

Soil inorganic nitrogen pulses and leaf nitrogen resorption in two *Pinus hartwegii* Lindl. forests

Pulsos de nitrógeno inorgánico en el suelo y reabsorción foliar de nitrógeno en dos bosques de *Pinus hartwegii* Lindl.

Fabiola Torres-Duque¹; Armando Gómez-Guerrero^{1*}; Libia I. Trejo-Téllez²; Valentín J. Reyes-Hernández¹; Arian Correa-Díaz³

¹Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Posgrado en Ciencias Forestales.

Carretera México-Texcoco km 36.5. C. P. 56230. Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

²Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Posgrado en Edafología. Carretera México-Texcoco km 36.5. C. P. 56230. Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

³Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales (CENID-COMEF). Av. Progreso núm. 5, Barrio de Santa Catarina. C. P. 04010. Coyoacán, Ciudad de México, México.

*Corresponding author: agomezg@colpos.mx; tel.: +52 595 952 0200 ext. 1475.

Abstract

Introduction: Nutrient movement in high mountain forests generates information on their functioning and response to climate change effects. Nitrogen dynamics in these ecosystems has been poorly studied.

Objective: To quantify N reservoirs in forest litter, topsoil (0-10 cm) and needle litterfall, and to measure temporal concentrations of nitrate and ammonium in topsoil and N resorption (ReabsN) in the Jocotilán (JO) and Tláloc (TL) mountains of central Mexico.

Materials and methods. A total of 108 (JO) and 128 (TL) soil and needle litterfall samples were collected for one year. N and ReabsN reservoirs were compared between mountains using the Wilcoxon test ($P < 0.05$). Temporal trends of soil moisture, N and ReabsN forms were analyzed with linear mixed models, setting time and mountain as fixed factors.

Results and discussion. Gravimetric moisture, total N, and nitrate and ammonium concentrations were not different between mountains. Total inorganic N (ammonium + nitrate) in JO was higher than in TL (46 vs. 41 mg.kg⁻¹). N in needle litterfall and soil were higher in JO, but ReabsN in TL was higher (60 vs. 55 %). Soil moisture, ammonium and ReabsN had a seasonal pattern of cubic trend ($P < 0.05$), denoting N pulses.

Conclusions. Forests showed differences in N dynamics in needle litterfall, resorption and soil inorganic forms of N, indicating that it is possible to differentiate their functioning according to this nutrient.

Keywords: coniferous forest; nitrogen reservoirs; nutrient dynamics; ammonium; nitrate.

Resumen

Introducción: El movimiento de nutrientes en bosques de alta montaña genera información sobre su funcionamiento y respuesta a efectos de cambio climático. La dinámica de nitrógeno en estos ecosistemas se ha estudiado muy poco.

Objetivo: Cuantificar los reservorios de N en mantillo, suelo superficial (0-10 cm) y caída de acícula, así como medir las concentraciones temporales de nitrato y amonio en el suelo superficial y la reabsorción de N (ReabsN) en las montañas Jocotilán (JO) y Tláloc (TL) del centro de México.

Materiales y métodos. Durante un año se colectaron 108 (JO) y 128 (TL) muestras de suelo y de caída de acícula. Los reservorios de N y ReabsN se compararon entre montañas mediante la prueba Wilcoxon ($P < 0.05$). Las tendencias temporales de humedad del suelo, formas de N y ReabsN se analizaron con modelos lineales mixtos, considerando el tiempo y la montaña como factores fijos.

Resultados y discusión. La humedad gravimétrica, el N total y las concentraciones de nitrato y amonio no difirieron entre montañas. El N inorgánico total (amonio + nitrato) en JO fue mayor que en TL (46 vs. 41 mg.kg⁻¹). El N en caída de acícula y suelo fueron mayores en JO, pero la ReabsN en TL fue mayor (60 vs. 55 %). La humedad del suelo, el amonio y ReabsN tuvieron un patrón estacional de tendencia cúbica ($P < 0.05$), denotando pulsos de N.

Conclusiones. Los bosques mostraron diferencias en las dinámicas de N en caída de acícula, reabsorción y en formas inorgánicas de N del suelo, indicando que es posible diferenciar su funcionamiento en términos de dicho nutriente.

Palabras clave: bosque de coníferas; reservorios de nitrógeno; dinámica de nutrientes; amonio; nitrato.

Please cite this article as follows (APA 6): Torres-Duque, F., Gómez-Guerrero, A., Trejo-Téllez, L. I., Reyes-Hernández, V. J., & Correa-Díaz, A. (2022). Soil inorganic nitrogen pulses and leaf nitrogen resorption in two *Pinus hartwegii* Lindl. forests. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 28(2), 257-269. doi: 10.5154/r.rchscfa.2021.02.010



Introduction

Nitrogen (N) deficiency limits the productivity of forest ecosystems (Johnson & Turner, 2014). Tree species ensure nutrient availability by strategies such as atmospheric N fixation using bacteria, symbiotic associations with mycorrhizae, uptake of organic forms of N, and high rates of N resorption (Cronan, 2018; Zhang, Yuan, Liu, & Yin, 2019). The two main forms of inorganic (absorbable) N in soil solution are ammonium (NH_4^+) and nitrate (NO_3^-), and their availability depends on the mineralization of soil organic compounds. Ammonium and nitrate concentrations change seasonally due to factors such as plant uptake, immobilization by microorganisms, and leaching; however, these variations are related to the potential and rate of mineralization of the element in the soil (Chen et al., 2019). There is a general correlation between gross soil mineralization and total N concentration, which means that its status in vegetation is largely defined by the magnitude of soil N reservoirs (Booth, Stark, & Rastetter, 2005). It has been proposed that, near the maximum elevation limit where trees can be found, forest species tend to increase N concentrations in leaf tissue, either to maintain the rate of photosynthesis (even if net growth is restricted by temperature) or to ensure the supply of the nutrient and compensate for the disadvantage of short growing seasons (Liu et al., 2020).

In high mountain forests (4 750 m), N acquisition varies with season, and, in fact, there may be seasonal preference in the uptake of ammonium, nitrate, and organic forms (Hong, Qin, Ma, Xu, & Wang, 2019; Zhang et al., 2020). On the other hand, as atmospheric CO_2 concentrations increase, there may be a stimulus in tree growth that will be sustained as long as N supply does not restrict the productivity of forest species (Norby & Zak, 2011). Therefore, the study of the available forms of N in the soil and its resorption by vegetation is relevant information for the study of the functioning of high mountain forests in relation to changes in chemical composition of the atmosphere (Silva, Gómez-Guerrero, Doane, & Horwath, 2015).

The influence of N on ecosystem productivity is physiologically explained by its close relationship with the enzyme rubisco, responsible for carbon fixation (Schlesinger & Bernhardt, 2020). Seasonal changes of N in foliage and stoichiometry with respect to other nutrients determine the rate of decomposition of organic residues and, together with microorganisms and climate, influence the availability and circulation of inorganic soil N forms (Reed, Townsend, Davidson, & Cleveland, 2012).

The objective of this study was to quantify N reservoirs in forest litter, topsoil (0-10 cm) and needle litterfall,

Introducción

La deficiencia de nitrógeno (N) limita la productividad de los ecosistemas forestales (Johnson & Turner, 2014). Las especies arbóreas aseguran la adquisición del nutriente a través de estrategias como la fijación de N atmosférico mediante bacterias, asociaciones simbióticas con micorrizas, absorción de formas orgánicas de N y tasas altas de reabsorción de N (Cronan, 2018; Zhang, Yuan, Liu, & Yin, 2019). Las dos formas principales de N inorgánico (absorbible) de la solución del suelo son el amonio (NH_4^+) y nitrato (NO_3^-), cuya disponibilidad depende de la mineralización de los compuestos orgánicos del suelo. Las concentraciones de amonio y nitrato cambian estacionalmente por factores como la absorción por las plantas, la inmovilización por microorganismos y la lixiviación; no obstante, esas variaciones están relacionadas con el potencial y la tasa de mineralización del elemento en el suelo (Chen et al., 2019). En general, existe correlación entre la mineralización bruta del suelo y la concentración de N total, lo que implica que su estatus en la vegetación está definido en gran medida por la magnitud de los reservorios de dicho elemento en el suelo (Booth, Stark, & Rastetter, 2005). Se ha propuesto que, cerca del límite de elevación máxima donde se pueden encontrar árboles, las especies forestales tienden a incrementar las concentraciones de N en el tejido foliar, ya sea para mantener la tasa de fotosíntesis (aunque el crecimiento neto sea limitado por la temperatura) o para asegurar el abastecimiento del nutriente y compensar la desventaja por las estaciones cortas de crecimiento (Liu et al., 2020).

