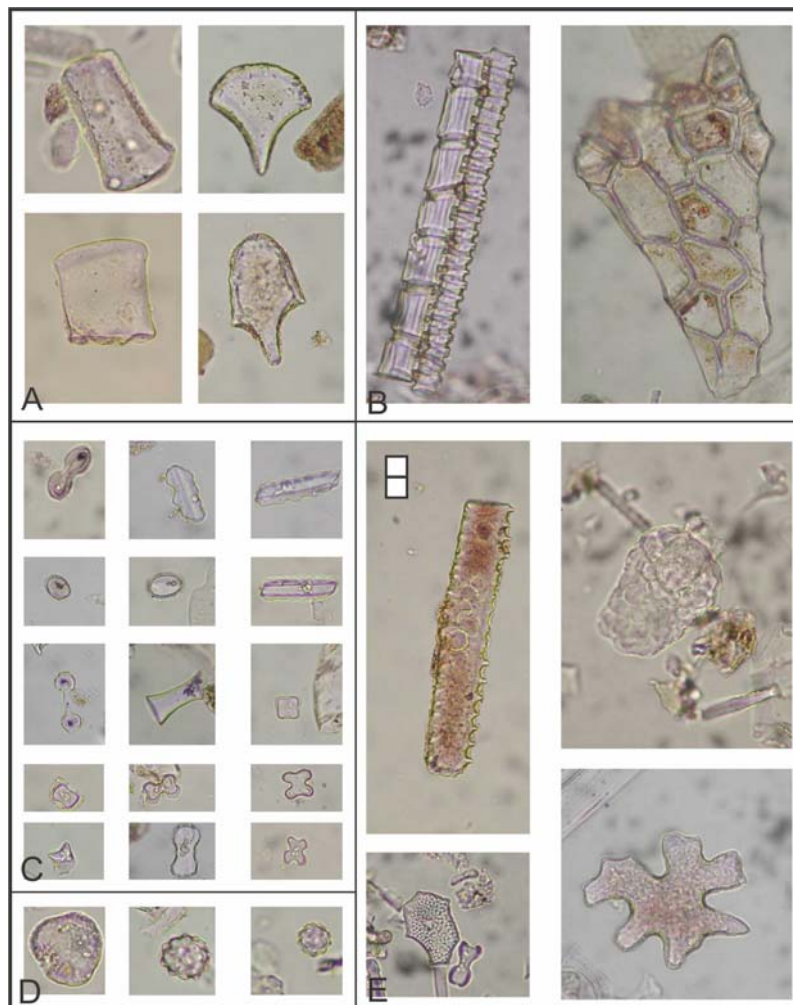


Figura 3. Principales morfotipos de silicofitolitos ejemplificados a partir de material obtenido de sedimentos cuaternarios de la provincia de San Luis (Argentina). Silicificaciones atípicas: **A.** Fitolitos poliédricos y en forma de abanico. **B.** Fitolitos de origen multicelular originados a partir de tejido de conducción y esclerenquimático. **C.** Distintos fitolitos pequeños, originados en células cortas de gramíneas. **D.** Fitolitos globulares lisos y espinosos. **E.** Distintos fitolitos de mayor tamaño originados en tejido epidérmico graminoide y de dicotiledóneas, como en tejidos subepidérmicos para el caso de los cistolitos. Escala gráfica en E = 20 μ m.

La incorporación de Si a la pared celular tiene dos efectos energéticos positivos: por un lado el rol del Si es análogo al de la lignina, ya que es un componente estructural compresivo-resistente. El costo energético de incorporar Si es 3.7% del costo de la lignina. Por otro lado, favorece el hábito erecto y la disposición de las hojas lo que permite una mayor intercepción solar y mayor tasa fotosintética. También es importante en las células de las raíces, ya que las ayuda a crecer en un medio donde domina la fase sólida (Epstein 1994). Mientras que desde un punto de vista ecológico, tanto por un aspecto de palatabilidad, como de procesos mecánicos, resultan una de las adquisiciones –conjuntamente con la de tejidos celulósicos y lignificados– de los vegetales en respuesta a los fenómenos coevolutivos de herbivoría (Stebbins 1981; Stromberg 2004), y a fenómenos de resistencia a enfermedades, toxicidades y ataques de insectos (Rovner 1988).

Los fitólitos en la naturaleza

Al igual que todos los elementos esenciales tanto el silicio como el calcio, participan de los ciclos biogeoquímicos mediante los cuales, a partir de procesos biológicos, geológicos y químicos, se transforman en formas disponibles para los organismos (Li et al. 2006). Si bien, tradicionalmente los estudios referidos a los ciclos biogeoquímicos se han centrado en el rol de los minerales de origen inorgánico, en la última década se han intensificado los trabajos referidos al rol de las biomineralizaciones de origen vegetal en la biogeoquímica, génesis y evolución de suelos de ambientes terrestres y acuáticos (Osterrieth 2006; Borrelli et al. 2009; Borrelli et al. 2010; Osterrieth et al. 2009, 2012, 2014). Así las plantas, mediante procesos de absorción radicular activa y/o pasiva, absorben los elementos de la solución del suelo, siendo el ácido monosilícico (H_4SiO_4) la forma química en que incorpora el silicio; mientras que el calcio es absorbido fundamentalmente como catión (Ca^{++}). En la planta, los elementos son distribuidos vía xilema y precipitan como biomineralizaciones en los distintos órganos.

Una vez que la planta muere o se produce la abscisión de un órgano, los tejidos vegetales pasan a formar parte de los horizontes orgánicos y minerales donde, mediante los procesos de degradación y mineralización de la materia orgánica (etapa de necrólisis), las biomineralizaciones, tanto silicofitolitos como calcifitolitos, pasan a formar parte de los suelos (Osterrieth 2008; Borrelli et al. 2009; Osterrieth et al. 2009; Borrelli et al. 2010). Los fitólitos pueden depositarse *in situ* o ser transportados por el viento y/o agua previo a su depositación (etapa de bioestratinomía) (Fernández Honaine et al. 2009; Osterrieth et al. 2009). En el caso específico de los calcifitolitos, es importante tener en cuenta que otra fuente de estas biomineralizaciones la constituyen además de las plantas, las comunidades fúngicas que se desarrollan en los horizontes orgánicos (Graustein et al. 1977; Osterrieth et al. 2000; Borrelli et al. 2009).

