Acta Bot. Barc., 45 (Homenatge a Oriol de Bolòs): 633–643 Barcelona 1998

ELEMENTS LIMITANTS, EXPLOTABILITAT I DIVERSITAT. HOMENATGE A BOLÒS I AL FÒSFOR

Ramon MARGALEF[1]

ABSTRACT

Limiting elements, explotability and diversity. Homage to Bolòs and to phosphorus

Phosphorus is essential in all major functions of life, and a first-line candidate for a distinguished role in biogenesis. It becomes a most important limiting element because of its distribution and the relatively high probability to become immobilized in the form of highly insoluble minerals. Redfield ratio derived from the study of plankton is of general application, once shifts are recognized, especially in these cases where materials of eventual organic origin, but phosphorus-poor, provide support, persistence and competitive power, like wood in vascular plants –and concrete and metals, besides wood, in human civilizations–. The lack of assimilable phosphorus and the difficulty in braking photosynthesis leads indeed phytoplankton to an excess production of mucilages or inorganic hard materials (silica, calcium carbonate, etc.).

EIDT (1977) highlights the accumulation of insoluble phosphates in soils that have spent millenia under cultivation. On the other hand, chemical and biochemical erosion of rocks and soils on the continents provides a continuous, if relatively small, supply of phosphorus usable by plants. A large fraction of sea, freshwater and land phosphorus becomes immobilized in the form of hydroxi-fluor-apatites. The local presence of fluor increases phosphorus insolubility, as observed below the major upwelling areas in the oceans, and, eventually, in agricultural soils, more in some particular areas than in others. The consequences are reflected on the local productivity: soils with available phosphorus give more complete crops, like grain and bananas. Under conditions of low availability of phosphorus, agriculture yields relatively more oil and wine (which could be considered as junk food), and also wood. In general, ecosystems under low phosphorus availability are characterized by a slow turnover and an associated high density, as observed over large extensions of the Amazonas and other South American basins.

This also applies to aquatic environments, the oceans being less conductive to high productivity due to their relatively high pH and fluoride contents. Unfortunately, quite recently, biological and chemical oceanologists have very much neglected the study of the distribution in the sea of available phosphorus, a fact that might have misled them to a wild chase after other possible limiting factors. The

[1] Departament d'Ecologia, Universitat de Barcelona. Av. Diagonal, 645. E-08028 Barcelona.

urgent practical problem of eutrophication in freshwaters has stimulated a more realistic and close examination of phosphorus cycling in them.

Key words: Phosphorus, Limiting elements, Apatites, Redfield ratio, Eutrophication.

Introducció

En fer-se vell, és difícil assimilar coses noves, i un té tendència a repetir-se. Vull esmerçar aquestes pàgines d'estima i homenatge al meu bon amic i company de fadigues, Oriol de Bolòs, a comentar aspectes del món vegetal que sempre ens han preocupat, bé que potser des de punts de vista un xic diferents i probablement complementaris. Penso que tots dos fórem considerablement influïts per Braun-Blanquet, a qui vull retre també homenatge, i del qui, personalment, em plau reconèixer almenys tres influències en relació amb temes que espero que algú dels qui vinguin darrere desenvoluparà de manera més satisfactòria. Una es refereix al que m'agrada anomenar "principi de Braun-Blanquet", i d'ell el vaig entendre en el sentit que solament podem basar un estudi descriptiu de la vegetació en les freqüències amb què es troben associades totes i tots els parells raonablement possibles d'espècies. Una altra és la importància de la successió i la fonamental desacceleració en la seva dinàmica –que afecta també la "maduració"correlativa dels sòls. I finalment –i això ja ve de més lluny en la història de l'ecologia vegetal, fins d'abans de Raunkjaer– la importància de l'acumulació de la fusta com a la millor característica i expressió del domini de l'entorn en aquell mateix règim de desacceleració successional.

El fet d'ocupar-me personalment sobretot d'ecosistemes aquàtics em féu particularment notori el significat del fòsfor en la limitació i la regulació de la biosfera, cosa que posa en relleu la funció subordinada d'estructures amb poc fòsfor o sense, com la fusta en la vegetació –o el ciment i els metalls en la nostra civilització–.

