

Litterfall from tropical dry forest trees scattered in pastures

Hojarasca de árboles de bosque tropical seco dispersos en pastizales

Ma. de la Luz Avendaño-Yáñez¹; Salome Quiroz-Martínez²; Sergio Pérez-Elizalde³; Silvia López-Ortiz^{1*}

¹Colegio de Postgraduados, Campus Veracruz. km 88.5 Carretera Federal Xalapa-Veracruz, Predio Tepetates. C. P. 91690. Manlio Fabio Altamirano, Veracruz, México.

²Conserva, Costas y Comunidades A. C. Av. Olas Altas núm. 66, col. Centro. C. P. 82000. Mazatlán, Sinaloa, México.

³Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. km 36.5 Carretera Federal México- Texcoco, Montecillo. C. P. 56230. Texcoco, Estado de México, México.

*Corresponding author: silvia.lopez@colpos.mx; tel.: +52 595 952 0200 ext. 3032.

Abstract

Introduction: Scattered trees from tropical dry forests (TDF) deposit significant amounts of leaf litter into pasture soils.

Objective: To estimate the litterfall production during the dry season by scattered *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth. and *Vachellia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Seigler & Ebinger trees in pastures.

Materials and methods: Ten scattered trees of each species were selected from a 10-ha pasture, and litter was collected during the dry season (November to May) and sorted into fractions. Leaf litter biomass, nitrogen (N) and lignin (L) content, and the lignin-nitrogen (L/N) ratio were assessed. Leaf litterfall was modelled over an annual cycle using a double logistic model. Means from all variables were compared between species using a *t*-test.

Results and discussion: Litter, nitrogen and lignin content were similar between species. However, the L/N ratio was significantly higher ($P < 0.0001$) in *L. acapulcense* (32.1) than in *V. pennatula* (21.3). The leaf litter model showed that the defoliation phase of *L. acapulcense* lasted 30 days longer than that of *V. pennatula*.

Conclusion: The quantity and quality of leaf litter that scattered trees deposit in a pasture encourages the adoption of agroforestry systems, including tree species native to TDF.

Keywords: *Vachellia pennatula*; *Lysiloma acapulcense*; lignin; nitrogen; legume species.

Resumen

Introducción: Los árboles dispersos del bosque tropical seco (BTS) depositan una cantidad significativa de hojarasca en los pastizales.

Objetivo: Estimar la producción de hojarasca de árboles dispersos de *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth. y *Vachellia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Seigler & Ebinger en pastizales, durante la estación seca.

Materiales y métodos: Se recolectó la hojarasca de 10 árboles dispersos de cada especie en un pastizal de 10 ha, durante el periodo de senescencia de las hojas (noviembre a mayo). La cantidad de hojarasca se evaluó y se separó en componentes para determinar el contenido de nitrógeno (N) y lignina (L), y la proporción L/N. La caída de hojas se analizó con un modelo logístico doble. Las medias de las variables se compararon entre especies mediante una prueba *t* de Student.

Resultados y discusión: La cantidad de hojarasca y los contenidos de N y L no difirieron entre especies ($P > 0.05$), mientras que la proporción L/N fue mayor en *L. acapulcense* (32.1) que en *V. pennatula* (21.3). La fase de defoliación de *L. acapulcense* es más larga que la de *V. pennatula*.

Conclusión: Es importante conocer la cantidad y la calidad de la hojarasca que los árboles dispersos aportan en los pastizales para ayudar a la adopción de sistemas agroforestales, que incluyan especies nativas del BTS.

Palabras clave: *Vachellia pennatula*; *Lysiloma acapulcense*; lignina; nitrógeno; leguminosas.

Introduction

Scattered trees are predominant components of many anthropogenic landscapes, particularly in livestock grazing systems (Rivest, Paquette, Moreno, & Messier, 2013). In pastures, scattered trees increase soil organic carbon and nutrients (Aryal, Gómez-González, Hernández-Nuriasmú, & Morales-Ruiz, 2018; Avendaño-Yáñez, López-Ortiz, Perroni, & Pérez-Elizalde, 2018) through litter accumulation. For example, scattered *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth. and *Vachellia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Seigler & Ebinger trees increase the nitrogen and phosphorus content in tropical pasture soils (Avendaño-Yáñez et al., 2018). Both species are native to tropical dry forest (TDF), and are used as multipurpose trees in agroecosystems: *L. acapulcense* is used as shade for livestock, as a source of timber for construction, fencing and firewood; *V. pennatula* is considered as a weed, even though its forage fruits and firewood are widely used (Suárez et al., 2012; Williams-Linera, Alvarez-Aquino, Hernández-Ascención, & Toledo, 2011). Yet, the ecological traits and ecosystem services of these two tree species, such as litterfall and its role in soil nutrient inputs, are not fully understood.

Leaf quantity and quality are linked to nutrient cycling in terrestrial ecosystems (Dutta & Agrawal, 2001), because leaves are the primary source of organic matter for the soil (Sayer & Tanner 2010; Vitousek & Sanford, 1986). Leaf litter decomposition depends on its chemical composition (Loranger, Ponge, Imbert, & Lavelle, 2002), mainly lignin content, because it controls the decomposition rate of plant residues (Austin & Ballaré, 2010; Rahman, Tsukamoto, Rahman, Yoneyama, & Mostafa, 2013). The lignin-nitrogen ratio (L/N) drives the decomposition process; low ratios accelerate degradation and the release of nutrients to the soil (de Oliveira et al., 2016).

Until now, most studies on litter quantity and quality in tropical environments have been performed in mature and secondary forest or plantations, but the study of the role of scattered trees in pastures has been marginal. The objective of this research was to estimate the litterfall production during the dry season by scattered *L. acapulcense* and *V. pennatula* trees in pastures.

