

Moorhead, D.L., K.E. Todd-Brown, A.C. Besser, D.E. Bloom, A. Bonner, A. Cueva, J. Li, S.C. Reed, I. Torres, and H.L. Throop. 2025. [Photodegradation of plant litter – reinterpreting data from Mendez et al., \(2022\)](#). *New Phytologist*  
doi:10.1111/nph.70320

### Traducción al español

### Fotodegradación de la lignocelulosa en el mantillo: reinterpretando los datos de Méndez et al. (2022)

Daryl L. Moorhead<sup>1\*</sup>, Katherine E. O. Todd-Brown<sup>2</sup>, Alexi C. Besser<sup>3</sup>, Dellena Evelyn Bloom<sup>2</sup>, Ashley Bonner<sup>2</sup>, Alejandro Cueva<sup>4</sup>, Thomas C. Ingalls<sup>3</sup>, Jiwei Li<sup>3,5</sup>, Sasha C. Reed<sup>6</sup>, Isabel Torres<sup>7</sup> and Heather L. Throop<sup>3,7</sup>

<sup>1</sup>Department of Environmental Sciences, University of Toledo, Toledo, OH 43606, USA

<sup>2</sup>Department of Environmental Engineering Sciences, University of Florida, Gainesville, FL 32611, USA

<sup>3</sup>School of Earth and Space Exploration, Arizona State University, Tempe, AZ 85287, USA

<sup>4</sup>Departamento de Ciencias de la Sustentabilidad, El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Villahermosa, Villahermosa, Tabasco, 86280, Mexico

<sup>5</sup>School of Ocean Futures, Arizona State University, Tempe, AZ 85287, USA

<sup>6</sup>U.S. Geological Survey, Southwest Biological Science Center, Moab, UT 84543, USA

<sup>7</sup>School of Life Sciences, Arizona State University, Tempe, AZ 85287, USA

\*Autor para correspondencia: daryl.moorhead@utoledo.edu

Un comentario sobre Méndez et al. (2022): ‘Las respuestas a la dosis de exposición a la radiación solar revelan una alta sensibilidad de la descomposición microbiana a los cambios en la calidad del mantillo que ocurren durante la fotodegradación.

El material vegetal en descomposición (de ahora en adelante, "mantillo") constituye un reservorio importante en los ciclos biogeoquímicos terrestres. El mantillo que se encuentra en la superficie del suelo es clave en los ecosistemas de zonas áridas, ya que desaparece mucho más rápido de lo que predicen los modelos tradicionales basados en temperatura, humedad y calidad de mantillo (Whitford et al., 1981). Una posible explicación es la exposición a la radiación solar, que puede estimular la descomposición (Zlotin, 1979), especialmente en zonas áridas (Austin & Vivanco, 2006; Austin & Ballaré, 2024). Un estudio reciente de Méndez et al. (2022) evaluó por separado los efectos directos de diferentes exposiciones a la luz solar (> 290 nm contra > 550 nm de longitud de onda) sobre la química del mantillo y la pérdida de masa bajo condiciones abióticas, seguido de una evaluación de los efectos posteriores de esta exposición sobre la descomposición mediada biológicamente bajo condiciones de campo húmedas y sombreadas. La fase abiótica inicial mostró pérdidas de masa del mantillo (4–16%) y de concentración de lignina (23–39%) después de 80 días de exposición solar a > 290 nm (incluyendo longitudes de onda ultravioleta y azul-verde).

Hubo pocos cambios en la concentración total de carbohidratos (< 2%), pero aumentos sustanciales en la degradabilidad enzimática (sacarificación) de la celulosa (37–135%). Cabe señalar que los carbohidratos totales incluían tanto carbohidratos estructurales como no estructurales, siendo la celulosa probablemente el componente principal. La pérdida de masa subsecuente del mantillo durante 60 días de descomposición mediada biológicamente en condiciones de campo fue inversamente proporcional al contenido de lignina al inicio de las incubaciones en campo. La interpretación de estos resultados, provenientes de un diseño experimental novedoso que separó de forma única los procesos bióticos y abióticos, fue que la fotodegradación de la lignina contribuyó directamente a la pérdida de masa mediada biológicamente, debido al aumento en la sacarificación de la celulosa (Méndez et al., 2022). Esto es consistente con la hipótesis de que la fotólisis de la lignina explica las tasas de descomposición del mantillo más altas de lo esperado en zonas áridas (Zlotin, 1979; Austin et al., 2016) y concuerda con los modelos tradicionales sobre los efectos de la lignina en la descomposición del mantillo (Meentemeyer, 1978; Berg & McClaugherty, 2022).