Como parte de su etapa bioestratinómica (modificaciones experimentadas desde la producción biogénica hasta su enterramiento) se debe considerar que los calcifitolitos

se degradan rápidamente dado que son muy susceptibles a la disolución en pHs levemente ácidos. Es por ello que raramente son observados en los suelos y/o sedimentos, y representan una importante fuente de calcio al sistema que queda disponible en solución y en equilibrio con el complejo de intercambio (Graustein et al. 1977; Pinilla et al. 1997; Borrelli et al. 2009). Mientras que los silicofitolitos, si bien permanecen en el registro, las tasas de disolución son más rápidas que los minerales y mineraloides de origen inorgánico y, dependiendo de su grado de silicificación, como del pH, el contenido de óxidos-hidróxidos de hierro, etc., estas biomineralizaciones pueden disolverse totalmente, presentarse muy alterados (lo que no permite identificar su morfología original), o mantener su forma con distintos grados de alteración química y/o física (Osterrieth et al. 2009; Borrelli et al. 2010).

Continuando con el ciclo tafonómico de los fitolitos (Bowdery 1999; Osterrieth et al. 2009; Madella y Lancelotti 2012), la etapa fosildiagenética (procesos experimentados post-enterramiento) dependerá de las condiciones del medio, como así también, de las posibilidades de conservación *in situ* o de redepositación. Entonces, los silicofitolitos pueden provenir de organismos actuales, así como también de entidades tafonómicas que son (para-) taxonómicamente significativas y determinables. Las entidades tafonómicas portan información paleobiológica, y han sido generadas directa o indirectamente por entidades biológicas del pasado, pero no son entidades biológicas s.s., sino que se conforman por los remanentes (ya sean caracteres directos o indirectos) de la entidad biológica del pasado que perduraron a los procesos tafonómicos. En forma complementaria, los estudios de silicofitolitos a partir de vegetales actuales brindan los conceptos básicos para el conocimiento de la variabilidad y presencia de los diferentes tipos fitolíticos, lo cual permite valorizar a los mismos como bioindicadores al momento de estudiar las entidades tafonómicas.

El calcio y silicio disponible en solución producto de la degradación de las biomineralizaciones y de los minerales inorgánicos puede: a) ser absorbido nuevamente por la vegetación para ser utilizado en distintos procesos celulares o para ser nuevamente precipitado como biomineralización; b) perderse mediante procesos de lavado superficial, subsuperficial y hacia las aguas subterráneas, y de esta manera conectarse con los cuerpos y/o cursos de agua; c) formar parte de la neoformación de minerales secundarios; y d) participar en la formación de complejos órgano-minerales estables y en las matrices de los agregados; afectando directamente la estabilidad estructural y la pedogénesis de los suelos (Osterrieth et al. 2012, 2014).

3. Metodologías de obtención

Fitolitos en plantas

Para la obtención de fitolitos a partir de material vegetal se utilizan diferentes procedimientos dependiendo de cada tipo de fitolito. Para el caso de los calcifitolitos, luego del lavado y limpieza del material a procesar, se utilizan distintas técnicas para degradar los tejidos vegetales y poder realizar la observación de las biomineralizaciones: perborato de sodio, agua oxigenada y calor (Pinilla et al. 1997); ácido acético glacial (Coil et al. 2003); peróxido de hidrógeno y bicromato de potasio (Jones 1988); etanol e hidróxido de sodio (Sunell y Healey 1985). Además, se utilizan técnicas histológicas con el objetivo de poder realizar la descripción de las morfologías y su distribución tisular en cada uno de los órganos; como así también su cuantificación. Para ello es posible realizar cortes transversales y clarificación de los tejidos vegetales mediante la técnica de diafanizado de Strittmater (Dizeo de Strittmater 1973) o con hipoclorito de sodio al 50%. Cualquiera sea el tratamiento utilizado, el material obtenido se monta en gelatina-glicerina obteniéndose preparaciones semipermanentes para su posterior observación al microscopio óptico. La extracción de silicofitolitos a partir de tejidos vegetales, puede realizarse mediante dos técnicas ampliamente utilizadas: la digestión química y la calcinación. Desde la década de los '70, estas dos técnicas han despertado entre los numerosos investigadores estudiosos de fitolitos el debate acerca de las ventajas y desventajas que tiene cada una de ellas (Jones y Milne 1963; Rovner 1971, 1972; Runge 1998; Parr y Sullivan 2011, entre otros). El procedimiento de la digestión química, consiste en la utilización de un agente fuertemente oxidante para digerir los componentes orgánicos de una muestra vegetal, dejando libre sólo los materiales inorgánicos, incluyendo los silicofitolitos, presentes en la planta (Pearsall 2000). La calcinación es la técnica más tradicional y se basa en la incineración de los tejidos vegetales a altas temperaturas en dos etapas: a) 200° C durante 2 horas y b) 800° C durante 2 horas; con una digestión química en el medio (ácido clorhídrico en caliente), permitiendo así reducir los tejidos orgánicos a cenizas dejando intactos los fitolitos de sílice amorfo y demás materiales inorgánicos (De Campos y Labouriau 1969; Labouriau 1983). Para su observación al microscopio, el material obtenido puede montarse en medios temporales como aceite de inmersión, lo que posibilita la movilización del material y la descripción y cuantificación de las distintas morfologías presentes con mayor precisión. Mientras que para repositorio, se realiza un duplicado en un medio permanente, como por ejemplo Bálsamo de Canadá.

Fitolitos en suelos, paleosuelos y sedimentos

Distintos métodos de extracción de silicofitolitos han sido propuestos de acuerdo a la naturaleza de los materiales a estudiar, suelos, paleosuelos, sedimentos, materiales arqueológicos (Bertoldi de Pomar 1976; Fredlund 1986; Kondo et al. 1987; Piperno 1988; Rovner 1990; Pearsall 2000; Zucol y Osterrieth 2002; Álvarez et al. 2008; Zucol et

al. 2010 a y b). Las cuales, si bien variando algunas etapas, coinciden en los siguientes pasos:

Desagregación de las muestras: Para ello es necesario la eliminación de cementantes y revestimientos, como por ejemplo sales solubles, carbonatos, óxidos y oxidróxidos de hierro y materia orgánica, mediante la utilización de agua destilada, ácido clorhídrico y agua oxigenada, entre otros.

Dispersión de la muestra mediante el uso de hexametáfosfato de sodio (calgón) u otro dispersante: Algunas metodologías sugieren, luego de la dispersión, el fraccionamiento de acuerdo al tamaño de partículas, ya sea por tamizado (para los tamaños mayores a 53 y/o 62 μm), como por decantación (en las fracciones menores al mencionado tamaño).