Materials and methods

The study was conducted in a pasture within a dry tropical forest ecosystem, in Paso Panal, Paso de Ovejas municipality, Veracruz, Mexico (19° 13' 14" N and 96° 29' 5" W at 167 m). The climate type is Aw₀'(w) (i') g, classified as the driest of the warm and humid categories (Köppen classification, adapted by García, 2004). The average annual temperature is 25.2 °C,

Introducción

Los árboles dispersos son componentes predominantes de muchos paisajes de origen antropogénico, en particular en sistemas de pastoreo de ganado (Rivest, Paquette, Moreno, & Messier, 2013). En los pastizales, los árboles dispersos aumentan el carbono orgánico y los nutrientes del suelo (Aryal, Gómez-González, Hernández-Nuriasmú, & Morales-Ruiz, 2018; Avendaño-Yáñez, López-Ortiz, Perroni, & Pérez-Elizalde, 2018) mediante la acumulación de hojarasca; por ejemplo, los árboles dispersos de *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth. y *Vachellia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Seigler & Ebinger aumentan el contenido de nitrógeno y fósforo en los suelos de pastizales tropicales (Avendaño-Yáñez et al., 2018). Ambas especies son nativas del bosque tropical seco (BTS) y se utilizan como árboles multipropósito en los agroecosistemas: *L. acapulcense* se utiliza como sombra para el ganado y como fuente de madera para construcción, cercados y leña; *V. pennatula* se considera una maleza, aunque sus frutos forrajeros y su leña son utilizados ampliamente (Suárez et al., 2012; Williams-Linera, Alvarez-Aquino, Hernández-Ascención, & Toledo, 2011). Aún así, las características ecológicas y los servicios al ecosistema de estas dos especies arbóreas no se comprenden plenamente, como el de la hojarasca y su papel en la aportación de nutrientes al suelo.

La cantidad y la calidad de la hojarasca están vinculadas al ciclo de los nutrientes en los ecosistemas terrestres (Dutta & Agrawal, 2001), puesto que las hojas son la fuente principal de materia orgánica para el suelo (Sayer & Tanner 2010; Vitousek & Sanford, 1986). La descomposición de la hojarasca depende de su composición química (Loranger, Ponge, Imbert, & Lavelle, 2002), principalmente del contenido de lignina, ya que controla la tasa de descomposición de los residuos de las plantas (Austin & Ballaré, 2010; Rahman, Tsukamoto, Rahman, Yoneyama, & Mostafa, 2013). La relación lignina/nitrógeno (L/N) regula el proceso de descomposición; las relaciones bajas aceleran la degradación y la liberación de nutrientes hacia el suelo (de Oliveira et al., 2016).

Hasta ahora, la mayoría de los estudios sobre la cantidad y calidad de hojarasca en ambientes tropicales se ha realizado en bosques maduros y secundarios o plantaciones, pero el estudio del papel de los árboles dispersos en pastizales ha sido marginal. El objetivo de esta investigación fue estimar la producción de hojarasca, y modelar su caída, de árboles dispersos de *L. acapulcense* y *V. pennatula* en los pastizales durante la estación seca.

Materiales y métodos

El estudio se llevó a cabo en un pastizal dentro de un ecosistema de bosque tropical seco en Paso Panal,

with an average annual precipitation of 909 mm. The landscape is highly fragmented due to agriculture and ranching, and only small patches of primary and secondary vegetation from TDF persists in the region.

Site description and tree selection

In a 10-ha pasture with silvopastoral management, 10 mature scattered *L. acapulcense* and 10 *V. pennatula* trees were selected. Even though previous studies stated low sample sizes ($n = 5$ litter traps) (Finotti, Freitas, Cerqueira, & Vieira, 2003) could be used in forest settings where canopy is more uniform, in this study traps were placed under 10 trees to compensate for any effect of heterogeneous canopies of scattered trees. *Lysiloma acapulcense* trees were 9.7 ± 1.5 m in height, and 45.9 ± 10.2 cm in diameter at breast height (\pm SE). *Vachellia pennatula* trees were 5.2 ± 0.5 m in height and 23.5 ± 4.5 cm in diameter at breast height (\pm SE).

Litterfall collection

To assess litterfall, 0.25 m^2 circular traps were handmade with 1.0 mm nylon mesh fixed to iron frames, and protected with a 40×40 cm piece of cloth at the bottom to prevent the loss of small leaflets. Three traps were placed under each tree at 1 m aboveground, at midpoint between the base of the shaft and the drip zone (Figure 1). Trapped litter was collected every 30 days over two consecutive periods of natural litterfall in the area (December 2014 - May 2015 and November 2015 - April 2016). *Lysiloma acapulcense* and *V. pennatula*

municipio de Paso de Ovejas, Veracruz, México ($19^\circ 13' 14''$ N y $96^\circ 29' 5''$ O, a 167 m). El tipo de clima es $Aw_0''(w)$ (i') g, clasificado como el más seco de los climas cálidos y húmedos (clasificación de Köppen, adaptada por García, 2004). La temperatura media anual es de 25.2°C y la precipitación media anual es de 909 mm. El paisaje está muy fragmentado debido a la agricultura y la ganadería, y solo persisten en la región pequeños parches de vegetación primaria y secundaria de BTS.

Descripción del sitio y selección de los árboles

En un pastizal de 10 ha con manejo silvopastoril se seleccionaron 10 árboles maduros dispersos de *L. acapulcense* y 10 de *V. pennatula*. En estudios anteriores se afirma que los tamaños de muestra bajos ($n = 5$ trampas de hojarasca) (Finotti, Freitas, Cerqueira, & Vieira, 2003) pueden utilizarse en entornos forestales en los que el dosel es más uniforme; en el presente estudio, las trampas se colocaron bajo 10 árboles para compensar cualquier efecto de doseles heterogéneos de los árboles dispersos. La altura de los árboles de *L. acapulcense* fue 9.7 ± 1.5 m y el diámetro a la altura de pecho fue 45.9 ± 10.2 cm (\pm EE). Los árboles de *V. pennatula* tuvieron 5.2 ± 0.5 m de altura y 23.5 ± 4.5 cm de diámetro a la altura de pecho (\pm EE).

