

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

Bruno M. Chávez-Vergara¹✉ y Felipe García-Oliva²

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

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

Resumen

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

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

Abstract

Efficiency of nutrient reabsorption (ENR) is the main factor that controls the amount of nitrogen and phosphorus that return to the soil, which controlled soil fertility of forest ecosystems. ENR was different among plant family and phenology groups, but there a few studies with plant species of the same genus. The *Quercus* genus is an interesting system for test differences of ENR among closed plant species. The aim of the present study is a review of the actual literature related with the differences of ENR among species of the four sections of *Quercus* genus. The deciduous oak species had a higher nutrient reabsorption than non deciduous oak species. In the other hand, species of Lobatae section had higher nitrogen reabsorption efficiency (NRE) than species of *Quercus* and Cerri sections, but phosphorus reabsorption efficiency (PRE) was not different among *Quercus* sections. The patterns of ENR and EPR among *Quercus* sections for deciduous y non deciduous plant species were similar to that of the two phenology types together. These results suggest that the genetic associated with *Quercus* section is more important than the phenology response to the environmental conditions.

Keywords: reabsortion efficiency, nitrogen, phosphorus, genetic variation, soil fertility.

Introducción

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

En la dinámica de los nutrientes en los ecosistemas terrestres se pueden identificar cinco etapas, las cuales son: a) absorción

de nutrientes inorgánicos del suelo por las raíces de las plantas, b) asignación de nutrientes para construcción y mantenimiento de la biomasa vegetal, c) reabsorción de nutrientes de tejidos senescentes, d) retorno de nutrientes por hojarasca y abscisión de raíces finas y e) la liberación de nutrientes inorgánicos por medio de la descomposición de la materia orgánica del suelo (Barnes *et al.*, 1998).

De estas etapas, la reabsorción de nutrientes en tejidos senescentes es el mecanismo mediante el cual la planta puede degradar macromoléculas y recuperar nutrientes a través de su mo de su movilización hacia otros tejidos en el interior de la planta (Aerts, 1996; Noodén, 2004).

La reabsorción ha sido reconocida como un mecanismo eficiente para la conservación de nutrientes y de esta manera, le

✉ Autor de correspondencia: Bruno Chávez-Vergara: bruno.chavez@gmail.com. Av. Universidad 3000, C.P. 04510, Coyoacán, Distrito Federal, México.

permite a las plantas ser menos dependiente de la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Akseki et al., 2007; Drenovsky et al., 2013). Esto ha sido observado en diversas especies vegetales dentro de un amplio rango funcional que va desde herbáceas anuales o bianuales, gramíneas perennes (e. g. Li et al., 2012), arbustos (e. g. Campanella y Bertilleri, 2011) y árboles de diferentes fenologías (e. g. Killingbeck, 1996).

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

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

Hay múltiples factores ambientales que pueden definir los patrones de la eficiencia de la reabsorción de nutrientes, tales como la disponibilidad de nutrientes en el suelo, las temperaturas extremas, el estrés hídrico y la deficiencia en el óptimo lumínico (Mayor y Roda, 1992; Hagen-Thorn et al., 2006; Bayrak-Özbucak et al., 2008; Campanella y Bertilleri, 2011; Wymore et al., 2011; de Campos et al., 2013). En contraste, los factores internos de las plantas están enmarcados en el proceso general de la senescencia foliar. Algunos de estos factores son la concentración de nutrientes foliares, la duración de la senescencia (foliar o radicular) y las asociadas a las características metabólicas de cada especie, que incluyen a los niveles de hormonas, reguladores de crecimiento y el estadio reproductivo (Guo y Gan, 2005; Lim et al., 2007). Todas estas características están mediadas por la expresión de múltiples genes. Por ejemplo, se ha reportado la expresión de 2,000 genes durante la senescencia de las hojas de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh (Gepstein, 2004).

