



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ECOLOGÍA

**EFFECTO DE LA CALIDAD DE LA MATERIA ORGÁNICA ASOCIADA A DOS
ESPECIES DE *QUERCUS* SOBRE LA DESCOMPOSICIÓN DEL MANTILLO EN UN
BOSQUE TEMPLADO DECIDUO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

BRUNO MANUEL CHÁVEZ VERGARA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FELIPE GARCÍA OLIVA
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. JORGE D. ETCHEVERS BARRA
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, UNAM.
DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM

Morelia, Mich.

Marzo 2015



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de (Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas), del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de noviembre del 2014, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno **CHÁVEZ VERGARA BRUNO MANUEL** con número de cuenta **508019476**, con la tesis titulada: "Efecto de la calidad de la materia orgánica asociada a dos especies de *Quercus* sobre la descomposición del mantillo en un bosque templado deciduo", bajo la dirección del Dr. Felipe F. García Oliva:

Presidente:	Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento
Vocal:	Dr. Gerardo Vázquez Marrufo
Secretario:	Dr. Antonio González Rodríguez
Suplente:	Dra. Yareni Perroni Ventura
Suplente:	Dr. Jorge D. Etchevers Barra

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 26 de febrero del 2015.

M. del Coro Arizmendi

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

- Al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México
- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para los estudios de Doctorado en Ciencias Biológicas (No. beca 215406)
- Al proyecto PAPIIT-DGAPA, UNAM Número IV201015 por el financiamiento parcial de la presente tesis.

A los miembros del comité tutor:

- Dr. Felipe F. García Oliva (Laboratorio de Biogeoquímica de Suelos, CIEco, UNAM)
- Dr. Jorge D. Etchevers Barra (Laboratorio de Fertilidad de Suelos, Colegio de Posgraduados)
- Dr. Antonio González Rodríguez (Laboratorio de Genética de la Conservación, CIEco, UNAM)

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A los investigadores y/o personal técnico externos al Laboratorio de Biogeoquímica de Suelos (CIEco, UNAM) involucrados en los análisis efectuados en la presente tesis:

- Dr. Agustín Merino García (Unidad de Xestión Forestal Sostible, USC)
- Dra. Josefa Salgado Carballo (Departamento de Física Aplicada, USC)
- Dra. Verónica Piñeiro Gomez, Carlos M. Roca, Montserrat Gómez y Ezequiel Vázquez (RIAIDT, USC)
- Dr. Ken Oyama Nakagawa y Dr. Victor Rocha (Laboratorio de Ecología Genética y Molecular, CIEco UNAM)
- Dr. Gerardo Vazquez Marrufo (Centro Multidisciplinario de Estudios en Biotecnología, UMSNH)

A Ofelia I. Beltrán Paz, gracias por tu paciencia, amor y apoyo incondicional en este camino en el que decidiste acompañarme.

A mis padres Manuel Chávez Ortega y Candelaria Vergara Alonso, porque gracias a su amor y apoyo incondicional hemos llegado juntos a esto.

A mis hermanos (Beto, Bere, Benja y Carlos), gracias por aguantarme y siempre echarme una mano.

A mis sobrinos (Manuel, Jazmín, Jorge, Ashley, Dennise, Ángel), por estar siempre conmigo y recordarme que hay más cosas que el trabajo.

A Gustavo Flores Victoria[†], Adriana Paz Valenzuela y Gustavo Flores Paz, la familia que me adoptó.

A Felipe García Oliva, por permitirme ser tu alumno y por enseñarme mucho más que sólo biogeoquímica.

A **Agustín Merino García**, por ser un gran apoyo en la fase final del doctorado más allá de lo que involucra únicamente lo académico.

A la **Dra. Yareni Perroni Ventura**, al **Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento** y al **Dr. Gerardo Vázquez Marrufo**, por sus valiosos comentarios para mejorar la tesis.

Al **QFB. David Tolentino Magaña**, por su invaluable apoyo en el trabajo de campo y análisis químicos de las muestras de esta tesis. Davicho sin ti esto no hubiera sido tan divertido y tan eficiente... ¡gracias, todas las gracias!

A la **buena gente de la USC Lugo (Vero, Beto, Pepi, Montse y Bea)**, por su paciencia y disposición para explicarme pero sobre todo por recibirme y tratarme tan bien.

A **Sergio Pérez y familia**, por su apoyo durante todos los años que visité el sitio de estudio.

A **Dolores Rodríguez Guzmán** y **Alejandro Rebollar Villagómez**, por su invaluable apoyo y amistad.

A **Octa, Lety, Juan Carlos, Jeff, Lauro, Sandy, Brice, Madian, Jarumi, Itzi e Isela** y **muchos más que faltan**... carnalitos gracias por todo.

A los **Valencianos**, por estar ahí siempre echándonos porras.

A los **compañeros del Laboratorio de Biogeoquímica de Suelos, Ofe, Cris, Cel, Yun, Dai e Ingrid**, gracias por sus comentarios hacía mi proyecto y por las muchas horas de pláticas.

Al **M. en C. Rodrigo Velázquez Duran** y al **Dr. Víctor Rocha**, por todo el apoyo para el buen desempeño en el trabajo de laboratorio.

Al MTI. Heberto Ferreira Medina, a la Ing. Atzimba López Maldonado y al MTI. Alberto Valencia García, por todas las facilidades técnicas en cómputo, telecomunicaciones y documentación digital prestadas durante el desarrollo de la presente tesis.

A Azu y la buena gente de Na' Atzin, ustedes saben por qué.

A Hayo y al kalpulli Yahuimazatl, por recibirme y hacerme parte de esa familia.

A todos Gracias, Graxinhas, Tlazocamatli.



Fray Bernardino de Sahagún divide los árboles en mayores y menores encontrándose entre los primeros los cipreses, oyameles, pinos, fresnos y el encino o roble también

llamado auaquáuitl o ahuacuahuitl.

Códice Mendoza

«Como es arriba, es abajo; como es abajo, es arriba», y la comprensión de este principio da una clave para resolver muchos de los más oscuros problemas y paradojas de los misteriosos secretos de la Naturaleza.

Anonimo

El Kybalión

Una vez más... Ehhh familia, tesis dedicada a:

A Ofe, mi compañera de vida

A mis padres

A mis hermanos

A mi familia consanguínea y extendida

Índice

Resumen	1
Abstract	4
1. Capítulo 1. Introducción general.....	7
1.1. Objetivo general.....	10
1.2. Objetivos particulares.....	10
1.3. Estructura de la tesis.....	11
1.4. Literatura citada.....	12
2. Capítulo 2. Consecuencias funcionales de la diferenciación taxonómica entre secciones del género <i>Quercus</i> : el caso de la reabsorción de nutrientes.....	19
3. Capítulo 3. Foliar nutrient resorption constrains soil nutrient transformations under two native oak species in a temperate deciduous forest in Mexico.....	46
4. Capítulo 4. Organic matter dynamics and microbial activity during decomposition of forest floor under two native neotropical oak species in a temperate deciduous forest in Mexico (<i>artículo de requisito para obtener el grado</i>).....	95
5. Capítulo 5. Efecto del sitio y la calidad química de la hojarasca en la descomposición del mantillo de dos especies de encinos deciduos en un bosque templado Neotropical.....	109
6. Capítulo 6. Conclusiones.....	151

Lista de tablas y figuras

Capítulo 2. Consecuencias funcionales de la diferenciación taxonómica entre secciones del género *Quercus*: el caso de la reabsorción de nutrientes.

Tabla 1. Valores promedio (errores estándar) de la eficiencia de reabsorción de nitrógeno (ERN) y la eficiencia de reabsorción de fosforo (ERP) por sección y fenología para las tres secciones analizadas.

Figura 1. Distribución geográfica de las diferentes secciones del género *Quercus* (Modificado de Manos et al., 1999)

Figura 2. Distribución de las especies sobre las cuales se han realizado estudios de ERN y ERP por sección y fenología (2a) y distribución del número de datos sobre ERN y ERP accesibles por sección y fenología (2b)

Figura 3. Valores promedio y errores estándar de ERN y ERP por fenología (3a) y por secciones (3b) dentro del género *Quercus*.

Figura 4. Valores promedio y errores estándar de ERN y ERP entre secciones para fenología caducifolia (4a) y para fenología perennifolia (4b) dentro del género *Quercus*.

Figura 5. Correlación entre ERN y ERP derivado del total de los datos independientemente de la sección (5a) y solamente en la sección *Lobatae* (5b)

Figura 6. Correlación entre Eficiencia de reabsorción de fosforo (ERP) y la Temperatura anual media (TMA) derivado del total de los datos independientemente de la sección y fenología.

Figura 7. Correlación entre a) Eficiencia de reabsorción de fosforo (ERP) y la Temperatura anual media (TMA) en la sección *Quercus* independientemente de la fenología; b) ERP y la Precipitación anual media (PAM) en la sección *Cerris* independientemente de la fenología; c) Eficiencia de reabsorción de nitrógeno (ERN) y TMA en la sección *Cerris* para fenología caducifolia y; d) ERN y TMA en la sección *Lobatae* para fenología caducifolia.

Lista de tablas y figuras (continuación)

Capítulo 3. Foliar nutrient resorption constrains soil nutrient transformations under two native oak species in a temperate deciduous forest in Mexico.

Tabla 1. Mass production, nutrients (concentration, ratios and flow) and nutrients resorption efficiency in litterfall samples associated to four *Quercus* conditions. Means and error standard (in parenthesis) are presented. Values of F and p derivate from one-way ANOVA analysis. Capital letters refers statistical differences ($p < 0.05$). See text for abbreviations.

Figura 1. Concentration of total C (A), N (B) P (C) and stoichiometric ratios C:N (D), C:P (E), and N:P (F) of green leaves collected monthly for tree species conditions (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions

Figura 2. Concentration of organic C (A), total N (B) total P (C) and stoichiometric ratios C:N (E), C:P (F) and N:P in forest floor litter associated with tree species conditions (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions.

Figura 3. Concentration of DOC (A), DON (B), DOP (C), dissolved NH_4^+ (D), NO_3^- (E) and DIP (F) in forest floor litter associated with three species conditions (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the

Lista de tablas y figuras (continuación)

means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions.

Figura 4. Discriminant analysis by forest floor litter (A) and soil (B) associated with conditions under study (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture).

Figura 5. Concentration of organic C (A), total N (B) total P (C) and stoichiometric ratios C:N (E), C:P (F) and N:P in soil samples associated with tree species conditions (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions.

Figura 6. Concentration of available NH_4^+ (A), NO_3^- (B) and P (C) and dissolved organic C, N and P (DOC (D), DON (E), DOP (F) in soil samples associated with tree species conditions (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions.

Figura 7. Concentration of microbial C (A), microbial N (B), $\text{C}_{\text{mic}}:\text{N}_{\text{mic}}$ ratio (C), metabolic efficiency (D), DOC transformation (E) and nitrogen net mineralization (F) in soil samples associated with tree species conditions (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions.

Figura 8. Values of carbon mineralization (A), DON transformation (B), ammonification (C), and nitrification (D), in soil collected in dry season and wet season for tree species conditions under study (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated

Lista de tablas y figuras (continuación)

and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions.

Tabla S1. F-ratios and significant levels of the repeated measures ANOVA for nutrient concentrations and nutrients ratios in green leaves samples of tree species conditions under study.

Tabla S2. F-ratios and significant levels of the repeated measures MANOVA for total and dissolved nutrient concentrations and total nutrients ratios in forest floor litter of tree species conditions under study.

Tabla S3. F-ratios and significant levels of the repeated measures MANOVA for total, available and dissolved nutrient concentrations and total nutrients ratios in soil of tree species conditions under study.

Tabla S4. Variables included and coefficients in the forward step way discriminant analysis from forest floor and soil samples type independently of sampling season.

Tabla S5. F-ratios and significant levels of the repeated measures MANOVA for microbial immobilized C and N concentrations, Cmic:Nmic ratio, metabolic efficiency, and C and N transformations in soil of tree species conditions under study.

Tabla S6. Step-way multiple regression analysis of the potential mineralization of carbon.

Figura S1. Monthly rainfall and litterfall production (during the study period) by tree species conditions under study (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and mixture).

Capítulo 4. Organic matter dynamics and microbial activity during decomposition of forest floor under two native neotropical oak species in a temperate deciduous forest in Mexico (*artículo de requisito para obtener el grado*)

Lista de tablas y figuras (continuación)

- Tabla 1.** Foliar nutrient resorption efficiency and soil characteristics, determined by Chávez-Vergara (2010), for both *Quercus* species under study. a NRE: Nutrient resorption efficiency; b pH measured in water (ratio 1:2, weight:volume) * P<0.1; ** P<0.05
- Tabla 2.** Proportion of total organic carbon in ¹³C CPMAS NMR spectra of litterfall and October litter (2011) for both *Quercus* species. Principal shift regions are shown in bold type and subregions are shown in normal type. Data from Baldock and Smernik (2002) and Johnson et al. (2013). a Lignin characterization based on ratios between specific regions of syringyl (S), guaiacyl (G) and p-hydroxyphenyl subunits of lignin as S:G, S:H and G:H ratios
- Tabla 3.** Parameters obtained in the DSC analysis of the litterfall and decomposed litter for both species studied.
- Tabla 4.** Linear correlations (r values, with the corresponding p values in parenthesis) between CO₂ production and both total nutrient ratios and concentration of dissolved nutrients for each litter sampling date. Significant correlations are shown in bold type.
- Figura 1.** Monthly rainfall and litterfall production (during the study period) by both tree species under study. The asterisks mark the beginning (May) and the end (October) of the rainy season.
- Figura 2.** FTIR spectra of litterfall and decomposing litter for both *Quercus* species under study.
- Figura 3.** DSC thermograms and total and proportional energy released in the litterfall and decomposing litter for both species under study, in 2011 (upper graphs) and 2012 (lower graphs).
- Figura 4.** Concentration of C (A), N (B) and P (C), C:N (E) and C:P (F) ratios and potential in vitro mineralization of C (D) in Litterfall (LF), May litter (ML) and October litter (OL) associated with both species (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*) in each sampling year.

Lista de tablas y figuras (continuación)

Figura 5. Concentrations of C, N and P dissolved in organic (COD (A), NOD (B), POD(C)) and inorganic (NH_4^+ (D), NO_3^- (E), PO_4^- (F)) and microbial biomass forms (Cmic (G), Nmic (H), P (I)) in Litterfall (LF), decomposed litter collected in May (ML) and decomposed litter collected October(OL) for both species under study (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*) and for each sampling year.

Figura 6. Specific enzymatic activity (SEA; $\mu\text{mol mg Cmic}^{-1} \text{h}^{-1}$) of (A) β -1,4-glucosidase (BG), (B) cellobiohydrolase (CBH) and (C) β -N-acetyl-guclosaminidase (NAG) in May litter (ML) and October litter (OL) associated with both species under study (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*) in each sampling year.

Figura 7. Principal Component analyses of organic matter quality parameters in nutrient ratios, organic dissolved forms of C, N and P and Q_1 , Q_2+Q_3 and T_{50} in DSC. Circles represent *Quercus castanea*; triangles, *Quercus deserticola*; open figures, LF; grey figures, ML; and black figures, OL.

Tabla S1. F (p) values for Repeated Measures ANOVA for chemical and enzymatic determinations of litter samples collected in 2011. Significant differences are shown in bold type.

Tabla S2. F (p) values for Repeated Measures ANOVA for chemical and enzymatic determinations in litter samples collected in 2012. Significant differences are shown in bold type.

Figura S1. ^{13}C CPMAS NMR spectra and total and proportional organic carbon in region shifts in litterfall and decomposed litter (October 2011) produced by each species. Vertical lines indicate regions limits in alkyl C 0-45 ppm, O-alkyl C 45-110 ppm, aryl C 110-160 ppm and carboxyl 160-220 ppm.

Capítulo 5. Efecto del sitio y la calidad química de la hojarasca en la descomposición del mantillo de dos especies de encinos deciduos en un bosque templado Neotropical.

Lista de tablas y figuras (continuación)

Tabla 1. Valores obtenidos mediante el análisis de DSC-TG para la hojarasca y el material en descomposición a 270 días. Q': Energía liberada por gramo de materia orgánica; TG: Porcentaje de masa perdida a 650°C; T1: temperatura del pico en el rango entre 200-375°C; T2: pico en el rango entre 375-475°C; T3: temperatura del pico en el rango entre 475-550°C; T50: temperatura a la que se libera el 50% de la energía total; Q1: porcentaje de la energía total liberada en el rango entre 200-375°C; Q2: porcentaje de la energía total liberada en el rango entre 375-475°C; Q3: porcentaje de la energía total liberada en el rango entre 475-550°C.

Tabla 2. Datos obtenidos mediante la resonancia magnética nuclear (¹³C CPMAS NMR) para la hojarasca y el material en descomposición a 270 días. HB: Compuestos hidrófobos; HI: Compuestos hidrófilos; S: Subunidades siringil; G: subunidades guaiacil; H: Subunidades p-hidroxifenil

Tabla 3. Valores de F(p) obtenidos mediante el análisis de varianza de medidas repetidas (RMANOVA) para los datos de las bolsas de descomposición colocadas en su mismo sitio durante el transcurso de 270 días en campo.

Tabla 4. Valores de F(p) obtenidos mediante el análisis de varianza factorial (ANOVA factorial) para la fecha correspondiente a 30 días (excepto SEA AP 60 días) de las bolsas de descomposición en el diseño completo. CP1: componente principal 1; CP2: componente principal 2; BG: β-1,4-glucosidasa; CBH: celobiohidrolasa; POX: polifenol oxidasa; NAG: β-N-acetil-glucosaminidasa; DH: deshidrogenasa

Figura 1. Espectrogramas obtenidos mediante la resonancia magnética nuclear (¹³C CPMAS NMR) para la hojarasca y el mantillo a 270 de descomposición A) *Quercus castanea* y B) *Quercus deserticola*. Los números sobre lo picos refieren la posición de los mismos en el espectrograma.

Figura 2. Termogramas obtenidos en el DSC-TG para la hojarasca y el mantillo a 270 de descomposición. A) termograma del DSC de las muestras de *Q. castanea*, B) termograma del DSC de las muestras de *Q. deserticola*, C) termograma del TG de las muestras de *Q. castanea* y D) termograma del TG de las muestras de *Q. deserticola*.

Lista de tablas y figuras (continuación)

Figura 3. A) Masa remanente de mantillo y tasa de descomposición a 270 días; B) Concentración de carbono orgánico total; C) concentración de nitrógeno total; D) concentración de fósforo total; E) relación carbono:nitrógeno y F) relación carbono:fósforo en el mantillo de las especies estudiadas durante el curso de su descomposición. Las letras mayúsculas refieren diferencias entre condiciones al interior de cada fecha y letras minúsculas refieren diferencias entre fechas en el análisis de varianza de medidas repetidas. Todas las diferencias se establecieron a $p < 0.05$.

Figura 4. Concentración de A) carbono orgánico disuelto; B) nitrógeno orgánico; C) fósforo orgánico disuelto; D) amonio disuelto; E) nitrato disuelto y F) fósforo (como ortofosfato) disuelto en el mantillo de las especies estudiadas durante el curso de su descomposición. Las letras mayúsculas refieren diferencias entre condiciones al interior de cada fecha y letras minúsculas refieren diferencias entre fechas en el análisis de varianza de medidas repetidas. Todas las diferencias se establecieron a $p < 0.05$.

Figura 5. Concentración de A) carbono; B) nitrógeno y C) fósforo en biomasa microbiana y D) relación carbono:nitrógeno y E) relación carbono:fósforo en biomasa microbiana del mantillo de las especies estudiadas durante el curso de su descomposición. Las letras mayúsculas refieren diferencias entre condiciones al interior de cada fecha y letras minúsculas refieren diferencias entre fechas en el análisis de varianza de medidas repetidas. Todas las diferencias se establecieron a $p < 0.05$.

Figura 6. Actividad enzimática de A) β -1,4-glucosidasa; B) celobiohidrolasa; C) polifenol oxidasa; D) β -N-acetil-glucosaminidasa; E) deshidrogenasa en el mantillo de las especies estudiadas durante el curso de su descomposición. Las letras mayúsculas refieren diferencias entre condiciones al interior de cada fecha y letras minúsculas refieren diferencias entre fechas en el análisis de varianza de medidas repetidas. Todas las diferencias se establecieron a $p < 0.05$.

Lista de tablas y figuras (continuación)

Figura 7. Actividad enzimática específica de A) β -1,4-glucosidasa; B) celobiohidrolasa; C) polifenol oxidasa; D) β -N-acetil-glucosaminidasa; E) deshidrogenasa en el mantillo de las especies estudiadas durante el curso de su descomposición. Las letras mayúsculas refieren diferencias entre condiciones al interior de cada fecha y letras minúsculas refieren diferencias entre fechas en el análisis de varianza de medidas repetidas. Todas las diferencias se establecieron a $p < 0.05$.

Figura 8. Análisis de varianza factorial (ANOVA factorial) y análisis de componentes principales de las variables analizadas: A) ANOVA factorial sobre el porcentaje de masa remanente, B) análisis de componentes principales de las variables asociadas a la calidad química del mantillo (relaciones C:N y C:P y concentración de formas orgánicas disueltas); C) Actividad enzimática específica β -glucosidasa, D) Actividad enzimática específica polifenol oxidasa y E) Actividad enzimática específica deshidrogenasa. Las letras mayúsculas refieren diferencias entre sitios mientras que las letras minúsculas refieren diferencias entre tipo de mantillo (todas las diferencias se establecieron a $p < 0.05$). En figura B, los círculos: hojarasca de *Q. castanea*, rombos: hojarasca de mezcla de especies, triángulos: hojarasca de *Q. deserticola*; negro: sitio de *Q. castanea*, gris: sitio de mezcla de especies, blanco: sitio de *Q. deserticola*.

Resumen

La reabsorción o retranslocación, previa a la abscisión foliar, permite que las plantas sean menos dependientes de la disponibilidad de nutrientes en el suelo. Pero esto también ocasiona que de acuerdo a la intensidad de reabsorción de nutrientes, las hojas senescentes entre distintas especies presentan diferencias en su composición bioquímica y produzcan efectos distintos sobre los procesos del ecosistema como es en el caso de la descomposición de la materia orgánica. La descomposición del mantillo es un proceso fundamental en el funcionamiento de los ecosistemas forestales, debido a que es a través de este proceso que se reciclan los nutrientes y se mantiene la fertilidad del suelo. El acoplamiento entre la calidad química de los residuos vegetales y la capacidad metabólica de la comunidad microbiana ha sido considerado como el factor más importante que determina la velocidad de la descomposición, por lo que este proceso es dependiente de la identidad de las especies vegetales y de la composición de la comunidad microbiana del piso forestal y origina que los mantillos provenientes de especies vegetales distintas presenten diferencias en sus tasas de descomposición aun cuando están bajo las mismas condiciones ambientales.

El efecto de la calidad o composición bioquímica del mantillo sobre la tasa de descomposición y transformación de la materia orgánica ha sido evaluado comúnmente al comparar diferentes especies vegetales a nivel de familia y existen pocos trabajos que evalúen las diferencias en la composición bioquímica de los residuos vegetales entre especies cercanas. Por lo cual, el presente trabajo tuvo como objetivo determinar el efecto de la hojarasca de dos especies de *Quercus* pertenecientes a secciones infragenéricas distintas en la descomposición del mantillo en un bosque templado deciduo Neotropical.

En el presente trabajo encontramos que la reabsorción de nutrientes foliares depende de la separación seccional entre las especies del género *Quercus* a nivel mundial. Por ejemplo, las especies de la sección *Quercus sensu stricto* aportan potencialmente residuos vegetales con mayor concentración de nutrientes en comparación con las especies pertenecientes a otras secciones, independiente del sitio en donde se encuentran. Esta diferencia entre las secciones también fue observada a escala local al comparar dos especies de encinos pertenecientes a secciones diferentes: *Q. castanea* sección Lobatae y *Q. deserticola* sección *Quercus sensu stricto*. Encontramos que la segunda especie presentó menor reabsorción foliar de nutrientes, así como mayor concentración de nutrientes totales y disueltos en la hojarasca y menor proporción de compuestos recalcitrantes con una estructura lábil y con menor estabilidad térmica que la hojarasca de *Q. castanea*.

Estas diferencias en la calidad química del material orgánico promueven una mayor actividad microbiana en el mantillo de *Q. deserticola*, lo cual a su vez favorece la descomposición de este material y la disponibilidad de nutrientes en comparación con *Q. castanea*, y en condiciones de mezcla promueve la disponibilidad de nutrientes bajo *Q. castanea* a través de un efecto de fertilización. Así mismo, los resultados de este trabajo muestran que la comunidad saprofita del mantillo se ha especializado en la degradación de compuestos de acuerdo a la calidad de materia orgánica que reciben, por lo que la comunidad microbiana en el mantillo con menor calidad química han desarrollado mecanismos para invertir más en la adquisición de los nutrientes esenciales que en el crecimiento de sus poblaciones.

Es así que los datos obtenidos en la presente tesis sugieren que la calidad química de los residuos vegetales es el principal factor que regula el proceso de descomposición del

mantillo entre las especies de encinos, lo cual sugiere que la huella fisiológica de las especies puede ser determinante en la dinámica de nutrientes en un bosque templado deciduo del centro de México.

Abstract

The resorption or retranslocation, prior to leaf abscission, allows plants are less dependent on the availability of nutrients in the soil. Nevertheless, this also causes that senescent leaves from different species differ in their biochemical composition and produce different effects on ecosystem processes as in the case of the decomposition of organic matter, according to the intensity of nutrients reabsorption. Litter decomposition is a fundamental process in the functioning of forest ecosystems, through this process the nutrients are recycled and soil fertility is improved. The coupling between the chemical quality of plant residues and the metabolic capacity of the microbial community has been considered the most important factor determining the rate of decomposition. This biochemical coupled is dependent on the identity of the plant species and the composition of the microbial community forest floor, and causes that different litters differ in their rates of decomposition at the same environmental conditions.

The effect of the quality or biochemical composition of litter on decomposition and transformation of organic matter rate has been commonly evaluated by comparing different plant species, commonly at family level and few studies that evaluate among taxonomical closely species. Therefore, the aim of this study was determine the effect of litter from two *Quercus* species pertain to infrageneric sections on litter decomposition in a Neotropical temperate deciduous forest in Mexico.

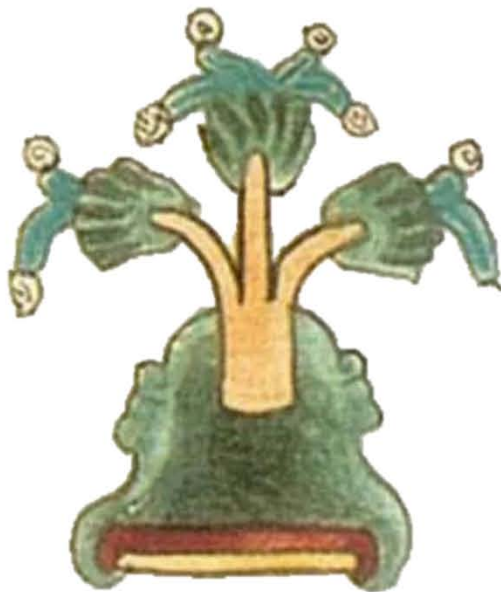
We suggested that in oak species, the worldwide foliar nutrient resorption depends on the sectional separation between *Quercus* species. For example, species of *Quercus sensu stricto* section, with lower nutrient resorption, may provide residues with higher concentration of

nutrients compared with species pertain to other sections, independent of the place where they are. This difference between the sections was also observed locally when comparing two oak species belonging to different sections: *Q. castanea* (*Lobatae* section) and *Q. deserticola* (*Quercus sensu stricto* section). We found, the litterfall of *Q. deserticola* had lower foliar nutrient resorption and higher concentration of total and dissolved nutrients in litter and smaller proportion of recalcitrant compounds with a labile structure and lower thermal stability than litterfall of *Q. castanea*.

These differences in the chemical quality of organic material promote higher microbial activity, decomposition and nutrients availability of nutrients in the litter of *Q. deserticola* than litter of *Q. castanea*. When species interacting, under *Q. castanea* is promoted nutrients availability as a priming effect of litter mixtures. On other hand, the results of this work suggest that the saprophytic community of litter has been specialized in the degradation of compounds according to the quality of organic matter they receive. The microbial community in the litter with less chemical quality have evolved mechanisms to invest more resources in acquiring the essential nutrients than in the growth of their populations.

Thus, the data obtained in this thesis suggest that the chemical quality of plant residues is the main factor that regulates the process of decomposition of the litter between two studied oak species, suggesting that physiological footprint species can be decisive on nutrient dynamics in a temperate deciduous forest of central Mexico.

Capítulo 1. Introducción general.



1.1. Introducción.

La reabsorción o retranslocación, previa a la abscisión foliar, permite que los nutrientes contenidos en las hojas sean redistribuidos y almacenados en otros tejidos, con lo cual se evita su pérdida (Killinbeck 2004). Este proceso, parte de la senescencia foliar, permite que las plantas sean menos dependientes de la disponibilidad de nutrientes en el suelo para la obtención de recursos destinados a la construcción de nuevos tejidos y/o el mantenimiento de su metabolismo (Aksekili et al. 2007; Drenovsky et al. 2013). La intensidad del proceso de reabsorción es regulada por las condiciones ambientales (Mayor y Roda 1992; Hagen-Thorn et al. 2006; Bayrak-Özbucak et al. 2008; Campanella y Bertilleri 2011; de Campos et al. 2013). Por ejemplo, se ha observado que entre las especies vegetales que crecen en suelos pobres en nutrientes presentan mayor eficiencia de reabsorción que aquellas que crecen en suelos fértiles (i.e. Mayor y Roda 1992, Covelo et al. 2008).

Sin embargo, mediante estudios que comparan distintas especies que crecen bajo las mismas condiciones ambientales, se ha observado que existen rasgos fisiológicos propios de cada especie vegetal (i.e. capacidad fotosintética, duración foliar, asignación a defensas químicas y mecánicas), que marca las diferencias en la reabsorción entre ellas (i.e. Killinbeck 2004; Mae 2004; Campanella y Bertiller 2011; Wymore et al. 2011; de Campos et al. 2013). Por ejemplo, se ha observado que, en sitios estacionales, las plantas deciduas con mayor duración foliar tienden a reabsorber menor cantidad de nutrientes ya que deben mantener su eficiencia fotosintética hasta un punto de muy elevado estrés hídrico (Campanella y Bertiller, 2011) o que las plantas con elevada capacidad fotosintética

movilizan menos nitrógeno debido al costo metabólico de la detoxificación de los residuos de clorofila (Mae 2004).

Debido a las diferencias fisiológicas, incluida la intensidad de reabsorción de nutrientes, las hojas senescentes entre distintas especies presentan diferencias en su composición bioquímica (Cornwell et al. 2008; Covelo et al. 2008; Hättenschwiler et al. 2008; Mae 2004; Ueda et al. 2011; Pietsch et al. 2014;), lo cual es considerado como un rasgo póstumo (after life trait, por su término en inglés), ya que estos rasgos se mantienen en los tejidos muertos (Genug et al. 2013) y producen efectos sobre los procesos del ecosistema (Hayes et al. 2014) como es el caso de la descomposición de la materia orgánica (Schweitzer et al. 2005; Whitham et al. 2012; Genung et al. 2013)

La descomposición del mantillo es un proceso fundamental en el funcionamiento de los ecosistemas forestales, debido a que es a través de este proceso que se reciclan los nutrientes y se mantiene la fertilidad del suelo (Austin et al. 2014). El acoplamiento entre la calidad química de los residuos vegetales y la capacidad metabólica de la comunidad microbiana ha sido considerado como el factor más importante que determina la velocidad de la descomposición (Ayres et al. 2009; Austin et al. 2014), por lo que este proceso es dependiente de la identidad de las especies vegetales y de la composición de la comunidad microbiana del piso forestal (i.e. Ayres et al. 2009; Freschet et al. 2012; Austin et al. 2014; Pearse et al. 2014). Sin embargo, existen otros trabajos que sugieren que las características químicas de los residuos vegetales (i.e. Prescott 2010; Wickings et al. 2012; Freschet et al. 2013) o la capacidad metabólica de la comunidad microbiana (i.e. Wickings et al. 2012) controlan la descomposición del mantillo de manera independiente.

Debido a que aun no está concluida la discusión sobre cual es el factor principal que controla la descomposición, consideramos que es importante centrar los estudios de descomposición en la calidad bioquímica de los residuos vegetales, ya que estos modifican la actividad de la comunidad microbiana del suelo (Vivanco y Austin 2008; Aubert et al. 2010; Baldrian et al., 2012), y origina que los mantillos provenientes de especies vegetales distintas presenten diferencias en sus tasas de descomposición aun cuando están bajo las mismas condiciones ambientales (Almendros et al. 2000; Cornwell et al. 2008; Bonanomi et al. 2010; Genung et al. 2013).

El efecto de la calidad o composición bioquímica del mantillo sobre la tasa de descomposición y transformación de la materia orgánica ha sido evaluada comúnmente al comparar diferentes especies vegetales a nivel de familia (Vesterdal et al. 2008; Bonanomi et al. 2010, Ono et al. 2011;). Sin embargo, existen pocos estudios que comparen la composición química del mantillo entre especies cercanas y su efecto sobre la descomposición (i. e. Rovira et al. 2008; Schweitzer et al. 2008; Aponte et al. 2013). Con este tipo de trabajos se puede clarificar el efecto de la identidad de las especies sobre la tasa de descomposición de la materia orgánica (Whitham et al. 2012).

El género *Quercus* es un modelo de estudio que puede incluye especies cercanas con atributos funcionales distintos (Cavender-Bares et al. 2004), pero existen poco estudios que estudien el efecto de la calidad química de la hojarasca producida por cada especie sobre la dinámica de nutrientes en los suelos. Las especies del género *Quercus* predominan en diferentes ecosistemas forestales en el hemisferio norte (Aldrich y Cavender-Bares 2011) y este género incluye cuatro secciones: a) *Lobatae* y b) *Protobalanus*, los cuales son endémicos de América; c) *Cerris*, la cual es endémica de Eurasia; y d) *Quercus sensu stricto* (*Quercus*

s.s.) que se encuentra distribuida en ambas regiones (Manos y Stanford 2001). México es considerado como un centro de diversificación de las especies del género *Quercus* (Valencia 2004; Aldrich y Cavender-Bares 2011;), pero cuya distribución puede modificarse por efecto del incremento de temperatura y disminución de la precipitación prevista en escenarios de cambio climático (Rodríguez-Correa et al., datos no publicados). Si esta predicción se cumple, puede ocurrir la disrupción de los flujos de carbono y nutrientes, sobre los cuales se conoce muy poco. Por lo cual, el presente trabajo tiene como objetivo determinar el efecto de la hojarasca de dos especies de *Quercus* pertenecientes a secciones infragenéricas distintas en la descomposición del mantillo en un bosque templado deciduo Neotropical, con lo cual se busca aportar al conocimiento general del proceso de regulación de la descomposición de la materia orgánica y en particular a la dinámica de nutrientes en bosques templados de México de lo cual se sabe muy poco aun.

1.2. Objetivo general.

Determinar el efecto de la hojarasca de dos especies de *Quercus* pertenecientes a secciones infragenéricas distintas en la descomposición del mantillo en un bosque templado deciduo Neotropical.

1.3. Objetivos particulares.

- Mediante datos publicados en la literatura, analizar las diferencias en la reabsorción de N y P en las cuatro secciones del género *Quercus*.
- Comparar el efecto de dos especies nativas de *Quercus* deciduas (*Q. castanea* sección *Lobatae* y *Q. deserticola* sección *Quercus s. s.*) con diferente eficiencia de

reabsorción de nutrientes foliares, y la mezcla entre ellas, sobre la dinámica de nutrientes en el mantillo y suelo de un bosque templado deciduo en el centro de México.

- Examinar la composición de la materia orgánica, la dinámica de nutrientes y la actividad microbiana en el mantillo derivado de dos especies nativas de *Quercus* (*Q. castanea* sección *Lobatae* y *Q. deserticola* sección *Quercus s. s.*) con diferente patrón de eficiencia de reabsorción de nutrientes foliares en un bosque deciduo en el centro de México.

- Identificar el efecto de la calidad de la hojarasca, de la comunidad microbiana y la interacción entre ambas en la descomposición del mantillo entre dos especies de dos especies nativas de *Quercus* (*Q. castanea* sección *Lobatae* y *Q. deserticola* sección *Quercus s. s.*).

1.4. Estructura de la tesis.

La presente tesis se compone de seis capítulos, cuatro de los cuales buscan aportar elementos metodológicos y teóricos sobre la regulación a través de la calidad química de los residuos vegetales de la descomposición del mantillo en un bosque templado deciduo de *Quercus* Neotropical. El alcance de los capítulos se describe a continuación:

a) **Capítulo 2. Consecuencias funcionales de la diferenciación taxonómica entre secciones del género *Quercus*: el caso de la reabsorción de nutrientes** mostramos, a partir de la revisión de la literatura publicada, como la separación taxonómica entre secciones infragenéricas de *Quercus* influye sobre la capacidad de reabsorción de nutrientes foliares.

b) **Capítulo 3. Foliar nutrient resorption constrains soil nutrient transformations under two native oak species in a temperate deciduous forest in Mexico**, seleccionamos dos especies de *Quercus* (*Q. castanea* y *Q. deserticola*) pertenecientes a secciones infragenéricas distintas (*Lobatae* y *Quercus sensu stricto*, respectivamente) a las cuales se les midió la eficiencia de reabsorción de los nutrientes foliares y se estableció su relación con la disponibilidad y transformación de nutrientes en el mantillo y suelo, bajo las especies seleccionadas.

c) **Capítulo 4. Organic matter dynamics and microbial activity during decomposition of forest floor under two native neotropical oak species in a temperate deciduous forest in Mexico (artículo de requisito para obtener el grado)**, se realizó la caracterización química de la materia orgánica y de la actividad catabólica microbiana que determinan la dinámica durante la descomposición del mantillo, esto se realizó mediante diferentes aproximaciones analíticas, lo cual permite establecer hipótesis más claras sobre la regulación de la descomposición.

d) **Capítulo 5. Efecto del sitio y la calidad química de la hojarasca en la descomposición del mantillo de dos especies de encinos deciduos en un bosque templado Neotropical**, buscamos determinar si los patrones de descomposición del mantillo observados son consecuencia de la calidad química o del sitio como resultado de la especialización de la comunidad microbiana en la degradación de residuos vegetales provenientes de cada especie, lo anterior mediante un experimento *in situ*.

1.5. Literatura citada

- Aksekili E, Kilic DD, Kutbay HG (2007) Foliar Nutrient Dynamics and Foliar Resorption in *Quercus brantii* Lindley along an Elevational Gradient Pakistan Journal of Biological Sciences 10:3778-3785
- Aldrich PR, Cavender-Bares J (2011) *Quercus*. In: Kole C (ed) Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources, Forest Trees. Springer-Verlag, Berlin, pp 89-129. doi:10.1007/978-3-642-21250-5_6,#Springer-Verlag
- Almendros G, Dorado J, González-Villa FJ, Blanco MJ, Lankes U (2000) ¹³C NMR assessment of decomposition patterns during composting of forest and shrub biomass Soil Biology and Biochemistry 32:793-804
- Aponte C, García LV, Marañón T (2013) Tree species effects on nutrient cycling and soil biota: A feedback mechanism favouring species coexistence Forest Ecology and Management 309:36-46 doi:10.1016/j.foreco.2013.05.035
- Aubert M, Margerie P, Trap J, Bureau F (2010) Aboveground–belowground relationships in temperate forests: Plant litter composes and microbiota orchestrates Forest Ecology and Management 259:563-572 doi:10.1016/j.foreco.2009.11.014
- Austin AT, Vivanco L, Gonzalez-Arzac A, Perez LI (2014) There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter-decomposer affinity in terrestrial ecosystems The New phytologist doi:10.1111/nph.12959
- Ayres E et al. (2009) Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests Soil Biology and Biochemistry 41:606-610 doi:10.1016/j.soilbio.2008.12.022
- Baldrian P et al. (2012) Active and total microbial communities in forest soil are largely different and highly stratified during decomposition The ISME journal 6:248-258 doi:10.1038/ismej.2011.95
- Bayrak Ozbucak T, Kutbay HG, Yalcin S, Kilic DD (2011) Foliar Nitrogen (N), Phosphorus (P) Dynamics, and Foliar Resorption of *Corylus avellana* var. *avellana* Ekoloji 20:1-7 doi:10.5053/ekoloji.2011.811

- Bonanomi G, Incerti G, Antignani V, Capodilupo M, Mazzoleni S (2010) Decomposition and nutrient dynamics in mixed litter of Mediterranean species *Plant and Soil* 331:481-496 doi:10.1007/s11104-009-0269-6
- Campanella MV, Bertiller MB (2011) Is N-resorption efficiency related to secondary compounds and leaf longevity in coexisting plant species of the arid Patagonian Monte, Argentina? *Austral Ecology* 36:395-402 doi:10.1111/j.1442-9993.2010.02165.x
- Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz EA (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities *The American Naturalist* 163:823-843
- Cornwell WK et al. (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide *Ecology letters* 11:1065-1071 doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x
- Covelo F, Rodríguez A, Gallardo A (2008) Spatial pattern and scale of leaf N and P resorption efficiency and proficiency in a *Quercus robur* population *Plant and Soil* 311:109-119 doi:10.1007/s11104-008-9662-9
- de Campos MC, Pearse SJ, Oliveira RS, Lambers H (2013) Downregulation of net phosphorus-uptake capacity is inversely related to leaf phosphorus-resorption proficiency in four species from a phosphorus-impooverished environment *Annals of botany* 111:445-454 doi:10.1093/aob/mcs299
- Drenovsky RE, Koehler CE, Skelly K, Richards JH (2013) Potential and realized nutrient resorption in serpentine and non-serpentine chaparral shrubs and trees *Oecologia* 171:39-50 doi:10.1007/s00442-012-2396-7
- Freschet GT, Aerts R, Cornelissen JHC (2012) Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis *Journal of Ecology* 100:619-630 doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01943.x
- Freschet GT et al. (2013) Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide *Journal of Ecology* 101:943-952 doi:10.1111/1365-2745.12092

- Genung MA, Bailey JK, Schweitzer JA (2013) The afterlife of interspecific indirect genetic effects: genotype interactions alter litter quality with consequences for decomposition and nutrient dynamics *PloS one* 8:e53718
doi:10.1371/journal.pone.0053718
- Hagen-Thorn A, Varnagiryte I, Nihlgård B, Armolaitis K (2006) Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species *Forest Ecology and Management* 228:33-39 doi:10.1016/j.foreco.2006.02.021
- Hattenschwiler S, Aeschlimann B, Couteaux MM, Roy J, Bonal D (2008) High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community *The New phytologist* 179:165-175 doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02438.x
- Hayes P, Turner BL, Lambers H, Laliberté E, Bellingham P (2014) Foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in plants of contrasting nutrient-acquisition strategies along a 2-million-year dune chronosequence *Journal of Ecology* 102:396-410 doi:10.1111/1365-2745.12196
- Killingbeck KT (2004) Nutrient resorption. In: Noodén LD (ed) *Plant cell death processes*. Academic Press, USA, pp 215-226
- Mae T (2004) Leaf senescence and nitrogen metabolism. In: Noodén LD (ed) *Plant cell death processes*. Academic press, USA, pp 157-168
- Manos PS, Stanford A (2001) The historical biogeography of Fagaceae: Tracking the tertiary history of temperate and subtropical forest of the northern hemisphere *Int J Plant Sci* 162:S77-S93
- Mayor X, Roda F (1992) Is primary production in holm oak forest nutrient limited? A correlational approach *Vegetatio* 99-100:209-217
- McGroddy M, Dausfresne T, Hedin L (2004) Scaling of C:N:P stoichiometry in forest worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios *Ecology* 85:2390-2401

- Ono K, Hiradate S, Morita S, Hirai K (2011) Fate of organic carbon during decomposition of different litter types in Japan *Biogeochemistry* 112:7-21 doi:10.1007/s10533-011-9682-z
- Pandey RR, Sharma G, Tripathi SK, Singh AK (2007) Litterfall, litter decomposition and nutrient dynamics in a subtropical natural oak forest and managed plantation in northeastern India *Forest Ecology and Management* 240:96-104 doi:10.1016/j.foreco.2006.12.013
- Pearse IS, Cobb RC, Karban R, Aerts R (2014) The phenology-substrate-match hypothesis explains decomposition rates of evergreen and deciduous oak leaves *Journal of Ecology* 102:28-35 doi:10.1111/1365-2745.12182
- Pietsch KA et al. (2014) Global relationship of wood and leaf litter decomposability: the role of functional traits within and across plant organs *Global Ecology and Biogeography* 23:1046-1057 doi:10.1111/geb.12172
- Prescott CE (2010) Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry* 101:133-149 doi:10.1007/s10533-010-9439-0
- Reed SC, Townsend AR, Davidson EA, Cleveland CC (2012) Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple scales *The New phytologist* 196:173-180 doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04249.x
- Rovira P, Kurz-Besson C, Coûteaux M-M, Ramón Vallejo V (2008) Changes in litter properties during decomposition: A study by differential thermogravimetry and scanning calorimetry *Soil Biology and Biochemistry* 40:172-185 doi:10.1016/j.soilbio.2007.07.021
- Schweitzer JA et al. (2008) From Genes to Ecosystems: The Genetic Basis of Condensed Tannins and Their Role in Nutrient Regulation in a *Populus* Model System *Ecosystems* 11:1005-1020 doi:10.1007/s10021-008-9173-9

- Ueda MU, Mizumachi E, Tokuchi N (2011) Foliage nitrogen turnover: differences among nitrogen absorbed at different times by *Quercus serrata* saplings *Annals of botany* 108:169-175 doi:10.1093/aob/mcr092
- Valencia S (2004) Diversidad de *Quercus* (Fagaceae) en México *Boletín de la Sociedad Botánica de México* (75):33-53
- Vesterdal L, Schmidt IK, Callesen I, Nilsson LO, Gundersen P (2008) Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species *Forest Ecology and Management* 255:35-48 doi:10.1016/j.foreco.2007.08.015
- Vivanco L, Austin AT (2008) Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina *Journal of Ecology* 96:727-736 doi:10.1111/j.1365-2745.2008.01393.x
- Whitham TG, Gehring CA, Lamit LJ, Wojtowicz T, Evans LM, Keith AR, Smith DS (2012) Community specificity: life and afterlife effects of genes *Trends Plant Sci* 17:271-281 doi:10.1016/j.tplants.2012.01.005
- Wickings K, Grandy AS, Reed SC, Cleveland CC (2012) The origin of litter chemical complexity during decomposition *Ecology letters* 15:1180-1188 doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01837.x
- Wymore AS, Keeley AT, Yturralde KM, Schroer ML, Propper CR, Whitham TG (2011) Genes to ecosystems: exploring the frontiers of ecology with one of the smallest biological units *The New phytologist* 191:19-36 doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03730.x

Capítulo 2. Consecuencias funcionales de la diferenciación taxonómica entre secciones del género *Quercus*: el caso de la reabsorción de nutrientes.

