

Reconstrucción de la vegetación en África Oriental durante el Plio-Pleistoceno a través del estudio de fitolitos: La Garganta de Olduvai (Tanzania)

R.Mª Albert

Profesora de Investigación Institució Catalana de Recerca (ICREA) / Grup d'Estudis Paleoecològics i Geoarqueològics, Dept. de Prehistòria, Història Antiga i Arqueologia, Torre B, pis 11, Universitat de Barcelona.

Los fitolitos han sido ampliamente documentados en los sedimentos paleoantropológicos de la Garganta de Olduvai en Tanzania. La investigación que se está llevando a cabo actualmente en la zona por parte de OLAPP (Olduvai Landscape Palaeoanthropology Project), se ha centrado casi exclusivamente en la reconstrucción del paleopaisaje y del paleoambiente durante el Plio-Pleistoceno. La reconstrucción de la vegetación a través de los estudios de fitolitos se basa en la relación existente entre la abundancia y morfología de fitolitos en plantas actuales de la zona y los fitolitos extraídos de los mismos suelos modernos donde crecen estas plantas, y su comparación posterior con niveles paleoantropológicos, dentro de un detallado marco espacio-temporal (deposición de la parte inferior del Lecho II en el margen Este del antiguo paleolago). Las muestras fueron recogidas tanto de la misma Garganta de Olduvai como de ecosistemas análogos a los que, según se cree, existían en la zona hace un millón y medio de años. Los resultados fueron posteriormente comparados con los obtenidos del estudio de macroplantas fosilizadas recuperadas de las mismas zonas. A pesar de la pérdida de morfotipos de fitolitos debido a procesos posdeposicionales, tanto en suelos modernos como fósiles, en estos últimos se identificaron, en varias de las muestras, fitolitos en cantidad suficiente para mostrar una vegetación diversificada y cambiante a lo largo de relativamente cortos períodos de tiempo. En el trabajo realizado también se propone un modelo posdeposicional donde la vegetación es interpretada teniendo en cuenta los resultados obtenidos.

Phytoliths have been widely recognized in the fossil record of the palaeoanthropological site of Olduvai Gorge, northern Tanzania. Current research, carried out by the OLAPP team members (Olduvai Landscape Palaeoanthropology Project) on hominin land use in the Basin during the Plio-Pleistocene, has a strong palaeoenvironmental emphasis on the palaeovegetation in particular. Vegetation reconstruction, through phytolith analyses, is based on the relationship between phytolith morphology and abundance in the living plants with those found in the modern soils and its later comparison to palaeoanthropological levels in a very narrow time stratigraphic and spatial constraints (deposition of Lowermost Bed II in the eastern margin of the ancient paleolake). Samples were collected both from the Gorge and from analogous regions close by assuming that the fossil vegetation (1.5 million years ago) bore some resemblance to analogous ecosystems. The results were later compared to those obtained from the study of fossilized macroplants from the same areas. Despite the loss of certain phytolith morphotypes due to postdepositional processes, noted in modern and fossil soils, it was possible to identify, in the later, in several samples, phytoliths in enough number to show a diverse and changing vegetation through relatively short periods of time. A post-depositional model is proposed and the palaeovegetation is reinterpreted keeping in mind the results obtained.

Introducción

Desde el año 2000 tiene lugar en el yacimiento plio-pleistocénico de la Garganta de Olduvai (**Fig. 1**), el proyecto (Olduvai Landscape Palaeoanthropology Project – OLAPP), centrado en el estudio del uso del paisaje por parte de los homínidos que habitaron esta zona hace aproximadamente 1,85-1,70 millones de años, homínidos que fabricaron los utensilios Oldovaienses. Este trabajo combina la recogida de restos de actividad de estos homínidos (fauna, utensilios, etc.) con un detallado análisis paleoambiental basado en el estudio del terreno, hidrología y vegetación (Peters y Blumenschine, 1995, Blumenschine y Peters, 1998; Blumenschine *et al.*, 2003). El objetivo de OLAPP se basa en desarrollar unos modelos de aprovisionamiento para dos tipos diferentes de homínidos, herbívoros y omnívoros (Blumenschine y Peters, 1998).



Figura 1 - Fotografía de la Garganta de Olduvai (Tanzania).

Estudios previos realizados a lo largo de los años (polen, isótopos de carbón, fauna) han permitido obtener un esquema general sobre el paleoambiente y la vegetación en la zona (Bonnefille, 1984; Sikes, 1994; Kappelman, 1984; Kappelman *et al.*, 1997). Los resultados muestran que, en la Garganta de Olduvai, durante la deposición del Lecho I y del Lecho Inferior II existiría una vegetación de tipo arbórea (cerrado) y otra de tipo herbáceo (abierto) que se combinarían durante diferentes períodos.

Paralelamente a los estudios de vegetación realizados anteriormente, la presencia, tanto de fitolitos como de macroplantas silicificadas, ha sido ampliamente identificada en la zona, ya desde los trabajos de Hay (1976). Esta abundante presencia unida a la durabilidad y resistencia de los fitolitos de sílice a procesos posdeposicionales así como a sus características morfológicas que reproducen el tejido celular de ciertas plantas y partes de plantas, hace de estos restos una herramienta imprescindible para obtener una mayor información sobre la vegetación en la Garganta de Olduvai durante el Plio-pleistoceno.

Los estudios de fitolitos ya han sido aplicados anteriormente en el continente africano para reconstruir la paleovegetación. Algunos trabajos son los realizados por Alexandre *et al.* (1997) para el período Holoceno, por Barboni *et al.* (1999) en el yacimiento de Awash en Etiopía, los estudios de Runge (1999) y Mercader *et al.* (2000) en África Central o los de Mulder y Ellis (2000) en el Sudoeste de África sobre la importancia ecológica de las hojas de gramíneas.

La reconstrucción de la vegetación realizada a través del estudio de fitolitos se basa en la correlación existente entre la abundancia y morfología de fitolitos en plantas actuales de la zona y los extraídos de los mismos suelos modernos donde crecen estas plantas, y de su comparación posterior con niveles paleoantropológicos, dentro de un detallado marco espacio-temporal (deposición de la parte inferior del Lecho II en el margen Este del antiguo paleolago). Los resultados fueron posteriormente comparados con los obtenidos del estudio de macroplantas fosilizadas recuperadas de las mismas zonas. El estudio conjunto de ambos tipos de restos, permitió a su vez, la realización de un modelo posdeposicional de restos vegetales que permitiera reconstruir la vegetación de esta zona, teniendo en cuenta tanto los resultados obtenidos como las condiciones mineralógicas de los diferentes suelos como los procesos posdeposicionales acaecidos a lo largo del tiempo (Bamford *et al.*, en prensa; Albert *et al.*, en prensa).