Recolección de la hojarasca

Para recolectar la hojarasca, se elaboraron manualmente trampas circulares de 0.25 m^2 con malla de nailon de 1.0 mm, fijadas a marcos metálicos, y se protegieron con



Figure 1. Location of litter traps under a *Vachellia pennatula* tree.

Figura 1. Ubicación de las trampas para hojarasca bajo un árbol de *Vachellia pennatula*.

lose their leaves during the dry season, but *L. acapulcense* is partially deciduous (Camacho-Moreno et al., 2017). Litter was dried in a forced air oven at 65 °C for 48 h, and then separated into leaves, twigs, and fruits. Only leaf biomass was evaluated.

Leaf litter lignin and nitrogen

Nitrogen and lignin content in the leaves of both tree species were measured in samples collected from four trees (of each species), selected at random during December 2014 to May 2015, and from four trees during November 2015 to April 2016. The total nitrogen content was quantified using the macro-Kjeldahl method (Association of Official Analytical Chemists [AOAC], 1980), and lignin content was determined using the fiber fraction method (Van Soest, Robertson, & Lewis, 1991).

Data analysis

To calculate litter quantity per unit area, the litter dry weight from each trap was divided by the area of the litter trap (0.25 m²), then multiplied by the number of traps (30) and extrapolated to one hectare and expressed as Mg of litter·ha⁻¹·year⁻¹ (1 Megagram [1 Mg] = 1 000 kg). Means from all variables were compared between species using a *t*-test in the GLIMMIX procedure in SAS (SAS Institute, 2010). Leaf-fall was modelled and three parameters were calculated for each species (the beginning, maximum, and end of leaf-fall) using an adjusted non-linear mixed model adapted by Beck, Atzberger, Høgda, Johansen, and Skidmore (2006) and Elmore, Guinn, Minsley, and Richards (2012) using the green-brown R package (The R Project for Statistical Computing, 2015). The model assumed that leaf-fall occurs following an annual cycle, but that these deciduous species lose their leaves mostly during the dry season (November to May).

The adjusted model was a double logistic function:

$$Lf = \frac{1}{1 + \exp\left(c + \frac{a_1 - t}{a_2}\right)} - \frac{1}{1 + \exp\left(c + \frac{a_3 - t}{a_4}\right)}$$

where, *Lf* is the proportion of leaf litter collected at time *t*, *c* is the random effect of tree, *a*₁ and *a*₃ are the midpoints of the ascending and descending sigmoid (respectively), and *a*₂ and *a*₄ are the parameters and represent the steepness of the curve. The sigmoid model more accurately describes the variation in leaf-fall throughout the year, reducing error estimation.

Results and Discussion

Scattered trees remaining after the fragmentation of TDF play important roles in maintaining ecosystem functions and services in modified environments

una pieza de tela (40 x 40 cm) en la parte inferior para evitar la pérdida de foliolos pequeños. Se colocaron tres trampas debajo de cada árbol a 1 m sobre el suelo, en el punto medio entre la base del fuste y el área de goteo (Figura 1). La hojarasca atrapada se recogió cada 30 días durante dos periodos consecutivos de caída en la zona (diciembre de 2014 - mayo de 2015, y noviembre de 2015 - abril de 2016). *Lysiloma acapulcense* y *V. pennatula* pierden sus hojas durante la estación seca, pero *L. acapulcense* es parcialmente caducifolio (Camacho-Moreno et al., 2017). La hojarasca se secó en un horno de convección a 65 °C durante 48 h y, posteriormente, se separó en hojas, ramas pequeñas y frutos. Solo se evaluó la biomasa de las hojas.

Nitrógeno y lignina de la hojarasca

El contenido de nitrógeno y lignina en las hojas de ambas especies de árboles se midió en las muestras recogidas de cuatro árboles (de cada especie) seleccionados al azar entre diciembre de 2014 y mayo de 2015, y de cuatro árboles entre noviembre de 2015 y abril de 2016. El contenido total de nitrógeno se cuantificó utilizando el método macro Kjeldahl (Association of Official Analytical Chemists [AOAC], 1980) y el contenido de lignina se estimó con el método de fracción de fibras (Van Soest, Robertson, & Lewis, 1991).

Análisis de datos

Para calcular la cantidad de hojarasca por unidad de superficie, el peso seco de la hojarasca de cada trampa se dividió entre el área de la trampa de hojarasca (0.25 m²), se multiplicó por el número de trampas (30), se extrapoló a una hectárea y se expresó como Mg de hojarasca·ha⁻¹·año⁻¹ (1 Megagramo [1 Mg] = 1 000 kg). Las medias de todas las variables se compararon entre las especies utilizando una prueba *t* con el procedimiento GLIMMIX en SAS (Instituto SAS, 2010). Se modeló la caída de las hojas y se calcularon tres parámetros para cada especie (inicio, punto máximo y final de la caída). Se utilizó un modelo mixto no lineal ajustado, adaptado por Beck, Atzberger, Høgda, Johansen, y Skidmore (2006), y Elmore, Guinn, Minsley, y Richards (2012), y el paquete *green-brown* de R (The R Project for Statistical Computing, 2015). El modelo asume que la caída de hojas ocurre en un ciclo anual, pero estas especies caducifolias pierden sus hojas principalmente durante la estación seca (noviembre a mayo).

