



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA
ECOLOGÍA

**EFFECTO DE LA MODIFICACIÓN DE LA ESTRUCTURA DEL ESTRATO ARBÓREO
SOBRE LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y SU CONSECUENCIA EN LA
DESCOMPOSICIÓN DEL MANTILLO EN UN BOSQUE DE *ABIES RELIGIOSA*.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

EDUARDO MISAEL CHOREÑO PARRA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. BRUNO MANUEL CHÁVEZ VERGARA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FELIPE FRANCISCO GARCÍA OLIVA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM
DR. NOÉ MANUEL MONTAÑO ARIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA, UAM IZTAPALAPA

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA
ECOLOGÍA

**EFFECTO DE LA MODIFICACIÓN DE LA ESTRUCTURA DEL ESTRATO ARBÓREO
SOBRE LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y SU CONSECUENCIA EN LA
DESCOMPOSICIÓN DEL MANTILLO EN UN BOSQUE DE *ABIES RELIGIOSA*.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

EDUARDO MISAEL CHOREÑO PARRA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. BRUNO MANUEL CHÁVEZ VERGARA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FELIPE FRANCISCO GARCÍA OLIVA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM
DR. NOÉ MANUEL MONTAÑO ARIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA, UAM IZTAPALAPA

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2021

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD INSTITUTO DE GEOLOGÍA
OFICIO CPCB/822/2020
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **19 de octubre de 2020** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del estudiante **CHOREÑO PARRA EDUARDO MISAEL** con número de cuenta **311156065** con la tesis titulada "**Efecto de la modificación de la estructura del estrato arbóreo sobre la producción de hojarasca y su consecuencia en la descomposición del mantillo en un bosque de *Abies religiosa***", realizada bajo la dirección del **DR. BRUNO MANUEL CHÁVEZ VERGARA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ
Vocal: DR. GREGORIO ÁNGELES PÉREZ
Secretario: DR. FELIPE FRANCISCO GARCÍA OLIVA
Suplente: DRA. PATRICIA VÉLEZ AGUILAR
Suplente: DRA. CAMILLE THU YEN VALERIE TRUONG

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 08 de diciembre de 2020

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por brindarme los medios para continuar mi formación dentro de las ciencias biológicas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca 717674 a través del Programa de Becas Nacionales para realizar mis estudios de maestría. Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP) por la beca otorgada para la realización de una estancia nacional.

A mi tutor principal, Dr. Bruno Chávez Vergara, y a los miembros de mi comité tutorial, Dr. Felipe García Oliva y Dr. Noé Montaña Arias, por guiarme en la elaboración de este proyecto, por sus críticas siempre propositivas, sus comentarios, y porque que en todo momento promovieron un ambiente de exigencia muy sana y productiva que me ha permitido desarrollarme académica y personalmente.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi *Alma mater*, la comunidad ejemplar de la UNAM, porque a pesar de las carencias y problemas que aún prevalecen en nuestra institución, promueve que se continúe impartiendo una educación pública, gratuita y de calidad, capaz de formar profesionistas íntegros y con responsabilidad social. Gracias porque en un ambiente de pluralidad me ha brindado las herramientas para potenciar mi desarrollo académico y personal.

A mi tutor principal, Dr. Bruno Chávez, porque en los últimos años has guiado uno de los aspectos de mi vida que más valoro: mi formación científica. Agradezco tu disposición para debatir ideas, compartir tu experiencia y tu conocimiento, por formar un ambiente ameno de trabajo, por brindarme tu confianza y tu tiempo, y por darme el espacio para explorar mis inquietudes académicas. Gracias por enseñarme que las preocupaciones son benéficas cuando sabemos transformarlas y reflejarlas en un producto, y por tu sinceridad al indicarme los momentos en que cometía errores o necesitaba orientación. Sobre todo gracias porque con tu ejemplo me enseñaste que la perseverancia acompañada con trabajo son un camino para una vida satisfactoria.

A la M. en C. Ofelia Beltrán del Laboratorio de Biogeoquímica y Materia Orgánica del Suelo (BIOGEOMOS, IGI, UNAM), por el apoyo y capacitación durante los análisis químicos y de actividad microbiana realizados para esta tesis. Te agradezco por tu paciencia y por enseñarme que estar en un laboratorio requiere disciplina, dedicación, responsabilidad y, sobre todo, pasión. Gracias porque con tu ejemplo inculcas el respeto que uno debe de tener por su labor y muestras que uno debe hacer lo que ama.

A los miembros del jurado de esta tesis: Dr. Antonio González, Dra. Camille Truong, Dr. Felipe García, Dr. Gregorio Ángeles y Dra. Patricia Vélez, por su disposición para formar parte de este jurado y por compartir su experiencia y comentarios para potenciar este trabajo.

A la SEMARNAT por la licencia de colecta científica con Oficio no. SGPA/DGVS/02684/19, dentro del Parque Nacional Desierto de los Leones y el Parque Nacional Insurgente Miguel Hidalgo y Costilla.

A las autoridades del Parque Nacional Desierto de los Leones y especialmente a los guardabosques de esta área natural, por facilitar el acceso al Centro de Administración, Vigilancia y Monitoreo El Pantano para realizar este proyecto, y por su labor tan humana en la conservación del bosque.

A la comunidad de San Pedro Atlapulco, por permitirme continuar estudiando sus bosques. Espero que este trabajo contribuya al bien de su comunidad y a que continúen conservando y dando uso adecuado de sus áreas forestales.

Al Instituto de Geología de la UNAM (IGI, UNAM) y al Laboratorio Nacional de Geoquímica y Mineralogía (LANGEM), por las facilidades brindadas para el uso de las instalaciones en las que fueron realizados los análisis para este proyecto.

Al M. en C. Ulises Loredo y al Quim. Luis Peña del Laboratorio de Geoquímica Ambiental (Molecular) (IGI, UNAM), por su apoyo y capacitación durante la liofilización de las muestras de mantillo y suelo.

A la M. en C. Iris Suárez Quijada del Laboratorio de Microcosmos Bioedáfico (IGI, UNAM), por el préstamo de equipo para pesar las muestras de hojarasca.

.Al M. en C. Rodrigo Velázquez Durán del Laboratorio de Biogeoquímica de Suelos del Instituto de Investigación en Ecosistemas y Sustentabilidad (IES, UNAM, Campus Morelia) por el apoyo, capacitación y el uso de su infraestructura para realizar los análisis de C, N y P totales, disueltos y microbianos de las muestras de mantillo y hojarasca.

A Ana Lidia Sandoval y el Biol. César Maldonado Cortés del Laboratorio Nacional de Innovación Ecotecnológica para la Sustentabilidad (LANIES), por el análisis de ácidos grasos derivados de fosfolípidos (PLFAs) de las muestras de mantillo y suelo.

A María Rodríguez, por la gestión de los trámites escolares necesarios para poder realizar mis estudios de maestría y, sobre todo, por su enorme amabilidad.

A mis profesores del Posgrado en Ciencias Biológicas Dr. Ulises Rosas, Dra. Rocío Cruz, Dr. Alex Correa, Dra. Ana Escalante, Dra. Eria Rebollar, Dra. Morena Avitia, Dra. Silvia Pajares, Dr. Bruno Chávez, Dra. Yunuen Tapia, Dr. Felipe García, por guiarme en mi aprendizaje en las diversas áreas de las ciencias biológicas.

DEDICATORIA

A Bruno Chávez y Ofelia Beltrán. Trabajar con ustedes por casi 5 años ha sido de las experiencias académicas más productivas y alegres en mi vida. Pero más allá del mundo académico, valoro mucho que me hayan ofrecido su amistad. Gracias por apoyarme y aconsejarme cuando más lo necesitaba, y por darme las herramientas para ser una mejor persona. Siempre voy a admirar su enorme calidad humana y su disposición para ayudar a los demás.

A quienes forman o han formado parte del BIOGEOMOS (Edith, Lupita, Yolo, Gis, Adri, Pao, Ale, Pris, Monse, Laurita, Juan y Toño), porque con su ayuda en campo, en el laboratorio o con su retroalimentación contribuyeron a la conclusión de este proyecto. Me siento muy orgulloso de ver cómo todos hemos crecido académica y personalmente a lo largo de este tiempo. Muchas gracias por crear un ambiente de amistad y por todos esos momentos de alegría dentro y fuera del laboratorio.

A Juan Mendoza y Antonio Reyna. En mi mente es muy difícil separarlos porque se convirtieron en dos de mis mejores amigos. Admiro mucho que son personas muy nobles, solidarias, trabajadoras y sobre todo alegres. Juan, me asombra tu capacidad y practicidad para solucionar problemas bajo distintas condiciones. Gracias por enseñarme a ocuparme más y a preocuparme menos. Toño, admiro tu versatilidad y capacidad para adaptarte a cualquier situación con tal de lograr tus objetivos. Te agradezco porque tu “es muy atrevido” me ayudó a comprender que no hay absolutos en la ciencia y que todo requiere de un análisis más integral. Los aprecio mucho.

A Mariel Becerril, Gabriela Ríos y Pablo Sechslingloff. Convivir con ustedes y tomar clase juntos durante el primer semestre hizo que valiera aún más la pena el ingresar a la maestría.

A Chezz Gómez. Aunque nos hemos distanciado extraño mucho pasar tiempo contigo, tener videollamadas para divagar mientras doblas tu ropa, discutir (jaja) o ir por alitas. Recuerda que tienes un lugar bien especial en mi cora.

A Marianna Ferreira. A veces es difícil encontrar a una persona que con cada plática te haga cuestionar y replantear tus convicciones y visión del mundo. Desde que te conocí has sido esa persona en mi vida. Te agradezco mucho por ello, por tu amistad y porque siempre logras sacarme una sonrisa.

A Kenia Márquez. Hablar contigo es muy fácil y siempre ameno. Es bien agradable que compartimos gustos por la música, películas, series (gracias por compartir Friends), la biología y seguro muchas

cosas más que aún no sabemos. Te agradezco porque siempre me escuchas y crees en mí. Te admiro y te aprecio mucho. Por cierto, aún nos esperan algunos conciertos.

A Said Quiroz. Con pocas personas se pueden tener pláticas sobre ciencia como contigo. Gracias porque con tu ejemplo me has enseñado que siempre se debe disfrutar y tener pasión por lo que se hace, desde estudiar el nucleolo, tomarse una cerveza, hasta escuchar a José José. Agradezco y valoro mucho tu amistad.

A Libi Roldán, Gabirris Quintanilla, Luis Celis y Kal Torres. Por ser esa familia que hemos estado formando por ya muchos años. Les agradezco que, a pesar de que es difícil vernos, siempre están ahí cuando uno los necesita, en buenos y malos momentos. Estoy orgulloso de ustedes y los admiro mucho.

A la profesora Teresa Rubio, porque con su apoyo, paciencia y ejemplo me ha ayudado a materializar uno de mis anhelos de vida: impartir clases en la UNAM. Trabajar con usted ha sido muy ameno y enriquecedor. Le estoy muy agradecido.

A mis alumnos de Biología de Hongos (grupo 5148). Gracias por confiar en un desconocido, porque al hacerlo, me permitieron lograr uno de mis más grandes anhelos: enseñar sobre el mundo de los hongos. Ver su desarrollo ha sido motivación para dar lo mejor de mí y continuar preparándome académicamente. Les agradezco porque también he aprendido mucho de ustedes. Tienen una gran capacidad y un enorme potencial. Ahora es su tarea descubrir lo que más les apasiona como futuros biólogos o desarrollándose en cualquier otra disciplina. Cuando lo descubran, no olviden ejercer sus actividades con amor y responsabilidad y, sobre todo, con el fin de lograr el bien común.

A mis compañeros de SepaLaCiencia (Maru Bernal, Ana Aquiles y Alan Valdés), por compartir el interés genuino de divulgar ciencia, por su tiempo y dedicación a este proyecto y porque a lo largo de este viaje han enriquecido mi propia visión de la ciencia y la vida.

A Ana Aquiles. Porque pensar en ti y escucharte involucra un recurrente “quiero ser como ella”. No me cansaré de decirte lo mucho que te admiro por tu autonomía, tu liderazgo, tu fortaleza y, sobre todo, tu compromiso para realizar lo que te propones. Gracias por permitirme conocerte un poquito más y por ser mi ejemplo de cómo ser una persona íntegra. Desde que te conozco te guardo mucho cariño.

A mis abuelos, Irma García y Mateo Choreño, por enseñarme que una forma de demostrar afecto es cuidando el uno del otro. Gracias por recibirme siempre de una manera muy amable en su hogar. Con su ejemplo de vida y con sus historias me han enseñado que sí es posible superar las dificultades de nuestro entorno.

A mi hermano Alberto Choreño, porque eres un ejemplo de vida para muchas personas y porque siempre has sido el modelo que he tratado de seguir en mi vida académica y personal. Me sorprende lo rápido que hemos pasado de estar entrenando beisbol o haciendo música, a discutir cuál es la mejor manera de analizar datos. A pesar de ello, agradezco que en todo este tiempo me has apoyado y me has enseñado que con dedicación y disciplina es posible destacar en lo que uno se proponga.

A mis papás Socorro Parra y Alberto Choreño. Conforme pasa el tiempo uno se hace más consciente de todas las dificultades que tuvieron que atravesar y los sacrificios que tuvieron que hacer para que mi hermano y yo pudiéramos adquirir la educación que tenemos. Gracias por estar al pendiente de mí en todo momento y por transmitirme sus mayores virtudes. Siento mucho que para mí sea difícil retribuirles afectivamente todo lo que me han dado, pero mi manera de demostrar el agradecimiento y cariño que les tengo es tratando de hacerlos sentir orgullosos. Espero haberlo logrado. Este trabajo es para ustedes.

“En medio de la polarización y la soledad que se vive en un país como México, la gente ha comenzado a olvidar que el dolor que provoca la injusticia contra los otros debiera ser nuestro propio dolor, porque en cualquier instante el otro puede ser uno mismo”.

-Anabel Hernández

Índice

Lista de figuras	iv
Lista de tablas	vi
Abreviaturas	vii
Resumen	1
Abstract.....	3
1. Introducción.....	5
1.1. Influencia de las comunidades vegetales en la composición química del mantillo	7
1.2. La descomposición del mantillo	8
1.2.1. Rol de las comunidades microbianas en la descomposición del mantillo 10	
1.2.2. Eficiencia microbiana en el uso del C y nutrientes.....	11
1.3. Interacción entre los rasgos químicos y la comunidad microbiana durante la descomposición del mantillo.....	12
1.4. La interacción entre la composición química y la comunidad microbiana del mantillo es explicada por distintas hipótesis	13
1.5. Modificación de la comunidad vegetal y descomposición del mantillo en bosques de coníferas.....	15
1.6. Modificación de la comunidad vegetal y descomposición del mantillo en bosques de <i>Abies religiosa</i>	16
2. Preguntas de investigación.....	18
3. Hipótesis.....	18
4. Objetivos.....	19
4.1. General.....	19
4.2. Particulares.....	19
5. Materiales y métodos	20
5.1. Área y sitios de estudio	20
5.2. Fechas de muestreo	23
5.3. Diseño experimental.....	24
5.3.1. Campo	24
5.3.1.1. Diseño de muestreo.....	24
5.3.1.2. Colecta de hojarasca.....	24
5.3.1.3. Colecta de mantillo y suelo	25
5.3.2. Experimento de descomposición	26

5.3.3.	Microcosmos	28
5.3.3.1.	Experimento <i>in vitro</i> de cruza recíproca	28
5.4.	Análisis de laboratorio	30
5.4.1.	Hojarasca	30
5.4.1.1.	Biomasa de hojarasca	30
5.4.1.2.	N y P totales	30
5.4.2.	Mantillo	30
5.4.2.1.	Masa de mantillo	31
5.4.2.2.	Porcentaje de humedad del mantillo	31
5.4.2.3.	pH	31
5.4.2.4.	C, N y P totales	31
5.4.2.5.	C, N y P disueltos	32
5.4.2.6.	C y N en biomasa microbiana	33
5.4.2.7.	Actividad enzimática y actividad enzimática específica (AAE)	34
5.4.2.8.	Eficiencia en el uso del carbono	37
5.4.2.9.	Mineralización potencial de C en el mantillo y coeficiente metabólico (qCO ₂) 38	
5.4.2.10.	Estructura de la comunidad microbiana del mantillo y suelo mediante el perfil de ácidos grasos	39
5.5.	Análisis estadísticos	41
6.	Resultados	45
6.1.	Hojarasca	45
6.1.1.	Masa de hojarasca	45
6.1.2.	N y P totales	48
6.2.	Mantillo	49
6.2.1.	Masa de mantillo	49
6.2.2.	Humedad y pH	50
6.2.3.	C, N y P totales	51
6.2.4.	C, N y P disueltos	52
6.2.5.	C y N en la biomasa microbiana	57
6.2.6.	Actividad enzimática	58
6.2.7.	Actividad enzimática específica	60
6.2.8.	Eficiencia en el uso de carbono	62
6.2.9.	Mineralización potencial de C y coeficiente metabólico	63

6.2.10.	Comunidad microbiana del mantillo y suelo	63
6.3.	Tea Bag Index.....	68
6.4.	Experimento de cruza recíproca	70
6.5.	Análisis de correlación	71
6.6.	Análisis de agrupamiento	76
6.7.	Análisis de redundancia.....	78
6.8.	Análisis de Discriminante Lineal.....	84
6.9.	Análisis de regresión múltiple por pasos.....	88
7.	Discusión.....	92
7.1.	Efecto de la modificación del estrato arbóreo sobre la producción de hojarasca	92
7.1.1.	Patrones de producción de hojarasca.....	92
7.2.	Modificación de la composición química del mantillo por el cambio en los patrones de producción de hojarasca.....	95
7.3.	Modificación de la estructura, actividad y eficiencia metabólica de la comunidad microbiana por el cambio en la composición química del mantillo.....	99
7.3.1.	Estructura de la comunidad microbiana.....	99
7.3.2.	Inmovilización de C y N	101
7.3.3.	Despolimerización y metabolismo microbiano asociado a la obtención de C, N y P.....	103
7.3.4.	Eficiencia en el uso del carbono	105
7.3.5.	Estructura de la comunidad microbiana y despolimerización del mantillo	106
7.3.6.	Mineralización de C y eficiencia en el uso del C.....	107
7.4.	Efecto de la composición química y la comunidad microbiana del mantillo sobre la descomposición del mantillo.....	109
7.4.1.	Tea Bag Index.....	109
7.4.2.	Interacción entre la composición química y la comunidad microbiana durante la descomposición del mantillo.....	110
7.4.3.	Efecto de la composición química y la comunidad microbiana del mantillo sobre la mineralización de C.....	112
7.5.	Modelo general.....	114
7.6.	Consideraciones finales.....	118
8.	Conclusiones.....	119
9.	Literatura citada.....	121
	Material suplementario	142

Lista de figuras

Figura 1. Condiciones y clima en el área de estudio.

Figura 2. Método de obtención de las muestras de hojarasca, mantillo y suelo en las condiciones de estudio.

Figura 3. Biomasa de hojarasca producida mensualmente en las condiciones de estudio de acuerdo con su origen.

Figura 4. Concentración de nutrientes totales en la hojarasca en las condiciones de estudio durante mayo y junio.

Figura 5. Masa de mantillo en las condiciones y épocas de estudio.

Figura 6. Humedad (A) y pH (B) del mantillo en las condiciones y épocas de estudio.

Figura 7. Concentración de nutrientes totales del mantillo en las condiciones y épocas de estudio.

Figura 8. Concentración de nutrientes disueltos del mantillo en las condiciones y épocas de estudio.

Figura 9. Concentración de C y N en la biomasa microbiana del mantillo en las condiciones y épocas de estudio.

Figura 10. Actividad enzimática en el mantillo de las condiciones y épocas de estudio.

Figura 11. Actividad enzimática específica en el mantillo de las condiciones y épocas de estudio.

Figura 12. Eficiencia en el uso del carbono de las comunidades microbianas del mantillo en las condiciones y épocas de estudio.

Figura 13. Mineralización potencial de C y coeficiente metabólico del mantillo de las condiciones y épocas de estudio.

Figura 14. Relaciones H:B y G⁻:G⁺ en el mantillo y suelo de las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda.

Figura 15. Abundancia relativa de grupos microbianos en el mantillo y suelo durante el inicio de la época húmeda.

Figura 16. Abundancia relativa de las cadenas de ácidos grasos individuales de distintos grupos microbianos durante el inicio de la época húmeda.

Figura 17. Curvas de rango-abundancia de la comunidad microbiana en las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda.

Figura 18. Factor de estabilización (S) y tasa de descomposición (K) en las condiciones y épocas de estudio.

Figura 19. Mineralización de C en el experimento de cruza recíproca.

Figura 20. Matriz de correlación entre las variables evaluadas en el mantillo en las condiciones y épocas de estudio.

Figura 21. Matriz de correlación entre las variables evaluadas en el mantillo en las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda.

Figura 22. Matriz de correlación entre las variables evaluadas en el mantillo en las condiciones de estudio durante el máximo de la época húmeda.

Figura 23. Análisis de agrupamiento de la comunidad microbiana del mantillo durante el inicio de la época húmeda.

Figura 24. Análisis de agrupamiento de la comunidad microbiana del suelo durante el inicio de la época húmeda.

Figura 25. Análisis de Redundancia de la abundancia de los grupos microbianos en función del pH y las variables químicas absolutas en el mantillo en las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda.

Figura 26. Análisis de Redundancia de la abundancia de los grupos microbianos en función del pH y los atributos funcionales de la composición química del mantillo en las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda.

Figura 27. Análisis de Redundancia de la actividad microbiana en función de la abundancia de los grupos microbianos en el mantillo de las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda.

Figura 28. Análisis de Redundancia de los atributos funcionales de la actividad microbiana en función de la abundancia de grupos microbianos en el mantillo de las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda.

Figura 29. Análisis de Redundancia de la actividad microbiana en función del pH y variables químicas absolutas en el mantillo en las condiciones y épocas de estudio.

Figura 30. Análisis de Redundancia de los atributos funcionales de actividad microbiana en función del pH y las relaciones estequiométricas entre nutrientes en el mantillo en las condiciones y épocas de estudio.

Figura 31. Análisis Discriminante Lineal realizado con el pH, variables químicas y de actividad microbiana en el mantillo en las condiciones y épocas de estudio.

Figura 32. Análisis Discriminante Lineal realizado con el pH y atributos funcionales en el mantillo en las épocas y condiciones de estudio.

Figura 33. β estandarizada de los modelos de regresión múltiple por pasos para las condiciones y épocas de estudio.

Figura 34. Modelo de almacenes y flujos de C, N y P, estructura y actividad de la comunidad microbiana del mantillo en las condiciones de estudio.

Lista de tablas

Tabla 1. Estructura del estrato arbóreo en las condiciones de estudio.

Tabla 2. Diseño experimental y efectos evaluados en el experimento de cruce recíproca.

Tabla 3. PLFAs cuantificados asociados a distintos grupos microbianos.

Tabla 4. Resultados del ANOVA de medidas repetidas.

Tabla 5. Resultados del ANOVA de medidas repetidas para la masa y variables ambientales del mantillo.

Tabla 6. Resultados del ANOVA de medidas repetidas.

Tabla 7. Resultados del ANOVA de un factor para las relaciones H:B y G-:G+.

Tabla 8. Resultados del ANOVA de medidas repetidas para los parámetros del Tea Bag Index.

Tabla 9. Resultados del ANOVA factorial en el experimento de cruce recíproca.

Tabla 10. Resultados de los Análisis de Discriminantes Lineales sin y con validación cruzada.

Tabla 11. Modelos de regresión múltiple por pasos para las condiciones y épocas de estudio.

Tabla S1. Biomasa de hojarasca producida en las condiciones de estudio.

Tabla S2. Media (\bar{X}) y error estándar (EE) de las variables evaluadas en las condiciones y épocas de estudio.

Tabla S3. Coeficientes de las funciones discriminantes en los Análisis de Discriminantes Lineal con las variables evaluadas en las condiciones y épocas de estudio.

Tabla S4. Probabilidad de las muestras de ser clasificadas en cada tratamiento.

Tabla S5. Probabilidad de las muestras de ser clasificadas en cada tratamiento.

Tabla S6. Probabilidad de las muestras de ser clasificadas en cada tratamiento.

Tabla S7. Probabilidad de las muestras de ser clasificadas en cada tratamiento.

Tabla S8. Modelos de regresión múltiple por pasos para las condiciones y épocas de estudio.

Abreviaturas

Act: actinobacterias

ADL: Análisis Discriminante Lineal

AEE: actividad enzimática específica

AF: Amplitud funcional

ARD: Análisis de Redundancia

BG: β -glucosidasa

Cmic: carbono en la biomasa microbiana

COD: carbono orgánico disuelto

Ct: carbono total

DH: deshidrogenasa

EUC: eficiencia en el uso del carbono

FH: final de la estación húmeda

FME: fosfomonoesterasa

G-: bacterias gram negativas

G+: bacterias gram positivas

H': Índice de Shannon-Weaver

HFA: Home field advantage

BMA: bosque maduro de *Abies religiosa*
HECM: hongos ectomicorrízicos
HMA: hongos micorrízico-arbusculares
HSAP: hongos saprótrofos
BRN: bosque de *Abies religiosa* en regeneración natural
BRR: bosque de *Abies religiosa* en regeneración y reforestación
IH: inicio de la estación húmeda
ISM: Interacción calidad del sustrato-calidad de la matriz
J: Índice de equitatividad
LAP: leucina aminopeptidasa
Latif: hojarasca de especies latifoliadas
LP: lipasa
MH: punto máximo de precipitación en la estación húmeda
NAG: N-acetil-glucosaminidasa
Nmic: nitrógeno en la biomasa microbiana
NOD: nitrógeno orgánico disuelto
Nt: nitrógeno total
PLFA: phospholipid fatty acids
PNDL: Parque Nacional Desierto de los Leones
PNIMHC: Parque Nacional Insurgente Miguel Hidalgo y Costilla
POD: fósforo orgánico disuelto
POX: polifenol oxidasa
Pt: fósforo total
qCO₂: coeficiente metabólico

Resumen

En los ecosistemas forestales, cuando ocurre un cambio en la estructura de la comunidad vegetal como consecuencia de un fenómeno natural o perturbación, se genera un efecto en cascada en procesos ecológicos como la producción de hojarasca y la descomposición del mantillo. Esto último, debido a que la consecuente modificación de la cantidad y de la composición química de los residuos que llegan al suelo afecta a la actividad metabólica de la comunidad microbiana. Aunque este es un fenómeno sobre el cual se ha desarrollado una amplia investigación, hay sistemas forestales de los que aún se conoce poco como son los bosques de *Abies religiosa*. Estos bosques endémicos se caracterizan por ser comunidades monodominantes en el estrato arbóreo. Sin embargo, están expuestos a disturbios que generan modificaciones en la dominancia arbórea al permitir el establecimiento de otras especies. Por lo anterior, el objetivo del presente trabajo fue evaluar el efecto de la modificación de la estructura del estrato arbóreo sobre la producción de hojarasca y su consecuencia en la descomposición del mantillo en un bosque de *A. religiosa*.

Para cumplir el objetivo planteado, se compararon tres condiciones: “bosque maduro de *A. religiosa*” (BMA) con monodominancia de *A. religiosa*, “bosque de *A. religiosa* en regeneración natural” (BRN) con presencia de angiospermas latifoliadas de sucesión secundaria, y “bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación” (BRR), la cual está reforestada con *Pinus* sp. En cada condición se colectó la hojarasca durante nueve meses a partir del inicio de la época húmeda (IH). Así mismo, en cada condición se obtuvieron cinco muestras de mantillo y cinco de suelo en el IH y en el mes de máxima precipitación de la época húmeda (MH). En el mantillo se determinó la concentración de nutrientes, la abundancia y diversidad de grupos microbianos con base en el perfil de ácidos grasos (PLFAs), la actividad microbiana y la mineralización de C. Se obtuvo la tasa de descomposición (k) y el factor de estabilización (S) en el mantillo mediante el Tea Bag Index durante el MH y el final de la época húmeda (FH). Además, se cuantificó la mineralización de C en un experimento de cruzas recíprocas entre las muestras de mantillo y suelo.

El cambio en el estrato arbóreo en la condición BRR modificó la interacción entre el pH, la composición química del mantillo, la actividad y el metabolismo microbiano durante la descomposición del mantillo en comparación con la condición BMA. Lo anterior estuvo fuertemente influido por la combinación de la hojarasca proveniente de angiospermas latifoliadas al promover una elevada concentración de N en el mantillo. Además, la deposición de hojarasca proveniente de *Pinus* sp. permitió la entrada de nuevas formas de C al mantillo. Ambos factores favorecieron el que la comunidad microbiana, aunque fue menos diversa y dominada por hongos, fuera más amplia funcionalmente. Esto implica que la comunidad microbiana tiene una alta capacidad descomponer mantillo con distinta composición química. Además, la actividad de las enzimas producidas por estos microorganismos, las cuales se asocian a la obtención de N (leucina aminopeptidasa y N-acetilglucosaminidasa) y P (fosfomonoesterasa), fue promovida por las altas concentraciones de nutrientes en el mantillo generado principalmente por latifoliadas. Sin embargo, la comunidad microbiana es poco eficiente en el uso del N, a través de la actividad de las enzimas leucina aminopeptidasa y N-acetilglucosaminidasa, pero tiene una alta eficiencia en el uso del C a través de la actividad de la β -glucosidasa.

Es de destacar que el efecto de la modificación del estrato arbóreo sobre la descomposición del mantillo no fue evidente en la condición BRN ya que, salvo algunas excepciones, no existieron diferencias en los parámetros evaluados respecto a la condición BMA. Aunque la mineralización de C no fue modificada por el cambio en la estructura del estrato arbóreo, esta podría ser más sensible a una perturbación futura. Por lo anterior, los resultados sugieren que la descomposición del mantillo es exacerbada por actividades de manejo forestal, mientras que la regeneración natural del bosque podría redirigir este proceso hacia condiciones similares a las de un bosque de *A. religiosa* poco perturbado. Por lo tanto, los resultados son relevantes en términos de la conservación y el manejo forestal del bosque evaluado, y de aquellos que presentan una modificación del estrato vegetal arbóreo.

Abstract

In forest ecosystems, when a change occurs in the plant community structure as a result of a natural phenomenon or disturbance, a cascade effect is generated in different ecological processes, such as litterfall production and litter decomposition. The latter, because the consequent modification of the quantity and chemical composition of the residues that reach the soil, affects the microbial community's metabolic activity. Although this is a phenomenon on which extensive research has been developed, there are forest systems of which little is still known, such as the *Abies religiosa* forests. These endemic forests are characterized by being monodominant communities in the arboreal stratum. However, they are exposed to disturbances that generate tree dominance modifications by allowing the establishment of other species. Therefore, this work aimed to evaluate the effect of the modification of the arboreal stratum structure on the litterfall production and its consequence in the litter decomposition in an *A. religiosa* forest.

To reach the proposed objective, three conditions were compared: “mature *A. religiosa* forest” (MAF) with monodominance of *A. religiosa*, “*A. religiosa* forest in natural regeneration” (FNR) with the presence of broadleaf angiosperms of secondary succession, and “*A. religiosa* forest in regeneration and reforestation” (FRR), which is reforested with *Pinus* sp. The litterfall was collected for nine months from the beginning of the wet season (BW) in each condition. Moreover, in each condition, five litter samples and five soil samples were obtained at BW and in the month of maximum precipitation of the wet season (MW). In the litter, the pH, concentration of nutrients, the abundance and diversity of microbial groups based on the profile of fatty acids (PLFAs), the microbial activity and the C mineralization were determined. The litter decomposition rate (k) and the stabilization factor (S) were obtained using the Tea Bag Index during the MW and the end of the wet season (EW). In addition, C mineralization was quantified in a reciprocal transplant experiment between the litter and soil samples.

The tree stratum changes in the FRR condition modified the interaction between the pH, litter chemical composition, the activity and the microbial metabolism during the litter decomposition compared to the MAF condition. This was strongly influenced by the combination of litter from broadleaf angiosperms by promoting a high N litter concentration. Besides, the deposition of litterfall from *Pinus* sp. allowed the entry of new C forms to the litter. Both factors favored the fact that the microbial community, although it was less diverse and dominated by fungi, was functionally broader. This implies that the microbial community has a high capacity to decompose litter with different chemical composition. In addition, the activity of the enzymes produced by these microorganisms and that are associated with obtaining N (leucine aminopeptidase and N-acetyl-glucosaminidase) and P (phosphomonoesterase) was promoted by the high litter nutrient concentration generated mainly by broadleaved angiosperms. However, the microbial community is not very efficient in the use of N, through the activity of leucine aminopeptidase and N-acetyl-glucosaminidase, but has high efficiency in the use of C through the activity of β -glucosidase.

It is noteworthy that the effect of the tree stratum modification on the litter decomposition was not evident in the FRN condition since, with some exceptions, there were no differences in the parameters evaluated regarding the MAF condition. Although the C mineralization was not modified by the change in the arboreal stratum structure, it could be more sensitive to a future disturbance. Therefore, the results suggest that litter decomposition is exacerbated by forest management activities, while the natural regeneration of the forest could redirect this process towards conditions similar to those of an undisturbed *A. religiosa* forest. Therefore, the results are relevant in terms of conservation and forest management of the evaluated forest, and of those that present a modification of the arboreal plant stratum.

1. Introducción

En todo el mundo, los bosques cubren aproximadamente 40 millones de km², lo cual representa cerca del 30% de la superficie terrestre del planeta (FAO, 2006). De esta área total, los bosques templados abarcan aproximadamente el 17%, con 6,845,000 de km² de superficie (Keenan *et al.*, 2015). Estos ecosistemas se distribuyen principalmente entre las latitudes 25° a 50° en el hemisferio norte y están representados por bosques de coníferas, de especies latifoliadas y/o bosques mixtos (Olson *et al.*, 2001).

En México, los bosques templados ocupan el 16.5% del territorio nacional, lo cual corresponde a 325,000 km² (Santini *et al.*, 2019). Estos bosques se distribuyen principalmente en zonas montañosas como la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental y el Eje Neovolcánico Transversal, donde están representados por bosques de pinos, encinos, pino-encino y oyamel (Rzedowski, 1978). Muchos de los bosques templados mexicanos se ubican por debajo de la latitud 25°N (Galicia *et al.*, 2016), debido a una clara influencia de la altitud. Esto los sitúa como de los pocos a nivel mundial en distribuirse en latitudes tropicales.

Debido a la extensión de los bosques templados a nivel mundial y nacional, los procesos que regulan su funcionamiento resultan de relevancia por su impacto en los ciclos biogeoquímicos globales y por los servicios que proveen. En este sentido, gran parte del funcionamiento de los bosques templados está determinado por la dinámica del carbono (C) y otros nutrientes como el nitrógeno (N) y el fósforo (P). Esta dinámica involucra la entrada de C y nutrientes a dichos ecosistemas, su transferencia interna entre los seres vivos y los suelos, y su pérdida (Chapin *et al.*, 2011).

Particularmente, los elementos que no presentan una fase gaseosa estable entran a los ecosistemas a través de la meteorización de las rocas (*e.g.* Ca, Mg, K, P, S), mientras que aquellos que poseen una fase gaseosa se incorporan mediante la fijación biológica (*e.g.* C y N). Estos nutrientes son incorporados a la biomasa vegetal y posteriormente su flujo interno en los ecosistemas depende de la transformación del C y los nutrientes de su forma orgánica a inorgánica. Este

proceso es regulado por las comunidades microbianas, quienes permiten el flujo de los nutrientes a través de la matriz del suelo. Finalmente, si no existen mecanismos que promuevan la recirculación de estos elementos eventualmente pueden salir de los ecosistemas mediante su lixiviación, erosión hídrica o por viento, o mediante la emisión de gases a la atmósfera (Chapin *et al.*, 2011).

Los procesos involucrados en la dinámica del C y los nutrientes en los sistemas forestales, como los bosques templados, se encuentran ampliamente regulados por las comunidades vegetales. Esto ocurre una vez que las plantas regulan la entrada de C a los ecosistemas a través de la fotosíntesis (Chapin *et al.*, 2011) e incorporan elementos como el N y P al absorberlos a partir del suelo mediante sus raíces (Hobbie, 1992). Esto le permite a las plantas acumular el C y los nutrientes en su biomasa.

Posterior a que las plantas incorporan el C y los nutrientes en sus tejidos en forma de materia orgánica, una fracción de ellos es transferida al suelo. Esto ocurre, mediante la exudación y abscisión de raíces y por la deposición de residuos foliares en el suelo a través de un flujo denominado hojarasca (Kim *et al.*, 2010). A su vez, el conjunto de residuos foliares depositados en el suelo, denominado mantillo, contiene el C y nutrientes que son aprovechados por las comunidades microbianas saprótrofas del suelo y organismos como los hongos micorrízicos (Lindahl y Tunlid, 2014). Esto ocurre una vez que los microorganismos transforman extracelularmente las moléculas orgánicas que conforman a las células del mantillo a compuestos de bajo peso molecular mediante la actividad enzimática (Romaní *et al.*, 2006; Chávez-Vergara, *et al.*, 2014).

Esta actividad microbiana promueve una parte del proceso conocido como descomposición del mantillo. Este proceso tiene como consecuencia que los nutrientes sean transformados a iones inorgánicos que pueden ser absorbidos nuevamente por las plantas y de esta manera se mantenga la productividad primaria y el funcionamiento de los ecosistemas forestales (Chapin *et al.*, 2011). Por lo anterior, en los ecosistemas forestales la dinámica de los nutrientes depende en gran medida de los procesos regulados por las comunidades vegetales y microbianas, como la descomposición de la materia orgánica (Aubert *et al.*, 2010).

1.1. Influencia de las comunidades vegetales en la composición química del mantillo

En los sistemas forestales, la composición química del mantillo, es decir, la concentración de nutrientes y tipos de moléculas, está definida por los rasgos fisiológicos de los distintos grupos taxonómicos y funcionales de plantas que constituyen a las comunidades vegetales (Cornwell *et al.*, 2008). Esto es conocido como huella química (Whitham *et al.*, 2012), y ocurre a través de la deposición de hojarasca por las plantas. Por ejemplo, se ha registrado que la hojarasca producida por especies de angiospermas latifoliadas tienen una mayor concentración de N y P en comparación con las especies de gimnospermas aciculares (Han *et al.*, 2005; Kim *et al.*, 2010). Por esta razón, el mantillo presente bajo su dosel muestra una alta concentración de estos nutrientes (Takahashi, 1997). Además, las especies de hojas anchas presentan un alto contenido de moléculas lábiles, es decir, fáciles de biodegradar. Por su parte, las especies que presentan acículas contienen una mayor cantidad de moléculas recalcitrantes, es decir, difíciles de degradar, como la lignina (Zhang *et al.*, 2008).

El efecto particular de las especies vegetales sobre los rasgos químicos del mantillo no sólo depende de sus rasgos individuales ya que se ha registrado que la dominancia de las especies en la comunidad vegetal, considerada en términos de su área basal, influye en la composición química dominante del mantillo (Li *et al.*, 2010). Esto se debe a que la dominancia de las plantas determina la cantidad de hojarasca que se produce por cada especie, lo cual define su abundancia en la mezcla de hojarasca (Li *et al.*, 2010; Souza *et al.*, 2019). Así, las especies con una alta dominancia, al tener una mayor biomasa en su follaje, producen una alta cantidad de hojarasca y son más abundantes en la mezcla de hojarasca (O'Keefe y Naiman, 2006; Li *et al.*, 2010; Flores-Nieves *et al.*, 2011). Como consecuencia, la composición química de la especie más abundante en la hojarasca tiene mayor influencia en la composición química predominante del mantillo (Li *et al.*, 2010).

1.2. La descomposición del mantillo

El proceso de descomposición del mantillo se puede definir como un continuo donde los residuos orgánicos depositados en el suelo disminuyen su complejidad estructural hasta llegar a su transformación a iones inorgánicos. Los principales pasos de este proceso son: la fragmentación, la despolimerización y la mineralización (Chapin *et al.*, 2011; Chavez-Vergara *et al.*, 2018). Como consecuencia, la descomposición del mantillo es un proceso que influye en la dinámica de los nutrientes y el flujo de CO₂ hacia la atmósfera en los ecosistemas (Chapin *et al.*, 2011).

La descomposición del mantillo comienza una vez que las plantas depositan la hojarasca en el suelo (Kavvadias *et al.*, 2001). Inicialmente, estos residuos foliares en el suelo son fragmentados, lo cual involucra su ruptura promovida por la actividad de la micro y mesofauna. Además, los residuos foliares derivados de las especies ocurentes presentan distintas concentraciones de C y nutrientes en las moléculas de las células vegetales (Kögel-Knabner, 2002), los cuales son obtenidos por las comunidades microbianas saprótrofas que se desarrollan en el suelo. Esto ocurre a través de la producción de exoenzimas por los microorganismos, las cuales despolimerizan a las moléculas orgánicas del mantillo (Osono, 2007).

Como consecuencia de la despolimerización se genera materia orgánica en disolución, la cual incluye compuestos de bajo peso molecular, <1kDa (Chávez-Vergara *et al.*, 2014), como carbohidratos, aminoácidos y fosfolípidos (Fischer *et al.*, 2007). Estas formas disueltas pueden ser absorbidas por las comunidades microbianas, quienes las metabolizan en función de sus requerimientos fisiológicos (Cotrufo *et al.*, 2015). Así, una parte de los recursos adquiridos pueden inmovilizarse en su biomasa, lo que promueve su crecimiento, mientras que otra fracción puede ser asignada a la producción de enzimas (Sinsabaugh y Moorhead, 1994; Kivlin *et al.*, 2013) y/o como fuente de energía derivada de la respiración, lo cual promueve la liberación de CO₂. Consecuentemente, los microorganismos promueven la mineralización de la materia orgánica, es decir, su transformación a formas

inorgánicas, lo cual representa el último paso de la descomposición del mantillo (Chapin *et al.*, 2011).

En sistemas estacionales, el periodo máximo de descomposición del mantillo a lo largo del año está determinado por el inicio de la época de lluvias. Esto ocurre una vez que la humedad del suelo debida a la precipitación estimula la actividad de los microorganismos y con ello acelera el proceso de descomposición (Austin y Vitousek, 2000; Salamanca *et al.*, 2003; Anaya *et al.*, 2012). Después de los primeros eventos de precipitación, la composición química y la actividad de los microorganismos varían temporalmente conforme progresa la descomposición. Por ejemplo, en su etapa inicial, el mantillo presenta una alta concentración de compuestos orgánicos de bajo peso molecular en su forma disuelta generados por la despolimerización, y de C en moléculas como la celulosa y la lignina presentes en las paredes de las células vegetales. Sin embargo, las moléculas orgánicas son lixiviadas del mantillo (Fröberg *et al.*, 2007), mientras que el C es predominantemente consumido por los microorganismos a través de la actividad de sus exoenzimas, cuya producción es favorecida por el N y el P del mantillo. Como consecuencia, el mantillo reduce su concentración de C y de moléculas orgánicas disueltas conforme progresa la descomposición.

De la misma manera, conforme avanza este proceso, existe un incremento en la concentración de nutrientes en el mantillo asociado a su inmovilización en la biomasa de los microorganismos. Además, esta elevada concentración de nutrientes puede reducir la actividad de las comunidades microbianas debido a que inhibe la actividad de algunas enzimas, lo que se ha observado particularmente en el caso del N (Berg y Cortina, 1995; Devi y Yadava, 2006; Moore *et al.*, 2006; Berg, 2014). Por lo anterior, la interacción entre los rasgos químicos y la actividad de las comunidades microbianas del mantillo es el principal factor que regula su descomposición a una escala local (Ayres *et al.*, 2009; Keiser *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2014a).

1.2.1. Rol de las comunidades microbianas en la descomposición del mantillo

Los microorganismos saprótrofos del suelo promueven la descomposición del mantillo al obtener los recursos presentes en el mantillo a través de la producción de exoenzimas que despolimerizan las moléculas orgánicas del mantillo (Romaní *et al.*, 2006; Talbot *et al.*, 2015). Por ejemplo, la mayoría de los hongos y bacterias saprótrofos producen exoenzimas hidrolíticas que les permiten obtener C, N y P. Tal es el caso de la β -glucosidasa y la lipasa que favorecen la obtención de C a partir de celulosa y lípidos, respectivamente, la leucina aminopteptidasa y la N-acetilglucosaminidasa que permiten adquirir el N presente en proteínas y en paredes celulares microbianas, y la fosfomonoesterasa, con la cual los microorganismos acceden al P presente en moléculas como los lípidos (Alfaro *et al.*, 2014; Purahong *et al.*, 2016).

Sin embargo, no todos los microorganismos tienen la misma capacidad metabólica de producir distintas exoenzimas. En este sentido, los hongos saprótrofos tienen una mayor capacidad de producir exoenzimas hidrolíticas en comparación con las bacterias (Schneider *et al.*, 2010; Schneider *et al.*, 2012). Incluso, las bacterias pueden crecer a expensas de los productos generados por los hongos (Boer *et al.*, 2005; Romaní *et al.*, 2006). Adicionalmente, los hongos saprótrofos producen casi exclusivamente enzimas oxidativas, como la polifenol oxidasa, que les permiten obtener C a partir de moléculas recalcitrantes, como la lignina y otros polifenoles. Este rasgo es compartido con el grupo de las actinobacterias (Větrovský *et al.*, 2014) y algunos hongos ectomicorrízicos (Bödeker *et al.*, 2014).

Además de poder producir enzimas oxidativas, los hongos ectomicorrízicos se han relacionado indirectamente con la disminución de la tasa de descomposición del mantillo. Esto se ha explicado debido a que su habilidad competitiva en la adquisición de nutrientes genera una limitación para el resto de la comunidad microbiana y las plantas y, con ello, reduce la actividad microbiana saprótrofa (Fernández y Kennedy, 2016). Este efecto sobre la descomposición del mantillo

también se ha observado en el caso de sitios con una alta abundancia de hongos micorrízicos-arbusculares, a pesar de su falta de capacidad para la producción de exoenzimas (Verbruggen *et al.*, 2016). Sin embargo, la presencia de estos organismos también se ha asociado con un aumento en la tasa de descomposición del mantillo (Gui *et al.*, 2017), lo cual se atribuye a que estimulan la actividad de microorganismos saprótrofos al proveerles de fuentes de C accesibles (Herman *et al.*, 2012).

1.2.2. Eficiencia microbiana en el uso del C y nutrientes

Además de la actividad microbiana relacionada con las exoenzimas producidas por las comunidades microbianas, la descomposición del mantillo depende de la eficiencia en el uso del C y los nutrientes obtenidos por los microorganismos a partir de la materia orgánica. Esta eficiencia se refiere a la proporción del C y los nutrientes que es asignada por los microorganismos a su crecimiento en biomasa o que es mineralizada (Sinsabaugh *et al.*, 2013; Mooshammer *et al.*, 2014). De esta manera, los microorganismos con una baja eficiencia acumulan una menor proporción de los recursos en su biomasa y promueven una mayor mineralización del C y los nutrientes de las moléculas orgánicas del mantillo. Por lo tanto, estos microorganismos promueven la descomposición del mantillo.

La eficiencia en el uso del C o los nutrientes de los microorganismos puede ser cuantificada mediante distintos parámetros. Entre ellos, el coeficiente metabólico (qCO_2), el cual evalúa la eficiencia en el uso del C al dividir la mineralización del C o nutriente entre su acumulación en la biomasa microbiana (Anderson y Domsch, 1993). Asimismo, la actividad enzimática específica (AEE) evalúa la eficiencia del metabolismo de los microorganismos para almacenar C o nutrientes en su biomasa mediante la producción de exoenzimas, al dividir la actividad de enzimas asociadas a la obtención de C o un nutriente entre su concentración en la biomasa microbiana (Waldrop *et al.*, 2000; Romaní, *et al.*, 2006; Moorhead *et al.*, 2012). De manera similar, la Eficiencia en el Uso del Carbono (EUC) indica la capacidad de las comunidades microbianas para acumular C en su biomasa a través de la producción de exoenzimas, pero en función de las

diferencias entre sus requerimientos de C y nutrientes y la composición química de su sustrato (Sinsabaugh *et al.*, 2016).