Bruno M. Chávez-Vergara y Felipe García-Oliva

Artículo publicado en: *Biológicas*.

Publicación Especial No1: 1-7 diciembre 2013



Consecuencias funcionales de la diferenciación taxonómica entre secciones del género *Quercus*: el caso de la reabsorción de nutrientes

Taxonomic sections of *Quercus* genus affect functional characteristics: reabsorption of nutrients

Bruno M. Chávez-Vergara^{1*} y Felipe García-Oliva²

1. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

2. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.

Reabsorción de nutrientes entre secciones de *Quercus*

***Autor principal:** *Av. Universidad 3000, C.P. 04510, Coyoacán, Distrito Federal, México. <bruno.chavez@gmail.com>*

Resumen

La reabsorción de nutrientes en hojas senescentes se considera el principal regulador de la cantidad de nitrógeno y fósforo que retorna al suelo y, por lo tanto, de la disponibilidad de nutrientes o fertilidad de los suelos forestales. A pesar de que se han descrito patrones generales entre plantas con fenologías diferentes y grupos taxonómicos distantes, hay muy poca información sobre si existen diferencias entre especies del mismo género. El género *Quercus* es un modelo interesante para probar si las diferencias en los patrones de reabsorción también se presentan entre especies tan cercanas, como las que comparte el mismo género. Este trabajo es una revisión de la literatura actual sobre las diferencias entre las cuatro secciones de *Quercus* en la reabsorción de nitrógeno y fósforo. Las especies caducifolias presentaron mayor eficiencia de reabsorción de N y de P que las especies perennifolias. Comparando las secciones del género *Quercus* encontramos que la sección *Lobatae*, independientemente de la fenología, presentó mayor eficiencia de reabsorción de nitrógeno (ERN) que las secciones *Quercus* y *Cerris*, mientras que no hubo diferencia de la eficiencia de reabsorción de fósforo (ERP) entre las secciones. En el caso de las especies caducifolias y perennifolias por separado, las especies de la sección *Lobatae* fueron más eficientes en la reabsorción de nitrógeno que las especies de las otras dos secciones, mientras que no se presentaron diferencia de la ERP entre secciones, coincidiendo con los patrones generales de las especies de encinos. Estos resultados sugieren que el componente genético tiene un peso importante en la eficiencia de reabsorción de nutrientes, más que la respuesta fenotípica a las condiciones ambientales.

Palabras clave: eficiencia de reabsorción, nitrógeno, fósforo, variación genética, fertilidad de suelos.

Introducción

En los ecosistemas forestales, los nutrientes ingresan por tres vías principales: por intemperismo del material parental (e. g. Ca, Mg, K, P), por depósito atmosférico (e. g. N, P, K) y por fijación biológica (e. g. C y N). Pero en la mayoría de los ecosistemas forestales, la disponibilidad de estos nutrientes no sólo depende de su tasa de ingreso, sino principalmente de la dinámica interna de los nutrientes en el ecosistema (McGroddy *et al.*, 2004, Reed *et al.*, 2012).

En la dinámica de los nutrientes en los ecosistemas terrestres se pueden identificar cinco etapas, las cuales son: a) absorción de nutrientes inorgánicos del suelo por las raíces de las plantas, b) asignación de nutrientes para construcción y mantenimiento de la biomasa vegetal, c) reabsorción de nutrientes de tejidos senescentes, d) retorno de nutrientes por hojarasca y abscisión de raíces finas y e) la liberación de nutrientes inorgánicos por medio de la descomposición de la materia orgánica del suelo (Barnes *et al.*, 1998).

De estas etapas, la reabsorción de nutrientes en tejidos senescentes es el mecanismo mediante el cual la planta puede degradar macromoléculas y recuperar nutrientes a través de su movilización hacia otros tejidos en el interior de la planta (Aerts, 1996; Noodén, 2004). La reabsorción ha sido reconocida como un mecanismo eficiente para la conservación de nutrientes y de esta manera, le permite a las plantas ser menos dependiente de la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Aksekili *et al.*, 2007; Drenovsky *et al.*, 2013). Esto ha sido observado en diversas especies vegetales dentro de un amplio rango funcional que va desde herbáceas anuales o bianuales, gramíneas perennes (e. g. Li *et al.*, 2012), arbustos (e. g. Campanella y Bertilleri, 2011) y árboles de diferentes fenologías (e. g. Killingbeck, 1996).

Así mismo, la reabsorción es importante en la dinámica de nutrientes, ya que es a través de esta que se regula la cantidad de nutrientes que retornan al suelo en los tejidos vegetales senescentes (Hagen-Thorn *et al.*, 2006; Covelo *et al.*, 2008; Hättenschwiler *et al.*, 2008; Ueda *et al.*, 2011). Por lo anterior, la reabsorción es considerada un proceso clave en los ecosistemas, ya que puede regular la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Wymore *et al.*, 2011).

Hay dos aproximaciones para medir la reabsorción de un nutriente: la eficiencia de reabsorción (resorption efficiency, ER) y la capacidad de reabsorción (resorption proficiency, CR; Killingbeck, 1996; Bedirkurum-Çakir *et al.*, 2010). La ER es la proporción en que ha disminuido un nutriente foliar antes de la abscisión, con base en el contenido del nutriente entre el masa por área foliar (LMA), esta última es sensible a los estímulos ambientales, tales como el estrés hídrico o lumínico (van Heerwaarden *et al.*, 2003). En cambio, la CR es el contenido final absoluto del nutriente en la hoja completamente senescente, esto con base en la área foliar. La CR es una medida del grado en el que la selección natural ha actuado para reducir al mínimo la pérdida de nutrientes a través de las hojas efímeras (Killingbeck, 1996).

Hay múltiples factores ambientales que pueden definir los patrones de la eficiencia de la reabsorción de nutrientes, tales como la disponibilidad de nutrientes en el suelo, las temperaturas extremas, el estrés hídrico y la deficiencia en el óptimo lumínico (Mayor y Roda, 1992; Hagen-Thorn *et al.*, 2006; Bayrak-Özbucak *et al.*, 2008; Campanella y Bertilleri, 2011; Wymore *et al.*, 2011; de Campos *et al.*, 2013). En contraste, los factores internos de las plantas están enmarcados en el proceso general de la senescencia foliar. Algunos de estos factores son la concentración de nutrientes foliares, la duración de la senescencia (foliar o radicular) y las asociadas a las características metabólicas de cada especie, que incluyen a los

niveles de hormonas, reguladores de crecimiento y el estadio reproductivo (Guo y Gan, 2005; Lim et al., 2007). Todas estas características están mediadas por la expresión de múltiples genes. Por ejemplo, se ha reportado la expresión de 2,000 genes durante la senescencia de las hojas de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh (Gepstein, 2004).

De lo anterior, podemos concluir que la reabsorción depende tanto de las condiciones ambientales, como de la capacidad metabólica de cada especie vegetal, la cual está determinada por la información genética. Por ejemplo, *Quercus rubra* L. muestra mayor eficiencia de reabsorción de nitrógeno que *Acer rubrum* L. y *Fraxinus americana* L. cuando se incrementa la temperatura (Butler *et al.*, 2012), lo cual se debe a que existen atributos que dependen de la infraestructura genética y de la plasticidad que tiene cada especie para expresar su fenotipo ante las condiciones ambientales.

Por lo anterior, es importante saber si la reabsorción de nutrientes depende de la información genética o de la plasticidad para responder a condiciones ambientales. Estudiar diferencias en la reabsorción de nutrientes entre diferentes grupos taxonómicos dentro de un mismo género, nos permitiría saber si la reabsorción responde principalmente a las condiciones ambientales o depende de la diferenciación genética asociada a las variaciones intragenéricas. El género *Quercus* es un modelo interesante para probar si las diferencias en los patrones de reabsorción de nutrientes se debe a la respuesta a las condiciones ambientales o a las características intrínsecas asociada a las cuatro secciones que conforman el género (Cavender-Bares *et al.*, 2004).

El género *Quercus* es un miembro de la familia Fagaceae. La clasificación actual del género *Quercus* reconoce dos subgéneros: *Cyclobalanopsis* y *Quercus* (Nixon, 1993). Este

último comprende cuatro secciones: los encinos blancos (sección *Quercus*, algunas veces referidos como *Leucobalanus* o *Lepidobalanus*), los encinos rojos (sección *Lobatae*, algunas veces referidos como *Erythrobalanus*), los encinos intermedios o dorados (sección *Protobalanus*) y la sección *Cerris* (Nixon 1993, 2006; Manos y Stanford, 2001)

De manera general, la sección *Quercus* está ampliamente distribuida en el hemisferio norte del viejo mundo junto con América, mientras que las secciones *Lobatae* y *Protobalanus* son endémicas, ambas del nuevo mundo, y la sección *Cerris* está restringida a Eurasia y el norte de África (Fig. 1.; Manos y Stanford, 2001; Nixon, 2006). China ha sido propuesta como el centro de origen del género, que durante el Eoceno se diversificó con la aparición de dos secciones ancestrales: *Cerris* y *Quercus sensu lato*.. Esta última, emigró a lo que actualmente es América y se diversificó en *Lobatae*, *Protobalanus* y *Quercus sensu stricto*. Fue entre el Eoceno tardío y el Mioceno que se sugiere que la sección *Quercus* emigró de América a Eurasia, recolonizando la región norte del continente (Aldrich y Cavender-Bares, 2011). El género *Quercus* comprende aproximadamente 500 especies de árboles y arbustos (Nixon, 1993), con diferentes fenologías (perennes y caducifolias).

Para el género *Quercus* se han realizado diversos estudios sobre los patrones de reabsorción de nutrientes comparándolos con especies de diferentes taxa (Killingbeck y Costigan, 1988; Hagen-Thorn *et al.*, 2006), analizando el efecto del manejo forestal (Covelo *et al.*, 2008), la respuesta a gradientes climáticos (Del Arco *et al.*, 1991; Butler *et al.*, 2012) y espaciales (Covelo *et al.*, 2008b), así como comparando estrategias fenológicas foliares de diferentes especies (Huang *et al.*, 2007). Sin embargo, no se han analizado las diferencias en la reabsorción de nutrientes entre las cuatro secciones de este género. El presente trabajo tiene como objetivo analizar las diferencias en la reabsorción de N y P en las cuatro secciones

del género *Quercus*. La hipótesis de este trabajo es que la información asociada a las particularidades genéticas de cada sección es más importante que la respuesta a las condiciones ambientales en la reabsorción de nutrientes entre las cuatro secciones del género *Quercus*.

Materiales y métodos

Fuentes de información. Se realizó una búsqueda exhaustiva de artículos referentes a eficiencia de reabsorción de N y P de las especies de *Quercus* en la base de datos SCOPUS (Elsevier, B. V.), REDALyC (UAEM) y TESIUNAM (DGBIBLIO, UNAM). El primer criterio de selección de datos fue que los trabajos se asociaran a especies individuales de *Quercus*. Así también, se emplearon artículos referentes a biogeografía y filogenia del género para la ubicación en sección taxonómica de las especies de *Quercus*, dado la falta de esta información en la mayoría de los trabajos consultados.

Sólo se seleccionaron los datos de reabsorción de N y P referentes a la eficiencia de reabsorción de nitrógeno (ERN) y eficiencia de reabsorción de fósforo (ERP), expresados en porcentaje, (Killingbeck, 1996), cuyo cálculo estuviera basado en el contenido de N y P ($\text{mg}(\text{N o P}) \text{ cm}^2$) dado que este criterio permite eliminar la interferencia por diferencias en el LMA (Killingbeck, 1996).

Análisis estadístico. Los datos de eficiencia de reabsorción de nitrógeno (ERN) y eficiencia de reabsorción de fósforo (ERP) se sometieron a un análisis de varianza (ANOVA), donde los factores seleccionados fueron la fenología con dos niveles (*i. e.* caducifolia y perennifolia), y otro análisis para probar el efecto de la sección taxonómica con tres niveles (*Quercus*, *Lobatae* y *Cerris*). Si el resultado del análisis presentó $P < 0.05$, se realizó una prueba *post hoc* Tukey HSD para determinar las diferencias entre los factores

seleccionados. En el caso de análisis con tamaños de muestras desiguales se realizó un análisis no paramétrico con base en signo de rangos (Wilcoxon Test, estadístico Z), para determinar diferencias entre secciones o fenologías según fuera el caso.

Así mismo, se realizaron análisis de regresión lineal de los datos de ERN y ERP con los datos de precipitación anual media (PAM) y temperatura anual media (TMA) referidos en los artículos consultados.

Resultados

De la búsqueda de información encontramos que los datos accesibles de reabsorción de nitrógeno y fósforo son muy escasos respecto a la cantidad de especies conocidas de *Quercus*. Sólo existen reportes de estos datos para 28 especies, de las cuales el 50% pertenece a la sección *Quercus*, mientras que para la sección *Protobalanus* no hay reportes en la literatura (fig. 2a). Así mismo, las especies de fenología caducifolia son las más estudiadas, ya que representan el 75% de las reportadas (fig. 2a).

De las 28 especies estudiadas, se obtuvieron un total de 62 trabajos publicados, con los cuales se realizaron los análisis para el presente trabajo. El 48% de los datos corresponden a la sección *Quercus* y el 82% a la fenología caducifolia (fig. 2b). Se realizó una comparación de la sección *Quercus* con base en la distribución geográfica (*Quercus* americanos vs. *Quercus* euroasiáticos) y no detectamos que esta separación geográfica genere patrones distintos en la ERN ($F=1.46$; $P=0.230$) y en la ERP ($F=2.74$; $P=0.179$).

Con respecto a la eficiencia de reabsorción de nitrógeno (ERN), el análisis mostró que hay diferencias ($Z=-3.20$; $P=0.001$) entre las características fenológicas, ya que las especies caducifolias presentan mayor ERN (56%) que las perennifolias (38%), independientemente de la sección taxonómica (fig. 3a). En el caso de la eficiencia de

reabsorción de fósforo (ERP), la diferencia entre fenologías presentó el mismo patrón que ERN (ERP caducifolias 56%, ERP perennifolias 40% $Z=-1.64$; $P=0.090$ fig. 3a).

Así mismo, en la comparación entre secciones independientemente de la fenología, se encontró que la sección *Lobatae* presenta mayor ERN ($F=12.1$; $P<0.001$; ERN = 67%) que las otras dos secciones (*Cerris* 52%; *Quercus* 46%). En cuanto a la ERP no se presentaron diferencias estadísticamente significativas ($F=2.14$; $P=0.132$ Fig. 3b).

En los árboles caducifolios, *Lobatae* presentó mayor ERN que las otras secciones (Fig. 4a), mientras que no hubo diferencias en ERP entre secciones. En contraste, en los árboles perennifolios, las diferencias entre secciones en la ERN sólo se presentaron entre *Lobatae* y *Quercus* (Fig. 4b), y la sección *Lobatae* tuvo menor ERP que las otras dos secciones (Fig. 4b).

La ERN y ERP en general presentaron una correlación positiva débil entre ellas ($R^2=0.123$; $P=0.033$; Fig. 5a). Sin embargo, esta relación al interior de las secciones fue positiva y significativa sólo para la sección *Lobatae* ($R^2=0.89$, $P=<0.001$; Fig 5b), la cual es más fuerte que mezclando todas las secciones.

Con respecto a la relación de la ERN y ERP con las principales variables climáticas, sólo la ERP presentó una correlación positiva con la temperatura media anual (TMA), independientemente de la fenología y la sección taxonómica ($R^2=0.120$; $P=0.039$; Fig. 6).

Sin embargo, al interior de las secciones se observaron diferentes comportamientos con respecto a la relación de la ERN y la ERP con la TMA y PAM. Para la sección *Quercus*, la correlación fue positiva entre la ERP y la TMA ($R^2=0.24$; $P=0.03$; Fig. 7a), mientras que para la sección *Cerris*, la ERP correlacionó negativamente con la PAM ($R^2=-0.56$; $P=0.021$; Fig. 7b).

Considerando sólo las especies con fenología caducifolia, las secciones *Cerris* ($R^2=0.71$; $P=0.001$; Fig. 7c) y *Lobatae* ($R^2=0.72$; $P<0.001$; Fig 7d) tuvieron una correlación negativa y positiva, respectivamente, con la TMA. Estos resultados sugieren que el efecto de la temperatura sobre la ERN depende de la sección.

Discusión.

Las especies caducifolias presentaron mayor eficiencia de reabsorción de N y de P que las especies perennifolias. Estos resultados coinciden con los trabajos de Aerts (1996) y Yuan y Chen (2009) que reportaron que las especies caducifolias de diferentes géneros de plantas reabsorben más N y P que las especies perennes. Más específicamente, en el caso de los encinos, Drenovsky *et al.* (2013) también reportaron que las especies caducifolias de *Quercus* reabsorben más nitrógeno que las especies perennes. Esta diferencia en la eficiencia de reabsorción de nutrientes entre ambas fenologías es debido a la relación negativa entre la duración foliar y la capacidad de reabsorción de nutrientes (Campanella y Bertilleri *et al.*, 2011; Drenovsky *et al.*, 2013), ya que la duración de las hojas de las especies perennifolias puede ser el doble de la duración de las hojas de las especies caducifolias (Damesin *et al.*, 1998; Escudero y Mediavilla, 2003; Marchin *et al.*, 2010).

Esta relación negativa entre la duración foliar y la reabsorción, se debe a que la síntesis de los tejidos en las especies perennifolias es más lenta (Kikusawa y Lechowicz, 2011), por lo cual la demanda de los nutrientes es menor y además requieren de más energía para la despolimerización de las macromoléculas de donde habrán de recuperar los nutrientes, disminuyendo así su eficiencia de reabsorción (Aerts, 1996; Escudero y Mediavilla, 2003; Hagen-Thorn *et al.*, 2006; Lim *et al.*, 2007; Kilic *et al.*, 2012).

Comparando las secciones del género de *Quercus* encontramos que la sección *Lobatae*, independientemente de la fenología, presentó mayor ERN que las secciones

Quercus y *Cerris*, mientras que no hubo diferencia de la ERP entre las secciones. Debido a que la fenología tiene un peso importante en la reabsorción, analizamos las diferencias entre las secciones por fenología (caducifolia y perennifolia). En el caso de las especies caducifolias, de nuevo las especies de la sección *Lobatae* fueron más eficientes en la reabsorción de nitrógeno que las especies de las otras dos secciones, mientras que no se presentaron diferencias en la ERP entre secciones, coincidiendo con los patrones generales de las especies de encinos. Lo anterior sugiere que las especies de la sección de *Lobatae* tienen atributos genéticos que les permite tener una ERN mayor que las especies de la sección de *Quercus*, a pesar de que las especies de ambas secciones generalmente co-existen (Rodríguez-Trejo y Myers, 2010). Entre estos atributos destaca la duración foliar que como se dijo anteriormente, afecta la capacidad de reabsorción de nutrientes foliares. Cavender-Bares *et al.* (2004) reportaron que la duración foliar es uno de los rasgos más conservados genéticamente y que difiere entre las secciones del género *Quercus*. Jun y Hayashi (2008) encontraron una relación negativa entre la duración foliar y la ERN utilizando 45 especies deciduas de bosques templados. Así mismo, Chávez-Vergara (2010) trabajando con dos especies caducifolias de encinos, encontró que *Quercus castanea* Née (secc. *Lobatae*) presentó una menor duración foliar y una mayor ERN que *Quercus deserticola* Trel (secc. *Quercus*) a pesar de que se encuentran juntas.

En el caso de las especies perennifolias, de nuevo las especies de la sección *Lobatae* tuvieron mayor ERN que las especies de la sección *Quercus*, coincidiendo con los patrones generales y con las especies caducifolias. Aunado a lo anterior, la ERP fue menor en las especies de la sección *Lobatae* que en las especies de las otras dos secciones (*Quercus* y *Cerris*). Desafortunadamente, estos resultados están confundidos con los sitios donde se encuentran las especies de cada sección, ya que las especies de la sección de *Lobatae* se

encuentran en los Andes Colombianos (*Quercus humboldtii* Bonpl.), mientras que las especies de las otras dos secciones corresponden al Mediterráneo europeo. Por lo anterior, no se puede concluir nada con respecto a la ERP en las especies perennifolias.

La ERP correlacionó positivamente con la temperatura media anual (TMA), mientras que la ERN no presentó una correlación significativa. Esta correlación positiva coincide con lo reportado por Yuan y Chen (2009), ya que encontraron también una correlación positiva entre la ERP y TMA utilizando datos de diversos taxones de especies vegetales. Sin embargo, estos autores también reportaron una relación negativa entre ERN y TAM. Cuando analizamos estas correlaciones al interior de cada sección encontramos diferencias. Por ejemplo, la relación entre ERN y TAM fue positiva en la sección *Lobatae*, mientras que fue negativa en la sección *Cerris*. Así mismo, la sección *Quercus* presentó una relación positiva entre la ERP y TMA, mientras que *Cerris* mostró una relación negativa entre ERP y la PAM. Con lo anterior podemos inferir que hay plasticidad diferencial entre las secciones del género *Quercus* en el proceso de reabsorción de nitrógeno y fósforo (Valladares *et al.*, 2007; Sitla y Schimel, 2012).

Las diferencias en los patrones de la ERN y ERP entre las secciones *Cerris* y *Lobatae* pudieran ser obvias, ya que pueden ser producto del aislamiento geográfico entre América y Eurasia (Agren y Weih, 2012). Sin embargo, las diferencias de reabsorción entre las secciones de *Quercus* y *Lobatae* no se explican por aislamiento geográfico, ya que generalmente co-existen naturalmente (Rodríguez-Trejo y Myers, 2010). Para probar si el efecto del aislamiento geográfico tiene importancia en las diferencias en las eficiencias de reabsorción comparamos especies de la sección de *Quercus* de América y Eurasia y no encontramos diferencias. Estos resultados sugieren que el componente genético tiene un

peso importante en la eficiencia de reabsorción de nutrientes, más que la respuesta fenotípica a las condiciones ambientales.

Con todo lo anterior podemos inferir que nuestra hipótesis inicial puede ser aceptada debido a la divergencia en los patrones de reabsorción de nutrientes entre secciones del género *Quercus*. Sin embargo, es necesario realizar estudios genéticos y fisiológicos para poder entender los mecanismos que regula estas diferencias. Las implicaciones de estos resultados están relacionadas con el papel ecológico de la especies de cada sección (Cornwell *et al.*, 2006; Kraft *et al.*, 2007; Wymore *et al.*, 2011; Pearse y Hipp, 2012; Drenovsky *et al.*, 2013), ya que si las especies de la sección *Lobatae* retornan menor cantidad de nutrientes al suelo que las especies de la sección de *Quercus*, se generarán efectos importantes en la dinámica de nutrientes, como se ha observado entre *Q. castanea* y *Q. deserticola* (Chávez-Vergara, 2010) o al comparar distintos fenotipos en *Populus* sp. (Schweitzer *et al.*, 2008; Whitham *et al.*, 2012), así como en la estructura de las comunidades microbianas del suelo (Aubert *et al.*, 2010; Schweitzer *et al.*, 2010) y por tanto, en la fertilidad de los suelos forestales (Aponte *et al.*, 2011; Díaz-Pinés *et al.*, 2011; Brovkin *et al.*, 2012).

Agradecimientos

Agradecemos a Antonio González por los comentarios al manuscrito, al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca con número 215406 otorgada para los estudios de posgrado de Bruno M. Chávez Vergara.

Literatura citada

Aerts, R. 1996. Nutrient Resorption from Senescing Leaves of Perennials: Are there General Patterns? *The Journal of Ecology* 84:597-608.

Agren, G. I. and M. Weih. 2012. Plant stoichiometry at different scales: element concentration patterns reflect environment more than genotype. *New Phytol* 194:944-952.

Aksekili, E., D. D. Kilic, and H. G. Kutbay. 2007. Foliar Nutrient Dynamics and Foliar Resorption in *Quercus brantii* Lindley along an Elevational Gradient. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 10:3778-3785.

Aldrich, P. R. and J. Cavender-Bares. 2011. *Quercus*. Pages 89-129 in C. Kole, editor. *Wild crop relatives: Genomic and breedings resources. Forest trees*. Springer-Verlag, Berlin.

Aponte, C., L. V. García, I. M. Pérez-Ramos, E. Gutierrez, and T. Marañón. 2011. Oaks trees and soil interactions in Mediterranean forest: a positive feedback model. *Journal of vegetation science* 22:856–867.

Aubert, M., P. Margerie, J. Trap, and F. Bureau. 2010. Aboveground–belowground relationships in temperate forests: Plant litter composes and microbiota orchestrates. *Forest Ecology and Management* 259:563-572.

Barnes, B.V., D.R. Zak, S.D. Denton, and S.H. Spurr. 1998. *Forest Ecology*. 4th edition, John Wiley & Sons, Inc., New York. 774 pp.

Bayrak Ozbucak, T., A. Bilgín, H. G. Kutbay, S. Yalcin, D. D. Kilic, and Z. Apaydin. 2008. Foliar resorption of nutrients in selected sympatric tree species in gallery forest (Black Sea region). *Polish Journal of Ecology* 56:21-32.

Bedirkurum-Cakir, Y., T. Ozbucak, H. G. Kutbay, D. D. Kilic, A. Bilgin, and R. Huseyinova. 2010. Nitrogen and phosphorus resorption in a salt marsh in northern Turkey. *Turkish Journal of Botany* 34:311-322.

Brovkin, V., P. M. van Bodegom, T. Kleinen, C. Wirth, W. K. Cornwell, J. H. C. Cornelissen, and J. Kattge. 2012. Plant-driven variation in decomposition rates improves projections of global litter stock distribution. *Biogeosciences* 9:565-576.

Butler, S. M., J. M. Melillo, J. E. Johnson, J. Mohan, P. A. Steudler, H. Lux, E. Burrows, R. M. Smith, C. L. Vario, L. Scott, T. D. Hill, N. Aponte, and F. Bowles. 2012. Soil warming alters nitrogen cycling in a New England forest: implications for ecosystem function and structure. *Oecologia* 168:819-828.

Campanella, M. V. and M. B. Bertiller. 2011. Is N-resorption efficiency related to secondary compounds and leaf longevity in coexisting plant species of the arid Patagonian Monte, Argentina? *Austral Ecology* 36:395-402.

Cavender-Bares, J., D. D. Ackerly, D. A. Baum, and F. A. Bazzaz. 2004. Phylogenetic Overdispersion in Floridian Oak Communities. *The American Naturalist* 163:823-843.

Chávez-Vergara B. 2010. Efecto de dos especies del genero *Quercus* sobre la dinámica de C, N y P en un fragmento forestal de la cuenca de Cuitzeo, Michoacán. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, UNAM

Cornwell, W. K., D. W. Schwilk, and D. D. Ackerly. 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* 87:1465-1471.

Covelo, F., J. Durán, and A. Gallardo. 2008. Leaf resorption efficiency and proficiency in a *Quercus robur* population following forest harvest. *Forest Ecology and Management* 255:2264-2271.

Covelo, F., A. Rodríguez, and A. Gallardo. 2008b. Spatial pattern and scale of leaf N and P resorption efficiency and proficiency in a *Quercus robur* population. *Plant and Soil* 311:109-119.

Damesin, C., S. Rambal, and R. Joffre. 1998. Co-occurrence of trees with different leaf habit: a functional approach on Mediterranean oaks. *Acta Oecologica* 19:195-204.

de Campos, M. C., S. J. Pearse, R. S. Oliveira, and H. Lambers. 2013. Downregulation of net phosphorus-uptake capacity is inversely related to leaf phosphorus-resorption proficiency in four species from a phosphorus-impooverished environment. *Ann Bot* 111:445-454.

Del Arco, J. M., A. Escudero, and M. Vega-Garrido. 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* 72:701-708.

Díaz-Pinés, E., A. Rubio, H. Van Miegroet, F. Montes, and M. Benito. 2011. Does tree species composition control soil organic carbon pools in Mediterranean mountain forests? *Forest Ecology and Management* 262:1895-1904.

Drenovsky, R. E., C. E. Koehler, K. Skelly, and J. H. Richards. 2013. Potential and realized nutrient resorption in serpentine and non-serpentine chaparral shrubs and trees. *Oecologia* 171:39-50.

Escudero, A. and S. Mediavilla. 2003. Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span. *Journal of Ecology* 91:880-889.

Gepstein, S. 2004. Leaf senescence - not just a 'wear and tear' phenomenon. *Genome Biology* 5:1-5.

Guo, Y. and S. Gan. 2005. Leaf Senescence: Signals, Execution, and Regulation. *Currents Topics in Developmental Biology* 71:83-112.

Hagen-Thorn, A., I. Varnagiryte, B. Nihlgard, and K. Armolaitis. 2006. Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species. *Forest Ecology and Management* 228:33-39.

Hattenschwiler, S., B. Aeschlimann, M. M. Couteaux, J. Roy, and D. Bonal. 2008. High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. *New Phytol* 179:165-175.

Huang, J., X. Wang, and E. Yan. 2007. Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China. *Forest Ecology and Management* 239:150-158.

Jun, K. and I. Hayashi. 2008. Phenological studies of deciduous trees in the cool temperate region of Japan. *Journal of Ecology and Field Biology* 31:193-200.

Kikuzawa, K. and M. J. Lechowicz. 2011. *Ecology of leaf longevity*. Springer.

Kilic, D. D., H. G. Kutbay, T. Ozbucak, and R. Huseyinova. 2012. Nitrogen and phosphorous resorption in two sympatric deciduous species along an elevation gradient. *Revue D Ecologie-la Terre Et La Vie* 67:409-422.

Killingbeck, K. T. 1996. Nutrients in Senesced Leaves: Keys to the Search for Potential Resorption and Resorption Proficiency. *Ecology* 77:1716-1727.

Killingbeck, K. T. and S. A. Costigan. 1988. Element resorption in a guild of understory shrub species: niche differentiation and resorption thresholds. *Oikos* 53:366-374.

Kraft, N. J. B., W. K. Cornwell, C. O. Webb, and D. D. Ackerly. 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist* 170:271–283.

Li, L. J., D.-H. Zeng, R. Mao, and Z. Y. Yu. 2012. Nitrogen and phosphorus resorption of *Artemisia scoparia*, *Chenopodium acuminatum*, *Cannabis sativa*, and

Phragmites communis under nitrogen and phosphorus additions in a semiarid grassland, China. *Plant, Soil and Environment* 58:446-451.

Lim, P. O., H. J. Kim, and H. G. Nam. 2007. Leaf senescence. *Annu Rev Plant Biol* 58:115-136.

Manos, P. S. and A. M. Stanford. 2001. The historical biogeography of Fagaceae: Tracking the tertiary history of temperate and subtropical forest of the northern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences* 162:77-93.

Manos, P. S., J. J. Doyle, and K. C. Nixon. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12:333-349.

Marchin, R., H. Zeng, and W. Hoffmann. 2010. Drought-deciduous behavior reduces nutrient losses from temperate deciduous trees under severe drought. *Oecologia* 163:845-854.

Mayor, X. and F. Rodà. 1992. Is primary production in holm oak forests nutrient limited? *Vegetatio* 99-100:209-217.

McGroddy, M., T. Daufresne, and L. Hedin. 2004. Scaling of C:N:P stoichiometry in forest worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology* 85:2390–2401.

Nixon, K. 2006. Global and Neotropical Distribution and Diversity of Oak (genus *Quercus*) and Oak Forests. En: Kapelle, M. (Ed.). 2006. *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Ecological Studies 185 Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

Nixon, K. C. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annals of Forest Science* 50:25-34.

Noodén, L. D., editor. 2004. *Plant cell death processes*. Elsevier.

Pearse, I. S. and A. L. Hipp. 2012. Global patterns of leaf defenses oak species. *Evolution* 66:2272-2286.

Reed, S. C., A. R. Townsend, E. A. Davidson, and C. C. Cleveland. 2012. Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple scales. *New Phytol* 196:173-180.

Rodríguez-Trejo, D. A. and R. Myers. 2010. Using oak characteristics to guide fire regime restoration in Mexican pine-oak and oak forests. *Ecological Restoration* 28:304-323.

Schweitzer, J. A., D. G. Fischer, B. J. Rehill, S. C. Wooley, S. A. Woolbright, R. L. Lindroth, T. G. Whitham, D. R. Zak, and S. C. Hart. 2010. Forest gene diversity is correlated with the composition and function of soil microbial communities. *Population Ecology* 53:35-46.

Schweitzer, J. A., M. D. Madritch, J. K. Bailey, C. J. LeRoy, D. G. Fischer, B. J. Rehill, R. L. Lindroth, A. E. Hagerman, S. C. Wooley, S. C. Hart, and T. G. Whitham. 2008. From Genes to Ecosystems: The Genetic Basis of Condensed Tannins and Their Role in Nutrient Regulation in a *Populus* Model System. *Ecosystems* 11:1005-1020.

Sistla, S. A. and J. P. Schimel. 2012. Stoichiometric flexibility as a regulator of carbon and nutrient cycling in terrestrial ecosystems under change. *New Phytol* 196:68-78.

Ueda, M. U., E. Mizumachi, and N. Tokuchi. 2011. Foliage nitrogen turnover: differences among nitrogen absorbed at different times by *Quercus serrata* saplings. *Ann Bot* 108:169-175.

Valladares, F., E. Gianoli, and J. M. Gomez. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol* 176:749-763.

Van Heerwaarden, L. M., S. Toet, and R. Aerts. 2003. Current measures of nutrient resorption efficiency lead to a substantial underestimation of real resorption efficiency: facts and solutions. *Oikos* 101:664-669.

Whitham, T. G., C. A. Gehring, L. J. Lamit, T. Wojtowicz, L. M. Evans, A. R. Keith, and D. S. Smith. 2012. Community specificity: life and afterlife effects of genes. *Trends Plant Sci* 17:271-281.

Wymore, A. S., A. T. Keeley, K. M. Yturralde, M. L. Schroer, C. R. Propper, and T. G. Whitham. 2011. Genes to ecosystems: exploring the frontiers of ecology with one of the smallest biological units. *New Phytol* 191:19-36.

Yuan, Z. Y. and H. Y. H. Chen. 2009. Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation. *Global Ecology and Biogeography* 18:11-18.

Tabla 1. Valores promedio (errores estándar) de la eficiencia de reabsorción de nitrógeno (ERN) y la eficiencia de reabsorción de fosforo (ERP) por seccion y fenología para las tres secciones analizadas.

Sección	ERN (%)			ERP (%)		
	caducifolia	perennifolia	promedio	caducifolia	perennifolia	promedio
<i>Cerris</i>	55 (±3.1)	41 (±3.0)	52 (±2.9)	68 (±8.6)	53 (±4.0)	65 (±7.0)
<i>Lobatae</i>	71 (±3.2)	50 (±3.5)	67 (±3.1)	59 (±9.2)	31 (±3.3)	50 (±7.0)
<i>Quercus</i>	50 (±2.2)	35 (±3.0)	48 (±2.2)	49 (±5.7)	47 (±2.8)	49 (±4.8)
Promedio	58 (±1.8)	42 (±3.9)	54 (±1.8)	56 (±3.9)	43 (±7.0)	53 (±3.5)

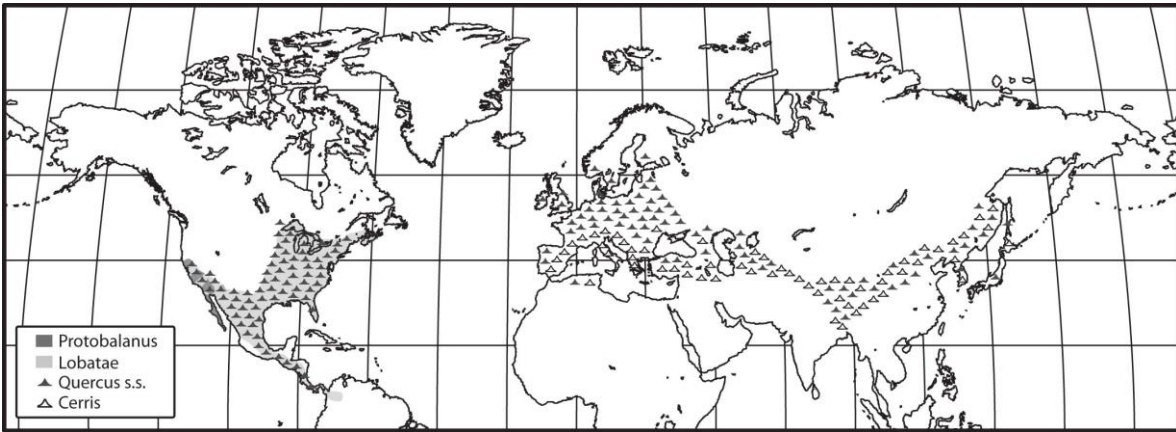


Figura 1. Distribución geográfica de las diferentes secciones del género *Quercus*

(Modificado de Manos et al., 1999)

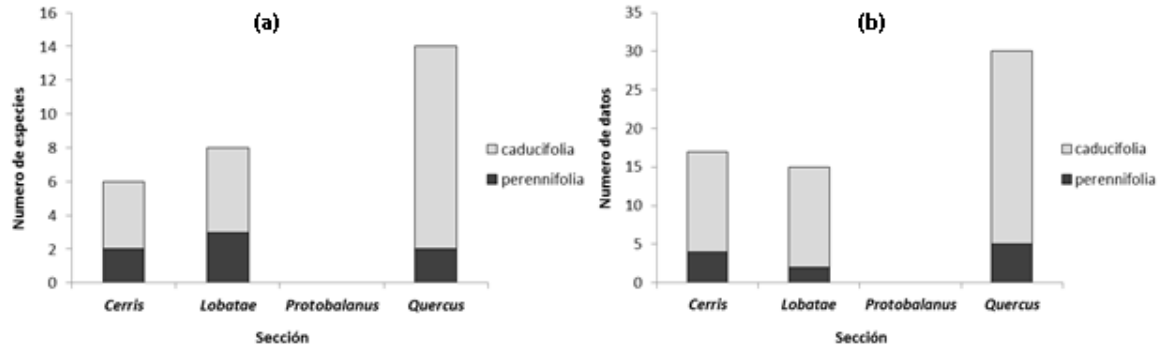


Figura 2. Distribución de las especies sobre las cuales se han realizado estudios de ERN y ERP por sección y fenología (2a) y distribución del número de datos sobre ERN y ERP accesibles por sección y fenología (2b)

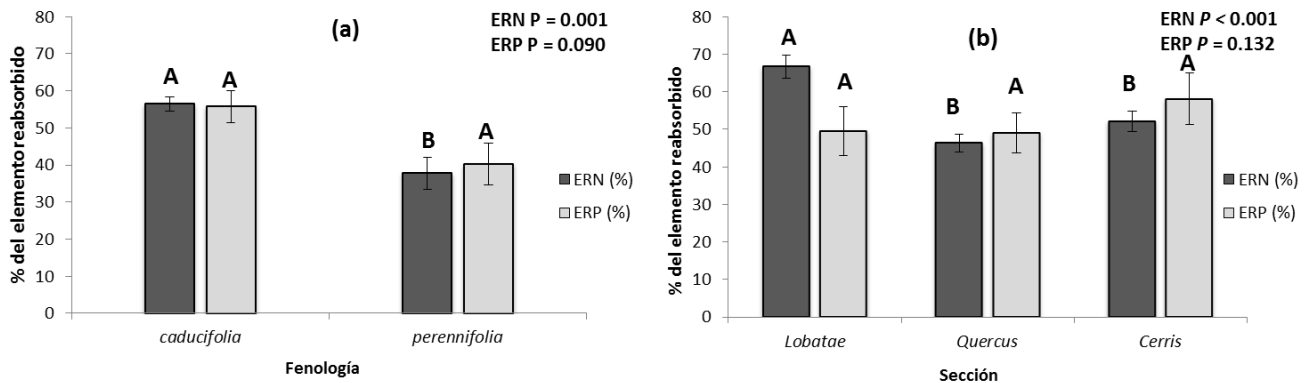


Figura 3. Valores promedio y errores estándar de ERN y ERP por fenología (3a) y por secciones (3b) dentro del género *Quercus*.

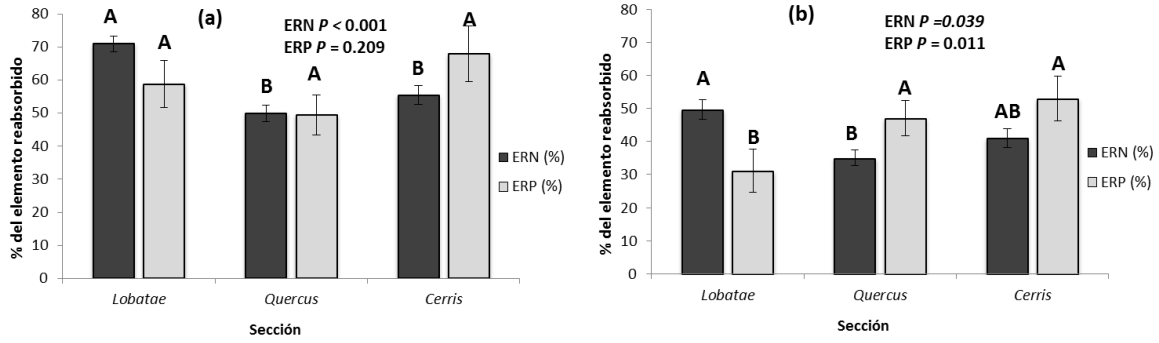


Figura 4. Valores promedio y errores estándar de ERN y ERP entre secciones para fenología caducifolia (4a) y para fenología perennifolia (4b) dentro del género *Quercus*.

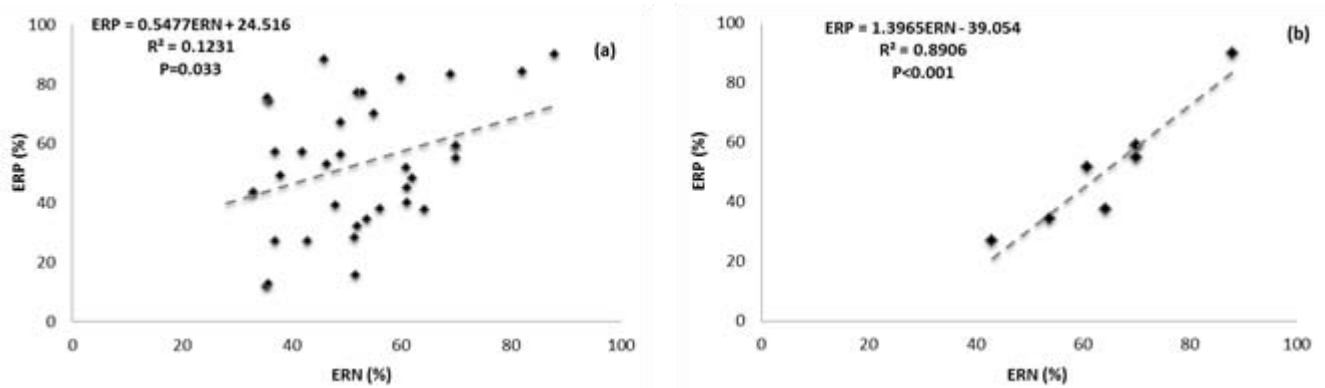


Figura 5. Correlación entre ERN y ERP derivado del total de los datos independientemente de la sección (5a) y solamente en la sección *Lobatae* (5b)

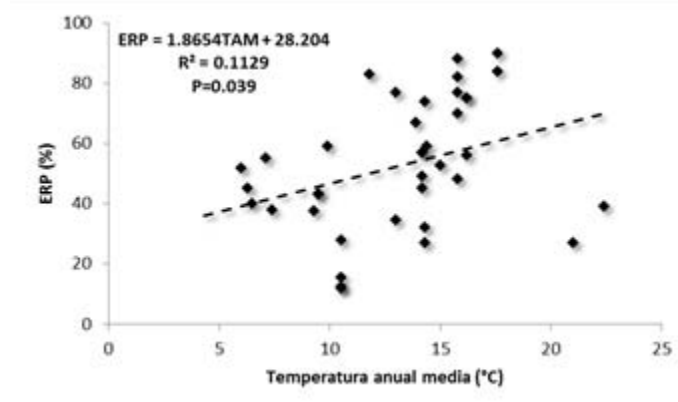


Figura 6. Correlación entre Eficiencia de reabsorción de fosforo (ERP) y la Temperatura anual media (TMA) derivado del total de los datos independientemente de la sección y fenología.

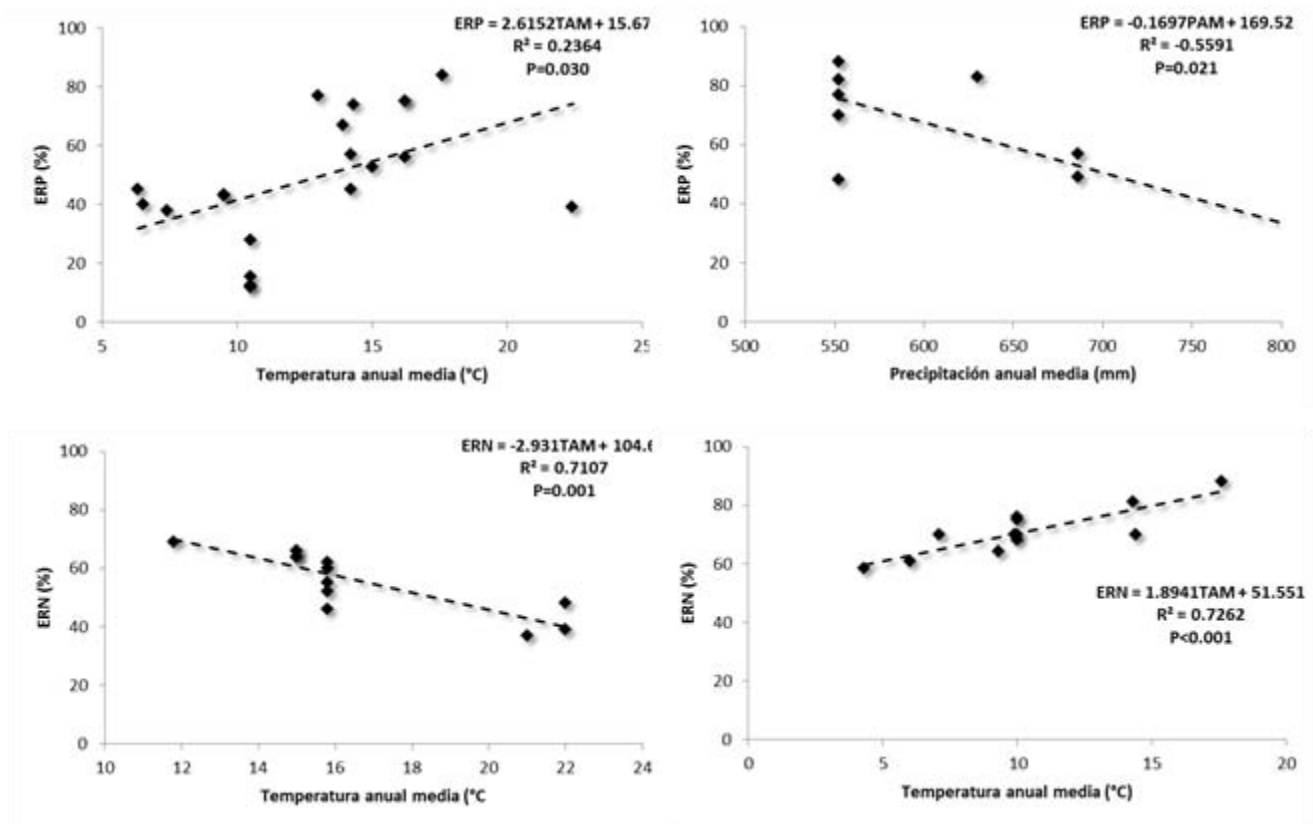


Figura 7. Correlación entre a) Eficiencia de reabsorción de fósforo (ERP) y la Temperatura anual media (TMA) en la sección *Quercus* independientemente de la fenología; b) ERP y la Precipitación anual media (PAM) en la sección *Cerris* independientemente de la fenología; c) Eficiencia de reabsorción de nitrógeno (ERN) y TMA en la sección *Cerris* para fenología caducifolia y; d) ERN y TMA en la sección *Lobatae* para fenología caducifolia.

