



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Unidad Académica de Ciclos Profesionales
y de Posgrado del CCH
Centro de Ecología

CICLO DEL FOSFORO EN UN ECOSISTEMA TROPICAL ESTACIONAL

T E S I S
para obtener el grado de:
DOCTOR EN ECOLOGIA
p r e s e n t a

JULIO CAMPO ALVES



México, D. F.

1995

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

000228562



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Para Carolina, Marcos y Sandra

Agradecimientos

A mis asesores Dr Manuel Maass y Dr Víctor Jaramillo por sus sugerencias, discusión crítica de los resultados y apoyo durante la realización de este trabajo. Quiero agradecer también, al Dr Maass, por la oportunidad de trabajar en un proyecto de estudios ecosistémicos de largo plazo y, al Dr Jaramillo, por su visión de los procesos como llave de explicación de los balances de nutrientes. Ambos fueron generadores de lo que refleja este trabajo.

Muchas otras personas han contribuido con ideas al comienzo, durante y al final de este proceso de investigación. Al Dr Felipe García Oliva, en quien siempre encontré entusiasmo, sugerencias y apoyo. Al Dr Exequiel Ezcurra, Dra Angelina Martínez Yrizar, Dr Carlos Vázquez y Dr Miguel Martínez Ramos, quienes con sus comentarios y observaciones contribuyeron a mejorar este documento.

Al Dr Vernon Cole del Natural Resource Ecology Laboratory de Colorado State University (CSU), por su discusión de los resultados y sugerencias. Sus comentarios permitieron, además, mejorar el diseño de los experimentos, lo cual resultó de gran contribución en el marco teórico del estudio. Al Dr Dan Binkley del Department of Forest Sciences (CSU), Dr Gene Kelly del Dept. of Soil Sciences (CSU) y Dr Robert Sanford del Dept. of Biological Sciences de University of Denver, por sus comentarios, observaciones y sugerencias. Al Dr Steve Hauffman (CSU) y M Sc Christian Giardina (University of Denver), por su asesoramiento técnico.

Al Dr Liberto de Pablo del Departamento de Geoquímica de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por su participación, asesoramiento y colaboración en los ensayos de intemperización. Al Dr Rafael Martínez Lugo y M en C Jaime Aguirre del Laboratorio de Conteo de la Comisión Nacional de Seguridad Nuclear y Salvaguardas, por su participación y asesoramiento en los análisis de ³²P.

A Alberto Hernández, Humberto Ramos, Salvador Araiza y Abel Verduzco, quienes con esfuerzo y responsabilidad apoyaron esta tarea en el campo y sin los cuales gran parte de la misma no hubiera sido posible.

A la bióloga Rocío Esteban por su apoyo en la resolución de problemas y su participación en el análisis químico de muestras. A Isabel Velázquez y Paty

Centeno, por su participación en el análisis de las muestras de agua. Al M en C Agustín Quiróz, por su asesoramiento en el área de los análisis químicos.

A Elena Delgado y Carolina Espinosa por todo el apoyo administrativo durante el doctorado.

A mis compañeros de laboratorio, Georgina García, Enrique Solís, Arturo Pérez, Alejandro Morón, Jorge Castellanos, Armando López, César González,

Con todos ellos tuve el gusto de compartir muchos momentos de trabajo, compañerismo y calidad humana. Ello permitió que además de lo académico, tuviera otra razón de satisfacción durante estos años en México.

Al Centro de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por la oportunidad brindada y apoyo durante el doctorado.

Al personal de la Estación de Biología de Chamela de la UNAM, por las facilidades brindadas para el trabajo de campo.

A la Secretaría de Relaciones Exteriores de México, el Programa de Intercambio Académico de la UNAM y el Centro de Ecología, por las becas otorgadas. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, el Programa para el Desarrollo del Posgrado de la UNAM y la Dirección General de Apoyo al Personal Académico de la UNAM, por su participación en el financiamiento de este proyecto.

Resumen

La mayoría de los estudios sobre el ciclo del fósforo (P) en bosques tropicales han sido realizados en zonas húmedas. Los mismos sugieren que en muchos casos la producción primaria está limitada por este nutriente. En los bosques tropicales secos los estudios son menos numerosos, aislados y las evidencias no resultan concluyentes. Se propone que en estos ecosistemas el ciclaje del P está asociado al de la materia orgánica y es conservativo. Para poner a prueba esta hipótesis se realizaron: 1. la simulación de lluvias con ^{32}P con el fin de determinar la retención del P; 2. ensayos para establecer el papel del intemperismo en el ciclo del P; 3. análisis cristalográficos con el fin de determinar los minerales secundarios y establecer las características del complejo adsorbente; 4. mediciones de los ingresos y salidas del nutriente en cuencas hidrográficas con el fin de conocer el balance del P en el ecosistema. Los resultados demuestran que la inmovilización y la adsorción geoquímica constituyen un eficiente mecanismo de conservación del P, particularmente durante la estación seca cuando se acumulan cantidades elevadas del nutriente. Al comienzo de la estación lluviosa existe una disponibilidad elevada de P para las plantas por la acumulación de formas solubles y la mineralización del P inmovilizado durante secas. Esta disponibilidad del P presente en el mantillo y en el suelo superficial, es suficiente para compensar las pérdidas aéreas anuales de la vegetación debido a la producción de hojarasca y a la lixiviación foliar, a pesar de que el tiempo de residencia del nutriente en el suelo del bosque es de 1.5 años. Durante la estación húmeda los datos evidencian la baja disponibilidad del nutriente, la disminución del banco microbiano y su escasa lixiviación, e indican el importante papel de la vegetación en su retención a nivel ecosistémico. Esta retención produce la acumulación anual de 0.260 kg ha^{-1} de P. Los resultados obtenidos en sitios con

diferente flujo de materia orgánica y características mineralógicas, indican que la circulación del P refleja su disponibilidad en el suelo y los flujos de carbono (C). Las salidas de P disuelto sugieren un probable origen del intemperismo químico profundo, que podría abandonar el ecosistema sin su utilización por parte de la vegetación. Si bien los suelos son poco profundos y los horizontes más superficiales muy intemperizables, la concentración superficial de raíces limitaría la utilización de los productos de disolución mineral más profundos. Así, el ciclo del P en el ecosistema tropical de Chamela puede considerarse como conservativo y asociado a la materia orgánica. A pesar de que los ingresos de P por intemperismo y por precipitación son elevados, la existencia de un ciclaje cerrado podría ser una respuesta por parte de la vegetación que: 1. limita la fijación de P a superficies adsorbentes del suelo, ó 2. maximiza la absorción de nutrientes y de agua en los sistemas estacionales. La presencia de caolinita como única arcilla y el pH ligeramente ácido (6-7) del suelo, sugiere una baja capacidad de fijación de P, por lo que la respuesta de la vegetación a la disponibilidad de agua podría ser la causa de este ciclo conservativo. Al maximizarse la absorción de agua en los horizontes superficiales antes de que se seque el suelo, se aumenta la captación de P antes que la caída de humedad limite su difusión hacia las raíces. La alternancia de ciclos húmedos y secos parece ser el factor clave de este ciclo cerrado.

Abstract

In tropical regions, phosphorus (P) cycling studies have been focused in wet forests, while tropical dry forests has been received less attention. Frequently, these studies suggest that primary production is limited by P availability. The present study concern with P cycling in a mexican tropical dry forest. We propose a tight P cycling in this ecosystem and for testing this hypothesis, we performed: 1. a experiment simulating ^{32}P input by rainfall for determinate P retention; 2. weathering experiment for evaluate P inputs by mineral dissolution; 3. soil cristallography for determinate inorganic adsorption complex; 4. P budgets at watershed level. Results show that immobilization and geochemical adsorption are efficient mechanisms for P retention, mainly in dry season when a elevated amount of nutrient are accumulated in forest soil. When rainy season start, a elevated available P pool for plant uptake was notice by both soluble P accumulation and mineralization. The annual vegetation P losing by litterfall production and leaves leaching could be compensated by this available P pool. During the wet season, the low both available and immobilized P pools, and the few P leached, suggest the important role of vegetation in the nutrient retention. As result of this retention, $0.260 \text{ kg ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ were accumulated in the ecosystem. Phosphorus circulation is strongly affected by soil P availability and organic matter flux, which consistent in soil with different characteristics. Dissolved P output suggest that chemical weathering dissolution products are exported. Root concentration in upper soil could be constraint P leaching at surface layers, which suggest that the source of dissolved P output is from deeper soil layers. P cycling on Chamela tropical ecosystem may be considered as tight and jointed to organic matter dynamics.

The caolinitic clay and the pH (6-7) of this soil suggest a limited P adsorption and then, plant adaptation to water availability could be the reason of tight cycle. The alternate wet and dry cycles in seasonal ecosystems could be a key factor for this cycle.

CONTENIDO

ANTECEDENTES

CAPITULO 1 Soil phosphorus availability and retention in a tropical dry forest ecosystem: experimental evidence

CAPITULO 2 Intemperismo mineral en un bosque tropical seco de México: su relación con el ciclo de nutrientes

CAPITULO 3 Balance y flujos de fósforo en un bosque tropical seco de México

CONSIDERACIONES FINALES

Antecedentes

Los ciclos de P, N, Ca, K y Mg en bosques tropicales húmedos han sido ampliamente documentados (Vitousek y Sanford 1986; Bruijnzeel 1991). Las evidencias demuestran que la disponibilidad de fósforo en el suelo puede ser limitante para la producción primaria en estos bosques (Vitousek 1984). Este ecosistema presenta diferentes estrategias que contribuyen a la retención de este nutriente (Stark y Jordan 1978; Jordan et al. 1980; Vitousek 1984; Cuevas y Medina 1988; Salcedo et al. 1991) y al mantenimiento de la productividad. Si bien más del 40% de la superficie de los bosques en el trópico es ocupada por los bosques estacionales (Murphy y Lugo 1986), los estudios sobre la dinámica de nutrientes son menos numerosos y aislados (Jaramillo y Sanford en prensa).

En estos ecosistemas tropicales estacionales la inmovilización y mineralización de nutrientes regula la disponibilidad y dinámica de nutrientes en el ecosistema (Singh et al. 1989). Se ha propuesto que la inmovilización microbiana actuaría como un mecanismo regulador de las pérdidas de nutrientes y de la productividad (Singh et al. 1989; Raghubanshi et al. 1990; Raghubanshi 1991). La biomasa microbiana acumula nutrientes en forma biológicamente activa durante la estación seca y los libera al inicio de la estación húmeda (Singh et al. 1989). Esta dinámica de inmovilización y mineralización neta podría ser regulada por la alternancia de periodos secos y húmedos. El aumento repentino en el potencial del agua del suelo por humedecimiento causa plasmoptisis microbiana (Kieft et al. 1987) y la liberación al medio de los nutrientes inmovilizados.

En México estos bosques representan el principal ecosistema tropical del país al ocupar más de 24 millones de ha (Rzedowski 1978). En la costa del Pacífico del Estado de Jalisco, (19°30'N y 105°01'O) uno de estos bosques ha sido

caracterizado estructural (Bullock y Solís Magallanes 1990), hidrológica (Barradas y Fanjul 1985; Cervantes 1988; López Guerrero 1992) y energéticamente (Martínez Yrizar y Sarukhán 1990, 1993; Martínez Yrizar et al. 1992; Aznar 1993; Martínez Yrizar et al. en prensa). La biomasa radicular representa el 30% de la biomasa vegetal (Castellanos et al. 1991), valor que supera al común registrado en bosques húmedos (Jordan 1985) y similar al de bosques subtropicales secos (Murphy y Lugo 1986). Esta gran biomasa radicular podría ser la respuesta a una baja disponibilidad de nutrientes en el suelo y de agua (Chapin 1980; Vogt et al. 1986). Además, las raíces se concentran en la parte superior del suelo (Kummerow et al. 1990), lo cual sugiere un ciclo de nutrientes asociado a la materia orgánica. La concentración radicular en los horizontes superficiales maximiza la captación de nutrientes y limita las pérdidas por lixiviado. Por ejemplo en un ecosistema similar en la India, Roy y Singh (1994) sugieren que la mayor explotación de los sitios más fértiles por parte de las raíces finas compensaría la limitación por nutrientes.

Experimentos controlados (Huante et al. en prensa) demuestran la tolerancia de diferentes plántulas del bosque tropical estacional de Chameia a bajos niveles de P. Si bien, los requerimientos nutricionales cambian durante el ciclo de vida de una planta, sus resultados sugieren una posible adaptación de las plantas a ambientes con limitada disponibilidad de P. La ausencia de datos sobre la inmovilización y mineralización del P en el suelo, su disponibilidad, los ingresos por intemperismo y los balances ingreso-salida, no permiten asegurar si el ciclaje del nutriente en el ecosistema es **cerrado** (asociado a la materia orgánica) o **abierto** (controlado por los ingresos y salidas).

Más de 1.4 millones de hectáreas de estos bosques tropicales son transformadas anualmente (Houghton et al. 1991), por lo que se ha considerado que estos ecosistemas son los más amenazados por la actividad humana (Janzen 1986). En México, solamente en el estado de Jalisco, se talaron más de 25,000 ha durante

1982 (de Ita Martínez 1983). Como consecuencia de esta transformación, la erosión produce una elevada pérdida de nutrientes del suelo (Maass et al. 1988; García Oliva 1992), lo cual podría limitar la capacidad de los sitios para mantener otras formas de vegetación. Estudios desarrollados en la India evidencian que la transformación produce también el empobrecimiento de los bancos de nutrientes en la vegetación (Singh 1989) y en la biomasa microbiana del suelo (Srivastava y Singh 1991). Este escenario plantea la necesidad de determinar los mecanismos que controlan el ciclo de nutrientes en condiciones naturales, no sólo para comprender el funcionamiento de estos ecosistemas, sino también como una necesidad para la más adecuada explotación a largo plazo de las tierras transformadas con propósitos agropecuario.

En el presente proyecto se caracterizan diferentes aspectos de la dinámica del P en el suelo y de su balance a nivel de cuencas hidrográficas en el bosque tropical estacional de la Estación de Biología de Chamela. Estos estudios se enmarcan en el contexto de un estudio de largo plazo sobre bancos y flujos de energía, agua y nutrientes, en este ecosistema (Sarukhán y Maass 1990). Con base en los antecedentes se planteó como hipótesis general la existencia de un ciclaje cerrado del P en el ecosistema tropical estacional de Chamela.

Si este ciclaje cerrado de P existe, se esperaría que:

1. Los microorganismos y las características geoquímicas del suelo constituyan un mecanismo eficiente para la retención y conservación del P que ingresa al ecosistema.
2. La retención del P en el mantillo y en los primeros centímetros del suelo sea elevada, de forma que las pérdidas por lixiviación sean bajas.

3. Los microorganismos tengan capacidad de inmovilizar el P durante todo el año, incluyendo la estación seca cuando baja la absorción de nutrientes por parte de la vegetación.
4. El banco de P inmovilizado en el suelo sea máximo en el período de secas cuando no hay absorción de nutrientes por parte de las plantas.
5. La disponibilidad de P en el suelo sea baja, particularmente durante la estación húmeda, cuando la demanda del nutriente es mayor.
6. Los ingresos de P provenientes de procesos de intemperismo sean bajos.
7. Los flujos de P de la vegetación al suelo reflejen la disponibilidad del nutriente.
8. El tiempo de residencia del P en el suelo sea bajo, de tal forma que se produce una rápida circulación del P en el ecosistema.
9. El balance de los ingresos y salidas de P muestre evidencias de la acumulación del nutriente en el ecosistema.

Para evaluar estas hipótesis se plantearon las siguientes metas:

1. Cuantificar experimentalmente la retención microbiana del P que podría ingresar al ecosistema por precipitación, así como del P nativo.
2. Establecer la importancia de los mecanismos de adsorción en la retención del P que ingresa en solución por vía de la precipitación y de los bancos nativos.
3. Determinar la lixiviación del P por debajo del horizonte superior del suelo.

4. Establecer los mecanismos, procesos y tasas de intemperización, así como también su importancia en el ciclo del P.
5. Determinar el retorno de P al suelo por producción de hojarasca y por lluvia indirecta.
6. Determinar el balance del P para el ecosistema tropical estacional.

En el Capítulo 1 de esta tesis se analiza el papel de la inmovilización microbiana y de la adsorción geoquímica en la retención del P en este ecosistema (metas 1 a 3). Para ello, se realizaron experimentos de simulación de lluvia con la aplicación del isótopo radiactivo ^{32}P en suelos colectados en la estación seca y en la estación húmeda. En el segundo capítulo, se determinan los procesos y tasas de intemperización, mediante ensayos de laboratorio y mediciones del balance de cationes en cinco cuencas hidrográficas. A partir de estas estimaciones, en el Capítulo 3 se analiza el papel del intemperismo en el ciclo del P (meta 4). Por último, en el tercer capítulo se presenta además un balance general del ciclo del P, mediante la evaluación de los ingresos, salidas, flujos y almacenes (metas 5 y 6). Finalmente se presentan algunas consideraciones surgidas a través del trabajo. Las mismas, incluyen el planteamiento de diferentes limitaciones de este estudio, así como también la generación de nuevas hipótesis en el ciclo de nutrientes para estos ecosistemas estacionales.

Referencias

- Aznar LA (1993) Contenido calórico de diferentes componentes estructurales de la vegetación de una selva baja caducifolia. Tesis Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM
- Barradas V, Fanjul L (1986) Equilibrio hídrico y evapotranspiración en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México. *Biótica* 10:199-218
- Bruijnzeel LA (1991) Nutrient input-output budgets of tropical forest ecosystems: A review. *J Trop Ecol* 7:1-24
- Bullock SH, Solís Magallanes A (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 21:22-35
- Castellanos J, Maass JM, Kummerow J (1991) Root biomass of a dry deciduous tropical forest. *Plant Soil* 131:225-228
- Cervantes L (1988) Intercepción de la lluvia por el dosel en una comunidad tropical. *Ingeniería Hidráulica en México, Vol III (2):38-43*
- Chapin FS III (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Ann Rev Ecol Syst* 11:233-260
- Cuevas E, Medina E (1988) Nutrient dynamics within amazonian forest. II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia* 76:222-235
- de Ita Martínez C (1983) Patrones de producción agrícola en un ecosistema tropical estacional en la costa de Jalisco. Tesis Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM
- García Oliva F (1992) Erosión y pérdida de nutrientes del suelo en una cronosecuencia de uso agropecuario en un ecosistema tropical estacional mexicano. Tesis Doctorado en Ecología, Centro de Ecología, UNAM

- Houghton RA, Lefkowitz DS, Skole DL (1991) Changes in the landscape of Latin America between 1850 and 1985. I. Progressive loss of forest. *For Ecol Manag* 38:143-172
- Huante P, Rincón E, Chapin FS III (en prensa) Responses to phosphorus of contrasting successional tree seedlings species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Funct Ecol*
- Janzen DH (1986) Tropical dry forest: The most endangered major tropical ecosystem. En: Wilson EO (ed) *Biodiversity*. National Academic Press, Washington DC, p 130-137
- Jaramillo VJ, Stanford RL (en prensa) Nutrient cycling in tropical deciduous forests. En: Mooney HA, Medina E, Bullock SH (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, UK
- Jordan CF (1985) *Nutrient cycling in tropical forest ecosystems*. John Wiley & Sons, Chichester
- Jordan C, Golley F, Hall J, Hall J (1980) Nutrient scavenging of rainfall by the canopy of an Amazonian rain forest. *Biotropica* 12:61-66
- Kieft TL, Soroker E, Firestone MK (1987) Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when dry soil is wetted. *Soil Biol Biochem* 19:119-126
- Kummerow J, Castellanos J, Maass JM, Larigauderie A (1990) Production and seasonality of fine root growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90:73-80
- López Guerrero A (1992) Escorrentía en pequeñas cuencas hidrológicas con selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. Tesis Licenciatura en Biología, ENEP-Iztacala, UNAM

- Maass JM, Jordan C, Sarukhán J (1988) Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. *J Appl Ecol* 25:595-607
- Martínez Yrizar A, Sarukhán J (1990) Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico. *J Trop Ecol* 6:433-444
- Martínez Yrizar A, Sarukhán J, Pérez Jiménez A, Rincón E, Maass JM, Solís Magallanes A, Cervantes L (1992) Aboveground living phytomass of a tropical deciduous forest in Mexico. *J Trop Ecol* 8:87-96
- Martínez Yrizar A, Sarukhán J (1993) Cambios estacionales del mantillo en el suelo de un bosque tropical caducifolio y subcaducifolio en Chamela, México. *Acta Bot Mex* 21:1-6
- Martínez Yrizar A, Maass JM, Pérez Jiménez A, Sarukhán J (en prensa) Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in Western Mexico. *J Trop Ecol*
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forest. *Ann Rev Ecol Syst* 17:67-88
- Raghubanshi AS (1991) Dynamics of soil biomass C, N and P in a dry tropical forest in India. *Biol Fertil Soils* 12:55-59
- Raghubanshi AS, Srivastava SC, Singh RS, Singh JS (1990) Nutrient release in leaf litter. *Nature* 346:227
- Roy S, Singh JS (1994) Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. *J Ecol* 82:503-509
- Rzedowski J (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México
- Salcedo IH, Elliott ET, Sampaio EVSB (1991) Mechanisms controlling phosphorus retention in the litter mat of Atlantic coastal forest. En: Tiessen H, López Hernández D, Salcedo IH (eds) *Phosphorus cycles in terrestrial and aquatic ecosystems regional workshops: South and Central America*, SCOPE

- Proceedings. Saskatchewan Institute Pedology, University Saskatchewan, Saskatoon, p 109-120
- Sarukhán J, Maass JM (1990) Bases ecológicas para un manejo sostenido de los ecosistemas: el sistema de cuencas hidrológicas. En: Leff E (ed) Medio ambiente y desarrollo en México. UNAM-Porrúa, México, p 81-114
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC (1989) Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338:499-500
- Singh KP (1989) Mineral nutrients in tropical dry deciduous forest and savanna ecosystems in India. En: Proctor J (ed) Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p 153-168
- Srivastava SC, Singh JS (1991) Microbial C, N and P in dry tropical forest soils: effects of alternate land-uses and nutrient flux. *Soil Biol Biochem* 23:117-124
- Stark NM, Jordan CF (1978) Nutrient retention by the root mat of an amazonian rain forest. *Ecology* 59:434-437
- Vitousek PM (1984) Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65:285-298
- Vitousek PM, Sanford RL (1986) Nutrient cycling in moist tropical forest. *Ann Rev Ecol Syst* 17:137-167
- Vogt KA, Grier CC, Vogt DJ (1986) Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Adv Ecol Res* 15:303-377

CAPITULO 1

Soil phosphorus availability and retention in a tropical dry forest ecosystem: experimental evidence

Soil phosphorus availability and retention in a tropical dry forest ecosystem: experimental evidence

J. Campo¹ · V.J. Jaramillo¹ · J.M. Maass¹ · R. Martínez Lugo²

¹ Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275, México D.F. 04510

² Comisión Nacional de Seguridad Nuclear y Salvaguarda, Secretaría de Energía Minas e Industria Paraestatal. Dr Barragán N° 779, México D.F. 03020

Introduction

There is strong evidence that phosphorus availability limits primary production in many tropical moist forests (Vitousek 1984). Nutrient budget studies in these ecosystems suggest that phosphorus accumulates at the watershed level (Bruijnzeel 1991). In some ecosystems, root mat takes up dissolved nutrients before they leach down to the mineral soil, preventing their loss from the system (Stark and Jordan 1978). However, downward movement and phosphorus loss below the root mat has been observed (Salcedo et al. 1991), showing that not all tropical ecosystems are equally tight in their nutrient cycles.

Although tropical dry forests cover more than 40% of world tropical forest area (Murphy and Lugo 1986), studies on phosphorus dynamics in this ecosystem are fewer than in its humid counterpart. Jaramillo and Sanford (in press), report that phosphorus-use-efficiency is high in dry forest, implying a key role for P and suggest the possibility of P limitation in the ecosystem.

Microbial phosphorus immobilization has been proposed as an important nutrient conservation process in tropical dry forests (Singh et al. 1989). In these ecosystems fine root growth (Kummerow et al. 1990) and foliage expansion (Reich and Borchert 1984; Borchert 1994) occur rapidly at the onset of the rainy season. Although moisture is the key factor that stimulates these processes (Kavanagh and Kellman 1992), plants require a substantial flux of nutrients to sustain the fast root and foliage growth. A possible source is microbial nutrient release at the beginning of the rainy season (Singh et al. 1989) due to microbial plasmoptysis in response to wetting of dry soil (Kieft et al. 1987).

The water flux affects nutrient cycling directly through leaching of nutrients from litter (Dighton and Boddy 1989) and soil. In strongly seasonal ecosystems, like tropical deciduous forests, soluble nutrients may accumulate during the dry period, since high leaching potential exists only in the rainy season. Considerable fine root mortality occurs during the dry season (Kummerow et al. 1990), so the ecosystem has a reduced fine root system at the onset of the rainy season. Although abundant new root tips are quickly developed, retention of nutrients in the early portion of the wet season may be especially critical.

The present study analyzes experimentally two hypotheses related to phosphorus availability and retention in tropical deciduous forest ecosystems: a) Soluble and microbial phosphorus are important sources of available P to plant growth when dry soil is wetted at the onset of the rainy season, and b) microbial immobilization and geochemical adsorption are efficient mechanisms for phosphorus conservation.

Methods

Study site

The study was conducted with soil of the tropical deciduous forest at the Chamela Biological Station, on the Pacific coast of Mexico (19°30'N and 105°01'W).

The forest is dominated by deciduous trees, 6 to 10 m in height (Lott et al. 1987). With few exceptions, the species are leafless for several months each year and their phenology is driven by water availability (Bullock and Solís Magallanes 1990). Rainfall is strongly seasonal with seven dry months (November to May) and five wet months (June to October). Mean annual rainfall is 710 mm (García Oliva pers. com.) and mean annual temperature is 24.9°C (Bullock 1986). Annual litterfall is 395 g m⁻² y⁻¹ and litter production exhibits a pronounced seasonality with a peak near the onset of the dry season (Martínez Yrizar and Sarukhán 1990). Leaf litter is the dominant component of the litterfall. Surface litter standing crop is 900 g m⁻² and the turnover rate is 2.1 years (Martínez Yrizar and Sarukhán 1993). Soils are young sandy loams (Orthens), shallow and poorly structured (Solís 1993).

Litter and the upper 5 cm soil were sampled midway through rainy season (September 1993) and at the end of the dry season (May 1994) by carefully introducing PVC cylinders 7.1 cm in diameter into the soil. A nylon mesh was placed on the bottom of the core to avoid soil loss during manipulation. September samples were collected 8 days after the last rainfall event and May samples 5 months after the last rain of the season.

Thirty six intact cores were collected each season at the same site which had a slope of 41%. The cores were taken 4 m apart. Standing leaf-litter in the cores was 571 ± 66 g m⁻² (mean ± S.E.) and 557 ± 38 g m⁻² in the rainy and dry seasons,

respectively. Soil density (1.25 g cm^{-3}) and pH (6.5) did not vary significantly among samples and seasons.

Experimental protocol

A simulated rainfall experiment was conducted in the laboratory using the unperturbed litter/soil cores collected each season. Treatments were two simulated rainfall levels and a control: 1) 10 mm rain, 2) 30 mm rain and 3) a control with no rain. Simulated rain consisted of distilled water with 1 mCi l^{-1} of ^{32}P (H_3PO_4 form) in HCl 0.02 M . No ^{31}P was added to the rain solution. Simulated rainfall intensity was 10 mm h^{-1} for all treatments in both experiments. Rainfall intensity and amounts were selected according to a rainfall frequency analysis study for the region (García Oliva unpublished). A 10 mm rainfall represents the most frequent event and a 30 mm rainfall supplies the greatest amount of water for the ecosystem during the growing season. Plastic cups were placed underneath of each PVC core to collect leached ^{31}P and ^{32}P from the sample after wetting.

For each experiment (dry or wet season) a total of 36 litter/soil cores (12 per treatment) were incubated in a growth chamber with an ambient temperature of 22.5°C and 12 hr of daylight. All cores were randomly placed in the chamber and twelve (4 per treatment) were withdrawn at each of three incubation periods: 10 hr, 5 days and 10 days.

Sample analysis

After each period of incubation, soluble, labile and microbial ^{32}P and ^{31}P contents in both, litter and soil, were analyzed. Leaf litter was removed and cut in 2-3 mm fragments. Soil samples were sieved (with a mesh $<2 \text{ mm}$ size). Duplicated 0.150 g litter and 0.500 g soil sub-samples were placed in 50 cc centrifuge tubes. Thirty ml of deionized water were added to all centrifuge tubes, shaken for 1 hr and

centrifuged at 10,000 rpm at 0° C during 10 min. The supernatant was filtrated (Whatman GF filter paper) to obtain soluble phosphorus.