Materiales y métodos

Aunque los fitolitos son producidos en la parte aérea de las plantas, éstos se conservan en los suelos después de la desaparición de la materia orgánica. La composición mineralógica del suelo, el pH, la circulación hídrica, la bioturbación y procesos posdeposicionales químicos y físicos del suelo pueden afectar, positiva o negativamente, a la conservación de los fitolitos. Así pues, una vez la planta se descompone y los fitolitos son depositados en el suelo, es importante tener en cuenta tanto la composición mineralógica de éste como los procesos posdeposicionales que pueden afectar la conservación de los fitolitos.

Las características morfológicas de los fitolitos pueden ser informativas sobre las familias, género y en ocasiones especies de las plantas, así como de los diferentes órganos (hojas, inflorescencias, tallos, etc.) representados (Piperno, 1988; Ollendorf, 1992; Mulholland y Rapp, 1992; Bozarth, 1992; Rosen y Weiner, 1994; Runge, 1999; Albert, 2000; Albert y Weiner, 2001). Estudios morfométricos de fitolitos han demostrado ser determinantes para la identificación de ciertas especies de plantas gramíneas (Berlin *et al.*, 2003). La producción y abundancia de fitolitos en las diferentes plantas o partes de plantas en combinación con las características morfológicas pueden ofrecer importante información sobre el estado de conservación de los fitolitos en suelos fósiles, así como sobre la representatividad de las diferentes plantas o grupos de plantas identificadas (Albert, 2000; Albert y Weiner, 2001). Así pues, teniendo en cuenta tanto las características físicas y morfológicas de los fitolitos y su diferente producción en plantas, y con el objetivo de utilizar los estudios de fitolitos como herramienta para reconstruir la vegetación de la Garganta de Olduvai, se diseñó el siguiente programa de trabajo:

1) Realización de un modelo de referencia basado en un estudio cuantitativo y morfológico de fitolitos en plantas actuales, teniendo en cuenta, tanto el tipo de suelo, como las condiciones climáticas en la cual crecen las plantas seleccionadas. Para la selección de plantas a estudiar, se siguieron dos criterios basados, en primer lugar, en las identificaciones preliminares de los restos fósiles de macroplantas y en segundo lugar, se ha asumido que la vegetación fósil tiene algún parecido fisionómico y taxonómico, a escala de vegetación regional, con ecosistemas análogos. Las colecciones se realizaron en localidades cercanas a la Garganta de Olduvai, tales como la depresión de Ol'Balbal, Lago Manyara, Lago Masek, Lago Ndutu, Lago Jipe (Tanzania). En esta fase inicial de nuestro trabajo la colección se basó en el estudio de plantas monocotiledóneas: ciperáceas, gramíneas y palmáceas. También se realizaron, aunque en menor número, estudios de plantas y árboles dicotiledóneos (hojas y frutos) (**Tabla 1a**).

Tabla 1a. Lista de plantas modernas analizadas para el estudio de fitolitos

Especie	Lugar de recolección	Tipo/familia	Parte de la planta analizada
<i>Acacia tortilis</i>	Lago Ol'Balbal, margen	Árbol dicotiledóneo, <i>Mimosoideae</i>	vainas, espinas, hojas
<i>Acacia xanthophloea</i>	Lago Ol'Balbal, margen	Árbol dicotiledóneo, <i>Mimosoideae</i>	hojas
<i>Achyranthes spicata</i>	Ol'Balbal, depresión	Herbácea dicotiledónea, <i>Amarantaceae</i>	hojas
<i>Balanites aegyptiaca</i>	Ol'Balbal, depresión	Árbol dicotiledóneo, <i>Balanitaceae</i>	hojas
<i>Cynodon dactylon</i>	Ol'Balbal, depresión	Herbácea monocotiledónea, <i>Gramineae</i>	planta entera
<i>Cyperus dives</i>	Ol'Balbal, depresión	Herbácea monocotiledónea, <i>Cyperaceae</i>	hojas, tallo
<i>Cyperus immensus</i>	Ol'Balbal, depresión	Herbácea monocotiledónea, <i>Cyperaceae</i>	hojas, tallo
<i>Cyperus laevigatus</i>	Lago Masek	Herbácea monocotiledónea, <i>Cyperaceae</i>	parte superior de las hojas y planta entera
<i>Cyperus papyrus</i>	Lago Jipe	Herbácea monocotiledónea, <i>Cyperaceae</i>	inflorescencias, tallo
<i>Fuirena sp.</i>	Ol'Balbal, depresión	Herbácea monocotiledónea, <i>Cyperaceae</i>	hojas, tallo
<i>Hyphaene petersiana</i>	Lago Manyara	Árbol monocotiledóneo, <i>Palmaceae</i>	hojas, inflorescencias, raquis, semillas
<i>Kyllinga sp.</i>	Leakey campo base	Herbácea monocotiledónea, <i>Cyperaceae</i>	planta entera
<i>Phoenix reclinata</i>	Lago Jipe	Arbusto monocotiledóneo, <i>Palmaceae</i>	hojas, inflorescencias, raquis, raíces
<i>Sporobolus consimilis</i>	Lago Masek	Herbácea monocotiledónea, <i>Gramineae</i>	hojas
<i>Sporobolus spicatus</i>	Ol'Balbal, depresión	Herbácea monocotiledónea, <i>Gramineae</i>	planta entera
<i>Typha sp.</i>	Ol'Balbal, depresión	Monocotiledónea (Cañizo)	hojas frescas, hojas secas, inflorescencias

2) Realización de un modelo de referencia de fitolitos recuperados de suelos modernos procedentes de las mismas localidades donde se realizó la colección de plantas modernas, y correlacionados con los suelos fósiles de la Garganta de Olduvai (Hay, 1976; Peters y Blumenschine, 1995; Blumenschine y Peters, 1998). Las muestras procedían de márgenes de lagos, bancos y lechos de ríos, las planas del Serengeti, etc. y presentaban diferentes tipos de vegetación: herbáceas, bosque abierto, cerrado, etc. (**Tabla 1b**). Los resultados de los fitolitos fueron luego comparados con los obtenidos del estudio de plantas modernas. De este modo se intenta relacionar la presencia de fitolitos en suelos con las plantas y partes de plantas donde se han formado, al tiempo que obtener información sobre los efectos tafonómicos que pueden haber afectado tanto a su deposición (presión ecológica de la fauna, factores físicos como lluvia, viento, erosión, etc.), como a su conservación en el suelo (Bamford *et al.*, en prensa; Albert *et al.*, en prensa).

