



Scientia Agropecuaria

Web page: <http://revistas.unitru.edu.pe/index.php/scientiaagrop>

Facultad de Ciencias
Agropecuarias

Universidad Nacional de
Trujillo



REVIEW

Forest site: influence of edaphic, climatic and topographic factors on the adaptability of forest species

Sitio forestal: Influencia de los factores edáficos, climáticos y topográficos sobre la adaptabilidad de las especies forestales

Jim J. Villena-Velásquez^{1*}

¹ Grupo de Investigación en Gestión Sostenible, Genética y Tecnología Forestal (GIGESTFOR), Escuela Profesional de Ingeniería Forestal y Ambiental. Universidad Nacional Autónoma de Chota (UNACH). Jr. José Osorio 418, Chota, 06121, Cajamarca, Perú.

² Instituto de Investigación en Forestería y Ecosistemas Tropicales (INIFET), Escuela Profesional de Ingeniería Forestal, Universidad Nacional Toribio Rodríguez de Mendoza de Amazonas (UNTRM), Calle Higos Urco 342, Chachapoyas 01000, Perú.

* Corresponding author: JairovillenaVelásquez@gmail.com (J. J. Villena-Velásquez).

Received: 15 December 2025. Accepted: 16 August 2026. Published: 7 September 2026.

Abstract

The forest site, defined as the interaction of climatic, edaphic, and topographic factors, conditions the productivity, stability, and resilience of forest ecosystems. The objective of this review has been to compile and systematize the state of knowledge on the forest site and the factors that condition the adaptability of forest species. The influence of edaphic factors is described: 11 physical properties, 20 chemical properties, six biological properties, as well as eight climatic factors and six topographic factors. Climate and its factors: temperature, precipitation, solar radiation, relative humidity, vapor pressure deficit, and wind control the fundamental physiological processes of trees, including photosynthesis, respiration, transpiration, cambial growth, and reproduction. Forest soil is a dynamic biogeochemical system, where texture, depth, structure, organic matter, pH, and nutrients regulate root development, water retention, and plant nutrition, while microbial activity and mycorrhizal associations play a key role in nutrient recycling, carbon sequestration, and climate stress mitigation. Topography modifies the local climate and soil properties, generating microclimates and spatial heterogeneity that explain differential patterns of growth, regeneration, and species composition within the forest landscape. It is concluded that climate acts as the main determinant of species distribution and adaptability at the regional scale, while soil and topography modulate these responses at the local and microsite levels, thus determining the adaptability of forest species.

Keywords: Forest site quality; edaphic factors; climate variability; topography and microclimate; forest ecophysiology; forest ecosystem resilience.

Resumen

El sitio forestal definido como la interacción de factores climáticos, edáficos y topográficos condicionan la productividad, estabilidad y resiliencia de los ecosistemas forestales. El objetivo de esta revisión ha sido recopilar y sistematizar el estado de conocimiento sobre el sitio forestal y los factores que condicionan la adaptabilidad de las especies forestales. Se describe la influencia de factores edáficos: 11 propiedades físicas, 20 propiedades químicas, seis propiedades biológicas, asimismo, ocho factores climáticos y seis factores topográficos. El *clima* y sus factores: temperatura, precipitación, radiación solar, humedad relativa, déficit de presión de vapor y viento, controlan los procesos fisiológicos fundamentales de los árboles, incluyendo la fotosíntesis, respiración, transpiración, crecimiento cambial y reproducción. El *suelo forestal* es un sistema biogeoquímico dinámico, donde la textura, profundidad, estructura, materia orgánica, pH y nutrientes, regulan el desarrollo radicular, la retención de agua y la nutrición vegetal, mientras que la actividad microbiana y las asociaciones micorrízicas desempeñan un rol clave en el reciclaje de nutrientes, el secuestro de carbono y la atenuación del estrés climático y la *topografía* modifica el clima local y las propiedades del suelo, generando microclimas y heterogeneidad espacial que explican patrones diferenciales de crecimiento, regeneración y composición de especies dentro del paisaje forestal. Se concluye que, el clima actúa como el principal determinante de la distribución y adaptabilidad de las especies a escala regional, mientras que el suelo y la topografía modulan dichas respuestas a nivel local y de micrositio, determinando así, la adaptabilidad de las especies forestales.

Palabras clave: Calidad de sitio forestal; factores edáficos; variabilidad climática; topografía y microclima; ecofisiología forestal, resiliencia de ecosistemas forestales.

DOI: <https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2026.49>

Cite this article:

Villena-Velásquez, J. J. (2026). Sitio forestal: Influencia de los factores edáficos, climáticos y topográficos sobre la adaptabilidad de las especies forestales. *Scientia Agropecuaria*, 17(3), 709-741.

1. Introducción

Los árboles son estructuras de diseño propio, sujetos a cargas crecientes en toda su arquitectura en su proceso de crecimiento (Eloy et al., 2017). Estas especies se adaptan a factores del ambiente como el clima, los suelos y topografía mediante la evolución de subpoblaciones específicas adaptadas a las limitaciones de la calidad de sitio (Figura 1) (Jahdi et al., 2020; Gilbert & Renner, 2021). Se puede definir al sitio forestal (SF) como el *espacio terrestre específico donde interactúan factores bióticos y abióticos para cada especie* y se pueden clasificar en tipos de sitios según su similitud con respecto a clima, topografía, suelos (Skovsgaard & Vandlay, 2008; Hargreaves et al., 2020; Villena et al., 2022; Dendoncker et al., 2026), las mismas que permiten las condiciones mínimas necesarias para el crecimiento y desarrollo de las especies forestales, pudiéndose denotar como: $SF = f[\text{suelo} + \text{clima} + \text{topografía} + (\text{suelo} * \text{clima} * \text{topografía})]$. En las últimas décadas, la investigación forestal ha experimentado un crecimiento significativo, impulsado por el cambio climático, la degradación de suelos y la necesidad de una gestión sostenible y multifuncional de los bosques, como lo demuestran los estudios de Cyfert (2026); Mohammed et al. (2026); Yang et al. (2026) y Capon & Dufour (2028). Investigaciones recientes han profundizado en los efectos del clima sobre la fisiología y distribución de las especies, en el papel regulador del suelo como amortiguador del estrés climático y en la influencia indirecta de la topografía en la generación de microclimas y heterogeneidad ambiental (Xu et al., 2026). Asimismo, el desarrollo de herramientas como los sistemas de información geográfica (Chantarot et al., 2026), los modelos de nicho ecológico (Dendoncker et al., 2026), aprendizaje automático (Wu et al., 2027) y los enfoques biogeoquímicos (Yang et al., 2026; Crovo et al., 2026), han permitido una comprensión más integrada y precisa del sitio forestal. Esta revisión exhaustiva tiene el propósito de adquirir una visión global de los factores del sitio forestal y en como influyen estos sobre las especies arbóreas en los ecosistemas forestales, entendiendo que la interacción de múltiples factores interviene sobre la adaptabilidad de una especie forestal, no siendo exclusiva de un solo factor (p. ej. Precipitación), esto conlleva a analizar de manera compleja la calidad de sitio, con el fin de correlacionar el conjunto de factores mínimos necesarios para que un individuo responda con una mejor adaptabilidad y de esta manera sea el más apto y asegure su proceso de crecimiento y desarrollo. Esta revisión tiene como objetivo responder las preguntas de investigación siguientes: 1) ¿Cuál es el estado actual del conoci-

miento sobre la calidad del sitio forestal y qué factores funcionales se interrelacionan en los ecosistemas forestales?, y 2) ¿Cómo los factores edáficos, climáticos y topográficos influyen en los rasgos funcionales de las especies forestales dentro los ecosistemas forestales? Los hallazgos del estudio proporcionarán información a una amplia gama de partes interesadas para comprender mejor el funcionamiento de las especies forestales dentro de los bosques, además de sugerir acciones adecuadas para la gestión forestal científica. La evaluación también serviría como orientación para estudios futuros y proporcionará aportes a los modeladores de ecosistemas en términos de vínculos inexplorados y rasgos probados para identificar diferentes calidades de sitio para los distintos requerimientos de las múltiples especies forestales.

2. Factores edáficos

El suelo es uno de los sistemas más variados y complejos del medio natural (Yang et al., 2017), compone la base fundamental del universo ecosistémico terrestre y es parte de un sin fin de reacciones de conformación y descomposición de compuestos químicos, que interviene en los ciclos naturales de nutrientes y agua (Rajakaruna et al., 2026). Sin embargo, este puede modificarse considerablemente, según la topografía, el material parental, la disponibilidad de agua o la biodiversidad de flora y fauna (Jim, 2021; Baćmaga et al., 2022). El suelo forestal presenta una función geoquímica y es un factor significativo en el intercambio de materia entre la vegetación, el suelo y la atmósfera. Comportándose como un abono orgánico natural rico en todos los elementos nutritivos en cantidades y proporciones requeridas por los árboles del bosque (Martinović, 2003; Clinton & Owens, 2023). Asimismo, cumple un papel trascendental en la regulación de las condiciones hidrológicas del suelo, disminuye la evaporación y aumenta la infiltración del agua de la precipitación, actuando sobre las relaciones de temperatura en el suelo (Špoljar et al., 2014).

El suelo forestal se compone por una capa orgánica parcialmente descompuesta (mantillo) de hasta 30 cm de espesor, junto con la hojarasca, constituye el límite entre la atmósfera y el suelo mineral (Fu et al., 2026). El mantillo consta de dos capas distintas, una capa superior de fermentación (F) y una capa inferior de humus (H), pero no incluye la capa de hojarasca. Las capas F y H son gradientes de descomposición. La capa F se compone de partículas orgánicas ligeramente descompuestas cuyos orígenes siguen siendo reconocibles, mientras que las partículas de la capa inferior H están más descompuestas y sus orígenes ya no son discernibles (Keith et

al., 2010a; Keith et al., 2010b). Esta hojarasca forestal, se comporta como capa esponjosa, que protege de la precipitación al suelo mineral, controla el impacto de las salpicaduras de lluvia y reduce, retrasa o, a menudo, elimina el flujo superficial y la erosión del suelo del bosque (Neris et al., 2013; Zhao et al., 2019). También se ha descrito que, las tasas de cambios de la hojarasca forestal influyen en el ciclo hidrológico, regulando los procesos de intercepción del dosel, evaporación y transpiración (evapotranspiración) e infiltración (Liu et al., 2016; Zhao et al., 2019). Diversos estudios han corroborado que el incremento de la hojarasca forestal facilita el transporte a gran escala de vapor de agua y promueve la precipitación a escala regional y global, creando la hojarasca forestal impactos positivos en el ciclo hidrológico (Jiang & Liang, 2013; Zhang et al., 2015). Estudios de Jourgholami et al. (2021) demostraron que a mayores niveles de mantillo mejoraron moderadamente las propiedades físico-químicas, biológicas y microbianas del suelo, así como la actividad enzimática, después de operaciones mecanizadas durante un período de cuatro años.

2.1. Propiedades físicas del suelo

Estas propiedades influyen en los procesos a macro y microescala, incluso el crecimiento radicular, la aireación, la compactación, la absorción de agua y nutrientes, la contaminación del agua superficial y subterránea, la erosión y los flujos de agua, calor y gas (Blanco-Canqui, 2017).

2.1.1. Material parental (MPar)

La composición mineral de los afloramientos rocosos, junto con la variedad de plantas y los microorganismos del suelo, constituyen los elementos fun-

damentales del ciclo energético del ecosistema (Babur, 2024). La roca madre del suelo es un factor fundamental que influye en la formación, composición y fertilidad del suelo, siendo del mismo modo la principal fuente de minerales y nutrientes que determinan las propiedades del suelo (granulometría, estructura, composición química, etc.), p. ej. el suelo profundamente meteorizado que se desarrollaron a partir del basalto contiene ~40% más arcilla y > 11% Fe₂O₃ que el suelo que se desarrollaron a partir del granito, y diferentes en propiedades químicas (pH, CIC, OC%, N%, etc.) (Tamiru et al., 2024). Las características de la roca madre determinan la velocidad de meteorización y la capacidad de drenaje del suelo, factores que son esenciales para la productividad y la sostenibilidad de los ecosistemas, asimismo, influye en la idoneidad del terreno, el riesgo de erosión y las diferencias en la cobertura vegetal (Vijayakumar et al., 2025). Se ha descrito también que la mayor capacidad de crecimiento de las plantas y la retención de carbono del suelo proveniente de roca calcárea, indican que tiene una alta biomasa y actividad microbiana (Babur, 2024). Por otro lado, se ha reportado que, las diferencias en los niveles de P disponible entre los usos del suelo agroforestales y agrícolas pueden verse influenciadas por variaciones en el material parental (Tamiru et al., 2024).

2.1.2. Agua en el suelo (ASu)

Las especies vegetales obtienen el agua del suelo por intermedio de su sistema radicular. Este se encuentra en estado líquido o vapor. El ASu es el componente más significativo del mismo, puesto que es el medio de donde las raíces absorben compuestos minerales y orgánicos, asimismo, influye en la activación de varias enzimas y procesos metabólicos.

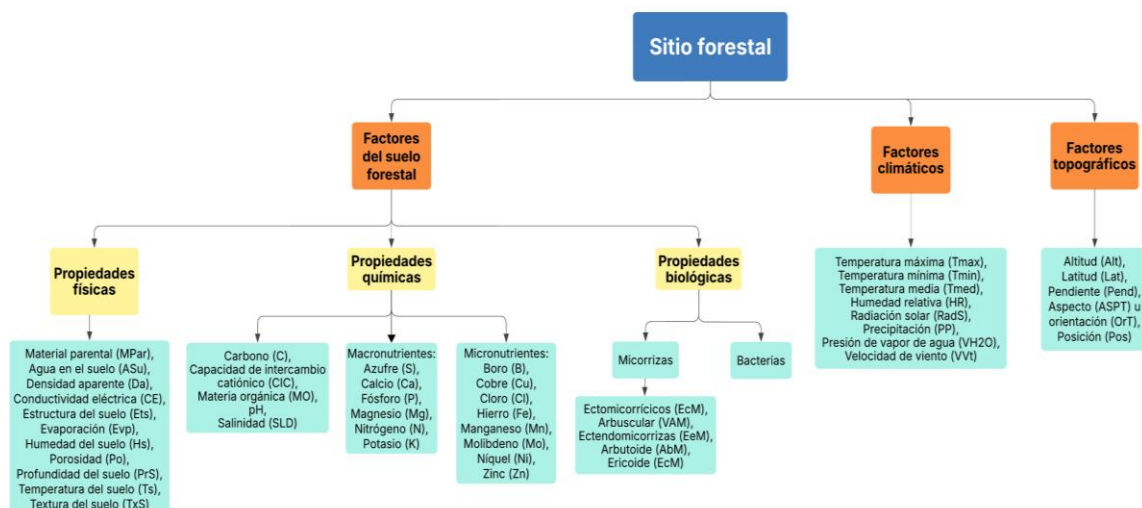


Figura 1. Factores de la calidad del sitio forestal que influyen en el crecimiento y desarrollo de las especies forestales.

Afecta directa o indirectamente en los procesos morfológicos, fisiológicos y anatómicos de las raíces. Cuando las raíces absorben el agua, ésta es trasladada a la arquitectura de la planta. El ASu se encuentra en distintas formas, siendo la fuente primordial la lluvia. La cantidad total de ASu se denomina *holard*, la cantidad de agua disponible para las plantas *chesard* y el agua que no puede ser absorbida por las plantas *echard* (Ghildiyal, 2021).

2.1.3. Densidad aparente (Da)

La densidad se define como la masa por unidad de volumen. Los suelos forestales son más porosos y tienen una densidad aparente menor que los suelos cultivados. La Da es una propiedad física importante. Es necesaria para convertir los datos químicos del suelo, expresados habitualmente como concentraciones másicas, en cantidades por unidad de superficie o unidad de volumen. Al ser un índice de compactación del suelo, este afecta a la productividad del lugar y al crecimiento de los árboles (Osman, 2013). Reduce la capacidad de elongación de las raíces (la impedancia mecánica >2 MPa es suficiente para inhibir la elongación de la raíz, así como el brotamiento de raíces axilares y laterales) (Goebes et al., 2019), afecta la conductividad hidráulica del suelo, la capacidad de almacenamiento de agua del suelo, la difusividad y permeabilidad de los gases, el ciclo de nutrientes y el hábitat de los organismos del suelo (Strock et al., 2022).

2.1.4. Conductividad eléctrica (CE)

La conductividad eléctrica es un parámetro químico importante para describir la sal soluble y la salinidad del suelo (Adhikari et al., 2011; Siqueira et al., 2014; de Assis Silva et al., 2021), en ese sentido la CE se utiliza en la clasificación de suelos en categorías salinas y no salinas (Osman, 2013), se relaciona estrechamente con la presión osmótica del suelo, en ese sentido, a mayor presión osmótica, mayor esfuerzo de las raíces para obtener agua (Corwin & Yemoto, 2020).

2.1.5. Estructura del suelo (EstS)

La estructura del suelo no es estática, puesto que está en cambios continuos debido a una amplia gama de impulsores bióticos y abióticos (Diel et al., 2019). La EstS es la disposición de las partículas del suelo en unidades de diferentes tamaños y formas (Osman, 2013). Depende de la densidad aparente, la materia orgánica de suelos (MOS) y el contenido de arcilla (Diel et al., 2019). También es un indicador significativo del estado ecológico del suelo, debido a que controla muchas de las funciones ecosistémicas del suelo y es moldeada por ellas (Rabot et al., 2018). Precisa las vías de flujos de agua y nutrientes

(Köhne et al., 2009), así como da forma a microhábitats en el suelo (Bottinelli et al., 2015).

2.1.6. Evaporación (Evp)

La evaporación del suelo influye significativamente en la partición del flujo de energía de las superficies con la vegetación parcial, y como consecuencia final afecta la transpiración de las plantas (Kustas, 2020). La Evp resulta de la difusión del agua hacia la superficie del suelo (evaporación del suelo) o de los patrones de las precipitaciones, así como de las características estructurales del ecosistema forestal (intercepción) dominada por factores físicos (Qubaja et al., 2020), de la calidad del suelo, como el contenido de arcilla, la composición mineral y la estructura (Yang et al., 2021), por lo tanto, afecta la cantidad de agua disponible para las plantas (Di et al., 2019).

2.1.7. Humedad del suelo (Hs)

La humedad del suelo establece la cantidad de agua del suelo disponible para la transpiración (Wang et al., 2019), es una variable crítica que ejerce un control importante sobre el transporte de masa y el intercambio de energía en la superficie del suelo (Martínez et al., 2021). Ejerce influencia sobre la conductividad térmica del suelo (Malek et al., 2021). También juega un papel significativo en la variación espacial de los almacenamientos de hojarasca en los hábitats ocupados por especies caducifolias y perennes (Wang et al., 2019), y está relacionado con la estructura de bacterias y hongos activos, así como, la comunidad fúngica (Romanowicz et al., 2016). En el proceso de la sucesión forestal, este factor interviene en la germinación de las semillas y el crecimiento de las plántulas, lo mismo ocurre, durante las primeras etapas de la forestación (Ma et al., 2020).

2.1.8. Porosidad (Po)

La porosidad del suelo (espacios entre las partículas del suelo) añade información física del suelo. Este factor proporciona información textural y estructural, determinando la aireación del suelo y su capacidad de retención de agua (Bueis et al., 2016). Las especies forestales que crecen en suelos gruesos pierden más humedad y conductividad con potenciales hídricos que los suelos finos. Esto sucede a que las fuerzas capilares que retienen el agua en los espacios porosos más grandes son más débiles. Asimismo, bajo ese mismo escenario (espacios porosos más grandes), un árbol es tolerante a la sequía, debido a la aplicación de fertilizantes, esto sucede a que el fertilizante por lo general disminuye la relación entre el área de la raíz y la hoja (Burley et al., 2004).

2.1.9. Profundidad del suelo (PrS)

La disponibilidad de agua y nutrientes depende en gran medida de la profundidad del suelo (Bordron et al., 2019). Investigaciones recientes, reportan que los componentes estables del suelo como: textura, distribución del tamaño de grano, composición mineralógica y las *características dinámicas* como: contenido de nutrientes o el pH del suelo o el contenido de humus y saturación de bases; varían de acuerdo con las distintas profundidades y según el tipo de ecosistema. Tal es así que, el K⁺ y el efecto CIC se correlacionan positivamente entre 0 cm y 20 cm, pero negativamente con profundidades de 20 cm a 50 cm. Sin embargo, la correlación entre el K⁺ y la saturación de bases no cambia con la profundidad (Goebes et al., 2019). Esta variación hace complicado determinar cuál es la PrS más adecuado para el crecimiento y desarrollo de las especies forestales, en ese sentido, se ha propuesto el criterio de *profundidad crítica del suelo (PCS)* que define su límite inferior como la profundidad máxima de muestreo para obtener resultados óptimos (Goebes et al., 2019). Goebes et al. (2019) describen que la profundidad crítica del suelo para las especies *Castanopsis eyrei* Tutch. y *Schima superba* Gardner & Champ. en la Reserva Natural Nacional de Gutianshan, provincia de Zhejiang (R.P. China), es de 0 cm a 16 cm. Explican que en los primeros 16 cm de profundidad, existe interrelaciones más fuertes entre las propiedades estables y dinámicas del suelo, que influye más en la productividad y el ensamblaje de la comunidad. Sin embargo, esta PCS no debe tomarse como una generalidad para los diferentes ecosistemas forestales, debido a que estos presentan sus propias características. Considerando esto, se ha demostrado que la PrS no afecta al pH y la CIC en bosques naturales de *Pinus densiflora* Siebold & Zucc. y *Quercus serrata* Murray (Han et al., 2019).

Otras evaluaciones en plantaciones de *Eucalyptus grandis* W. Hill demostraron un grado de especialización de las raíces finas basado en la PrS (Bordron et al., 2019), algo similar a la respuesta de *Fraxinus excelsior* L., *Fagus sylvatica* L. y *Hacer pseudoplatanus* L. que tienen la capacidad de modificar su absorción de agua a zonas más profundas del suelo, cuando la disponibilidad de agua de la capa superior del suelo ha disminuido (Brinkmann et al., 2019). Mientras que, las raíces finas de *E. grandis* jóvenes mostraron tasas de absorción potencial contrastantes con la profundidad del suelo dependiendo de los nutrientes absorbidos (Bordron et al., 2019). Bajo este enfoque, Serrada-Hierro (2011) propone la categorización de la profundidad en relación con la posibilidad de presencia y capacidad de creci-

miento de especies forestales, como se detalla en el **Tabla 1**.

Tabla 1

Categorización de la profundidad del suelo

Profundidad	Calificación
>90 cm	Muy mala
60 a 90 cm	Alta
30 a 60 cm	Mediana
<30 cm	Escasa

2.1.10. Temperatura del suelo (Ts)

La temperatura del suelo influye sobre las variaciones en la altura de los árboles, la longitud de la copa, el ancho de la copa y el índice de área foliar de *Abies spectabilis* (D.Don) Mirb. y *Betula utilis* D.Don (Müller et al., 2016). Del mismo modo, ejerce efectos sobre el número total de traqueidas del "abeto balsámico" *Abies balsamea* (L.) Mill. (Chen et al., 2019), observaciones de Lupi et al. (2012) registraron que el incremento de la Ts favorece con el inicio más prematuro de la formación de madera de "abeto negro" *Picea mariana* Britton, Sterns y Poggenb.) en Quebec (Canadá). Así como en el inicio del crecimiento primaveral al alterar la disponibilidad de agua y nutrientes (Müller et al., 2016). Por otro lado, se describe que el calentamiento del suelo disminuye los contenidos de L, pH, cal, N total, Ca⁺, Mg, K y CIC, ocasionando también un incremento de la arena (A), de la estabilidad de agregados y de la conductividad eléctrica, así como un aumento parcial del K⁺ y P (Osman, 2013).