Capítulo 3. Foliar nutrient resorption constrains soil nutrient transformations under two native oak species in a temperate deciduous forest in Mexico.

Bruno M. Chávez-Vergara, Antonio González-Rodríguez, Jorge D. Etchevers, Ken Oyama, Felipe García-Oliva

Artículo enviado a European Journal of Forest Research



Foliar nutrient resorption constrains soil nutrient transformations under two native oak species in a temperate deciduous forest in Mexico.

Bruno M. Chávez-Vergara^a, Antonio González-Rodríguez^a, Jorge D. Etchevers^b, Ken Oyama^c, Felipe García-Oliva^{a*}

^aCentro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Mich. 58190, México.

^bEdafología, Campus Montecillo, Colegio de Postgraduados, Texcoco, Mex. 56230, México.

^cEscuela Nacional de Estudios Superiores Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Mich. 58190, México.

*Corresponding Author. fgarcia@cieco.unam.mx. Phone number: +52 1 443 3222715. Fax number: +52 1 443 3222719.

Abstract

Foliar nutrient resorption (FNR) is a key process in the dynamics of nutrients in a forest ecosystem. FNR regulates the chemical composition of the forest floor and, consequently, the rates of organic matter decomposition and soil nutrient availability. The main objective of the present study was to examine the effect of FNR of two deciduous oak species (*Quercus castanea* and *Q. deserticola*) in the litter and soil nutrient dynamics. In addition to analyze whether the interaction of the two species was positive (synergistic) or negative (antagonistic) through the mixed litter from two species. For these purpose, the nutrient concentration of green leaves, litterfall, litter and soil were measured, as well as soil microbial activity. These measurements were conducted in isolated stands with the presence of one of the oak species and stands with the two oak species mixed. *Quercus deserticola*, with lower FNR, produced litter with a higher nutrient concentration, enhancing microbial

activity in the forest floor litter and increasing nutrient transformations and soil fertility. In contrast, *Q. castanea* has a higher FNR and produced litter with a lower nutrient concentration. The microbial soil community associated with *Q. castanea* must therefore invest more energy in metabolic processes at the expense of biomass growth. However, forest floor nutrient transformations were more intense and soil fertility increased in areas where both species intermix; in this case, the latter species received the rich-nutrient litterfall of *Q. deserticola*. These results suggest a strong footprint of species traits on microbial activities and soil nutrient transformations.

Key words: *Quercus*; microbial transformations; biogeochemistry; species footprint; functional interactions; temperate deciduous forest.

1. Introduction.

Foliar nutrient resorption (FNR) has been considered a key process in the nutrient dynamics of forest ecosystems because it regulates the decomposition rates of organic matter on the forest floor (Wardle et al. 2006; Kosovits et al. 2007; Tang et al. 2013; Hayes et al. 2014) and reduces the nutrient demand of plants from the soil by increasing nutrient use efficiency (Aksekili et al. 2007; Drenovsky et al. 2013). The FNR is a result of the catalysis of polymers with high concentrations of nitrogen (N) and phosphorus (P) (i. e. proteins, phospholipids, nucleic acids, pigments), as well as non-structural carbohydrates. The catalyzed products are then mobilized to other plant tissues and stored until reassigned to new leaf or reproductive structures (Aerts 1996; Killingbeck 2004; Mae 2004). The FNR is strongly affected by environmental factors, such as soil water availability (Rentería and Jaramillo 2011), intensity of photosynthetic active radiation (Covelo and Gallardo 2002) and

availability of soil nutrients (Li et al. 2012; Jiang et al. 2012; de Campos et al. 2013; Drenovsky et al. 2013).

The FNR affects the nutrient and organic molecule concentration of the litter and thus the chemical composition of the forest floor (Mae 2004; Cornwell et al. 2008; Covelo et al. 2008; Hättenschwiler et al. 2008; Ueda et al. 2011; Pietsch et al. 2014). Hagen-Torn et al. (2006) found that the litter and soil under deciduous species with lower FNR had higher N and P concentrations than those under a deciduous species with high FNR. Aponte et al. (2013) and Chávez-Vergara et al. (2014) found higher microbial activity and litter nutrient availability under *Quercus* species that produced a nutrient-rich litterfall than under *Quercus* species with nutrient-poor litterfall. In summary, plant species with high FNR produce nutrient-poor litterfall, reducing soil nutrient release from organic matter (Cornwell et al. 2008; Duboc et al. 2012; Freschet et al. 2012; Berg and McClaugherty 2014; Fanin et al. 2014; Hayes et al. 2014).

When forest floor litter is produced by two or more plant species, this mixed litter could present decomposition rates that differ depending on the quality of the litterfall produced by the associated species. Litter produced by mixed plant species with low FNR has a higher diversity of organic compounds than that of single species, which could promote the availability of energy and nutrients for microbial activity (Hättenschwiler et al. 2005; Osono et al. 2006; Chapman and Newman 2010; Kominoski et al. 2011; Chapman et al. 2013; Berg and McClaugherty 2014; Berrier et al. 2014). Consequently, increasing nutrient mineralization from the forest floor by increment availability of resources as a priming effect (Hättenschwiler et al. 2005; Kuzyakov 2010; Lecerf et al. 2011; Berg and McClaugherty 2014). This plant species interaction is named synergistic (Gartner and Cardon 2004; Berg and McClaugherty 2014). In contrast, if mixed litter has higher concentrations of compounds

such as tannins or polyphenols, they can constrain litter decomposition due to microbial inhibition (McArthur et al. 1994; Nilsson et al. 1998). One example of such a reaction is the decreased decomposition observed in the mixed litterfall of *Festuca drymeia* (Bonanomi et al. 2010). In these cases, plant species are considered to interact antagonistically amongst themselves (Gartner and Cardon, 2004; Berg and McClaugherty 2014). Gartner and Cardon (2004) found that 50% of published studies reported synergistic interactions, while the antagonistic interaction was only reported in 20% of the studies; the other 30% of studies was not significant interactions.

Oak forests are ideal systems to test the effect of some plant functional attributes, such as FNR, on nutrient dynamics in closely related plant species under similar environmental conditions (Cavender-Bares et al. 2004; Aldrich and Cavender-Bares 2011). Chávez-Vergara and García-Oliva (2013) analyzing the FNR data of deciduous species of *Quercus* reported in the literature, found that species belonging to the *Lobatae* section (red oaks) present higher nitrogen foliar resorption than species belonging to the *Quercus* section (white oaks). The species of these two sections can grow together in several forests in North America (Rodríguez-Trejo and Myers 2010; Aldrich and Cavender-Bares 2011). Similarly, Chávez-Vergara et al. (2014) reported that the litterfall of *Q. castanea* contains lower concentrations of N and P, as well as a higher proportion of recalcitrant molecules, than the litterfall produced by *Q. deserticola* in a temperate deciduous forest in Mexico. As a result, the litter of *Q. deserticola* had higher microbial activity than that of *Q. castanea*. However, the effect of litterfall quality of both *Quercus* species was not analyzed in terms of the mixed litter decomposition and soil nutrient availability.

The objectives of the present study were to i) examine the effect of differential FNR in two oak species on litter and soil nutrient dynamics and ii) determine whether the

interaction between the two oak species, mediated through the mixed litter, is synergistic or antagonistic. Two native species of deciduous oaks that frequently grow together in temperate forests of central Mexico were selected for this purpose: *Quercus castanea* and *Quercus deserticola*. We predicted that the litter derived from the oak species with lower FNR (*Q. deserticola*) promotes higher microbial activity and nutrient availability in the forest floor and soil than the litter of the other oak species (*Q. castanea*) and that the nutrient-rich litterfall increases the nutrient availability of mixed litter and thus the interaction of these two species would be synergistic. To test these hypotheses, we measured the nutrient concentrations of green leaves, litterfall, litter and soil, as well as microbial activity in the soil under the influence of these two oak species.

2. Methods

2.1. Site description

This work was conducted in the Cuitzeo basin in central Mexico. A forest fragment with low perturbation was selected on the mountain of Remolino (19° 37' 01''N; 101° 20' 07''W). The annual mean temperature at the site is 17.6 °C with an annual mean precipitation of 805 mm concentrated in the summer months. The dominant soil is *Luvisol chromic* developed over Quaternary basalts (Chávez-Vergara, 2010). In this forest fragment, two dominant oak species were selected: *Quercus castanea* Née (*Qc*) and *Quercus deserticola* Trel. (*Qd*) belonging to the *Lobatae* and *Quercus* sections, respectively. Both species are deciduous during the dry season (January to May) with leaf flushing beginning in the early rainy season (May-June). The forest fragment was located entirely on the same west-facing slope. Three subplot into a major plot of 100x 150 m was established within the fragment, where each species dominated on one of the extremes of the slope and both species are mixed

at the middle. Thus, four conditions were identified: isolated Qc , isolated Qd , Qc coupled with Qd (QcX) and Qd coupled with Qc (QdX). The coupled conditions were defined on the basis of the natural incorporation of litterfall from one species under the canopy of the other, since both species are growing together. Six trees were selected for each species condition distributed along the length of the slope. Prior to sample collection, the diameter at breast height (DBH) of the selected trees was measured and no differences in size were found among the trees in the four conditions using a one-way ANOVA (Qc : 52.9 ± 11.7 cm, QcX : 46.6 ± 4.9 cm, QdX : 53.9 ± 8.6 and Qd : 63.9 ± 11.4 cm; $F = 1.4$; $p=0.27$). Tree size therefore had no effect on the studied variables.

2.2. Sample collection

2.2.1. Green leaves

From each tree, 30 intact (i.e. with no appreciable damage by herbivores, pathogens or gall-forming insects) mature and sun-exposed leaves were collected every month with a telescopic leaf-cutter from the time of complete leaf expansion (August 2008) until the onset of leaf senescence, which was defined when *ca.* 20% of the canopy presented senescent leaves (January 2009). The position of sampled leaves was at random within the canopy on each sampling date. The fresh green leaf samples were transported to the laboratory in plastic bags at ambient temperature to measure individual foliar area and initial moisture content on the same day of collection. Later, these samples were dried to constant weight at 70°C for 72 h in order to determine water content and for further chemical analysis.

2.2.2. Litterfall

A circular litterfall trap of 0.5 m^2 in area was placed under each tree to collect litter every month from July 2008 to July 2009. The fresh samples were weighed and an aliquot was dried to constant weight at 70°C for 72 h in order to determine water content, which was

then used to calculate the dry mass of the contents of each trap. The fresh aliquot was stored at 4°C in darkness prior to laboratory analysis.

2.2.3. Litter and Soil

For the litter, the sampling area was defined as a projection of the canopy to the soil for each sampling tree and was divided into five approximately equal sections around the trunk. One subsample was collected from each of the five sections with a polyvinyl chloride (PVC) ring of 160 mm diameter and these were then mixed to produce a compound sample for each tree. The litter presented no apparent evidence of vertical stratification, and all litter samples were therefore collected without separating the layers. After sampling the litter, a sample of the uppermost 15 cm of mineral soil was extracted with a Dutch auger from each of the five sections of the sampling area under each tree and mixed to produce a composite soil sample for each tree.

In total, six composite samples of litter and soil for each condition (Qc , QcX , QdX and Qd) were collected during both the dry season (April; DS) and the rainy season (September; RS). The samples were stored in hermetically sealed plastic bags and stored in darkness at 4°C until laboratory analysis.

2.3. Laboratory analysis.

2.3.1. Moisture and pH

A sub-sample of all the materials was oven-dried at 70°C to constant weight for moisture determination by the gravimetric method and water content adjustment in order to express nutrient concentration on the basis of dry litter or soil mass. For both litter and soil, pH was measured in deionized water (soil:solution ratio, 1:2 w/v and litter:solution ratio 1:5 w/v) with a pH meter equipped with a glass electrode (Corning).

2.3.2. Total nutrients

All forms of carbon (C) were determined with a total carbon analyzer UIC model CM5012 (Chicago, USA), while the N and P forms were analyzed colorimetrically using a Bran-Luebbe Auto analyzer 3 (Norderstedt, Germany). An aliquot of each sample was oven-dried at 70°C and ground in a Thomas Scientific mill to pass through a 40-mesh screen (0.425 mm) in the case of the plant material, and ground with a pestle and agate mortar in the soil samples. Total C was determined by combustion and coulometric detection (Huffman 1977). Total N and P were determined following acid digestion in a mixture of concentrate H₂SO₄ and K₂SO₄ plus CuSO₄, the latter as a catalyst; N was determined by a micro-Kjeldahl method (Bremner 1996) and P by the molybdate colorimetric method following ascorbic acid reduction (Murphy and Riley 1962).

2.3.4. Dissolved nutrients

Dissolved organic C, N and P were extracted from 2 g of fresh litter and 20 g of fresh soil with deionized water after shaking for 1 h and filtering through a Whatman #42 filter and a 0.45µm nitrocellulose membrane. Dissolved organic C (DOC) was determined by combustion and coulometric detection (Huffman 1977). Dissolved organic N (DON) and dissolved organic P (DOP) were determined following acid digestion (Jones and Willet 2006). The DON was calculated as the difference between digested soluble N and NH₄⁺ in deionized water extracts. The DOP was calculated as the difference between digested dissolved P and orthophosphate.

2.3.5. Available nutrients

Available inorganic N (NH₄⁺ and NO₃⁻) was extracted from 10 g fresh soil subsamples with 2 M KCl, followed by filtration through a Whatman No. 1 paper filter (Robertson et al. 1999) and then determined colorimetrically by the phenol-hypochlorite method (Technicon 1977). Available (inorganic) and labile (organic) P was determined according to

sequential P Hedley fractionation by extraction with 30 mL of 0.5M NaHCO₃ pH 8.5 (Tiessen and Moir 1993) and quantified by colorimetry as described above. Later, the soil samples weight was corrected by moisture content.

2.3.6. Microbial nutrients

Microbial C (C_{mic}) and N (N_{mic}) in soil were determined by a chloroform fumigation direct-extraction method (Brookes et al. 1984; Vance et al. 1987) in the fresh samples. From each fresh sample, one subsample (20 g) was extracted with 80 mL of 0.5 M K₂SO₄. A second subsample (20 g) was fumigated with chloroform for 24 h in a vacuum bell, followed by extraction with the same volume of 0.5 M K₂SO₄, as previously mentioned. Organic C and extractable N were analyzed after filtering the extracts through Whatman #42 (Brookes et al. 1984). The C_{mic} and N_{mic} were calculated as the difference between fumigated and non-fumigated samples using correction factors: k_{EC} 0.45 (Sparling et al. 1990), and k_{EN} 0.54 (Brookes et al. 1984; Joergensen and Mueller 1996).

2.3.7. Nutrient resorption efficiency

Specific leaf area (SLA expressed as mg cm⁻²) of fresh green and senescent leaves was measured with a Delta-T Image Analyzer during monthly collections. Thereafter, the leaves were dried at 70°C and weighted for calculation of leaf mass per area (LMA expressed as mg cm⁻²). The leaves were ground and total concentration of N and P was determined as explained previously. Nutrient resorption efficiency of nitrogen (NRE_N) and phosphorous (NRE_P) were calculated on basis of foliar nutrient content; for this, the N and P concentrations were first converted to foliar content by multiplying LMA (mg cm⁻²) by concentration (mg g⁻¹). The yield content per unit area and thus NRE (%) was calculated as the content of the nutrient in mature leaves minus that of senescent leaves, divided by the content of mature leaves multiplied by 100 (Killingbeck and Costigan 1988).

2.3.8. Potential C and N mineralization and transformations

Potential C mineralization, net nitrification, net N mineralization and DOC and DON changes were measured in 14-day laboratory aerobic incubations. Fresh soil sub-samples were placed in PVC tube cores with a 0.17 mm mesh fixed across the bottom. Following Robertson et al. (1999), each sample was wetted to field capacity with deionized water and incubated in 1L jars at 25°C. The jars were regularly aerated and soil moisture was adjusted to field capacity every two days. Potential C mineralization was estimated as evolved CO₂-C collected in 1 M NaOH traps. Carbonates were precipitated by adding 1.5 M BaCl₂ and then titrated with 1 M HCl. The CO₂-C values were corrected for soil dry weight; the microbial respiration rate was expressed as CO₂-C μg C g⁻¹ d⁻¹. For N forms and DOC transformations, post- and pre-incubation, ammonium (NH₄⁺), nitrate (NO₃⁻), DOC and DON were determined using the previously described methods. Differences between post- and pre-incubation values of inorganic N (NH₄⁺ plus NO₃⁻), DOC and DON were used to calculate net N mineralization, net nitrification, ΔDOC, and ΔDON; respectively.

2.4. Statistical analysis

All data were expressed on a dry-weight basis. For litterfall production, nutrient return and NRE, a one-way ANOVA was performed among the two tree species and the mix conditions (*Qc*, *QcX*, *QdX* and *Qd*). The concentration of nutrients and microbial activities in litter and soil were subjected to a repeated measures analysis of variance (RMANOVA) with condition as between-subject factor and sampling date and interaction between condition and date as within factor. For green leaves, the factor “sampling date” had five dates (each month from July 2008 to January 2009), whereas for litter and soil there were only two dates (April and September). A Greenhouse-Geisser correction for time factors was used when the data did not meet the circularity assumption of the repeated-measures analysis.

When the ANOVA and RMANOVA indicated significant factor effects ($p \leq 0.05$), mean comparisons were performed with Tukey's HSD multiple comparison test (von Ende 1993). Data were log-transformed to meet ANOVA assumptions when required (Sokal and Rohlf 1995) but are reported here in their original scale of measurement.

In addition, a forward stepwise discriminant analysis was used to identify the most significant variables ($p \leq 0.05$) for classifying the organic matter quality attributes (total nutrient ratios and the concentration of dynamic nutrient forms) in the four species conditions (Qc , QcX , QdX and Qd), for the litter and the soil samples. With the canonical scores obtained, a one-way ANOVA analysis followed by Tukey's HSD multiple comparison tests was performed to determine differences among the four species conditions. Linear regressions between N and P resorption efficiency were conducted with dissolved nutrients (organic and inorganic) and microbial nutrients for litter and soil samples from the dry season (April).

One-way ANOVA and RMANOVA were generally performed with Statistica v.8 software (StatSoft, 2007), while the discriminant analysis was performed with JMP v.9 software (SAS, 2010).

3. Results

3.1. Green leaves

The C concentration of the green leaves differed among tree species conditions and sampling dates (Table S1). Green leaves of *Q. castanea* (Qc and QcX) had higher C concentration than those of *Q. deserticola* (Qd and QdX ; Fig. 1A). The highest and lowest C concentrations were found in the January and in the November samples, respectively (Fig. 1A). In contrast, the N and P concentrations of green leaves only differed among tree species

conditions in particular months. For example, the green leaves of *Q. castanea* (*Qc* and *QcX*) had lower N concentration than those of *Q. deserticola* (*Qd* and *QdX*) in September only (Fig. 1B), while the *Qc* and *QdX* leaves had the lowest and the highest P concentrations, respectively, in August only (Fig. 1C). Similarly, the C:N ratio was significantly lower in *Q. deserticola* than in *Q. castanea* in January only (Fig. 1D), and the C:P and N:P ratios presented no differences among tree species conditions in any month (Fig. 1E and 1F, respectively).

3.2. Litterfall

Around 80% of the litterfall production was concentrated between February and April, but the months of highest litterfall production were February and March for *Qc* and *Qd*, respectively (Fig. S1). The *Qc* litterfall production was 1.6 times higher than that of *Qd* and the production of the mixed species conditions were intermediate between the productions of isolated species conditions (Table 1). The *Qd* litterfall had the lowest C- and the highest N-concentrations and this species condition therefore had the lowest C:N ratio (Table 1). In contrast, *Qc* had the highest C litterfall content. However, all tree species conditions had similar N and P litterfall content (Table 1). The *Q. castanea* conditions (*Qc* and *QcX*) had a higher N and P resorption efficiency than the *Q. deserticola* conditions (*Qd* and *QdX*; Table 1).

3.3. Forest floor litter

The concentration of total litter C did not differ among tree species conditions (Fig 2A; Table S2), but *Qc* litter had the lowest total N concentration on both sampling dates (Fig. 2B). In addition, *Qc* litter showed lower total P concentration than the *Qd* litter, but only in the wet season (Fig. 2C). The *Qd* litter thus presented a lower C:N ratio than the *Qc* litter

(Fig. 2D), but the C:P ratio did not differ among tree species conditions. In contrast, the *Qc* litter had a lower N:P ratio than the *Qd* litter in the wet season only (Fig. 2F).

In the forest floor litter, the concentration of dissolved organic carbon (DOC) and dissolved organic nitrogen (DON) differed among tree species conditions in the dry season only (Table S2). The *Qd* and *Qc* conditions presented the highest and lowest DOC concentrations, respectively (Fig. 3A), while both species in isolation (*Qc* and *Qd*) had lower DON concentrations than that of the litters of the mixed species conditions (*QcX* and *QdX*; Fig. 3B). Similarly, the litter of the isolated species conditions (*Qc* and *Qd*) had lower concentrations of dissolved organic phosphorus (DOP) than the litter of the mixed species conditions (*QcX* and *QdX*; Fig. 3c). In general, the concentration of dissolved organic nutrients was higher in the dry season litter (DSL) than in the wet season litter (WSL).

The *Qc* litter had the lowest concentration of dissolved ammonium (NH_4^+) in both sampling seasons, while the mixed species conditions had the highest NH_4^+ concentration, but only in the dry season (Fig. 3D; Table S2). Similarly, the *Qc* litter had the lowest dissolved inorganic phosphorus (DIP) in the dry season (Fig. 3E). In contrast, dissolved nitrate (NO_3^-) concentration was unaffected by any of the factors analyzed (Table S2). In the dry season samples, nitrogen resorption efficiency is related negatively with DOC, dissolved ammonium and DIP ($R^2=0.70$, $p<0.001$; $R^2=0.45$, $p=0.01$; $R^2=0.58$, $p=0.003$; respectively), while PRE related negatively with DOC and DIP ($R^2=0.77$, $p<0.001$; $R^2=0.73$, $p<0.01$; respectively).

DON, DOC and NH_4^+ were the significantly discriminant variables for species condition classification of the litter samples, where DON and DOC made the greater contribution to the first and second canonical functions, respectively (Table S4). The one-way ANOVA of the first canonical function scores separated the isolated conditions from the

mixed conditions (Fig. 4A), whereas the Q_c scores in the second canonical function differed from those of the other three species conditions (Q_cX , Q_dX and Q_d ; Fig. 4A).

3.4. Soil.

The soil pH was situated between 6.6 and 7.0, with no differences among tree species conditions (Table S3). Similarly, the concentrations of total C, total N and total P did not differ among tree species conditions (Fig. 5). The same was true of the concentrations of ammonium and nitrate (Fig. 6A and B). However, the soil C:N ratio was higher in Q_c than in both *Q. deserticola* conditions (Q_d and Q_dX ; Fig. 6D), while the soil N:P ratio was lower in Q_c than in both *Q. deserticola* conditions (Fig. 6F). The concentration of available P (Pi NaHCO₃) was higher in Q_d than in both *Q. castanea* conditions in the dry season (Q_c and Q_cX ; Fig. 7C).

The Q_c soil had a lower DOC concentration than both *Q. deserticola* soil conditions (Q_d and Q_dX). The DON and DOP did not differ among tree species conditions (Fig. 6E and 6F). In the dry season samples, N resorption efficiency only related negatively with DOC ($R^2=0.45$, $p=0.02$). In contrast, soil DOC related positively with litter DOC ($R^2=0.51$, $p=0.006$). DOC, available P and C:N ratio were the significantly discriminant variables for species condition classification of the soil samples, where DOC and available P made the greatest contributions to the first and second canonical functions, respectively (Table S4). The one-way ANOVA using scores of the first canonical function separated the isolated *Q. castanea* from the other tree species conditions (Fig. 4B; Table S3).

3.5. Soil microbial metabolic activities.

The Q_c had a lower concentration of carbon immobilized within the microbial biomass (Cmic) than the other tree species conditions in both sampling seasons (Fig. 7A), while Q_c had the lowest concentration of microbial nitrogen (Nmic) in the dry season only

(Fig. 7B). In contrast, the $C_{mic}:N_{mic}$ ratio did not differ among tree species conditions in either sampling season (Fig. 7C; Table S5).

Potential carbon mineralization (CO_2-C) did not differ among tree species conditions (Fig. 8; Table S5), but the metabolic efficiency (qCO_2) of soil microorganisms associated with Qc was higher than for the other tree species conditions (Fig. 7D). Additionally, CO_2-C was lower in the wet season samples than in those of the dry season (Fig. 8A). In the dry season, potential C mineralization was positively and significantly explained by NH_4^+ and available P, and negatively by NO_3^- and C_{mic} , but was positively and significantly explained by N_{mic} and NO_3^- in the wet season (Table S6).

In the dry season, soil incubation resulted in an increase and decrease of DOC concentration in QcX and in Qd , respectively (Fig. 7E), while QcX presented DOC reduction in the wet season only (Fig. 7E). In contrast, ΔDON did not differ among tree species conditions, but decreased in the dry season and increased in the wet season (Fig. 8B; Table S5). In the dry season, the highest and lowest values of net N mineralization (NNM) were in Qc and QcX , respectively, in the dry season only, while tree species conditions did not differ in the wet season (Fig. 7F).

4. Discussion

4.1. Litterfall quality is regulated by the foliar nutrient resorption

Foliar nutrient concentration has been used as an indicator of plant nutrient status (Körner 1989; Medina and Cuevas 1994; Hayes et al. 2014). When these nutrient concentrations vary among sites in inter- or intraspecific comparisons, it has been interpreted as a consequence of soil nutrient availability (Shaver and Melillo 1984; Lajtha and Klein 1988; Vitousek et al. 1995; Covelo et al. 2008). However, slight variations in foliar nutrient

concentrations between *Quercus* species have been reported when they grow together at the same site (Aponte et al. 2011; Covelo et al. 2008; Killic et al. 2010; Knops and Koenig 1997; Wu et al. 2012). In the case of the species studied here, the N and P concentration and the N:P ratio of green leaves did not differ between the two *Quercus* species, while N and P availability varied among soils under these species. Nevertheless, *Q. castanea* presented higher foliar nutrient resorption (FNR) than *Q. deserticola* and these differences can be explained by the foliar characteristics of each species, such as leaf longevity (Aerts 1996; Killingbeck 1996; 2004; Cornwell et al. 2008). The negative relationship between FNR and leaf longevity is explained by the fact that an older leaf must invest more energy in water use efficiency than in nutrient use efficiency (Killingbeck 2004; Campanella and Bertilleri 2011). In our study, *Q. deserticola* had higher leaf longevity (*ca.*>30 days) than *Q. castanea*, and lower FNR. This relationship has been reported for deciduous tree species in arid ecosystems (Campanella and Bertilleri 2011), Mediterranean *Quercus* species (Escudero and Mediavilla 2003) and tree species with diverse leaf phenology (del Arco et al. 1991).

The FNR strongly affects the chemical composition of litterfall (Killingbeck 2004; Mae 2004), mainly by decreasing the concentration of non-structural molecules (Mae 2004). Chávez-Vergara et al. (2014) reported that the litterfall of *Q. castanea* had a lower proportion of labile molecules (i.e. carbohydrates) and a higher proportion of aromatic and thermo resistant compounds than the litterfall of *Q. deserticola*. Consequently, the litterfall of *Q. castanea* had a higher C:N ratio and a lower susceptibility to microbial degradation, as reported previously for other tree species (Coteaux et al. 1995; Almendros et al. 2000; Kozovits et al. 2007; Talbot et al., 2011; Bonanomi et al. 2013; Cleveland et al. 2014).

4.2. Litterfall quality controls litter and soil nutrient availability.

The chemical composition of the forest floor litter strongly affects microbial activity (Luizao et al. 1992; Eaton 2001; Aponte et al. 2010). In seasonal deciduous forests at the onset of the wet season, the litter with higher energy availability, in the form of dissolved organic carbon, promotes a higher microbial activity releasing nutrients from organic compounds (Eaton 2001; García-Oliva et al. 2003; Don and Kalbitz 2005; Aponte et al. 2010; Jones et al. 2012). In our study, *Q. deserticola* litter had higher available nutrients than that of *Q. castanea*, as well as higher nutrient concentration in the microbial biomass and C mineralization in concordance with reported by Chávez-Vergara et al. (2014). The differences of litter nutrient concentrations between the two *Quercus* species are similar to those in nutrient concentrations in the litterfall, which suggests that the footprint of each species on chemical composition are maintained in the forest floor litter at the onset of the wet season (Genung et al. 2013). This footprint is a result of the FNR of each of the *Quercus* species studied, which was evidenced by the negative correlation between litter DOC and both N and P resorption efficiency. However, the differences in nutrient concentrations between litter species decreased at the end of the wet season. This can be explained by the intensity of microbial activity, which was higher in the litter of *Q. deserticola* than in that of *Q. castanea*. This reduction in the chemical differences among tree species litter related with increasing decomposition has been reported in previous studies (Almendros et al. 2000; Ono et al. 2011; Chávez-Vergara et al. 2014).

The footprint of litterfall was recorded in the soil under each *Quercus* species. The concentration of DOC, available P, C and N within the microbial biomass was higher in the *Q. deserticola* soil than in the *Q. castanea* soil. The soil energy availability for microbial activity is also a consequence of FNR, as indicated by the negative correlation between NRE and soil DOC. These results suggest that the soil conditions under *Q. castanea* constrain

microbial activity. For example, the metabolic coefficient ($q\text{CO}_2$) was higher under this species, suggesting that soil microbes must invest more energy in metabolic functions for nutrient acquisition than in population growth (Thirukkumaran and Parkinson 2000; Orwin et al. 2006; van Meeteren et al. 2007). Chávez-Vergara et al. (2014) found that the specific activity of three eco-enzymes (β -glucosidase, cellobiohydrolase and β -N-acetylglucosaminidase) was higher in the *Q. castanea* litter than in the *Q. deserticola* litter, and the same was true of the specific activity of these enzymes in the soil under each studied species (data not shown). These results suggest that the microbial community in the forest floor litter and soil under *Q. castanea* must invest more energy in eco-enzyme production for the depolymerization of organic compounds rather than increasing biomass.

The higher microbial activity of the *Q. deserticola* soil therefore promotes nutrient release from organic compounds and thus soil fertility. For example, net nitrogen mineralization was higher in the soil of this species than in the *Q. castanea* soil in the dry season samples. *Q. deserticola* had a lower FNR than *Q. castanea*, which promotes higher soil nutrient availability. This negative relationship between soil nutrient availability and FNR has been reported in several studies (Li et al. 2012; Jiang et al. 2012; de Campos et al. 2013; Drenovsky et al. 2013).

The incorporation and availability of nutrients in the soil is regulated mainly by foliar nutrient resorption and the intensity of this process has been associated with species identity (Killingbeck 2004; Covelo et al. 2008; Drenovsky et al. 2013), in relation to species functional traits (Reich et al. 2003; Cornwell et al. 2008; Genung et al. 2013). This pattern is also suggested by our results and has been reported for other *Quercus* species in previous studies (*Q. subers.* *Q. canariensis*; Aponte et al. 2011; 2013).

4.3. *Q. deserticola* promotes a synergistic interaction with *Q. castanea*.

Mixed litter from tree species with different FNR could promote microbial activity and nutrient transformations in the forest floor litter through the priming effect of the nutrient-rich litterfall species (Hättenschwiler et al. 2005; Kuzyakov 2010; Lecerf et al. 2011; Berg and McLaugherty 2014). In our study, the *QcX* litter condition had higher organic dissolved nutrients than the *Qc* litter condition, which suggests that the *Qd* litterfall input in the *QcX* condition promotes microbial activity by increasing DOC in the mixed litter. This fertilization effect is recognized as a primer and has also been reported in previous studies (Kuzyakov 2010; Perveen et al. 2014). A higher DOC input modifies the litter microbial composition, promotes microbial activity and increases nutrient transformations in the forest floor (Salamanca et al. 1998; Smolander and Kitunen 2002; Bengtsson et al. 2003; Smith and Bradford 2003; Gartner and Cardon 2004; Montaña et al. 2007; 2009; Kiikkilä et al. 2013; Fanin et al. 2014). For example, DOC inputs promote the growth of gram-negative bacteria (GNB) relative to gram-positive bacteria (GPB) (Cleveland et al., 2004; Fierer et al. 2007; Montaña et al. 2009; Blagodatskaya et al. 2014; Fanin et al. 2014). The GNB present a high growth rate, increasing nutrient immobilization within the microbial biomass, while the GPB have a slower growth rate and allow the presence of chemotrophic bacteria groups, such as nitrifying bacteria (Bengtsson et al. 2003; Levy-Booth et al. 2014). Therefore, N dynamics are affected by changes in microbial composition, resulting in higher N losses from the forest soil because of increased nitrification (Bengtsson et al. 2003; Montaña et al. 2009). In our study, the soil of the *QcX* condition had a higher C and N immobilization and net N mineralization than the soil under the *Qc* condition, while the latter condition had a higher net nitrification rate and microbial metabolic coefficient (qCO_2). These results suggest that N is more protected under the *QcX* condition than under the *Qc* condition, because the *Qd*

litterfall input in the *QcX* condition promotes the activity of heterotrophic microbial populations (Montaño et al. 2009).

Our results suggest that the nutrient-rich litterfall of *Qd* supported the microbial activity in the forest floor and soil in the *QcX* condition. For this reason, *Qc* presented a synergistic interaction with *Qd*. This type of interaction has been reported previously for several plant species (Gartner and Cardon 2004; Berg and McClaugherty 2014). In contrast, nutrient transformations in the forest floor in the *QdX* condition were not affected by the *Qc* litterfall input and therefore the interaction of *Qc* over *Qd* could be linear (Kaye et al. 2000).

This suggests a strong footprint of species traits on microbial communities and soil nutrient transformations. The species composition of the forest is therefore a key factor in forest nutrient dynamics. In addition, the relationships between these *Quercus* species are important in order to understand how nutrient dynamics could be challenged by species replacement under forest management or species substitution in global climate change scenarios.

5. Conclusions

The litterfall of *Q. deserticola* had lower FNR that promotes microbial activity in the forest floor litter increasing nutrient transformation and soil fertility. The soil microbial community invest more energy in metabolic processes for nutrient acquisition rather than population growth in the *Q. castanea* forest floor. However, forest floor nutrient transformation and soil fertility both increase when *Q. castanea* receives the nutrient-rich litterfall of *Q. deserticola*, establishing a synergistic relationship between the two species when they coexist in the forest.

6. Compliance with Ethical Standards

The present article has been approved by all co-authors and it has not been previously published nor is in consideration for publication elsewhere. The authors declare that they have no conflict of interest; additionally this research is not involving human participants and/or animals.

7. Acknowledgments

We are grateful to Ramiro Ríos for assisting with the collection of samples, Rodrigo Velázquez-Durán, and Ofelia Beltrán Paz for assisting with chemical analysis. This study was partially supported by PAPIIT-DGAPA, UNAM (project no. IV201015). B. Chávez-Vergara acknowledges a scholarship provided by the National Council of Science and Technology (CONACyT, scholarship number 215406) and support from the Graduate Program in Biological Sciences of the National Autonomous University of Mexico (UNAM).

8. References

- Aerts R (1996) Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *J Ecol* 84:597-608
- Aksekili E, Kilic DD, Kutbay HG (2007) Foliar nutrient dynamics and foliar resorption in *Quercus brantii* Lindley along an elevational gradient. *Pak J Biol Sci* 10:3778-3785
- Aldrich PR, Cavender-Bares J (2011) *Quercus*. In: Kole C (ed) Wild crop relatives: Genomic and breeding resources, forest trees. Springer-Verlag, Berlin, pp 89-129
- Almendros G, Dorado J, González-Villa FJ, Blanco MJ, Lankes U (2000) ¹³C NMR assessment of decomposition patterns during composting of forest and shrub biomass. *Soil Biol Biochem* 32:793-804

- Aponte C, Marañón T, García LV (2010) Microbial C, N and P in soils of Mediterranean oak forests: influence of season, canopy cover and soil depth. *Biogeochemistry* 101:77-92.
- Aponte C, García LV, Pérez-Ramos IM, Gutiérrez E, Marañón T (2011) Oak trees and soil interactions in Mediterranean forests: a positive feedback model. *J Veg Sci* 22:856–867
- Aponte C, García LV, Marañón T (2013) Tree species effects on nutrient cycling and soil biota: A feedback mechanism favoring species coexistence. *Forest Ecol Manag* 309:36-46
- Bengtsson G, Bengtson P, Mansson K (2003) Gross nitrogen mineralization-, immobilization-, and nitrification rates as a function of soil C/N ratio and microbial activity. *Soil Biol Biochem* 35:143-154
- Berg B, McClaugherty C (2014) *Plant litter: Decomposition, humus formation, carbon sequestration*. Third edn. Springer-Verlag, Berlin
- Berrier DJ, Rawls MS, McCallister SL, Franklin RB (2014) Influence of substrate quality and moisture availability on microbial communities and litter decomposition. *Open J Ecol* 4:421-433
- Blagodatskaya E, Khomyakov N, Myachina O, Bogomolova I, Blagodatsky S, Kuzyakov Y (2014) Microbial interactions affect sources of priming induced by cellulose. *Soil Biol Biochem* 74:39-49
- Bonanomi G, Incerti G, Antignani V, Capodilupo M, Mazzoleni S (2010) Decomposition and nutrient dynamics in mixed litter of Mediterranean species. *Plant Soil* 331:481-496

- Bonanomi G, Incerti G, Giannino F, Mingo A, Lanzotti V, Mazzoleni S (2013) Litter quality assessed by solid state¹³C NMR spectroscopy predicts decay rate better than C/N and Lignin/N ratios. *Soil Biol Biochem* 56:40-48
- Bremner JM (1996) Nitrogen-total. In: Spark DL, Page AL, Summer ME, Tabatabai MA, Helmke PA (eds) *Methods of soil analyses Part 3: Chemical analyses*. Soil Science Society of America, Madison WI, pp. 1085-1121
- Brookes PC, Powlson DS, Jenkinson DS (1984) Phosphorus in the soil microbial biomass. *Soil Biol Biochem* 16:169-175
- Campanella MV, Bertiller MB (2011) Is N-resorption efficiency related to secondary compounds and leaf longevity in coexisting plant species of the arid Patagonian Monte, Argentina? *Austral Ecol* 36:395-402
- Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz EA (2004) Phylogenetic over dispersion in Floridian oak communities. *Am Nat* 163:823-843
- Chapman SK, Newman GS (2010) Biodiversity at the plant-soil interface: microbial abundance and community structure respond to litter mixing. *Oecologia* 162:763-769.
- Chapman SK, Newman GS, Hart SC, Schweitzer JA, Koch GW (2013) Leaf litter mixtures alter microbial community development: mechanisms for non-additive effects in litter decomposition. *PloS One* 8:e62671.
- Chávez-Vergara B (2010) Efecto de dos especies del genero *Quercus* sobre la dinámica de C, N y P en un fragmento forestal de la cuenca de Cuitzeo, Michoacán. (M Sc Thesis) UNAM, Morelia, México, p. 86.
- Chávez-Vergara B, García-Oliva F (2013) Consecuencias funcionales de la diferenciación taxonómica entre secciones del género *Quercus*: el caso de la reabsorción de nutrientes. *Revista Biológicas Número Especial*:1-7

- Chávez-Vergara B, Merino A, Vázquez-Marrufo G, García-Oliva F (2014) Organic matter dynamics and microbial activity during decomposition of forest floor under two native Neotropical oak species in a temperate deciduous forest in Mexico. *Geoderma* 235-236:133-145
- Cleveland CC, Neff JC, Townsend AR, Hood E (2004) Composition, Dynamics, and Fate of Leached Dissolved Organic Matter in Terrestrial Ecosystems: Results from a Decomposition Experiment *Ecosystems* 7:275-285.
- Cleveland CC, Reed SC, Keller AB, Nemergut DR, O'Neill SP, Ostertag R, Vitousek PM (2014) Litter quality versus soil microbial community controls over decomposition: a quantitative analysis *Oecologia* 174:283-294.
- Cornwell WK, Cornelissen JH, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner VT, Godoy O, Hobbie SE, Hoorens B, Kurokawa H, Perez-Harguindeguy N, Quested HM, Santiago LS, Wardle DA, Wright IJ, Aerts R, Allison SD, van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan TV, Diaz S, Garnier E, Gurvich DE, Kazakou E, Klein JA, Read J, Reich PB, Soudzilovskaia NA, Vaieretti MV, Westoby M (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol Lett* 11:1065-1071.
- Couteaux MM, Bottner P, Berg B (1995) Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends Ecol Evol* 10:63-66
- Covelo F, Gallardo A (2002) Effect of pine harvesting on leaf nutrient dynamics in young oak trees at NW Spain. *For Ecol Manag* 167:161-172
- Covelo F, Rodríguez A, Gallardo A (2008) Spatial pattern and scale of leaf N and P resorption efficiency and proficiency in a *Quercus robur* population. *Plant Soil* 311:109-119

- de Campos MC, Pearse SJ, Oliveira RS, Lambers H (2013) Down regulation of net phosphorus-uptake capacity is inversely related to leaf phosphorus-resorption proficiency in four species from a phosphorus-impooverished environment. *Ann Bot* 111:445-454
- del Arco JM, Escudero A, Vega-Garrido M (1991) Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* 72:701-708
- Don A, Kalbitz K (2005) Amounts and degradability of dissolved organic carbon from foliar litter at different decomposition stages *Soil Biol and Biochem* 37:2171-2179
- Drenovsky RE, Koehler CE, Skelly K, Richards JH (2013) Potential and realized nutrient resorption in serpentine and non-serpentine chaparral shrubs and trees. *Oecologia* 171:39-50
- Duboc O, Zehetner F, Djukic I, Tatzber M, Berger TW, Gerzabek MH (2012) Decomposition of European beech and Black pine foliar litter along an Alpine elevation gradient: Mass loss and molecular characteristics. *Geoderma* 189-190:522-531
- Eaton WD (2001) Microbial and nutrient activity in soils from different subtropical forest habitat in Belize, Central America before and during the transition from dry to wet season. *App Soil Ecol* 16: 219-227
- Escudero A, Mediavilla S (2003) Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span. *J Ecol* 91:880-889
- Fanin N, Hättenschwiler S, Fromin N (2014) Litter fingerprint on microbial biomass, activity, and community structure in the underlying soil. *Plant Soil* 379:79-91
- Fierer N, Bradford MA, Jackson RB (2007) Toward and ecological classification of soil bacteria. *Ecology* 88:1354-1364

- Freschet GT, Aerts R, Cornelissen JHC (2012) Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis. *J Ecol* 100:619-630
- García-Oliva F, Sveshtarova B, Oliva M (2003) Seasonal effects on soil carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem in Western Mexico. *J Trop Ecol* 19: 179-188
- Gartner TB, Cardon ZG (2004) Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104:230-246
- Genung MA, Bailey JK, Schweitzer JA (2013) The afterlife of interspecific indirect genetic effects: genotype interactions alter litter quality with consequences for decomposition and nutrient dynamics. *PloS One* 8:e53718
- Hagen-Thorn A, Varnagiryte I, Nihlgård B, Armolaitis K (2006) Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species. *For Ecol Manag* 228:33-39
- Hättenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S (2005) Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:191-218
- Hattenschwiler S, Aeschlimann B, Couteaux MM, Roy J, Bonal D (2008) High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a Neotropical rainforest community. *New Phytol* 179:165-175
- Hayes P, Turner BL, Lambers H, Laliberté E, Bellingham P (2014) Foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in plants of contrasting nutrient-acquisition strategies along a 2-million-year dune chronosequence. *J Ecol* 102:396-410
- Huffman EWD (1977) Performance of a new carbon dioxide coulometer *Microchem. J.* 22:567-573

- Jiang C, Yu G, Li Y, Cao G, Yang Z, Sheng W, Yu W (2012) Nutrient resorption of coexistence species in alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau explains plant adaptation to nutrient-poor environment. *Ecol Eng* 44:1-9
- Joergensen RG, Mueller T (1996) The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: Calibration of the KEN value. *Soil Biol Biochem* 28:33-37
- Jones DL, Willett VB (2006) Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *Soil Biol Biochem* 38:991-999
- Jones DL, Willett VB, Stockdale EA, Macdonald AJ, Murphy DV (2012) Molecular weight of dissolved organic carbon, nitrogen, and phenolics in Grassland Soils. *Soil Sci Soc Am J* 76:142-150
- Kaye JP, Resh SC, Kaye MW, Chimner RA (2000) Nutrient and carbon dynamics in a replacement series of *Eucalyptus* and *Albizia* trees. *Ecology* 81:3267-3275
- Kiikkilä O, Kanerva S, Kitunen V, Smolander A (2013) Soil microbial activity in relation to dissolved organic matter properties under different tree species. *Plant Soil* 377:169-177
- Kilic D, Kutbay HG, Ozbucak T, Huseyinova R (2010) Foliar resorption in *Quercus petraea subsp. iberica* and *Arbutus andrachne* along an elevational gradient. *Ann For Sci* 67:213-213
- Killingbeck KT (1996) Nutrients in senesced leaves: Keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77:1716-1727
- Killingbeck KT, Costigan SA (1988) Element resorption in a guild of understory shrub species: niche differentiation and resorption thresholds. *Oikos* 53:366-374