El modelo ajustado fue una función logística doble:

$$Lf = \frac{1}{1 + \exp\left(c + \frac{a_1 - t}{a_2}\right)} - \frac{1}{1 + \exp\left(c + \frac{a_3 - t}{a_4}\right)}$$

donde, *Lf* es la proporción de hojarasca recogida en el tiempo *t*, *c* es el efecto aleatorio del árbol, *a*₁ y *a*₃ son los puntos medios del sigmoide ascendente y descendente

(Manning, Fischer, & Lindenmayer, 2006) such as pastures. In this study, leaves comprised the largest fraction of the litter for both tree species (53 to 64 %), but fruits were also a large litter component (Figure 2). Although *L. acapulcense* yielded approximately $4.564 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$ of leaf litter, and *V. pennatula* $4.202 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$, the leaf litter quantities were similar ($t = 0.9$, $df = 39$, $P = 0.37$). These quantities from dispersed trees are significant because they represent the primary nutrient inputs to pastures. However, other authors have found greater litter quantities for other TDF species. For example, *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth produced $10.42 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$, and *Mimosa caesalpiniiifolia* Benth. $10.79 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ in silvopastoral associations (de Oliveira et al., 2016). *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. released $13.83 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$, and *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit produced $10.83 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$ in 10-year-old plantations (Ceccon, Sánchez, & Powers, 2015). In late successional forests of the dry tropics, Campo and Vázquez-Yañez (2004) also reported higher litter biomass ($9.20 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$). Although only leaf litter was accounted for, lower amounts of litter assessed in this research may be explained by the fact that litter was collected only during the season of greater leaf-fall, discounting miscellaneous litter released year-round (de Queiroz et al., 2019). In addition, differences could arise from scattered trees being a part of simplified and low-biodiverse agricultural land units, as opposed to higher species-rich stands where different species have temporal and complementary dynamics of litterfall, leading to constant and higher litter supply in time and space (Huang, Ma, Niklaus, & Schmid, 2018). The litter

(respectivamente), y a_2 y a_4 son los parámetros que representan la pendiente de la curva. El modelo sigmoide describe la variación de la caída de las hojas a lo largo del año con mayor precisión, reduciendo la estimación del error.

Resultados y discusión

Los árboles dispersos que quedan después de la fragmentación del BTS juegan un papel importante en el mantenimiento de las funciones y los servicios del ecosistema en entornos modificados (Manning, Fischer, & Lindenmayer, 2006) como los pastizales. En este estudio, las hojas representaron la mayor proporción de la hojarasca para ambas especies de árboles (53 a 64 %), pero los frutos también fueron un gran componente (Figura 2). Aunque *L. acapulcense* produjo aproximadamente $4.564 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ de hojarasca y *V. pennatula* $4.202 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$, las cantidades de hojarasca fueron similares ($t = 0.9$, $gl = 39$, $P = 0.37$). Estas cantidades provenientes de los árboles dispersos son significativas porque representan los principales aportes de nutrientes a los pastizales. No obstante, algunos autores han encontrado mayores cantidades de hojarasca en otras especies del BTS; por ejemplo, *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth y *Mimosa caesalpiniiifolia* Benth. produjeron 10.42 y $10.79 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$, respectivamente, en asociaciones silvopastoriles (de Oliveira et al., 2016). *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. liberó $13.83 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ y *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit produjo $10.83 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ en plantaciones de 10 años de edad (Ceccon, Sánchez, & Powers, 2015).

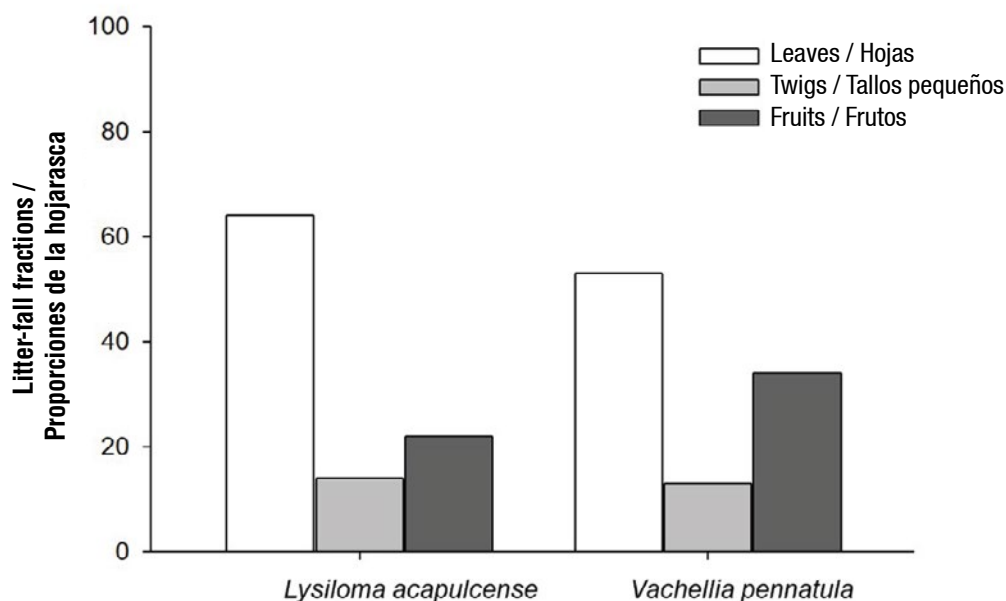


Figure 2. Composition of vegetative structures collected from the legume tree species studied in the pasture, during the dry season.

Figura 2. Composición de las estructuras vegetativas recolectadas de los árboles de especies leguminosas estudiadas en el pastizal, durante la estación seca.

biomass from both evaluated species are more similar to litter from early succession tropical forest stands ($4.749 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$) (Aryal, De Jong, Ochoa-Gaona, Mendoza-Vega, & Esparza-Olguin, 2015), but there are few references of similar research to compare to these findings.