2.1.11. Textura del suelo (TxS)

La textura del suelo ejerce un efecto directo en la capacidad de retención de agua, CIC, la capacidad de producción y las variaciones de pérdida de N (Lund et al., 2001) y presenta múltiples aplicaciones como, en la simulación de procesos de agua y energía de la superficie terrestre y cálculos de energía geotérmica (Malek et al., 2021). La presencia de una mayor capacidad de agua disponible de los suelos, se relacionan con las clases texturales franco arenoso y arcilloso, esto se debe al contenido favorable de poros de mediano y pequeño tamaño en las clases texturales finas (Pekeć et al., 2013).

2.2. Propiedades químicas del suelo

Las partículas inorgánicas del suelo contienen nutrientes catiónicos tales como K, Na, Ca, Mg, Mn, Zn y Cu, mientras que las partículas orgánicas de esta fase proveen la principal reserva de N, y en una extensión algo menor de P y S (Mengel & Kirkby, 2001). A continuación, se detallan algunos de ellos.

2.2.1. Carbono (C)

La concentración de C en el suelo se encuentra fuertemente relacionado con la temperatura y la al-

itud (Ma & Chang, 2019). A nivel mundial, la vegetación y los suelos forestales contienen alrededor de 1146 petagramos de C, alrededor del 37% de este C se alojan en bosques de latitudes bajas, el 14% en latitudes medias y el 49% en latitudes altas. Más de dos tercios de C en los ecosistemas forestales está contenido en suelos y depósitos de turba asociados (Quinteros-Gómez et al., 2021; Beaulne et al., 2021). Por otro lado, las reservas de C de la hojarasca se depositan a partir del follaje de las especies forestales, conformando asimismo la capa del horizonte de la MO del suelo, que contiene aproximadamente el 18% del carbono orgánico del reservorio del suelo - COS (Bleam, 2017). En este sentido, se puede intuir que la fuente continua de reserva de COS puede ser afectada por la fluctuación de la masa de hojarasca (Wang et al., 2019). Evaluaciones en bosques de Rajasthan (India), evidenciaron que la reserva de C del suelo presenta mayor concentración en la capa del suelo de 0 cm a 30 cm (Singh et al., 2022). Estudios recientes, relacionan la concentración de COS con el tipo de especies forestales, en los bosques templados en la Reserva de la Montaña Baihua (China) se evidenció que el bosque de "abedul" *Betula dahurica* Pall. tienen la capacidad de aumentar y acumular C en el suelo, en comparación que los bosques de "pino" *Pinus tabuliformis* Carrière y "alerce" *Larix principis-rupprechtii* Mayr (Liang et al., 2021). Es conocido que, aunque la asimilación fotosintética de C sucede sólo con la luz, los procesos de crecimiento y sustento que demandan C acontecen durante todo el ciclo día-noche (Walter & Schurr, 2005; Nozue & Maloof, 2006). Los productos inmediatos de la asimilación fotosintética del C se dividen en sacarosa (inmediatamente disponible para el crecimiento) y almidón, que se acumula en las hojas durante el día. Por la noche, el almidón se descompone para producir sacarosa (Smith & Stitt, 2007).

La mayor parte del C utilizado por las plantas no es asimilada en lugares fijos, sino que se transporta a otras regiones metabólicamente activas. Este transporte tiene lugar en el floema, que forma parte del sistema vascular, y traslada los carbohidratos desde la fotosíntesis y los órganos de almacenamiento (fuentes) hasta las zonas de crecimiento activo y metabolismo (sumideros). Dado que el transporte de carbono está influenciado tanto por las actividades de las fuentes como de los sumideros, puede integrar los cambios que se producen en toda la planta y, por tanto, puede afectar a todo, desde el crecimiento y la distribución hasta la defensa y la reproducción (Conti & Díaz, 2013; Savage et al., 2016), p. ej. los tejidos lesionados e infectados

suelen recibir grandes cantidades de carbono del floema, una respuesta que puede estar estimulada por la descomposición enzimática de los azúcares (Berger et al., 2007; Savage et al., 2016).

Los árboles deben soportar periodos de estrés asociados a acontecimientos previsibles (la estacionalidad) e imprevisibles (la sequía y los herbívoros); que requieren cambios en la asignación y el uso de recursos para sobrevivir. Por ello, desde los carbohidratos hasta los terpenos, el carbono (C) es la espina dorsal química de muchos recursos fundamentales en el funcionamiento de las plantas (Ma et al., 2020; Prats & Furze, 2023). La asignación del carbono (C) almacenado es clave para la supervivencia de los árboles en condiciones adversas, como el cierre de las copas seguido de la sombra de árboles vecinos altos, o el rebrote satisfactorio tras daños graves como los causados por el viento (Klein et al., 2016).

La concentración de C varía en toda la estructura del árbol, así los tallos de *Pinus pinaster* Aiton presentan concentraciones de C más altas que en sus raíces (Bert & Danjon, 2006). Del mismo modo se reportaron oscilaciones de contenidos de C entre el 48.4% en las raíces y el 50.1% en los órganos reproductivos (Ma et al., 2020). Otros reportes, anotan que la asignación de carbono (C) a las raíces finas constituye de hasta el 30% (Hirata et al., 2026) al 67% de la producción primaria neta anual (Matamala et al., 2003).

2.2.2. Capacidad de intercambio catiónico (CIC)

En las especies vegetales la CIC difieren considerablemente, mejor dicho, en el número de sitios de intercambio de cationes (aniones fijos; R-COO⁻), situados en las paredes celulares. Sin embargo, la CIC de suelos, es un valor que indica la capacidad del suelo para retener nutrientes catiónicos, y los abundantes cationes del suelo evitan la lixiviación (Unanaonwi, 2011; Emamgolizadeh et al., 2015). Los suelos arenosos con reducida MO presentan una CIC baja, lo que conlleva a que el suelo sea capaz de retener sólo una mínima cantidad de nutrientes aplicados en la fertilización (Emamgolizadeh et al., 2015). Sin embargo, los suelos arcillosos con alta MO presentan una CIC mucho mayor para retener cationes (Unanaonwi, 2011). La CIC puede afectar indirectamente a la velocidad y selectividad de la entrada de iones en las células de la raíz y a los movimientos apoplásticos de iones. Se ha mencionado que esto podría explicar la correlación positiva entre la CIC de la raíz y la relación entre la concentración de Ca²⁺ y K⁺ en diferentes especies de plantas (Mattos et al., 2020). Se ha demostrado que el incremento del rendimiento de la goma de *Acacia*

senegal (L.) Britton, en plantaciones del Norte de Guinea (Nigeria), se relaciona con el incremento del 53% basado en el aumento de la CIC del suelo (Unanaonwi, 2011).

2.2.3. Materia orgánica (MO)

La MO es de vital importancia ecológica puesto que influye en la salud del suelo, en la productividad ecosistémica, afecta a la calidad del clima, en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, incluida la agregación del suelo, el intercambio iónico y la circulación de nutrientes (Osman, 2013). Los desperdicios vegetales (hojarasca, los tallos, las cortezas, las flores, los frutos y troncos) son la primordial fuente de materia orgánica del suelo - MOS (Osman, 2013; Wang et al., 2019).

La MOS se constituye de tres fracciones fundamentalmente: residuos frescos no descompuestos, materiales en descomposición y parcialmente descompuestos, y un producto altamente descompuesto y estable (Osman, 2013). Otra fuente importante de MO es la senescencia y muerte de las raíces finas. Es así que los árboles reabsorben los nutrientes minerales de las raíces senescentes en el suelo (Niinemets & Ostonen, 2021). Estudios de calidad de sitio de *Cinchona pubescens* Vahl. en el bosque montano La Palma, Chota (Perú), reportan la existencia de asociaciones medias entre la MO y la altura de esta especie (Rufasto-Peralta et al., 2023).

2.2.4. pH

El pH del suelo administra múltiples interacciones químicas entre planta-suelo, especialmente la disponibilidad de micronutrientes e iones tóxicos, debido a su influencia en la solubilidad (Offord et al., 2014). Por ende, interviene en la fertilidad del suelo. El valor de pH varía dinámicamente según factores como el material original y la meteorización (Fazekašová et al., 2013; Song et al., 2020). Sin embargo, se debe observar atentamente el ajuste de la reacción del suelo (Tabla 2). En suelos con pH que están por debajo de 5.5, debido a la liberación de iones de aluminio y sus efectos tóxicos en las plantas (Fazekašová et al., 2013), a pH bajos, incrementa la disponibilidad de Fe, Mn, Cu y Zn, Al y Mn, mientras que, a pH alto, estos suelos presentan mayor cantidad de Cr, Co, Ni, Fe y Mg;

asimismo, con un déficit de N, P, K y Ca (Atwell et al., 2003). El pH en relación con la CIC, influyen en la formación de comunidades microbianas del suelo (Romanowicz et al., 2016; Lopes et al., 2021). Un estudio reciente reportó que la concentración de Zn, Se, Co, Cr y Mo en hongos forestales está determinado por el pH ácido del suelo (Stojek et al., 2024).

2.2.5. Salinidad (SLD)

Los suelos salinos presentan una demasía de sales solubles como cloruros y sulfatos de Na, K, Ca y Mg, con presencia o no de nitratos, carbonatos, bicarbonatos y boratos. La concentración de sales en los extractos de saturación del suelo es proporcional a su conductividad eléctrica (Osman, 2013). El estrés abiótico provocado por periodos de sequía por mucho tiempo ocasiona una reducción del potencial hídrico del suelo, y como consecuencia de ello, aumenta la cantidad de sales en el suelo (García et al., 2019). Los árboles son afectados por la salinidad del suelo por dos motivos: 1). Disminución de la absorción de agua debido a la reducción del potencial osmótico y 2). Efectos específicos de los iones. Para superar estos desequilibrios, las plantas exhiben principalmente diferentes mecanismos de tolerancia fisiológica. Como se describe en suelos salinos, calcáreos y metalíferos las plantas pueden: 1). Excluir nutrientes a nivel radicular; 2). Secuestrar y acumular el exceso de nutrientes en órganos subterráneos, restringiendo así su translocación a las partes aéreas de la planta; o 3). translocar el exceso de elementos a los brotes, lo que requiere tolerar altas concentraciones de estos elementos en las partes aéreas de la planta (Cera et al., 2023).

El agua no se traslada hacia el interior de la planta e incluso podría moverse osmóticamente desde las células al suelo con un contenido elevado de sal, este aumento tiende a atraer el agua hacia la solución salina (Osman, 2013), lo que ocasiona deshidratación por pérdida de agua y nutrientes, por no poder absorber agua (estrés osmótico). Ocasionando la reducción de variables estructurales como la altura de los árboles, el DAP, el área basal del rodal, el área foliar, los nutrientes, el crecimiento y la productividad, lo que en última instancia reduce la calidad del sitio (Ahmed et al., 2022).

Tabla 2
Categorías de pH e iones preponderantes en la solución del suelo en distintos tipos de suelo

Tipos de suelos	Rango de pH	Iones preponderantes en la solución del suelo
Suelos forestales sódicos	8,5 – 10,0	Na ⁺ , Ca ²⁺ , Cl ⁻ , HCO ₃ ⁻
Suelos forestales calcáreos	7,5 – 8,0	Ca ²⁺ , Mg ²⁺ , K ⁺ , Na ⁺ , CO ₃ ²⁻ , NO ₃ ⁻
Suelos forestales tropicales	4,0 – 6,0	Ca ²⁺ , Mg ²⁺ , K ⁺ , Al(OH) ₃ ⁺ , H ⁺ , CO ₃ ²⁻ , NO ₃ ⁻ , SO ₄ ²⁻
Suelos forestales de manglares	7,0 – 8,0	Ca ²⁺ , Mg ²⁺ , K ⁺ , Na ⁺ , Cl ⁻ , HCO ₃ ⁻ , CO ₃ ²⁻ , NO ₃ ⁻ , SO ₄ ²⁻
Suelos forestales templados	3,0 – 5,0	Ca ²⁺ , Mg ²⁺ , K ⁺ , Al(OH) ₃ ⁺ , H ⁺ , CO ₃ ²⁻ , NO ₃ ⁻ , SO ₄ ²⁻
Suelos de turba	3,5 – 4,5	H ⁺ , Fe ²⁺ , Al ³⁺ , CO ₃ ²⁻
Suelos forestales ácidos costeros de sulfato	2,0 – 4,0	H ⁺ , Fe ²⁺ , Fe ³⁺ , Al ³⁺ , SO ₄ ²⁻

El avance de la genética ha permitido determinar genes resistentes a la salinidad en especies forestales, tal como el gen NHX en *Populus euphratica* Olivier (Ye et al., 2009), *Eucalyptus globulus* Labill. (Baltierra et al., 2013), *Populus euphratica* Olivier (Meng & Wu, 2018) y *Eucalyptus grandis* W. Hill (García et al., 2019).

2.2.6. Macronutrientes

Son nutrientes requeridos por las plantas en cantidades más significativas, estos son: Azufre (S), Calcio (Ca), Fósforo (P), Magnesio (Mg), Nitrógeno (N) y Potasio (K) (Bulya et al., 2023). Se ha reportado que, en los tejidos de ramas, el tronco y las raíces, la concentración de los elementos principales siguió el orden de concentración siguiente $K > N > Mg > Ca > P$, mientras que en las hojas fue $N > K > Mg > Ca > P$. La mayor absorción total de nutrientes por hectárea se produjo en el tronco, seguido de las ramas, las raíces y las hojas. De la absorción total de nutrientes de 6167.7 kg/ha, las contribuciones de varios nutrientes fueron N (2010.6 t ha⁻¹), P (196.3 t ha⁻¹), K (2123.8 kg ha⁻¹), Ca (832 kg ha⁻¹) y Mg (1005 kg ha⁻¹) (Shanmughavel et al., 2001).

2.2.6.1. Azufre (S)

El azufre es fundamental en el crecimiento y desarrollo de las plantas; el sulfato (SO_4^{2-}) es el recurso inorgánico que contiene S en condiciones naturales. Es el macronutriente encargado de controlar las respuestas de las especies a los metales pesados tóxicos (Ma et al., 2018; Zenda et al., 2021). Ocupando el cuarto lugar después del N, P y K, con un contenido total de S en los tejidos vegetales que oscila entre el 0.3% y el 7.6%. Específicamente, el S es un componente de los aminoácidos cisteína (Cys) y metionina (Met), que son esenciales para la estructura primaria de las proteínas y la función enzimática (Hell et al., 2008; Kow & Nabwami, 2015; Zenda et al., 2021). También, es un componente de los oligopéptidos (glutatión; GSH), vitaminas y co-factores (Zenda et al., 2021; Khanzada et al., 2022). Se reportan la existencia de metabolitos secundarios que contienen S como glucósidos, estos son un derivado de aminoácidos y se han informado alrededor de 120 estructuras moleculares (Hopkins et al., 2009). Es un compuesto clave en clorofila. Por ende, S desempeña un papel fundamental en la función catalítica o electroquímica de las biomoléculas en las células (Mazid et al., 2011; Mazid et al., 2011). Los suelos concentran formas inorgánicas y orgánicas de S. En los suelos salinos y sódicos prevalecen las sales inorgánicas. En ambientes aeróbicos, el S inorgánico se encuentra especialmente

como sulfato (SO_4^{2-}), siendo esta la manera como las especies absorben mayores fragmentos del S. Asimismo, las especies pueden adsorber S de la atmósfera, donde se presenta como SO_4^{2-} y H_2S (Maathuis, 2009). Los genes que codifican los transportadores de sulfato, de los grupos 1, 2 y 4 (*SIST1.1*, *SIST1.2*, *SIST2.1*, *SIST2.2* y *SIST4.1*) están controladas por SULTR en plantas (Zuchi et al., 2015), y están involucrados en la absorción de sulfato por las raíces, en particular, en condiciones limitadas de S (Barberon et al., 2008). Se ha registrado que un alto suministro de S estimula la tolerancia y bioacumulación de Pb y reduce su toxicidad en *Populus* sp., *P. canescens* (Aiton) Sm. y *P. nigra* L. (C. Ma et al., 2018); (Shi et al., 2022).

2.2.6.2. Calcio (Ca)

El calcio es un catión divalente relativamente grande con un radio iónico hidratado de 0,412 nm y una energía de hidratación de 1577 J mol⁻¹. Una gran cantidad suele estar capturado en las vacuolas. La totalidad de sus funciones como componente estructural o regulador de las macromoléculas, se relacionan con la propiedad de coordinación, por ende, suministra enlaces moleculares estables pero reversibles (Marschner, 2013). Las especies forestales, ejecutan la señalización de calcio (Ca^{2+}) para organizar las respuestas adaptativas de las plantas. Las proteínas quinasas dependientes de Ca están ampliamente involucradas en la regulación de diferentes estímulos de estrés biótico y abiótico (Zhang et al., 2022).

Cumple una función estructural en la pared celular, ocasionando una resistencia de las plantas a las enfermedades al aumentar las características anatómicas (Mattos et al., 2020). Es vital en el transporte de la savia o el látex a la pared celular, donde se retiene y puede fluir en forma líquida durante la gómosis (Unanaonwi, 2011). Evaluaciones de la eficiencia en el uso del agua de *Pinus tabulaeformis* Carrière, *Quercus mongolica* Fisch. ex Turcz. y *Platycladus orientalis* (L.) Franco, reflejan una relación positiva con el Ca del suelo, encontrándose, un estrecho ajuste entre la absorción de agua y Ca (Yin et al., 2022).

2.2.6.3. Fósforo (P)

La disponibilidad de P es imprescindible en el crecimiento de las plantas y la producción de biomasa. Curiosamente, inclusive si las cantidades de P en el suelo son elevadas, las raíces sólo asimilan una porción muy reducida de este elemento, representado por iones de fosfato libres (Pi) en el suelo (Plassard, 2018). El P tiene una participación central en la mayoría de los procesos fisiológicos y metabólicos

como: el almacenamiento de energía celular, la función estructural molecular, tales como los ácidos nucleicos (ADN y ARN), enzimas, fosfoproteínas y fosfolípidos (Netzer et al., 2017; Plassard, 2018). Así como, en las reacciones de fosforilación y desfosforilación en las células vegetales, necesarias para el crecimiento normal y la producción de frutos (Mattos et al., 2020).

Primordialmente, las plantas absorben formas inorgánicas de P (HPO_4^{2-} o H_2PO_4^-) (Zhang et al., 2019). Mientras que el fosfato (PO_4^{3-}) interviene en la formación de aceites, almidones, azúcares y látex (Unanaonwi, 2011). En ecosistemas forestales, existen deficiencias de P, ante esto los árboles han desarrollado estrategias para absorber este elemento: 1). Incrementan la asimilación de P variando la arquitectura y las propiedades de las raíces, 2). Removilizar P de hojas senescentes para limitar la pérdida de Pi, 3). Fomentan la acumulación de P cuando la disponibilidad de Pi es alta y reciclan estas reservas cuando la disponibilidad de Pi es baja y el requerimiento de la planta es elevada y, 4). Forman simbiosis con micorrizas (Niederberger et al., 2017; Plassard, 2018). En este último, se puede referir a hongos ectomicorrizas (EeM) que efectúan la liberación de Pi del P mineral insoluble a través de la excreción de aniones orgánicos de bajo peso molecular como el oxalato (Plassard & Dell, 2010). Por lo tanto, P influye significativamente en la diversidad fúngica del suelo (Song et al., 2020).

2.2.6.4. Magnesio (Mg)

El contenido de Mg en la mayoría de los suelos está generalmente en el rango de 0.05% para suelos arenosos y 0.5% para suelos arcillosos. Niveles más altos se encuentran en suelos arcillosos, debido a que Mg se encuentra como minerales ferromagnesianos, relativamente fácil meteorizables como la biotita, serpentina, hornblenda y olivina (Mengel & Kirkby, 2001). Es primordial para la clorofila y trascendental cofactor de varias enzimas.

Del mismo modo, cumple una función notoria en la carga del floema al proporcionar el transporte de carbohidratos desde el mesófilo foliar a las células compañeras y al tejido vascular (Mattos et al., 2020). Se ha evaluado en cítricos, que el factor de transferencia de Mg, evidenció que, frente a una insuficiencia de Mg, se optimizó la traslocación de Mg de los órganos principales a los órganos secundarios, lo que se correlaciona con la distribución subcelular y las formas químicas de Mg (Xu et al., 2022). Siendo absorbidas por las plantas en cantidades más bajas que el Ca^{2+} o K^+ , en los tejidos vegetales constituye la materia seca con 0.5% (Mengel & Kirkby, 2001; Ahmed et al., 2023).

2.2.6.5. Nitrógeno (N)

El nitrógeno disponible para las especies de la mayoría de los ecosistemas forestales es la consecuencia de la degradación biológica de la materia orgánica, que incrementa al elevarse la temperatura (Ho et al., 2020). Este proceso se da en dos pasos, amonificación y nitrificación (Wang et al., 2016). El N es el elemento que es necesario en grandes cantidades por las plantas, entre 1% a 5% de la materia seca total de la planta se constituye de N (Tariq et al., 2023). Es un componente integral de proteínas, ácidos nucleicos, clorofila, coenzimas, fitohormonas y metabolitos secundarios (Farhan et al., 2024). Una red más amplia de metabolismo asociado con N, comprende 1660 interacciones entre 431 genes, 345 factores de transcripción y 98 promotores (Lebedev et al., 2021).

Dado que el metabolismo del N interactúa con una amplia variedad de procesos celulares diferentes, esta red también incluye genes que regulan el metabolismo del carbono y las respuestas hormonales. Su disponibilidad en el suelo forestal es variable en el tiempo y en el espacio, estando sujeto a las características edáficas como la textura, el pH, la humedad y la actividad microbiana. Las especies forestales en suelos subtropicales toman el amonio como fuente de N, seguido de nitrato y la glicina como N orgánico (Li et al., 2016). En ese sentido, el N para las raíces es un factor decisivo para el crecimiento y desarrollo de las plantas (Marschner, 2013), asimismo, influye considerablemente en la composición de la comunidad bacteriana del suelo (Song et al., 2020).

La salinidad, juega un papel determinante en la absorción de N, reduciendo la concentración de clorofila, la conductividad hidráulica de las raíces, la transpiración de las plantas, la adquisición de N y el crecimiento (Mattos et al., 2020). Se ha observado que, tanto en hojas como en raíces, el proceso de reabsorción de N se activa durante la senescencia de estos órganos (Wojciechowska et al., 2020). Un análisis de regresión lineal simple del rendimiento de goma influenciado por el N en el bosque natural de *Senegalia senegal* (L.) Britton [Sin: *Acacia senegal* (L.) Willd]. en la sabana del Norte de Guinea (Nigeria), arrojó el modelo de predicción $\text{Log } Y(g) = 3.954 + 0.248 \text{ LogNt (Cmol kg}^{-1})$ [$R^2 = 0.70$, $\text{SE} = 0.014$, $n=10$], demostró que este elemento representó el 70% de la variación en el rendimiento de goma de esta especie (Unanaonwi, 2011).

2.2.6.6. Potasio (K)

El potasio se presenta en cantidades considerablemente elevadas en la mayoría de las especies, K juega un papel central en la economía del agua de

las plantas, esencialmente a través de la osmorregulación y el sostenimiento de la turgencia celular (Erel et al., 2014), en la expansión o elongación celular, los movimientos estomáticos de carbohidratos y la activación de enzimas en la respiración, en la fotosíntesis y la estabilización del pH celular (Fromm, 2010; Mattos et al., 2020).

La regulación de la homeostasis intracelular de K^+ es fundamental para mediar las respuestas adaptativas de las plantas a una gran gama de estrés abióticos y bióticos, incluida la sequía, la salinidad y estrés oxidativo (Anschütz et al., 2014; Erel et al., 2014). En la formación de madera, se observan variaciones en los niveles de K^+ , que se relacionan significativamente con el ancho radial y el potencial osmótico de la zona cambial, indicando que K también cumple un papel osmótico significativo en el proceso de expansión de las células cambiales (Fromm, 2010).

2.2.7. Micronutrientes

Son aquellos nutrientes que las plantas necesitan en menor cantidad, como: Cloruro (Cl), Boro (B), Cobre (Cu), Hierro (Fe), Manganeseo (Mn), Molibdeno (Mo), Níquel (Ni) y Zinc (Zn) (Bulya et al., 2023). Los micronutrientes son componentes estructurales que favorecen la germinación, el vigor de las semillas y el crecimiento de los cultivos, así como activadores de enzimas; por lo tanto, aunque los micronutrientes intervienen en una gama muy reducida de ámbitos, sus deficiencias pueden causar pérdidas significativas en la producción (Gomes-Machado et al., 2023).