En la vegetación de alta montaña (4 750 m), la adquisición de N varía con la estación de año y, de hecho, puede existir preferencia estacional en la absorción de amonio, nitrato y formas orgánicas (Hong, Qin, Ma, Xu, & Wang, 2019; Zhang et al., 2020). Por otra parte, en la medida que las concentraciones de CO_2 atmosférico aumentan, puede haber un estímulo en el crecimiento de los árboles que se sostendrá mientras que el abasto de N no limite la productividad de las especies forestales (Norby & Zak, 2011). Por lo anterior, el estudio de las formas disponibles de N en el suelo y su reabsorción en la vegetación es información relevante para el estudio del funcionamiento de los bosques de alta montaña en relación con los cambios en la composición química de la atmósfera (Silva, Gómez-Guerrero, Doane, & Horwath, 2015).

Fisiológicamente, la influencia del N en la productividad de los ecosistemas se explica por su estrecha relación con la enzima rubisco, encargada de la fijación de carbono (Schlesinger & Bernhardt, 2020). Los cambios estacionales de N en el follaje y su estequiometría con respecto a otros nutrientes determinan la velocidad de descomposición de los residuos orgánicos y, en conjunto con los microorganismos y el clima, influyen

and to measure temporal soil nitrate (NO_3^-) and ammonium (NH_4^+) concentrations and N resorption (ReabsN) in the Jocotitlán (JO) and Tláloc (TLA) mountains of central Mexico. The hypotheses were that (1) the forest with higher total N reservoirs in forest litter and soil has higher soil concentrations of nitrate and ammonium, (2) ReabsN levels are similar in the two mountains, and (3) nitrate and ammonium concentrations follow seasonal pulses. The above, considering that, in high mountain forests, leaf N concentrations are determined by the availability of soil N forms, climate and capacity of trees to reuse nutrients.

Materials and methods

Study area

The study area included two mountainous elevations in Estado de México: Jocotitlán (JO), located between the municipalities of Atlacomulco and Jocotitlán, and Tláloc (TL) in the municipality of Texcoco. These mountains are part of the Transmexican Volcanic Belt, geologically composed of an andesite-dacite complex and pyroclastic deposits (Arce et al., 2019). The climate is type $C(w_2)$ (w), semi-humid semi-cold with summer rainfall and less than 5 % winter rainfall with precipitation/temperature ratio higher than 55 (García, 2004). Mean annual precipitation ranges from 900 to 1 200 mm and mean annual temperature ranges between 5 and 10 °C. Both mountains have forests of *Pinus hartwegii* Lindl., on volcanic soils (Andisols). Nutrient dynamics, radial growth, water use efficiency and wood density in both mountains can be found in the literature (Correa-Díaz et al., 2019, 2020; Correa-Díaz, Gómez-Guerrero, Vargas-Hernández, Rozenberg, & Horwath, 2020; Morgado-González et al., 2019; Núñez-García, Gómez-Guerrero, Terrazas-Salgado, Vargas-Hernández, & Villanueva-Díaz, 2021; Torres-Duque, Gómez-Guerrero, Trejo-Téllez, Reyes-Hernández, & Correa-Díaz, 2022).

Observation sites

Four observation sites located in pure stands of *P. hartwegii* were established on each mountain to collect needle litterfall, forest litter, and mineral soil. To capture variation in the mountains, observation sites covered elevations from 3 500 to 3 900 m and northwest and southwest exposures (Table 1). These observation sites were also used for a more detailed study on stoichiometry of needle litterfall by Torres-Duque et al. (2022).

Needle samples

In June 2017, 12 green foliage samples of adult trees were taken on each mountain to estimate mean total N content. To quantify N mass in needle litterfall, a 20

en la disponibilidad y circulación de formas inorgánicas de N en el suelo (Reed, Townsend, Davidson, & Cleveland, 2012).

El objetivo de este estudio fue cuantificar los reservorios de N en piso forestal (mantillo), suelo superficial (0-10 cm) y en caída de acícula, así como medir las concentraciones temporales de nitrato (NO_3^-) y amonio (NH_4^+) en el suelo y la reabsorción de N (ReabsN) en las montañas Jocotitlán (JO) y Tláloc (TLA) del centro de México. Las hipótesis fueron que (1) el bosque con mayores reservorios de N total en mantillo y suelo presenta concentraciones edáficas mayores de nitrato y amonio, (2) los niveles de ReabsN son similares en las dos montañas y (3) las concentraciones de nitrato y amonio siguen pulsos estacionales. Lo anterior, considerando que, en los bosques de alta montaña, las concentraciones de N en el follaje están determinadas por la disponibilidad de formas de N en el suelo, el clima y la capacidad de los árboles para reutilizar nutrientes.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio incluyó dos elevaciones montañosas del Estado de México: Jocotitlán (JO), ubicada entre los municipios de Atlacomulco y Jocotitlán, y Tláloc (TL) en el municipio de Texcoco. Estas montañas son parte de la Faja Volcánica Transmexicana compuesta geológicamente por un complejo de andesitas-dacitas y depósitos piroclásticos (Arce et al., 2019). El clima es tipo $C(w_2)(w)$, semifrío húmedo con lluvias en verano y menos de 5 % de lluvia invernal con cociente precipitación/temperatura mayor de 55 (García, 2004). La precipitación media anual varía de 900 a 1 200 mm y la temperatura media anual oscila entre 5 y 10 °C. En ambas montañas existen bosques de *Pinus hartwegii* Lindl., sustentados por suelos volcánicos (Andosoles). La dinámica de nutrientes, crecimiento radial, eficiencia de uso de agua y densidad de la madera en ambas montañas se puede consultar en la literatura (Correa-Díaz et al., 2019, 2020; Correa-Díaz, Gómez-Guerrero, Vargas-Hernández, Rozenberg, & Horwath, 2020; Morgado-González et al., 2019; Núñez-García, Gómez-Guerrero, Terrazas-Salgado, Vargas-Hernández, & Villanueva-Díaz, 2021; Torres-Duque, Gómez-Guerrero, Trejo-Téllez, Reyes-Hernández, & Correa-Díaz, 2022).

Sitios de observación

En cada montaña se establecieron cuatro sitios de observación localizados en masas puras de *P. hartwegii*, para la colecta de acículas caídas en forma natural (referida aquí como “caída de acícula”), mantillo y suelo mineral. Para captar la variación en las montañas, los sitios de observación abarcaron elevaciones de 3 500 a

Table 1. Sites used in the periodic collection of *Pinus hartwegii* needle litterfall in the mountains of Jocotitlán y Tláloc, Estado de México.

Cuadro 1. Sitios utilizados en la colecta periódica de caída de acícula de *Pinus hartwegii* en las montañas de Jocotitlán y Tláloc, Estado de México.

Mountain/ Montaña	Site/Sitio	Elevation (m)/ Elevación (m)	Aspect/ Exposición	Latitude (°)/ Latitud (°)	Longitude (°)/ Longitud (°)
Jocotitlán	NO-3800	3 800	Northwest/ Noroeste	19.7423	-99.7645
	SO-3800	3 800	Southwest/ Suroeste	19.7412	-99.7662
	NO-3700	3 700	Northwest/ Noroeste	19.7427	-99.7610
	SO-3700	3 700	Southwest/ Suroeste	19.7397	-99.7680
Tláloc	NO-3900	3 900	Northwest/ Noroeste	19.4240	-98.7245
	NO-3500	3 500	Northwest/ Noroeste	19.4161	-98.7258
	SO-3900	3 900	Southwest/ Suroeste	19.7255	-98.7255
	SO-3500	3 500	Southwest/ Suroeste	19.4045	-98.7419

m transect was established on the contour line, with three equidistant traps (10 m apart) of 30 cm diameter, located at ground level and delimited with 127 mm thick polyduct, as explained by Torres-Duque et al. (2022). A total of 12 traps were established on each mountain (three replicates for each of the four collection sites)

Needle litterfall samples were collected in 9 (JO) and 10 (TL) visits for one year (June 2017- June 2018). The needles were dried in forced circulation air oven (Sheldon Fx14-S, USA) at 70 °C for 72 h and weighed using an Ohaus digital scale (Scout Pro, USA) with 0.01 g accuracy. The values of needle mass were expressed in kg·ha⁻¹.