Separación densimétrica del material: Los tamaños de los silicofitolitos se encuentran principalmente entre los 5 a los 250 μm , es por ello que se utiliza este rango para realizar la concentración fitolítica, mediante densimetría. La separación de las partículas por su peso específico se implementa mediante el uso de un líquido pesado en una solución cuya densidad es ajustada a 2.345 gr/cm^3 aproximadamente. Los líquidos pesados de alta toxicidad y elevado residuo, tales como el bromoformo, han sido dejados de lado y actualmente se utilizan soluciones acuosas reciclables, tales como la de politungstato de sodio. Esta separación, permite obtener las partículas más livianas (las cuales flotan en el líquido) entre las cuales se encontrará toda la sílice amorfa (biolitos y vidrio volcánico), mientras que la gran mayoría del material mineral se depositará y conformará la fracción pesada que no es estudiada. Con la fracción liviana así obtenida se realizan las preparaciones microscópicas permanentes y semipermanentes, utilizando medios de montajes acorde a los índices de refracción de los.

Características de los fitolitos y su tratamiento

Caracteres morfométricos y tratamiento

Para el tratamiento de los fitolitos deben considerarse los caracteres biogénicos de los mismos (sensu Bertoldi de Pomar, 1975), los cuales dependen de las plantas proveedoras, la concentración de fitolitos en las plantas y las distintas etapas fenológicas del vegetal, los tipos de tejidos y células en que se originan, los mecanismos de depositación, la composición química y las propiedades físicas de los fitolitos. Las depositaciones, pueden ser: **cristalinas** (generalmente de menor tamaño que el celular) las cuales se dan en los ráfides, drusas, elementos prismáticos y arenas de cristales (en los calcifitolitos), formas básicas que se utilizan para su diferenciación conjuntamente con sus dimensiones; y **amorfas** (que pueden tener menor tamaño que el celular, colmar el espacio de la célula o espacios intercelulares o formar elementos cuyo origen es multicelular) como se observa en los silicofitolitos, pudiendo entonces

conservar caracteres anatómicos de acuerdo a su origen, que se utilizan en su descripción y/o tratamiento sistemático –anatomical naming–.

De acuerdo a lo tratado por el Comité Internacional de Taxonomía de Fitólitos (ICPT, International Committee for Phytolith Taxonomy, Bruselas 2014), existen tres formas principales de tratamiento de los fitólitos: la anatómica, como fuera mencionado, la morfológica en la cual se describen los morfotipos y sus características constitucionales; y una tercera que reúne las propuestas clasificatorias y pautas de tratamiento que consideran a los fitólitos de un modo taxonómico, vale decir, dándole un carácter de entidad sistemática. En estas últimas propuestas hay autores que vinculan a los tipos fitolíticos con las especies vegetales considerándolos parte de ellas, y otros, que le dan un carácter independiente a los mismos considerándolos parataxa (propuestas ortotaxonómicas y parataxonómicas respectivamente sensu Zucol et al. 2010c). En la actualidad el ICPT se encuentra trabajando en la tarea de “armonizar” las diferentes propuestas anatómicas, morfológicas y taxonómicas con la finalidad de establecer una nueva edición del Código Internacional de Nomenclatura fitolítica (ICPNWG 2005).

Desde el punto de vista morfométrico y considerando sus formas y su anatomía, los fitólitos pueden ser clasificados en **irregulares y regulares** (Mulholland y Rapp, 1992). Entre los elementos regulares, las formas cónicas, prismáticas, cilíndricas, piramidales y esféricas son las más abundantes; si bien gran parte de los fitólitos regulares pueden interpretarse como cuerpos prismáticos (paralelepípedos). Las vistas diferenciales de los fitólitos podrían ser establecidas de acuerdo al patrón anatómico de distribución del tejido en que se producen, pero no todos los fitólitos hallados en forma dispersa permiten reconocer su ubicación anatómica de origen. Si bien de contar con estas pautas topográficas de inserción tisular (Rudall et al. 2014), la mayoría de los elementos (principalmente los que copian la caja celular donde se originaron) presentan la posibilidad de establecer su orientación en el tejido, delimitando ejes y esto brinda también la posibilidad de establecer e identificar las caras de los cuerpos.

Las caras para los elementos prismáticos, siguiendo los conceptos anatómicos, son denominadas (Figura 4): *periclinales*, a las caras dispuestas en forma paralela a la superficie del órgano vegetal y *anticlinales* a las que se disponen en forma perpendicular a la superficie del órgano en donde se originó, pudiendo ser *anticlinales radiales*, si se disponen paralelamente al eje longitudinal del órgano o *anticlinales transversales* si se disponen en forma perpendicular a este eje. Por otra parte, otros tipos como los cónicos poseen una *vista basal* y otra *lateral*, al igual que los piramidales, los cilíndricos una única *vista lateral* y dos *vistas de sección*, mientras que los esféricos poseen una sola vista.