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

Por lo anterior, es importante saber si la reabsorción de

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

El género *Quercus* es un miembro de la familia Fagaceae. La clasificación actual del género *Quercus* reconoce dos subgéneros: *Cyclobalanopsis* y *Quercus* (Nixon, 1993). Este último comprende cuatro secciones: los encinos blancos (sección *Quercus*, algunas veces referidos como *Leucobalanus* o *Lepidobalanus*), los encinos rojos (sección *Lobatae*, algunas veces referidos como *Erythrobalanus*), los encinos intermedios o dorados (sección *Protobalanus*) y la sección *Cerris* (Nixon 1993, 2006; Manos y Stanford, 2001)

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



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

Materiales y métodos

Fuentes de información

Fuentes de información. Se realizó una búsqueda exhaustiva de artículos referentes a eficiencia de reabsorción de N y P de las especies de *Quercus* en la base de datos SCOPUS (Elsevier, B. V.), REDALyC (UAEM) y TESIUNAM (DGBIBLIO, UNAM). El primer criterio de selección de datos fue que los trabajos se

asociaran a especies individuales de *Quercus*. Así también, se emplearon artículos referentes a biogeografía y filogenia del género para la ubicación en sección taxonómica de las especies de *Quercus*, dado la falta de esta información en la mayoría de los trabajos consultados.

Sólo se seleccionaron los datos de reabsorción de N y P referentes a la eficiencia de reabsorción de nitrógeno (ERN) y eficiencia de reabsorción de fósforo (ERP), expresados en porcentaje, (Killingbeck, 1996), cuyo cálculo estuviera basado en el contenido de N y P (mg(N o P) cm²) dado que este criterio permite eliminar la interferencia por diferencias en la masa por área foliar (LMA; Killingbeck, 1996).

Análisis estadístico

Los datos de eficiencia de reabsorción de nitrógeno (ERN) y eficiencia de reabsorción de fósforo (ERP) se sometieron a un análisis de varianza (ANOVA), donde los factores seleccionados fueron la fenología con dos niveles (i. e. caducifolia y perennifolia), y otro análisis para probar el efecto de la sección taxonómica con tres niveles (*Quercus*, *Lobatae* y *Cerris*). Si el resultado del análisis presentó $P < 0.05$, se realizó una prueba post hoc Tukey HSD para determinar las diferencias entre los factores seleccionados. En el caso de análisis con tamaños de muestras desiguales se realizó un análisis no paramétrico con base en signo de rangos (Wilcoxon Test, estadístico Z), para determinar diferencias entre secciones o fenologías según fuera el caso.

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

Resultados

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

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

Con respecto a la eficiencia de reabsorción de nitrógeno (ERN), el análisis mostró que hay diferencias ($Z=-3.20$; $P=0.001$) entre las características fenológicas, ya que las especies caducifolias presentan mayor ERN (56%) que las perennifolias (38%), independientemente de la sección taxonómica (Figura 3a). En el caso de la eficiencia de reabsorción de fósforo (ERP), la diferencia entre fenologías presentó el mismo patrón que ERN (ERP caducifolias 56%, ERP perennifolias 40% $Z=-1.64$; $P=0.090$ Figura 3a).