Gravimetric soil water content and N resorption

Gravimetric soil water content was determined using a forced circulation stove at 105 °C for 12 h until constant weight (Rowell, 2014).

ReabsN was estimated by considering the mean value of total N concentration in one- and two-year-old green needles, still active in the tree, and of recently needle litterfall that, due to their senescent stage, had already fulfilled their function in the canopy. The equation $ReabsN (\%) = [(N_v - N_{scn}) / N_v] * 100$ (Kobe, Lepczyk, & Iyer, 2005); where, N_v and N_{scn} are the N concentrations in green and senescent needles, respectively. The mean value of N in green needles was 1.7 %, which is similar to that reported for *P. hartwegii* by Ramírez-Contreras y Rodríguez-Trejo (2009).

3 900 m y exposiciones noroeste y suroeste (Cuadro 1). Estos sitios de observación también se emplearon para un estudio más detallado de la estequiometría de caída de acícula por Torres-Duque et al. (2022).

Muestras de acículas

En junio de 2017, 12 muestras de follaje verde de árboles adultos se tomaron en cada montaña, para estimar el contenido medio de N total. Para cuantificar la masa de N en la caída de acícula, se estableció un transecto de 20 m sobre la curva de nivel, con tres trampas equidistantes (10 m de separación) de 30 cm de diámetro, ubicadas a nivel del suelo y delimitadas con poliducto de 127 mm de grosor, como se explica en Torres-Duque et al. (2022). En total se establecieron 12 trampas en cada montaña (tres repeticiones por cada uno de los cuatro sitios de colecta)

Las muestras de caída de acículas se colectaron en 9 (JO) y 10 (TL) visitas durante un año (junio 2017- junio 2018). Las acículas se secaron en estufa de aire de circulación forzada (Sheldon Fx14-S, EUA) a 70 °C por 72 h y se pesaron con una balanza digital Ohaus (Scout Pro, EUA) con precisión de 0.01 g. Los valores de masa de acícula se expresaron en kg·ha⁻¹.

Humedad gravimétrica del suelo y reabsorción de N

La humedad gravimétrica del suelo superficial se determinó en estufa de circulación forzada a 105 °C durante 12 h hasta lograr peso constante (Rowell, 2014).

Nitrogen in forest litter, soil and needles

At the beginning of the experiment, three forest litter samples were taken at each site (12 per mountain) and analyzed for N concentration. In this study, the term forest litter or forest floor refers to all the organic material above the mineral soil and with different degree of decomposition; that is, the O horizon. The N concentration of the mineral topsoil (0-10 cm), which corresponded to the A horizon, was determined in 36 samples at JO and 40 at TL during the year of study. Once dry, samples of forest litter, green foliage and needle litterfall were ground and analyzed for N concentration using the semi-micro-Kjeldahl method (Bremner, 1965).

Inorganic nitrogen

A total of ten g of soil were weighed and the inorganic N was extracted with 100 mL of a 2 M KCl solution. The sample in solution was filtered using funnels and 150 mm diameter Whatman No. 1 filter paper. The filtrate was stored at -5 °C until analysis. Inorganic N was determined using the micro-Kjeldahl method, by steam distillation as indicated in method AS-08 established in NOM-021-SEMARNAT-2000 (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, 2000).

Statistical analysis

Mass ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) and N flux ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$), ReabsN (%) and inorganic forms NO_3^- and NH_4^+ ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) were the response variables for comparison between mountains. Results between the two mountains were compared using the t-test. Data was checked for compliance with the assumption of normality and when this was not the case the nonparametric Wilcoxon test was used (Zar, 2010).

Time trends were analyzed with linear mixed models to perform a longitudinal variance analysis considering time, mountain and time*mountain interaction as fixed factors (Fitzmaurice, Laird, & Ware, 2004). This procedure finds that the measurements are correlated over time and the statistical analysis focuses on the temporal trends of each group studied. We tested whether temporal trends followed a quadratic or cubic pattern ($P < 0.05$). Analyses were carried out with the statistical packages, SAS (Statistical Analysis System, 2011) and R (3.6.3) (R Core Team, 2020).

Results and Discussion

Mass and N inputs in topsoil

The mass of N in JO forest litter was about 2.5 times higher than that of TL (360 vs. 136 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$), but

La ReabsN se estimó tomando en cuenta el valor medio de la concentración de N total en acículas verdes de uno y dos años, aún activas en el árbol, y de acículas caídas recientemente que por su estado senescente ya habían cumplido su función en el dosel. Se utilizó la ecuación $\text{ReabsN} (\%) = [(N_v - N_{scn}) / N_v] * 100$ (Kobe, Lepczyk, & Iyer, 2005); donde, N_v y N_{scn} son las concentraciones de N en acícula verde y senescente, respectivamente. El valor medio de N en acícula verde fue 1.7 %, el cual es similar al reportado para *P. hartwegii* por Ramírez-Contreras y Rodríguez-Trejo (2009).

Nitrógeno en mantillo (piso forestal), suelo y acículas

Al inicio del experimento se tomaron tres muestras de mantillo en cada sitio (12 por montaña) y se analizó la concentración de N. En este estudio, el término mantillo o piso forestal se refiere a todo el material orgánico sobre el suelo mineral y con grado diferente de descomposición; es decir, el horizonte O. De la misma forma, la concentración de N del suelo mineral superficial (0-10 cm), que correspondió al horizonte A, se determinó en 36 muestras en JO y 40 en TL durante el año de estudio. Una vez secas, las muestras de mantillo, follaje verde y acículas caídas se molieron y se analizó la concentración de N mediante el método semimicro-Kjeldahl (Bremner, 1965).

Nitrógeno inorgánico

Se pesaron 10 g de suelo y se extrajo el N inorgánico con 100 mL de una solución KCl 2 M. La muestra en la solución se filtró sobre embudos y papel filtro marca Whatman núm. 1 de 150 mm de diámetro. El filtrado se almacenó a -5 °C hasta su análisis. El N inorgánico se determinó con el método micro-Kjeldahl, mediante destilación por arrastre de vapor como lo indica el método AS-08 establecido en la NOM-021-SEMARNAT-2000 (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, 2000).

Análisis estadístico

La masa ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) y flujo de N ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$), la ReabsN (%) y las formas inorgánicas NO_3^- y NH_4^+ ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) fueron las variables de respuesta para la comparación entre montañas. Los resultados entre las dos montañas se compararon mediante la prueba de t. Se verificó que los datos cumplieran con el supuesto de normalidad y cuando no fue el caso se utilizó la prueba no paramétrica de Wilcoxon (Zar, 2010).

Las tendencias temporales se analizaron con modelos lineales mixtos, para hacer un análisis de varianza longitudinal considerando el tiempo, montaña e interacción tiempo*montaña como factores fijos

including the first 10 cm of mineral soil, N mass was similar in both mountains (3 278 vs. 3 026 kg·ha⁻¹) (Table 2). This result denotes that the organic horizon and the first 10 cm of soil are an important reservoir of N in both mountains, although the residence time of N in the organic horizon (O horizon) was higher in JO compared to TL. This was corroborated using the reservoir and N flux data in forest litter, assuming equilibrium conditions, which was congruent with a longer residence time in JO (Table 2).