- Killingbeck KT (2004) Nutrient resorption. In: Noodén LD (ed) Plant cell death processes. Academic Press, New York, pp 215-226
- Knops JMH, Koenig WD (1997) Site fertility and leaf nutrients of sympatric evergreen and deciduous species of *Quercus* in central coastal California. *Plant Ecol* 130:121-131
- Kominoski JS, Hoellein TJ, Kelly JJ, Pringle CM (2009) Does mixing litter of different qualities alter stream microbial diversity and functioning on individual litter species? *Oikos* 118:457-463
- Körner C (1989) The nutritional status of plants from high altitudes. A worldwide comparison. *Oecologia* 81:379- 391
- Kozovits AR, Bustamante MMC, Garofalo CR, Bucci S, Franco AC, Goldstein G, Meinzer FC (2007) Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical savanna. *Func Ecol* 21:1034-1043
- Kuzyakov Y (2010) Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biol Biochem* 42:1363-1371
- Lajtha K, M Klein (1988) The effect of varying nitrogen and phosphorus availability on nutrient use by *Larrea tridentata*, a desert evergreen shrub. *Oecologia* 75:348-353
- Lecerf A, Marie G, Kominoski JS, LeRoy CJ, Bernardet C, Swan CM (2011) Incubation time, functional litter diversity, and habitat characteristics predict litter-mixing effects on decomposition. *Ecology* 92:160-169
- Levy-Booth DJ, Prescott CE, Grayston SJ (2014) Microbial functional genes involved in nitrogen fixation, nitrification and denitrification in forest ecosystems. *Soil Biol Biochem* 75:11-25
- Li LJ, Zeng D-H, Mao R, Yu ZY (2012) Nitrogen and phosphorus resorption of *Artemisia scoparia*, *Chenopodium acuminatum*, *Cannabis sativa*, and *Phragmites communis*

- under nitrogen and phosphorus additions in a semiarid grassland, China. *Plant Soil Environ* 58:446-451
- Luizao RCC, Bone TA, Rosswall T (1992) Seasonal variation of soil microbial mass. The effect of clearfelling a tropical rainforest and establishment of pasture in the Central Amazon. *Soil Biol Biochem* 24: 805-813
- Mae T (2004) Leaf senescence and nitrogen metabolism. In: Noodén LD (ed) *Plant cell death processes*. Academic Press, New York, pp 157-168
- McArthur JV, Aho JM, Rader RB, Mills GL (1994) Interspecific leaf interactions during decomposition in aquatic and flood plain ecosystems. *J N Am Benthol Soc* 13:57–67
- Medina E, Cuevas E (1994) IV. Mineral nutrition: humid tropical forests. *Prog Bot* 55:115-129
- Montaño NM, García-Oliva F, Jaramillo VJ (2007) Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest. *Plant Soil* 295:265-277
- Montaño NM, Sandoval-Pérez AL, García-Oliva F, Larsen J, Gavito ME (2009) Microbial activity in contrasting conditions of soil C and N availability in a tropical dry forest. *J Trop Ecol* 25:401-413
- Murphy J, Riley JP (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal Chim Acta* 27:31–36
- Nilsson M-C, Gallet C, Wallstedt A (1998) Temporal variability of phenolics and batatasin-III in *Empetrum hermaphroditum* leaves over an eight-year period: interpretation of ecological function. *Oikos* 81:6–16
- Ono K, Hiradate S, Morita S, Hirai K (2011) Fate of organic carbon during decomposition of different litter types in Japan. *Biogeochemistry* 112:7-21

- Orwin K, Wardle D, Greenfield L (2006) Ecological consequences of carbon substrate identity and diversity in a laboratory study. *Ecology* 87:580-593
- Osono T, Hirose D, Fujimaki R (2006) Fungal colonization as affected by litter depth and decomposition stage of needle litter *Soil Biol Biochem* 38:2743-2752
- Perveen N, Barot S, Alvarez G, Klumpp K, Martin R, Rapaport A, Herfurth D, Louault F, Fontaine S (2014) Priming effect and microbial diversity in ecosystem functioning and response to global change: a modeling approach using the SYMPHONY model *Glob Chang Biol* 20:1174-1190
- Pietsch KA, Ogle K, Cornelissen JHC, Cornwell WK, Bönisch G, Craine JM, Jackson BG, Kattge J, Peltzer DA, Penuelas J, Reich PB, Wardle DA, Weedon JT, Wright IJ, Zanne AE, Wirth C (2014) Global relationship of wood and leaf litter decomposability: the role of functional traits within and across plant organs. *Glob Ecol Biogeogr* 23:1046-1057
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int J Plant Sci* 164:143-164
- Renteria LY, Jaramillo VJ (2011) Rainfall drives leaf traits and leaf nutrient resorption in a tropical dry forest in Mexico *Oecologia* 165:201-211
- Robertson PG, Coleman DC, Bledsoe CS, Sollins P (1999) Standard soil methods for long-term ecological research (LTER). University Press, Oxford, New York, pp. 258–271
- Rodríguez-Trejo DA, Myers RL (2010) Using oak characteristics to guide fire regime restoration in Mexican pine-oak and oak forests. *Ecol Res* 28:304-323

- Salamanca EF, Kaneko N, Katagiri S (1998) Effects of leaf litter mixtures on the decomposition of *Quercus serrata* and *Pinus densiflora* using field and laboratory microcosm methods. *Ecol Eng* 10:53-73
- SAS Institute Inc (2010) JMP software Version 11 www.jmp.com
- Shaver GR, Melillo JM (1984) Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concept and relation to availability. *Ecology* 65:1491-1510
- Smith VC, Bradford MA (2003) Do non-additive effects on decomposition in litter-mix experiments result from differences in resource quality between litters? *Oikos* 102:235-242
- Smolander A, Kitunen V (2002) Soil microbial activities and characteristics of dissolved organic C in relation to tree species. *Soil Biol Biochem* 34:651-660
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) *Biometry*. Freeman and Company, San Francisco, p. 832
- Sparling GP, Feltham CW, Reynolds J, West AW (1990) Estimation of soil microbial C by a fumigation–extraction method: use on soils of high organic matter content, and a reassessment of the KEC-factor. *Soil Biol Biochem* 22:301–307
- StatSoft Inc (2007) STATISTICA (data analysis software system) version 8.0. www.statsoft.com
- Talbot JM, Yelle DJ, Nowick J, Treseder KK (2011) Litter decay rates are determined by lignin chemistry. *Biogeochemistry* 108:279-295
- Tang L, Han W, Chen Y, Fang J (2013) Resorption proficiency and efficiency of leaf nutrients in woody plants in eastern China. *J Plant Ecol* 6:408-417
- Technicon (1977) Technicon industrial System. Method No. 329–74W/B Individual/simultaneous determinations of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digest. Technicon Industrial Systems, New York

- Thirukkumaran CM, Parkinson D (2000) Microbial respiration, metabolic quotient and litter decomposition in a lodge pole pine forest floor amended with nitrogen and phosphorous fertilizers. *Soil Biol Biochem* 32:59-66
- Tiessen H, Moir JO (1993) Characterization of available P by sequential extraction. In: Carter MR (ed) *Soil sampling and methods of analysis*. Lewis Publishers, pp 75-85
- Ueda MU, Mizumachi E, Tokuchi N (2011) Foliage nitrogen turnover: differences among nitrogen absorbed at different times by *Quercus serrata* saplings. *Ann Bot* 108:169-175
- Van Meeteren MJM, Tietema A, Westerveld JW (2007) Regulation of microbial carbon, nitrogen, and phosphorus transformations by temperature and moisture during decomposition of *Calluna vulgaris* litter. *Biol Fert Soils* 44:103-112.
- Vance ED, Brookes AC, Jenkinson DS (1987) An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biol Biochem* 19:703-707
- Vitousek PM, Turner DR, Kitayama K (1995) Foliar nutrients during long-term soil development in Hawaiian montanera in forest. *Ecology* 76:712-720
- Von Ende CN (1993) Repeated measures analysis: growth and other time-dependent measures. In: Scheiner SM, Gurevitch J (eds) *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York, pp. 113-137
- Wardle D, Yeates G, Barker G, Bonner K (2006) The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biol Biochem* 38:1052-1062
- Wu T, Dong Y, Yu M, Geoff Wang G, Zeng D-H (2012) Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Quercus* species across China. *For Ecol Manag* 284:116-123

Table1. Mass production, nutrients (concentration, ratios and flow) and nutrients resorption efficiency in litterfall samples associated to four *Quercus* conditions. Means and error standard (in parenthesis) are presented. Values of F and p derivate from one-way ANOVA analysis. Capital letters refers statistical differences ($p < 0.05$). See text for abbreviations.

	Species Condition				F (p)
	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>	
Litterfall production (g m⁻²y⁻¹)					
	711 ^A (±17)	537 ^{AB} (±59)	554 ^{AB} (±59)	450 ^B (±41)	3.74 (0.049)
Total nutrients concentration (mg g⁻¹)					
C	461 ^{AB} (±2.29)	467 ^A (±0.44)	454 ^{BC} (±2.08)	448 ^C (±1.65)	23.7 (<0.001)
N	5.23 ^B (±0.32)	5.57 ^B (±0.26)	6.41 ^{AB} (±0.39)	7.16 ^A (±0.17)	6.93 (0.008)
P	0.30 (±0.02)	0.28 (±0.01)	0.34 (±0.05)	0.40 (±0.05)	1.51 (0.270)
Total nutrients ratios					
C:N	88.7 ^A (±2.29)	84.4 ^A (±0.44)	71.6 ^{AB} (±2.08)	62.7 ^B (±1.65)	8.05 (0.005)
C:P	1534 (±87.2)	1667 (±85.2)	1433 (±181)	1171 (±171)	2.09 (0.160)
N:P	17.3 (±0.08)	19.8 (±0.67)	19.8 (±1.74)	18.7 (±2.60)	0.56 (0.650)
Litterfall nutrients flow (g m⁻²y⁻¹)					
C	328 ^A (±8.05)	251 ^{AB} (±27.5)	251 ^{AB} (±26.6)	202 ^B (±18.5)	4.05 (0.040)
N	3.72 (±0.09)	2.99 (±0.32)	3.55 (±0.37)	3.22 (±0.29)	1.05 (0.410)
P	0.21 (±0.005)	0.15 (±0.016)	0.19 (±0.020)	0.18 (±0.016)	2.41 (0.120)
Nutrients resorption efficiency (%)					
NRE	87.9 ^A (±0.60)	88.4 ^A (±0.32)	78.9 ^C (±1.37)	82.4 ^B (±0.51)	31.8 (<0.001)
PRE	90.4 ^A (±0.19)	89.1 ^A (±0.31)	85.6 ^B (±0.58)	84.2 ^B (±0.35)	20.5 (<0.001)

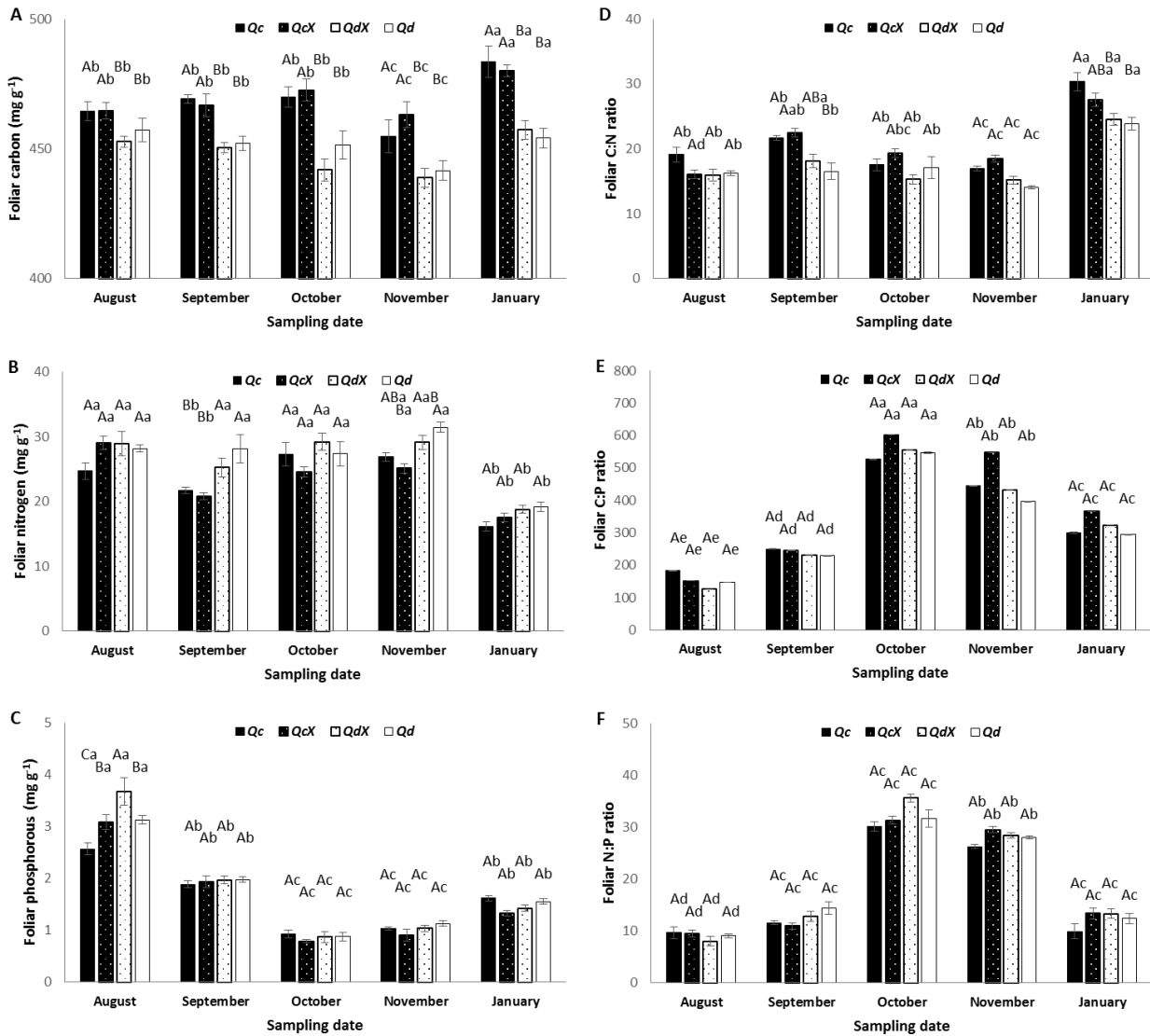


Figure 1. Concentration of total C (A), N (B) P (C) and stoichiometric ratios C:N (D), C:P (E), and N:P (F) of green leaves collected monthly for tree species conditions (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions.

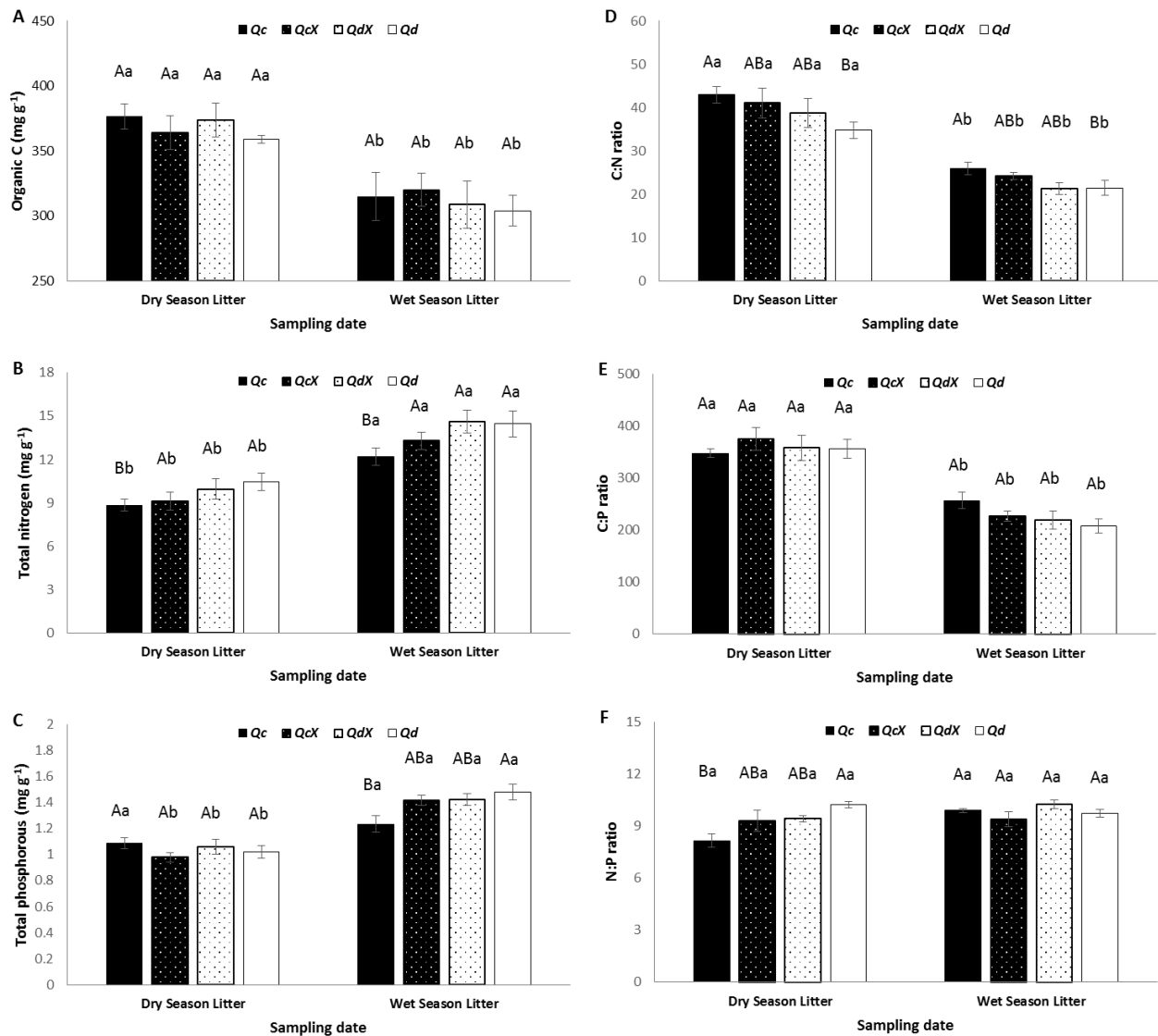


Figure 2. Concentration of organic C (A), total N (B) total P (C) and stoichiometric ratios C:N (E), C:P (F) and N:P in forest floor litter associated with tree species conditions (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions.

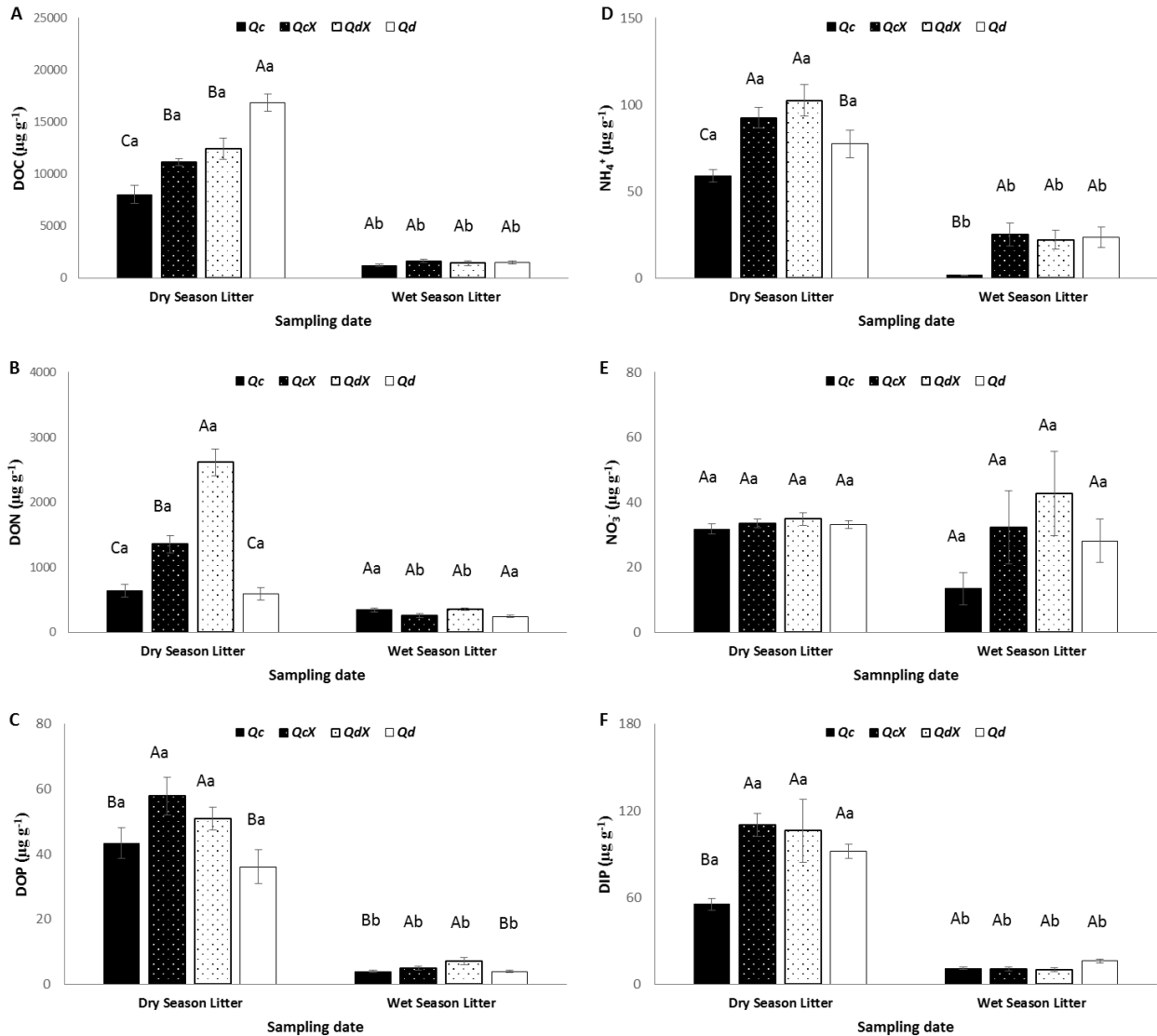


Figure 3. Concentration of DOC (A), DON (B), DOP (C), dissolved NH₄⁺(D), NO₃⁻(E) and DIP (F) in forest floor litter associated with three species conditions (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions.

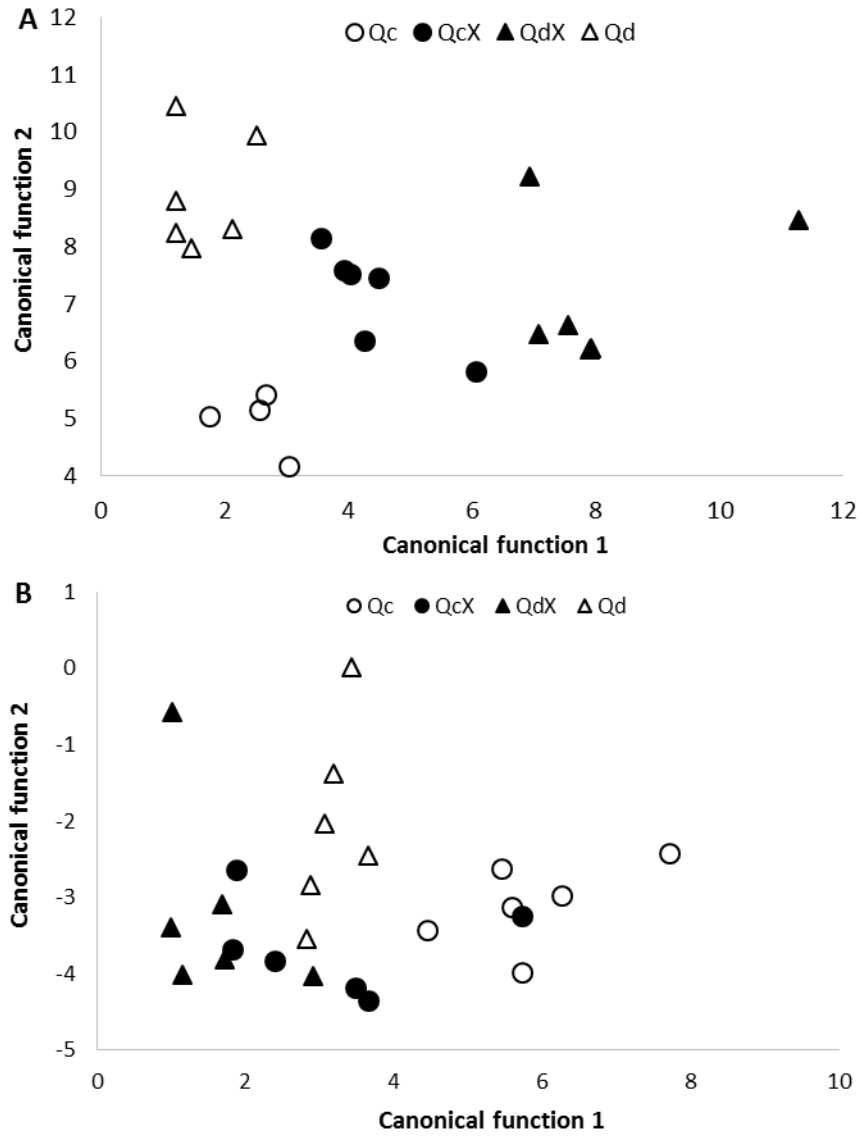


Figure 4. Discriminant analysis by forest floor litter (A) and soil (B) associated with conditions under study (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture).

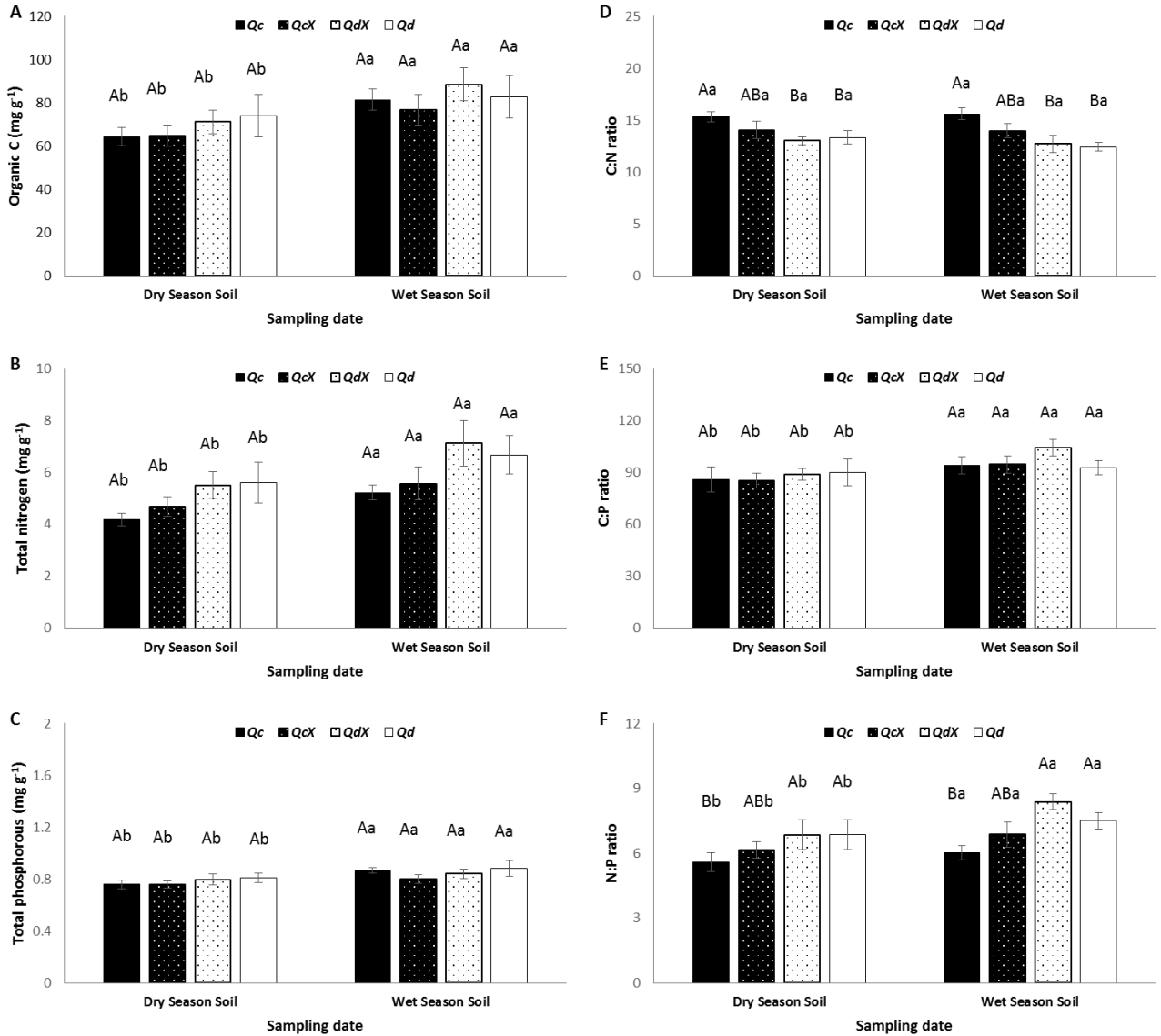


Figure 5. Concentration of organic C (A), total N (B) total P (C) and stoichiometric ratios C:N (E), C:P (F) and N:P in soil samples associated with tree species conditions (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions.

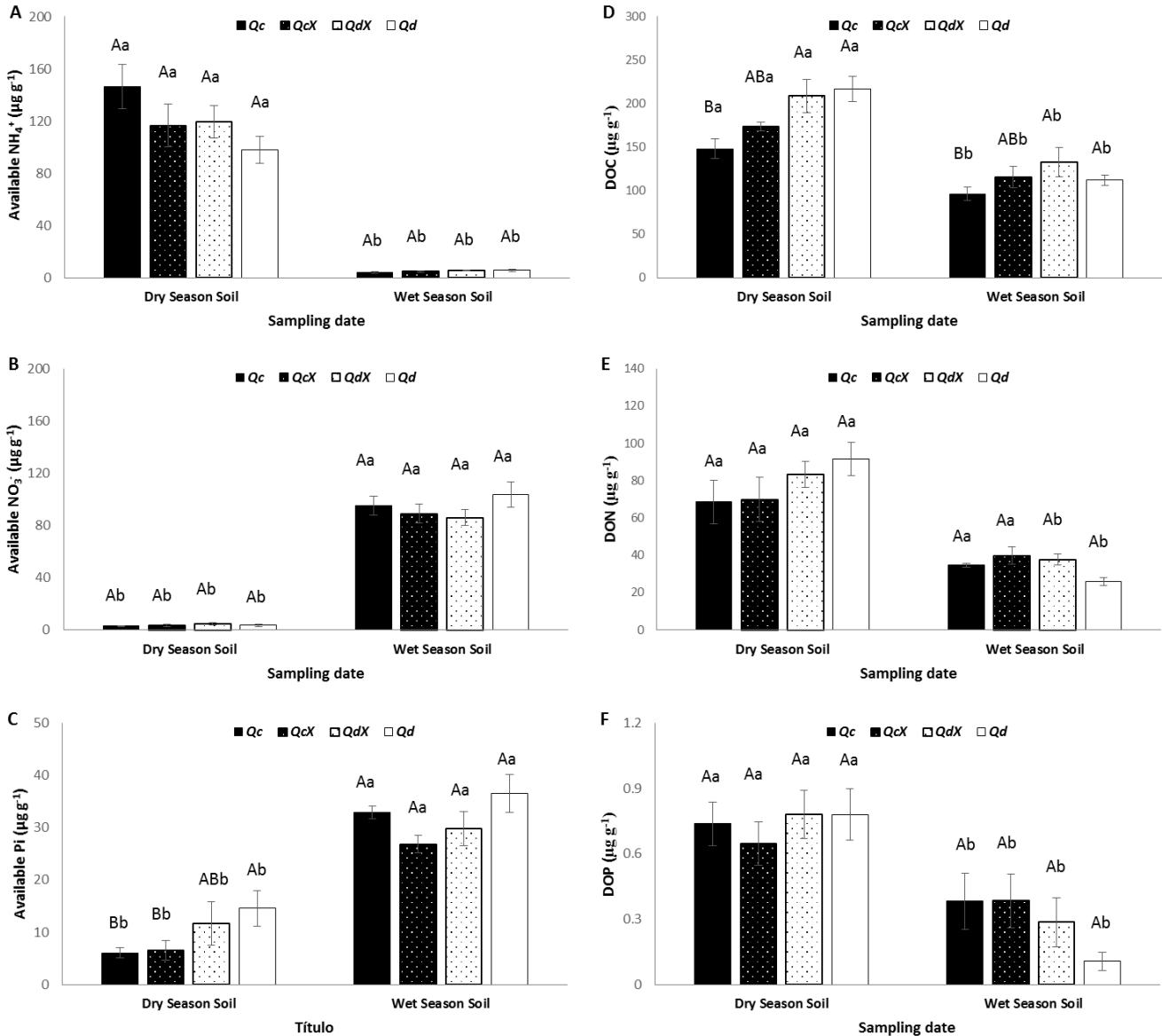


Figure 6. Concentration of available NH_4^+ (A), NO_3^- (B) and P (C) and dissolved organic C, N and P (DOC (D), DON (E), DOP (F) in soil samples associated with tree species conditions (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions.

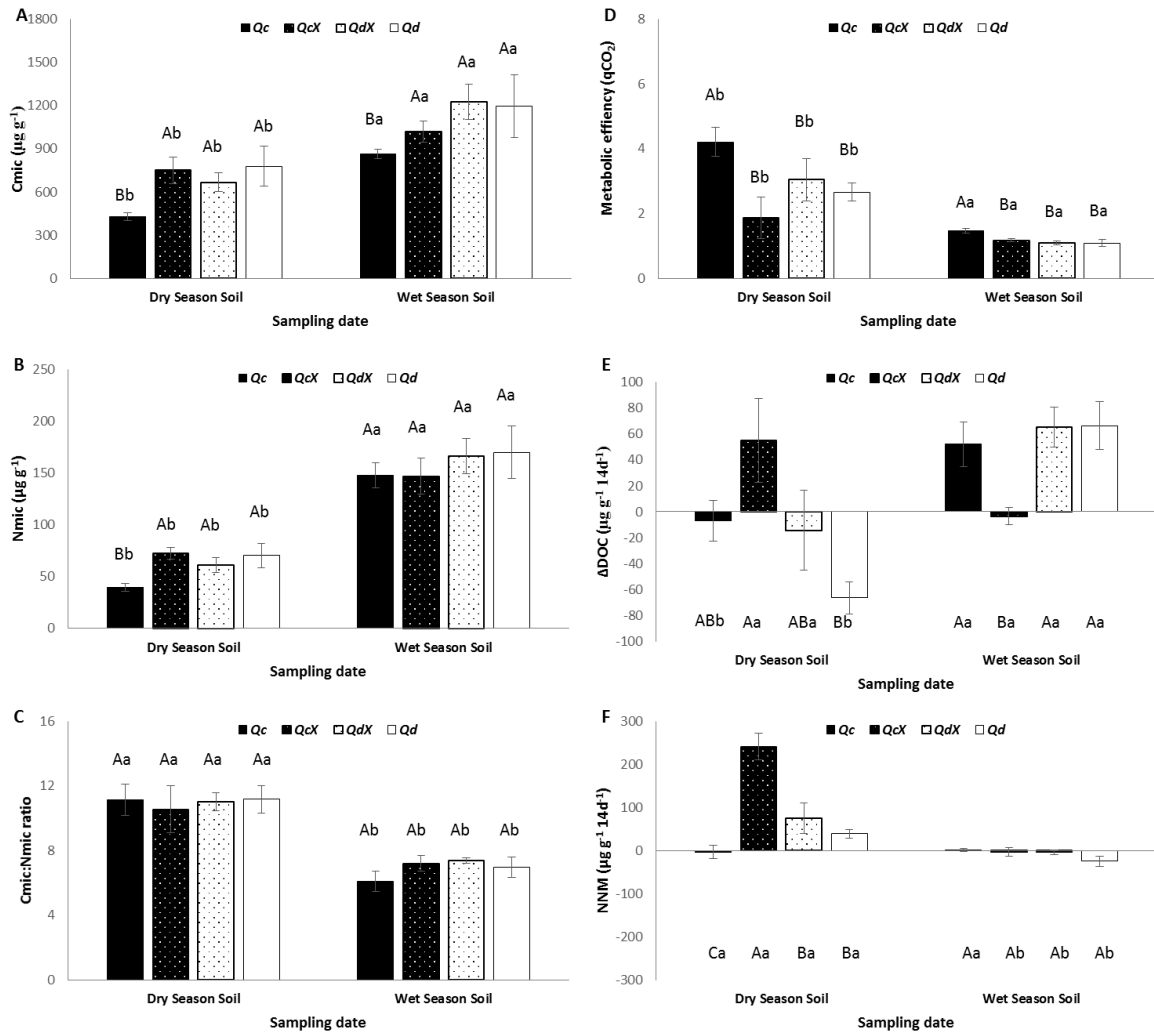


Figure 7. Concentration of microbial C (A), microbial N (B), Cmic:Nmic ratio (C), metabolic efficiency (D), DOC transformation (E) and nitrogen net mineralization (F) in soil samples associated with tree species conditions (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions.

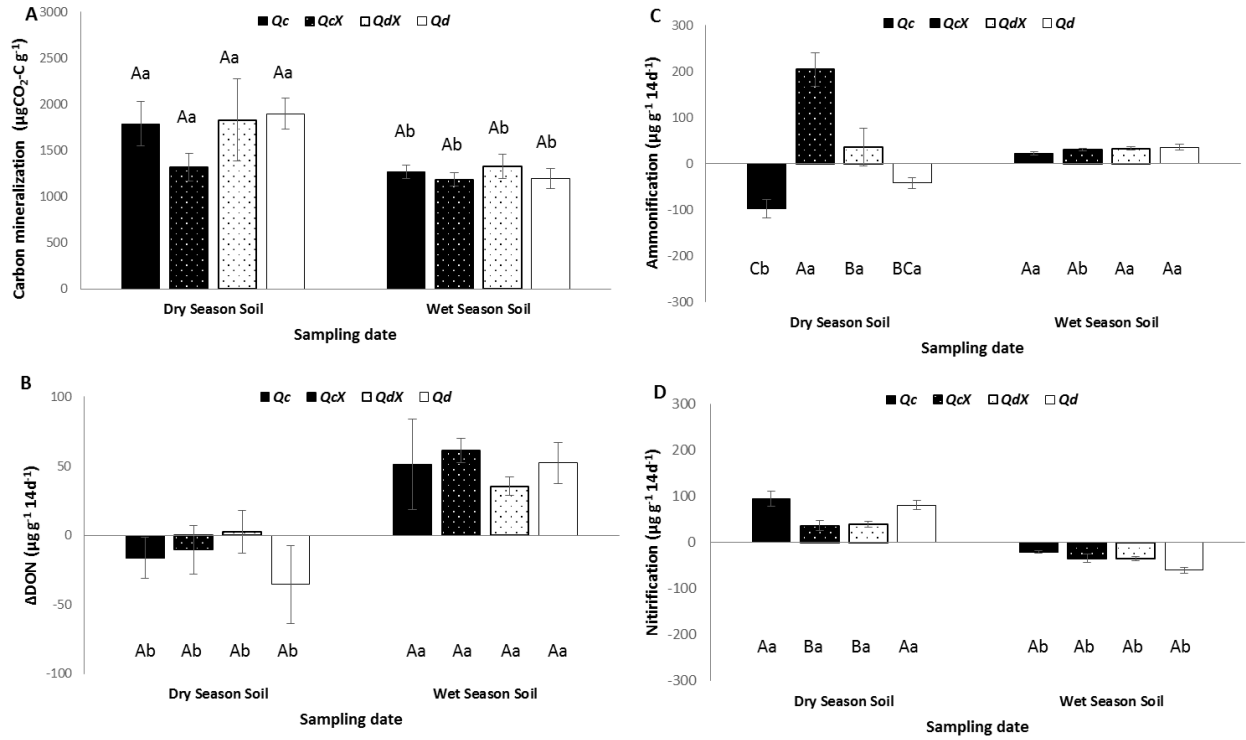


Fig 8. Values of carbon mineralization (A), DON transformation (B), ammonification (C), and nitrification (D), in soil collected in dry season and wet season for tree species conditions under study (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and in mixture). Bars with different uppercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) between species conditions within sampling date. Different lowercase letters indicate that the means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling date within species conditions.

Supplementary data

Table S1. F-ratios and significant levels of the repeated measures ANOVA for nutrient concentrations and nutrients ratios in green leaves samples of tree species conditions under study.

Variables	Source of variation		
	Between <i>Condition</i>	Within <i>Sampling data</i>	<i>interaction</i>
Total nutrients			
C	36.0 (<0.001)	11.4 (<0.001)	1.40 (0.200)
N	18.8 (<0.001)	48.4 (<0.001)	1.93 (0.043)
P	3.42 (0.037)	373 (<0.001)	5.46 (<0.001)
Total nutrients ratios			
C:N	24.1 (<0.001)	85.7 (<0.001)	2.31 (0.014)
C:P	2.80 (0.060)	118 (<0.001)	0.98 (0.470)
N:P	1.65 (0.211)	272 (<0.001)	1.35 (0.211)

Table S2. F-ratios and significant levels of the repeated measures MANOVA for total and dissolved nutrient concentrations and total nutrients ratios in forest floor litter of tree species conditions under study.

Variable	Source of variation		
	<i>Between Condition</i>	<i>Within Sampling date</i>	<i>Interaction</i>
Mass	3.59 (0.048)	46.2 (<0.001)	2.01 (0.146)
Total nutrients			
C	0.43 (0.732)	35.3 (<0.001)	0.25 (0.863)
N	4.02 (0.022)	71.6 (<0.001)	0.33 (0.807)
P	1.30 (0.303)	104 (<0.001)	4.32 (0.017)
Total nutrients ratios			
C:N	3.20 (0.045)	115 (<0.001)	0.40 (0.758)
C:P	0.91 (0.452)	96.7 (<0.001)	1.06 (0.390)
N:P	1.81 (0.180)	3.85 (0.642)	3.20 (0.046)
Dissolved nutrients			
DOC	16.8 (<0.001)	784 (<0.001)	2.19 (0.148)
NH ₄ ⁺	58.4 (<0.001)	264 (<0.001)	19.2 (<0.001)
NO ₃ ⁻	1.88 (0.165)	0.77 (0.390)	1.33 (0.292)
DON	48.1 (<0.001)	187 (<0.001)	39.3 (<0.001)
DIP	5.1 (0.009)	726 (<0.001)	6.64 (0.003)
DOP	7.15 (0.002)	665 (<0.001)	1.44 (0.260)

Table S3. F-ratios and significant levels of the repeated measures MANOVA for total, available and dissolved nutrient concentrations and total nutrients ratios in soil of tree species conditions under study.

Variables	Source of variation		
	Between <i>Condition</i>	Winthin <i>Sampling date</i>	<i>Interaction</i>
Moisture	4.28 (0.017)	3102 (<0.001)	4.93 (0.010)
pH	2.17 (0.123)	5.51 (0.029)	0.10 (0.958)
Total nutrients			
C	0.43 (0.732)	30.5 (<0.001)	0.68 (0.574)
N	1.96 (0.151)	26.1 (<0.001)	0.50 (0.685)
P	0.58 (0.634)	16.6 (<0.001)	0.81 (0.499)
Total nutrients ratios			
C:N	5.97 (0.004)	0.44 (0.511)	0.41 (0.750)
C:P	0.43 (0.739)	13.9 (0.001)	1.07 (0.345)
N:P	3.49 (0.034)	9.99 (0.005)	0.80 (0.507)
Available nutrients			
NH ₄ ⁺	1.83 (0.173)	259 (<0.001)	2.08 (0.134)
NO ₃ ⁻	0.24 (0.867)	1135 (<0.001)	0.86 (0.477)
PO ₄ ⁻	3.20(0.045)	189 (<0.001)	3.18 (0.046)
Available nutrients			
DOC	5.62 (0.005)	71.6 (<0.001)	2.91 (0.059)
NH ₄ ⁺	0.79 (0.511)	53.9 (<0.001)	0.21 (0.887)
NO ₃ ⁻	0.55 (0.649)	270 (<0.001)	0.52 (0.671)
DON	0.96 (0.432)	76.8 (<0.001)	3.22 (0.044)
PID	2.86 (0.062)	89.4 (<0.001)	3.16 (0.047)
DOP	0.94 (0.435)	22.4 (<0.001)	0.89 (0.458)

Table S4. Variables included and coefficients in the forward step way discriminant analysis from forest floor and soil samples type independently of sampling season.

Samples type	Included variables	Stepway significant variables	Standardized coefficients	
			Canonical function 1	Canonical function 2
Forest floor	C:N, C:P, N:P, DOC, DON, DOP, NH ₄ ⁺ , NO ₃ ⁻ , DIP.	DON	0.949	-0.132
		DOC	-0.188	0.786
		NH ₄ ⁺	0.142	0.469
Soil	C:N, C:P, N:P, DOC, DON, DOP, NH ₄ ⁺ , NO ₃ ⁻ , available P.	DOC	-1.246	-0.426
		Available P	1.004	1.081
		C:N ratio	0.786	-0.325

Table S5. F-ratios and significant levels of the repeated measures MANOVA for microbial immobilized C and N concentrations, Cmic:Nmic ratio, metabolic efficiency, and C and N transformations in soil of tree species conditions under study.

Variables	Source of variation		
	<i>Between Condition</i>	<i>Within Sampling date</i>	<i>Interaction</i>
Microbial biomass nutrients			
Cmic	3.83 (0.025)	61.24 (<0.001)	1.69 (0.200)
Nmic	3.00 (0.055)	150.8 (<0.001)	3.12 (0.048)
Cmic:Nmic ratio	0.30 (0.821)	40.1 (<0.001)	0.33 (0.802)
Potential mineralization of Carbon			
CO ₂ -C	0.80 (0.51)	14.6 (0.001)	0.96 (0.43)
Metabolic efficiency			
qCO ₂	3.52 (0.03)	37.3 (<0.001)	2.22 (0.12)
Potential mineralization of nitrogen			
MNN	15.3 (<0.001)	57.2 (<0.001)	17.5 (<0.001)
ΔNH ₄	19.4 (<0.001)	0.12 (0.73)	19.9 (<0.001)
ΔNO ₃	0.21 (0.89)	185 (<0.001)	5.40 (0.008)
Transformation of dissolved organic forms			
ΔDOC	0.68 (0.57)	14.6 (<0.001)	8.42 (0.001)
ΔDON	0.21 (0.89)	32.4 (<0.001)	1.02 (0.40)

Table S6. Step-wise multiple regression analysis of the potential mineralization of carbon.