1.3. Interacción entre los rasgos químicos y la comunidad microbiana durante la descomposición del mantillo

Los rasgos químicos del mantillo generado por las especies en la comunidad vegetal, como el pH y la composición química, influyen en la estructura y actividad de las comunidades microbianas (Aubert *et al.*, 2010; Zheng *et al.*, 2018). En este sentido, el pH influye en la estabilidad y actividad óptima de distintas enzimas. Por ejemplo, las enzimas hidrolíticas como la β -glucosidasa, lipasa, leucina aminopeptidasa, la N-acetil-glucosaminidasa y algunas fosfomonoesterasas tienen actividades óptimas en pH ácidos, generalmente entre 3 y 6, mientras que enzimas oxidativas como las fenol oxidasas tienen rangos óptimos de pH entre 4 y 7 (Baldrian y Valášková, 2008; Sinsabaugh, 2010; Turner, 2010). Por lo tanto, un cambio en el pH del mantillo puede alterar la actividad de las enzimas hidrolíticas y oxidativas y, por lo tanto, modificar el proceso de descomposición (Wang *et al.*, 2010).

Respecto a la composición química, el mantillo con una alta concentración de moléculas recalcitrantes, como el generado por las gimnospermas aciculares, promueve comunidades microbianas donde los hongos saprótrofos son muy abundantes debido a que se especializan en consumir dicho tipo de moléculas (Zhou *et al.*, 2015). Por otro lado, el mantillo con una alta concentración de nutrientes y moléculas lábiles, como el generado por las angiospermas latifoliadas, favorece la abundancia de las bacterias (Bray *et al.*, 2012; Fanin *et al.*, 2014; Fanin *et al.*, 2019). Además, las comunidades microbianas del mantillo son más diversas cuando este se constituye por residuos provenientes de angiospermas y gimnospermas (Chapman *et al.*, 2013). Esto se debe a la presencia de recursos químicamente diversos en el mantillo (Chapman y Newman 2010).

Adicionalmente, la composición química del mantillo regula la actividad de las comunidades microbianas y, por lo tanto, su descomposición. En este sentido, el mantillo compuesto únicamente por residuos foliares de angiospermas o en

combinación con residuos de gimnospermas, se descompone a mayor velocidad que el mantillo compuesto únicamente por residuos de gimnospermas (Cornwell *et al.*, 2008; Augusto *et al.*, 2015; Kou *et al.*, 2020). Esto se debe a que los residuos foliares generados por las angiospermas presentan una alta calidad química, es decir, una alta concentración de nutrientes (y por lo tanto bajas relaciones C:nutriente) y una baja concentración de compuestos recalcitrantes (Cornwell *et al.*, 2008). Dichas condiciones químicas promueven la actividad de las comunidades microbianas (Keeler *et al.*, 2009; Talbot y Treseder, 2012).

De manera similar a la actividad microbiana, la eficiencia microbiana es influida por la composición química del mantillo. Así, cuando el mantillo tiene una alta calidad química en términos de una elevada concentración de un nutriente y una baja relación C:nutriente (*e.g.* C:N o C:P), los microorganismos tienen una alta eficiencia en el uso del C y una baja eficiencia en el uso del nutriente (Manzoni, 2017). Esto se debe a que los microorganismos presentan una limitación por C, por lo cual su metabolismo favorece la inmovilización de C y, en menor medida, la conservación del nutriente, el cual es mineralizado (Mooshammer *et al.*, 2014). Por lo anterior, la eficiencia de las comunidades microbianas puede regular la cantidad de C y nutrientes que permanecen en la biomasa microbiana o que son mineralizados en función de la composición química del mantillo.

1.4. La interacción entre la composición química y la comunidad microbiana del mantillo es explicada por distintas hipótesis

La descomposición del mantillo es una propiedad emergente de los ecosistemas, ya que depende de la interacción entre los rasgos químicos de los tejidos vegetales y la actividad de las comunidades microbianas. Para explicar la dirección e intensidad del efecto de cada factor en esta interacción sobre la descomposición del mantillo se han planteado distintas hipótesis. Una de ellas es el efecto de fertilización (priming effect), la cual plantea que los residuos vegetales con alta calidad química, es decir, con altas concentraciones de compuestos lábiles y nutrientes, promueven la descomposición del mantillo (Kuzyakov *et al.*, 2000; Chao

et al., 2019). Esto se debe a que favorecen la actividad de los microorganismos que degradan compuestos recalcitrantes (Fontaine *et al.* 2004). Por lo tanto, de acuerdo con esta hipótesis la descomposición del mantillo está mayormente influida por su composición química.

Por otro lado, la hipótesis de la “interacción calidad del sustrato-calidad de la matriz” (ISM), indica que la tasa de descomposición de los residuos foliares es mayor cuando su composición química es similar a la composición química predominante del mantillo. Así, los residuos foliares con una baja concentración de nutrientes y elevada concentración de moléculas recalcitrantes son descompuestos a una mayor tasa en sitios donde el mantillo presenta predominantemente esos mismos rasgos, en comparación con aquellos sitios donde el mantillo tiene una alta concentración y es lábil (Freschet *et al.*, 2012). Por esta razón, la descomposición del mantillo estaría influida principalmente por su composición química.

Por su parte, la hipótesis de la “ventaja del campo local” (*home field advantage*, HFA) señala que el mantillo se descompone a una mayor tasa bajo el dosel de la comunidad de plantas a partir de la cual se originó (*i.e.* en la comunidad local), en comparación con cualquier otra comunidad (Gholz *et al.*, 2000). Esto es debido a que la comunidad vegetal promueve el desarrollo de comunidades microbianas saprótrofas especializadas en descomponer el mantillo al que están expuestas de manera más frecuente, es decir, el generado por la comunidad vegetal local (Lin *et al.*, 2019). Por esta razón el HFA surge de la interacción entre los rasgos del mantillo y la comunidad microbiana saprótrofa (Ayres *et al.*, 2009).

La hipótesis de la “amplitud funcional” (AF) indica que las comunidades de microorganismos que se han desarrollado en sitios donde la comunidad vegetal está compuesta por especies que producen residuos foliares recalcitrantes, como las gimnospermas, tienen una mayor capacidad de descomponer mantillo que varía ampliamente en sus características químicas, es decir, son funcionalmente amplias (Fanin *et al.*, 2016a). Esto se debe a que están adaptadas a utilizar mantillo con un rango amplio de nutrientes y compuestos, desde lábiles hasta recalcitrantes. Contrariamente, las comunidades microbianas que se han desarrollado en sitios donde la comunidad vegetal presenta especies que depositan residuos lábiles,

como las angiospermas latifoliadas, tienen una menor amplitud funcional (Keiser *et al.*, 2011; Fanin *et al.*, 2016a; Chávez-Vergara *et al.*, 2018).

1.5. Modificación de la comunidad vegetal y descomposición del mantillo en bosques de coníferas

Debido a que la composición química de los residuos foliares del mantillo depende de los rasgos de la comunidad vegetal como la composición y dominancia de las especies (Han *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2010), un cambio en estos rasgos de la comunidad vegetal puede modificar la composición química del mantillo (Quested *et al.*, 2007). Este cambio afecta los recursos disponibles para la comunidad microbiana, lo cual, a su vez, modifica su estructura, actividad y eficiencia metabólica (Barbi *et al.*, 2016; Fanin y Bertrand, 2016). Como consecuencia, esto afecta la descomposición del mantillo y, por lo tanto, la dinámica del C y nutrientes en los sistemas forestales (Aubert *et al.*, 2010; Hossain *et al.*, 2010; Prescott y Grayston, 2013).

En bosques monodominantes de coníferas, donde el mantillo está compuesto principalmente por residuos foliares de angiospermas aciculares, la adición de residuos foliares de angiospermas latifoliadas en la mezcla del mantillo puede promover un incremento o un decremento en la tasa de descomposición (Champan y Koch, 2007; Wang *et al.*, 2007). Esto se debe a un cambio en la composición química del mantillo, el cual modifica la actividad microbiana y la eficiencia en el uso de C y nutrientes por los microorganismos (Wang *et al.*, 2008; Holden *et al.*, 2013).

Lo anterior sugiere que un cambio en el tipo de residuos vegetales que se depositan en el suelo debido a una modificación de la comunidad vegetal puede alterar la descomposición del mantillo. Particularmente, esta modificación del proceso de descomposición se ha observado en bosques de coníferas donde la estructura de la comunidad vegetal ha cambiado debido a disturbios como los incendios y la introducción de especies (Wang *et al.*, 2007; Holden *et al.*, 2013).

1.6. Modificación de la comunidad vegetal y descomposición del mantillo en bosques de *Abies religiosa*

Los bosques monodominantes de *Abies religiosa* (Kunth) Schtdl. & Cham, una especie endémica de México, son comunidades vegetales distribuidas en zonas de alta montaña del Eje Neovolcánico Transversal y la Sierra Madre del Sur, entre los 2500 y 3500 m.s.n.m. (Rzedowski, 1978). Estos bosques se desarrollan principalmente sobre suelos de origen volcánico generalmente profundos como los Andosoles (Galicia *et al.*, 2016). La estructura de la comunidad vegetal en estos bosques se caracteriza por un estrato arbóreo con una alta densidad y dominancia de *A. religiosa*, un dosel cerrado que alcanza aproximadamente 50 m de altura, y un escaso número de especies acompañantes en el sotobosque (Sánchez-González *et al.*, 2005; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011; Endara *et al.*, 2012; Zepeda-Gómez *et al.*, 2018).

Sin embargo, estos sistemas están sujetos a eventos de disturbio y manejo forestal que han promovido un cambio en la estructura del estrato arbóreo (Endara *et al.*, 2012). Este cambio está definido por un aumento en la riqueza de especies vegetales, una modificación en su composición y un decremento en la dominancia relativa de *A. religiosa* (Pineda-López *et al.*, 2013; Santibañez-Andrade *et al.*, 2015). Particularmente, el cambio en la composición de especies involucra la presencia de angiospermas latifoliadas de sucesión secundaria regeneradas naturalmente, tales como *Garrya laurifolia* Hartw. ex Benth, *Buddleja cordata* (Lundell ex E.M. Norman) E.M. Norman y *Ribes ciliatum* Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult. Además, incluye la introducción de especies no nativas, como algunas especies del género *Pinus*, derivado de actividades de reforestación (CONANP-SEMARNAT, 2006; Pineda-López *et al.*, 2013; Santibañez-Andrade *et al.*, 2015; Choreño-Parra, 2018).

Por lo anterior, los bosques de *A. religiosa* en los que han sufrido eventos de disturbio y manejo forestal son sistemas que pueden permitir evaluar el efecto del cambio en la estructura de la comunidad vegetal arbórea sobre la descomposición del mantillo. En este sentido, en un bosque de *A. religiosa* dentro de dos Parques Nacionales ubicados al poniente de la Ciudad de México, se registró que distintos

eventos de disturbio y manejo forestal generaron condiciones de la estructura del estrato arbóreo distintas a la condición natural del bosque. Estas condiciones se caracterizaron por un incremento en la riqueza de especies arbóreas, un cambio en la composición de especies y un decremento en la dominancia de *A. religiosa*. Particularmente, aunque *A. religiosa* permaneció como la especie dominante, la regeneración natural del sitio promovió un aumento en la dominancia relativa de angiospermas latifoliadas de sucesión secundaria en dos fragmentos del bosque. En otro fragmento, además de la regeneración natural, existieron actividades de reforestación que promovieron un aumento en la dominancia relativa de *Pinus* sp., una especie no nativa del bosque (Choreño-Parra, 2018).

Este cambio de la estructura del estrato arbóreo modificó el proceso de descomposición del mantillo. Específicamente, las tres condiciones de modificación del estrato arbóreo presentaron una menor concentración de P en el mantillo. Esto promovió una alta actividad enzimática asociada a la obtención de distintas fuentes de C por los microorganismos. Además, se observó una baja eficiencia en el uso del C por los microorganismos, lo cual favoreció una alta mineralización de C en el mantillo (Choreño-Parra, 2018). De manera similar, otros trabajos indican que el cambio en la estructura del estrato arbóreo también tiene un efecto sobre la descomposición de la materia orgánica en el suelo. En este sentido, Barajas *et al.* (2020) reportaron que, durante la época de lluvias, en el suelo de sitios con una baja dominancia de *A. religiosa* ocurrió también una baja concentración de nutrientes, lo cual se asoció con una alta mineralización de C.

A pesar de estos hallazgos, aún existen pocos trabajos que evalúen los factores involucrados en el proceso de descomposición del mantillo en bosques de *A. religiosa* que han sufrido cambios en la estructura de su comunidad vegetal. Por lo anterior, aún resulta necesario identificar cómo ocurre la interacción entre los rasgos de la comunidad vegetal, las características químicas del mantillo, la estructura de la comunidad microbiana, la actividad microbiana y la eficiencia metabólica de los microorganismos durante la descomposición del mantillo, en bosques de *A. religiosa* que han tenido una modificación en el estrato vegetal arbóreo. Lo anterior permitiría entender los factores que controlan la dinámica del C

y los nutrientes en bosques de *A. religiosa* y, por lo tanto, los factores hacia los cuales podrían ser orientados los esfuerzos de conservación y manejo forestal en estos sistemas.

2. Preguntas de investigación

¿Cuál es el efecto del cambio en la dominancia relativa de las especies del estrato arbóreo en un bosque de *A. religiosa* sobre la abundancia relativa de los residuos vegetales que conforman la hojarasca?

¿Cómo influye la abundancia relativa de los residuos vegetales en la hojarasca en la composición química del mantillo?

¿Cómo se relaciona la composición química del mantillo con la abundancia de grupos microbianos y la eficiencia en el uso del C y nutrientes por los microorganismos durante la descomposición del mantillo, en un bosque de *A. religiosa*?

¿Cómo afecta la modificación en la composición química y la actividad microbiana a la mineralización de C en el mantillo?

3. Hipótesis

La abundancia relativa de los componentes foliares que conforman la hojarasca expresará directamente la dominancia relativa de las especies en el estrato arbóreo.

La hojarasca conformada por una mayor abundancia relativa de residuos foliares de especies latifoliadas producirá mantillo con una alta concentración de los nutrientes N y P.

El mantillo generado por una mezcla de hojarasca con una mayor proporción de residuos foliares de latifoliadas promoverá una comunidad microbiana más diversa, activa y eficiente en el uso del C, pero poco eficiente en el uso de nutrientes.

Un mantillo generado por una mezcla de hojarasca con una mayor proporción de residuos foliares de especies latifoliadas promoverá una comunidad microbiana con mayor amplitud funcional, lo cual se reflejará en una mayor tasa de descomposición.

4. Objetivos

4.1. General

Evaluar el efecto de la modificación de la estructura del estrato arbóreo sobre la producción de hojarasca y su consecuencia en la descomposición del mantillo en un bosque de *A. religiosa*.

4.2. Particulares

1. Caracterizar la producción de hojarasca en distintas condiciones del estrato arbóreo en un bosque de *A. religiosa*.
2. Caracterizar la composición química del mantillo en distintas condiciones del estrato arbóreo en un bosque de *A. religiosa*.
3. Cuantificar la abundancia de grupos microbianos, y la actividad y uso eficiente de C y nutrientes por la comunidad microbiana del mantillo en distintas condiciones del estrato arbóreo en un bosque de *A. religiosa*.
4. Analizar el efecto de la composición química y la comunidad microbiana sobre la mineralización de C en distintas condiciones del estrato vegetal arbóreo de un bosque de *A. religiosa*.

5. Materiales y métodos

5.1. Área y sitios de estudio

Este trabajo se llevó a cabo en un bosque de oyamel (*Abies religiosa* (Kunth) Schldl. & Cham) dentro de la Sierra de las Cruces, en el Eje Neovolcánico Transversal. El bosque se encuentra administrativamente dentro del Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL) y el Parque Nacional Insurgente Miguel Hidalgo y Costilla (PNIMHC), los cuales se localizan al poniente de la Ciudad de México. El área de estudio presenta un clima templado con lluvias en verano, Cb'(w2)(w)ig, donde la precipitación se concentra entre los meses de mayo y octubre (CONANP-SEMARNAT, 2006; Rodríguez-Palacios, 2009). De acuerdo con los datos de la estación climatológica más cercana al área de estudio (15045 "La Marquesa" de la CONAGUA), la temperatura media anual es de 10 °C y la precipitación media anual es de 1223 mm para el periodo de 2012 a 2016. Además, el área presenta suelos de origen volcánico del grupo Andosol (CONANP-SEMARNAT, 2006; Rodríguez-Palacios, 2009).

En esta área se delimitaron tres sitios dominados por *A. religiosa* pero que tienen distintas condiciones en la estructura de la comunidad arbórea, las cuales están definidas principalmente por diferencias en la composición y la dominancia relativa de las especies arbóreas. Los tres sitios seleccionados están situados en una posición altitudinal similar, entre los 3040 y los 3127 m.s.n.m. (Choreño-Parra, 2018). El primer sitio se localiza en el paraje "El Zarco", dentro del PNIMHC, en las coordenadas 19°20'12" N, 99°24'16" W y 19°15'00" N, 99°19'30" W. La vegetación natural del sitio corresponde a un bosque monodominante de *A. religiosa* de medianamente denso a denso (Rodríguez-Palacios, 2009; Chico et al., 2015) (Tabla 1). Este sitio de estudio se caracteriza por un estrato arbóreo maduro cuya dominancia relativa de *A. religiosa*, estimada a partir del área basal, es del 100%. Además, la comunidad vegetal arborea no muestra rasgos evidentes de disturbio (Choreño-Parra, 2018). Por esta razón, la condición del bosque en este sitio fue nombrada "bosque maduro de *Abies religiosa*" (BMA) (Figura 1A, Tabla 1).

Los dos sitios restantes se encuentran en la jurisdicción del Centro de Administración, Vigilancia y Monitoreo Ecológico “El Pantano”, al interior del PNDL, entre las coordenadas 19°18'18" N y 99°18'54" W. Aunque en ambos sitios *A. religiosa* es la especie dominante, la mayor parte de la vegetación ha sufrido cambios en su estructura ocasionados por eventos de disturbio ocurridos en 1998 asociados a un incendio forestal y a las posteriores actividades de manejo forestal (CONANP-SEMARNAT, 2006). Debido a esto, los dos sitios al interior del PNDL muestran distintas condiciones de modificación en la estructura del estrato arbóreo respecto a la condición no alterada del bosque.

En particular, la vegetación de uno de los sitios, al cual llamamos “bosque de *A. religiosa* en regeneración natural” (BRN) (Figura 1A, Tabla 1) ha estado expuesta mayormente a una regeneración natural tras los disturbios ocurridos. Como consecuencia, esta condición del bosque presenta un aumento en la dominancia relativa (estimada a partir del área basal) conjunta de las angiospermas latifoliadas de sucesión secundaria *Garrya laurifolia* Hartw. ex Benth, *Buddleja cordata* (Lundell ex E.M. Norman) E.M. Norman y *Ribes ciliatum* Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult (0.27%, 14.26% y 0.58%, respectivamente) y, en menor medida, de *Pinus* sp (1.23%). Sin embargo, *A. religiosa* aún es la especie dominante ya que presenta una dominancia relativa de 83.7% (Choreño-Parra, 2018).

Por su parte, en el sitio restante, además de la regeneración natural de la vegetación, existieron actividades de reforestación con una especie de *Pinus* no nativa (CONANP-SEMARNAT, 2006). Por esta razón, la estructura arbórea presenta un aumento en la dominancia relativa de *Pinus* sp. (20.9%), seguida de la angiosperma latifoliada *Garrya laurifolia* (13.5%). A pesar de ello, *A. religiosa* aún es la especie dominante en el sitio, ya que presenta una dominancia relativa del 65.6% (Choreño-Parra, 2018). Por lo tanto, esta condición del bosque fue llamada “bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación” (BRR). Por lo anterior, a partir de aquí, cada sitio (BMA, BRN y BRR) representa una condición distinta en la estructura del estrato arbóreo del bosque de *A. religiosa* (Figura 1A, Tabla 1).

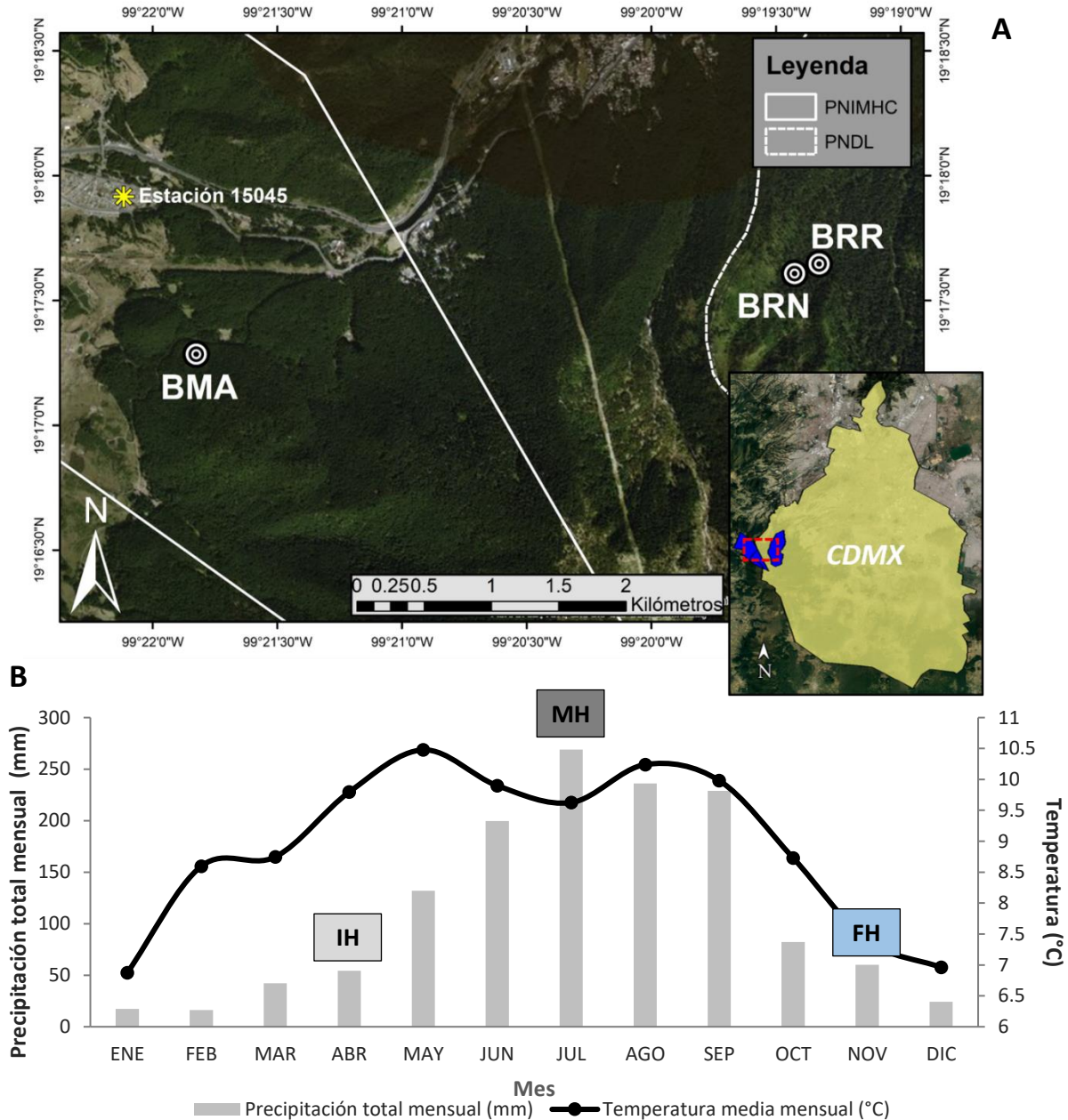


Figura 1. Condiciones y clima en el área de estudio. A) Condiciones del estrato arbóreo dentro de los Parques Nacionales Insurgente Miguel Hidalgo y Costilla (PNIMHC) y Desierto de los Leones (PNDL). BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación. El asterístico amarillo indica la localización de la estación climatológica 15045 “La Marquesa” (CONAGUA). B) Promedio de precipitación total mensual y temperatura media mensual entre los años 2012 y 2016 en el área de estudio. Se indican los meses que corresponden a cada época definida como IH: inicio de la época húmeda, MH: punto máximo de la época húmeda y FH: final de la época húmeda. Datos obtenidos de la estación climatológica 15045 “La Marquesa”.

Tabla 1. Estructura del estrato arbóreo en las condiciones de estudio.

Condición	Especie	Dominancia		Densidad	
		Abs (m ² ha ⁻¹)	Rel (%)	Abs (individuos ha ⁻¹)	Rel (%)
BMA	<i>Abies religiosa</i>	23.21	100	90.67	100
	Total	23.21	100	90.67	100
BRN	<i>Abies religiosa</i>	14.11	83.66	32	31.58
	<i>Pinus</i> spp.	0.21	1.23	21.33	21.05
	<i>Garrya laurifolia</i>	0.05	0.27	5.33	5.26
	<i>Buddleja cordata</i>	2.4	14.26	32	31.58
	<i>Ribes ciliatum</i>	0.1	0.58	10.67	10.53
	Total	16.86	100	101.33	100
BRR	<i>Abies religiosa</i>	14.99	65.63	32	9.38
	<i>Pinus</i> spp.	4.77	20.88	240	70.31
	<i>Garrya laurifolia</i>	3.08	13.49	69.33	20.31
	Total	22.84	100	341.33	100

Se muestran los datos de dominancia y densidad absolutos (Abs) y relativos (Rel). La dominancia se considera en términos del área basal. Ambos parámetros se estimaron a partir de especies arbóreas con un diámetro a la altura del pecho ≥ 3 cm. Retomado de Choreño-Parra (2018). BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación.

5.2. Fechas de muestreo

Con la finalidad de caracterizar el proceso de descomposición del mantillo durante la época húmeda, se eligieron fechas de muestreo con base en la precipitación registrada en el área de estudio (Figura 1B). De acuerdo con los datos promedio de precipitación total mensual, el primer incremento importante en la precipitación respecto al mes anterior en el área de estudio ocurrió en marzo, con un incremento del 261%. Específicamente, marzo registró una precipitación de 42.2 mm mientras que en febrero se reportaron 16.1 mm. Por su parte, en julio se presentó el momento con mayor precipitación mensual (268 mm) y en noviembre ocurrieron los últimos eventos de precipitación (60.1 mm) previos al inicio de la estación seca. Debido a ello se definió el mes de abril como el inicio de la estación húmeda (IH), julio como el punto máximo de precipitación en la estación húmeda (MH) y noviembre como el final de la estación húmeda (FH).

5.3. Diseño experimental

5.3.1. Campo

5.3.1.1. Diseño de muestreo

Con la finalidad de representar las condiciones de modificación del estrato arbóreo al interior del bosque estudiado, en cada condición de estudio (BMA, BRN y BRR) se delimitó un área de muestreo de 2500 m² a partir de un cuadrado de 50 m por lado. Esta área muestral es de la misma magnitud que la utilizada por Choreño-Parra (2018) en el mismo bosque, y cubre un área similar a la establecida para la elaboración del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (Comisión Nacional Forestal, 2014). En cada condición se estableció de manera aleatoria un transecto longitudinal de 50 m a favor de la orientación de la pendiente (BMA: norte, BRN: sureste, BRR: noreste) sobre el cual cada 10 m, a partir del inicio del transecto (0 m), se colocó un transecto perpendicular de 50 m, con la finalidad de que, en caso que hubiera algún efecto de la posición en la ladera sobre los resultados, poder identificarlo e incluir como covariable la posición en la ladera. Con base en lo anterior, se obtuvieron cinco transectos perpendiculares a la pendiente por cada condición (Figura 2).

5.3.1.2. Colecta de hojarasca

En cada transecto perpendicular se colocaron aleatoriamente dos trampas de hojarasca de 1 m de diámetro (0.79 m²) por 1 m de altura (Figura 2). De esta manera, se establecieron 10 trampas en cada condición, las cuales fueron colocadas en el mes de abril, que corresponde al inicio de lluvias (IH). El material vegetal acumulado en las trampas, excluyendo material leñoso <2mm de diámetro, fue colectado mensualmente durante nueve meses que corresponde al periodo de mayo de 2019 a enero de 2020.

5.3.1.3. Colecta de mantillo y suelo

De igual manera, sobre cada uno de los transectos perpendiculares, se seleccionó un punto aleatorio. En cada uno de los puntos seleccionados se trazó un cuadrado de 1 m por 1 m, el cual fue definido como punto de muestreo. En esta área de 1 m², a partir de los vértices y centro del cuadrado, se colectó una muestra de mantillo. Para ello, se colocó un anillo de PVC de 160 mm de diámetro sobre el mantillo y, con la ayuda de un cuchillo, se extrajo el material foliar y leñoso <2 mm al interior del anillo. Las cinco muestras fueron mezcladas dentro de una bolsa hermética para construir una muestra compuesta de mantillo por cada punto de muestreo. Una vez retirado el mantillo, se obtuvieron muestras del suelo subyacente en los vértices del cuadrado, de 0 a 10 cm de profundidad con una barrena tipo holandesa de 8 cm de diámetro (Figura 2). Las muestras fueron mezcladas para formar una muestra compuesta de suelo por punto de muestreo. Con base en este diseño, se obtuvieron cinco muestras compuestas de mantillo y cinco muestras compuestas de suelo por condición para cada fecha de muestreo.

Las muestras compuestas de mantillo y de suelo fueron colectadas el 27 de abril y el 27 de julio, que corresponden al inicio de la época húmeda (IH) y al mes con la mayor precipitación mensual (MH), respectivamente. En ambas fechas las muestras se colectaron en el mismo punto, sólo que en la segunda fecha se evitó el punto inmediato perturbado previamente. Esto se realizó con la finalidad de evaluar el proceso de descomposición a lo largo de la época de lluvia evitando la heterogeneidad espacial puntual, lo que permitió establecer un modelo estadístico de análisis de varianza de medidas repetidas (RMANOVA), como se explicará más adelante (Sección 5.5). Las muestras fueron transportadas en bolsas negras al Laboratorio de Biogeoquímica y Materia Orgánica del Suelo (BIOGEOMOS) del Instituto de Geología, UNAM, donde fueron almacenadas en oscuridad a 4°C hasta su análisis de acuerdo con Chávez-Vergara y colaboradores (2014).

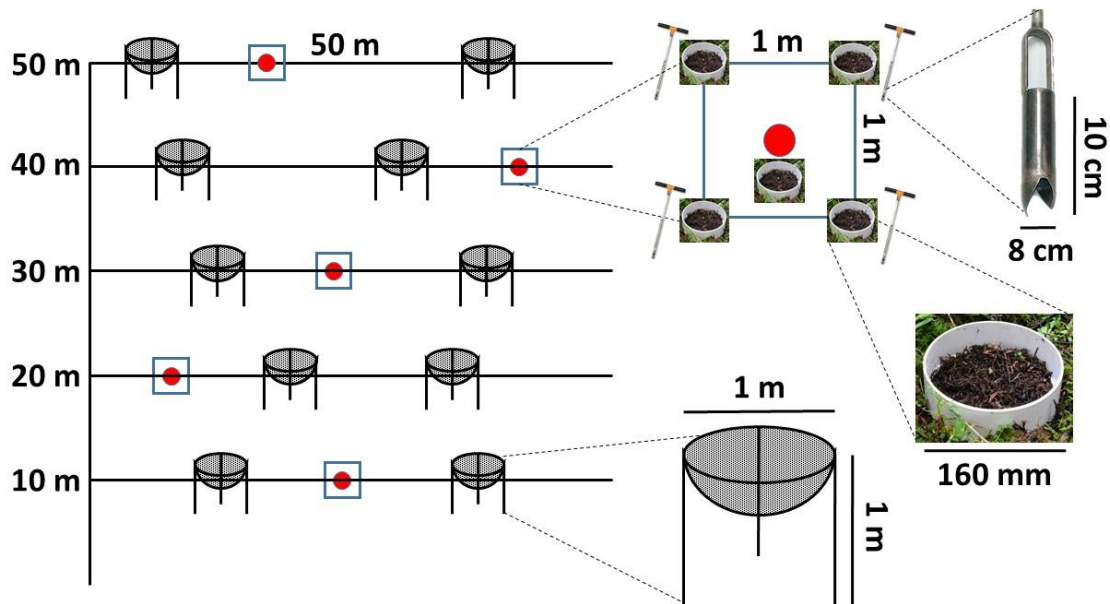


Figura 2. Método de obtención de las muestras de hojarasca, mantillo y suelo en las condiciones de estudio. Las figuras en color gris representan a las trampas de hojarasca colocadas de manera aleatoria en cada transecto perpendicular. Los círculos rojos sobre las líneas perpendiculares de 50 m representan puntos de muestreo de mantillo elegidos aleatoriamente. Los anillos de PVC colocados en los vértices y el centro del cuadrado de 1 m representan los puntos de obtención de las submuestras de mantillo. Las barrenas situadas en los vértices del cuadrado representan los puntos de obtención de las submuestras de suelo.

5.3.2. Experimento de descomposición

Para evaluar la descomposición de los residuos vegetales en las condiciones de campo, se realizó un experimento con base en el “Tea Bag Index” (Keuskamp *et al.*, 2013). Este método consiste en estimar la tasa de descomposición (k) y el factor de estabilización (S) de los residuos vegetales en distintos sitios, a partir de la diferencia en la masa del contenido de bolsas de té. Para este experimento se emplean de forma pareada bolsas de polietileno rellenas con té verde y otras con té rooibos, las cuales presentan composición química contrastante (donde el té verde es químicamente lábil y el té rooibos es químicamente recalcitrante).

En campo se colocaron debajo de la capa de mantillo tres bolsas de té verde y tres bolsas de té rooibos. Estas se posicionaron a 1 m de distancia de la trampa

de hojarasca más lejana al transecto principal, sobre el transecto perpendicular, en cada condición (Figura 2). Las bolsas fueron colocadas en abril de 2019 (IH) y colectadas 90 días después, en julio de 2019 (MH). En julio de 2019 se volvieron a colocar en el mismo punto otro conjunto de bolsas, las cuales fueron recolectadas 125 días después en noviembre de 2019, debido a que esta fecha corresponde al final de la época húmeda (FH),. Las bolsas colectadas fueron transportadas al Laboratorio de Biogeoquímica y Materia Orgánica del Suelo donde se limpiaron, secaron y vaciaron para determinar la masa residual al interior de las bolsas de acuerdo al método descrito por Keuskamp y colaboradores (2013). Con base en la pérdida de masa de las bolsas sujetas a descomposición en ambos periodos y la composición química de los dos tipos de té caracterizada por Keuskamp y colaboradores (2013), se calcularon los parámetros k y S para cada condición del estrato arbóreo en las épocas MH y FH. Para ello se utilizaron las ecuaciones propuestas por Keuskamp y colaboradores (2013):

$$(1) W_t = a_r e^{-kt} + (1 - a_r)$$

$$(2) S = 1 - a_v / H_v$$

En la ecuación 1, W_t representa la proporción de masa remanente de té rojo hasta el tiempo t ; a_r es la fracción lábil del té roibos, la cual se predice indirectamente a través de la pérdida de masa y la composición química del té verde; y k es la tasa inicial de descomposición del té roibos que se busca estimar. En la ecuación 2, S es el factor de estabilización; a_v es la fracción descompuesta de té verde basada en su pérdida de masa; y H_v es la fracción hidrolizable del té verde. Con base en la ecuación 2, la S se interpreta como la fracción lábil de té verde que es potencialmente hidrolizable pero que no se descompone después de la incubación.

5.3.3. Microcosmos

5.3.3.1. Experimento *in vitro* de cruza recíproca

Para analizar el efecto particular de las características químicas del mantillo y la comunidad microbiana sobre la mineralización potencial de C, se realizó un experimento de cruza recíprocas de mantillo y suelo. Para ello, se realizaron incubaciones aerobias *in vitro* como las que describirán posteriormente (sección 5.4.2.9), y para las cuales se emplearon 50 g de suelo fresco y 1.37 g de mantillo de las muestras obtenidas en el IH. Ambas masas fueron determinadas a partir de la proporción promedio entre la masa de mantillo y la masa de suelo (a 10 cm de profundidad) por m² en las condiciones de estudio (0.274 g de mantillo g⁻¹ de suelo). De esta forma, las cruza consistieron en colocar el suelo y mantillo en distintas combinaciones: 1) mantillo de una condición con suelo originado en alguno de las tres condiciones (tratamientos de mantillo común), 2) suelo de una condición con mantillo originado en alguno de las tres condiciones (tratamientos de suelo común) y 3) suelo de una condición con mantillo producido en la misma condición (tratamientos de condición propia) (Tabla 2). La designación de las muestras correspondió a la posición en la pendiente referida a través de los transectos perpendiculares. Esta designación se mantuvo en el experimento para hacer la cruz entre muestras de diferentes condiciones, pero ubicadas en la misma posición (Figura 2). Por ejemplo, el suelo obtenido en la línea perpendicular de 10 m en la condición BMA fue mezclado con el mantillo obtenido en la línea perpendicular de 10 m de la condición BMA, BRN o BRR.

La cuantificación de la mineralización potencial de C en los distintos tratamientos se realizó mediante el método descrito en la sección 5.4.2.9, en ocho fechas (días 2, 6, 13, 19, 27, 34, 44 y 54) a lo largo de 54 días. Además, la mineralización fue ponderada entre la masa seca total representada por el suelo y mantillo en conjunto. De esta manera se cuantificó cómo la mineralización de C en las incubaciones fue influida por el efecto de:

1. La procedencia del mantillo: a partir de la mineralización de C promedio de los tratamientos donde el mantillo proveniente de cada condición fue combinado con el suelo de las tres condiciones (tratamientos de mantillo común). Mediante estos tratamientos se evaluó el efecto de los rasgos químicos de cada tipo de mantillo sobre la descomposición.
2. La procedencia del suelo: a partir de la mineralización de C promedio de los tratamientos donde el suelo proveniente de cada condición fue mezclado con el mantillo de las tres condiciones (tratamientos de suelo común). Estos tratamientos están asociados al efecto de la comunidad microbiana perteneciente al suelo de cada condición sobre la descomposición.
3. Colocar suelo y mantillo provenientes de la misma condición: mediante la mineralización promedio de los tratamientos donde el mantillo de cada condición fue colocado en conjunto con el suelo de la misma condición (tratamientos de condición propia).

Tabla 2. Diseño experimental y efectos evaluados en el experimento de cruzas recíproca.

		MANTILLO			Promedio
		BMA	BRN	BRR	
SUELO	BMA	BMA/BMA	BMA/BRN	BMA/BRR	Efecto de suelo BMA
	BRN	BRN/BMA	BRN/BRN	BRN/BRR	Efecto de suelo BRN
	BRR	BRR/BMA	BRR/BRN	BRR/BRR	Efecto de suelo BRR
Promedio		Efecto de mantillo BMA	Efecto de mantillo BRN	Efecto de mantillo BRR	

Cada par en las celdas azules representa a los tratamientos donde el suelo proveniente de una condición fue mezclado con el mantillo proveniente de otra condición. El promedio de los tratamientos presentes en cada columna indica el efecto de la procedencia del mantillo sobre la mineralización de C. El promedio de los tratamientos presentes en cada fila indica el efecto de la procedencia del suelo sobre la mineralización de C. El promedio de los tratamientos en cada celda de la diagonal azul oscuro representa el efecto de colocar suelo y mantillo provenientes de la misma condición. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación

5.4. Análisis de laboratorio

5.4.1. Hojarasca

5.4.1.1. Biomasa de hojarasca

Las muestras de hojarasca obtenidas mensualmente fueron secadas en una estufa a 70°C durante 48 h y a peso constante. Posteriormente, se cuantificó la masa total y de acuerdo al origen de la hojarasca: latifoliadas, *Abies religiosa* y *Pinus* sp. La masa mensual y el acumulado de hojarasca en nueve meses se reportó en g m⁻². Adicionalmente, se calculó la masa relativa de hojarasca (%) en función de su origen, para cada mes y en cada condición.

5.4.1.2. N y P totales

Se pulverizó (<1 mm) una alícuota de cada muestra de hojarasca seca de los meses de mayo y junio en un molino de esferas modelo MM 400 marca Restch por 30 s⁻¹ a 30 golpes s⁻¹. El material seco y pulverizado proveniente de las dos trampas de cada transecto perpendicular (Figura 2) se mezcló para conformar una muestra compuesta por transecto. En este material se determinó la concentración total de N y P (mg g⁻¹) (Nt y Pt) colorimétricamente en un autoanalizador AA3 Marca Seal, como se describirá en la sección 5.4.2.4. Con los datos obtenidos se calculó la relación estequiométrica N:P.

5.4.2. Mantillo

A partir de las muestras compuestas de mantillo obtenidas en las condiciones de estudio durante las fechas denominadas IH y MH se evaluó la humedad, el pH, la concentración de nutrientes totales y disueltos, la estructura de la comunidad microbiana mediante su perfil de ácidos grasos (PLFAs), la actividad microbiana en

términos de la concentración de C y N inmovilizado, la actividad exoenzimática, y la mineralización de C.

5.4.2.1. Masa de mantillo

En cada condición y fecha de estudio se cuantificó la masa seca de mantillo por m² a partir de la masa fresca total de cada muestra compuesta, el área de los anillos usados para su obtención y del porcentaje de humedad de las muestras (ver la sección “porcentaje de humedad del mantillo”).

5.4.2.2. Porcentaje de humedad del mantillo

Se tomó una alícuota de 15 g de cada una de las muestras de mantillo obtenidas en el IH y MH, las cuales fueron secadas en una estufa a 70 °C durante 72 h y a peso constante. De esta manera se obtuvo material seco y se determinó el porcentaje de humedad en las muestras. Este valor se emplea para corregir por masa seca los valores de masa de mantillo y la concentración de nutrientes, actividad microbiana, mineralización de C y estructura de la comunidad microbiana que son determinados en mantillo fresco.

5.4.2.3. pH

Se midió el pH en agua en una relación (1:20 p/v) de las muestras a partir de 2 g de mantillo fresco y triturado en 40 mL de agua Milli-Q, el cual fue agitado a 140 rpm durante 30 minutos y posteriormente medido con un potenciómetro OrionVersa Star Pro, marca Thermo Scientific.

5.4.2.4. C, N y P totales

El material seco a 70°C se pulverizó (<1 mm) en un molino de esferas modelo MM 400 marca Restch por 30 s⁻¹ a 30 golpes s⁻¹. En este material se determinó la

concentración de C total (mg g^{-1}) (Ct) en un analizador coulométrico de carbono total (UIC modelo CM150, Chicago, USA). Esta determinación se realizó por un proceso de combustión seca y detección coulométrica (Huffman, 1977) del CO_2 liberado a partir de 0.01 g de mantillo.

La concentración total de N y P (mg g^{-1}) (Nt y Pt) se determinó colorimétricamente en un autoanalizador AA3 Marca Seal. Para ello, a 0.2 g de muestra de mantillo seca y triturada se le realizó una digestión ácida con 7 mL de H_2SO_4 concentrado, 3 mL de H_2O_2 30% y 1 g de mezcla digestora (K_2SO_4 y CuSO_4 como catalizador, en proporción 9:1). Posteriormente, las muestras digeridas fueron filtradas por Whatman #1 y se procedió a su cuantificación colorimétrica de N. La concentración de N fue medida mediante el método semi-Kjeldahl (Bremner, 1996) y para el P a través del método colorimétrico de molibdato después de la reducción con ácido ascórbico (Murphy y Riley, 1962).

Con los datos obtenidos se calcularon las relaciones estequiométricas C:N, C:P y N:P, las cuales se han usado como un indicador funcional de la demanda y consumo de un elemento respecto a otro por las comunidades microbianas durante la descomposición del mantillo (Sinsabaugh *et al.*, 2008; Moore *et al.*, 2011; Fanin *et al.*, 2016b). Los análisis de C, N y P total se realizaron en el Laboratorio de Biogeoquímica de Suelos del IIES, UNAM Campus Morelia.

5.4.2.5. C, N y P disueltos

Las formas disueltas de C, N y P fueron extraídas en 80 mL de agua desionizada a partir de 2 g de mantillo fresco y triturado. Las muestras fueron agitadas horizontalmente a 150 rpm durante 30 minutos. Los extractos fueron filtrados a través de papel filtro Whatman #1 y posteriormente mediante un sistema de vacío con una membrana de $0.45 \mu\text{m}$ de nitrocelulosa. El C orgánico disuelto (COD) del mantillo fue determinado por combustión seca y detección coulométrica del CO_2 liberado en 0.5 mL de extracto filtrado (Huffman, 1977). Lo anterior se realizó mediante un analizador coulométrico de carbono total (UIC modelo CM150, Chicago, USA). El N y P disueltos se determinaron con base en las siguientes

fracciones: Total, Orgánico e Inorgánico. Los totales disueltos de N y P se obtuvieron mediante la cuantificación colorimétrica del resultante de una digestión ácida realizada con una mezcla de 25 mL de extracto, 1 mL de H₂SO₄ concentrado y 1 mL de H₂O₂ 30%. La alícuota digerida fue filtrada mediante filtros Whatman #1 y leído colorimétricamente como NH₄⁺ y -PO₄⁻ en un autoanalizador AA3 Marca Seal. Las formas inorgánicas de N y P fueron cuantificadas colorimétricamente del extracto filtrado a través de la membrana de 0.45 µm en analizador antes mencionado, de esta fracción se distinguió la concentración de NH₄⁺, NO₃⁻ y -PO₄⁻. De esta manera, el NOD fue calculado como la diferencia entre el NH₄⁺ soluble posterior a la digestión y el NH₄⁺ soluble del extracto sin digerir. El POD fue calculado como la diferencia entre el -PO₄⁻ soluble posterior a la digestión y el -PO₄⁻ soluble cuantificado del extracto sin digerir. Con los datos obtenidos se calcularon las relaciones estequiométricas COD:NOD, COD:POD y NOD:POD, como indicadores funcionales de la despolimerización y demanda de formas accesibles de un elemento respecto a otro por las comunidades microbianas del mantillo (Waldrop y Zak, 2006; Tian *et al.*, 2010). Además, pueden reflejar procesos como la lixiviación de nutrientes debido a la precipitación (Fröberg *et al.*, 2007). Las unidades están reportadas como µg C g⁻¹, µg N g⁻¹ y µg P g⁻¹ para el COD, NOD y POD, respectivamente. Estos análisis se realizaron en el Laboratorio de Biogeoquímica de Suelos del IIES, UNAM Campus Morelia.

5.4.2.6. C y N en biomasa microbiana

El C y N en la biomasa microbiana (C_{mic} y N_{mic}) presente en las muestras de mantillo se determinaron por el método de extracción directa por fumigación con cloroformo (Vance *et al.*, 1987; Joergensen, 1996). Se tomó una alícuota de 2 g de muestra fresca y triturada, la cual fue fumigada e incubada en ausencia de cloroformo durante 24 h a 25 °C, y extraída en K₂SO₄ 0.5 M. Simultáneamente, una segunda alícuota de 2 g fue fumigada con cloroformo e incubada durante 24 h a 25 °C, seguida de una extracción en K₂SO₄ 0.5 M. Los extractos fueron agitados a 150 rpm por 30 min y filtrados a través de filtros Whatman #1. En una alícuota (0.5 mL)

de cada extracción se determinó el C orgánico total con el empleo de un analizador coulométrico de carbono total (UIC modelo CM150, Chicago, USA). De esta manera, el Cmic (mg Cmic g⁻¹) de cada muestra de mantillo se cuantificó como la diferencia del C orgánico total entre el extracto fumigado con cloroformo y el fumigado en ausencia de cloroformo.