2.2.7.1. Boro (B)

La composición química y la descomposición de la hojarasca en relación con B, y singularmente con el crecimiento de raíces, se encuentra relacionados con el secuestro de C en los suelos forestales, con el B soluble en agua caliente y el B relacionado orgánicamente en el suelo (Lehto et al., 2010; Turner et al., 2021). Las cantidades de B en el agua del suelo son relativamente bajas (Lehto et al., 2010), como consecuencia de la lixiviación cuando el pH del suelo se halla dentro del rango ácido, donde el B prevalece como ácido bórico (H_3BO_3), y por la fuerte adsorción del anión borato (BOH^{4-}) a oxihidróxidos de hierro y aluminio, minerales arcillosos, materia orgánica y carbonato de calcio cuando el suelo tiene un pH neutro a alcalino (Botelho et al., 2022).

Se reporta que B se encuentra disponible para los árboles en el suelo en forma de ácido bórico (H_3BO_3), siendo absorbido en el fenómeno de transpiración (Mengel & Kirkby, 2001). El B está involucrado en la estructura, la biosíntesis y la lignificación de las células vegetales, formando la estruc-

tura péctica en las paredes celulares primarias, asimismo, es fundamental para el mantenimiento de la funcionalidad de los vasos vasculares (Lehto et al., 2010; Wimmer & Eichert, 2013) y aliviar la toxicidad del aluminio (Yan et al., 2022). Al B se le atribuye como un elemento crítico en el mantenimiento de la salud en plantaciones de pino, no reportándose deficiencias en bosques naturales, esto debido a que las especies han evolucionado en estos ecosistemas con muchos déficits nutricionales. Se ha estimado que el ingreso anual de B a través de las precipitaciones oscila entre 3 y 29 g ha⁻¹ año⁻¹, estando correlacionadas con fuentes oceánicas. El *Pinus radiata* D. Don requiere al menos 20 mg Kg⁻¹ de B para su crecimiento y desarrollo (Turner et al., 2021). Evaluaciones en rodales de "píceas" *Picea abies* (L.) H. Karst. en el Este de Finlandia, se registraron concentraciones de B de 0.9 - 2.4 kg ha⁻¹ entre los árboles, la capa orgánica y la capa de suelo mineral de 0 - 10 cm. Siendo el total de B contenido en los árboles entre el 38% al 49% de la cantidad de este elemento en los rodales (Tamminen et al., 2012).

La toxicidad del B en especies forestales es poco común, pero surge de una variedad de factores, como aplicación irregular de fertilizantes de B con el fin de prevenir la deficiencia de este elemento (Botelho et al., 2022; Kohli et al., 2023).

La ausencia de B inhibe el crecimiento de las raíces, por ende, disminuye la capacidad de las especies para absorber nutrientes (Wimmer & Eichert, 2013). Por otro lado, el incremento de las concentraciones de compuestos fenólicos en plantas con deficiencia de B y la posible variación de la concentración de lignina, afectan los mecanismos de defensa de las plantas contra la herbivoría y los patógenos, la liberación de nutrientes y carbono a través de la descomposición (Lehto et al., 2010).

2.2.7.2. Cobre (Cu)

Aproximadamente el 50% de los suelos presentan bajas concentraciones de Cu disponible para las plantas, siendo la absorción de Cu por la planta como la eficiencia en el uso del Cu son esenciales para la productividad de las especies (Moreira et al., 2022). En los suelos, el incremento de la concentración de Cu se relaciona con la elevada afinidad de la unión catiónica de Cu y Zn con otros grupos funcionales reactivos presentes en los componentes de la fase mineral y orgánica del suelo (Schramel et al., 2000). Es un compuesto de distintas enzimas, que se localizan preferentemente en los cloroplastos y parte de la plastocianina (Gomes-Machado et al., 2023). Cu presenta una colaboración positiva en los procesos metabólicos de las plantas como la respi-

ración, la fotosíntesis, la reproducción y el metabolismo de los carbohidratos (Kabata, 2011; Hammerschmitt et al., 2020). La translocación de Cu desde las raíces a los brotes ocurre a través del xilema y no es fácilmente retranslocado por el floema (Moreira et al., 2022).

2.2.7.3. Cloro (Cl)

El cloro está siempre presente en los ecosistemas forestales, tiene la forma de solución acuosa como el ion monovalente Cl^- . Sus sales son fácilmente solubles, el movimiento del Cl en el suelo es elevado y su cantidad en el suelo presenta un amplio rango de variación y desempeña un papel importante en la osmorregulación y el movimiento de los estomas (Broadley et al., 2012). Una deficiencia de Cl origina tallos quebradizos y hojas marchitas (Basantes Morales, 2016).

2.2.7.4. Hierro (Fe)

Pese a la gran cantidad de Fe en los suelos, la baja solubilidad de los minerales que contienen Fe restringe su disponibilidad en la mayoría de los suelos (Sisó Terraza et al., 2016). Se ha reportado que en las plantas el Fe habitualmente se relaciona con el S cuando se encuentra unido a proteínas Fe-S, lo que indica que estos grupos son el mayor sumidero de Fe dentro de la planta (Balk & Pilon, 2011). Las plantas han desarrollado dos estrategias diferentes: la estrategia de reducción y la estrategia de quelación, para movilizar el Fe (III) insoluble en la rizósfera y transportarlo a través de la membrana plasmática (Broadley et al., 2012; Ivanov et al., 2012).

En el xilema, el Fe es transportado a las hojas como Fe (III), probablemente quelado por citrato. En los árboles el aumento de su capacidad para convertir el Fe férrico extracelular en Fe ferroso es parte de una serie de eventos fisiológicos y morfológicos que actúan en conjunto para lograr niveles internos apropiados de Fe (Tsai & Schmidt, 2017).

Este mineral participa en muchas rutas metabólicas cruciales en las plantas, como la síntesis de clorofila, la fotosíntesis, la respiración, en el sistema de peroxidasa, biosíntesis de ARN y hormonas, la fijación de N, la asimilación de sulfatos y la biosíntesis de clorofila (Broadley et al., 2012; Aksoy et al., 2013). Los niveles de expresión de genes que codifican unidades del mecanismo de ganancia de Fe como FRO2 e IRT1, están bajo regulación transcripcional en condiciones limitadas de Fe, ya que sus niveles de ARNm incrementan en respuesta al déficit de este elemento (Vert et al., 2002; Connolly et al., 2002). Se ha reportado, que un déficit de Fe provoca clorosis y redujo el crecimiento de los brotes de *Populus* sp. (Chen et al., 2019).

2.2.7.5. Manganeso (Mn)

El Mn desempeña un papel importante en la elongación celular, la actividad catalizadora en procesos enzimáticos, la síntesis de clorofila en la fotosíntesis, mientras que la carencia de Mn inhibe la síntesis de lípidos y metabolitos secundarios (Gomes-Machado et al., 2023). Las funciones de activación enzimática, biosíntesis, transferencia de energía y regulación hormonal del Mn son esenciales para la formación, el desarrollo y la maduración de las semillas. Así pues, por su propia naturaleza, el Mn puede estar directa o indirectamente relacionado con la calidad fisiológica de las semillas (Fageria, 2001; Melarato et al., 2002). El Mn del suelo se encuentra en tres estados de oxidación, mejor dicho, la forma fitodisponible Mn^{2+} , de igual manera las formas insolubles, pero fácilmente reducibles Mn^{3+} y Mn^{4+} . El estado redox de Mn y, por lo tanto, su biodisponibilidad está determinado considerablemente por la concentración de Mn del suelo, el pH y electrones (Eh/pE), mientras que los factores ambientales, como la intensidad de la luz y la temperatura, interactúan con la fitotoxicidad de Mn (Fernando & Lynch, 2015). Los niveles de Mn en el suelo son ampliamente más elevados que los de Cu y Zn. Bajo escenarios muy secos, las sales de Mn en el suelo tienden a deshidratarse irreversiblemente volviéndose así menos disponibles (Mengel & Kirkby, 2001). Se ha identificado en el genoma de "álamo" *Populus* sp. el gen NRAMP3 tiene la función de control del transporte de Mn de célula a célula (Pottier et al., 2022).

2.2.7.6. Molibdeno (Mo)

El Mo es un componente esencial de dos importantes enzimas vegetales, la nitrogenasa y nitrato reductasa. La primera es la enzima más importante en el proceso biológico de fijación del N_2 en todos los organismos fijadores (Gomes-Machado et al., 2023). Además, el Mo es un donante de electrones en la reducción de nitrato a nitrito. Por lo tanto, un suministro inadecuado de Mo no sólo afecta a algunas de las funciones de este elemento, sino también a algunas de las funciones relacionadas con el N (Oliveira et al., 2015). En el suelo, el anión molibdato es la única manera de Mo disponible para bacterias, plantas y hongos, por lo que es conocido que más de 50 enzimas requieren del Mo (Mendel, 2013). El Mo natural de las rocas es sustancial para los ecosistemas terrestres como oceánicos, como cofactor básico de la nitrogenasa, que es usada por los microorganismos para fijar el nitrógeno atmosférico (Gardner et al., 2014), la actividad de Mo aumenta con la elevación del pH (Bavaresco et al., 2021). Evaluaciones de contenido de Mo en bos-

ques tropicales de Panamá, arrojaron que las concentraciones más altas se encontraban en las precipitaciones, en las aguas superficiales del suelo que en las aguas subterráneas y corrientes en contacto con las rocas subyacentes y la saprolita meteorizada (Gardner et al., 2014). Por otro lado, el suministro foliar de Mo optimizó la actividad de la NRasa en hojas o raíces y aumentó la absorción de nitrato por parte de las raíces en 30% a 40%. En consecuencia, aumentó el contenido de N en las raíces, ramitas y hojas de las plantas (Hippler et al., 2017).

2.2.7.7. Níquel (Ni)

El Ni se considera un micronutriente esencial para las plantas porque es un activador de la ureasa. Se ha demostrado que el níquel activa un isómero de la enzima glioxalasa I, se trata de un isómero de la enzima metilglioxal (MG) (Bhalerao et al., 2015). Este isómero desempeña un papel importante en la degradación del metilglioxal (MG), un potente compuesto citotóxico producido de forma natural en el metabolismo celular. El glutatión reducido (GSH) se consume y regenera durante la desintoxicación del MG producido durante el estrés (Fabiano et al., 2015). El Ni se relaciona íntimamente al Co y Fe tanto en sus propiedades químicas como fisiológicas (Mengel & Kirkby, 2001; Broadley et al., 2012). Los suelos albergan muy pequeñas concentraciones de Ni, usualmente menor a 100 ppm (Mengel & Kirkby, 2001). También está involucrado funcionalmente en nueve proteínas (Li & Zamble, 2009), entre ellas la metil-coenzima M reductasa, superóxido dismutasa, la glioxilasa dependiente de Ni, la aci-reducta dioxigenasa, la NiFe-hidrogenasa, monóxido de carbono deshidrogenasa, la acetil-CoA descarboxilasa y la metileneureasa, de las cuales la ureasa y la proteína accesoria Ni-ureasa (Eu₃) involucrado funcionalmente en la planta (Freyermuth et al., 2000). Mientras que en suelos con elevadas concentraciones de Ni, se registran bajas cantidades N, P y K, una proporción Ca/Mg desequilibrada y altos niveles de metales pesados fitotóxicos, en particular Ni (Chiarucci & Baker, 2007).

2.2.7.8. Zinc (Zn)

El zinc forma parte de los procesos fisiológicos y metabólicos como cofactor de las enzimas, implicado en la unión de proteínas, la regulación de la actividad enzimática y la transducción de señales (Souza et al., 2020), incluyendo mecanismos pasivos y activos de protección (Serrano et al., 2023). Participa en la estructura y funcionamiento de más de 300 enzimas, p. ej. anhidrasa carbónica, deshidrogenasa alcohólica, fosfato alcalino, carboxi pepsidasa, fosfolipasa, superóxido dismutasa (SOD) y

ARN polimerasa, que participan en la regulación de diversos procesos bioquímicos y procesos fisiológicos como división celular, síntesis de proteínas, fotosíntesis, transcripción de genes, metabolismo de ácidos nucleicos (Cakmak, 2000; Saboor et al., 2021).

Los suelos calcáreos, arenosos, húmedos, alcalinos, baja MO y con alto contenido en fosfatos suelen ser deficientes en Zn (Saboor et al., 2021). En suelos no fertilizados, la concentración de Zn oscila entre 10 y 300 mg Zn/kg y una media de 50-55 mg Zn/kg de suelo (Alloway, 2013). Zn está relacionado directamente con los brotes reproductivos y vegetativos de las plantas, se han identificado tres pasos relevantes en la acumulación y utilización de Zn en especies caducifolias: 1). El Zn se almacena preponderantemente en los nudos del tallo que subtienden las yemas apicales y axilares; 2). Se asimila como fitato de Zn antes de la latencia y, 3). En primavera, se libera indudablemente para ser utilizada durante el proceso de brotamiento, seguido del crecimiento meristemático (Xie et al., 2020).

Sin embargo, en concentraciones de 300 mg Zn Kg⁻¹ ocasiona fitotoxicidad (Serrano et al., 2023), lo que provoca reducción en crecimiento de plántulas, desequilibrios nutricionales, principalmente en las raíces y reduce la actividad de la nitrogenasa. Evaluaciones de toxicidad por Zn en *Mimosa caesalpiniiifolia* Benth., *Erythrina crista-galli* L. (Sin: *Erythrina speciosa* Tod.) y *Schizolobium parahyba* (Vell.) SFBlake, reportan que el contenido de pigmentos fotosintéticos en hojas disminuyó un 40%, infiriendo que elevadas concentraciones de Zn interfieren con su biosíntesis y alteran el contenido de poliaminas foliares y aminoácidos libres (Souza et al., 2020).

2.3. Propiedades biológicas del suelo

La parte biológica del suelo es sumamente compleja y dinámica, desempeña un papel fundamental en la fragmentación, transformación y translocación de materiales orgánicos en él, además, aportan considerables cantidades de biomasa al suelo y mejoran algunas de sus propiedades físicas (Calderón et al., 2018). Las plantas vecinas se comunican a través de exudados radiculares y sustancias químicas volátiles informativas. Las puntas de las raíces también se comunican con hongos micorrízicos, formando una red completa raíz-hongo.

Empezando por las angiospermas, más del 90% de las plantas forman este tipo de redes simbióticas, que mejoran el estado nutricional de las plantas al proporcionarles agua y nutrientes vitales. Estas simbiosis también mejoran el rendimiento de las plantas en situaciones de estrés y les permiten compar-

tir información y señales con las plantas vecinas (Baluška & Mancuso, 2020). Aproximadamente el 30% de los compuestos orgánicos totales producidos por la fotosíntesis se liberan de la rizosfera en forma de exudados o azúcares que alimentan a las bacterias simbióticas con agua, fosfato, nitrato y minerales importantes. Los exudados liberados en la rizosfera también atraen o repelen a los microorganismos, manteniendo así, la microbiota de la raíz y configurando las propiedades fisicoquímicas del suelo. En particular, las propiedades de los exudados de las raíces y del limo inducen la bioconcentración del suelo, que es importante para estabilizar el carbono en el suelo. Los suelos orgánicos no son simplemente el resultado de la meteorización física de rocas y piedras, sino de la actividad biológica coordinada de hongos, bacterias y raíces de plantas (Canarini et al., 2019; Baluška & Mancuso, 2020; Fukasawa et al., 2020).

2.3.1. Microorganismos

Se estima que existen aproximadamente más de mil millones de células microbianas y alrededor de 30–50 mil taxones por gramo de suelo (Zhou et al., 2022). A lo largo de 450 millones de años de evolución, las plantas terrestres y los microorganismos han evolucionado de forma simbiótica. Esta coevolución se refleja en la complejidad de las interacciones entre las plantas modernas y los microorganismos. Las plantas proporcionan un rico nicho ecológico para una gran variedad de microorganismos (Beugnon et al., 2021; Liu et al., 2023). Por otro lado, los microorganismos regulados por estas plantas forman complejas relaciones simbióticas que, en ocasiones, pueden tener un impacto significativo en la salud de las plantas. Recientemente, se ha acuñado el término «gen M» para referirse a los genes vegetales que desempeñan un papel importante en la formación de comunidades microbianas (Zhan & Wang, 2024; Lv et al., 2024).

Las especies forestales y los microorganismos del suelo son componentes importantes del ecosistema forestal, y la interacción entre estos juega un papel preponderante en el sostenimiento de la función y la estabilidad del ecosistema forestal (Van Der Heijden et al., 2016; Song et al., 2020). Los microorganismos intervienen en los procesos de formación del suelo, siendo su función descomponer la hojarasca y humus, asimismo, presentan la característica de controlar el crecimiento de muchos patógenos de plantas (Matei et al., 2020; Koné & Yao, 2021). Su comportamiento se relaciona esencialmente con la circulación de los compuestos fundamentales de la biosfera: C, N, P y S (Cheng et al., 2021; Baćmaga et al., 2022). Se sabe que la biomasa

de microorganismos vivos usualmente representa alrededor del 1% al 5% de C orgánico y aproximadamente el 2% al 6% del N en los suelos (Lavelle & Spain, 2001; Alexander et al., 2007). Sin embargo, las variaciones en los factores ambientales perturbaban considerablemente el tamaño, la composición y la actividad de las comunidades microbianas, esto a su vez afecta las tasas de descomposición de MO y la estabilidad de los ecosistemas del suelo (Gömöryová et al., 2017; Siles & Margesin, 2017).

Entre los microorganismos más abundantes en suelos forestales, tenemos a la comunidad bacteriana conformada principalmente por Proteobacterias, Acidobacterias, Actinobacterias y Bacteroidetes (Siles & Margesin, 2016), seguida de Verrucomicrobia, Bacteroidetes, Firmicutes, Chloroflexi, Planctomycetes y Gemmatimonadetes (Aislabie & Deslippe, 2013); en la comunidad Archaea tenemos a Thaumarchaeota y la comunidad fúngica compuesta por Glomeromycota (Merckx et al., 2009), Ascomycota, Basidiomycota y Zygomycota (Siles & Margesin, 2016). Se ha demostrado que las variaciones en la composición y diversidad de especies forestales (Thébault et al., 2014; Song et al., 2020), así como, la diversidad funcional y el volumen de madera muerta (Asplund et al., 2026) influyen notablemente en la composición de las comunidades microbianas del suelo. Del mismo modo, la simbiosis generalizada entre plantas, hongos y bacterias promueve la diversidad de plantas (Van Der Heijden et al., 2016).

2.3.1.1. Micorrizas

La palabra micorriza deriva del griego *mykos* (hongo) y *rhiza* (raíz) usada para describir esta simbiosis en raíces de individuos de los bosques templados de Norteamérica (Nazareno et al., 2020). Más de 250 mil especies de plantas se asocian con hongos micorrízicos (Martin & van der Heijden, 2024). Generalmente las micorrizas son simbiosis mutualistas en las que ambos socios se benefician de la asociación (Burley et al., 2004). Los individuos de hongos micorrízicos se extienden por varios cientos de metros cuadrados de suelo y hojarasca fraccionada, vinculando muchos individuos de vegetales de distintas especies y edades (Gorzelak et al., 2020). Usualmente, el agente fúngico se beneficia de un suministro de C fijado fotosintéticamente (Burley et al., 2004) y vitaminas (Martin & van der Heijden, 2024).

Las plantas asignan hasta el 20% de su C a las estructuras de micorrizas (Gorzelak et al., 2020) del otro lado, las plantas se benefician especialmente de un elevado suministro de nutrientes y minerales por intermedio de las estructuras fúngicas (Burley

et al., 2004). Estas estructuras se denominan hifas, estas se extienden desde las raíces hasta el suelo, explorando activamente nutrientes limitados fundamentales para el crecimiento de las plantas, como N y P, asimismo, los microelementos Fe, Cu, Zn y Mn (Martin & van der Heijden, 2024). Se tiene siete tipos de micorrizas estructurales (Tabla 3), las micorrizas monotropoides y de orquídeas se exceptúan de encontrarse en plantas leñosas y árboles (Hodge, 2000; Burley et al., 2004).

2.3.1.1.1. Red subterránea de las micorrizas

El comportamiento adaptativo de las plantas implica cambios rápidos en la fisiología, la regulación génica y las respuestas de defensa cuando las plantas se vinculan a plantas vecinas a través de redes micorrícicas. Los mecanismos de cambio de comportamiento incluyen la comunicación entre plantas por hongos micorrícicos mediante la colonización de la red micorrícica, o a través de la transmisión de nutrientes, señales de defensa y aleloquímicos (Gorzela et al., 2015; Dyshko et al., 2024). Las plantas proporcionan productos fotosintéticos a sus hongos asociados, que a su vez obtienen nutrientes minerales del suelo a través de intrincadas redes de hifas. Curiosamente, estas redes pueden unir plantas vecinas para formar una red micorrícica común (RMC) (Walder et al., 2012; Martin & van der Heijden, 2024).

2.3.1.1.2. Ectomicorrícicos (EcM)

La simbiosis mutualista entre especies forestales y hongos ectomicorrícicos (EcM) son una de las interacciones más conocidas y exitosas en los ecosistemas forestales. Los EcM han establecido relaciones simbióticas con el 60% de las especies forestales del planeta y median en el intercambio de carbohidratos vegetales y minerales del suelo (Lebreton et al., 2022). Es así que, los EcM se han descrito en aproximadamente 140 géneros de especies forestales de las familias Betulaceae, Dipterocarpaceae, Fagaceae, Junglandaceae, Mimosaceae, Myrtaceae, Pinaceae, Rosaceae, y Salicaceae (Buscardo et al., 2009). Mientras que algunas especies de las familias Pinaceae, Betulaceae, Fagaceae y Dipterocarpa-

ceae son completamente dependientes de la simbiosis con hongos ECM (Domínguez-Núñez, 2022; Gao et al., 2025).

Es conocido que los EcM colonizan especies de árboles específicos, siendo así que los EcM *Sebacina incarnustans*, *Russula chloroides*, *Peziza succosa*, *Amphinema byssoides*, *Clavulina coralloides*, *Inocybe glabripes*, *Lactarius fulvissimus* e *Hymenogaster* sp.1, se asocian con las especies forestales *Fagus sylvatica* L., *Larix decidua* Mill., *Pinus sylvestris* L. y *Picea abies* (L.) H.Karst. (Rog et al., 2020). En cuanto a la importancia de los EcM para los árboles, se describe que, *Tuber melanosporum* Vittad, mejoró el crecimiento, la calidad morfológica de las plántulas y caracteres de las raíces finas de *Quercus ilex* L. y *Q. faginea* Ten. (García Barreda et al., 2017). Asimismo, *Picea glauca* (MoenchVoss) y *Pinus banksiana* Lamb, inoculadas con *Hebeloma crustuliniforme* (Bull) Quel. UAMH 5247, *Laccaria bicolor* Maire (Orton) UAMH 8232 y *Suillus tomentosus* (Kauff.) Sing., mostraron un incremento del 100% en su sobrevivencia al crecer en áreas impactadas por NaCl (Bois et al., 2006).

Una revisión global de los linajes de plantas EcM, reportaron 184 géneros de EcM basados en evidencia morfológica directa. También estimaron que entre 6000 a 7000 especies en 250-300 géneros pueden ser EcM basándose en afinidades filogenéticas. Se ha encontrado evidencia directa de EcM en 283 especies de plantas de 18 familias y 73 géneros en los trópicos (Tedersoo & Brundrett, 2017). Del mismo modo, Corrales et al. (2018) realizaron una revisión al 2018 (Tabla 4), donde reportan que África tiene el mayor número de plantas EcM identificadas (120 especies), seguida del Neotrópico (60 especies, incluyendo América Latina y el Caribe), Asia (59 especies) y Oceanía (44 especies, incluyendo Melanesia, Micronesia, Polinesia y Australasia).