Dependent variable	Included variables	Significant variables	β	R^2 (p)
Dry season	NH_4^+ (disp), NO_3^- (disp), Pi (disp), DOC, NH_4^+ (ps), NO_3^- (ps), PID, Cmic, Nmic	NH_4^+ (ps)	0.66	0.93 (<0.001)
		NO_3^- (ps)	-0.22	
		Pi (disp)	0.61	
		Cmic	-0.23	
Wet season		Nmic	0.79	0.80 (<0.001)
		NO_3^-	0.28	

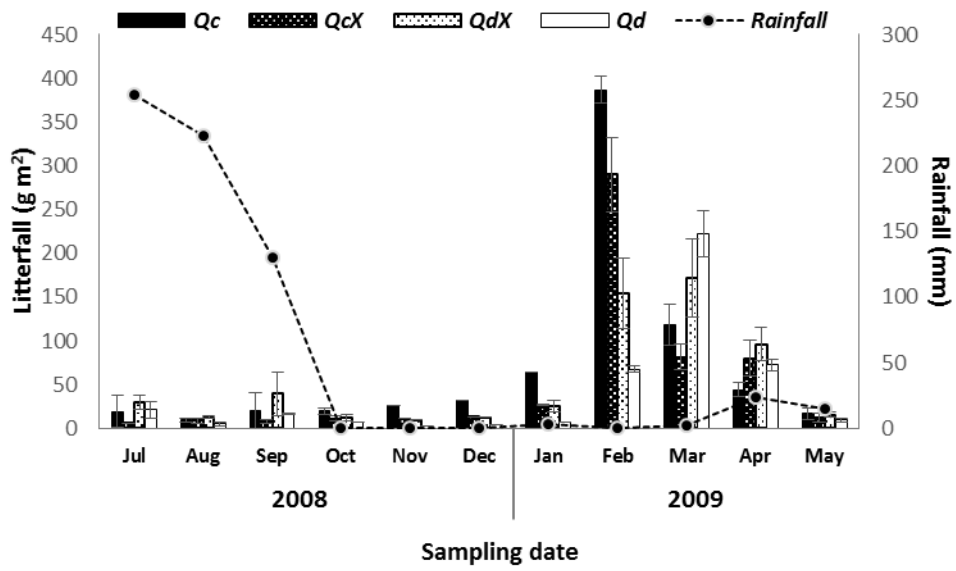


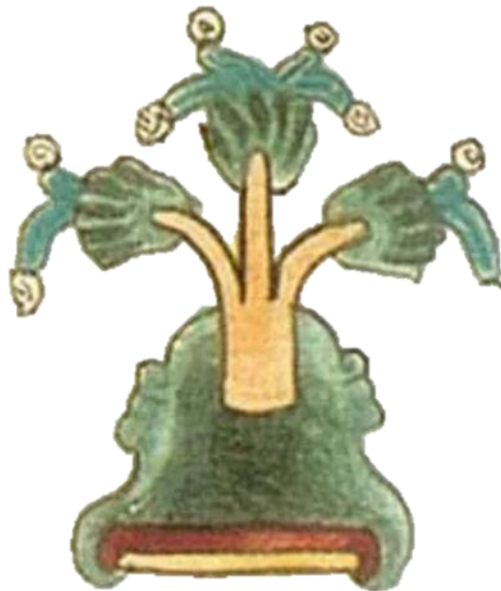
Figure S1. Monthly rainfall and litterfall production (during the study period) by tree species conditions under study (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*, isolated and mixture).

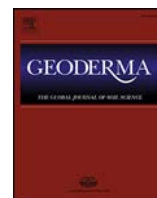
Capítulo 4. Organic matter dynamics and microbial activity during decomposition of forest floor under two native neotropical oak species in a temperate deciduous forest in Mexico.

Bruno M. Chavez-Vergara, Agustín Merino, Gerardo Vázquez-Marrufo y Felipe García-Oliva

Artículo publicado en: *Geoderma* 235-236 (2014):133-145.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.07.005>.





Organic matter dynamics and microbial activity during decomposition of forest floor under two native neotropical oak species in a temperate deciduous forest in Mexico



Bruno Chavez-Vergara^a, Agustín Merino^b, Gerardo Vázquez-Marrufo^c, Felipe García-Oliva^{a,*}

^a Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 58090 Morelia, Mexico

^b Escuela Politécnica Superior, Universidad de Santiago de Compostela, 27002 Lugo, Spain

^c Centro Multidisciplinario de Estudios en Biotecnología, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, 58262 Morelia, Mexico

ARTICLE INFO

Article history:

Received 2 April 2014

Received in revised form 16 June 2014

Accepted 6 July 2014

Available online xxx

Keywords:

¹³C NMR

Thermolability

Foliar nutrient resorption

Microbial activity

Specific enzymatic activity

ABSTRACT

Litter decomposition, which represents the main pathway of nutrient return to soil, affects the fertility of forest fragments. The biochemical composition of litter and the way that it decomposes are determined by the physiological characteristics of the plant species from which the material is derived. The main physiological process affecting nutrient concentrations in litter is the resorption of foliar nutrients. In this study, we determined organic matter composition, nutrient dynamics and microbial activity in samples of forest floor litter collected over a two year period under two native oak species, *Quercus castanea* (Qc) and *Quercus deserticola* (Qd), growing in a semi-natural deciduous forest in central Mexico. These coexisting oak species differ in relation to nutrient resorption efficiency, and their spatial distribution is vulnerable to climate change. The Nuclear Magnetic Resonance (¹³C-NMR) spectra revealed a higher O-alkyl:aromatic C ratio and more decomposable lignin structure (based on lignin subunit ratios) in the Qd litterfall than in the Qc litterfall (3.7 and 3.6, respectively), in concordance with results obtained by Fourier Transform Infrared (FTIR) Spectroscopy and Differential Scanning Calorimetry (DSC). Consequently, the Qd litter had a higher proportion of thermolabile compounds. In the same way, the nutrient concentrations were very different in each species, as a result of the different patterns of foliar nutrient resorption: both nutrient concentrations and microbial activity were higher in the Qd litter than in the Qc litter. Moreover, the specific enzymatic activity (SEA) of the microbial community was higher in the Qc litter, suggesting that these microorganisms required investment of more energy to increase nutrient acquisition rather than to increase microbial growth. The results suggest that the chemical composition and chemical quality of litterfall, resulting from foliar resorption, strongly affect forest floor microbial activity. Consequently, the physiological footprint of both tree species is a key factor in decomposition processes and soil fertility.

© 2014 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The biochemical composition of litter is a consequence of the physiological characteristics of the plant species from which the material is derived (Kögel-Knabner, 2002; Mazzoleni et al., 2010). Some characteristics such as photosynthetic capacity, leaf mass area and foliar longevity contribute to regulating the biochemical composition of green leaves (Walters and Gerlach, 2013). However, the biochemical composition can also be modified by catabolic changes via the resorption of foliar nutrients during foliar senescence (Cornwell et al., 2008). The biochemical

composition of litter is thus a consequence of genetic expression, which may diverge within populations (Allan et al., 2012; Whitham et al., 2012). The activity of the soil microbial community can be strongly affected by the biochemical composition of the litter (Aubert et al., 2010; Baldrian et al., 2012; de Toledo-Castanho and de Oliveira, 2008; Vivanco and Austin, 2008), resulting in varying rates of litter decomposition in different plant species (Almendros et al., 2000; Bonanomi et al., 2010; Cornwell et al., 2008; Genung et al., 2013) or in different genotypes derived from the same plant species (Madritch and Lindroth, 2011). At a local scale, the rate of litter decomposition is determined by the molecular composition of organic residues and by the microbial saprophytic community (Cornwell et al., 2008; Duboc et al., 2012; Freschet et al., 2012).

At ecosystem level, nutrient dynamics are affected by the resorption of foliar nutrients (Hayes et al., 2014) because this process modifies the chemical quality of litterfall, which indicates how the decomposition

* Corresponding author at: AP-27-3 Sta. María de Guido 58090 Morelia, Michoacán, Mexico.

E-mail addresses: bcavez@cieco.unam.mx (B. Chavez-Vergara), agustin.merino@usc.es (A. Merino), gvazquezmarrufo@yahoo.com.mx (G. Vázquez-Marrufo), fgarcia@cieco.unam.mx (F. García-Oliva).

rate of forest floor and the soil nutrient availability are regulated (Fanin et al., 2014) via the so-called “after-life effects” of plant traits (Genung et al., 2013; Whitham et al., 2012).

The effects of the biochemical composition of litter on organic matter transformations have been tested by comparing different plant species at family level (Bonanomi et al., 2010; Ono et al., 2013; Vesterdal et al., 2008). For example, conifer litter decomposes more slowly than broadleaf litter because the former is enriched in recalcitrant aromatic compounds that are resistant to decomposition (Almendros et al., 2000; Ono et al., 2013). However, very few studies have compared litter composition and decay in closely related tree species, although this approach would help clarify the effects of species identity on the rate of organic matter decomposition (Whitham et al., 2012).

In a comparative study of coexisting *Quercus* species, Aponte et al. (2012, 2013) and Pearse et al. (2014) found that the litter derived from deciduous species decayed faster than the litter derived from non-deciduous species. In both studies, the differences were attributed to leaf phenology. In a study carried out in central Mexico and involving two co-existing *Quercus* species with similar leaf phenology, Chávez-Vergara (2010) observed that before leaf abscission, N and P resorption is lower in *Quercus deserticola* (Section *Quercus* s.s.) than in *Quercus castanea* (Section *Lobatae*). As a result, the C:N and C:P ratios are lower in *Q. deserticola* litter than in *Q. castanea* litter, and the soil nutrient availability is therefore higher in the former than in the latter. A similar pattern of higher foliar nutrient resorption in *Lobatae* species than in *Quercus* species has been reported for several *Quercus* species distributed in different sites in North American forests (see review paper by Chávez-Vergara and García-Oliva, 2013).

In this context, the effects of the biochemical composition of organic matter on litter decomposition can be evaluated by comparison of closely related species of the genus *Quercus*. The *Quercus* species predominate in different forest ecosystems in the northern hemisphere (Aldrich and Cavender-Bares, 2011) and the genus includes four sections: *Lobatae* and *Protobalanus*, which are endemic to America; *Cerris*, which is endemic to Eurasia; and *Quercus sensu stricto* (*Quercus* s.s.), which is found in both regions (Manos and Stanford, 2001). These four sections evolved from a common ancestor that originated in Asia (Manos and Stanford, 2001). However, little is known about the effects of these taxonomic sections on litter nutrient dynamics, although the *Quercus* sections can grow together with species in the other sections (e.g. Aponte et al., 2013; Pearse et al., 2014). Species in the *Quercus* and *Lobatae* sections often coexist in North America (Aldrich and Cavender-Bares, 2011; Manos and Stanford, 2001).

Mexico is a hotspot of diversity for the *Quercus* genus (Aldrich and Cavender-Bares, 2011; Valencia, 2004). Species distribution models for the central western region of the country predict replacement of species in the *Lobatae* section by species in the *Quercus* s.s. section by the year 2080 as a consequence of higher temperatures and lower precipitation expected under climate change scenarios (Rodríguez-Correa et al., unpublished data). If such replacement occurs, the soil nutrient dynamics in forest fragments could be disrupted by altered nutrient fluxes. In this context, valuable studies can be carried out by comparing organic matter composition, nutrient dynamics and microbial activity in litter derived from species belonging to both taxonomic sections, in areas where these species coexist. The data thus obtained will be useful for fine adjustment of nutrient cycling models at regional scale. However, to date no studies have examined how the redistribution of native *Quercus* species will affect ecosystem services (e.g. C sequestration and soil fertility) in forest fragments of neotropical oak species.

The main objective of this study was to examine the organic matter composition, nutrient dynamics and microbial activity in forest floor litter derived from two native *Quercus* species with different patterns of nutrient resorption efficiency in a semi-natural deciduous forest in central Mexico. Two native species of deciduous oaks were selected for this purpose: *Q. castanea* (*Lobatae* section) and *Q. deserticola* (*Quercus* s.s. section), which grow together and are important in terms

of distribution, relative abundance and basal area in the study region (Aguilar et al., 2012). In addition, the spatial distribution of both species is vulnerable to climate change in central Mexico. Our working hypothesis is that the litter derived from species in which foliar nutrient resorption is lowest will promote microbial activity and nutrient availability in the forest floor. To test this hypothesis, we measured the chemical composition of freshly fallen litter and of decomposing litter by direct and indirect (by ^{13}C NMR, FTIR, DSC) quantification of nutrient concentrations and by measurement of microbial activity in the forest floor under the above-mentioned *Quercus* species, at regular intervals over two years. This is an innovative approach because few studies have used more than one technique simultaneously to characterize the initial litter quality and to monitor seasonal changes in litter decomposition (Bonanomi et al., 2013; Preston et al., 2009a,b; Rovira et al., 2008).

2. Methods

2.1. Study site

The study was conducted in the Cuitzeo basin (11 km south of Morelia City, Michoacán, Mexico). The study site was a largely undisturbed semi-natural forest fragment in the Remolino mountain area (19° 37' 01"N; 101° 20' 07"W). The climate in the area is temperate sub-humid (Cw), with annual mean temperature of 17.6 °C and annual mean precipitation of 805 mm concentrated in the summer months. In 2011 and 2012, the annual rainfall was 702 and 850 mm respectively, and the average temperature was 16.7 and 16.4 °C respectively. The predominant soil type is a *Chromic Luvisol* developed over Quaternary basalts (Chávez-Vergara, 2010). Two dominant native oak species were selected for study in this forest fragment: *Q. castanea* Née (*Qc*) and *Q. deserticola* Trel. (*Qd*), which are members of the *Lobatae* and *Quercus* s.s. sections respectively. Both species lose their leaves during the dry season (January to May).

Each selected species dominated at the opposed sides of the same slope in the forest fragment. A study plot of 100 m × 150 m was delimited to include both species. Six trees of each species growing along the slope and separated by a distance of 20 m were chosen for sampling. The mean DBH of the selected trees did not differ between

Table 1
Foliar nutrient resorption efficiency and soil characteristics, determined by Chávez-Vergara (2010), for both *Quercus* species under study.

	<i>Q. castanea</i>	<i>Q. deserticola</i>
<i>Foliar NRE^a</i>		
Nitrogen (%)**	88 (0.6)	82 (0.5)
Phosphorus (%)**	91 (0.2)	84 (0.3)
<i>Forest floor characteristics</i>		
Mass (kg m ⁻²)*	1.8 (0.6)	1.4 (1)
OC (mg g ⁻¹)*	376 (9)	358 (3)
N (mg g ⁻¹)*	8.8 (0.3)	10 (0.9)
P (mg g ⁻¹)*	1.0 (0.04)	1.2 (0.06)
<i>Soil characteristics</i>		
Classification (FAO, 2006)	<i>Chromic Luvisol</i>	<i>Chromic Luvisol</i>
Depth	120 cm	110 cm
pH (A horizon) ^b	6.7A	6.8A
OC (mg g ⁻¹)*	64 (4.3)	73 (4.7)
N (mg g ⁻¹)*	4.2 (0.2)	5.6 (0.4)
P (mg g ⁻¹)*	0.7 (0.04)	0.8 (0.004)

^a NRE: nutrient resorption efficiency.

^b pH measured in water (ratio 1:2, weight:volume).

* p < 0.1.

** p < 0.05.

the species ($Qc 52.9 \pm 11.7$ cm and $Qd 63.9 \pm 11.4$ cm; Student's *t* test, $p = 0.27$). Data on foliar nutrient resorption, characteristics of the forest floor and nutrient contents are summarized in Table 1.

2.2. Sample collection

A circular litterfall trap of area 0.5 m² was placed between the tree stem and the edge of canopy cover under each tree for monthly collection of litter samples, between December 2010 and December 2012. The collected material was weighed and split into two subsamples. The first subsample was dried to constant weight, at 70 °C for 72 h, in order to estimate monthly production; the other subsample was stored at 4 °C in darkness until chemical analysis.

For litter sampling, the study area was defined as the canopy projection of each tree on the soil. This area was divided into five roughly equal sections around the trunk. One subsample was collected from each section with a polyvinyl chloride (PVC) ring of diameter 160 mm, and the five sub-samples were combined to make a composite sample for each tree. In total, six composite samples for each species were collected in May and October of 2011 and 2012, to represent respectively the start and end of the rainy season, which is the growing season (Fig. 1). Regarding the timing of decomposition, the samples collected in May represent fresh litter and those collected in October had decomposed for 5 months after the start of the rainy season. In this region, a period of intense rainfall coincides with the highest minimum air temperatures and lowest monthly thermal oscillations. There was no obvious stratification of the litter into old and recent materials, and therefore the litter samples were not separated into layers. The samples were stored in hermetically sealed plastic bags and placed in darkness at 4 °C until analysis.

2.3. Laboratory analyses

2.3.1. Solid state ¹³C Nuclear Magnetic Resonance (¹³C NMR)

Solid-state ¹³C NMR spectroscopy analysis was performed at 298 K in a 17.6 T Varian Inova-750 spectrometer (operated at 750 MHz proton frequency) equipped with a T3 Varian solid probe (Agilent Inc., USA). Solid NMR samples were prepared in 3.2 mm rotors with an effective sample capacity of 22 μL, which corresponds to approximately 30 mg of the powdered sample. Carbon chemical shifts were referred to the carbon methylene signal of solid adamantane at 28.92 ppm.

Cross Polarization Magic Angle Spinning (¹D CPMAS) analysis of the samples was carried out under the following conditions: inter-scan delay, 0.5 s; number of scans, 100,000; and MAS rate, 15 kHz. Heteronuclear decoupling during acquisition of the FID was performed with Spinal-64 with a proton field strength of 70 kHz. The cross

polarization time was 1 ms. During cross polarization, the field strength of the proton pulse was held constant at 75 kHz, and that of the ¹³C pulse was linearly ramped with a 20 kHz ramp near the matching sideband. The NMR spectra thus obtained were processed and the area of the signals was quantified using MestreNova software V. 6 (Mestrelab Research Inc.).

For integration, the spectra were divided into four regions representing different chemical environments of a ¹³C nucleus: alkyl C (0–45 ppm), O-alkyl C (45–110 ppm), aromatic C (110–160 ppm), and carbonyl C (160–210 ppm). For more detailed examination of the changes in C in the samples, the chemical shift regions were further divided (Leifeld and Kögel-Knabner, 2005) as follows: i) 10–45 ppm alkyl C: terminal methyl groups, methylene groups in aliphatic rings and chains. ii) 45–110 ppm O-alkyl C: methoxyl groups and C6 of some polysaccharides (45–60 ppm); C2–C5 in hexoses, C of some amino acids, higher alcohols and aliphatic part of lignin structure (60–90 ppm); anomeric C of carbohydrates, C2–C6 of syringyl unit of lignin (90–110 ppm); iii) 110–160 ppm aromatic C: C–H and C–C carbons and guaiacyl C2, C6 in lignin (110–140 ppm, aryl C); aromatic COR or CNR groups (140–160 ppm, phenolic C); iv) 160–220 ppm carbonyl C: carboxyl C, carbonyl C and amide C. We examined specific integrated regions to calculate indexes associated with decomposability: alkyl:O-alkyl ratio (A:OA), O-alkyl:aromatic ratio (OA:Ar), aromaticity index (Ai), hydrophobicity ratio (HB:HI) and lignin characterization based on ratios between specific regions of syringyl (S), guaiacyl (G) and p-hydroxyphenyl subunits of lignin such as S:G, S:H and G:H ratios (Almendros et al., 2000; Bonanomi et al., 2013; Spaccini et al., 2006; Talbot et al., 2011).

2.3.2. Fourier Transform Infrared (FTIR) Spectroscopy

Samples were also analyzed by FTIR spectroscopy, and the spectra were obtained with a Bruker (IFS-66v) spectrometer operated at a peak resolution of 4 cm⁻¹. The spectra were recorded over the 400–4000 cm⁻¹ range with pellets obtained by pressing a mixture of milled material (2 mg) and dried KBr (200 mg) under reduced pressure; 100 scans were recorded.

Certain bands of interest for chemical characterization of litter in FTIR include the following: 3400 cm⁻¹, attributable to stretching vibration of hydroxyl groups associated with alcohols and phenols; 2920 cm⁻¹, which represents aliphatic C–H vibrations of aliphatic methyl and methylene groups; 1630 cm⁻¹, which can be assigned to C=O vibrations of carboxylates and aromatic vibrations and 1730 cm⁻¹, attributable to carboxylic groups. Bands at 1510, 1450, 1370 and 1270 cm⁻¹ can be attributed to CH and NH (amide II) bending motion, molecule skeleton vibration and to carbon oxygen bond vibration, while the band at 1050 cm⁻¹ indicates the presence of polysaccharides.

2.3.3. Differential Scanning Calorimetry (DSC)

Dry litter samples were analyzed by Differential Scanning Calorimetry (Q200, TA Instruments). The analyses were performed with 10 mg samples of litter placed in open aluminum pans under dry air (flow rate, 2.1 kg cm⁻² time⁻¹) and at a scanning rate of 10 °C min⁻¹. The temperature ranged between 50 and 600 °C. Samples of indium (mp: 156.6 °C) were used to calibrate the calorimeter. All samples were analyzed in triplicate.

The heat of combustion (*Q*, in J per gram) was determined by integrating the DSC curves (in W g⁻¹) over the exothermic region (150–600 °C). Data recorded at <150 °C were discarded, thus obviating weight losses and energy changes associated with moisture loss. The *Q* values were divided by the mass loss in each measure (*Q'*, in J mg⁻¹ OM; Rovira et al., 2008). The areas under the DSC curves were divided into three groups representing different degrees of resistance to thermal oxidation (Dell' Abate et al., 2002; Fernandez et al., 2012): labile organic matter, which mainly comprised carbohydrates and other aliphatic compounds (200–375 °C); recalcitrant organic matter, such as lignin

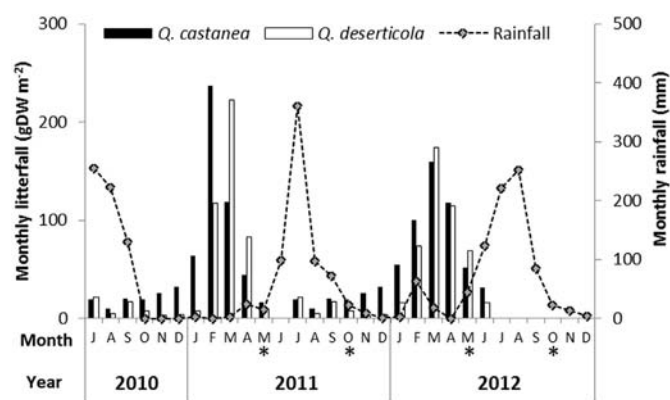


Fig. 1. Monthly rainfall and litterfall production (during the study period) by both tree species under study. The asterisks mark the beginning (May) and the end (October) of the rainy season.

or other polyphenols (375–475 °C); and highly recalcitrant organic matter, such as polycondensed aromatic forms (475–550 °C). The resulting partial heats of combustion were designated Q1, Q2 and Q3, respectively. The temperatures of maximum heat flow due to organic matter combustion (T1, T2 and T3) and the temperature at which 50% of the energy of SOM is released under the given conditions (T50) were also recorded.

2.3.4. Nutrient and microbial analyses

All C forms analyzed in all samples were determined in a total carbon analyzer (UIC model CM5012, Chicago, USA), and the N and P forms analyzed were determined colorimetrically in a Bran-Luebbe Auto analyzer 3 (Norderstedt, Germany). One aliquot of each sample was oven-dried at 70 °C and ground in a Thomas Scientific mill to pass through a 40-mesh screen (0.425 mm). Total C was determined by combustion and coulometric detection (Huffman, 1977). Total N and P were determined after acid digestion. N was determined by a semi-Kjeldahl method (Bremner, 1996) and P was determined by the molybdate colorimetric method after ascorbic acid reduction (Murphy and Riley, 1962).

Dissolved organic C, N and P were extracted in 2 g of fresh material with deionized water after shaking for 1 h and filtering through a Whatman #42 filter and a 0.45 µm nitrocellulose membrane. Dissolved organic C (DOC) was determined by combustion and coulometric detection (Huffman, 1977). Dissolved organic N (DON) and dissolved organic P (DOP) were determined after acid digestion (Joergensen and Mueller, 1996). DON was calculated as the difference between digested soluble N and NH₄⁺ in deionized water extracts. The DOP was calculated as the difference between digested dissolved P and inorganic P (as orthophosphate) in deionized water extracts.

Microbial C (C_{mic}) and N (N_{mic}) were extracted directly by chloroform fumigation (Brookes et al., 1984; Vance et al., 1987). For each fresh sample, one subsample (2.0 g) was extracted in 0.5 M K₂SO₄. A second subsample (2.0 g) was fumigated with chloroform for 24 h in a vacuum bell, followed by extraction in 0.5 M K₂SO₄. Extracts were filtered through Whatman #42 filters and analyzed for total organic C and extractable N. Organic C was determined as previously described and extractable N was determined after Kjeldahl digestion as ammonium (Brookes et al., 1984). Microbial P (P_{mic}) was determined by the fumigation extraction method described by Brookes et al. (1982). A moist subsample corresponding to 0.5 g of fresh material was fumigated for 24 h with chloroform and extracted with 30 mL 0.5 M NaHCO₃ pH 8.5, for 30 min (van Meeteren et al., 2007). The extracts (fumigated and unfumigated) were digested in acid, according to sequential P Hedley fractionation (Tiessen and Moir, 1993), and quantified as described above for orthophosphate. C_{mic}, N_{mic} and P_{mic} were calculated as the difference between fumigated and non-fumigated samples after application of correction factors: kEC 0.45 (Sparling et al., 1990), kEN 0.54 (Brookes et al., 1984; Joergensen and Mueller, 1996) and kEP 0.40 (Brookes et al., 1982).

2.3.5. Microbial respiration

The potential C mineralization rate was measured by an aerobic incubation method. Two grams each of milled litterfall and decomposing litter (May and October samples) was placed on top of a 0.15 mm mesh held in a polyvinyl chloride (PVC) tube, of diameter 5 cm. The fresh litter samples were moistened with deionized water, whereas the decomposing litter samples were maintained under field conditions. Samples were incubated under darkness in individual jars, for seven days at 25 °C, in a constant temperature growth chamber. The CO₂–C evolved was collected in traps of 10 mL of a solution of 2 M NaOH, and the amount was measured by adding 5 mL of 2.5 M BaCl₂ and phenolphthalein titration with 2 M HCl (Coleman et al., 1978). The microbial respiration rate was expressed as CO₂–C µg C g^{−1} d^{−1}.

2.3.6. Enzymatic activity

The activities of three hydrolase enzymes were measured: cellobiohydrolase (CBH), β-1,4-glucosidase (BG) and β-N-acetylglucosaminidase (NAG). The methods used to determine the enzyme activities are reported by German et al. (2011), Fioretto et al. (2009) and Verchot and Borelli (2005). Specific enzyme substrates were used in the assays and the enzyme activity was determined by colorimetric measurement of pNP released during incubation of litter in a buffered substrate solution. For each sample, 0.5 g of fresh milled litter was added to 30 mL modified universal buffer stock solution (MUB) at pH 6 in 50-mL Nalgene™ centrifuge tubes. Three aliquots of 0.67 mL were obtained from the extract and each aliquot was added to 1.5-mL Eppendorf tubes with 0.67 mL of specific enzyme substrate. All substrates were prepared in 0.2 M acetate buffer at pH 5. The tubes were then sealed and placed in a Nalgene™ centrifuge tube and incubated for 2 h at 30 °C. The tubes were then centrifuged for 2 min at 10,000 rpm, and a 0.75 mL aliquot of clear supernatant was transferred from each tube to a 15 mL Nalgene™ centrifuge tube containing 0.075 mL of 1 N NaOH and 3 mL of deionized water to stop the reaction. The solutions were vortexed and light absorbance was measured at 420 nm in a spectrophotometer (Evolution 201, Thermo Scientific Inc.). Control samples and substrates were prepared simultaneously to determine color development due to the substrate or dissolved organic chromogenic substances. The control samples were made by mixing 0.67 mL of MUB with either 0.67 mL of litter slurry (sample control) or 0.67 mL of substrate solution (substrate control). Finally, the concentration of pNP detected in the samples was corrected by subtracting the sum of absorption results from the sample- and substrate-controls. All results are expressed in µmol pNP g-litter^{−1} h^{−1}.

The specific enzymatic activity (SEA) proposed by Waldrop et al. (2000) was calculated by dividing enzyme activity by C_{mic}, as follows:

$$SEA = A / (C_{mic} \times 0.001) \quad (1)$$

where A is enzymatic activity and C_{mic} is the carbon concentration in the microbial biomass, in mg g^{−1}.

2.4. Statistical analysis

Repeated measures ANOVA was used to identify differences in concentrations of total C, N, P and CO₂–C between species and litter stages. The model included two between-subject factors (Qc and Qd species) and three within-subject factors (LF: Litterfall, ML: May litter and OL: October litter as repeated measures). For all other variables, the model was constructed with only two within-subject factors (ML and OL as repeated measures). This analysis was applied separately to data from each year.

Linear correlations between CO₂–C and the variables' total nutrient concentration ratios and dissolved organic forms were constructed. Principal component analysis was applied to the mean values per sample of total carbon-nutrient ratios, concentration of dissolved organic forms and Q₁, Q₂ + Q₃ and T₅₀ values. Finally, a one-ANOVA with the scores of two principal components was performed to identify differences attributable to species and/or sampling date. All analyses were performed using Statistica 7.0 (Statsoft).

3. Results

3.1. Litter production

For both species, litter production was most intense between January and April (about 80% of annual production), as a consequence of the acute drought during this period. In 2011, the annual litter production was 606 ± 45 and 498 ± 25 g DW m^{−2} for Qc and Qd, respectively, whereas in 2012, these species produced 608 ± 51 and 504 ± 32 g DW m^{−2} for Qc and Qd, respectively. In both years, litter production was higher for Qc than for Qd (p < 0.05). The lack of moisture

Table 2

Proportion of total organic carbon in ^{13}C CPMAS NMR spectra of litterfall and October litter (2011) for both *Quercus* species. Principal shift regions are shown in bold type and subregions are shown in normal type.

Data from Baldock and Smernik (2002) and Johnson et al. (2013).

Shift region (ppm)	<i>Q. castanea</i>		<i>Q. deserticola</i>	
	Litterfall	October litter	Litterfall	October litter
Alkyl C (10–45 ppm)	11	16	14	16
O-Alkyl C (45–110 ppm)	65	58	63	55
●Methoxyl C (45–60)	7	8	7	8
●O-alkyl C (60–90)	45	39	45	37
●Di O-alkyl (90–110)	13	11	11	10
Aryl C (110–160 ppm)	18	19	17	20
●Aryl C (unsaturated; 110–140)	10	12	11	13
●O-aryl C (140–160)	8	7	6	7
Carboxyl C (160–220 ppm)	6	7	6	9
●Carbonyl/amide (160–190)	5	6	6	8
●Ketone C (190–212)	1	1	0	1
●Carboxyl C (212–220)	0	0	0	0
Region ratios and indexes				
Alkyl C:O-alkyl C	0.17	0.28	0.22	0.29
O-alkyl C:aromatic C	3.61	3.05	3.70	2.75
HB:HI	0.41	0.53	0.45	0.56
Aromaticity	0.23	0.26	0.22	0.28
Lignin characterization ^a				
S:G ratio	1.33	1.00	1.00	0.71
S:H ratio	2.28	1.50	1.50	1.00
G:H ratio	1.17	1.50	1.50	1.40

^a Lignin characterization based on ratios between specific regions of syringyl (S), guaiacyl (G) and p-hydroxyphenyl subunits of lignin as S:G, S:H and G:H ratios.

during this period hampers litter decomposition, which mainly occurs during summer months (May–October; Fig. 1), coinciding with the rainy season, maximum air temperatures and lower thermal oscillation.

3.2. Changes in litter quality during decomposition

3.2.1. ^{13}C NMR

Solid-state ^{13}C NMR spectra and the relative C distribution among the different functional groups in the samples (litterfall and forest floor) are shown in Fig. S1 (Supplementary material) and Table 2. The ^{13}C NMR region between 160 and 220 ppm is assigned to carboxyl/amide and carbonyl C groups (160–185 and 185–220 ppm). This region is dominated by a peak at ca. 171 ppm of similar intensity in both species. Slight increases in this peak were observed in the forest floor samples (October) from under both species.

In the aromatic and phenolic region (160–110 ppm), the litter produced by both species showed well defined peaks at ca. 153 and 144 ppm, which revealed the presence of C3, C5 syringyl lignin and condensed tannins, respectively. In the decomposing litter under both species, the two peaks merged. A lower peak observed at 133 ppm may be attributable to the accumulation of non-substituted aromatic carbons. The decomposition led to slight increases in this region for both species.

The most prominent signal corresponds to the 45–110 ppm region, which included more than 60% of the organic compounds. The most prominent signal in this region was associated with the cellulose and hemicellulose peak (73 ppm). This species also showed a higher signal associated with anomeric C (C1 rings), including a higher 104 ppm signal indicating the presence of crystalline cellulose. A shoulder at 56 ppm, attributable to lignin in methoxyl C compounds, was relatively well resolved in litter samples representing both species. For both species, decomposition led to moderate losses of these compounds (7–8%).

The range 0 to 45 ppm is assigned to alkyl C, which includes dehydroxylated lignin, amino acids, lipid and paraffinic structures. For *Qd*, a slightly higher peak at 29 ppm was attributed to methylene C in long alkyl chains, such as cutine or suberine. For both tree species, the spectra of the decomposing litter revealed moderate increases in this peak, relative to the litterfall.

For both species, the alkyl:O-Alkyl ratio and level of aromaticity were higher in the decomposing litter than in the litterfall, but the intensity of changes was different in both species. The increase in alkyl:

O-Alkyl ratio was higher in *Qc* than in *Qd* (64% and 31%, respectively), while aromaticity was higher in *Qd* than in *Qc* (27% and 13%). The O-alkyl:aromatic C ratio was higher in the fresh *Qd* litter than the fresh *Qc* litter, and it decreased as the litter decomposed (by 15% and 26%, respectively). These trends reflect a more advanced stage of humification in the litter samples collected in October, mainly in *Qd*. The HB:HI ratio in the litterfall was similar in *Qc* and *Qd*, which reflects the presence of slightly more hydrophobic compounds in *Qd*. However, the S:G and S:H ratios (Table 2) show that lignin in the *Qc* litterfall was more recalcitrant and potentially more reactive to both polysaccharides and proteins than the lignin in *Qd* litterfall.

3.2.2. FTIR

In both species, the spectra obtained for the litterfall and decomposing litter were similar and showed the same pattern of peaks (Fig. 2). Both show a broad intense band at about 3400 cm^{-1} , attributable to stretching vibration of hydroxyl groups associated with alcohols and phenols. A band observed at 2920 cm^{-1} represents aliphatic C–H vibrations of aliphatic methyl and methylene groups. The broad band at 1630 cm^{-1} , which can be assigned to C=O vibrations of carboxylates and aromatic vibrations, has a shoulder at 1730 cm^{-1} , attributable to carboxylic groups. Bands at 1510, 1450, 1370 and 1270 cm^{-1} can be attributed to CH and NH (amide II) bending motion, molecule skeleton vibration and to carbon oxygen bond vibration. All samples showed also a broad band at 1050 cm^{-1} , indicating the presence of polysaccharides.

Both species showed similar changes, although they were more important in *Qc* (Fig. 2). For both species, the band at 2920 cm^{-1} (C–H vibrations) was slightly less intense in the decomposing litter, possibly due to biodegradation of lipids and carbohydrates. The relative absorbance of the band at 1630 cm^{-1} (carboxylic and aromatic) increased slightly between the fresh and decomposing litter. The shoulder of this main band at 1730 cm^{-1} (carboxylic groups) also decreased during the decomposition process. These findings can be explained by an increase in aromatic and carboxylic groups during litter degradation and are generally consistent with the NMR data. A decrease in the intensity of the peaks in the region between 1270 and 1510 cm^{-1} was observed between the spectra of litterfall and decomposing litter, for both species. The band at 1050 cm^{-1} attributed to carbohydrates or silicates did not show important changes. The changes during the

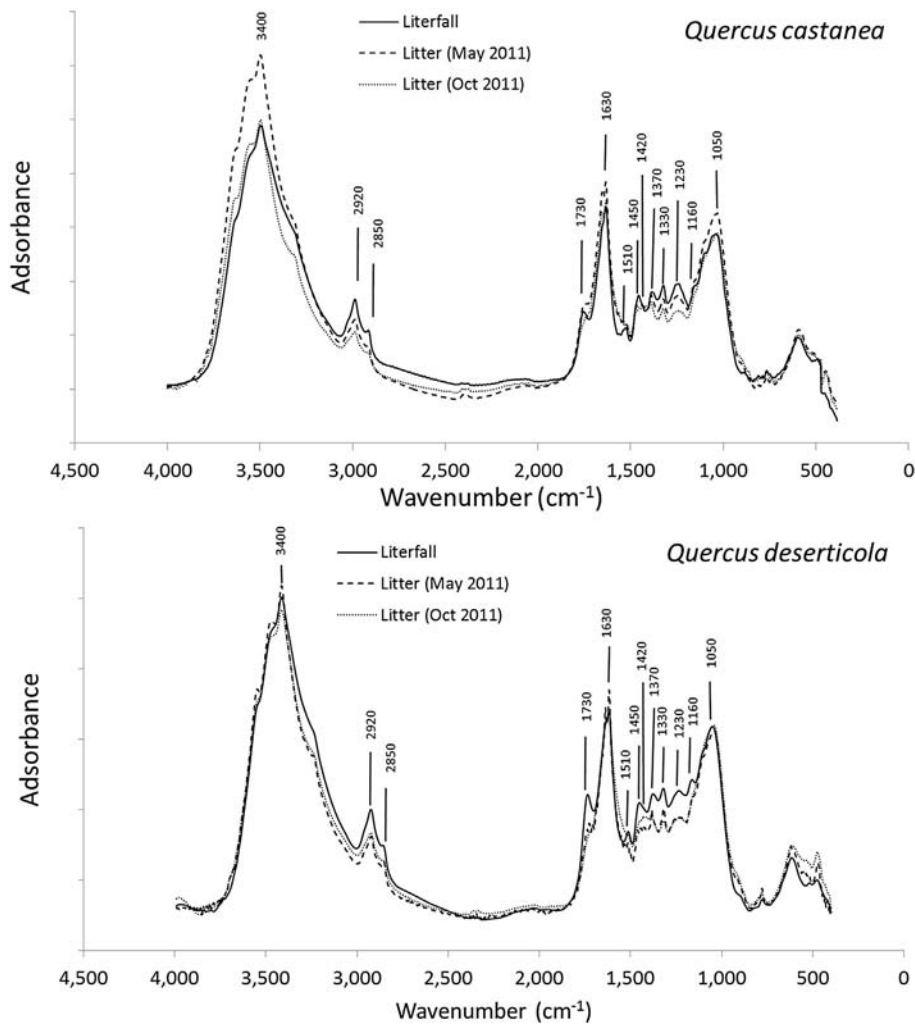


Fig. 2. FTIR spectra of litterfall and decomposing litter for both *Quercus* species under study.

decomposition produced a more recalcitrant *Qc* litter in October, because phenolic compounds (3400 cm^{-1}) increased and some aromatic compounds, such as C=N bonds and alkanes (1160 to 1475 cm^{-1} band), did not decrease as in the *Qd* litterfall (Fig. 3).

In order to quantify the relative changes in the FTIR spectra, the ratios of the intensity of the peaks at 1630 cm^{-1} (C=O vibrations, aromatic vibrations): 2920 cm^{-1} (aliphatic C–H vibration) and 1630 cm^{-1} : 1510 cm^{-1} (amide II, aromatic C=C of forest litter material) were calculated. The $1630:2920$ and the $1630:1510$ ratios increased in the litter, indicating an increase in carboxylates and aromaticity.

3.2.3. DSC

The DSC thermograms of the litterfall produced by both species included three peaks (Fig. 3). The first peak (T1) appeared at about $330\text{--}332\text{ }^{\circ}\text{C}$, the second (T2) at about $408\text{ }^{\circ}\text{C}$ and the third (T3) at $448\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Table 3). In *Qc*, the second peak was the most prominent, while in *Qd* the first peak was the most prominent, and the third peak was better defined in *Qc*. The results suggest that the thermoresistant compounds were more abundant in *Qc* than in *Qd*.

In both species, the decomposing litter also yielded three peaks (Fig. 3). However, with respect to the litterfall, there was a shift to higher temperatures (Table 3). This particularly affected T2 and T3, whereas T1 was only subjected to slight increases. The DSC curves of the October litter, at the end of the humid season, were surprisingly

similar in both *Quercus* species. At the end of the humid season, the third peak underwent an important increase (shift to $495\text{ }^{\circ}\text{C}$).

The heat flows (Q) were very similar in the fresh litter produced by both species (Table 3). The total energy released (Q') increased gradually with the degree of decomposition. The three areas in which the thermograms were divided showed the changes in regions of different thermolability. Both species followed a similar trend: progressive loss of the most labile compounds (Q_1 : $200\text{--}375\text{ }^{\circ}\text{C}$) and an increase in the most thermoresistant compounds (Q_3 : $475\text{--}550\text{ }^{\circ}\text{C}$; Table 3). However, these changes were moderate. The loss of labile compounds was around 2–5%, whereas the increase in resistant compounds was around 6%.

The T50 values (i.e. the temperature at which 50% of the heat associated with total degradation of organic matter is released) were rather similar for both species (Table 3). These values increased throughout the decomposition process, reaching similar values for both species by the end of rainy season (October).

3.3. Changes in carbon mineralization and nutrient concentrations during litter decomposition

The litter was slightly acidic (pH 6.2 to 6.7) and there were no differences in pH between species or year ($p > 0.05$). The N and P concentrations were higher and C:N and C:P ratios were lower in the *Qd* litterfall than the *Qc* litterfall in both years of the study (Fig. 4). The F ratios and significance levels of the repeated measures ANOVA of nutrient

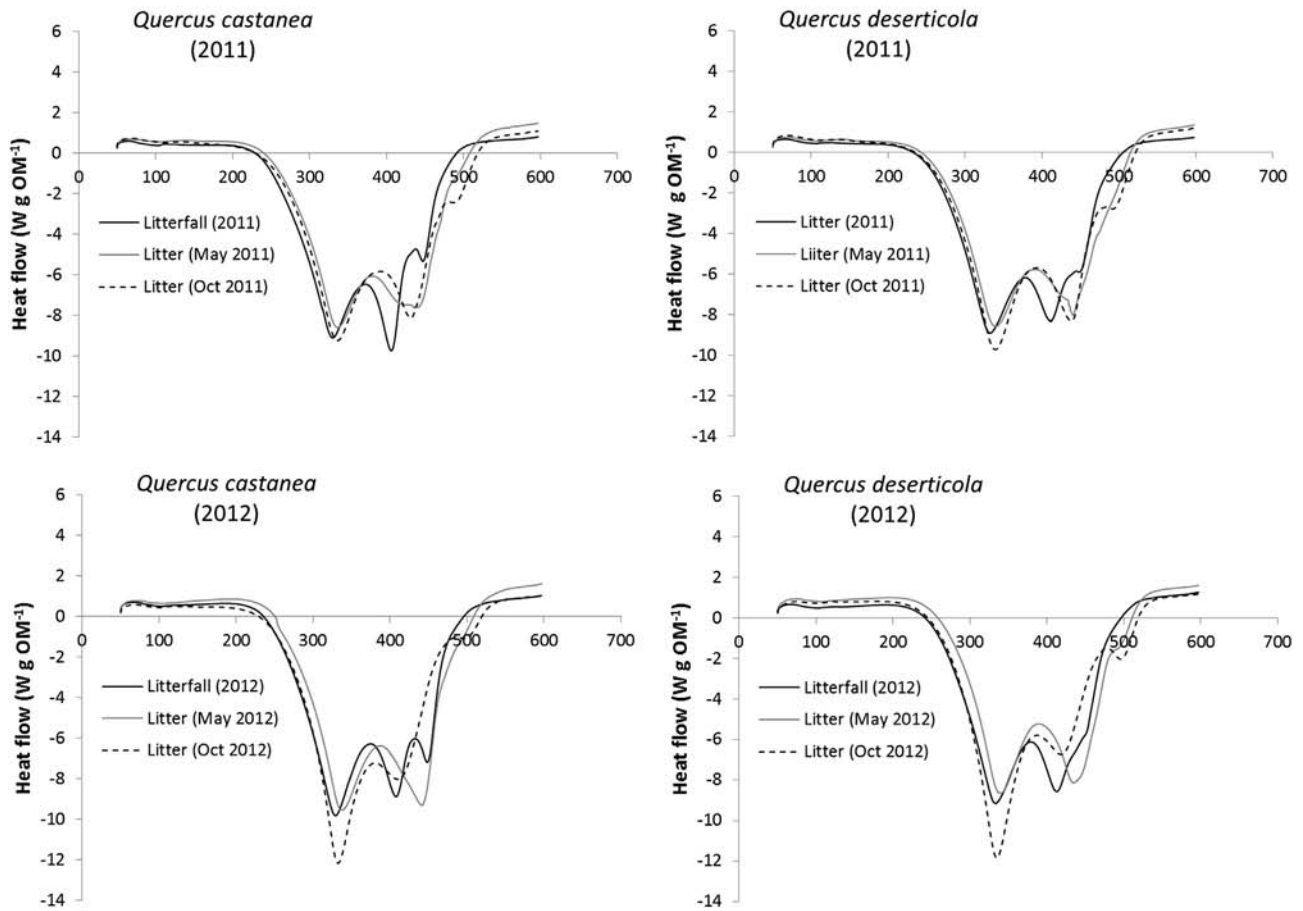


Fig. 3. DSC thermograms and total and proportional energy released in the litterfall and decomposing litter for both species under study, in 2011 (upper graphs) and 2012 (lower graphs).

variables for 2011 and 2012 are shown in Tables S1 and S2 (Supplementary data) respectively. Organic C decreased with the degree of decomposition as a consequence of microbial activity.

Similarly, the C mineralization rate and N and P concentrations were higher in the *Qd* litter than in *Qc* litter during the decomposition process (Fig. 4). Therefore, C mineralization was negatively correlated with C:N

ratios on all dates, and the C:P ratio was not correlated with microbial respiration only in the OL samples. The dissolved organic forms of C, N and P (DOC, DON and DOP) were only correlated with microbial respiration in the LF samples (Table 4). These results suggest that the chemical quality of the *Qd* litter was higher in terms of microbial decomposition.

Table 3
Parameters obtained in the DSC analysis of the litterfall and decomposed litter for both species studied.