Regarding leaf-fall timing, the parameters for the beginning and end of leaf-fall as well as maximum peak were significant ($P < 0.0001$) in the models for both tree species (Figure 3). The beginning of leaf-fall (start of season) was during autumn (on day 110 for *V. pennatula*, and day 122 for *L. acapulcense*). The time of maximum leaf-fall (peak of position) for *V. pennatula* was in December (day 157), and at the end of January (day 180) for *L. acapulcense*. The end of leaf-fall (end of season) took place towards the end of winter (February-March, day 205) for *V. pennatula*, and during spring (March-April, day 237) for *L. acapulcense*.

The quantities of leaf litter produced by both tree species were similar, but the seasonal pattern of leaf-fall varied. Although the start of leaf-fall appeared similar, the maximum leaf-fall for *V. pennatula* occurred during December, while that for *L. acapulcense* occurred in January. The end of leaf-fall for *V. pennatula* was in February, while the leaf-fall for *L. acapulcense* ended between March and April. Yet, *L. acapulcense* did not completely lose its leaves because it is a semi-deciduous species (Camacho-Moreno et al., 2017). In environments with long seasonality, deciduous species

En bosques de sucesión tardía del trópico seco, Campo y Vázquez-Yañez (2004) también encontraron mayor biomasa de hojarasca ($9.20 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$). Aunque solo se cuantificó la hojarasca, las cantidades menores calculadas en esta investigación pueden explicarse por el hecho de que la hojarasca solo se recolectó durante la temporada de mayor caída de hojas, no considerando la miscelánea que se libera el resto del año (de Queiroz et al., 2019); además, las diferencias podrían obedecer a que los árboles dispersos son parte de unidades de producción agrícola simplificadas y de baja diversidad, a diferencia de los rodales con mayor diversidad de especies con una dinámica temporal y complementaria que hacen que la caída de hojarasca sea constante y mayor en tiempo y espacio (Huang, Ma, Niklaus, & Schmid, 2018). La biomasa de hojarasca de ambas especies evaluadas es más similar a la hojarasca de los rodales de bosque tropical de sucesión temprana ($4.749 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) (Aryal, De Jong, Ochoa-Gaona, Mendoza-Vega, & Esparza-Olguin, 2015), pero existen pocas referencias de investigaciones similares para comparar estos resultados.

En lo referente al momento de la caída de las hojas, los parámetros para su inicio y su final, así como su pico máximo, fueron significativos ($P < 0.0001$) en los modelos de ambas especies de árboles (Figura 3). El comienzo de la caída de las hojas (principio de la estación) fue durante el otoño (el día 110 para *V. pennatula* y el día 122 para *L. acapulcense*). El momento de máxima caída de hojas (pico máximo) para *V. pennatula*

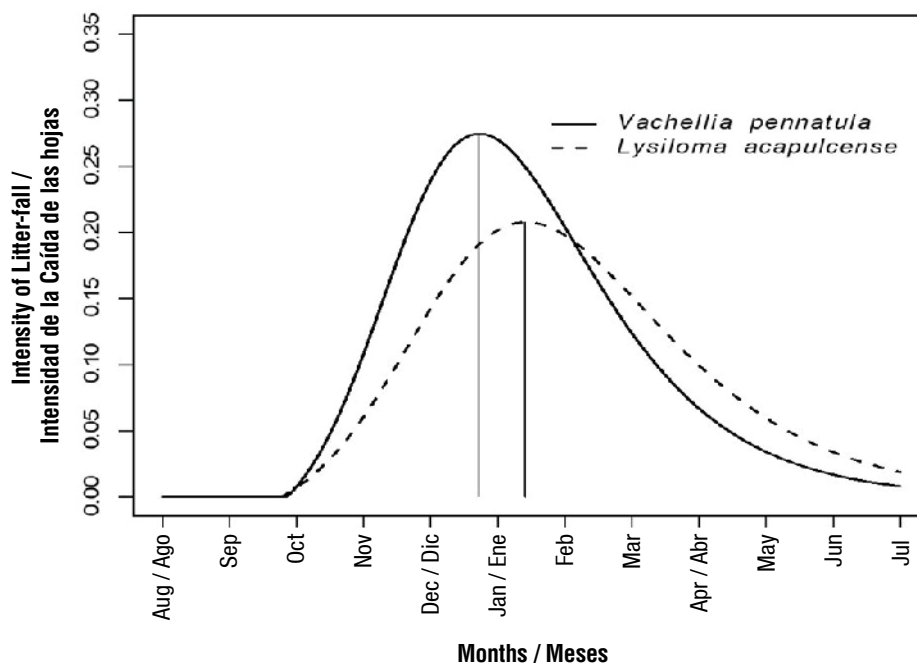


Figure 3. Annual model output of litterfall for the two legume tree species studied in the pasture, where the beginning, maximum and final point of leaf-fall are observed.

Figura 3. Modelo anual de producción de hojarasca para las dos especies de leguminosas estudiadas en el pastizal, donde se observan el principio, el pico máximo y el punto final de la caída de las hojas.

completely lose their foliage, showing patterns of high leaf deposition towards the middle or end of the dry season (Kozovits et al., 2007). A similar pattern was observed for both species in this study, although the leaf-fall period was longer in *L. acapulcense*, as observed by Camacho-Moreno et al. (2017).