El N en la biomasa microbiana (Nmic) se determinó a partir de 30 mL de cada extracción, el cual fue sometido a una digestión ácida con 10 mL de H₂SO₄ concentrado y 0.6 mL de CuSO₄ 19 M. Las muestras digeridas fueron pasadas a través de papel filtro Whatman #1 y la concentración de N se cuantificó colorimétricamente como N total en un autoanalizador AA3 Marca Seal INC. El Nmic (mg Nmic g⁻¹) de cada muestra de mantillo se cuantificó como la diferencia del N total entre el extracto fumigado con cloroformo y el fumigado en ausencia de cloroformo. A partir de ambas determinaciones se obtuvo la relación Cmic:Nmic como un indicador funcional de la proporción de un nutriente inmovilizado por la comunidad microbiana respecto a otro. Además, las elevadas relaciones Cmic:Nmic se han relacionado con una mayor abundancia de hongos en comparación con bacterias (Fanin *et al.*, 2016b). Los análisis de C y N microbianos se realizaron en el Laboratorio de Biogeoquímica de Suelos del IIES, UNAM Campus Morelia.

5.4.2.7. Actividad enzimática y actividad enzimática específica (AAE)

Se evaluó la actividad de distintas exoenzimas asociadas a la despolimerización de moléculas orgánicas para la obtención de C, N y P por la comunidad microbiana, las cuales fueron: polifenol oxidasa (POX), β-glucosidasa (BG), lipasa en butirato (LP), N-acetil-glucosaminidasa (NAG), leucina aminopeptidasa (LAP), fosfomonoesterasa (FME); mientras que la actividad de la deshidrogenasa (DH) se empleó como un indicador de la actividad metabólica microbiana. La actividad de las enzimas hidrolíticas (BG, LP, NAG, LAP, y FME) se determinó a través de la medición colorimétrica del p-nitrofenol (pNP) liberado a partir de los sustratos 4-pNP-β-glucopiranosido (actividad de la BG), 4-pNP-butirato (actividad de la LP), β-D-glucosaminidasa (actividad de la NAG), L-Leucin-p-nitroanilina (actividad de la

LAP), y pNP-fosfato (actividad de la FME) (Verchot y Borelli, 2005; Fioretto *et al.*, 2009; German *et al.*, 2011; Chávez-Vergara *et al.*, 2014).

Para la determinación de la BG, LP, NAG, LAP y FME en las muestras de mantillo de ambas fechas (t_0 y t_1), se tomaron 0.5 g de mantillo fresco y triturado de cada muestra, los cuales fueron colocados en tubos de centrifuga de 50 mL. A cada tubo se le agregaron 30 mL de MUB (Modified Universal Buffer) ajustado al pH promedio de las muestras (6.27 para el IH y 6.48 para el MH). Estos tubos se agitaron horizontalmente a 120 rpm y 25°C durante 15 minutos. Se analizaron tres réplicas de cada muestra, para lo cual se depositaron 670 μ L del homogeneizado previamente preparado (mantillo y MUB) dentro de tubos de microcentrifuga de 1.5 mL. Posteriormente se adicionaron 670 μ L del sustrato específico para cada enzima al interior de los tubos. Los sustratos fueron preparados en una concentración de 5 mM agregando un buffer de acetatos 0.2 M (ácido acético 0.2 M más acetato de sodio tri-hidratado 0.2 M) a pH de 5. Adicionalmente se prepararon controles de muestra y de sustrato agregando 670 μ L de MUB y 670 μ L del homogeneizado o el sustrato correspondiente, respectivamente, en los tubos de microcentrifuga.

Todos los tubos (réplicas de las muestras, controles de muestra y sustrato) fueron colocados en una incubadora refrigerada con agitación LSI 3016R marca LABTECH con movimiento oscilatorio, donde fueron agitados horizontalmente a 200 rpm y a la temperatura media del área de estudio (10 °C) durante 2 h. Finalizada la incubación, los tubos se centrifugaron a 10,000 rpm durante 2 min y se tomaron alícuotas de 750 μ L a partir del centrifugado, las cuales fueron transferidas a tubos cónicos de 15 mL con 3 mL de agua desionizada. A cada tubo se le agregaron 75 μ L de NaOH 1 N para detener la reacción entre las enzimas y el sustrato y promover un cambio en la coloración de las muestras. Los tubos fueron agitados y su contenido fue leído colorimétricamente mediante un espectrofotómetro SP-V-1000, DLAB ajustado a una longitud de onda (λ) de 410 nm. La concentración de pNP detectado fue corregida restando los valores de absorbancia de los controles de muestra y de sustrato combinados. Los resultados se reportan en μ mol pNP $g^{-1} h^{-1}$.

Por otro lado, a partir de una alícuota de cada muestra de la misma extracción utilizada para las hidrolasas, se determinó la actividad de la POX

mediante la cuantificación colorimétrica de ATBS (2,2'-azino-bis(3-ethylbenzothiazoline-6-sulfonic acid)) sujeto a oxidación bioquímica (Chávez-Vergara *et al.*, 2014). El volumen y los tiempos de preparación fueron los mismos que para las hidrolasas, pero en este caso el contenido de los tubos salidos de la centrifugación fue medido directamente (sin adición de NaOH y agua desionizada) por colorimetría a una longitud de onda (λ) de 460 nm. El resultado se reporta como $\mu\text{mol tir g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, ya que en este caso la curva de calibración fue elaborada con tirosina.

La actividad de la DH se realizó de acuerdo con una modificación al método descrito por Alef (1995), el cual está basado en la reducción de cloruro de 2, 3, 5-trifeniltetrazolio (TTC) para la formación del rojo de trifeniltetrazolio formazan (TPF). Para llevar a cabo el ensayo se pesaron 0.5 g de mantillo fresco y triturado por muestra, los cuales fueron colocados en tubos cónicos oscuros de 15 mL. A cada tubo se le adicionó 1 mL de una solución al 1% de TTC en buffer Tris a pH 7.6, y se elaboraron tres muestras blanco únicamente con la solución de TTC. Las muestras se colocaron en una incubadora refrigerada con agitación LSI 3016R marca LABTECH con movimiento oscilatorio donde se fijaron horizontalmente a 250 rpm y 10 °C durante 24 h en oscuridad. Concluida la incubación, se adicionaron 8 mL de acetona grado analítico a cada tubo y se agitaron a 120 rpm durante 2 h en oscuridad y a 10°C. Finalizado dicho tiempo, los tubos se centrifugaron y se realizó la lectura colorimétrica de cada muestra a una longitud de onda (λ) de 546 nm en un espectrofotómetro SP-V-1000, marca DLAB. A la lectura final de cada muestra se le sustrajo el valor promedio de los tres blancos y se ajustó mediante la ecuación descrita en Alef (1995). Los resultados se expresan en $\text{mg TPF g}^{-1} \text{ d}^{-1}$.

De acuerdo con Waldrop *et al.* (2000), se obtuvo la actividad enzimática específica (AEE) de las muestras al dividir la actividad enzimática de las distintas enzimas entre el contenido de C o N en la biomasa microbiana (C_{mic} o N_{mic}). Funcionalmente, la AEE permite evaluar si los recursos adquiridos por los microorganismos son destinados a la producción de enzimas o a su almacenamiento en la biomasa microbiana (Steinweg *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2013). Por lo tanto, refleja la eficiencia del metabolismo microbiano en cuanto a su

capacidad para almacenar C en su biomasa mediante la producción de enzimas (Romaní *et al.*, 2006; Moorhead *et al.*, 2012). La AEE está expresada como μmol de pNP o tirosina producida por miligramo de C_{mic} por hora ($\mu\text{mol mg}^{-1} C_{mic} h^{-1}$) para la actividad de la POX, BG y LP, μmol de pNP por miligramo de N_{mic} por hora ($\mu\text{mol mg}^{-1} N_{mic} h^{-1}$) para la NAG y LAP, y mg de TPF producido por miligramo de C_{mic} por día ($\text{mg TPF mg}^{-1} C_{mic} d^{-1}$) para la actividad de la DH.

5.4.2.8. Eficiencia en el uso del carbono

De acuerdo con Sinsabaugh *et al.* (2016), se estimó la Eficiencia en el Uso del Carbono (EUC) por parte de las comunidades microbianas en las distintas condiciones de estudio mediante las siguientes ecuaciones:

$$(3) EUC_{C:X} = EUC_{max} [S_{C:X} / (S_{C:X} + K_X)], \text{ donde:}$$

$$(4) S_{C:X} = (1/AE_{C:X})(B_{C:X}/L_{C:X})$$

En ambas ecuaciones, X representa un nutriente (e.g. N o P). En la ecuación 1, EUC indica la eficiencia máxima en el uso de carbono por los microorganismos, estimada como 0.6; K_X representa la constante de Michaelis-Menten de las enzimas, la cual toma un valor de $K_X=0.5$. En la ecuación 2, $AE_{C:X}$ representa la suma de la actividad de enzimas asociadas a la obtención de C dividida entre la suma de la actividad de enzimas asociadas a la obtención del nutriente X a partir de distintos sustratos; $L_{C:X}$ representa la composición química del sustrato en términos de su relación estequiométrica (C:X); y $B_{C:X}$ indica la inmovilización de C y el Nutriente X en la biomasa microbiana en términos de su relación estequiométrica ($C_{mic}:X_{mic}$).

De esta manera, funcionalmente el EUC indica la capacidad de las comunidades microbianas para maximizar su crecimiento (representado por el C_{mic}) a través de la producción de enzimas (representado por $AE_{C:X}$), en función de las diferencias entre sus requerimientos de C y nutrientes (representado por la relación $C_{mic}:X_{mic}$) y la composición química de su sustrato (representado por la relación C:X). Por lo tanto, una mayor EUC toma valores más altos.

Originalmente, el cálculo de este indicador involucra exclusivamente la actividad de las enzimas BG (obtención de C) y NAG y/o LAP (obtención de N) y el uso de C y N o P totales. Sin embargo, en este trabajo se estimó un indicador $EUC_{C:N}$ mediante el uso de las enzimas BG, NAG y LAP (EUC_{BNL}) y otro $EUC_{C:N}$ con las enzimas POX, NAG y LAP (EUC_{PNL}), con la finalidad de evaluar la eficiencia en el uso del carbono por los microorganismos a partir de sustratos con composición química contrastante. Adicionalmente, para ambas estimaciones se usaron el C y N totales (EUC_{BNLt} y EUC_{PNLt}) y, además, sus formas disueltas (COD y NOD) (EUC_{BNLd} y EUC_{PNLd}), ya que representan las formas de la materia orgánica que son directamente accesibles para los microorganismos.

5.4.2.9. Mineralización potencial de C en el mantillo y coeficiente metabólico (qCO_2)

Se cuantificó la tasa de mineralización potencial de C mediante incubaciones aeróbicas *in vitro* (Chávez-Vergara *et al.*, 2016). Para ello, se colocaron 2 g de mantillo fresco y triturado en tubos de PVC de 5 cm de diámetro y con el fondo cubierto con una malla de poliéster. Cada tubo fue colocado al interior de un frasco de vidrio en conjunto con un vial con 10 mL de NaOH 0.5 N. Los frascos fueron sellados e incubados en oscuridad a 25 °C durante 13 días. En tres fechas durante este lapso (días 2, 6 y 13), el CO_2 liberado dentro de cada frasco fue colectado en el vial de NaOH y posteriormente cuantificado mediante la precipitación con 5 mL de BaCl 1 N y titulación con HCl 0.5 N usando fenolftaleína como indicador (Coleman *et al.*, 1977). Las incubaciones fueron humedecidas con agua desionizada los mismos días en que se determinó la concentración de CO_2 . La mineralización potencial de C en el mantillo acumulada en los 13 días (mineralización de C) está expresada como $\mu g CO_2-C g^{-1} 13 d^{-1}$.

Adicionalmente, se calculó el cociente metabólico (qCO_2) al dividir la mineralización potencial de C acumulado en 13 días (CO_2 acumulado) entre el contenido de C en la biomasa microbiana (C_{mic}) (Anderson y Domsch, 1993). El qCO_2 indica qué proporción del C obtenido por las comunidades microbianas es

respirada en forma de CO₂ y qué fracción es acumulada la biomasa de los microorganismos (Manzoni *et al.*, 2012; Pinzari *et al.*, 2017). Por esta razón, de manera similar a la AEE, es un indicador de la eficiencia metabólica de las comunidades microbianas en el uso del C, con magnitudes altas señalando una menor eficiencia. El qCO₂ está reportado como $\mu\text{g CO}_2\text{-C } \mu\text{g}^{-1} \text{Cmic } 13 \text{ d}^{-1}$.

5.4.2.10. Estructura de la comunidad microbiana del mantillo y suelo mediante el perfil de ácidos grasos

Se evaluó la estructura de la comunidad microbiana de las muestras de mantillo y suelo en la primera fecha de recolecta (IH) mediante la cuantificación de ácidos grasos derivados de fosfolípidos de la membrana celular (PLFAs). Esta herramienta se basa en la presencia de ácidos grasos que se localizan de manera específica en la membrana celular de distintos grupos de microorganismos. Debido a ello, permite evaluar a las comunidades microbianas en términos de la abundancia de distintos grupo microbiano de bacterias y hongos (Frostegård *et al.*, 2011). En este trabajo, se evaluaron los perfiles de PLFAs asociados con bacterias gram negativas (G-), bacterias gram positivas (G+), actinobacterias (Act), hongos micorrízico-arbusculares (HMA) y hongos saprótrofos (HSAP), los cuales son organismos involucrados en la descomposición del mantillo. Los distintos PLFAs que fueron utilizados para evaluar a cada uno de estos grupos se muestran en la Tabla 3 y están basados en los trabajos de Frostegård y Bååth (1996), Bååth (2003) y Willers y colaboradores (2015). Estos ácidos grasos son nombrados de acuerdo con su longitud, seguido del número de dobles enlaces, la posición de sólo el primer doble enlace a partir del carbono ω (el más alejado del grupo carboxilo) y si el doble enlace es cis (c) o trans (t) (Willers *et al.*, 2015). Por ejemplo, el ácido graso 18:1 ω 6c, tiene 18 carbonos y un doble enlace cis entre los carbonos 12 y 13. En algunos casos los ácidos grasos tienen grupos metilo (Me) o hidroxilo (OH).

Tabla 3. PLFAs cuantificados asociados a distintos grupos microbianos.

Grupo microbiano	PLFAs
G-	12:0 2OH; 12:0 3OH; 15:1 ω 6c; 16:0 2OH; 16:0 3OH; 18:0 3OH, 17:0 cyclo; 19:0 cyclo ω 8c
G+	a13:0; i13:0; i14:0; i15:0; a15:0; i16:0; a17:0; i17:0; i18:0
Act	10Me16:0; 10Me17:0; 10Me18:0
HMA	16:1 ω 5c; 18:1 ω 9c
HSAP	18:2 ω 6,9c

Particularmente, la cadena 18:2 ω 6,9c se ha usado como un indicador de la abundancia de HSAP (Frostegård y Bååth, 1996). Sin embargo, también ha sido identificada en hongos ectomicorrízicos (HECM), principalmente en muestras de suelo (Olsson, 1999; Anthony *et al.*, 2017). Ambos grupos de microorganismos se separan espacialmente a lo largo del perfil de suelo, donde los HSAP son más abundantes en el mantillo, mientras que los HECM dominan conforme aumenta la profundidad del suelo (Lindahl *et al.*, 2006; Carteron *et al.*, 2020). Debido a ello, en este trabajo se considera que la abundancia de la cadena 18:2 ω 6,9c en el mantillo está más relacionada con la abundancia de HSAP.

De cada muestra de mantillo y suelo recolectada en la primera fecha (IH) se tomó una alícuota de 10 g, la cual fue secada en una estufa a 35°C durante 40 h para no dañar las cadenas de ácidos grasos. El material seco fue triturado en un molino de esferas modelo MM 400 marca Restch por 30 segundos a 30 golpes s⁻¹. Posteriormente, se colocaron 5 g de mantillo y suelo secos y triturados dentro de frascos de plástico y se procedió a liofilizar el material durante 33 h a -55°C y 0 atm. A partir de 2 g de las muestras liofilizadas de suelo y 250 mg de mantillo se realizó la cuantificación de grupos microbianos por perfiles de ácidos grasos (FAME-MIDI). Para ello, las muestras fueron sometidas a cuatro pasos: saponificación alcalina, metilación ácida, extracción de FAME y lavado del extracto. La identificación de los compuestos obtenidos se llevó a cabo con un cromatógrafo de gases “Agilent 7890B” y con un estándar externo de concentración conocida.

El análisis posterior se realizó con el Sistema de Identificación Microbiana “MIDI”, usando el método “TSBA6”, el cual compara el perfil de lípidos con una

biblioteca y cepas de referencia de microorganismos cultivables, especialmente aerobios y anaerobios de bacterias y levaduras. De esta manera se identificaron los grupos microbianos y se obtuvo la abundancia por cada cadena de ácido graso y por cada grupo de microorganismos (G-, G+, Act, HMA y HSAP). Los análisis fueron realizados en el Laboratorio Nacional en Innovación Ecotecnológica para la Sustentabilidad (LANIES) del IIES, UNAM Campus Morelia.

Con base en lo anterior, se calculó la relación Hongo/Bacteria (H:B) en las muestras de mantillo y suelo a partir de la abundancia de los PLFAs de HSAP y la suma de los marcadores de bacterias G- y G+ (Bact). De la misma manera, se estimó la relación entre bacterias G- y G+ (G-:G+) (Frostegård y Bååth, 1996). Además, se obtuvo la abundancia relativa de cada ácido graso y de los grupos microbianos en cada condición estudiada. A partir de la abundancia relativa de las cadenas individuales de ácidos grasos se calculó el Índice de Diversidad de Shannon-Weaver (H'), el Índice de equitatividad de las cadenas (J), y se construyeron gráficas de rango-abundancia en las condiciones de estudio.

5.5. Análisis estadísticos

Para evaluar el proceso de descomposición en distintas condiciones de la estructura de la comunidad vegetal arbórea en dos épocas, se realizaron análisis univariados de cada parámetro estimado. De esta manera, en cada caso se obtuvo un diseño con dos factores: condición del estrato arbóreo, con tres niveles (BMA, BRN y BRR), y época de descomposición, con dos niveles con medidas repetidas (IH y MH). Las diferencias de cada variable entre las condiciones del estrato arbóreo y entre el inicio y el máximo de la época húmeda (IH y MH), se evaluaron mediante pruebas de Análisis de Varianza de Medidas Repetidas (RMANOVA). De manera similar, para evaluar las diferencias de cada parámetro del Tea Bag Index (k y S) entre la época húmeda y el final de la época húmeda (FH) en que se realizó el experimento, se realizaron los RMANOVA. Las diferencias en la masa de hojarasca acumulada en nueve meses y las relaciones H:B y G-:G+ en mantillo y suelo de las condiciones

durante el IH se evaluaron mediante pruebas de Análisis de Varianza de una vía (*One-way ANOVA*).

Para comparar la mineralización potencial de C entre las condiciones del estrato arbóreo en el IH, para los tratamientos de mantillo y suelo comunes del experimento de cruza recíproca, se realizó un Análisis de Varianza factorial (ANOVA factorial) con dos factores principales: 1) procedencia del mantillo, con tres niveles (BMA, BRN y BRR), y 2) procedencia del suelo, con tres niveles (BMA, BRN y BRR). Los resultados de los análisis univariados fueron considerados significativos cuando $p < 0.1$ debido al bajo tamaño de muestra por cada condición en cada época ($n=5$). Los análisis significativos fueron seguidos por una prueba post hoc de Fisher. Para cumplir con los supuestos de cada prueba los datos fueron transformados con el logaritmo base 10 en los casos requeridos. Los análisis univariados se realizaron con Statistica 10.0.

De manera complementaria se llevaron a cabo distintos análisis estadísticos multivariados con las variables cuantificadas en las muestras de mantillo y suelo. De esta manera se analizó la correlación entre las variables evaluadas a partir del Coeficiente de correlación de Pearson con los datos correspondientes a: 1) las tres condiciones y las dos épocas, 2) las tres condiciones del inicio de la época húmeda, 3) las tres condiciones del máximo de la época húmeda y 4) cada condición de cada época. Para evaluar si las muestras de mantillo de las tres condiciones durante el IH se agrupaban en función de la abundancia relativa de las cadenas individuales de ácidos grasos de los distintos grupos microbianos, se realizó un Análisis de agrupamiento. Para ello se utilizó el índice de disimilitud de Bray-Curtis, ya que no es sensible a cadenas individuales abundantes o ausentes.

Por su parte, para evaluar la influencia del pH y los rasgos químicos del mantillo sobre la abundancia de grupos microbianos en las condiciones de estudio durante el IH, se realizaron dos Análisis de Redundancia (ARD). El primer ARD utilizó el pH y variables químicas absolutas, el cual involucró una matriz de variables conformada por la abundancia de los grupos microbianos (G-, G+, Act, HMA y HSAP) en función de una matriz conformada por el pH y la concentración de nutrientes totales (Ct, Nt y Pt) y disueltos (COD, NOD y POD). El segundo ARD

utilizó el pH y atributos funcionales de la composición química del mantillo, el cual incluyó una matriz de variables conformada por la abundancia de los grupos microbianos en función de una matriz conformada por el pH y las relaciones estequiométricas entre nutrientes (C:N, C:P, N:P, COD:NOD, COD:POD y NOD:POD).

De manera similar, para evaluar la influencia de la abundancia de grupos microbianos sobre la actividad microbiana del mantillo en las condiciones de estudio durante el IH, se realizaron dos ARD. El primero utilizó variables absolutas de actividad microbiana, en el cual una matriz conformada por la actividad de las enzimas (POX, BG, LP, NAG, LAP, FME y DH) y el C y N en biomasa microbiana, estuvo en función de una matriz con la abundancia de los grupos microbianos (G-, G+, Act, HMA y HSAP). El segundo incluyó variables funcionales de la actividad microbiana, donde una matriz conformada por la AEE de las enzimas (AEE POX, AEE BG, AEE LP, AEE NAG, AEE LAP, AEE FME, AEE DH) y la relación $C_{mic}:N_{mic}$, estuvo en función de la abundancia de los grupos microbianos.

Para evaluar la influencia del pH y los rasgos químicos del mantillo sobre la actividad microbiana en las condiciones y fechas de estudio se realizaron dos Análisis de Redundancia (ARD). El primer ARD utilizó el pH y variables absolutas, el cual involucró una matriz de variables conformada por la inmovilización de C y N en biomasa microbiana y la actividad enzimática (POX, BG, LP, NAG, LAP, FME y DH) en función de una matriz conformada por el pH y la concentración de nutrientes totales (Ct, Nt y Pt) y disueltos (COD, NOD y POD). El segundo análisis incluyó el pH y atributos funcionales, donde una matriz conformada por la relación $C_{mic}:N_{mic}$ y la actividad enzimática específica (AEE POX, AEE BG, AEE LP, AEE NAG, AEE LAP, AEE FME y AEE DH) estuvo en función de una matriz conformada por el pH y las relaciones estequiométricas entre nutrientes totales (C:N, C:P y N:P) y disueltos (COD:NOD, COD:POD y NOD:POD). Las variables utilizadas en los ARD fueron seleccionadas *a priori*. Los datos de las variables usadas en los ARD fueron escalados para evitar que la escala de cada variable influyera en los análisis. Además, la significancia de los ARD fue evaluada con una prueba de permutación.

Para evaluar si la interacción entre diferentes variables del mantillo era distinta entre las épocas y condiciones se realizaron dos Análisis de Discriminante Lineal (ADL). Para cada análisis se seleccionaron distintas variables *a priori*. El primer análisis incluyó el pH y variables absolutas en el mantillo (Ct, Nt, Pt, COD, NOD, POD, Cmic, Nmic y actividad de la POX, BG, LP, NAG, LAP, FME y DH). El segundo análisis involucró el pH y atributos funcionales en el mantillo (C:N, C:P, N:P, COD:NOD, COD:POD, NOD:POD, Cmic:Nmic, AEE POX, AEE BG, AEE LP, AEE NAG, AEE LAP, AEE FME y AEE DH). Ambos ADL fueron realizados sin y con validación cruzada tipo “leave-one-out”. Para cumplir con los supuestos de los ADL los datos fueron transformados con el logaritmo base 10. Además, las variables fueron escaladas para evitar que su escala influyera en los análisis.

Finalmente, se evaluó el efecto de múltiples variables sobre la mineralización de C en el mantillo en las tres condiciones del estrato arbóreo durante ambas épocas. Para ello se realizaron análisis de regresión múltiple por pasos “hacia atrás”, tomando como predictores iniciales los dos mismos conjuntos de variables utilizados en los ADL y descartando aquellas variables correlacionadas. Los análisis se realizaron con los datos correspondientes a: 1) las tres condiciones y las dos épocas, 2) las tres condiciones del IH, 3) las tres condiciones del MH. Los resultados de los análisis multivariados fueron considerados como significativos cuando $p < 0.05$. Estos fueron realizados utilizando Statistica 10.0 y R Versión 3.6.3.

6. Resultados

6.1. Hojarasca

6.1.1. Masa de hojarasca

El ANOVA de una vía indicó que no hubo un efecto de las condiciones del estrato arbóreo sobre la biomasa seca de hojarasca acumulada en nueve meses ($F=1.57$; $p=0.22$). Particularmente, la biomasa de hojarasca fue de 283.4 g m^{-2} en la condición del bosque maduro (BMA), 278.1 g m^{-2} en el bosque con regeneración natural (BRN) y de 233.5 g m^{-2} en el bosque con regeneración y reforestación (BRR) (Figura 3A, Tabla S1). De acuerdo con la Figura 3B, en la condición BMA la masa seca de hojarasca producida provino principalmente de *Abies religiosa*. En esta condición, la máxima producción de hojarasca ocurrió en junio, con 62.4 g m^{-2} y estuvo constituida mayoritariamente por residuos foliares verdes. A partir de junio, la curva de producción de hojarasca fue en descenso hasta el final de la colecta.

Por su parte, en cada mes, en las condiciones BRN y BRR se depositó hojarasca proveniente de *A. religiosa*, *Pinus* sp. y especies latifoliadas (Figura 3B). La masa de hojarasca producida por *A. religiosa* tendió a ser mayor que la producida por pino o especies latifoliadas en la mayoría de los meses. En ambas condiciones, el punto máximo de producción de hojarasca de *A. religiosa* ocurrió en agosto, dos meses después de lo reportado en la condición BMA. Particularmente, en este mes se produjeron 36.5 g m^{-2} de hojarasca de *A. religiosa* en la condición BRN y 28.4 g m^{-2} en la BRR. A partir de agosto, las curvas de producción de hojarasca de *A. religiosa* se comportaron de manera similar entre las tres condiciones, aunque fueron de menor magnitud en las condiciones con modificación del estrato arbóreo (Figura 3B, Tabla S1).

En las condiciones BRN y BRR, la producción de hojarasca de pino siguió un patrón mensual similar al de *A. religiosa*, con una producción máxima de hojarasca en el mes de agosto. Sin embargo, la condición BRN mostró una mayor masa (32.5 g m^{-2}) respecto a la BRR (14.4 g m^{-2}) en este mes. Por su parte, las curvas de

producción de hojarasca proveniente de especies latifoliadas fueron similares entre ambas condiciones, con los máximos puntos de producción entre septiembre y noviembre. Además, la masa producida fue similar entre ambas condiciones (Figura 3B, Tabla S1).

La hojarasca de *A. religiosa* representó casi la totalidad de la hojarasca producida mensualmente en la condición BMA (\bar{X} =97.7%) y una amplia proporción de la masa total producida en las dos condiciones con modificación del estrato arbóreo (BRN: \bar{X} =45%; BRR: \bar{X} =42.7%). En las condiciones BRN y BRR, *A. religiosa* y *Pinus* sp. produjeron conjuntamente una mayor proporción de hojarasca respecto a las especies latifoliadas (BRN: \bar{X} =83.9%; BRR: \bar{X} =75%). En la mayoría de los meses, en la condición BRN se depositó una mayor proporción de hojarasca de pino (\bar{X} =38.9%) respecto a la de especies latifoliadas (\bar{X} =16.1%). En la condición BRR se produjo en promedio una mayor proporción de hojarasca de pino (\bar{X} =32.3%) respecto a las especies latifoliadas (\bar{X} =25%). Sin embargo, en algunos meses (mayo y septiembre a diciembre) existió una mayor proporción de especies latifoliadas, incluyendo un mes previo al MH (Figura 3C).

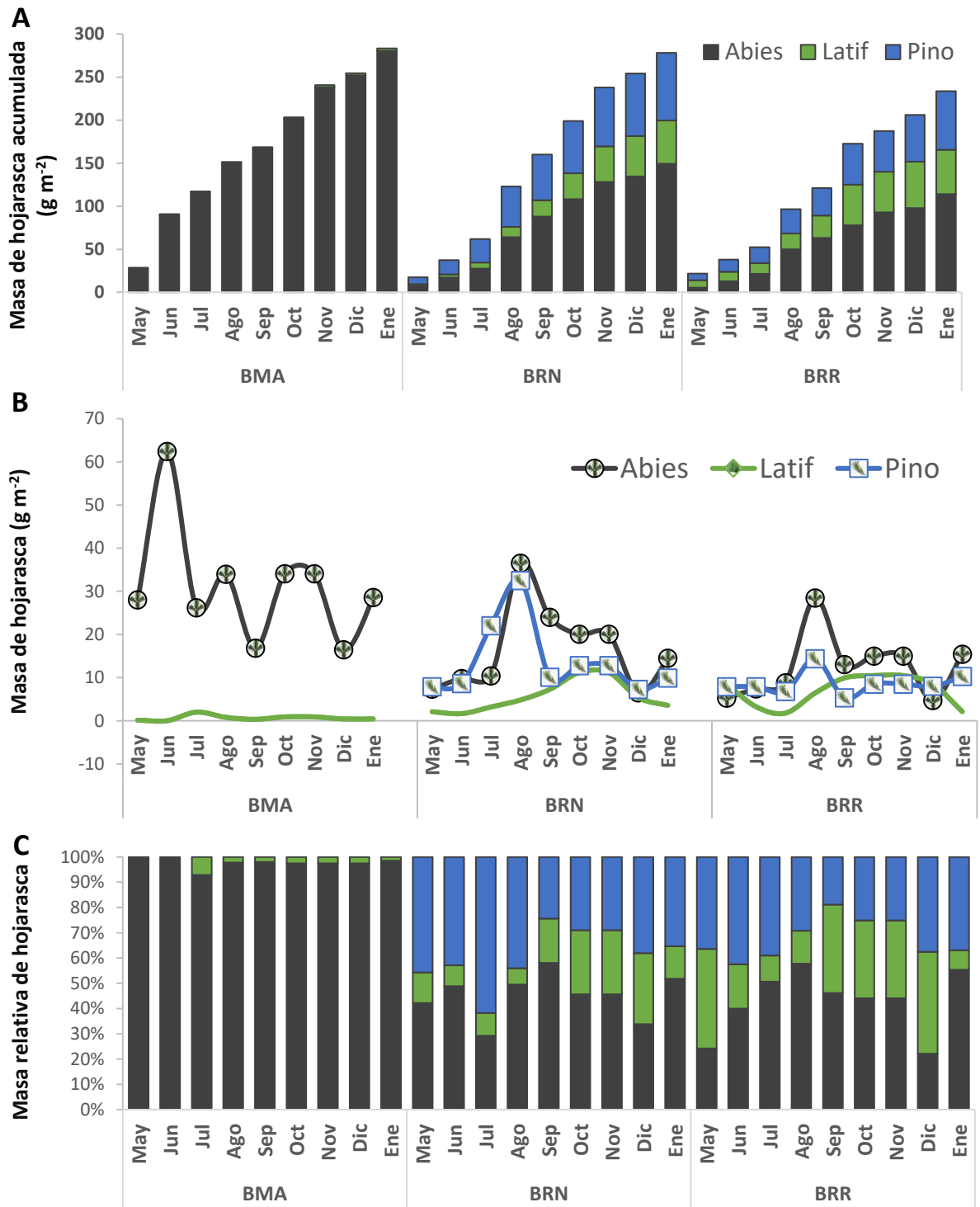


Figura 3. Biomasa de hojarasca producida mensualmente en las condiciones de estudio de acuerdo con su origen. A) masa de hojarasca acumulada en nueve meses. B) Masa de hojarasca producida mensualmente. C) masa relativa de hojarasca en cada mes. Pino: hojarasca producida por Pino; Abies: hojarasca producida por *A. religiosa*; Latif: hojarasca producida por especies latifoliadas. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación.

6.1.2. N y P totales

El factor “condición” fue significativo en el ANOVA de medidas repetidas de la concentración de nutrientes en la hojarasca (Tabla 4). Existió una menor concentración de Nt en la condición BRN respecto a las otras dos (Figura 4A). La concentración de P fue menor en las condiciones BRN y BRR (Figura 4B), mientras que la relación N:P fue mayor en la condición BRR (Figura 4C). No existieron diferencias en la concentración de nutrientes en la hojarasca entre los meses de mayo y junio (Figura 4, Tabla 4).

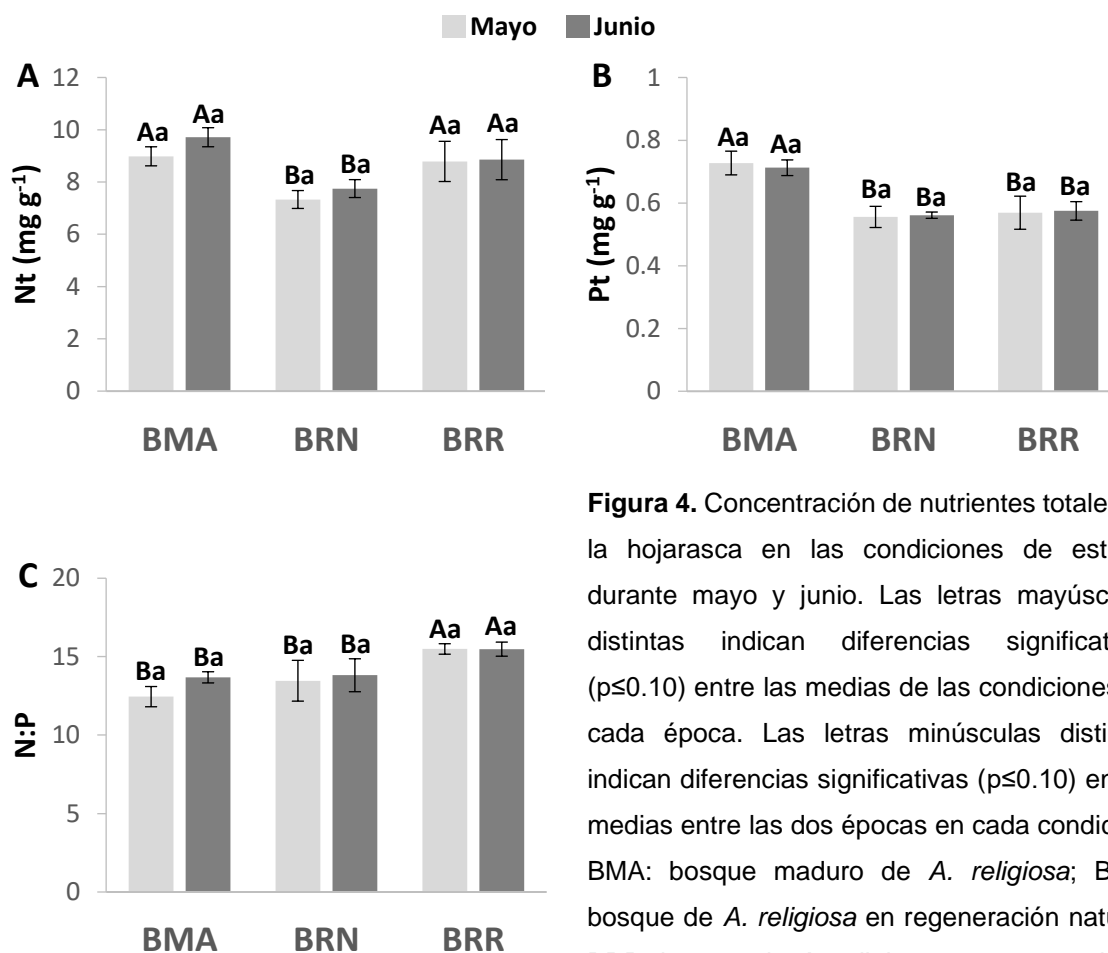


Figura 4. Concentración de nutrientes totales en la hojarasca en las condiciones de estudio durante mayo y junio. Las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) entre las medias de las condiciones en cada época. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) en las medias entre las dos épocas en cada condición. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación. Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total.

Tabla 4. Resultados del ANOVA de medidas repetidas. Se muestran los valores *F* y *p* obtenidos para los nutrientes totales en la hojarasca recolectada en mayo y junio. Los valores remarcados en negritas denotan resultados significativos ($p \leq 0.10$).

Variable	Condición (C)		Mes (M)		C x M	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Nutrientes totales						
Nt	5.00	0.03	2.59	0.13	0.58	0.58
Pt	10.3	<0.01	<0.01	0.96	0.10	0.91
N:P	3.06	0.08	2.41	0.15	1.20	0.33

BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación. Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total.

6.2. Mantillo

6.2.1. Masa de mantillo

El ANOVA de medidas repetidas indicó un efecto de la interacción entre la época de estudio y la condición del estrato arbóreo sobre la masa de mantillo. Así, existió una menor masa durante el punto máximo de la época húmeda (MH) respecto al inicio de la época húmeda (IH) en las condiciones BMA y BRN. Además, únicamente en el MH, existió una mayor masa de mantillo en la condición BRR respecto a la BMA (Figura 5, Tabla 5, Tabla S2).

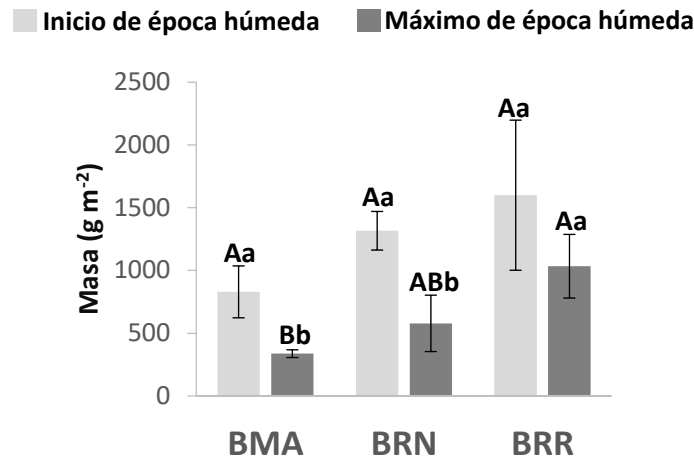


Figura 5. Masa de mantillo en las condiciones y épocas de estudio. Las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) entre las medias de las condiciones en cada época. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) en las medias entre las dos épocas en cada condición. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación.

Tabla 5. Resultados del ANOVA de medidas repetidas para la masa y variables ambientales del mantillo. Se muestran los valores F y p obtenidos para cada variable del mantillo. Los valores remarcados en negritas denotan resultados significativos ($p \leq 0.10$).

Variable	Condición (C)		Época (E)		C x E	
	F	p	F	p	F	p
Masa	2.54	0.12	38.1	<0.001	3.06	0.08
Variables ambientales						
Humedad	0.88	>0.10	195	<0.001	2.26	>0.10
pH	3.79	0.05	15.0	<0.001	1.82	>0.10

6.2.2. Humedad y pH

La humedad del mantillo fue mayor en el MH en todas las condiciones. Sin embargo, el factor “condición” no fue significativo (Figura 6A, Tabla 5, Tabla S2). El pH del mantillo fue mayor en el MH respecto al IH en todas las condiciones. Además, esta variable fue menor en la condición BRR respecto a las condiciones BMA y BRN en ambas épocas (Figura 6B, Tabla 5, Tabla S2).

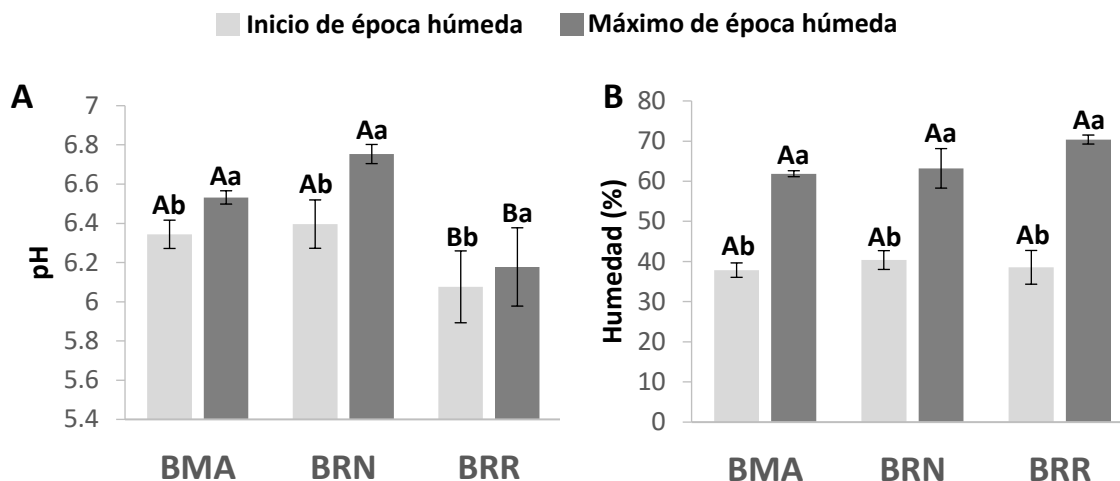


Figura 6. Humedad (A) y pH (B) del mantillo en las condiciones y épocas de estudio. Las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) entre las medias de los sitios en cada época. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) en las medias entre las dos épocas en cada condición. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación.

6.2.3. C, N y P totales

El ANOVA de medidas repetidas mostró efectos independientes de la época de estudio y la condición del estrato arbóreo sobre las relaciones C:P y N:P (Tabla 6). Así, las relaciones C:P y N:P fueron menores en el MH respecto al IH (Figura 7E-F, Tabla S2) y la relación N:P fue mayor en la condición BRR respecto a la BRN en ambas épocas (Figura 7F, Tabla S2).

Por otro lado, hubo un efecto significativo de la interacción entre la condición del estrato arbóreo y la época sobre la concentración N y P totales (Tabla 6). En particular, el Nt y el Pt fueron mayores en el MH, únicamente en la condición BMA (Figura 7B-C, Tabla S2), mientras que el Nt fue mayor en la condición BRR respecto a la BMA durante el IH y mayor respecto a la BRN durante el MH (Figura 7B, Tabla S2). Además, el Pt fue mayor en la condición BRN respecto a la BMA únicamente durante el IH (Figura 7C, Tabla S2).

6.2.4. C, N y P disueltos

El ANOVA de medidas repetidas indicó efectos independientes de la época y las condiciones de estudio sobre el COD y la relación COD:POD (Tabla 6). En particular, ambas variables fueron menores en el MH respecto al IH en las tres condiciones de estudio (Figura 8A y 8E, Tabla S2), mientras que el COD fue mayor en las condiciones BRN y BRR respecto a la BMA (Figura 8A, Tabla S2) y la relación COD:POD fue mayor en la condición BRR (Figura 8E, Tabla S2).

Además, se observó un efecto de la interacción entre la condición y la época de estudio sobre la concentración de NOD, POD y la relación NOD:POD (Tabla 6). La concentración de NOD fue menor durante el MH en las tres condiciones, mayor en la condición BRR respecto a la BMA en el IH y mayor en la BRN y BRR en el MH (Figura 8B, Tabla S2). El POD fue mayor durante el MH en la condición BMA y menor en la misma época en la condición BRR, y fue mayor en la condición BMA y menor en la BRR durante el MH (Figura 8C, Tabla S2). La relación NOD:POD fue menor durante el MH en las condiciones BMA y BRN, y distinta entre las tres condiciones únicamente en el MH ($BMA < BRN < BRR$) (Figura 8F, Tabla S2).

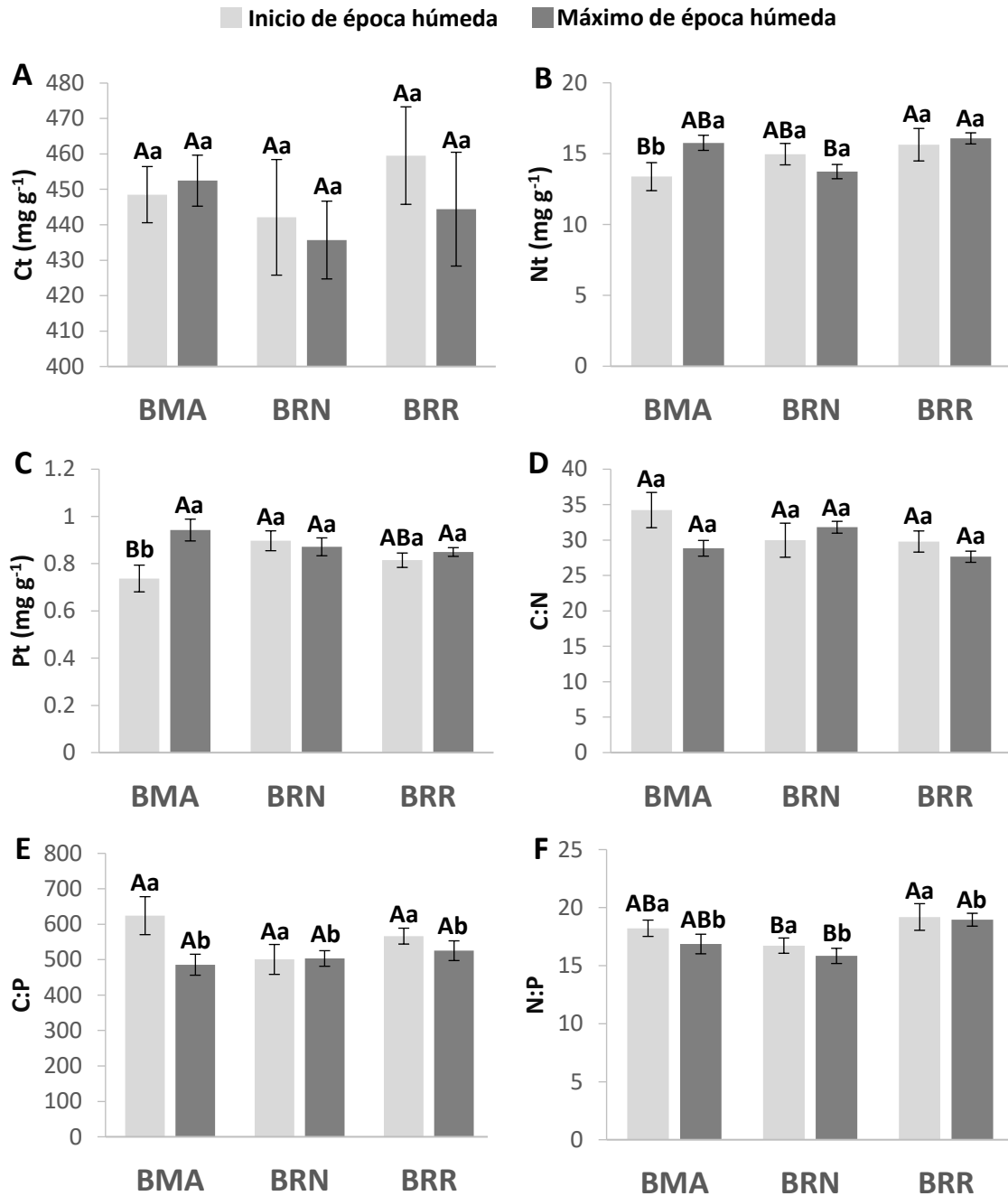


Figura 7. Concentración de nutrientes totales del mantillo en las condiciones y épocas de estudio. Las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) entre las medias de las condiciones en cada época. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) en las medias entre las dos épocas en cada condición. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total.