Tabla 1b. Lista de suelos modernos analizados para el estudio de fitolitos.

Lugar de recolección	Tipo de suelo	Tipo de vegetación
Garganta de Olduvai (Oeste del campo base)	Arcilla piroclástica	Bosque abierto de <i>Commiphora</i>
Garganta de Olduvai (Oeste del campo base)	Arcilla piroclástica	Bosque abierto de <i>Commiphora</i>
Garganta de Olduvai (Oeste del campo base)	Arcilla piroclástica	Sabana
Garganta de Olduvai (Oeste del campo base)	Arcilla piroclástica	Sabana
Lago Manyara	Lava volcánica	Bosque abierto de Palmáceas
Lago Manyara	Lava volcánica	Bosque abierto de Palmáceas
Lago Manyara	Lava volcánica	Bosque abierto de Acacias
Lago Manyara	Lava volcánica	Bosque cerrado de Acacias
Lago Manyara, río Msasa	Areno-arcilloso	Lecho del río
Lago Manyara, río Msasa	Areno-arcilloso	Parte media del margen del río
Lago Manyara, río Msasa	Areno-arcilloso	Parte superior del margen del río
Lago Manyara	Areno-arcilloso	Sabana
Lago Manyara	Orgánico	Paisaje abierto sin vegetación estacional
Lago Masek	Orgánico (salino-alcálido)	Paisaje abierto sin vegetación estacional
Lago Masek	Arena (salino-alcálina)	Paisaje abierto sin vegetación estacional
Lago Masek	Arena (salino-alcálina)	Margen de sabana
Sur del Lago Jipe	Areno-arcilloso	Juncal

3) Estudio de muestras paleoantropológicas recogidas de diferentes localidades de la Garganta de Olduvai, todas ellas procedentes del margen este de la zona del paleolago y correspondientes a la deposición de la parte inferior del Lecho inferior II (LMBII) inmediatamente después a la erupción volcánica del Olmoti (**Fig. 2**), (**Tabla 1c**). La interpretación cuantitativa y morfológica de los fitolitos se guía por los resultados obtenidos del estudio de plantas y suelos modernos (Bamford *et al.*, en prensa; Albert *et al.*, en prensa).

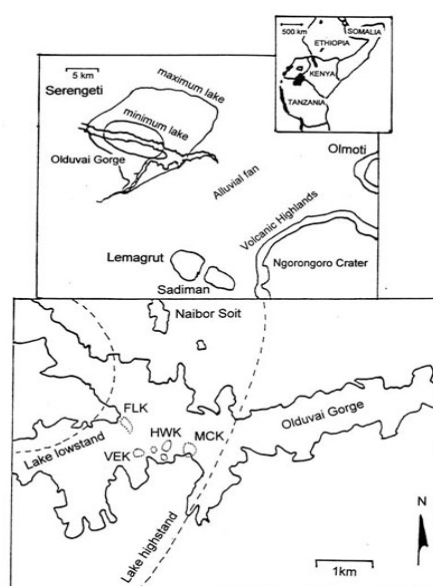


Figura 2 - Mapa de localización de la Garganta de Olduvai y de la zona del margen Este del paleolago y las localidades en LMBII donde se recogieron las muestras analizadas. (Basado en Hay 1976, Peters y Blumenschine 1995, Ebert mapa no publicado).

Tabla 1c. Lista de muestras paleoantropológicas analizadas. Todas las muestras proceden del margen Este del antiguo Paleolago. Las localizaciones siguen la terminología utilizada por Leakey (1967).

Nivel estratigráfico	Localización	Descripción
Parte inferior Lecho II	HWKEE (T-115)	Capa arcilla por encima Toba 1 F con raíces en posición vertical <i>in situ</i>
	HWKEE (T-107/2a)	Capa arcillosa encima concreción calcárea
	HWKEE (T-107/4a)	Capa arenosa
	FLKN (T-116)	Capa areno-arcillosa intermedia con raíces verticales por encima Toba 1F
	HWKE (Agustino)	Capa calcárea por encima Toba 1F
	VEK (T-111)	Capa arenosa
	VEK (T-111)	Capa arcillosa paralela a capa arenosa
	VEK (T-111)	Capa arenosa
	MCK (T-50)	Capa arcillosa inferior

Preparación de plantas modernas para el estudio de fitolitos

Las plantas seleccionadas fueron previamente separadas en sus diferentes partes (hojas, inflorescencias, semillas, frutos, corteza, tronco, raíces, etc.) (Bamford *et al.*, en prensa). Los métodos utilizados para la extracción de fitolitos siguen los descritos en Albert y Weiner (2001), y se basan en la combustión de la muestra en una mufla a 500° C durante 4 horas. Seguidamente se realizan una serie de procesos químicos mediante los cuales se dejan únicamente los minerales silíceos donde se incluyen los fitolitos. Esta fracción insoluble al ataque del ácido se denomina AIF.

Preparación de suelos modernos y de suelos paleoantropológicos

La preparación y extracción de fitolitos de suelos modernos y paleoantropológicos se realiza de forma análoga. El método usado es similar al descrito en el estudio de la cueva de Tabun (Albert *et al.*, 1999). Se basa en un proceso químico, mediante la utilización de ácido clorhídrico, ácido nítrico y peróxido de hidrógeno, que elimina todos aquellos elementos (carbonatos, fosfatos y materia orgánica) que pueden interferir en la correcta identificación y cuantificación de los fitolitos en el microscopio, dejando únicamente la fracción insoluble al ataque del ácido (AIF). Seguidamente, el AIF es separado por densidades, mediante la utilización de líquido pesado, para así concentrar todos los fitolitos en una sola fracción. Una vez las muestras están procesadas, se realiza el montaje de las láminas para su estudio en el microscopio óptico a 400x. El estudio cuantitativo de las muestras a partir de la abundancia de fitolitos por gramo de AIF permite comparar muestras procedentes de diversas áreas con distinta composición mineralógica o que hayan podido sufrir diferentes procesos diagenéticos, y al mismo tiempo compararlos con la producción absoluta de los fitolitos producidos en la colección de referencia.