Estamos de acuerdo con estas conclusiones y sugerimos que los resultados aportan conocimientos adicionales sobre la fotodegradación. La sacarificación se midió a través de la producción de glucosa a partir de muestras de mantillo incubadas con enzimas celulasas. Esta métrica indicó que la exposición a la luz solar aumentó los sitios de unión disponibles para las enzimas sin incrementar la cantidad relativa de celulosa disponible (aproximada mediante la concentración total de carbohidratos). Existen varias posibles explicaciones para esta respuesta. Primero, la fotólisis de la lignina puede aumentar el acceso enzimático a la celulosa al reducir el efecto de blindaje que ejerce la lignina sobre la celulosa (Lin & King, 2013; Keiser et al., 2021). Segundo, la radiación solar puede oxidar directamente los enlaces celulósicos, así como generar radicales reactivos y grupos oxidados que, a su vez, rompen las cadenas de celulosa (Potthast et al., 2004; Botti et al., 2024). Tercero, los productos reactivos de la fotólisis de la lignina (Deng et al., 2024) también pueden catalizar la degradación de las cadenas de celulosa (Austin & Ballaré, 2024). Por lo tanto, la fotodegradación produce una cascada de procesos potencialmente simultáneos que probablemente aumentan la sacarificación de la celulosa y mejoran su descomposición (Baker & Allison, 2015; Day et al., 2018).

La evidencia de la fotodegradación de polisacáridos está indicada por los cambios relativos en la sacarificación y en las concentraciones de lignina reportados por Méndez et al. (2022). Por ejemplo, el aumento promedio en la sacarificación fue de 73, 77 y 177 mg/g para *Populus nigra*, *Triticum aestivum* y *Zea mays*, respectivamente,

después de la exposición máxima a la radiación (> 290 nm durante 80 días), mientras que las concentraciones promedio de lignina disminuyeron en 43, 23 y 20 mg/g, respectivamente. Méndez et al. (2022) sugirieron que pequeñas pérdidas de lignina podrían generar grandes aumentos en la sacarificación. Sin embargo, nosotros encontramos que los aumentos en la sacarificación fueron inversamente proporcionales y entre 1.7 y 8.9 veces mayores que las pérdidas de lignina, lo que indica que se generaron más sitios de unión disponibles mediante la fotólisis de la celulosa que los que probablemente quedaron expuestos por la eliminación de la lignina que previamente la protegía.

Analizamos los datos de pérdida de masa reportados por Méndez et al. (2022) en relación con las concentraciones de carbohidratos antes de la exposición a la luz solar y con las concentraciones de lignina tanto antes como después de dicha exposición. Méndez et al. (2022) no reportaron la química del mantillo después de la descomposición en el campo, ni el contenido de celulosa en ningún momento, y solo informaron las concentraciones promedio de carbohidratos totales inicialmente y por tratamiento tras 80 días de exposición solar. Reconociendo que los enlaces químicos son sensibles a longitudes de onda específicas, examinamos por separado los dos tratamientos de radiación solar; es decir, la exposición acumulada a longitudes de onda > 290 nm y > 550 nm (esta última omite la luz ultravioleta y azul-verde), para evitar confundir la calidad espectral con la cantidad de radiación recibida. Las regresiones de mejor ajuste (Fig. 1) para las pérdidas de masa mediadas biológicamente (IBM SPSS Statistics, v.28.0.0.0), combinando todos los tipos de hojarasca (n = 60), identificaron a los carbohidratos iniciales, pero no a las concentraciones de lignina antes o después de la exposición solar, como predictores significativos de la pérdida de masa (Tabla 1). La relación para todas las especies combinadas enmascaró variaciones en las relaciones entre especies (Fig. 1). Las regresiones de mejor ajuste para cada especie y tratamiento de radiación solar (n = 20) incluyeron únicamente la exposición acumulada a la radiación, pero no la lignina, como predictores significativos de la pérdida de masa (Tabla 1), excepto en el caso del mantillo de *P. nigra* expuesta a radiación > 550 nm, que tampoco mostró efecto de la radiación. Aunque no se disponía de las concentraciones de carbohidratos después de la exposición solar para los análisis de las respuestas por especie, los interceptos de estas regresiones aumentaron desde *P. nigra* hasta *Z. mays*, al igual que las concentraciones iniciales de carbohidratos.