N content in mineral soil, in some cases, is related to differences in soil texture, since as the fine fraction (silt and clay) increases, so does the capacity to retain organic matter and, therefore, nitrogen. However, in this study, soil texture in both mountains is similar (Marín, Escolero-Fuentes, & Trinidad-Santos, 2002), so it is more likely that the N components in Table 2 reflect the chemical composition and decomposition rate of the forest floor organic matter (Thomas & Prescott, 2000), because N input via needles is higher in JO. Also, the efficiency of N use in needles is consistent with this explanation; 1 kg of N corresponded to a productivity of 115 and 205 kg of needles for JO and TL, respectively.

Soil moisture, reservoirs and N resorption

Mean values of gravimetric water content and percentages of total N, ammonium and nitrate of topsoil were statistically similar ($P > 0.05$) in both mountains. However, when considering total inorganic N (ammonium + nitrate), the mean was higher in JO (Table 3). This result is explained by the larger N reservoirs in topsoil mass; however, it is important to mention that even with a larger N reservoir in JO, N resorption was higher in TL; that is, in TL, trees used leaf N more efficiently.

Although soil inorganic N may be an indirect indicator of soil N mineralization potential (Booth et al., 2005; Thomas & Prescott, 2000), N uptake by trees depends on N immobilization by soil microorganisms and leaching (Chen et al., 2019). Although the above processes were not measured in this study, N reservoirs are large in

(Fitzmaurice, Laird, & Ware, 2004). Este procedimiento toma en cuenta que las mediciones están correlacionadas en el tiempo y el análisis estadístico se enfoca en las tendencias temporales de cada grupo estudiado. Se probó si las tendencias temporales seguían un patrón cuadrático o cúbico ($P < 0.05$). Los análisis se realizaron con los paquetes estadísticos SAS (Statistical Analysis System, 2011) y R (3.6.3) (R Core Team, 2020).

Resultados y discusión

Masa y entradas de N en el suelo superficial

La masa de N en mantillo de JO fue aproximadamente 2.5 veces superior a la de TL (360 vs. 136 kg·ha⁻¹), pero considerando los primeros 10 cm de suelo mineral, la masa de N fue similar en ambas montañas (3 278 vs. 3 026 kg·ha⁻¹) (Cuadro 2). Este resultado denota que el horizonte orgánico y los primeros 10 cm de suelo son una reserva importante de N en ambas montañas, aunque el tiempo de residencia del N en el horizonte orgánico (horizonte O) fue superior en JO que en TL. Esto se corroboró empleando los datos de reservorio y flujo de N en mantillo, asumiendo condiciones de equilibrio, lo que fue congruente con un tiempo de residencia mayor en JO (Cuadro 2).

El contenido de N en el suelo mineral, en algunos casos, está relacionado con las diferencias en la textura, ya que en la medida que aumenta la fracción fina (limo y arcilla) también incrementa la capacidad para retener materia orgánica y, por tanto, nitrógeno. No obstante, en este estudio, la textura del suelo en ambas montañas es similar (Marín, Escolero-Fuentes, & Trinidad-Santos, 2002), por lo que es más probable que los componentes de N del Cuadro 2 sean el reflejo de la composición química y velocidad de descomposición de la materia orgánica del piso forestal (Thomas & Prescott, 2000), ya que la entrada de N vía acículas es mayor en JO. También la eficiencia de uso de N en acícula es consistente con esta explicación; 1 kg de N correspondió a una productividad de 115 y 205 kg de acícula para JO y TL, respectivamente.

Table 2. Components of N dynamics in *Pinus hartwegii* forests in the mountains under study.

Cuadro 2. Componentes de la dinámica de N en bosques de *Pinus hartwegii* en las montañas estudiadas.

Mountain/ Montaña	Forest litter (kg N·ha ⁻¹)/ Mantillo (kg N·ha ⁻¹)	Mineral soil (0-10 cm) (kg N·ha ⁻¹)/ Suelo mineral (0-10 cm) (kg N·ha ⁻¹)	Forest floor + topsoil (kg N·ha ⁻¹)/ Piso forestal + suelo superficial (kg N·ha ⁻¹)	Needle litterfall (kg N·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)/ Caída de acícula (kg N·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)	Use efficiency (kg needle·kg ⁻¹ N)/ Eficiencia de uso (kg acícula·kg N ⁻¹)	Residence of N in forest floor (year)/ Residencia de N en piso forestal (año)
Jocotitlán	360.6	3278	3642.6	119.5	115	3.0
Tlálóc	136.7	3026	3166.7	67.4	205	2.0

Table 3. Mean soil moisture values and nitrogen compartments in topsoil (0-10 cm) in two *Pinus hartwegii* forests.Cuadro 3. Valores medios de humedad del suelo y compartimentos de nitrógeno en el suelo superficial (0-10 cm) en dos bosques de *Pinus hartwegii*.

Mountain/ Montaña	Gravimetric water content (%)/ Humedad gravimétrica (%)	Total nitrogen (%)/ Nitrógeno total (%)	Nitrate (mg·kg ⁻¹)/ Nitrato (mg·kg ⁻¹)	Ammonium (mg·kg ⁻¹)/ Amonio (mg·kg ⁻¹)	Nitrate + ammonium (mg·kg ⁻¹)/ Nitrato + amonio (mg·kg ⁻¹)	N resorption (%)/ Reabsorción de N (%)
Jocotitlán						
Mean /Media	63.1	0.44	30.1	16.0	46.1	55.8
Standard deviation/ Desviación estándar	32.0	0.18	4.3	8.0	6.7	8.2
CV (%)	50.7	42.1	14.2	50.0	14.5	14.7
n	36	36	36	36	36	36
Tlálloc						
Mean /Media	53.5	0.40	27.7	14.1	41.7	60.0
Standard deviation/ Desviación estándar	23.3	0.13	8.4	6.1	11.3	5.9
CV (%)	43.6	32.8	30.3	43.7	27.2	9.8
n	40	40	40	40	40	40
$P \leq 0.05$	0.3187	0.4953	0.1526	0.4082	0.0441	0.0397

Wilcoxon test for gravimetric water content and ammonium. T-test for the rest of the variables.

Prueba de Wilcoxon para humedad gravimétrica y amonio. Prueba de t para el resto de las variables.

both mountains, since, in many forest ecosystems, forest litter reservoirs summed with soil profile vary between 2 and 6 Mg (Johnson & Turner, 2014). In this study, including forest litter and the first 10 cm of mineral soil, 3 Mg N was exceeded (Table 2). With such adequate sample amounts, it is very likely that annual N fluxes are higher than the demand by soil microorganisms and plant uptake (Booth et al., 2005).

N resorption (ReabsN) values ranged from 55 to 66 % (Table 3) and are high compared to estimates between 30 and 39 % for *Pinus montezumae* Lamb. (Lopez-Escobar et al., 2018); however, values are low compared to 88 % in oak species (Chávez-Vergara, González-Rodríguez, Etchevers, Oyama, & García-Oliva, 2015). In *Pinus pinaster* Ait, ReabsN ranged between 50 and 65 % with lower values in regions with lower extreme temperatures (González-Zurdo, Escudero, & Mediavilla, 2015). ReabsN in this study was similar to that found for *Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière and *Cryptomeria japonica* D. Don with values of 63 and 57 %, respectively (Enta et al., 2019). Worldwide, forest plantations show ReabsN values of 59 % (Jiang et al., 2019), but the

Humedad del suelo, reservorios y reabsorción de N

Los valores medios de humedad gravimétrica y porcentajes de N total, amonio y nitrato del suelo superficial fueron estadísticamente similares ($P > 0.05$) en ambas montañas. No obstante, al considerar N inorgánico total (amonio + nitrato), la media fue superior en JO (Cuadro 3). Este resultado se explica por los mayores reservorios de N en masa del suelo superficial; sin embargo, es importante mencionar que aun con mayor reservorio de N en JO, la reabsorción de N fue mayor en TL; es decir, en TL, los árboles usaron el N foliar de manera más eficiente.

Si bien el N inorgánico del suelo puede ser un indicador indirecto del potencial de mineralización de dicho elemento (Booth et al., 2005; Thomas & Prescott, 2000), la adquisición de N por los árboles depende de la inmovilización de este nutriente por los microorganismos del suelo y de la lixiviación (Chen et al., 2019). Aunque los procesos anteriores no se midieron en este estudio, los reservorios de N son grandes en ambas montañas, ya que, en

variation ranges from 30 to 70 % for natural coniferous forests (He et al., 2020).