Tabla 6. Resultados del ANOVA de medidas repetidas. Se muestran los valores *F* y *p* obtenidos para cada variable del mantillo. Los valores remarcados en negritas denotan resultados significativos ($p \leq 0.10$).

Variable	Condición (C)		Época (E)		C x E	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Nutrientes totales						
Ct	0.42	0.67	0.73	0.41	0.65	0.54
Nt	1.84	0.20	0.92	0.36	3.51	0.06
Pt	0.93	0.42	4.84	0.05	4.53	0.03
C:N	1.39	0.29	2.22	0.16	2.67	0.11
C:P	1.09	0.37	5.42	0.04	2.71	0.11
N:P	4.08	0.04	3.78	0.08	0.59	0.57
Nutrientes disueltos						
COD	5.71	0.02	15.4	<0.01	1.32	0.30
NOD	8.74	<0.01	25.9	<0.001	3.09	0.08
POD	13.4	<0.001	12.6	<0.01	38.0	<0.001
COD:NOD	0.09	0.92	0.05	0.83	1.56	0.25
COD:POD	7.16	0.01	22.1	<0.001	1.12	0.36
NOD:POD	11.4	<0.01	43.4	<0.001	12.3	<0.01
Nutrientes en la biomasa microbiana						
Cmic	0.02	0.98	6.62	0.02	0.90	0.43
Nmic	10.7	<0.01	31.5	<0.001	0.06	0.94
Cmic:Nmic	3.87	0.05	20.3	<0.001	3.91	0.05
Actividad enzimática						
POX	0.97	0.41	32.2	<0.001	0.97	0.41
BG	1.10	0.36	15.5	<0.01	0.22	0.80
LP	0.85	0.45	5.88	0.03	0.34	0.72
NAG	2.94	0.09	7.24	0.02	1.32	0.30
LAP	0.19	0.83	48.2	<0.001	0.62	0.55
FME	42.8	<0.001	23.0	<0.001	1.28	0.31
DH	5.88	0.02	0.87	0.37	4.10	0.04
Actividad enzimática específica						
AEE POX	0.31	0.74	53.2	<0.001	0.84	0.46
AEE BG	1.21	0.33	19.9	<0.001	0.27	0.77
AEE LP	0.77	0.48	12.1	<0.01	0.41	0.67
AEE NAG	5.76	0.02	33.9	<0.001	0.67	0.53
AEE LAP	6.76	0.01	3.61	0.08	0.71	0.51
AEE FME	7.06	0.01	26.0	<0.001	1.75	0.22
AEE DH	17.5	<0.001	0.15	0.71	2.78	0.10

Tabla 6 (continuación).

Variable	Condición (C)		Época (E)		C x E	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Eficiencia en el uso de C						
EUC_{PNLt}	2	0.18	52.6	<0.001	0.89	0.44
EUC_{BNLt}	5.06	0.03	57.12	<0.001	1.14	0.35
EUC_{PNLd}	1.73	0.22	20.0	<0.001	<0.01	1.00
EUC_{BNLd}	6.02	0.02	15.5	<0.01	0.30	0.74
Mineralización de C						
Mineralización de C	0.41	0.67	23.1	<0.001	2.40	0.13
qCO₂	0.89	0.44	8.12	0.01	0.02	0.98

Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; POD: P orgánico disuelto; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetil-glucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa; AEE: actividad enzimática específica de cada enzima; EUC_{PNL}: eficiencia en el uso del C con POX, NAG y LAP; EUC_{BNL}: eficiencia en el uso del C con BG, NAG y LAP; qCO₂: coeficiente metabólico.

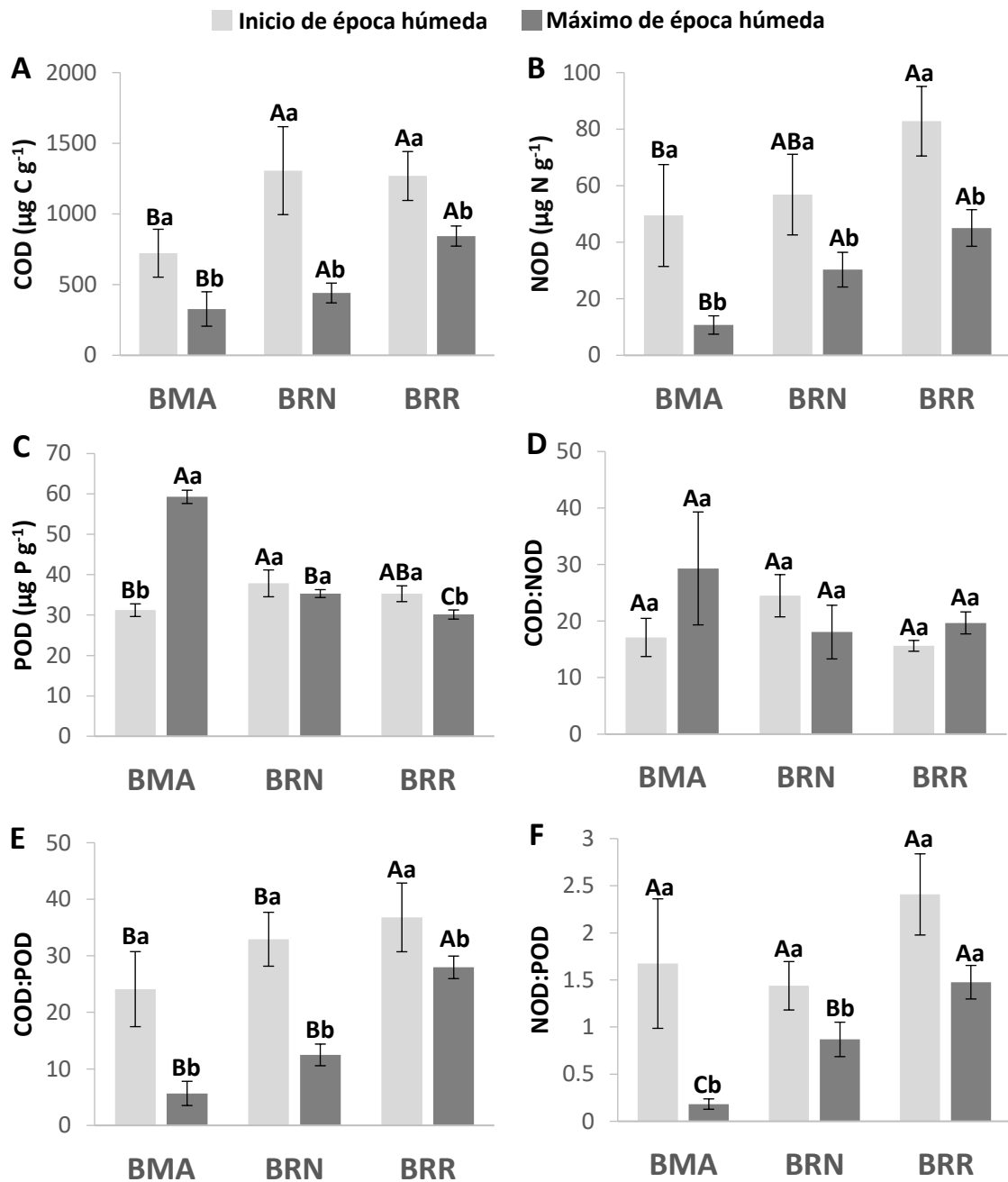


Figura 8. Concentración de nutrientes disueltos del mantillo en las condiciones y épocas de estudio. Las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas (>0.10) entre las medias de las condiciones en cada época. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) en las medias entre las dos épocas en cada condición. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; POD: P orgánico disuelto.

6.2.5. C y N en la biomasa microbiana

Se detectaron efectos independientes de la condición y época sobre la concentración de nutrientes en la biomasa microbiana (Tabla 6). De esta manera, el Cmic y el Nmic fueron mayores en el MH respecto al IH para todas las condiciones, mientras que el Nmic fue menor en la condición BRR en ambas épocas (Figura 9A-B, Tabla 6, Tabla S2). La relación Cmic:Nmic fue menor en el MH y mayor en la condición BRR respecto a las otras dos condiciones pero únicamente durante el IH (Figura 9C, Tabla 6, Tabla S2).

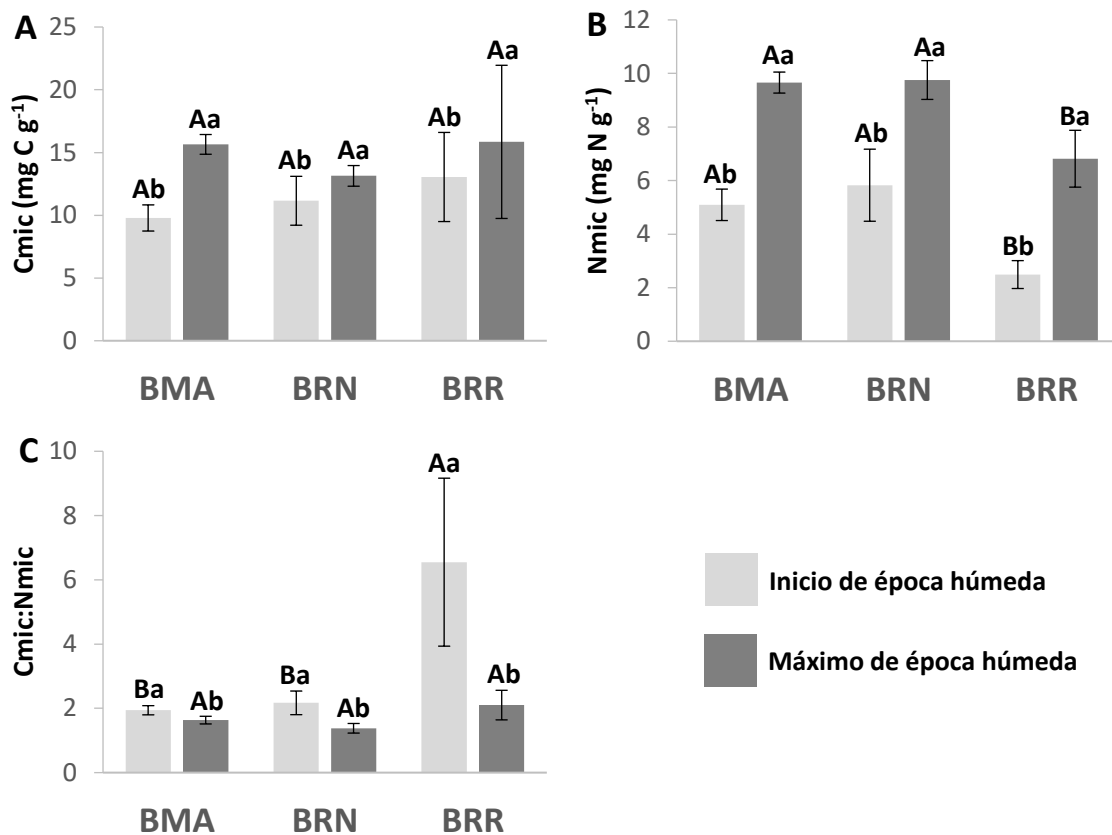


Figura 9. Concentración de C y N en la biomasa microbiana del mantillo en las condiciones y épocas de estudio. Las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) entre las medias de las condiciones en cada época. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) en las medias entre las dos épocas en cada condición. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana.

6.2.6. Actividad enzimática

En la mayoría de los casos se observó un efecto de la época de estudio sobre la actividad de las enzimas en todas las condiciones (Tabla 6). Particularmente, la actividad de la POX, BG, LP, FME fue menor durante el MH (Figura 10A-C, F, Tabla S2) y mayor para la LAP en la misma fecha (Figura 10E, Tabla S2). La actividad de la NAG fue menor en el MH en las condiciones BMA y BRN, pero fue mayor en la condición BRR (Figura 10D, Tabla S2).

Además, se observó un efecto de la condición del estrato arbóreo sobre la actividad de algunas enzimas en ambas fechas (Figura 10, Tabla 6, Tabla S2). Así, la actividad de la NAG fue mayor en la condición BRR respecto a la BMA (Figura 10D, Tabla S2), mientras que la actividad de la FME difirió entre las tres condiciones con el siguiente patrón: BRR > BRN > BMA (Figura 10F, Tabla S2).

La actividad de la DH estuvo influida por el efecto de la interacción entre la condición y época de estudio (Tabla 6). De esta manera, la actividad de la DH fue mayor en el MH únicamente en la condición BMA y fue menor en la condición BMA respecto a las otras dos condiciones, únicamente en el MH (Figura 10G, Tabla S2).

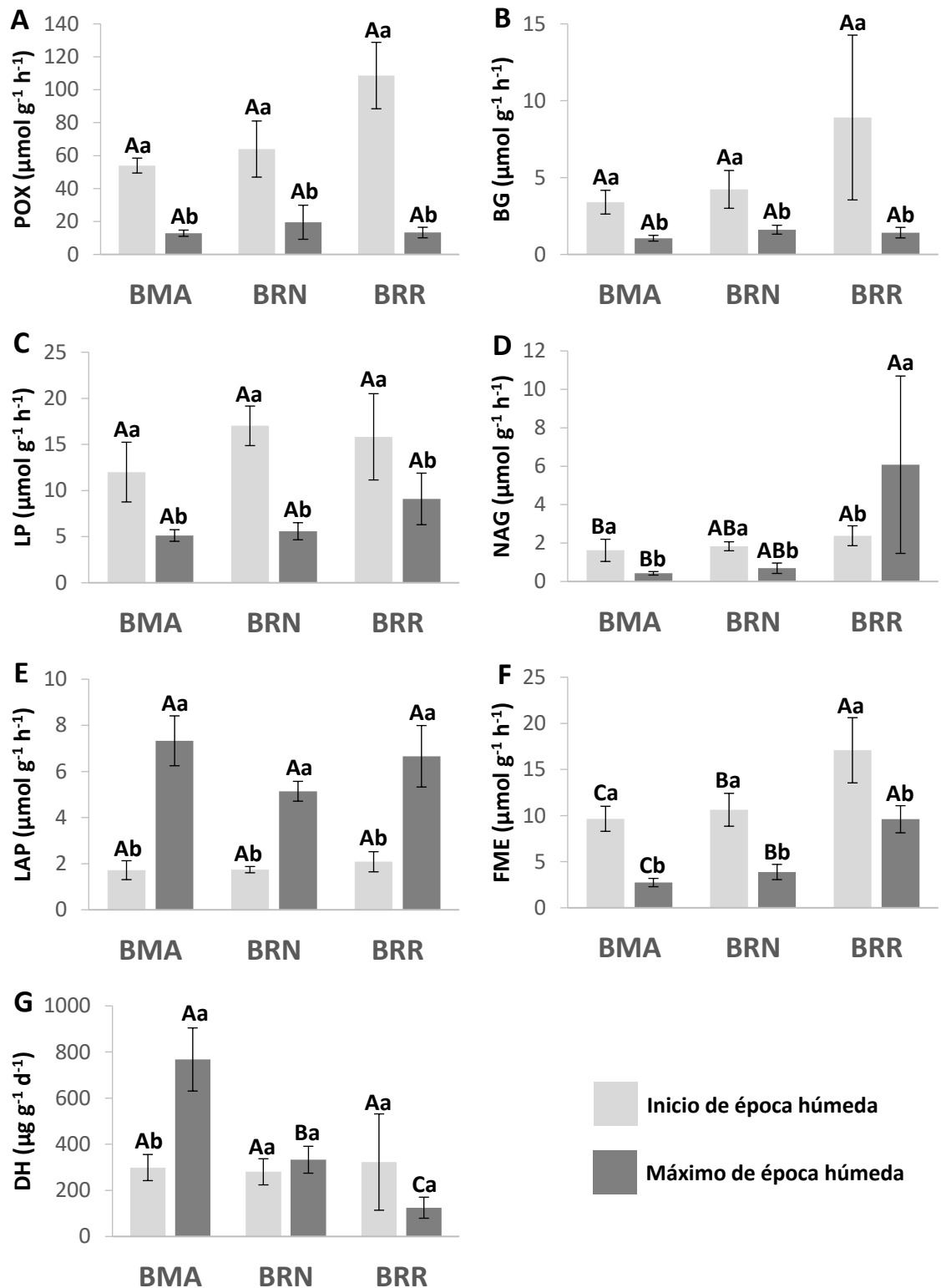


Figura 10. Actividad enzimática en el mantillo de las condiciones y épocas de estudio. Se muestra la actividad de enzimas asociadas a la obtención de C (A-C), N (D-E) y P (F), y a la actividad metabólica de los microorganismos (G). Las letras mayúsculas distintas indican diferencias

significativas ($p \leq 0.10$) entre las medias de las condiciones en cada época. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas (> 0.10) en las medias entre las dos épocas en cada condición. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetil-glucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa.

6.2.7. Actividad enzimática específica

En la mayoría de los casos, hubo un efecto de la época de muestreo sobre la actividad enzimática específica (AEE) en todas las condiciones (Tabla 6). La AEE de la POX, BG, LP y FME fue menor durante el MH (Figura 11A-C, F, Tabla S2), y mayor para la LAP en la misma fecha (Figura 11E, Tabla S2). La AEE de la NAG fue menor en el MH en las condiciones BMA y BRN, pero mayor en la BRR (Figura 11D, Tabla S2). Sin embargo, la AEE de la DH no difirió entre épocas (Figura 11G, Tabla S2).

Se observó un efecto significativo de la condición del estrato arbóreo en la AEE de distintas enzimas durante las fechas evaluadas (Tabla 6). La AEE de la NAG y la LAP fue mayor en la condición BRR respecto a las dos restantes en ambas épocas (Figura 11D-E, Tabla S2). Adicionalmente, la AEE de la FME fue mayor en BRR respecto a BMA y BRN en ambas épocas (Figura 11F, Tabla S2). Por su parte, la actividad de la DH difirió entre las tres condiciones en ambas fechas con el siguiente patrón: BMA > BRN > BRR (Figura 11G, Tabla S2).

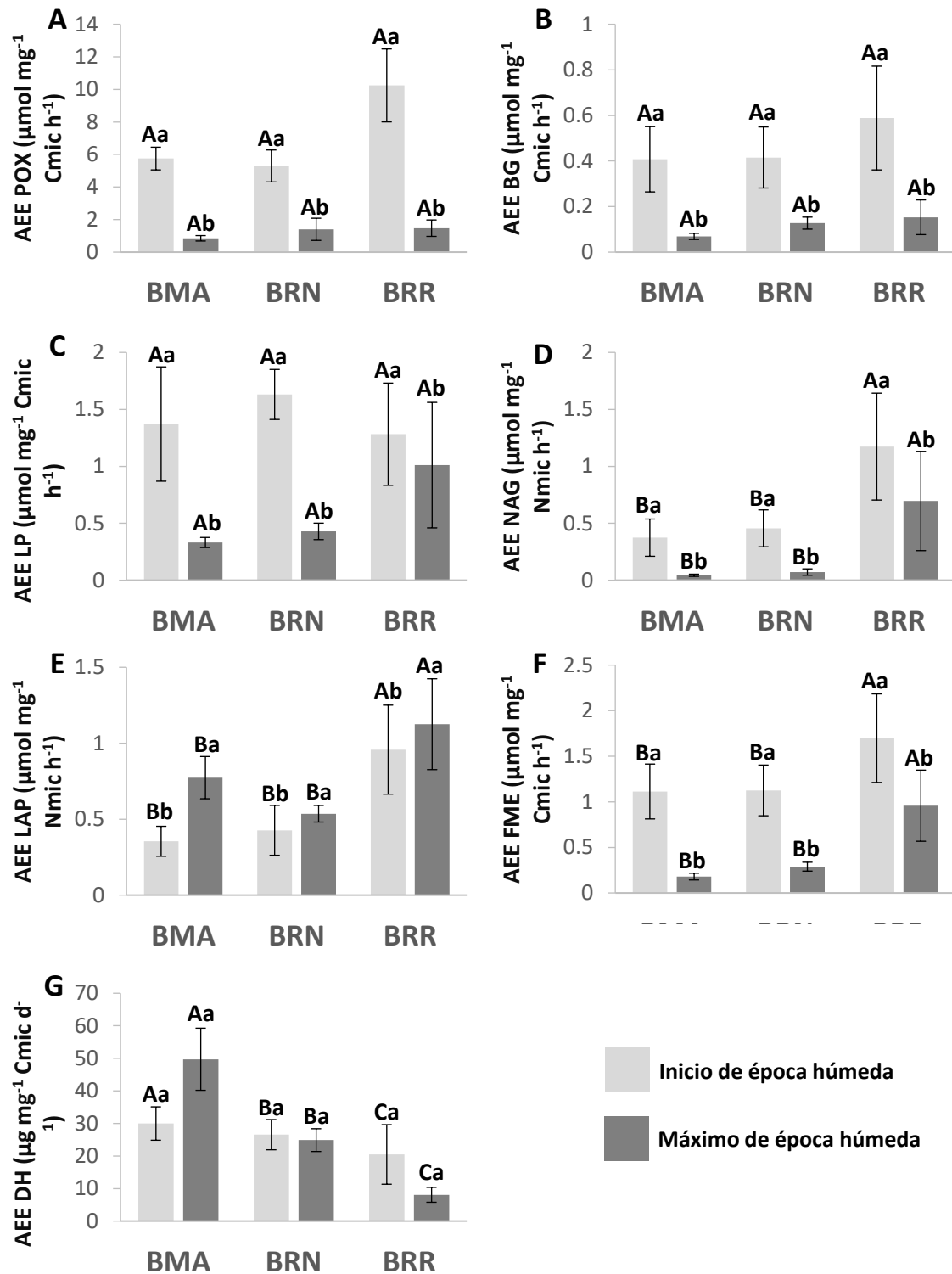


Figura 11. Actividad enzimática específica en el mantillo de las condiciones y épocas de estudio. Se muestra la actividad de enzimas asociadas a la obtención de C (A-C), N (D-E) y P (F), y a la actividad metabólica de los microorganismos (G). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) entre las medias de las condiciones en cada época. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) en las medias entre épocas en cada condición. BMA: bosque

maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; AEE: actividad enzimática específica; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetil-glucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa.

6.2.8. Eficiencia en el uso de carbono

Las cuatro estimaciones de la eficiencia en el uso del C (EUC) fueron mayores durante el MH respecto al IH en las tres condiciones de estudio (Figura 12, Tabla 6, Tabla S2). Cuando la EUC fue estimada con la actividad de las enzimas BG, NAG y LAP, tanto con C y N totales como con disueltos, su magnitud fue mayor en la condición BRR respecto a las dos restantes en ambas épocas (Figura 12B y D, Tabla 6, Tabla S2). Las estimaciones con la actividad de la POX, NAG y LAP no difirieron entre las tres condiciones (Figura 12A y C, Tabla 6, Tabla S2).

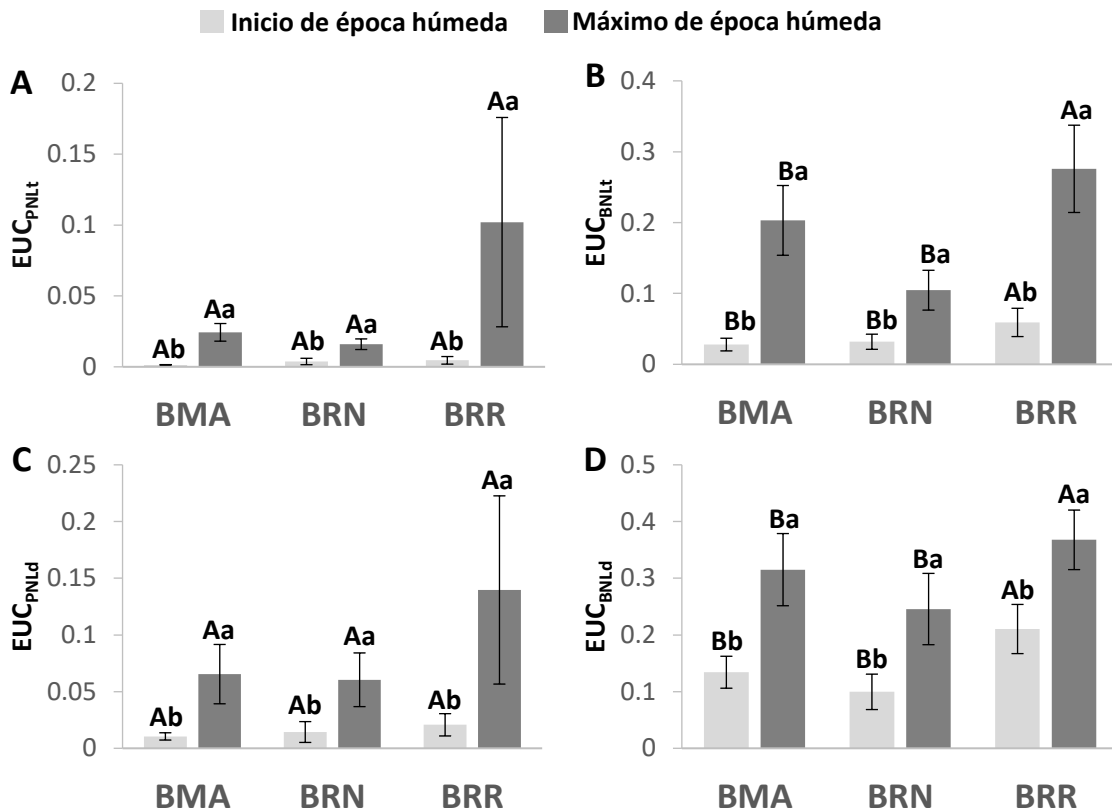


Figura 12. Eficiencia en el uso del carbono de las comunidades microbianas del mantillo en las condiciones y épocas de estudio. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación.

6.2.9. Mineralización potencial de C y coeficiente metabólico

El ANOVA de medidas repetidas indicó un efecto de la época sobre la mineralización de C y el coeficiente metabólico (qCO_2), donde ambos fueron mayores durante el MH (Figura 13, Tabla 6, Tabla S2). Contrariamente, no se observó un efecto significativo de la condición del estrato arbóreo sobre ambos parámetros (Tabla 6). Sin embargo, la mineralización de C tendió a ser mayor en la condición BRR en el IH y menor en el MH. Similarmente, existió una tendencia a un mayor qCO_2 en la condición BRR en ambas fechas (Figura 13, Tabla 6, Tabla S2).

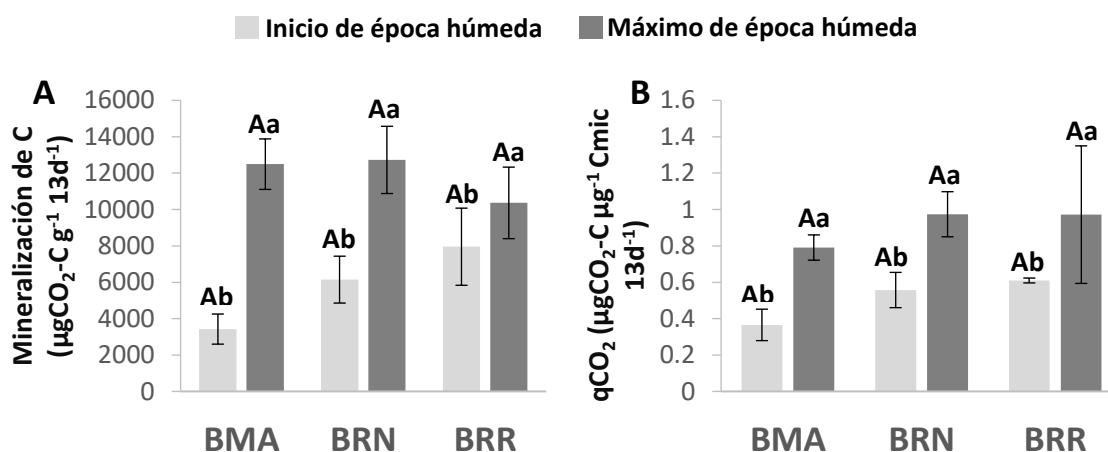


Figura 13. Mineralización potencial de C y coeficiente metabólico del mantillo de las condiciones y épocas de estudio. Las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) entre las medias de las condiciones en cada época. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) en las medias entre las dos épocas en cada condición. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; qCO_2 : coeficiente metabólico.

6.2.10. Comunidad microbiana del mantillo y suelo

El ANOVA de una vía no mostró un efecto significativo de la condición del estrato arbóreo sobre las relaciones Hongo:Bacteria (H:B) en el mantillo y el suelo obtenidos en el IH (Figura 14A-B, Tabla 7). Sin embargo, la relación G-:G+ fue mayor en la condición BRR respecto a la BMA en el mantillo (Figura 14C, Tabla 7).

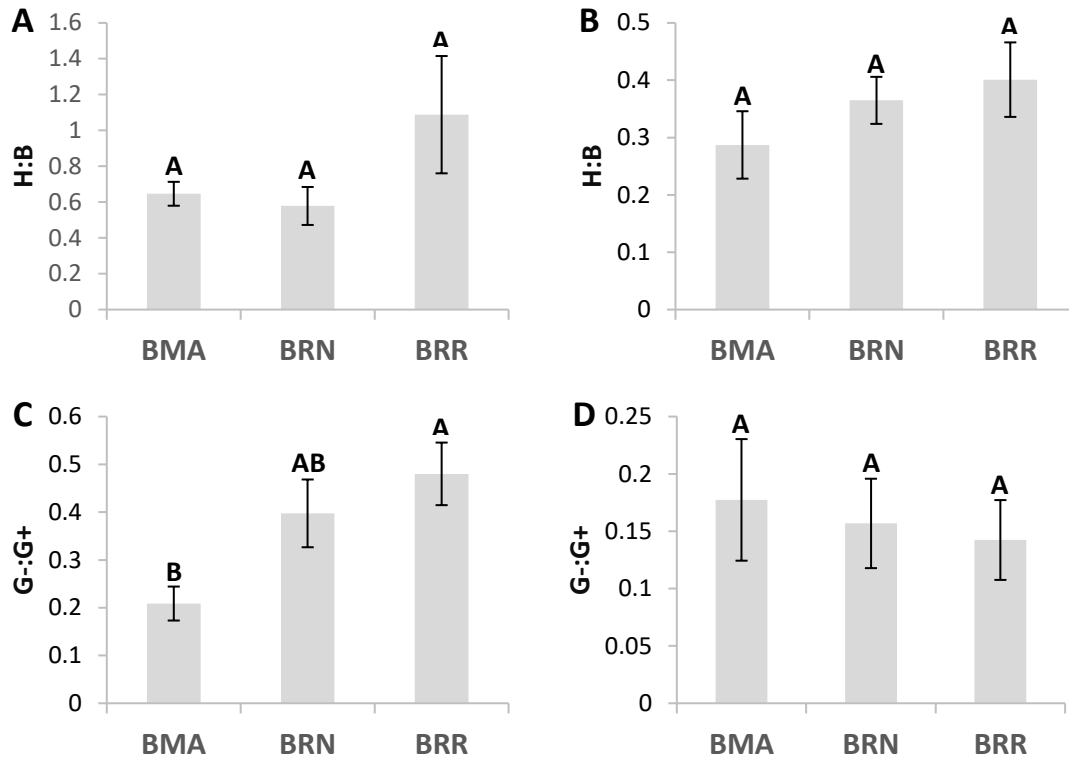


Figura 14. Relaciones H:B y G-:G+ en el mantillo y suelo de las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda. Se muestran los resultados para mantillo (A y C) y suelo (B y D). Letras mayúsculas distintas denotan diferencias significativas ($p \leq 0.10$) en las relaciones entre condiciones. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación. La relación Hongo/Bacteria (H:B) se estimó con la abundancia de hongos saprófitos (HSAP) y la suma de bacterias gran negativas (G-) y positivas (G+).

Tabla 7. Resultados del ANOVA de un factor para las relaciones H:B y G-:G+. Se muestran los valores *F* y *p* obtenidos para estas variables en mantillo y suelo. Los valores remarcados en negritas representan resultados estadísticamente significativos ($p \leq 0.10$).

Variable	Condición	
	<i>F</i>	<i>P</i>
Mantillo		
H:B	2.48	0.13
G-:G+	5.49	0.02
Suelo		
H:B	1.0855	0.368723
G-:G+	0.16726	0.847920

Adicionalmente, existieron diferencias aparentes en la abundancia relativa de distintos grupos microbianos del mantillo entre las condiciones (Figura 15). Particularmente, en las condiciones BRR y BRN se observó una mayor abundancia de bacterias G- respecto a la BMA, así como una reducción en la abundancia de HMAs. Además, en la condición BRR se observó una mayor abundancia relativa de HSAPs. Contrariamente, en el suelo no se observaron cambios evidentes en las abundancias de los grupos microbianos entre condiciones. Sin embargo, hubo una mayor abundancia relativa de HMAs en el suelo que en el mantillo (Figura 15).

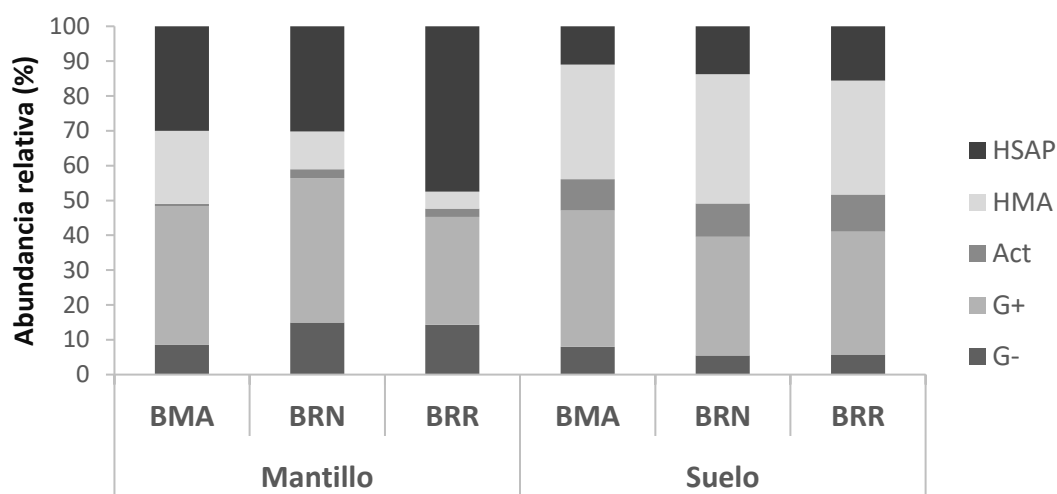


Figura 15. Abundancia relativa de grupos microbianos en el mantillo y suelo durante el inicio de la época húmeda. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación. HSAP: hongos saprótrofos; HMA: hongos micorrízico-arbusculares; Act: actinobacterias; G+: bacterias gram positivas; G-: bacterias gram negativas.

Estos mismos patrones fueron observados para las cadenas individuales de ácidos grasos correspondientes a los distintos grupos microbianos, tanto en el mantillo como en el suelo (Figura 16A-B). Sin embargo, en el suelo existieron cadenas que no fueron cuantificadas o que su abundancia relativa fue menor en el mantillo. De la misma manera, existieron cadenas exclusivamente identificadas en el mantillo y que en el suelo no fueron detectadas o presentaron una menor abundancia relativa (Figura 16A-B).

De acuerdo con el Índice de Shannon-Weaver y la equitatividad en las cadenas de ácidos grasos que definen a la comunidad microbiana, la comunidad del mantillo de la condición BRR fue la menos diversa y equitativa ($H'=1.93$, $J=0.7$), y presentó pocas cadenas de ácidos grasos con una alta abundancia relativa (Figura 17A). Contrariamente, la comunidad de la condición BRN fue la más diversa y equitativa, y registró más cadenas de ácidos grasos (17) respecto a las otras dos condiciones (BMA=16 y BRR =16). Por su parte, la diversidad y equitatividad de las comunidades microbianas del suelo fueron similares entre las tres condiciones. Sin embargo, la condición BMA tuvo un mayor Índice de Shannon-Weaver y una mayor equitatividad. Además, la abundancia relativa estuvo distribuida entre más especies en comparación con las condiciones BRN y BRR (Figura 17B).

Por otro lado, la comunidad microbiana del mantillo fue menos diversa y equitativa en comparación con la comunidad microbiana del suelo en cada condición. Particularmente, en el mantillo pocas cadenas de ácidos grasos acumularon la mayor parte de la abundancia relativa en comparación con el suelo. Así, en el mantillo de todas las condiciones el 55% de la abundancia relativa se acumuló en las primeras dos cadenas más abundantes, mientras que en el suelo, esta abundancia relativa se acumuló entre las primeras 4 cadenas más abundantes (Figura 17).

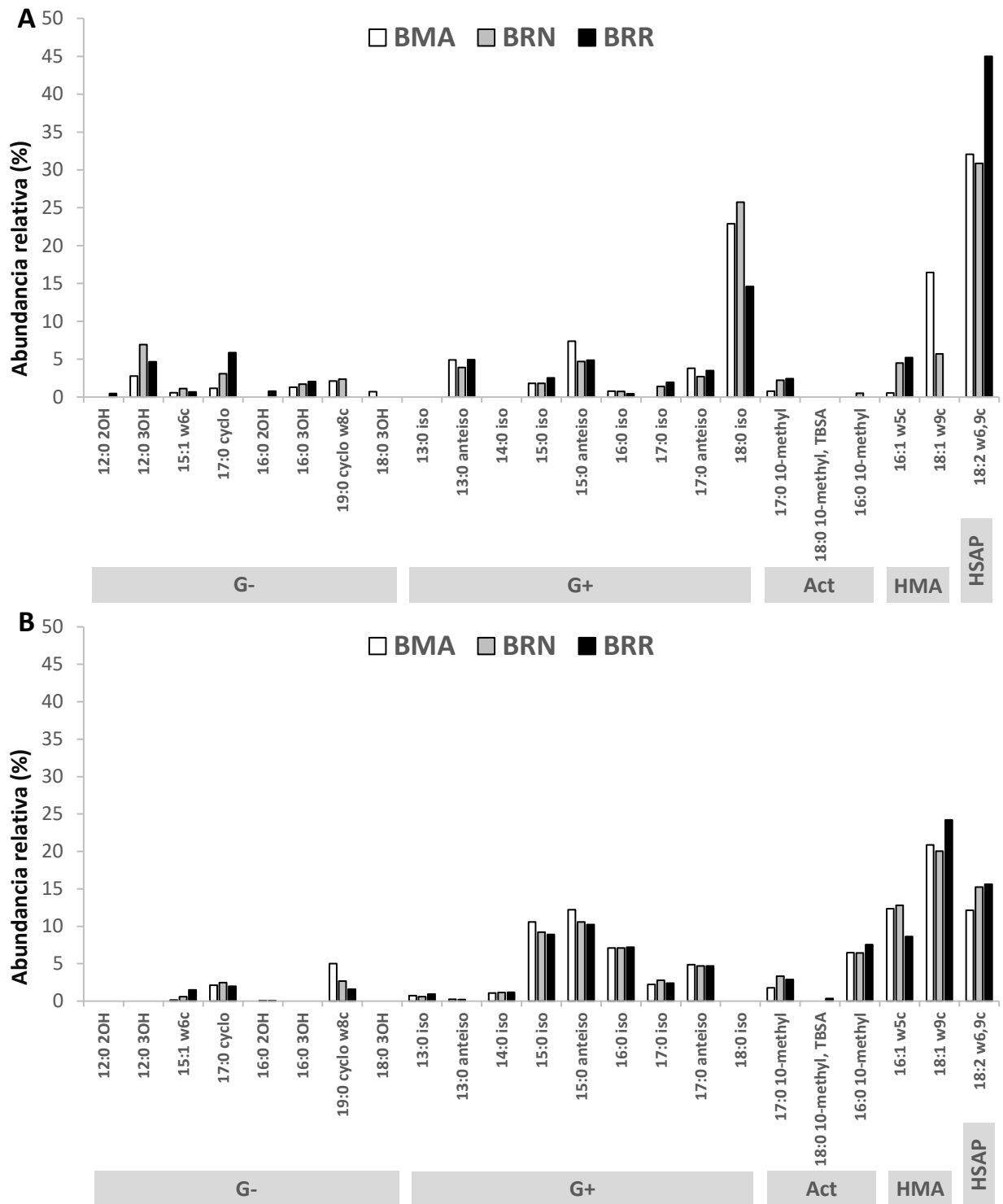


Figura 16. Abundancia relativa de las cadenas de ácidos grasos individuales de distintos grupos microbianos durante el inicio de la época húmeda. A) Resultados en el mantillo. B) Resultados en el suelo. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación. HSAP: hongos saprótrofos; HMA: hongos micorrízico-arbusculares; Act: actinobacterias; G+: bacterias gram positivas; G-: bacterias gran negativas.

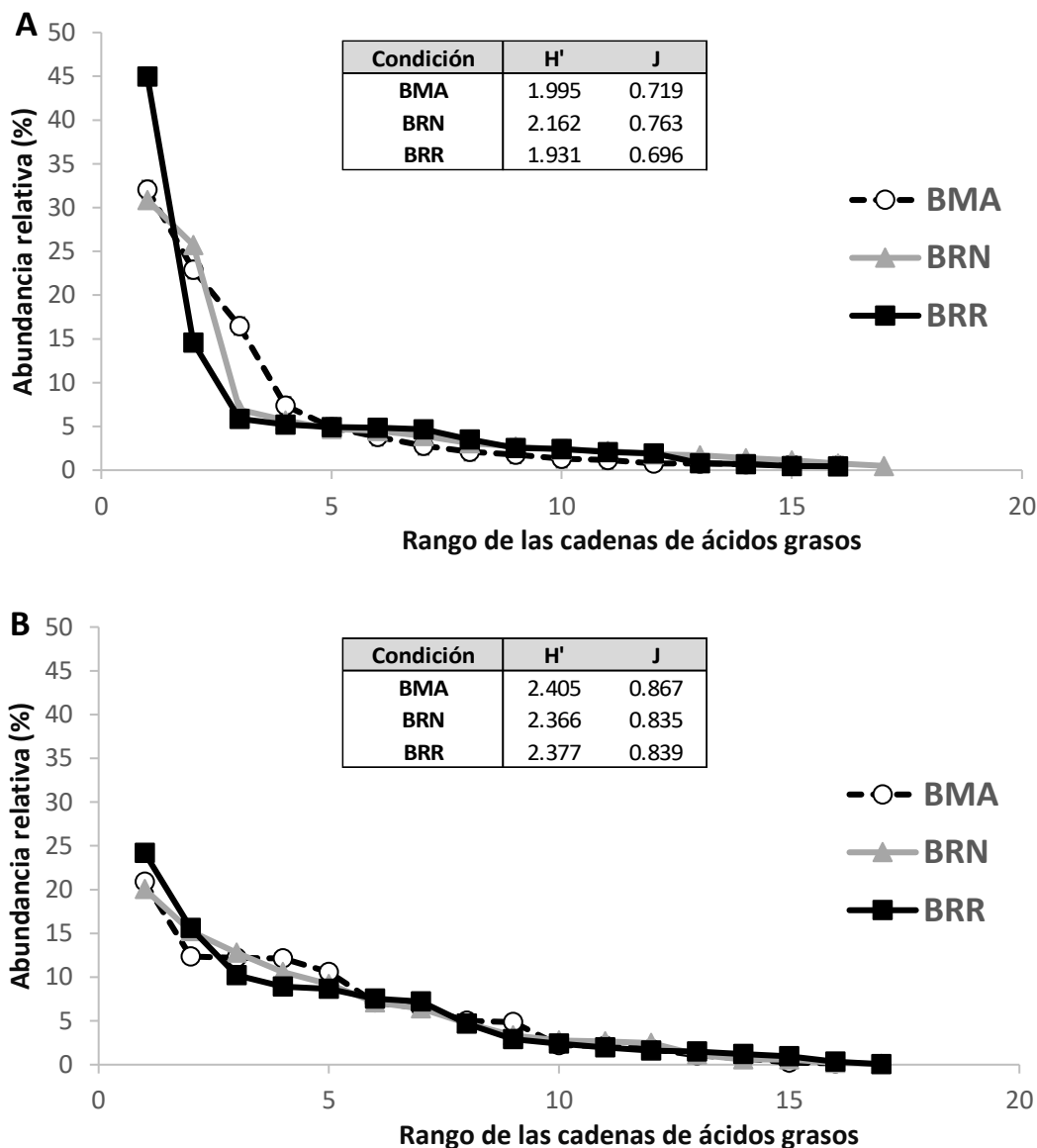


Figura 17. Curvas de rango-abundancia de la comunidad microbiana en las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda. A) Resultados en el mantillo. B) Resultados en el suelo. En cada caso se presenta el Índice de Shannon-Weaver (H') y la equitatividad (J), obtenidos a partir de la abundancia de las cadenas de ácidos grasos correspondientes a distintos grupos microbianos. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación.

6.3. Tea Bag Index

No existieron diferencias significativas en el factor de estabilización (S) ni en la tasa de descomposición (k) entre las épocas evaluadas (Figura 18, Tabla 8). El S no

difirió entre las tres condiciones (Figura 18A-B, Tabla 8), sin embargo, la k fue menor en las condiciones BRN y BRR en ambas épocas (Figura 18A,C, Tabla 8).

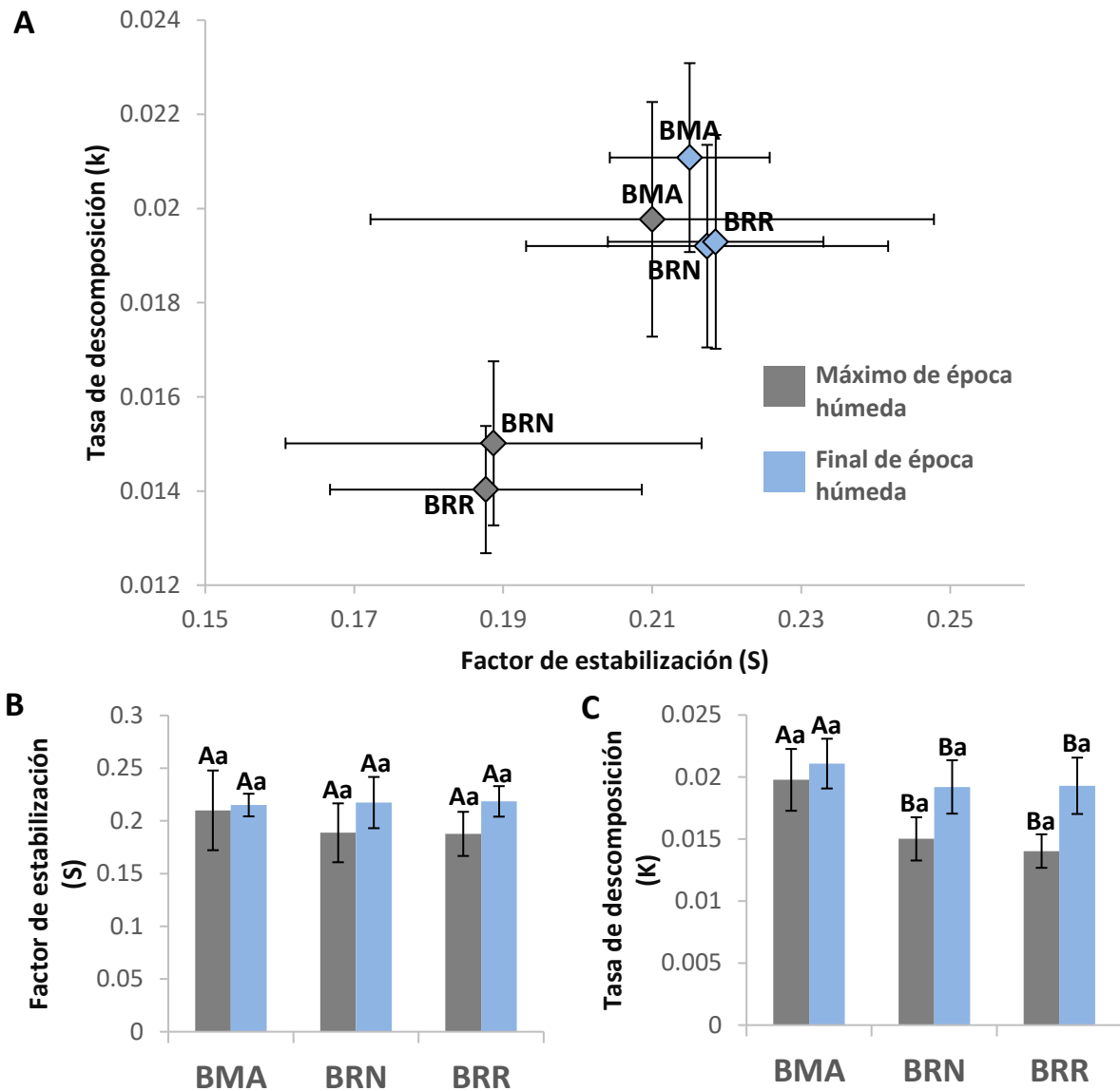


Figura 18. Factor de estabilización (S) y tasa de descomposición (k) en las condiciones y épocas de estudio. Las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) entre las medias de las condiciones en cada época. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) en las medias entre las dos épocas en cada condición. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación.