Las pérdidas de masa del mantillo debidas a actividades biológicas estuvieron más relacionadas con las concentraciones de carbohidratos que con las de lignina, en concordancia con los modelos tradicionales de descomposición de mantillo que predicen que la descomposición está inicialmente dominada por la rápida utilización

microbiana de carbohidratos fácilmente degradables (Berg & McClaugherty, 2022). Los efectos inhibitorios de la lignina se vuelven dominantes a medida que su contenido se incrementa hasta aproximadamente el 40% de la lignocelulosa total (Herman et al., 2008; Moorhead et al., 2013). Sin embargo, los contenidos más altos de lignina en el mantillo reportados por Méndez et al. (2022) al final de los experimentos de campo fueron solo de aproximadamente 70–270 mg/g tras la exposición solar máxima (80 días). Por ejemplo, la hojarasca de *Zea mays* tenía un contenido promedio de lignina de 31 mg/g ( $a > 290$  nm) y posteriormente perdió el 54% de su masa durante las incubaciones en campo, lo que limita el contenido final de lignina a 68 mg/g si toda la lignina inicial permaneciera. De manera similar, el contenido más alto posible de lignina tras la descomposición en campo de *Populus nigra* fue de 270 mg/g ( $a > 550$  nm). El contenido de celulosa del mantillo nunca fue reportado, y cuando se utilizaron los carbohidratos totales como un indicador, la lignina representaba entre el 34% y el 41% de la masa ligno-carbohidratada en *P. nigra* al inicio de las incubaciones de campo, pero menos del 20% en las otras especies. Estos valores podrían ser lo suficientemente altos como para inhibir la degradación de la celulosa en *P. nigra*, pero no en *T. aestivum* o *Z. mays* (Melillo et al., 1982; Moorhead et al., 2013). Respaldan esta conclusión las observaciones de que no existía relación entre las actividades de la fenol oxidasa y la  $\beta$ -glucosidasa (Méndez et al., 2022). Las actividades de estas enzimas solo se acoplan mecánicamente cuando la lignina supera aproximadamente el 40% del complejo lignocelulósico (Margida et al., 2020).

El estudio de Méndez et al. (2022) sugiere un continuo complejo de controles de fotofacilitación sobre la descomposición del mantillo a medida que avanza el proceso, comparable con lo observado por otros autores (p.ej., Day et al., 2015; Yang et al., 2024). La concentración total de carbohidratos y la sacarificación de la celulosa probablemente son más importantes en las etapas tempranas de la descomposición, cuando el contenido de lignina es bajo, mientras que la fotólisis de la lignina podría adquirir mayor relevancia a medida que la descomposición progresa y aumenta la fracción relativa de lignina (Berg & McClaugherty, 2022). Por supuesto, la fotólisis de la lignina incrementa la accesibilidad de la celulosa a la degradación microbiana, aumenta la sacarificación y retrasa la inhibición eventual de la descomposición provocada por la acumulación de lignina. De este modo, existen muchas sinergias entre los mecanismos abióticos y bióticos de la fotodegradación, así como numerosas correlaciones entre las variables que la impulsan, lo que complica su interpretación.

El diseño de estudio único de Méndez et al. (2022) separó de manera creativa los procesos bióticos y abióticos. Estudios adicionales igualmente creativos, con una resolución más detallada de la química del mantillo, ayudarían a esclarecer aún más

los efectos de la exposición a la luz solar sobre los patrones de descomposición de la hojarasca, especialmente considerando la heterogeneidad temporal y espacial característica de los ecosistemas áridos (Throop & Belnap, 2019). Períodos más largos de incubación en campo para el mantillo expuesto al sol también podrían aclarar los efectos de la fotólisis sobre los patrones de interacción entre los componentes de la lignocelulosa, que constituyen una característica fundamental de los modelos tradicionales de descomposición. En un contexto más amplio, la fotólisis ha sido identificada como un factor de control de la descomposición en una amplia variedad de ecosistemas terrestres (Austin & Ballaré, 2024), lo que indica que la fotodegradación probablemente sea una parte integral del proceso de descomposición a nivel mundial, a pesar de haber sido ignorada durante mucho tiempo, excepto en zonas áridas donde las limitaciones de humedad acentúan su contribución (Baker & Allison, 2015).