Differences in ReabsN may be related to soil fertility; in poorer soils, ReabsN tends to be higher (Kobe et al., 2005). However, the results of this study are not explained by differences in soil fertility, since Torres-Duque et al. (2022) found a higher sum of exchangeable bases (Ca^{+2} , K^+ y Mg^{+2}) in TL topsoil than in JO. Probably, no trend is shown (Tables 2 and 3) due to the high concentrations of total N and net soil N mass in both mountains. The difference in ReabsN could rather be related to the level of productivity of each site. The fact that TL is more productive (Correa-Díaz et al., 2020) is possibly related to higher N resorption by plant life.

Soil inorganic nitrogen

Mean values of inorganic N were higher (Table 3) than those reported in the topsoil of some montane forests (1 500 to 2 500 m elevation) with concentrations of 11.3 and 27.6 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ of ammonium and nitrate, respectively (Zhang et al., 2020). Inorganic N concentrations depend on factors such as temperature, soil moisture, and organic substrate quality. In pine plantations with low precipitation (450 mm) and sandy soils, inorganic N concentrations can be as low as 3 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (Zhan-Yuan, Fu-Sheng, De-Hui, Qiong, & Guang-Sheng, 2008). The study area with precipitation between 900 and 1 200 mm and medium to loamy textured soils reported the expected results.

Higher amounts of nitrate relative to ammonium are common in ecosystems with large N reservoirs and highly dynamic nutrient cycling (Rothstein, 2009), which is also supported by low canopy residence times (Table 1); moreover, with short periods of soil moisture saturation, during summer rains, ammonium accumulation is less common.

The N mass of forest floor needles plus N mass in topsoil (0-10 cm) (Table 1) is higher than that reported by Fonseca and Figueiredo (2018) in coniferous forests, where reservoirs of 1 371 to 2 693 $\text{kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$ were found. This difference could be because the high mountain forest studied (3 500 - 3 900 m elevation) is more productive in needles, compared to the ecosystems of those authors. Thomas and Prescott (2000) found amounts close to 1 300 $\text{kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$ in coniferous forests, including forest litter and the first 12 cm of mineral soil, which is also a lower amount than that found in this study.

Temporal trends of inorganic N

Environmental conditions and chemical composition of needle litterfall are similar between mountains (Torres-Duque et al., 2022), so similar temporal trends

muchos ecosistemas forestales, los reservorios del mantillo sumados con perfil del suelo varían entre 2 y 6 Mg (Johnson & Turner, 2014). En este estudio, considerando el mantillo y los primeros 10 cm de suelo mineral, se superaron los 3 Mg de N (Cuadro 2). Con tales cantidades bastas, es muy probable que los flujos anuales de N sean superiores a la demanda por microorganismos del suelo y por la absorción de las plantas (Booth et al., 2005).

Los valores de reabsorción de N (ReabsN) variaron de 55 a 66 % (Cuadro 3) y son altos comparados con estimaciones entre 30 y 39 % para *Pinus montezumae* Lamb. (Lopez-Escobar et al., 2018); sin embargo, los valores son bajos comparados con 88 % en especies de encino (Chávez-Vergara, González-Rodríguez, Etchevers, Oyama, & García-Oliva, 2015). En *Pinus pinaster* Ait., la ReabsN fluctuó entre 50 y 65 % con valores menores en regiones con temperaturas extremas más bajas (González-Zurdo, Escudero, & Mediavilla, 2015). La ReabsN en este estudio fue similar a la encontrada para *Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière y *Cryptomeria japonica* D. Don con valores de 63 y 57 %, respectivamente (Enta et al., 2019). A nivel mundial, las plantaciones forestales muestran valores de ReabsN de 59 % (Jiang et al., 2019), pero la variación fluctúa de 30 a 70 % en bosques naturales de coníferas (He et al., 2020).

Las diferencias en ReabsN pueden estar relacionadas con la fertilidad del suelo; en suelos más pobres, la ReabsN tiende a ser mayor (Kobe et al., 2005). No obstante, los resultados de este trabajo no se pueden explicar por diferencias en fertilidad del suelo, ya que Torres-Duque et al. (2022) encontraron mayor suma de bases intercambiables (Ca^{+2} , K^+ y Mg^{+2}) en el suelo superficial de TL que en el de JO. Probablemente, no se muestre alguna tendencia (Cuadros 2 y 3) debido a las concentraciones altas de N total y masa neta de N del suelo en ambas montañas. La diferencia en ReabsN podría estar más bien relacionada con el nivel de productividad de cada sitio. Posiblemente, el hecho de que TL sea más productivo (Correa-Díaz et al., 2020) esté relacionado con una mayor reutilización de N por la vegetación.

Nitrógeno inorgánico del suelo

Los valores medios de N inorgánico fueron mayores (Cuadro 3) que los reportados en el suelo superficial de algunos bosques de montaña (1 500 a 2 500 m de elevación) con concentraciones de 11.3 y 27.6 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ de amonio y nitrato, respectivamente (Zhang et al., 2020). Las concentraciones de N inorgánico dependen de factores como la temperatura, humedad del suelo y calidad del sustrato orgánico. En plantaciones de pino con baja precipitación (450 mm) y suelos arenosos, las concentraciones de N inorgánico pueden ser tan bajas como 3 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (Zhan-Yuan, Fu-Sheng, De-Hui, Qiong,

of inorganic N would also have been expected. Only ammonium showed a pattern with a cubic trend (Figure 1). Ammonium accumulation seems to have two maxima: one in autumn (October) and one in summer (June), but with a more marked pulse in JO. Soil moisture partially explains this trend; in October, the topsoil still has gravimetric water content close to 75 %, reaching a minimum in March and recovering moisture with the beginning of the rainy season in June (Figure 2); however, it should also be considered that temperatures are lower in autumn than in summer and for that reason the second maximum

& Guang-Sheng, 2008). En la zona de estudio con precipitación entre 900 y 1 200 mm y suelos de textura media a franca, los resultados fueron los esperados.

Las cantidades mayores de nitrato con respecto a amonio son comunes en ecosistemas con reservorios grandes de N y con ciclos de nutrientes muy dinámicos (Rothstein, 2009), lo que se sustenta también con los bajos tiempos de residencia del follaje (Cuadro 1); además, con periodos cortos de saturación de humedad del suelo, durante las lluvias de verano, la acumulación de amonio es menos probable.