En África, Asia y Oceanía, la mayoría de las especies de plantas EcM pertenecen a una única familia. En África, el 58% de las especies de plantas EcM pertenecen a la familia Leguminosae, en Asia el 83% pertenecen a la familia Dipterocarpaceae, y en Oceanía el 64% pertenecen a la familia Myrtaceae.

Tabla 3
Tipos de micorrizas y sus características

Característica	Tipo de micorriza				
	Ectomicorrícicos (EM)	Arbuscular (VAM)	Ectendo-micorrizas (EeM)	Arbutoide (AbM)	Ericoide (EcM)
Colonización intracelular	-	+	+	+	+
Manto fúngico	+	-	+	+	-
Red de Hartig	+	-	+	+	-
Vesículas	-	+	-	-	-
Taxones fúngicos	Basidiomiceto Ascomiceto	Zigomiceto	Basidiomiceto	Basidiomiceto	Ascomiceto

Tabla 4
Familias con especies ectomicorrízicas tropicales (EcM) reportadas según la región tropical

Familia	África	Asia	Neotropical	Oceanía	Total
Achatocarpaceae	–	–	1	–	1
Asteropeiaceae	1	–	–	–	1
Betulaceae	–	–	1	–	1
Cistaceae	–	–	1	–	1
Dipterocarpaceae	11	49	1	–	61
Fabaceae	70	1	7	10	88
Fagaceae	–	3	11	–	14
Gnetaceae	3	–	2	1	6
Goodeniaceae	–	–	–	1	1
Juglandaceae	–	1	2	–	3
Myrtaceae	–	3	–	28	31
Nothofagaceae	–	–	–	3	3
Nyctaginaceae	2	–	14	1	17
Phyllanthaceae	20	–	–	–	20
Pinaceae	–	2	11	–	13
Polygonaceae	–	–	8	–	8
Salicaceae	–	–	1	–	1
Sarcolaenaceae	13	–	–	–	13
Total	120	59	60	44	283

En cambio, el número de especies de plantas EcM en el Neotrópico se distribuye por término medio entre las Nyctaginaceae (23%), Pinaceae (18%), Fagaceae (18%), Polygonaceae (13%) y Fabaceae (12%), y el 15% restante pertenece a siete familias.

2.3.1.1.3. Arbuscular (VAM)

La diversidad subterránea de hongos micorrízicos arbusculares (VAM) es un factor relevante en la contribución del sostenimiento de la biodiversidad vegetal y al funcionamiento del ecosistema. Esto debido a que se asocian con aproximadamente con el 70% al 80% de todas las plantas terrestres, mejorando la absorción de P (Van Der Heijden et al., 2016). VAM agrupan a hongos arbusculares glomeromycotan (GAF) y mucoromycotinan (MAF) o endofitos de raíz fina (Harper et al., 2021). Estos hongos actúan como cementante del suelo, puesto que promueve la formación y estabilidad de agregados, asimismo, reproductiva clave, influye en el tiempo de floración, la producción de semillas y el cuajado de frutos (Vázquez-Santos et al., 2025), asimismo, son cruciales para la adaptación, crecimiento y absorción de nutrientes de las especies forestales, especialmente en condiciones de sequía y suelos deficientes en nutrientes (Islam et al., 2026). Se evidencia que la asociación con VAM incrementa significativamente la altura de planta, el diámetro del tallo, el número de hojas y la biomasa de plantas (Wu et al., 2019). Estudios realizados en la Amazonía peruana por Herrera et al. (2025), reportan 35 morfoespecies distribuidas en 12 géneros. A nivel de géneros Acaulospora (12 sp.) y Glomus (7 sp.) fueron los géneros más predominantes en número de especies de micorriza arbuscular en plantas cultivadas de *Swietenia macrophylla* King.

2.3.1.1.4. Ectendomicorizas (EeM)

Las EeM son una forma distinta de micorrizas que asocian con *Picea* y *Pinus*, especialmente en individuos jóvenes y a menudo en suelos alterados o viveros. Están formadas por varios hongos, pero la mayoría pueden denominarse *Wilcoxina* y asignarse a dos taxones, *W. mikolae* y *W. rehmi*. Por su parte *W. mikolae* produce clamidosporas y aparece en suelos minerales alterados, *W. rehmi* no produce clamidosporas y aparece en suelos turbosos (Burley et al., 2004).

2.3.1.1.5. Arbutoide (AbM)

Las micorrizas AbM se constituyen en especies forestales en los géneros *Arbutus* y *Arctostaphylos*, y en géneros de las *Pyrolaceae* como *Chimaphila*, *Moneses*, *Pyrola* y *Orthilia*. AbM se especifican por un manto hifal y una red de Hartig similares a los de las ectomicorrizas, asimismo, por una proliferación intercelular de micelios para formar densos complejos hifales, las cuales se observan por intermedio de estudios anatómicos. AbM fungiformes son especialmente basidiomicetos que suelen formar ectomicorrizas en otras especies de árboles. Estos incluyen géneros de basidiomicetos como *Laccaria*, *Piloderma* y *Rhizopogon*, y ascomicetos como *Cenococcum* (Burley et al., 2004).

2.3.1.1.6. Ericoide (EcM)

Las Ericáceas colonizan especialmente suelos ácidos húmicos (anémicos) pobres en nutrientes, donde el N y el P son los factores limitantes del crecimiento. Se sabe que *Rhizoscyphus ericae* no sólo es capaz de degradar los residuos vegetales que contienen lignina a través de intensas actividades hemicelulolíticas y celulolíticas extracelulares, así como a través de la excreción de fenoloxidasas de

los residuos vegetales que contienen lignina (Ottow, 2011). Se ha evidenciado que las plantas de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. en suelos de bosque están colonizadas principalmente por dos especies de ascomicetos: *Ruhlandiella patagonica* y *Sordariomyces* sp.

Por otro lado, en los suelos de plantaciones predominan dos hongos basidiomicetos, *Hebeloma mesophaeum* y *Tomentella ellisii*, y un hongo ascomiceto, *Tuber borchii*. En el *Pinus ponderosa* Douglas ex C. Lawson, la diversidad de hongos EcM es mayor, y en el suelo de bosque predominan los basidiomicetos *Suillus luteus* y *Wilcoxina mikolae*, así como el ascomiceto *Meliniomyces* sp., del mismo modo, en los suelos de plantaciones, la distribución de la tasa de colonización relativa de *W. mikolae*, *T. borchii*, *Pyronemataceae* sp. (ascomicetes), *T. ellisii*, y *Amphinema* sp. (basidiomicetes) es más uniforme (Fioroni et al., 2025). Bajo esta descripción, Burley et al. (2004) ilustran adecuadamente los tipos de asociaciones micorrícicas como se refleja en la Figura 2.

2.3.1.2. Bacterias

Los sistemas de raíces de las plántulas están fuertemente colonizados por bacterias del suelo asimbióticas, muchas de las cuales tienen el potencial de influir significativamente en el crecimiento de las

plantas (Chauhan et al., 2023; Solanki et al., 2023). Entre estas bacterias tenemos *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Caulobacter*, *Chromobacterium*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Micrococcus*, *Pseudomonas*, *Serratia* y *Cellulomonas Flavigena* (Bera et al., 2023). Dentro de la clasificación de las bacterias se tiene a las *Bacterias autotróficas* (Nitrosomonas, Nitrobacter) cuya función es transformación de compuestos nitrogenados (Yang et al., 2025), *Acidithiobacillus thiooxidans* que son oxidantes del azufre (Zhong et al., 2025) y *Acidithiobacillus ferrooxidans* oxidantes del hierro (He et al., 2024), las bacterias heterotróficas como *Azotobacter* (*Beijerinckia*, *Spirillum*, *Clostridium*) (Paśmionka et al., 2021), también a *Allorhizobium*, *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium* y *Rhizobium* que son rizobacterias endófitas fijadoras de N₂, y están involucradas en el crecimiento de la planta (Bera et al., 2023). Los rizobios colonizan en las raíces del huésped a través de vías de señalización locales, en primer lugar, mediante el reconocimiento específico de la cepa de moléculas de señalización de lipo-quito-oligosacáridos (LCO) bacterianos (llamado "factor de nódulo") y, en segundo lugar, mediante el reconocimiento de deficiencias de N mineral, lo que promueve la formación de nódulos.

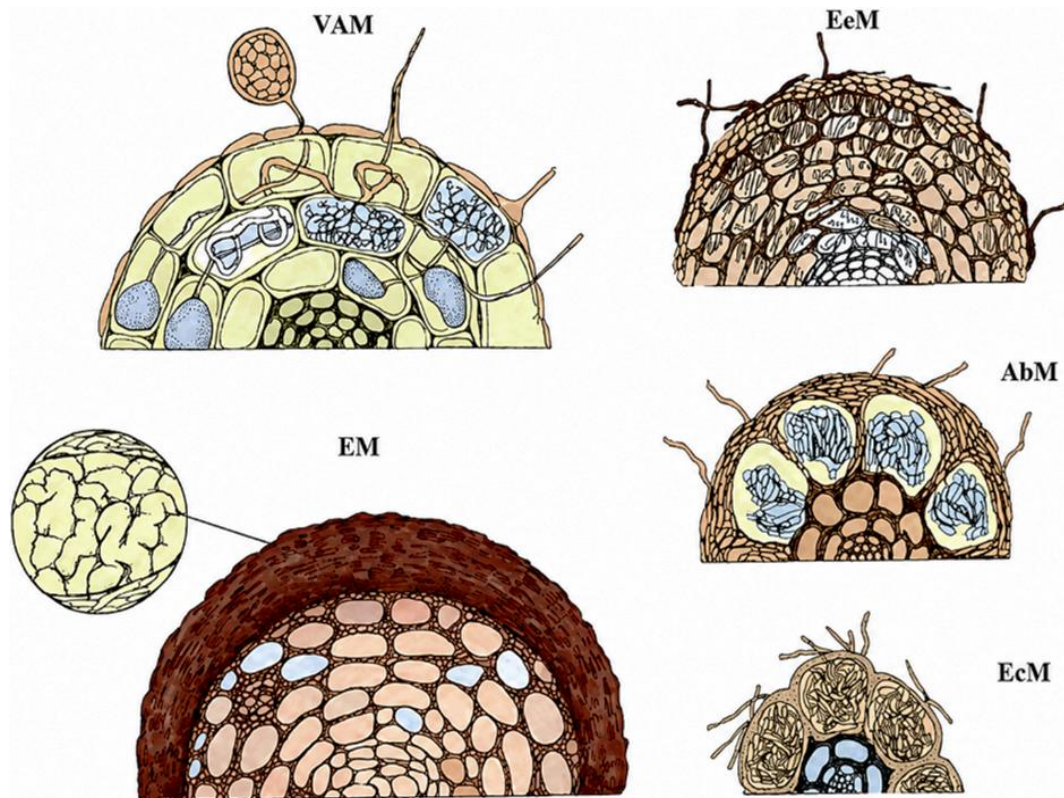


Figura 2. Diferentes tipos de asociaciones micorrícicas, VAM: micorriza vesicular-arbuscular, EM: ectomicorriza. EeM: ectendomorriza, AbM: micorriza arbutoide y EcM: micorriza ericoide.

Los nódulos que albergan rizobios diferenciados proporcionan una fuente alternativa de N procedente de la atmósfera mediante la fijación bacteriana del N y la asimilación de moléculas orgánicas por las células de la planta huésped (Laffont & Frugier, 2024).

La familia más conocida como leguminosas establecen simbiosis con el género bacteriano *Rhizobium*, produciendo nódulos radiculares y fijando el N atmosférico, aunque no siempre es así, especialmente en las Caesalpinioideae (Bala & Giller, 2001; Burley et al., 2004). Se han encontrado componentes de carbono aromático - nitrógeno nitrato "nitrato (NO₃-)" influye significativamente en la composición de la comunidad bacteriana del suelo (Song et al., 2020). Mientras que los Actinomicetes (*Streptomyces* y *Nocardia*) realizan la descomposición de celulosa; metabolización de parafinas, fenoles, esteroides y reguladores de la microflora (Patani et al., 2025).

Se ha descrito recientemente que, el suelo de la ectomicorrizosfera de los bosques tropicales presenta una mayor abundancia de bacterias fijadoras de N, como *Bradyrhizobium diazoefficiens*, *B. erythrophlei* y *B. elkanii*, mientras que el suelo de los bosques templados presenta una mayor abundancia de *Candidatus Solibacter usitatus*, *Rhodoplanes* sp. Z2-YC6860, *Candidatus Koribacter versatilis*, *Bacillus cereus*, *Granulicella tundricola*, *G. mallensis*, *Bradyrhizobium icense*, *Bradyrhizobium* sp. SK17, *Acidobacterium capsulatum*, *Bacillus weihaiensis*, *Terriglobus saanensis*, *Planococcus* sp. MB-3u-03, *Bradyrhizobium* sp. CCGE-LA001 y *Bradyrhizobium japonicum*. Estos microorganismos tienen un profundo impacto en el crecimiento y desarrollo de los socios ectomicorrizicos (árboles y hongos) y se denominan bacterias auxiliares de la micorriza (MHB) (Bera et al., 2023).

3. Factores climáticos

3.1. Temperatura (T°)

Los árboles son organismos poiquilotermos, puesto que asumen la temperatura de su entorno (Burley et al., 2004). Sin embargo, la temperatura afecta la productividad de manera directa como indirecta. Se han descrito los efectos metabólicos directos como motor del incremento de la productividad, así como de los individuos y los ecosistemas, acen tuándose en los efectos cinéticos de la temperatura sobre las tasas fotosintéticas y respiratorias (Rapp et al., 2012). La aclimatación térmica es de suma importancia, puesto que influye directamente en la fotosíntesis, y se caracteriza por cinco aspectos: 1). La temperatura óptima de la fotosíntesis se ajusta a las

temperaturas foliares preponderantes durante las fases de alta densidad de flujo cuántico (QFD, 400-700 nm), lo que permite la máxima ganancia de carbono, 2). La curva de respuesta a la temperatura fotosintética es muy amplia, de tal manera que la fotosíntesis opera al 95% de las tasas máximas en un rango de aproximadamente 8 K, 3). La temperatura óptima de la fotosíntesis se traslada con el QFD, de manera que el óptimo se observa a bajas temperaturas cuando el QFD es bajo y ha elevadas temperaturas cuando el QFD es alto, 4). El reajuste de la temperatura óptima a las temperaturas preponderantes es comparativamente rápido (de 1 a pocos días) y, 5). Las noches frías con temperaturas bajo cero de hasta -3 °C a -6 °C no afectan a la densidad de flujo cuántico de la capacidad fotosintética en ecosistemas alpinos (Körner, 2003).

Numerosos aspectos de la productividad vegetal se ven influidos por la temperatura. Esto abarca procesos fisiológicos como el crecimiento de raíces y brotes, la absorción de nutrientes y agua, la fotosíntesis, la respiración y la transpiración (Walne & Reddy, 2022), así como los ciclos de vida de las plantas en entornos estacionalmente áridos. En consecuencia, las temperaturas óptimas para la fotosíntesis varían según las especies (Sage et al. 2008; Barrett & Brown, 2021), y las especies adaptadas a climas cálidos presentan temperaturas óptimas y rangos de seguridad funcional más elevados que las adaptadas a climas más fríos o más cálidos (Sage & Kubien, 2007), p. ej. Kassout et al. (2023) informan de que en *Ceratonia siliqua* L. en Marruecos, el número de semillas (SeN) y el rendimiento de semillas (SeY) se correlacionan positivamente con la temperatura media del mes más cálido (MTWM).

La temperatura influye en el crecimiento, la respiración y la maduración de los frutos (Mangaraj & Goswami, 2011). Asimismo, influye en la pérdida de agua a través de la transpiración. Esto se debe a que afecta al déficit de presión de vapor (VPD), que tiene un impacto significativo en la fisiología de la fruta. De hecho, la pérdida de agua a través de la transpiración provoca la contracción de la fruta durante el día, lo que afecta a las tasas de crecimiento y a la calidad de la fruta (Santin et al., 2007; Nordey et al., 2014). Las investigaciones indican que la temperatura del aire influye significativamente en el número de nuevas vainas en las especies arbóreas de los bosques de la sabana del sur de África (Barrett & Brown, 2021). Esto da lugar a frutos y semillas más pesadas; como estrategia reproductiva, las crías de semillas más grandes presentan ventajas en cuanto a tasas de supervivencia y potencial de crecimiento

en comparación con las de semillas más pequeñas, lo que mejora las tasas de supervivencia generales. Por otro lado, las altas temperaturas acortan el período receptivo del estilo para el polen, lo que reduce las tasas de fertilización y disminuye el rendimiento de frutos y semillas. El estrés por altas temperaturas inhibe el desarrollo del embrión y el endospermo, lo que reduce el número de frutos por planta (Zi et al., 2023).

3.2. Temperatura máxima (Tmax)

Las temperaturas elevadas traen como consecuencia un inicio más precoz de la reacción cambial y la diferenciación del xilema en los tallos de los árboles y un período de crecimiento prolongado (Begum et al., 2012). Propicia escenarios de sequía que acaorean un mayor cierre estomático o puede mejorar la tasa de asimilación de C o ambos (Arco Molina et al., 2019). Por otro lado, existe anotaciones que afecta significativamente la eficiencia intrínseca del uso del agua de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch, en el Norte de la Patagonia Argentina (Arco Molina et al., 2019), así como en el incremento de la actividad del cámbium vascular de *Abies religiosa* (Kunth) Schtdl. y Cham. (Bernal salazar, 2000) y en el crecimiento de *Fagus sylvatica* L., *Quercus spp.*, *Fraxinus excelsior* L., *Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) H.Karst. y *Pinus sylvestri* Thunb. (Lévesque et al., 2016). Sin embargo, anotaciones de Subotić et al. (2020) refieren que la T_{máx} influye negativamente el crecimiento radial del "abeto blanco" *Abies alba* Mill. en Bosnia y Herzegovina.

3.3. Temperatura mínima (Tmin)

La temperatura mínima causa efectos en las hojas mostrando daños por congelamiento. Se anota que la formación de hielo en el espacio intercelular afecta a la difusión de los gases y deshidrata el protoplasto, por ende, la fotosíntesis neta cesa. Después de una noche con temperaturas de congelación, por la mañana la temperatura incrementa, el hielo intercelular se derrite y los espacios intercelulares se imbuén con agua. Combinado con el cierre estomático, la fotosíntesis se recobrará una vez que esta agua es reabsorbida y se restituya la difusión de gases, lo que conlleva algunas horas (Körner, 2003). Estudios en crecimiento de *Podocarpus glomeratus* D.Don, en el Santuario de Ampay en los Andes Centrales (Perú), muestran que esta especie viene reduciendo su crecimiento paulatinamente durante las dos últimas décadas y se la relaciona con la T_{mín} (Rodríguez Morata et al., 2020). Por otro lado, influye positivamente en la floración y la producción de semillas (Kudo & Hirao, 2006; Alatalo et al., 2021).

3.4. Temperatura media (Tmed)

Los efectos indirectos del régimen de temperatura ambiental sobre la productividad del ecosistema se producen mediante la duración de la estación de crecimiento o de las interacciones bióticas, que influyen en las tasas de crecimiento de los individuos y están correlacionadas con la T_{med} anual (Rapp et al., 2012). Se ha evidenciado que la T_{med} diaria tiene influencia directa en el número de traqueidas en crecimiento tanto para el "abeto balsámico" *Abies balsamea* (L.) Mill., como para la "picea negra" *Picea mariana* Britton, Sterns y Poggenb. (Chen et al., 2019). También es importante en la floración y la producción de semillas (Kudo & Hirao, 2006; Alatalo et al., 2021).

3.5. Humedad relativa (HR)

Ejerce un papel sustancial en los cambios climáticos y presenta muchas consecuencias en el medio ambiente y la ecología, incluidos los seres humanos, los árboles y los cultivos (Dhyani et al., 2021). Se registra que la HR influye en el cambio diario del radio del tallo de *Acer pseudoplatanus* L., "haya europea" *Fagus sylvatica* L., "fresno europeo" *Fraxinus excelsior* L., "carpe europeo" *Carpinus betulus* L. y "tilo de hoja pequeña" *Tilia cordata* Mill. (Köcher et al., 2012). Sin embargo, se ha reportado que individuos que crecen en sitios con HR alta (90%) presentan estomas grandes poco funcionales, lo que ocasiona una enorme pérdida de agua durante la desecación y un cierre reducido inducido por la oscuridad; esto se debe, porque afecta los niveles endógenos de ácido abscísico (ABA) (Arve et al., 2013).

3.6. Radiación solar (RadS)

La RadS es uno de los factores a través de los cuales las plantas perciben la información ambiental. Las respuestas de las plantas a los componentes rojo (R), rojo lejano (FR), azul (B), verde (G) y ultravioleta (UV). Se han identificado fotorreceptores vegetales que se agrupan en cinco familias: fitocromo (PHY), criptocromo (CRY), la fototropina (PHOT), la proteína Zeitlupe (ZEIT) y UV LOCUS DE RESISTENCIA 8 (UVR8) (Kotilainen et al., 2020). La RadS que llega a la tierra varía según los ciclos diarios y estacionales. Sin embargo, el aumento de las temperaturas globales, los cambios en el rango latitudinal y la contaminación lumínica pueden aportar nuevas señales fenológicas a las especies arbóreas (Brelsford et al., 2019).

Las hojas de los árboles se encuentran parcialmente irradiadas (hojas iluminadas por el sol) y parcialmente sombreadas; la fracción iluminada por el sol del área foliar varía en distintas especies, clases de edad y características del terreno y durante los pe-

riodos diurnos y de crecimiento (Cermák et al., 2015). Se ha descubierto que la luz, es lo que más se relaciona con la producción de madera, ya que es el principal motor de la fotosíntesis. Los árboles más grandes absorben más luz y la utilizan de manera más eficiente, lo que les permite crecer más (Turski et al., 2019). Se ha registrado que el aumento del crecimiento de las plantas de *Wollemia nobilis* WJ Jones, KD Hill y JM Allen se correlacionó con el incremento de la luz (Atwell et al., 2003).

La capa superior del bosque suele estar expuesta a una RadS elevada, lo contrario con la capa de inferior donde la RadS, preferentemente presenta espectros azul y rojo (Bischof et al., 2002; Ren et al., 2017). Se ha descrito que la exposición al espectro completo de luz solar aumentó la merma de C y lignina en un 75% y un 64% en un claro de bosque, siendo la luz azul responsable respectivamente del 27% y el 42% de esa pérdida (Wang et al., 2022). La relación entre la RadS en la región azul y ultravioleta (UV), así como la relación entre el rojo y el infrarrojo lejano (R:FR), perturba la fenología en primavera y otoño (Opseth et al., 2016; Brelsford et al., 2019). En tal sentido, los colores oscuros (azul, negro, marrón) absorben más radiación en el espectro visible que los colores claros (blanco, amarillo, naranja, rojo). La irradiancia solar en el periodo de dos años fue el factor que mejor predijo la fructificación en árboles del Parque Nacional de Kibale, Uganda (Chapman et al., 2018). Finalmente, López-Gómez et al. (2012) describen que el hemisferio Sur las laderas con exposición Norte reciben mayor radiación solar en comparación con las laderas orientadas al Sur, ya que el sol se desplaza principalmente por el Norte desde la perspectiva de este hemisferio, esto genera condiciones térmicas más favorables para el proceso germinativo.

3.7. Precipitación (PP)

Los niveles de precipitación y sus variaciones estacionales también son factores cruciales que determinan la distribución espacial y la riqueza de los tipos de vegetación a nivel mundial ((De Frenne et al., 2013; Bialic-Murphy & Gaoue, 2018). La capacidad de almacenamiento de agua del tallo aumenta positivamente con el tamaño del árbol (Williams et al., 2021). La precipitación no solo perturba la humedad del suelo, sino que también promueven el transporte de residuos orgánicos en el suelo a través del lavado y la lixiviación (Jiang et al., 2021). Perturba la inercia térmica del suelo y las respuestas de la vegetación superficial, lo que, a su vez, conduce al calentamiento regional y global. La PP logra perturbar la energía absorbida en la superficie en flujo de calor sensible y flujo de calor latente, lo que tiene

una consecuencia irrevocable tanto en la temperatura de la superficie terrestre como en la del aire circundante a la superficie. Las permutaciones en la temperatura y la precipitación son los factores críticos que afectan el desarrollo de las plantas (Myo et al., 2019), fisiológicamente la pérdida de agua en relación con la fotosíntesis como eficiencia en el uso del agua (E_{fA}), se expresa como: $E_fA = \text{mmoles de CO}_2 \text{ fijados} \times \text{moles de H}_2\text{O perdidos}$ (Schlesinger & Bernhardt, 2020).