Tabla 8. Resultados del ANOVA de medidas repetidas para los parámetros del Tea Bag Index. Se muestran los valores *F* y *p* obtenidos para cada variable del mantillo. Los valores remarcados en negritas denotan resultados estadísticamente significativos ($p \leq 0.10$). S: factor de estabilización. k: Tasa de descomposición.

Variable	Condición (C)		Época (E)		C x E	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
S	0.26	0.78	0.26	0.62	0.10	0.90
k	2.95	0.09	1.73	0.21	0.15	0.86

6.4. Experimento de cruce recíproca

El ANOVA factorial realizado con los tratamientos de “mantillo común” y “suelo común” mostró un efecto significativo del factor “procedencia del suelo” (Tabla 9). Particularmente, los tratamientos de “suelo común” presentaron una mayor mineralización de C en la condición BRR respecto a las otras dos condiciones (Figura 19A, Tabla 9). Es decir, en los tratamientos donde se colocó el mantillo de las tres condiciones en combinación con el suelo de la condición BRR (suelo común), existió una mayor mineralización de C en comparación con las otras condiciones. Por el contrario, el factor “procedencia del mantillo” no mostró fue significativo (Figura 19B, Tabla 9).

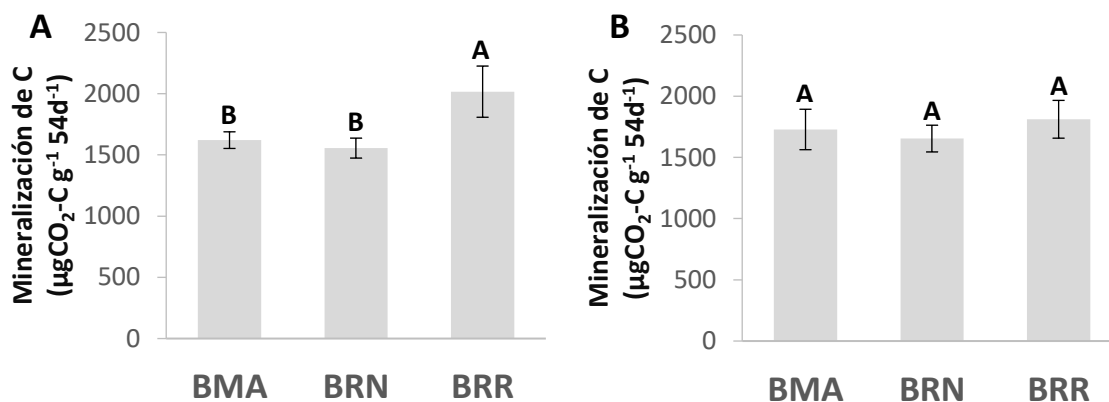


Figura 19. Mineralización de C en el experimento de cruce recíproca. Se muestran las medias de los tratamientos de A) “procedencia del suelo” y B) “procedencia del mantillo”. Las letras distintas en mayúscula indican diferencias significativas ($p \leq 0.10$) entre los tratamientos. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación.

Tabla 9. Resultados del ANOVA factorial en el experimento de cruce recíproca. Se muestran los valores *F* y *p* obtenidos para cada tipo de tratamientos. Los valores remarcados en negritas representan resultados estadísticamente significativos ($p \leq 0.10$).

Variable	Procedencia del mantillo (M)		Procedencia del suelo (S)		M x S	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Mineralización de C	0.28	>0.10	2.48	0.098	0.02	>0.10

6.5. Análisis de correlación

En los tres sitios de estudio y en ambas épocas, la humedad estuvo correlacionada positivamente con la mineralización de C y el coeficiente metabólico. Sin embargo, se relacionó negativamente con la concentración de COD y NOD. Además, el pH se relacionó negativamente con la actividad de la FME y la AEE de la POX, LP y FME. Por otro lado, el COD y NOD se relacionaron negativamente con el Nmic, mientras que el Nt y la relación N:P se correlacionaron de manera positiva con la actividad de la BG y la AEE NAG y AEE LAP. El COD y NOD se relacionaron positivamente con la actividad y AEE de enzimas asociadas con la obtención de C, N y P. El Nmic se correlacionó negativamente con la actividad de las enzimas POX, BG y LP, y positivamente con la LAP (Figura 20).

Durante el IH, en la condición BRR, el Ct y los nutrientes disueltos, se relacionó con la actividad y AEE de distintas enzimas. Sin embargo, en las condiciones BMA y BRN hubo un menor número de relaciones entre dichas variables. En BMA existió una correlación positiva entre la actividad o AEE BG, AEE NAG y la AEE FME. Sin embargo, la mayoría de estas correlaciones no se observó en las condiciones con modificación del estrato arbóreo. Por otro lado, la abundancia de bacterias G+ se relacionó positivamente con la actividad y AEE de la BG, NAG y FME, en la condición BMA, mientras que la abundancia de hongos micorrízico-arbusculares (HMA) mostró una relación positiva con la AEE NAG y, en conjunto con hongos saprótrofos (HSAP), una relación positiva con la AEE POX. Por su parte, en la condición BRR las bacterias G+ se relacionaron con la actividad y AEE de un menor número de enzimas, mientras que los HMA no se relacionaron

con ninguna de ellas. Sin embargo, la abundancia de HSAP se relacionó positivamente con la actividad de la BG y DH, y la AEE BG, AEE NAG y AEE DH (Figura 21).

Durante el MH, existió un menor número de correlaciones entre los rasgos químicos del mantillo y la actividad y AEE de las enzimas en las condiciones BMA y BRN. Sin embargo, en la condición BRR el NOD y POD se relacionaron positivamente con la actividad de la LAP, el POD negativamente con la actividad y AEE NAG, mientras que la relación COD:NOD se asoció con la NAG de manera positiva. De manera similar, únicamente en la condición BRR se observó una correlación entre la actividad y AEE de las distintas enzimas. Particularmente, existieron relaciones positivas entre la actividad de las enzimas POX-LAP, BG-FME y LP-FME, y la AEE BG-AEE FME y AEE LP-AEE FME (Figura 22).

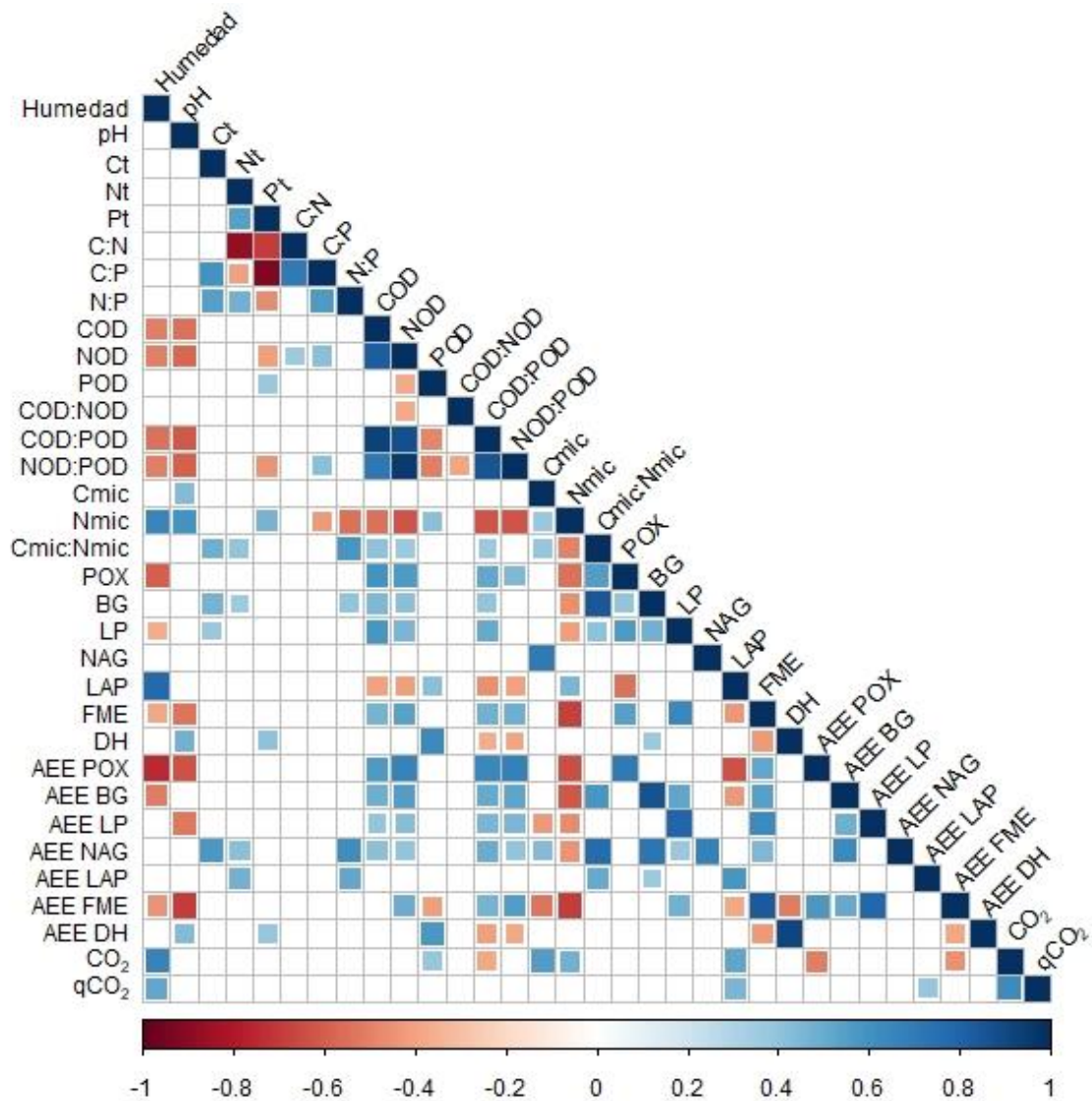


Figura 20. Matriz de correlación entre las variables evaluadas en el mantillo en las condiciones y épocas de estudio. Se muestran únicamente las correlaciones significativas ($p \leq 0.05$). Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; POD: P orgánico disuelto; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetil-glucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa; AEE: actividad enzimática específica de cada enzima; CO₂: mineralización de C; qCO₂: coeficiente metabólico.

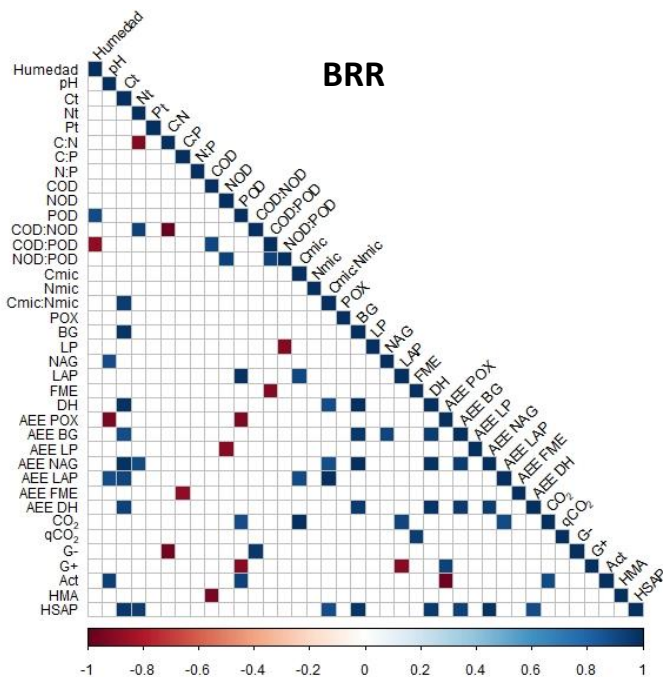
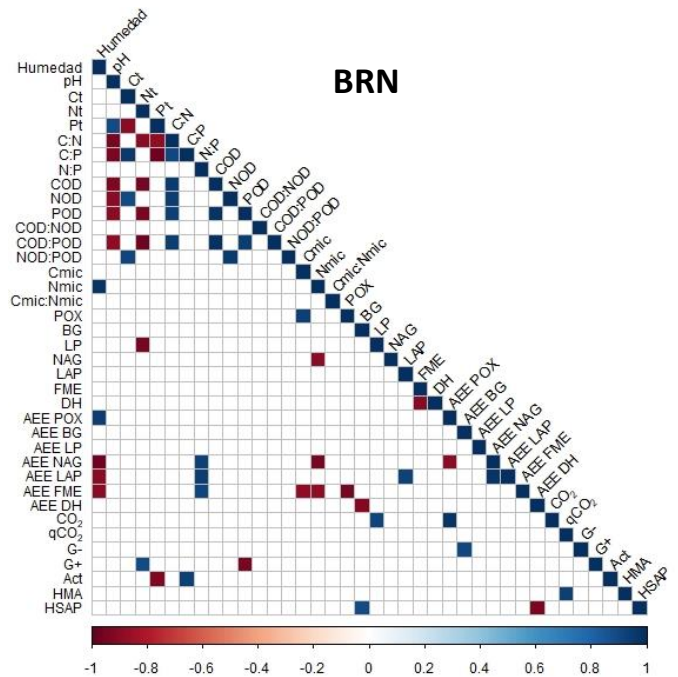
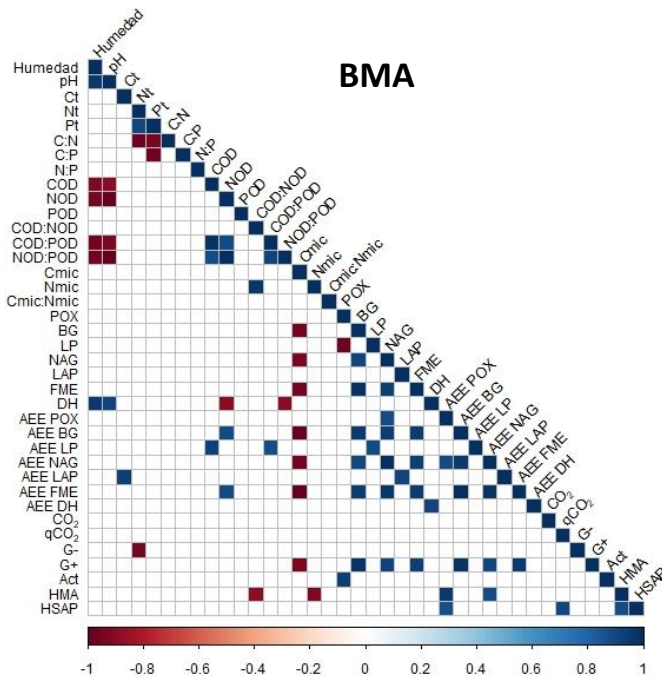


Figura 21. Matriz de correlación entre las variables evaluadas en el mantillo en las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda. Se muestran únicamente las correlaciones significativas ($p \leq 0.05$). BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; POD: P orgánico disuelto; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetil-glucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa; AEE: actividad enzimática específica; CO_2 : mineralización de C; qCO_2 : coeficiente metabólico; G-: bacterias gran negativas; G+: bacterias gram positivas; Act: actinobacterias; HMA: hongos micorrízico-arbusculares; HSAP: hongos saprótrofos.

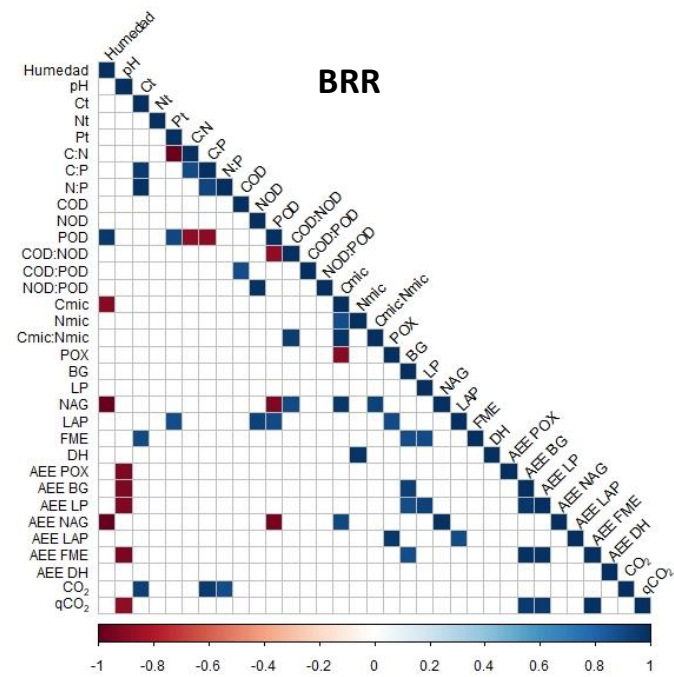
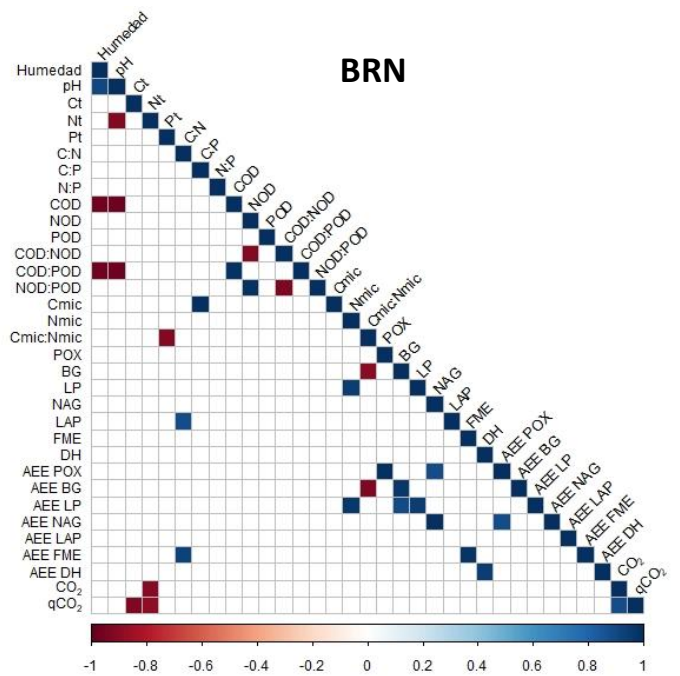
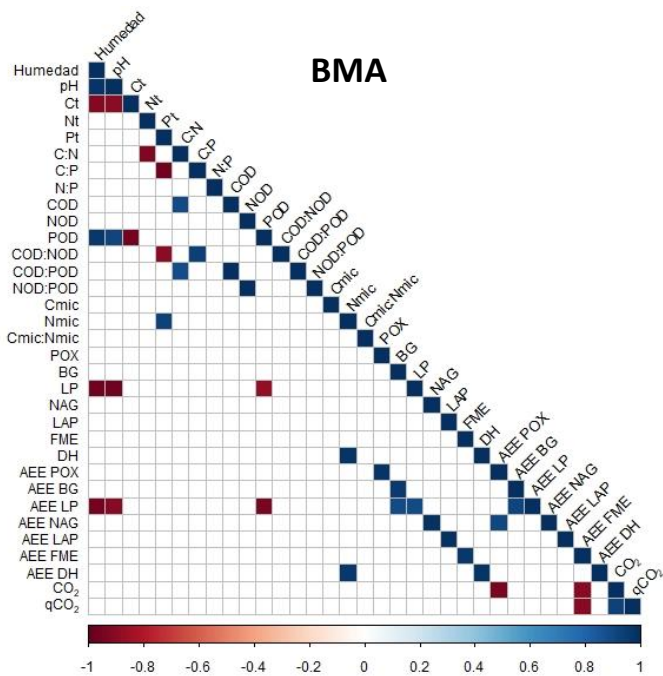


Figura 22. Matriz de correlación entre las variables evaluadas en el mantillo en las condiciones de estudio durante el máximo de la época húmeda. Se muestran únicamente las correlaciones significativas ($p \leq 0.05$). BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; POD: P orgánico disuelto; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetilglucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa; AEE: actividad enzimática específica; CO₂: mineralización de C; qCO₂: coeficiente metabólico.

6.6. Análisis de agrupamiento

El análisis de agrupamiento distinguió tres grupos a partir de la abundancia relativa de las cadenas de ácidos grasos en las muestras de mantillo. En el primero de ellos se agruparon cuatro de las cinco muestras de la condición BRR en conjunto con una muestra de la condición BRN (Figura 23). Los dos grupos restantes estuvieron conformados por muestras de la condición BRN y la BRR, y fueron más similares entre sí que con el primer grupo (Figura 23).

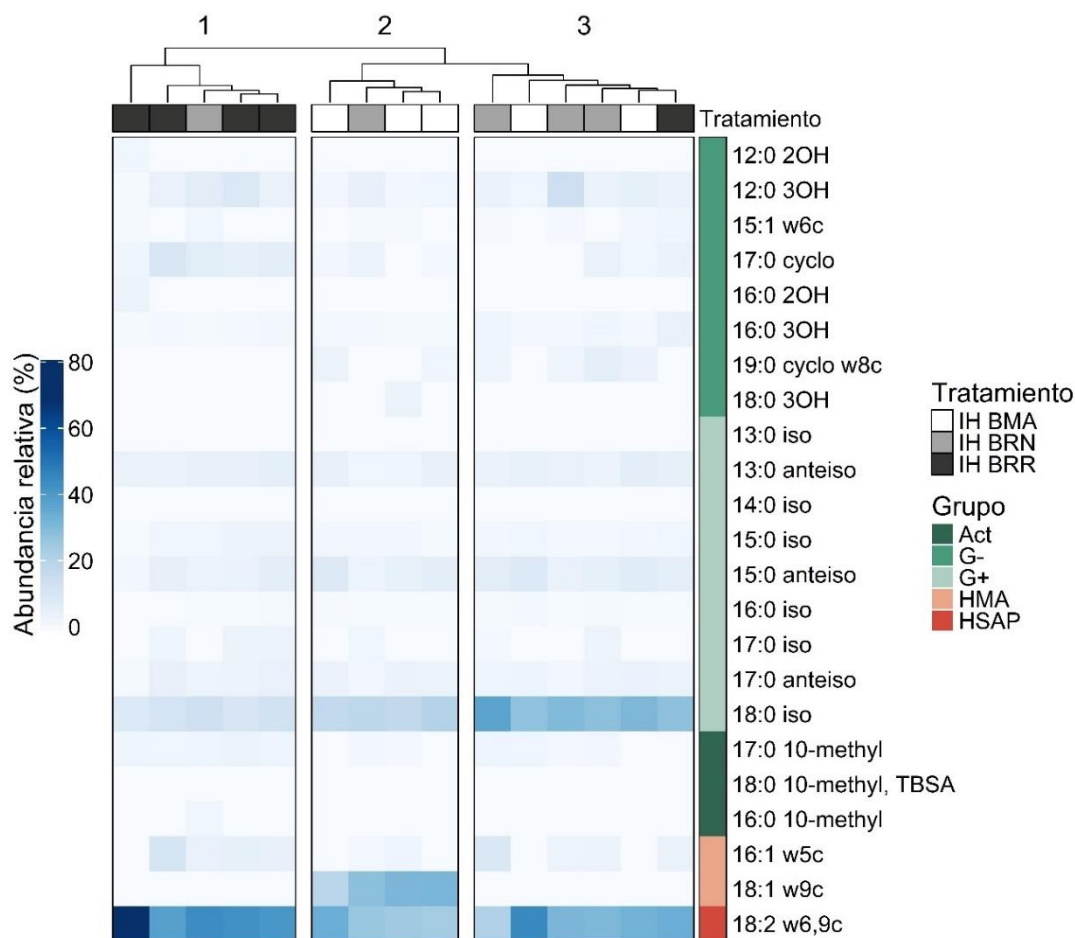


Figura 23. Análisis de agrupamiento de la comunidad microbiana del mantillo durante el inicio de la época húmeda. Distancias obtenidas mediante el índice de disimilitud de Bray-Curtis. Se muestra la abundancia relativa de las cadenas de ácidos grasos presentes en el mantillo. Una mayor intensidad del color define una alta abundancia relativa de cada cadena de ácido graso. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación. Act: actinobacterias; G-: bacterias gran negativas; G+: bacterias gram positivas; HMA: hongos micorrízico-arbusculares; HSAP: hongos saprótrofes.

Con base en la abundancia relativa de las cadenas de ácidos grasos del suelo, las muestras de las tres condiciones fueron agrupadas en distintas combinaciones (Figura 24). Además, los grupos formados fueron más similares entre sí (distancia cofenética <0.41) que lo observado en el mantillo (distancia cofenética <0.56)

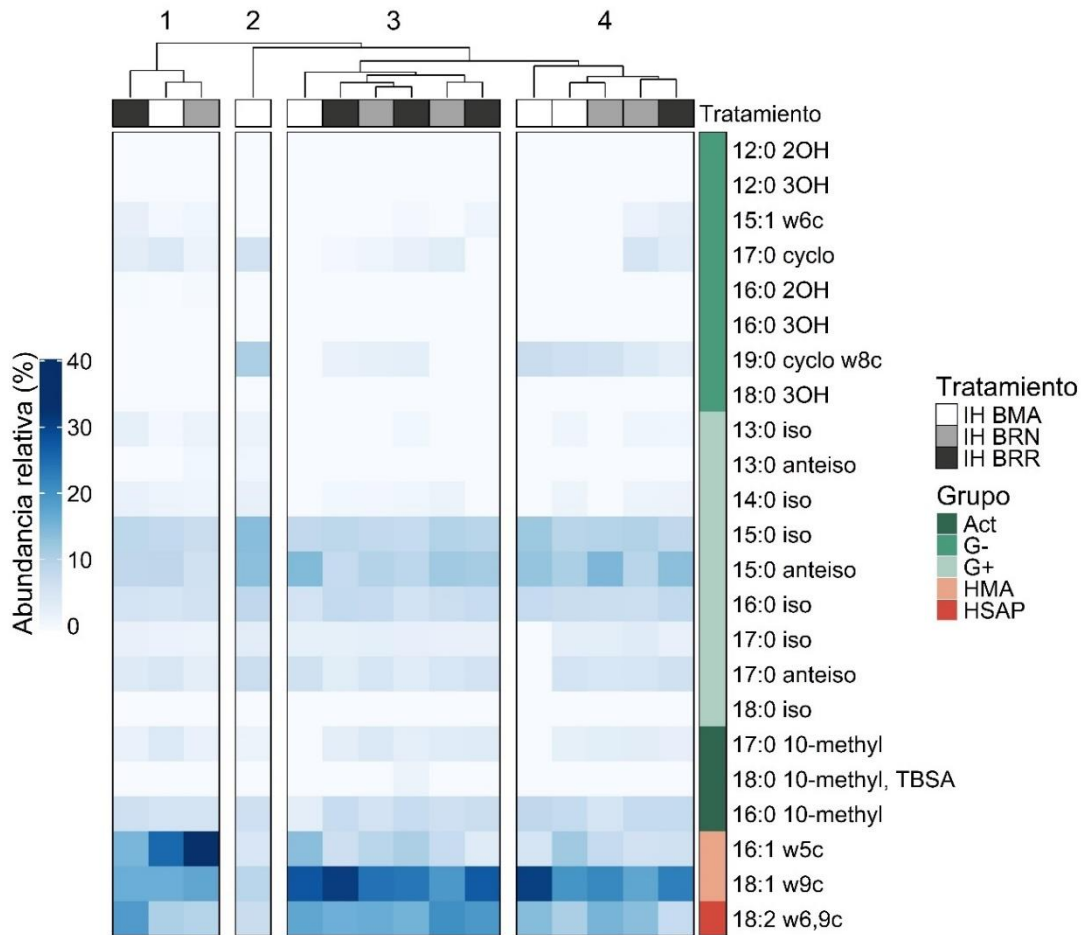


Figura 24. Análisis de agrupamiento de la comunidad microbiana del suelo durante el inicio de la época húmeda. Distancias obtenidas mediante el índice de disimilitud de Bray-Curtis. Se muestra la abundancia relativa de las cadenas de ácidos grasos presentes en el suelo. Una mayor intensidad del color define una alta abundancia relativa de cada cadena de ácido graso. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación. Act: actinobacterias; G-: bacterias gran negativas; G+: bacterias gram positivas; HMA: hongos micorrízico-arbusculares; HSAP: hongos saprótrofos.

6.7. Análisis de redundancia

De acuerdo con los Análisis de Redundancia, el pH y los valores absolutos de la composición química del mantillo explicaron el 58% (varianza constreñida) de la variación en la abundancia de los grupos microbianos (Figura 25). De manera similar, el pH y los rasgos funcionales de la composición química del mantillo explicaron el 51.2% (varianza constreñida) de la variación en la abundancia de los microorganismos (Figura 26). Sin embargo, ambos resultados no fueron significativos ($p=0.14$ y $p=0.42$, respectivamente).

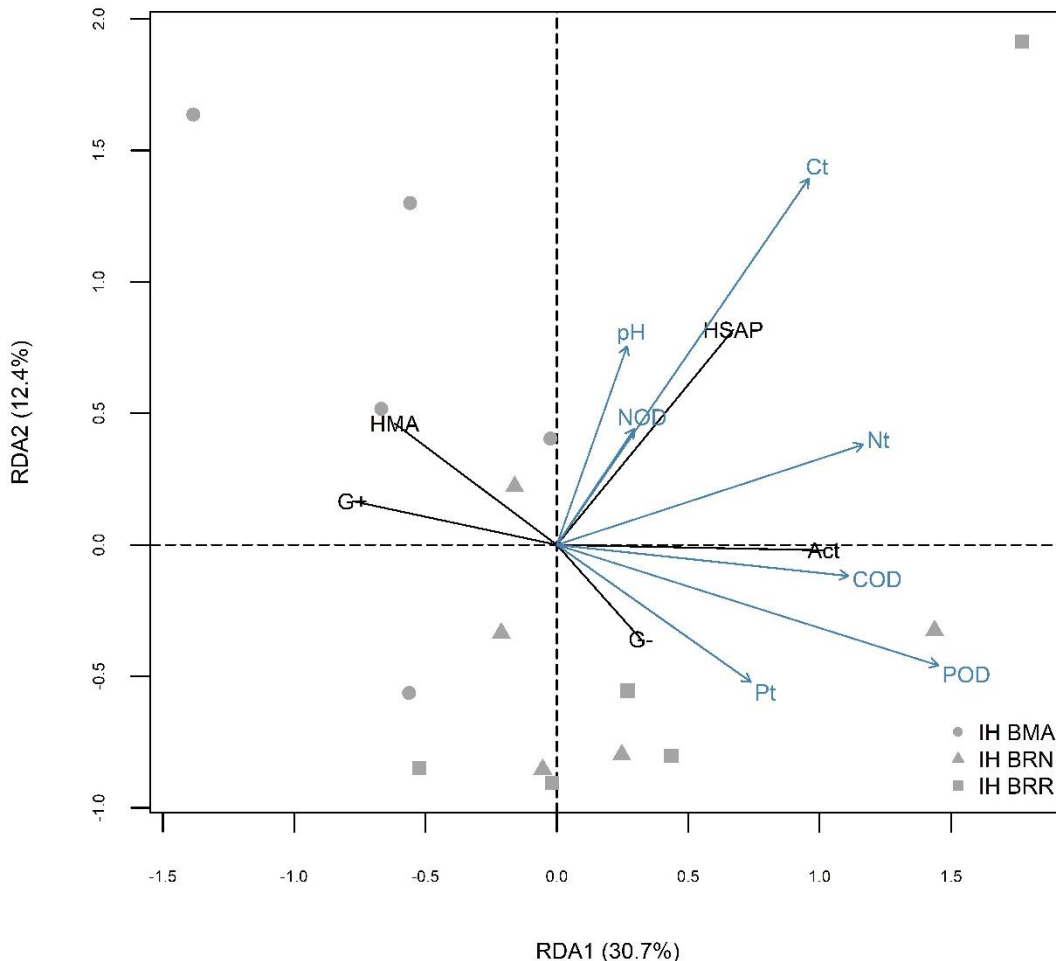


Figura 25. Análisis de Redundancia de la abundancia de los grupos microbianos en función del pH y las variables químicas absolutas en el mantillo en las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; Ct: C total; Nt: N total; Pt: P

total; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; POD: P orgánico disuelto; HSAP: hongos saprótrofos; HMA: hongos micorrízico-arbusculares; Act: actinobacterias; G+: bacterias gram positivas; G-: bacterias gran negativas.

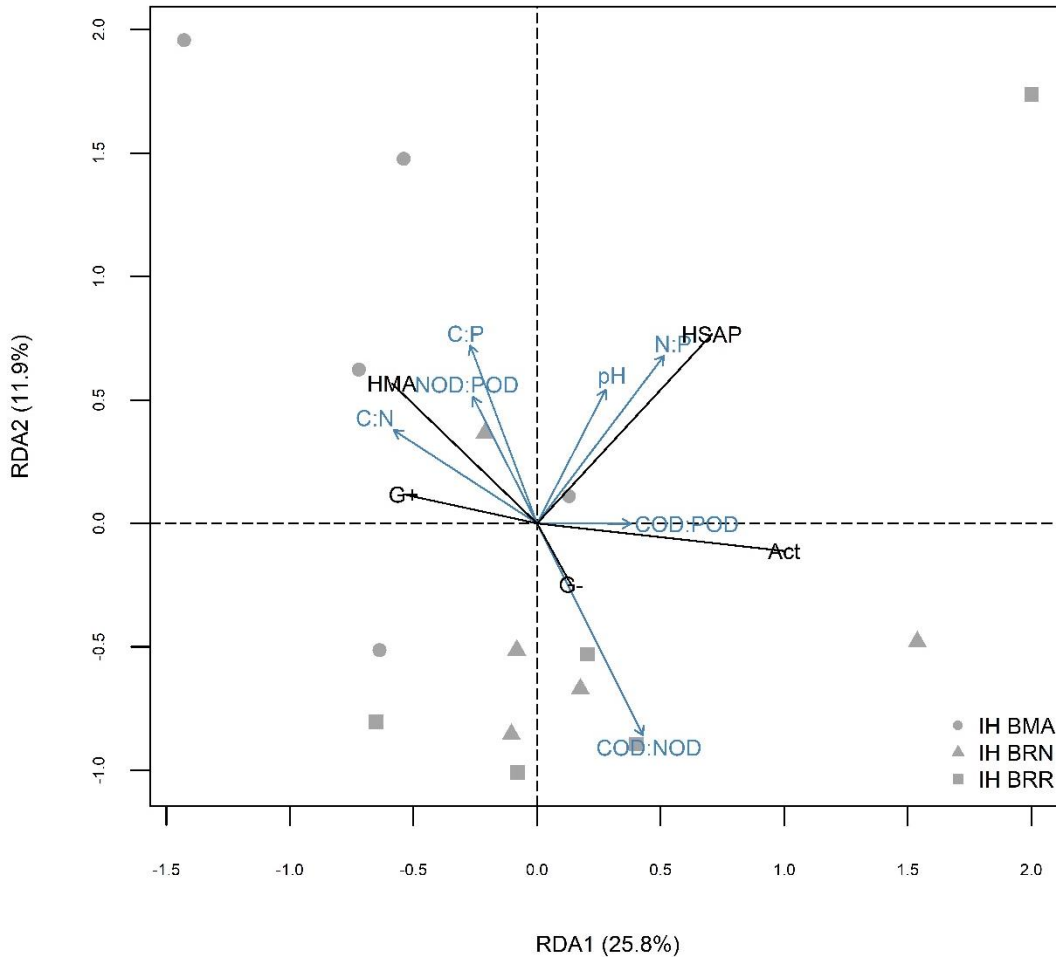


Figura 26. Análisis de Redundancia de la abundancia de los grupos microbianos en función del pH y los atributos funcionales de la composición química del mantillo en las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; POD: P orgánico disuelto. HSAP: hongos saprótrofos; HMA: hongos micorrízico-arbusculares; Act: actinobacterias; G+: bacterias gram positivas; G-: bacterias gran negativas.

Por otro lado, la abundancia de los microorganismos explicó el 44.1% de la variación en la actividad microbiana absoluta (Figura 27), y el 43.3% de la variación en los atributos funcionales de la actividad microbiana en el mantillo de las condiciones de estudio durante el IH (Figura 28). Sin embargo, los dos resultados no fueron significativos ($p=0.13$ y $p=0.18$, respectivamente).

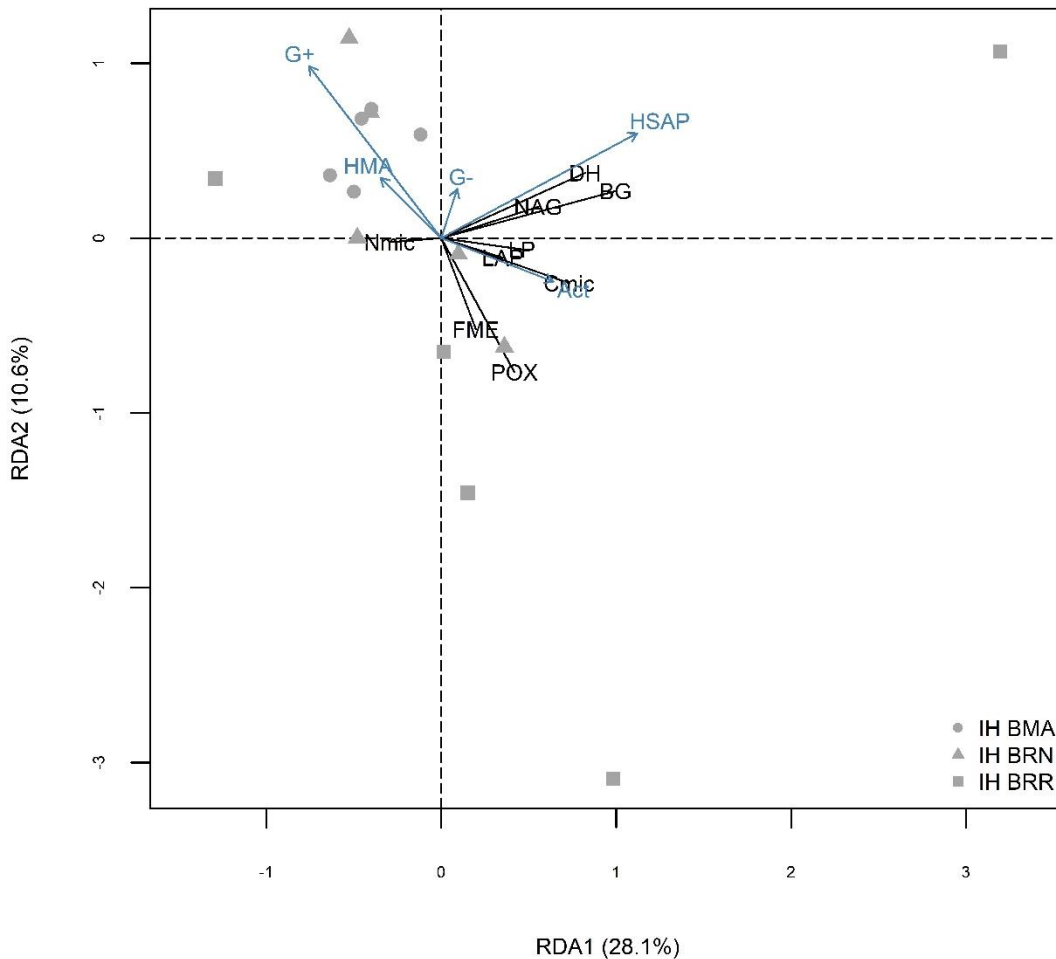


Figura 27. Análisis de Redundancia de la actividad microbiana en función de la abundancia de los grupos microbianos en el mantillo de las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; HSAP: hongos saprótrofos; HMA: hongos micorrízico-arbusculares; Act: actinobacterias; G+: bacterias gram positivas; G-: bacterias gram negativas; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetil-glucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa.

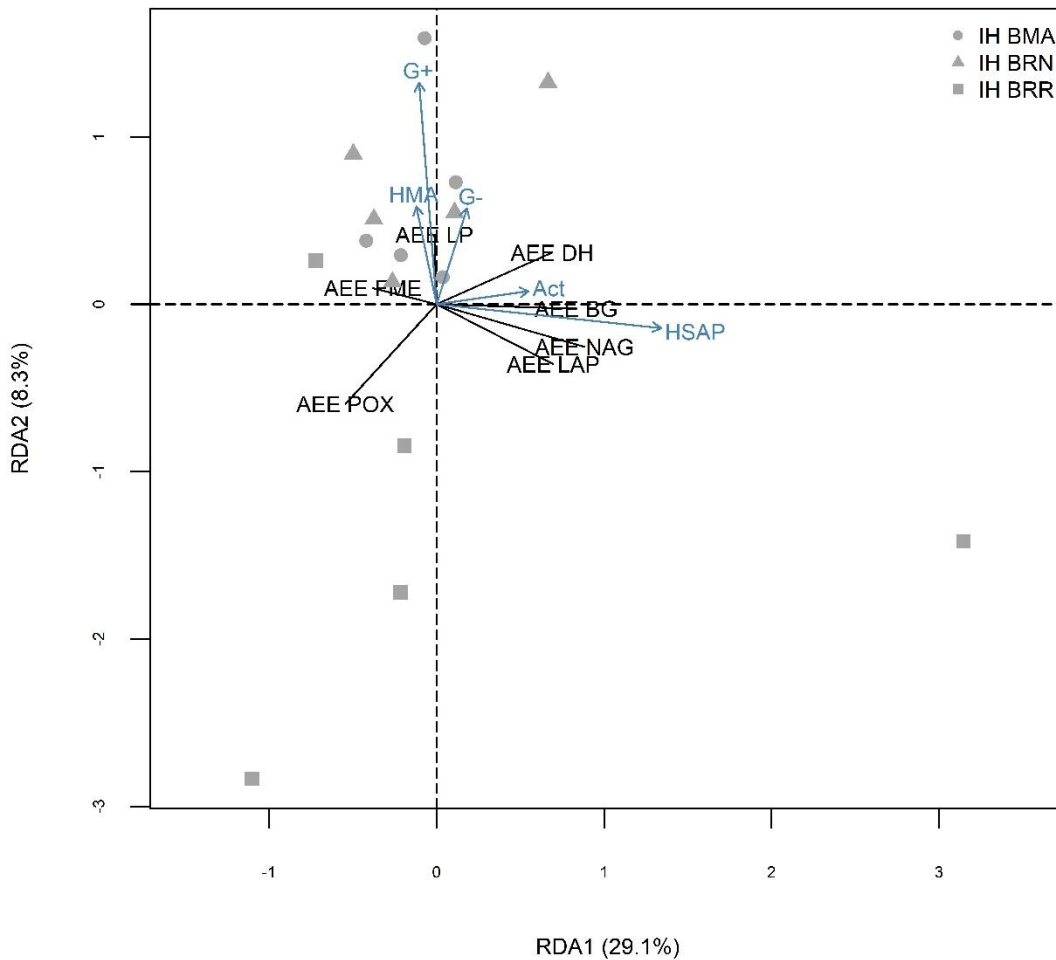


Figura 28. Análisis de Redundancia de los atributos funcionales de la actividad microbiana en función de la abundancia de grupos microbianos en el mantillo de las condiciones de estudio durante el inicio de la época húmeda. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; HSAP: hongos saprótrofos; HMA: hongos micorrízico-arbusculares; Act: actinobacterias; G+: bacterias gram positivas; G-: bacterias gram negativas; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetil-glucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa.

En conjunto, los ejes obtenidos en el análisis de redundancia realizado con la actividad microbiana en función del pH y los valores absolutos de la composición química del mantillo en las tres condiciones y ambas épocas explicaron significativamente ($p < 0.001$) el 47.8% de la variación en la actividad microbiana del mantillo, mientras que los dos primeros ejes explicaron el 40% (Figura 29).

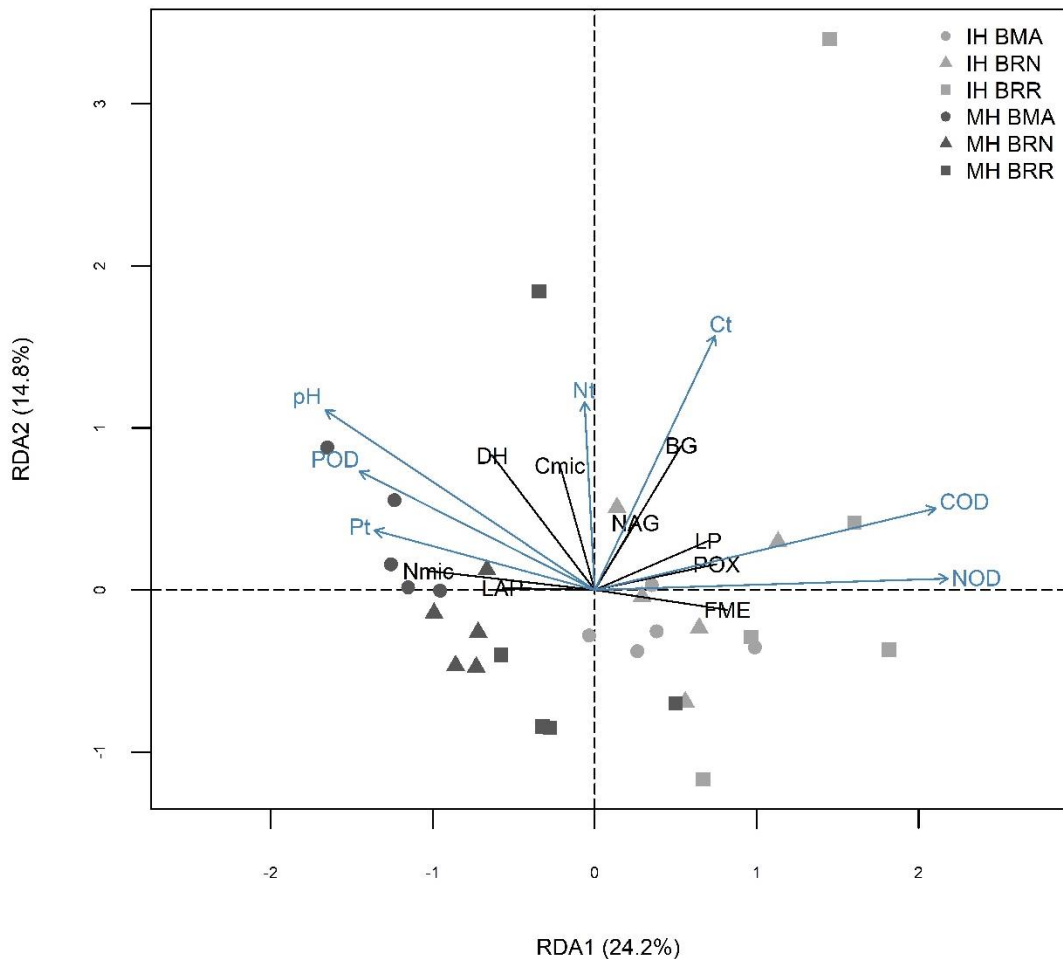


Figura 29. Análisis de Redundancia de la actividad microbiana en función del pH y variables químicas absolutas en el mantillo en las condiciones y épocas de estudio. IH: inicio de la época húmeda; MH: máximo de la época húmeda; BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; POD: P orgánico disuelto; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetil-glucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa.