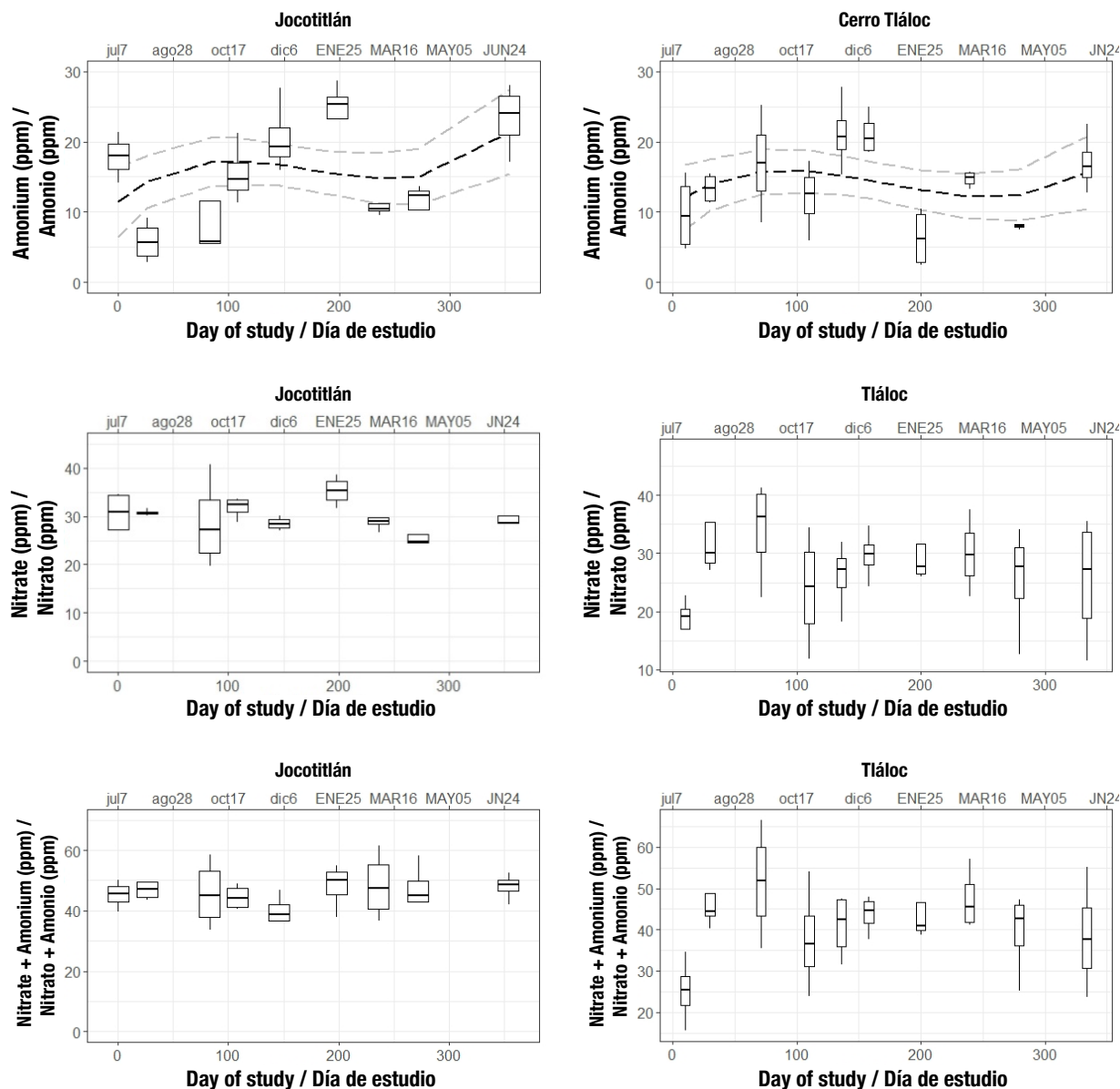


Figure 1. Temporal trend (June 2017-June 2018) of inorganic nitrogen forms in *Pinus hartwegii* forests. Only the temporal trend for ammonium is plotted, the only case in which the variation was statistically significant according to a cubic trend ($P < 0.05$).

Figura 1. Tendencia temporal (junio 2017-junio 2018) de formas de nitrógeno inorgánico en bosques de *Pinus hartwegii*. Solo se dibuja la tendencia temporal para amonio, único caso en que la variación fue estadísticamente significativa de acuerdo con una tendencia cúbica ($P < 0.05$).

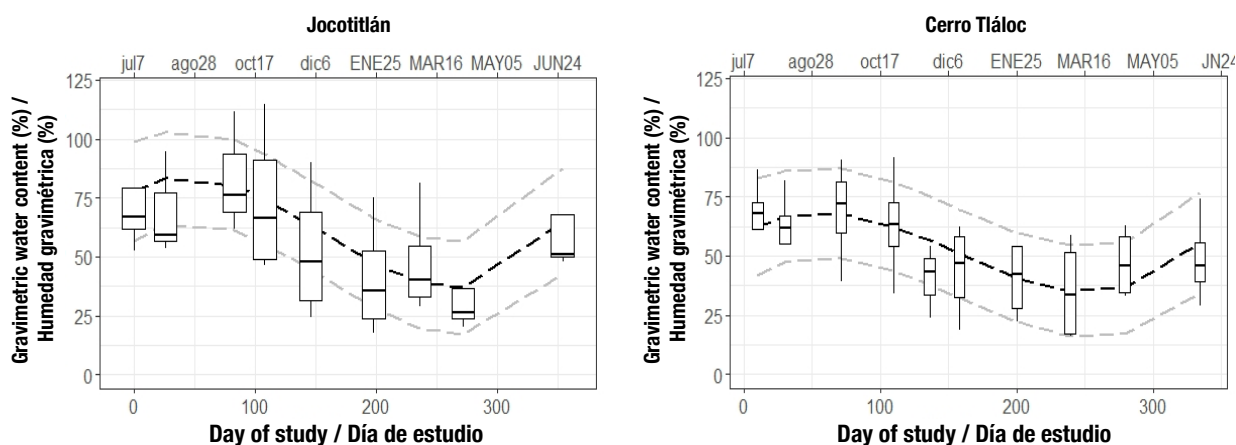


Figure 2. Temporal trend (June 2017-June 2018) of gravimetric water content in topsoil (0-10 cm) in *Pinus hartwegii* forests. The moisture trend between mountains is statistically similar. Temporally, the variation was significant according to a cubic trend ($P < 0.01$).

Figura 2. Tendencia temporal (junio 2017-junio 2018) de la humedad gravimétrica del suelo superficial (0-10 cm) en bosques de *Pinus hartwegii*. La tendencia de humedad entre montañas es estadísticamente similar. Temporalmente, la variación fue significativa de acuerdo con una tendencia cúbica ($P < 0.01$).

is higher, especially in JO. The temporal variation of inorganic N is also regulated by tree uptake (Dittman, Driscoll, Groffman, & Fahey, 2007), so it is likely that trees preferentially absorb nitrate during the second maximum, which corresponds to the growing season (Hong et al., 2019; Zhang et al., 2020).

Temporal trend of leaf N resorption (ReabsN)

The temporal trend of ReabsN showed its minimum with the end of the growing season (October) as autumn arrived, and the highest uptake was recorded near the beginning of the growing season (April) in spring (Figure 3). This result denotes a parallel pulse with the growth rate of the tree stand, reusing more leaf N as the growth rate is established; it is also correlated with moisture and temperature. By June, in both mountains, the rainy period is already established, and temperatures are approximately 2 °C lower than March-April (Correa-Díaz et al., 2020), favoring new foliage expansion and N reuse (Jiang et al., 2019). In general, variations of inorganic N ranged from 40 to 60 mg·kg⁻¹ that are common in forest ecosystems (Verchot, Holmes, Mulon, Groffman, & Lovett, 2001).

Based on the results of this study, the hypotheses proposed are supported in different ways. With respect to the first hypothesis, it is confirmed that inorganic N concentrations are higher in soils with larger N reservoirs. Regarding the second hypothesis about similar N resorption levels in the two mountains, the hypothesis is not supported; the TL forest with less N reservoirs showed higher resorption, possibly as a result of higher nutrient limitation. With respect to seasonal

La masa de N de las acículas del piso forestal más la masa de N en suelo (0-10 cm) superficial (Cuadro 1) es superior a la reportada por Fonseca y Figueiredo (2018) en bosques de coníferas, donde se encontraron reservorios de 1 371 a 2 693 kg N·ha⁻¹. Esta diferencia podría deberse a que el bosque de alta montaña estudiado (3 500 - 3 900 m de elevación) es más productivo en acícula, comparado con los ecosistemas de esos autores. Thomas y Prescott (2000) encontraron cantidades cercanas a 1 300 kg N·ha⁻¹ en bosques de coníferas, considerando el mantillo y los 12 primeros cm de suelo mineral que también es una cantidad menor a la encontrada en este estudio.