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

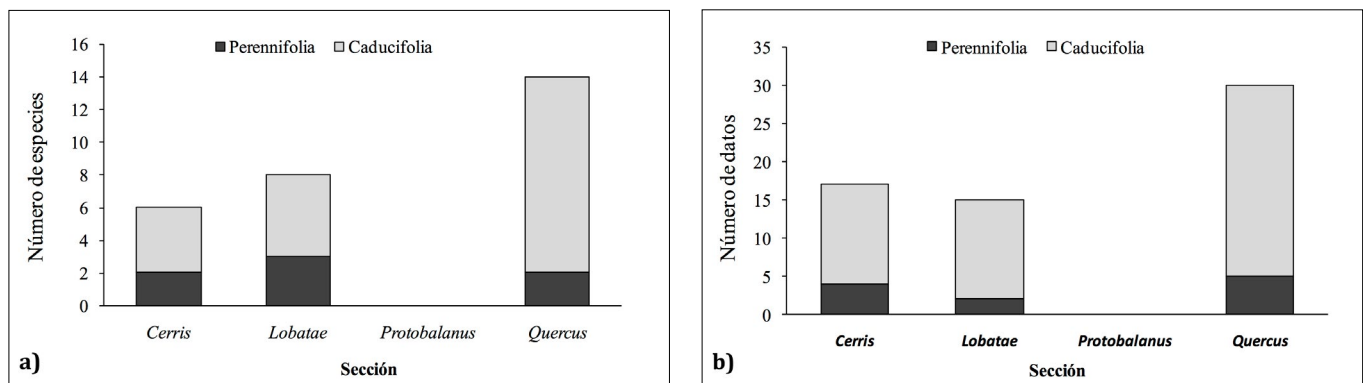


Figura 2. Distribución de las especies sobre las cuales se han realizado estudios de ERN y ERP por sección y fenología (2a) y distribución del número de datos sobre ERN y ERP accesibles por sección y fenología (2b)

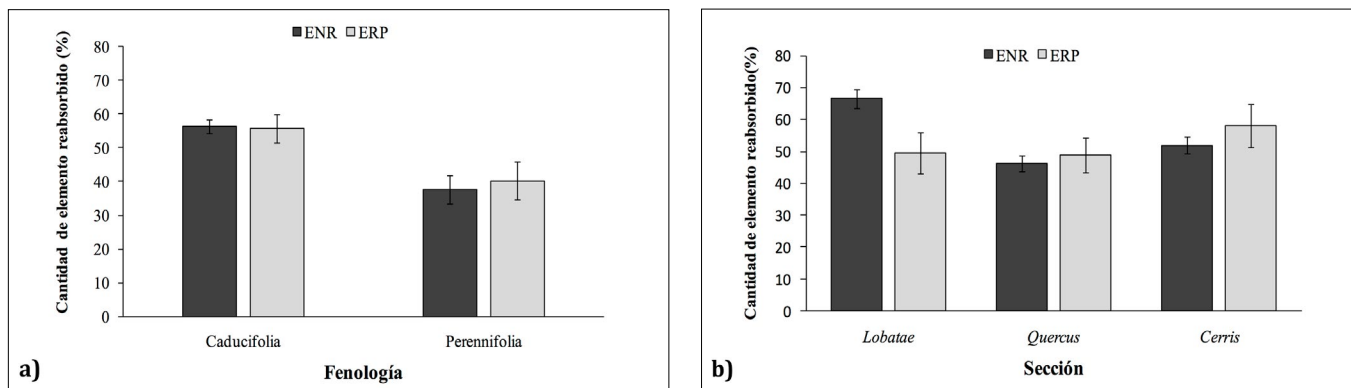


Figura 3. Valores promedio y errores estándar de ERN y ERP por fenología (3a) y por secciones (3b) dentro del género Quercus.