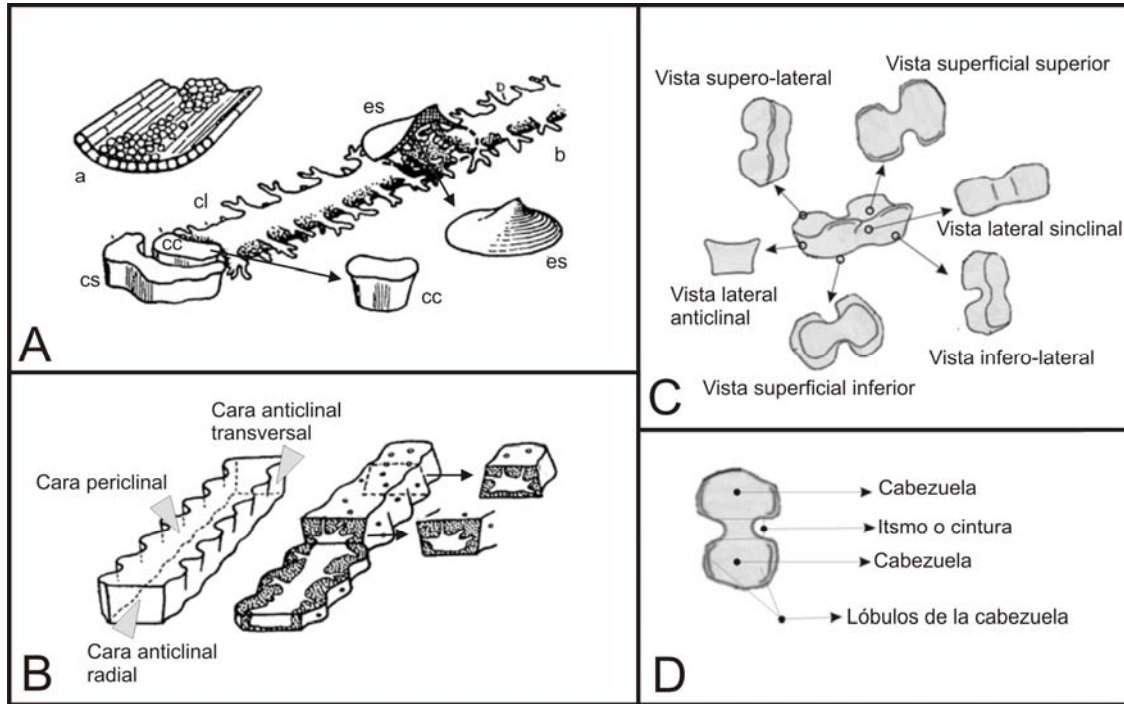


Figura 4. Caracteres morfométricos de los silicofitolitos. **A.a.** Representación esquemática de deposición de sílice esponjoso formado a partir de la aglomeración de pequeños cuerpos de sílice. **A.b.** Representación de fitolito prismático de contorno dendriforme (cl), asociado con fitolito originado en una célula corta (cc) del tipo de los conos truncados, una célula suberosa (cs) y un elemento escutiforme (es) o gancho. **B.** Caras y cortes de un fitolito de acuerdo a su ubicación en el tejido epidérmico. **C.** Esquema de las diferentes posibles vistas de un fitolito halteriforme. **D.** Partes que componen un fitolito halteriforme. (A y B modificados de Parry y Smithson 1966).

La correcta delimitación de las distintas vistas y de sus características cuali-cuantitativas, permite una clara diferenciación taxonómica de los morfotipos y evita el tratamiento sistemático de los fitolitos como “figuras planas”, que en muchos casos solo incrementan el natural fenómeno de multiplicidad de los fitolitos, creando morfotipos a partir de las distintas vistas de un mismo cuerpo. Ya que para el caso de los fitolitos (y en especial para los silicofitolitos) un mismo tipo morfológico puede ser hallado en diferentes ortotaxa, mientras que un mismo ortotaxon puede poseer distintos tipos morfológicos en sus tejidos. Este fenómeno, fue descrito por Rovner (1971) y Rovner y Russ (1992) y definido en dos conceptos: la multiplicidad (que es consecuencia de la presencia de diferentes tipos morfológicos en un mismo ortotaxon) y la redundancia (que surge de la presencia de similares tipos morfológicos en diferentes ortotaxa).

4. Los estudios de fitólitos en América latina

En 1675, Loeuwenhoek, realiza el primer reporte acerca de la presencia de fitólitos de calcio en plantas (citado en Mulholland y Rapp 1992); más tarde, Franceschi y Horner (1980) publican uno de los primeros trabajos en relación a la formación y relevancia de estas biomineralizaciones en plantas. Las cactáceas, además de ser nativas del continente americano, representan una de las familias con mayor producción de estas biomineralizaciones del continente (Franceschi y Nakata 2005), por lo que ha sido uno de los grupos más estudiados. Los antecedentes en referencia a los calcifitolitos en Sudamérica son escasos y se encuentran mayoritariamente en el marco de estudios orientados a las descripciones anatómicas generales, por lo que se restringen a la descripción de estos cristales en distintos órganos vegetativos y reproductivos de ciertos taxones vegetales (Keating 2004; Lersten y Horner 2008a, 2008b). En México, se ha descrito la presencia de elevada densidad de cristales de oxalato de calcio en tallo y raíz de *Geohintonia mexicana*, especie endémica del estado de Nuevo León (Borrelli et al. 2008a). En Argentina, en ambientes lacustres y de marismas particularmente en la Llanura Pampeana, se han realizado trabajos de la producción de cristales de oxalato de calcio en especies arbóreas introducidas como *Acacia melanoxylon* y *Eucalyptus globulus* (Borrelli et al. 2009), y en especies acuáticas como *Alternanthera philoxeroides*, *Ludwigia peploides*, *Polygonum hydropiperoides*, *Rumex crispus* y *Typha latifolia* (Borrelli et al. 2011; Altamirano et al. 2014), y en diferentes especies endémicas de la familia Chenopodiaceae (Perez Cuadra y Hermann 2013). Los registros de estas biomineralizaciones en suelos son muy escasos dada su alta susceptibilidad a la disolución; en general, los reportes corresponden a registros pedoarqueológicos (Reinhard y Bryant 1992; Canti 2003). En lo que respecta a la aplicación de silicofitolitos como bioindicadores en Sudamérica los primeros registros fueron descritos por Ehrenberg (1854), quien los encuentra en muestras coleccionadas por Charles Darwin. En este trabajo, se analizan sedimentos de Monte Hermoso (Bahía Blanca), limos asociados a mamíferos fósiles (Bahía Blanca), superficies dentarias de un Mastodon (Santa Fe) y raíces de plantas de Patagonia. Posteriormente, durante 1895-1925 los casos de estudios resultan nulos para Latinoamérica, siendo recién entre 1925 y 1955, que Frenguelli (1925, 1930, 1955) realiza sus contribuciones estudiando específicamente los fitólitos de limos de la región pampeana argentina y los compara con los presentes en la vegetación herbácea de esta región. Las contribuciones de este autor inspiraron a muchos investigadores que realizarán estudios de orientación ecológica entre los años 1955-1975, e inclusive a los que realizarían estudios arqueológicos y paleoecológicos a partir de 1971 en América Latina.

Directamente influenciada por J. Frenguelli es que Hetty Bertoldi de Pomar entre los años 1969 a 1983 (Bertoldi de Pomar 1969a, 1969b, 1970a, 1970b, 1973, 1974, 1983; Bertoldi de Pomar y Tur 1970), realiza sus investigaciones en suelos, depósitos fluviales y lagunares de diferentes regiones de Argentina. Mientras que en forma coetánea en Brasil se inician estudios fitolíticos con hincapié en la vegetación del