Descripción e identificación de los fitolitos

La identificación morfológica de los fitolitos se basa en los resultados obtenidos del estudio de plantas y suelos modernos de la zona (Bamford *et al.*, en prensa; Albert *et al.*, en prensa), a la vez que en literatura estándar (Twiss *et al.*, 1969; Geis, 1983; Brown, 1984; Ollendorf, 1992; Piperno, 1988; Bozarth, 1992; Mulholland y Rapp, 1992; Runge, 1999; Mercader *et al.*, 2000). Los términos usados para describir los fitolitos sigue, siempre que sea posible, el origen anatómico de la célula en la cual se han formado los fitolitos y cuando esto no es posible, en sus características geométricas (Albert, 2000; Albert y Weiner, 2001; Madella *et al.*, 2005). Para estimar la producción de fitolitos en las diferentes muestras se siguieron métodos descritos en Albert, 2000; Albert *et al.*, 1999; Albert y Weiner, 2001.

Paralelamente al estudio de fitolitos se realizaron estudios mineralógicos de los suelos tanto modernos como paleoantropológicos mediante la espectrometría de masas por derivada de Fourier (FTIR). Este método complementa la identificación de los minerales en el microscopio (Albert *et al.*, en prensa).

Resultados y discusión

Los resultados obtenidos del estudio realizado se hallan ampliamente descritos en Bamford *et al.*, (en prensa) y Albert *et al.*, (en prensa). En este artículo presentamos, de forma sintética, un resumen de estos resultados.

Plantas modernas

Los resultados obtenidos del estudio morfológico de plantas modernas confirman, a la vez que amplían, lo ya conocido a través de colecciones anteriores y procedentes de otras zonas geográficas (Bamford *et al.*, en prensa). Algunas características específicas a esta zona son, por ejemplo, la observación de morfologías diagnósticas de las hojas de ciertas especies de ciperáceas, como es el caso de las formas hemisféricas con márgenes granulados en *Fuirena* sp., únicamente observadas en esta planta (**Fig. 3a**). Dentro de la familia de las gramíneas, es posible diferenciar las distintas partes de una planta a partir de la identificación de ciertos tipos morfológicos como pueden ser las células buliformes (**Fig. 3b y Fig. 3c**) y células largas polilobuladas de las hojas, o las células largas con margen apuntado o dendrítico en la inflorescencia, que pueden aparecer tanto individualmente como formando una estructura multicelular (**Fig. 3d**). Las formas multicelulares con paralelepípedos alargados y margen liso se atribuyen a las hojas y tallos de plantas monocotiledóneas (**Fig. 3e**). Las estructuras multicelulares con formas poliédricas son características de las hojas de plantas dicotiledóneas, así como los elementos traquearios.

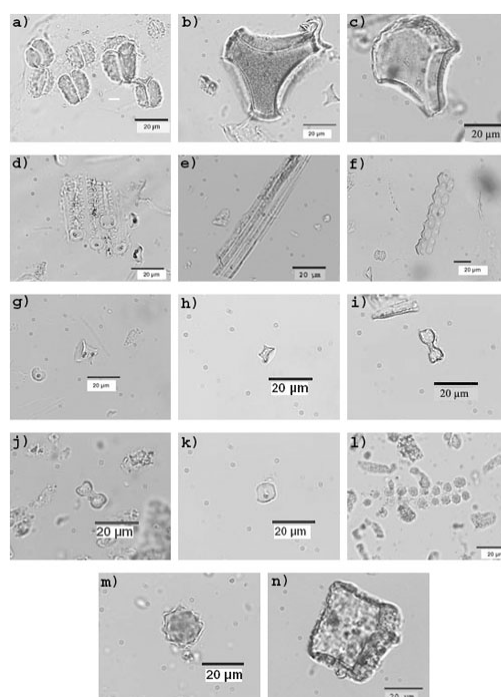


Figura 3 - Microfotografías de fitolitos procedentes del estudio de plantas y suelos modernos. Las fotografías fueron tomadas a 400X aumentos con el microscopio óptico BX41. a) formas hemisféricas con superficie granulada de las hojas de *Fuirena* sp., b) célula buliforme de hojas de *Sporobolus consimilis*, c) célula buliforme identificada en suelos modernos del Lago Manyara, d) estructura multicelular silicificada de las flores de *Sporobolus consimilis*, e) estructura multicelular silicificada de hojas de plantas monocotiledóneas identificada en suelos modernos del Oeste del Campo Base de Olduvai, f) estructura multicelular silicificada de formas de sombrero de las hojas de *Fuirena* sp., g) célula corta recuperada de las hojas de *Sporobolus consimilis*, h) célula corta identificada en suelos modernos del Oeste del Campo Base de Olduvai, i) célula corta bilobulada identificada en las hojas de *Sporobolus consimilis* j) célula corta bilobulada identificada en suelos modernos de Ol'Balbal, k) célula corta de tipo cloridoide recuperada de suelos modernos del Oeste del Campo Base de Olduvai l) formas esferoides con superficie equinada (apuntada) procedentes de las hojas de *Phoenix reclinata* m) forma esferoide con margen apuntado de suelos modernos del Lago Manyara, n) paralelepípedo de plantas dicotiledóneas recuperado de suelos modernos del Oeste del Campo Base de Olduvai.

Por lo que respecta a la producción y abundancia de fitolitos en las diferentes especies analizadas, se han observado importantes diferencias en relación a la colección de referencia procedente del Próximo Oriente. El grado de silicificación y la producción de fitolitos en la familia de las gramíneas es mayor en la garganta de Olduvai que en el Próximo Oriente (Albert, 2000; Albert y Weiner, 2001). Mientras que en el Próximo Oriente la producción de fitolitos oscilaba entre 20-40 millones de fitolitos por gramo de AIF (Albert, 2000; Albert y Weiner, 2001), en las gramíneas analizadas de la Garganta de Olduvai, esta producción aumenta a 75 millones de fitolitos por gramo de AIF (Bamford *et al.* en prensa). La abundancia de fitolitos difiere, dependiendo del grupo de plantas (gramíneas, ciperáceas, palmáceas, plantas dicotiledóneas, etc.), y de las partes de las plantas (tallos, hojas, inflorescencias, etc.). En nuestro estudio, la familia de plantas que produce una mayor cantidad de

fitolitos son las palmáceas en todas sus partes, que en el caso de las flores de *Phoenix reclinata* pueden alcanzar más de 350 millones de fitolitos por gramo de AIF. El resto de partes analizadas de esta planta produce entre 125 y 167 millones de fitolitos por gramo de AIF (Bamford *et al.*, en prensa). Dentro de esta familia, la forma característica más representada son las formas esferoides con margen apuntado. Destaca, sin embargo, en *Hyphaene petersiana*, una abundante presencia, especialmente en los frutos, con mas del 94% del total de morfologías identificadas, de formas esferoides con margen liso (Bamford *et al.*, en prensa).