A cap biòleg cal que li recalquin la importància del fòsfor. És part essencial de tots els sistemes vius: dels registres i portadors d'informació (DNA, RNA), i dels sistemes de transport i alliberament d'energia (ATP, etc.). La vida, realment, depèn de l'emmagatzematge d'energia en enllaços d'anhídrids de fosfats (GEDULIN i ARRHENIUS, 1994). El fosfat forma part de molts enzims significatius. Hi hauria motius per imaginar que tot aquest esquema s'estructurà ràpidament des d'un bell inici, però una hipòtesi igualment raonable postula que les relacions entre fosfat i vida s'han establert paulatinament, seguint els tempteigs dels principis. ORÓ (1960) i altres autors, comentant el possible origen de la vida, accepten que compostos com l'adenina poden formar-se espontàniament en solucions hídriques experimentals que continguin cianurs. En aquesta mena de solucions aquoses, les bases envoltades d'aigua i hidròfiles no podien establir enllaços d'hidrogen unes amb les altres. És clar que s'han proposat diverses vies que podien portar a síntesis estables i potser proporcionen una solució satisfactòria, com la que passa per la combinació del fosfat amb sucres.

En una altra direcció, s'ha fet notar que els fosfats i èsters amb fosfats, per la densitat de llurs respectives càrregues, s'adsorbeixen damunt de minerals amb

càrrega superficial positiva. Aquí apareix un paper per al ferro i per a compostos de ferro i manganès, minerals de les argiles, zeolites, etc. Per aquesta raó, algú ha vist en la superfície de determinats minerals un entorn molt adient per a servir de suport als primers tempteigs que menaren a la vida (CAIRNS-SMITH, 1982), hipòtesi que, en tot cas, seria solament acceptable com a model molt general. L'afinitat del fòsfor pel ferro podria explicar, en un altre sentit, el transport comú i alguns aspectes de la suposada contribució del ferro a la fertilitat bàsica de les aigües.

La noció de factors limitants versus la de proporcions funcionals. Significat de les desviacions d'una norma

Malgrat la densitat aclaparadora d'arguments a favor de la funció més fonamental del fòsfor, sembla que molts ecòlegs no se senten proclius a reconèixer-li la funció de factor limitant decisiu. Però és innegable que quan un hom compara una llista de la distribució dels elements químics que es troben en una mostra d'organismes amb les concentracions en què aquests són assequibles en l'entorn s'adona per on es deu trencar qualsevol cadena del subministrament. La situació es pot comparar a una cadena de muntage que pot ser aturada per la mancança d'algun dels components necessaris per completar l'atuell en fabricació. Des d'ara cal dir que això no s'ha d'acomplir exactament, perquè certs elements poden tenir pèrdues extraordinàries, o bé ser molt refractaris a les pèrdues i ciclar internament.

Sembla probable que en organismes relativement senzills els bescanvis amb l'entorn no han de tenir complicacions, i per tant deuen tenir poca capacitat per mantenir una reserva interna regulable a través d'acceleració o de desacceleració. El fitoplàncton en seria un bon exemple. REDFIELD (1958) proposà la relació atòmica C:N:P = 106:16:1, proporcions que, expressades en pes, passen a ser aproximadament 41:7,2:1. Aquestes proporcions poden acceptar-se com a referència de base de la qual deriven situacions possiblement més particularitzades.

Una desviació molt freqüent deriva de l'acumulació de materials estructurals, que aparentment contenen un excés de carboni i sovint també de nitrogen. Això pot esdevenir-se de manera accidental: de vegades es dóna i altres no, a mercè de les circumstàncies. Organismes del plàncton que no arriben a poder-se dividir per manca de fòsfor, poden assimilar altres elements i produir embolcalls de mucílags, com passa en *Phaeocystis* i diatomees, a la mar, i en moltes algues de la major part dels grups taxonòmics, a les aigües dolces. En altres situacions (coccolitoforals planctòniques, algues vermelles), hi ha dipòsits calcaris. Altres organismes dipositen quantitats gens menyspreables de metalls, començant per Fe i Mn (euglenals: *Trachelomonas* i conjugades, en aigües dolces; *Ollula* en el plàncton marí). La vida vegetal superior es caracteritza per l'acumulació de cel·lulosa i fusta (i compostos amb funció equivalent de suport i de defensa, però amb possibles petites diferències en la composició química). En bona part, aquesta continuada acumulació de materials esquelètics –o la secreció de compostos orgànics– es pot

relacionar amb la feblesa consubstancial de mecanismes metabòlics que podrien aturar la fotosíntesi.