One of the soil and litter sub-sample duplicates received 30 ml of NaHCO₃ 0.5 N each, were shaken for 16 hr and centrifuged. The other sub-samples received 1 ml of liquid chloroform (CHCl₃) and allowed over-night evaporation of the CHCl₃. Subsequently, 30 ml of NaHCO₃ 0.5 N was added, the sample was shaken and centrifuged. The fumigated and non-fumigated supernatants were filtered with a 0.45 micron Millipore filter. Phosphorus content in non-fumigated sub-samples was considered the labile phosphorus. Microbial phosphorus was determined by the difference in total phosphorus release between fumigated and non-fumigated sub-samples. Microbial phosphorus was further corrected for phosphorus fixation during NaHCO₃ extraction by measuring the recovery of a spike of added inorganic phosphorus as KH₂PO₄ (Brookes et al. 1982).

Moisture content was determined by drying litter and soil sub-samples at 70°C for 3 days. Total native phosphorus (³¹P) and total input phosphorus (³²P) in the extracts were determined after digestion with sulfuric acid and ammonium-persulfate (APHA 1992). Total ³¹P was analyzed with the phosphorus molybdate method with ascorbic acid reduction (Murphy and Riley 1962). Total ³²P activity was determined at the laboratory of the National Commission on Nuclear Safety of México using a Beckman liquid scintillation counter. A 2 ml aliquot of the digest was mixed with 10 ml scintillation cocktail in a glass scintillation vial and counted for ³²P during 30 min. Litter exchangeable Ca, Fe and Al concentration and soil exchangeable Ca concentration were determined by the ammonium fluoride method.

Statistical analysis

Data were analyzed using ANOVA test of the Statistica package (STATISCA 1993) to compare differences among treatments, time and seasons.

Results

Changes in litter and soil humidity

Litter and soil moisture changes during the experiment are shown in Figure 1. As expected, at time zero litter and soil moisture content were lower during the dry season than in the rainy one. Changes in moisture were higher in litter than in soil both seasons after addition of simulated rainfall.

Simulated rainfall (10 and 30 mm) increased significantly litter moisture 10 hr after water addition in both dry and rainy season samples. Ten and 30 mm treatments differed significantly 10 hr after wetting in dry season cores ($P < 0.05$), whereas they differed only at day 10 in rainy season samples ($P < 0.05$).

Increments in soil moisture content 10 hr after the simulated rainfall were higher in dry season than in rainy season soils. Also, in contrast with the litter, significant treatment differences were observed from the beginning of the experiment, with a constantly higher soil moisture content on soil that received 30 mm of simulated rain ($P < 0.01$). Despite that initial soil moisture content was different prior to wetting, soil moisture losses showed a similar pattern in dry and wet seasons and in both treatments. Initial differences in soil moisture did not affect the amount of water leached after wetting, i.e. there were differences between treatments but not between seasons (1.01, 1.36, 40.41 and 40.76% of added water were leached from cores in the 10 mm rainy, 10 mm dry, 30 mm rainy, 30 mm dry, respectively). This indicates the low water holding capacity of these soil.

Rainfall effects in ^{31}P concentrations

Soluble and microbial P concentration in litter and soil were higher in the dry season than in the rainy season samples (Table 1; $P < 0.001$). These differences indicate an important phosphorus accumulates during the dry period.

Litter soluble P in the rainy season samples decreased with the 30 mm treatment ($P < 0.05$). Since labile and microbial concentrations did not increase, this reduction in soluble phosphorus is assumed being leached out of the litter. Leaching was not observed in the dry season samples, despite that soluble phosphorus concentration was much higher than in the rainy season samples. Labile P increase significantly with both wetting treatments only in dry season cores ($P < 0.01$). This change in labile P suggests that leaching losses are restrain by chemio-adsorption. Also some phosphorus mineralization could be occurring, replenishing the soluble P pools.

No clear cut effects of wetting on litter and soil microbial P concentrations were observed. However, sample variation generally increased after wetting in both seasons (see for example standard errors of litter microbial concentrations in Table 1). This may be explained as a microbial activity stimulation (P mineralization and immobilization) by the rainfall.

Simulated rainfall did not induce a significant change in soil soluble and labile P concentrations. However, as in the case with the litter, soil sample variation after wetting highly increased with respect to controls, but only in dry season samples, suggesting a microbial activity stimulation by the rainfall.

Native ^{31}P budgets

Figures 2 and 3 show changes in native P pools through time in the rainy and dry season experiments, respectively. Since P pools (litter and soil) in control cores of both seasons did not change with time, control values are those indicated at time

zero. The only exception was the soil soluble P pool at day 10 in rainy season cores, which increased from 29.3 to 89.9 mg m⁻² ($P < 0.05$).

In the rainy season cores (Fig. 2), time-zero litter had less than 10% of the dynamics phosphorus pools (soluble, labile and microbial). At this time, litter and soil P were mainly immobilized and adsorbed. Only 4% was in a soluble form and suggesting an elevated nutrient demand during the season.

During incubation changes were observed in all P pools. Litter microbial P showed similar trends in both rainfall treatments. Phosphorus immobilization at day 5 accounted for more than 60% of total litter P. After day 5, there was an increase of soluble P and a decrease in microbial P. These changes suggest an important mineralization process. Interestingly, litter microbial pools and absolute immobilization and mineralization P fluxes were similar between treatments (Fig. 2).

In the soil, only the 30 mm simulated rainfall stimulated microbial activity (Fig. 2). At day 5 more than 66% of total P pools was immobilized. By day 10 a fraction of this microbial pool was mineralized and a peak in soluble P was apparent. Such increase in soil soluble P was also evident after 10 days in the 10 mm treatment.

In the dry season cores (Fig. 3), time-zero litter P pools accounted for more than 20% of all analyzed P and were four times higher than in the rainy season samples. This occurs even though leaf-litter mass was the same in both seasons, but considering that dry season litter is less decomposed and washed than the rainy season litter. Initial soil soluble and microbial pools were also higher in the dry than in the rainy season samples. Possibly as a result of an extense rainless and leafless period with reduced leaching and plant uptake. Under these dry conditions, microbial immobilization apparently is the main sink for available P.

Litter microbial activity was stimulated by both simulated rainfall treatments, but the trend was different that in the wet season. Elevated mineralization was

observed at day 5 (143 mg m^{-2} and 79 mg m^{-2} of mineralized P in 10 mm and 30 mm treatments, respectively; Fig. 3). Five days later, 85 mg m^{-2} and 143 mg m^{-2} of phosphorus were immobilized in the 10 and 30 mm treatments, respectively. Only the 30 mm rainfall affected soluble litter phosphorus 10 days after treatment (Fig. 3).

In the dry season soil samples, a significant microbial phosphorus mineralization was observed at day 5 (a decrease of 336 mg m^{-2}), but only in the 30 mm treatment. This phosphorus was apparently adsorbed and availability did not change. At 10 days, immobilization occurred and P availability decreased, although not significantly to a level below the initial value (Fig. 3). Similar to rainy season samples, soil microbial P did not respond to a 10 mm rainfall.

P retention and leaching

^{32}P inputs were retained mainly by soil (Table 2). With a 10 mm simulated rainfall, less than 2% of added water was leached out of the cores, and 99.9 and 98.9% of added ^{32}P were retained in the rainy and dry season samples, respectively. The 30 mm rain produced a higher water loss in rainy and dry season samples (Table 2). However, as much as 94% of added ^{32}P was retained in the rainy season core. In dry season cores, retention was lower in both litter and soil, but still substantial (80%). The 15% difference in ^{32}P retention between rainy and dry season cores, with a similar water loss, suggest that P input retention mechanisms during the dry season are less efficient than in the rainy season.

Native phosphorus (^{31}P) also leached out from the cores (Table 2). Leaching was higher in dry than in rainy season samples. Leached P however comprised only 0.03-0.05% and 3.76-4.54% of total (litter and soil) soluble P pools in 10 and 30 mm samples, at time zero (see Figs. 2 and 3). This indicated a very efficient native phosphorus conservation in both seasons, being less than 1% of total analyzed P pools (soluble, labile and microbial).

^{32}P fluxes in litter and soil

Table 3 shows a summary of ^{32}P activity in litter and soil samples. In litter, P immobilization was the most important retention mechanism of the input ^{32}P , in both seasons. There were also a major retention of ^{32}P in soluble form in the dry season samples.

As it was shown in Table 1, litter microbial ^{31}P concentration was higher in the dry season samples, however, ^{32}P immobilization was not higher in the dry season. Also, low adsorption of ^{32}P was observed in dry season samples. This may be result of microbial populations present in an inactive phase, thus not capable of incorporating much of ^{32}P inputs. Also, the greater amounts of native P pools at this time could render it less feasible for microbial populations to immobilize ^{32}P .

In the soil, geochemical adsorption was the main retention mechanism of ^{32}P input in rainy season cores (Table 3). In the dry season samples, immobilization also played an important role in ^{32}P conservation.

^{32}P pool changes through the experiment are summarized in Figure 4. In litter, immobilization of P inputs differed between seasons. A high mineralization was observed at day 10 in the rainy season. In contrast ^{32}P immobilized did not change with time in the dry season.

In soil, soluble ^{32}P was highest at 10 h in both seasons. Later on, ^{32}P was immobilized and adsorbed. Immobilization-mineralization trends were observed only in rainy season samples. In the dry season only immobilization trends was observed.

The lack of net-mineralization in the dry season (on both, soil and litter samples), suggests that microbial grazers, also absent during the dry season, may have a key role in this nutrient immobilization-mineralization processes.

Discussion

Phosphorus availability

A prolonged rainless, and therefore leachless period during the dry season, promotes accumulation of nutrient soluble forms in litter and top soil. Such accumulation has been reported for inorganic nitrogen in the tropical dry forest of Chamela by Davidson et al. (1993). Our results showed soluble phosphorus accumulation in litter and top soil during the dry season of 0.264 g m^{-2} . These soluble pools may represent an important source of P for plant uptake during the onset of the rainy season. In Chamela, the annual P return to soil was estimated in 0.43 g m^{-2} , with 0.36 g m^{-2} as litterfall and less than 0.07 g m^{-2} in throughfall (Campo unpublished data). Therefore, soluble P accumulated during the dry season in litter and the upper soil represents as much as 62% to replace aboveground ecosystem return. When the soil gets wet at the beginning of the rainy season, P diffusion is not longer restricted and accumulated soluble P becomes available to microbial and plant uptake.

The simulated rain experiment using dry season soils showed that P mineralization occurs with the first rain of the wet season. A 10 mm rain released 0.208 g m^{-2} of P (considering litter and soil), and a 30 mm rain released 0.415 g m^{-2} of P through mineralization (see Figs. 2 and 3, at 10 hs and 5 days). These fluxes represent 49% and 97% of the annual aboveground phosphorus return (for a 10 and 30 mm rains, respectively).

Even though microbial biomass decreases during the rainy season, its contribution to phosphorus cycling could be very important. In a tropical dry forest of India, soil microbial flux was 3 to 6 times higher than plant uptake (Srivastava and Singh 1991). Although Jaramillo and Sanford (in press) suggested that phosphorus plant uptake prevail upon immobilization as nutrient sink in the tropical

dry forest in Mexico, the high levels of P immobilized in rainy and dry season soils, indicate that microbes curtail soluble P pools.

Although the method used in our study did not allow measurement soil P inputs through litter leaching, its importance has been documented elsewhere (Tietema and Wessel 1994). Also, it has been reported that the root system of a tropical dry forest ecosystems responded rapidly and opportunistically to soil wetting after an extended dry period (Kavanagh and Kellman 1992). In Chamela, Kummerow et al. (1990) observed profuse new root tip production 3 days after the first rain of the season. The increase of P availability, as a result of soluble P accumulation and P mineralization in the litter and in the soil, observed in this study, seems to be a major source of nutrients for the plant growth at the beginning of the rainy season.

Microbial activity

It has been generally accepted that microbial activity is highly correlated with soil moisture content. Our study clearly shows that a substantial immobilization occurs in dry season (0.159 g m^{-2} in the litter and 0.238 g m^{-2} in the soil, see Figs. 2 and 3, time zero). This high immobilization of nutrient in the dry season was also observed in other tropical dry forest in India (Singh et al. 1989; Roy and Singh 1994). In this ecosystem there is evidence of a negative relationship between soil moisture and microbial nutrient content (Srivastava and Singh 1988; Raghubanshi 1991; Srivastava 1992). Elevated immobilization during dry season may be generated because microbes are active when plants and microbial grazers are not. A little soil microbial activity is maintained in tropical dry forests during the dry season (Singh 1969). Microbial grazing enhances nutrient mineralization (Ingham et al. 1986). When soil moisture decreases, in the dry season, protozoa, fungivorous microarthropods and nematode populations could be reduced. Although nematodes

and protozoa have dry resistant forms which can survive dry periods, speed with which inactive forms can react is variable (Bryant et al. 1982; Parker et al. 1984).

When a dry soil gets wet, there is a shocking effect on microbes expressed in a substantial microbial biomass loss by plasmolysis (Kieft et al. 1987). Clein and Schimel (1994) analyzing the effect of litter moisture content on its microbial response to wetting, found that the drier the litter previous to wetting, the higher the response. In the Chamela dry forest, we observed a litter and soil microbial activity response to simulated rainfall. Wetting produced P immobilization-mineralization fluxes, that were more variable in dry than in the rainy season. This elevated response of microbes to wetting during the dry season in Chamela soils was also observed for nitrogen by García Méndez et al. (1991).

The effects of wetting on litter microbial activity are unclear (Gunnarsson et al. 1988; Cornejo et al. 1994). It has been found that microbes in the litter are more sensitive to drying than those in the soil (Salonius 1983). Our data showed that litter moisture content was more variable than in soil (see Figure 1). This promoted a higher microbial response to rainfall in litter than in soil. As a result, a strong pulse of nutrients is released by the litter with the first rain of the season.

Phosphorus retention

In tropical dry forest ecosystems there exists a high leaching potential of nutrients in the early portion of the rainy season, when the ecosystem has a highly reduced fine root system after an extensive dry period. Nevertheless, our data show that the litter and top soil layer of Chamela soils are very efficient retaining the available and input phosphorus. Total native phosphorus that leached out of the experimental cores represented less than 1% of the dynamic pools (soluble, labile and microbial). Kellman (1990) also has observed a high retention of phosphorus in other tropical dry forest ecosystem. However, whereas he mentions geochemical adsorption as

the main mechanism of retention, our data support the idea that microbial immobilization is an important mechanism of P conservation.

One way of showing the importance of microbial immobilization in P retention, is by comparing the ^{31}P -leached/ ^{31}P -soluble pools ratio (Table 2 and Fig. 2), and the ^{32}P -leached/ ^{32}P -inputs. In the rainy season, these ratios were similar. In the dry season ^{32}P ratio was higher than ^{31}P ratio, indicating a lower retention of input ^{32}P , as a result of an inactive or slow response microbes to wetting. In other words, most of the microbial biomass is dormant, or even dead, at the end of dry season when moisture content is very low. Whereas in the rainy season, better moisture conditions enhance microbial activity as well as microbial grazer activity which maintains young microbial populations. Therefore, in the rainy season, there is higher P retention as a result of a fast microbial response to inputs. This also can be observed in a higher litter microbial $^{32}\text{P}/^{31}\text{P}$ ratio found in the rainy season compared to the dry season (see Tables 1 and 3).

Low available P pools in the litter during the rainy season may stimulate nutrient immobilization from other sources, i.e. bulk precipitation and/or throughfall. This explains the higher $^{32}\text{P}/^{31}\text{P}$ ratio in microbial biomass of the rainy season experiment.

In relation to geochemical adsorption, retention of P inputs by this via in litter was higher in rainy season samples than in dry season ones. However, no differences were observed in soil samples. This higher geochemical adsorption in the rainy season is explained by the higher Ca concentration in the litter during the rainy season (Table 4). Although Al and Fe are also higher in the wet season litter only Ca was significantly correlated with ^{32}P adsorption (r of 0.84 and 0.67 for 10 mm and 30 mm treatments, respectively). In the soil, Ca concentration did not change with season.

The high accumulation of soluble and immobilized forms of P at the end of dry season, the high nutrient mineralization with the first simulated rainfall event of the season, the elevated retention of native and input P and the rapid response of the root system to soil moisture (Kummerow et al. 1990), suggest a close phosphorus cycling in this ecosystem. The alternate dry-wet seasons and its effects on soluble and microbial P may be a key factor for a tight P cycling.

Acknowledgments

We wish to thank Jaime Aguirre from National Commission on Nuclear Safety of Mexico, for logistical aid. This research was supported by CONACYT, DGAPA-UNAM and PADEP-UNAM, México.

References

- APHA (1992) American Public Health Association; American Water Works Association, Water Pollution Control Federation. Métodos normalizados. Diaz de Santos, Madrid
- Borchert R (1994) Induction of rehydration and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica. *Trees* 8:198-204
- Brookes PC, Powlson DS, Jenkinson DS (1982) Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biol Biochem* 14:319-329
- Bruijnzeel LA (1991) Nutrient input-output budgets of tropical forest ecosystems: A review. *J Trop Ecol* 7:1-24
- Bryant RJ, Woods LE, Coleman DC, Fairbanks BC, Mc Clellan JF, Cole VC (1982) Interactions of bacterial and amoebal populations in soil microcosms with fluctuating moisture content. *Appl Environ Microbiol* 43:747-752
- Bullock SH (1986) Climate of Chamela, Jalisco and trends in the South coastal region of Mexico. *Arch Meteorol Geophys Bioclimatol* 36:297-316
- Bullock SH, Solís Magallanes JA (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22:22-35
- Clein JS, Schimel JP (1994) Reduction in microbial activity in birch litter due to drying and rewetting events. *Soil Biol Biochem* 26:403-406
- Cornejo FH, Varela A, Wright SJ (1994) Tropical forest litter decomposition under seasonal drought: nutrient release, fungi and bacteria. *Oikos* 70:183-190
- Davidson EA, Matson PA, Vitousek PM, Riley R, Dunkin K, García Méndez G, Maass JM (1993) Processes regulating soil emissions of NO and N₂O in a seasonally dry tropical forest. *Ecology* 74:130-139

- Dighton J, Boddy L (1989) Role of fungi in nitrogen, phosphorus and sulphur cycling in temperate forest ecosystems. In: Boddy L, Marchant R, Read DJ (eds) Nitrogen, phosphorus and sulphur utilization by fungi. Cambridge University Press, Manchester, pp 269-298.
- García Méndez G, Maass JM, Matson PA, Vitousek PM (1991) Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in México. *Oecologia* 88:362-366
- Gunnarsson T, Sundin P, Tunlid A (1988) Importance of leaf litter fragmentation for bacterial growth. *Oikos* 52:303-308
- Ingham E, Trofymow JA, Ames RN, Hunt HW, Morley CR, Moore JC, Coleman DC (1986) Trophic interactions and nitrogen cycling in a semi-arid grassland soil. I. Seasonal dynamics of the natural populations, their interactions and effects on nitrogen cycling. *J Appl Ecol* 23:597-614
- Jaramillo VJ, Sanford RL (in press) Nutrient cycling in tropical deciduous forests. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, UK
- Kavanagh T, Kellman M (1992) Seasonal pattern of fine root proliferation in a tropical dry forest. *Biotropica* 24:157-165
- Kellman M (1990) Root proliferation in recent and weathered sandy soils from Veracruz, Mexico. *J Trop Ecol* 6:355-370
- Kieft LT, Soroker E, Firestone MK (1987) Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when dry soil is wetted. *Soil Biol Biochem* 19:119-126
- Kummerow J, Castellanos J, Maass M, Larigauderie A (1990) Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90:73-80

- Lott EJ, Bullock SH, Solís Magallanes JA (1987) Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235
- Martínez Yrizar A, Sarukhán J (1990) Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in México over a five-year period. *J Trop Ecol* 6:433-444
- * Martínez Yrizar A, Sarukhán J (1993) Cambios estacionales del mantillo en el suelo de un bosque tropical caducifolio y uno subcaducifolio en Chamela, Jalisco, México. *Acta Bot Mex* 21:1-6
- Murphy J, Riley JP (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analyt Chim Acta* 27:31-36
- Murphy PG, Lugo AE (1986) The ecology of tropical dry forest. *Ann Rev Ecol Syst* 17:67-88
- Parker LW, Freckman DW, Steinberger V, Driggers L, Whitford WG (1984) Effects of simulated rainfall and litter quantities on desert soil biota: soil respiration, microflora and protozoa. *Pedobiologia* 27:185-195
- Raghubanshi AS (1991) Dynamics of soil biomass C, N, and P in a dry tropical forest in India. *Biol Fertil Soil* 12:55-59
- Reich PB, Borchert R (1984) Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J Ecol* 72:61-74
- Roy S, Singh JS (1994) Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. *J Ecol* 82:503-509
- Salcedo IH, Elliott ET, Sampaio EVSB (1991) Mechanisms controlling phosphorus retention in the litter mat of Atlantic coastal forests. In: Tiessen H, López-Hernández D, Salcedo IH (eds) Phosphorus cycles in terrestrial and aquatic ecosystems regional workshops: South and Central America, SCOPE Proceedings. Saskatchewan Institute of Pedology, Saskatoon, pp 109-120
- Salonius PO (1983) Effects of air drying on the respiration of forest soil microbial population. *Soil Biol Biochem* 15:199-203

- Singh KP (1969) Studies in decomposition of leaf litter of important trees of tropical deciduous forest at Varanasi. *Trop Ecol* 10:292-311
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC (1989) Microbial biomass acts as a source of plant nutrient in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338:499-500
- Solis E (1993) Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis Licenciatura Biología, Facultad de Ciencias, UNAM
- Srivastava SC (1992) Microbial C, N, and P in dry tropical soils: seasonal changes and influence of soil moisture. *Soil Biol Biochem* 24:711-714
- Srivastava SC, Singh JS (1988) Carbon and phosphorus in the soil biomass of some tropical soils of India. *Soil Biol Biochem* 20:743-747
- Srivastava SC, Singh JS (1991) Microbial C, N and P in dry tropical forest soils: effects of alternate land-uses and nutrient flux. *Soil Biol Biochem* 23:117-124
- Stark NM, Jordan CJ (1978) Nutrient retention by root mat of an amazonian rain forest. *Ecology* 59:434-437
- STATISTICA (1993) STATISTICA user guide. Complete Statistical System Statsoft. OK, USA
- Tietema A, Wessel WW (1994) Microbial activity and leaching during initial oak leaf litter decomposition. *Biol Fertil Soils* 18:49-54
- Vitousek PM (1984) Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65:285-298

Table 1. Litter and soil ^{31}P concentration ($\mu\text{g g}^{-1}$) in rainy and dry season cores. Values are average of twelve samples with standard errors in parentheses. Treatments were: a) control = no water addition; b) 10 mm and c) 30 mm of simulated rainfalls.

	Control		10 mm rainfall		30 mm rainfall	
Season	Rainy	Dry	Rainy	Dry	Rainy	Dry
Litter						
Soluble	26.37 (4.03)	251.48 (42.35)	19.36 (3.36)	323.69 (32.69)	17.16 (2.42)	233.06 (34.04)
Labile	50.81 (4.77)	76.25 (7.67)	50.11 (7.23)	153.87 (23.85)	49.99 (6.48)	125.36 (18.01)
Microbial	58.20 (6.16)	300.00 (22.52)	66.59 (17.10)	194.63 (43.67)	63.77 (19.35)	285.64 (46.88)
Soil						
Soluble	1.46 (0.28)	4.31 (0.29)	1.78 (0.34)	3.13 (0.83)	1.46 (0.36)	4.68 (0.69)
Labile	10.45 (0.80)	10.29 (0.87)	11.43 (0.59)	10.99 (0.70)	11.44 (0.95)	11.72 (1.17)
Microbial	12.38 (1.36)	18.07 (0.76)	13.60 (1.30)	20.32 (1.96)	14.17 (1.38)	18.34 (2.58)

Table 2. Phosphorus retention and leaching and water loss from the litter-soil cores. All values are the average of four replicates.

	10 mm rainfall		30 mm rainfall	
Season	Rainy	Dry	Rainy	Dry
^{32}P retained in litter (% of total input)	9.40	9.02	10.34	6.15
^{32}P retained in soil (% of total input)	90.51	89.85	83.71	73.92
^{32}P leached from core (% of total input)	0.09	1.13	5.95	19.93
Water loss from core (% of total input)	1.01	1.36	40.41	40.76
^{31}P leached from core (mg m^{-2})	0.01	0.15	1.89	11.52

Table 3. Litter and soil ^{32}P activity in rainy and dry season cores after treatment with 10 mm and 30 mm of simulated rainfall. All values in Beq mg^{-1} , and represent the mean of twelve replicates with standard errors in parentheses.

	10 mm rainfall		30 mm rainfall	
Season	Rainy	Dry	Rainy	Dry
Litter				
Soluble	18.04 (2.61)	29.70 (2.07)	55.51 (6.80)	41.19 (4.54)
Labile	13.93 (2.33)	6.30 (1.29)	43.61 (5.84)	13.76 (3.28)
Microbial	29.80 (4.42)	24.86 (2.91)	103.32 (11.48)	43.04 (4.03)
Soil				
Soluble	1.45 (0.20)	1.34 (0.20)	3.58 (0.49)	3.01 (0.36)
Labile	2.31 (0.13)	2.16 (0.14)	6.40 (0.23)	4.73 (0.41)
Microbial	1.61 (0.26)	1.86 (0.30)	4.93 (0.57)	5.48 (0.44)

Table 4. Litter and soil exchanged cation concentration in rainy and dry season samples. Litter Ca and Fe concentration in (%), litter Al in $\mu\text{g g}^{-1}$, and Ca in soil in $\mu\text{g g}^{-1}$; standard errors in parentheses.

	Ca		Fe		Al	
	Rainy	Dry	Rainy	Dry	Rainy	Dry
Litter	3.2 (0.3)	2.6 (0.1)	1.4 (0.1)	0.8 (0.1)	80.8 (6.9)	37.3 (3.8)
Soil	2582.0 (94.0)	2541.9 (109.3)	nd	nd	nd	nd

nd, not determined.

Figures legends

- Figure 1 The effect of simulated rainfall on a) litter and b) soil water content of intact soil cores collected from the wet and dry seasons. The symbols are: ■ rainy season control; □ dry season control; ▲ 10 mm simulated rainfall on rainy season cores; ▲ 10 mm simulated rainfall on dry season cores; ● 30 mm simulated rainfall on rainy season cores; ○ 30 mm simulated rainfall on dry season cores.
- Fig. 2 Changes in native phosphorus (^{31}P) pools in the litter and the upper 5 cm of soil during the experiment with rainy season samples. All values are in mg m^{-2} and are the average of four replicates collected at each of the period shown; (*) denotes a significant ($P < 0.05$) difference with time.
- Fig. 3 Changes in native phosphorus (^{31}P) pools in the litter and the upper 5 cm of soil during the experiment with dry season samples. All values are in mg m^{-2} and are the average of four replicates collected at each of the period shown; (*) denotes significant ($P < 0.05$) difference with time.

Fig. 4 Proportion of total ^{32}P inputs in litter and soil after simulated rainfall additions to a) rainy season and b) dry season samples. Upper boxes show values for litter, lower boxes for soil. Total inputs were 1485000 Beq and 4455000 Beq in the 10 mm and 30 mm treatments respectively. Values are means of four replicates collected at each the time periods shown; (*) denotes significant ($P < 0.05$) difference with time.