Se ha registrado que el déficit de agua perturba los patrones de crecimiento de los árboles en la mayoría de los bosques de "abetos de Douglas" *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco en Montana; sin embargo, en sitios de mayor elevación el crecimiento parece estar relacionado con la temperatura (Littell et al., 2008). Un incremento de la PP en 100 mm, provoca un aumento en la biomasa en especies de *Abies* spp. en Eurasia (Usoltsev et al., 2019), del mismo modo, ejerce significativamente en la formación de los anillos de *Abies alba* Mill. en Bosnia y Herzegovina (Subotić et al., 2020). Otro factor importante de la precipitación como causa próxima de la producción de frutos en bosques mediterráneos estacionalmente secos (García-Barreda et al., 2021).

Estudios en frutos de *Quercus leucotrichophora* A. Camus y *Rhododendron arboreum* SM. en el Himalaya (India), registran que su desarrollo sucede en el periodo de monzones (lluvias), y la madurez de la fruta se da en el periodo seco de la temporada de invierno (Singh et al., 2023). Para *Castanea sativa* cv. *Luetta* y *Castanea sativa* cv. *Leccardina* en Parma (Italia), Silvanini et al. (2014) registran parámetros morfológicos de frutos varían entre el 2008 a 2010, reduciéndose el 2009 e incrementándose en el 2010. Estos cambios se atribuyeron a la diferente precipitación de esos años. La precipitación pluvial también muestra un fuerte valor explicativo sobre la variación del tamaño de semillas de *Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq. en Kazajistán y China (Zhao et al., 2022). Asimismo, se ha demostrado que, a mayores precipitaciones y baja variación estacional de estas, se asocian fuertemente con una gran masa de semilla de *Quercus* sp. en China (Xia et al., 2022).

3.8. Presión de vapor de agua (VH₂O)

Es un factor clave que impulsa los flujos de agua y carbono en los ecosistemas forestales (Grossiord et al., 2017). La pérdida de agua del dosel está determinada por la disponibilidad de agua en el suelo, la superficie foliar del dosel y las condiciones ambientales, en particular la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y el déficit de presión de vapor (VPD). El VPD refleja la sequedad del aire y, más concreta-

mente, representa el gradiente potencial para el movimiento del agua desde las hojas hacia la atmósfera (Burley et al., 2004). El aumento de las temperaturas y del VPD impulsa la pérdida de agua a través de la apertura de los estomas, al tiempo que provoca el cierre de estos para reducir la pérdida de agua hacia una atmósfera más seca (Grossiord et al., 2017), p. ej., las plantas pueden mantener el tamaño de los estomas durante las olas de calor alterando los mecanismos de síntesis de señales químicas para inducir el cierre de los mismos cuando aumenta el VPD (Grossiord et al., 2017). Esto permite a las plantas mantener altos rendimientos de carbono que favorecen el crecimiento y mejoran la resistencia a los herbívoros y a los daños causados por patógenos (Kurz et al., 2008). Las investigaciones indican que un aumento de 3 °C en la temperatura del aire provoca un aumento del 45% en la transpiración, lo que refuerza la fuerza motriz (E) para el transporte de agua dentro de las plantas. Esta fuerza motriz se define como una función de la conductancia estomática durante la temporada de crecimiento (Will et al., 2013; Grossiord et al., 2020).

3.9. Velocidad viento (VVT)

El viento en un fenómeno excepcional y catastrófico en lugar de un promotor constante de los procesos del ecosistema que se incluye en el espectro de efectos crónicos y agudos sobre los ecosistemas forestales (Mitchell, 2013). El daño forestal causado por el viento es una causa importante de pérdidas económicas en la silvicultura comercial (Đodan & Perić, 2019). El daño a nivel de rodal varía desde la creación de pequeños claros en el dosel a través de la caída de árboles individuales o pequeños grupos, pasando por niveles intermedios de derrumbamiento de árboles del dosel superior, hasta el derribo completo y extenso del dosel superior (Mitchell, 2013). La carga del viento parece dar como resultado un mayor crecimiento de las raíces laterales a expensas de la raíz pivotante.

En árboles sometidos a cargas de viento, se encontró una asimetría acentuada en la distribución de raíces y la longitud media de raíces entre los lados barlovento (de donde sopla el viento) y sotavento (hacia donde el viento se dirige) del sistema de raíces, siendo las raíces de barlovento significativamente más numerosas y más largas que las raíces de sotavento (Tamasi et al., 2005). El viento tiene efectos profundos y a largo plazo en las propiedades del suelo. A diferencia de los incendios forestales, la mortalidad de árboles provocada por insectos o enfermedades, los árboles arrancados por el viento producen sistemas de raíces hacia arriba y

exponen e invierten volúmenes de suelo mineral y suelo forestal (Mitchell, 2013).

Por otro lado, el viento reduce el espesor de la capa límite de la hoja, lo que aumenta la conductividad de la difusión de gases, las tasas de intercambio de calor y las tasas de transpiración. El aumento de la transpiración reduce la temperatura de las hojas, lo que puede provocar la deshidratación de las plantas. Por consiguiente, aunque el viento reduce la resistencia a la difusión del dióxido de carbono y, por lo tanto, favorece la fotosíntesis, también puede reducir la temperatura de las hojas por debajo del nivel óptimo. Para evitar una pérdida excesiva de agua, las plantas pueden reducir la conductancia estomática (Anten et al., 2010).

Para adaptarse y sobrevivir, los árboles desarrollan una morfología «achaparrado» bajo la presión del viento para reducir la resistencia específica de la copa a la velocidad del viento (Telewski, 2012). Esto da lugar a una reducción del tamaño y la superficie de las hojas, así como de la altura del tallo (Anten et al., 2010), mientras que el grosor de las hojas, el diámetro del tallo y la relación entre la raíz y el tallo muestran una tendencia al alza (Kern et al., 2005). A pesar de las similitudes ecológicas, fisiológicas y morfológicas, los estudios indican variaciones en las respuestas morfológicas al viento tanto entre especies como dentro de ellas (Wu et al., 2016). Por el contrario, el éxito reproductivo de las plantas depende principalmente de la abundancia de flores y de las tasas de fertilización, es decir, del cuajado de los frutos. El cuajado de frutos constituye un proceso complejo limitado por la cantidad y la calidad del polen y la disponibilidad de recursos (nutrientes del suelo). Cuando las plantas no pueden acceder a polen suficiente o de alta calidad, la polinización por el viento se ve limitada. Las diferentes especies se enfrentan a diversos grados de limitación de polen durante el período de fructificación (Wang et al., 2013).

4. Factores topográficos

4.1. Altitud (Alt)

La altitud es un factor que influye significativamente en las especies forestales, reduciendo el crecimiento en altura y diámetro conforme incrementa esta (Ho et al., 2020). Como resultado del incremento altitudinal, disminuye la temperatura ~0,6 K por 100 m (Körner, 2003), presenta un efecto amenizador en la tasa fotosintética y, aún más pronunciada, disminuye el crecimiento debido a una clara disminución en la producción de tejidos celular (Körner, 2012). Asimismo, los ecosistemas forestales ubicados en altitudes elevadas presentan una menor disponibilidad de nutrientes, conllevando a la

dominancia de comunidades de hongos (Thébault et al., 2014).

A medida que aumenta la altitud, cambian la temperatura, la humedad relativa, las precipitaciones, la estructura y la textura del suelo (Zhang et al., 2022). Fisiológicamente, las plantas acumulan pigmentos como antocianinas y carotenoides y desarrollan sistemas antioxidantes más sofisticados (Fischer et al., 2023). Se sabe que la altura de las plantas disminuye al aumentar la altitud (Goldstein & Santiago, 2016). Sin embargo, Villena et al. (2022) no observaron diferencias significativas en la altura de la "tara" *Tara spinosa* (Molina) Britton & Rose en un rango de altitud de 1400 a 2895 m. Esto se debe a que este rasgo está controlado por factores genéticos. Sin embargo, se ha evidenciado que especies del género *Weinmannia* con hábitats con elevaciones más altas, mostraron tasas de crecimiento más bajas, que las especies de elevaciones más bajas (Rapp et al., 2012).

Cada vez más se evidencia que los gradientes altitudinales son un factor ambiental útil para investigar las respuestas de las plantas (Wang et al., 2021), así demostraron las investigaciones de Chauhan et al. (2007) en semillas de *Terminalia bellirica* (Gaertner) Roxb. en la India, Oršanić et al. (2009) en *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. en Croacia, Sidina et al. (2009) en frutos y semillas de *Ceratonia siliqua* L. en Marruecos, Wahbi et al. (2013) en frutos y semillas de *Acacia tortilis* (Forsk) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) en el Norte de África y Bajpai et al. (2015) en *Morus alba* L. en el transhimalaya Indio.

4.2. Latitud (Lat)

Los ecosistemas forestales en las latitudes del Norte exhiben un crecimiento relativamente lento en comparación con los lugares más al Sur, esto quizá a las temperaturas más bajas y las temporadas de crecimiento más cortas (Westfall, 2015). Nishizono et al. (2018) reportan que el inicio del crecimiento radial expuso un claro gradiente latitudinal: en las zonas de latitudes altas (Norte), el crecimiento de *Cryptomeria japonica* (Thunb. ex L.) D. Don inició tardíamente que en zonas de latitudes bajas (Sur), describiendo los autores que la duración del crecimiento era más variable en latitudes bajas que en latitudes altas. Tenkanen et al. (2020) evaluaron la respuesta del "abedul plateado" *Betula pendula* Roth de procedencias del Sur (latitud 61°) y Norte (latitud 67°) de Finlandia, evidenciaron disimilitudes en las estrategias de fijación de biomasa: los individuos del Sur crecieron con mayor masa foliar, por su parte los individuos del Norte adquieren una asimilación total similar (peso de semilla -PS total, altura), con una capacidad fotosintética más eficiente

por área foliar (mayor intercambio de gases), mayor fotoquímica del fotosistema II y una inversión comparativamente elevada en la porción subterránea de la planta. En este sentido, en un período de vegetativo prolongado y cálido en latitudes más altas, brinda la oportunidad de una selección más amplia de especies forestales (nativas y exóticas). Otra posibilidad sería el traspaso de genotipos del Sur a latitudes del Norte, donde puede aprovecharse el fotoperíodo prolongado y, por ende, obtener una temporada de crecimiento más larga que las poblaciones locales (Lutter et al., 2016).

4.3. Pendiente (Pend)

La pendiente es un factor preponderante en la formación y la variabilidad espacial de las propiedades del suelo (Carroll et al., 2000; Behrens et al., 2014), en la exposición a la radiación solar y los regímenes de perturbación (Oldfather et al., 2016). Siendo la Pend un factor clave en la comprensión de la dinámica de los parámetros fisicoquímicos y biológicos del suelo, que subsiguientemente influyen sobre el crecimiento y desarrollo de los árboles (Agbeshie & Abugre, 2021). Este factor se ve implicado en el traslado y depósito de solutos, encontrándose un mayor pH, Ca y Mg intercambiables, menor C orgánico, N y K disponibles, Zn extraíble en las áreas de depósito del pie de ladera en selvas tropicales (Tsui et al., 2004). Se registra también que, el efecto de la Pend sobre las existencias de hojarasca es significativa a mayor altura (Wang et al., 2019). Por su parte, Villena Velásquez (2007) detectó una relación entre la altura total de *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. y Cham. a mayor Pend en plantaciones de Granja Porcón, Cajamarca (Perú).

4.4. Aspecto (ASPT) u Orientación (OrT)

El aspecto de una pendiente es la dirección o acimut a la que está orientada una ladera hacia el sol (McCune & Keon, 2002; Ogana et al., 2022). Influye en el movimiento del agua, el material en una ladera y a las diferencias espaciales de las propiedades del suelo (Tsui et al., 2004), y ejerce efectos más severos sobre la vegetación en formas de relieve a gran escala (Sewerniak, 2016). Se ha descrito que las pendientes con orientación ecuatorial (Sur) presentan una elevada exposición a la radiación solar, lo que incrementa la disponibilidad de luz y las T_{máx} diarias en relación con las pendientes con orientación polar (Norte) (Oldfather et al., 2016).

Las pendientes con orientación hacia el Suroeste por lo general presentan cargas de calor efectivo más elevados que las pendientes orientadas al Sureste, a pesar de cargas de radiación similares,

debido a las temperaturas más altas de la tarde (McCune & Keon, 2002). Sewerniak (2016) ejecutó evaluaciones de los efectos del aspecto de la pendiente sobre la regeneración natural de *Pinus sylvestris* Parl. plantados en Polonia, encontrando que, los pinos jóvenes instalados en las laderas orientadas al Sur presentaron dimensiones medias más grandes que los de las edades correspondientes en las laderas orientadas al Norte. Esto probablemente se deba a los escenarios de luminosidad favorable, así como a la mínima cobertura de hierbas observadas en las pendientes orientadas al Sur. Las pendientes orientadas al Norte de las plantaciones presentaban una mayor cobertura de malezas, lo que repercutió negativamente en la dinámica de crecimiento temprano de esta especie (Sewerniak, 2016).

4.5. Posición (Pos)

La posición de un sitio forestal se refiere a su ubicación geográfica en relación con otros elementos del paisaje, como ríos, montañas, valles, etc., e influye en el clima local, los patrones de viento, la disponibilidad de agua y la calidad del suelo (Måren et al., 2015). Si un sitio forestal se encuentra en una pendiente, esta insta la perturbación de la distribución espacial de la humedad, la luz, el aire y los árboles, perjudicando las propiedades fisicoquímicas del suelo (Agbeshie & Abugre, 2021). Se reporta que el pH del suelo, el P disponible, el Ca⁺, el K y el Mn, incrementaron colectivamente en la posición descendente de la pendiente, sin embargo, el C orgánico, K⁺, Na⁺ y el Fe extraíble reflejaron una tendencia a disminuir (Tsui et al., 2004). Con respecto al C de la biomasa microbiana (MBC) y el cociente de biomasa microbiana (MBQ) reflejan la influencia de la posición de la pendiente y la profundidad del suelo (Agbeshie & Abugre, 2021).

5. Retos actuales y perspectivas futuras

A pesar del considerable avance en el conocimiento de la calidad de sitio forestal, la mayoría de las investigaciones continúa basándose en el índice de sitio como principal herramienta para estimar la productividad, especialmente en plantaciones de especies exóticas. En contraste, aún son escasas las revisiones integrales que expliquen de manera conjunta cómo interactúan los factores climáticos, edáficos, topográficos y biológicos para determinar la adaptabilidad de las especies forestales en sus ecosistemas naturales. Esta limitación dificulta comprender los mecanismos ecológicos que regulan el crecimiento, la distribución y la resiliencia de los bosques frente al cambio climático.

Las evidencias recopiladas indican que, aunque el clima define los límites regionales de distribución de las especies, las propiedades del suelo actúan como reguladores locales de la respuesta al estrés ambiental. Variables como la textura, la profundidad efectiva, el contenido de materia orgánica, la disponibilidad de nutrientes, la actividad microbiana y las asociaciones micorrízicas determinan la capacidad del suelo para amortiguar los efectos de la sequía, las temperaturas extremas y otras perturbaciones, mientras que la topografía modifica dichos procesos mediante la generación de microclimas y gradientes de humedad. Este comportamiento confirma que la adaptabilidad forestal es el resultado de una interacción jerárquica entre clima, suelo, relieve y organismos del suelo, más que de la influencia aislada de un solo factor.

Uno de los principales desafíos consiste en desarrollar modelos integrados de calidad de sitio que incorporen simultáneamente variables climáticas, edáficas, topográficas y biológicas, superando los enfoques tradicionales centrados exclusivamente en el crecimiento del rodal. Asimismo, resulta prioritario fortalecer investigaciones sobre las interacciones suelo-planta-microorganismos, la dinámica funcional de las comunidades microbianas y el papel de las micorrizas en la adquisición de nutrientes, la eficiencia en el uso del agua y la resiliencia frente al estrés ambiental.

Para cubrir los vacíos científicos (Figura 3), la investigación futura debería integrar herramientas de teledetección, Sistemas de Información Geográfica (SIG), modelos digitales de elevación de alta resolución, sensores ambientales, análisis ecofisiológicos, secuenciación del microbioma e inteligencia artificial para desarrollar modelos predictivos capaces de identificar los factores con mayor influencia sobre la adaptabilidad de las especies forestales. Paralelamente, se requieren redes de monitoreo de largo plazo que permitan evaluar la respuesta de los ecosistemas bajo escenarios de cambio climático y validar dichos modelos en diferentes regiones biogeográficas.

Finalmente, la gestión forestal sostenible deberá orientarse hacia la conservación integral de la calidad del sitio, priorizando el mantenimiento de la estructura y funcionalidad del suelo, la protección de la hojarasca, la conservación de la biodiversidad microbiana y de las asociaciones micorrízicas, así como la selección de especies adaptadas a las condiciones edafoclimáticas locales. Este enfoque contribuirá a incrementar la productividad forestal, fortalecer la resiliencia de los ecosistemas y garantizar la provisión sostenible de bienes y servicios ecosistémicos.

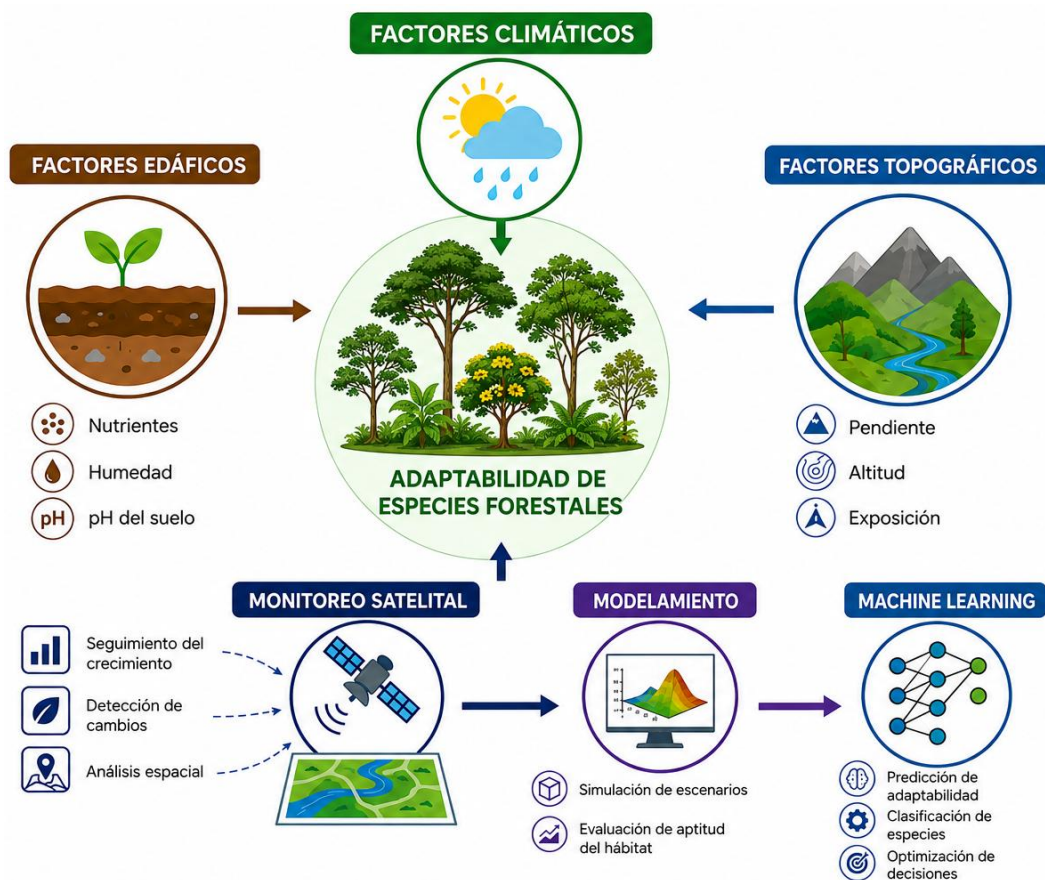


Figura 3. Vacíos científicos que deben ser superados con estudios científicos sobre el sitio forestal.

6. Conclusiones

La revisión confirma que la adaptabilidad de las especies forestales responde a un proceso complejo y multifactorial, resultado de la interacción dinámica entre el clima, el suelo y la topografía, más que de la influencia de un solo factor ambiental. A escala regional, la temperatura y la disponibilidad de agua condicionan los patrones de distribución y productividad de las especies; en contraste, a escala local, las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, junto con la altitud, la pendiente y la orientación del terreno, regulan la disponibilidad de recursos, el desarrollo del sistema radicular, la actividad microbiana y el funcionamiento fisiológico de los árboles. En este contexto, la evidencia analizada destaca que las propiedades edáficas, especialmente la textura, la profundidad efectiva, el contenido de materia orgánica, el pH, la capacidad de intercambio catiónico y las asociaciones micorrízicas, constituyen los principales mecanismos de amortiguación frente al estrés hídrico y térmico, favoreciendo la supervivencia, el crecimiento, la productividad, el secuestro de carbono y la resiliencia de los ecosistemas forestales ante el cambio climático.

La literatura reciente refleja una evolución conceptual desde las evaluaciones tradicionales basadas exclusivamente en el índice de sitio hacia enfoques integrales que incorporan de manera simultánea factores climáticos, edáficos, topográficos y biológicos para explicar la calidad del sitio forestal y la adaptabilidad de las especies. No obstante, persisten importantes vacíos de conocimiento relacionados con la cuantificación de las interacciones entre suelo, planta y microorganismos, así como con su variabilidad espacial y temporal en diferentes ecosistemas forestales. En consecuencia, las investigaciones futuras deberían orientarse al desarrollo de modelos predictivos multivariados que integren teledetección, Sistemas de Información Geográfica (SIG), modelos digitales de elevación, sensores remotos, análisis ecofisiológicos, microbiología del suelo e inteligencia artificial, respaldados por estudios experimentales de largo plazo. Este enfoque permitirá identificar con mayor precisión la contribución relativa de cada factor del sitio forestal sobre la adaptabilidad de las especies y fortalecer las estrategias de planificación silvicultural, restauración ecológica y gestión forestal sostenible en un escenario de cambio climático.

Conflictos de interés

El autor de este artículo declara no tener ningún conflicto de interés

Contribución del autor

Jim J. Villena-Velázquez: Conceptualización del estudio, la metodología, la investigación, la curación de datos, el análisis formal, la validación, la visualización, la administración del proyecto, la supervisión, la redacción del borrador original y la revisión de la versión final del manuscrito.