Tendencias temporales de N inorgánico

Las condiciones ambientales y la composición química de la caída de acícula son similares entre montañas (Torres-Duque et al., 2022), por lo que también se hubieran esperado tendencias temporales similares de N inorgánico. Solo el amonio mostró un patrón con tendencia cúbica (Figura 1). La acumulación de amonio parece tener dos máximos; uno en otoño (octubre) y otro en verano (junio), pero con un pulso más marcado en JO. La humedad del suelo explica parcialmente esta tendencia; en octubre, el suelo superficial aún tiene humedad gravimétrica cercana a 75 %, para llegar a un mínimo en marzo y recuperar humedad con la llegada de la estación de lluvias en junio (Figura 2); sin embargo, hay que considerar también que las temperaturas son más bajas en otoño que en verano y por esa razón el segundo máximo es mayor, especialmente en JO. La variación temporal de N inorgánico también es regulada por la absorción

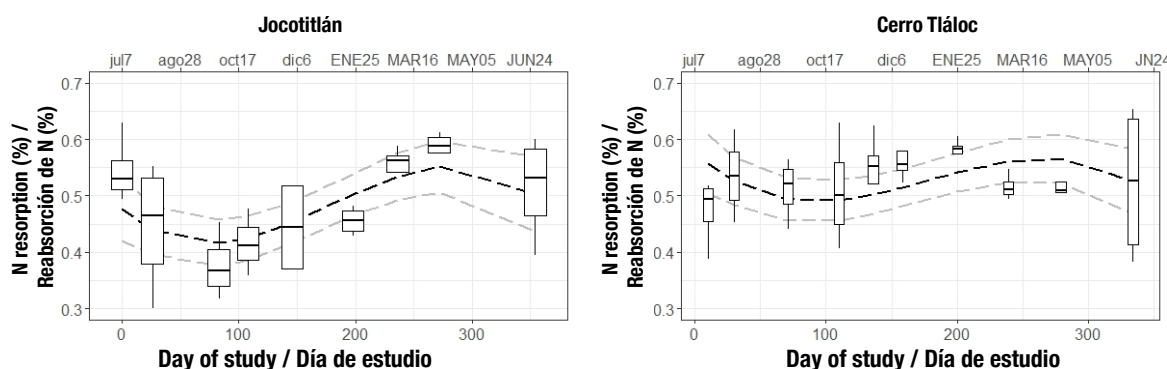


Figure 3. Temporal trend (June 2017-June 2018) of leaf nitrogen resorption in *Pinus hartwegii* forests. Variation was significant according to a cubic trend ($P < 0.05$).

Figura 3. Tendencia temporal (junio 2017-junio 2018) de la reabsorción foliar de nitrógeno en bosques de *Pinus hartwegii*. La variación fue significativa de acuerdo con una tendencia cúbica ($P < 0.05$).

pulses of inorganic forms of N, the hypothesis is partially supported, since only ammonium showed them.

Conclusions

This study confirms that it is possible to identify differences in functioning between forests based on N dynamics. The Jocotitlán mountain, with higher N reservoirs, also reflected higher total inorganic N (ammonium + nitrate). Leaf N resorption was higher in Tláloc mountain, where the mass of total N in topsoil was lower. N resorption in needles and inorganic forms of soil N were useful to understand N dynamics in high mountain forests. N components in forests provide critical information on their functioning and are relevant to characterize the response of these ecosystems to climate change.

Acknowledgments

The authors extend their gratitude to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the postgraduate scholarship granted to the first author. To the Unión de Ejidos de la Montaña (Cerro Tláloc) and municipal authorities of Jocotitlán, Estado de México, for the access permission to their forest areas.

End of English version

References / Referencias

- Arce, J. L., Layer, P. W., Macías, J. L., Morales-Casique, E., García-Palomo, A., Jiménez-Domínguez, F. J., ... Vázquez-Serrano, A. (2019). Geology and stratigraphy of the Mexico basin (Mexico city), central Trans-Mexican volcanic Belt. *Journal of Maps*, 15(2), 320–332. doi: 10.1080/17445647.2019.1593251
- Booth, M. S., Stark, J. M., & Rastetter, E. (2005). Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic

de los árboles (Dittman, Driscoll, Groffman, & Fahey, 2007), por lo que es probable que estos absorban preferencialmente nitrato durante el segundo máximo que corresponde a la estación de crecimiento (Hong et al., 2019; Zhang et al., 2020).

Tendencia temporal de la reabsorción foliar de N (ReabsN)

La tendencia temporal de ReabsN mostró su mínimo con el fin de la estación de crecimiento (octubre) al llegar el otoño, y la mayor absorción se registró cerca del inicio de la estación de crecimiento (abril) en primavera (Figura 3). Este resultado denota un pulso paralelo con el ritmo de crecimiento del arbolado, reutilizando más N foliar en la medida que el ritmo de crecimiento se establece; asimismo, está correlacionado con la humedad y la temperatura. Para el mes de junio, en ambas montañas, el periodo de lluvias ya se ha establecido y las temperaturas son aproximadamente 2 °C menores que las de marzo-abril (Correa-Díaz et al., 2020), favoreciendo la expansión de follaje nuevo y la reutilización de N (Jiang et al., 2019). En general, las variaciones se centran en niveles de N inorgánico entre 40 y 60 mg·kg⁻¹ que son comunes en ecosistemas forestales (Verchot, Holmes, Mulon, Groffman, & Lovett, 2001).

Considerando los resultados globales de este estudio, las hipótesis planteadas se sustentan de forma diferenciada. En cuanto a la primera hipótesis, se confirma que las concentraciones de N inorgánico son superiores en suelos con mayores reservorios de N. Respecto a la segunda hipótesis sobre niveles de reabsorción de N similares en las dos montañas, no se sustenta la hipótesis; el bosque TL con menos reservorios de N mostró mayor reabsorción, posiblemente como resultado de una mayor limitación del nutriente. Con respecto a los pulsos estacionales

- analysis of literature data. *Ecological Monographs*, 75(2), 139–157. doi: 10.1890/04-0988
- Bremner, J. M. (1965). Total nitrogen. In B. C. A. (Ed.), *Methods of soil analysis. Part 2. Agronomy 9*. Madison, WI, USA: American Society of Agronomy.
- Chávez-Vergara, B. M., González-Rodríguez, A., Etchevers, J. D., Oyama, K., & García-Oliva, F. (2015). Foliar nutrient resorption constrains soil nutrient transformations under two native oak species in a temperate deciduous forest in Mexico. *European Journal of Forest Research*, 134(5), 803–817. doi: 10.1007/s10342-015-0891-1
- Chen, L., Wen, Y., Zeng, J., Wang, H., Wang, J., Dell, B., & Liu, S. (2019). Differential responses of net N mineralization and nitrification to throughfall reduction in a *Castanopsis hystrix* plantation in Southern China. *Forest Ecosystems*, 6(1), 14. doi: 10.1186/s40663-019-0174-2
- Correa-Díaz, A., Gómez-Guerrero, A., Vargas-Hernández, J. J., Rozenberg, P., & Horwath, W. (2020). Long-term wood micro-density variation in alpine forests at Central México and their spatial links with remotely sensed information. *Forests*, 11(4), 452. doi: 10.3390/f11040452
- Correa-Díaz, A., Silva, L., Horwath, W., Gómez-Guerrero, A., Vargas-Hernández, J., Villanueva-Díaz, J., . . . Velázquez-Martínez, A. (2020). From trees to ecosystems: Spatiotemporal scaling of climatic impacts on montane landscapes using dendrochronological, isotopic, and remotely sensed data. *Global Biogeochemical Cycles*, 34(3), e2019GB006325. doi: 10.1029/2019GB006325
- Correa-Díaz, A., Silva, L., Horwath, W., Gómez-Guerrero, A., Vargas-Hernández, J., Villanueva-Díaz, J., . . . Suárez-Espinoza, J. (2019). Linking remote sensing and dendrochronology to quantify climate-induced shifts in high-elevation forests over space and time. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 124(1), 166–183. doi: 10.1029/2018JG004687
- Cronan, C. S. (2018). Microbial biogeochemistry. In C. S. Cronan (Ed.), *Ecosystem biogeochemistry: Element cycling in the forest landscape* (pp. 31–40). Springer. doi: 10.1007/978-3-319-66444-6
- Dittman, J. A., Driscoll, C. T., Groffman, P. M., & Fahey, T. J. (2007). Dynamics of nitrogen and dissolved organic carbon at the Hubbard Brook Experimental Forest. *Ecology*, 88(5), 1153–1166. doi: 10.1890/06-0834
- Enta, A., Hayashi, M., Caceres, M. L. L., Fujiyoshi, L., Yamanaka, T., Oikawa, A., & Seidel, F. (2019). Nitrogen resorption and fractionation during leaf senescence in typical tree species in Japan. *Journal of Forestry Research*, 31(6), 2053–2062. doi: 10.1007/s11676-019-01055-z
- Fitzmaurice, G. M., Laird, N. M., & Ware, J. H. (2004). *Applied longitudinal analysis*: USA: Wiley.
- Fonseca, F., & Figueiredo, T. (2018). Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under four forest species in the Mediterranean region. *Spanish Journal of Soil Science*, 8(1). doi: 10.3232/SJSS.2018.V8.N1.04
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)* (5.ª ed.). México: Instituto de Geografía, UNAM.
- de formas inorgánicas de N, la hipótesis se sustenta de forma parcial, ya que únicamente el amonio los mostró.