Les desviacions sistemàtiques de la relació de Redfield en els vegetals superiors, en el sentit de proporcions creixents de N i de C respecte del P, són molt significatives si es comparen amb el desenvolupament de fraccions relativament inerts, com són ara fusta i estructures cel·lulòsiques de suport i transport, així com embolcalls de mucílags i altres materials. Hi ha forces referències que ho confirmen. Entre altres, vegeu LOVELESS 1961, i NIELSEN *et al.*, 1996; també la tesi doctoral de S. ENRÍQUEZ, i moltes altres anàlisis publicades, quan inclouen determinacions correctes de fòsfor, cosa no tan freqüent com caldria. Proporcions de fòsfor inferiors a les esperades de la relació de Redfield són precisament una mesura del grau d'èxit en el progrés de la construcció de l'"arbre"(o estructures equivalents), que típicament inclouen una fracció considerable de materials que ja no poden dir-se vius, però que representen sistemes du suport i de transport de significat preeminent o, si més no, positiu en la competència i l'evolució, car, de fet, acaben confegint l'estructura dels ecosistemes i d'una gran part dels seus sistemes interns de transport.

En els animals, les desviacions de la relació fonamental de Redfield es deuen a l'acumulació de materials de suport de diversa mena i, molt principalment, d'elements esquelètics calcaris, els quals tenen una servitud accesòria com a dipòsits de fòsfor que, en part, resten mobilitzades solament en una fracció més aviat petita.

En aquest punt és inevitable ampliar el concepte d'ecosistema, almenys en relació amb els organismes dominants, i acceptar que hi ha un quasi-metabolisme extern responsable, si més no en el cas de la humanitat, d'una avançada manipulació de l'entorn, amb la construcció d'habitatges, superfícies condicionades i tota mena d'estris i de màquines, que farien augmentar els respectius quocients de Si, Ca, Fe, etc. relatius a la massa de carboni orgànic.

Disponibilitat per a la vida de fòsfor perifèric més o menys mobilitzable

L'ordenació més senzilla que es pot fer dels ambients naturals en diverses categories és pertinent i acurada: l'entorn pot ser líquid, i en aquest cas marí o d'aigua de baixa salinitat, o bé aeri, i els organismes reposen i reben els elements d'un suport sòlid que normalment té la qualitat d'un sòl.

Els medis líquids són més o menys uniformes i els materials s'hi troben en solució: el fòsfor com a fosfat, sovint en una fracció considerable unit a compostos orgànics. Sol haver-hi una diferència regular entre les aigües epicontinentals i les marines. Les "aigües dolces"tenen baixa càrrega mineral i sovint tenen un pH més baix que les marines. Les aigües marines, d'elevada concentració salina, són riques en calci, magnesi, fluor i altres elements que es combinen fàcilment amb el fòsfor, formant compostos que, en un medi de pH elevat (a l'entorn de 8,3, com és el marí) poden ser insolubles i retiren de la circulació fraccions considerables de fòsfor dels ecosistemes marins.

La situació sembla força diferent en els sòls continentals, en què una gran quantitat d'activitats, moltes degudes a organismes, isolats o en acció de conjunt –es pot comparar amb els microorganismes de la placa dental, aptes també per malmetre els fosfats de la dentina–, el fosfat sembla ser, de mitjana, més fàcilment reciclable que en els oceans.

Els sòls europeus de conreu contenen sovint entre 0,3 i 0,6 per mil de fòsfor, valors molt elevats en relació amb els que trobem correntment en oceans, llacs i rius.

EIDT (1977) desvetllà especialment el meu interès pel fòsfor en ecosistemes continentals. L'esmentat autor va estudiar els continguts de fòsfor en una sèrie de sòls distribuïts per regions que han estat sotmeses durant segles a explotació agrícola tradicional, des de l'antiga Mesopotàmia vers occident. Trobà que la quantitat de fòsfor relativament immobilitzat en els sòls era proporcional a la intensitat d'explotació agrícola a què havien estat sotmesos, aproximadament relacionable amb el temps que havia durat l'explotació (és a dir, més fòsfor com més haurà durat el conreu). Aquest temps esdevenia més llarg anant vers l'Est, on els sòls contenien una proporció més alta de fòsfor, el qual en la seva fracció principal era francament insoluble. S'havia practicat la fertilització durant segles, però aquesta havia anat associada a una progressiva immobilització de molt de fosfat.

Segons GULDBRANDEN *et al.* (1984, citat per GEDULIN i ARRHENIUS, 1996), en sistemes químics complexos, amb el pas d'un cert temps –d'ordre de dècades i sota possible acció microbiana, és a dir en condicions no estèrils– es pot formar apatita, no solament com a substitució molt lenta de part del carbonat de calci sòlid, sinó també per acció microbiana, la qual té lloc en gels de fosfat de calci i magnesi. El fosfat magnèsic pot resultar de la desnitrificació de la struvita ($[PO_4]Mg(NH_4).6H_2O$). En solució el magnesi, sota una relació elevada Mg/Ca, evitaria la formació d'apatita, excepte a pH > 8,5. És un fenomen complex i que pot prendre diferents direccions. Evidentment, l'ampli reservori constituït pel sòl i la manera com es manegi seran importants.