ORCID

Villena-Velázquez, J. J.  <https://orcid.org/0000-0003-4958-3860>

Referencias bibliográficas

- Adhikari, P., Shukla, M. K., & Mexal, J. G. (2011). Spatial variability of electrical conductivity of desert soil irrigated with treated wastewater: Implications for irrigation management. *Applied and Environmental Soil Science*, 504249, 1–11. <https://doi.org/10.1155/2011/504249>
- Agbeshie, A. A., & Abugre, S. (2021). Soil properties and tree growth performance along a slope of a reclaimed land in the rain forest agroecological zone of Ghana. *Scientific African*, 13, e00951. <https://doi.org/10.1016/J.SCIAF.2021.E00951>
- Ahmed, N., Zhang, B., Bozdar, B., Chachar, S., Rai, M., Li, J., Li, Y., Hayat, F., Chachar, Z., & Tu, P. (2023). The power of magnesium: unlocking the potential for increased yield, quality, and stress tolerance of horticultural crops. *Frontiers in Plant Science*, 14(1285512), 1–25. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1285512>
- Ahmed, S., Sarker, S. K., Friess, D. A., Kamruzzaman, M., Jacobs, M., Islam, M. A., Alam, M. A., Suvo, M. J., Sani, M. N. H., Dey, T., Naabeh, C. S. S., & Pretzsch, H. (2022). Salinity reduces site quality and mangrove forest functions. From monitoring to understanding. *Science of the Total Environment*, 853(September), 158662. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158662>
- Aislabie, J., & Deslippe, J. R. (2013). Soil microbes and their contribution to soil services. *Soil Microbiology*, 1(12), 143–161. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s00248-016-0748-2>
- Aksoy, E., Jeong, I. S., & Koiwa, H. (2013). Loss of function of Arabidopsis C-terminal domain phosphatase-like1 activates iron deficiency responses at the transcriptional level. *Plant Physiology*, 161(1), 330–345. <https://doi.org/10.1104/pp.112.207043>
- Alatalo, J. M., Jägerbrand, A. K., Dai, J., Mollazehi, M. D., Abdel-Salam, A. S. G., Pandey, R., & Molau, U. (2021). Effects of ambient climate and three warming treatments on fruit production in an alpine, subarctic meadow community. *American Journal of Botany*, 108(3), 411–422. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1631>
- Alexander, E. B., Coleman, R. G., Keeler-Wolfe, T., & Harrison, S. P. (2007). Nature of soils and soil development. *Serpentine Geoecology of Western North America*. <https://doi.org/10.1093/OSO/9780195165081.003.0009>
- Alloway, B. J. (2013). *Heavy metals in soils: Trace metals and metalloids in soils and their bioavailability* (Third Edit, Vol. 22). Springer Science+Business Media Dordrecht. New York. 615 p. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-824315-2.00658-8>
- Anschütz, U., Becker, D., & Shabala, S. (2014). Going beyond nutrition: Regulation of potassium homeostasis as a common denominator of plant adaptive responses to environment. *Journal of Plant Physiology*, 171(9), 670–687. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.01.009>
- Anten, N. P. R., Alcalá-Herrera, R., Schieving, F., & Onoda, Y. (2010). Wind and mechanical stimuli differentially affect leaf traits in *Plantago major*. *New Phytologist*, 188(2), 554–564. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03379.x>
- Arco Molina, J. G., Helle, G., Hadad, M. A., & Roig, F. A. (2019). Variations in the intrinsic water-use efficiency of North Patagonian forests under a present climate change scenario: Tree age, site conditions and long-term environmental effects. *Tree Physiology*, 39(4), 661–678. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy144>
- Arve, L. E., Terfa, M. T., Gislérød, H. R., Olsen, J. E., & Torre, S. (2013). High relative air humidity and continuous light reduce stomata functionality by affecting the ABA regulation in rose leaves. *Plant, Cell and Environment*, 36(2), 382–392. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02580.x>
- Asplund, J., Birkemoe, T., Kausérud, H., Maurice, S., Ronold, E. K., & Nordén, J. (2026). Functional diversity of dead wood promotes species-rich communities of fungi. *Fungal Ecology*, 79, 101473. <https://doi.org/10.1016/J.FUNECO.2025.101473>
- Atwell, B., Kriedemann, P., & Turnbull, C. (2003). *Plants in action: Adaptation in nature, performance in cultivation*. South Yarra, Australia MacMillan Publishers Pty Ltd. 613 p.
- Babur, E. (2024). Significant differences in microbial soil properties, stoichiometry and tree growth occurred within 15 years after afforestation on different parent material. *Life*, 14(1139), 1–16. <https://doi.org/10.3390/life14091139>
- Baćmaga, M., Wyszowska, J., Borowik, A., Kucharski, J., & Paprocki, Ł. (2022). Role of forest site type in determining bacterial and biochemical properties of soil. *Ecological Indicators*, 135, 108557. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2022.108557>
- Bajpai, P. K., Warghat, A. R., Yadav, A., Kant, A., Srivastava, R. B., & Stobdán, T. (2015). High phenotypic variation in *Morus alba* L. along an altitudinal gradient in the Indian trans-Himalaya. *J. Mt. Sci.*, 12, 446–455. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s11629-013-2875-2>
- Bala, A., & Giller, K. E. (2001). Symbiotic specificity of tropical tree rhizobia for host legumes. *New Phytologist*, 149(3), 495–507. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00059.x>
- Balk, J., & Pilon, M. (2011). Ancient and essential: The assembly of iron-sulfur clusters in plants. *Trends in Plant Science*, 16(4), 218–226. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.12.006>
- Baltierra, F., Castillo, M., Gamboa, M. C., Rothhammer, M., & Krauskopf, E. (2013). Molecular characterization of a novel Na⁺/H⁺ antiporter cDNA from *Eucalyptus globulus*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 430(2), 535–540. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2012.11.118>
- Baluška, F., & Mancuso, S. (2020). Plants, climate and humans. *EMBO Reports*, 21(3), 1–5. <https://doi.org/10.15252/embr.202050109>
- Barberon, M., Berthomieu, P., Clairotte, M., Shibagaki, N., Davidian, J. C., & Gosti, F. (2008). Unequal functional redundancy between the two *Arabidopsis thaliana* high-affinity sulphate transporters SULTR1;1 and SULTR1;2. *New Phytologist*, 180(3), 608–619. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02604.x>
- Barrett, A., & Brown, L. (2021). Effects of rainfall, temperature and photoperiod on the phenology of ephemeral resources for selected bushveld woody plant species in southern Africa. *PLoS ONE*, 16(5 May), 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0251421>
- Basantes Morales, E. (2016). *Silvicultura y fisiología vegetal aplicada* (1a Ed). Comisión Editorial de la Universidad de las Fuerzas Armadas ESPE Edición. Ecuador. 442 p.
- Bavaresco, L. G., Silva, S. A. F., de Souza, S. G. H., Ribas, A. F., & dos Santos, T. B. (2021). Molybdenum (Mo) transporter genes in Panicoideae species: a genome-wide evolution study. *Journal of Crop Science and Biotechnology* 2021 25:3, 25(3), 277–287. <https://doi.org/10.1007/s12892-021-00130-4>
- Beaulne, J., Garneau, M., Magnan, G., & Boucher, É. (2021). Peat deposits store more carbon than trees in forested peatlands of the boreal biome. *Scientific Reports*, 11(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82004-x>
- Begum, S., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Oribe, Y., & Funada, R. (2012). Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood. *Physiologia Plantarum*, (0031-9317), 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01663.x>
- Behrens, T., Schmidt, K., Ramirez-Lopez, L., Gallant, J., Zhu, A. X., & Scholten, T. (2014). Hyper-scale digital soil mapping and soil

- formation analysis. *Geoderma*, 273, 578–588. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.07.031>
- Bera, I., Nidhin, I. K., Hembrom, M. E., Das, K., & Chattopadhyay, I. (2023). Metagenomics offers insights into the rhizospheric bacterial diversity of mushrooms from a tropical forest and temperate forest of India. *Ecological Genetics and Genomics*, 29(100203). <https://doi.org/10.1016/J.EGG.2023.100203>
- Berger, S., Sinha, A. K., & Roitsch, T. (2007). Plant physiology meets phytopathology: Plant primary metabolism and plant-pathogen interactions. *Journal of Experimental Botany*, 58(15–16), 4019–4026. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern298>
- Bernal salazar, S. (2000). Influencia climática sobre la variación radial de caracteres anatómicos de madera en *Abies religiosa*. *Madera y Bosques*, 6(1), 73–86.
- Bert, D., & Danjon, F. (2006). Carbon concentration variations in the roots, stem and crown of mature *Pinus pinaster* (Ait.). *Forest Ecology and Management*, 222(1–3), 279–295. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.030>
- Beugnon, R., Du, J., Cesarz, S., Jurburg, S. D., Pang, Z., Singavarapu, B., Wubet, T., Xue, K., Wang, Y., & Eisenhauer, N. (2021). Tree diversity and soil chemical properties drive the linkages between soil microbial community and ecosystem functioning. *ISME Communications*, 1(1). <https://doi.org/10.1038/S43705-021-00040-0>
- Bhalerao, S. A., Sharma, A. S., & Poojari, A. C. (2015). Toxicity of nickel in plants. *International Journal of Pure and Applied Bioscience*, 3(2), 345–355.
- Bialic-Murphy, L., & Gaoe, O. G. (2018). Low interannual precipitation has a greater negative effect than seedling herbivory on the population dynamics of a short-lived shrub, *Schiedea obovata*. *Ecology and Evolution*, 8(1), 176–184. <https://doi.org/10.1002/ece3.3595>
- Bischof, K., Peralta, G., Kräbs, G., Van de Poll, W. H., Pérez-Lloréns, J. L., & Breeman, A. M. (2002). Effects of solar UV-B radiation on canopy structure of *Ulva* communities from southern Spain. *Journal of Experimental Botany*, 53(379), 2411–2421. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf091>
- Blanco-Canqui, H. (2017). Biochar and soil physical properties. *Soil Science Society of America Journal*, 81(4), 687–711. <https://doi.org/10.2136/sssaj2017.01.0017>
- Bleam, W. (2017). *Soil and environmental chemistry* (Second ed.). Academic Press is an imprint of Elsevier. 575 p.
- Bois, G., Bigras, F. J., Bertrand, A., Piché, Y., Fung, M. Y. P., & Khata, D. P. (2006). Ectomycorrhizal fungi affect the physiological responses of *Picea glauca* and *Pinus banksiana* seedlings exposed to an NaCl gradient. *Tree Physiology*, 26(9), 1185–1196. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.9.1185>
- Bordron, B., Robin, A., Oliveira, I. R., Guillemot, J., Laclau, J. P., Jourdan, C., Nouvellon, Y., Abreu-Junior, C. H., Trivelin, P. C. O., Gonçalves, J. L. M., Plassard, C., & Bouillet, J. P. (2019). Fertilization increases the functional specialization of fine roots in deep soil layers for young *Eucalyptus grandis* trees. *Forest Ecology and Management*, 431(November 2017), 6–16. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.018>
- Botelho, R. V., Müller, M. M. L., Umburanas, R. C., Laconski, J. M. O., & Terra, M. M. (2022). Boron in fruit crops: plant physiology, deficiency, toxicity, and sources for fertilization. *Boron in Plants and Agriculture*, 29–50. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90857-3.00015-1>
- Bottinelli, N., Jouquet, P., Capowiez, Y., Podwojewski, P., Grimaldi, M., & Peng, X. (2015). Why is the influence of soil macrofauna on soil structure only considered by soil ecologists? *Soil and Tillage Research*, 146(PA), 118–124. <https://doi.org/10.1016/J.STILL.2014.01.007>
- Brelsford, C. C., Nybakken, L., Kotilainen, T. K., Robson, T. M., & Polle, A. (2019). The influence of spectral composition on spring and autumn phenology in trees. *Tree Physiology*, 39(6), 925–950. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz026>
- Brinkmann, N., Eugster, W., Buchmann, N., & Kahmen, A. (2019). Species-specific differences in water uptake depth of mature temperate trees vary with water availability in the soil. *Plant Biology*, 21(1), 71–81. <https://doi.org/10.1111/plb.12907>
- Broadley, M., Brown, P., Cakmak, I., Rengel, Z., & Zhao, F. (2012). Function of nutrients: Micronutrients. In *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants: Third Edition*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384905-2.00007-8>
- Bueis, T., Bravo, F., Pando, V., & Turrión, M. B. (2016). Relationship between environmental parameters and *Pinus sylvestris* L. site index in forest plantations in northern Spain acidic plateau. *IForest*, 9(JUNE2016), 394–401. <https://doi.org/10.3832/for1600-008>
- Bulya, T., Glukhareva, T. V., & Kovaleva, E. G. (2023). Obtaining cell cultures of medicinal plants. In *Recent Research and Advances in Soilless Culture Medicinal* (pp. 1–46). <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.5772>
- Burley, J., Evans, J., & Youngquist, J. (2004). *Encyclopedia of forest sciences* (First edit). Elsevier Academic Press, Spain. 2093 p. <https://doi.org/https://www.hzu.edu.cn/uploads/2020/10/Encyclopedia-of-Forest-Sciences-Four-Volume-Set-Volume%201-4.pdf>
- Buscardo, E., Rodríguez-Echeverría, S., De Angelis, P., & Freitas, H. (2009). Comunidades de hongos ectomicorrícicos en ambientes propensos al fuego: compañeros esenciales para el reestablecimiento de pinares mediterráneos. *Revista Ecosistemas*, 18(2), 55–63.
- Cakmak, I. (2000). Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species. *REVIEW New Phytol*, 146(111), 185–205.
- Calderón, C., Bautista, G., & Rojas, S. (2018). Propiedades químicas, físicas y biológicas del suelo, indicadores del estado de diferentes ecosistemas en una terraza alta del departamento del Meta. *Orinoquia*, 22(2), 141–157.
- Canarini, A., Kaiser, C., Merchant, A., Richter, A., & Wanek, W. (2019). Root exudation of primary metabolites: Mechanisms and their roles in plant responses to environmental stimuli. *Frontiers in Plant Science*, 10(157), 1–19. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00157>
- Capon, S. J., & Dufour, S. (2028). Riparian ecosystems. *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-443-41773-3.00045-7>
- Carroll, C., Merton, L., & Burger, P. (2000). Impact of vegetative cover and slope on runoff, erosion, and water quality for field plots on a range of soil and spoil materials on central Queensland coal mines. *Australian Journal of Soil Research*, 38(2), 313–327. <https://doi.org/10.1071/SR99052>
- Cera, A., Montserrat-Martí, G., & Palacio, S. (2023). Nutritional strategy underlying plant specialization to gypsum soils. *AoB PLANTS*, 15(4), 1–6. <https://doi.org/10.1093/AOBPLA/PLAD041>
- Cermák, J., Nadezhdina, N., Trcala, M., & Simon, J. (2015). Open field-applicable instrumental methods for structural and functional assessment of whole trees and stands. *IForest*, 8, 226–278. <https://doi.org/10.3832/for1116-008>
- Chantarot, C., Tharasawatpipat, C., Uthasakul, T., Supfuengfoo, N., Toraninpanich, S., & Javadi, B. (2026). Assessment of aboveground carbon stock in mangrove forests using GIS and environmental monitoring: A case study in Samut Songkhram Province, Thailand. *Marine Pollution Bulletin*, 228, 119565. <https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2026.119565>
- Chapman, C. A., Valenta, K., Bonnell, T. R., Brown, K. A., & Chapman, L. J. (2018). Solar radiation and ENSO predict fruiting phenology patterns in a 15-year record from. *BOTROPICA*, 50(3), 384–395. <https://doi.org/10.1111/btp.12559>
- Chauhan, P., Sharma, N., Tapwal, A., Kumar, A., Verma, G. S., Meena, M., Seth, C. S., & Swapnil, P. (2023). Soil microbiome: Diversity, benefits and interactions with plants. *Sustainability (Switzerland)*, 15(19), 1–43. <https://doi.org/10.3390/su151914643>
- Chauhan, S., Singh, B., Bhatt, B. P., & Todaria, N. P. (2007). Effects of the altitude of seed origin and storage on the germination of three terminalia species, garhwal himalaya, india. *Forests Trees and Livelihoods*, 17(4), 339–344. <https://doi.org/10.1080/14728028.2007.9752608>
- Chen, H. M., Wang, Y. M., Yang, H. L., Zeng, Q. Y., & Liu, Y. J. (2019). NRAMP1 promotes iron uptake at the late stage of iron deficiency

- in poplars. *Tree Physiology*, 39(7), 1235–1250. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz055>
- Chen, L., Rossi, S., Deslauriers, A., & Liu, J. (2019). Contrasting strategies of xylem formation between black spruce and balsam fir in Quebec, Canada. *Tree Physiology*, 39(5), 747–754. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy151>
- Cheng, J., Han, Z., Cong, J., Yu, J., Zhou, J., Zhao, M., & Zhang, Y. (2021). Edaphic variables are better indicators of soil microbial functional structure than plant-related ones in subtropical broad-leaved forests. *Science of the Total Environment*, 773(145630), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145630>
- Chiarucci, A., & Baker, A. J. M. (2007). Advances in the ecology of serpentine soils. *Plant and Soil*, 293(1–2), 1–2. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9268-7>
- Clinton, P., & Owens, J. (2023). Structure and function of forested soils. *Encyclopedia of Soils in the Environment*, 3, 56–67. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822974-3.00172-5>
- Connolly, E. L., Fett, J. P., & Guerinot, M. Lou. (2002). Expression of the IRT1 metal transporter is controlled by metals at the levels of transcript and protein accumulation. *The Plant Cell*, 14(6), 1347–1357. <https://doi.org/10.1105/TPC.001263>
- Conti, G., & Diaz, S. (2013). Plant functional diversity and carbon storage - an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101(1), 18–28. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12012>
- Corrales, A., Henkel, T. W., & Smith, M. E. (2018). Ectomycorrhizal associations in the tropics – biogeography, diversity patterns and ecosystem roles. *New Phytologist*, 220(4), 1076–1091. <https://doi.org/10.1111/nph.15151>
- Corwin, D. L., & Yemoto, K. (2020). Salinity: Electrical conductivity and total dissolved solids. *Soil Science Society of America Journal*, 84(5), 1442–1461. <https://doi.org/10.1002/saj2.20154>
- Crovo, O., Atenas, A., Castillo, P., Matus, F., Merino, C., Rubilar, R., Sierra, C., Trumbore, S., Czimczik, C. I., & Aburto, F. (2026). Soils control biogeochemical shifts resulting from the conversion of native forest to pine plantations. *Forest Ecology and Management*, 615, 123808. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2026.123808>
- Cyfert, S. (2026). Strategic foundations in public forestry institutions: Testing resource-based and finance-based logics in the strategy of Poland's State Forests National Forest Holding. *Forest Policy and Economics*, 182, 103671. <https://doi.org/10.1016/J.FORPOL.2025.103671>
- de Assis Silva, S., dos Santos, R. O., de Queiroz, D. M., de Souza Lima, J. S., Pajehú, L. F., & Medaaur, C. C. (2021). Apparent soil electrical conductivity in the delineation of management zones for cocoa cultivation. *Information Processing in Agriculture*, 9, 443–455. <https://doi.org/10.1016/j.inpa.2021.04.004>
- De Frenne, P., Graae, B. J., Rodríguez-Sánchez, F., Kolb, A., Chabrierie, O., Decocq, G., De Kort, H., De Schrijver, A., Diekmann, M., Eriksson, O., Gruwez, R., Hermy, M., Lenoir, J., Plue, J., Coomes, D. A., & Verheyen, K. (2013). Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature. *Journal of Ecology*, 101(3), 784–795. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12074>
- Dendoncker, M., Messier, C., Esperon-Rodriguez, M., & Villemain-Côté, O. (2026). Vulnerability metrics and climate analogues inform tree species selection and climate bottleneck in a changing climate. *Climate Change Ecology*, 11, 100114. <https://doi.org/10.1016/J.ECOCHG.2026.100114>
- Dhyani, R., Shekhar, M., Joshi, R., & Bhattacharya, A. (2021). Reconstruction of pre-monsoon relative humidity since 1800 C.E. based on tree-ring data of *Pinus roxburghii* Sarg. (chir – pine) from Pithoragarh, Western Himalaya. *Quaternary International*, (July 2020). <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2021.04.026>
- Di, N., Wang, Y., Clothier, B., Liu, Y., Jia, L., Xi, B., & Shi, H. (2019). Modeling soil evaporation and the response of the crop coefficient to leaf area index in mature *Populus tomentosa* plantations growing under different soil water availabilities. *Agricultural and Forest Meteorology*, 264(October 2018), 125–137. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.10.004>
- Diel, J., Vogel, H. J., & Schlüter, S. (2019). Impact of wetting and drying cycles on soil structure dynamics. *Geoderma*, 345(November 2018), 63–71. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.03.018>
- Dodan, M., & Perić, S. (2019). Windthrow resistance of norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forest cultures - preliminary results. *South-East European Forestry*, 10(1), 77–88. <https://doi.org/10.15177/seefer.19-09>
- Domínguez-Núñez, J. A. (2022). Ectomycorrhizal networks and silviculture in mediterranean forests. *Structure and Functions of Pedosphere*, 365–391. https://doi.org/10.1007/978-981-16-8770-9_15
- Dyshko, V., Hilszcza, D., Borowik, P., & Oszako, T. (2024). An overview of mycorrhiza in pines: Research, species, and applications. *Plants*, 13(503), 1–22. <https://doi.org/https://doi.org/10.3390/plants13040506>
- Eloy, C., Fournier, M., Lacombe, A., & Mouliat, B. (2017). Wind loads and competition for light sculpt trees into self-similar structures. *Nature Communications*, 2017, 8(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00995-6>
- Emamgolizadeh, S., Bateni, S. M., Shahsavani, D., Ashrafi, T., & Ghorbani, H. (2015). Estimation of soil cation exchange capacity using genetic expression programming (GEP) and multivariate adaptive regression splines (MARS). *Journal of Hydrology*, 529, 1590–1600. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2015.08.025>
- Erel, R., Ben-Gal, A., Dag, A., Schwartz, A., & Yermiyahu, U. (2014). Sodium replacement of potassium in physiological processes of olive trees (var. Barnea) as affected by drought. *Tree Physiology*, 34(10), 1102–1117. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu081>
- Fabiano, C. C., Tezotto, T., Favarin, J., Polacco, J. C., & Mazzafera, P. (2015). Essentiality of nickel in plants: A role in plant stresses. *Frontiers in Plant Science*, 23(775), 1–4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00754>
- Fageria, V. D. (2001). Nutrient interactions in crop plants. *Journal of Plant Nutrition*, 24(8), 1269–1290. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1081/PLN-100106981>
- Farhan, M., Sathish, M., Kiran, R., Mushtaq, A., Baazeem, A., Hasnain, A., Hakim, F., Naqvi, S. A. H., Mubeen, M., Iftikhar, Y., Abbas, A., Hassan, M. Z., & Moustafa, M. (2024). Plant nitrogen metabolism: Balancing resilience to nutritional stress and abiotic challenges. *Phyton-International Journal of Experimental Botany*, 93(3), 581–609. <https://doi.org/10.32604/phyton.2024.046857>
- Fazekášová, D., Boltžiar, M., Bobušíková, L., Kotorová, D., Hecl, J., & Krnáčová, Z. (2013). Development of soil parameters and changing landscape structure in conditions of cold mountain climate (Case Study Liptovské Teplice). *Ekologia*, 32(2). <https://reference-global.com/download/article/10.2478/eko-2013-0017.pdf>
- Fernando, D. R., & Lynch, J. P. (2015). Manganese phytotoxicity: New light on an old problem. *Annals of Botany*, 116(3), 313–319. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv111>
- Fioroni, F., Carrón, A. I., Caldironi, F., & Fernández, N. V. (2025). Competencia entre *Nothofagus obliqua* y *Pinus ponderosa*: efectos sobre su crecimiento y comunidades ectomicorrícicas asociadas. *Lilloa*, 62(2), 21–44. <https://doi.org/https://doi.org/10.30550/lilloa/2093>
- Fischer, G., Balaguera-López, H. E., Parra-Coronado, A., & Magnitskiy, S. (2023). Adaptation of fruit trees to different elevations in the tropical Andes. In *Ecophysiology of Tropical Plants* (pp. 193–208). CRC Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1201/9781003335054>
- Freyermuth, S. K., Bacanamwo, M., & Polacco, J. C. (2000). The soybean *Eu3* gene encodes an Ni-binding protein necessary for urease activity. *Plant Journal*, 21(1), 53–60. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2000.00655.x>
- Fromm, J. (2010). Wood formation of trees in relation to potassium and calcium nutrition. *Tree Physiology*, 30(9), 1140–1147. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq024>
- Fu, D., Ming, A., Cao, H., Huang, R., Fu, H., Shu, W., Wang, Z., Zhu, W., Du, A., & Xu, Y. (2026). N-fixing species outperform non-N-fixing species in promoting soil organic carbon stability via enhancing