Cerrado, y en particular en las gramíneas de esta flora (Labouriau 1983, y referencias en este). Etapa que se puede observar en distintas regiones del mundo, como el caso de Australia, Japón, Europa y América del Norte, con el desarrollo de diferentes aplicaciones de la especialidad que serán desarrolladas en las últimas décadas. A continuación durante las siguientes décadas, estos conocimientos comienzan a ser aplicados en estudios sedimentarios y limnológicos, como así también, en análisis de especies vegetales de Argentina, Brasil y Venezuela; siendo recién luego de 1990, que en Latinoamérica se destacan los aportes fitolíticos en estudios paleoecológicos (cuenca del río Amazonas, región pampeana), fitosociológicos (Páramo colombiano, Tierra del Fuego), limnológicos (Panamá, Argentina y Uruguay), etnobotánicos (Perú, Ecuador, Argentina, Uruguay y Colombia) y arqueológicos (México, Panamá, Ecuador, Perú, Brasil, Chile, Argentina y Uruguay) entre otros (Zucol et al. 2008 y referencias en este). Es así que en Argentina se desarrollaron estudios que abarcan distintas secuencias pedoestratigráficas terciarias y cuaternarias, depósitos limnológicos y suelos, de las regiones patagónica, pampeana, cuyana y del litoral de Argentina. También se incrementaron los análisis fitolíticos de vegetación de distintos puntos del país, como así también estudios en dietas y un paulatino incremento de los trabajos fitolíticos realizados en marcos arqueológicos, los cuales en la actualidad resultan los más abundantes con resultados que abarcan distintos tiempos y culturas de todo el país. Específicamente en relación a los estudios fitolíticos en ambientes acuáticos (lagos, lagunas, ríos, arroyos, marismas) actuales y pasados, en la región Pampeana se ha demostrado la importancia y representatividad de los silicofitolitos en suelos de ambientes acuáticos continentales y de marismas, como así también su rol en la biogeoquímica de los mismos. A su vez, se estudió la relación comunidades vegetales-suelos-humedales desde el punto de vista del aporte de silicofitolitos y su flujo a las distintas matrices dentro de los ciclos biogeoquímicos (Osterrieth 1998, 2004, 2006; Borrelli et al. 2008b, 2010, 2012). Mientras que en la región mesopotámica se han realizado estudios vinculados a ambientes fluviales (Patterer et al. 2013) en los cuales se ha logrado caracterizar fitolíticamente los distintos ambientes insulares de la región más austral del Paraná medio (Parque Nacional PreDelta), lo que demuestra que los análisis fitolítico resultan una herramienta útil para demarcar las diferencias composicionales de las diferentes unidades e identificar la fisionomía de la vegetación.

En Brasil, luego de los trabajos que dirigiera Labouriau, es recién para los noventa que se realizan investigaciones que comienzan como trabajos aislados, pero que en los últimos años se han consolidado con líneas de estudio que abarcan los fitolitos de la vegetación de distintos puntos de este país, estudios en suelos y depósitos recientes, como así también, de registros arqueológicos. La literatura fitolítica de Colombia indica que los estudios se inician en los noventa con análisis de su presencia en floras amazónicas, como así también en suelos del páramo y cordillera Oriental Andina, siendo con posterioridad que se comienzan a aplicar estos estudios en entornos arqueológicos. Mientras que en Chile, la aplicación del estudio de microrestos botánicos se incrementa en la última década, principalmente enfocada a los análisis de entornos

arqueológicos. En Ecuador, desde 1970, investigadores de la Universidad de Missouri, realizan estudios arqueológicos utilizando a los fitolitos como uno de los elementos para establecer la evolución de la agricultura y de las sociedades del Formativo de esta región; líneas de investigación que en la actualidad se están desarrollando en universidades del país. Del mismo modo ha ocurrido en Perú, en donde la principal orientación de los estudios de fitolitos ha sido su aplicación a entornos arqueológicos durante las pasadas décadas. Recientemente, este tipo de estudios fitolíticos basados en análisis florísticos para su posterior aplicación en estudios arqueológicos han sido efectuados también en la Guayana Francesa. Por último, en Uruguay desde los noventa se han realizado importantes contribuciones a la especialidad tanto en los estudios florísticos, limnológicos y paleolimnológicos, como así también orientados al estudio de yacimientos arqueológicos de los humedales de la región este de la República.

5. Perspectivas a futuro

El análisis de la literatura de la especialidad muestra que no solamente se ha incrementado la masa crítica de investigadores, sino que también, este incremento se refleja en la diversidad de aplicaciones que se están realizando en la actualidad (Figura 5), si bien podemos concluir que –al igual que a nivel mundial- en América del Sur el mayor incremento se ha manifestado en los análisis relacionados con materiales arqueológicos y entornos humanos, como así también, en la reconstrucción paleoambiental.

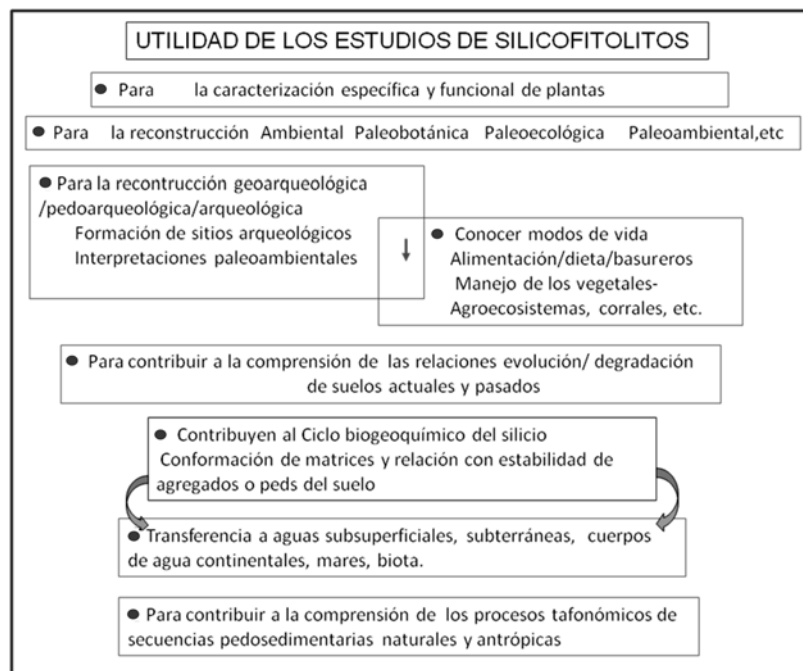


Figura 5. Tabla-esquema de utilidad y usos de fitolitos (modificado de Coe et al. 2014).

6. Agradecimientos

Esta contribución fue financiada en parte por PIP-CONICET 114 201001 00248 (AFZ) y PICT 1583 y UNMdP-EXA 643 (MO).