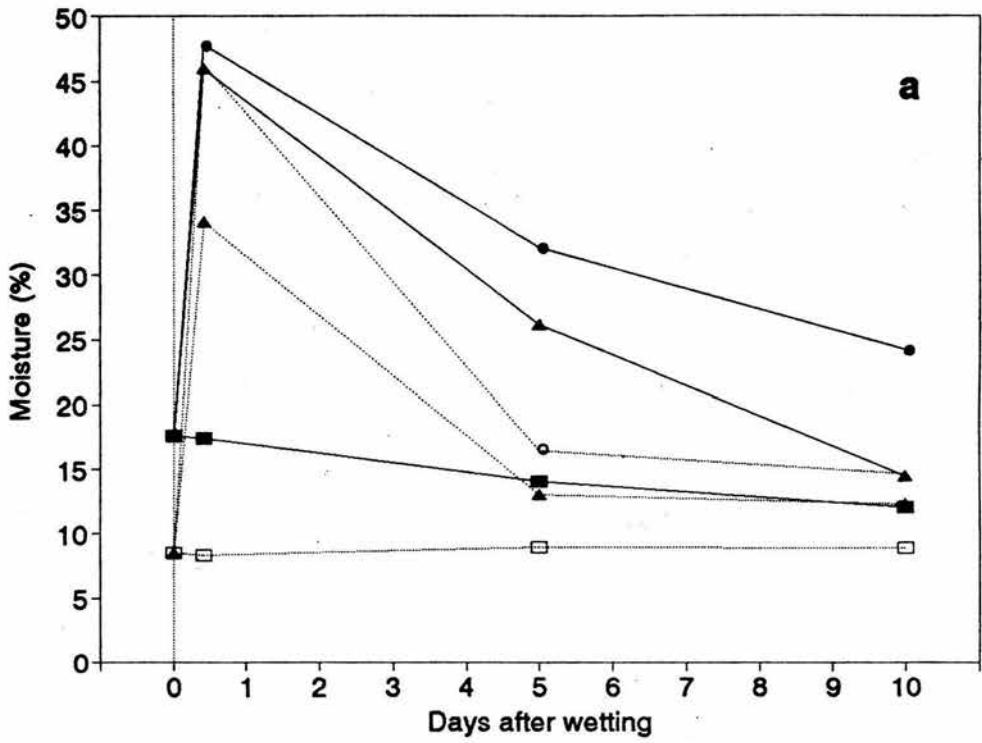
Figure 1.

Figure 1.

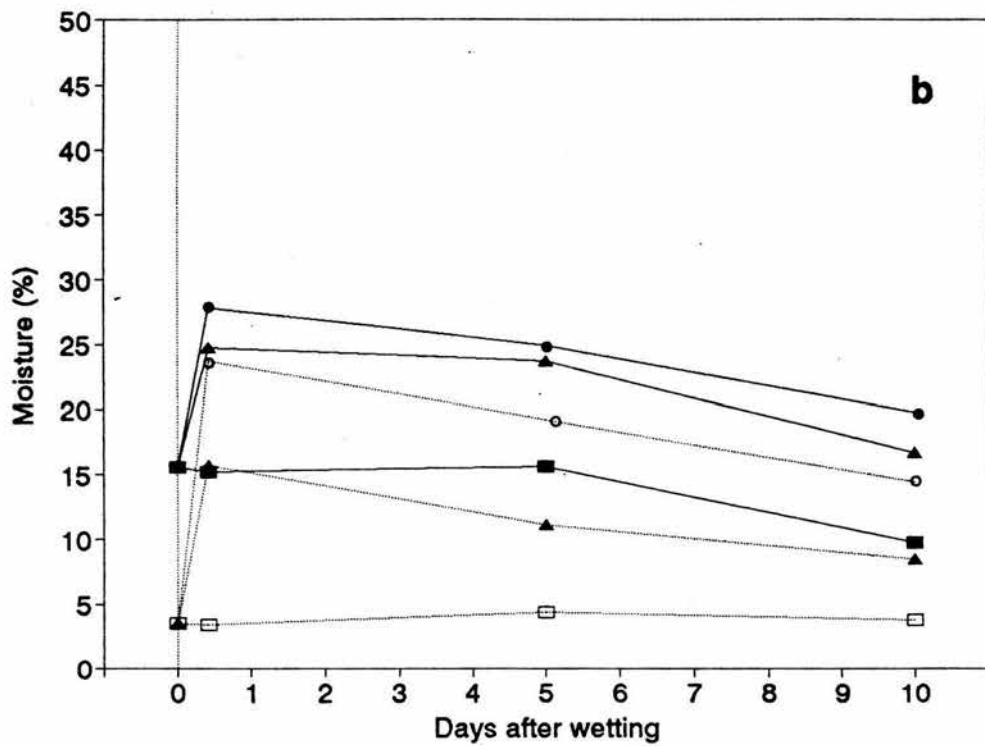


Figure 2.

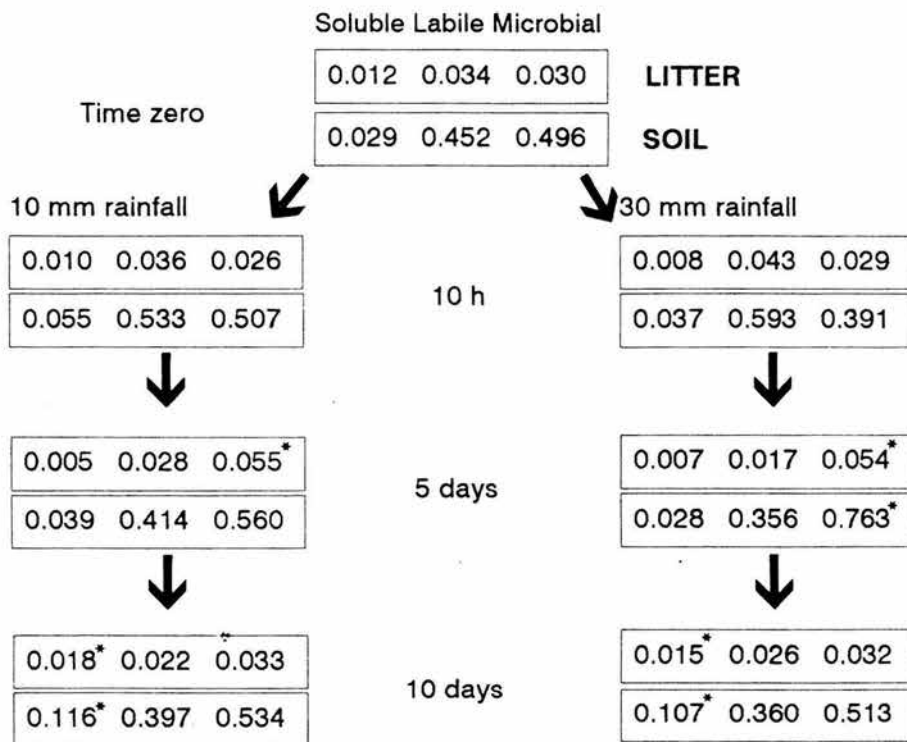


Figure 3.

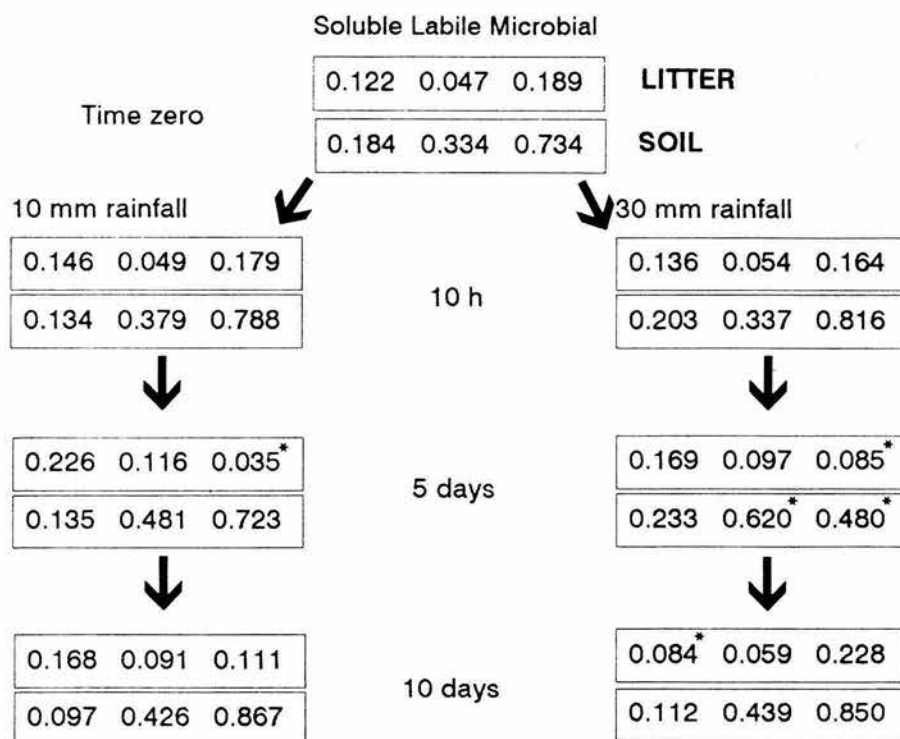
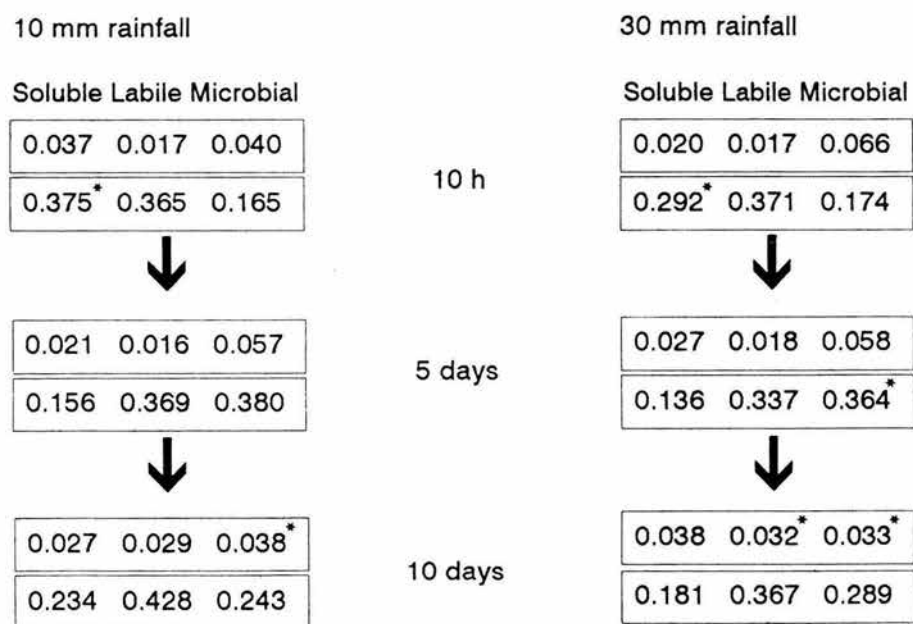
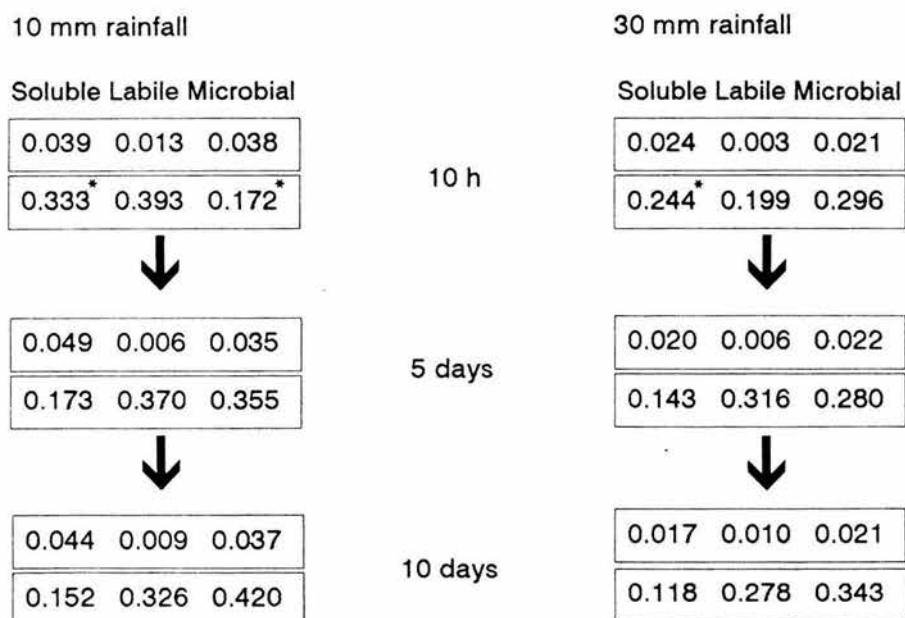


Figure 4.



a

Figure 4.

**b**

CAPITULO 2

Intemperismo mineral en un bosque tropical seco de México: su relación con el ciclo de nutrientes

Intemperismo mineral en un bosque tropical seco de México: su relación con el ciclo de nutrientes

J. Campo¹ · J.M. Maass¹ · G. de Pablo Galán²

¹ Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275, México D.F. 04510

² Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-296, México D.F. 04510

Introducción

Un entendimiento completo del ciclo de nutrientes en los ecosistemas terrestres demanda estudios de los mecanismos y cinética de la intemperización mineral. Si bien en algunos bosques tropicales la contribución del intemperismo mineral al ingreso de nutrientes es pequeña, su aporte podría ser significativo para algunos nutrientes (Vitousek y Sanford 1986). Evidencias de la intemperización en el trópico húmedo surgen por los balances negativos de diferentes cationes a nivel de cuencas en ecosistemas naturales (Bruijnzeel 1990). Los patrones en la salida de nutrientes de las cuencas muestran una fuerte correlación positiva con la fertilidad del sitio y la profundidad del frente de intemperización química (Bruijnzeel 1991). Sin embargo, la gran profundidad a la que muchas veces se encuentra el frente de intemperización en estos ecosistemas (Eswaran y Bean 1978; Owens y Watson 1979) limita el acceso de la vegetación a los nutrientes disueltos por intemperismo químico (Burnham 1989). Esto produce que los mismos sean exportados del ecosistema sin ser incorporados a la vegetación. Hay suficientes evidencias de que el acceso a los

nutrientes generados por intemperización y la cantidad producida tiene consecuencias en la eficiencia y en los mecanismos del ciclaje de los nutrientes en estos ecosistemas tropicales (Baillie 1989).

Las lluvias aceleran la intemperización mineral debido a la continua remoción de los productos solubles. Una buena estructura del suelo y la presencia de profusas redes de macroporos favorece esta remoción de elementos químicos por parte del agua (Brusseau y Rao 1990). El flujo del agua por poros de diferente diámetro, los tiempos de residencia del agua en el suelo y la concentración de los nutrientes en solución determinan la capacidad de lixiviación (Nortcliff y Thorne 1989). En las regiones que reciben menos de 1000 mm de precipitación anual, los suelos están menos intemperizados (Burnham 1989). Sin embargo, existen evidencias de que la relación entre el grado de alteración de los minerales y la precipitación no es únicamente efecto de la cantidad, sino más bien de las condiciones de lixiviación (Tardy et al. 1973). Diferencias en estas condiciones producen variaciones en la distribución y alteración de los minerales (Birkeland 1984). La profundidad del suelo y el balance entre la producción y remoción de los productos del intemperismo, determinan diferentes posibilidades de contacto con los minerales y su alteración (Stallard y Edmond 1983; Bricker et al. 1994). Esta alteración de minerales es compleja debido a la variedad de los mecanismos de disolución (Barman et al. 1992).

Más del 40% de la superficie de los bosques tropicales está ocupada por bosques secos. En estos ecosistemas, la escasa precipitación anual, generalmente es menor a 1000 mm (Murphy y Lugo 1986) y los suelos poco profundos sugieren una débil intemperización y lixiviado. La sincronía existente entre la actividad vegetal y la disponibilidad de agua (Kummerow et al. 1990; Kavanagh y Kellman 1992), así como la acumulación de formas solubles durante la estación seca (García Méndez et al. 1991; Capítulo 1) evidencian una limitada lixiviación del suelo. Sin embargo,

durante la estación húmeda, la disponibilidad de agua en los horizontes subsuperficiales de estos ecosistemas (Borchert 1994) podría favorecer la hidrólisis de los minerales y el ingreso de nutrientes por intemperización química.

Los estudios sobre el ciclo de nutrientes en los bosques tropicales secos son menos numerosos que en los bosques tropicales húmedos. En una reciente revisión (Jaramillo y Sanford en prensa) no se encontraron referencias acerca de los efectos del intemperismo. Esta ausencia de estudios sobre el intemperismo en los bosques tropicales secos, genera una virtual laguna para la comprensión de los ciclos de nutrientes en estos ecosistemas. En el presente estudio se planteo como principal objetivo el analizar los mecanismos de la intemperización y sus efectos en el ciclo de nutrientes en un ecosistema tropical con bosque seco en México. Los objetivos específicos fueron determinar:

1. La potencialidad de intemperización de los minerales primarios en el suelo de este ecosistema, mediante ensayos en el laboratorio.
2. El mecanismo y los procesos por los cuales estos minerales se intemperizan.
3. La accesibilidad que tienen la biomasa microbiana y la vegetación a los ingresos de nutrientes generados por intemperismo.
4. La tasa de intemperización, a través de un balance de cationes en pequeñas cuencas.

Métodos

Sitio de estudio

Este estudio se desarrolló en la Estación de Biología de Chamela, en la costa del Pacífico de México (19°30'N y 105°01'W). La temperatura media anual es de 24.9°C, con poco más de 5°C de variación entre el mes más frío y el mes más caliente. La precipitación media anual es de 710 mm, y está concentrada entre junio y octubre (García Oliva com. pres.). El 5% de la precipitación anual se escurre y presenta una alta variación entre años (López Guerrero 1992).

El relieve dominante es de lomeríos bajos con pendientes convexas. La roca parental es la riolita. Los suelos son poco desarrollados y de textura areno-arcillo-limosa (Orthents), poco profundos y con pobre estructura. El contenido de arenas es menor en la parte alta de la pendiente, mientras que el contenido de materia orgánica es menor en las partes medias (García Oliva et al. en prensa). Esta materia orgánica se concentra en los primeros 5 cm del suelo y su contenido no supera el 5% (García Oliva com. pers.). El pH del suelo es de 6 a 7.

El bosque está dominado por árboles deciduos de baja estatura (altura promedio 7 m). La caída de hojarasca exhibe una pronunciada estacionalidad con un pico próximo al comienzo de la estación seca (Martínez Yrizar y Sarukhán 1990). Retornan anualmente al suelo por vía de hojarasca 66.1 kg ha⁻¹ de Ca, 40.7 kg ha⁻¹ de Mg, 33.1 kg ha⁻¹ de K y 7.3 kg ha⁻¹ de Na (Esteban 1986).

Ingresos de cationes por precipitación

Los cationes que ingresan al ecosistema desde la atmósfera fueron muestreados mediante 6 colectores de precipitación bruta durante tres años (1990-1992). Estos colectores estaban ubicados en diferentes sitios abiertos para evitar la intercepción

por la vegetación y ser representativos de la variabilidad en la composición química de la precipitación debida a efectos orográficos. Cada colector de precipitación consistía de un embudo de polipropileno de 12 cm diámetro, conectado por un tubo plástico flexible a un recipiente de polipropileno de 2 l de capacidad. La boca de cada colector fue cubierta con una malla plástica muy fina para evitar la contaminación por insectos y por excrementos de aves. Cada colector tenía una trampa de agua que controlaba la evaporación y mantenía así la concentración de la muestra. Luego de cada evento de precipitación se tomaron 160 ml de agua de lluvia de cada colector a los que se le adicionaron 0.2 ml de acetato de fenilmercurio como conservador. Las muestras fueron almacenadas en recipientes de polipropileno y refrigeradas hasta su análisis químico. Los colectores fueron lavados con HCl 0.5 N y agua destilada, después de cada colecta.

El total de Ca, Mg, K y Na que ingresa al ecosistema por vía de precipitación se determinó mediante la multiplicación de la cantidad de lluvia por la concentración de los nutrientes. Los volúmenes de precipitación se determinaron mediante dos pluviómetros y un pluviógrafo.

Salida de cationes por escorrentía

Cinco pequeñas cuencas de 12 a 28 ha de superficie, fueron usadas para el muestreo de las salidas de Ca, Mg, K y Na disueltos durante el período de estudio (1990-1992). Estas cuencas fueron seleccionadas como unidades experimentales para investigaciones ecosistémicas a largo plazo (Sarukhán y Maass 1990). En cada cuenca se usó una rueda de Cochocton para muestrear el agua que escurría, la que mediante un cilindro de PVC fue conectada y almacenada en tres recipientes de polipropileno de 50 l de capacidad. La concentración de los cationes en los lixiviados fue determinada para cada evento de escurrimiento. Una muestra de 160 ml de agua de escurrimiento de cada tambo (3) y de cada cuenca (5) fue almacenada

en recipiente de polipropileno, se le agregó 0.2 ml de acetato de fenilmercurio y se refrigeró hasta su análisis químico. El drenado de las cuencas fue discontinuo y varió entre uno y cinco eventos por año. El volumen de agua escurrida durante el período de estudio fue determinado por López Guerrero (1992).

La cantidad de Ca, Mg, K y Na lixiviado del ecosistema es el producto de la concentración del nutriente en el agua de escorrentía y la cantidad de agua escurrida.

Muestreo de suelo

En una de las cuencas se seleccionaron a lo largo del cauce principal tres posiciones (alta, media y baja) para el muestreo del suelo. Las altitudes de los sitios son 128 m, 90 m y 46 m, para la parte alta, media y baja, respectivamente (Galicia 1992). En cada posición del terreno, se tomaron aleatoriamente cuatro muestras del suelo superficial (0-5 cm) y cuatro muestras del suelo más profundo (20-30 cm) en mayo de 1993 (estación seca). El suelo fue secado al aire y pasado a través de un tamiz malla < 2 mm para su análisis químico y su utilización en los experimentos de laboratorio.

Experimentos de laboratorio

El intemperismo natural fue simulado en el laboratorio mediante la reacción del suelo con agua de lluvia indirecta del bosque de Chamela. Un gramo de cada muestra de suelo (fracción menor de 80 mallas y mayor de 100 mallas) se le agregó 20 ml de agua desionizada y se agitó por 30 min a temperatura ambiente. La solución resultante fue analizada por absorción atómica para determinar el contenido de cationes solubles del suelo.

Otro gramo de suelo fue puesto en autoclave y se le agregó 20 ml de agua de lluvia indirecta del bosque tropical de Chamela (2.4 mg l^{-1} de Ca, 1.3 mg l^{-1} de

Mg, 5.9 mg l⁻¹ de K y 2.3 mg l⁻¹ de Na ; pH = 7.1). Las muestras se mantuvieron a 40°C por 14 días. El contenido de Ca, Mg, K y Na en la solución resultante fue analizado por técnicas de espectrofotometría atómica y los sólidos remanentes por difracción de rayos X.

La liberación neta de Ca, Mg, K y Na por intemperismo mineral (C_{LN}) fue estimada para cada catión mediante la corrección de su concentración en el experimento de laboratorio (C_C) por la concentración en forma soluble (C_S) y la concentración en la solución original del agua de lluvia indirecta (C_I), de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$C_{LN} = C_C - (C_S + C_I)$$



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

Análisis químicos y físicos

Previo al análisis químico, las muestras de agua (precipitación y escurrimiento) y los extractos de suelo (solubles y del experimento) fueron filtrados a través de papel Wathmann N°1 para eliminar sedimentos y materia orgánica en suspensión. La concentración de Ca y Mg en los filtrados fue determinada mediante espectrofotómetro de absorción atómica, mientras que la de K y Na por flamometría. La atomización de las muestras fue hecha por flama aire-acetileno. Un mililitro de solución óxido de lantano (0.5%) fue adicionado a cada 10 ml de solución y del estándar para obtener una matriz analítica uniforme en el análisis de Ca y de Mg y eliminar interferencias (APHA 1992). La corrección de la concentración de nutrientes fue realizada mediante el filtrado de 20 ml de agua deionizada.

Los sólidos remanentes de los experimentos de intemperización de los suelos se analizaron por difracción de rayos X en material pulverizado a 200 mallas, para

determinar su mineralogía. Se empleó un difractómetro Siemens D5000, con radiación filtrada de Cu a ángulos Teta de 5° a 60° . La microestructura de los fragmentos de roca se estudió por microscopía electrónica de barrido en fragmentos recubiertos con carbon, en un microscopio JEOL provisto de analizador de fluorescencia de rayos X por dispersión de energía.

Análisis estadístico

Los datos fueron procesados estadísticamente mediante ANOVA y test para muestras pareadas, (STATISTICA 1993).

Resultados

Procesos y mecanismos de intemperización

Mineralogía

Las características mineralógicas del suelo se presentan en la Tabla 1 y Figura 1. La intemperización es un proceso que produce como mineral secundario caolinita, caracterizada en los registros de difracción por una débil reflexión a 7.5 nm. La abundancia de esta arcilla es escasa. La formación de caolinita indica desilicación de feldespatos y plagioclasas en condiciones de buen drenaje. Esta lixiviación fue favorecida por la poca profundidad del suelo.

Una elevada acumulación de cuarzo fue observada en el suelo superficial, principalmente en las posiciones altas de la cuenca (Fig. 1). Esto confirma un mayor intemperismo superficial que dejó cuarzo, removiendo otros minerales y productos de alteración principalmente en las partes altas del lomerío. La abundancia de caolinita respecto a la de cuarzo fue mayor en los horizontes superficiales del suelo que en los más profundos. Los valores más elevados en la relación de estos dos minerales se presentaron en la parte baja de la cuenca.

La relación caolinita:cuarzo en el horizonte más profundo del suelo no presentó efectos de la posición topográfica. En cambio, otros minerales como los feldespatos, las plagioclasas y piroxenos fueron más abundantes en la parte baja ($P < 0.05$). Esta distribución de minerales evidencia movimientos superficiales de arcillas, feldespatos, plagioclasas y piroxenos, desde las partes altas de la cuenca hacia las bajas. La arcilla por ser más ligera fue exportada de la cuenca. También indica que minerales con distinto grado de intemperización coexisten en diferentes posiciones del terreno. Este patrón sugiere una intemperización sustancial, lixiviado estacional y movimientos potenciales hacia las partes bajas del terreno. Estas

observaciones se confirman con los estudios de microscopía electrónica, presentados en la Figura 2.

Disolución experimental de cationes

La simulación del intemperismo químico en el laboratorio produjo la liberación de Ca, Mg, K y Na por disolución mineral (Tabla 2). Las cantidades producidas de los diferentes cationes estuvieron correlacionadas entre sí de forma positiva (Tabla 3).

La abundancia relativa de los cationes producidos siguió el orden $\text{Na} > \text{Ca} > \text{Mg} > \text{K}$. La disolución de Ca fue dos veces mayor que la de Mg, y es consistente con la abundancia de plagioclasas y piroxenos (ver Fig. 1). Sin embargo, la disolución de K fue baja y no refleja su abundancia en la roca (Tabla 1). Esta limitada disolución de K es consecuencia de la cinética de disolución de feldespatos (K) y plagioclasas (Na, Ca). Además, sugiere que las elevadas cantidades de Na disueltas en el experimento de laboratorio, limitaron la liberación del K de los feldespatos.

La intemperización del suelo superficial (0 a 5 cm) y del más profundo (20 a 30 cm) produjo una elevada cantidad de Ca, Mg, K y Na. Solamente en la parte baja de la cuenca se observaron diferencias en la liberación neta de cationes entre los perfiles del suelo. El suelo más profundo presentó mayores concentraciones de Ca, Mg y Na, y es consistente con la distribución de minerales (Fig. 1). Esto sugiere una mayor disolución de minerales, sin descartar la disolución procedente de minerales secundarios y coloides orgánicos acumulados.

También se observaron diferencias entre sitios en la liberación neta de Ca, Mg, K y Na en las muestras superficiales de suelo. El suelo superficial produjo de forma consistente menos cationes en la parte baja de la cuenca que en otras posiciones del terreno. Esta menor liberación refleja la diferente evolución del suelo a lo largo de la cuenca. En las partes altas y medias de la cuenca ocurre la

exposición de materiales más frescos, que evidencian el rejuvenecimiento del suelo. En la parte baja, en cambio, coexisten materiales con diferente grado de alteración debido al arrastre desde las partes altas de la cuenca. El suelo más profundo, en cambio, no presentó diferencias significativas entre sitios en la liberación neta de cationes.

Balance de Ca, Mg, K y Na en las cuencas

Bancos de cationes solubles

Las concentraciones de los cationes solubles del suelo son presentadas en la Tabla 4. El orden de sus cantidades fueron $Na > Ca > K > Mg$. Todos los cationes presentaron una menor concentración en los bancos solubles que en los experimentos (Tabla 2).

El suelo superficial presentó una mayor concentración de Ca, Mg y K solubles que el suelo más profundo. El Na soluble, en cambio, no presentó diferencias significativas respecto a la profundidad del suelo. Esto refleja la dinámica diferente del Na respecto a los restantes cationes (Tabla 3). Su movilidad es mayor y menor su participación en la materia orgánica.

La concentración de cationes solubles fue mayor en las posiciones bajas de la cuenca. Estos nutrientes se mueven desde las partes altas de la cuenca a las bajas, donde son acumulados posteriormente. Este patrón de movimiento y acumulación es consistente con la distribución mineralógica observada.