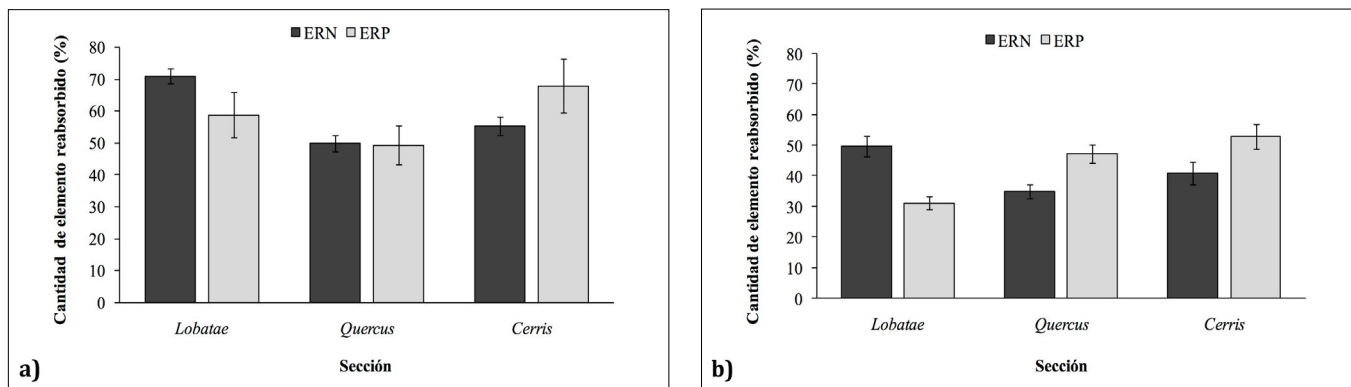


Figura 4. Valores promedio y errores estándar de ERN y ERP entre secciones para fenología caducifolia (4a) y para fenología perennifolia (4b) dentro del género Quercus.

En los árboles caducifolios, Lobatae presentó mayor ERN que

las otras secciones (Fig. 4a), mientras que no hubo diferencias en

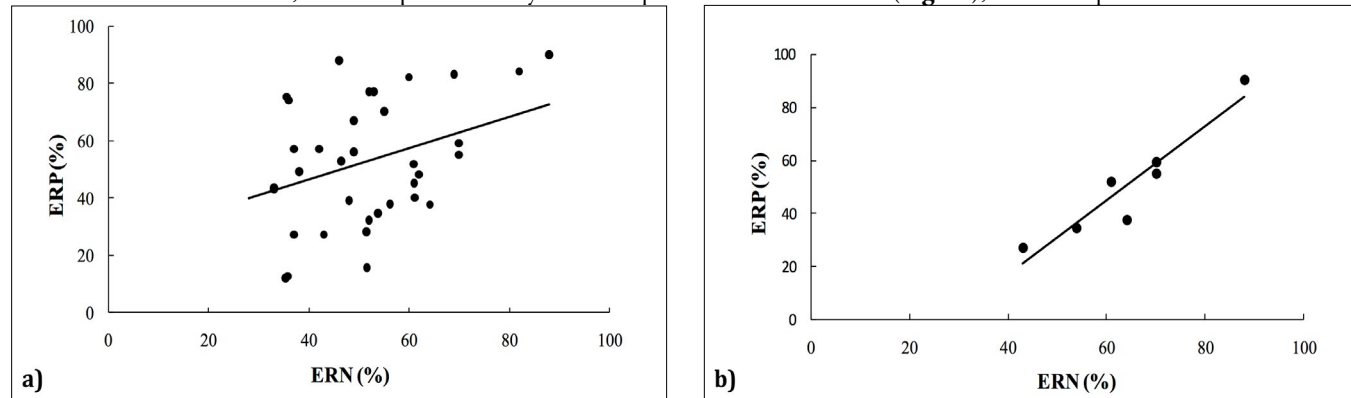


Figura 5. Correlación entre ERN y ERP derivado del total de los datos independientemente de la sección (5a) y solamente en la sección Lobatae (5b)

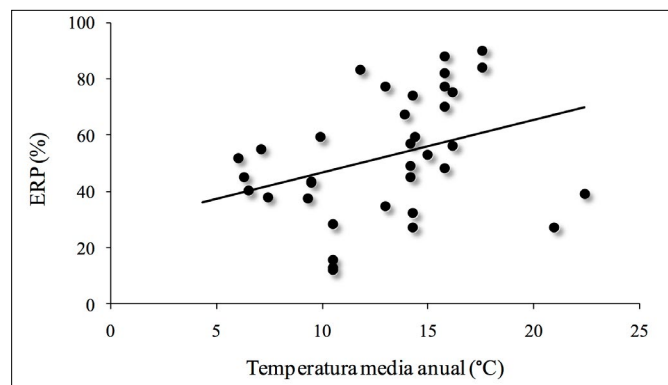


Figura 6. Correlación entre Eficiencia de reabsorción de fósforo (ERP) y la Temperatura anual media (TMA) derivado del total de los datos independientemente de la sección y fenología.