The concentration of nitrogen (1.49 and 1.94 %) and lignin (47.07 and 40.40 %) in leaf litter did not differ between *L. acapulcense* and *V. pennatula* ($df = 7, P > 0.05$) respectively, although the lignin-nitrogen ratio (L/N) was significantly higher in leaves from *L. acapulcense* ($df = 7, P < 0.0001$) than *V. pennatula* (Table 1). Oyun (2006) reported that some legume species such as *L. leucocephala* and *G. sepium* have leaves with high concentrations of nitrogen (4.5 and 4.8 %), intermediate concentrations of lignin (25.2 and 23.9 %), and low L/N ratios (5.6 and 5.0), respectively. As a result, their litter is considered of high quality. As suggested by the leaf-fall model, *L. acapulcense* retains its leaves for a long time, and may account for its higher L/N ratio. This would allow trees to mobilize nitrogen from the leaves, causing a greater imbalance in the ratio; however, the lower L/N ratio in *V. pennatula* litter is indicative of better litter quality and suggests that the leaf litter may be more labile than that from *L. acapulcense*. Leaf litter with a higher concentration of lignin degrades more slowly, partially reducing the nutrient release rate from the litter and the risk of loss by leaching (Krishna & Mohan, 2017). Thus, the combination of *V. pennatula* and *L. acapulcense* can be advantageous under agroforestry management. While *V. pennatula* leaves degrade faster, *L. acapulcense* leaves degrade slower, forming a temporary storage of carbon and nitrogen in the litter. However, more studies need to be conducted on other chemical components in the leaves of both species and on their degradation capacities.

Scattered *L. acapulcense* trees are associated with pastures having long dry seasons, but the number of trees of this species declines due to fire and other management practices. On the other hand, *V. pennatula* trees are abundant in pasture lands regardless of fire and spraying for weed control performed by ranchers. Further efforts are needed to increase the cultural value of these TDF species for ranchers. Therefore,

fue en diciembre (día 157), y a finales de enero (día 180) para *L. acapulcense*. El final de la caída de las hojas (fin de la estación) tuvo lugar hacia el final del invierno (febrero-marzo, día 205) para *V. pennatula*, y durante la primavera (marzo-abril, día 237) para *L. acapulcense*.

Las cantidades de hojarasca producidas por ambas especies arbóreas fueron similares, pero el patrón estacional de la caída varió. Aunque el inicio de la caída parecía similar, la caída máxima de hojas para *V. pennatula* ocurrió durante diciembre, mientras que la de *L. acapulcense* ocurrió en enero. El final de la caída de hojas de *V. pennatula* fue en febrero, mientras que la caída de hojas de *L. acapulcense* terminó entre marzo y abril, aunque *L. acapulcense* no perdió completamente sus hojas porque es una especie semidecídua (Camacho-Moreno et al., 2017). En los ambientes de estacionalidad larga, las especies caducifolias pierden completamente su follaje, mostrando patrones de pérdida alta de hojas hacia la mitad o el final de la estación seca (Kozovits et al., 2007). En este estudio se observó un patrón similar para ambas especies, aunque el periodo de caída de las hojas fue más largo en *L. acapulcense*, como observaron Camacho-Moreno et al. (2017).

La concentración de nitrógeno (1.49 y 1.94 %) y lignina (47.07 y 40.40 %) en la hojarasca no difirió entre *L. acapulcense* y *V. pennatula* ($gl = 7, P > 0.05$), aunque la relación lignina-nitrógeno (L/N) fue significativamente mayor en las hojas de *L. acapulcense* ($gl = 7, P < 0.0001$) que en las de *V. pennatula* (Cuadro 1). Oyun (2006) reportó que algunas especies leguminosas como *L. leucocephala* y *G. sepium* tienen hojas con altas concentraciones de nitrógeno (4.5 y 4.8 %), concentraciones intermedias de lignina (25.2 y 23.9 %) y relaciones L/N bajas (5.6 y 5.0). Como resultado, la hojarasca de dichas especies se considera de alta calidad. El modelo de caída de hojarasca sugiere que *L. acapulcense* conserva sus hojas por más tiempo, lo cual podría explicar la relación L/N más alta. Esto permitiría a los árboles movilizar el nitrógeno de las hojas, causando mayor desequilibrio en la relación; sin embargo, la menor relación L/N de *V. pennatula* indica una mejor calidad de la hojarasca y sugiere que esta puede ser más lábil que la de *L. acapulcense*. La hojarasca con mayor concentración de

Table 1. Chemical composition of leaf litter for the two legume tree species studied in pastures.

Cuadro 1. Composición química de la hojarasca de las dos especies de leguminosas arbóreas estudiadas en pastizales.

	<i>Lysiloma acapulcense</i>	<i>Vachellia pennatula</i>	t
Total N (%) / N total (%)	1.49 a	1.94 a	1.4
Lignin (%) / Lignina (%)	47.07 a	40.40 a	1.6
L/N ratio / Relación L/N	31.5 a	20.8 b	10.2

Different letters in each row indicate statistically significant differences according to the t-test ($P < 0.0001$).

Letras distintas en cada fila indican diferencias estadísticamente significativas de acuerdo con la prueba t ($P < 0.0001$).

our research raises awareness of the importance of preserving the two species and enhancing the integration of these native trees into agroforestry management schemes. Still, further studies are required to explore the relationship between scattered tree density and litter production.

Conclusions

Litterfall from scattered trees is the primary source of nutrients for pasture soils; however, leaf litter deposited by scattered trees in pastures has been scarcely studied. This issue is particularly important because nutrient extraction from soils under grazing conditions is constant, with little or no nutrient inputs or amendments. *Lysiloma acapulcense* and *Vachellia pennatula* add important leaf litter quantities to pastures even as scattered trees. The different L/N ratios of these species suggest a complementary role in an agroforestry system because litter from *V. pennatula* has potential for more rapid decomposition and nutrient release while *L. acapulcense* litter might be a temporary carbon sink. Yet, there are gaps in the knowledge of ecological and biological traits of these species. Filling in these gaps will provide essential knowledge in the management of scattered trees in human modified landscapes; moreover, understanding the role of scattered trees in dry tropical pastures will help to improve agroforestry management.