Flujo de cationes disueltos

Las concentraciones de cationes en la precipitación y en el agua de escurrimiento, son presentadas en la Tabla 5. La mayor concentración de los cationes en el escurrimiento que en la precipitación evidencia la lixiviación de los nutrientes del suelo. Estos cambios cualitativos en la química del agua durante su pasaje por el ecosistema están relacionados con la salida de productos del intemperismo. De

forma consistente la concentración de los cationes que se exportan de las cuencas presentan una relación inversa con la descarga.

Una menor remoción de Mg respecto a la correspondiente al Ca y el K es evidenciada por el más elevado enriquecimiento de estos últimos en el agua de escurrimiento. Esta diferencia en la lixiviación de Mg respecto a la de Ca y K, refleja la concentración de estos elementos en el suelo (Tabla 4) y sugiere el lavado de los bancos solubles. Estos bancos son acumulación de productos disueltos y productos potencialmente intemperizables.

En la Tabla 6 se presentan los balances de cationes para el sistema de cuencas. En promedio, hay una pérdida neta de cationes para los años de estudio. Estas pérdidas representan 0.28, 0.63, 1.23 y 2.06 veces los ingresos por precipitación de Mg, K, Ca y Na, respectivamente e indican aportes por intemperismo.

El Ca, Mg y Na se acumularon solamente cuando el escurrimiento fue muy bajo, p.e. en 1991 cuando alcanzó el 0.03% de la precipitación anual. El K en cambio, presentó acumulación en dos de los tres años de estudio, evidenciando que únicamente en años con escurrimiento elevado las cuencas presentan pérdidas netas de este nutriente. Durante 1992, cuando se registraron abundantes precipitaciones en la estación seca, período en que la vegetación no captura nutrientes, se exportaron cantidades elevadas de todos los cationes analizados.

Discusión

Disolución de Ca, Mg, K y Na

Con excepción del K, la disolución de cationes (Ca, Mg y Na) reflejan sus cantidades en el material parental (Tablas 1 y 2). La mayor concentración de Mg es explicada por una más elevada disolución de minerales de Mg que la correspondiente a los feldespatos (K, Na y Ca) en condiciones de pH neutros (Velbel 1990).

La muy baja disolución de K observada en los ensayos de laboratorio puede parecer inesperada. Sin embargo, la disolución de K es menor a la de otros elementos, p.e. al Mg, como en el caso de la biotita (Barman et al. 1992). Además, la elevada cantidad de Na en la solución laboratorio podría haber inhibido la hidrólisis del K.

En el bosque, donde el Na disuelto es removido rápidamente, el banco soluble de K en el suelo (Tabla 4) y las salidas de K en forma disuelta (Tabla 6) son bajas. La fijación del K solubilizado no parece ser el mecanismo que permita explicar esta conducta, teniendo en cuenta que los bancos de K en el complejo intercambiable no superan los 496 kg ha^{-1} , en los primeros 20 cm del suelo (Solís 1993). Esto sugiere que la disolución de K en las cuencas probablemente está limitada por otros factores además de la liberación de Na a la solución.

Una posible explicación es que el K que se encuentra asociado a la biotita es más intemperizable que el presente en los feldespatos (Sverdrup y Warfvinge 1988). Considerando que el K de los feldespatos representa el mayor banco de K en la riolita, los bajos valores de K disuelto en terreno, reflejarían el origen del K hidrolizado como procedente principalmente de la biotita, así como también la baja disolución del K presente en los feldespatos. En Chamela, entonces, la

intemperización de la biotita parece ser la principal forma de ingreso del K al ecosistema.

Ingreso de nutrientes por intemperización y biodisponibilidad

Las evidencias de los experimentos de laboratorio demuestran que el intemperismo mineral constituye una forma importante de ingreso de nutrientes al ecosistema tropical estacional de Chamela. En la parte superficial del suelo, la vegetación y la biomasa microbiana pueden acceder a los nutrientes liberados por intemperización. En este horizonte del suelo la absorción e inmovilización de los nutrientes disueltos sería rápida debido a la proliferación de las raíces finas (Kummerow et al. 1990) y a la actividad microbiana (Capítulo 1).

Los ingresos de nutrientes generados por el intemperismo serían mayores al comienzo de la estación lluviosa, debido a la disolución de las partículas más pequeñas y a la difusión de los productos de reacción desde la superficie mineral, luego de un período extenso de sequía durante el cual la hidrólisis habría sido detenida. Las evidencias de laboratorio demuestran consistentemente esta mayor solubilización al inicio del humedecimiento del suelo (Paces 1973; Busenberg y Clemency 1976).

Los experimentos de laboratorio se fundamentan en las mismas reacciones que ocurren en el campo. Sin embargo, en las zonas templadas, los ingresos de nutrientes por intemperismo estimados a partir de ensayos de laboratorio sobreestiman las tasas reales de intemperización (Paces 1983; Sverdrup y Warfvingle 1988). Esta sobreestimación es resultado de la mayor cinética en laboratorio, producto de la temperatura más elevada, generalmente 5 veces mayor que la de campo, así como también de la heterogeneidad en el acceso del agua percolante a la superficie mineral en los suelos profundos (Velbel 1990).

Sin embargo, en los ensayos desarrollados con muestras de suelo de Chamela la temperatura de las disoluciones fue solamente 1.3 a 1.5 veces la temperatura media del suelo durante la estación lluviosa (Maass datos no publicados). Además, en el ecosistema tropical seco de Chamela, la poca profundidad del suelo favorece el contacto y la reacción del agua con las superficies minerales. Esto sugiere, que los experimentos de laboratorio permitieron simular e interpretar los mecanismos y tasas de disolución en el campo adecuadamente.

Los cálculos del intemperismo con base en los balances son considerados los más apropiados (Velbel 1985), particularmente en cuencas no perturbadas, donde los cambios anuales en los bancos de los complejos de intercambio y en la biomasa vegetal, pueden considerarse despreciables. Para ello, deben validarse ciertas restricciones: 1) La biomasa vegetal debe haber alcanzado un estado estable; 2) La cuenca debe comportarse como un sistema hidrológicamente cerrado, de forma tal que la precipitación sea la única forma de ingreso de agua y las pérdidas por percolación a zonas profundas sean mínimas. Para el caso particular del ecosistema de Chamela, Martínez Yrizar et al. (en prensa) sostienen que no se observan cambios de acumulación o detrimento de biomasa. Respecto a la segunda restricción, la presencia de pronunciadas pendientes permite sostener que la precipitación constituye la única forma de ingreso de agua a las cuencas. Lamentablemente no existen estimaciones del aporte de la evapotranspiración real, para determinar si el sistema presenta pérdidas significativas por percolación. Sin embargo, las elevadas tasas de evapotranspiración potencial en la zona (Barradas y Fanjul 1985), superan los ingresos por precipitación y por lo tanto limitarían las pérdidas por percolación.

La utilización del Na disuelto en los balances de masa para estudios de intemperismo es adecuada debido a que este elemento no se acumula en los tejidos de las plantas, ni es retenido en grandes cantidades en el complejo de adsorción del

suelo (Bricker et al. 1994). En el ecosistema tropical seco de Chamela durante el período 1900 a 1992 se exportaron anualmente 11.9 kg ha^{-1} de Na, procedentes de la denudación catiónica. Considerando que el contenido de Na (Na_2O) en las rocas es de 3% (Tabla 1), la salida neta del cation representa una intemperización química anual mínima de 538 kg ha^{-1} de roca. Teniendo en cuenta la concentración en la riolita de otros cationes, se puede estimar el ingreso anual de Ca y de Mg por intemperización en 6.6 kg ha^{-1} y 1.7 kg ha^{-1} , respectivamente. Estos aportes superan en más de 2 veces los ingresos de Ca y Mg por precipitación (Tabla 6), e indican que la intemperización de la roca representó la principal forma de ingreso de estos nutrientes al ecosistema. Si bien el período analizado es representativo de años secos (1990 y 1991) y años lluviosos (1992), la alta variabilidad climática entre años en Chamela, genera la necesidad de la utilización de períodos más extensos de estudio con el fin de obtener una mayor precisión en las estimaciones.

Las salidas netas de Ca, Mg y K, procedentes del intemperismo que se presentan en las cuencas de Chamela, se ubican entre las reportadas para bosques tropicales húmedos en Oxisoles y Ultisoles, pero son menores a las observadas comúnmente en bosques tropicales húmedos en suelos fértiles (Tabla 7). Estas salidas netas evidencian una menor producción de nutrientes por intemperismo en el trópico seco. La menor precipitación y el pH del suelo próximo a la neutralidad, como ocurre en el ecosistema tropical estacional de Chamela, limitan la disolución de los minerales (Sverdrup y Warfvinge 1988).

A pesar de las salidas de Ca, Mg y Na, procedente de la intemperización mineral, las partes bajas de la cuenca llegan a acumular formas solubles de estos cationes, así como también de K. Esta acumulación podría constituir un importante banco de nutrientes biodisponibles. Martínez Yrizar et al. (en prensa) reportan en estos sitios del terreno la mayor producción primaria neta de las cuencas. Esta retención de formas solubles sería favorecida por movimientos laterales de

nutrientes en solución, desde las partes altas a las bajas de la pendiente (Luxmoore et al. 1990; Wilson et al. 1991). La redepositación del suelo erosionado desde las posiciones altas y medias de la pendiente también contribuiría a este patrón, lo cual ha sido reportado para esta cuenca (García Oliva et al. en prensa). Solís (1993) reporta también los mayores bancos de Ca, Mg y K intercambiable en las partes bajas de esta cuenca. La retención de cationes se ve favorecida por la abundancia de coloides orgánicos (García Oliva et al. en prensa) e inorgánicos (observada en el presente estudio) y la mayor humedad del suelo, lo cual aumenta la capacidad de adsorción. Esto ha sido documentado en otros ecosistemas terrestres (Berthelin et al. 1990).

Si bien la capacidad de adsorción de la caolinita es baja en comparación con otras arcillas y la retención de cationes en suelos dominados por esta arcilla es atribuida a la materia orgánica (Stevenson 1994), hay suficientes evidencias (Hunsaker y Pratt 1971; Bolland et al. 1976; Komarneni 1978; Udo 1978; Pleysier et al. 1979; Rhue y Mansell 1988) que permiten sostener que la caolinita contribuye al complejo de intercambio. Los nutrientes son retenidos débilmente por los coloides orgánicos e inorgánicos debido al mecanismo de adsorción (Sposito 1989). La dependencia del pH en la retención de cationes o aniones por parte de estas arcillas (Sollins et al. 1988), indica que en las condiciones de pH del suelo de Chamela actúan principalmente como retenedores de cationes (Ca, Mg, K y NH_4), los que se revertirían al banco soluble del suelo.

Movilidad de cationes en el suelo

La comparación de la concentración de los cationes en la precipitación, en forma soluble en el suelo, en el experimento de intemperización y en el agua de escorrentía indica una posible relación en el ciclaje y movimiento de estos cationes (Fig. 3). Las similitudes en la concentración de Ca, Mg, K y Na solubles en los horizontes más

profundos del suelo, con sus concentraciones respectivas en el agua de escorrentía, indican el lixiviado de los bancos solubles. La menor concentración de Ca, Mg y K en el agua de escurrimiento respecto a los bancos solubles del suelo más superficial sugiere que el agua que sale de las cuencas procede principalmente de infiltración y percolación hacia horizontes por debajo de los primeros centímetros de suelo y no del escurrimiento superficial. Esto es congruente con la alta infiltración y bajo escurrimiento reportado para estas cuencas (López Guerrero 1992). Indica también, retención de Ca, Mg y K, y mayor lixiviación de Na. La retención de Ca, Mg y K y el lavado de Na presentada por estos suelos, es consistente con la movilidad de estos cationes cuando el complejo de intercambio es dominado por caolinita (Rhue y Mansell 1988; Gaston y Selim 1991).

En pendientes pronunciadas, como ocurre en el sitio de estudio, los macroporos contribuyen al movimiento de solutos en suelos con buen drenaje (Tsuboyama et al. 1994). El suelo en Chamela posee un alto grado de agregación. Más del 80% del peso seco libre de arenas forman agregados $>250 \mu$ (macroagregados) (García Oliva com. pers.). Esta agregación probablemente es favorecida por la baja carga neta de la caolinita y de los coloides orgánicos a pH entre 6 y 7 (Sollins et al. 1988). La floculación de las arcillas podría ser el resultado de una insuficiente cantidad de Na debido a su alta lixiviación y a un exceso de Ca. En situaciones de drenaje bifásico el agua drena principalmente por los macroporos del suelo debido a la menor resistencia de los mismos (Sollins 1989) lo cual disminuye su capacidad de lixiviación (Seyfried y Rao 1987; Nortcliff y Thornes 1989). Este mecanismo favorece la retención de los productos solubles del intemperismo.

Conclusiones

1. Contrariamente a lo esperado debido a la escasa precipitación, la destrucción de plagioclasa y abundancia de Ca y Na en el agua de escurrimiento, evidencian un intenso intemperismo y una elevada disponibilidad de Ca. La presencia de caolinita indica un alto flujo de agua y disolución en condiciones ácidas. Esta intensa intemperización en el bosque tropical seco de Chamela, ocurre tanto en superficie como a mayor profundidad del suelo.
2. El suelo superficial (0-5 cm) y el más profundo (20 a 30 cm), presentan una elevada potencialidad de producción de nutrientes por vía de la disolución mineral. Esto indica que los nutrientes producto del intemperismo estarían disponibles para la absorción vegetal y la inmovilización. En este horizonte, la demanda de nutrientes por plantas y microorganismos es elevada, considerando la concentración radicular fina (Kummerow et al. 1991) y la actividad microbiana (Capítulo 1).
3. El intemperismo químico ocurre primariamente por la disolución de los principales minerales: plagioclasas, biotita, piroxenos y feldespatos. Las plagioclasas liberan elevadas cantidades de Ca y Na, la biotita libera los principales aportes de K, y el Mg es derivado de piroxenos y biotita. Los feldespatos potásicos son excasamente alterados, corroborando su baja disolución.
4. Los balances de cationes, particularmente de Na, permiten estimar la tasa de intemperización anual en más de 500 kg ha^{-1} de roca y un ingreso de Ca, Mg

y Na al ecosistema por disolución mineral mayor al de la precipitación. Los ingresos de K al ecosistema, en cambio, son principalmente por precipitación, debido a la baja disolución de este elemento.

Agradecimientos:

Esta es una contribución del Grupo Ecosistemas del Centro de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México, quien ha recibido apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología, la Dirección General del Personal Académico de la UNAM y el Programa de Apoyo al Desarrollo del Posgrado de la UNAM.

Referencias

- APHA (1992) American Public Health Association, American Water Works Association, Water Pollution Control Federation. Métodos normalizados. Diaz Santos, Madrid
- Baillie IC (1989) Soil characteristics and classification in relation to the mineral nutrition of tropical wooded ecosystems. En: Proctor J (ed) Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, p 15-26
- Barman AK, Varadachari C, Ghosh K (1992) Weathering of silicate minerals by organic acids. I Nature of cation solubilisation. *Geoderma* 53:45-63
- Barradas V, Fanjul L (1985) Equilibrio hídrico y evapotranspiración en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México. *Biótica* 10:199-218
- Berthelin J, Guillet B, Rouiller J, Sadio S, Gueniot B, Munier-Lamy C (1990) A bag method to study the release, exchange, fixation and preconcentration of elements from soil minerals. En: Harrison AF, Ineson P, Heal OW (eds) Nutrient cycling in terrestrial ecosystems. Elsevier, Essex, p 26-35
- Birkeland PW (1984) Soils and geomorphology. Oxford University Press, New York
- Bolland MDA, Posner AM, Quirk JP (1976) Surface charge on kaolinites in aqueous suspension. *Aust J Soil Res* 14:197-216
- Borchert R (1994) Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75:1437-1449
- Bricker OP, Paces T, Johnson CE, Sverdrup H (1994) Weathering and erosion aspects of small catchment research. En: Molan B, Cerny J (eds)

Biogeochemistry of small catchments: a tool for environmental research. John Wiley & Sons, Chichester, p 85-105

Brinkmann WLF (1985) Studies on hydrobiogeochemistry of a tropical lowland forest system. *Geojournal* 11:89-101

Bruijnzeel LA (1990) Hydrology of moist tropical forests and effects of conversion: a state of knowledge review. Netherlands IHP Committee, Amsterdam

Bruijnzeel LA (1991) Nutrient input-output budgets of tropical forest ecosystems: A review. *J Trop Ecol* 7:1-24

Brusseu ML, Rao PSC (1990) Modeling solute transport in structured soils: a review. *Geoderma* 46:169-192

Burnham CP (1989) Pedological processes and nutrient supply from parent material in tropical soils. En: Proctor J (ed) *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, p 27-41

Busenberg E, Clemency CV (1976) The dissolution kinetics of feldspars at 25°C on 1 atm CO₂ partial pressure. *Geochim Cosmochim Acta* 40:41-49

Crowther J (1987a) Ecological observations in tropical karst terrain, West Malaysia. II. Rainfall interception, litterfall and nutrient cycling. *J Biogeography* 14:145-155

Crowther J (1987b) Ecological observations in tropical karst terrain, West Malaysia. III. Dynamics of the vegetation-soil-bedrock system. *J Biogeography* 14:155-164

→ Esteban M R (1986) Contenido mineral de la hojarasca en la selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis Licenciatura en Biología, ENEP-Iztacala, UNAM

Eswaran H, Bin WC (1978) A study of a deep weathering profile on granite in Peninsular Malaysia. *Soil Sci Soc Amer J* 42:144-158

- Galicia L (1992) Influencia de la variabilidad de la forma de la pendiente en las propiedades físicas del suelo y su capacidad de retención de agua, en una cuenca tropical estacional. Tesis Licenciatura en Geografía, Facultad de Filosofía y Letras, UNAM
- García Méndez G, Maass JM, Matson PA, Vitousek PM (1991) Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in México. *Oecologia* 88:362-366
- García Oliva F, Martínez Lugo R, Maass JM (en prensa) Long-term net soil erosion as determined by ^{137}Cs redistribution in a undisturbed and perturbed tropical deciduous forest ecosystem. *Geoderma*
- Gaston LA, Selim HM (1991) Predicting cation mobility in kaolinitic media based on exchange selectivities of kaolinite. *Soil Sci Soc Am J* 55:1255-1261
- Golley FB, Mc Ginnis JT, Clements RG, Child GI, Duever MJ (1975) Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem. Univ Georgia Press, Athens
- Hornig FW, Hsia YJ, King HB, Yang BY (1985) Biogeochemistry of a small hardwood forest watershed. En: Soil and fertilized in Taiwan. Society of Soil and Fertilized Science, Taipei, p 27-28
- Hunsaker VE, Pratt PF (1971) Calcium magnesium exchange equilibria in soils. *Soil Sci Soc Am Proc* 35:151-152
- Jaramillo VJ, Sanford RL (en prensa) Nutrient cycling in tropical deciduous forests. En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, UK
- Jordan CF (1982) The nutrient balance of an Amazonian rain forest. *Ecology* 63:647-654
- Jordan CF, Heuvelop J (1981) The water budget of an Amazonian rainforest. *Acta Amazonica* 11:87-92

- Kavanagh T, Kellman M (1992) Seasonal pattern of fine root proliferation in a tropical dry forest. *Biotropica* 24:157-165
- Komarneni S (1978) Cesium sorption and desorption behavior of kaolinites. *Soil Sci Soc Am J* 42:531-532
- Kummerow J, Castellanos J, Maass M, Larigauderie A (1990) Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90:73-80
- Lewis WM, Hamilton SK, Jones SL, Runnels DD (1987) Major element chemistry, weathering and element yields for the Caura River drainage, Venezuela. *Biogeochemistry* 4:159-181
- López Guerrero A (1992) Escorrentía en pequeñas cuencas hidrológicas con Selva Baja Caducifolia en Chamela, Jalisco. Tesis Licenciatura en Biología, ENEP-Iztacala, UNAM
- Luxmoore RJ, Jardine PM, Wilson GV, Jones JR, Zelazny LW (1990) Physical and chemical controls of preferred path flow through a forested hillslope. *Geoderma* 46:139-154
- Martínez Yrizar A, Sarukhán J (1990) Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *J Trop Ecol* 6:433-444
- Martínez Yrizar A, Maass JM, Pérez Jiménez LA, Sarukhán J (en prensa) Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *J Trop Ecol*
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forests. *Ann Rev Ecol Syst* 17:67-88
- Nortcliff S, Thornes JB (1989) Variations in soil nutrients in relation to soil moisture status in a tropical forested ecosystem. En: Proctor J (ed) *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, p 43-54

- Owens L, Watson JP (1979) Rates of weathering and soil formation on granite in Rhodesia. *Soil Sci Soc Amer J* 43:160-166
- Paces T (1973) Steady-state kinetics and equilibrium between ground water and granitic rock. *Geochim Cosmochim Acta* 37:2641-2663
- Paces T (1983) Rate constants of dissolution derived from the measurements of mass balance in hydrological catchments. *Geochim Cosmochim Acta* 47:1855-1863
- Parker GG (1985) The effect of disturbance on water and solute budgets of hillslope tropical rainforest in Northeastern Costa Rica. PhD thesis, University Georgia, Athens
- Pleysier JL, Jou ASR, Herbillion AJ (1979) Ion equilibria involving aluminum in a kaolinitic Ultisol. *Soil Sci Am J* 43:875-880
- Rhue RD, Mansell RS (1988) The effect of sodium-calcium and potassium-calcium exchange selectivity for Cecil soil. *Soil Sci Soc Am J* 52:641-647
- Russell CE (1983) Nutrient cycling and productivity in native and plantation forest at Jari Florestal, Para, Brazil. PhD thesis, University Georgia, Athens
- Sarukhán J, Maass JM (1990) Bases ecológicas para un manejo sostenido de los ecosistemas. En: Leff E (ed) *Medio ambiente y desarrollo en México*. UNAM-Porrúa, p 81-114
- Seyfried MS, Rao PSC (1987) Solute transport in undisturbed columns of an aggregated tropical soil. *Soil Sci Soc Am J* 51:1434-1444
- Solís E (1993) Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis Licenciatura en Biología, Facultad Ciencias, UNAM
- Sollins P (1989) Factors affecting nutrient cycling in tropical soils. En: Proctor J (ed) *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystem*. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, p 85-95

- Sollins P, Robertson GP, Uehara G (1988) Nutrient mobility in variable- and permanent-charge soils. *Biogeochemistry* 6:181-199
- Sposito G (1989) *The chemistry of soils*. Oxford University Press, Oxford
- Stallard RF, Edmond JM (1983) Geochemistry of the Amazon: 2. The influence of the geology and weathering environment on dissolved load. *J Geophys Res* 88:9671-9688
- STATISTICA (1993) *STATISTICA User guide*. Complete Statistical System Statsoft. OK
- Stevenson FJ (1994) *Humus Chemistry. Genesis, composition, reactions*. John Wiley & Sons, 2^o ed, New York
- Sverdrup H, Warfvinge P (1988) Weathering of primary silicate minerals in the nature soil environment in relation to a chemical weathering model. *Water Air Soil Pollut* 38:387-408
- Tardy Y, Bocquier G, Paquet H, Millot G (1973) Formation of clay from granite and its distribution in relation to climate and topography. *Geoderma* 10:271-284
- Tsuboyama Y, Sidle RC, Noguchi S, Hosoda I (1994) Flow and solute transport through the soil matrix and macropores of hillslope segment. *Water Resour Res* 30:879-890
- Turvey ND (1974) Nutrient cycling under tropical rain forest in Central Papua. Occasional Paper N^o10. Dept Geography, University Papua, New Guinea
- Udo EJ (1978) Thermodynamics of potassium-calcium and magnesium-calcium exchange reactions on a kaolinitic soil clay. *Soil Sci Soc Am J* 42:556-560
- Velbel AM (1985) Geochemical mass balances and weathering rates in forested watersheds of the southern Blue Ridge. *Am J Sci* 285:904-930
- Velbel AM (1990) Influence of temperature and mineral surface characteristic on feldspars weathering rates in natural and artificial systems: a first approximation. *Water Resour Res* 26:3049-3053

- Vitousek PM, Sanford RL (1986) Nutrient cycling in moist tropical forest. *Ann Rev Ecol Syst* 17:137-167
- Wilson GV, Jardine PM, Luxmoore RJ, Zelazny LW, Tod DE, Lietzke DA (1991) Hydrogeochemical processes controlling subsurface transport from an upper subcatchment of Walker Branch watershed during storm events. 2 Solute transport processes. *J Hydrol* 123:317-336
- Zulkifli Y, Abdul R, Anhar S, Fauzi M (1989) Rainfall chemistry and nutrient loading in a Peninsular Malaysia Forest site. *J Trop For Sci* 1:201-214

Tabla 1. Composición química de la riolita y minerales del suelo del bosque tropical seco de Chamela.

Mineral	Composición
Cuarzo ¹	SiO ₂
Sanidina	Si ₃ AlKO ₈
Plagioclasa	Si ₃ Al (Na,Ca)O ₈
Biotita	K(MgFe) ₃ [(OH) ₂ (Al,Fe)Si ₃ O ₁₀]
Piroxeno	CaMg [Si ₂ O ₆]
Magnetita	Fe ₃ O ₄
Ilmenita	FeTiO ₃
Apatita	Ca ₅ [(F,Cl) (PO ₄) ₃]
Caolinita	Al ₂ Si ₂ O ₅ (OH) ₄
Riolita ²	Composición en elemento (peso %)
SiO ₂	73.66
Al ₂ O ₃	13.45
Fe ₂ O ₃	2.00
K ₂ O	5.35
Na ₂ O	2.99
CaO	1.13
MgO	0.32
TiO ₂	0.22
P ₂ O ₅	0.07

(1) Minerales identificados por difracción de rayos X.

(2) Composición química determinada por vía húmeda.

Tabla 2. Concentración neta ($\mu\text{g g}^{-1}$) de cationes solubles liberados por intemperismo experimental. Muestras de tres sitios altitudinales (alto, medio y bajo) de una cuenca con bosque tropical seco en Chamela, México. Todos los valores son medias de cuatro réplicas, con error estándar entre paréntesis.

Profundidad del suelo y localización	Ca	Mg	K	Na
0-5 cm				
Alto	77.3 (19.0)	35.8 (5.9)	32.5 (4.6)	276.4 (31.9)
Medio	51.4 (22.9)	35.3 (1.6)	21.1 (3.7)	255.1 (77.3)
Bajo	41.6 (19.8)	16.3 (1.8)	17.3 (4.4)	162.8 (9.2)
20-30 cm				
Alto	81.3 (18.9)	34.2 (4.4)	26.2 (4.1)	306.5 (36.8)
Medio	66.1 (12.3)	37.8 (5.7)	18.9 (4.4)	262.3 (21.1)
Bajo	91.9 (24.7)	37.9 (16.9)	24.5 (19.7)	261.1 (70.2)

(1) Pruebas desarrolladas en autoclave a 40^o C durante 14 días.

Tabla 3. Correlaciones de Pearson entre los cationes liberados por intemperismo experimental y entre los cationes solubles presentes en el suelo.

	Ca	Mg	K	Na
Intemperismo				
Ca	--			
Mg	0.85*	--		
K	0.79*	0.84*	--	
Na	0.87*	0.92*	0.83*	--
Solubles				
Ca	--			
Mg	0.91*	--		
K	0.82*	0.82*	--	
Na	0.54	0.51	0.34	--

(*) Significancia estadística $P < 0.01$.

Tabla 4. Concentración de cationes solubles ($\mu\text{g g}^{-1}$) en el suelo del bosque tropical seco de Chamela, México. Muestras de tres sitios altitudinales (alto, medio y bajo). Todos los valores son medias de cuatro replicas, con error estándar entre paréntesis.

Profundidad del suelo y localización	Ca	Mg	K	Na
0-5 cm				
Alto	21.9 (7.6)	2.9 (0.9)	6.8 (1.1)	28.9 (5.5)
Medio	36.8 (1.1)	6.5 (0.2)	6.7 (0.5)	31.5 (4.1)
Bajo	56.1 (5.4)	8.9 (1.8)	8.2 (1.0)	51.5 (14.2)
20-30 cm				
Alto	7.4 (5.0)	1.7 (0.5)	3.2 (0.6)	23.9 (2.9)
Medio	9.2 (1.8)	1.7 (0.7)	3.0 (0.4)	26.4 (3.3)
Bajo	26.3 (6.9)	4.6 (4.0)	6.5 (0.1)	41.5 (1.3)

Tabla 5. Concentración (mg l^{-1}) de Ca, Mg, K y Na en la precipitación (P) y en el agua de escorrentía (E), del bosque tropical seco de Chamela, México. Todos los valores de precipitación son medias de seis colectores y los de escurrimiento medias de cinco pequeñas cuencas.