ERP entre secciones. En contraste, en los árboles perennifolios, las diferencias entre secciones en la ERN sólo se presentaron entre Lobatae y Quercus (Figura 4b), y la sección Lobatae tuvo menor ERP que las otras dos secciones (Figura 4b).

La ERN y ERP en general presentaron una correlación débil entre ellas ($R^2=0.123$; $P=0.033$; Figura 5a). Sin embargo, esta relación al interior de las secciones fue positiva y significativa sólo para la sección Lobatae ($R^2=0.89$, $P<0.001$; Fig 5b), la cual es más fuerte que mezclando todas las secciones. Con respecto a la relación de la ERN y ERP con las principales variables climáticas, sólo la ERP presentó una correlación positiva con la temperatura media anual (TMA), independientemente de la fenología y la sección taxonómica ($R^2=0.120$; $P=0.039$; Figura 6).

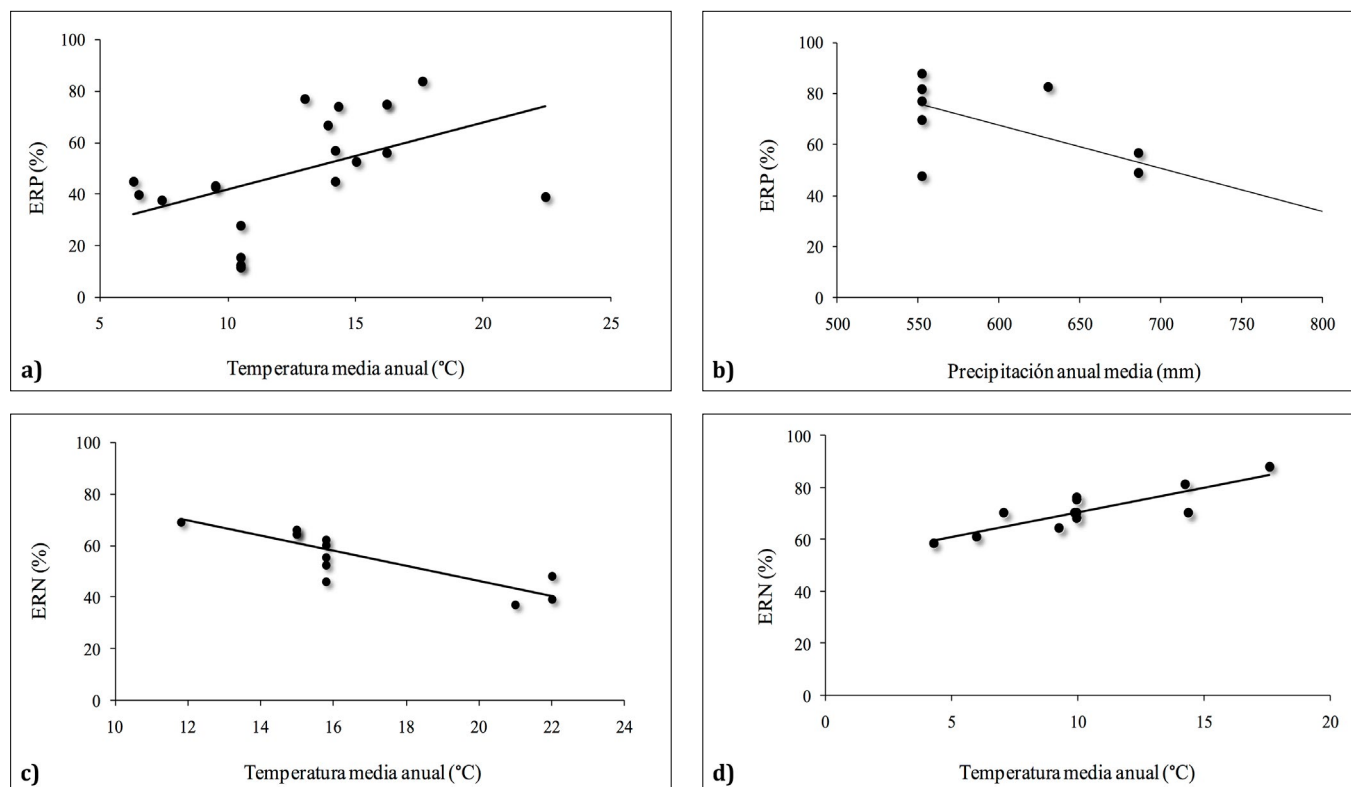


Figura 7. Correlación entre a) Eficiencia de reabsorción de fósforo (ERP) y la Temperatura anual media (TMA) en la sección *Quercus* independientemente de la fenología; b) ERP y la Precipitación anual media (PAM) en la sección *Cerris* independientemente de la fenología; c) Eficiencia de reabsorción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

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

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

Agradecimientos

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

Referencias

- Aerts R. 1996 Nutrient Resorption from Senescing Leaves of Perennials: Are there General Patterns? *The Journal of Ecology* 84:597-608.
- Agren, GI, Weih M. 2012. Plant stoichiometry at different scales: element concentration patterns reflect environment more than genotype. *New Phytologist* 194:944-952.