Suelos modernos

Las morfologías de los fitolitos identificados representan normalmente la vegetación actual de la zona, pero su presencia decrece abundantemente en número, en diferentes grados, dependiendo de las condiciones mineralógicas del suelo. En los suelos volcánicos y márgenes de lago con condiciones más ácidas, los fitolitos están bien conservados, mientras que en los suelos piroclásticos y los suelos más salino-alcalinos los fitolitos presentan un mayor grado de disolución (Albert *et al.*, en prensa).

Se ha documentado morfotipos de fitolitos que pueden desaparecer casi completamente del suelo, independientemente de las condiciones mineralógicas de éste. Un ejemplo son las formas de sombrero (**Fig. 3f**) y formas cilindroides bulbosas, abundantes en plantas ciperáceas. Su desaparición se debe, posiblemente, al bajo grado de silicificación observado en estas morfologías. Otros tipos morfológicos como células cortas de gramíneas (**Fig. 3 g-k**) y esferoides con margen apuntado de palmáceas (**Fig. 3 l, m**), aunque se conservan en buen estado, lo hacen en número considerablemente menor. Por el contrario los fitolitos procedentes de madera/corteza de árboles dicotiledóneos son resistentes y se conservan bien en suelos (**Fig. 3n**).

Suelos fósiles

Los dos factores principales que han impedido o limitado, la correcta identificación y análisis de los fitolitos, han sido, por un lado, el elevado grado de disolución observado en algunas de las muestras analizadas, y por otro lado, la presencia de material volcánico silíceo que ha enmascarado, en ciertos casos, la presencia de fitolitos. Las muestras que han presentado un mayor índice de disolución de fitolitos son las recogidas de los niveles inmediatamente superior e inferior a los niveles con presencia de nódulos o concreciones calcáreas formados posteriormente a la deposición del sedimento (Albert *et al.*, en prensa). Los fitolitos de sílice se disuelven en condiciones de pH superior a 9 (Benayas, 1963; Piperno, 1988), especialmente cuando se combinan con condiciones constantes de humedad que mantienen el pH elevado durante largos períodos de tiempo (Albert *et al.*, 1997, 2000). La formación de concreciones calcáreas, observadas en HWKEE o de nódulos calcáreos en VEK, en algunos de los niveles correspondientes al margen del antiguo paleolago, debido a la elevada alcalinidad del suelo, provocó un aumento del pH, contribuyendo, por lo tanto, a una mayor disolución de los fitolitos.

En aquellas muestras en las que se ha recuperado fitolitos en buen estado de conservación, su estudio ha permitido una correcta identificación morfológica y su adscripción a determinados grupos de plantas. Los resultados obtenidos y su comparación con la colección de referencia de plantas y suelos actuales ha permitido la identificación de grupos de plantas monocotiledóneas (**Fig. 4 a-e**) y dicotiledóneas (**Fig. 4 f-g**), etc.), familias (palmáceas, gramíneas, ciperáceas, etc.), y de partes de plantas (hojas e inflorescencias de gramíneas, hojas de plantas dicotiledóneas, etc.). Especialmente interesante ha sido la identificación de una abundante presencia de fitolitos de palmáceas en una zona del paleolago, HWKEE, que se cree era una de las entradas de agua fresca del mismo (Albert *et al.*, en prensa).

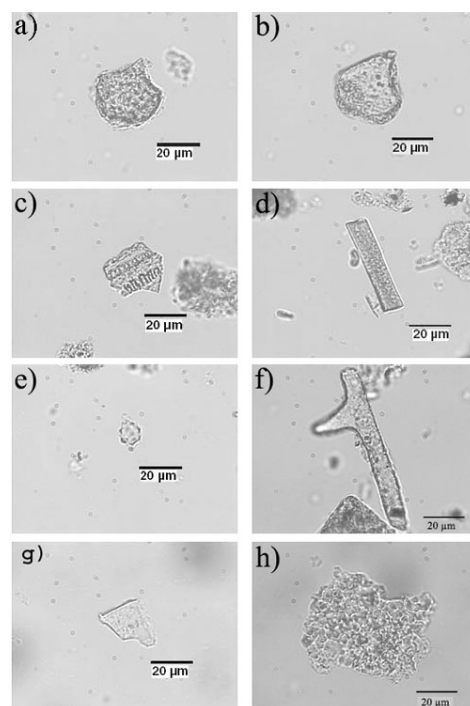


Figura 4 - Microfotografías de fitolitos procedentes del estudio de suelos paleoantropológicos de la Garganta de Olduvai. Las fotografías fueron tomadas a 400X aumentos con el microscopio óptico BX41. a-b) células buliformes de hojas de gramíneas recuperadas de VEK, c) estructura multicelular silicificada con margen ondulado procedente de inflorescencias de gramíneas procedente de VEK, d) paralelepípedo alargado con margen rugoso de monocotiledónea de VEK, e) forma esferoide con superficie apuntada (equinada) de palmácea procedente de VEK. f) forma braquiforme de hoja de plantas dicotiledóneas de FLKN. g) forma irregular no determinada identificada en HWKEE. h) fragmento silíceo volcánico recuperado de la Toba 1F.