	Litterfall 2011/2012	Decomposed litter (May) 2011/2012	Decomposed litter (October) 2011/2012
<i>a) Quercus castanea</i>			
Q (J g ⁻¹)	8838/9142	9583/9196	9909/9059
Q' (J g SOM ⁻¹)	9235/9552	11,009/10,275	12,190/9928
T1 (°C)	330/329	338/338	337/333
T2 (°C)	406/408	435/442	432/411
T3 (°C)	448/448	490/490	491/499
T50 (°C)	368/369	382/382	378/362
Q1 (200–375 °C) (%)	54/53	47/47	49/56
Q2 (375–475 °C) (%)	44/44	46/47	43/39
Q3 (475–550 °C) (%)	2.5/2.6	6.5/6.0	8.4/5.0
<i>b) Quercus deserticola</i>			
Q (J g ⁻¹)	8882/8649	9657/7739	9567/8380
Q' (J g SOM ⁻¹)	9602/9257	11,846/9311	12,467/9528
T1 (°C)	332/333	340/340	339/335
T2 (°C)	411/413	440/434	438/419
T3 (°C)	448/451	473/493	493/496
T50 (°C)	374/374	387/386	379/364
Q1 (200–375 °C) (%)	50/50	45/45	48/55
Q2 (375–475 °C) (%)	46/47	46/47	42/37
Q3 (475–550 °C) (%)	3.8/3.2	9.3/7.2	9.6/7.2

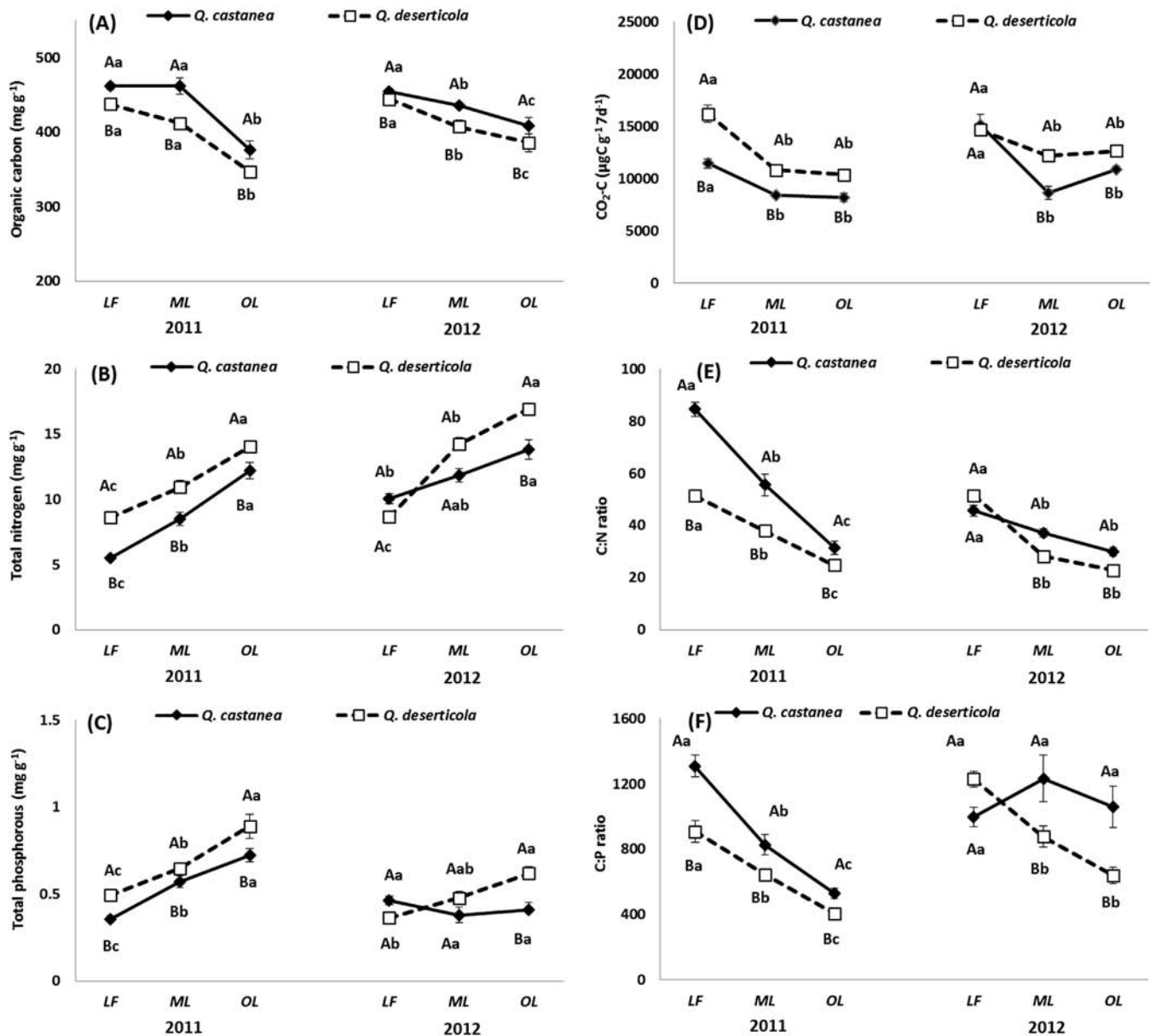


Fig. 4. Concentration of C (A), N (B) and P (C), C:N (E) and C:P (F) ratios and potential in vitro mineralization of C (D) in litterfall (LF), May litter (ML) and October litter (OL) associated with both species (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*) in each sampling year.

The concentrations of C, N and P in microbial biomass were higher in *Qd* than in *Qc* (Fig. 5). At the point of maximum immobilization, the microbial biomass represented 2%, 7% and 70% of organic C, total N and

Table 4

Linear correlations (r values, with the corresponding p values in parenthesis) between CO_2 production and both total nutrient ratios and concentration of dissolved nutrients for each litter sampling date. Significant correlations are shown in bold type.

	Sampling date		
	Litterfall	Decomposed litter (May)	Decomposed litter (October)
<i>Total ratio</i>			
C:N	-0.50 (<0.001)	-0.44 (<0.001)	-0.38 (0.001)
C:P	-0.34 (0.003)	-0.17 (0.005)	-0.04 (0.325)
N:P	0.10 (0.123)	0.02 (0.541)	0.21 (0.022)
<i>Dissolved nutrients</i>			
DOC	0.63 (0.002)	0.10 (0.112)	0.03 (0.395)
DON	0.68 (<0.001)	0.09 (0.140)	0.10 (0.123)
DOP	0.57 (0.004)	0.14 (0.069)	0.01 (0.615)

total P in *Qc*, respectively, whereas it represented 4%, 9% and 46% for the same nutrients in *Qd*, respectively. Soluble organic C, N and inorganic N and P concentrations were also higher in the *Qd* litter than in the *Qc* litter (Fig. 5).

In contrast, the specific enzymatic activity (SEA) was higher in the *Qc* litter than in the *Qd* litter for all three enzymes analyzed (BG, CBH and NAG); the SEA was also higher in ML than in OL (Fig. 6).

The principal component analysis constructed with the litter quality parameters (total nutrient ratios, concentration of the dynamic nutrient forms, the three heat flow values and the T_{50} calculated in the DSC analyses) showed that component 1 explained 43% of the variance and component 2 explained 24% of the variance. Both species of *Quercus* differed significantly in the first component ($F = 12.6$, $p = 0.005$), and differences in component 2 were explained by the sampling date, whereas OL only differed from LF and ML ($F = 7.05$, $p = 0.014$; Fig. 7). These results suggest that the concentration of labile nutrients and the thermal resistance are mainly explained by the species considered and the degree of decomposition of the litter.

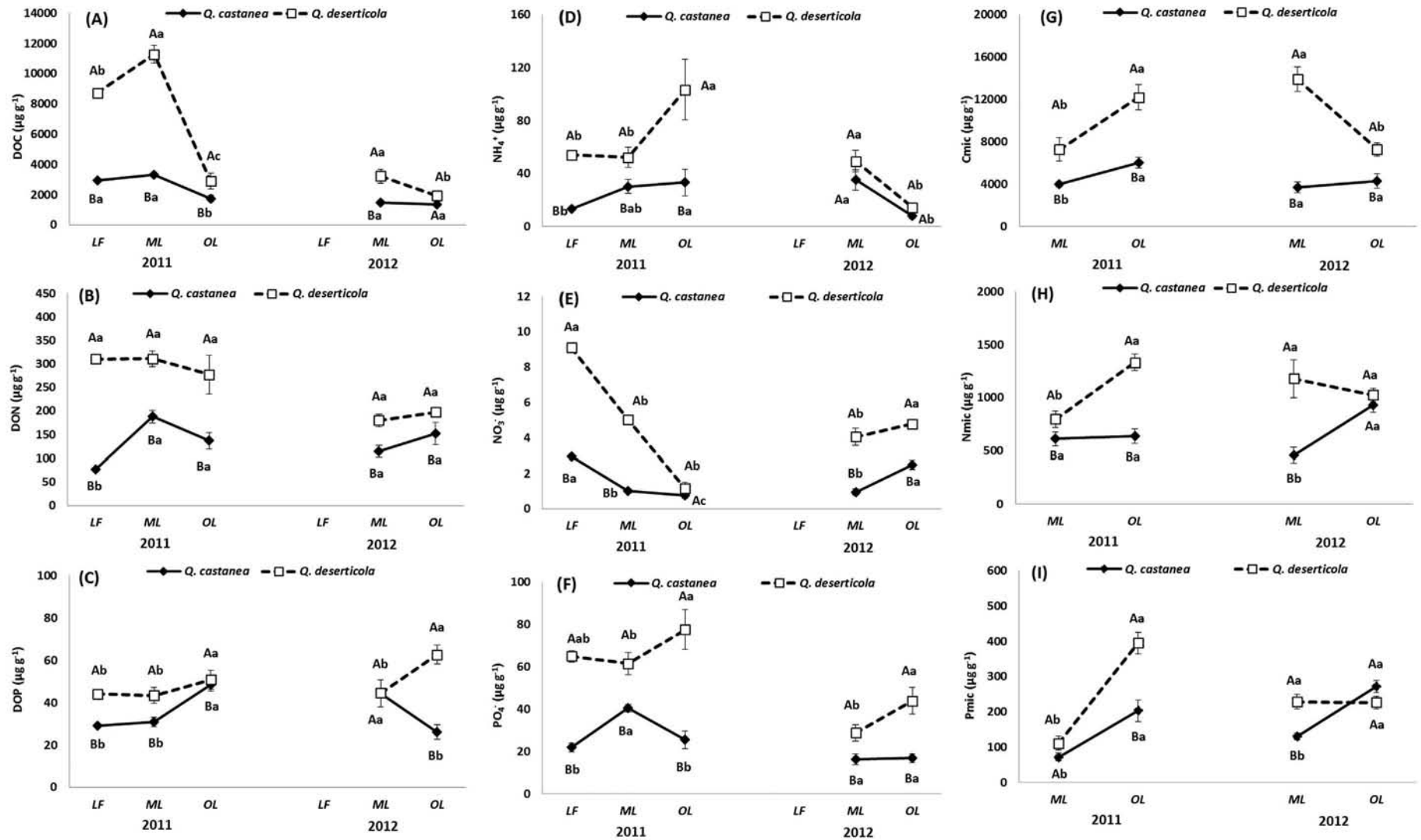


Fig. 5. Concentrations of C, N and P dissolved in organic (COD (A), NOD (B), POD (C)) and inorganic (NH_4^+ (D), NO_3^- (E), PO_4^- (F)) and microbial biomass forms (C_{mic} (G), N_{mic} (H), P (I)) in Litterfall (LF), decomposed litter collected in May (ML) and decomposed litter collected October (OL) for both species under study (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*) and for each sampling year.

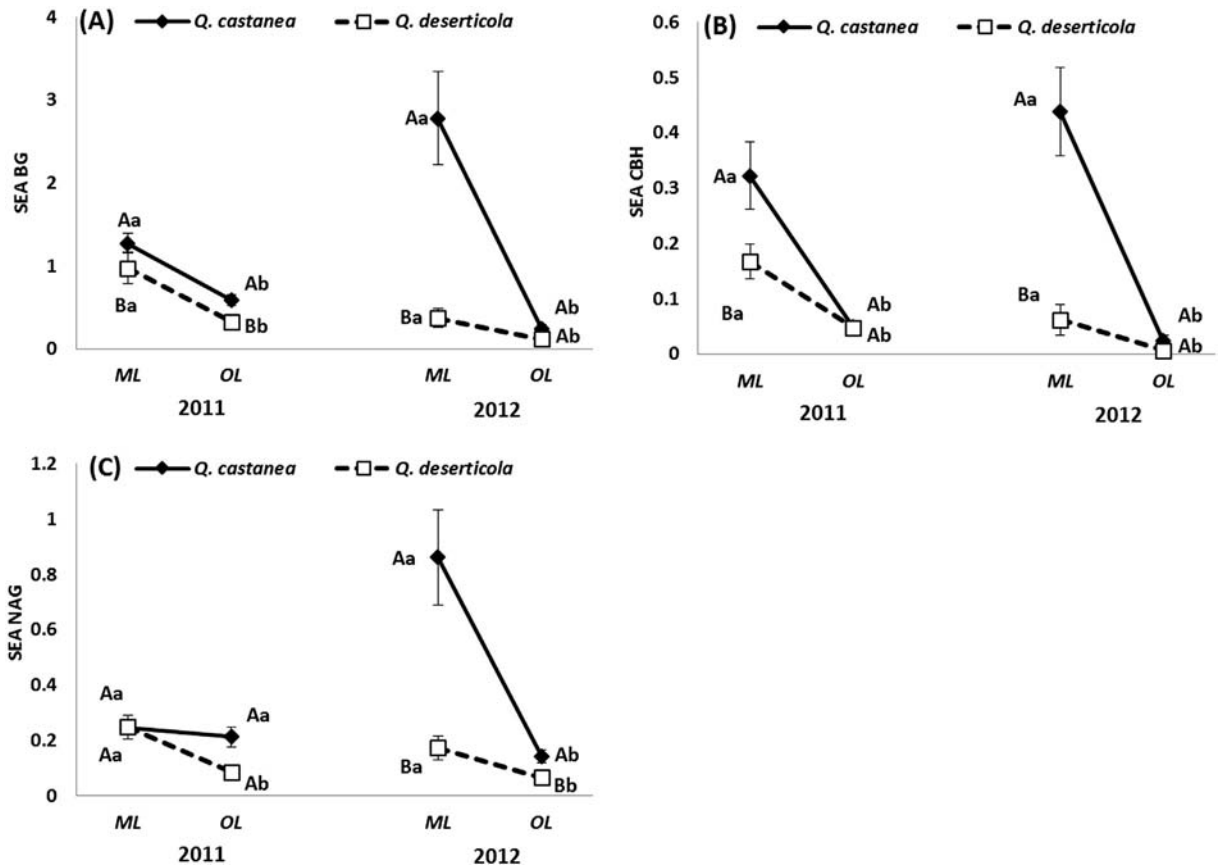


Fig. 6. Specific enzymatic activity (SEA; $\mu\text{mol mg C}_{\text{mic}}^{-1} \text{h}^{-1}$) of (A) β -1,4-glucosidase (BG), (B) cellobiohydrolase (CBH) and (C) β -N-acetyl-gucosaminidase (NAG) in May litter (ML) and October litter (OL) associated with both species under study (*Quercus castanea* and *Quercus deserticola*) in each sampling year.

4. Discussion

4.1. Initial biochemical composition of the litterfall

The ^{13}C NMR spectra and the relative C distribution among the different functional groups, particularly in the O-alkyl C and carboxyl regions, were similar in the litterfall samples associated with both

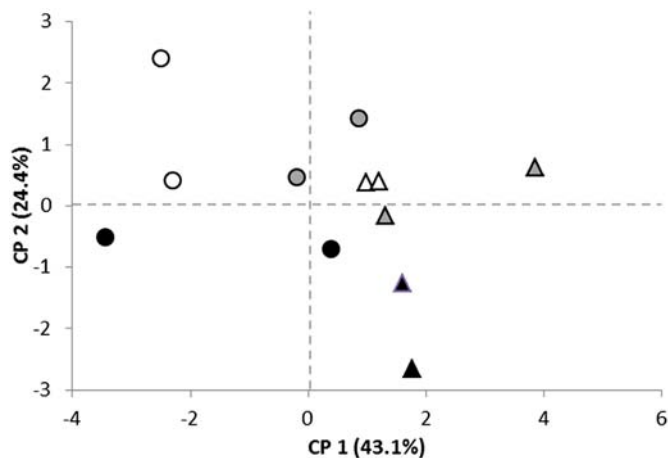


Fig. 7. Principal component analyses of organic matter quality parameters in nutrient ratios, organic dissolved forms of C, N and P and Q_1 , $Q_2 + Q_3$ and T_{50} in DSC. Circles represent *Quercus castanea*; triangles, *Quercus deserticola*; open figures, LF; gray figures, ML; and black figures, OL.

Quercus species under study. This is not surprising, because both species are taxonomically related, belong to the same genus and grow together in a restricted geographical area. However, the slight differences between spectra may be important in relation to litter decomposition. The O-alkyl:aromatic C ratio has previously been used to characterize the chemical quality of plant material in relation to decomposition (Almendros et al., 2000; Bonanomi et al., 2013; Don and Kalbitz, 2005; Ono et al., 2013; Osono et al., 2014; Traversa et al., 2008). In the present study, the O-alkyl:aromatic C ratio was higher in the *Qd* litterfall than in the *Qc* litterfall (0.06), which may suggest a higher proportion of recalcitrant compounds in the latter species. The amount of evolved $\text{CO}_2\text{-C}$ was also higher in the *Qd* litterfall than in the *Qc* litterfall. Osono et al. (2014) also found that the O-alkyl:aromatic C ratio was slightly higher (around 0.06) in litter under *Q. crispula* than in litter under the coexisting *Pinus densiflora*, and that the litter produced by the first tree species also decomposed faster than that of the second tree species.

The proportion and structure of aromatic compounds are both important in relation to the litter decomposition rate (Almendros et al., 2000; Ono et al., 2013; Talbot et al., 2011). Lignin comprises three subunits: syringil (S), guaiacyl (G) and p-hydroxyphenyl (H), and the susceptibility of these to degradation increases in the order $S > G > H$ (Talbot et al., 2011). These subunits differ in how they react with other substances, such as carbohydrates and proteins, thus affecting the decomposability of the substances (Talbot et al., 2011). Of these molecules, p-hydroxyphenyl displays the lowest reactivity to the other substances. In the present study, the *Qd* litterfall contained a higher proportion of lignin H-subunits than the *Qc* litterfall. This suggests that the lignin in the *Qd* litterfall is less reactive, which promotes decomposition of the litter.

The DSC thermograms clearly revealed between-species differences in the peak intensity of both recalcitrant regions (T_2 and T_3): the peaks for both recalcitrant regions were more intense in the *Qc* litterfall than in the *Qd* litterfall, suggesting that the latter decomposed faster than the former. Reh et al. (1990) reported higher peak intensity in the recalcitrant regions for *Pinus sylvestris* than for broadleaf species, as well as lower decomposability of the former. Barros et al. (2010) suggested that a higher peak intensity in the regions of ^{13}C NRM spectra attributed to recalcitrant compounds is related to a higher proportion of aromatic C.

The nutrient concentrations in litterfall revealed more differences between both *Quercus* species studied. The *Qd* litterfall contained more N and P than the *Qc* litterfall, and therefore the C:N and C:P ratios were lower in the former. These findings are similar to previous reports of faster decomposition of litter produced by tree species in which litterfall C:N and C:P ratios are low (e.g. Ågren et al., 2013; Aponte et al., 2013; Bonanomi et al., 2013; Osono et al., 2014). These differences are explained by greater resorption of foliar nutrients in *Qc* species than in *Qd* before foliar abscission (Chávez-Vergara, 2010). Several authors have reported that litter quality is lowest in tree species in which resorption of foliar nutrients is higher and that the rate of decomposition is generally lower (Binkley et al., 1992; Huang et al., 2007; Vitousek et al., 1994). The effect of foliar resorption on litter decomposition rate is related to the tree physiology (Hayes et al., 2014), in a phenomenon referred to as the “after-life” effect of plant traits (Whitham et al., 2006, 2012).

4.2. Organic matter composition, nutrient dynamics and microbial activity during decomposition

In both species, the litter decomposition led to a slight increase in the aromatic and phenolic C contents. This may have been due to the relative enrichment of aromatic compounds such as lignin and condensed molecules derived from microbial products (Kögel-Knabner, 2002; Prescott, 2010; Quideau et al., 2001). Similar findings have been reported for other tree species in different parts of the world (e.g. Lemma et al., 2007; Maie et al., 2003; Strukelj et al., 2012). In both species under study, decomposition led to losses of holocellulose (O-alkyl), as observed in other studies (Almendros et al., 2000; Quideau et al., 2001). Therefore, the reduction in O-alkyl:aromatic C can mainly be attributed to a reduction in O-alkyl and a slight increase in aromatic compounds. These results are consistent with specific activities of BG and CBH, which decreased from ML to OL, suggesting strong depolymerization of holocellulose molecules at the start of the rainy season.

Furthermore, increases in alkyl C, which were particularly evident in *Qc*, have mainly been attributed to the accumulation of resistant leaf waxes, cutins, etc. (Almendros et al., 2000; Lorenz et al., 2007). The increase in the alkyl:O-alkyl index was therefore more pronounced in *Qc*, suggesting that the litter decomposition products were more resistant to microbial degradation than in the *Qd* litter (Lorenz et al., 2007; Lützow et al., 2006).

The FTIR spectra revealed decreases in the aliphatic band (2920 cm^{-1}) and in the bands in the fingerprint region (1510 to 1230 cm^{-1}), as well as an increase in aromatic compounds (1630 cm^{-1}). These results are generally consistent with the NMR data. However, the decrease in carbohydrates (band 1050 cm^{-1}) was not detected by FTIR analysis, because of the contribution of silicates in this band. The trends observed in the present study are consistent with those of previous studies in which SOM in decomposing litter has been examined by FTIR (Djukic et al., 2010; Haberhauer et al., 1998).

The thermolability of the decomposing litter underwent moderate changes. The slight decreases in Q_1 , increases in Q_3 , and the shift in the T_3 peak to a higher temperature (from $450\text{ }^\circ\text{C}$ to $495\text{ }^\circ\text{C}$) are consistent with the changes identified in the NMR spectra, which revealed slight losses of polysaccharides and slight increases in aromatic compounds. The relative gain of more resistant compounds corresponded

with the relative accumulation in the alkyl and aromatic regions proportion is also detected by NMR (O-A:A and alkyl:O-A). These findings are similar to those reported by Rovira et al. (2008), who identified a T_3 peak in the decomposing litter of *Pinus halepensis*, although this is not commonly found in other Mediterranean ecosystems.

The reduction in labile compounds and the increase in more resistant compounds in the litter under both species sampled in October are consistent with the reduction in the evolved $\text{CO}_2 - \text{C}$ and concentration of C in the litter. However, the increases in litter N and P concentrations and in nutrient concentrations in microbial biomass suggested a higher rate of nutrient immobilization than of mineralization in the more degraded litter. The microbial immobilization suggests a nutrient limitation for microbial activity, mainly P, which was reported in previous studies (Anaya et al., 2007; Van Meeteren et al., 2007).

Additionally, the SEA of the three enzymes analyzed was higher in the *Qc* litter than in the *Qd* litter. This suggests that the microbial community in *Qc* litter required to produce more exo-enzymes with relation to C_{mic} than the *Qd* microbial community for the acquisition of organic nutrient forms. This requirement is a consequence of the predominance of high molecular weight compounds in soil solution (Jones et al., 2012), as these must be cleaved to reduce organic molecules to $\leq 1\text{ kDa}$ for microbial immobilization (Hashimoto et al., 2005; Schrimmer, 1998; Schulz, 1996). Therefore, the litter with the lowest amount of dissolved organic matter and nutrient availability demands a higher SEA for depolymerization of organic compounds as in the *Qc* litter. These findings are similar to those reported by Raiesi and Beheshti (2014) and Waldrop et al. (2000), who found that SEA was highest in soil with lower amount of organic matter and microbial biomass.

The *Qc* October litter contained slightly more resistant compounds than the *Qd* litter, which is consistent with the composition of the litterfall; however, the differences between both species were lower than in the litterfall samples. These results can be explained by the intensity of microbial activity, which was higher in the *Qd* litter. A reduction in species differences in the decomposing litter has been also reported for other tree species in previous studies (Almendros et al., 2000; Ono et al., 2013; Wickings et al., 2012). In the same way, the dissolved organic forms of C, N and P and microbial activity (measured as immobilization and mineralization) were higher in the *Qd* litter than in the *Qc* litter. The higher quality footprint during litter decomposition in *Quercus* species resulting from an initial higher quality of litter has been reported in other studies (Aponte et al., 2012, 2013). These results suggest that an initial higher quality of litter derived from low foliar nutrient resorption efficiency in *Qd* promotes microbial activity and litter decomposition. Therefore, the physiological attributes of this tree species are maintained in the decomposing litter (Genung et al., 2013; Whitham et al., 2012).

Together, the present and previous findings suggest that litter decomposition and nutrient availability in forest floor are higher in the species belonging to the *Quercus* s.s. section than in species belonging to the *Lobatae* section (Chávez-Vergara and García-Oliva, 2013; Pearse et al., 2014). This may explain the preference that species in the latter section show for growing with species belonging to the *Quercus* s.s. section (González-Rodríguez, pers. comm.). However, the results of the present study suggest that the differences between the taxonomic sections in the quality of the litterfall may affect forest floor nutrient dynamics. Soil fertility and carbon sequestration will be promoted by highly decomposable litter (Aponte et al., 2013), as in *Q. deserticola*, which belongs to the *Quercus* s.s. section. The distribution area of the aforementioned species will probably be more strongly affected than the distribution area of *Q. castanea* under predicted climate change scenarios in the central western region of Mexico (Rodríguez-Correa et al., unpublished data). Therefore, if the dominance of the studied species is modified as predicted, the soil nutrient dynamics will also be strongly affected. As a result, ecosystem services of forest fragments, such as fertility and C sequestration, may be disrupted.

5. Conclusions

The quality of forest floor litter under co-existing tree species drives organic matter composition, nutrient dynamics and microbial activity during decomposition in a semi-natural forest. Although ^{13}C -NMR spectra revealed that the relative C distribution among the different functional groups and thermolability of the litterfall differed slightly between the *Quercus* species under study, the nutrient concentrations varied greatly between both species as a consequence of the different patterns of resorption of foliar nutrients in each species. In this respect, the nutrient concentration was higher in the litter under *Qd* (the species in which resorption of leaf nutrients was lowest) than in the *Qc* litter; this led to higher availability of carbon and nutrients, as well as higher microbial activity than in *Qc* litter during the rainy season (when decomposition occurs). However, the microbial community associated with the *Qc* forest floor used compensatory strategies to acquire the limiting nutrients, namely high specific enzymatic activities and high relative P microbial immobilization. This suggests that the microbial community under this *Quercus* species must require more energy for the depolymerization of organic molecules to acquire energy and organic nutrients. As a result of the difference in microbial activities, the between-species difference in the composition of the litterfall was lower in the litter collected October (i.e. at a later stage of decomposition). However, the differences in nutrient concentration and decomposition products were also higher in the *Qd* litter than in the *Qc* litter.

The higher rate of decomposition of *Q. deserticola* litter, measured as chemical transformation and microbial activities, may promote higher soil nutrient availability and carbon sequestration than under *Q. castanea*. A similar pattern has been reported in Mediterranean ecosystems for another two *Quercus* species in which litter quality is different (Aponte et al., 2013). These results suggest that the physiological footprint of the tree species under study is a key factor in the decomposition process and soil fertility.

We found that the DSC technique was the most useful of the methods tested for detecting chemical changes in organic matter due to microbial activity, and the results were also clearly correlated with those obtained using more expensive techniques such as ^{13}C NMR. Determination of nutrients within different soil fractions is essential for identifying the availability of nutrients for the microbial community and is more accurate than determination of total nutrient concentrations or C:N ratio.

Acknowledgments

We are grateful to Rodrigo Velázquez-Durán and David Tolentino Magaña for assisting with litter sampling and chemical analysis and to two anonymous reviewers for useful suggestions. The study was funded by the National Council of Science and Technology (CONACYT), México. B. Chávez-Vergara acknowledges a scholarship and financial support provided by the National Council of Science and Technology (CONACYT, scholarship number 215406) and support from the Graduate Program in Biological Sciences of the National Autonomous University of México (UNAM). Solid-state ^{13}C Nuclear Magnetic Resonance, thermal analysis and Infrared Fourier Transform analyses were carried out by Mr Carlos M. Roca, Ms Montse Gómez and Mr Ezequiel Vázquez (RAIDT-University of Santiago de Compostela).

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.07.005>.

References

Ågren, G.I., Hyvönen, R., Berglund, S.L., Hobbie, S.E., 2013. Estimating the critical N:C from litter decomposition data and its relation to soil organic matter stoichiometry. *Soil Biol. Biochem.* 67, 312–318.

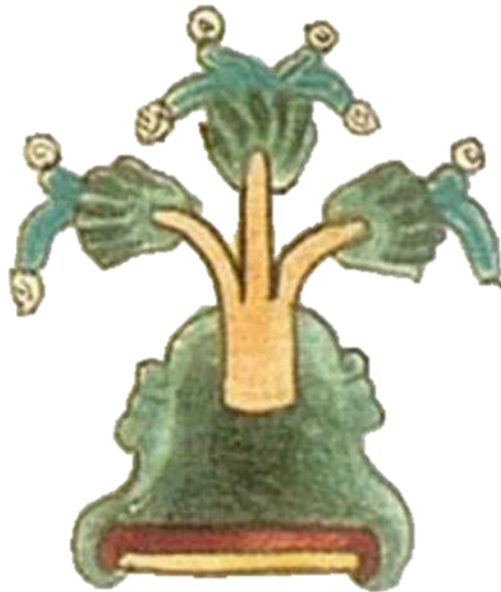
- Aguilar, R., Ghilardi, A., Vega, E., Skutsch, M., Oyama, K., 2012. Sprouting productivity and allometric relationships of two oak species managed for traditional charcoal making in central Mexico. *Biomass Bioenergy* 36, 192–207.
- Aldrich, P.R., Cavender-Bares, J., 2011. *Quercus*. In: Kole, C. (Ed.), *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources, Forest Trees*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 89–129.
- Allan, G.J., Shuster, S.M., Woolbright, S.A., Walker, F., Meneses, N., Keith, A., Bailey, J.K., Whitham, T.G., 2012. Perspective: interspecific indirect genetic effects (iIGEs). Linking genetics and genomics to community ecology and ecosystem processes. In: Ohgushi, T., Schmitz, O., Holt, R.D. (Eds.), *Trait-Mediated Indirect Interactions: Ecological and Evolutionary Perspectives*. Cambridge University Press, pp. 295–323.
- Almendros, G., Dorado, J., González-Villa, F.J., Blanco, M.J., Lanke, U., 2000. ^{13}C NMR assessment of decomposition patterns during composting of forest and shrub biomass. *Soil Biol. Biochem.* 32, 793–804.
- Anaya, C.A., García-Oliva, F., Jaramillo, V.J., 2007. Rainfall and labile carbon availability control litter nitrogen dynamics in a tropical dry forest. *Oecologia* 150, 602–610.
- Aponte, C., García, L.V., Marañón, T., 2012. Tree species effect on litter decomposition and nutrient release in Mediterranean oak forests changes over time. *Ecosystems* 15, 1204–1218.
- Aponte, C., García, L.V., Marañón, T., 2013. Tree species effects on nutrient cycling and soil biota: a feedback mechanism favouring species coexistence. *For. Ecol. Manag.* 309, 36–46.
- Aubert, M., Margerie, P., Trap, J., Bureau, F., 2010. Aboveground–belowground relationships in temperate forests: plant litter composes and microbiota orchestrates. *For. Ecol. Manag.* 259, 563–572.
- Baldock, J.A., Smernik, R.J., 2002. Chemical composition and bioavailability of thermally altered *Pinus resinosa* (Red pine) wood. *Org. Geochem.* 33, 1093–1109.
- Baldrian, P., Kolarik, M., Stursova, M., Kopecky, J., Valaskova, V., Vetrovsky, T., Zifcakova, L., Snajdr, J., Ridl, J., Vlcek, C., Voriskova, J., 2012. Active and total microbial communities in forest soil are largely different and highly stratified during decomposition. *ISME J.* 6, 248–258.
- Barros, N., Salgado, J., Villanueva, M., Rodríguez-Añón, J., Proupin, J., Feijóo, S., Martín-Pastor, M., 2010. Application of DSC–TG and NMR to study the soil organic matter. *J. Therm. Anal. Calorim.* 104, 53–60.
- Binkley, D., Sollins, P., Bell, R., Sachs, D., Myrold, D., 1992. Biogeochemistry of adjacent conifer and alder–conifer stands. *Ecology* 73, 2022–2033.
- Bonanomi, G., Incerti, G., Antignani, V., Capodilupo, M., Mazzoleni, S., 2010. Decomposition and nutrient dynamics in mixed litter of Mediterranean species. *Plant Soil* 331, 481–496.
- Bonanomi, G., Incerti, G., Giannino, F., Mingo, A., Lanzotti, V., Mazzoleni, S., 2013. Litter quality assessed by solid state ^{13}C NMR spectroscopy predicts decay rate better than C/N and Lignin/N ratios. *Soil Biol. Biochem.* 56, 40–48.
- Bremner, J.M., 1996. Nitrogen-total. In: Spark, D.L., Page, A.L., Summer, M.E., Tabatabai, M.A., Helmke, P.A. (Eds.), *Methods of Soil Analyses Part 3: Chemical Analyses*. Soil Science Society of America, Madison WI, pp. 1085–1121.
- Brookes, P.C., Powlson, D.S., Jenkinson, D.S., 1982. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biol. Biochem.* 14, 319–329.
- Brookes, P.C., Powlson, D.S., Jenkinson, D.S., 1984. Phosphorus in the soil microbial biomass. *Soil Biol. Biochem.* 16, 169–175.
- Chávez-Vergara, B., 2010. Efecto de dos especies del genero *Quercus* sobre la dinámica de C, N y P en un fragmento forestal de la cuenca de Cuitzeo, Michoacán (M.Sc. Thesis) UNAM, Morelia, México, p. 86.
- Chávez-Vergara, B., García-Oliva, F., 2013. Consecuencias funcionales de la diferenciación taxonómica entre secciones del género *Quercus*: el caso de la reabsorción de nutrientes. *Rev. Biol.* 15, 1–7.
- Coleman, D.C., Anderson, R.V., Cole, C.V., Elliott, E.T., Woods, L., Campion, M.K., 1978. Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. IV. Flows of metabolic and biomass carbon. *Microb. Ecol.* 4, 373–380.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Perez-Harguindeguy, N., Queded, H.M., Santiago, L.S., Wardle, D.A., Wright, I.J., Aerts, R., Allison, S.D., van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T.V., Diaz, S., Garnier, E., Gurvich, D.E., Kazakou, E., Klein, J.A., Read, J., Reich, P.B., Soudzilovskaia, N.A., Vaieretti, M.V., Westoby, M., 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol. Lett.* 11, 1065–1071.
- de Toledo-Castanho, C., de Oliveira, A.A., 2008. Relative effect of litter quality, forest type and their interaction on leaf decomposition in south-east Brazilian forests. *J. Trop. Ecol.* 24, 149–156.
- Dell'Abate, M.T., Benedetti, A., Trinchera, A., Dazzi, C., 2002. Humic substances along the profile of two Typic Haploxerert. *Geoderma* 107, 281–296.
- Djukic, I., Zehetner, F., Tatzber, M., Gerzabek, M.H., 2010. Soil organic-matter stocks and characteristics along Alpine elevation gradient. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 173, 30–38.
- Don, A., Kalbitz, K., 2005. Amounts and degradability of dissolved organic carbon from foliar litter at different decomposition stages. *Soil Biol. Biochem.* 37, 2171–2179.
- Duboc, O., Zehetner, F., Djukic, I., Tatzber, M., Berger, T.W., Gerzabek, M.H., 2012. Decomposition of European beech and Black pine foliar litter along an Alpine elevation gradient: mass loss and molecular characteristics. *Geoderma* 189–190, 522–531.
- Fanin, N., Hättenschwiler, S., Fromin, N., 2014. Litter fingerprint on microbial biomass, activity, and community structure in the underlying soil. *Plant Soil* 379, 79–91.
- FAO, 2006. World reference base for soil resources 2006. *World Soil Resources Reports No. 103*. FAO, Rome, p. 145.
- Fernandez, J.M., Plaza, C., Polo, A., Plante, A.F., 2012. Use of thermal analysis techniques (TG–DSC) for the characterization of diverse organic municipal waste streams to predict biological stability prior to land application. *Waste Manag.* 32, 158–164.

- Fioretto, A., Papa, S., Pellegrino, A., Ferrigno, A., 2009. Microbial activities in soils of a Mediterranean ecosystem in different successional stages. *Soil Biol. Biochem.* 41, 2061–2068.
- Freschet, G.T., Aerts, R., Cornelissen, J.H.C., 2012. Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis. *J. Ecol.* 100, 619–630.
- Genung, M.A., Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., 2013. The afterlife of interspecific indirect genetic effects: genotype interactions alter litter quality with consequences for decomposition and nutrient dynamics. *PLoS One* 8, e53718.
- German, D.P., Weintraub, M.N., Grandy, A.S., Lauber, C.L., Rinkes, Z.L., Allison, S.D., 2011. Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies. *Soil Biol. Biochem.* 43, 1387–1397.
- Haberhauer, G., Rafferty, B., Strebl, F., Gerzabek, M.H., 1998. Comparison of the composition of forest soil litter derived from three different sites at various decompositional stages using FTIR spectroscopy. *Geoderma* 83, 331–342.
- Hashimoto, W., Momma, K., Maruyama, Y., Yamasaki, M., Mikami, B., Murata, K., 2005. Structure and function of bacterial super-biosystem responsible for import and depolymerization of macromolecules. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 69, 673–692.
- Hayes, P., Turner, B.L., Lambers, H., Laliberté, E., Bellingham, P., 2014. Foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in plants of contrasting nutrient-acquisition strategies along a 2-million-year dune chronosequence. *J. Ecol.* 102, 396–410.
- Huang, J., Wang, X., Yan, E., 2007. Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China. *For. Ecol. Manag.* 239, 150–158.
- Huffman, E.W.D., 1977. Performance of a new carbon dioxide coulometer. *Microchem. J.* 22, 567–573.
- Joergensen, R.G., Mueller, T., 1996. The fumigation–extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of the K_{EN} value. *Soil Biol. Biochem.* 28, 33–37.
- Johnson, R.L., Anderson, J.M., Shanks, B.H., Fang, X., Hong, M., Schmidt-Rohr, K., 2013. Spectrally edited 2D ^{13}C – ^{13}C NMR spectra without diagonal ridge for characterizing ^{13}C -enriched low-temperature carbon materials. *J. Magn. Reson.* 234, 112–124.
- Jones, D.L., Willett, V.B., Stockdale, E.A., Macdonald, A.J., Murphy, D.V., 2012. Molecular weight of dissolved organic carbon, nitrogen, and phenolics in grassland soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 76, 142.
- Kögel-Knabner, I., 2002. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as input to soil organic matter. *Soil Biol. Biochem.* 34, 139–162.
- Lemma, B., Nilsson, L., Kleja, D.B., Olsson, M., Knicker, H., 2007. Decomposition and substrate quality of leaf litters and fine roots from three exotic plantations and a native forest in the southwestern highlands of Ethiopia. *Soil Biol. Biochem.* 39, 2317–2328.
- Leifeld, J., Kögel-Knabner, I., 2005. Soil organic matter fractions as early indicators for carbon stock changes under different land-use. *Geoderma* 124, 143–155.
- Lorenz, K., Lal, R., Preston, C.M., Nierop, K.G.J., 2007. Strengthening the soil organic carbon pool by increasing contributions from recalcitrant aliphatic bio(macro)molecules. *Geoderma* 142, 1–10.
- Lützw, M.V., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Matzner, E., Guggenberger, G., Marschner, B., Flessa, H., 2006. Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions—a review. *Eur. J. Soil Sci.* 57, 426–445.
- Madritch, M.D., Lindroth, R.L., 2011. Soil microbial communities adapt to genetic variation in leaf litter inputs. *Oikos* 120, 1696–1704.
- Maie, N., Behrens, A., Knicker, H., Kögel-Knabner, I., 2003. Changes in the structure and protein binding ability of condensed tannins during decomposition of fresh needles and leaves. *Soil Biol. Biochem.* 35, 577–589.
- Manos, P.S., Stanford, A., 2001. The historical biogeography of Fagaceae: tracking the tertiary history of temperate and subtropical forest of the northern hemisphere. *Int. J. Plant Sci.* 162, S77–S93.
- Mazzoleni, S., Bonanomi, G., Giannino, F., Incerti, G., Dekker, S.C., Rietkerk, M., 2010. Modelling the effects of litter decomposition on tree diversity patterns. *Ecol. Model.* 221, 2784–2792.
- Murphy, J., Riley, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* 27, 31–36.
- Ono, K., Hiradate, S., Morita, S., Hirai, K., 2013. Fate of organic carbon during decomposition of different litter types in Japan. *Biogeochemistry* 112, 7–21.
- Osono, T., Azuma, J.I., Hirose, D., 2014. Plant species effect on the decomposition and chemical changes of leaf litter in grassland and pine and oak forest soils. *Plant Soil* 376, 411–421.
- Pearse, I.S., Cobb, R.C., Karban, R., Aerts, R., 2014. The phenology-substrate-match hypothesis explains decomposition rates of evergreen and deciduous oak leaves. *J. Ecol.* 102, 28–35.
- Prescott, C.E., 2010. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry* 101, 133–149.
- Preston, C.M., Nault, J.R., Trofymow, J.A., 2009a. Chemical changes during 6 years of decomposition of 11 litters in some Canadian forest sites. Part 2. ^{13}C abundance, solid-state ^{13}C NMR spectroscopy and the meaning of “lignin”. *Ecosystems* 12, 1078–1102.
- Preston, C.M., Nault, J.R., Trofymow, J.A., Smyth, C., 2009b. Chemical changes during 6 years of decomposition of 11 litters in some Canadian forest sites. Part 1. Elemental composition, tannins, phenolics, and proximate fractions. *Ecosystems* 12, 1053–1077.
- Quideau, S.A., Chadwick, O.A., Benesi, A., Graham, R.C., Anderson, M.A., 2001. A direct link between forest vegetation type and soil organic matter composition. *Geoderma* 104, 41–60.
- Raiesi, F., Beheshti, A., 2014. Soil specific enzyme activity shows more clearly soil responses to paddy rice cultivation than absolute enzyme activity in primary forests of northwest Iran. *Appl. Soil Ecol.* 75, 63–70.
- Reh, U., Kratz, W., Krapelin, G., Anghr-Bettinazzi, C., 1990. Analysis of leaf and needle litter decomposition by differential scanning calorimetry and differential thermogravimetry. *Biol. Fertil. Soils* 9, 188–191.
- Rovira, P., Kurz-Besson, C., Coûteaux, M.M., Ramón Vallejo, V., 2008. Changes in litter properties during decomposition: a study by differential thermogravimetry and scanning calorimetry. *Soil Biol. Biochem.* 40, 172–185.
- Schrimer, T., 1998. General and specific porins from bacterial outer membranes. *J. Struct. Biol.* 121, 101–109.
- Schulz, G.E., 1996. Porins: general to specific, native to engineered passive pores. *Curr. Opin. Struct. Biol.* 6, 485–490.
- Spaccini, R., Mbagwu, J.S.C., Conte, P., Piccolo, A., 2006. Changes of humic substances characteristics from forested to cultivated soils in Ethiopia. *Geoderma* 132, 9–19.
- Sparling, G.P., Feltham, C.W., Reynolds, J., West, A.W., 1990. Estimation of soil microbial C by a fumigation–extraction method: use on soils of high organic matter content, and a reassessment of the K_{EC} -factor. *Soil Biol. Biochem.* 22, 301–307.
- Strukej, M., Brais, S., Quideau, S.A., Oh, S.W., 2012. Chemical transformations of deadwood and foliar litter of mixed boreal species during decomposition. *Can. J. For. Res.* 42, 772–788.
- Talbot, J.M., Yelle, D.J., Nowick, J., Treseder, K.K., 2011. Litter decay rates are determined by lignin chemistry. *Biogeochemistry* 108, 279–295.
- Tiessen, H., Moir, J.O., 1993. Characterization of available P by sequential extraction. In: Carter, M.R. (Ed.), *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Lewis Publishers, pp. 75–85.
- Traversa, A., D’Orazio, V., Senesi, N., 2008. Properties of dissolved organic matter in forest soils: influence of different plant covering. *For. Ecol. Manag.* 256, 2018–2028.
- Valencia, S., 2004. Diversidad de *Quercus* (Fagaceae) en México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 33–53.
- Van Meeteren, M.J.M., Tietema, A., Westerveld, J.W., 2007. Regulation of microbial carbon, nitrogen, and phosphorus transformations by temperature and moisture during decomposition of *Calluna vulgaris* litter. *Biol. Fertil. Soils* 44, 103–112.
- Vance, E.D., Brookes, P.C., Jenkinson, D.S., 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biol. Biochem.* 19, 703–707.
- Verchot, L., Borelli, T., 2005. Application of -nitrophenol (NP) enzyme assays in degraded tropical soils. *Soil Biol. Biochem.* 37, 625–633.
- Vesterdal, L., Schmidt, I.K., Callesen, I., Nilsson, L.O., Gundersen, P., 2008. Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *For. Ecol. Manag.* 255, 35–48.
- Vitousek, P.M., Turner, D.G., Parton, W.J., Sanford, R.L., 1994. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii: patterns, mechanisms, and models. *Ecology* 75, 418–429.
- Vivanco, L., Austin, A.T., 2008. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *J. Ecol.* 96, 727–736.
- Waldrop, M.P., Balsler, T.C., Firestone, M.K., 2000. Linking microbial community composition to function in a tropical soil. *Soil Biol. Biochem.* 32, 1837–1846.
- Walters, M.B., Gerlach, J.P., 2013. Intraspecific growth and functional leaf trait responses to natural soil resource gradients for conifer species with contrasting leaf habit. *Tree Physiol.* 33, 297–310.
- Whitham, T.G., Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Bangert, R.K., LeRoy, C.J., Lonsdorf, E.V., Allan, G.J., DiFazio, S.P., Potts, B.M., Fischer, D.G., Gehring, C.A., Lindroth, R.L., Marks, J.C., Hart, S.C., Wimp, G.M., Wooley, S.C., 2006. A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nat. Rev. Genet.* 7, 510–523.
- Whitham, T.G., Gehring, C.A., Lamit, L.J., Wojtowicz, T., Evans, L.M., Keith, A.R., Smith, D.S., 2012. Community specificity: life and afterlife effects of genes. *Trends Plant Sci.* 17, 271–281.
- Wickings, K., Grandy, A.S., Reed, S.C., Cleveland, C.C., 2012. The origin of litter chemical complexity during decomposition. *Ecol. Lett.* 15, 1180–1188.

Capítulo 5. Efecto del sitio y la calidad química de la hojarasca en la descomposición del mantillo de dos especies de encinos deciduos en un bosque templado Neotropical.

Bruno M. Chávez-Vergara, Agustín Merino, Antonio González-Rodríguez y Felipe García-Oliva

Artículo a enviarse a *Functional Ecology*



Efecto del sitio y la calidad química de la hojarasca en la descomposición del mantillo de dos especies de encinos deciduos en un bosque templado Neotropical.