Ja sabem que el fòsfor en els organismes es troba com a fosfat, i sembla que dintre la vida no pot reduir-se (passar o fosfur). Si no és en els focs follets, que, segons la definició de Fabra, són la "flama erràtica que es produeix arran de terra, en els cementeris, etc., per la inflamació del fosfur d'hidrogen que es desprèn de les matèries orgàniques en descomposició", i que, sigui dit de passada, mai no he tingut ocasió de veure. Hi ha informació recent ben documentada demostrant que realment existeixen –potser no se n'havia d'haver dubtat– però assenyalant que la reacció de reducció que es produeix és subtil i vol la coincidència de condicions excepcionalment favorables. En tot cas, s'ha comprovat que es dóna en determinats sediments lacustres. De totes maneres, no sembla que pugui ser un factor important de recirculació de fosfat orgànic.

El fòsfor té propensió a quedar immobilitzat en forma de fosfat càlcic (apatita), un mineral amb molta tendència a complicar la seva composició (vers l'hidroxi-fluor apatita), de tal manera que l'addició d'àtoms de fluor al reticle cristal·lí en disminueix la solubilitat. En són un exemple vulgar les dents, la relativa insolu-

bilitat de les quals a l'atac sinèrgic dels bacteris de la placa dental és afermada per l'eficàcia protectora dels dentrífics que contenen fluor. És més, i això que quedi com a hipòtesi, un pot pensar que els sòls que contenen relativament bastant de fluor –no crec que cap edafòleg indígena ni forani s'hagi entretingut a proporcionar dades amb valor comparatiu– immobilitzen poc o molt el fòsfor que puguin contenir i, per tant, són poc fertils. Penseu que hi ha collites que de manera global es podrien qualificar com a "junk food"(oli –tant de l'olivera com de la palma brasilera babaçú– i vi, sense fòsfor), en contraposició a les que donen les "tierra de pan llevar", i, als tròpics, les repúbliques que es digueren "bananeres".

El cas dels oceans

Harvey fou un dels oceanògrafs que m'influí més al començament dels meus estudis. Recordo l'amabilitat amb que m'acollí durant la meva primera estada a Plymouth, i com em transmeté la seva preocupació pel significat del fòsfor en la vida del plàncton i les dificultats tècniques que suposava quantificar-lo. De tornada a Barcelona, construírem un colorímetre d'artesania segons el model del que ell feia servir. Uns quants anys més tard, disposàrem d'un Beckman DU que facilità molt la tasca i que ens confirmà l'extremada pobresa en fòsfor de l'aigua de la Mediterrània, especialment la de les capes il·luminades o fòtiques, d'on se suposava que normalment el plàncton havia pres gairebé tot el fòsfor existent. Aquestes recerques foren menades principalment per Josep Maria Camps, Joan Herrera, Fernando Fraga i, més tard, encara per d'altres. Les concentracions eren baixes, i fins i tot assajàrem l'extracció i ulterior concentració (tant poc n'hi havia) del color blau (blau de molibdè) que es formava en la reacció, i que era proporcional a la concentració de fòsfor present. En un parell d'ocasions comprovàrem com l'aigua de la pluja que queia del cel tenia més fosfat que la de la superfície de la Mediterrània.

Sospito que davant d'aquestes dificultats, en realitat molt relatives, fa unes quantes dècades, quan ja es podia suposar que les tècniques d'anàlisi serien més favorables, la major part dels oceanògrafs, sense pensar-s'hi gaire, cal creure, caigueren en un consens salomònic. No solament proposaren de matar la criatura, sinó fins i tot els seus pares i padrins. Cada vegada es feren menys determinacions de fosfat. Una motivació, potser justificativa i aparentment positiva d'aquesta decisió gairebé general, fou transferir l'interès vers el nitrogen. Però aquest element no podia, realment, ser mai limitant, des del moment que els cianòfits i els bacteris podien fixar el nitrogen molecular, disposant així de la immensa reserva d'aquest en l'atmosfera i, per tant, també dissolt en la hidrosfera, on és altament soluble.