	Precipitación		Esgurrimiento ¹		Ca		Mg		K		Na	
	(mm)	(mm)	(mm)	(mm)	P	E	P	E	P	E	P	E
1990	563	17			0.4	8.3	0.1	2.3	0.6	4.7	1.3	27.8
1991	709	<1			0.3	18.2	0.1	1.4	0.2	5.8	0.6	37.3
1992	1094	216			0.5	8.5	0.1	1.3	0.2	3.8	1.0	23.1

¹ Datos de escurrimiento de López Guerrero (1992).

Tabla 6. Balance de cationes en cinco pequeñas cuencas de Chamela, México. Los valores son medias y son presentados en $\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$. Los valores de ingresos son por precipitación bruta y los de las salidas son en forma disuelta.

	Ca	Mg	K	Na
1990				
Ingresos	1.609	0.599	1.808	5.119
Salidas	1.984	0.605	0.978	7.214
Balance	-0.375	-0.006	0.830	-2.095
1991				
Ingresos	2.604	0.481	1.202	2.272
Salidas	0.037	0.003	0.011	0.062
Balance	2.567	0.478	1.191	2.210
1992				
Ingresos	3.492	1.358	1.539	9.990
Salidas	15.188	2.516	6.442	45.912
Balance	-11.696	-1.158	-4.903	-35.922
Balance promedio (1990-1992)	-3.168	-0.229	-0.961	-11.936

Tabla 7. Balances anuales de nutrientes en bosques tropicales; sitios seleccionados.

Localización	Precipitación anual (mm)	Escurrimiento anual (mm)	Ca	Mg	K	Ref.
			(kg ha ⁻¹ a ⁻¹)			
Bosque seco						
Entisol-Inceptisol						
México*	789	78	-3.2	-0.2	-1.0	(1)
Bosques húmedos						
Inceptisol/Mollisol/Vertisol						
Panama*	1935	855	-134.0	-39.0	0.2	(2)
Taiwan*	2375	840	-16.8	-9.1	-7.5	(3)
Malasia ⁺ *	2440	1255	-728.0	-42.0	-16.0	(4)
Papua*	2700	1480	-24.8	-50.7	-14.1	(5)
Malasia*	2845	1605	-784.0	-89.0	-72.0	(4)
Costa Rica ⁺	3675	1250	-3.0	-5.7	1.6	(6)
Oxisols/Ultisols						
Malasia*	2000	575	-11.2	-8.6	-13.7	(7)
Brasil ⁺	2300	1225	-1.0	-4.8	-2.5	(8)
Brasil*	2475	450	-0.6	-0.3		(9)
Venezuela ⁺	3565	1595	7.0	2.8	8.0	(10)
Venezuela*	3850	2425	-14.2	-5.7	-13.6	(11)
* Estudio basado en balance de cuencas.						
⁺ Estudio utilizando lisímetros tensión cero.						

Referencias

- (1) Este estudio.
- (2) Golley et al. 1975. Material parental dolomitas y arenas calcáreas. Datos de precipitación procedentes de varias estaciones en la región durante 1967. Los datos de escurrimiento corresponden al período mayo a diciembre de 1967 de una cuenca de 259 km² y fueron extendidos a un valor anual en base a las descargas reportadas en otras cuencas.
- (3) Horng et al. 1985 (citado en Bruijnzeel 1990). Material parental areniscas. Los datos de precipitación y escurrimiento corresponden a 1984, para una cuenca de 3.4 ha.
- (4) Crowther 1987a; 1987b. Material parental calizas. Datos correspondientes a un año. Precipitación muestreada "regularmente". Escurrimiento estimado por sustraer la evapotranspiración del bosque. Concentración de nutrientes en el agua de escurrimiento determinada por lisímetros en contacto con la roca parental durante tres muestreos semanales y por muestreos del escurrimiento superficial durante un año. El escurrimiento según el autor está subestimado.
- (5) Turvey 1974 (citado en Buijnzeel 1990). Material parental aglomerados basálticos y filitas-Mg. Período de observación desde julio 1972 a mayo 1973. Concentración de nutrientes baja, incluso anómala como en el caso del Ca según el propio investigador. Escurrimiento con numerosas faltas de registro. Área de la cuenca 16.3 km².
- (6) Parker 1985. Material parental basaltos. Período de observación marzo 1983 a mayo 1984. Precipitación muestreada por evento. Escurrimiento estimado por balance utilizando el modelo de evaporación de Penman-Monteith. Concentración de nutrientes en el agua percolante obtenida con lisímetros de succión, muestreados dos veces a la semana.
- (7) Zulkifli et al. 1989. Material parental profundos e intemperizados granitos. La química de la precipitación fue determinada durante el período septiembre de 1986 a agosto de 1987. La química y volúmenes del escurrimiento estimados con observaciones durante julio de 1980 a junio de 1983, en una cuenca de 29.6 ha.

- (8) Russell 1983 (citado en Bruijnzeel 1990). Material parental (?); Ultisoles bajos en calcio y potasio. Período de estudio enero 1981 a enero de 1982. Escurrimiento aproximado al 50% de la precipitación. Concentración de nutrientes en el agua de escurrimiento estimada a partir de muestras obtenidas con lisímetros tensión cero.
- (9) Brinkmann 1985. Material parental rocas sedimentarias. Período de observación 1968 a 1972. Estimaciones a partir de pequeñas cuencas.
- (10) Jordan 1982; Jordan y Heuveldop 1981. Material parental (?); Oxisoles altamente lixiviados. Datos correspondientes al período 1976-1979. Química de la precipitación estimada a partir de muestras obtenidas con veinte colectores. Escurrimiento estimado mediante la sustracción de la evaporaporación medida en un evaporímetro Pan a la precipitación. Concentración de nutrientes en el agua de escurrimiento determinada a partir de muestras colectadas con lisímetros tensión cero.
- (11) Lewis et al. 1987. Material parental (?); suelos profundos. Período de estudio mayo de 1982 a abril de 1984. Ingreso de nutrientes por precipitación están subestimados por no incluir las contribuciones durante la estación seca. La química del escurrimiento fue determinada mediante muestras en cuatro puntos a lo largo del cauce principal. Área de la cuenca 47500 km².

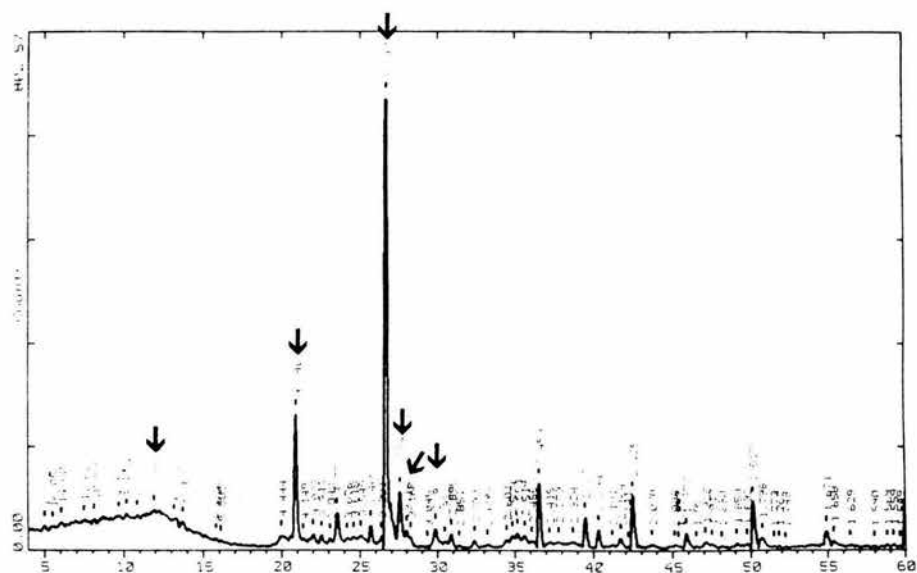
Textos figuras

Figura 1 Registro de difracción de rayos X del suelo de Chamela, indicando las reflexiones características de caolinita (7.44 nm), cuarzo (4.24 y 3.34 nm), plagioclasa (3.23 nm), feldespato potásico (3.19 nm) y diopsido (2.99 nm). (a) suelo de referencia; (b) suelo superficial, 0-5 cm de profundidad, parte alta de la cuenca; (c) suelo de 20-30 cm de profundidad, parte alta de la cuenca; (d) suelo de 0-5 cm de profundidad, parte baja de la cuenca; (e) suelo de 20-30 cm de profundidad, parte baja cuenca. Los números indicados corresponden a las distancias interplanares en nm; en eje horizontal ángulo 2θ , en eje vertical intensidad en cuentas seg^{-1} .

Fig. 2 Microfotografías de microscopía electrónica de barrido del suelo de Chamela. Muestras de 20-30 cm de profundidad. (a) Fenocristales de sanidina escasamente alterados, en matriz parcialmente intemperizada. 390 X. (b) Cristales de plagioclasa intemperizados. El contenido estimado de Si es relativamente más alto y Na más bajo que en la plagioclasa no alterada. 2200 X. (c) Fenocristales de sanidina no alterados, confirmando la escasa intemperización de los feldespatos potásicos y su limitada contribución al aporte de K. 2400 X. (d) Vidrio volcánico y cristales de plagioclasa parcialmente alterados a caolinita. 3900 X. (e) Formación de ópalo sugiriendo intemperismo con remoción y depositación de Si. 4300 X

Fig. 3 Concentración de Ca, Mg, K y Na (mg l^{-1}) en la precipitación, productos de intemperismo a 5 y 20 cm de profundidad, bancos solubles a 5 y 20 cm de profundidad del suelo y en el agua de escurrimiento. Error estandar en líneas verticales.

Figura 1.



a

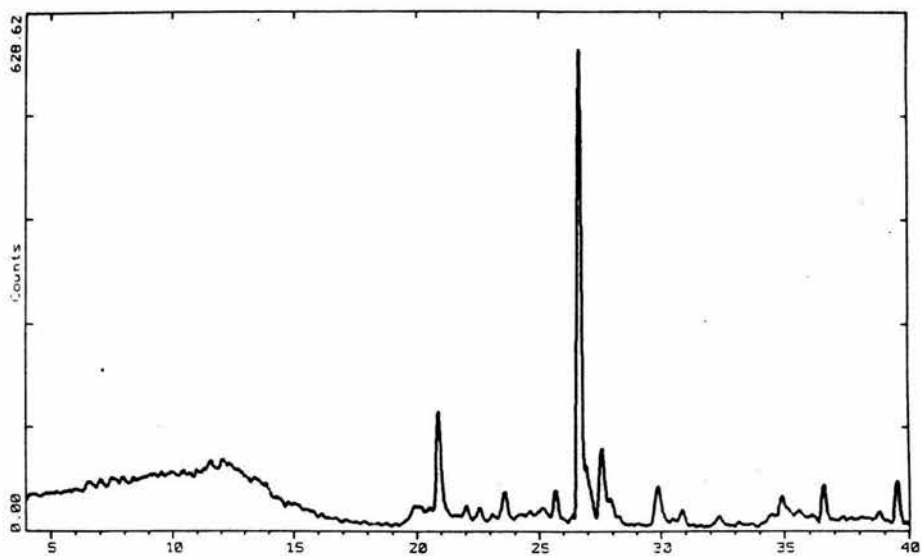
Figura 1.**b**

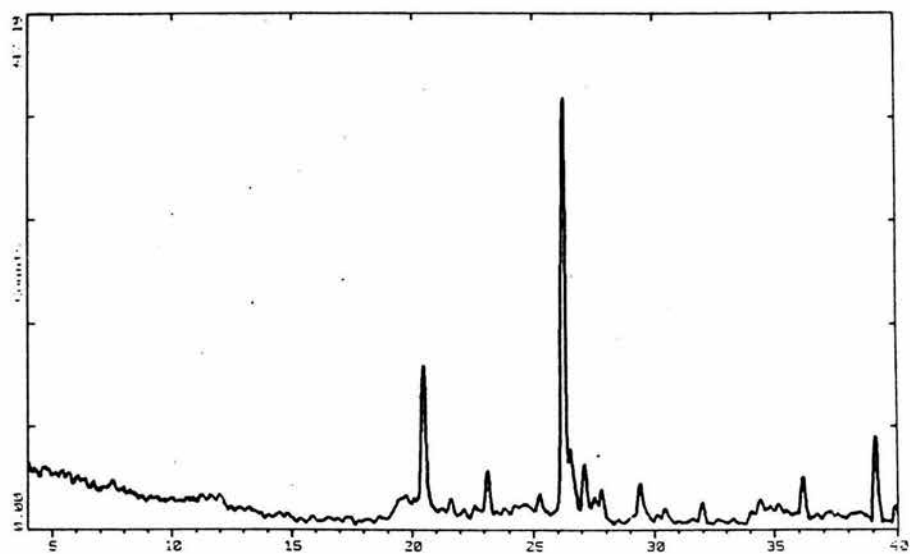
Figura 1.**c**

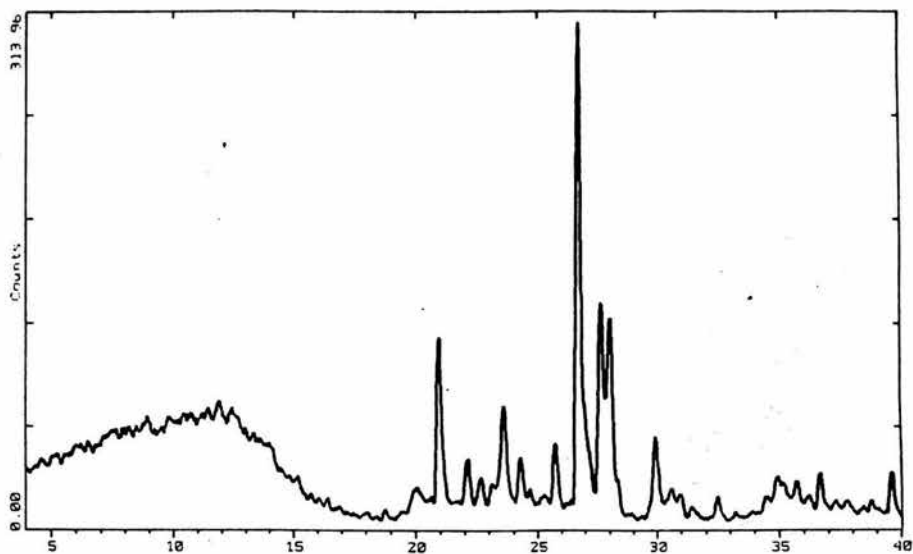
Figura 1.**d**

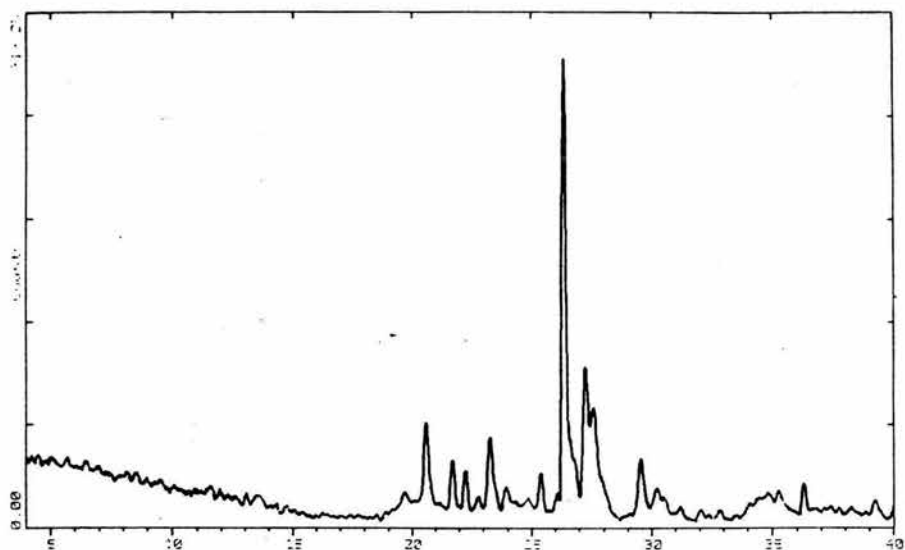
Figura 1.

Figura 2 (a).

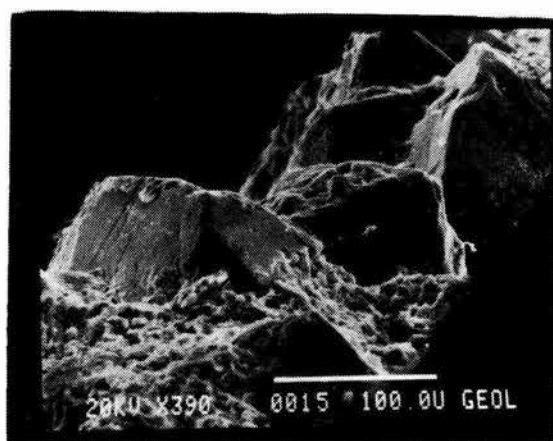


Figura 2 (b).

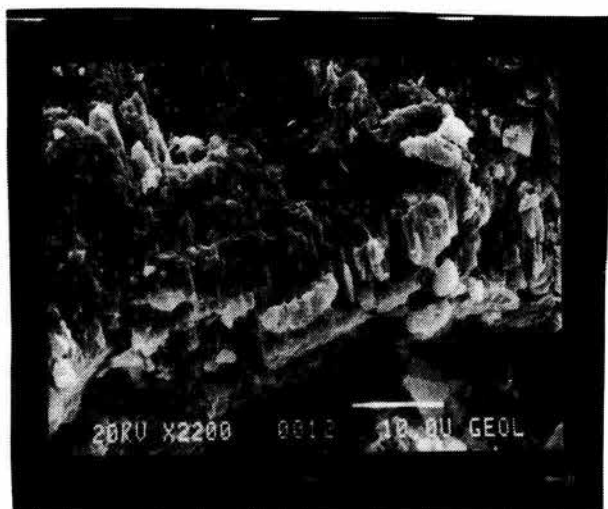


Figura 2 (c).

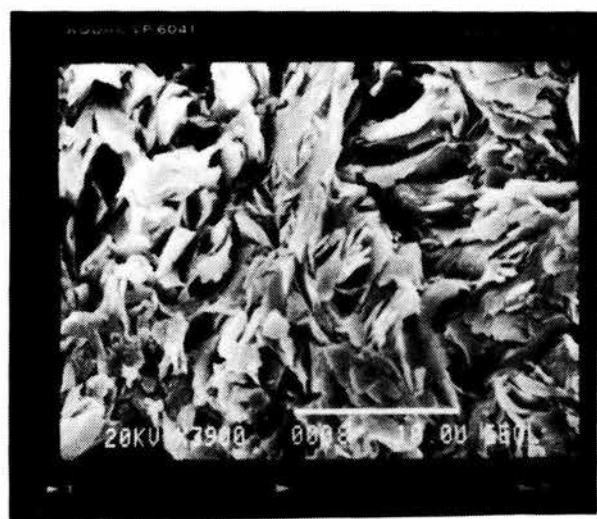
Figura 2 (d).

Figura 2 (e).

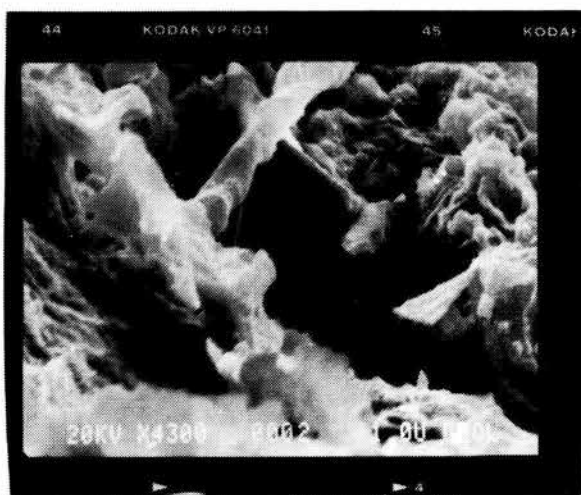


Figura 3.

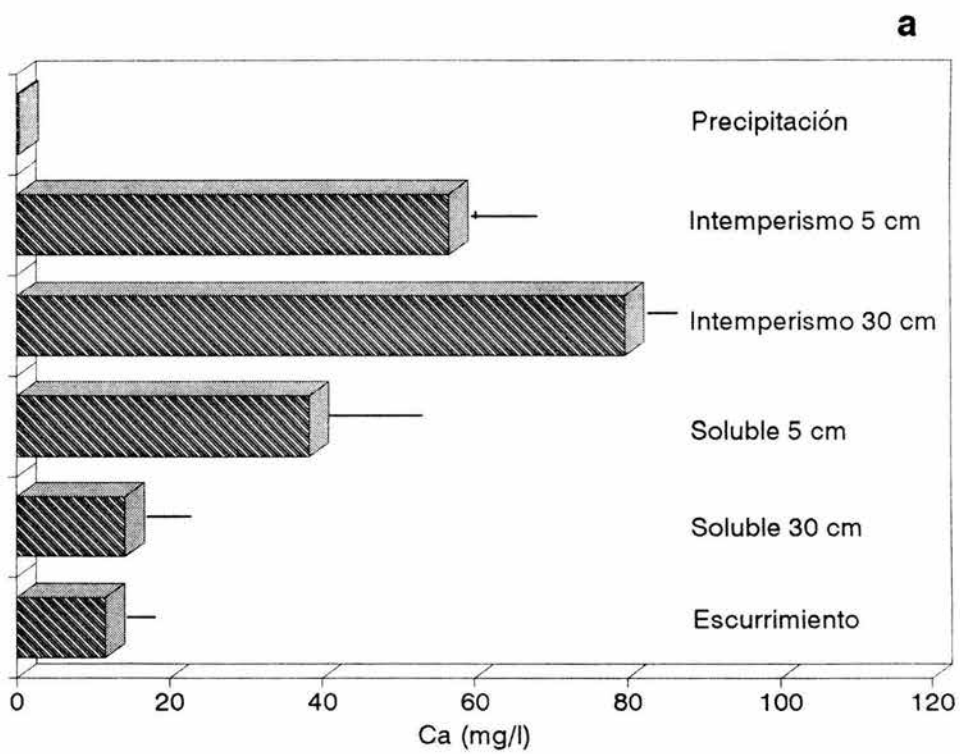


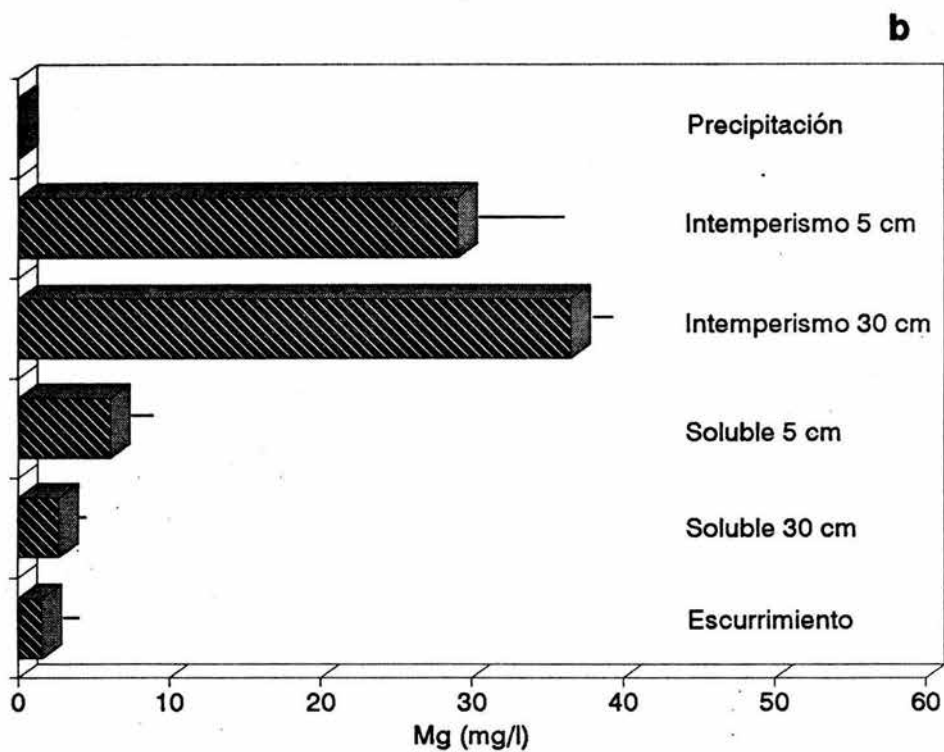
Figura 3.

Figura 3.

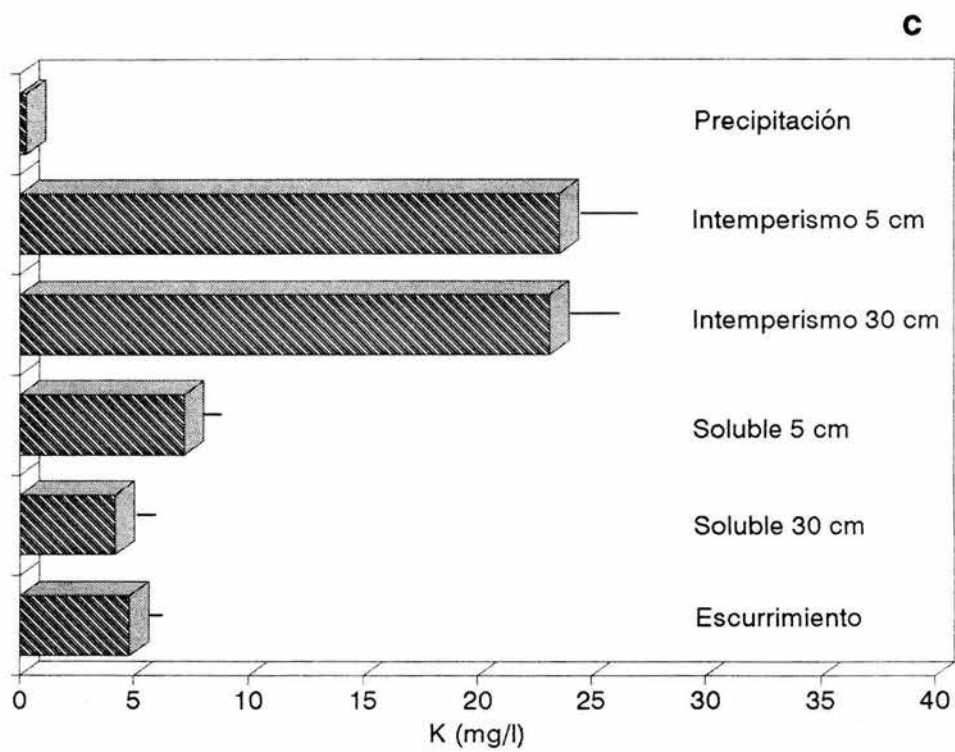
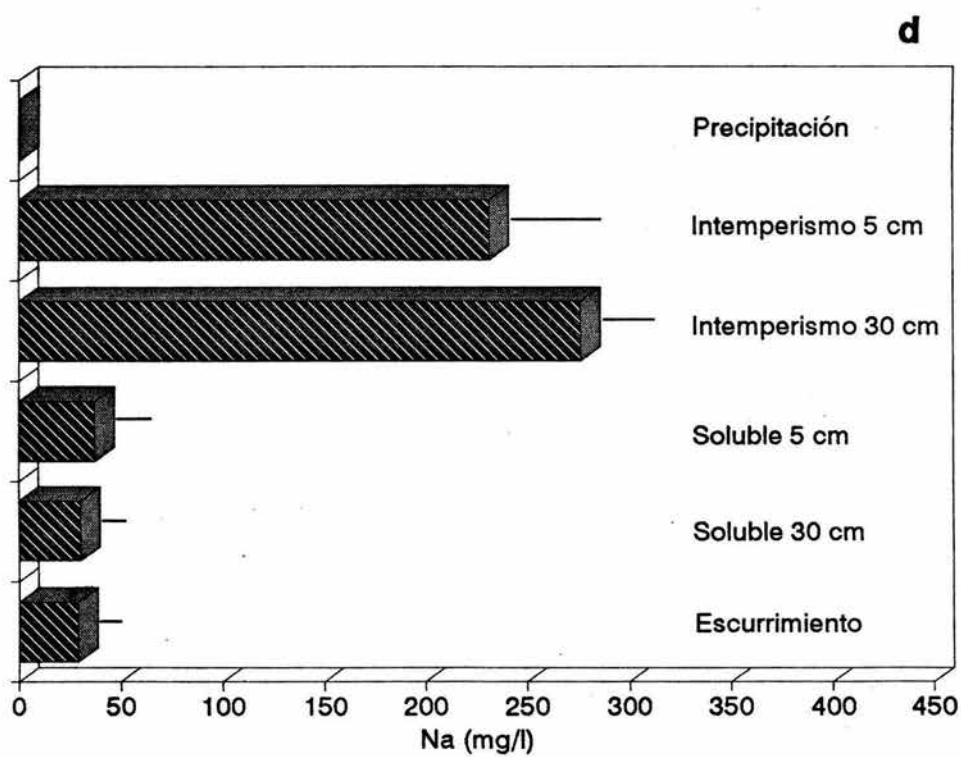


Figura 3.