7. Referencias bibliográficas

- Altamirano S.M., Borrelli N., Osterrieth M., Fernández Honaine M. 2014. Distribución de biomineralizaciones de sílice amorfo y calcio en relación a la anatomía en especies de humedales pampeanos, Argentina. Actas XI Congreso Latinoamericano de Botánica.
- Álvarez M.F., Borrelli N., Osterrieth M., 2008. Extracción de silicobiolitos en distintos sedimentos utilizando dos técnicas básicas. In: Korstanje M.A., Babot, M. del P. (eds), Matices Interdisciplinarios en Estudios Fitolíticos y de otros Microfósiles. British Archaeological Reports (BAR) International Series S 1870, 31-38.
- Amos G.L. 1952. Silica in timbers. Bulletin of the common wealth scientific and industrial research organization, Australia, 267: 1-59.
- Baran E., Monje P.V. 2008. Oxalate biominerals. Metal Ions in Life Sciences, 4: 219-254.
- Bartoli F., Wilding L.P. 1980. Dissolution of Biogenic Opal as a Function of its Physical and Chemical Properties Soil Science Society America Journal 44:873-878.
- Bertoldi de Pomar H. 1969a La micropaleontología continental en los estudios edafológicos. V Reunión Argentina de Ciencias del Suelo, *Actas*: 727-730.
- Bertoldi de Pomar H. 1969b Partículas de sílice organizadas en sedimentos pampeanos de la llanura santafecina. IV Jornada Geológica Argentina, *Actas*. Mendoza.
- Bertoldi de Pomar H. 1970a. Fitólitos y zoolitos. Su significado geológico en sedimentos continentales. Asociación Geológica de Córdoba, *Boletín* 1(1): 21-31.
- Bertoldi de Pomar H. 1970b. *Caracterización micropaleontológica de sedimentos y suelos aluviales del Paraná Medio*. II Jornadas de la Cuenca del Plata, Santa Fe.
- Bertoldi de Pomar H. 1973. Crisostomatáceas en sedimentos de fondo de la laguna Guadalupe. Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, *Revista* 4: 73-86.
- Bertoldi de Pomar H. 1974. Silicobiolitos en sedimentos de cauce fluviales correntinos. I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, *Actas*: 633-639.
- Bertoldi de Pomar H. 1975 Los silicofitolitos: Sinopsis de su conocimiento. Darwiniana 19 (2-4):173-206.
- Bertoldi de Pomar H. 1976. Métodos de preparación de sedimentos clásticos para su estudio microscópico. 1. Tratamientos previos. Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral 7: 1-55.
- Bertoldi de Pomar H. 1983. Silicobiolitos en sedimentos del cauce del Río Paraguay. Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, *Revista* 14 (1): 53-62.
- Bertoldi de Pomar H., Tur N.M. 1970. Células silicificadas en gramíneas acuáticas. Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, *Revista* 1: 17-18.
- Blackman E. 1971. Opaline silica bodies in the range grasses of southern Alberta. Canadian Journal of Botany 49:769-781.
- Blackman E., Parry, D.W. 1968. Opaline silica deposition in rye (*Secale cereale* L.). Annals of Botany 32:199-206.

- Borrelli N., Osterrieth M., Soria Colunga J.C. 2008 a. Calcium oxalate crystals in *Geohintonia mexicana* (Cactaceae: Cactoideae). 7th International Meeting on Phytolith Research – 4th South American Meeting on Phytolith Research: 5.
- Borrelli N., Osterrieth M., Marcovecchio J. 2008 b. Interrelations of vegetal cover, silicophytolith content and pedogenesis of Typical Argiudolls of the Pampean Plain, Argentina. *Catena*, 75(2): 146-153.
- Borrelli N., Osterrieth M., Marcovecchio J. 2009. Calcium biominerals in typical Argiudolls from the Pampean Plain, Argentina: an approach to the understanding of their role within the calcium biogeochemical cycle. *Quaternary International* 193: 61–69.
- Borrelli N., Alvarez M. F., Osterrieth M., Marcovecchio J. 2010. Silica content in soil solution and its relation with phytolith weathering and silica biogeochemical cycle in Typical Argiudolls of the Pampean Plain, Argentina - A preliminary study. *Journal of Soil and Sediments*, 10: 983-994.
- Borrelli N., Fernández Honaine, M., Altamirano S. M., Osterrieth M. 2011. Calcium and silica biomineralization in leaves of eleven aquatic species of the Pampean Plain, Argentina. *Aquatic Botany*, 94: 29-36.
- Borrelli N., Osterrieth M., Romanelli, A., Alvarez, M.F., Cionchi J. L., Massone H. 2012. Biogenic silica in wetlands and their relationship with soil and groundwater biogeochemistry in the Southeastern of Buenos Aires Province, Argentina. *Environmental Earth Science*, 65(2): 469-480.
- Bowdery D. 1999. Taphonomy, phytoliths and the African dust Plumes. In: Mountain M.-J., D. Bowdery (eds.), *Taphonomy: The analysis of processes from phytoliths to megafauna*. ANH Publication. The Australian National University, Canberra: 3-8.
- Canti M.G. 2003. Aspects of the chemical and microscopic characteristics of plant ashes found in archaeological soils. *Catena*, 54: 339-361.
- Coe H.H., Osterrieth M., Fernández Honaine M. 2014. Phytoliths and their applications. In: Gomes Coe H., Osterrieth M. (eds). *Synthesis of some phytolith studies in South America*. Nova Publishers, New York: 1-26.
- Coil J., Korstanje M.A., Archera S., Hastorf C.A. 2003. Laboratory goals and considerations for multiple microfossil extraction in archaeology. *Journal of Archaeological Science*, 30: 991-1008.
- De Campos A.C., Labouriau, L.G. 1969. Corpos silicosos de gramíneas dos Cerrados. 2. Pesquisa Agropecuária Brasileira -sec. Botânica4: 143-151.
- Dizeo de Strittmater C.G. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 15(1): 126-129.
- Ehrenberg C.G. 1854. *Mikrogeologie*. Leipzig. I, p. I XXVIII et 1–374; Suppl. (s. 1. n. d.) p. 1–88; II, Atlas, p. 1.31, P1. 1.34. 35A, 35B, 36-40.
- Epstein E. 1994. The anomaly of silicon in plant biology. *Proceedings of National Academy of Sciences* 91: 11-17.
- Epstein E. 1999. Silicon. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant Molecular Biology* 50: 641-664.
- Fernández Honaine M., Osterrieth M.L., Zucol A.F. 2009. Plant communities and soil phytolith assemblages relationship in native grasslands from southeastern Buenos Aires province, Argentina. *Catena*, 76: 89-96.
- Franceschi V., Nakata P. 2005. Calcium Oxalate in Plants: Formation and Function. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56: 41-71.