- edaphic-litter nitrogen availability in Eucalyptus plantations. *Trees, Forests and People*, 23, 101108. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2025.101108>
- Fukasawa, Y., Savoury, M., & Boddy, L. (2020). Ecological memory and relocation decisions in fungal mycelial networks: responses to quantity and location of new resources. *ISME Journal*, 14(2), 380–388. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0536-3>
- Gao, J. L., Ge, Y. P., Matheny, P. B., He, P. M., Wu, X. P., Bau, T., Yu, W. J., & Fan, Y. G. (2025). A phylogeny of the *inocybe alienospora* group (Agaricales) with emphasis on seven new species from China and emendation of sect. *Leptocybe*. *Mycologia*, 16(2), 812–855. <https://doi.org/10.1080/21501203.2024.2380069>
- García Barreda, S., Molina Grau, S., & Reyna, S. (2017). Fertilisation of quercus seedlings inoculated with tuber *melanosporum*: Effects on growth and mycorrhization of two host species and two inoculation methods. *IForest*, 10(1), 267–272. <https://doi.org/10.3832/ifor2096-009>
- García, X., Gamboa, M. C., & Krauskopf, E. (2019). Molecular expression of the NHX1 gene in response to hydric and saline stress in young plants of *Eucalyptus grandis*. *Bosque*, 40(3), 249–256. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002019000300249>
- García-Barreda, S., Sangüesa-Barreda, G., Madrigal-González, J., Seijo, F., González de Andrés, E., & Camarero, J. J. (2021). Reproductive phenology determines the linkages between radial growth, fruit production and climate in four Mediterranean tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*, 307(108493 Contents), 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108493>
- Gardner, C. B., Lyons, W. B., Litt, G., & Ogden, F. L. (2014). Rock-derived micronutrient transport in the tropics: molybdenum cycling in deeply-weathered Panama soils. *Procedia Earth and Planetary Science*, 10, 266–270. <https://doi.org/10.1016/j.proeps.2014.08.057>
- Ghildiyal, J. C. (2021). Plant Physiology and Biochemistry. In *Kew Bulletin* (Vol. 19, Number 3). Published By: Uttarakhand Open University, Haldwani, Nainital-263139. 318 p. <https://doi.org/10.2307/4108213>
- Gilbert, K. J., & Renner, T. (2021). Acid or base? How do plants regulate the ecology of their phylloplane? *AOB PLANTS*, 13(4), 1–14. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab032>
- Goebes, P., Schmidt, K., Seitz, S., Both, S., Bruelheide, H., Erfmeier, A., Scholten, T., & Kühn, P. (2019). The strength of soil-plant interactions under forest is related to a Critical Soil Depth. *Scientific Reports*, 9(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45156-5>
- Goldstein, G., & Santiago, L. S. (2016). *Tree physiology: Plant physiology, adaptations and responses in a changing environment*. Springer International Publishing Switzerland. USA. 464 p. <https://doi.org/DOI.10.1007/978-3-319-27422-5>
- Gomes-Machado, C., Zildo daSilva, G., SilvaCruz, S. C., Lourenço dosAnjos, R. C., LopesSilva, C., Lima de Matos, L. F., & Oliveira Smaniotta, A. (2023). Germination and vigor of soybean and corn seeds treated with mixed mineral fertilizers. *Plants*, 12(338), 1–16. <https://doi.org/10.3390/plants12020338>
- Gömöryová, E., Fleischer, P., Pichler, V., Homolák, M., Gere, R., & Gömöry, D. (2017). Soil microorganisms at the windthrow plots: the effect of post-disturbance management and the time since disturbance. *IForest - Biogeosciences and Forestry*, 10(2), 515. <https://doi.org/10.3832/IFOR2304-010>
- Gorzelak, M. A., Asay, A. K., Pickles, B. J., & Simard, S. W. (2015). Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. *AOB Plants*, 7, plv050. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv050>
- Gorzelak, M. A., Ellert, B. H., & Tedersoo, L. (2020). Mycorrhizas transfer carbon in a mature mixed forest. *Molecular Ecology*, (March), 2315–2317. <https://doi.org/10.1111/mec.15520>
- Grossiord, C., Buckley, T. N., Cernusak, L. A., Novick, K. A., Poulter, B., Siegwolf, R. T. W., Sperry, J. S., & McDowell, N. G. (2020). Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytologist*, 226(6), 1550–1566. <https://doi.org/10.1111/nph.16485>
- Grossiord, C., Sevanto, S., Borrego, I., Chan, A. M., Collins, A. D., Dickman, L. T., Hudson, P. J., McBranch, N., Michaletz, S. T., Pockman, W. T., Ryan, M., Vilagrosa, A., & McDowell, N. G. (2017). Tree water dynamics in a drying and warming world. *Plant Cell and Environment*, 40(9), 1861–1873. <https://doi.org/10.1111/pce.12991>
- Hammerschmitt, R. K., Tiecher, T. L., Facco, D. B., Silva, L. O. S., Schwalbert, R., Drescher, G. L., Trentin, E., Somavilla, L. M., Kulmann, M. S. S., Silva, I. C. B., Tarouco, C. P., Nicoloso, F. T., Tiecher, T., Mayer, N. A., Krug, A. V., & Brunetto, G. (2020). Copper and zinc distribution and toxicity in 'Jade' / 'Genovesa' young peach tree. *Scientia Horticulturae*, 259(April 2019), 108763. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108763>
- Han, S. H., Kim, S., Chang, H., Kim, H. J., Khamzina, A., & Son, Y. (2019). Soil depth- and root diameter-related variations affect root decomposition in temperate pine and oak forests. *Journal of Plant Ecology*, 12(5), 871–881. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtz023>
- Hargreaves, A. L., Germain, R. M., Bontrager, M., Persi, J., & Angert, A. L. (2020). Local adaptation to biotic interactions: A meta-analysis across latitudes. *The American Naturalist*, 195(3), 395–411. <https://doi.org/doi:10.1086/707323>
- Harper, C. J., Walker, C., Schwendemann, A. B., Kerp, H., & Krings, M. (2021). *Archaeosporites rhyniensis* gen. et sp. nov. (Glomeromycota, Archaeosporaceae) from the lower devonian rhynie chert: A fungal lineage morphologically unchanged for more than 400 million years. *Annals of Botany*, 126(5), 915–928. <https://doi.org/10.1093/AOB/MCAA113>
- He, P., Yang, Q., Gu, C., Liu, M., Li, P., Luo, T., Chen, J., Chen, J., Zhu, J., & Gan, M. (2024). Synergistic promotion of antimony transformation in the interaction of *Acidithiobacillus ferrooxidans* and pyrite by driving the formation of reactive oxygen species and secondary minerals. *Chemosphere*, 363(142955). <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2024.142955>
- Hell, R., Dahl, C., Knaff, D., & Leustek, T. (2008). *Sulfur metabolism in phototrophic organisms*. Springer. University of Heidelberg, Germany, and Dr. Mark Fricker, University of Oxford, UK. Printed. 538 p. <https://doi.org/10.1007/s10535-009-0097-9>
- Herrera, I., Rojas, K. C., Gárate, M. H., Guerra, H., Revilla, J. M., Flores, Y., & Sieverding, E. (2025). Diversidad de hongos formadores de micorriza arbuscular en plantas cultivadas de *Swietenia macrophylla* en la Amazonía peruana. *Lilloa*, 62(2), 77–95. <https://doi.org/https://doi.org/10.30550/lil/2095>
- Hippler, F. W. R., Boaretto, R. M., DAVIS, V. L., Gomes, G. O. F., Quaggio, J. A., Quiñones, A., & Mattos-Jr., D. (2017). Revisiting nutrient management for Citrus production: to what extent does molybdenum affect nitrogen assimilation of trees? *Scientia Horticulturae*, 225(November 2016), 462–470. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.06.049>
- Hirata, M., Abe, H., Enoki, T., Nakaji, T., Noguchi, K., Ishihara, M. I., Ohashi, M., Ishii, H., Yamagawa, H., Takagi, M., Matsumoto, K., & Katayama, A. (2026). Variation in fine root production across four different forest types in Japan. *Forest Ecology and Management*, 618, 124030. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2026.124030>
- Ho, L. T., Schneider, R., & Thomas, F. M. (2020). Growth of the tropical *Pinus kesiya* as influenced by climate and nutrient availability along an elevational gradient. *Journal of Plant Ecology*, 13(1), 97–106. <https://doi.org/10.1093/JPE/RTZ046>
- Hodge, A. (2000). Microbial ecology of the arbuscular mycorrhiza. *FEMS Microbiology Ecology*, 32(2), 91–96. [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(00\)00023-4](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(00)00023-4)
- Hopkins, R. J., Van Dam, N. M., & Van Loon, J. J. A. (2009). Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic interactions. *Annual Review of Entomology*, 54, 57–83. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.54.110807.090623>
- Islam, M., Abdullah-Al-Mamun, Hossain, W., Nasrin, S., Biswas, D., & Halder, M. (2026). Seasonal and soil influences on arbuscular mycorrhizal fungal root colonization in three different subtropical orchard trees. *Total Environment Microbiology*, 2(1), 100058. <https://doi.org/10.1016/J.TEMICR.2026.100058>
- Ivanov, R., Brumbarova, T., & Bauer, P. (2012). Fitting into the harsh reality: Regulation of iron-deficiency responses in dicotyledonous plants. *Molecular Plant*, 5(1), 27–42. <https://doi.org/10.1093/mp/ssr065>

- Jahdi, R., Arabi, M., & Bussotti, F. (2020). Effect of environmental gradients on leaf morphological traits in the Fandoghlo forest region (NW Iran). *IForest - Biogeosciences and Forestry*, 13, 523–530. <https://doi.org/10.3832/IFOR3391-013>
- Jiang, B., & Liang, S. (2013). Improved vegetation greenness increases summer atmospheric water vapor over Northern China. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 118(15), 8129–8139. <https://doi.org/10.1002/jgrd.50602>
- Jiang, Y., Xie, Q., Wang, W., Yang, J., Zhang, X., Yu, N., Zhou, Y., & Wang, E. (2018). Medicago AP2-Domain transcription factor WR15a Is a master regulator of lipid biosynthesis and transfer during mycorrhizal symbiosis. *Molecular Plant*, 11(11), 1344–1359. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.09.006>
- Jim, C. Y. (2021). Improving soil specification for landscape tree planting in the tropics. *Landscape and Urban Planning*, 208(August 2020), 104033. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.104033>
- Jourgholami, M., Feghhi, J., Picchio, R., Tavankar, F., & Venanzi, R. (2021). Efficiency of leaf litter mulch in the restoration of soil physiochemical properties and enzyme activities in temporary skid roads in mixed high forests. *Catena*, 198(October), 105012. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.105012>
- Kabata, A. (2011). Trace elements in soils and plants. In *Experimental Agriculture* (Vol. 47, Number 4). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/S0014479711000743>
- Kassout, J., Hmimsa, Y., Fatehi, S. El, Kadaoui, K., Houssni, M., Chakkour, S., Sahli, A., El Chami, M. A., Ariza-Mateos, D., Palacios-Rodríguez, G., Navarro-Cerrillo, R. M., & Ater, M. (2023). Aridity gradients shape intraspecific variability of morphological traits in native *Cerantonia siliqua* L. of Morocco. *Plants*, 12(3447), 1–18. <https://doi.org/10.3390/plants12193447>
- Keith, D. M., Johnson, E. A., & Valeo, C. (2010a). A hillslope forest floor (duff) water budget and the transition to local control. *Hydrological Processes*, 24(19), 2738–2751. <https://doi.org/10.1002/hyp.7697>
- Keith, D. M., Johnson, E. A., & Valeo, C. (2010b). Moisture cycles of the forest floor organic layer (F and H layers) during drying. *Water Resources Research*, 46(7), 1–14. <https://doi.org/10.1029/2009WR007984>
- Kern, K. A., Ewers, F. W., Telewski, F. W., & Koehler, L. (2005). Mechanical perturbation affects conductivity, mechanical properties and aboveground biomass of hybrid poplars. *Tree Physiology*, 25(10), 1243–1251. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.10.1243>
- Khanzada, I.-H., Talpur, N. A., Shah, Z.-H., Jamro, G. M., Shah, J. A., Talpur, K. H., & Shah, A. N. (2022). Maize growth, fodder yield and nutrient uptake in relation to phosphorus and sulphur nutrition. *Journal of Plant and Environment*, 4(1), 27–32. <https://doi.org/10.33687/jpe.004.01.4173>
- Klein, T., Vitasse, Y., & Hoch, G. (2016). Coordination between growth, phenology and carbon storage in three coexisting deciduous tree species in a temperate forest. *Tree Physiology*, 36(7), 847–855. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw030>
- Köcher, P., Horna, V., Leuschner, C., & Abrams, M. (2012). Environmental control of daily stem growth patterns in five temperate broad-leaved tree species. *Tree Physiology*, 32(8), 1021–1032. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps049>
- Kohli, S. K., Kaur, H., Khanna, K., Handa, N., Bhardwaj, R., Rinklebe, J., & Ahmad, P. (2023). Boron in plants: uptake, deficiency and biological potential. *Plant Growth Regulation*, 100(2), 267–282. <https://doi.org/10.1007/s10725-022-00844-7/METRICS>
- Köhne, J. M., Köhne, S., & Šimůnek, J. (2009). A review of model applications for structured soils: a) Water flow and tracer transport. *Journal of Contaminant Hydrology*, 104(1–4), 4–35. <https://doi.org/10.1016/j.jconhyd.2008.10.002>
- Koné, A. W., & Yao, M. K. (2021). Soil microbial functioning and organic carbon storage: can complex timber tree stands mimic natural forests? *Journal of Environmental Management*, 283(September 2020). <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112002>
- Körner, C. (2003). Alpine plant life: Uptake and loss of carbon. (Chapter 11). *Springer*, 171–200. https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8_11
- Körner, C. (2012). Alpine treelines: Functional ecology of the global high elevation tree limits. *Springer*, 77–100. https://doi.org/10.1007/978-3-642-98018-3_7
- Kotilainen, T., Aphalo, P. J., Brelsfors, C. C., Böök, H., Devraj, S., Heikkilä, A., Hernández, R., Kylling, A., Lindfors, A. V., & Robson, T. M. (2020). Patterns in the spectral composition of sunlight and biologically meaningful spectral photon ratios as affected by atmospheric factors. *Agricultural and Forest Meteorology*, 291(108041), 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108041>
- Kow, N., & Nabwami, J. (2015). A review of effects of nutrient elements on crop quality. *African Journal of Food, Agriculture, Nutrition and Development*, 15(1), 9777–9793. <https://doi.org/10.22184/2227-572x.2023.13.2.106.113>
- Kudo, G., & Hirao, A. S. (2006). Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: Implications for global-change impacts. *Population Ecology*, 48(1), 49–58. <https://doi.org/10.1007/s10144-005-0242-z>
- Kurz, W. A., Dymond, C. C., Stinson, G., Rampley, G. J., Neilson, E. T., Carroll, A. L., Ebata, T., & Safranyik, L. (2008). Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, 452(7190), 987–990. <https://doi.org/10.1038/nature06777>
- Kustas, W. P. (2020). Soil: Evaporation. *Landscape and Land Capacity*, 227–241. <https://doi.org/10.1201/9780429445552-32>
- Laffont, C., & Frugier, F. (2024). Rhizobium symbiotic efficiency meets CEP signaling peptides. *New Phytologist*, 241(1), 24–27. <https://doi.org/10.1111/nph.19367>
- Lavelle, P., & Spain, A. (2001). *Soil ecology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. Netherlands. 619 p.
- Lebedev, V. G., Popova, A. A., & Shestibratov, K. A. (2021). Genetic engineering and genome editing for improving nitrogen use efficiency in plants. *Cells*, 10(12), 1–40. <https://doi.org/10.3390/cells10123303>
- Lebreton, A., Tang, N., Kuo, A., LaButti, K., Andreopoulos, W., Drula, E., Miyauchi, S., Barry, K., Clum, A., Lipzen, A., Mousain, D., Ng, V., Wang, R., Dai, Y., Henrissat, B., Grigoriev, I. V., Guerin-Laguette, A., Yu, F., & Martin, F. M. (2022). Comparative genomics reveals a dynamic genome evolution in the ectomycorrhizal milk-cap (*Lactarius*) mushrooms. *New Phytologist*, 235(1), 306–319. <https://doi.org/10.1111/nph.18143>
- Lehto, T., Ruuhola, T., & Dell, B. (2010). Boron in forest trees and forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 260(12), 2053–2069. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.09.028>
- Lévesque, M., Walthert, L., & Weber, P. (2016). Soil nutrients in fl uence growth response of temperate tree species to drought. *Journal of Ecology*, 104, 377–387. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12519>
- Li, C., Li, Q., Qiao, N., Xu, X., Li, Q., & Wang, H. (2016). Inorganic and organic nitrogen uptake by nine dominant subtropical tree species. *IForest*, 9(APR2016), 253–258. <https://doi.org/10.3832/for1502-008>
- Li, Y., & Zamble, D. B. (2009). Nickel homeostasis and nickel regulation: An overview. *Chemical Reviews*, 109(10), 4617–4643. <https://doi.org/10.1021/cr900010n>
- Liang, Q., Wang, C., Zhang, K., Shi, S., Guo, J., Gao, F., Liu, J., Wang, J., & Liu, Y. (2021). The influence of tree species on soil organic carbon stability under three temperate forests in the Baihua Mountain Reserve, China. *Global Ecology and Conservation*, 26, e01454. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01454>
- Littell, J. S., Peterson, D. L., & Tjoelker, M. (2008). Douglas-fir growth in mountain ecosystems: Water limits tree growth from stand to region. *Ecological Monographs*, 78(3), 349–368. <https://doi.org/10.1890/07-0712.1>
- Liu, Q., Cheng, L., Nian, H., Jin, J., & Lian, T. (2023). Linking plant functional genes to rhizosphere microbes: a review. *Plant Biotechnology Journal*, 21(5), 902–917. <https://doi.org/10.1111/pbi.13950>
- Liu, Y., Xiao, J., Ju, W., Xu, K., Zhou, Y., & Zhao, Y. (2016). Recent trends in vegetation greenness in China significantly altered annual evapotranspiration and water yield. *Environmental Research Letters*, 11(9). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/9/094010>

- Lopes, L. D., Hao, J., & Schachtman, D. P. (2021). Alkaline soil pH affects bulk soil, rhizosphere and root endosphere microbiomes of plants growing in a Sandhills ecosystem. *FEMS Microbiology Ecology*, 97(4), 1–14. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiab028>
- López-Gómez, V., Zedillo-Avelleyra, P., Anaya-Hong, S., González-Lozada, E., & Cano-Santana, Z. (2012). Efecto de la orientación de la ladera sobre la estructura poblacional y ecomorfología de *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae). *Botanical Sciences*, 90(4), 453–457. <https://doi.org/10.17129/botsci.473>
- Lund, E. D., Wolcott, M. C., & Hanson, G. P. (2001). Applying nitrogen site-specifically using soil electrical conductivity maps and precision agriculture technology. *TheScientificWorldJournal*, 1 Suppl 2, 767–776. <https://doi.org/10.1100/tsw.2001.95>
- Lupi, C., Morin, H., Deslauriers, A., Rossi, S., & Houle, D. (2012). Increasing nitrogen availability and soil temperature: Effects on xylem phenology and anatomy of mature black spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(7), 1277–1288. <https://doi.org/10.1139/X2012-055>
- Lutter, R., Tullus, A., Tullus, T., & Tullus, H. (2016). Spring and autumn phenology of hybrid aspen (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.) genotypes of different geographic origin in hemiboreal Estonia. *New Zealand Journal of Forestry Science*. <https://doi.org/10.1186/s40490-016-0078-7>
- Lv, M. H., Shi, W. C., Li, M. C., Zhou, B., Liu, Y. X., & Gao, Z. (2024). Ms gene and Mr gene: Microbial-mediated spatiotemporal communication between plants. *IMeta*, 3(4), 1–6. <https://doi.org/10.1002/imt2.210>
- Ma, C., Chen, Y., Ding, S., Li, Z., Shi, W. G., Zhang, Y., & Luo, Z. Bin. (2018). Sulfur nutrition stimulates lead accumulation and alleviates its toxicity in *Populus deltoides*. *Tree Physiology*, 38(11), 1724–1741. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy069>
- Ma, H., Zhu, Q., & Zhao, W. (2020). Soil water response to precipitation in different micro-topographies on the semi-arid Loess Plateau, China. *Journal of Forestry Research*, 37(1), 245–256. <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0853-9>
- Ma, M., & Chang, R. (2019). Temperature drive the altitudinal change in soil carbon and nitrogen of montane forests: Implication for global warming. *Catena*, 182(3), 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104126>
- Ma, S.-H., Eziz, A., Tian, D., Yan, Z.-B., Cai, Q., Jiang, M.-W., Ji, C.-J., & Fang, J.-Y. (2020). Size- and age-dependent increases in tree stem carbon concentration: implications for forest carbon stock estimations. *Journal of Plant Ecology*, 13(2), 233–240. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtaa005>
- Maathuis, F. J. (2009). Physiological functions of mineral macronutrients. *Current Opinion in Plant Biology*, 12(3), 250–258. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.04.003>
- Malek, K., Malek, K., & Khanmohammadi, F. (2021). Response of soil thermal conductivity to various soil properties. *International Communications in Heat and Mass Transfer*, 127(August), 105516. <https://doi.org/10.1016/j.icheatmasstransfer.2021.105516>
- Mangaraj, S., & Goswami, T. K. (2011). Modeling of respiration rate of litchi fruit under aerobic conditions. *Food and Bioprocess Technology*, 4(2), 272–281. <https://doi.org/10.1007/s11947-008-0145-z>
- Måren, I. E., Karki, S., Prajapati, C., Yadav, R. K., & Shrestha, B. B. (2015). Facing north or south: Does slope aspect impact forest stand characteristics and soil properties in a semiarid trans-Himalayan valley? *Journal of Arid Environments*, 121, 112–123. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.06.004>
- Marschner, H. (2013). *Mineral nutrition of higher plants* (Third Edit), dited by P. Marschner. Amsterdam, Netherlands: Elsevier/Academic Press (2011), pp. 684. <https://doi.org/DOI:10.1017/S001447971100130X>
- Martin, F. M., & van der Heijden, M. G. A. (2024). The mycorrhizal symbiosis: research frontiers in genomics, ecology, and agricultural application. *New Phytologist*, 1–21. <https://doi.org/10.1111/nph.19541>
- Martínez, G., Lagunaa, A., Giráldezbc, J., & Vanderlindend, K. (2021). Concurrent variability of soil moisture and apparent electrical conductivity in the proximity of olive trees. *Agricultural Water Management*, 245(2). <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106652>
- Martinović, J. (2003). *Management of forest soils in Croatia*. Croatian Forest Research Institute, Croatian Forests Ltd, Zagreb, Croatia.
- Matamala, R., González-Meler, M. A., Jastrow, J. D., Norby, R. J., & Schlesinger, W. H. (2003). Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential. *Science*, 302(5649), 1385–1387. https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1089543/SUPPL_FILE/MATAMALA.SOM.PDF
- Matei, G.-M., Matei, S., & Mocanu, V. (2020). Assessing the role of soil microbial communities of natural forest ecosystem. *The EuroBiotech Journal*, 4(1), 01–07. <https://doi.org/10.2478/ebtj-2020-0001>
- Mattos, D., Kadyampakeni, D. M., Oliver, A. Q., Boaretto, R. M., Morgan, K. T., & Quaggio, J. A. (2020). Soil and nutrition interactions. In *The Genus Citrus*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-812163-4.00015-2>
- Mazid, M., Zeba, K. H., Quddusi, S., Ahmed Khan, T., & Mohammad, F. (2011). Significance of sulphur nutrition against metal induced oxidative stress in plants. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 7(3), 165–184.
- McCune, B., & Keon, D. (2002). Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *Journal of Vegetation Science*, 13(4), 603–606. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02087.x>
- Melaraato, M., Panobianco, M., Vittì, G. C., & Vieira, R. D. (2002). Manganês e potencial fisiológico de sementes de soja. *Ciência Rural*, 32(6), 1069–1071. <https://doi.org/10.1590/s0103-84782002000600025>
- Mendel, R. R. (2013). The molybdenum cofactor. *Journal of Biological Chemistry*, 288(19), 13165–13172. <https://doi.org/10.1074/jbc.R113.455311>
- Meng, K., & Wu, Y. (2018). Footprints of divergent evolution in two Na⁺/H⁺ type antiporter gene families (NHX and SOS1) in the genus *Populus*. *Tree Physiology*, 38(6), 813–824. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx173>
- Mengel, K., & Kirkby, E. (2001). *Principios de nutrición vegetal* (4 Ed. (1 E). Instituto Internacional de la Potasa, Basilea, Suiza. 597 p.
- Merckx, V., Bidartondo, M. I., & Hynson, N. A. (2009). Myco-heterotrophy: When fungi host plants. *Annals of Botany*, 104(7), 1255–1261. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp235>
- Mitchell, S. J. (2013). Wind as a natural disturbance agent in forests: A synthesis. *Forestry*, 86(2), 147–157. <https://doi.org/10.1093/forestry/cps058>
- Mohammed, K., Kpienbaareh, D., Kerr, R. B., Wang, J., Luginaah, I., Lupafya, E., Dakishoni, L., & Mkandawire, M. (2026). Integrating participatory GIS, remote sensing, and explainable machine learning to assess forest provisioning services. *Environmental Impact Assessment Review*, 117, 108245. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2025.108245>
- Moreira, A., Moraes, L. A. C., de Melo, T. R., Heinrichs, R., & Moretti, L. G. (2022). Management of copper for crop production. *Advances in Agronomy*, 173, 257–298. <https://doi.org/10.1016/BS.AGRON.2022.02.005>
- Muhammad, W., Yu, X., Wu, J., Yang, X., Mo, Y., Luo, Q., Feng, L., Pu, X., Zhou, W., Song, L., Lu, H., & He, X. (2026). A global meta-analysis reveals coupled biogeochemical and microbial successional trajectories in forest soils. *Forest Ecosystems*, 16, 100442. <https://doi.org/10.1016/j.FECS.2026.100442>
- Müller, M., Schwab, N., Schickhoff, U., Böhner, J., & Scholten, T. (2016). Soil temperature and soil moisture patterns in a Himalayan alpine treeline ecotone. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 48(3), 501–521. <https://doi.org/10.1657/AAAR0016-004>
- Myo, S. T. Z., Zhang, Y., Song, Q. H., Deng, Y., Fei, X., Zhou, R., Lin, Y., Zhou, L., & Zhang, P. (2019). Analysis of canopy temperature depression between tropical rainforest and rubber plantation in Southwest China. *IForest*, 12(6), 518–526. <https://doi.org/10.3832/ifor3101-012>