Los ejes obtenidos en el análisis de redundancia realizado con los parámetros funcionales de actividad microbiana en función del pH y las relaciones estequiométricas entre los nutrientes en el mantillo, explicaron significativamente ($p < 0.001$) el 49.3% de la variación en la actividad microbiana del mantillo, mientras que los dos primeros ejes explicaron el 43.9% (Figura 30).

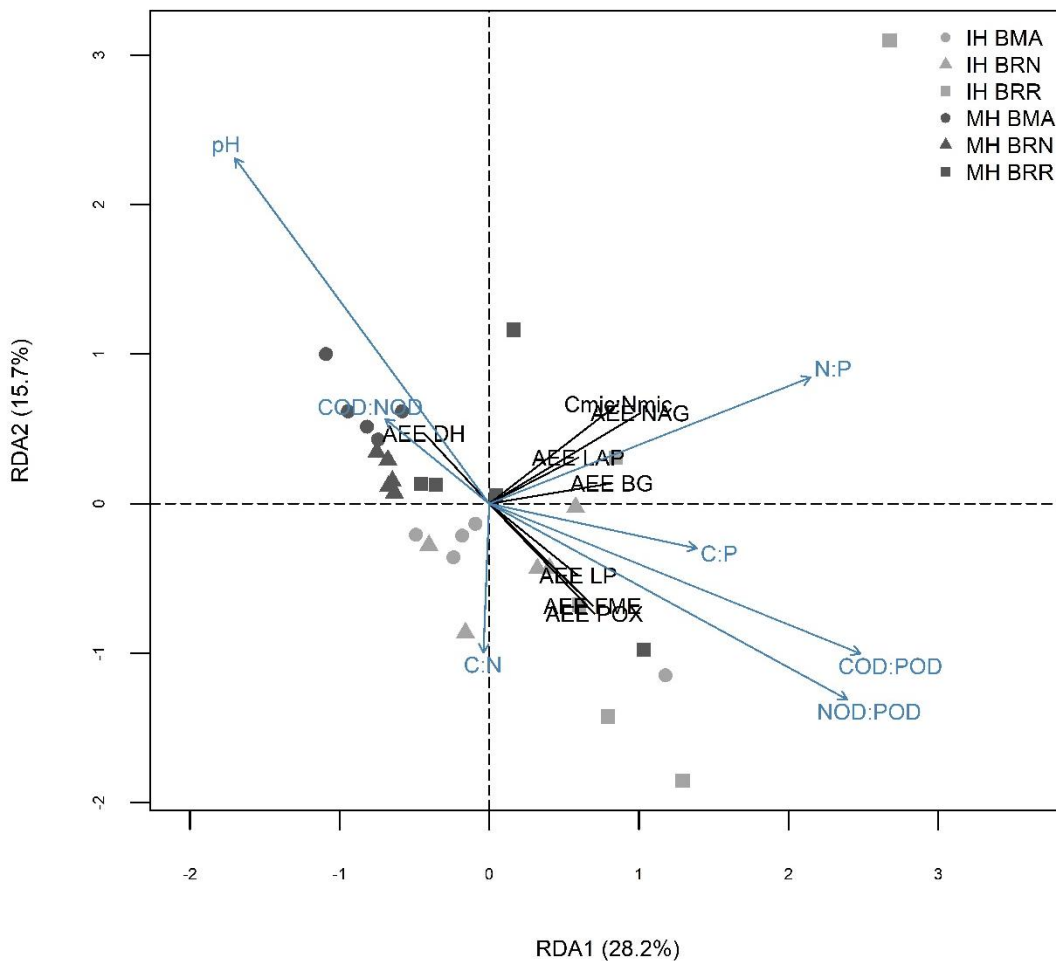


Figura 30. Análisis de Redundancia de los atributos funcionales de actividad microbiana en función del pH y las relaciones estequiométricas entre nutrientes en el mantillo en las condiciones y épocas de estudio. IH: inicio de la época húmeda; MH: máximo de la época húmeda; BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; POD: P orgánico disuelto; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetilglucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa; AEE: actividad enzimática específica de cada enzima.

6.8. Análisis de Discriminante Lineal

Las funciones obtenidas mediante el ADL realizado con el pH, variables químicas y de actividad microbiana del mantillo discriminó las muestras de acuerdo con su época y condición (Figura 31, Tabla S3). De esta manera, el 100% de las 30 muestras fueron clasificadas correctamente ya que fueron asignadas a la época y condición en la que originalmente fueron agrupadas (Tabla 10, Tabla S4). De acuerdo con los coeficientes de la función discriminante 1, la cual explicó el 78% de la discriminación total, las variables POD, POX, Nmic, Nt, FME y LAP contribuyeron en mayor medida a dicha función (Tabla S3).

Sin embargo, cuando se realizó una validación cruzada, el 46.7% de las muestras fueron clasificadas correctamente. Particularmente, las muestras del IH fueron clasificadas con baja precisión, ya que la mayoría de ellas fueron clasificadas en una condición distinta a su condición original. En comparación, un mayor porcentaje de las muestras del MH fueron clasificadas correctamente. Así, las cinco muestras de la condición BMA fueron discriminadas correctamente de las dos condiciones restantes, mientras que una de la condición BRN fue clasificada como perteneciente a la condición BRR, y tres de la condición BRR como pertenecientes a la BRN (Tabla 10, Tabla S5).

Las funciones obtenidas mediante el ADL realizado con el pH y los atributos funcionales del mantillo discriminaron las muestras de acuerdo con su época y condición (Figura 32, Tabla S3). Así, el 90% de las 30 muestras fueron clasificadas correctamente, mientras que tres de ellas pertenecientes al IH fueron agrupadas en grupos distintos a los originales (Tabla 10, Tabla S6). Las variables Cmic:Nmic, AEE FME, AEE LAP y AEE POX contribuyeron en mayor medida a la función discriminante 1, la cual explicó el 67.1% de la discriminación total (Tabla S3).

En el análisis realizado con validación cruzada, el 43.3% de las muestras fueron clasificadas correctamente. Específicamente, las muestras de IH fueron clasificadas con menor precisión respecto a las pertenecientes al MH, debido a que la mayoría de ellas fueron agrupadas en una condición distinta a la original. Por su parte, en el MH, cuatro de las cinco muestras de la condición BMA fueron

Tabla 10. Resultados de los Análisis de Discriminantes Lineales sin y con validación cruzada.

		Sin validación cruzada		Con validación cruzada	
		Muestras clasificadas correctamente	% de muestras clasificadas correctamente	Muestras clasificadas correctamente	% de muestras clasificadas correctamente
Tratamiento	N	ADL con pH, variables químicas y de actividad microbiana en el mantillo			
IH BMA	5	5	100	3	60
IH BRN	5	5	100	0	0
IH BRR	5	5	100	1	20
MH BMA	5	5	100	5	100
MH BRN	5	5	100	3	60
MH BRR	5	5	100	2	40
Total	30	30	100	13	46.7
Tratamiento	N	ADL con pH y atributos funcionales en el mantillo			
IH BMA	5	4	80	1	20
IH BRN	5	3	60	1	20
IH BRR	5	5	100	2	40
MH BMA	5	5	100	4	80
MH BRN	5	5	100	2	40
MH BRR	5	5	100	3	60
Total	30	27	90	13	43.3

IH: inicio de la época húmeda; MH: máximo de la época húmeda; BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación

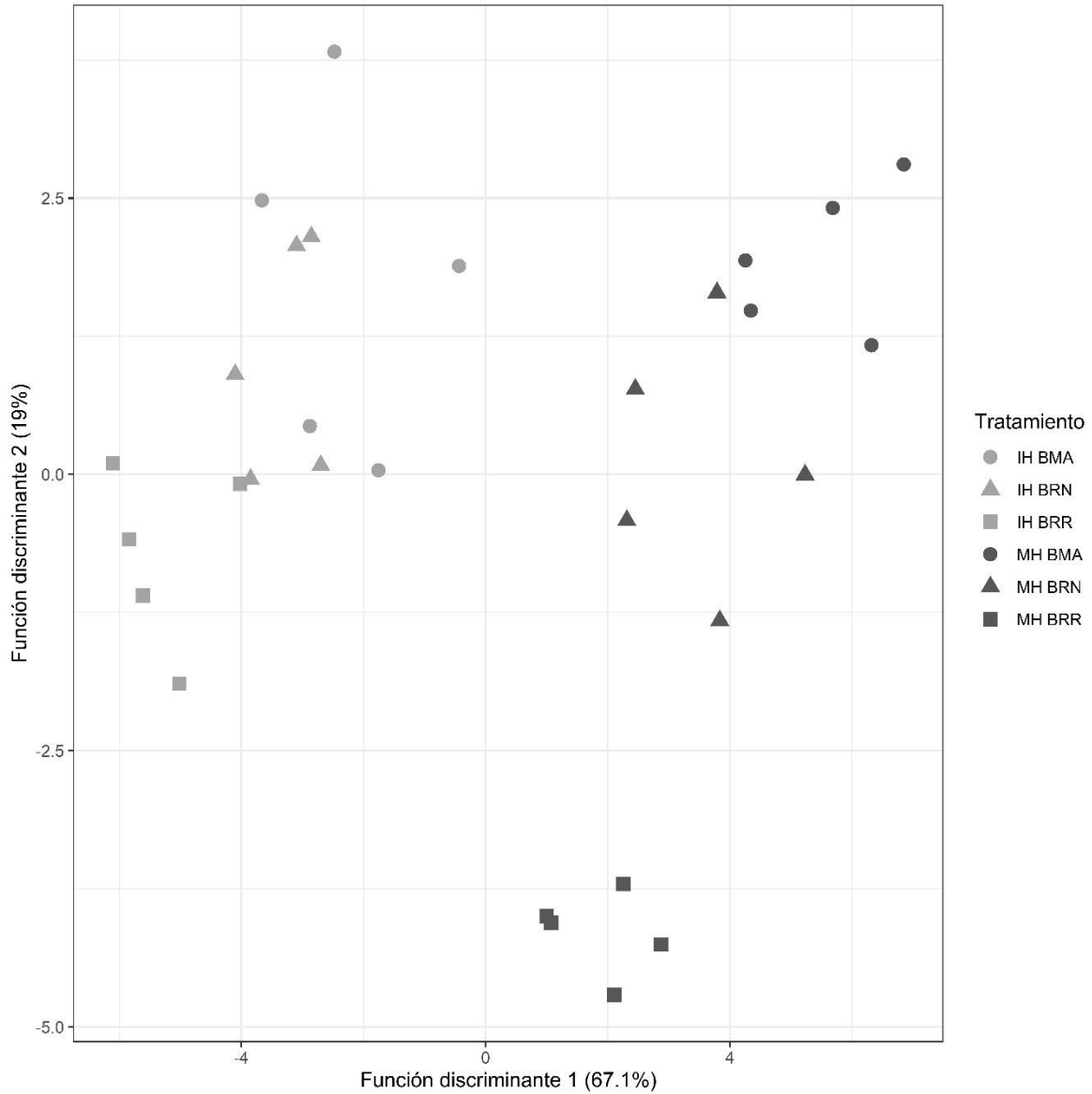


Figura 32. Análisis Discriminante Lineal realizado con el pH y atributos funcionales en el mantillo en las épocas y condiciones de estudio. IH: inicio de la época húmeda; MH: máximo de la época húmeda; BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación.

6.9. Análisis de regresión múltiple por pasos

A partir de los análisis de regresión múltiple por pasos se obtuvieron dos modelos en donde la interacción entre las variables evaluadas tuvo un efecto significativo sobre la mineralización de C del mantillo en las tres condiciones y las dos épocas estudiadas (Tabla 11). El primer modelo involucra la interacción entre los parámetros C_{mic} y la actividad de la LAP, las cuales tuvieron un efecto positivo independiente sobre mineralización de C. De acuerdo con la β estandarizada de cada parámetro, el C_{mic} tuvo un mayor efecto relativo sobre la mineralización de C del mantillo en comparación con la actividad de la LAP (Figura 33A). El segundo modelo mostró una interacción entre la relación $C_{mic}:N_{mic}$ y la AEE POX y AEE BG donde la relación $C_{mic}:N_{mic}$ tuvo un efecto positivo sobre la mineralización de C del mantillo y la AEE de ambas enzimas tuvo un efecto negativo (Tabla 11). Además, la humedad mostró un mayor efecto relativo sobre la variable de respuesta (Figura 33B).

Durante el IH y en las tres condiciones del estrato arbóreo, el modelo que involucró la interacción entre parámetros iniciales ambientales, químicos y de actividad microbiana absolutos en el mantillo (Tabla 11) tuvo una R^2 mayor respecto al modelo que inicialmente incluyó variables ambientales y funcionales (Tabla S8) y los que, además, incluyeron a los grupos microbianos determinados mediante los perfiles de PLFAs (Tabla S8). El modelo con mejor ajuste indicó que la mineralización de C del mantillo en las condiciones del estrato arbóreo durante el IH, está determinado por la interacción entre el pH, Ct, Pt, POX y la DH (Tabla 11). En particular, el pH, Ct, Pt y POX tuvieron un efecto positivo, mientras que la actividad de la DH mostró un efecto negativo sobre la mineralización de C. La relación $C_{mic}:N_{mic}$ tuvo un mayor efecto relativo sobre la variable de respuesta, seguido de la AEE POX y la AEE BG (Figura 33C).

Durante el MH y en las tres condiciones del estrato arbóreo, el modelo que inicialmente incluyó variables ambientales y parámetros absolutos (Tabla 10) tuvo una R^2 mayor respecto al modelo que incluyó variables ambientales y funcionales (Tabla S8). De acuerdo con dicho modelo, la mineralización de C del mantillo en las

condiciones del estrato arbóreo durante el MH, está determinado por la interacción entre los parámetros Nt, COD, Cmic, Nmic, LP y DH (Tabla 11: modelo MH). De ellas, el Cmic, LP y DH muestran un efecto positivo sobre la mineralización de C, mientras que el Nt, COD y Nmic tienen un efecto negativo. Particularmente, el COD, Cmic, Nmic y la actividad de la LP tuvieron un efecto relativo mayor sobre la mineralización de C del mantillo respecto al resto de las variables (Figura 33C).

Tabla 11. Modelos de regresión múltiple por pasos para las condiciones y épocas de estudio. Se consideró a la mineralización de C en el mantillo como variable de respuesta. De cada modelo, se muestran las variables independientes iniciales, el coeficiente de determinación (R^2), los parámetros obtenidos, coeficientes β , β estandarizada y los valores de p correspondientes. Los valores remarcados en negritas denotan resultados estadísticamente significativos ($p \leq 0.05$).

Modelos de regresión múltiple por pasos						
Parámetros iniciales	R^2	p	Parámetro	β	β estandarizada	
Inicio y máximo de la época húmeda						
Con variables absolutas						
pH, Ct, Nt, Pt, COD, NOD, POD, Cmic, Nmic, POX, BG, LP, NAG, LAP, FME, DH	0.5	<0.001	Intercepto	817	0.61	
			Cmic	366	<0.001	0.506
			LAP	788	<0.01	0.472
Con variables funcionales						
pH, C:N, C:P, N:P, COD:NOD, Cmic:Nmic, AEE POX, AEE BG, AEE LP, AEE NAG, AEE LAP, AEE FME, AEE DH	0.37	<0.01	Intercepto	10738	<0.001	
			Cmic:Nmic	827	0.01	0.497
			AEE POX	-552	0.01	-0.469
			AEE BG	-5987	0.04	-0.403
Por época						
Inicio de la época húmeda con variables absolutas						
pH, Ct, Nt, Pt, COD, NOD, POD, Cmic, Nmic, POX, BG, LP, NAG, LAP, FME, DH	0.98	<0.001	Intercepto	-77992	<0.001	
			pH	4945	<0.001	0.422
			Ct	85.2	<0.001	0.654
			Pt	12194	<0.001	0.378
			POX	76.1	<0.001	0.836
			DH	-4.02	<0.01	-0.294
Máximo de la época húmeda con variables absolutas						
pH, Ct, Nt, Pt, COD, NOD, POD, Cmic, Nmic, POX, BG, LP, NAG, LAP, FME, DH	0.91	<0.001	Intercepto	46645	<0.001	
			Nt	-1764	<0.001	-0.682
			COD	-13.4	<0.001	-1.048
			Cmic	399	<0.001	0.793
			Nmic	-1588	<0.001	-0.896
			LP	829	<0.001	0.883
			DH	4.17	0.02	0.368

Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; POD: P orgánico disuelto; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetil-glucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa; AEE: actividad enzimática específica de cada enzima.

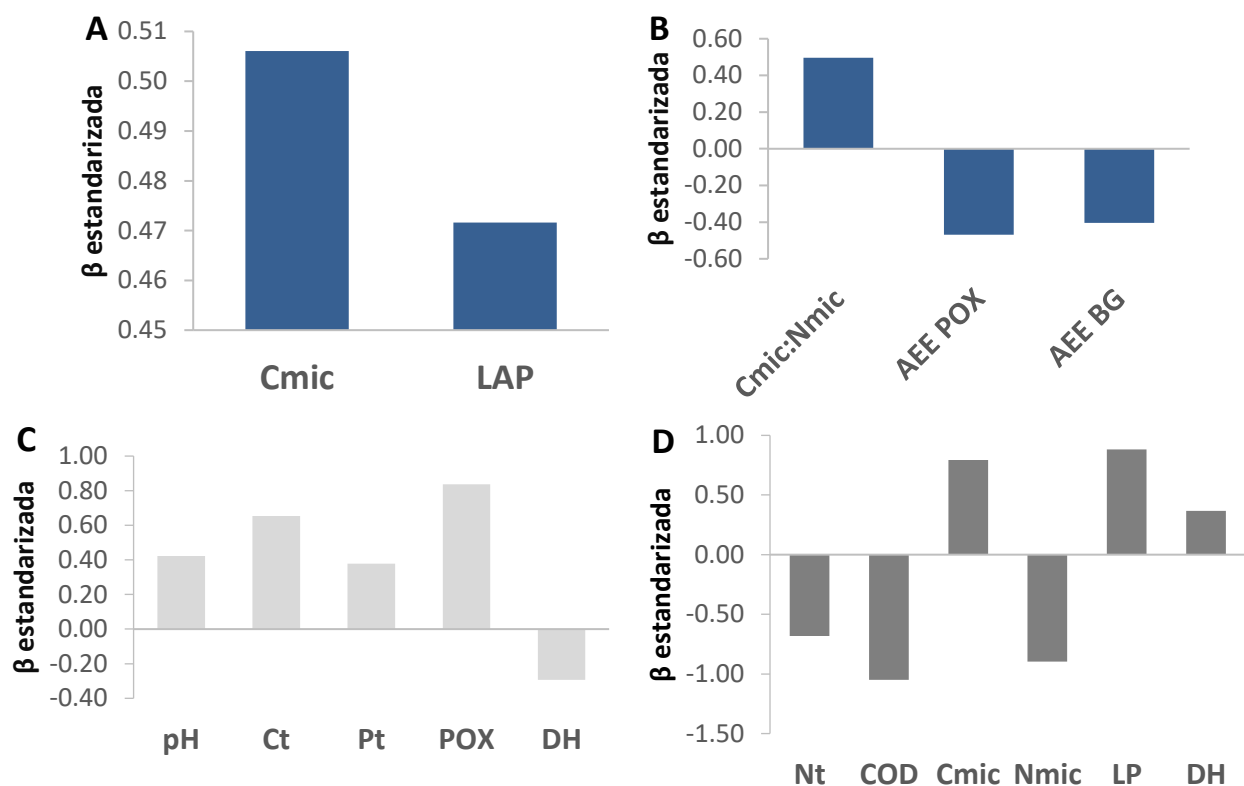


Figura 33. β estandarizada de los modelos de regresión múltiple por pasos para las condiciones y épocas de estudio. Para todas las condiciones del estrato arbóreo: A y B) modelo de las dos épocas, C) modelo del inicio de la época húmeda y D) modelo del máximo de la época húmeda. Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana; POX: polifenol oxidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa; AEE: actividad enzimática específica de cada enzima.

7. Discusión

7.1. Efecto de la modificación del estrato arbóreo sobre la producción de hojarasca

7.1.1. Patrones de producción de hojarasca

Se observaron diferencias en la biomasa total de hojarasca producida en nueve meses entre las condiciones de estudio, a pesar de que las tres pertenecen a un mismo bosque de *A. religiosa*. Estas diferencias estarían asociadas a la modificación de la comunidad vegetal derivada de los eventos de disturbio y manejo forestal ocurridos en el bosque. En particular, la condición BMA mostró una masa de 286.5 g m⁻², la cual representa el 92% de la masa anual producida en otro bosque de *A. religiosa* en el Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl (310 g m⁻²) (Jasso-Flores *et al.*, 2018). Sin embargo, la biomasa de hojarasca fue mayor en la condición BRN (323.2 g m⁻²) y menor en la BRR (252.1 g m⁻²). Esto se puede atribuir a que en la condición BRN se produjo una mayor masa de *A. religiosa* y de *Pinus* sp. en comparación con la BRR.

Adicionalmente, se observaron diferencias en la identidad de la hojarasca y los patrones de producción de hojarasca mensual a lo largo de nueve meses en las condiciones estudiadas. En relación con ello, se conocen distintos atributos de la comunidad vegetal que regulan la identidad y la cantidad de hojarasca producida a lo largo del tiempo. Uno de estos factores es la composición de la comunidad vegetal, la cual regula el tipo de material que conforma a la hojarasca (Wang *et al.*, 2010). Por esta razón, la deposición de hojarasca proveniente de angiospermas latifoliadas (*G. laurifolia*, *R. ciliatum* y *B. cordata*) y de *Pinus* sp. en las condiciones de modificación del estrato arbóreo, habría sido determinada por el cambio en la composición de especies vegetales arbóreas respecto a la condición BMA.

Similarmente, la composición de especies influye en los patrones de producción mensual de hojarasca (Wang *et al.*, 2010). Así, se ha observado que las coníferas de bosques templados presentan múltiples picos de producción de

hojarasca anualmente (Jaeyeob *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2014). En congruencia, en las tres condiciones, las coníferas *A. religiosa* y *Pinus* sp. presentaron múltiples picos de producción de hojarasca, con un punto máximo en verano (entre junio y agosto). Esto se ha asociado con un aumento en la temperatura (Kouki y Hokkanen, 1992), como se registra en el área de estudio durante dicha temporada. Por su parte, las especies latifoliadas deciduas de sistemas templados muestran un patrón unimodal con un solo pico en otoño (Williams-Linera *et al.*, 1996; Yang *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2014). Un patrón similar fue observado en las condiciones BRN y BRR, con un pico ocurrido entre septiembre y noviembre. Esto se ha relacionado con una reducción de la temperatura, como la observada en el área de estudio a partir de septiembre, y con una reducción de la radiación solar (Zhang *et al.*, 2014).

Aunque la forma de las curvas de producción de hojarasca de *A. religiosa* fue similar en las condiciones BRN y BRR, existió una diferencia temporal entre sus picos máximos de producción de hojarasca respecto a la condición BMA. En particular, el pico máximo en la condición BMA se presentó en junio, mientras que en las condiciones BRN y BRR ocurrió en agosto. Relacionado a ello, el punto máximo del crecimiento vegetativo de las hojas de *A. religiosa* ocurre a finales de junio, momento a partir del cual inicia el proceso de senescencia y posterior abscisión (Mantilla, 2006; Jiménez, 2019). Además, entre junio y agosto se reduce su concentración de nutrientes (Domínguez, 2011; Peña-Mendoza *et al.*, 2016), fenómeno asociado con la reabsorción de nutrientes que presentan las plantas previo a la abscisión de sus hojas (Milla *et al.*, 2005; Estiarte y Peñuelas, 2015). Debido a lo anterior, la máxima producción de hojarasca de *A. religiosa* en el bosque debería de ocurrir después del mes de junio, como fue reportado en las condiciones BRN y BRR. Por su parte, la hojarasca colectada en la condición BMA durante junio estaba conformada principalmente por hojas verdes no senescentes que, en muchos casos, aún se encontraba asociada a ramas largas. Lo anterior sugiere que la máxima producción de hojarasca registrada en la condición BMA en el mes de junio no es un fenómeno habitual.

La dominancia de cada especie en las comunidades vegetales es otro factor que determina la masa de hojarasca producida en los sistemas forestales (O'Keefe

y Naiman, 2006; Li et al., 2010; Souza *et al.*, 2019). Esto se debe a que una mayor dominancia se relaciona con una mayor biomasa del follaje específica de los árboles (Flores-Nieves *et al.*, 2011). En este trabajo, la masa y la proporción de hojarasca producida por las especies vegetales fueron diferentes entre y dentro de las especies, y entre y dentro de las condiciones de estudio. Por lo tanto, estas diferencias estarían influidas por las diferencias en la dominancia de cada especie vegetal en las tres condiciones evaluadas. En este sentido, se registró que la alta proporción de la hojarasca producida en las condiciones BRN y BRR provenía de *Pinus* sp. Este patrón se ha atribuido al aumento de la dominancia de especies introducidas en bosques nativos (Baker y Murray, 2012). Además, se observó una alta proporción de hojarasca de *A. religiosa* en las condiciones BRN y BRR. Esto es congruente con la alta dominancia de *A. religiosa* que prevalece en ambas condiciones (83.7% en BRN y 65.6% en BRR), a pesar de que ha disminuido debido al aumento en la dominancia de especies latifoliadas y *Pinus* sp. (Choreño-Parra, 2018)

Por otro lado, en la condición BRN hubo una tendencia hacia una mayor proporción de hojarasca generada por *Pinus* sp., pese a la mayor dominancia de angiospermas latifoliadas (15.11%) respecto a *Pinus* sp. (1.23%). De manera similar, en la condición BRR, en algunos meses existió una mayor proporción de hojarasca proveniente de especies latifoliadas a pesar de que existe una mayor dominancia de *Pinus* sp. (20.88%) respecto a la especie latifoliada *G. laurifolia* (13.49%) (Choreño-Parra, 2018). Aunque esto indicaría una incongruencia entre la dominancia de las especies latifoliadas y *Pinus* sp. y la masa de hojarasca que producen, lo observado podría deberse a que las proporciones de hojarasca dependen de las diferencias fenológicas de ambos grupos de especies.

Por lo anterior, la modificación de la estructura del estrato arbóreo, al alterar la composición de especies habría determinado un cambio en el tipo de hojarasca depositada en las condiciones BRN y BRR respecto a la BMA. Estas especies presentan su propia dinámica fenológica en la producción de hojarasca, por lo cual, la deposición de residuos vegetales de cada especie en el suelo varía temporalmente. Por su parte, la modificación de la dominancia de las especies en

el estrato arbóreo en las condiciones de BRN y BRR habría determinado las diferencias en la magnitud y la proporción que representa la masa de hojarasca que producen en las condiciones de estudio. Debido a que los resultados indican que en las tres condiciones la mayor proporción de hojarasca proviene del estrato arbóreo, las condiciones de modificación del estrato arbóreo podrían influir en los procesos ecológicos que regulan la descomposición del mantillo. Esto debido a una modificación en la composición química y la temporalidad en que se depositan los residuos vegetales (Polyakova y Billor, 2007; Aubert *et al.*, 2010; PuraHong *et al.*, 2014; Fanin y Bertrand, 2016).

7.2. Modificación de la composición química del mantillo por el cambio en los patrones de producción de hojarasca

Los cambios en la concentración de C, N y P totales en el mantillo durante su descomposición dependen de su concentración inicial y de procesos como la despolimerización y consumo de las moléculas orgánicas (Moore *et al.*, 2011) y la inmovilización de nutrientes por parte de la comunidad microbiana (Devi y Yadava, 2006). En este trabajo, la mayor concentración de N y P en la condición BMA, y las menores relaciones C:P y N:P en las tres condiciones de estudio, cuando ocurre el punto máximo de la época húmeda (MH) respecto al inicio de la época húmeda (IH), están asociados con dichos procesos.

De esta manera, en el tiempo ocurrido entre el IH y MH, habría existido un mayor consumo de C respecto al P por los microorganismos en las tres condiciones, lo cual está reflejado en las bajas relaciones C:P en el MH. Dicho escenario se ha observado en etapas tempranas de la descomposición del mantillo (Moore *et al.*, 2011) y es congruente con la alta actividad enzimática asociada a la obtención de C por lo microorganismos durante el IH en las condiciones de estudio. Similarmente, una menor relación N:P en las tres condiciones durante el MH estaría asociada con un mayor consumo de N respecto al P. Por su parte, la inmovilización de N y P por parte de la comunidad microbiana del mantillo podrían haber influido en la alta concentración de N y P durante el MH únicamente en la condición BMA, como se

ha observado en trabajos donde existe una alta inmovilización de nutrientes durante la época húmeda (Devi y Yadava, 2006; Zheng *et al.*, 2017). Esto es congruente con el alto Nmic que se registró en la condición BMA durante el MH.

Por otra parte, durante el IH se observaron dos escenarios respecto a la concentración de nutrientes entre las condiciones de estudio: 1) una mayor concentración de N en el mantillo de la condición BRR respecto a la BMA, y 2) una mayor concentración de P en el mantillo de la condición BRN respecto a la BMA. En relación con ello, la composición de especies en el estrato vegetal arbóreo, a través de la deposición de residuos foliares con distinta composición química, regula la concentración de nutrientes en el mantillo (Polyakova y Billor, 2007; Kim *et al.*, 2010). Particularmente, las especies de angiospermas latifoliadas presentan hojas verdes y hojas senescentes en la hojarasca con mayores concentraciones de N y P respecto a gimnospermas como las coníferas (Enright, 2001; Yuan y Chen, 2009; Vergutz *et al.*, 2012). Por esta razón, el mantillo bajo su dosel muestra una mayor concentración de ambos nutrientes (Takahashi, 1997; Kim *et al.*, 2010). Complementariamente, la concentración de nutrientes en la hojarasca producida por distintas especies puede variar en función de su edad. Así, se ha reportado que los árboles jóvenes del género *Pinus* presentan altas concentraciones de N y P en sus hojas verdes y senescentes, ya que les permite mantener su crecimiento en sus primeras etapas de desarrollo (Beets y Madgwick, 1988; Liu *et al.*, 2016).

Por lo anterior, se sugiere que la mayor concentración de N en el mantillo de la condición BRR durante el IH está relacionada con la presencia de angiospermas latifoliadas, las cuales depositaron una alta proporción de la hojarasca, y/o por la deposición de hojarasca generada por *Pinus* sp. en la condición BRR, cuyos individuos son jóvenes (Choreño-Parra, 2018). Esto es congruente con la alta concentración de Nt en la hojarasca depositada en dicha condición durante los dos meses posteriores al IH. Además es similar a lo observado en bosques de *A. religiosa* donde ha existido una pérdida de dominancia de dicha especie (Facio-López, 2015).

Aunque en la condición BRN también se depositó hojarasca de angiospermas y *Pinus* sp., como lo ocurrido en la BRR, no se observaron diferencias

en la concentración de N y en la relación C:N en el mantillo respecto a la condición BMA durante el IH. Sin embargo, la condición BRN mostró una mayor concentración de P respecto a la BMA. Se sugiere que ambas situaciones se deben a que en la condición BRN se depositó una menor proporción de latifoliadas en los meses próximos al IH. Particularmente, la menor entrada de hojarasca al suelo habría disminuido la concentración de N en el mantillo de la condición BRN hasta ser semejante a lo cuantificado en la BMA. Esto, a su vez, habría permitido una mayor deposición de hojarasca de *Pinus* sp. con altas concentraciones de P. Por lo tanto, las diferencias en el tipo de hojarasca producida entre las condiciones BRN y BRR, estarían reflejadas en la menor relación N:P en BRN.

Estos patrones en la concentración de nutrientes totales fueron distintos durante el MH. Sin embargo, también pueden ser asociados con la composición química de la hojarasca producida por la comunidad vegetal en las condiciones de estudio. Por ejemplo, en el MH la concentración de N fue mayor en la condición BRR respecto a la BRN, lo cual es congruente con la mayor concentración de N en la hojarasca de la condición BRR comparada con la BRN en los meses previos al MH. Por lo anterior, la modificación de la estructura del estrato arbóreo en el bosque de *A. religiosa* evaluado modifica la calidad química del mantillo en términos de la concentración de N y P, en función de la deposición de hojarasca proveniente de angiospermas latifoliadas, de *Pinus* sp. y una disminución en la hojarasca proveniente de *A. religiosa*.

Los resultados reportados en las fechas y condiciones de estudio contrastan con lo encontrado por Choreño-Parra (2018) a finales de julio de 2016, donde se observó únicamente una menor concentración de P en el mantillo de condiciones con modificación del estrato arbóreo respecto a la condición madura del bosque, incluyendo las aquí evaluadas. Esto indica que el efecto de la modificación del estrato arbóreo sobre la concentración de nutrientes del mantillo varía interanualmente. Lo anterior se ha relacionado con la variación en la concentración de nutrientes en la hojarasca, la temperatura y la precipitación, entre distintos años (Yuan y Chen, 2009; Yanai *et al.*, 2012; Jonczak, 2013; Zhang *et al.*, 2017).

Por otra parte, la concentración de las formas orgánicas disueltas de C, N y P (COD, NOD y POD) fue menor durante el MH en todas las condiciones. Esta dinámica se ha asociado con la precipitación, la cual promueve la lixiviación de los nutrientes disueltos (Hongve *et al.*, 2000; Kaiser *et al.*, 2001; Fröberg *et al.*, 2007). Este mecanismo es congruente con la alta precipitación en el área de estudio durante el MH y con la correlación negativa entre la humedad del mantillo y el COD y NOD en las dos épocas. Complementariamente, la constancia de la relación COD:NOD en las dos fechas, y la menor relación COD:POD y NOD:POD en el MH, sugieren que el COD y NOD están sujetos en mayor medida a lixiviación en comparación con el POD.

Adicionalmente, la concentración de C, N y P disueltos en el mantillo es influida por la actividad de los microorganismos al despolimerizar las moléculas del mantillo (Waldrop y Zak, 2006; Tian *et al.*, 2010). En relación con lo anterior, se observó una alta concentración de COD y NOD en al menos una de las condiciones de modificación del estrato arbóreo, en ambas épocas. Estos patrones también fueron observados respecto a la actividad de distintas enzimas asociadas a la obtención de C y N (POX, BG, LP y NAG) del mantillo por parte de los microorganismos. Además, se registró una correlación positiva entre el NOD y POD en el mantillo con la actividad de enzimas asociadas a la obtención de C en las tres condiciones y ambas épocas. Lo anterior sugiere que la actividad de las enzimas producidas por las comunidades microbianas promueve la formación de materia orgánica disuelta y que, por lo tanto, las diferencias en la concentración de los nutrientes disueltos entre las condiciones habrían sido influidas por la actividad de estas enzimas. Además, las mayores relaciones COD:POD y NOD:POD en las condiciones BRN y BRR sugieren que existe una mayor producción de COD y NOD respecto al POD en dichas condiciones.

Debido a que la actividad microbiana está influenciada por los rasgos de los residuos foliares generados por las comunidades vegetales (Aubert *et al.*, 2010; Purahong *et al.*, 2014), se sugiere que la modificación del estrato arbóreo en el bosque evaluado promueve indirectamente la formación de COD, NOD y POD. Consecuentemente, el cambio en el estrato arbóreo podría regular la cantidad de C

y nutrientes que pueden ser inmovilizados por las comunidades microbianas del mantillo, así como la energía que pueden obtener mediante su mineralización.

7.3. Modificación de la estructura, actividad y eficiencia metabólica de la comunidad microbiana por el cambio en la composición química del mantillo

7.3.1. Estructura de la comunidad microbiana

El cambio en las comunidades vegetales puede modificar la abundancia de distintos grupos microbianos en el mantillo, a través de la deposición de residuos foliares con distinta composición química (Chapman *et al.*, 2013). De manera similar, se observaron diferencias en la abundancia de distintos grupos microbianos en el mantillo entre las condiciones de estudio durante el IH. Además, aunque no existieron resultados significativos, los RDAs indicaron que entre el 52 y el 58% de dicha variación está determinada por los rasgos químicos absolutos y funcionales del mantillo.

En particular, con base en la abundancia de las cadenas de ácidos grasos de distintos grupos microbianos, se registró una menor diversidad microbiana y una menor equitatividad en la condición BRR en comparación con la BMA y la BRN. Esto se debe a que el mantillo de la condición BRR estuvo dominado por HSAPs, denotado por una alta abundancia de la cadena 18:2 ω 6,9c. Por su parte, los análisis de agrupamiento indicaron que la abundancia relativa de las cadenas de ácidos grasos de distintos grupos microbianos fue similar en las muestras de la condición BRR. Estos resultados estuvieron principalmente determinados por la alta abundancia de HSAPs en la condición BRR,

A su vez, la alta abundancia de HSAPS en el BRR se correlacionó positivamente con el N. Esto sugiere que el N favorece el desarrollo de dichos microorganismos, en congruencia con Bray *et al.* (2012), donde el N promovió el crecimiento de HSAPs en etapas tempranas de la descomposición. Adicionalmente, la incorporación de nuevas fuentes de C en el mantillo puede promover el

crecimiento de HSAPs (Wang *et al.*, 2014b). Particularmente, el C proveniente de *Pinus* no nativos en bosques de coníferas puede ser una fuente de C que estimula el crecimiento de dichos microorganismos (Waldrop y Firestone, 2004). Lo anterior y la correlación positiva entre el Ct y la abundancia de HSAPs en la condición BRR, podrían indicar que la introducción de *Pinus* sp. favoreció el crecimiento de estos microorganismos.

Como fue señalado en el método, la cadena de ácido graso 18:2 ω 6,9c, usada como indicador de HSAP, también se ha reportado como un indicador de la abundancia de HECM en muestras de suelo (Frostegård y Bååth, 1996; Olsson, 1999; Anthony *et al.*, 2017). Por esta razón, es posible que la alta abundancia de dicha cadena en el mantillo de la condición BRR también involucre a comunidades de HECM establecidos en el mantillo. Esto es congruente con el hecho de que estos organismos son simbioses de coníferas como la especie de *Pinus* introducida en la condición BRR (Karst *et al.*, 2014). Pese a ello, se sabe que en bosques templados, los HECM son más abundantes en el suelo y los HSAP lo son en el mantillo (Lindahl *et al.*, 2006; Carteron *et al.*, 2020). Por lo tanto, se sugiere que la alta abundancia de la cadena 18:2 ω 6,9c en el mantillo de la condición BRR está más relacionada con la abundancia de HSAP.

Por otro lado, en el mantillo de las condiciones BRN y BRR existió un incremento en la abundancia relativa de bacterias G- y una alta relación G-:G+ en la condición BRR, lo cual se atribuye a que su crecimiento es favorecido por la presencia de recursos fácilmente accesibles en el mantillo, lo que coincide con las altas concentraciones de COD (Fanin *et al.*, 2014; Fanin *et al.*, 2019) que fueron observadas en dichas condiciones. Además, se ha observado que los productos derivados de los HSAP son sustratos que pueden ser aprovechados por las bacterias (Romaní *et al.*, 2006; Schneider *et al.*, 2010), por lo que es posible que el incremento en la abundancia de HSAPs en la condición BRR haya contribuido al incremento en la abundancia de bacterias G-.

Asimismo, se encontró una reducción en la abundancia de HMAs en la condición BRR. Estos organismos, comunes en el suelo de bosques de *A. religiosa* (Argüelles-Moyao *et al.*, 2017), pueden colonizar el mantillo, a partir del cual

obtienen recursos que transfieren a sus hospederos (Hodge, 2001). Generalmente estos recursos son derivados de la actividad de las comunidades microbianas saprótrofes, por lo cual puede existir una competencia entre ambos grupos de microorganismos (Aristizábal *et al.*, 2004; Nuccio *et al.*, 2013; Gui *et al.*, 2017). Por lo tanto, la disminución en la abundancia de HMAs podría deberse a su exclusión competitiva debido al aumento en la cantidad de HSAPs. Este mecanismo también podría explicar la reducción en la abundancia relativa de HMAs en el mantillo respecto al suelo.

Por lo anterior, los resultados indican que la modificación del estrato arbóreo en un bosque de *A. religiosa* puede contribuir a la modificación de la estructura de la comunidad microbiana del mantillo mediante un cambio en la concentración de nutrientes en el mantillo y en la interacción entre distintos microorganismos. Particularmente, en la condición BRR reduce la diversidad microbiana y promueve una alta dominancia de HSAPs.

Contrariamente, los patrones observados en el mantillo no fueron evidentes en el suelo. Esto se ha atribuido a que las comunidades del suelo no están sujetas directamente al cambio en la composición química del mantillo (Chapman *et al.*, 2013; Prescott y Grayston, 2013). Consecuentemente, los resultados indican que las comunidades microbianas que fueron caracterizadas en el suelo son menos sensibles a la modificación del estrato arbóreo. Pese a ello, la diversidad de cadenas de ácidos grasos y su equitatividad fue mayor en comparación con el mantillo en todas las condiciones, lo cual se relaciona con que la abundancia relativa estuvo compartida por un mayor número de cadenas de ácidos grasos.

7.3.2. Inmovilización de C y N

La inmovilización de C y nutrientes depende de la presencia de sus formas disueltas en el mantillo (Cotrufo *et al.*, 2015). En este trabajo se observó una alta inmovilización de C y N en la biomasa microbiana durante el MH respecto al IH, en conjunto con una baja concentración de COD y NOD. Además, el Nmic se correlacionó negativamente con el COD y NOD en ambas épocas. Lo anterior podría

indicar que, conforme progresa la descomposición del mantillo en las condiciones de estudio, el NOD y COD brindan la energía y el N requeridos por los microorganismos para inmovilizar C y N en su biomasa. Consecuentemente, existe una reducción en las formas disueltas de C y el N como lo reportado.

Además, la mayor relación $C_{mic}:N_{mic}$ en el IH respecto al MH, indican que, en el inicio de la descomposición, los microorganismos inmovilizan predominantemente C en comparación con el N, mientras que en el punto máximo de descomposición hay una mayor inmovilización de N. Esto se observó en relación con una alta concentración de COD durante el IH, como se ha reportado en el mantillo de bosque tropicales secos de México (Anaya *et al.*, 2007), así como una alta actividad de las enzimas POX, BG y LP en la misma fecha, y una mayor actividad de la LAP en el MH. Lo anterior sugiere que la dinámica temporal en la inmovilización de N y P en el mantillo de este bosque también se relaciona estrechamente con la producción de formas disueltas de nutrientes en el mantillo derivadas de la actividad de los microorganismos.

Por otro lado, se observó una menor concentración de N inmovilizado, en conjunto con una alta concentración de NOD en la condición BRR respecto a la BMA y BRN en ambas épocas. Estos resultados sugieren que la modificación del estrato arbóreo en la condición BRR no favorece la inmovilización del N por la comunidad microbiana en formas como el NOD, por lo que este N podría estar sujeto a lixiviación. Mientras tanto, la alta inmovilización de N y la alta concentración de NOD en la condición BRN durante el MH, indican que la modificación del estrato arbóreo promueve la inmovilización de N de manera similar a la condición BMA, principalmente cuando una alta precipitación podría intensificar su lixiviación. Esto podría relacionarse con la alta abundancia de HMA, organismos que inmovilizan nutrientes que posteriormente transfieren a sus plantas hospederas (Nuccio *et al.*, 2013). Finalmente, la alta relación $C_{mic}:N_{mic}$ en la condición BRR durante el IH indica que los microorganismos inmovilizan una mayor cantidad de C que de N, lo cual se ha asociado a un incremento en la abundancia de hongos respecto a bacterias (Cheng *et al.*, 2013; Fanin *et al.*, 2013) como se observó en dicha condición.

7.3.3. Despolimerización y metabolismo microbiano asociado a la obtención de C, N y P

La actividad de las enzimas producidas por las comunidades microbianas está influida, entre otros parámetros, por el pH y la concentración de nutrientes en el mantillo. Esto se debe a que la actividad óptima de las diferentes enzimas solo ocurre en un intervalo específico de pH (Burns *et al.*, 2013) y a que los nutrientes son recursos a los cuales los microorganismos acceden mediante la producción de enzimas. Por esta razón, la actividad enzimática refleja la demanda de nutrientes de las comunidades microbianas (Sinsabaugh *et al.*, 2008; Fanin *et al.*, 2016b). Congruentemente, en este trabajo, el Análisis de Redundancia realizado con variables químicas y de actividad microbiana absolutas, indicó que aproximadamente el 48% de la variación en la actividad microbiana, lo cual incluye la actividad de las enzimas evaluadas, está explicada por el pH y la concentración de nutrientes totales y disueltos, en las condiciones y épocas de estudio. Esto sugiere que el pH y la composición química del mantillo regula la actividad enzimática en las condiciones y épocas evaluadas.

En particular, el menor pH en la condición BRR pudo haber promovido la alta actividad de las enzimas POX, BG, LP y FME, ya que su actividad óptima ocurre conforme el pH es más ácido (Baldrian y Valášková, 2008; Sinsabaugh, 2010; Turner, 2010). A su vez, la alta actividad de la POX, BG, LP y FME en el IH indica que, en las primeras etapas de la descomposición del mantillo, el C y P son recursos altamente consumidos por las comunidades microbianas (Dilly y Munch, 1996; Waring, 2013). Además, existió una baja actividad de la LAP y una alta actividad de la NAG en esta fecha, lo cual ocurrió inversamente en el MH. Esto sugiere que en el IH las moléculas derivadas de la biomasa microbiana, como la quitina, son la principal fuente de N para los microorganismos, mientras que las proteínas lo son durante el MH. Por su parte, en el MH se observó una reducción en la actividad de la mayoría de las enzimas en las tres condiciones, asociada con una baja relación C:P y, particularmente, una alta concentración de N y P en la condición BMA. Esto

se ha atribuido a que los microorganismos tienen una baja demanda de nutrientes ya que su alta concentración no limita su crecimiento (Güsewell y Freeman, 2005).

Por otro lado, en ambas épocas, la alta actividad de las enzimas NAG y FME en la condición BRR indican que los microorganismos potencialmente consumen altas cantidades de N y P una vez que despolimerizan extracelularmente moléculas como la quitina y lípidos provenientes de paredes celulares de hongos y de acículas, respectivamente (Pang y Kolenko, 1986; Waldrop *et al.*, 2004; Kunito *et al.*, 2012). Además, en esta condición existió una tendencia a una mayor actividad de las enzimas POX, BG y LP, principalmente en el IH, aunque sin resultados significativos. A pesar de ello, en las mismas condiciones de modificación del estrato arbóreo previamente se reportó una elevada despolimerización de lignina, celulosa y lípidos a través de dichas enzimas (Choreño-Parra, 2018). Por lo anterior, los resultados sugieren que la modificación de los rasgos químicos del mantillo (pH y composición química), debido al cambio en la estructura del estrato arbóreo, modifica la actividad de las enzimas producidas por las comunidades microbianas. Esto se ha reportado en bosques manejados donde el mantillo está conformado por residuos foliares provenientes de especies vegetales introducidas y de regeneración natural (Purahong *et al.*, 2014), como ocurre en las condiciones BRN y BRR.