CAPITULO 3

Balance y flujos de fósforo en un bosque tropical seco de México

Balance y flujos de fósforo en un bosque tropical seco de México

J. Campo¹ · M. Maass¹ · V.J. Jaramillo¹ · A. Martínez Yrizar² ·
J. Sarukhán¹



¹ Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Apartado Postal 70-275, México D.F. 04510

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

² Centro de Ecología - Unidad Hermosillo, Universidad Nacional Autónoma de

México. Apartado Postal 1354, Hermosillo, Sonora 1354

Introducción

El fósforo (P) es típicamente el nutriente más conservado dentro de los ecosistemas tropicales. Sus salidas disueltas raramente exceden los 0.3 kg ha⁻¹ año, mientras que las pérdidas disueltas de nitrógeno, calcio, magnesio y potasio generalmente varían entre 2 y 20 kg ha⁻¹ año (Bruijnzeel 1991). Esta retención de P refleja su baja movilidad en el suelo. La retención acoplada del nutriente por parte de las hojas (Jordan et al. 1980), de las raíces y micorrizas (Stark y Jordan 1978; Cuevas y Medina 1988), de los microorganismos y la adsorción geoquímica (Salcedo et al. 1991), permiten su acumulación dentro del ecosistema. A pesar de la existencia de estos mecanismos de retención, la evidencia sugiere que generalmente este nutriente limita la producción primaria de los bosques tropicales húmedos (Vitousek 1984).

Si bien más del 40% del área boscosa del trópico está representada por bosques estacionales (Murphy y Lugo 1986) y estos son más afectados por las

actividades humanas que los bosques húmedos, se conoce poco sobre la dinámica de estos ecosistemas (Bullock et al. en prensa).

Los bosques tropicales secos se desarrollan en ambientes con pronunciada estacionalidad climática. Los períodos secos varían entre 2 y 6 meses. La precipitación anual varía entre 400 mm y 1800 mm, la demanda evaporativa supera a la precipitación (Murphy y Lugo 1986) y determina el período de producción (Sobrado 1993).

Investigaciones recientes indican que los flujos de nutrientes en los bosques tropicales secos son regulados por pulsos (Lodge et al. 1994; Jaramillo y Sanford en prensa). Cambios en la humedad del mantillo y del suelo producen pulsos de mineralización e incrementan la disponibilidad de nutrientes (Singh et al. 1989; García Méndez et al. 1991). La sincronía entre la mineralización de P y la absorción vegetal puede asegurar la retención del nutriente y el mantenimiento de la productividad (Capítulo 1).

El ciclo del P en el bosque tropical seco de Chamela es complejo. Los suelos son relativamente jóvenes (Orthens), contienen pequeñas cantidades de caolinita (Capítulo 2) y son ligeramente ácidos. Estas características del suelo, la estacionalidad de las precipitaciones y el acoplamiento entre la mineralización y la absorción del P, sugieren:

1. Que las fuentes de P en el ecosistema son dependientes de la intemperización de minerales primarios (apatita) y de un ciclo conservativo a través de la materia orgánica.
2. Que los procesos de disolución mineral se ven limitados en el tiempo por la estacionalidad de las precipitaciones.

3. Que como consecuencia de la estacionalidad de la precipitación, la reutilización de nutrientes a través de una rápida mineralización puede constituir el mecanismo de mantenimiento de la productividad.

En el presente estudio se analizan:

1. Las formas de ingreso de P al ecosistema.
2. Los flujos de P de la vegetación al suelo.
3. La eficiencia de uso del nutriente por parte de la vegetación y sus efectos en la tasa interna de reciclamiento.
4. Las formas y cantidades de P exportado del ecosistema.
5. La tasa de acumulación de P a nivel ecosistémico.
6. Los balances y flujos de P en el ecosistema tropical estacional de Chamela, y su comparación con respecto a otros bosques tropicales estacionales y húmedos.

Métodos

Sitio de estudio

Este estudio se desarrolló en la Estación de Biología de Chamela, en la costa del Pacífico de México (19°30'N y 105°01'W). La temperatura media anual es de 24.9°C (Bullock 1986). La precipitación media anual es de 710 mm (García Oliva com. pers) y está concentrada entre junio y octubre. El 5% de la precipitación anual escurre y presenta una alta variación entre años (López Guerrero 1992).

El relieve dominante es de lomeríos bajos con pendientes convexas. El material parental es la riolita y como mineral secundario se presenta escasa caolinita (Capítulo 2). Los suelos son poco desarrollados y de textura areno-arcillo-limosa (Orthens), poco profundos y con pobre estructura. La materia orgánica no supera el 5% y el pH varía entre 6 y 7 (Solís 1993).

La vegetación es diversa y dominada por árboles deciduos de 4 a 15 m de altura (Lott et al. 1987). Con pocas excepciones, la vegetación pierde sus hojas estacionalmente al comienzo del período de secas (Bullock y Solís Magallanes 1990; Martínez Yrizar y Sarukhán 1990). Más del 30% de la biomasa vegetal son raíces, las que se concentran en los primeros 20 cm del suelo (Castellanos et al. 1991). La producción de raíces finas, hojarasca e incremento leñoso dominan la producción primaria, la que representa más de 11 Mg ha⁻¹ año (Martínez Yrizar et al. en prensa).

Ingresos de P por precipitación

El P que ingresa al ecosistema desde la atmósfera fue muestreado con 6 colectores de precipitación bruta durante 5 años (1990-1994). Los colectores estaban ubicados en sitios sin vegetación para evitar la intercepción y cubrían un área mayor de 2

km². Cada colector de precipitación consistía en un embudo de polipropileno de 12 cm de diámetro, conectado por un tubo plástico flexible a un recipiente de polipropileno de 2 l de capacidad. La boca de cada colector fue cubierta con una malla plástica muy fina para evitar la contaminación por insectos y por excrementos de aves. Cada colector tenía una trampa de agua que controlaba la evaporación y mantenía así la concentración de la muestra. Después de cada evento de precipitación se tomaron 160 ml de agua de lluvia de cada colector a los que se le adicionaron 0.2 ml de acetato de fenilmercurio como conservador. Las muestras fueron almacenadas en refrigeración hasta su análisis químico. Los colectores eran lavados con agua destilada, después de cada colecta.

El total de P que ingresa al ecosistema por vía de precipitación se determinó mediante la multiplicación de la cantidad de lluvia por la concentración del nutriente. Los volúmenes de precipitación se determinaron mediante dos pluviómetros y un pluviógrafo, localizados en un radio de 2 km.

Ingreso de P por intemperización

Los ingresos de P por intemperismo se estimaron a partir de los datos de la concentración de P en la roca y de la tasa de intemperización de la riolita en el sitio (Capítulo 2).

Salidas de P

Cinco cuencas, de áreas comprendidas entre 12 y 28 ha, fueron usadas para el muestreo de las salidas de P disuelto durante el período 1990-1994, Cuencas I, II, III, IV y V. Estas cuencas fueron seleccionadas como unidades experimentales para investigaciones de largo plazo (Sarukhán y Maass 1990) y su vegetación no está perturbada. En cada cuenca se usó una rueda de Cochocton para muestrear el agua que escurría, la que mediante un cilindro de PVC fue conectada y almacenada en

tres tambos de polipropileno de 50 l de capacidad. La concentración de P en los lixiviados fue determinada para cada evento de escurrimiento. Una muestra de 160 ml del agua de escurrimiento de cada tambo y de cada cuenca fue almacenada en recipiente de polipropileno, se le agregó 0.2 ml de acetato de fenilmercurio y se refrigeró hasta su análisis químico.

Las salidas de P en forma particulada, en sedimentos y en suspensión fue determinada en las mismas cuencas durante 1993. En cada cuenca, se utilizó para atrapar el material particulado y los sedimentos, un sistema de tres mallas de alambre de diferente diámetro, localizadas próximas a la salida de la cuenca, y una trampa de sedimentos en el vertedor. Luego de cada evento de escurrimiento el total del material particulado y de los sedimentos presentes en las cuatro trampas fue colectado y pesado. En el laboratorio 3 submuestras de cada trampa (4) y de cada cuenca (5) del material particulado fueron secadas a 80°C por 72 h y tres submuestras de sedimentos (3 submuestras * 4 trampas * 5 cuencas) fueron secadas al aire libre en laboratorio y luego en estufas a 60°C durante 72 h para determinar su contenido de humedad. Otras 2 submuestras de material particulado y de sedimentos de cada trampa y cada cuenca fueron secadas y almacenadas para su análisis químico. La concentración de P en suspensión fue determinada para cada evento de escurrimiento en una muestra de 250 ml de agua de escurrimiento de cada tambo y de cada cuenca, la que fue almacenada en recipientes de polipropileno y refrigerada hasta su análisis. En el laboratorio, la muestra fue filtrada a través de papel Whatmann GF, secado previamente a 60°C. La concentración del material en suspensión fue calculada a partir de la masa ganada por el filtro.

El drenado de las cuencas fue discontinuo y varió entre uno y cinco eventos por año. El volumen de agua escurrida durante el período (1990-1992) fue determinado por López Guerrero (1992).

Las salidas de P soluble y de P en suspensión son el producto de la concentración del nutriente disuelto y en suspensión en el agua de escorrentía y la cantidad de agua escurrida.

Lluvia indirecta

La lluvia indirecta fue colectada durante el período 1990-1994. Con el fin de abarcar las variaciones altitudinales en la vegetación, en la Cuenca I se seleccionaron tres cuadros permanentes de registro ubicados en la parte alta (Cuadro 1, 128 m altitudinal), en la parte media (Cuadro 2, 90 m) y en la parte baja (Cuadro 3, 46 m), para el muestreo de la lluvia indirecta. Los cuadros ocupan 2400 m² (30 m * 80 m). El eje mayor de cada cuadro está orientado de forma perpendicular al cauce y ocupa superficies similares de ambas laderas.

En cada cuadro se dispusieron de 6 colectores de lluvia indirecta, tres en cada ladera, por debajo del dosel. Cada colector consistió en un canal de PVC de 2 m de longitud y 0.1 m de ancho. Los colectores de lluvia indirecta estaban cubiertos con una malla plástica delgada para evitar la contaminación y se conectaban con un tubo flexible a un recipiente de polipropileno de 22.5 l de capacidad. Los recipientes fueron cubiertos con bolsas negras para limitar el desarrollo de algas y se conectaron con un tubo a un recipiente menor para evitar pérdidas por evaporación. Luego de eventos de precipitación igual a 10 mm o después de la acumulación durante 5 días de precipitaciones menores a los 10 mm, se tomó una muestra de 160 ml de cada colector y se midió el volumen colectado. Los colectores fueron lavados con agua destilada. A cada muestra se le agregó 0.2 ml de acetato de fenilmercurio como conservador y fue refrigerada hasta su análisis.

El flujo neto de P desde el dosel por lixiviado de la vegetación se estimó mediante la corrección del producto de la concentración de P en la lluvia indirecta y

el volumen que atravesó el dosel, por el ingreso de P en la precipitación bruta, de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$F_n = (C_i * V_i) - (C_p * V_p)$$

donde: F_n , es el flujo neto de P por lixiviado del dosel;
 C_i y C_p , son las concentraciones de P en la lluvia indirecta y en la precipitación;
 V_i y V_p , son los volúmenes de la lluvia indirecta y de la precipitación.

Hojarasca

Los flujos de P por hojarasca fueron determinados a partir de muestras colectadas mensualmente durante 1991. La hojarasca fue colectada en las cinco cuencas utilizando trampas de 50 cm de diámetro, suspendidas por tres postes de aluminio a 50 cm del suelo. En la Cuenca I la colecta se realizó en tres cuadros permanentes (ver lluvia indirecta, Cuadros 1 a 3). En las cuencas II, III, IV y V sólo se contó con un cuadro permanente de 2400 m², ubicado en la parte media de cada cuenca (Cuadros 4 a 7). En cada ladera de cada cuadro se dispuso de 12 trampas de hojarasca de 50 cm de diámetro, totalizando 168 trampas (12 trampas * 2 laderas * 7 cuadros). En el laboratorio las muestras se secaron a 80°C durante 72 h, se pesaron y molieron para su análisis químico.

Mantillo

Los bancos de P en el mantillo fueron determinados mediante colectas en enero, mayo, septiembre y noviembre de 1991 en áreas paralelas al Cuadro 2 y al Cuadro 3 (Cuenca I, parte media y baja, respectivamente) y al Cuadro 6 (Cuenca IV, parte

alta). En cada ladera de cada cuadro se tendió un transecto de 40 m de longitud y se tomaron 12 muestras a intervalos de 3.5 m de distancia hacia la pendiente. Para cada período de muestreo se obtuvo un total de 72 muestras de 20 cm de diámetro (12 muestras * 2 laderas * 3 cuadros). En el laboratorio las muestras fueron secadas a 80°C durante 72 h, pesadas y molidas, para su posterior análisis químico.

Bancos biodisponibles y minerales de P en el suelo

En los Cuadros 1, 2 y 3 (Cuenca I) se tomaron cuatro muestras de suelo de 0-5 cm y cuatro muestras de 5-20 cm, en mayo de 1993 (estación seca). El suelo fue secado al aire y pasado a través de un tamíz de malla <2 mm.

Un gramo de cada muestra de suelo tamizado fue puesto en un tubo de centrifuga de 50 ml. A cada tubo se le agregaron 30 ml de agua desionizada y una cinta de 50 x 10 mm de membrana de intercambio aniónico-resina en forma carbonatada (Ion Exchange Membrane BIO-RAD AG 1-X8). Los tubos fueron agitados durante 16 h a alta velocidad. Posteriormente se retiró la membrana, la que se colocó en nuevo tubo limpio al que se le agregaron 30 ml de HCl 0.5 N, se agitó por una hora y se centrifugó por 10 min (11000 rpm, 0°C). El sobrenadante fue decantado en un vial para su análisis químico (P-biodisponible). Al tubo de centrifuga inicial con el suelo se le agregaron 30 ml de NaHCO₃ 0.5 N, se agitó por 16 h y se centrifugó por 10 min (11000 rpm, 0°C). El sobrenadante fue descartado. Posteriormente, al suelo se le añadieron 30 ml de HCl 0.5 N, se agitó por 16 h y se centrifugó por 10 min (11000 rpm, 0°C). El sobrenadante fue decantado en viales para su análisis químico (P-apatita).

Análisis químico

Previamente al análisis químico, las muestras de agua (precipitación, lluvia indirecta y escurrimiento) fueron filtradas a través de papel Wathmann GF. Los filtrados

fueron digeridos mediante persulfato de amonio y ácido sulfúrico en autoclave durante 45 min (APHA 1992).

El material vegetal (hojarasca, mantillo y materia particulada) y los sedimentos fueron digeridos un en bloque digestor para la determinación de P total (Technichon Autonanalyzer II, 1978). Medio gramo de material vegetal fue digerido mediante 7 ml de H_2SO_4 , 1.1 g de una mezcla digestora compuesta de K_2SO_4 y Cu_2SO_4 (relación 9:1), y 3 ml de H_2O_2 . Tres gramos de sedimentos fueron digeridos mediante 15 ml de H_2SO_4 , 2.0 g de mezcla digestora compuesta de K_2SO_4 y Cu_2SO_4 (relación 9:1), y 5 ml de H_2O_2 .

Los contenidos de P en las digestiones de las muestras de agua, vegetales y de sedimentos, fueron analizados por colorimetría utilizando el método del molibdato con reducción de ácido ascórbico (Murphy y Riley 1962). El fósforo inorgánico (P_i) presente en los estratos de suelo (biodisponible y mineral) fue analizado mediante la reacción colorimétrica de verde Malaquita (Ohno y Zibilske 1991).

Análisis estadístico

Los datos fueron analizados mediante ANOVA y test de medias por Kruskal-Wallis cuando los mismos violaban los principios de homocedasticidad y normalidad. Se analizaron las variaciones espaciales y temporales. Se utilizó el programa STATISTICA (1993).

Resultados

Entradas de P al ecosistema

Ingresos atmosféricos por deposición bruta: concentraciones y flujos

La concentración de P en la precipitación bruta se presenta en la Tabla 1. Su variación entre años no fue significativa (media=0.026 mg l⁻¹; e.e.=0.002). La concentración de P en la precipitación fluctúa a través de la estación lluviosa (junio-noviembre), pero no evidencia un patrón temporal y estuvo inversamente correlacionada con la precipitación acumulada durante cada mes ($r^2 = 0.49$; $P < 0.05$). En 1992, llovió durante los meses de enero y febrero (estación seca). Las concentraciones de P en estos meses fueron muy bajas y reflejan la elevada precipitación acumulada (>650 mm).

El ingreso anual de P fue muy variable (media=0.141 kg ha⁻¹; e.e.=0.030) y no presentó correlación con la precipitación acumulada durante cada año, ni con los eventos de lluvia mayores a 30 mm (ver Fig. 1 y Tabla 2). Las cantidades de P que ingresan por precipitación, en cambio, estuvieron significativamente correlacionadas con la precipitación acumulada de los eventos menores de 30 mm, sin importar el mes en que ocurren (Tabla 2). Esta relación evidencia el lavado de la atmósfera por parte de eventos más voluminosos de lluvia, así como también la importancia de las lluvias iguales y menores de 30 mm en los ingresos de P al ecosistema por vía de la precipitación.

Ingresos por intemperismo

La intemperización del suelo y del material parental es una fuente importante de nutrientes en este ecosistema (Capítulo 2). La riolita parental contiene 560 mg kg⁻¹ de P total (Capítulo 2, Tabla 1), mientras que el contenido de P mineral (P-apatita)

del suelo varió entre 2.8 mg kg^{-1} (0-5 cm) y 2.5 mg kg^{-1} (5-20 cm) (Tabla 3). La cantidad de P mineral aumenta de la parte alta de la cuenca (Cuadro 1) hacia la parte baja (Cuadro 3), ($F=4.56$; $P<0.05$) y refleja una elevada lixiviación, pérdidas por intemperismo y movimientos de minerales.

De acuerdo con los cálculos realizados (Capítulo 2), 0.538 t ha^{-1} de roca son intemperizadas anualmente. Considerando el contenido de P de la riolita (0.07%; P_2O_5), su ingreso anual por disolución mineral puede estimarse en 0.164 kg ha^{-1} . La presencia de caolinita (Capítulo 2), la cual no es fuente de P, y la limitada adsorción del P disuelto a coloides inorgánicos debido al elevado pH del suelo (6-7), sugiere que la fuente del P mineral es principalmente la disolución de apatita.

Ciclo intraecosistémico del P

Lluvia indirecta

Durante el período 1990 a 1994 la cantidad de precipitación registrada en los colectores de lluvia indirecta varió entre 322 mm y 894 mm. La proporción de la precipitación que alcanzó el suelo del bosque como lluvia indirecta fue en promedio el 74% (Tabla 4). La variación entre colectores dentro de cada sitio (cuadro) fue muy grande, pero las diferencias entre sitios, así como entre años, no fueron significativas estadísticamente. La gran variabilidad de los datos puede explicarse en términos de la arquitectura del dosel y de la heterogeneidad topográfica de los sitios.

La concentración y flujo neto de P en la lluvia indirecta se presentan en la Tabla 5. La concentración de P aumentó marcadamente durante el pasaje de la precipitación a través del dosel. La media anual fue de 0.231 mg l^{-1} (e.e.= 0.060). Durante el año más seco (1994), se observó la mayor concentración de P en la lluvia indirecta en los cuadros 2 y 3. Sin embargo, en el Cuadro 1 durante ese mismo año, la concentración de P en la lluvia indirecta no fue significativamente distinta de la correspondiente a la precipitación. El análisis de los años restantes no presentó una

relación significativa entre la concentración del P lavado y el volumen de la lluvia indirecta. Esta falta de relación podría deberse a los cambios en el dosel generados por la caída de hojas durante el período de lluvias, producidas por la intensidad de las tormentas ciclónicas.

Con excepción del año 1994, el análisis de los datos no evidenció un patrón temporal en la concentración de P durante la estación lluviosa (ver Fig. 2, $F=2.25$; $P=0.147$). Durante 1994, en cambio, la concentración de P fue mayor al comienzo de la estación lluviosa y disminuyó conforme avanzaba ésta, evidenciando el lavado de las partículas de polvo acumuladas en la vegetación. También, el P acumulado en el dosel, procedente de las precipitaciones menores o iguales a 5 mm, las que representaron más del 56% de los eventos en el sitio, probablemente contribuyó a este patrón.

El flujo neto de P desde el dosel al suelo por vía de lluvia indirecta (Tabla 5) fue muy variable entre años (media= $0.677 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$; e.e.= 0.107) y refleja el número de eventos de precipitación menor de 10 mm ($P<0.01$).

Es evidente el lavado del dosel durante todos los años en los tres sitios, con la única excepción del Cuadro 1 durante 1994 (Tabla 5). De forma consistente, el Cuadro 3 presentó el mayor flujo neto de P. Si bien esta diferencia podría reflejar la importancia del agua interceptada, no se encontraron diferencias significativas entre cuadros en este parámetro (Tabla 4). El mayor lavado de la vegetación en el Cuadro 3, indica diferencias en las características químicas y físicas del dosel en el sitio, producidas por cambios en la composición y estructura de la vegetación (Martínez Yrizar et al. en prensa; Maass et al. 1995).

Hojarasca

La concentración de P en la hojarasca presentó una clara tendencia temporal (Tabla 6). Durante los meses secos (enero-junio) la concentración de P fue más elevada

que en los meses húmedos (julio-diciembre) ($F=30.15$; $P<0.0001$). Esta menor concentración durante la estación húmeda puede ser explicada por el lavado del P soluble de la hojarasca por la precipitación. Este lixiviado sugiere una probable subestimación del retorno de P al suelo por hojarasca.

El flujo de P en la hojarasca fue calculado utilizando los datos de producción y concentración foliar. La producción promedio anual de hojarasca durante 1991 fue de 3.84 Mg ha^{-1} (e.e.=0.30) y no difiere significativamente de la estimada para un período de 10 años (Martínez Yrizar com. pers.). El retorno anual de P por vía de hojarasca fue de 3.572 kg ha^{-1} (e.e.=0.581) (Tabla 6).

Los retornos de P por hojarasca durante el período julio-diciembre fueron 1.6 veces mayores que los correspondientes al período enero-junio. Si bien la concentración de P fue menor durante el período julio-diciembre, las diferencias entre períodos reflejan diferencias en la producción de hojarasca. Esta producción presentó un pico en los meses de noviembre y de diciembre.

El retorno de P al suelo por hojarasca presentó variabilidad espacial. Las mayores cantidades se observaron en el Cuadro 3 y reflejan la mayor concentración de P ($\text{Chi}^2=24.64$; $P<0.0005$). Este patrón espacial es consistente con los mayores retornos de P por lavado del dosel y evidencia la acumulación de nutrientes en esa parte de la cuenca.

Los flujos internos de P asociados con la dinámica de raíces no fueron cuantificados. Si consideramos que tanto la proporción de biomasa asignada a las raíces en este bosque (Kummerow et al. 1990) como el renuevo de las mismas (Castellanos et al. 1991) son altos, probablemente el flujo sea elevado.

Bancos y dinámica del P en el suelo del bosque

La concentración de P en el mantillo fue igual a 0.101% (e.e.=0.016%) (Tabla 7). El mantillo presentó una mayor concentración de P en los meses de noviembre y enero ($\text{Chi}^2=8.67$; $P<0.05$), como consecuencia de un material fresco y no lavado.

La concentración de P en el mantillo no difiere significativamente de la observada en la hojarasca (Tabla 6), con la única excepción del Cuadro 2. Esta similitud en las concentraciones de ambos compartimentos sugiere un balance entre la inmovilización y la mineralización del P a nivel del mantillo.

El mantillo representa un banco de 5.268 kg ha^{-1} (e.e.=0.848) de P (Tabla 7). La cantidad de P en el mantillo fluctuó a través del año. Al comienzo del período de secas (enero) se produjo la mayor acumulación de P en el mantillo, mientras que a mediados de la estación lluviosa (septiembre) se observaron los valores más bajos. Estas diferencias reflejan los ciclos de producción de hojarasca, la mayor actividad microbiana durante el período lluvioso y la lixiviación del P mineralizado. Consistentemente el Cuadro 3, presentó los mayores bancos de P en el mantillo, como consecuencia de la mayor concentración de P ($\text{Chi}^2=51.17$; $P<0.0001$).

El tiempo de renuevo del P en el suelo del bosque, calculado siguiendo el criterio propuesto por Vogt et al. (1986), como el cociente entre el banco del nutriente en el mantillo y el flujo del nutriente en la hojarasca, es en promedio de 1.6 años (ver Tablas 6 y 7; Cuadros 2, 3 y 6). Para ese año (1991) el tiempo de renuevo de la materia orgánica fue de 1.5 años. Esta pequeña diferencia entre los tiempos de residencia del P y de la materia orgánica en el suelo del bosque, no fue significativa.

Biodisponibilidad de P en el suelo

La biodisponibilidad de P en el suelo fue baja (Tabla 8). Su concentración en el suelo superficial (media= 0.659 mg kg^{-1} ; e.e.=0.228) tendió a ser mayor que en el

suelo más profundo (media=0.310 mg kg⁻¹; e.e.=0.120), sin embargo la diferencia no fue significativa (F=1.99; P=0.172).

En los primeros 5 cm del suelo el banco promedio de P biodisponible fue de 0.167 kg ha⁻¹ (e.e.=0.030), mientras que de 5 a 20 cm fue 0.252 kg ha⁻¹ (e.e.=0.056). Se presentó una clara acumulación de P biodisponible en la parte baja de la cuenca (Cuadro 3) (suelo superficial: F=30.02; P<0.0005; suelo profundo F=11.09; P<0.005). Esta acumulación representa un banco de P biodisponible para las plantas y microorganismos en los primeros 20 cm del suelo, que supera en 0.540 kg ha⁻¹ y 0.460 kg ha⁻¹, la biodisponibilidad en los Cuadros 1 y 2 (alto y medio). Este patrón de distribución espacial en el P biodisponible es consistente con los patrones observados en el lavado del P del dosel y los retornos de P por producción de hojarasca y sugiere un ciclado cerrado de este nutriente a nivel de la cuenca. Si bien probablemente ocurran también flujos subsuperficiales de P orgánico desde las partes altas de la cuenca.

Pérdidas de P del ecosistema

P disuelto en el agua de escurrimiento: concentraciones y flujos

Las concentraciones de P disuelto en el agua de escorrentía y su salida anual de las cuencas (Tabla 9), indican que existe una mayor concentración de P en el agua de escorrentía que en la precipitación (Tabla 1) evidenciando el lavado del suelo. Las salidas anuales de P en forma disuelta presentaron una alta variabilidad entre cuencas y entre años, reflejando los volúmenes escurridos. Las salidas elevadas de P disuelto observadas en 1992, fueron producidas por eventos extraordinarios ocurridos durante la estación seca. Estos eventos exportaron más del 98% de la salida anual del P disuelto.

P particulado en el agua de escurrimiento: concentraciones y flujos

La concentración y flujo de P en forma particulada durante 1993 se presenta en la Tabla 10. La concentración de P en el material particulado fue menor que en el mantillo (Tabla 7), evidenciando el lavado del P soluble del material particulado por parte del agua de escurrimiento.

P en sedimentos: concentraciones y flujos

La concentración de P total en los sedimentos fue de 196 mg kg^{-1} (Tabla 10). Esta forma de salida de P parece la que menos contribuye al P exportado de las cuencas.

P suspendido en el agua de escurrimiento

La producción anual de sedimentos en suspensión fue despreciable y menor de 1 g ha^{-1} .

Discusión

Balances de P

La precipitación anual media de 1990 a 1994 superó los 740 mm y no difirió significativamente del valor reportado para la región, en registros más prolongados de tiempo (Bullock 1986; García Oliva com. pers.).