- Aksekili E, Kilic DD, Kutbay HG. 2007. Foliar Nutrient Dynamics and Foliar Resorption in *Quercus brantii* Lindley along an Elevational Gradient. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 10:3778-3785.
- Aldrich PR, and Cavender-Bares J. 2011. *Quercus*. Pages 89-129 in C. Kole, editor. Wild crop relatives: Genomic and breedings resources. Forest trees. Springer-Verlag, Berlin.
- Aponte C, L. García V, Pérez-Ramos IM, Gutierrez E, Maraño T. 2011. Oaks trees and soil interactions in Mediterranean forest: a positive feedback model. *Journal of vegetation science* 22:856-867.
- Aubert M, Margerie P, Trap J, Bureau F. 2010. Aboveground–belowground relationships in temperate forests: Plant litter composes and microbiota orchestrates. *Forest Ecology and Management* 259:563-572.
- Barnes BV, Zak DR, Denton SD, Spurr SH. 1998. *Forest Ecology*. 4th edition, John Wiley & Sons, Inc., New York. 774 pp.
- Bayrak Ozbucak T, Bilgin A, Kutbay HG, Yalcin S, Kilic DD, Apaydin Z. 2008. Foliar resorption of nutrients in selected sympatric tree species in gallery forest (Black Sea region). *Polish Journal of Ecology* 56:21-32.
- Bedirkurum-Cakir Y, Ozbucak T, Kutbay HG, Kilic DD, Bilgin A, Huseyinova R. 2010. Nitrogen and phosphorus resorption in a salt marsh in northern Turkey. *Turkish Journal of Botany* 34:311-322.
- Brovik V, van Bodegom PM, Kleinen T, Wirth C, Cornwell WK, Cornelissen JHC, Kattge J. 2012. Plant-driven variation in decomposition rates improves projections of global litter stock distribution. *Biogeosciences* 9:565-576.
- Butler SM, Melillo JM, Johnson JE, Mohan J, Stuedler PA, Lux H,