## **Agradecimientos**

Estamos agradecidos con los autores de Méndez et al. (2022) por su valioso estudio y por proporcionar los datos que permitieron nuestros análisis adicionales. El apoyo financiero para este trabajo fue proporcionado por la United States National Science Foundation Collaborative Proposal DEB-2307195/6/7. El uso de nombres comerciales, de empresas o de productos se hace únicamente con fines descriptivos y no implica respaldo por parte del gobierno de los Estados Unidos.

## **Referencias**

- Austin AT, Ballare CL. 2024. Photodegradation in terrestrial ecosystems. *New Phytologist* 244: 769–785.
- Austin AT, Mendez MS, Ballare CL. 2016. Photodegradation alleviates the lignin bottleneck for carbon turnover in terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 113: 4392–4397.
- Austin AT, Vivanco L. 2006. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature* 442: 555–558.
- Baker NR, Allison SD. 2015. Ultraviolet photodegradation facilitates microbial litter decomposition in a Mediterranean climate. *Ecology* 96: 1994–2003.
- Berg B, McClaugherty C. 2022. *Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration*, Fourth edn. Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland, 342 pp.
- Botti S, Di Lazzaro P, Flora F, Mezi L, Murra D. 2024. Raman spectral mapping reveal molecular changes in cellulose aging induced by ultraviolet and extreme ultraviolet radiation. *Cellulose* 31: 749–758.

Day TA, Bliss MS, Tomes AR, Ruhland CT, Guenon R. 2018. Desert leaf litter decay: Coupling of microbial respiration, water-soluble fractions and photodegradation. *Global Change Biology* 24: 5454–5470.

Day TA, Guenon R, Ruhland CT. 2015. Photodegradation of plant litter in the Sonoran Desert varies by litter type and age. *Soil Biology and Biochemistry* 89: 109–122.

Deng Y, Zhu K, Jiang W, Liu Y, Xie L, Liu F, Yang K, Jiang Y, Jia H. 2024. Novel chemical routes for carbon dioxide and methane production from lignin photodegradation: The role of environmental free radicals. *Environmental Science & Technology* 58: 16055–16065.

Herman J, Moorhead D, Berg B. 2008. The relationship between rates of lignin and cellulose decay in aboveground forest litter. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 2620–2626.

Keiser AD, Warren R, Filley T, Bradford MA. 2021. Signatures of an abiotic decomposition pathway in temperate forest leaf litter. *Biogeochemistry* 153: 177–190.

Lin Y, King JY. 2013. Effects of UV exposure and litter position on decomposition in a California Grassland. *Ecosystems* 17: 158–168.

Margida MG, Lashermes G, Moorhead DL. 2020. Estimating relative cellulolytic and ligninolytic enzyme activities as functions of lignin and cellulose content in decomposing plant litter. *Soil Biology and Biochemistry* 141: 107689.

Meentemeyer V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59: 465–472.

Melillo JM, Aber JD, Muratore JF. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621–626.

Mendez MS, Ballare CL, Austin AT. 2022. Dose-responses for solar radiation exposure reveal high sensitivity of microbial decomposition to changes in plant litter quality that occur during photodegradation. *New Phytologist* 235: 2022–2033.

Moorhead DL, Lashermes G, Sinsabaugh RL, Weintraub MN. 2013. Calculating co-metabolic costs of lignin decay and their impacts on carbon use efficiency. *Soil Biology and Biochemistry* 66: 17–19.

Potthast A, Schiehser S, Rosenau T, Sixta H, Kosma P. 2004. Effect of UV radiation on the carbonyl distribution in different pulps. *Holzforschung* 58: 597–602.

Throop HL, Belnap J. 2019. Connectivity dynamics in dryland litter cycles: Moving decomposition beyond spatial stasis. *Bioscience* 69: 602–614.

Whitford WG, Meentemeyer V, Seastedt TR, Cromack K Jr, Crossley DA Jr, Santos P, Todd RL, Waide JB. 1981. Exceptions to the AET model: deserts and clear-cut forest. *Ecology* 62: 275–277.

Yang S, Wang J, Su J, Peng Z, Guo L, Wu Y, Chang P, Wang Y, Huang J, Liu L. 2024. Divergent roles of UV exposure and microclimatic conditions in the decomposition of standing and soil surface litter in a semi-arid steppe. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 129: e2023JG007934.

Zlotin RJ. 1979. Destruction of plant fall in forest-steppe ecosystems: microbes, animals, abiogenic processes. In: Isahkov YA, Zlotin RJ, Hodashova KS, eds. Heterotrophs of central forest-steppe ecosystems. Moscow, Russia: Institute of Geografi, Academy Science, 148–194.