Però el nitrogen resultava atractiu a causa de les diferents formes d'oxidació en què participava en el cicle del plàncton, cosa que permetia distingir una recirculació ràpida o producció secundària, en la qual ciclava en forma reduïda (amoniacal). A més, tenia isòtops de diferent pes atòmic i fàcilment separables. D'aquesta manera (DUGDALE i GOERING, 1967; després CODISPOTI, EPPLEY i tants d'altres) hi havia manera de diferenciar entre la producció "nova"i la que es podia considerar com a secundària, perquè era fruit d'un reciclat de nutrients en els estrats superiors

dels oceans. Això facilitava cloure el balanç de producció, ja que solament una part del material –eventualment amb el fòsfor corresponent– precipitava vers les grans fondàries. Projectant aquests fets sobre els temps llunyans, l'aparició de la vida hauria pogut facilitar la precipitació d'apatita, dificultant, per competició, altres possibles formes de vida (GEDULIN i ARRHENIUS, 1996).

Una conseqüència de fixar-se preferentment en el nitrogen (HECKY i KILHAM, 1988; KILHAM i HECKY, 1988) és considerar solament l'aport de nitrogen –no esmentant les necessitats de fòsfor– com a factor d'eutrofització d'aigües litorals. El desvetllat o retrobat interès pel nitrogen permeté eludir, amb consciència acceptablement bona, la tasca de continuar fent determinacions de fòsfor a les aigües marines, i és una veritable pena que se n'hagin estroncat les determinacions. Ara sembla que hi ha una represa feble, que no és suficient; tot i havent-hi qui expressa enèrgicament idees més clares (SÖDERSTRÖM, 1996; vegeu també BANSE, 1991). Entretant s'ha perdut molt de temps i diners a provar, en va, les hipòtesis d'altres possibles limitants, en primer lloc del ferro, que recentment ha fruït de molta popularitat (MARTIN, 1992; MARTIN *et al.*, 1989, 1994; COALE *et al.*, 1996; BEHRENFELD *et al.*, 1996). La llàstima és que en la major part dels treballs publicats sota aquesta impressió, es parla de diverses tècniques modernes per a determinacions que no fan al cas, vull dir, que ja ni es considera la concentració del fòsfor present en l'aigua com a possible limitant.

El problema mereix una investigació més acurada, que tal vegada permetria reconèixer més clarament les relacions entre Fe i P. El P pot tendir a unir-se al ferro oxidat (fèrric), que, en reduir-se, l'allibera i el fa assequible i mobilitzable per als organismes. No dubto que altres investigacions i interpretacions més acurades que les passades permetran aclarir de manera satisfactòria la situació real. I caldrà avaluar l'efecte de la presència del vaixell en l'àrea dels experiments com a agent localment intensificador de la barreja vertical.

Espero que el lector em farà confiança si li dic que la producció primària marina –pel que fa al fitoplàncton– és estrictament proporcional al subministrament de fòsfor en la zona fòtica o il·luminada, i, per tant, al moviment ascencional d'aigües profundes que en contenen, cosa que es dóna majorment, com sabem, en les regions d'aflorament situades a ponent de les grans masses continentals (Portugal i NW Africa, Namíbia, Califòrnia, Perú i Xile). És essencial afegir que el fòsfor a mar no es recicla fàcilment i després del que hem dit, se'n comprèn la raó. L'aigua de mar conté molt de fluor i, com és natural, el fosfat orgànic, en descompondre's, passa fàcilment a formes d'hidro-fluor-apatites poc o gens solubles, que precipiten en màxima quantitat davall de les regions d'aflorament. Sembla que a la pràctica no es redissolen i s'acumulen allí com a fosforites. Els jaciments de fosforites que s'exploten tenen principalment aquest origen, i ho confirma la presència en el material –per exemple en els jaciments de fosforites del Nord d'Africa– de restes d'organismes (diatomees, etc.) que visqueren a les zones d'aflorament. Les fosforites necessiten un tractament enèrgic –sulfúric– per passar a superfosfats i fer-se solubles, de manera que siguin utilitzables com a fertilitzants.

Tot això vol dir que el reciclat del fòsfor ho té malament a la mar i que aquest element pot resultar més fàcilment assequible o a l'abast en els sòls i en la superfície dels continents en general. Potser no cal exagerar fins al punt de dir que els oceans són depenents dels continents per al subministrament de fòsfor, tot i que penso que tampoc aquesta seria una visió totalment incorrecta. Les estimes recents, potser encara no prou completes, assenyalen una considerable importància del transferiment de fòsfor a mar, a través dels rius.

El cas de les aigües continentals

La limnologia se centrà en l'estudi dels llacs, els quals, pel seu volum relativament petit i perquè reben més proporció d'aports continentals, tenen sempre més atractiu per mirar de relacionar la composició química amb propietats generals de les aigües, incloent-hi les relacionades amb la seva utilització.