La actividad enzimática específica (AEE) permite evaluar si los recursos adquiridos por los microorganismos son destinados a la producción de enzimas, inferida a través de su actividad, o a su almacenamiento en la biomasa microbiana (Steinweg *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2013). De manera similar a la actividad enzimática, refleja la demanda de C y nutrientes por las comunidades microbianas (Zhang *et al.*, 2015). Por lo anterior, la menor AEE de la POX, BG, LP, NAG y FME, durante el MH respecto al IH, indica que una baja proporción de los recursos adquiridos por los microorganismos es destinada a la producción de enzimas, mientras que la mayor parte la destinan al almacenamiento en su biomasa, como lo indica la alta inmovilización de C y N. Esto se relaciona con una baja demanda de nutrientes por parte de los microorganismos durante el MH (Zhang *et al.*, 2015), en congruencia con la baja relación C:P en el mantillo de las tres condiciones y la alta concentración de N y P en la condición BMA durante esta fecha.

Así mismo, la AEE refleja la eficiencia del metabolismo microbiano en su capacidad para almacenar C en su biomasa mediante la producción de enzimas (Romaní *et al.*, 2006; Moorhead *et al.*, 2012). En este sentido, se observó una alta AEE NAG, AEE LAP y AEE FME, en la condición BRR respecto a las dos restantes. Esto indica que la comunidad microbiana de esta condición acumula una baja proporción de N y C en su biomasa, a pesar de mantener una alta despolimerización de quitina, proteínas y fosfomonoésteres. Además, de manera similar a la actividad enzimática, el Análisis de Redundancia indicó que el 44% de la variación en la relación $C_{mic}:N_{mic}$ y la AEE de las distintas enzimas, depende de la composición química del mantillo en todas las condiciones y épocas evaluadas. Con base en ello, se sugiere que la modificación del estrato arbóreo, principalmente en la condición BRR, a través de la modificación en la composición química del mantillo, reduce principalmente la eficiencia en el uso del N de las comunidades microbianas. Esto es congruente con la baja inmovilización de N reportada en dicha condición.

7.3.4. Eficiencia en el uso del carbono

Los altos valores de EUC obtenidos con la actividad de la POX, NAG y LAP (EUC_{PNL}) y el obtenido con la BG, NAG y LAP (EUC_{BNL}), con C y N totales o disueltos, fueron congruentes con la baja AEE de las enzimas asociadas a la obtención de C en el MH. Esto indica una alta eficiencia de las comunidades microbianas para acumular C en su biomasa a través de la producción de enzimas y en función de las diferencias entre sus requerimientos de C y N, y la composición química de su sustrato, durante el MH (Sinsabaugh *et al.*, 2016).

Por otro lado, a diferencia de la AEE de la POX y BG, donde no existieron diferencias entre las condiciones, existió una mayor EUC_{BNL_t} y EUC_{BNL_d} en la condición BRR y una tendencia a una mayor EUC_{PNL_t} y EUC_{PNL_d} en la misma condición. Lo anterior sugiere que la modificación la estructura del estrato arbóreo en la condición BRR promueve una comunidad microbiana que usa el C de manera eficiente, principalmente al obtenerlo partir de moléculas disueltas provenientes de la celulosa mediante la BG.

Adicionalmente, las estimaciones de la EUC realizadas con el COD y NOD mostraron patrones y magnitudes similares a las estimadas con el C y N totales, y se encontraron en los rangos reportados en el mantillo de distintos sistemas terrestres (Sinsabaugh *et al.*, 2016). Esto sugiere que la estimación de la EUC con las formas disueltas de los nutrientes podría ser igualmente confiable que la estimación realizada con los nutrientes totales. Además, dicha estimación permite interpretar la eficiencia de los microorganismos para acumular C en su biomasa en función de las formas de la materia orgánica que les son accesibles. Por lo anterior, el procedimiento utilizado para la estimación del EUC en este trabajo representa una modificación al método propuesto por Sinsabaugh y colaboradores (2016).

7.3.5. Estructura de la comunidad microbiana y despolimerización del mantillo

Las comunidades microbianas, a través de la producción de enzimas, son los responsables directos de una parte de la descomposición del mantillo. Por ello, la modificación de su estructura por un cambio en la comunidad vegetal puede afectar dicho proceso (Holden *et al.*, 2013). Esto se debe a que la deposición de hojarasca con diferente composición química por distintas especies vegetales promueve el crecimiento de comunidades microbianas que difieren en su capacidad de producir enzimas y hacer uso de diferentes recursos (Barbi *et al.*, 2016). En este trabajo, aunque los RDAs no mostraron resultados significativos, la abundancia de los grupos microbianos explicó entre el 43 y 44% de la variación en la actividad microbiana en términos absolutos y funcionales.

En este sentido, los cambios observados en la comunidad microbiana del mantillo durante el IH, debido a la modificación del estrato arbóreo, estuvieron relacionados con los patrones de actividad enzimática observados entre las tres condiciones. Así, en la condición BMA, las correlaciones positivas observadas sugieren que la actividad y AEE de distintas enzimas (POX, BG, NAG y FME) están influenciadas por HMA, HSAP, actinobacterias y, principalmente, por bacterias G+. Mientras tanto, en la condición BRR la actividad de la BG y DH, la AEE BG, AEE

NAG y AEE DH serían determinadas casi exclusivamente por HSAP, en congruencia con la alta abundancia de estos organismos. Complementariamente, una fracción de la alta actividad de las enzimas NAG, LAP y FME en la misma condición, podría haber sido influenciada por HECM, de los cuales se sabe que son potenciales descomponedores de la materia orgánica como consecuencia de la búsqueda de los nutrientes que translocan a sus plantas hospederas (Lindahl y Tunlid, 2014).

Por lo tanto, la modificación de la comunidad microbiana del mantillo debido a la modificación del estrato arbóreo, promueve parcialmente un cambio en la actividad microbiana asociada a la despolimerización de las moléculas del mantillo. Sin embargo, es posible que la alta variación de esta actividad microbiana, que no se asocia con los rasgos de las comunidades microbianas, sea consecuencia de los ajustes en la producción de enzimas por parte de los microorganismos en función de la composición química del mantillo, los cuales no involucran necesariamente un cambio en la abundancia de grupos microbianos (Mooshammer *et al.*, 2014b).

7.3.6. Mineralización de C y eficiencia en el uso del C

En distintos sistemas forestales la actividad de las enzimas promueve la mineralización de C en el mantillo al incrementar la accesibilidad de fuentes de C, como el COD, para los microorganismos (Wieder *et al.*, 2008). En este trabajo se observó un patrón opuesto, donde la alta mineralización potencial de C en el MH estuvo ligada con una baja actividad de las enzimas y una baja concentración de COD. Sin embargo, esta alta mineralización potencial de C ocurrió en conjunto con una baja AEE y una alta EUC en las condiciones de estudio durante el MH, lo cual indica que la actividad de las enzimas producidas por las comunidades microbianas les permite adquirir C y destinarlo principalmente a su crecimiento en biomasa. En otros trabajos se ha reportado que una alta mineralización de C se asocia con una alta concentración de C en la biomasa microbiana (Balota *et al.*, 2004; Moorhead *et al.*, 2012). Por lo tanto, se sugiere que la alta mineralización potencial de C en el MH respecto al IH podría provenir de una comunidad microbiana más grande

promovida por la actividad de los microorganismos, lo cual es congruente con la alta concentración de Cmic en el MH.

Alternativamente, esta desconexión entre la alta mineralización de C y la baja actividad microbiana durante el MH se ha atribuido a un desfase temporal entre la despolimerización de las moléculas del mantillo, y el uso de las moléculas derivadas por los microorganismos en procesos como la respiración (Schimel y Weintraub, 2003; Moorhead *et al.*, 2013). Por lo tanto, se sugiere que la alta mineralización potencial de C en el MH es consecuencia del uso de los recursos generados por los microorganismos durante el IH a través de una alta actividad enzimática, y no de la baja actividad enzimática durante el MH.

A pesar de las diferencias en la actividad enzimática, no se observaron diferencias significativas en la mineralización potencial de C entre las tres condiciones. Únicamente se observó una tendencia a una mayor mineralización de C en el IH y una menor mineralización en el MH en la condición BRR. Esto es congruente con trabajos donde un cambio en la comunidad vegetal modifica la actividad microbiana en el mantillo, pero que no modifican la mineralización de C o la tasa de descomposición (Prescott *et al.*, 2000). Además, son contrastantes con el aumento en la mineralización de C reportado en condicione de modificación del estrato arbóreo dentro del área de estudio durante una fecha similar al MH en 2016 (Choreño-Parra, 2018) y en el suelo de bosques con una baja dominancia de *A. religiosa* (Barajas *et al.*, 2020). Lo anterior sugiere que la mineralización de C en el mantillo no fue influida ampliamente por la modificación de la estructura del estrato arbóreo, sin embargo, este efecto puede variar interanualmente.

Por su parte, el mayor qCO_2 en el MH respecto al IH en el mantillo de las tres condiciones indica que, del C obtenido por las comunidades microbianas, una baja porción lo acumulan en su biomasa mientras que una alta parte lo respiran en forma de CO_2 (Manzoni *et al.*, 2012; Pinzari *et al.*, 2017). Por lo tanto, estos resultados sugieren que conforme progresa la descomposición del mantillo, los microorganismos son menos eficientes en el uso del C. Pese a ello, son contradictorios con trabajos donde se muestra que el qCO_2 disminuye conforme progresa la descomposición (Scheu y Parkinson, 1995; Dilly y Munch, 1996).

Además, son aparentemente inconsistentes con la alta EUC y la baja AEE observadas en el MH, lo cual podría deberse a que el qCO_2 se obtiene a partir de una estimación potencial de la mineralización de C en el mantillo.

Adicionalmente, aunque no existieron diferencias significativas en el qCO_2 entre las condiciones de estudio, se observó una tendencia a ser mayor en las condiciones de modificación del estrato arbóreo. Esto sugiere que la mayor parte del C obtenido por las comunidades microbianas no se acumula en su biomasa y es respirado como CO_2 , es decir, existe una tendencia a una baja eficiencia en el uso de C. Estos resultados no son congruentes con la alta EUC_{BNL} de la condición BRR, lo cual podría deberse que el qCO_2 se obtiene a partir de una cuantificación potencial de la mineralización de C en el mantillo, mientras que el EUC_{BNL} se estima con datos obtenidos en condiciones de campo. Pese, Choreño-Parra, (2018) reportó un mayor qCO_2 en el mantillo de condiciones de modificación del estrato arbóreo en la misma área de estudio, lo cual sugiere que el efecto del cambio en la estructura del estrato arbóreo sobre la eficiencia en el uso del C por las comunidades microbianas puede variar interanualmente.

7.4. Efecto de la composición química y la comunidad microbiana del mantillo sobre la descomposición del mantillo

7.4.1. Tea Bag Index

La descomposición de residuos vegetales de té con una composición química estandarizada mediante el método de Tea Bag Index, ha mostrado que los cambios químicos de dichos residuos y su pérdida de masa a lo largo del tiempo debido a la actividad microbiana, se asemeja a lo ocurrido en el mantillo nativo de distintos sitios (Didion *et al.*, 2016; Duddigan *et al.*, 2020). Por esta razón, este método permite describir y comparar el proceso de descomposición de residuos vegetales durante sus primeras etapas entre distintos sitios (Keuskamp *et al.*, 2013), así como evaluar el efecto de las características de cada sitio, como los rasgos de la vegetación, en este proceso (Petraglia *et al.*, 2019).

Con base en el Tea Bag Index, en este trabajo se encontró que la tasa de descomposición (k) fue menor en la condición BRN y BRR, cuando las bolsas fueron expuestas a descomposición en el periodo que va del IH al MH. Esta tasa k es comparable temporalmente con la mineralización de C del mantillo en el MH, la cual tendió a ser baja, principalmente en la condición BRR. Lo anterior indica que los patrones de descomposición de residuos vegetales que no estaban previamente descompuestos (residuos de té) y aquellos que sí (mantillo nativo de cada condición), son similares.

Complementariamente, la k también fue menor en las condiciones BRN y BRR en el periodo que va de MH a FH. Por lo tanto, estos resultados, en conjunto con la mineralización de C, sugieren que la modificación del estrato arbóreo reduce la tasa de descomposición del mantillo conforme progresa este proceso y hasta que culmina la época de lluvia, aun cuando promueve una mayor actividad microbiana. Esto podría relacionarse con que la actividad de las enzimas BG y POX promueve una alta eficiencia en el uso de C, según lo observado en la condición BRR. Por otro lado, la similitud en el factor de estabilización (S) entre las tres condiciones y épocas indican que la modificación del estrato arbóreo no altera la estabilización de la materia orgánica en el mantillo en términos de su descomposición (Keuskamp *et al.*, 2013).

7.4.2. Interacción entre la composición química y la comunidad microbiana durante la descomposición del mantillo

Los Análisis de Redundancia realizados mostraron que la actividad microbiana del mantillo depende de su pH y su composición química, tanto en términos absolutos como en funcionales. Esto indica que durante la descomposición del mantillo en las condiciones y fechas de estudio existe una interacción entre dichas variables. Lo anterior podría reflejar los ajustes de los microorganismos en la inmovilización de C y N, y en la producción de enzimas, en función de los rasgos químicos del mantillo (Šnajdr *et al.*, 2011; Mooshammer *et al.*, 2014b).

Complementariamente, los Análisis de Discriminante Lineal realizados con los mismos parámetros absolutos o funcionales utilizados en los Análisis de Redundancia, discriminaron a las muestras entre las condiciones y entre las dos épocas de estudio. Lo anterior sugiere que la interacción entre los rasgos químicos del mantillo y la actividad microbiana y su metabolismo relacionado con el uso del C y N, es distinta entre el IH y el MH en las tres condiciones. Además, indica que la modificación del estrato arbóreo altera esta interacción de manera consistente durante las primeras etapas de la descomposición del mantillo (entre el IH y el MH).

Sin embargo, aunque esta interacción es distinta entre las condiciones en cada época, la mayor precisión en la discriminación de las muestras durante el MH respecto al IH en los análisis realizados con validación cruzada, indica que el proceso de descomposición difiere en mayor medida entre las condiciones durante el MH en comparación con IH. Por lo tanto, la modificación de la interacción entre los rasgos químicos del mantillo, la actividad y el metabolismo microbiano debido al cambio del estrato arbóreo, es más pronunciado conforme progresa el proceso de descomposición.

Adicionalmente, la validación cruzada del análisis realizado con parámetros funcionales indicó que durante el MH algunas muestras de la condición BRN fueron discriminadas como pertenecientes a la BMA, y viceversa, mientras que dos muestras de la condición BRR fueron clasificadas como pertenecientes a la BRN. Esto sugiere que la interacción entre los rasgos químicos y el metabolismo microbiano en el mantillo en la condición BRN se encuentra en un punto intermedio entre lo que ocurre en la condición BMA y la BRR.

Por lo anterior, se propone que, a pesar de la modificación del estrato arbóreo en la condición BRN, la regeneración natural de la vegetación después de los disturbios ocurridos hace 22 años (1998) y la prevalencia de una alta dominancia de *A. religiosa*, han mantenido parcialmente al proceso de descomposición en condiciones similares a la condición BMA y, por lo tanto, al estado natural del bosque. Contrariamente, la modificación del estrato arbóreo en la condición BRR, debido a eventos de disturbio y la introducción de *Pinus* sp. como parte de las

actividades de reforestación del PNDL, han modificado dicho proceso respecto a dicha condición natural del bosque.

7.4.3. Efecto de la composición química y la comunidad microbiana del mantillo sobre la mineralización de C

La mineralización es el último paso en el proceso de descomposición (Chapin *et al.*, 2011). Particularmente, la mineralización de C puede estar influida por la composición química del mantillo a la que están expuestos los microorganismos (Freschet *et al.*, 2012), por la actividad de las comunidades microbianas (Fanin *et al.*, 2016a), o por su interacción (Aubert *et al.*, 2010). De acuerdo con los tratamientos de “suelo común” del experimento de cruce recíproca, cuando se colocó mantillo de las tres condiciones en combinación con el suelo de la condición BRR, existió una mayor mineralización de C en el sistema suelo-mantillo en comparación con las otras condiciones. Esto indica que, independientemente de los rasgos de los distintos tipos de mantillo que se colocaron con el suelo de la condición BRR, lo cual incluye su composición química y los microorganismos presentes, la comunidad microbiana promovió una alta mineralización de C. Consecuentemente, la comunidad microbiana del suelo en la condición BRR tuvo un mayor efecto sobre la mineralización de C en comparación con los rasgos del mantillo.

Lo anterior, sugiere que la comunidad microbiana del suelo de la condición BRR tiene una mayor amplitud funcional respecto a las comunidades de las condiciones BMA y BRN, ya que es capaz de descomponer residuos foliares que varían en sus rasgos químicos (Fanin *et al.*, 2016a), como fue observado en la concentración de nutrientes en el mantillo de las tres condiciones durante el IH. Esto es congruente con el hecho de que en la condición BRR se deposita hojarasca proveniente de distintas especies vegetales, y que existe una alta actividad de distintas enzimas en el mantillo

Por su parte, a pesar de la mayor amplitud funcional de la comunidad microbiana del suelo en la condición BRR, esta fue similar respecto a las condiciones BMA y BRN. Sin embargo, como fue mencionado, en el mantillo de la

condición BRR se observó una alta abundancia de HSAPs. Debido a que la comunidad del mantillo representa a los microorganismos que potencialmente pueden colonizarlo a partir del suelo (Gołębiewski *et al.*, 2019), es posible que el mantillo de los distintos tratamientos del experimento haya sido colonizado por una comunidad microbiana similar. En este sentido, se sabe que los HSAPs tienen una alta capacidad de degradar la materia orgánica, lo cual habría promovido la descomposición del sistema suelo-mantillo durante el experimento (Schneider *et al.*, 2010; Holden *et al.*, 2013).

Por lo anterior, la modificación del estrato vegetal arbóreo en la condición BRR, al modificar la composición química del mantillo, ha favorecido el desarrollo de una comunidad microbiana que potencialmente coloniza el mantillo que es funcionalmente amplia. Además, se sugiere que la amplitud funcional de los microorganismos se ve reflejada en la alta actividad de las enzimas que producen y que, por lo tanto, es subsidiada por la deposición de residuos foliares con altas concentraciones de nutrientes en el mantillo, principalmente provenientes de angiospermas latifoliadas.

Complementariamente, los resultados sugieren que un cambio posterior en los recursos a los que está expuesta dicha comunidad microbiana y en la abundancia de dicha comunidad, tiene el potencial de promover la mineralización de C de la materia orgánica en el sistema suelo-mantillo. Este proceso podría estar mayormente influido por la comunidad microbiana, como lo indica el experimento de cruce recíproca. Sin embargo, también podría relacionarse con un cambio en la interacción entre la composición química del mantillo y la actividad microbiana.

En este sentido, los análisis de regresión mostraron que la interacción entre la composición química y la actividad microbiana en el mantillo, así como factores ambientales, influyen en la mineralización de C del mantillo en las condiciones de estudio. Específicamente, los modelos IH+MH con variables absolutas y funcionales indican que, en cualquiera de las condiciones y dentro del periodo comprendido entre el IH y MH, un incremento en el C_{mic} , la actividad de la LAP, la relación $C_{mic}:N_{mic}$ o un decremento en la AEE POX y BG, promueve un aumento en la mineralización de C. Sin embargo, la interacción de los predictores en ambos

modelos explicó un bajo porcentaje de la mineralización de C. Esto indica que existen otros predictores no evaluados que modifican la mineralización de C durante las primeras etapas de la descomposición del mantillo.

Pese a ello, cuando los análisis de regresión se realizaron por cada fecha, la interacción entre parámetros ambientales y los valores absolutos de algunas variables químicas y de actividad, explicó una mayor parte de la variación en la mineralización de C del mantillo en las tres condiciones y en ambas épocas. Por lo tanto, estos parámetros son buenos predictores de la emisión de CO₂ a partir del mantillo. Por su parte, aunque los parámetros funcionales explicaron una menor variación en la mineralización del C en comparación con las variables absolutas, se observó que los modelos de regresión construidos con dichos parámetros funcionales tuvieron un mejor ajuste durante el MH respecto al IH. Esto indica que la interacción entre los atributos funcionales de la composición química y del metabolismo microbiano del mantillo tienen un papel más relevante en la mineralización del C conforme progresa la descomposición. Además, denota la importancia de los atributos funcionales al predecir los flujos de C a partir del mantillo (Averill, 2014; Kaiser *et al.*, 2014).

Como fue mencionado, la mineralización de C en el mantillo no fue influida por las condiciones de modificación del estrato vegetal arbóreo. Sin embargo, los análisis de regresión sugieren que una modificación de la magnitud e interacción de las variables ambientales, rasgos químicos, de actividad y metabolismo microbiano en el mantillo, debido a un cambio posterior en la comunidad vegetal, podría alterar la mineralización de C y, consecuentemente, los flujos de CO₂ hacia la atmósfera a partir del mantillo.

7.5. Modelo general

Los resultados indican que en el bosque de *A. religiosa* evaluado, la interacción entre los rasgos químicos del mantillo, la abundancia, la actividad y el metabolismo de los microorganismos que lo habitan, fueron modificados por el cambio en la estructura del estrato vegetal arbóreo, principalmente en la condición BRR. Por lo

tanto, la modificación del estrato arbóreo, derivada de eventos de disturbio y actividades de manejo forestal, incluyendo la reforestación con la especie no nativa *Pinus* sp., modifica el proceso de descomposición del mantillo.

Estos resultados fueron parcialmente congruentes con las hipótesis de trabajo, según las cuales: 1) la abundancia relativa de los componentes foliares que conforman la hojarasca reflejaría la dominancia relativa de las especies en el estrato arbóreo y 2) las condiciones con una mayor abundancia relativa de hojarasca de latifoliadas presentarían un mantillo con una alta concentración de los nutrientes N y P, 3) una comunidad microbiana más diversa, activa, eficiente en el uso del C e ineficiente en el uso de nutrientes, y 4) con una mayor amplitud funcional, lo cual se reflejaría en una mayor tasa de descomposición.

Específicamente, y como lo indica la Figura 34, en la condición BRR, en donde hay mayor dominancia de *Pinus* sp. en comparación con las latifoliadas, se deposita una mayor proporción de hojarasca de latifoliadas que de *Pinus* sp. en algunos meses. Esto es incongruente con la primera hipótesis. Sin embargo, la deposición de hojarasca proveniente de angiospermas latifoliadas promueve una alta concentración de N en el mantillo, como lo indica la segunda hipótesis. Además, la deposición de hojarasca proveniente de *Pinus* sp. permite la entrada de nuevas formas de C al mantillo.

En congruencia con la tercera hipótesis, este cambio en la hojarasca favorece el desarrollo de una comunidad microbiana con una baja diversidad microbiana, dominada por hongos, con una alta actividad microbiana asociada a la obtención de C, N y P, poco eficiente en el uso del N, lo que permiten la formación de N orgánico disuelto en el mantillo, y con un metabolismo orientado a usar eficientemente el C obtenido mediante la actividad de la BG. Además, de acuerdo con la cuarta hipótesis, esta comunidad microbiana es amplia funcionalmente ya que tiene una alta capacidad descomponer mantillo con distinta composición química. Sin embargo, esto no se reflejó en un cambio en la mineralización potencial de C en las tres condiciones de estudio.

Contrariamente, el efecto de la modificación del estrato arbóreo sobre la descomposición del mantillo no fue tan evidente en la condición BRN, donde existe

una mayor dominancia de latifoliadas que de *Pinus* sp. En esta condición se deposita una mayor proporción de hojarasca proveniente de *Pinus* sp. en comparación con las latifoliadas. Esto es incongruente con la primera hipótesis y podría estar asociado con las diferencias fenológicas entre ambos grupos de especies. Sin embargo, salvo algunas excepciones, no existieron modificaciones en la composición química del mantillo y la abundancia de microorganismos, actividad y la eficiencia de la comunidad microbiana. De esta manera, la descomposición del mantillo en esta condición fue similar a lo ocurrido en la BMA, aunque la interacción entre dichos atributos también es semejante a la condición BRR (Figura 34).

Consecuentemente, este trabajo sugiere que la modificación de la descomposición del mantillo debido al cambio en la estructura del estrato arbóreo puede ser exacerbada por actividades como el manejo forestal, al disminuir la influencia de *A. religiosa* sobre dicho proceso. Mientras tanto, la regeneración natural del bosque, tras la modificación de la comunidad vegetal, podría redirigir la descomposición del mantillo hacia condiciones similares a las de un bosque de *A. religiosa* no alterado.

Los resultados son relevantes en términos de la conservación y el manejo forestal de bosques de *A. religiosa* que presentan modificaciones en la estructura del estrato vegetal arbóreo, o de aquellos que potencialmente podrían presentar estas condiciones y que se encuentran dentro o fuera de Áreas Naturales Protegidas. Esto incluye los Parques Nacionales en los que se realizó este trabajo. Principalmente el PNDL, donde la dominancia de *A. religiosa* continúa disminuyendo por la caída de árboles, como fue observado durante la conclusión de los muestreos. Este y otros fenómenos futuros podrían intensificar los procesos descritos.

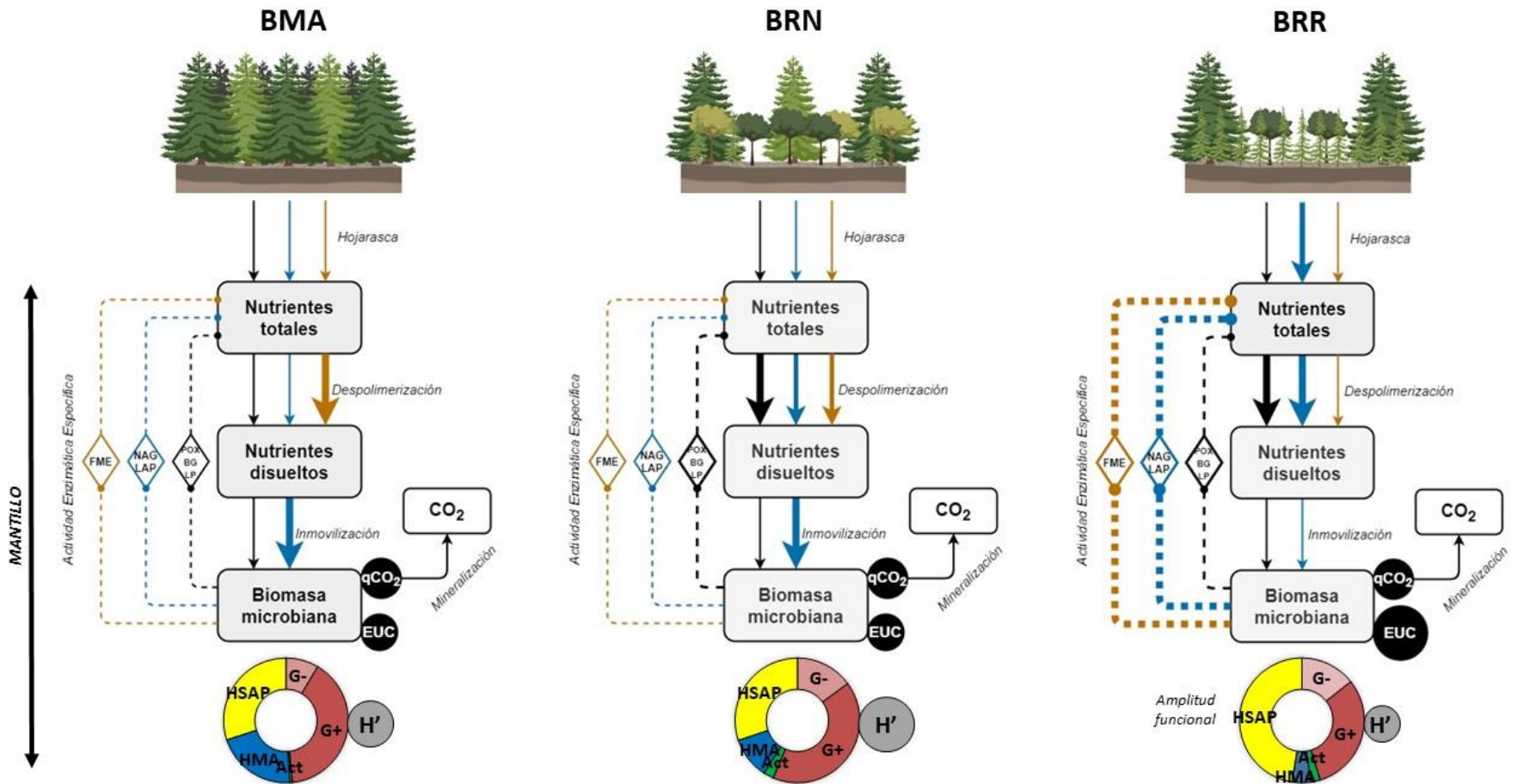


Figura 34. Modelo de almacenes y flujos de C, N y P, estructura y actividad de la comunidad microbiana del mantillo en las condiciones de estudio. Se muestran los flujos (flechas continuas) de C (negro), N (azul) y P (anaranjado) entre distintos almacenes (cajas), y la actividad enzimática (líneas discontinuas) asociada a la obtención de C, N y P por las comunidades microbianas. El grosor de cada línea indica la magnitud de los flujos y la actividad microbiana. El tamaño de los círculos negros indica la magnitud de los parámetros asociados a la eficiencia en el uso del C por los microorganismos. Se señala la abundancia relativa de los grupos microbianos y la diversidad de las comunidades microbianas. BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; POX: polifenol oxidasa; BG: β-glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetil-glucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; EUC: eficiencia en el uso del C; qCO₂: coeficiente metabólico; H': Índice de Shannon-Weaver; HSAP: hongos saprófitos; HMA: hongos micorrízico-arbusculares; Act: actinobacterias; G+: bacterias gram positivas; G-: bacterias gram negativas.

7.6. Consideraciones finales

Los resultados fueron contrastantes en algunos aspectos respecto a lo reportado previamente en la misma área de estudio en 2016 en el trabajo de Choreño (2018). Como fue sugerido, esto indica una variación interanual durante el proceso de descomposición en el área de estudio. Uno de los factores de esta variación podría relacionarse con el evento de deposición de hojarasca verde en la condición BMA. Al respecto se sabe que los residuos vegetales no senescentes pueden tener concentraciones de nutrientes distintas a las del mantillo y, además, pueden promover la actividad microbiana y la mineralización de C (Fontaine *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2015). Por lo tanto, es posible que el efecto de la modificación del estrato arbóreo sea más pronunciado entre la condición madura del bosque y las condiciones con modificación del estrato arbóreo, en ausencia de un fenómeno como el mencionado.

Lo anterior señala la necesidad de evaluar el efecto de la modificación de la estructura del estrato arbóreo en bosques de *A. religiosa* sobre la descomposición del mantillo a lo largo del tiempo. Particularmente en Áreas Naturales Protegidas como el PNDL donde al final de los muestreos se observó la caída de árboles de *A. religiosa*, que representa una pérdida de su dominancia que podría exacerbar los fenómenos descritos. Complementariamente, aún es necesario que los estudios posteriores en este tipo de bosques consideren evaluar rasgos químicos del mantillo como la concentración de moléculas que regulan la descomposición del mantillo, tales como la lignina y la celulosa. Así mismo, se requiere una caracterización más amplia sobre los grupos microbianos del mantillo con la finalidad de entender su rol sobre los procesos descritos. Esto permitiría entender algunos de los factores que regulan la dinámica de los nutrientes y los flujos de C en bosques de *A. religiosa* que presentan una modificación en el estrato arbóreo o que se encuentran expuestos a factores latentes que podrían provocar esta condición (Santibañez-Andrade *et al.*, 2015), lo cual tiene implicaciones en su conservación y manejo.

8. Conclusiones

La modificación de la estructura del estrato arbóreo en un bosque de *Abies religiosa*, caracterizado por la reducción de la dominancia de *A. religiosa*, la presencia de angiospermas latifoliadas y la introducción de *Pinus* sp.:

- Promueve la deposición de hojarasca de angiospermas latifoliadas y *Pinus* sp., además de *A. religiosa*. Adicionalmente, modifica la proporción que cada especie representa en la hojarasca y sus patrones de producción, lo cual varía a lo largo del año.
- Incrementa la concentración de N en el mantillo durante el inicio de la época húmeda y promueve la formación de COD, NOD y POD.
- Modifica las comunidades microbianas del mantillo, las cuales son amplias funcionalmente y presentan una alta actividad asociada a la obtención de N y P, y una tendencia a una alta obtención de C a partir del mantillo.
- Promueve un uso ineficiente del N por parte de la comunidad microbiana del mantillo a través de la actividad de las enzimas LAP y NAG.
- No modifica la mineralización de C en el mantillo, aunque promueve el desarrollo de comunidades microbianas que son eficientes en el uso del C a través de enzimas como la BG.
- Modifica la interacción entre la composición química y la actividad microbiana del mantillo durante su descomposición, con el potencial de modificar la mineralización del C.

El efecto de la modificación del estrato arbóreo sobre la composición química y la actividad microbiana del mantillo es generalmente consistente durante la descomposición del mantillo.

La descomposición del mantillo es modificada en mayor medida cuando la modificación del estrato arbóreo es propiciada por actividades de manejo forestal que involucran la reforestación con especies no nativas.

La descomposición del mantillo en condiciones donde existe una regeneración natural de la vegetación después de eventos de disturbio es semejante a la condición no alterada de un bosque de *A. religiosa*.

9. Literatura citada

- Alef, K. (1995). "Dehydrogenase activity," in *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*, eds. K. Alef y P. Nannipieri. (EUA: Academic Press), 1995 p.
- Alfaro, M., Oguiza, J.A., Ramírez, L. y Pisabarro, A.G. (2014). Comparative analysis of secretomes in basidiomycete fungi. *Journal of Proteomics* 102, 28-43.
- Anaya, C.A., García-Oliva, F. y Jaramillo, V.J. (2007). Rainfall and labile carbon control litter nitrogen dynamics in a tropical dry forest. *Oecología* 150, 602-610.
- Anaya, C.A., Jaramillo, V.J., Martínez-Yrizar, A. y García-Oliva, F. (2012). Large Rainfall Pulses Control Litter Decomposition in a Tropical Dry Forest: Evidence from an 8-Year Study. *Ecosystems* 15, 652-663.
- Anderson, T.H. y Domsch, K.H. (1993). The metabolic quotient for CO₂ (qCO₂) as a specific activity parameter to assess the effects of environmental conditions, such as pH, on the microbial biomass of forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 25, 393-395.
- Anthony, M.A., Frey, S.D. y Stinson, K.A. (2017). Fungal community homogenization, shift in dominant trophic guild, and appearance of novel taxa with biotic invasion. *Ecosphere* 8, e01951.
- Argüelles-Moyao, A., Garibay-Orijel, R., Márquez-Valdelamar, L.M. y Arellano-Torres, E. (2017). *Clavulina-Membranomyces* is the most important lineage within the highly diverse ectomycorrhizal fungal community of *Abies religiosa*. *Mycorrhiza* 27, 53-65.
- Aristizábal, C., Rivera, E.L. y Janos, D.P. (2004). Arbuscular mycorrhizal fungi colonize decomposing leaves of *Myrica parvifolia*, *M. pubescens* and *Paepalanthus* sp. *Mycorrhiza* 14, 221-228.
- Aubert, M., Margerie, P., Trap, J. y Bureau, F. (2010). Aboveground–belowground relationships in temperate forests: Plant litter composes and microbiota orchestrates. *Forest Ecology and Management* 259, 563-572.

- Augusto, L., De Schrijver, A., Vesterdal, L., Smolander, A., Prescott, C. y Ranger, J. (2015). Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews* 90, 444-466.
- Austin, A.T. y Vitousek, P.M. (2000). Precipitation, decomposition and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forests on Hawai'i. *Journal of Ecology* 88, 129-138.
- Averill, C. (2014). Divergence in plant and microbial allocation strategies explains continental patterns in microbial allocation and biogeochemical fluxes. *Ecology Letters* 17, 1202-1210.
- Ayres, E., Steltzer, H., Simmons, B.L., Simpson, R.T., Steinweg, J.M., Wallenstein, M.D., Mellor, N., Parton, W.J., Moore, J.C. y Wall, D.H. (2009). Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 606-610.
- Bååth, E. (2003). The Use of Neutral Lipid Fatty Acids to Indicate the Physiological Conditions of Soil Fungi. *Microbial Ecology* 45, 373-383.
- Baker, A.C. y Murray, B.R. (2012). Seasonal intrusion of litterfall from non-native pine plantations into surrounding native woodland: Implications for management of an invasive plantation species. *Forest Ecology and Management* 277, 25-37.
- Baldrian, P. y Valášková, V. (2008). Degradation of cellulose by basidiomycetous fungi. *FEMS Microbiology Reviews* 32, 501-521.
- Balota, E.L., Colozzi Filho, A., Andrade, D.S. y Dick, R.P. (2004). Long-term tillage and crop rotation effects on microbial biomass and C and N mineralization in a Brazilian Oxisol. *Soil and Tillage Research* 77, 137-145.
- Barajas, G., Hernández, D., Paredes, S., Peña, J. y Álvarez, J. (2020). CO₂ microbiano edáfico en un bosque de *Abies religiosa* (Kunth) Schltldl. & Cham. en la Ciudad de México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 11.
- Barbi, F., Prudent, E., Vallon, L., Buée, M., Dubost, A., Legout, A., Marmeisse, R., Fraissinet-Tachet, L. y Luis, P. (2016). Tree species select diverse soil fungal

- communities expressing different sets of lignocellulolytic enzyme-encoding genes. *Soil Biology and Biochemistry* 100, 149-159.
- Beets, P.N. y Madgwick, H. (1988). Above-ground dry matter and nutrient content of *Pinus radiata* as affected by lupin, fertiliser, thinning, and stand age. *New Zealand Journal of Forestry Science* 18, 43-64.
- Berg, B. (2014). Decomposition patterns for foliar litter – A theory for influencing factors. *Soil Biology and Biochemistry* 78, 222-232.
- Berg, B. y Cortina, J. (1995). Nutrient dynamics in some decomposing leaf and needle litter types in a *pinus sylvestris* forest. *Scandinavian Journal of Forest Research* 10, 1-11.
- Bödeker, I.T., Clemmensen, K.E., de Boer, W., Martin, F., Olson, Å. y Lindahl, B.D. (2014). Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytologist* 203:245-56.
- Boer, W.D., Folman, L.B., Summerbell, R.C. y Boddy, L. (2005). Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiology Reviews* 29, 795-811.
- Bray, S.R., Kitajima, K. y Mack, M.C. (2012). Temporal dynamics of microbial communities on decomposing leaf litter of 10 plant species in relation to decomposition rate. *Soil Biology and Biochemistry* 49, 30-37.
- Bremner, J.M. (1996). "Nitrogen-Total," in *Methods of Soil Analysis*, eds. D.L. Sparks, A.L. Page, M.E. Summer, M.A. Tabatabai y P.A. Helmke. (EUA: Soil Science Society of America), 1085-1121.
- Burns, R.G., DeForest, J.L., Marxsen, J., Sinsabaugh, R.L., Stromberger, M.E., Wallenstein, M.D., Weintraub, M.N. y Zoppini, A. (2013). Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry* 58, 216-234.
- Carteron, A., Beigas, M., Joly, S., Turner, B.L. y Laliberté, E. (2020). Temperate forests dominated by arbuscular or ectomycorrhizal fungi are characterized by strong shifts from saprotrophic to mycorrhizal fungi with increasing soil depth. *Microbial Ecology*.

- Chao, L. Liu, Y., Freschet, G.T., Zhang, W., Yu, X., Zheng, W., Guan, X., Yang, Q., Chen, L., Dijkstra, F.E. y Wang, S. (2019). Litter carbon and nutrient chemistry control the magnitude of soil priming effect. *Functional Ecology* 33, 876-888.
- Chapin, F.S., Matson, P.A., y Vitousek, P.M. (2011). Principles of terrestrial ecosystem ecology. (EUA: Springer Science and Business Media B.V.), 529 p.
- Chapman, S.K. y Koch, G.W. (2007). What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in natural forest ecosystem? *Plant Soil* 299,153-162.
- Chapman, S.K. y Newman, G.S. (2010). Biodiversity at the plant-soil interface: microbial abundance and community structure respond to litter mixing. *Oecologia* 162, 763-769.
- Chapman, S.K., Newman, G.S., Hart, S.C., Schweitzer, J.A. y Koch, G.W. (2013). Leaf Litter Mixtures Alter Microbial Community Development: Mechanisms for Non-Additive Effects in Litter Decomposition. *PLOS ONE* 8, e62671.
- Chapman, S.K., Newman, G.S., Hart, S.C., Schweitzer, J.A. y Koch, G.W. (2013). Leaf litter mixtures alter microbial community development: mechanisms for non-additive effects in litter decomposition. *Plos One* 8, e62671.
- Chávez-Vergara, B., Merino, A., González-Rodríguez, A., Oyama, K. y García-Oliva, F. (2018). Direct and legacy effects of plant-traits control litter decomposition in a deciduous oak forest in Mexico. *PeerJ* 6, e5095.
- Chavez-Vergara, B., Merino, A., Vázquez-Marrufo, G. y 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.
- Chávez-Vergara, B., Rosales-Castillo, A., Merino, A., Vázquez-Marrufo, G., Oyama, K. y García-Oliva, F. (2016). *Quercus* species control nutrients dynamics by determining the composition and activity of the forest floor fungal community. *Soil Biology and Biochemistry* 98, 186-195.

- Cheng, F., Peng, X., Zhao, P., Yuan, J., Zhong, C., Cheng, Y., Cui, C. y Zhang, S. (2013). Soil microbial biomass, basal respiration and enzyme activity of main forest types in the Qinling Mountains. *PloS one* 8, e67353.
- Chico, M., Trinidad, M. y Montoya, R. (2015). Evaluación del cambio de uso de suelo en el parque nacional “La Marquesa” (1994-2007), aplicando tecnología SIG. *Ciencias Espaciales* 8, 243-258.
- Choreño-Parra, E.M. (2018). Modificación de la composición química y la actividad microbiana del mantillo por el incremento en la heterogeneidad del estrato arbóreo en un bosque de *Abies religiosa*. Tesis de Licenciatura, UNAM. 78 p.
- Coleman, D.C., Anderson, R.V., Cole, C.V., Elliott, E.T., Woods, L. y Champion, M.K. (1977). Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. IV. Flows of metabolic and biomass carbon. *Microbial Ecology* 4, 373-380.
- Comisión Nacional Forestal. (2014). Inventario Nacional Forestal y de Suelos. Procedimientos de muestreo. México: CONAFOR. 165 p.
- CONANP-SEMARNAT y Comisión Nacional de Áreas Naturales protegidas de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2006). Programa de conservación y manejo Parque Nacional Desierto de los Leones. México. 172 p.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, 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., Díaz, S., Garnier, E., Gurrich, D.E., Kazakou, E., Klein, J.A., Read, J., Reich, P.B., Soudzilovskaia, N.A., Vaieretti, M.V. y Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* 11, 1065-1071.
- Cotrufo, M.F., Soong, J.L., Horton, A.J., Campbell, E.E., Haddix, Michelle I., Wall, D.H. y Parton, W.J. (2015). Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geoscience* 8, 776-779.

- Cuevas-Guzmán, Cisneros-Lepe EA, Jardel-Peláez EJ, Sánchez-Rodríguez EV, Guzmán-Hernández L, Núñez-López NM y Rodríguez-Guerrero C. (2011). Análisis estructural y de diversidad en los bosques de *Abies* de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82,1219-1233.
- Devi, N.B. y Yadava, P.S. (2006). Seasonal dynamics in soil microbial biomass C, N and P in a mixed-oak forest ecosystem of Manipur, North-east India. *Applied Soil Ecology* 31, 220-227.
- Didion, M., Repo, A., Liski, J.F., M., Bierbaumer, M. y Djukic, I. (2016). Towards Harmonizing Leaf Litter Decomposition Studies Using Standard Tea Bags—A Field Study and Model Application. *Forests* 7, 167.
- Dilly, O. y Munch, J.C. (1996). Microbial biomass content, basal respiration and enzyme activities during the course of decomposition of leaf litter in a black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) forest. *Soil Biology and Biochemistry* 28, 1073-1081.
- Domínguez, I. (2011). Levantamiento nutricional en *Abies religiosa* a lo largo de un ciclo anual en el Parque Nacional Izta-Popo. Tesis de Licenciatura. UNAM. 105 p.
- Duddigan, S., Shaw, L.J., Alexander, P.D. y Collins, C.D. (2020). Chemical Underpinning of the Tea Bag Index: An Examination of the Decomposition of Tea Leaves. *Applied and Environmental Soil Science* 2020, 6085180.
- Endara, A.R., Franco, S., Nava, G., Valdez, J.I. y Fredericksen, T.S. (2012). Effect of human disturbance on the structure and regeneration of forests in the Nevado de Toluca National Park, Mexico. *Journal of Forestry Research* 23,39-44.
- Enright, N.J. (2001). Nutrient accessions in a mixed conifer–angiosperm forest in northern New Zealand. *Austral Ecology* 26, 618-629.
- Estiarte, M. y Peñuelas, J. (2015). Alteration of the phenology of leaf senescence and fall in winter deciduous species by climate change: effects on nutrient proficiency. *Global Change Biology* 21, 1005-1017.

- Facio-López, D.J. (2015). La relación Carbono-Nitrógeno en el mantillo y suelo del bosque de *Abies religiosa* en la Cuenca del Río Magdalena, D.F., México. Tesis de Licenciatura, UNAM. 68 p.
- Fanin, N. y Bertrand, I. (2016). Aboveground litter quality is a better predictor than belowground microbial communities when estimating carbon mineralization along a land-use gradient. *Soil Biology and Biochemistry* 94, 48-60.
- Fanin, N., Fromin, N. y Bertrand, I. (2016a). Functional breadth and home-field advantage generate functional differences among soil microbial decomposers. *Ecology* 97, 1023-1037.
- Fanin, N., Fromin, N., Buatois, B. y Hättenschwiler, S. (2013). An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter–microbe system. *Ecology Letters* 16, 764-772.
- Fanin, N., Hättenschwiler, S. y Fromin, N. (2014). Litter fingerprint on microbial biomass, activity, and community structure in the underlying soil. *Plant and Soil* 379, 79-91.
- Fanin, N., Kardol, P., Farrell, M., Nilsson M.C., Gundale, M.J. y Wardle, D.A. (2019). The ratio of Gram-positive to Gram-negative bacterial PLFA markers as an indicator of carbon availability in organic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 128, 111-114
- Fanin, N., Moorhead, D. y Bertrand, I. (2016b). Eco-enzymatic stoichiometry and enzymatic vectors reveal differential C, N, P dynamics in decaying litter along a land-use gradient. *Biogeochemistry* 129, 21-36.
- FAO. (2009). Global Forest Resources Assessment 2005. Progress towards sustainable forest management. *FAO Forestry paper* 147.
- Fernández, C.W. y Kennedy, P.G. (2016). Revisiting the 'Gadgil effect': do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *New Phytologist* 209:1382-94.
- Fiochetto, A., Papa, S., Pellegrino, A., Ferrigno, A. (2009). Microbial activities in soils of a Mediterranean ecosystem in different successional stages. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 2061-2068.