- Burrows E, Smith RM, Vario CL, Scott L, Hill TD, Aponte N, Bowles F.** 2012. Soil warming alters nitrogen cycling in a New England forest: implications for ecosystem function and structure. *Oecologia* 168:819-828.
- Campanella MV, Bertiller MB.** 2011. Is N-resorption efficiency related to secondary compounds and leaf longevity in coexisting plant species of the arid Patagonian Monte, Argentina? *Austral Ecology* 36:395-402.
- Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz FA.** 2004. Phylogenetic Overdispersion in Floridian Oak Communities. *The American Naturalist* 163:823-843.
- Chávez-Vergara B.** 2010. Efecto de dos especies del genero Quercus sobre la dinámica de C, N y P en un fragmento forestal de la cuenca de Cuitzeo, Michoacán. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, UNAM
- Cornwell WK, Schwillk DW, Ackerly DD.** 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* 87:1465-1471.
- Covelo F, Durán J, Gallardo A.** 2008. Leaf resorption efficiency and proficiency in a Quercus robur population following forest harvest. *Forest Ecology and Management* 255:2264-2271.
- Covelo F, Rodríguez A, Gallardo A.** 2008b. Spatial pattern and scale of leaf N and P resorption efficiency and proficiency in a Quercus robur population. *Plant and Soil* 311:109-119.
- Damesin C, Rambal S, Joffre R.** 1998. Co-occurrence of trees with different leaf habit: a functional approach on Mediterranean oaks. *Acta Oecologica* 19:195-204.
- de Campos MC, Pearse SJ, Oliveira RS, Lambers H.** 2013. Downregulation of net phosphorus-uptake capacity is inversely related to leaf phosphorus-resorption proficiency in four species from a phosphorus-impooverished environment. *Annals of Botany* 111:445-454.
- Del Arco JM, Escudero A, Vega-Garrido M.** 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* 72:701-708.
- Díaz-Pinés E, Rubio A, Van Miegroet H, Montes F, Benito M.** 2011. Does tree species composition control soil organic carbon pools in Mediterranean mountain forests? *Forest Ecology and Management* 262:1895-1904.
- Drenovsky RE, Koehler CE, Skelly K, Richards JH.** 2013. Potential and realized nutrient resorption in serpentine and non-serpentine chaparral shrubs and trees. *Oecologia* 171:39-50.
- Escudero A, Mediavilla S.** 2003. Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span. *Journal of Ecology* 91:880-889.
- Gepstein S.** 2004. Leaf senescence - not just a 'wear and tear' phenomenon. *Genome Biology* 5:1-5.
- Guo Y, Gan S.** 2005. Leaf Senescence: Signals, Execution, and Regulation. *Currents Topics in Developmental Biology* 71:83-112.
- Hagen-Thorn A, Varnagiryte I, Nihlgard B, Armolaitis K.** 2006. Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species. *Forest Ecology and Management* 228:33-39.
- Hattenschwiler S, Aeschlimann B, Couteaux MM, Roy J, Bonal D.** 2008. High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. *Phytology* 179:165-175.
- Huang J, Wang X, Yan E.** 2007. Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China. *Forest Ecology and Management* 239:150-158.
- Jun K, Hayashi I.** 2008. Phenological studies of deciduous trees in the cool temperate region of Japan. *Journal of Ecology and Field Biology* 31:193-200.
- Kikuzawa K, Lechowicz MJ.** 2011. Ecology of leaf longevity. Springer.
- Kilic DD, Kutbay HG, Ozbucak T, Huseyinova R.** 2012. Nitrogen and phosphorous resorption in two sympatric deciduous species along an elevation gradient. *Revue D Ecologie-la Terre Et La Vie* 67:409-422.
- Killingbeck KT.** 1996. Nutrients in Senesced Leaves: Keys to the Search for Potential Resorption and Resorption Proficiency. *Ecology* 77:1716-1727.
- Killingbeck KT, Costigan SA.** 1988. Element resorption in a guild of understory shrub species: niche differentiation and resorption thresholds. *Oikos* 53:366-374.
- Kraft NJB, W. Cornwell K, Webb C. O, Ackerly DD.** 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist* 170:271-283.
- Li LJD, Zeng H, Mao R, Z. Yu Y.** 2012. Nitrogen and phosphorus resorption of Artemisia scoparia, Chenopodium acuminatum, Cannabis sativa, and Phragmites communis under nitrogen and phosphorus additions in a semiarid grassland, China. *Plant, Soil and Environment* 58:446-451.
- Lim PO, Kim HJ, Nam HG.** 2007. Leaf senescence. *Annual Review of Plant Biology* 58:115-136.
- Manos PS, Stanford AM.** 2001. The historical biogeography of Fagaceae: Tracking the tertiary history of temperate and subtropical forest of the northern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences* 162:77-93.
- Manos PS, Doyle JJ, Nixon KC.** 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in Quercus subgenus Quercus (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12:333-349.
- Marchin R, Zeng H, Hoffmann W.** 2010. Drought-deciduous behavior reduces nutrient losses from temperate deciduous trees under severe drought. *Oecologia* 163:845-854.
- Mayor X, Rodà F.** 1992. Is primary production in holm oak forests nutrient limited? *Vegetatio* 99-100:209-217.
- McGroddy M, Daufresne T, Hedin L.** 2004. Scaling of C:N:P stoichiometry in forest worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology* 85:2390-2401.
- Nixon K.** 2006. Global and Neotropical Distribution and Diversity of Oak (genus Quercus) and Oak Forests. *En: Kapelle, M. (Ed.). 2006. Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. Ecological Studies* 185 Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Nixon KC.** 1993. **Infrageneric classification of Quercus** (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annals of Forest Science* 50:25-34.
- Noodén LD.** 2004. Plant cell death processes. Elsevier.
- Pearse IS, Hipp AL.** 2012. Global patterns of leaf defenses oak species. *Evolution* 66:2272-2286.
- Reed SC, Townsend AR, Davidson EA, Cleveland CC.** 2012. Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple

scales. *Phytology* 196:173-180.

- Rodríguez-Trejo DA, Myers R.** 2010. Using oak characteristics to guide fire regime restoration in Mexican pine-oak and oak forests. *Ecological Restoration* 28:304-323.
- Schweitzer JA, Fischer DG, Rehill BJ, Wooley SC, Woolbright SA, Lindroth RL, Whitham TG, Zak DR, Hart SC.** 2010. Forest gene diversity is correlated with the composition and function of soil microbial communities. *Population Ecology* 53:35-46.
- Schweitzer JA, Madritch MD, Bailey JK, LeRoy CJ, Fischer DG, Rehill BJ, Lindroth RL, Hagerman AE, Wooley SC, Hart SC, Whitham TG.** 2008. From Genes to Ecosystems: The Genetic Basis of Condensed Tannins and Their Role in Nutrient Regulation in a *Populus* Model System. *Ecosystems* 11:1005-1020.
- Sistla SA, Schimel JP.** 2012. Stoichiometric flexibility as a regulator of carbon and nutrient cycling in terrestrial ecosystems under change. *New Phytologist* 196:68-78.
- Ueda MU, Mizumachi Tokuchi EN.** 2011. Foliage nitrogen turnover: differences among nitrogen absorbed at different times by *Quercus serrata* saplings. *Annals of Botany* 108:169-175.
- Valladares F, Gianoli E, Gomez JM.** 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176:749-763.
- Van Heerwaarden L, Toet MS, Aerts R.** 2003. Current measures of nutrient resorption efficiency lead to a substantial underestimation of real resorption efficiency: facts and solutions. *Oikos* 101:664-669.
- Whitham TG, Gehring CA, Lamit LJ, Wojtowicz T, Evans LM, Keith AR, D. Smith S.** 2012. Community specificity: life and afterlife effects of genes. *Trends Plant Science* 17:271-281.
- Wymore AS, Keeley AT, Yturralde KM, Schroer ML, Propper CR, Whitham TG.** 2011. Genes to ecosystems: exploring the frontiers of ecology with one of the smallest biological units. *New Phytologist* 191:19-36.
- Yuan ZY, Chen HYH.** 2009. Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation. *Global Ecology and Biogeography* 18:11-18.