La qualitat de les aigües dolces depèn molt de la seva productivitat en matèria orgànica. Aigües massa productives poden ser bones com a font de plantes semiaquàtiques i com a productores de peix, però són menys apreciades com a potables. Moltes ciutats situades a les vores de grans llacs treien una aigua excel.lent de les fondàries dels llacs respectius. Però les mateixes ciutats deixaven anar aigües residuals amb moltes deixalles al llac. D'això se'n digué aviat *eutrofització*, o "eurotrofització"com escrivia un alumne meu amb encert graciós, que podria ser intencionat o almenys dictat pel subconscient. Ràpidament es veié que la causa més freqüent, el factor limitant, era el fòsfor. El tema es convertí aviat en polèmic i avortà ràpidament els intents d'introduir trituradors de brossa, en els sistemes domèstics d'evacuació (llacs suïssos). De seguida es comprovà que el factor limitant era el fòsfor; si n'hi havia; els altres elements necessaris sempre es trobaven amb escreix. Indubtablement, els partidaris de la innocuïtat dels fosfats, que pretengueren recolzar-se també en la mencionada deixadesa dels biòlegs marins, mantenien un punt de vista partidista en relació als mèrits i demèrits de les marques de detergents en competència. Si el nitrogen pot ser fixat per cianòfits molt més corrents a les aigües dolces que a les marines i el carboni regularment es troba amb escreix, sembla que la funció reguladora del fòsfor és difícil de discutir.

Si s'utilitza com a índex d'eutrofització la concentració de clorofil·la en els estrats superiors il·luminats, la correlació entre fòsfor i clorofil·la és perfecta, però sol mostrar un significatiu retard en el temps. Com a gairebé totes les relacions en sistemes complexos, l'establerta entre concentració de fosfat i concentració de clorofil·la no és simplement linear. Si s'atura el subministrament de fòsfor, les elevades concentracions de fitoplàncton es mantenen encara un cert temps per recirculació interna dels materials. I el plàncton no augmenta com a resposta immediata, sinó amb un cert retard. La superfície inclosa dintre la corba, aproximadament tancada, que descriu la relació entre aport de P i concentració de clorofil·la, representa per a la societat el cost de deixar que l'eutrofització avanci, abans d'haver pres mesures efectives. Proporciona una bona lliçó sobre el funcionament de la

naturalesa i, alhora, ensenya que hom s'ha d'anticipar, si és possible, a posar el remei que calgui.

La distinció entre llacs oligotròfics i eutròfics figura entre les adquisicions més antigues de la limnologia; prengué interès pràctic en adonar-se les ciutats que extreien aigua profunda dels llacs immediats que la qualitat d'aquesta anava disminuint. La qüestió de l'eutrofització adquirí particular virulència (comercial) en una època recent i en relació amb la competència –que en part encara dura i de vegades s'ha associat amb la nacionalitat de les empreses fabricants– entre productors de detergents domèstics que contenien fòsfor com a una manera de disminuir la duresa de l'aigua. THOMAS mostrà fa molts anys, de manera prou convincent, la relació entre fòsfor i desenvolupament d'organismes lacustres i SCHINDLER, VOLLENWEIDER i d'altres contribuiren també a formular i fer entenedora la teoria i la pràctica relacionades amb el maneig dels fosfats i l'eutrofització.

Cal recordar l'existència de flores pròpies d'aigües àcides (amb *Sphagnum, Utricularia*, desmidiàcies) de creixement molt lent, potser concomitant també amb una escassetat notable de fòsfor. En relació amb el mateix tema podria recordar la siderofília en aquests i altres organismes (*Trachelomonas, Phacus*, etc.).

Continents. El cas dels sòls

He fet remarcar la petita proporció –per als meus desitjos– de dades referents a la concentració i a les formes de fòsfor a disposició dels organismes en els continents. Sembla, de totes maneres, que la complexitat de processos químics i la multiplicitat d'agents que operen en els sòls, podrien tenir una eficàcia considerable en la reducció dels fosfats a través de processos com els que són el fonament dels mítics focs follets o, almenys, efectius per a conservar els compostos de fòsfor en forma més assequible als organismes.

Dit això, és evident que han existit circumstàncies distintes i factors localment més o menys favorables al subministrament de fòsfor en els diferents continents i sota diferents règims climàtics i en els corresponents tipus d'ecosistemes.