La concentración de nutrientes en la precipitación es afectada por la concentración del nutriente en la masa de aire y el tipo de tormenta. Si bien la concentración de P en la masa de aire no fue determinada, puede considerarse como elevada dada la concentración de este ión en la precipitación. Esta concentración de P es comparable con las reportadas para bosques tropicales húmedos en época de secas (Tabla 11) y refleja la acumulación de este ión en la atmósfera.

Se ha reportado que el P que ingresa por vía de precipitación bruta en bosques tropicales próximos al mar tiene una contribución importante de aerosoles (Lawson y Winchester 1979; Artaxo et al. 1990) como consecuencia de los procesos de advección en la humedad oceánica y su participación en la humedad de estos ecosistemas (Stallard y Edmond 1981). Sin embargo, en Chamela, las altas deposiciones de P en la precipitación no son explicadas por una fuente oceánica. Esta elevada concentración de P en la precipitación de Chamela sugiere, en cambio, que su origen es principalmente por sedimentación de polvos.

La limitada movilidad de las tormentas originadas en la región tropical del Pacífico (Emmerich 1990) y la gran variabilidad espacial en la cantidad y el patrón de la precipitación recibida (García Oliva et al. 1991), sugieren que el P que ingresa por precipitación es depositado en pequeñas áreas y refleja las condiciones locales de carga de la atmósfera. Como consecuencia, los aportes de P a la atmósfera por actividades locales como la quema de bosques para su transformación a tierras

agrícolas y ganaderas pueden ser muy importantes. Más de 30 kg ha^{-1} de P pueden ingresar a la atmósfera por volatilización y erosión eólica de cenizas, como consecuencia de la quema de los bosques tropicales secos (Kauffman et al. 1993). Si bien en el presente trabajo no se cuenta con determinaciones del P orgánico en la precipitación que permitan determinar la contribución de la actividad humana en el ingreso de P a la atmósfera, la extensa transformación de tierras en la zona (de Ita Martínez 1983; Gutiérrez Alcalá 1993) y la baja movilidad de las masas de aire, sugieren que la deposición de P representa principalmente reciclados locales de este elemento.

El ingreso de P por precipitación bruta en Chamela es generalmente menor que el reportado en los bosques tropicales húmedos (Tabla 12). Sin embargo estos ingresos pueden considerarse elevados si se tiene en cuenta la baja precipitación anual, evidenciando la acumulación de nutrientes en la atmósfera en ecosistemas estacionales.

La intemperización química del material riolítico en Chamela produce el ingreso anual de 0.164 kg ha^{-1} P. Resulta difícil comparar los ingresos de P por intemperización entre ecosistemas debido a la fijación química del P al suelo, la que particularmente en los bosque tropicales húmedos es muy elevada (Sánchez 1976). Sin embargo, a pesar de que en el bosque tropical de Chamela la estacionalidad de la precipitación limita la disolución de elementos y su aporte al ecosistema, la tasa de intemperización estimada a partir del balance de cationes está comprendida entre las reportadas en los bosques tropicales húmedos (Capítulo 2). Si bien en suelos fértiles del trópico húmedo la intemperización es mayor, el cálculo de su aporte podría reflejar sobreestimaciones debido a las altas tasas de erosión (Johnson et al. 1994). Esta posible sobreestimación de la intemperización y la generalizada imposibilidad de acceso por las plantas a los nutrientes producto del intemperismo en el trópico húmedo (Baillie 1989), sugieren que los aportes de nutrientes por

disolución mineral en el ecosistema tropical estacional de Chamela serían generalmente más importantes que en su contraparte húmeda. Esta intemperización significativa es consistente con los bajos valores de P apatita observados.

El escurrimiento en el ecosistema estacional de Chamela presenta una alta variabilidad entre años. López Guerrero (1992) ha reportado una lámina media de 33 mm (e.e.=19 mm), para el periodo 1983 a 1989. Durante el periodo 1990 a 1992 el escurrimiento fue de 78 mm (e.e.=86). Este mayor escurrimiento fue producto de los drenajes ocurridos durante 1992 (216 mm), por lo que las salidas de P disuelto para el periodo 1990-1992 reflejan las condiciones del alto escurrimiento.

La concentración de P en el agua de escurrimiento (Tabla 9) refleja lo poco profundo del suelo y el corto tiempo de residencia del agua. Se ha sugerido que dicho tiempo de residencia refleja que una elevada parte del flujo del agua ocurre a través de macroporos (Mosley 1982). A pesar del rápido flujo, la concentración de P disuelto en el agua de escurrimiento es superior a la reportada en los bosques tropicales húmedos del Amazonas que ocurren en suelos lixiviados (Lewis 1986; Lesack 1993), y es similar a la reportada en bosques tropicales húmedos con suelos volcánicos jóvenes (Pringle y Triska 1991). Estas similitudes en las concentraciones de P disuelto entre los bosques de Costa Rica y de Chamela, reflejan el efecto de los contenidos de P en el suelo y la lixiviación del material parental en las cargas de P disuelto. La importancia de esta lixiviación es evidenciada cuando se comparan las salidas de P disuelto en Chamela con las reportadas en los bosques tropicales húmedos no perturbados (Tabla 13).

Los efectos de estas salidas disueltas para el ecosistema tropical de Chamela son difíciles de determinar. La cantidad de P disuelto exportado (Tabla 9) representa el 8.5% del banco de P biodisponible en el suelo (0 a 20 cm) (Tabla 8) y menos del 1% del banco de P en el mantillo (Tabla 7). Estas bajas salidas disueltas, indican una elevada capacidad de retención del P por parte del ecosistema.

El balance demuestra la acumulación anual de 0.180 a 0.330 kg ha⁻¹ de P, e indica la baja movilidad del nutriente en el suelo. En el trópico húmedo el P es retenido principalmente por la adsorción a coloides orgánicos y de ferroaluminio del suelo (Sánchez 1976; Sollins 1991). En el suelo del bosque tropical seco de Chamela, la presencia de caolinita como única arcilla (Capítulo 2) y el elevado pH del suelo (entre 6 y 7) sugieren que la adsorción de P a coloides no es el principal mecanismo de retención de este nutriente. Experimentos controlados (Capítulo 1) evidenciaron que la inmovilización de los ingresos de P y del P nativo constituye el principal y eficiente mecanismo de retención de P en el suelo más superficial, en ausencia de raíces. Los autores reportan también un elevado banco de P soluble en el suelo, principalmente a comienzos de la estación de lluvias, el cual se mantiene sin lixiviar por precipitaciones de hasta 30 mm. Esta retención de P soluble se ve favorecida por el rápido flujo del agua a través de estos suelos, lo cual limita el tiempo de contacto del agua con los bancos solubles y con las superficies de intercambio. Este rápido flujo es favorecido por la elevada permeabilidad del suelo (López Guerrero 1992).

Las salidas de P en forma particulada y en sedimentos parecerían despreciables para los balances de este nutriente (Tablas 9 y 10); por ejemplo durante 1993 el material particulado exportado de las cuencas representó solamente 0.078% de la masa del mantillo (Tabla 7). Sin embargo, durante 1992, los escurrimientos ocurridos durante la estación seca exportaron de las cuencas en promedio 603 kg ha⁻¹ (e.e.=144) de sedimentos (García Oliva com. pers.). Suponiendo que la concentración de P total en estos sedimentos fuera similar a la correspondiente a 1993 (196 mg kg⁻¹, Tabla 10), habrían salido 0.118 kg ha⁻¹ de P total. Si bien, no contamos con datos del material particulado exportado durante ese año, la elevada salida de sedimentos sugiere que las cantidades de P orgánico exportado en forma particulada pudieron haber sido significativas. También las

salidas de P disuelto fueron muy elevadas (Tabla 9) y reflejan salidas de P orgánico acumulado en formas solubles en el mantillo y en el suelo (Capítulo 1). Estas estimaciones sugieren que cuando ocurren eventos de escurrimiento durante la estación seca se produce una pérdida neta anual de P para el ecosistema. Probablemente, estas salidas constituyan el lavado de P producto de la disolución mineral en los horizontes más profundos del suelo.

Ciclo intra ecosistema del P

La biodisponibilidad de P en el suelo de Chamela fue baja. Esta disponibilidad es inferior a la reportada en otros ecosistemas tropicales estacionales (Agbenin y Tiessen 1994) y comparable con los valores bajos del trópico húmedo (Sharpley et al. 1989).

El aumento del P biodisponible desde las partes altas a las bajas de la cuenca indica pérdidas y movimientos de P inorgánico. Este aumento es consistente con el observado para el Ca y Mg en los mismos sitios (Capítulo 2). Considerando el pH del suelo, estos cationes son los principales elementos a los cuales el P estaría unido (Ryden et al. 1973; Kamprath 1991) y sus movimientos serían probablemente acompañados por los de P. Las cantidades elevadas de Na (Capítulo 2) favorecen este movimiento al no permitir la precipitación de los fosfatos de Ca y de Mg.

Si bien el P apatita (P-mineral) es mayor en las partes bajas de la cuenca, la relación entre la biodisponibilidad de P (P_i) y el P mineral aumenta desde las partes altas a las bajas de cuenca (Tabla 14). Este aumento en la relación P_i /P-mineral, evidencia que la disponibilidad de P en las partes superiores es dominada por el P-mineral, mientras que en las partes bajas la mineralización del P orgánico es la principal fuente del banco biodisponible. Esto sugiere, que la disponibilidad del P está fuertemente relacionada con las cantidades de residuos orgánicos producidos y sus tasas de renuevo.

La baja cantidad de materia orgánica en el suelo (García Oliva et al. en prensa) y la presencia de caolinita como único mineral secundario, sugieren que la conservación de P por adsorción es limitada. Sin embargo, en la parte baja de la cuenca (Cuadro 3) la acumulación de cationes (Capítulo 2) y la mayor humedad (Zarco 1994), favorecerían la retención geoquímica del P (Berthelin et al. 1990) y su mantenimiento dentro de las cuencas.

El análisis de los bancos de P muestra que el ciclo interno predomina en la dinámica de este nutriente en el ecosistema tropical estacional de Chamela. Así, por ejemplo, los retornos de P al suelo por hojarasca y por lavado del dosel superan en más de 30 veces el ingreso por precipitación bruta, y en más de 25 veces el ingreso por intemperismo. Además, la concentración del P en los sedimentos indica que más del 65% de su contenido en el material riolítico (560 mg kg^{-1}) fue ciclado dentro del ecosistema antes de que los sedimentos fueran exportados de las cuencas.

Los flujos de P desde el dosel al suelo son principalmente dominados por la caída de hojarasca, la cual contribuye con el 84% del flujo aéreo anual de P de la vegetación al suelo. La acumulación de formas solubles en el mantillo al comienzo de la estación lluviosa y los bajos bancos de P soluble e inmovilizado a mediados de la estación húmeda (Capítulo 1), sugieren que la disponibilidad de P inorgánico de esta fuente depende de la actividad microbiana y que el ingreso de P al suelo puede ser dominado por las formas orgánicas.

La cantidad de P que retorna por hojarasca al suelo en Chamela es de las más elevadas entre las reportadas para estos bosques secos (Tabla 15), reflejando la alta concentración del nutriente. Este elevado retorno de P sugiere una moderada eficiencia de uso del nutriente por parte de la vegetación. Jaramillo y Sanford (en prensa) estiman la eficiencia de uso del P en el bosque tropical de Chamela en 926 y 760 para las hojas y la fracción fina de la hojarasca, respectivamente. Sin embargo, la relación entre las concentraciones del nutriente en la hoja y en la hojarasca, son

de las más altas y comparables a las de Puerto Rico (Tabla 15), donde se ha sugerido limitación por P (Lugo y Murphy 1986). Estos elevados retornos de P al suelo en Chamela reportados en este trabajo y en un estudio realizado con datos de 1982 por Jaramillo y Sanford (ver Tabla 15), cuando la disponibilidad del nutriente en el suelo es baja (Tabla 8), puede ser explicada por el hecho de que las plantas en sitios secos podrían tener que establecer un uso eficiente de nutrientes para un uso eficiente de agua (Field et al. 1983). La mayor concentración de raíces en los horizontes superficiales del suelo de este ecosistema (Castellanos et al. 1991) donde mayor es la disponibilidad de nutrientes, sugiere una estrategia orientada a maximizar la toma de nutrientes de la solución. Además, asignar grandes cantidades de nutrientes a los procesos fotosintéticos aumentaría el carbono ganado por unidad de agua perdida (Sobrado 1991; Vitousek et al. 1994). La concentración de raíces superficiales favorecería el uso eficiente del agua considerando que más del 80% de las precipitaciones no superan los 10 mm (García Oliva com. pers.) y quedan retenidas en los primeros 5 cm de suelo (Capítulo 1). La absorción rápida de esta agua por parte de las raíces incrementaría la cantidad de nutrientes absorbidos antes de que el suelo superficial se seque y limite la difusión del P (Bhadoria et al. 1991).

El flujo de P por lluvia indirecta representó el 16% del flujo anual desde el dosel. Considerando que el banco del nutriente en las hojas representa el 0.3% de la biomasa del dosel (Esteban com. pers.), el P presente en la hoja estaría principalmente asociado a formas orgánicas. Si bien parte del P lavado puede derivar de partículas de polvo del suelo y aerosoles de origen marino, su contribución sería mínima debido a la baja disolución del P derivado de las partículas en el rango del pH de la precipitación (3.5-5.5, Campo datos no publicados). Los flujos netos reflejarían, entonces, el lavado de los contenidos de la hoja y probablemente también, de microorganismos establecidos en el filoplan.

En el sistema de cuencas estudiado en Chamela, el Cuadro 3 presentó de forma consistente los mayores flujos de P asociado a la hojarasca (Tabla 6) y por lavado de la vegetación (Tabla 5) desde el dosel al suelo. Ello reflejó la mayor disponibilidad de agua reportada para el sitio (Zarco 1994). En los otros sitios (cuadros), como consecuencia de la menor disponibilidad de agua, los iones son menos móviles en el suelo debido a que el aire reemplaza al agua en los poros entre las partículas del suelo, lo que limita la difusión del P desde el suelo a la superficie de la raíz. La disponibilidad de agua afecta también, los tiempos de residencia del P en el suelo, los que son menores en el Cuadro 3 que en Cuadro 2 y favorece entonces la mayor disponibilidad y más rápido ciclaje del P en el sitio más húmedo.

La tasa a la cual circula el P en el ecosistema es consistente con la situación del nutriente en el bosque. El tiempo de residencia del P en el mantillo evidencia que una gran cantidad de P es liberada por mineralización (Tabla 15). Jaramillo y Sanford (en prensa) reportan que anualmente se renueva totalmente el P presente en las hojas del mantillo de este bosque. Sin embargo, poco menos de la mitad del banco de P presente en el suelo del bosque circula anualmente (Tabla 16) y el reciclamiento del P en el suelo de Chamela es lento si se compara con otros ecosistemas tropicales estacionales (Tabla 15). Un mecanismo que favorece la disponibilidad del P en el suelo del bosque es la moderada eficiencia de uso por parte de la vegetación. Al comienzo de la estación lluviosa los bancos de P solubles acumulados durante la estación seca y la mineralización del P inmovilizado en el mantillo y en el suelo superficial, generarían una disponibilidad suficiente para compensar la demanda anual del P perdido por producción de hojarasca y por lavados foliares (Capítulo 1). Además, la acumulación de formas solubles de P en el mantillo favorecería la rápida descomposición al inicio del período de lluvias. Este nutriente parece tener un papel clave en la descomposición en otros ecosistemas estacionalmente secos (Vitousek et al. 1994).

Conclusiones

El ingreso de P al ecosistema tropical estacional de Chamela evidencia la importancia de los aportes atmosféricos, los que aportan una cantidad similar al intemperismo. Si bien este ingreso es bajo cuando se compara con los flujos internos del ecosistema, su contribución al ciclo del nutriente y a la productividad ecosistémica es de gran significancia debido a su rápida disponibilidad para plantas y microorganismos.

La volatilización del P como consecuencia de la quema de bosques (Kauffman et al. 1993) podría contribuir al aporte de la precipitación. Ello sugiere, que la roza-tumba-quema que se realiza en la región afecta los balances de P en los ecosistemas sin perturbar.

El flujo neto de P al suelo por lavado de las hojas y ramas representa el 16% del retorno de P desde el dosel al suelo. Sin embargo, la cantidad de P lavado del dosel supera en más de 2 veces el ingreso total de P al ecosistema y es una forma rápidamente disponible, por lo que su papel en el ciclo del nutriente podría ser significativo.

En el ecosistema tropical estacional de Chamela la biodisponibilidad de P en el suelo es baja. Si bien el retorno de fósforo al suelo por hojarasca es de los más altos reportados en estos ecosistemas, parece ocurrir una elevada retranslocación. Considerando además, la abundancia de raíces superficiales y la posible sincronía entre la disponibilidad, la mineralización y la absorción vegetal del P (Capítulo 1), las evidencias sugieren un ciclaje cerrado del P en este bosque tropical.

Este ciclaje cerrado permite una acumulación anual de P que varía entre 0.180 a 0.300 kg ha⁻¹. A pesar de ello, las salidas de P disuelto en este bosque son

mayores a las esperadas teniendo en cuenta la lámina de escurrimiento, reflejando la geología y suelos de este ecosistema.

Referencias

- Agbenin JO, Tiessen H (1994) Phosphorus transformations in a toposequence of Lithosols and Cambisols from semi-arid northeastern Brazil. *Geoderma* 62:345-362
- Anónimo (1972) Regenwasseranalysen aus Zentralamazonien, ausgeführt in Manaus, Amazonas, Brasilien, von Dr. Harald Ungemach. *Amazoniana* 3:186-198
- APHA (1992) American Public Health Association, American Water Works Association, Water Pollution Control Federation. *Métodos normalizados*. Diaz de Santos, Madrid
- Artaxo P, Maenhaut W, Storms H, Van Grieken R (1990) Aerosols characteristics and sources for the Amazon Basin during the wet season. *J Geophys Res* 95:16971-16985
- Baillie IC (1989) Soil characteristics and classification in relation to the mineral nutrition of tropical wooded ecosystems. En: Proctor J (ed) *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, p 15-26
- Berthelin J, Guillet B, Rouiller J, Sadio S, Gueniot B, Munier-Lamy C (1990) A bag method to study the release, exchange, fixation and precocentration of elements from soil minerals. En: Harrison AF, Ineson P, Heal OW (eds) *Nutrient cycling in terrestrial ecosystems*. Elsevier, Essex, p 26-35
- Bhadoria PBS, Kaselowsky J, Claassen N, Jungk A (1991) Soil phosphate diffusion coefficients: their dependence on phosphate concentration and buffer power. *Soil Sci Soc Am J* 55:56-60

- Brinkmann WLF (1985) Studies on hydrobiogeochemistry of a tropical lowland forest system. *Geojournal* 11:89-101
- Bruijnzeel LA (1989) Nutrient content of bulk precipitation in south-central Java, Indonesia. *J Trop Ecol* 5:187-202
- Bruijnzeel LA (1990) Hydrology of moist tropical forests and effects of conversion: a state of knowledge review. UNESCO, Netherlands
- Bruijnzeel LA (1991) Nutrient input-output budgets of tropical forest ecosystem: A review. *J Trop Ecol* 7:1-24
- Bullock SH (1986) Climate of Chamela, Jalisco and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch Meteorol Geophys Bioclimatol* 36:297-316
- Bullock SH, Solís Magallanes A (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 21:22-35
- Bullock SH, Mooney HA, Medina E (en prensa) Seasonally dry tropical forest. Cambridge University Press, USA
- Castellanos J, Maass M, Kummerow J (1991) Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant Soil* 131:225-228
- Cuevas E, Medina E (1988) Nutrient dynamics within Amazonian forests. 2. Growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia* 76:222-235
- de Ita Martínez, C (1983) Patrones de producción agrícola en un ecosistema tropical estacional en la costa de Jalisco. Tesis Licenciatura Biología, Facultad de Ciencias, UNAM
- Edwards PJ (1982) Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. V. Rates of cycling in throughfall and litterfall. *J Ecol* 70:807-827
- Emmerich WE (1990) Precipitation nutrient inputs in semiarid environments. *J Environ Qual* 19:621-624

- Field CB, Merino J, Mooney HA (1983) Compromises between water-use efficiency and nutrient-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia* 60:384-389
- Fisher TR, Lesack LFW, Smith LK (1991) Input, recycling, and export of N and P on the Amazon floodplain at lake Calado. En: Tiessen H, López Hernández D, Salcedo IH (eds) Phosphorus cycles in terrestrial and aquatic ecosystems regional workshops: South and Central America, SCOPE Proceedings. Saskatchewan Institute of Pedology, Saskatoon, p 34-53
- Franken W, Leopoldo PR (1984) Hydrology of catchments areas of Central-Amazonian forest streams. En: Sioli H (ed) The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. W Junk, The Hague, p 501-519
- García Méndez G, Maass JM, Matson PA, Vitousek PM (1991) Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in México. *Oecologia* 88:362-366
- García Oliva F, Ezcurra E, Galicia L (1991) Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific coast of Mexico. *Geogr Ann* 73:179-186
- García Oliva F, Martínez Lugo R, Maass JM (en prensa) Long-term net soil erosion as determined by ^{137}Cs redistribution in a undisturbed and perturbed tropical deciduous forest ecosystem. *Geoderma*
- Gutiérrez ARM (1993) La ganadería extensiva en el trópico seco mexicano: causas, consecuencias y manifestaciones en su medio social. Tesis Licenciatura en Geografía, Facultad de Filosofía y Letras, UNAM
- Jaramillo VJ, Sanford RL (en prensa) Nutrient cycling in tropical deciduous forests. En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, UK
- Johnson CE, Litaor MI, Billet MF, Bricker OP (1994) Chemical weathering in

- small catchments: climatic and anthropogenic influences. En: Moldan B, Cerny J (eds) *Biogeochemistry of small catchments*. John Wiley & Sons, Chichester, p 323-341
- Jordan C, Golley F, Hall J, Hall J (1980) Nutrient scavenging of rainfall by the canopy of an Amazonian rain forest. *Biotropica* 12:61-66
- Kamprath EJ (1991) Appropriate measurements of phosphorus availability in soils of the semi-arid tropics. En: Johanson C, Lee KK, Sahrawat KL (eds) *Phosphorus nutrition of grain legumes in the semi-arid tropics*. ICRISAT, India, p 23-31
- Kauffman JB, Sanford RL, Cummings DL, Salcedo IH, Sampaio EVSB (1993) Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires in neotropical dry forest. *Ecology* 74:140-151
- Kummerow J, Castellanos J, Maass M, Larigauderie A (1990) Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90:73-80
- Lambert JDH, Arnason JT, Gale JL (1980) Leaf-litter and changing nutrient levels in a seasonally dry tropical hardwood forest, Belize. *Plant Soil* 55:429-433
- Lawson DR, Winchester JW (1979) Sulfur, potassium and phosphorus associations in aerosols from South American tropical rain forests. *J Geophys Res* 84:3723-3727
- Lesack LFW (1993) Export of nutrients and major ionic solutes from a rain forest catchment in a Central Amazon Basin. *Water Resour Res* 29:743-758
- Lesack LFW, Melack JM (1991) The deposition, composition and potential sources of major ionic solutes in rain of the Central Amazon Basin. *Water Resour Res* 27:2953-2977
- Lewis WM (1986) Nitrogen and phosphorus runoff losses from a nutrient-poor tropical moist forest. *Ecology* 67:1275-1282

- Lodge DJ, Mc Dowell WH, Mc Swiney CP (1994) The importance of nutrient pulses in tropical forest. *Trends Ecol Evol* 9:384-387
- López Guerrero A (1992) Escorrentía en pequeñas cuencas hidrológicas con selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. Tesis Licenciatura en Biología, ENEP-Iztcala, UNAM
- Lott EJ, Bullock SH, Solís Magallanes JA (1987) Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235
- Lugo AE, Murphy PG (1986) Nutrient dynamics of a Puerto Rican subtropical dry forest. *J Trop Ecol* 2:55-72
- Martínez Yrizar A, Sarukhán J (1990) Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *J Trop Ecol* 6:433-444
- Martínez Yrizar A, Maass JM, Pérez Jiménez LA, Sarukhán J (en prensa) Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *J Trop Ecol*
- Maass JM, Vose JM, Swank WT, Martínez Yrizar A (1995) Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *For Ecol Manage* 74:171-180
- Mosley MP (1982) Subsurface flow velocities through selected forest soils, South Island, New Zealand. *J Hydrol* 55:65-92
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forests. *Ann Rev Ecol Syst* 17:67-88
- Murphy J, Riley JP (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analyt Chim Acta* 27:31-36
- Nye PH (1961) Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant Soil* 13:334-346
- Ohno T, Zibilske LM (1991) Determination of low concentrations of phosphorus in soil extracts using malachite green. *Soil Sci Soc Am J* 55:892-895

- Pringle CM, Triska FJ (1991) Spatial variation in phosphate concentrations of small-order streams draining volcanic landscapes in Costa Rica: sources and implications for nutrient cycling. En: Tiessen H, López Hernández D, Salcedo IH (eds) Phosphorus cycles in terrestrial and aquatic ecosystems regional workshops: South and Central America, SCOPE Proceedings. Saskatchewan Institute of Pedology, Saskatoon, p 70-83
- Ryden JL, Syers JK, Harris RF (1973) Phosphorus in runoff and streams. *Adv Agron* 25:1-45
- Salcedo IH, Elliot ET, Sampaio EVSB (1991) Mechanisms controlling phosphorus retention in the litter mat of Atlantic coastal forests. En: Tiessen H, López Hernández D, Salcedo IH (eds) Phosphorus cycles in terrestrial and aquatic ecosystems regional workshops: South and Central America, SCOPE Proceedings. Saskatchewan Institute of Pedology, Saskatoon, p 109-120
- Sánchez PA (1976) Properties and management of soils in the tropics. Wiley, New York
- Sarukhán J, Maass JM (1990) Bases ecológicas para un manejo sostenido de los ecosistemas: el sistema de cuencas hidrológicas. En: Leff E (ed) Medio ambiente y desarrollo en México. UNAM-Porrúa, México, p 81-114
- Sharpley AN, Singh V, Uehara G, Kimble J (1989) Modeling soil and plant phosphorus dynamics in calcareous and highly weathered soils. *Soil Sci. Soc Am J* 53:153-158
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC (1989) Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338:499-500
- Singh L, Singh JS (1991) Storage and flux of nutrients in a dry tropical forest in India. *Annals Bot* 68:275-284

- Singh L, Singh JS (1993) Importance of short-lived components of a dry tropical forest for biomass production and nutrient cycling. *J Veg Sci* 4:681-686
- Sobrado MA (1991) Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Funct Ecol* 5:608-616
- Sobrado MA (1993) Trade-off between water transport efficiency and leaf-span in a tropical dry forest. *Oecologia* 96:19-23
- Solis E (1993) Características físicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM
- Sollins P (1991) Effects of soil microstructure on phosphorus sorption in soils of humid tropics. En: Tiessen H, López Hernández D, Salcedo IH (eds) Phosphorus cycles in terrestrial and aquatic ecosystems regional workshops: South and Central America, SCOPE Proceedings. Saskatchewan Institute of Pedology, Saskatoon, p 168-175
- Stallard RF, Edmond JM (1981) Geochemistry of the Amazon. I Precipitation chemistry and the marine contribution to the dissolved load at the time of peak discharge. *J Geophys Res* 86:9844-9858
- Stark NM, Jordan CF (1978) Nutrient retention by root mat of an Amazonian rain forest. *Ecology* 59:434-437
- STATISTICA (1993) STATISTICA User guide. Complete Statistical System Statsoft. OK
- Steinhardt U (1979) Untersuchungen über den Wasser- und Nährstoffhaushalt eines andinen Wolkenwaldes in Venezuela. *Göttinger Bodenkundliche Berichte* 56:1-185
- Technichon Autoanalyzer II (1978) Technichon publication methods. Technichon Instrument Corporation, New York
- Vitousek PM (1984) Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65:285-298

- Vitousek PM, Turner DR, Parton WJ, Sanford RL (1994) Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai'i: patterns, mechanisms, and models. *Ecology* 75:418-429
- Vogt KA, Grier CC, Vogt DJ (1986) Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Adv Ecol Res* 15:303-377
- Zarco AE (1994) Influencia del patrón de lluvias en la humedad del suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis Licenciatura en Geografía, Facultad de Filosofía y Letras, UNAM

Tabla 1. Concentración de P (mg l^{-1}) en la precipitación bruta en el bosque tropical seco de Chamela, México. Los valores son medias con errores estándar entre paréntesis.