Acknowledgments

We thank the site owner, Jorge Melchor Rivera, for his collaboration during the investigation, and to Colegio de Postgraduados for funding this study through the Línea Prioritaria de Investigación en Agroecosistemas Sustentables. Our gratitude to Maira and Ignacio Domínguez Lagunes, Eleonora Camacho Moreno, Diana Ríos Quiroz and Persia de Gante Ramírez for their valuable help with field work; to Dr. Jesús Jarillo Rodríguez and the Laboratorio de Nutrición y Forrajes in the Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical of the Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, at the Universidad Nacional Autónoma de México for the chemical analyses. To Uduak Imeh for English revision and Yareni Perroni for their suggestions and comments.

End of English version

References / Referencias

Association of Official Analytical Chemists (AOAC). (1980). *Official methods of analysis*. (13th ed). Washington D.C., USA: Author.

lignina se degrada más lentamente, lo cual reduce, parcialmente, la tasa de liberación de nutrientes y el riesgo de pérdida por lixiviación (Krishna & Mohan, 2017). Así, la combinación de *V. pennatula* y *L. acapulcense* puede ser ventajosa bajo manejo agroforestal, porque mientras las hojas de *V. pennatula* podrían degradarse más rápido, las de *L. acapulcense* se degradarían más lentamente, formando una reserva temporal de carbono y nitrógeno en la hojarasca. No obstante, es necesario realizar más estudios sobre otros componentes químicos de las hojas de ambas especies y sobre sus capacidades de degradación.

Los árboles dispersos de *L. acapulcense* se asocian a pastizales en ambientes con estaciones secas prolongadas, pero el número de árboles de esta especie ha disminuido debido a las quemadas agrícolas y otras prácticas de manejo. Por otra parte, los árboles de *V. pennatula* son abundantes en los terrenos de pastizales a pesar del fuego y el control químico de hierbas que los productores realizan. Se necesitan esfuerzos complementarios para incrementar el valor cultural de estas especies del BTS para los productores agropecuarios. Por lo tanto, la presente investigación alerta sobre la importancia de preservar las dos especies y mejorar la integración de estos árboles nativos en los planes de manejo agroforestal. No obstante, se necesitan estudios adicionales para explorar la relación entre la densidad de árboles dispersos y la producción de hojarasca.

Conclusiones

La hojarasca de los árboles dispersos es la fuente principal de nutrientes para los suelos de los pastizales; sin embargo, la hojarasca depositada por los árboles dispersos en los pastizales ha sido poco estudiada. Este asunto es particularmente importante porque la extracción de nutrientes de los suelos en condiciones de pastoreo es constante, con pocos o ningún aporte o reposición de nutrientes. *Lysiloma acapulcense* y *Vachellia pennatula* aportan cantidades importantes de hojarasca a los pastizales, incluso como árboles dispersos. La diferencia en la relación L/N de estas especies sugiere un papel complementario en un sistema agroforestal, ya que la hojarasca de *V. pennatula* tiene potencial de descomposición y liberación de nutrientes más rápidos, mientras que la hojarasca de *L. acapulcense* podría ser un sumidero temporal de carbono. No obstante, existen algunos vacíos en el conocimiento de las características ecológicas y biológicas de estas especies. La superación de esos vacíos proporcionará los conocimientos esenciales sobre el manejo de árboles dispersos en paisajes modificados por el hombre; específicamente, comprender la función de los árboles dispersos en los pastizales del trópico seco ayudará a mejorar el manejo agroforestal.

- Aryal, D. R., Gómez-González, R. R., Hernández-Nuriasmú, R., & Morales-Ruiz, D. E. (2018). Carbon stocks and tree diversity in scattered tree silvopastoral systems in Chiapas, Mexico. *Agroforestry Systems*, 93(1), 213–227. doi: 10.1007/s10457-018-0310-y
- Aryal, D. R., De Jong, B. H. J., Ochoa-Gaona, S., Mendoza-Vega, J., & Esparza-Olguin, L. (2015). Successional and seasonal variation in litterfall and associated nutrient transfer in semi-evergreen tropical forests of SE Mexico. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 103(1), 45–60. doi: 10.1007/s10705-015-9719-0
- Austin, A. T., & Ballaré, C. L. (2010). Dual role of lignin in litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(10), 4618–4622. doi: 10.1073/pnas.0909396107
- Avendaño-Yáñez, M. L., López-Ortiz, S., Perroni, Y., & Pérez-Elizalde, S. (2018). Leguminous trees from tropical dry forest generate fertility islands in pastures. *Arid Land Research and Management*, 32(1), 57–70. doi: 10.1080/15324982.2017.1377782
- Beck, P. S. A., Atzberger, C., Høgda, K. A., Johansen, B., & Skidmore, A. K. (2006). Improved monitoring of vegetation dynamics at very high latitudes: a new method using MODIS NDVI. *Remote Sensing of Environment*, 100(3), 321–334. doi: 10.1016/j.rse.2005.10.021
- Camacho-Moreno, E., López-Ortiz, S., Olguín-Palacios, C., Suárez-Islas, A., Valdez-Hernández, J. I., & Pineda-Herrera, E. (2017). Fenología y arquitectura arbórea de *Calyptrothrix schiedana* O. Berg, *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth y *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson en agroecosistemas de Veracruz. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 8(40), 19–35. doi: 10.29298/rmcf.v8i40.33
- Campo, J., & Vázquez-Yáñez, C. (2004). Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatán, Mexico. *Ecosystems*, 7(3), 311–319. doi: 10.1007/s10021-003-0249-2
- Ceccon, E., Sánchez, I., & Powers, J. S. (2015). Biological potential of four indigenous tree species from seasonally dry tropical forest for soil restoration. *Agroforestry Systems*, 89(3), 455–467. doi: 10.1007/s10457-014-9782-6
- de Oliveira, A. V. X. O., Dubeux, J. C. B. Jr., de Andrade, L. M., Sampaio, E. V. S. B., Oliveira de Amorim, S., Gomes de Miranda, N., & Muir, J. P. (2016). Arboreal legume litter nutrient contribution to a tropical silvopasture. *Agronomy Journal*, 108(6), 2478–2484. doi: 10.2134/agnonj2016.02.0120
- de Queiroz, M. G., Freire da Silva, T. G., Zolnier, S., Alves de Souza, C. A., Bastos de Souza, L. S., Neto, S., Garcia, L. G., & Pinto, M. F. W. (2019). Seasonal patterns of deposition litterfall in a seasonal dry tropical forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 279, 107712. doi: 10.1016/j.agrformet.2019.107712
- Dutta, R. K., & Agrawal, M. (2001). Litterfall, litter decomposition and nutrient release in five exotic plant species planted on coal mine spoils. *Pedobiologia*, 45(4), 298–312. doi: 10.1078/0031-4056-00088
- Elmore, A. J., Guinn, S. M., Minsley, B. J., & Richards, A. D. (2012). Landscape controls on the timing of spring, autumn,