De fet hi ha contrasts que criden molt l'atenció i semblen dependre de la disponibilitat molt lenta i gradual de fosfat, en alguns casos, i de les possibilitats d'un subministrament més intens i d'un reciclatge tanmateix abundant de l'element, en altres. Jo crec, d'acord amb diversos estudiosos d'Amazònia, que un subministrament lent i en baixa quantitat, però absolutament constant, del recurs porta a una alta biodiversitat. En aquest sentit considero que Sudamèrica podria ser un continent modèlic. La regió més pobra i més constant en el subministrament de fòsfor seria la de màxima diversitat, mentre que l'enriquiment en fòsfor en les proximitats dels Andes, o dels volcans, permetria una productivitat més alta, subjecta possiblement a fluctuacions. En realitat l'Amazònia pròpiament dita seria la regió de més alta diversitat, per les raons dites, com argumenten altres autors; mentre que les àrees més productives i explotables poden coincidir amb les enriquides amb fòsfor per fenòmens volcànics o disponibilitat d'aquest element en algun tipus de sediments antics. Com a contrast, Àfrica seria més generosa a oferir

fòsfor als seus habitants. No oblidem que l'Africa conté les poques espècies de megaherbívors existents, mentre que els vertebrats de l'Amazònia es caracteritzen per uns ossets relativament menuts i fràgils.

Bibliografía

ANDERSON, L.A. & SARMIENTO, J.L. 1995 - Global ocean phosphate and oxygen simulations. *Global Biochem. Cycles*, 9: 621-636.

ARMENGOL, J., CRESPO, M. & MORGUI, J.A. 1984 - Phosphorus compounds in the sediments of the Sau reservoir (Barcelona, NE Spain) throughout its twenty-year existence. *Vergh. Internat. Verein Limnol.*, 22: 1536-1540.

ARMENGOL, J. & VIDAL, A. 1988 - The use of the different phosphorus fractions for the estimation of the trophic evolution of the Sau reservoir. *Ergebnisse Limnology, Beih. Arch. Hydrobiol.*, 30: 61- 70.

BANSE, K. 1990 - Does iron really limit phytoplankton production in the offshore subarctic Pacific? *Limnol. Oceanogr.*, 35: 772-775.

BEHRENFELD, M.J. *et al.* 1996 - Confirmation of iron limitation of phytoplankton photosynthesis in the equatorial Pacific Ocean. *Nature*, 383: 508-511.

BIRCH, G.F. *et al.* 1983 - Pleistocene phosphorites of the West coast of South Africa. *Nature*, 601-603.

CAIRNS-SMITH, A.G. 1982 - *Genetic takeover and the mineral origins of life.* Cambridge Univ. Press, Cambridge, etc., 477 pp.

COALE, L.A. *et al.* 1996 - A massive phytoplankton bloom induced by an ecosystem-scale iron fertilization experiment in the equatorial Pacific Ocean. *Nature*, 383: 495-501.

COOK, P.J. & SHERGOLD, J.H. 1984 - Phosphorus, phosphorites and skeletal evolution at the Precambrian-Cambrian boundary. *Nature*, 308: 231-236.

DEMASTER, D.J. & POPE, R.H. 1996 - Nutrient dynamics in Amazon shelf waters: results from AMASSEDS. *Continental Shelf Research*, 16: 263-289.

DUGDALE, R.C. & GOERING, J.J. 1967 - Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. and Oceanogr.*, 12: 196-206.

EIDT, R.C. 1977 - Detection and examination of anthrosols by phosphate analysis. *Science*, 197: 1327-1333.

ENGSTROM, D.R. & WRIGHT, H.E. 199? - Chemical stratigraphy of lake sediments as a record of environmental change. *Lake sediments and Environmental History. Studies in Palaeolimnology and palaeoecology in honour of Winifred Tutin*, ed. by E.Y. Haworth & J.W.G. Lund: 43-4?. Univ. Minnesota Press, Minneapolis.

ESTIARTE, M. & PEÑUELAS, J. (en premsa, 1995) - Phenotypical plasticity in storage and defense functions. An essay on excess carbon.

FILIPPELLI, G.M. & DELANEY, M.L. 1996 - Phosphorus geochemistry of equatorial Pacific sediments. *Geoch. Comochim. Acta*, 60: 1479- 1495.

FITTKAU, E.J. 1981 - Armut in der Vielfalt. Amazonien als Lebensraum für Weichtiere. *Mitt. Zool. Ges. Braunau*, 3(13/15): 329-343.

FITTKAU, E.J. 1985 - Okologische und faunenhistorische Zoogeographie der tropischen Regenwälder - Versuch eines Vergleichs. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 78: 137-146.

FÖLLMI, K.B. 1996 - The phosphorus cycle, phosphogenesis and marine phosphate-rich deposits. *Earth Science Reviews*, 40: 55-124.

GASSMANN, G., VAN BEUSEKOM, J.E.F. & GLINDENMANN, D. 1996 - Offshore Atmospheric Phosphine. *Naturwissenschaften*, 83: 129-131.