Sumario de resultados sobre la conservación de fitolitos

La comparación de los resultados obtenidos a partir del estudio de plantas y suelos modernos, con los obtenidos en suelos fósiles muestra que:

a) La conservación de fitolitos dependerá, en primer lugar, del grado de silicificación de la planta. La colección de referencia muestra fitolitos fuertemente silicificados (células buliformes) frente a otros morfotipos con una silicificación mucho más frágil (p. e. formas de sombrero).

b) Algunas morfologías son producidas en número abundante en las plantas, pero no se conservan bien en suelos modernos, y desaparecen del registro fósil (p.e. formas de sombrero o cilindroides bulbosas de ciperáceas).

c) Existe una reducción cuantitativa de tipos morfológicos de fitolitos desde su identificación en las plantas actuales a su deposición en suelos modernos y fósiles: células cortas de gramíneas o esferoides apuntadas de palmáceas.

d) Morfologías no especialmente abundantes en plantas modernas, una vez silicificadas y depositadas en los suelos pueden permanecer más o menos estables en el registro fósil. Morfológicamente pueden ser indicativas de partes de plantas y familias determinadas (p.e. células buliformes de hojas de gramíneas).

e) Algunas de las morfologías presentes en los suelos modernos están ausentes de los suelos fósiles. Esta ausencia puede deberse a que las plantas que producen estos tipos morfológicos no estaban allí, o al hecho de que los fitolitos se han disuelto debido a procesos posdeposicionales. La mayor parte de las morfologías que han 'desaparecido' del registro fósil estaban tanto ausentes como presentes en número reducido en los suelos modernos (menor a 1%).

f) Morfologías con superficies lisas en las plantas modernas tienden a convertirse en rugosas como resultado de efectos posdeposicionales.

g) La composición mineralógica del suelo, así como los efectos posdeposicionales afectarán de diversa forma a la

conservación de los fitolitos. En los suelos volcánicos y márgenes de lago con condiciones más ácidas los fitolitos están bien conservados, mientras que en suelos piroclásticos y salinos-alcalinos los fitolitos presentan un mayor grado de disolución. La formación de nódulos calcáreos afectará notablemente a su conservación. Una deposición adicional de material volcánico silíceo (**Fig. 4h**), como la provocada por la deposición de capas volcánicas, puede enmascarar la presencia de los fitolitos.

Desarrollo de un modelo tafonómico

Basándonos en las características de formación de fitolitos, su producción y condiciones de conservación, así como en las observaciones obtenidas del estudio de la zona de Olduvai, condiciones mineralógicas del suelo, clima, orografía, etc., hemos desarrollado un modelo tafonómico que permite el estudio e interpretación de fitolitos en esta zona.

Ciclo de los fitolitos de sílice

1. Las plantas vivas toman ácido monosilícico del suelo y lo depositan en sus células.
2. Sea por un factor de edad, incremento en las condiciones de humedad que favorecen una mayor silicificación de ciertas células, o por los atributos físicos de la planta, algunos fitolitos aparecen fuertemente silicificados mientras otros poseen una silicificación más frágil.
3. Las plantas sirven de alimento para los diferentes animales residentes en la zona, desapareciendo del ambiente inmediato o redepositándose en forma de restos fecales.
4. Algunas partes de plantas están presentes a lo largo de todo el año (madera, corteza, algunas hojas), mientras otras sólo aparecen estacionalmente (flores, semillas).
5. Las plantas mueren y se descomponen, dejando tanto los fitolitos más robustos como los más frágiles en el suelo.
6. Los fitolitos de madera y corteza de árboles se depositan en el suelo después de la muerte del árbol o la rama. Plantas herbáceas, con un ciclo de vida más corto, por el contrario, se depositarán en el suelo de forma más frecuente. Plantas herbáceas dicotiledóneas aparecen en praderas, y en formaciones boscosas dominadas por arbustos o por árboles, mientras que los árboles están restringidos a bosques. Los fitolitos deberían reflejar esta distribución.
7. Se puede asumir que los fitolitos de las plantas herbáceas, tanto monocotiledóneas como dicotiledóneas, son más abundantes que los fitolitos de árboles en el suelo.
8. Procesos ambientales externos (viento, agua, erosión) pueden transportar o redepositar fitolitos en los suelos, o incrementar el contenido de sílice en el suelo (p.e. caída de ceniza volcánica). Debido a que los fitolitos forman parte del suelo, sólo en aquellos lugares donde se acumula sedimento se acumularán fitolitos procedentes de otras zonas.
9. Procesos tafonómicos (alcalinidad, drenaje, reciclaje de la sílice) pueden destruir, disolver parcialmente o no afectar los fitolitos.
10. Nuevas plantas habitan continuamente zonas no perturbadas o pueden recolonizar un hábitat perturbado, resultando en una nueva acumulación de fitolitos.
11. El ciclo se repite.

Puede existir una aportación de sílice, una pérdida o un equilibrio. En un ambiente rico en sílice, como es la Garganta de Olduvai, no creemos que la presencia de sílice fuera nunca un factor limitante en la formación de los fitolitos, como ya se ha demostrado durante el estudio de plantas modernas. El número de fitolitos en los suelos será menor que el producido por una generación de la vegetación, pero se acumulará durante cientos y miles de años en un ambiente estable.

Basándonos en este modelo esperaríamos que:

1. Los fitolitos representen un registro continuo de la vegetación.
2. Los fitolitos representen la vegetación inmediata (autóctona) de la zona.
3. Las condiciones posdeposicionales, como la constante circulación hídrica o cambios en pH, puedan disolver o destruir algunos de los fitolitos.

Por los estudios realizados *in situ*, los principales filtros (transporte de restos vegetales) que podrían producir un *hiato* en la conservación de los fitolitos, se produce en dos procesos del ciclo. El primero, entre la muerte de la planta y la incorporación de los fitolitos en el suelo. Las hojas de los árboles pueden estar infra-representadas en el registro del suelo, al haber formado parte de la dieta de los animales presentes en la zona. Esto puede ocurrir especialmente en momentos determinados del año, coincidiendo con la época de lluvias. Algunas de estas partes pueden volver al suelo en la forma de restos fecales, aunque esto es normalmente reconocido, sea por micromorfología o por la identificación de esferolitas fecales producidas por rumiantes herbívoros, cuando las condiciones del suelo son adecuadas (Brochier *et al.*, 1992; Canti, 1997, 1998, 1999; Shahack-Gross *et al.*, 2002; Korstanje, 2002; Albert y Henry, 2005). Semillas y frutos comestibles pueden sufrir el mismo destino, pero la corteza y madera deberían estar bien representadas. Sin embargo, como ya se ha remarcado, la corteza y la madera de árboles sólo estarán representadas en el suelo después de la muerte del árbol, lo cual no ocurre con la misma frecuencia. Por el momento, no existen trabajos realizados sobre fitolitos en raíces. La cubierta vegetal, aunque también forma parte de la dieta de ciertos animales, no tiende a desaparecer completamente del registro del suelo.