Agradecimientos

Agradecemos al propietario del sitio, Jorge Melchor Rivera, por su colaboración para llevar a cabo la investigación, y al Colegio de Postgraduados por financiar el estudio a través de la Línea Prioritaria de Investigación en Agroecosistemas Sustentables. Nuestra gratitud a Maira e Ignacio Domínguez Lagunes, Eleonora Camacho Moreno, Diana Ríos Quiroz y Persia de Gante Ramírez por su valiosa ayuda en el trabajo de campo. También al Dr. Jesús Jarillo Rodríguez y al Laboratorio de Nutrición y Forrajes del Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional Autónoma de México por los análisis químicos. A Uduak Imeh por la revisión en inglés y a Yareni Perroni por sus sugerencias y comentarios.

Fin de la versión en español

- and growing season length in mid-Atlantic forests. *Global Change Biology*, 18(2), 656–674. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02521.x
- Finotti, R., Freitas, S. R., Cerqueira, R., & Vieira, M. V. (2003). A method to determine the minimum number of litter traps in litterfall studies. *Biotropica*, 35(3), 419–421. doi: 10.1111/j.1744-7429.2003.tb00595.x
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen* (5.ª ed.). México: Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).
- Huang, Y., Ma, K., Niklaus, P. A., & Schmid, B. (2018). Leaf-litter overyielding in a forest biodiversity experiment in subtropical China. *Forest Ecosystems*, 5, 38. doi: 10.1186/s40663-018-0157-8
- Kozovits, A. R., Bustamante, M. M. C., Garofalo, C. R., Bucci, S., Franco, A. C., Goldstein, G., & Meinzer, F. C. (2007). Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a neotropical savanna. *Functional Ecology*, 21(6), 1034–1043. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01325.x
- Krishna, M. P., & Mohan, M. (2017). Litter decomposition in forest ecosystems: a review. *Energy, Ecology and Environment*, 2(4), 236–249. doi: 10.1007/s40974-017-0064-9
- Loranger, G., Ponge, J. F., Imbert, D., & Lavelle, P. (2002). Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: influence of litter quality. *Biology and Fertility of Soils*, 35(4), 247–252. doi: 10.1007/s00374-002-0467-3
- Manning, A. D., Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2006). Scattered trees as keystone structures—implications for conservation. *Biological Conservation*, 132(3), 311–321. doi: 10.1016/j.biocon.2006.04.023
- Oyun, M. B. (2006). Chemical characterization of selected tree legumes as indices for their litter quality. *Journal of Applied Sciences*, 6, 2321–2324. doi: 10.3923/jas.2006.2321.2324
- Rahman, M. M., Tsukamoto, J., Rahman, M. M., Yoneyama, A., & Mostafa, K. M. (2013). Lignin and its effects on litter

- decomposition in forest ecosystems. *Chemistry and Ecology*, 29(6), 540–553. doi: 10.1080/02757540.2013.790380
- Rivest, D., Paquette, A., Moreno, G., & Messier, C. (2013). A meta-analysis reveals mostly neutral influence of scattered trees on pasture yield along with some contrasted effects depending on functional groups and rainfall conditions. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 165, 74–79. doi: 10.1016/j.agee.2012.12.010
- SAS Institute. (2010). SAS, Enterprise Guide. Version 4.3.0. Cary, NC USA: Author.
- Sayer, E. J., & Tanner, E. V. J. (2010). Experimental investigation of the importance of litterfall in lowland semi-evergreen tropical forest nutrient cycling. *Journal of Ecology*, 98(5), 1052–1062. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01680.x
- Suárez, A., Williams-Linera, G., Trejo, C., Valdez, J. I., Cetina-Alcalá, V., & Vibrans, H. (2012). Local knowledge helps select tree species for forest restoration in a tropical dry forest of central Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems*, 85(1), 35–55. doi: 10.1007/s 10457-011-9437-9
- The R Project for Statistical Computing. (2015). Data analysis software system, version 3.2.3. Austria: The R Foundation. Retrieved from <https://www.r-project.org>
- Van Soest, P. V., Robertson, J. B., & Lewis, B. A. (1991). Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science*, 74(10), 3583–3597. doi: 10.1890/15-0112.1
- Vitousek, P. M., & Sanford, R. L. (1986). Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 137–167. doi: 10.1146/annurev.es.17.110186.001033
- Williams-Linera, G., Alvarez-Aquino, C., Hernández-Ascención, E., & Toledo, M. (2011). Early successional sites and the recovery of vegetation structure and tree species of the tropical dry forest in Veracruz, Mexico. *New Forests*, 42(2), 131–148. doi: 10.1007/s11056-010-9242-8