GEDULIN, B. & ARRHENIUS, G. 1996 - Sources and gechemical evolution of RNA precursor molecules: The role of phosphate. In *Early life on Earth. Nobel Symposium No 84*, ed. by S. Bengston, pp. 91-106. Columbia Univ. Press, New York.

HANTKE, B. *et al.* 1996 - Depth profiles of the kinetics of phosphatase activity in hardwater lakes of different trophic level. *Arch. Hydrobiol.*, 135: 451-471.

HECKY, R.E. & KILHAM, P. 1988 - Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments. A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.*, 33: 796-822.

HUANTE, P., RINCÓN, E. & CHAPIN III, F.S. 1995 - Responses to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Functional Ecol.*, 9: 760-766.

JACOBSEN, O.S. 1978 - Sorption, adsorption and chemisorption of phosphate by Danish lake sediments. *Vatten*, 4: 230-243.

JORDAN, C.F. ed. 1989 - *An Amazonian Rain Forest. Man and the Biosphere*. Series 2, Unesco and Parthenon Publ., Sc., 176 pp.

JUO, A.S.R. & WILDING, L.P. 1996 - Soils of the lowland forests of West and central Africa. *Proceed. R. Soc. Edinburg*, 104 B: 15-29.

KAISER, J. 1996 - Acid Rain's dirty business: Stealing minerals from soil. *Science*, 272: 198.

LIKENS, G.E., DRISCOLL, C.T. & BUSCO, D.C. 1996 - Long-term effects of acid rain: response and recovery of a forest ecosystem. *Science*, 272: 244-246.

LÓPEZ, P., LLUCH, X., VIDAL, M. & MORGUI, J.A. 1996 - Absorption of Phosphorus on Sediments of the Balearic Islands (Spain) related to their Composition. *Estuarine, Coastal and Shelf Sci.*, 42: 185-196.

LOVELESS, A.R. 1961 - Nutritional interpretation of Sclerophylly. *Ann. Bot.*, 25: 168-180?.

MARGALEF, R. 1983 - *Limnologia*. Ediciones Omega, Barcelona, 1010 pp.

MARTIN, J.H., GORDON, R.M., FITZWATER, S. & BROENKOW, W.W. 1989 - VERTEX phytoplankton/iron studies in the Gulf of Alaska. *Deep-Sea Res.*, 36: 649-680.

MARTIN, J.H., GORDON, R.M., FITZWATER, S.E. 1991 - The case of iron. *Limnol. Oceanogr.*, 1793-1802.

NEWMANN, E.I. 1995 - Phosphorus inputs to terrestrial systems. *J. Ecol.*, 83: 713-726.

NIELSEN, S.I., ENRÍQUEZ, S., DUARTE, C.M. & SAŃD-JENSEN, K. 1996 - Scaling maximum growth rates across photosynthetic organisms. *Functional Ecology*, 10: 167-175.

RILEY, S.J. & BANKS, R.G. 1996 - The role of phosphorus and heavy metals on the spread of weeds in urban bushlands: an example from de Lane Cove Valley, NSW, Australia. *Sc. Total Environment*, 182: 39-52.

RUTTENBERG, K.C. 1994 - Proxy paradox for P-prediction. *Nature*, 372: 224-225.

SÖDERSTRÖM, J. 1996 - The significance of observed nutrient concentrations in the discussion about nitrogen and phosphorus as limiting nutrients for the primary carbon flux in coastal water ecosystems. *Sarsia*, 81: 81-96.

STARK, N.M. 1978 - Nutrient retention by the root mat of an Amazonian rain forest. *Ecology*, 59: 434-437.

SUTTLE, C.A. *et al.* 1988 - Time-courses of size-fractioned phosphate uptake: are larger cells better competitors for pulses of phosphate than smaller cells? *Oecologia (Berlin)*, 74: 571-576.

VAN CAPPELLEN, P. & INGALL, E.D. 1994 - Benthic phosphorus regeneration, net primary production, and ocean anoxia: A model of the coupled marine biogeochemical cycles of carbon and phosphorus. *Paleoceanography*, (1994): 677-692.

VAN NIEUWENHUYSE, E.E. & JONES, J.R. 1996 - Phosphorus-chlorophyll relationship in temperate streams and its variation with stream catchment area. *Can J. Fish. Aquat. Sci.*, 53: 99-105.

VITOUSEK, P.M. & DENSLOW, J.S. 1986 - Nitrogen and phosphorus availability in tree fall gaps of a lowland tropical rainforest. *J. Ecol.*, 74: 1167-1178.

YOUNG, A. 1976 - *Tropical soils and soil survey*. Cambridge Univ. Press, 467 pp.

Rebut / Received: XI-1996