Bruno Chávez-Vergara^a, Agustín Merino^b, Antonio González-Rodríguez^a, Felipe García-Oliva^{a*}

^a Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 58090 Morelia (México). e-mail: bchavez@cieco.unam.mx

*Autor de correspondencia. Teléfono: +52 443 3222715. Correo electrónico: fgarcia@cieco.unam.mx Dirección postal: AP-27-3 Sta. María de Guido 58090 Morelia, Michoacán, México.

^b Escuela Politécnica Superior, Universidad de Santiago de Compostela, 27002 Lugo (Spain). e-mail: agustin.merino@usc.es

1. Introducción

La descomposición del mantillo es un proceso clave en el funcionamiento de los ecosistemas forestales, debido a que es a través de este proceso que se reciclan los nutrientes y se mantiene la fertilidad del suelo (Austin et al. 2014). El acoplamiento entre la calidad química de los residuos vegetales y la capacidad metabólica de la comunidad microbiana ha sido considerado como el factor más importante que determina la velocidad de la descomposición (Ayres et al. 2009; Austin et al. 2014), por lo que este proceso es dependiente de la identidad de las especies vegetales y de la composición de la comunidad microbiana

del piso forestal (i.e. Ayres et al. 2009; Austin et al. 2014; Freschet et al. 2012; Pearse et al. 2014). Sin embargo, existen otros trabajos que sugieren que las características químicas de los residuos vegetales (i.e. Freschet et al. 2013; Prescott 2010; Wickings et al. 2012) o la capacidad metabólica de la comunidad microbiana (i.e. Wickings et al. 2012) de manera independiente, son los factores principales que controlan la descomposición del mantillo.

El acoplamiento entre la calidad de los residuos vegetales y la comunidad microbiana ha sido explicado a través de tres diferentes hipótesis. Por ejemplo, el efecto de la ventaja local refiere que el mantillo se descompondrá más fácilmente en su sitio de origen, debido a que la comunidad microbiana ha sido seleccionada a través de la especialización de la producción de ciertas exo-enzimas que pueden romper las moléculas orgánicas dominantes del mantillo, las cuales depende de la identidad de las especies vegetales (Ayres et al. 2009; Austin et al. 2014). Por otro lado, Freschet et al. (2012) proponen la hipótesis de la interacción sustrato-matriz, la cual propone que si en un sitio se coloca mantillo ajeno al sitio con una calidad similar al del sitio, el mantillo externo se descompondrá a la misma velocidad que el mantillo propio; por lo que esta hipótesis considera que la identidad de la especie vegetal no es relevante. Recientemente, Pearse et al. (2014) han propuesto que existe un acoplamiento entre la fenología de las plantas y de la actividad de los descomponedores, por lo que si los residuos vegetales se incorporan en una fecha diferente a la cual comúnmente ocurren, no van a coincidir con la actividad de los microorganismos que pueden descomponerlos y por tanto, se reduce la tasa de la descomposición del mantillo. Esta hipótesis ha sido llamada ajuste fenología-sustrato.

Sin embargo, algunos autores han propuesto la hipótesis de la calidad química, la cual menciona que ciertas características químicas de los residuos vegetales favorecen la

descomposición del mantillo, incluso en sitios donde no fueron producidos (i.e. Freschet et al. 2013; Prescott 2010; Wickings et al. 2012). Algunas de estas características son: a) la baja relación C:N (Ågren et al., 2013; Aponte et al., 2013; Bonanomi et al., 2013; Osono et al., 2014), b) la alta concentración de formas orgánicas solubles (Fanin et al. 2013), c) la baja proporción de compuestos fenólicos (Almendros et al. 2000; Ono et al., 2011; Prescott 2010) y d) la menor proporción de las subunidades siringil de la lignina (bajas relaciones S:G y S:H; Chávez-Vergara et al. 2014; Talbot et al. 2014). Por lo que las especies vegetales que produzcan residuos donde se reúnan algunas de estas características tendrán mejor calidad química para la descomposición (i.e. Aponte et al. 2013; Chávez-Vergara et al. 2014). Sin embargo, en sitios donde existe más de una especie vegetal, la mezcla de hojarasca puede producir mantillos con una calidad química diferente que la de la hojarasca de cada especie (Gartner y Cardon 2004, Hättenschwiler et al. 2005).

Así mismo, la velocidad de la degradación de los compuestos orgánicos está asociada al metabolismo y la composición de la comunidad microbiana (Austin et al. 2014; Freschet et al. 2012; Wickings et al. 2012). Por ejemplo, la presencia de actinomicetos (Snajdr et al. 2011; Strickland et al. 2009) y de hongos del filo Basidiomicetes (Osono y Takeda 2002; Snajdr et al. 2011) favorecen la degradación de compuestos fenólicos (i.e. lignina, polifenoles, ceras), ya que estos grupos pueden producir coenzimas del tipo polifenol oxidasas, las cuales rompen este tipo de moléculas orgánicas (Allison et al. 2014). Lo anterior, favorece así, la velocidad de la descomposición del mantillo con alta proporción de moléculas recalcitrantes, con lo cual se puede reducir la importancia de la calidad química del sustrato durante la descomposición del mantillo (Cleveland et al. 2014; Snajdr et al. 2011; Strickland et al. 2009).

En un trabajo previo, Chávez-Vergara et al. (2014) reportaron que en un bosque templado deciduo dominado por dos especies de *Quercus*, la especie que produjo hojarasca de mayor calidad química (*Q. deserticola*) favoreció la actividad microbiana y la transformación química del mantillo, lo cual incrementó la disponibilidad de nutrientes con relación a la otra especie de encino (*Q. castanea*). Por lo anterior, el objetivo del presente trabajo es identificar efecto de la calidad de la hojarasca, de la comunidad microbiana y la interacción entre ambas en la descomposición del mantillo entre dos especies de *Quercus* deciduas.

Las hipótesis a prueba del presente trabajo son: a) que el mantillo de mejor calidad va a favorecer el procesos de descomposición, lo que en nuestro sistema de estudio corresponde al mantillo de *Q. deserticola* y b) que en el sitio que tiene una comunidad microbiana del suelo más eficiente se puede descomponer más rápidamente la materia orgánica en el suelo, independientemente de la calidad de la hojarasca (en este caso la comunidad del mantillo asociada a *Q. castanea*). Sin embargo, estas dos hipótesis pueden ser rechazadas si la interacción entre la calidad y la composición de la comunidad es significativa.

Para responder las hipótesis planteadas, realizamos un experimento factorial de tres sustratos y tres sitios (*Q. castanea* sola, *Q. deserticola* sola y la mezcla de las especies) mediante bolsas de descomposición durante 270 días en campo. Además, se realizó la caracterización química inicial de la hojarasca y posteriormente en las colectas a los 30, 60, 120 y 270 días mediante análisis químicos, resonancia magnética nuclear de carbono 13 (^{13}C NMR) y calorimetría diferencial de barrido y termogravimetría (DSC-TG) y se determinó la

actividad microbiana con base en la inmovilización de C, N y P, la producción de coenzimas y se calculó la tasa de descomposición del material a los 270 días.

2. Materiales y métodos

2.1. Sitio de estudio

El presente estudio fue realizado en el cerro El Remolino (19° 37' 01''N; 101° 20' 07''W) dentro de la cuenca de Cuitzeo (11 km al sur de la ciudad de Morelia, Michoacán, México). El sitio es un fragmento forestal poco perturbado de un bosque de encino, donde se seleccionaron dos especies nativas: *Quercus castanea* Née (Sección *Lobatae*) y *Quercus deserticola* Trel. (Sección *Quercus s.s.*). Las características del sitio y las especies pueden consultarse con mayor detalle en el trabajo previo de Chávez-Vergara et al. (2014). Para el desarrollo del presente trabajo empleamos el mismo diseño de muestreo descrito en Chávez-Vergara et al. (2014) con lo cual tenemos tres condiciones para los análisis: *Quercus castanea* aislada (*Qc*), *Quercus deserticola* aislada (*Qd*) e interacción entre ambas especies (*QX*).

2.2. Colecta de hojarasca

Se colocó una trampa circular de 0.5 m² de área entre el fuste y el borde de la copa de cada árbol en las condiciones de las especies aisladas (*Qc* y *Qd*) y la hojarasca se colectó mensualmente entre diciembre de 2010 y diciembre de 2012. La hojarasca colectada fue secada hasta peso constante a 70°C durante 72 horas y almacenada en un ambiente seco y oscuro hasta la elaboración del experimento de descomposición.

2.3. Experimento de bolsas de descomposición

Se elaboraron 135 bolsas para descomposición de 10x10 cm con malla de poliéster color café de 1 mm apertura, las cuales fueron llenadas con 11 gramos de la hojarasca

acumulada durante los dos años de muestreo en el siguiente orden: 45 bolsas con hojarasca de *Q. castanea* aislada (Qc), 45 bolsas con hojarasca de *Q. deserticola* aislada (Qd) y 45 bolsas con la mezcla (QX) de cada una de las especies aisladas (50% Qc + 50% Qd).

Se seleccionaron cinco árboles en el sitio de cada condición (Qc , Qd , QX) y debajo de cada uno se colocaron aleatoriamente alrededor del fuste sobre el mantillo sin perturbar cinco bolsas de descomposición de cada tipo de hojarasca, de aquí en adelante sustrato (Qc , Qd , QX). Las bolsas permanecieron en campo hasta su fecha de colecta en el periodo comprendido entre junio de 2012 y marzo de 2013. Una bolsa de descomposición de cada tratamiento fue cosechada a los 30, 60 y 120 días, y dos bolsas en la última fecha de colecta a los 270 días posteriores a su colocación en el campo.

En cada fecha de colecta, el contenido de cada bolsa fue cuidadosamente removido y pesado en fresco, posteriormente se dividió en dos submuestras. La primera fue almacenada en bolsas herméticas en oscuridad a 4°C hasta su análisis. La segunda submuestra fue pesada y secada hasta peso constante a 70°C durante 72 horas para calcular el contenido de la pérdida de agua y el peso seco del sustrato de cada bolsa. Posteriormente, la muestra fue pulverizada en un molino oscilatorio a 350 RPM durante 3 min y fue almacenada en bolsas herméticas hasta su análisis. De este sustrato pulverizado se tomó una submuestra para calcular el contenido de cenizas por combustión a 650°C, este procedimiento también fue llevado a cabo en las muestras iniciales para calcular la pérdida de masa con base en el peso libre de cenizas.

Posteriormente, se utilizó el modelo exponencial simple (Olson, 1963 en Berg y McClaugherty, 2014) para calcular la tasa de descomposición del mantillo mediante la siguiente expresión: $MR = M_i e^{-kt}$. Dónde: MR es el porcentaje de la masa remanente; M_i es el porcentaje de masa inicial; k es la tasa de descomposición y t es el tiempo de exposición del material en campo.

2.4. Análisis de laboratorio

2.4.1. Espectroscopia de resonancia magnética nuclear de ^{13}C en estado sólido (^{13}C CP MAS NMR)

El análisis de ^{13}C CP MAS NMR en estado sólido se realizó en las muestras secas previas y al final del experimento de descomposición a 298 K en un espectrómetro Varian Inova-750 17.6 T (operado a 750 MHz de frecuencia de protón), según las condiciones descritas en el trabajo de Chávez-Vergara et al. (2014). El espectrograma obtenido fue procesado con el programa MestreNova V. 6 (MestrelabResearch Inc.).

Para su integración, el espectrograma fue dividido en cuatro regiones principales que representan diferentes ambientes químicos de núcleo de ^{13}C : C Alquilo (0-45 ppm), C O-alquilo (45-110 ppm), C aromático (110-160 ppm) y C carbonilo (160-220 ppm). Para un análisis más detallado de los cambios de C en las muestras, las regiones químicas fueron divididos de acuerdo a Leifeld y Kögel-Knabner (2005): I) 10-45 ppm C alquilo: grupos metilo terminales, grupos metileno en anillos y cadenas aromáticas. II) 45-110 ppm C O-alquilo: grupos metoxilo y C_6 en algunos polisacáridos (45-60 ppm); C_2 - C_5 en hexosas, C de algunos aminoácidos, alcoholes y fracciones alifáticas de la estructura de la lignina (60-90 ppm); C anomérico de carbohidratos, C_2 - C_6 de la unidad siringil de la lignina (90-110). III) 110-160 ppm C aromático: carbono C-H y C-C y C_2 guaiacil, C_6 en lignina (110-140 ppm, C arilo); COR aromático o grupos CNR (140-160 ppm, C fenólico). IV) 160-220 ppm C carboxilo: C carboxilo, C carbonilo y C amida.

Así también, examinamos índices asociados con la descomponibilidad de la materia orgánica basados en regiones específicas integradas: relación alquilo:O-alquilo (A:OA), relación O-alquilo:aromatico (OA:Ar), índice de aromaticidad (A_i), relación de hidrofobicidad (HB:HI) y caracterización de lignina basada en relaciones entre regiones

específicas subunidades siringil (S), guaiacil (G) y p-hidroxifenilo (H) de la lignina como relaciones S:G, S:H y G:H (Almendros et al., 2000; Bonanomi et al., 2013; Spaccini et al., 2006; Talbot et al., 2011, Chávez-Vergara et al., 2014).

2.4.2. Calorimetría diferencial de barrido (DSC) y Termogravimetría (TGA)

Se analizaron muestras secas previas y al final del experimento de descomposición mediante calorimetría diferencial de barrido y termogravimetría (DSC-TGA; Metler-Toledo Intl. Inc.). El análisis fue realizado con 4 mg de muestra pulverizada colocada en una charola de aluminio en ambiente de aire seco (tasa de flujo, 50 ml⁻¹) y la tasa de barrido fue de 10°Cmin⁻¹. El rango de temperatura empleado fue entre 50 y 600°C. Se emplearon muestras de Indio (punto de fusión: 156.6°C) para calibrar el calorímetro. Todas las muestras fueron analizadas por triplicado.

La liberación de calor por combustión (Q, en J g⁻¹) se determinó al integrar las curvas del DSC (W g⁻¹) sobre la región exotérmica (150-600°C). Los datos registrados a temperatura <150°C fueron descartados ya que están asociados con la pérdida de masa y liberación de energía durante la pérdida de humedad. El valor de Q fue dividido entre la pérdida de masa en cada medición (Q', J mg⁻¹ MO, Rovira et al., 2008).

Las áreas bajo la curva del DSC se dividieron en tres grupos, los cuales representan diferentes grados de resistencia a la oxidación térmica (Dell'Abate et al., 2002; Fernández et al., 2012): materia orgánica lábil, que comprende carbohidratos y otros compuestos alifáticos (200-375°C); materia orgánica recalcitrante, tal como lignina y/o polifenoles (375-475°C); y materia orgánica extra-recalcitrante, como son las formas aromáticas policondensadas (475-550°C). La liberación de calor por combustión en cada región se designó como Q₁, Q₂ y Q₃, respectivamente. Así también, se registraron la temperatura a la que se detectó el flujo máximo de calor durante la combustión de la materia orgánica (T₁, T₂ y T₃) y la temperatura

a la que se liberó el 50% de la energía total y el 50% de la masa contenida en la materia orgánica ($T_{50}DSC$ y $T_{50}TG$, respectivamente).

2.4.3. Análisis de nutrientes

Todas las formas de C analizadas fueron determinadas en un analizador de carbono total (UIC modelo CM5012, Chicago, USA), mientras que las formas de N y P se determinaron colorimétricamente en un autoanalizador Bran-Luebbe (Autoanalyzer 3, Norderstedt, Alemania). A partir de alícuotas de cada muestra seca y pulverizada, se determinó la concentración total de C, N y P. El C total por combustión y detección coulométrica (Huffman, 1977), y en el caso del N y P fueron determinado después de digestión ácida. La cuantificación de la concentración de N se realizó mediante el método semi-Kjeldahl (Bremmer, 1996) y para el P mediante el método de colorimétrico de molibdato después de la reducción con ácido ascórbico (Murphy y Riley, 1962).

Las formas orgánicas solubles de C, N y P fueron extraídas de 2 g de material fresco en agua desionizada, después de agitación por 1 hora fueron percoladas a través de papel filtro Whatman #42 y posteriormente filtradas en un sistema de vacío mediante una membrana de 0.45 μm de nitrocelulosa. El carbono orgánico disuelto (COD) fue determinado por combustión y detección coulométrica (Huffman, 1977). El nitrógeno orgánico disuelto (NOD) y el fósforo orgánico disuelto (POD) fueron determinadas después de digestión ácida. El NOD fue calculado como la diferencia entre el NH_4^+ soluble posterior a la digestión y el NH_4^+ cuantificado del extracto previo a la digestión. El DOP fue calculado como la diferencia entre el P soluble posterior a la digestión y el P cuantificado del extracto previo a la digestión, en ambos casos fue cuantificado como ortofosfatos.

La concentración de C (C_{mic}) y N (N_{mic}) en biomasa microbiana fue determinada por extracción directa mediante fumigación con cloroformo (Brookes et al., 1984; Vance et

al., 1987) a partir de muestras frescas. Una submuestra (2 g) fue extraída en K_2SO_4 0.5 M y una segunda submuestra fue fumigada con cloroformo dentro de una campada de vacío durante 24 h. posteriormente fue extraída en K_2SO_4 0.5 M. Los extractos fueron percolados a través de papel filtro Whatman #42 y analizados como COD (como se mencionó anteriormente) y N extraíble. El N extraíble fue cuantificado como N total después de digestión ácida (Brookes et al., 1984).

El P en biomasa microbiana (P_{mic}) fue determinado por el método de fumigación-extracción descrito por Brookes et al. (1982) en muestras frescas. Una submuestra de 0.5 g fue fumigada durante 24 h con cloroformo y extraída con 30 mL de $NaHCO_3$ 0.5 M pH 8.5 durante 30 min (van Meeteren et al., 2007). Los extractos (fumigados y no fumigados) fueron digeridos en una solución de ácido sulfúrico y persulfato de amonio de acuerdo al fraccionamiento secuencial de P de Hedley (TiessenyMoir, 1993) y fue cuantificado como ortofosfato, tal como se describió anteriormente. La concentración de C_{mic} , N_{mic} y P_{mic} fue calculada a partir de la diferencia entre las muestras fumigadas y no fumigadas, posteriormente la concentración fue corregida con la aplicación de los siguientes factores: $k_{EC}0.45$ (Sparling et al., 1990), $k_{EN} 0.54$ (Brookes et al., 1984; Joergensen y Mueller, 1996) y $k_{EP} 0.40$ (Brookes et al., 1982), respectivamente.

2.4.4. Actividad enzimática

Se determinó la actividad enzimática de: a) β -1,4-glucosidasa (BG), b) celobiohidrolasa (CBH), c) β -N-acetil-glucosaminidasa (NAG), d) polifenol oxidasa (POX) y e) deshidrogenasa (DHG) en muestras frescas y trituradas de cada tratamiento para todas las fechas de colecta. La determinación de las hidrolasas se realizó de acuerdo a Chávez-Vergara et al. (2014) a través de medición colorimétrica del p-nitrofenol liberado de los sustratos específicos durante la incubación (2 h en agitación oscilatoria a 30°C) mediante un

espectrofotómetro (Evolution 201, ThermoScientific Inc.) a 420 nm y reportada en $\mu\text{mol pNP g-litter}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

La actividad de la POX fue determinada a través de la oxidación de ATBS, como sustrato, en una alícuota de la misma extracción utilizada para las hidrolasas (Chávez-Vergara et al., 2014), el volumen y los tiempos de preparación fueron los mismos que para las hidrolasas pero en este caso el resultado de la centrifugación fue medido directamente (sin adición de NaOH y agua desionizada) en el mismo equipo descrito anteriormente por colorimetría a 460 nm y el resultado fue reportado como $\mu\text{mol-tir g-litter}^{-1} \text{ h}^{-1}$, en este caso la curva de calibración fue elaborada con tirosina.

Por otro lado, se determinó la actividad de la deshidrogenasa (DHG) de acuerdo una modificación al método descrito por Alef (1995), el cual está basado en la reducción de cloruro de 2, 3, 5-trifeniltetrazolium (CTT) para la formación del rojo de trifeniltetrazoliumformazan (TFF) en una incubación a 30°C durante 24 h. Para llevar a cabo el ensayo se pesaron 0.5 g de material triturado fresco y se colocó en un tubo cónico con capacidad de 15 mL (el tubo fue forrado con papel aluminio para evitar la entrada de luz) al cual se le adicionaron 1mL de una solución al 1% de CTT en buffer Tris pH 7.6 y se elaboraron muestras blanco solamente con la solución de CTT. Posteriormente, todas las muestras se colocaron en una incubadora con movimiento oscilatorio y se fijaron horizontalmente a 250 rpm a 30°C durante 24 h. Una vez concluida la incubación se adicionaron 10 mL de acetona grado analítico, se agitaron vigorosamente y se dejaron reaccionar durante 2 h. en oscuridad a temperatura ambiental. Una vez concluido el tiempo, se filtró a través de papel Whatman #42 y se realizó la lectura colorimétrica del color rojo a 546 nm. A la lectura final de cada muestra se le sustrajo el valor promedio de tres blancos y se ajustó mediante la ecuación descrita en Alef (1995) y los resultados fueron expresados en

$\mu\text{g TFF g}^{-1}\text{d}^{-1}$.

La actividad enzimática específica (SEA) fue calculada a partir de la modificación de la fórmula reportada en Chávez-Vergara et al. (2014) que es empleada como un indicador de la eficiencia de la actividad enzimática de acuerdo a la concentración de algún nutriente inmovilizado en la biomasa microbiana, la SEA fue calculada de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$\text{Eq 1. } SEA = \frac{A}{Bmic}$$

Dónde: SEA es la actividad enzimática específica expresada en μmol de pNPO tirosina liberada por miligramo del nutriente en la biomasa microbiana por hora ($\mu\text{mol pNPO tirmgBmich}^{-1}$); A: es la actividad de alguna de las enzimas determinadas (BG, CBH, NAG, POX y DHG); y Bmic: es la concentración de Cmic o Nmic en mg g^{-1} . La asociación de las enzimas con los nutrientes en biomasa microbiana son: BG, CBH, POX y DHG con Cmic, y NAG con Nmic.

2.4. Análisis estadísticos

Se analizó la concentración de las diferentes formas de nutrientes y la actividad microbiana mediante un modelo de análisis de varianza de medidas repetidas (RMANOVA). En este análisis el factor “entre” fue el sustrato en descomposición en su mismo sitio (*Qc*, *QX*, *Qd*) y el factor “dentro” fueron las fechas de colecta. En el caso de los nutrientes totales y disueltos se incluyeron cinco fechas (la hojarasca como tiempo cero, 30, 60, 120 y 270 días), mientras que para la actividad microbiana solamente se emplearon cuatro fechas (30, 60, 120 y 270 días; en cada fecha $n = 5$).

Con base en las diferencias observadas mediante el RMANOVA, se seleccionó la fecha donde se presentaran las diferencias más notables entre condiciones y se realizó un

análisis de varianza (ANOVA) factorial con la finalidad de probar el efecto de la calidad del sustrato y el sitio sobre la masa remanente y la actividad microbiana durante la descomposición. En este caso, se emplearon todas las muestras asociadas a cada tratamiento en el diseño factorial (n = 15).

Con relación a los parámetros de calidad química de los residuos vegetales (relación C:N y CP y las formas disueltas de C, N y P) se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con las muestras de todas las fechas del experimento. Posteriormente, los eigenvalues de los dos primeros factores en el ACP fueron analizados mediante un ANOVA factorial como se describió anteriormente, para este análisis se emplearon todas las muestras del experimento (n = 180).

Posteriormente, se analizaron las diferencias en los factores estadísticamente significativos del RMANOVA y el ANOVA factorial mediante una comparación de medias con base en la prueba HSD de Tukey. Todas las diferencias se consideraron significativas a $p \leq 0.05$ y todos los análisis fueron elaborados en el paquete estadístico Statistica 7.0 (Statsoft, USA).

3. Resultados

3.1. Caracterización química y térmica de los residuos vegetales.

3.1.1. ^{13}C CP MAS NMR

En la figura 1 y la tabla 1 se muestran, respectivamente, los espectrogramas del ^{13}C NMR y la distribución relativa de C de las muestras previas (hojarasca) y al final del experimento de descomposición (270 días) para las especies estudiadas. La región carbonilo, entre 160 y 220 ppm del ^{13}C NMR, estuvo dominada por un pico prominente en 173 ppm

(fig. 1) en ambas especies, el cual mostró un pequeño incremento en el mantillo en descomposición. Así también, la proporción de C asociado a esta región fue similar en la hojarasca de ambas especies y solamente se incrementó en un 16% en el mantillo en descomposición de *Q. castanea* (tabla 1).

La hojarasca de ambas especies mostró picos bien definidos en la región aromática (Arl C, 110-160 ppm), en ca. 153, 145 y 131 ppm, los cuales reflejaron la presencia de C3, C5 en subunidades siringil de la lignina, taninos condensados y C2 de subunidades guaicil, y carbonos aromáticos no sustituidos, respectivamente. En la hojarasca de *Q. castanea* el pico en ca. 153 ppm fue mayor que en *Q. deserticola*, y así también en esta última se presentó un pico en ca. 114 ppm asociado a C3, C5 en subunidades p-hidroxifenil de la lignina, el cual no fue visible en la hojarasca de *Q. castanea* (fig.1A). La señal de todos los picos de esta región decrecieron ligeramente en el material en descomposición de ambas especies, e incluso, el pico ca. 145 ppm se redujo abruptamente en el mantillo de *Q. deserticola* (fig. 1B).

La región O-Alquilo (45-110 ppm) del ^{13}C NMR incluyó más del 60% de los compuestos orgánicos de las muestras analizadas. En ambas especies, el pico más prominente de esta región se encontró ubicado a 73 ppm, el cual está asociado a carbohidratos estructurales (C2, C3 en celulosa y hemicelulosa, C5 en celulosa), el segundo pico más importante estuvo situado a 105 ppm y se asocia a C anomérico (C1 en polisacáridos), así también a 64 ppm se observó un pico definido, el cual está asociado al C terminal de carbohidratos, mientras que el pico a 56 ppm es atribuido a C metoxil en la lignina. En estos picos no se observaron diferencias entre los espectrogramas de la hojarasca entre ambas especies, pero en el mantillo de *Q. deserticola* se incrementaron los picos a 64 y 56 ppm

después de 270 días de descomposición (Fig. 1B). En ambas especies se observó una pequeña disminución (<2%) en la proporción de compuestos orgánicos asociados a esta región después de 270 días de descomposición (tabla 1).

En el rango de 0 a 45 ppm, el cual está asignado a alquilo C, en ambas especies se observaron dos picos bien definidos: a 30 ppm y a 21 ppm. Estos picos corresponden a C metileno de cadenas largas y a CH₃ de cadenas ramificadas, respectivamente, ambos son característicos de estructuras alifáticas (cutina y/o suberina). Los compuestos orgánicos en esta región tuvieron mayor proporción en la hojarasca de *Q. deserticola* que en la de *Q. castanea* y solamente en el mantillo de *Q. deserticola* se observó un incremento del 28% del C asignado a compuestos alifáticos con respecto a su hojarasca (tabla 1).

Las relaciones alkyl:O-Alkyl y HB:HI mostraron mayor proporción de compuestos hidrófobos en la hojarasca de *Q. deserticola*, la cuales se incrementaron en el material en descomposición (31% y 5%, respectivamente; tabla 1), solamente en las muestras provenientes de esta especie. La relación O-alkyl:aromatic C y el nivel de aromaticidad mostraron que la hojarasca de *Q. castanea* estuvo ligeramente enriquecida de compuestos aromáticos en comparación a *Q. deserticola*. Después de 270 días, el mantillo de *Q. castanea* presentó un ligero incremento de la aromaticidad, mientras que la proporción de estos compuestos fue menor en el mantillo de *Q. deserticola* con respecto a su hojarasca. Así también, las relaciones entre las subunidades de lignina S:G, S:H y G:H mostraron que la lignina en la hojarasca y en el mantillo de *Q. castanea* estuvo enriquecida de subunidades S, mientras que las unidades G y H fueron mayores en el material de *Q. deserticola* (tabla1).

3.1.2. DSC-TGA

Los termogramas del DSC en la hojarasca de ambas especies mostraron dos picos exotérmicos (fig 2). El primer pico (T1) se presentó a 343 y 349°C, mientras que el segundo (T2) estuvo en 456 y 460°C para *Q. castanea* y *Q. deserticola*, respectivamente. El segundo pico en *Q. castanea* ocupó mayor área, lo cual sugiere mayor proporción de compuestos recalcitrantes, tal como se observó en la distribución de la energía liberada en la región correspondiente a Q2 (tabla 2). En contraste, la hojarasca de *Q. deserticola* mostró mayor proporción de energía liberada asociada a la región extra-recalcitrante (Q3, 475-550°C) que la hojarasca de *Q. castanea*.

En las muestras del material en descomposición (270 días) de ambas especies se observó un cambio en la intensidad de los picos, el primero se incrementó mientras que el segundo disminuyó. Solamente en el material en descomposición asociado a *Q. deserticola* se generó una curva trimodal (T3 a 503°C). Las curvas del material en descomposición mostraron mayores diferencias entre ambas especies que el material inicial.

Ambas especies mostraron tendencias similares en cuanto a la distribución en la liberación de energía asociada al proceso de descomposición: ganancia de compuestos más termolábiles (Q1), disminución de compuestos recalcitrantes (Q2) e incremento de compuestos extra-recalcitrantes (Q3). La proporción de los cambios en cuanto a la energía liberada por regiones en el mantillo fue distinta entre las especies: en Q1 +16% y +27%, en Q2: -16% y -22% y en Q3: +100% (para *Q. castanea* y *Q. deserticola*, respectivamente; tabla 2).

El valor de T50 fue similar entre ambas especies, pero la temperatura a la que se pierde el 50% de la masa disminuyó conforme avanza el proceso de descomposición (tabla2). Así mismo, la masa que se pierde a 600°C en el TGA (fig. 2C y D; tabla 2) fue similar en la

hojarasca de ambas especies, pero ligeramente menor en el mantillo de *Q. deserticola* en comparación al de *Q. castanea*.

3.1.3. Tasa de descomposición y pérdida de masa.

La pérdida de masa durante la descomposición entre las especies mostró diferencias significativas entre especies y fechas (tabla 3). El mantillo de *Q. deserticola* (Qd) presentó mayor pérdida de masa, seguido por la mezcla (Qx) y al final *Q. castanea* (Qc), por lo que la masa remanente libre de cenizas a los 270 días fueron 69% (± 2.7), 59% (± 1.5) y 55% (± 3.1) para Qc , Qx y Qd , respectivamente (fig 3A). Con base en el modelo exponencial empleado, la tasa de descomposición ($k \text{ día}^{-1}$) fueron 0.001, 0.002 y 0.002, respectivamente; mientras que los tiempos de residencia del mantillo fueron 1.9 a^{-1} , 1.3 a^{-1} y 1.2 a^{-1} para Qc , Qx y Qd , respectivamente.

La calidad de la hojarasca y el sitio fueron significativos en la cantidad de la masa remanente después de 270 días de descomposición (tabla 4). La hojarasca de *Q. deserticola* perdió mayor cantidad de masa independientemente del sitio, seguida por la hojarasca de la mezcla de especies, mientras que la hojarasca de *Q. castanea* fue la que perdió menor cantidad de masa. Sin embargo, en el sitio de *Q. deserticola* independientemente del origen de la hojarasca, se perdió menor cantidad de masa en comparación a los otros dos sitios (fig. 8A).

3.1.4. Concentración de nutrientes

Las concentraciones de C, N y P presentaron interacciones significativas entre la especie y la fecha (tabla 3), es decir que durante el transcurso de la descomposición, las diferencias entre las especies cambiaron (figura 3). En la hojarasca, la concentración de C

total fue mayor en Qc , mientras que la concentración de N fue mayor en Qd , por lo que la relación C:N fue mayor en Qc que en la otra especie y en la mezcla de hojarasca. La diferencias en este cociente entre las especies se mantuvo en el transcurso de la descomposición del mantillo (tabla 3, figura 3E). La concentración de P no mostró diferencias entre la hojarasca de las especies, pero al final del periodo evaluado, el mantillo de Qd tuvo la mayor concentración de P y el menor cociente C:P (fig. 3F). Por otro lado, en el mantillo de Qd se presentó una acumulación de N y P entre los 30 y 90 días (fig. 3C y D).

De igual manera, la interacción entre la especie y la fecha también fue significativa para todas las formas disueltas de nutrientes (tabla 3). La hojarasca de Qd y de Qc tuvo la mayor y la menor concentración de COD y NOD, respectivamente; mientras que la hojarasca de la mezcla presentó valores intermedios (fig. 4A y 4B). En contraste, las especies no tuvieron diferencia en la concentración de POD (fig 4C). Así mismo, el mantillo de Qd después de 270 días de descomposición tuvo mayor concentración de COD y POD que el mantillo de la mezcla y de Qc (Fig. 4A y 4C) y no se encontraron diferencias entre especies en la concentración de NOD (fig. 4B).

La concentración de NH_4^+ y P inorgánico en la hojarasca fue mayor en Qd y menor en Qc , mientras que la mezcla de especies fue intermedia y diferente a las especies solas. Esto mismo se observó en el mantillo a 270 días para la concentración de POD; mientras que en el mantillo al final del experimento, Qc tuvo mayor concentración de NH_4^+ que los otros dos mantillos. La concentración de PO_4^- fue mayor en el sustrato proveniente de Qd , independientemente de la fecha de colecta (fig. 4F).

El análisis de componentes principales (ACP) muestran que el 45% de la varianza la explica el CP 1, debido a que separa significativamente las tres hojarascas (Tabla 4 y Fig.

8B); mientras que el CP 2 que explica el 23 % de la varianza y separa los sitios, donde solamente Qc fue diferente a Qd (tabla 4; fig. 8B).

3.1.5. Actividad microbiana

3.1.5.1 Inmovilización de nutrientes

Las concentraciones de $Cmic$, $Nmic$ y $Pmic$ en la biomasa microbiana del mantillo de Qd fueron mayores que las concentraciones del mantillo de Qc en todas las fechas de colecta, mientras que las concentraciones de estos nutrientes en el mantillo de QX fueron similares que en el mantillo de Qc en algunas fechas, lo cual explicó que la interacción entre especies y fechas fuera significativa en el análisis de RMANOVA (Tabla 3; fig. 5). Las relaciones $Cmic:Nmic$ y $Cmic:Pmic$ mostraron diferencias en sólo algunas de las fechas de colecta, en cuyo caso el mantillo de Qc presentó los valores menores (figs. 5D y 5E).

3.1.5.2. Actividad enzimática

La actividad enzimática tuvo el valor más alto a los 30 días, a excepción de la deshidrogenasa que fue a los 60 días y fue sólo en estas fechas que los mantillos de Qd y Qc tuvieron la mayor y la menor actividad enzimática, respectivamente (fig. 6). Durante el pico de actividad de las coenzimas asociadas a la despolimerización de C, la polifenol oxidasa (POX) fue la que mostró mayor actividad, seguida por la β -glucosidasa (BG) y la celobiohidrolasa (CBH). Así también, la POX fue la que presentó mayor actividad en todas las fechas (fig.6E).

La actividad enzimática específica (SEA) de todas la enzimas mostró su mayor valor a los 30 días (fig. 7). Las diferencias entre las especies solamente se observaron en la fecha con mayores valores. El mantillo de QX tuvo mayor actividad enzimática específica de BG

y CBH que el mantillo de las especies solas. Comparando el mantillo de las especies solas, *Qc* mostró mayor eficiencia que *Qd* en POX, BG y DHG (fig. 7)

En el caso de la SEA de BG, el factor significativo fue únicamente la calidad de hojarasca (tabla 4), donde *Qd* tuvo menor actividad que en las otras hojarascas (fig. 8). En el caso de la SEA de POX, solo el sitio fue significativo (tabla 4), donde *Qc* mostró mayor eficiencia que *Qd* (fig. 8). Por último, el sitio y el sustrato fueron significativos en la SEA de DHG (tabla 4), el sitio de *Qc* presentó mayor SEA de DHG con respecto a las otras condiciones, mientras que el material de *Qc* solo fue diferente al material de *Qd* (fig. 8).

4. Discusión.

Mediante el experimento realizado en este trabajo encontramos que la calidad de la hojarasca es un factor importante en la velocidad de la descomposición. Por ejemplo, la hojarasca de *Q. deserticola* tuvo mayor pérdida de masa, mayor disponibilidad de nutrientes e inmovilización en la biomasa microbiana y menor SEA de BG en el mantillo, independientemente del sitio donde este se descomponga. Lo anterior, sugiere que la calidad de la hojarasca determina la tasa de descomposición independientemente de la composición de la comunidad microbiana. Esto es debido a que la hojarasca de esta especie tiene elevada disponibilidad de C y nutrientes y por tanto, los microorganismos pueden disminuir la inversión en energía para la producción de coenzimas para la obtención de compuesto orgánicos de bajo peso molecular (Allison et al. 2014; Baldrian et al. 2010; Glanville et al. 2012), favoreciendo así el aumento de la velocidad de la descomposición del mantillo (Ågren

et al., 2013; Aponte et al., 2013; Bonanomi et al., 2013; Fanin et al. 2013; Freschet et al. 2013; Osono et al., 2014; Prescott 2010; Wickings et al. 2012).

Por otro lado, el efecto de la composición de la comunidad microbiana del suelo también fue un factor clave en la velocidad de la descomposición del mantillo, ya que cuando se incorpora hojarasca de mejor calidad química en el sitio de *Q. castanea*, esta se descompone a mayor velocidad que en sus sitios de origen, además de que se incrementa la inmovilización de los nutrientes en la biomasa microbiana. Estos resultados sugieren que la comunidad microbiana del mantillo asociada a *Q. castanea* es más eficiente en la obtención y uso de compuestos orgánicos, como consecuencia de la continua exposición a hojarasca de baja calidad (Allison et al. 2014; Baldrian et al. 2012; Chávez-Vergara et al. 2014).

Aunque la hojarasca de mejor calidad química estimuló la inmovilización de nutrientes en el sitio de *Q. castanea*, la comunidad microbiana de este sitio mantuvo una elevada SEA de POX y SEA de DG y no se modificaron las relaciones estequiométricas en la biomasa microbiana (Datos no mostrados). Lo anterior sugiere que la comunidad microbiana mantiene la eficiencia en el uso de carbono de forma similar a cuando está expuesta a su propio mantillo, ya que utiliza más energía en la producción de enzimas para la despolimerización de compuestos recalcitrantes, que en la acumulación de biomasa (Chávez-Vergara et al. 2014). Es así que sugerimos que la mayor disponibilidad de nutrientes con la hojarasca de mejor calidad (*Q. deserticola*) estimula el crecimiento de las poblaciones microbianas, pero mantienen su capacidad de utilización de compuestos recalcitrantes, lo cual hace que la comunidad microbiana de *Q. castanea* presente mayor eficiencia para la descomposición de la materia orgánica del suelo. Esto resultados sugieren que el efecto de la especie del árbol ha modificado a la composición de la comunidad microbiana del suelo y

esta no cambia con entradas de hojarasca de mejor calidad a corto plazo, por lo cual la composición de la comunidad microbiana es reflejo de la huella fisiológica de la planta (Wickings et al. 2012).

Debido a que la mejor calidad de la hojarasca es quien regula la velocidad de la descomposición (Freschet et al. 2013; Prescott 2010; Wickings et al. 2012) y la comunidad microbiana especializada en el uso de compuestos recalcitrantes es quien determina la mayor eficiencia para la descomposición (Cleveland et al. 2014; Snajdr et al. 2011; Strickland et al. 2009), podemos aceptar que la calidad de la hojarasca y el sitio tienen efecto sobre la velocidad de la descomposición de la materia orgánica entre las especies estudiadas. Estos resultados son parecidos a lo encontrado en otros bosques estacionales de *Quercus*, en los cuales se ha determinado que la calidad de la hojarasca es el principal factor que regula la descomposición (Aponte et al. 2013).

Los resultados del presente trabajo sugieren que si se sustituyen las especies actuales por otras especies, la descomposición del mantillo podría ser más lenta con la entrada de hojarasca de menor calidad, como la de *Q. castanea* y esto afectaría de forma negativa la fertilidad y el almacenamiento de carbono en el suelo de este tipo de bosques.

5. Conclusiones

Se determinó que la calidad de la hojarasca y el sitio influyen sobre la velocidad de la descomposición. La hojarasca proveniente de *Q. deserticola* presentó mayor concentración de nutrientes totales y de formas orgánicas solubles, así como una menor proporción de compuesto recalcitrantes, lo cual favorece que se descomponga a una velocidad mayor que

la hojarasca de la otra especie. Por otra parte, el mantillo se descompone más rápido en el sitio de *Q. castanea*, independientemente de la especie que lo generó, debido a que la comunidad microbiana del suelo es más eficiente en la obtención y uso compuestos orgánicos, principalmente de compuestos recalcitrantes. Así también observamos en el sitio de *Q. castanea* que aunque los sustratos de mejor calidad química estimulan la actividad microbiana, esta mantiene la eficiencia en el uso de carbono de forma similar a cuando está expuesta a su propio mantillo. Debido a lo anterior, podemos concluir que tanto la calidad de la hojarasca, como las características fisiológicas de la comunidad microbiana del mantillo son factores claves en la descomposición de la materia orgánica de manera independiente.

6. Agradecimientos

Agradecemos a Rodrigo Velázquez-Durán y David Tolentino Magaña por la asistencia en la colecta de material y análisis químicos. El presente estudio fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), México. B. Chávez-Vergara agradece por la beca otorgada por el CONACyT (becario número 215406) para estudios de posgrado y al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México. Los análisis de ^{13}C NMR y DSC-TG fueron realizados por Carlos M. Roca y Montse Gómez, respectivamente (RIAIT-Universidad de Santiago de Compostela).

7. Referencias

- Ågren GI, Hyvönen R, Berglund SL, Hobbie SE (2013) Estimating the critical N:C from litter decomposition data and its relation to soil organic matter stoichiometry *Soil Biology and Biochemistry* 67:312-318 doi:10.1016/j.soilbio.2013.09.010
- Alef K (1995) Dehydrogenase activity. In: Alef, K., Nannipieri, P. (Eds.), *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press, San Diego, California, pp. 228–231.
- Allison SD, Chacon SS, German DP (2014) Substrate concentration constrains on microbial decomposition *Soil biology & biochemistry* 79:43-49 doi:10.1016/j.soilbio.2014.08.021
- Almendros G, Dorado J, González-Villa FJ, Blanco MJ, Lankes U (2000) ¹³C NMR assessment of decomposition patterns during composting of forest and shrub biomass *Soil Biology and Biochemistry* 32:793-804
- Aponte C, García LV, Marañón T (2013) Tree species effects on nutrient cycling and soil biota: A feedback mechanism favouring species coexistence *Forest Ecology and Management* 309:36-46 doi:10.1016/j.foreco.2013.05.035
- Austin AT, Vivanco L, Gonzalez-Arzac A, Perez LI (2014) There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter-decomposer affinity in terrestrial ecosystems *The New phytologist* doi:10.1111/nph.12959
- Ayres E et al. (2009) Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests *Soil Biology and Biochemistry* 41:606-610 doi:10.1016/j.soilbio.2008.12.022

- Baldrian P et al. (2012) Active and total microbial communities in forest soil are largely different and highly stratified during decomposition *The ISME journal* 6:248-258 doi:10.1038/ismej.2011.95
- Baldrian P, Merhautová V, Cajthaml T, Petránková M, Šnajdr J (2010) Small-scale distribution of extracellular enzymes, fungal, and bacterial biomass in *Quercuspetraea* forest topsoil *Biology and Fertility of Soils* 46:717-726 doi:10.1007/s00374-010-0478-4
- Berg B, McClaugherty C (2014) *Plant litter: Decomposition, humus formation, carbon sequestration*. Third edn. Springer-Verlag, Berlin. doi:10.1007/978-3-642-38821-7
- Bonanomi G, Incerti G, Giannino F, Mingo A, Lanzotti V, Mazzoleni S (2013) Litter quality assessed by solid state ¹³C NMR spectroscopy predicts decay rate better than C/N and Lignin/N ratios *Soil Biology and Biochemistry* 56:40-48 doi:10.1016/j.soilbio.2012.03.003
- Brookes PC, Powelson DS, Jenkinson DS (1982) Measurement of microbial biomass phosphorus in soil *Soil Biology and Biochemistry* 14:319-329
- Brookes PC, Powelson DS, Jenkinson DS (1984) Phosphorus in the soil microbial biomass *Soil Biology and Biochemistry* 16:169-175
- Chavez-Vergara B, Merino A, Vázquez-Marrufo G, García-Oliva F (2014) Organic matter dynamics and microbial activity during decomposition of forest floor under two native neotropical oak species in a temperate deciduous forest in Mexico *Geoderma* 235-236:133-145 doi:10.1016/j.geoderma.2014.07.005

- Cleveland CC, Reed SC, Keller AB, Nemergut DR, O'Neill SP, Ostertag R, Vitousek PM (2014) Litter quality versus soil microbial community controls over decomposition: a quantitative analysis *Oecologia* 174:283-294 doi:10.1007/s00442-013-2758-9
- Dell' Abate MT, Benedetti A, Trinchera A, Dazzi C (2002) Humic substances along the profile of two TypicHaploxerertGeoderma 107:281-296
- Fanin N, Fromin N, Buatois B, Hattenschwiler S (2013) An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter-microbe system *Ecology letters* 16:764-772 doi:10.1111/ele.12108
- Fernández JM, Plaza C, Polo A, Plante AF (2012) Use of thermal analysis techniques (TG-DSC) for the characterization of diverse organic municipal waste streams to predict biological stability prior to land application *Waste Manag* 32:158-164 doi:10.1016/j.wasman.2011.08.011
- Freschet GT et al. (2013) Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide *Journal of Ecology* 101:943-952 doi:10.1111/1365-2745.12092
- Freschet GT, Aerts R, Cornelissen JHC (2012) Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis *Journal of Ecology* 100:619-630 doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01943.x
- Gartner TB, Cardon ZG (2004) Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter *Oikos* 104:230-246

- Glanville H, Rousk J, Golyshin P, Jones DL (2012) Mineralization of low molecular weight carbon substrates in soil solution under laboratory and field conditions *Soil Biology and Biochemistry* 48:88-95 doi:10.1016/j.soilbio.2012.01.015
- Hättenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S (2005) Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:191-218 doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932
- Joergensen RG, Mueller T (1996) The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: Calibration of the KEN value *Soil Biology and Biochemistry* 28:33-37
- Leifeld J, Kögel-Knabner I (2005) Soil organic matter fractions as early indicators for carbon stock changes under different land-use. *Geoderma*. 124, 143–155.
- Ono K, Hiradate S, Morita S, Hirai K (2011) Fate of organic carbon during decomposition of different litter types in Japan *Biogeochemistry* 112:7-21 doi:10.1007/s10533-011-9682-z
- Osono T, Azuma JI, Hirose D (2014) Plant species effect on the decomposition and chemical changes of leaf litter in grassland and pine and oak forest soils *Plant and Soil* 376:411-421 doi:10.1007/s11104-013-1993-5
- Osono T, Takeda H (2002) Comparison of litter decomposing ability among diverse fungi in a cool temperate deciduous forest in Japan *Mycologia* 94:421-427
- Pearse IS, Cobb RC, Karban R, Aerts R (2014) The phenology-substrate-match hypothesis explains decomposition rates of evergreen and deciduous oak leaves *Journal of Ecology* 102:28-35 doi:10.1111/1365-2745.12182

- Prescott CE (2010) Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry* 101:133-149 doi:10.1007/s10533-010-9439-0
- Rovira P, Kurz-Besson C, Coûteaux M-M, Ramón Vallejo V (2008) Changes in litter properties during decomposition: A study by differential thermogravimetry and scanning calorimetry *Soil Biology and Biochemistry* 40:172-185 doi:10.1016/j.soilbio.2007.07.021
- Snajdr J et al. (2011) Transformation of *Quercus petraea* litter: successive changes in litter chemistry are reflected in differential enzyme activity and changes in the microbial community composition *FEMS microbiology ecology* 75:291-303 doi:10.1111/j.1574-6941.2010.00999.x
- Spaccini R, Mbagwu JSC, Conte P, Piccolo A (2006) Changes of humic substances characteristics from forested to cultivated soils in Ethiopia *Geoderma* 132:9-19 doi:10.1016/j.geoderma.2005.04.015
- Sparling GP, Feltham CW, Reynolds J, West AW (1990) Estimation of soil microbial C by a fumigation–extraction method: use on soils of high organic matter content, and a reassessment of the KEC-factor. *Soil Biol. Biochem.* 22, 301–307.
- Strickland MS, Osburn E, Lauber C, Fierer N, Bradford MA (2009) Litter quality is in the eye of the beholder: initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics *Functional Ecology* 23:627-636 doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01515.x

- Talbot JM et al. (2014) Endemism and functional convergence across the North American soil mycobiome *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111:6341-6346 doi:10.1073/pnas.1402584111
- Talbot JM, Yelle DJ, Nowick J, Treseder KK (2011) Litter decay rates are determined by lignin chemistry *Biogeochemistry* 108:279-295 doi:10.1007/s10533-011-9599-6
- Tiessen H, Moir JO (1993) Characterization of available P by sequential extraction. In: Carter MR (ed) *Soil sampling and methods of analysis*. Lewis Publishers, pp 75-85
- Van Meeteren MJM, Tietema A, Westerveld JW (2007) Regulation of microbial carbon, nitrogen, and phosphorus transformations by temperature and moisture during decomposition of *Calluna vulgaris* litter *Biology and Fertility of Soils* 44:103-112 doi:10.1007/s00374-007-0184-z
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987) An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biol. Biochem.* 19, 703–707.
- Wickings K, Grandy AS, Reed SC, Cleveland CC (2012) The origin of litter chemical complexity during decomposition *Ecology letters* 15:1180-1188 doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01837.x

Tabla 1. Valores obtenidos mediante el análisis de DSC-TG para la hojarasca y el material en descomposición a 270 días.