- Fischer, H., Meyer, A., Fischer, K. y Kuzyakov, Y. (2007). Carbohydrate and amino acid composition of dissolved organic matter leached from soil. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 2926-2935.
- Flores-Nieves, P., López-López, M.Á., Ángeles-Pérez, G., De La Isla-Serrano, M.D.L. y Calva-Vásquez, G. (2011). Modelos para estimación y distribución de biomasa de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham. En proceso de declinación. *Revista mexicana de ciencias forestales* 2, 9-20.
- Fontaine, S., Bardoux, G., Benest, D., Verdier, B., Mariotti, A. y Abbadie, L. (2004). Mechanisms of the priming effect in a savannah soil amended with cellulose. *Soil Science Society of America Journal*, 68: 125-131.
- Freschet, G.T., Aerts, R. y Cornelissen, J.H. (2012). Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis. *Methods in Ecology and Evolution* 100: 619-630.
- Fröberg, M., Berggren Kleja, D. y Hagedorn, F. (2007). The contribution of fresh litter to dissolved organic carbon leached from a coniferous forest floor. *European Journal of Soil Science* 58, 108-114.
- Frostegård, A. y Bååth, E. (1996). The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. *Biology and Fertility of Soils* 22, 59-65.
- Frostegård, A. y Bååth, E. (1996). The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. *Biology and Fertility of Soils* 22, 59-65.
- Frostegård, Å., Tunlid, A. y Bååth, E. (2011). Use and misuse of PLFA measurements in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 1621-1625.
- Galicia, L., Gamboa, A.M., Cram, S., Chávez, B., Peña, V., Saynes, V. y Siebe, C. (2016). Almacén y dinámica del carbono orgánico del suelo en bosques templados de Mexico. *Terra Latinoamericana* 34, 1-29.
- 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 Biology and Biochemistry* 43, 1387-1397.

- Gholz, H.L., Wedin, D.A., Smitherman, S.M., Harmon, M.E. y Parton, W.J. (2000) Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology* 6:751-765
- Gołębiewski, M., Tarasek, A., Sikora, M., Deja-Sikora, E., Tretyn, A. y Niklińska, M. (2019). Rapid Microbial Community Changes During Initial Stages of Pine Litter Decomposition. *Microbial Ecology* 77, 56-75.
- Gui, H., Hyde, K., Xu, J. y Mortimer, P. (2017). Arbuscular mycorrhiza enhance the rate of litter decomposition while inhibiting soil microbial community development. *Scientific Reports* 7, 42184.
- Güsewell, S. y Freeman, C. (2005). Nutrient limitation and enzyme activities during litter decomposition of nine wetland species in relation to litter N : P ratios. *Functional Ecology* 19, 582-593.
- Han, W., Fang, J., Guo, D. y Zhang, Y. (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist* 168, 377-385.
- Herman, D. J., Firestone, M. K., Nuccio, E., and Hodge, A. (2012). Interactions between an arbuscular mycorrhizal fungus and a soil microbial community mediating litter decomposition. *FEMS Microbiology Ecology*, 80, 236-247.
- Hobbie, S.E. (1992). Effects of plant species on nutrient cycling. *TREE* 7, 336-339.
- Hodge, A. (2001). Arbuscular mycorrhizal fungi influence decomposition of, but not plant nutrient capture from, glycine patches in soil. *New Phytologist* 151, 725-734.
- Holden, S.R., Gutierrez, A. y Treseder, K.K. (2013). Changes in Soil Fungal Communities, Extracellular Enzyme Activities, and Litter Decomposition Across a Fire Chronosequence in Alaskan Boreal Forests. *Ecosystems* 16, 34-46.
- Hongve, D., Van Hees, P.W. y Lundström, U.S. (2000). Dissolved components in precipitation water percolated through forest litter. *European Journal of Soil Science* 51, 667-677.

- Hossain, M.Z., Okubo, A. y Sugiyama, S.I. (2010). Effects of grassland species on decomposition of litter and soil microbial communities. *Ecological Research* 25, 255-261.
- Huffman, E.W.D. (1977). Performance of a new automatic carbon dioxide coulometer. *Microchemical Journal* 22, 567-573.
- Jaeyeob, J., Kim, C., Hyun-Chul, A., Hyun-Seo, C. y Gap-Chul, C. (2009). A comparison of litterfall dynamics in three coniferous plantations of identical age under similar site conditions. *Journal of Ecology and Environment* 32, 97-102.
- Jasso-Flores, R.I., Galicia, L., García-Oliva, F. y Martínez-Yrizar, A. (2018). Are vegetation-soil systems drivers of ecosystem carbon contents along an altitudinal gradient in a highland temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research* 49, 296-304.
- Jiménez, S. (2019). Disminución del crecimiento de anillos y traqueidas de *Abies religiosa* (Kunth) Schlttdl. & Cham. atribuible al SO₂, O₃ y NO_x en el Parque Nacional Desierto de los Leones. Tesis de Licenciatura, UNAM. 97 p.
- Joergensen, R.G. (1996). The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: Calibration of the kEC value. *Soil Biology and Biochemistry* 28, 25-31.
- Jonczak, J. (2013). Dynamics, structure and properties of plant litterfall in a 120-year old beech stand in Middle Pomerania between 2007-2010. *Soil Science Annual* 64, 8.
- Kaiser, C., Franklin, O., Dieckmann, U. y Richter, A. (2014). Microbial community dynamics alleviate stoichiometric constraints during litter decay. *Ecology Letters* 17, 680-690.
- Kaiser, K., Guggenberger, G., Haumaier, L. y Zech, W. (2001). Seasonal variations in the chemical composition of dissolved organic matter in organic forest floor layer leachates of old-growth Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands in northeastern Bavaria, Germany. *Biogeochemistry* 55, 103-143.

- Karst, J., Randall, M.J. y Gehring, C.A. (2014). Consequences for ectomycorrhizal fungi of the selective loss or gain of pine across landscapes. *Botany* 92, 855-865.
- Kavvadias, V.A., Alifragis, D., Tsiontsis, A., Brofas, G. y Stamatelos, G. (2001). Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates in four forest ecosystems in northern Greece. *Forest Ecology and Management* 144, 113-127.
- Keeler, B.L., Hobbie, S.E. y Kellogg, L.E. (2009). Effect of long-term nitrogen addition on microbial enzyme activity in eight forested and grassland sites: implications for litter and soil organic matter decomposition. *Ecosystems* 12, 1-15.
- Keenan, R.J., Reams, G.A., Achard, F., de Freitas, J.V., Grainger, A. y Lindquist, E. (2015). Dynamics of global forest area: results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management* 352, 9-20.
- Keiser, A.D., Knoepp, J.D. y Bradford, M.A. (2013). Microbial communities may modify how litter quality affects potential decomposition rates as tree species migrate. *Plant and Soil* 372, 167-176.
- Keiser, A.D., Strickland, M.S., Fierer, N. y Bradford, M.A. (2011). The effect of resource history on the functioning of soil microbial communities is maintained across time. *Biogeosciences* 8, 1477-1486.
- Keuskamp, J.A., Dingemans, B.J.J., Lehtinen, T., Sarneel, J.M. y Hefting, M.M. (2013). Tea Bag Index: a novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 1070-1075.
- Kim, C., Jeong, J., Cho, H.-S. y Son, Y. (2010). Carbon and nitrogen status of litterfall, litter decomposition and soil in even-aged larch, red pine and rigitaeda pine plantations. *Journal of Plant Research* 123, 403-409.
- Kivlin, S., Waring, B., Averill, C. y Hawkes, C. (2013). Tradeoffs in microbial carbon allocation may mediate soil carbon storage in future climates. *Frontiers in Microbiology* 4, 261.

- Kögel-Knabner, I. (2002). The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 139-162.
- Kou, L., Jiang, L., Hättenschwiler, S., Zhang, M., Niu, S., Fu, X., Dai, X., Yan, H., Li, S. y Wang, H. (2020). Diversity-decomposition relationships in forests worldwide. *eLIFE* 9, e55813.
- Kouki, J. y Hokkanen, T. (1992). Long-term needle litterfall of a Scots pine *Pinus sylvestris* stand: relation to temperature factors. *Oecologia* 89, 176-181.
- Kunito, T., Tobitani, T., Moro, H. y Toda, H. (2012). Phosphorus limitation in microorganisms leads to high phosphomonoesterase activity in acid forest soils. *Pedobiologia* 55, 263-270.
- Kuzyakov, Y., Friedel, J.K. y Stahr, K. (2000). Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 1485-1498.
- Li, X., Hu, Y., Han, S., Liu, Y. y Zhang, Y. (2010). Litterfall and litter chemistry change over time in an old-growth temperate forest, northeastern China. *Annals of forest science* 67, 206.
- Lin, D., Pang, M., Fanin, N., Wang, H., Qian, S., Zhao, L., Yang, Y., Mi, X. y Ma, K. (2019). Fungi participate in driving home-field advantage of litter decomposition in a subtropical forest. *Plant Soil* 434, 467-480.
- Lindahl, B.D. y Tunlid, A. (2014). Ectomycorrhizal fungi-potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist* 205, 1443-1447.
- Lindahl, B.D., Ihrmark, K., Boberg, J., Trumbore, S.E., Högberg, P., Stenlid, J. y Finlay, R.D. (2007). Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist* 173, 611-20.
- Liu, J., Gu, Z., Shao, H., Zhou, F. y Peng, S. (2016). N-P stoichiometry in soil and leaves of *Pinus massoniana* forest at different stand ages in the subtropical soil erosion area of China. *Environmental Earth Sciences* 75, 1091.
- Mantilla, M.F. (2006). Fenología del género *Abies* (Pinaceae) en el occidente del estado de Jalisco, México. Tesis de Licenciatura, Universidad de Guadalajara. 47 p.

- Manzoni, S. (2017). Flexible carbon-use efficiency across litter types and during decomposition partly compensates nutrient imbalance-Results from analytical stoichiometric models. *Frontiers in Microbiology* 8, 661.
- Manzoni, S., Piñeiro, G., Jackson, R.B., Jobbágy, E.G., Kim, J.H. y Porporato, A. (2012). Analytical models of soil and litter decomposition: Solutions for mass loss and time-dependent decay rates. *Soil Biology and Biochemistry* 50, 66-76.
- Milla, R., Castro-Díez, P., Maestro-Martínez, M. y Montserrat-Martí, G. (2005). Relationships between phenology and the remobilization of nitrogen, phosphorus and potassium in branches of eight Mediterranean evergreens. *New Phytologist* 168, 167-178.
- Moore, T.R., Trofymow, J.A., Prescott, C.E., Fyles, J. y Titus, B.D. (2006). Patterns of Carbon, Nitrogen and Phosphorus Dynamics in Decomposing Foliar Litter in Canadian Forests. *Ecosystems* 9, 46-62.
- Moore, T.R., Trofymow, J.A., Prescott, C.E., Titus, B.D. y Group, C.W. (2011). Nature and nurture in the dynamics of C, N and P during litter decomposition in Canadian forests. *Plant and Soil* 339, 163-175.
- Moorhead, D.L., Lashermes, G. y Sinsabaugh, R.L. (2012). A theoretical model of C- and N-acquiring exoenzyme activities, which balances microbial demands during decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 53, 133-141.
- Moorhead, D.L., Rinkes, Z.L., Sinsabaugh, R.L. y Weintraub, M.N. (2013). Dynamic relationships between microbial biomass, respiration, inorganic nutrients and enzyme activities: informing enzyme-based decomposition models. *Frontiers in Microbiology* 4, 223.
- Mooshammer, M., Wanek, W., Hämerle, I., Fuchslueger, L., Hofhansl, F., Knoltsch, A., Schneckner, J., Takriti, M., Watzka, M., Wild, B., Keiblinger, K.M., Zechmeister-Boltenstern y Richter, A. (2014). Adjustment of microbial nitrogen use efficiency to carbon:nitrogen imbalances regulates soil nitrogen cycling. *Nature Communications* 53694.
- Mooshammer, M., Wanek, W., Zechmeister-Boltenstern, S. y Richter, A. (2014b). Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposers communities and

- their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology* 5, 1-10.
- Murphy, J. y Riley, J.P. (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27, 31-36.
- Nuccio, E.E., Hodge, A., Pett-Ridge, J., Herman, D.J., Weber, P.K. y Firestone, M.K. (2013). An arbuscular mycorrhizal fungus significantly modifies the soil bacterial community and nitrogen cycling during litter decomposition. *Environmental Microbiology* 15, 1870-1881.
- O'keefe, T.C. y Naiman, R.J. (2006). The influence of forest structure on riparian litterfall in a Pacific Coastal rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 36, 2852-2863.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, J.V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. y Kassem, K.R. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. *BioScience* 51, 933-938.
- Olsson, P.A. (1999). Signature fatty acids provide tools for determination of the distribution and interactions of mycorrhizal fungi in soil. *FEMS Microbiology Ecology* 29, 303-310.
- Osono, T. (2007). Ecology of ligninolytic fungi associated with leaf litter decomposition. *Ecological Research* 22, 955-974.
- Pang, P.C.K. y Kolenko, H. (1986). Phosphomonoesterase activity in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 18, 35-39.
- Peña-Mendoza, E.R., Gómez-Guerrero, A., Fenn, M.E., Hernández, P., y Alvarad, D. (2016). Nutrientes en follaje y depósito húmedo de nitrato, amonio y sulfato del lavado de copa en bosques de Abies religiosa. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 7, 2793-2805.
- Petraglia, A., Cacciatori, C., Chelli, S., Fenu, G., Calderisi, G., Gargano, D., Abeli, T., Orsenigo, S. y Carbognani, M. (2019). Litter decomposition: effects of

- temperature driven by soil moisture and vegetation type. *Plant and Soil* 435, 187-200.
- Pineda-López, M.R., Ortega-Solís, R., Sánchez-Velásquez, L.R., Ortiz-Ceballos, G. y Vázquez-Domínguez G. (2013). Estructura poblacional de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham., en el Ejido El Conejo del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. *RCHSCFA* 19,375-385.
- Pinzari, F., Maggi, O., Lunghini, D., Di Lonardo, D.P. y Persiani, A.M. (2017). A simple method for measuring fungal metabolic quotient and comparing carbon use efficiency of different isolates: Application to Mediterranean leaf litter fungi. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 151, 371-376.
- Polyakova, O. y Billor, N. (2007). Impact of deciduous tree species on litterfall quality, decomposition rates and nutrient circulation in pine stands. *Forest Ecology and Management* 253, 11-18.
- Prescott, C.E. y Grayston, S.J. (2013). Tree species influence on microbial communities in litter and soil: Current knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* 309, 19-27.
- Prescott, C.E., Zabek, L.M., Staley, C.L. y Kabzems, R. (2000). Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 1742-1750.
- Purahong, W., Kapturska, D., Pecyna, M.J., Schulz, E., Schloter, M., Buscot, F., Hofrichter, M. y Krüger, D. (2014). Influence of Different Forest System Management Practices on Leaf Litter Decomposition Rates, Nutrient Dynamics and the Activity of Ligninolytic Enzymes: A Case Study from Central European Forests. *PLOS ONE* 9, e93700.
- Purahong, W., Wubet, T., Lentendu, G., Schloter, M., Pecyna, M.J., Kapturska, D., Hofrichter, M., Krüger, D. y Buscot, F. (2016). Life in leaf litter: novel insights into community dynamics of bacteria and fungi during litter decomposition. *Molecular Ecology* 25, 4059-4074.

- Quasted, H., Eriksson, O., Fortunel, C. y Garnier, E. (2007). Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology* 21, 1016-1026.
- Rodríguez-Palacios, S. (2009). Arquitectura del paisaje en la microcuenca del Parque Nacional Insurgente Miguel Hidalgo y Costilla. Tesis de Licenciatura, UNAM. 232 p.
- Romaní, A.M., Fischer, H., Mille-Lindblom, C. y Tranvik, L.J. (2006). Interactions of bacteria and fungi on decomposing litter: differential extracellular enzyme activities. *Ecology* 87, 2559-2569.
- Rzedowski, J. (1978). Vegetación de México. (México: Limusa), 432 pp.
- Salamanca, E.F., Kaneko, N. y Katagiri, S. (2003). Rainfall manipulation effects on litter decomposition and the microbial biomass of the forest floor. *Applied Soil Ecology* 22, 271-281.
- Sánchez-González, A., López-Mata, L. y Granados-Sánchez, D. (2005). Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* (H. B. K.) Cham. & Schltdl. de la Faja Volcánica Transmexicana. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía* 56:62-76.
- Santibañez-Andrade, G., Castillo-Argüero, S. y Martínez-Orea, Y. (2015). Evaluación del estado de conservación de la vegetación de los bosques de una cuenca heterogénea del Valle de México. *Bosque (Valdivia)* 36, 299-313.
- Scheu, S. y Parkinson, D. (1995). Successional changes in microbial biomass, respiration and nutrient status during litter decomposition in an aspen and pine forest. *Biology and Fertility of Soils* 19, 327-332.
- Schimel, J. P. y Weintraub, M. N. (2003). The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry*. 35, 549-563.
- Schneider, T., Gerrits, B., Gassmann, R., Schmid, E., Gessner, M.O., Richter, A., Battin, T., Eberl, L. y Riedel, K. (2010). Proteome analysis of fungal and bacterial involvement in leaf litter decomposition. *Proteomics* 10, 1819-1830.
- Schneider, T., Keiblinger, K.M., Schmid, E., Sterflinger-Gleixner, K., Ellersdorfer, G., Roschitzki, B., Richter, A., Eberl, L., Zechmeister-Boltenstern, S. y Riedel, K.

- (2012). Who is who in litter decomposition? Metaproteomics reveals major microbial players and their biogeochemical functions. *The ISME Journal* 6, 1749-1762.
- Sinsabaugh, R. (2010). Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 391-404.
- Sinsabaugh, R.L, Manzoni, S., Moorhead, D.L. y Richter, A. (2013). Carbon use efficiency of microbial communities: stoichiometry, methodology and modelling. *Ecology Letters* 16: 930-939.
- Sinsabaugh, R.L. y Moorhead, D.L. (1994). Resource allocation to extracellular enzyme production: A model for nitrogen and phosphorus control of litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 26, 1305-1311.
- Sinsabaugh, R.L., Lauber, C.L., Weintraub, M.N., Ahmed, B., Allison, S.D., Crenshaw, C., Contosta, A.R., Cusack, D., Frey, S., Gallo, M.E., Gartner, T.B., Hobbie, S.E., Holland, K., Keeler, B.L., Powers, J.S., Stursova, M., Takacs-Vesbach, C., Waldrop, M.P., Wallenstein, M.D., Zak, D.R. y Zeglin, L.H. (2008). Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters* 11, 1252-1264.
- Sinsabaugh, R.L., Turner, B.L., Talbot, J.M., Waring, B.G., Powers, J.S., Kuske, C.S., Moorhead, D.L. y Follstad, J.J. (2016). Stoichiometry of microbial carbon use efficiency in soils. *Ecological Monographs* 86, 172-189.
- Šnajdr, J., Cajthaml, T., Valášková, V., Merhautová, V., Petránková, M., Spetz, P., Leppänen, K. y Baldrian, P. (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.
- Souza, S.R., Veloso, M.D.M., Espírito-Santo, M.M., Silva, J.O., Sánchez-Azofeifa, A., Souza E Brito, B.G. y Fernandes, G.W. (2019). Litterfall dynamics along a successional gradient in a Brazilian tropical dry forest. *Forest Ecosystems* 6, 35.

- Steinweg, J., Dukes, J., Paul, E. y Wallenstein, M. (2013). Microbial responses to multi-factor climate change: effects on soil enzymes. *Frontiers in Microbiology* 4, 146.
- Takahashi, M. (1997). Comparison of nutrient concentrations in organic layers between broad-leaved and coniferous forests. *Soil Science and Plant Nutrition* 43, 541-550.
- Talbot, J.M. y Treseder, K.K. (2012). Interactions among lignin, cellulose, and nitrogen drive litter chemistry–decay relationships. *Ecology* 93, 345-354.
- Talbot, J.M., Martin, F., Kohler, A., Henrissat, B. y Peay, K.G. (2015). Functional guild classification predicts the enzymatic role of fungi in litter and soil biogeochemistry. *Soil Biology and Biochemistry* 88, 441-456.
- Tian, L., Dell, E. y Shi, W. (2010). Chemical composition of dissolved organic matter in agroecosystems: Correlations with soil enzyme activity and carbon and nitrogen mineralization. *Applied Soil Ecology* 46, 426-435.
- Turner B. L. (2010). Variation in pH optima of hydrolytic enzyme activities in tropical rain forest soils. *Applied and Environmental Microbiology* 76, 6485-6493.
- Vance, E.D., Brookes, P.C. y Jenkinson, D.S. (1987). An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19, 703-707.
- Verbruggen, E., Jansa, J., Hammer, E. C., and Rillig, M. C. (2016). Do arbuscular mycorrhizal fungi stabilize litter-derived carbon in soil? *Journal of Ecology*, 104, 261-269.
- Verchot, L., Borelli, T. (2005). Application of -nitrophenol (NP) enzyme assays in degraded tropical soils. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 625-633.
- Vergutz, L., Manzoni, S., Porporato, A., Novais, R.F. y Jackson, R.B. (2012). Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs* 82, 205-220.
- Větrovský, T., Steffen, K.T. y Baldrian, P. (2014). Potential of cometabolic transformation of polysaccharides and lignin in lignocellulose by soil Actinobacteria. *PloS one* 9, e89108-e89108.

- Waldrop, M.P. y Firestone, M.K. (2004). Microbial community utilization of recalcitrant and simple carbon compounds: impact of oak-woodland plant communities. *Oecologia* 138, 275-284.
- Waldrop, M.P. y Zak, D.R. (2006). Response of Oxidative Enzyme Activities to Nitrogen Deposition Affects Soil Concentrations of Dissolved Organic Carbon. *Ecosystems* 9, 921-933.
- Waldrop, M.P., Balsler, T.C. y Firestone, M.K. (2000). Linking microbial community composition to function in a tropical soil. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 1837-1846.
- Waldrop, M.P., Zak, D.R., Sinsabaugh, R.L., Gallo, M. y Lauber, C. (2004). Nitrogen deposition modifies soil carbon storage through changes in microbial enzymatic activity. *Ecological Applications* 14, 1172-1177.
- Wang, C., Guo, P., Han, G., Feng, X., Zhang, P. y Tian, X. (2010). Effect of simulated acid rain on the litter decomposition of *Quercus acutissima* and *Pinus massoniana* in forest soil microcosms and the relationship with soil enzyme activities. *Science of the Total Environment* 408, 2706-2713.
- Wang, G., Post, W.M. y Mayes, M.A. (2013). Development of microbial-enzyme-mediated decomposition model parameters through steady-state and dynamic analyses. *Ecological Applications* 23, 255-272.
- Wang, H., Boutton, T.W., Xu, W., Hu, G., Jiang, P. y Bai, E. (2015). Quality of fresh organic matter affects priming of soil organic matter and substrate utilization patterns of microbes. *Scientific Reports* 5, 10102.
- Wang, J., You, Y., Tang, Z., Liu, S. y Sun, O.J. (2014a). Variations in leaf litter decomposition across contrasting forest stands and controlling factors at local scale. *Journal of Plant Ecology* 8, 261-272.
- Wang, Q., Wang, S. y Huang, Y. (2008). Comparisons of litterfall, litter decomposition and nutrient return in a monoculture *Cunninghamia lanceolata* and a mixed stand in southern China. *Forest Ecology and Management* 255, 1210-1218.
- Wang, Q., Wang, S., Fan, B. y Yu, J. (2007). Litter production, leaf litter decomposition and nutrient return in *Cunninghamia lanceolata* plantations in

- south China: effect of planting conifers with broadleaved species. *Plant Soil* 297, 201-211.
- Wang, Q., Wang, S., Xu, G. y Fan, B. (2010). Conversion of secondary broadleaved forest into Chinese fir plantation alters litter production and potential nutrient returns. *Plant Ecology* 209, 269-278.
- Wang, Q., Wang, Y., Wang, S., He, T. y Liu, L. (2014b). Fresh carbon and nitrogen inputs alter organic carbon mineralization and microbial community in forest deep soil layers. *Soil Biology and Biochemistry* 72, 145-151.
- Waring, B.G. (2013). Exploring relationships between enzyme activities and leaf litter decomposition in a wet tropical forest. *Soil Biology and Biochemistry* 64, 89-95.
- Wieder, R.K. y Wright, S.J. (1995). Tropical Forest Litter Dynamics and Dry Season Irrigation on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 76, 1971-1979.
- Wieder, W.R., Cleveland, C.C. y Townsend, A.R. (2008). Tropical tree species composition affects the oxidation of dissolved organic matter from litter. *Biogeochemistry* 88, 127-138.
- Willers, C., Jansen Van Rensburg, P.J. y Claassens, S. (2015). Phospholipid fatty acid profiling of microbial communities—a review of interpretations and recent applications. *Journal of Applied Microbiology* 119, 1207-1218.
- Williams-Linera, G., Tolome, J., Forest, C., Litterfall y Forest, L.M. (1996). Litterfall, Temperate and Tropical Dominant Trees, and Climate in a Mexican Lower Montane Forest. *Biotropica* 28, 649-656.
- Yanai, R.D., Arthur, M.A., Acker, M., Levine, C.R. y Park, B.B. (2012). Variation in mass and nutrient concentration of leaf litter across years and sites in a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 42, 1597-1610.
- Yang, Y.S., Guo, J.F., Chen, G.S., Xie, J.S., Cai, L.P. y Lin, P. (2004). Litterfall, nutrient return, and leaf-litter decomposition in four plantations compared with a natural forest in subtropical China. *Annals for Science* 61, 465-476.
- Yuan, Z. y Chen, H.Y.H. (2009). Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. *Global Ecology and Biogeography* 18, 532-542.

- Zepeda-Gómez, C., Burrola-Aguilar, C., Estrada-Zúñiga, M.A. y White-Olascoaga, L. (2018). Riqueza y afinidades geográficas de la flora de un bosque de *Abies religiosa* de la Faja Volcánica Transmexicana. *Caldasia* 40, 54-70.
- Zhang, D., Hui, D., Luo, Y. y Zhou, G. (2008). Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* 1, 85-93.
- Zhang, G., Zhang, P., Peng, S., Chen, Y. y Cao, Y. (2017). The coupling of leaf, litter, and soil nutrients in warm temperate forests in northwestern China. *Scientific Reports* 7, 11754.
- Zhang, H., Yuan, W., Dong, W. y Liu, S. (2014). Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity* 20, 240-247.
- Zhang, X., Dong, W., Dai, X., Schaeffer, S., Yang, F., Radosevich, M., Xu, L., Liu, X. y Sun, X. (2015). Responses of absolute and specific soil enzyme activities to long term additions of organic and mineral fertilizer. *Science of The Total Environment* 536, 59-67.
- Zheng, J., Guo, R., Li, D., Zhang, J. y Han, S. (2017). Nitrogen addition, drought and mixture effects on litter decomposition and nitrogen immobilization in a temperate forest. *Plant and Soil* 416, 165-179.
- Zhou, Y., Clark, M., Su, J., Xiao, C. (2015). Litter decomposition and soil microbial community composition in three Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests along an altitudinal gradient. *Plant Soil* 386, 171-183.

Material suplementario

Tabla S1. Biomasa de hojarasca producida en las condiciones de estudio.

	Masa mensual de hojarasca (g m ⁻²)									Total (g m ⁻²)
	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	
BMA										
Abies	28	62.4	26.2	34.0	16.8	34.1	34.1	16.5	28.5	283.4
Latif	0.16	0	2	0.79	0.34	0.90	0.90	0.42	0.45	
Pino	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
BRN										
Abies	7.3	9.8	10.4	36.52	23.97	20.07	20.07	6.465	14.5	278.1
Latif	2.1043	1.654	3.2	4.813	7.288	11.18	11.18	5.357	3.593	
Pino	7.9	8.6	22	32.47	10.05	12.77	12.77	7.273	9.91	
BRR										
Abies	5.25	7.4	8.8	28.43	13.04	14.98	14.98	4.7	15.41	233.5
Latif	8.571	3.25	1.789	6.412	9.924	10.48	10.48	8.554	2.13	
Pino	7.9	7.857	6.786	14.39	5.32	8.512	8.512	7.976	10.28	

BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; Pino: hojarasca producida por *Pinus* sp.; Abies: hojarasca producida por *Abies religiosa*; Latif: hojarasca producida por especies latifoliadas.

Tabla S2. Media (\bar{X}) y error estándar (EE) de las variables evaluadas en las condiciones y épocas de estudio.

Variable	IH						MH					
	BMA		BRN		BRR		BMA		BRN		BRR	
	\bar{X}	EE	\bar{X}	EE	\bar{X}	EE	\bar{X}	EE	\bar{X}	EE	\bar{X}	EE
Masa (g m ⁻²)	829	207	1317	154	1600	598	337	30.9	579	225	1034	253
Variables ambientales												
Humedad (%)	37.9	1.80	40.4	2.34	38.6	4.20	61.9	0.75	63.2	4.92	70.4	1.12
Ph	6.34	0.07	6.40	0.12	6.08	0.18	6.53	0.03	6.75	0.05	6.18	0.20
Nutrientes totales												
Ct (mg g ⁻¹)	449	7.93	442	16.3	460	13.8	452	7.20	436	11.0	444	16.1
Nt (mg g ⁻¹)	13.4	0.99	15.0	0.76	15.6	1.15	15.8	0.53	13.7	0.50	16.1	0.39
Pt (mg g ⁻¹)	0.74	0.06	0.90	0.04	0.81	0.03	0.94	0.05	0.87	0.04	0.85	0.02
C:N	34.2	2.49	30.0	2.41	29.8	1.49	28.8	1.11	31.8	0.84	27.6	0.79
C:P	624	53.6	501	42.2	567	22.4	486	29.6	503	22.0	525	27.9
N:P	18.2	0.70	16.7	0.66	19.2	1.15	16.9	0.85	15.8	0.65	19.0	0.56
Nutrientes disueltos												
COD (μg g ⁻¹)	722	169	1306	311	1269	173	328	122	441	69.9	844	71.0
NOD (μg g ⁻¹)	49.4	18.0	56.8	14.3	82.8	12.3	10.7	3.25	30.3	6.14	45.0	6.48
POD (μg g ⁻¹)	31.2	1.57	37.9	3.32	35.3	1.96	59.3	1.65	35.3	0.98	30.1	1.13
COD:NOD	17.1	3.37	24.5	3.73	15.6	0.96	29.3	9.99	18.1	4.75	19.7	1.95
COD:POD	24.1	6.64	32.9	4.77	36.8	6.08	5.66	2.14	12.5	1.91	28.0	1.99
NOD:POD	1.67	0.69	1.44	0.26	2.41	0.43	0.18	0.05	0.87	0.18	1.48	0.18
Nutrientes en la biomasa microbiana												
Cmic (mg Cmic g ⁻¹)	9.78	1.04	11.2	1.95	13.0	3.55	15.6	0.79	13.1	0.82	15.8	6.10
Nmic (mg Nmic g ⁻¹)	5.10	0.59	5.83	1.35	2.49	0.52	9.66	0.39	9.76	0.72	6.82	1.06
Cmic:Nmic	1.94	0.14	2.17	0.37	6.55	2.61	1.63	0.12	1.38	0.15	2.10	0.46
Actividad enzimática												
POX (μmol tir g ⁻¹ h ⁻¹)	54.0	4.52	64.0	17.0	109	20.2	12.9	1.90	19.6	10.4	13.3	3.21
BG (μmol pNP g ⁻¹ h ⁻¹)	3.40	0.77	4.23	1.23	8.91	5.36	1.06	0.19	1.61	0.29	1.42	0.34
LP (μmol pNP g ⁻¹ h ⁻¹)	12.0	3.24	17.0	2.14	15.8	4.68	5.13	0.63	5.59	0.93	9.09	2.80
NAG (μmol pNP g ⁻¹ h ⁻¹)	1.62	0.58	1.83	0.23	2.38	0.52	0.42	0.09	0.69	0.27	6.08	4.62
LAP (μmol pNP g ⁻¹ h ⁻¹)	1.72	0.41	1.74	0.14	2.08	0.44	7.33	1.08	5.14	0.43	6.66	1.33
FME (μmol pNP g ⁻¹ h ⁻¹)	9.7	1.36	10.6	1.78	17.1	3.54	2.74	0.45	3.88	0.82	9.60	1.47
DH (μg TPF g ⁻¹ d ⁻¹)	299	56.7	280	56.6	323	209	768	137	333	58.3	125	45.7
Actividad enzimática específica												
AEE POX (μmol tir mg ⁻¹ Cmic h ⁻¹)	5.75	0.70	5.30	0.98	10.2	2.24	0.85	0.17	1.40	0.68	1.47	0.51
AEE BG (μmol pNP mg ⁻¹ Cmic h ⁻¹)	0.41	0.14	0.42	0.13	0.59	0.23	0.07	0.01	0.13	0.03	0.15	0.08
AEE LP (μmol pNP mg ⁻¹ Cmic h ⁻¹)	1.37	0.50	1.63	0.22	1.28	0.45	0.33	0.04	0.43	0.07	1.01	0.55
AEE NAG (μmol pNP mg ⁻¹ Nmic h ⁻¹)	0.37	0.16	0.46	0.16	1.17	0.47	0.04	0.01	0.07	0.03	0.70	0.44
AEE LAP (μmol pNP mg ⁻¹ Nmic h ⁻¹)	0.35	0.10	0.43	0.16	0.96	0.29	0.77	0.14	0.54	0.05	1.13	0.30
AEE FME (μmol pNP mg ⁻¹ Cmic h ⁻¹)	1.11	0.30	1.13	0.28	1.70	0.49	0.18	0.04	0.29	0.05	0.96	0.39
AEE DH (μg TPF mg ⁻¹ Cmic d ⁻¹)	30.0	5.13	26.6	4.65	20.5	9.16	49.7	9.55	24.9	3.49	8.08	2.29

Tabla S2 (continuación).

Variable	IH						MH					
	BMA		BRN		BRR		BMA		BRN		BRR	
	\bar{X}	EE	\bar{X}	EE	\bar{X}	EE	\bar{X}	EE	\bar{X}	EE	\bar{X}	EE
Eficiencia en el uso del C												
EUC_{PNLt}	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.02	0.01	0.02	<0.01	0.10	0.07
EUC_{BNLt}	0.03	<0.01	0.03	0.01	0.06	0.02	0.20	0.05	0.10	0.03	0.28	0.06
EUC_{PNLd}	0.01	0.00	0.01	0.01	0.02	0.01	0.07	0.03	0.06	0.02	0.14	0.08
EUC_{BNLd}	0.13	0.03	0.10	0.03	0.21	0.04	0.32	0.06	0.25	0.06	0.37	0.05
Mineralización de C												
Mineralización de C ($\mu\text{gCO}_2\text{-C g}^{-1}$ 13 d⁻¹)	3428	828	6148	1288	7956	2121	12493	1388	12728	1848	10365	1966
qCO₂ ($\mu\text{g CO}_2\text{-C } \mu\text{g}^{-1}$ Cmic 13d⁻¹)	0.37	0.09	0.56	0.10	0.61	0.01	0.79	0.07	0.97	0.12	0.97	0.38
Comunidad microbiana												
G- (nmol g⁻¹)	93.7	18.0	148	17.9	96.7	10.5						
G+ (nmol g⁻¹)	440	41.3	408	62.8	209	24.2						
Bact (nmol g⁻¹)	534	55.1	555	65.4	305	28.6						
Act (nmol g⁻¹)	7.5	4.61	25.9	5.41	16.3	4.80						
HMA (nmol g⁻¹)	231	109	107	56.2	32.8	13.7						
HSAP (nmol g⁻¹)	332	14.3	297	24.6	320	89.55						

IH: inicio de la época húmeda; MH: punto máximo de la época húmeda; BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación; Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; POD: P orgánico disuelto; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetilglucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa; AEE: actividad enzimática específica de cada enzima; EUC_{PNL}: eficiencia en el uso del C con POX, NAG y LAP; EUC_{BNL}: eficiencia en el uso del C con BG, NAG y LAP; qCO₂: coeficiente metabólico; G-: bacterias gram negativas; G+: bacterias gram positivas; Bact: bacterias; HMA: hongos micorrízico-arbusculares; HSAP: hongos saprótrofos.

Tabla S3. Coeficientes de las funciones discriminantes en los Análisis de Discriminantes Lineal con las variables evaluadas en las condiciones y épocas de estudio.

Variable	Función discriminante				
	1	2	3	4	5
ADL con pH, variables químicas y de actividad microbiana en el mantillo					
pH	0.44	1.06	-0.61	1.87	-0.72
Ct	-0.21	0.27	-0.40	0.18	-0.88
Nt	1.74	-0.66	0.58	0.03	1.38
Pt	-1.08	0.16	0.65	0.71	-1.48
COD	0.66	-0.07	0.48	0.66	0.80
NOD	1.02	-0.76	0.37	0.92	-0.31
POD	4.39	1.33	1.97	0.96	0.49
Cmic	-1.02	-1.13	0.66	-0.58	-0.80
Nmic	1.83	-0.55	-1.33	0.29	1.47
POX	-2.47	0.57	-0.62	-0.23	-0.96
BG	-0.31	-0.36	-0.62	-0.56	0.08
LP	-0.87	1.05	0.24	0.49	0.41
NAG	0.90	0.03	0.27	0.15	0.11
LAP	1.45	-1.27	-0.44	-0.43	-0.78
FME	-1.60	-0.62	0.62	0.03	0.42
DH	-0.87	0.49	-0.25	-1.18	0.96
Discriminación explicada	78.0	11.3	7.63	1.88	1.17
ADL con pH y atributos funcionales en el mantillo					
pH	-0.23	0.42	1.63	0.22	0.75
C:N	0.20	0.49	0.11	-0.15	0.30
C:P	0.31	0.25	0.40	-0.56	-0.20
N:P	0.20	-0.27	0.46	-0.66	-0.69
COD:NOD	0.04	0.12	-0.15	0.30	-0.21
COD:POD	-0.21	-0.54	0.40	0.30	-0.16
NOD:POD	-0.36	-0.96	0.82	-0.10	0.15
Cmic:Nmic	-2.41	0.29	-1.42	0.18	0.31
AEE POX	-1.06	1.06	0.26	-0.32	0.90
AEE BG	0.22	-0.02	0.41	-0.71	0.24
AEE LP	-0.84	0.67	-0.10	0.86	-0.27
AEE NAG	0.39	-0.05	-0.22	0.43	0.25
AEE LAP	1.43	-0.51	-0.25	0.05	0.82
AEE FME	-1.71	-0.12	-0.14	0.37	-0.62
AEE DH	0.06	0.89	-0.57	0.22	-0.62
Discriminación explicada	67.1	19	9.66	2.22	1.99

Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; POD: P orgánico disuelto; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetil-glucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa; AEE: actividad enzimática específica de cada enzima.

Tabla S4. Probabilidad de las muestras de ser clasificadas en cada tratamiento. Se muestran los resultados de acuerdo con el Análisis de Discriminante Lineal realizado sin validación cruzada con el pH, variables químicas y de actividad microbiana en el mantillo en las épocas y fechas de estudio.

Época/condición/ muestra	Probabilidad de ser clasificado en cada tratamiento						Clasificación predicha
	IH BMA	IH BRN	IH BRR	MH BMA	MH BRN	MH BRR	
IH BMA 1	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BMA 2	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BMA 3	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BMA 4	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BMA 5	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BRN 1	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRN 2	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRN 3	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRN 4	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRN 5	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRR 1	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRR 2	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRR 3	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRR 4	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRR 5	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
MH BMA 1	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 2	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 3	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 4	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 5	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BRN 1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	MH BRN
MH BRN 2	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	MH BRN
MH BRN 3	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	MH BRN
MH BRN 4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	MH BRN
MH BRN 5	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	MH BRN
MH BRR 1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	MH BRR
MH BRR 2	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	MH BRR
MH BRR 3	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	MH BRR
MH BRR 4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	MH BRR
MH BRR 5	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	MH BRR

IH: inicio de la época húmeda; MH: punto máximo de la época húmeda; BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación

Tabla S5. Probabilidad de las muestras de ser clasificadas en cada tratamiento. Se muestran los resultados de acuerdo con el Análisis de Discriminante Lineal realizado con validación cruzada con el pH, variables químicas y de actividad microbiana en el mantillo en las épocas y fechas de estudio.

Época/condición/ muestra	Probabilidad de ser clasificado en cada tratamiento						Clasificación predicha
	IH BMA	IH BRN	IH BRR	MH BMA	MH BRN	MH BRR	
IH BMA 1	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BMA 2	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BMA 3	0.02	<0.001	0.98	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BMA 4	0.89	0	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BMA 5	0.91	<0.001	0.09	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BRN 1	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRN 2	<0.001	0.33	0.66	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRN 3	1.00	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BRN 4	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	0.11	IH BRR
IH BRN 5	<0.001	0	<0.001	<0.001	0.99	<0.001	MH BRN
IH BRR 1	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRR 2	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRR 3	<0.001	0.98	0.02	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRR 4	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BRR 5	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
MH BMA 1	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 2	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 3	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 4	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 5	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BRN 1	<0.001	1	0.00	0.00	0.29	0.09	IH BRN
MH BRN 2	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	MH BRN
MH BRN 3	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1.00	MH BRR
MH BRN 4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	MH BRN
MH BRN 5	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1.00	<0.001	MH BRN
MH BRR 1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.61	0.39	MH BRN
MH BRR 2	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.99	<0.001	MH BRN
MH BRR 3	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1.00	MH BRR
MH BRR 4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.64	0.36	MH BRN
MH BRR 5	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1.00	MH BRR

IH: inicio de la época húmeda; MH: punto máximo de la época húmeda; BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación

Tabla S6. Probabilidad de las muestras de ser clasificadas en cada tratamiento. Se muestran los resultados de acuerdo con el Análisis de Discriminante Lineal realizado sin validación cruzada con el pH y atributos funcionales en el mantillo en las épocas y fechas de estudio.

Época/condición/ muestra	Probabilidad de ser clasificado en cada tratamiento						Clasificación predicha
	IH BMA	IH BRN	IH BRR	MH BMA	MH BRN	MH BRR	
IH BMA 1	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BMA 2	0.26	0.74	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BMA 3	0.99	0.01	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BMA 4	0.98	0.02	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BMA 5	0.86	0.14	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BRN 1	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRN 2	<0.001	1.00	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRN 3	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRN 4	0.02	0.41	0.57	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRN 5	0.55	0.45	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BRR 1	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRR 2	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRR 3	<0.001	0.01	0.99	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRR 4	<0.001	0.20	0.80	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRR 5	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
MH BMA 1	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 2	<0.001	<0.001	<0.001	0.98	0.02	<0.001	MH BMA
MH BMA 3	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 4	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 5	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BRN 1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	MH BRN
MH BRN 2	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.99	<0.001	MH BRN
MH BRN 3	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	MH BRN
MH BRN 4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	MH BRN
MH BRN 5	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	MH BRN
MH BRR 1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	MH BRR
MH BRR 2	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	MH BRR
MH BRR 3	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	MH BRR
MH BRR 4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	MH BRR
MH BRR 5	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	MH BRR

IH: inicio de la época húmeda; MH: punto máximo de la época húmeda; BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación

Tabla S7. Probabilidad de las muestras de ser clasificadas en cada tratamiento. Se muestran los resultados de acuerdo con el Análisis de Discriminante Lineal realizado con validación cruzada con el pH y atributos funcionales en el mantillo en las épocas y fechas de estudio.

Época/condición/ muestra	Probabilidad de ser clasificado en cada tratamiento						Clasificación predicha
	IH BMA	IH BRN	IH BRR	MH BMA	MH BRN	MH BRR	
IH BMA 1	0.24	<0.001	<0.001	<0.001	0.76	<0.001	MH BRN
IH BMA 2	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BMA 3	0.01	0.11	0.89	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BMA 4	0.52	0.48	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BMA 5	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRN 1	0.01	<0.001	0.97	<0.001	<0.001	0.02	IH BRR
IH BRN 2	0.03	0.28	0.69	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRN 3	0.02	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRN 4	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRN 5	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
IH BRR 1	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
IH BRR 2	<0.001	0.95	0.05	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRR 3	<0.001	0.96	0.04	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRR 4	0.02	0.98	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRN
IH BRR 5	<0.001	<0.001	0.99	<0.001	<0.001	<0.001	IH BRR
MH BMA 1	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 2	<0.001	<0.001	<0.001	0.01	0.99	<0.001	MH BRN
MH BMA 3	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 4	<0.001	<0.001	<0.001	1	<0.001	<0.001	MH BMA
MH BMA 5	<0.001	<0.001	<0.001	0.62	0.38	<0.001	MH BMA
MH BRN 1	1.00	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	IH BMA
MH BRN 2	<0.001	<0.001	<0.001	1	0.02	<0.001	MH BMA
MH BRN 3	0.37	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.63	MH BRR
MH BRN 4	<0.001	<0.001	<0.001	0.03	0.97	<0.001	MH BRN
MH BRN 5	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.99	0.01	MH BRN
MH BRR 1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.80	0.20	MH BRN
MH BRR 2	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1	0.01	MH BRN
MH BRR 3	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1.00	MH BRR
MH BRR 4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1.00	MH BRR
MH BRR 5	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	1.00	MH BRR

IH: inicio de la época húmeda; MH: punto máximo de la época húmeda; BMA: bosque maduro de *A. religiosa*; BRN: bosque de *A. religiosa* en regeneración natural; BRR: bosque de *A. religiosa* en regeneración y reforestación

Tabla S8. Modelos de regresión múltiple por pasos para las condiciones y épocas de estudio. De cada modelo, se muestran las variables iniciales, el coeficiente de determinación (R^2), los parámetros obtenidos, coeficientes β , β estandarizada y los valores de p correspondientes. Los valores remarcados en negritas denotan resultados estadísticamente significativos ($p \leq 0.05$).

Modelos de regresión múltiple por pasos						
Parámetros iniciales	R^2	p	Parámetro	β	p	β estandarizada
Inicio de la época húmeda con variables funcionales						
C:N, C:P, N:P, COD:NOD, COD:POD, NOD:POD, Cmic:Nmic, AEE POX, AEE BG, AEE LP, AEE FME, AEE DH	0.46	<0.01	Intercepto	3440	<0.01	
			Cmic:Nmic	677	<0.01	0.709
Inicio de la época húmeda con variables absolutas y PLFAs						
pH, Ct, Nt, Pt, COD, NOD, POD, Cmic, Nmic, POX, BG, LP, NAG, LAP, FME, DH, G-, G+, Act, HMA, HSAP	0.61	0.01	Intercept	11365	0.50	
			Ph	-2957	0.31	-0.252
			Nt	258	0.57	0.158
			Pt	2802	0.74	0.087
			Cmic	611	<0.01	0.862
DH	0.14	0.97	0.010			
Inicio de la época húmeda con variables funcionales + PLFAs						
C:N, C:P, N:P, COD:NOD, COD:POD, NOD:POD, Cmic:Nmic, AEE POX, AEE BG, AEE LP, AEE FME, AEE DH, G-, G+, Act, HMA, HSAP	0.46	<0.01	Intercepto	3440	<0.01	
			Cmic:Nmic	677	<0.01	0.709
Máximo de la época húmeda con variables funcionales						
C:N, C:P, N:P, COD:NOD, COD:POD, Cmic:Nmic, AEE POX, AEE BG, AEE LAP, AEE DH	0.80	<0.01	Intercept	7265	0.20	
			C:P	40.8	0.02	0.622
			N:P	-1515	0.01	-0.788
			COD:NOD	-118	0.02	-0.448
			COD:POD	-386	<0.001	-1.072
			Cmic:Nmic	6838	<0.01	1.211
			AEE BG	28094	0.01	0.771
AEE LAP	4596	0.01	0.572			

Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; COD: C orgánico disuelto; NOD: N orgánico disuelto; POD: P orgánico disuelto; Cmic: C en la biomasa microbiana; Nmic: N en la biomasa microbiana; POX: polifenol oxidasa; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; NAG: N-acetil-glucosaminidasa; LAP: leucin aminopeptidasa; FME: fosfomonoesterasa; DH: deshidrogenasa; AEE: actividad enzimática específica de cada enzima. G-: bacterias gram negativas; G+: bacterias gram positivas; Bact: bacterias; HMA: hongos micorrízico-arbusculares; HSAP: hongos saprótrofos.