Conclusiones

El estudio confirma que es posible la identificación de diferencias del funcionamiento entre bosques con base en la dinámica de N. La montaña de Jocotitlán, con mayores reservorios de N, también reflejó mayor cantidad de N inorgánico total (amonio + nitrato). La reabsorción de N foliar fue mayor en la montaña de Tláloc, donde la masa de N total en suelo superficial fue menor. La reabsorción de N en acículas y las formas inorgánicas de N del suelo ayudaron a conocer la dinámica de N en bosques de alta montaña. Los componentes de N en bosques aportan información crítica sobre su funcionamiento y son relevantes para caracterizar la respuesta de dichos ecosistemas ante el cambio climático.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de posgrado asignada a la primera autora. A la Unión de Ejidos de la Montaña (Cerro Tláloc) y autoridades municipales de Jocotitlán del Estado de México, por el permiso de acceso a sus áreas forestales.

Fin de la versión en español

- González-Zurdo, P., Escudero, A., & Mediavilla, S. (2015). N resorption efficiency and proficiency in response to winter cold in three evergreen species. *Plant and Soil*, 394(1-2), 87–98. doi: 10.1007/s11104-015-2509-2
- He, M., Yan, Z., Cui, X., Gong, Y., Li, K., & Han, W. (2020). Scaling the leaf nutrient resorption efficiency: nitrogen vs phosphorus in global plants. *Science of the Total Environment*, 729, 138920. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.138920
- Hong, J., Qin, X., Ma, X., Xu, X., & Wang, X. (2019). Seasonal shifting in the absorption pattern of alpine species for NO_3^- and NH_4^+ on the Tibetan Plateau. *Biology and Fertility of Soils*, 55(8), 801–811. doi: 10.1007/s00374-019-01392-5
- Jiang, D., Geng, Q., Li, Q., Luo, Y., Vogel, J., Shi, Z., . . . Xu, X. (2019). Nitrogen and phosphorus resorption in planted forests worldwide. *Forests*, 10(3), 201. doi: 10.3390/f10030201
- Johnson, D. W., & Turner, J. (2014). Nitrogen budgets of forest ecosystems: a review. *Forest Ecology and Management*, 318, 370–379. doi: 10.1016/j.foreco.2013.08.028
- Kobe, R. K., Lepczyk, C. A., & Iyer, M. (2005). Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology*, 86(10), 2780–2792. doi: 10.1890/04-1830
- Liu, J., Gou, X., Gunina, A., Long, X. E., Zhang, F., & Zhang, J. (2020). Soil nitrogen pool drives plant tissue traits in alpine treeline ecotones. *Forest Ecology and Management*, 477, 118490. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118490

- Lopez-Escobar, N. F., Gómez-Guerrero, A., Velázquez-Martínez, A., Fierros-González, A. M., Castruita-Esparza, L. U., & Vera-Castillo, J. A. (2018). Reservoirs and nutrient dynamics in two stands of *Pinus montezumae* Lamb. in Tlaxcala, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 24(1), 115–129. doi: 10.5154/r.rchscfa.2017.09.055
- Marín, L. E., Escolero-Fuentes, O., & Trinidad-Santos, A. (2002). Physical geography, hydrogeology, and forest soils of the basin of Mexico. In M. E. Fenn. L. I. de Bauer, & T. Hernández-Tejeda (Ed.), *Urban air pollution and forests* (pp. 44–67). Springer.
- Morgado-González, G., Gómez-Guerrero, A., Villanueva-Díaz, J., Terrazas, T., Ramírez-Herrera, C., & de la Rosa, P. H. (2019). Densidad de la madera de *Pinus hartwegii* Lind. en dos niveles altitudinales y de exposición. *Agrociencia*, 53(4), 645–660. Retrieved from <https://agrociencia-colpos.mx/index.php/agrociencia/article/view/1834>
- Norby, R. J., & Zak, D. R. (2011). Ecological lessons from free-air CO₂ enrichment (FACE) experiments. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1), 181–203. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144647
- Núñez-García, A., Gómez-Guerrero, A., Terrazas-Salgado, T. M., Vargas-Hernández, J. J., & Villanueva-Díaz, J. (2021). Análisis del incremento en área basal de *Pinus hartwegii* Lindl. a diferente altitud y exposición en el Cerro de Jocotitlán, Estado de México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 27(1), 73–88. doi: 10.5154/r.rchscfa.2019.10.074
- R Core Team. (2020). A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Ramírez-Contreras, A., & Rodríguez-Trejo, D. (2009). Plantas nodriza en la reforestación con *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 15(1), 43–48. Retrieved from <https://revistas.chapingo.mx/forestales/index.php?section=articles&subsec=issues&numero=39&articulo=511>
- Reed, S. C., Townsend, A. R., Davidson, E. A., & Cleveland, C. C. (2012). Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple scales. *New Phytologist*, 196(1), 173–180. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04249.x
- Rothstein, D. E. (2009). Soil amino-acid availability across a temperate-forest fertility gradient. *Biogeochemistry*, 92(3), 201–215. doi: 10.1007/s10533-009-9284-1
- Rowell, D. L. (2014). *Soil science: Methods & applications*. UK: Routledge.
- Statistical Analysis System (SAS). (2011). *SAS/ETS 9.3 User's Guide*. Cary, NC, USA: Author.
- Schlesinger, W. H., & Bernhardt, E. S. (2020). *Biogeochemistry: an analysis of global change* (4th ed.). San Diego, California, USA: Academic Press.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). (2000). Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000 Que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos, estudio, muestreo y análisis. México: Diario Oficial de la Federación.
- Silva, L. C., Gómez-Guerrero, A., Doane, T. A., & Horwath, W. R. (2015). Isotopic and nutritional evidence for species-and site-specific responses to N deposition and elevated CO₂ in temperate forests. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(6), 1110–1123. doi: 10.1002/2014JG002865
- Thomas, K. D., & Prescott, C. E. (2000). Nitrogen availability in forest floors of three tree species on the same site: the role of litter quality. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(11), 1698–1706. doi: 10.1139/x00-101
- Torres-Duque, F., Gómez-Guerrero, A., Trejo-Téllez, L. I., Reyes-Hernández, V. J., & Correa-Díaz, A. (2022). Estequiometría de la caída de acículas de pino en dos bosques alpinos de México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 28(1), 57–74 doi: 10.5154/r.rchscfa.2020.12.077
- Verchot, L., Holmes, Z., Mulon, L., Groffman, P., & Lovett, G. (2001). Gross vs net rates of N mineralization and nitrification as indicators of functional differences between forest types. *Soil Biology and Biochemistry*, 33(14), 1889–1901. doi: 10.1016/S0038-0717(01)00095-5
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis: Pearson new international edition* (5th ed.). New Jersey, USA: Prentice Hall.
- Zhan-Yuan, Y., Fu-Sheng, C., De-Hui, Z., Qiong, Z., & Guang-Sheng, C. (2008). Soil inorganic nitrogen and microbial biomass carbon and nitrogen under pine plantations in Zhanggutai sandy soil. *Pedosphere*, 18(6), 775–784. doi: 10.1016/S1002-0160(08)60073-9
- Zhang, J., Peng, C., Xue, W., Yang, B., Yang, Z., Niu, S., . . . Wang, M. (2020). Dynamics of soil water extractable organic carbon and inorganic nitrogen and their environmental controls in mountain forest and meadow ecosystems in China. *CATENA*, 187, 104338. doi: 10.1016/j.catena.2019.104338
- Zhang, Z., Yuan, Y., Liu, Q., & Yin, H. (2019). Plant nitrogen acquisition from inorganic and organic sources via root and mycelia pathways in ectomycorrhizal alpine forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 136, 107517. doi: 10.1016/j.soilbio.2019.06.013