	<i>Q. castanea</i>		<i>Q. deserticola</i>	
	<i>Hojarasca</i>	<i>270 días</i>	<i>Hojarasca</i>	<i>270 días</i>
Q' (J gMOS⁻¹)	7128	6904	6159	6636
TG (% pérdida de masa)	93	92	93	87
T1 (°C)	343	348	349	349
T2 (°C)	456	429	460	432
T3 (°C)	N/A	N/A	N/A	502
T50 (°C)	404	386	407	381
Q1 (200-375 °C) (%)	38	44	37	47
Q2 (375-475 °C) (%)	60	52	59	46
Q3 (475-550 °C) (%)	2	4	4	8

Q': Energía liberada por gramo de materia orgánica; TG: Porcentaje de masa perdida a 650°C; T1: temperatura del pico en el rango entre 200-375°C; T2: pico en el rango entre 375-475°C; T3: temperatura del pico en el rango entre 475-550°C; T50: temperatura a la que se libera el 50% de la energía total; Q1: porcentaje de la energía total liberada en el rango entre 200-375°C; Q2: porcentaje de la energía total liberada en el rango entre 375-475°C; Q3: porcentaje de la energía total liberada en el rango entre 475-550°C

Tabla 2. Datos obtenidos mediante la resonancia magnética nuclear (^{13}C CPMAS NMR) para la hojarasca y el material en descomposición a 270 días.

Región de cambio químico (ppm)	<i>Q. castanea</i>		<i>Q. deserticola</i>	
	Hojarasc a	270 días	Hojarasc a	270 días
• Alkyl C (0-45 ppm)	11	11	14	18
• O-Alky C (45-110 ppm)	66	64	63	62
• Aryl C (110-160 ppm)	18	17	17	15
• Carboxyl C (160-220 ppm)	6	7	6	6
Relaciones entre regiones e índices				
• AlkylC:O-Alkyl C	0.17	0.17	0.22	0.29
• O-Alkyl C:Aromatic C	3.66	3.74	3.71	4.13
• Hidrofobicidad (HB:HI)	0.40	0.39	0.45	0.48
• Aromaticidad	0.23	0.22	0.22	0.18
Relación entre subunidades de la lignina				
• S:G	1.35	1.75	1.00	1.50
• S:H	2.30	1.75	1.50	1.50
• G:H	1.18	1.00	1.45	1.00

HB: Compuestos hidrófobos; HI: Compuestos hidrófilos; S: Subunidades siringil; G: subunidades guaiacil; H: Subunidades p-hidroxifenil

Tabla 3. Valores de F(p) obtenidos mediante el análisis de varianza de medidas repetidas (RMANOVA) para los datos de las bolsas de descomposición colocadas en su mismo sitio durante el transcurso de 270 días en campo.

	Fuente de variación		
	Entre <i>Especie</i>	Dentro <i>Fecha de colecta</i>	<i>Interacción</i>
Masa remanente			
MR	45.3 (<0.001)	59.5 (<0.001)	1.80 (0.126)
Nutrientes totales			
C	4.30 (0.038)	46.6 (<0.001)	2.93 (0.009)
N	47.6 (<0.001)	8.58 (<0.001)	4.73 (<0.001)
P	45.5 (<0.001)	37.3 (<0.001)	10.4 (0.517)
C:N	39.2 (<0.001)	14.9 (<0.001)	2.06 (0.068)
C:P	42.7 (<0.001)	57.4 (<0.001)	3.53 (0.002)
Nutrientes solubles			
COD	157 (<0.001)	165 (<0.001)	15.0 (<0.001)
NOD	24.3 (<0.001)	11.2 (<0.001)	12.3 (<0.001)
POD	100 (<0.001)	65.7 (<0.001)	7.56 (<0.001)
NH ₄ ⁺	10.7 (0.002)	76.1 (<0.001)	40.5 (<0.001)
NO ₃ ⁻	25.4 (<0.001)	23.2 (<0.001)	5.20 (<0.001)
PID	110 (<0.001)	52.1 (<0.001)	4.03 (0.001)
Nutrientes en biomasa microbiana			
Cmic	84.3 (<0.001)	39.7 (<0.001)	11.5 (<0.001)
Nmic	97.7 (0.001)	8.18 (<0.001)	5.29 (<0.001)
Pmic	90.2 (<0.001)	28.3 (<0.001)	4.65 (0.001)
Cmic:Nmic	1.91 (0.189)	37.7 (<0.001)	5.38 (<0.001)
Cmic:Pmic	3.64 (0.058)	27.2 (<0.001)	3.62 (0.006)
Actividad enzimática			
BG	13.5 (<0.001)	86.0 (<0.001)	8.12 (<0.001)
CBH	17.2 (<0.001)	54.2 (<0.001)	12.0 (<0.001)
POX	13.5 (<0.001)	55.2 (<0.001)	3.92 (0.004)
NAG	22.2 (<0.001)	54.4 (<0.001)	8.67 (<0.001)
DH	10.8 (0.002)	80.4 (<0.001)	9.16 (<0.001)
Actividad enzimática específica (SEA)			
BG	7.18 (0.008)	83.0 (<0.001)	6.52 (<0.001)
CBH	10.7 (0.002)	37.2 (<0.001)	6.68 (<0.001)
POX	2.62 (0.113)	38.7 (<0.001)	4.16 (0.002)
NAG	1.09 (0.366)	84.7 (<0.001)	0.63 (0.704)
DH	5.69 (0.018)	38.4 (<0.001)	3.39 (0.009)

Tabla 4. Valores de F(p) obtenidos mediante el análisis de varianza factorial (ANOVA factorial) para la fecha correspondiente a 30 días (excepto SEA AP 60 días) de las bolsas de descomposición en el diseño completo .

	Fuente de variación		
	<i>Sitio</i>	<i>Material</i>	<i>Interacción</i>
Masa remanente			
MR	45.3 (<0.001)	59.5 (<0.001)	1.80 (0.126)
Relaciones estequiométricas y formas solubles			
CP 1	0.94 (0.393)	88.1 (<0.001)	0.61 (0.658)
CP 2	7.13 (0.001)	0.04 (<0.001)	1.47 (0.212)
Actividad enzimática específica (SEA)			
BG	0.30 (0.739)	3.67 (0.035)	1.02 (0.407)
CBH	1.09 (0.344)	3.03 (0.060)	1.36 (0.266)
POX	8.59 (<0.001)	0.26 (0.768)	0.63 (0.643)
NAG	1.20 (0.314)	0.52 (0.598)	0.75 (0.564)
DH	5.49 (0.008)	8.07 (0.001)	0.41 (0.795)

CP1: componente principal 1; CP2: componente principal 2; BG: β -1,4-glucosidasa; CBH: celobiohidrolasa; POX: polifenol oxidasa; NAG: β -N-acetil-glucosaminidasa; DH: deshidrogenasa

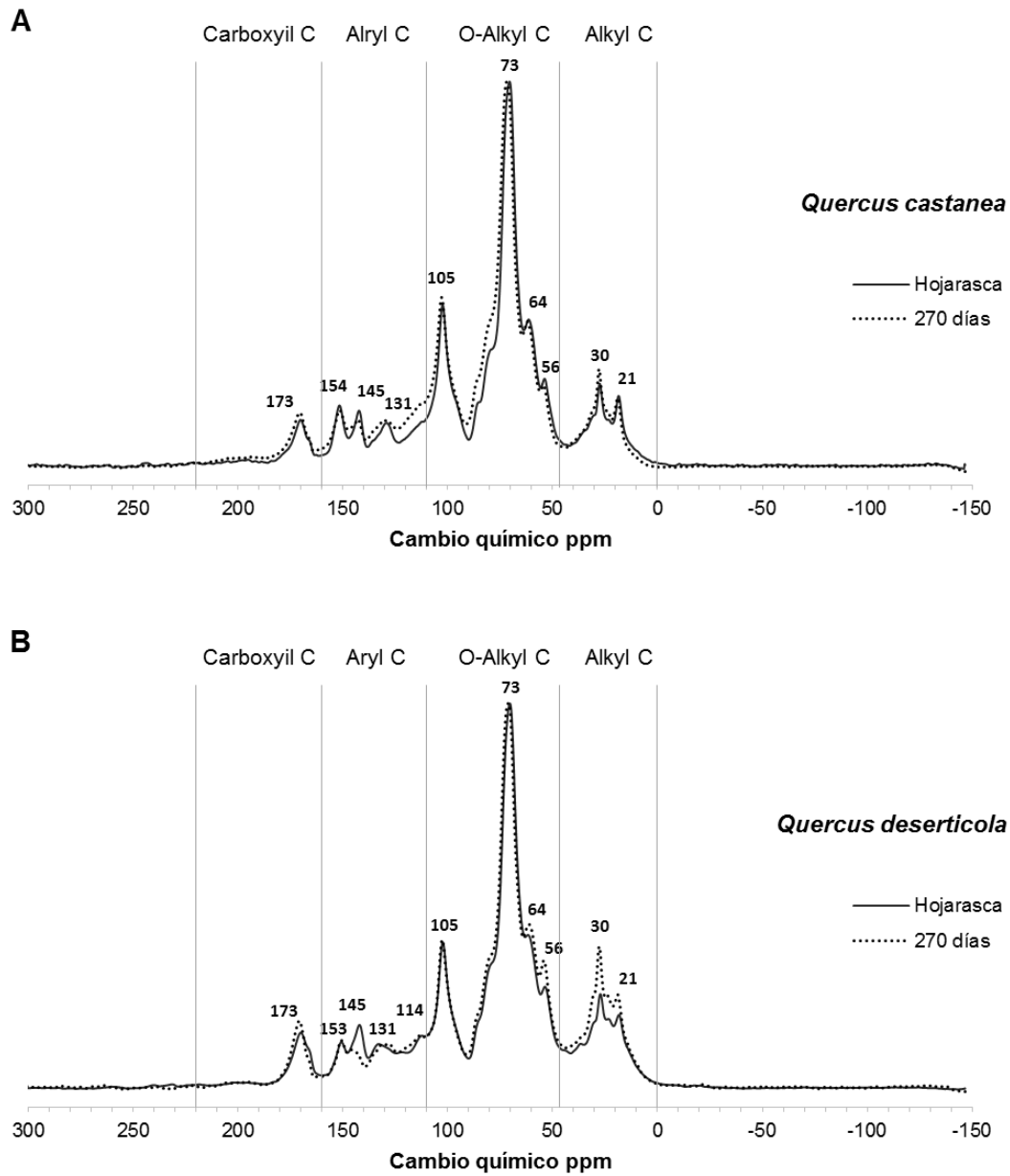


Figura 1. Espectrogramas obtenidos mediante la resonancia magnética nuclear (^{13}C CPMAS NMR) para la hojarasca y el mantillo a 270 de descomposición A) *Quercus castanea* y B) *Quercus deserticola*. Los números sobre los picos refieren la posición de los mismos en el espectrograma.

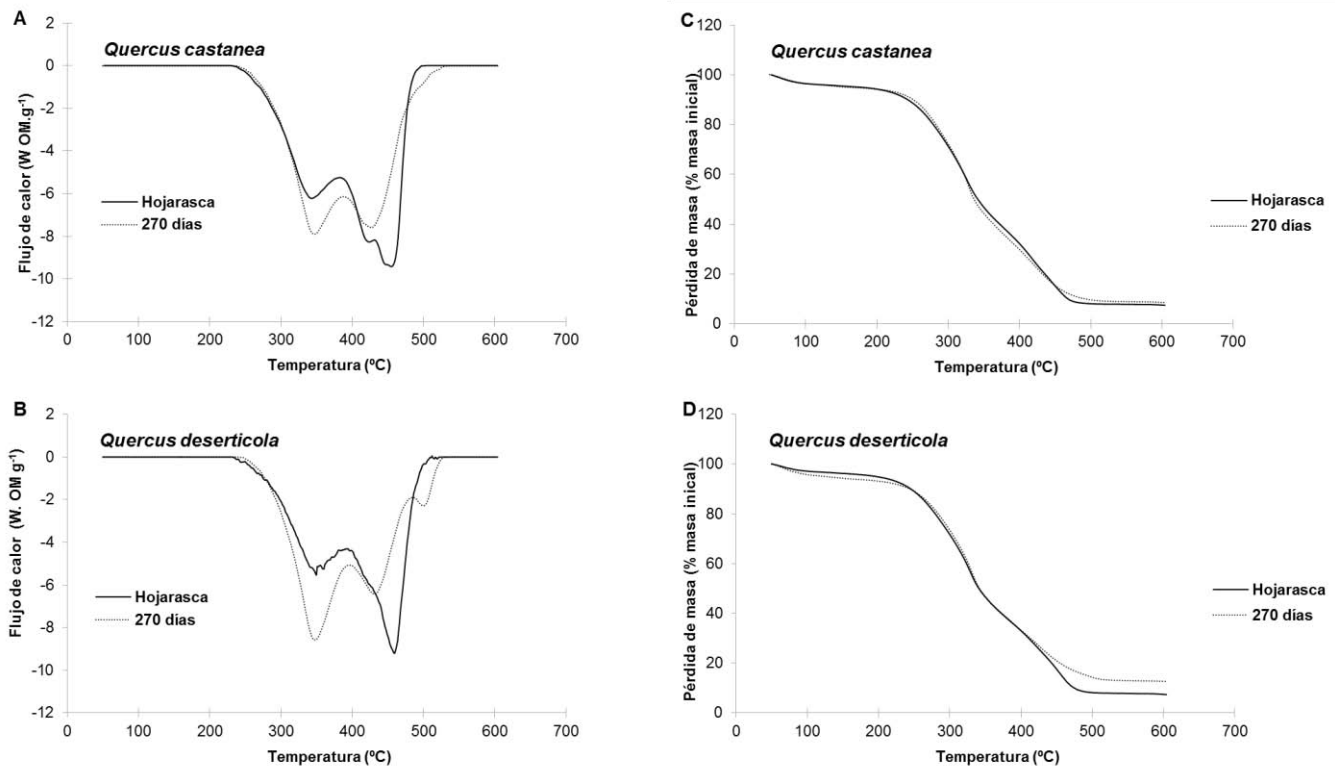


Figura 2. Termogramas obtenidos en el DSC-TG para la hojarasca y el mantillo a 270 de descomposición. A) termograma del DSC de las muestras de *Q. castanea*, B) termograma del DSC de las muestras de *Q. deserticola*, C) termograma del TG de las muestras de *Q. castanea* y D) termograma del TG de las muestras de *Q. deserticola*.

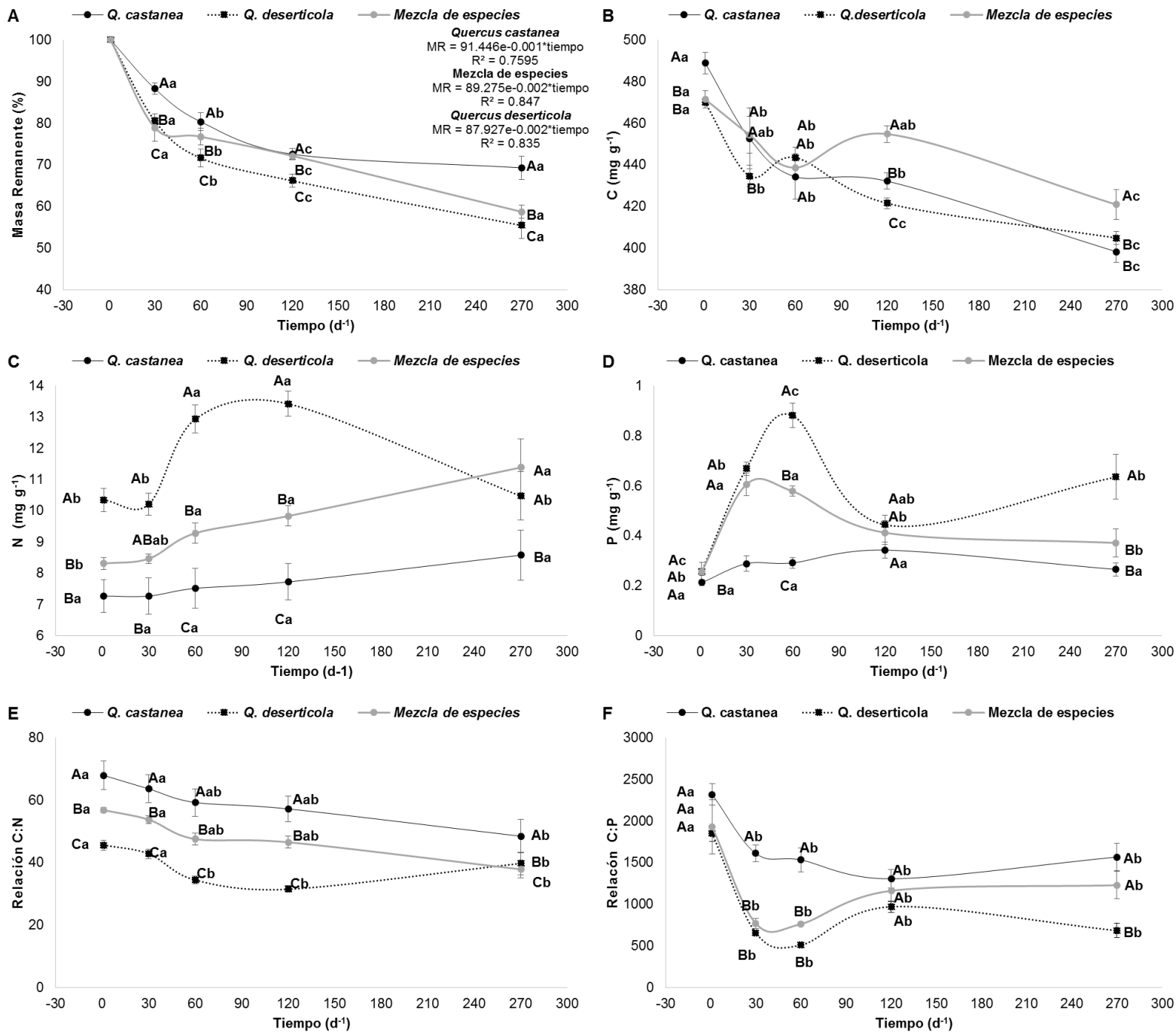


Figura 3. A) Masa remanente de mantillo y tasa de descomposición a 270 días; B) Concentración de carbono orgánico total; C) concentración de nitrógeno total; D) concentración de fósforo total; E) relación carbono:nitrógeno y F) relación carbono:fósforo en el mantillo de las especies estudiadas durante el curso de su descomposición. Las letras mayúsculas refieren diferencias entre condiciones al interior de cada fecha y letras minúsculas refieren diferencias entre fechas en el análisis de varianza de medidas repetidas. Todas las diferencias se establecieron a $p < 0.05$.

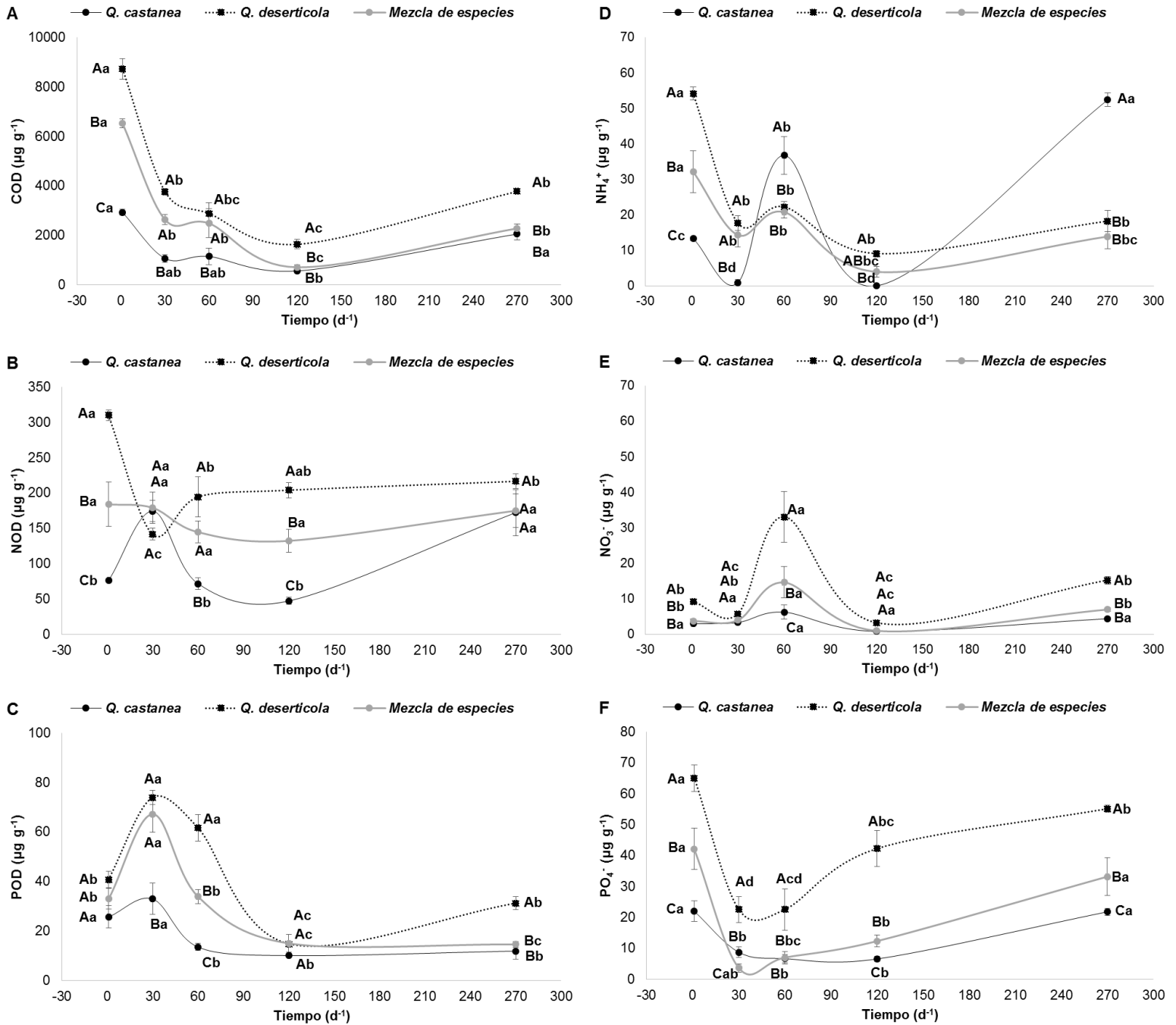


Figura 4. Concentración de A) carbono orgánico disuelto; B) nitrógeno orgánico; C) fósforo orgánico disuelto; D) amonio disuelto; E) nitrato disuelto y F) fósforo (como ortofosfato) disuelto en el mantillo de las especies estudiadas durante el curso de su descomposición. Las letras mayúsculas refieren diferencias entre condiciones al interior de cada fecha y letras minúsculas refieren diferencias entre fechas en el análisis de varianza de medidas repetidas. Todas las diferencias se establecieron a $p < 0.05$.

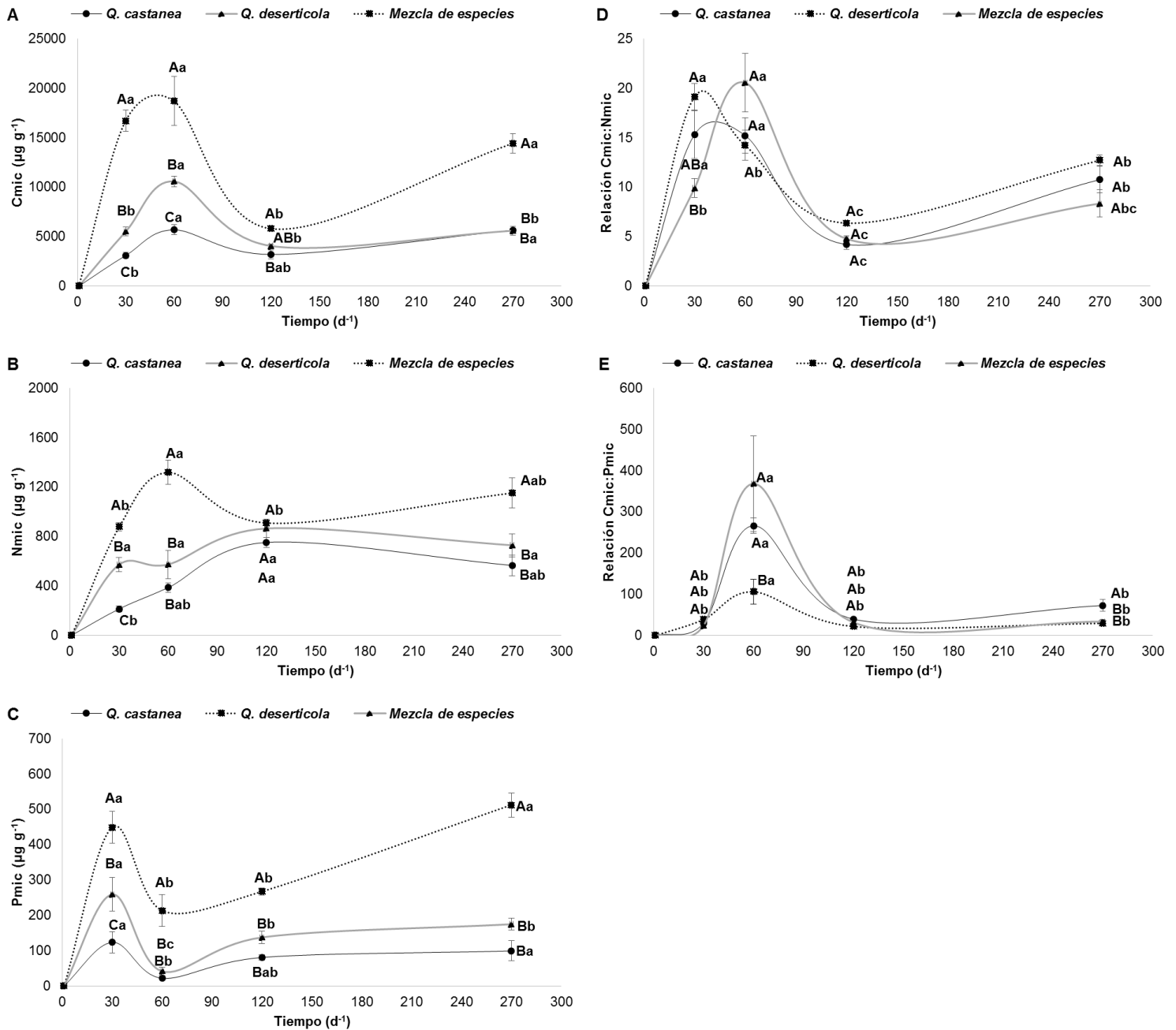


Figura 5. Concentración de A) carbono; B) nitrógeno y C) fósforo en biomasa microbiana y D) relación carbono:nitrógeno y E) relación carbono:fósforo en biomasa microbiana del mantillo de las especies estudiadas durante el curso de su descomposición. Las letras mayúsculas refieren diferencias entre condiciones al interior de cada fecha y letras minúsculas refieren diferencias entre fechas en el análisis de varianza de medidas repetidas. Todas las diferencias se establecieron a $p < 0.05$.

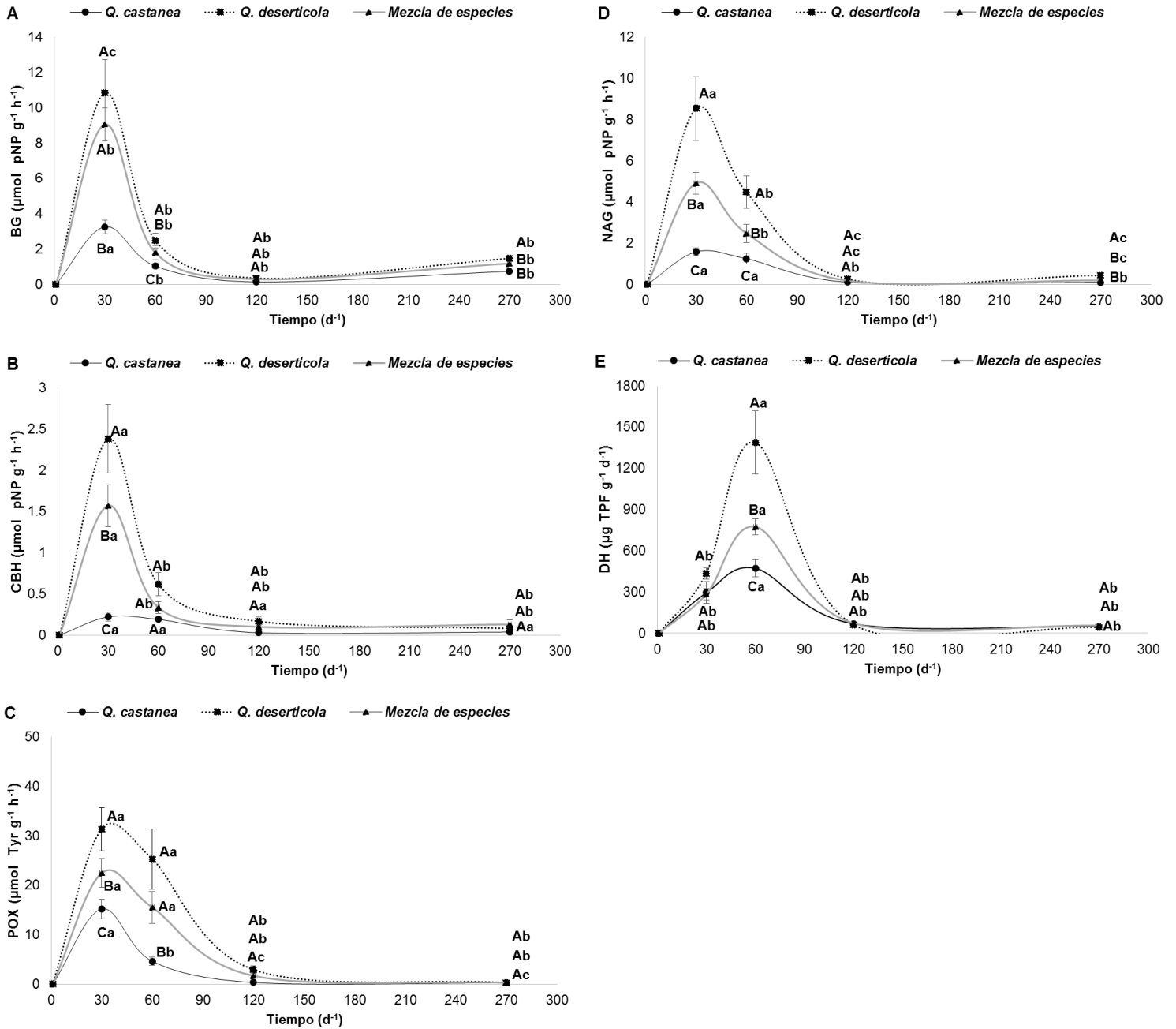


Figura 6. Actividad enzimática de A) β -1,4-glucosidasa; B) celobiohidrolasa; C) polifenol oxidasa; D) β -N-acetil-glucosaminidasa; E) deshidrogenasa en el mantillo de las especies estudiadas durante el curso de su descomposición. Las letras mayúsculas refieren diferencias entre condiciones al interior de cada fecha y letras minúsculas refieren diferencias entre fechas en el análisis de varianza de medidas repetidas. Todas las diferencias se establecieron a $p < 0.05$.

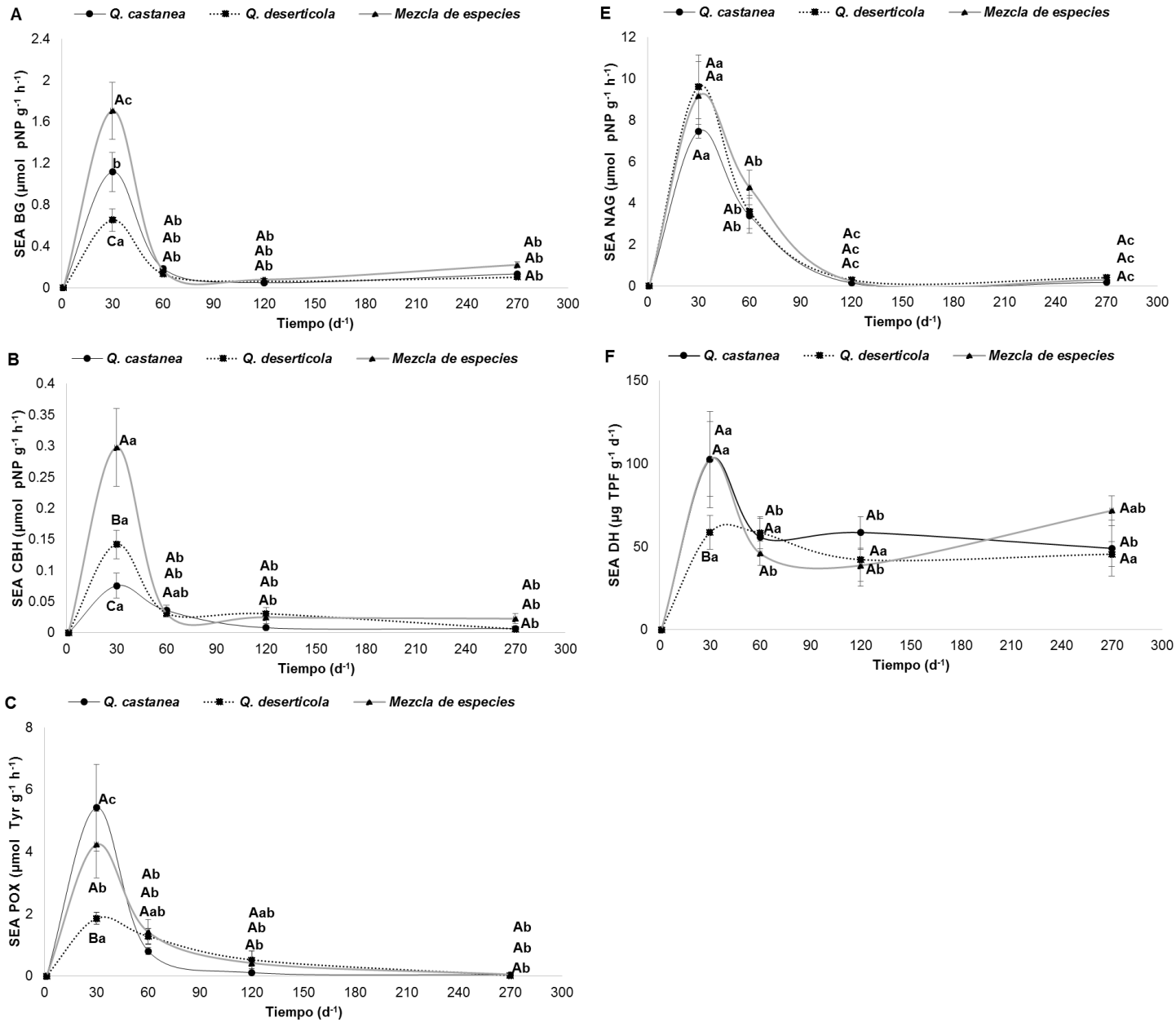


Figura 7. Actividad enzimática específica de A) β -1,4-glucosidasa; B) celobiohidrolasa; C) polifenol oxidasa; D) β -N-acetil-glucosaminidasa; E) deshidrogenasa en el mantillo de las especies estudiadas durante el curso de su descomposición. Las letras mayúsculas refieren diferencias entre condiciones al interior de cada fecha y letras minúsculas refieren diferencias entre fechas en el análisis de varianza de medidas repetidas. Todas las diferencias se establecieron a $p < 0.05$.

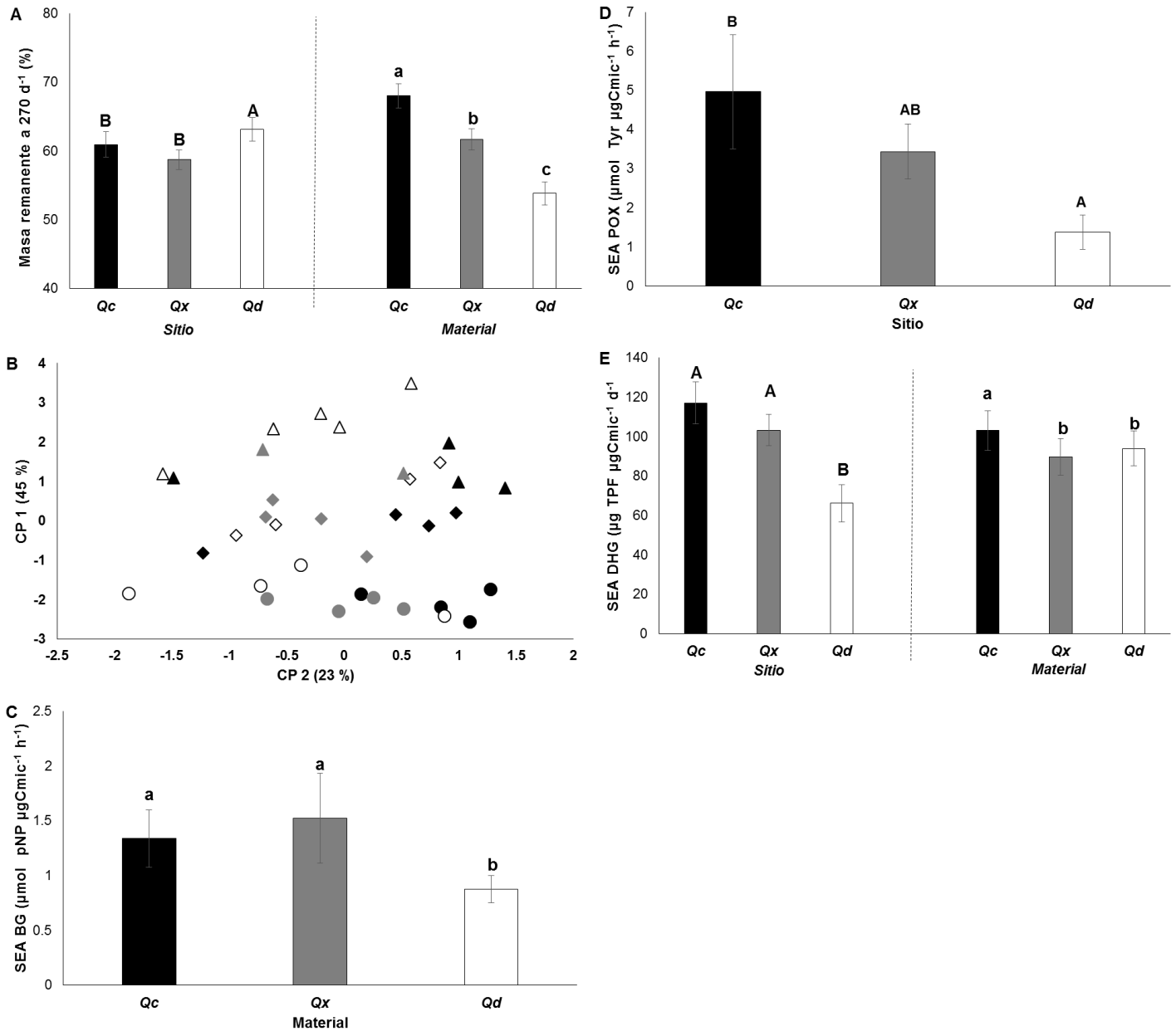


Figura 8. Análisis de varianza factorial (ANOVA factorial) y análisis de componentes principales de las variables analizadas: A) ANOVA factorial sobre el porcentaje de masa remanente, B) análisis de componentes principales de las variables asociadas a la calidad química del mantillo (relaciones C:N y C:P y concentración de formas orgánicas disueltas); C) Actividad enzimática específica β-glucosidasa, D) Actividad enzimática específica polifenol oxidasa y E) Actividad enzimática específica deshidrogenasa. Las letras mayúsculas refieren diferencias entre sitios mientras que las letras minúsculas refieren diferencias entre tipo de mantillo (todas las diferencias se establecieron a $p < 0.05$). En figura B, los círculos: hojarasca de *Q. castanea*, rombos: hojarasca de mezcla de especies, triángulos: hojarasca de *Q. deserticola*; negro: sitio de *Q. castanea*, gris: sitio de mezcla de especies, blanco: sitio de *Q. deserticola*.

Capítulo 6. Conclusiones



6. Conclusiones

Con base en los resultados del presente trabajo, podemos proponer que la separación seccional de las especies de *Quercus* tiene consecuencias en la eficiencia de reabsorción de nutrientes foliares, esto a través del análisis de los datos publicados que sugieren que las especies pertenecientes a la sección *Quercus sensu stricto*, o encinos blancos, presentan menor reabsorción de nutrientes foliares lo cual contribuye positivamente para aportar material con mayor concentración de nutrientes hacia el suelo.

La idea anterior se refuerza a partir de que observamos que la hojarasca de *Q. deserticola* (sección *Quercus sensu stricto*), presenta menor reabsorción de nutrientes foliares y provee de hojarasca con mayor concentración de nutrientes en comparación a *Q. castanea* (sección *Lobatae*). Lo anterior, estimula la actividad microbiana en el mantillo de *Q. deserticola*, con lo cual se incrementa la velocidad de las transformaciones de nutrientes y se promueve la fertilidad del suelo. Pero en sentido opuesto, bajo *Q. castanea* (sección *Lobatae*), especie con mayor eficiencia de reabsorción, la comunidad microbiana que crece bajo esta especie invierte mayor cantidad de recursos en procesos metabólicos debido a que tiene menor disponibilidad de recursos. Sin embargo, las transformaciones de nutrientes y la fertilidad del suelo se incrementa cuando se generan mezclas con mantillo rico en nutrientes proveniente de *Q. deserticola*.

Así mismo, observamos que no solo la concentración de nutrientes es lo único que difiere entre la hojarasca de las especies estudiadas. En este trabajo pudimos determinar que la hojarasca de *Q. castanea* presenta mayor proporción y reactividad de compuestos aromáticos, mayor estabilidad térmica y menor concentración de nutrientes, esto como

consecuencia de la mayor eficiencia de reabsorción de nutrientes mientras que la hojarasca de *Q. deserticola* presenta mayor calidad química para la descomposición. Estas diferencias en la calidad química inicial se mantienen a lo largo del proceso de descomposición y es a través la diferencia en la calidad inicial de la hojarasca que sugerimos que se modifica la actividad microbiana y el proceso de transformación de la materia orgánica.

Para determinar el efecto de la calidad de la materia orgánica realizamos el experimento de descomposición donde pudimos probar que la calidad de la hojarasca y el sitio influyen sobre la velocidad de la descomposición. La hojarasca proveniente de *Q. deserticola* al tener mayor concentración de nutrientes totales y de formas orgánicas solubles, así como una menor proporción de compuesto recalcitrantes, promovió la velocidad de descomposición en comparación a la hojarasca de la otra especie. Por otra parte, cuando analizamos el efecto de sitio pudimos observar que el mantillo se descompone más rápido en el sitio de *Q. castanea*, independientemente de la especie que lo generó, sobre lo cual sugerimos que la comunidad microbiana del suelo es más eficiente en la obtención y uso compuestos orgánicos, principalmente de compuestos recalcitrantes.

Así también observamos en el sitio de *Q. castanea* que los sustratos de mejor calidad química estimulan la actividad microbiana, pero la eficiencia en el uso de carbono no se modifica y se mantiene en un nivel similar a cuando está expuesta a su propio mantillo. Debido a lo anterior, podemos sugerir que tanto la calidad de la hojarasca, como las características fisiológicas de la comunidad microbiana del mantillo son factores claves e independientes en la descomposición de la materia orgánica entre ambas especies.

Este trabajo deja múltiples preguntas abiertas, pero consideramos que las más relevante son ¿los patrones fisiológicos observados en este fragmento forestal se mantienen

a lo largo de la distribución de las especies estudiadas? o incluso ¿se mantendrán estos patrones entre secciones infragenéricas para las condiciones de alta diversidad como es en México? Los resultados del presente trabajo son relevantes para profundizar en el conocimiento sobre la dinámica y los procesos que regulan la fertilidad de los suelos en los bosques de encinos mexicanos, los cuales son continuamente presionados por manejo y se encuentran bajo la sombra de la incertidumbre asociada al cambio global.