	1990	1991	1992	1993	1994
Enero	n.p.	n.p.	0.006 (0.003)	n.p.	n.p.
Febrero	n.p.	n.p.	0.006 (0.002)	n.p.	n.p.
Junio	0.035 (0.017)	0.022 (0.004)	n.p.	0.013 (*)	0.052 (0.032)
Julio	0.008 (0.002)	0.026 (0.005)	0.035 (0.030)	0.005 (0.004)	0.014 (0.009)
Agosto	0.036 (0.010)	0.026 (0.005)	0.021 (0.013)	0.010 (*)	0.011 (*)
Septiembre	0.021 (0.005)	0.035 (0.003)	0.009 (0.005)	0.058 (0.032)	0.032 (*)
Octubre	0.047 (0.008)	n.p.	0.020 (*)	n.p.	0.007 (0.003)
Noviembre	n.p.	0.045 (0.012)	n.p.	0.039 (0.019)	n.p.
Anual ¹	0.028 (0.007)	0.029 (0.003)	0.020 (0.010)	0.029 (0.010)	0.022 (0.009)
Precipitación anual (mm)	560	710	1090	960	435

(*) Datos correspondientes a dos colectas.

n.p. No ocurrieron precipitaciones húmedas.

¹ Media y error estándar estimados para el total de eventos de precipitación en el año.

Tabla 2. Modelos de regresión para el ingreso de P por precipitación bruta en el bosque tropical seco de Chamela, México (1990-1994).

Modelo	Intercepta	Coefficientes	r ²	p
Precipitación anual acumulada	89.281	0.568	.32	.318
Número de eventos	191.350	-0.236	.05	.703
Volumen de precipitación mayor de 30 mm	114.450	0.255	.07	.678
Volumen de precipitación menor de 30 mm	5.549	0.962	.93	.009

Tabla 3. Concentración (mg kg^{-1}) y bancos (kg ha^{-1}) de P mineral en el suelo del bosque tropical seco de Chamela, México. Todos los valores son medias de 4 replicas con error estándar entre paréntesis.

	Concentración	Bancos de P
Cuadro 1		
Suelo (0-5 cm)	1.86 (0.69)	0.641 (0.236)
Suelo (5-20 cm)	0.65 (0.34)	0.965 (0.501)
Cuadro 2		
Suelo (0-5 cm)	1.44 (0.22)	0.495 (0.077)
Suelo (5-20 cm)	2.30 (0.83)	3.414 (1.230)
Cuadro 3		
Suelo (0-5 cm)	4.98 (1.66)	1.717 (0.533)
Suelo (5-20 cm)	4.56 (0.57)	6.787 (0.847)

Tabla 4. Intercepción (%) de la precipitación por la vegetación en el bosque tropical seco de Chamela, México. Los valores son medias de la intercepción con errores estándar entre paréntesis.

	1990	1991	1992	1993	1994
Cuadro 1	32.45 (10.85)	19.48 (5.72)	21.29 (8.84)	23.30 (5.71)	20.40 (8.93)
Cuadro 2	34.97 (9.84)	24.74 (4.45)	27.38 (6.89)	26.16 (6.37)	26.14 (7.56)
Cuadro 3	36.01 (9.81)	19.33 (4.80)	20.65 (5.65)	26.38 (7.09)	27.03 (6.19)
Anual¹	34.49 (10.08)	21.06 (4.81)	22.14 (7.06)	25.29 (6.21)	25.86 (7.05)
Lluvia indirecta (mm)	386	520	894	735	322

¹ Media y error estándar estimados para el total de eventos de precipitación en el año.

Tabla 5. Concentración (mg l^{-1}) y flujos ($\text{kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) de P por lluvia indirecta en el bosque tropical seco de Chamela, México. Todos los valores son medias con errores estándar entre paréntesis.

	1990	1991	1992	1993	1994
Cuadro 1					
Concentración	0.124 (0.056)	0.065 (0.006)	0.055 (0.018)	0.085 (0.015)	0.027 (0.012)
Flujo neto	0.318	0.203	0.270	0.234	-0.017
Cuadro 2					
Concentración	0.095 (0.019)	0.120 (0.014)	0.110 (0.035)	0.096 (0.020)	0.133 (0.044)
Flujo neto	0.244	0.374	0.540	0.231	0.347
Cuadro 3					
Concentración	0.216 (0.069)	0.413 (0.071)	0.395 (0.086)	0.419 (0.071)	1.115 (0.251)
Flujo neto	0.554	1.288	1.937	1.477	2.849
Anual¹					
Concentración	0.144 (0.036)	0.199 (0.025)	0.174 (0.036)	0.196 (0.027)	0.440 (0.108)
Flujo neto	0.369	0.621	0.912	0.638	0.843

¹ Media y error estándar estimados para el total de eventos de precipitación en el año.

Tabla 6. Concentración (%) y flujos (kg ha^{-1}) de P en la hojarasca del bosque tropical seco de Chamela, México. Los valores son medias con errores estándar entre paréntesis.

	Enero-Junio	Julio-Diciembre
<i>Cuenca I</i>		
Cuadro 1		
Concentración	0.109 (0.010)	0.064 (0.003)
Flujo	0.465	1.688
Cuadro 2		
Concentración	0.103 (0.004)	0.065 (0.003)
Flujo	0.524	1.543
Cuadro 3		
Concentración	0.150 (0.011)	0.121 (0.005)
Flujo	2.751	3.041
<i>Cuenca II</i>		
Cuadro 4		
Concentración	0.099 (0.006)	0.096 (0.005)
Flujo	1.712	2.709

Continuación

	Enero-Junio	Julio-Diciembre
<i>Cuenca III</i>		
Cuadro 5		
Concentración	0.099 (0.006)	0.101 (0.004)
Flujo	2.380	2.295
<i>Cuenca IV</i>		
Cuadro 6		
Concentración	0.116 (0.005)	0.074 (0.005)
Flujo	0.524	2.095
<i>Cuenca V</i>		
Cuadro 7		
Concentración	0.101 (0.013)	0.071 (0.003)
Flujo	1.291	1.986

Tabla 7. Concentración (%) y bancos (kg ha^{-1}) de P en el mantillo del bosque tropical seco de Chamela, México. Los valores son medias con errores estándar entre paréntesis.

	Enero	Mayo	Septiembre	Noviembre
<i>Cuenca I</i>				
Cuadro 2				
Concentración	0.085 (0.014)	0.057 (0.005)	0.055 (0.006)	0.074 (0.021)
Banco	5.505 (0.890)	3.791 (0.433)	2.146 (0.261)	3.947 (1.122)
Cuadro 3				
Concentración	0.190 (0.019)	0.116 (0.009)	0.100 (0.013)	0.138 (0.019)
Banco	12.412 (1.193)	7.139 (0.792)	4.139 (0.303)	7.105 (1.779)
<i>Cuenca IV</i>				
Cuadro 6				
Concentración	0.143 (0.022)	0.070 (0.005)	0.076 (0.008)	0.106 (0.021)
Banco	6.998 (1.615)	3.307 (0.308)	3.133 (0.365)	3.594 (0.558)

Tabla 8. Concentración (mg kg^{-1}) y bancos (kg ha^{-1}) de P biodisponible en el suelo del bosque tropical seco de Chamela, México. Los valores son medias con errores estándar entre paréntesis.

	Concentración	Bancos de P
Cuadro 1		
Suelo (0-5 cm)	0.24 (0.03)	0.088 (0.006)
Suelo (5-20 cm)	0.08 (0.02)	0.123 (0.022)
Cuadro 2		
Suelo (0-5 cm)	0.32 (0.07)	0.122 (0.027)
Suelo (5-20 cm)	0.12 (0.03)	0.169 (0.046)
Cuadro 3		
Suelo (0-5 cm)	1.42 (0.56)	0.292 (0.029)
Suelo (5-20 cm)	0.73 (0.28)	0.462 (0.098)

Tabla 9. Concentración (mg l^{-1}) y salidas ($\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$) de P disuelto en el agua de escorrentía del bosque tropical seco de Chamela, México. Los valores son medias de 5 cuencas con errores estándar entre paréntesis.

	1990	1991	1992	1993	1994
Concentración	0.056 (0.028)	0.089 (0.016)	0.037 (0.012)	0.089 (0.022)	0.120 (0.010)
Salidas	0.005 (0.001)	<0.001 <(0.001)	0.102 (0.023)	n.d.	n.d.

n.d. No hay datos.

Tabla 10. Concentración ⁽¹⁾ y salidas ($\text{kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) de P en forma particulada y en sedimentos durante 1993 en el bosque tropical seco de Chamela México. Los valores son medias de 5 cuencas con errores estándar entre paréntesis.

	Materia particulada	Sedimentos
Concentración	0.072 (0.001)	196 (14)
Salidas	0.003 <(0.001)	0.002 <(0.001)

⁽¹⁾ La concentración de P en la materia particulada en (%) y en los sedimentos en mg kg^{-1} .

Tabla 11. Concentración de P en la precipitación bruta en sitios seleccionados del trópico.

Sitio	Precipitación (mm d ⁻¹)	P (mg l ⁻¹)	Período	Ref.
México	4.1	0.026	Lluvias	(1)
Amazonas	3.3	0.003	Secas	(2)
	10.5	0.002	Lluvias	
Java	0.5	0.130	Secas	(3)
	23.6	0.018	Lluvias	

Ref. (1) Este estudio; (2) Lesack y Melack 1991; (3) Bruijnzeel 1989

Tabla 12. Ingreso anual de P por precipitación bruta en estaciones seleccionadas del trópico. Todos los sitios son de bosques tropicales húmedos con excepción de México.

Sitio	Precipitación anual (mm)	PO ₄ -P (kg ha ⁻¹)	Ref.
México	740	0.14	(1)
Venezuela	1575	1.10	(2)
Australia	1650	0.18	(3)
Ghana	1850	0.40	(4)
Amazonas	2050	0.10	(5)
Amazonas.	2545	0.10	(6)
Papua	3800	0.50	(7)
Java	4670	1.20	(8)

Ref. (1) Este estudio; (2) Steinhart 1979, citado en Bruijnzeel 1990; (3) Westman 1978, citado en Bruijnzeel 1989; (4) Nye 1961; (5) Franken y Leopoldo 1984; (6) Anónimo 1972; (7) Edwards 1982; (8) Bruijnzeel 1989

Tabla 13. Salida de P disuelto de pequeñas cuencas con bosque tropical. Todos son bosques tropicales húmedos, con excepción de Chamela, México.

Sitio	Precipitación (mm)	Escurrimiento (mm)	P-salidas (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	Ref.
México	740	78	0.036 ²	(1)
Brasil	2475	825	0.301 ²	(2)
Amazonas	2870	1692	0.047 ²	(3)
Panama	2290	635	0.009 ¹	(4)
Amazonas	2600	1600	0.082 ²	(5)

Ref. (1) Este estudio; (2) Brinkmann 1985; (3) Lesak 1993; (4) Franken y Leopoldo 1984; (5) Fisher et al. 1991

¹ Fósforo disuelto total

² Fosfatos (PO₄)³⁻

Tabla 14. Relación entre las cantidades de P biodisponible (P_i) y de P mineral (P-apatita) en el suelo de la Cuenca 1 del bosque tropical seco de Chamela, México.

Profundidad del suelo (cm)	Cuadro 1	Cuadro 2	Cuadro 3
0 - 5	0.129	0.222	0.285
5 - 20	0.048	0.052	0.160

Tabla 15. Concentración y flujos de P asociado a la materia orgánica en bosques tropicales y subtropicales secos. Índice relativo (IR) calculado como $P_{\text{hoja}}/P_{\text{hojarasca}}$, donde P_{hoja} es la concentración de P en la hoja, y $P_{\text{hojarasca}}$ es concentración en la hojarasca. Tiempo de residencia (Tr) estimado como $P_{\text{banco}}/P_{\text{flujo}}$, donde P_{banco} es el banco de P en el mantillo y P_{flujo} es el flujo anual de P por producción de hojarasca.

Sitio	Hoja	Hojarasca (%)	Mantillo	IR	Hojarasca (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	Mantillo (kg ha ⁻¹)	Tr (años)
México ¹	0.28	0.10	0.10	2.8	3.57	5.27	1.5
México ²							
hojas	0.28	0.11	0.08	2.5	2.5	2.5	1.0
ramas		0.13	0.07		3.4	5.0	1.5
India ³	0.12	0.07	0.07	1.7	5.78	2.83	0.5
Puerto Rico ⁴	0.06	0.02	0.03	3.0	0.79	3.70	4.7
Belize ⁵	0.10	0.07	0.01	1.4	0.92	0.10	0.1

Ref. (1) Concentración de P en la hoja fuente Esteban et al. en prep.; los demás datos de este estudio; (2) Jaramillo y Sanford (en prensa), datos correspondientes al mismo sitio y tomados durante 1982; (3) Singh y Singh 1991, 1993; (4) Lugo y Murphy 1986; (5) Lambert et al. 1980.

Tabla 16. Ciclaje del P en el bosque tropical seco de Chamela, México.

P	
Ingresos	
(kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	
1. Precipitación bruta	0.14
2. Intemperismo	0.16
Reciclamiento	
a. Flujos	
(kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	
Hojarasca	3.57
Lluvia indirecta	0.67
b. Bancos	
(kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	
Mantillo	5.23
c. Circulación de P	
[a/(a+b)]	0.45
Salidas	
(kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	
0.04	

Textos figuras

Figura 1 Ingreso anual de P por precipitación bruta en el bosque tropical seco de Chamela, México.

Fig. 2 Flujo neto de P por lluvia indirecta en el bosque tropical seco de Chamela, México. Los símbolos representan: ■-1990, □-1991
●-1992, ○-1993, ▲-1994.

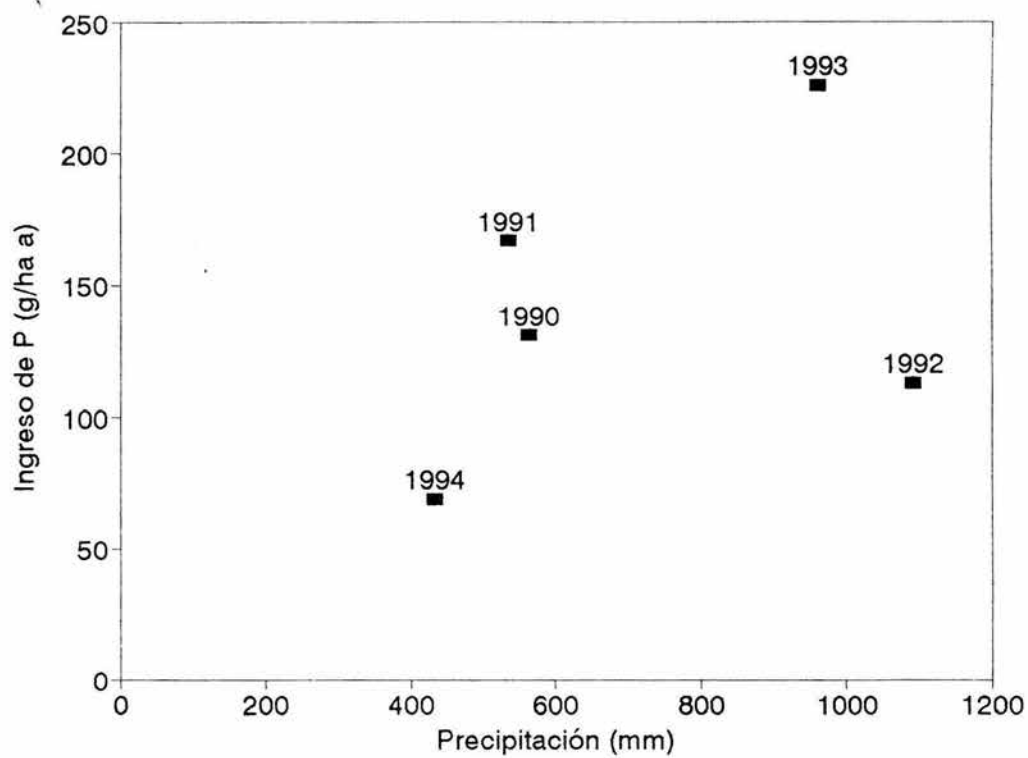
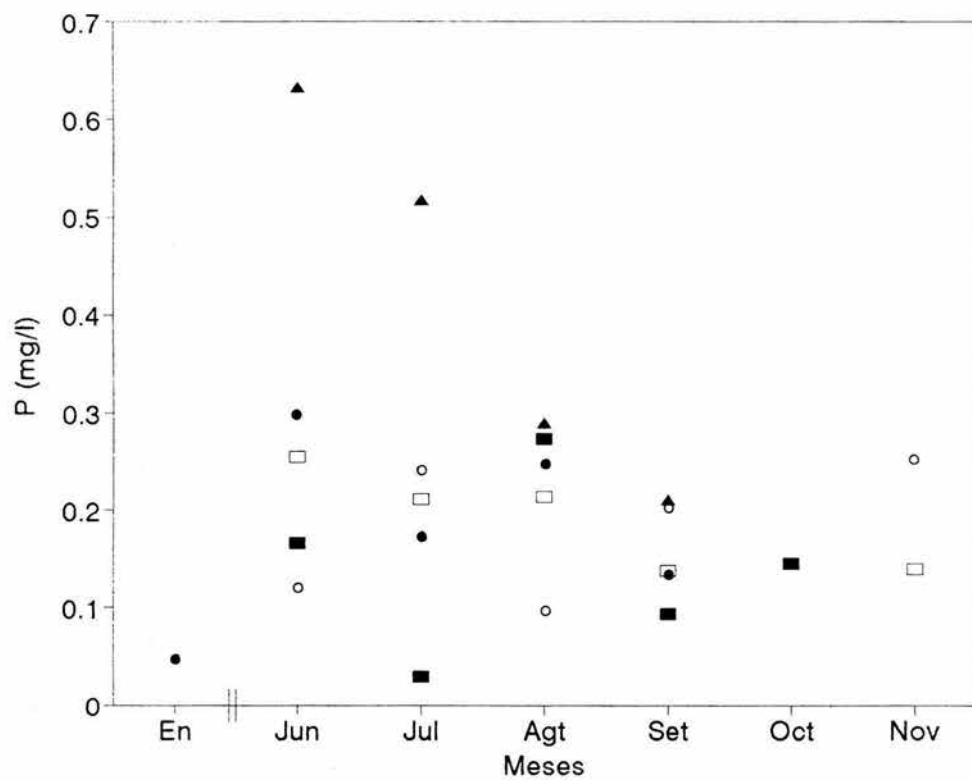
Figura 1.

Figura 2.



Consideraciones finales

Los datos evidencian que ingresan cantidades similares de P por precipitación bruta y por intemperismo al ecosistema tropical estacional de Chamela. Se demuestra que la intemperización química es significativa en los primeros 30 cm del perfil del suelo, y sus productos accesibles para la absorción vegetal y la inmovilización microbiana. Si bien en este ecosistema la disolución mineral está limitada a un período no mayor de seis meses, la presencia de caolinita indica alta lixiviación durante la estación húmeda.

La precipitación bruta representa una contribución importante de P al ecosistema. Los datos muestran una elevada concentración de P en la precipitación. Esta concentración elevada sugiere que la deposición seca podría dominar el aporte de P en la lluvia. Esta contribución de polvos podría ser aún mayor a la estimada debido a la subestimación del método (Johnson y Lindberg 1992), por los efectos aerodinámicos en la deposición de partículas (Lovett 1994). Considerando que la roza-tumba-quema de los bosques secos produce elevados ingresos de P a la atmósfera (Kauffman et al. 1993), y la baja movilidad de las partículas (Ross y Lindberg 1994), el probable dominio de la deposición seca en los ingresos de P por precipitación, sugiere reciclados locales y efectos de la transformación de los bosques. La comprobación de esta hipótesis exige mediciones separadas de la deposición seca y la deposición húmeda.

Este estudio establece que la inmovilización constituye un importante mecanismo en la conservación del P y en la regulación de su disponibilidad. Los flujos de inmovilización-mineralización al comienzo del período húmedo son elevados. Sin embargo, estos pulsos podrían caer rápidamente como consecuencia del disparo en la producción de raíces finas (Kummerow et al. 1990), en respuesta

al aumento de la humedad del suelo (Kavanagh y Kellman 1992). Si bien se observó una disminución del P soluble e inmovilizado durante la estación lluviosa, y una baja percolación, lo cual sugiere que los bancos solubles son absorbidos por la vegetación luego del inicio de las precipitaciones, este probable acoplamiento entre la producción de raíces y la disminución del P en el suelo, necesita validación en terreno.

En el presente estudio se planteó la hipótesis de un ciclo conservativo del P. Sin embargo, la moderada eficiencia de uso del P por parte de la vegetación evidenciada en los datos, podría reflejar inconsistencias con un ciclo conservativo. La eficiencia de uso de nutrientes (Vitousek 1982; Shaver y Melillo 1984) tiene limitaciones al no considerar la asignación de la producción a diferentes tejidos (Pastor y Bockheim 1984), la reabsorción de nutrientes de la hoja (Shaver y Melillo 1984; Schlesinger et al. 1989; Pugnaire y Chapin 1993), el tiempo de renuevo de las partes vegetativas (Cole y Rapp 1981), la cinética de absorción de las raíces (Gray y Schlesinger 1983; Birk y Vitousek 1986; Schlesinger et al. 1989; Caldwell 1994) y la movilización de los nutrientes almacenados. Recientemente, Bridgham et al. (1995) proponen como un índice más apropiado definir la eficiencia de uso de nutrientes teniendo en cuenta la disponibilidad. En Chamela los valores de P-resina, los cuales reflejan de forma más adecuada la disponibilidad del nutriente (Fixen y Grove 1990), son bajos. Además, el P soluble y el P inmovilizado disminuyen durante la estación lluviosa, sin que se observe un aumento en el P adsorbido. Estas evidencias indican una alta demanda de P por parte de la vegetación y, probablemente, una limitada disponibilidad. Si bien, durante la descomposición ocurre la demanda de energía y de enzimas por parte de la biomasa microbiana, los elevados bancos de P soluble e inmovilizados en el mantillo (Capítulo 1), indican que no ocurren limitaciones de C y de N para la mineralización del nutriente. La

comprobación de estas hipótesis exige la realización de experimentos de fertilización en el campo.

A pesar de que el ecosistema puede retener y acumular P, las salidas de este nutriente en forma disuelta son elevadas. La exportación de P soluble podría representar el lixiviado de: 1) P orgánico del mantillo y del suelo, favorecido por su mayor movilidad (Ryden et al. 1973; Qualls et al. 1991; Donald et al. 1993); 2) P acumulado en las partes bajas de las cuencas (Capítulo 3); 3) P producto de la disolución mineral en las partes profundas del suelo. Determinar la contribución de estas fuentes de P, exige el análisis de las formas orgánicas e inorgánicas del P disuelto exportado, y mediciones *in situ* de la dinámica del nutriente en el suelo más profundo.

Es conocida la relación entre los ciclos de nutrientes cerrados y la baja disponibilidad de P en los suelos tropicales muy intemperizados, en los bosques húmedos (Baillie 1989; Burnham 1989) y en los bosques estacionales (Lugo y Murphy 1986). Los resultados de este estudio evidencian que el ciclaje cerrado de P puede desarrollarse aún cuando se producen significativos ingresos por intemperismo. En estos ecosistemas, el déficit hídrico (Barradas y Fanjul 1985), la alta retención del agua en el suelo superficial (Capítulo 1) y la rápida pérdida de humedad (Borchert 1994), generan aparentemente la necesidad de asignar una mayor parte del sistema radicular a los horizontes superiores (Kummerow et al. 1990). Como consecuencia de este patrón en la distribución de raíces los productos de la intemperización química en las partes más profundas del suelo, podrían ser exportados sin su utilización por la vegetación. La proliferación de raíces superficiales puede reflejar la demanda de las plantas (Friend et al. 1990; Caldwell 1994) y evidenciar la adaptación a la baja disponibilidad de nutrientes y de agua (Lambers y Poorter 1992; Cannell y Dewar 1994). La mayor concentración de raíces en el suelo superficial podría contribuir a una mayor adquisición de P y

explicar la caída en su disponibilidad durante la época húmeda. Sin embargo, esta relación entre disponibilidad y absorción de P y la densidad de raíces necesita ser demostrada en terreno.

En resumen, la rápida pérdida del agua en el suelo parece regular el ciclo del P en el bosque tropical seco de Chamela. La baja difusión del P en el suelo cuando cae la humedad, limitaría su absorción por parte de las plantas. El hecho de que el P se concentre en los primeros centímetros del suelo, donde es más rápida la caída de humedad por evapotranspiración y mayor la biomasa radicular, acelera su circulación y favorece su ciclaje cerrado. Debido a ello, esta forma conservativa de circulación del P, probablemente se desarrolle también en otros sitios de Chamela donde el material parental es granítico.

Referencias

- Baillie IC (1989) Soil characteristics and classification in relation to the mineral nutrition of tropical wooded ecosystems. En: Proctor J (ed) Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, p 15-26
- Barradas V, Fanjul L (1985) Equilibrio hídrico y evapotranspiración en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México. *Biótica* 10:199-218
- Birk EM, Vitousek PM (1986) Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology* 67:69-79
- Borchert R (1994) Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75:1437-1449
- Bridgham SD, Pastor J, Mc Clagherty CA, Richardson CJ (1995) Nutrient-use efficiency: a litterfall index, a model, and a test along a nutrient availability gradient in North Carolina peatlands. *Am Nat* 145:1-21
- Burnham CP (1989) Pedological processes and nutrient supply from parent material in tropical soils. En: Proctor J (ed) Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, p 27-41
- Caldwell MM (1994) Exploiting nutrients in fertile soil microsites. En: Caldwell MM, Pearcy RW (eds) Ecophysiological processes. Above- and belowground. Academic Press, London, p 325-347
- Cannell MGR, Dewar RC (1994) Carbon allocation in trees: a review of concepts for modeling. *Adv Ecol Res* 25:59-104
- Cole DW, Rapp M (1981) Elemental cycling in forest ecosystem. En: Reichle DE (ed) Properties of forest ecosystems. Cambridge University Press, London, p 341-419

- Donald RG, Anderson DW, Steward JWB (1993) Potential role of dissolved organic carbon in phosphorus transport in forested soils. *Soil Sci Soc Am J* 57:1611-1618
- Fixen PE, Grove JH (1990) Testing soils for phosphorus. En: Westerman RL (ed) *Soil testing and plant analysis*. SSSA Book Series, Wisconsin, p 141-180
- Friend AL, Eide MR, Hinckley TM (1990) Nitrogen stress alters root proliferation in Douglas-fir seedlings. *Can J For Res* 20:1524-1529
- Gray JT, Schlesinger WH (1983) Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. *J Ecol* 71:43-56
- Johnson DW, Lindberg SE (1992) Atmospheric deposition and forest nutrient cycling. *Ecological Study Series 91*, Springer-Verlag, New York
- Kauffman JB, Sanford RL, Cummings DL, Salcedo IH, Sampaio EVSB (1993) Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires in neotropical dry forest. *Ecology* 74:140-151
- Kavanagh T, Kellman M (1992) Seasonal pattern of fine root proliferation in a tropical dry forest. *Biotropica* 24:157-165
- Kummerow J, Castellanos J, Maass M, Larigauderie A (1990) Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous forest. *Vegetatio* 90:73-80
- Lambers H, Poorter H (1992) Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv Ecol Res* 23:187-261
- Lovett GM (1994) Atmospheric deposition of nutrients and pollutants in North America: an ecological perspective. *Ecol Appl* 4:629-650
- Lugo AE, Murphy PG (1986) Nutrient dynamics of a Puerto Rican subtropical dry forest. *J Trop Ecol* 2:55-72

- Pastor J, Bockheim G (1984) Distribution and cycling of nutrients in aspen (*Populus tremuloides* Michx.)-mixed hardwood-spodosol ecosystem in northern Wisconsin. *Ecology* 65:339-353
- Pugnaire FI, Chapin FS (1993) Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen Mediterranean species. *Ecology* 74:124-129
- Qualls RG, Haines BL, Swank WT (1991) Fluxes of dissolved organic nutrients and humic substances in a deciduous forest. *Ecology* 72:254-266
- Ross HB, Lindberg SE (1994) Atmospheric chemical input to small catchments. En: Moldan B, Cerny J (eds) *Biogeochemistry of small catchments: a tool for environmental research*. John Wiley & Sons, Chichester, p 55-84
- Ryden JC, Syers JK, Walker TW (1973) Phosphorus in run-off and streams. *Adv Agron* 25:1-45
- Shaver GR, Melillo JM (1984) Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. *Ecology* 65:1491-1510
- Schlesinger WH, De Lucia EH, Billings WD (1989) Nutrient use efficiency of woody plants on contrasting soils in the western Great Basin, Nevada. *Ecology* 70:105-113
- Vitousek PM (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am Nat* 119:553-572