- Franceschi, V. R., Horner jr H.T. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *Bot. Rev.* 46: 361-427.
- Fredlund G.G. 1986. Problems in the simultaneous extraction of pollen and phytoliths from clastic sediments. In: Rovner I. (ed.), *Plant Opal Phytolith Analysis in Archaeology and Paleoecology: Proceedings of the 1984 Phytolith Research Workshop, Occasional Papers N° 1 of the Phytolitharien*: 102-111, Raleigh, North Carolina State University.
- Frenguelli J. 1925. Loess y limos pampeanos. *Sociedad Argentina de Estudios Geográficos, Anales*. GAEA 1: 1-88.
- Frenguelli J. 1930. Partículas de sílice organizada en el loess y en los limos pampeanos. Células silíceas de Gramíneas. *Sociedad Científica de Santa Fe, Anales* 2: 1-47.
- Frenguelli J. 1955. Loess y limos pampeanos. Ministerio de Educación de la Nación, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, *Serie técnica y didáctica* 7: 3-88.
- Graustein W.C., Cromack K., Sollins P. 1977. Calcium oxalate: Occurrence in soils and effects on nutrient and geochemical cycles. *Science*: 1252-1254.
- Handreck K.A., Jones L.H.P. 1968. Studies on silica in the oat plant IV Silica content of plant parts in relation to stage of growth, supply of silica and transpiration. *Plant and Soil* 29, 449-459.
- Hayward D.M., D.W. Parry. 1973. Electron-probe microanalysis studies of silica distribution in barley (*Hordeum sativum* L.). *Annals of Botany* 37: 579-591.
- Hodson M.J., White P.J., Mead A., Broadley M.R. 2005. Phylogenetic Variation in the Silicon Composition of Plants. *Annals of Botany* 96: 1027–1046.
- ICPN Working Group: Madella M., Alexandre A. y Ball T. 2005. International Code for Phytolith Nomenclature 1.0. *Annals of Botany* 96: 253-260.
- Jones J.G. 1988. Un procedimiento simplificado para la extracción de fitolitos silíceos y de oxalato de calcio a partir de tejidos vegetales. *Phytolitharien Newsletter*, 5(3): 9-10.
- Jones R.L., Beavers A.H. 1963. Some mineralogical and chemical properties of plant opal. *Soil Science* 96: 375-379.
- Jones L.H.P., Handreck K.A. 1967. Silica in soils, plants and animals. *Advances in Agronomy*, 19: 107-149.
- Jones L.H.P., Milne A.A. 1963. Studies of silica in the oat plant: I. Chemical and physical properties of the silica. *Plant Soil* 18: 207-220.
- Keating R.C. 2004. Systematic Occurrence of Raphide Crystals in Araceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 91(3): 495-504.
- Kondo R., Sase T., Kato, Y. 1987. Opal phytolith analysis of andisols with regard to interpretation of paleovegetation. En: D.I. Kinloch (ed.) *Proceedings of the Ninth International Soil Classification Workshop*: 520-534.
- Labouriau L.G. 1983. Phytolith work in Brazil, A minireview. *The phytolitharien Newsletter* 2 (2): 6-11.
- Lanning F.C. 1963. Plant constituents: Silicon in rice. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 11 (5): 435-437.
- Lanning F. C., Ponnaiya R.W.X., Crumpton C.F. 1958. The chemical nature of silica in plants: *Plant Physiol.* 33: 339-343.
- Lersten N., Horner H. 2008a. Subepidermal idioblasts and crystal macropattern in leaves of *Ticodendron* (Ticodendraceae). *Plant. Syst. Evol.*, 276: 255-260.

- Lersten N., Horner H. 2008b. Crystal macropatterns in leaves of Fagaceae and Nothofagaceae: a comparative study. *Pl. Syst. Evol.* 271: 239-253.
- Lewin J., Reimann, B.E.F. 1969. Silicon and Plant Growth. *Annual Review of Plant Physiology* 20: 289-304.
- Li Z., Lin P., He J., Yang Z., Lin Y. 2006. Silicon's organic pool and biological cycle in moso bamboo community of Wuyishan Biosphere Reserve. *J. Zhejiang Univ. Sci. B*, 7(11): 849-857.
- Madella M., Lancelotti C. 2012. Taphonomy and phytoliths: A user manual. *Quaternary International* 275: 76-83.
- Massey F.P., Roland Ennos A., Hartley S.E. 2007. Grasses and the resource availability hypothesis: the importance of silica-based defenses. *Journal of Ecology*, 95: 414-424.
- McNaughton S.J., Tarrants J.L., McNaughton M.M., Davis R.H. 1985. Silica as a defense against herbivory and a growth promotor in African grasses. *Ecology* 66(2): 528-535.
- Molano-Flores B. 2001. Herbivory and calcium concentrations affect calcium oxalate crystal formation in leaves of *Sida* (Malvaceae). *Annals of Botany*, 88: 387-391.
- Mulholland S.C., Rapp G. 1992. A morphological classification of grass silica-bodies. In: Rapp G., Mulholland S.C. (eds.), *Phytolith systematics*. Plenum Press, New York: 65-89.
- Monje P.V., Baran E.J. 2002. Characterization of calcium oxalates generated as biominerals in cacti. *Plant Physiology* 128:707-713.
- Osterrieth M. L. 1998. Paleosols and their relation to sea level changes during the Late Quaternary in Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina. *Quaternary International* (51-52): 43-44.
- Osterrieth M. 2004. Biominerales y Biomineralizaciones. *Cristalografía de Suelos*. Sociedad Mexicana de Cristalografía: 206-218.
- Osterrieth M. L. 2006. Ciclo biogeoquímico del Silicio: Biomineralizaciones silíceas. Medioambiente en Iberoamérica. J. Gallardo Lancho Ed. T(II): 583-590.
- Osterrieth M. 2008. Silicofitólitos en suelos, paleosuelos y materiales parentales. En: Zucol A.F., Osterrieth M., Brea M. (eds). *Fitólitos. Estado actual de sus conocimientos en América del Sur*: III. 75-85.
- Osterrieth M., Oyarbide F., Bordas V. 2000. Biominerales de oxalato de calcio en suelos de Laguna de Los Padres, Buenos Aires. *Revista Argentina Ciencia del Suelo*, 18(1): 50-58.
- Osterrieth M., Madella, M., Zurro D., Álvarez M.F. 2009. Taphonomical aspects of silica phytoliths in the loess sediments of the Argentinean Pampas. *Quaternary International* 193, 70-79.
- Osterrieth M., Alvarez M.F., Borrelli N., Fernández Honaine M. 2012. The influence of plant silica biomineralizations (silicophytoliths), in the soil matrix construction, in pampean plain soils affected by agricultural practices. *EUROSOIL*, 4th International Congress Soil Science for the Benefit for the Mankind and Environment. Symposium Silicon cycle in agricultural soils versus forest soils.
- Osterrieth M., Fernández Honaine M., Borrelli N., Alvarez M.F. 2014. Silicophytoliths in representative soils of the Southeast Pampean Plains, Argentina. In: Gomes Coe H. y Osterrieth M. (eds.), *Synthesis of some phytolith studies in South America*. Nova Publishers, New York. p 215-242.
- Parr J. F., Sullivan L.A. 2011. Phytolith occluded carbon and silica variability in wheat cultivars. *Plant Soil* 342:165-171.