El segundo filtro es posdeposicional, e incluye la influencia de los suelos y de los procesos tafonómicos de los suelos sobre los fitolitos. Diferentes tipos de suelos están formados por diferentes materiales, y bajo diferentes condiciones (continua presencia de agua, variaciones en el pH, composición química y bioturbación), los fitolitos pueden desaparecer parcial o completamente del registro fósil.

Conclusión

Los fitolitos poseen diversos grados de silicificación, y por lo tanto, su durabilidad variará, siendo los más frágiles los que estén más infrarepresentados en el registro fósil. Este sería el caso de las formas de sombrero de ciperáceas. Sin embargo, otras morfologías no abundantemente, representadas en las plantas modernas, como las células buliformes de hojas de gramíneas, se conservan en el registro fósil. Una de las cuestiones todavía por solucionar es la distinción entre fitolitos procedentes de plantas dicotiledóneas herbáceas y arbóreas, ya que es crítica para la reconstrucción del paleoambiente. La colección de referencia de plantas modernas tendrá que ser expandida para responder a esta cuestión.

Los fitolitos son inorgánicos, mientras que las plantas son orgánicas. Los fitolitos son numerosos, pequeños y duraderos, y por lo tanto fácilmente incorporados en los sedimentos, sin necesidad de transformación química. Algunos fitolitos identificados en el registro fósil mostraron un alto grado de disolución debido a las altas condiciones de alcalinidad observadas en algunos de los suelos y que han propiciado la formación de niveles de nódulos calcáreos.

Factores externos, como la orografía del terreno, erosión, viento, agua, drenaje o la presión de la fauna pueden influir, asimismo, en la presencia de determinados fitolitos en el suelo y, por lo tanto, deberán ser tenidos en cuenta, juntamente con la composición mineralógica del suelo y las características físicas de los fitolitos, en el momento de la reconstrucción del paisaje vegetal.

Con el estudio de fitolitos de material fósil del Lecho Inferior II en el margen Este del paleolago de la Garganta de Olduvai, sabemos que después de la deposición del nivel volcánico IF había muy poca vegetación en la zona. Las palmáceas crecían en ciertas zonas, y las plantas ciperáceas, gramíneas y dicotiledóneas estaban más expandidas y en mayor variedad de proporciones y abundancia.

Los fitolitos proporcionan un registro preciso del crecimiento de plantas en áreas concretas, en un momento determinado en la Garganta de Olduvai y, combinados con los estudios de macroplantas fosilizadas, complementan a mayor escala las reconstrucciones vegetales basadas en palinología, isótopos y fauna realizados previamente. Los fitolitos se conservan en número abundante y pueden ser identificados con fiabilidad, con la ayuda de una colección de referencia de plantas y suelos modernos. La colección de referencia de plantas modernas puede ser expandida y ayudar en la identificación de formas fósiles. Una vez los efectos tafonómicos son conocidos, y utilizando modelos análogos, es posible realizar reconstrucciones detalladas.

Agradecimientos

Agradecemos a COSTEC por los permisos para desarrollar el trabajo de investigación en la garganta de Olduvai Gorge, también a los arqueólogos y miembros de OLAPP por sus ayuda en el trabajo de campo, a Marta Portillo de la Universidad de Barcelona por preparar las muestras tanto de colección de referencia como de suelos y fósiles en el laboratorio y a Robert Blumenschine por las fructíferas discusiones. Al Ministerio de Ciencia y Tecnología por la ayuda financiera concedida para realizar el estudio de suelos y el catálogo de imágenes digitales (Ref. BSO2002-12596-E) y por la ayuda financiera de la NSF (SBR-0109027) concedida a OLAPP.

Referencias

Albert, R.M., Mangado, X. y Martín, A. 1997. Study about phytolith preservation in calcareous sediments. Analysis of a stratigraphic column from Cova del Frare (Matadepera, Barcelona). *Estudio actual de los estudios de fitolitos en suelos y plantas. Monografías 4*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, pp. 187-196. Madrid (Spain).

Albert, R.M., Tsatskin, A., Ronen, A., Lavi, O., Estroff, L., Lev-Yadum, S., y Weiner, S. 1999. Mode of occupation of Tabun Cave, Mt. Carmel, Israel during the Mousterian Period: A study of the sediments and phytoliths. *Journal of Archaeological Science*, 26: 1249-1260.

Albert, R.M., 2000. *Study of Ash Layers through Phytolith Analyses from the Middle Palaeolithic Levels of Kebara and Tabun Caves.*, Ph. D. Thesis. Universitat de Barcelona, Barcelona.