- Parry, D.W., Smithson F. 1958. Silicification of bulliform cells in grasses. *Nature* 181: 1549-1550.
- Parry D.W., Smithson F. 1964. Types of opaline silica depositions in the leaves of british grasses. *Annals of Botany* 28 (109): 169-185.
- Parry D.W. y Smithson. 1966. Opaline silica in the inflorescences of some British Grasses and Cereals. *Annals of Botany* 30 (119): 525-538.
- Patterer N.I., González C.A., Passeggi E., Zucol A.F. 2013. Análisis fitolíticos en depósitos de ambientes fluviales del río Paraná en su sección media (Entre Ríos, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 48(1): 91-102.
- Pearsall D.M. 2000 F. *Paleoethnobotany: A handbook of procedures*. Academic Press, San Diego.
- Pérez Cuadra V., Hermann P. 2013. Characterization and macropattern of calcium oxalate phytoliths in Argentinean endemic species of Chenopodioideae (Amaranthaceae). *Quaternary International*, 287: 83-88.
- Pinilla A., Palomar M.L., Aleixandre T., Martín A. 1997. Calcium oxalate crystals and their relationship with pedological calcium in Madrid region soils. *Centro de Ciencias Medioambientales, CSIC, monografías-4, Madrid*: 59-69.
- Piperno D.R. 1988. *Phytolith analysis. An archaeological and geological perspective*. Academic Press, San Diego.
- Piperno D.R. 2006. *Phytolith. A comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists*. Altamira Press. Lanham. 238 pp.
- Prychid C.J., P.J. Rudall. 1999. Calcium Oxalate Crystals in Monocotyledons: A Review of their Structure and Systematics. *Annals of Botany* 84: 725-739.
- Reinhard K.J., V.M. Bryant. 1992. Coprolite Analysis: A Biological Perspective on Archaeology. *Natural Resources, School of Papers in Natural Resources, University of Nebraska*, pp 47.
- Rovner I. 1988. Fitólitos en las plantas: Un factor probable en los orígenes de la agricultura Estudios sobre la revolución neolítica y la revolución urbana, Coloquio V. Gordon Childe: 113-131. UNAM.
- Rovner I. 1971. Potential of opal phytoliths for use in paleoecological reconstruction. *Quaternary Research* 1: 345-359.
- Rovner I. 1972. Note on a safer procedure for opal phytolith extraction. *Quaternary Research*, 2 (4): 59l.
- Rovner I. 1990. Extracción de fitólitos de muestras de suelos. *Antropológicas*, 4: 49-53.
- Rovner I., Russ J.C. 1992. Darwin and design in phytolith systematics: morphometric method for mitigating redundancy. In: Rapp G. & Mulholland S.C. (eds.), *Phytolith Systematics*: 253-276. Plenum Press, New York.
- Rudall P.J., Prychid C.J., Gregory T. 2014. Epidermal patterning and silica phytoliths in grasses: An evolutionary history. *The Botanical Review* 80: 59-71.
- Runge F. 1998. The effect of dry oxidation temperature (500°C-800°C) and the natural corrosion on opal phytoliths. *Actas 2nd International Meeting on Phytolith Research*: 73.
- Sangster A.G. 1970 a. Intracellular silica deposition in immature leaves in three species of the Gramineae. *Annals of Botany* 34: 245-257.
- Sangster A.G. 1970 b. Intracellular silica deposition in mature and senescent leaves of *Sieglingia decumbens* (L.) Bernh. *Annals of Botany* 34: 557-570.
- Stebbins G.L. 1981. Coevolution of grasses and herbivores. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:75-86.

- Stromberg C.A.E. 2004. Using phytolith assemblages to reconstruct the origin and spread of grass-dominated habitats in the Great Plains during the late Eocene to early Miocene: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207: 239-275.
- Sunell L.A., Healey P. L. 1985. Distribution of calcium oxalate crystal idioblasts in leaves of taro (*Colocasia esculenta*). *American Journal of Botany*, 72: 1854-1860.
- Teruggi M.E. 1955. Algunas observaciones microscópicas sobre vidrio volcánico y ópalo organógeno en sedimentos pampianos. *Notas del Museo de La Plata* 18, *Geología* 66: 17-26.
- Tomlinson P.B., Horn J.W., Fisher J.B. 2011. *The Anatomy of Palms. Arecaceae – Palmae*. Oxford University Press. 251 pp.
- Verrecchia E.P., Dumont J-L., Verrecchia K.E. 1993. Role of calcium oxalate biomineralization by fungi in the formation of calcretes: a case study from Nazareth, Israel. *Journal of Sedimentary Petrology* 63 (5): 1000-1006.
- Wilding L.P. 1967. Radiocarbon dating of biogenetic opal. *Science* 156: 66-67.
- Zucol A.F. 2001. Fitólitos. III. Una nueva metodología descriptiva. Asociaciones fitolíticas de *Piptochaetium montevidense* (Stipeae: Poaceae). *Boletín de las Sociedad Argentina de Botánica* 36: 69-85.
- Zucol A.F., Osterrieth M. 2002. Técnicas de preparación de muestras sedimentarias para la extracción de fitólitos. *Ameghiniana* 39: 379-382.
- Zucol A.F., Brea M., Passeggi E. 2008. Los Estudios Fitolíticos en América del Sur, una Visión Retrospectiva. In: Korstanje A. y Babot P. (eds.), *Matices Interdisciplinarios en Estudios Fitolíticos y de otros Microfósiles/ Interdisciplinary Nuances in Phytolith and other Microfossil Studies*. BAR (British Archaeological Reports) International Series S1870, Capítulo 9: 3-21. 218 pp. (Oxford, Inglaterra).
- Zucol A.F., Colobig M. de los M., Patterer N.I., Fernández Pepi M.G., Passeggi E., Brea M. 2010 a. Phytolith analysis for the Potrok Aike Lake Drilling Project: General methodologies for analysis. In: Corbella H. & Maidana N. I. (eds.). 1ª Reunión Internodos del Proyecto Interdisciplinario Patagonia Austral y 1er Workshop Argentino del Proyecto Potrok Aike Maar Lake Sediment Archive Drilling Project. Proyecto Editorial PIPA. Buenos Aires, Argentina. Programas y Resúmenes: 85-88. Buenos Aires.
- Zucol A.F., Passeggi E., Brea M., Patterer N.I., Fernández Pepi M.G., Colobig M. de los M. 2010 b. Phytolith analysis for the Potrok Aike Lake Drilling Project: Sample treatment protocols for the PASADO Microfossil Manual. In: Corbella H. & Maidana N. I. (eds.). 1ª Reunión Internodos del Proyecto Interdisciplinario Patagonia Austral y 1er Workshop Argentino del Proyecto Potrok Aike Maar Lake Sediment Archive Drilling Project. Proyecto Editorial PIPA. Buenos Aires, Argentina. Programas y Resúmenes: 81-84. Buenos Aires.
- Zucol A.F., Brea M., Bellosi E.S. 2010 c. Phytolith studies in Gran Barranca (Central Patagonia, Argentina) focused in the Middle Eocene. In: Madden R., Carlini A., Vucetich G. y Kay R. (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, : 313-336. Cambridge University Press.