- Albert, R.M., Weiner, S., Bar-Yosef, O. y Meignen, L. 2000. Phytoliths in the Middle Palaeolithic deposits of Kebara Cave, Mt Carmel, Israel: Study of the plant materials used for fuel and other purposes. *Journal of Archaeological Science* 27: 931-947.
- Albert, R.M. y Weiner, S. 2001. Study of phytoliths in prehistoric ash layers using a quantitative approach, In: J.D. Meunier & F. Coline (Eds), *Phytoliths: Applications in Earth Sciences and Human History*, Lisse: A.A. Balkema Publishers. pp. 251-266
- Albert, R.M. y Henry, D., 2005. Herding and Agricultural Activities at the early Neolithic site of Ayn AbŪ Nukhayla (Wadi Rum, Jordan). The results of phytolith and spherulite analyses. *Paléorient* 30/2: 81-92.
- Albert, R.M., Bamford, M.K. y Cabanes, D. (en prensa) Taphonomy of phytoliths and macroplants in different soils from Olduvai Gorge (Tanzania) and the application to Plio-Pleistocene palaeoanthropological samples. *Quaternary International*.
- Alexandre, A., Meunier, A-D., Lézine, A-M., Vincens, A. y Schwartz, D. 1997. Phytoliths: indicators of grassland dynamics during the late Holocene in intertropical África. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 136: 213-229.
- Bamford, M.K., Albert, R.M. y Cabanes, D. (en prensa) Assessment of the Lowermost Bed II Plio-Pleistocene vegetation in the eastern palaeolake margin of Olduvai Gorge (Tanzania): Preliminary results from macroplant fossil remains and phytoliths. *Quaternary International*.
- Barboni, D., Bonnefille, R., Alexandre, A. y Meunier, J.D. 1999. Phytoliths as paleoenvironmental indicators, west side Middle Awash valley, Ethiopia *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 152: 87-100.
- Benayas, J., 1963. *Disolución parcial de sílice orgánica en suelos. Anales de Edafología y Agrobiología*, tomo XXII, 11-12, pp. 623-626.
- Berlin, A.M., Ball, T., Thompson, R. y Herbert, S.C. 2003. Ptolemaic Agriculture, "Syrian Wheat", and *Triticum aestivum*. *Journal of Archaeological Science* 30: 115-121.
- Blumenschine, R.J. y Peters, C.R. 1998. Archaeological predictions for hominid land use in the paleo-Olduvai Basin, Tanzania, during lowermost Bed II times. *Journal of Human Evolution* 34: 565-607.
- Blumenschine, R.J., Peters, C.R., Masao, F.S., Clarke, R.J. Deino, A.L., Hay, R.L., Swisher, C.C., Stanistreet, I.G., Ashley, G.M., McHenry, L.J., Sikes, N.E., van der Merwe, N.J., Tactikos, J.C., Cushing, A.E., Deocampo, D.M., Njau, J.K. y Ebert, J.I. 2003. Late Pliocene Homo and hominid land use from western Olduvai Gorge, Tanzania. *Science* 299: 1217-1221.
- Bonnefille, R. 1984. Palynological research at Olduvai Gorge. *National Geographic Society Research Reports* 17: 227-243.
- Bozarth, S.R., 1992. Classification of opal phytoliths formed in selected dicotyledons native to the Great Plains. In G. Rapp, Jr. and S.C. Mulholland, (Eds.), *Phytolith Systematics. Emerging Issues, Advances in Archaeological and Museum Science*. New York: Plenum Press. pp. 193-214.
- Brochier, J., Villa, P. y Giacommarra, M., 1992. Shepherds and Sediments: Geo-ethnoarchaeology of Pastoral Sites. *Journal of Anthropological Archaeology* 11: 47-102.
- Brown, D.A., 1984. Prospects and limits of a phytolith key for grasses in the central United States. *Journal of Archaeological Science* 11: 345-368.
- Canti, M., 1997. An Investigation of Microscopic Calcareous Spherulites from Herbivore Dungs. *Journal of Archaeological Science* 24: 219-231.
- Canti, M., 1998. The Micromorphological Identification of Faecal Spherulites from Archaeological and Modern Materials. *Journal of Archaeological Science* 25: 434-444.
- Canti, M., 1999. The Production and Preservation of Faecal Spherulites: Animals, Environment, and Taphonomy. *Journal of Archaeological Science* 26: 251-258.
- Geis, J. 1983. Classification of phytoliths from angiosperm and coniferous trees: Paper presented at the Annual Meeting of the American Association for the Advancement of Science, Detroit.

- Hay, R.L. 1976. *Geology of Olduvai Gorge*. Berkeley: University of California Press.
- Kappelman, J. 1984. Plio-Pleistocene environments of Bed I and lower Bed II, Olduvai Gorge. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 48: 171-196.
- Kappelman, J., Plummer, T., Bishop, L., Duncan, A. y Appleton, S. 1997. Bovids as indicators of Plio-Pleistocene palaeoenvironments in East África. *Journal of Human Evolution* 32: 229-256.
- Korstanje, A., 2002. Microfossils in camelid dung: taphonomic considerations for the archaeological study of agriculture and pastoralism. In: O'Connor, T. T. (Ed.), *Biosphere to Lithosphere*. 9 ICAZ conference, Durham, pp. 69-77.
- Leakey, L.S.B. 1967. Olduvai Gorge 1951-1961 Volume 1, A preliminary report on the geology and fauna. *Cambridge University Press*, Cambridge.
- Madella, M., Alexandre, A. y Ball, T., 2005. International Code for Phytolith Nomenclature 1.0, *Annals of Botany* 96: 253-260.
- Mercader, J., Runge, F., Vrydaghs, L., Doutrelepon, H., Corneile, E. y Juan-Treserras, J., 2000. Phytoliths from archaeological sites in the tropical forest of Ituri, Democratic Republic of Congo. *Quaternary Research* 54: 102-112.
- Mulder, C. y Ellis, R.P. 2000. Ecological significance of South-West African grass leaf phytoliths: A climatic response of vegetation biomes to modern aridification trends. - In S.W.L. Jacobs & J. Everett, (Eds.), *Grasses: Systematics and Evolution. Proceedings of the Second International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons* pp. 248-258. (MONOCOTS II: Sydney) CSIRO: Melbourne.
- Mulholland, S.C. y Rapp, C.Jr. 1992. A morphological classification of grass silica- bodies. In G. Rapp, Jr. and S.C. Mulholland, (Eds.), *Phytolith Systematics. Emerging Issues. Advances in Archaeological and Museum Science*. New York: Plenum Press. pp. 65-89.
- Ollendorf, A.L., 1992. Toward a classification scheme of sedge (Cyperaceae) phytoliths. In: Rapp, G., Jr., Mulholland, S.C. (Eds.), *Phytolith Systematics. Emerging Issues, Advances in Archaeological and Museum Science*. Plenum Press, New York, pp. 91-111.
- Peters, C.R. y Blumenschine, R.J. 1995. Landscape perspectives on possible land use patterns for Early Pleistocene hominids in the Olduvai Basin, Tanzania. *Journal of Human Evolution* 29: 321-362.
- Piperno, D.R. 1988. *Phytolith Analysis: An Archaeological and Geological Perspective*. Academic Press. San Diego.
- Rosen, A.M. y Weiner, S., 1994. Identifying ancient irrigation: a new method using opaline phytoliths from emmer wheat. *Journal of Archaeological Science* 21: 125-132.
- Runge, F. 1999. The opal phytolith inventory of soils in central Africa - quantities, shapes, classification and spectra. *Review of Palaeobotany and Palynology* 107: 23-53.
- Sikes, N.E. 1994. Early hominid habitat preferences in East Africa: palaeosol carbon isotopic evidence. *Journal of Human Evolution* 27: 25-45.
- Shahack-Gross, R., Marshall, F. y Weiner, S., 2002. Geo-Ethnoarchaeology of Pastoral Sites: The Identification of Livestock Enclosures in Abandoned Maasai Settlements. *Journal of Archaeological Science* 30: 439-459.
- Twiss, P.C., Suess, E. y Smith, R.M., 1969. Morphological classification of grass phytoliths. *Soil Science Society of America* 33: 109-115.