- Nazareno, M., Ruscitti, M., & Arango, M. (2020). *Micorrizas arbusculares: Biología y aplicaciones en el sector agro-forestal* (1a Ed). Editorial de la Universidad de La Plata. Buenos Aires, Argentina. 135 p.
- Neris, J., Tejedor, M., Rodríguez, M., Fuentes, J., & Jiménez, C. (2013). Effect of forest floor characteristics on water repellency, infiltration, runoff and soil loss in Andisols of Tenerife (Canary Islands, Spain). *Catena*, 108, 50–57. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2012.04.011>
- Netzer, F., Schmid, C., Herschbach, C., & Rennenberg, H. (2017). Phosphorus-nutrition of European beech (*Fagus sylvatica* L.) during annual growth depends on tree age and P-availability in the soil. *Environmental and Experimental Botany*, 137, 194–207. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.02.009>
- Niederberger, J., Kohler, M., & Bauhus, J. (2017). The relevance of different soil phosphorus fractions for short-term tree nutrition: Results from a mesocosm bioassay. *Forestry*, 90(2), 258–267. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpw050>
- Niinemets, Ü., & Ostonen, I. (2021). Plant organ senescence above- And belowground in trees: How to best salvage resources for new growth? *Tree Physiology*, 40(8), 981–986. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPAA060>
- Nishizono, T., Zushi, K., Hiroshima, T., Toyama, K., Kitahara, F., Terada, F., Takagi, M., & Saito, S. (2018). Latitudinal variation in radial growth phenology of *Cryptomeria japonica* D. Don trees in Japan. *Forestry*, 91, 206–216. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpx055>
- Nordey, T., Léchaudel, M., Saudreau, M., Joas, J., & Génard, M. (2014). Model-assisted analysis of spatial and temporal variations in fruit temperature and transpiration highlighting the role of fruit development. *PLoS ONE*, 9(3), 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092532>
- Nozue, K., & Maloof, J. N. (2006). Diurnal regulation of plant growth. *Plant, Cell and Environment*, 29(3), 396–408. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01489.x>
- Offord, C. A., Meagher, P. F., & Zimmer, H. C. (2014). Growing up or growing out? How soil pH and light affect seedling growth of a relictual rainforest tree. *AoB PLANTS*, 6, 1–9. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu011>
- Ogana, F. N., Sjödin, F., Holmström, E., Fries, C., & Nilsson, U. (2022). Effect of aspect-slope on the growth of conifers in a harsh boreal climate of northwest Sweden. *Forests*, 13(2), 1–12. <https://doi.org/10.3390/f13020301>
- Oldfather, M. F., Britton, M. N., Papper, P. D., Koontz, M. J., Halbur, M. M., Dodge, C., Flint, A. L., Flint, L. E., & Ackerly, D. D. (2016). Effects of topoclimatic complexity on the composition of woody plant communities. *AoB Plants*, 8, plw049. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw049>
- Oliveira, C. O., Lazarini, E., Tarsitano, M. A. A., Pinto, C. C., & de Sá, M. E. (2015). Production cost and profitability of soybean seeds enriched with molybdenum. *Pesquisa Agropecuaria Tropical*, 45(1), 82–88. <https://doi.org/10.1590/1983-40632015v4527961>
- Opseth, L., Holefors, A., Rosnes, A. K. R., Lee, Y. K., & Olsen, J. E. (2016). FTL2 expression preceding bud set corresponds with timing of bud set in Norway spruce under different light quality treatments. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 121–131. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.05.016>
- Oršanić, M., Drvodelić, D., Jemrić, T., Anić, I., & Mikac, S. (2009). Variability of morphological and biological characteristics of wild service Tree (*Sorbus terminalis* (L.) Crantz). *Periodicum Biologorum*, 111(4), 495–504.
- Osman, K. (2013). *Forest soils: Properties and management*. Springer International Publishing Switzerland. 222 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-02541-4>
- Ottow, J. (2011). Mikrobiologie von Böden: In *Syria Studies* (Vol. 7, Number 1). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 507 p. <https://doi.org/DOI.10.1007/978-3-642-00824-5>
- Paśmionka, I. B., Bulski, K., & Boligłowa, E. (2021). The participation of microbiota in the transformation of nitrogen compounds in the soil—a review. *Agronomy*, 11(5). <https://doi.org/10.3390/agronomy11050977>
- Patani, A., Pandya, J., Vaghela, A., Thakor, J., Vasava, H., Rajput, K. N., Raval, V. H., & Panchal, R. R. (2025). Soil actinomycetes with a perspective of cellulolytic activity. *Microorganisms for Sustainability*, 28, 47–63. https://doi.org/10.1007/978-981-96-3425-5_3
- Pekeč, S., Trudić, B., & Pilipović, A. (2013). Variability of water-air properties of hydromorphic soils in relation to the granulometric composition. *South-East European Forestry*, 4(1), 23–34. <https://doi.org/10.15177/see-for.13-04>
- Plassard, C. (2018). Lack of phosphorus reserves and remobilization in grey poplar (*Populus × canescens*): An exception among deciduous tree species? *Tree Physiology*, 38(1), 1–5. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx170>
- Plassard, C., & Dell, B. (2010). Phosphorus nutrition of mycorrhizal trees. *Tree Physiology*, 30(9), 1129–1139. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq063>
- Pottier, M., Le Thi, V. A., Primard-Brisset, C., Marion, J., Bianchi, M., Victor, C., Déjardin, A., Pilate, G., & Thomine, S. (2022). Duplication of NRAMP3 gene in poplars generated two homologous transporters with distinct functions. *Molecular Biology and Evolution*, 39(6), 1–17. <https://doi.org/10.1093/molbev/msac129>
- Prats, K. A., & Furze, M. E. (2023). Tree carbon dynamics: what the age and availability of nonstructural carbohydrates can tell us about forest ecosystem resilience in a changing world. *Tree Physiology*, 143. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPAD143>
- Qubaja, R., Amer, M., Tatarinov, F., Rotenberg, E., Preisler, Y., Sprintsin, M., & Yakir, D. (2020). Partitioning evapotranspiration and its long-term evolution in a dry pine forest using measurement-based estimates of soil evaporation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 281(October 2019), 107831. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107831>
- Quinteros-Gómez, Y. M., Monroy-Vilchis, O., & Zarco-González, M. M. (2021). Turberas en Valle del Alto Mayo, Perú: importancia, amenazas y perspectivas de conservación. *CIENCIA Ergo Sum*, 28(1), 1–11. <https://doi.org/10.30878/ces.v28n1a10>
- Rabot, E., Wiesmeier, M., Schlüter, S., & Vogel, H. J. (2018). Soil structure as an indicator of soil functions: A review. *Geoderma*, 314, 122–137. <https://doi.org/10.1016/J.GEODERMA.2017.11.009>
- Rajakaruna, N., Siebert, S. J., & Boyd, R. S. (2026). The edaphic factor in ecology. Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences, 429–438. <https://doi.org/10.1016/B978-0-443-21964-1.00019-7>
- Rapp, J. M., Silman, M. R., Clark, J. S., Girardin, C. A. J., Galiano, D., Tito, R., & Doak, D. F. (2012). Intra- and interspecific tree growth across a long altitudinal gradient in the Peruvian Andes. *Ecology*, 93(9), 2061–2072. <https://doi.org/10.1890/11-1725.1>
- Ren, J., Chen, L., Jin, X., Zhang, M., You, F. M., Wang, J., Frenkel, V., Yin, X., Nevo, E., Sun, D., Luo, M. C., & Peng, J. (2017). Solar radiation-associated adaptive SNP genetic differentiation in wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*. *Frontiers in Plant Science*, 8(258), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00258>
- Rodríguez Morata, C., Madrigal González, J., Stoffel, M., & Ballesteros Cánovas, J. A. (2020). Climate impacts on tree growth in a neotropical high mountain forest of the peruvian andes. *IForest*, 13(3), 194–201. <https://doi.org/10.3832/for3124-013>
- Rog, I., Rosenstock, N. P., Körner, C., & Klein, T. (2020). Share the wealth: Trees with greater ectomycorrhizal species overlap share more carbon. *Molecular Ecology*, 29(13), 2321–2333. <https://doi.org/10.1111/mec.15351>
- Romanowicz, K. J., Freedman, Z. B., Upchurch, R. A., Argiroff, W. A., & Zak, D. R. (2016). Active microorganisms in forest soils differ from the total community yet are shaped by the same environmental factors: The influence of pH and soil moisture. *FEMS Microbiology Ecology*, 92(10), 1–9. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw149>
- Rufasto-Peralta, Y. L., Baselly-Villanueva, J. R., Alva-Mendoza, D. M., Seminario-Cunya, A., Elera-Gonzales, D. G., & Villena-Velásquez, J. J. (2023). Estimación de la calidad de sitio de *Cinchona pubescens* (Rubiaceae), en el bosque montano La Palma, Chota, Perú. *Lilloa*, 60(2), 259–279. <https://doi.org/10.30550/lilloa/1826>

- Saboor, A., Ali, M. A., Hussain, S., El Enshasy, H. A., Hussain, S., Ahmed, N., Gafur, A., Sayyed, R. Z., Fahad, S., Danish, S., & Datta, R. (2021). Zinc nutrition and arbuscular mycorrhizal symbiosis effects on maize (*Zea mays* L.) growth and productivity. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 28(11), 6339–6351. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.06.096>
- Sage, R. F., & Kubien, D. S. (2007). The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 30(9), 1086–1106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01682.x>
- Santin, O., Saudreau, M., Adam, B., Longuenesse, J., & Guilioni, L. (2007). A 3D model for simulating the spatial and temporal distribution of temperature within ellipsoidal fruit. *Agricultural and Forest Meteorology*, 147, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2007.06.006>
- Savage, J. A., Clearwater, M. J., Haines, D. F., Klein, T., Mencuccini, M., Sevanto, S., Turgeon, R., & Zhang, C. (2016). Allocation, stress tolerance and carbon transport in plants: How does phloem physiology affect plant ecology? *Plant Cell and Environment*, 39(4), 709–725. <https://doi.org/10.1111/pce.12602>
- Schlesinger, W. H., & Bernhardt, E. S. (2020). The Carbon Cycle of Terrestrial Ecosystems. In *Biogeochemistry*. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-814608-8.00005-0>
- Schramel, O., Michalke, B., & Kettrup, A. (2000). Study of the copper distribution in contaminated soils of hop fields by single and sequential extraction procedures. *Science of The Total Environment*, 263(1–3), 11–22. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(00\)00606-9](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(00)00606-9)
- Serrada-Hierro, R. (2011). *Apuntes de selvicultura*. Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Forestal. Universidad Politécnica de Madrid. 514 p.
- Serrano, M. S., González, M., Romero, M. Á., Alconero, M. R., & Sánchez, M. E. (2023). Mineral nutrients improve phosphonate effectiveness against cork oak root disease. *Forest Ecology and Management*, 543(121152), 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121152>
- Sewerniak, P. (2016). Differences in early dynamics and effects of slope aspect between naturally regenerated and planted *Pinus sylvestris* woodland on inland dunes in Poland. *IForest*, 9(6), 875–882. <https://doi.org/10.3832/for1728-009>
- Shanmughavel, P., Sha, L., Zheng, Z., & Cao, M. (2001). Nutrient cycling in a tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna, Southwest China. Part 1: Tree species: Nutrient distribution and uptake. *Bioresource Technology*, 80(3), 163–170. [https://doi.org/10.1016/S0960-8524\(01\)00095-5](https://doi.org/10.1016/S0960-8524(01)00095-5)
- Shi, W., Li, J., Kan, D., Yu, W., Chen, X., Zhang, Y., Ma, C., Deng, S., Zhou, J., Fayyaz, P., & Luo, Z.-B. (2022). Sulfur metabolism, organic acid accumulation and phytohormone regulation are crucial physiological processes modulating the different tolerance to Pb stress of two contrasting poplars. *Tree Physiology*. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPAC033>
- Sidina, M. M., El Hansali, M., Wahid, N., Ouattmane, A., Boulli, A., & Haddioui, A. (2009). Fruit and seed diversity of domesticated carob (*Ceratonia siliqua* L.) in Morocco. *Scientia Horticulturae*, 123(1), 110–116. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2009.07.009>
- Siles, J. A., & Margesin, R. (2016). Abundance and diversity of bacterial, archaeal, and fungal communities along an altitudinal gradient in alpine forest soils: What are the driving factors? *Microbial Ecology*, 72(1), 207–220. <https://doi.org/10.1007/s00248-016-0748-2>
- Siles, J. A., & Margesin, R. (2017). Seasonal soil microbial responses are limited to changes in functionality at two Alpine forest sites differing in altitude and vegetation. *Scientific Reports*, 7(1), 1–16. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02363-2>
- Silvanini, A., Dall'Asta, C., Morrone, L., Cirilini, M., Beghè, D., Fabbri, A., & Ganino, T. (2014). Altitude effects on fruit morphology and flour composition of two chestnut cultivars. *Scientia Horticulturae*, 176, 311–318. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.07.008>
- Singh, G., Mishra, D., Singh, K., Shukla, S., & Choudhary, G. R. (2022). Geographical settings and tree diversity influenced soil carbon storage in different forest types in Rajasthan, India. *CATENA*, 209, 105856. <https://doi.org/10.1016/J.CATENA.2021.105856>
- Singh, R., Rawat, M., Chand, T., Tripathi, S. K., & Pandey, R. (2023). Phenological variations in relation to climatic variables of moist temperate forest tree species of western Himalaya, India. *Heliyon*, 9(e16563), 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e16563>
- Siqueira, G. M., Dafonte, J. D., Bueno Lema, J., Valcárcel Armesto, M., & Silva, É. F. F. E. (2014). Using soil apparent electrical conductivity to optimize sampling of soil penetration resistance and to improve the estimations of spatial patterns of soil compaction. *Scientific World Journal*, 2014. <https://doi.org/10.1155/2014/269480>
- Sisó Terraza, P., Rios, J. J., Abadía, J., Abadía, A., & Álvarez Fernández, A. (2016). Flavins secreted by roots of iron-deficient *Beta vulgaris* enable mining of ferric oxide via reductive mechanisms. *New Phytologist*, 209(2), 733–745. <https://doi.org/10.1111/nph.13633>
- Skovsgaard, J. P., & Vanclay, J. K. (2008). Forest site productivity: A review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry*, 81(1), 13–31. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpm041>
- Smith, A. M., & Stitt, M. (2007). Coordination of carbon supply and plant growth. *Plant, Cell and Environment*, 30(9), 1126–1149. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01708.x>
- Solanki, A. C., Gurjar, N. S., & Sharma, S. (2023). Co-inoculation of non-symbiotic bacteria bacillus and Paraburkholderia can improve the soybean yield, nutrient uptake, and soil parameters. *Molecular Biotechnology*, 67(8), 3041–3053. <https://doi.org/10.1007/S12033-023-00719-W/METRICS>
- Song, Z., Wang, H., Liu, S., Hu, J., Ming, A., Chen, H., Li, Z., Wu, J., Shi, Z., Lu, L., & Cai, D. (2020). Relationship between tree species richness and soil microbial diversity and community composition in a mixed plantation in the subtropics. *Chinese Journal of Ecology*, 40(22), 8265–8273. <https://www.ecologica.cn/stxb/article/abstract/stxb201910282256>
- Souza, S. C. R., Souza, L. A., Schiavinato, M. A., de Oliveira Silva, F. M., & de Andrade, S. A. L. (2020). Zinc toxicity in seedlings of three trees from the Fabaceae associated with arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 195(January), 110450. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110450>
- Špoljar, A., Barčič, D., Peremin Volf, T., Husnjak, S., & Ivica, M. (2014). Chemical properties of the forest litter in Istria and the Croatian littoral. *Ekologia*, 33(3). <https://doi.org/10.2478/eko-2014-0023>
- Stojek, K., Krośniak, M., Bobrowska-Korczak, B., Czortek, P., Decock, L., Scherer-Lorenzen, M., Verbeken, A., Verheyen, K., & Jaroszewicz, B. (2024). The concentrations of microelements in forest mushrooms are influenced by soil pH and C/N ratio and less by stand characteristics. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*, 86(127534), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.jtemb.2024.127534>
- Strock, C. F., Rangarajan, H., Black, C. K., Schäfer, E. D., & Lynch, J. P. (2022). Theoretical evidence that root penetration ability interacts with soil compaction regimes to affect nitrate capture. *Annals of Botany*, 129(3), 315–330. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab144>
- Subotić, J., Dukić, V., Popov, T., Trbić, G., Maunaga, Z., & Petrović, D. (2020). Relationships between climatic variables and tree-ring width of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Kozara National Park (Bosnia and Herzegovina). *South-East European Forestry*, 11(1), 17–27. <https://doi.org/10.15177/see-for.20-05>
- Tamasi, E., Stokes, A., Lasserre, B., Danjon, F., Berthier, S., Fourcaud, T., & Chiantante, D. (2005). Influence of wind loading on root system development and architecture in oak (*Quercus robur* L.) seedlings. *Trees - Structure and Function*, 19(4), 374–384. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0396-x>
- Tamiru, B., Soromessa, T., Warkineh, B., & Legese, G. (2024). Modelling selected soil chemical properties using TerrSet and Random Forest: a case of Hangadi watershed, Oromia, Ethiopia. *Geology, Ecology, and Landscapes*, 00(00Tamiru, Berhanu), 1–17. <https://doi.org/10.1080/24749508.2024.2429842>
- Tamminen, P., Saarsalmi, A., & Kukkola, M. (2012). Amount of boron in Norway spruce stands in eastern Finland. *Forest Ecology and Management*, 269, 92–98. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.032>

- Tariq, A., Zeng, F., Graciano, C., Ullah, A., Sadia, S., Ahmed, Z., Murtaza, G., Ismoilov, K., & Zhang, Z. (2023). Regulation of metabolites by nutrients in plants. *Plant Ionomics: Sensing, Signaling and Regulation*, 1–18. <https://doi.org/10.1002/9781119803041.CH1>
- Tedersoo, L., & Brundrett, M. (2017). *Evolution of ectomycorrhizal symbiosis in plants*. In: L. Tedersoo, ed. *Biogeography of mycorrhizal symbiosis. Ecological studies (analysis and synthesis)*. Springer International Publishing, Cham, Switzerland: Springer, 407–467. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-56363-3>
- Telewski, F. W. (2012). Is windswept tree growth negative thigmotropism? *Plant Science*, 184, 20–28. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.12.001>
- Tenkanen, A., Suprun, S., Oksanen, E., Keinänen, M., Keski-saari, S., & Kontunen-soppela, S. (2020). *Strategy by latitude? Higher photosynthetic capacity and root mass fraction in northern than southern silver birch (Betula pendula Roth) in uniform growing conditions*. 974–991. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa148>
- Thébault, A., Clément, J. C., Ibanez, S., Roy, J., Geremia, R. A., Pérez, C. A., Buttler, A., Estienne, Y., & Lavorel, S. (2014). Nitrogen limitation and microbial diversity at the treeline. *Oikos*, 123(6), 729–740. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00860.x>
- Tsai, H. H., & Schmidt, W. (2017). One way. Or another? Iron uptake in plants. *New Phytologist*, 214(2), 500–505. <https://doi.org/10.1111/nph.14477>
- Tsui, C. C., Chen, Z. S., & Hsieh, C. F. (2004). Relationships between soil properties and slope position in a lowland rain forest of southern Taiwan. *Geoderma*, 123(1–2), 131–142. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.01.031>
- Turner, J., Knott, J., Green, P., & Turner, S. (2021). Boron nutritional management in Australian forest plantations. *Trees, Forests and People*, 5, 100120. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2021.100120>
- Turski, M., Kwaśna, H., Beker, C., Jaszczak, R., Kaźmierczak, K., Najgrakowski, T., & Borzyszkowski, W. (2019). The influence of age and crown position on growth efficiency along a scots pine chronosequence. *IForest*, 12(5), 474–479. <https://doi.org/10.3832/for2953-012>
- Unanaonwi, O. E. (2011). Effects of nitrogen, calcium and cation exchange capacity on gum yield in *Acacia senegal* under plantation and savanna woodland conditions in northern Guinea savanna, Nigeria. *IForest*, 4(AUGUST), 190–194. <https://doi.org/10.3832/for0587-004>
- Usoltsev, V. A., Merganičová, K., Konópka, B., Osmirko, A. A., Tseporday, I. S., & Chasovskikh, V. P. (2019). Fir (*Abies* spp.) stand biomass additive model for Eurasia sensitive to winter temperature and annual precipitation. *Central European Forestry Journal*, 66(3–4), 166–179. <https://doi.org/10.2478/FORJ-2019-0017>
- Van Der Heijden, M. G. A., Bruin, S. De, Luckerhoff, L., Van Logtestijn, R. S. P., & Schlaeppi, K. (2016). A widespread plant-fungal-bacterial symbiosis promotes plant biodiversity, plant nutrition and seedling recruitment. *ISME Journal*, 10(2), 389–399. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.120>
- Vázquez-Santos, Y., Castillo-Argüero, S., & Jiménez-Martínez, A. (2025). Arbuscular mycorrhizal fungi: a multifunctional soil biotic component. *Ecosistemas*, 34(1), 2821. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2821>
- Vert, G., Grotz, N., Dédaldéchamp, F., Gaymard, F., Gueriot, M. L., Briat, J. F., & Curie, C. (2002). IRT1, an Arabidopsis transporter essential for iron uptake from the soil and for plant growth. *The Plant Cell*, 33(2), 439–440. <https://doi.org/10.1093/plcell/koao033>
- Vijayakumar, A., Alshardan, A., Alghamdi, A. G., & Durai, S. (2025). High resolution spatial modelling of soil parent material: An initial investigation study using random forest machine learning techniques. *Journal of South American Earth Sciences*, 162(105598). <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2025.105598>
- Villena, J. J., Muñoz Chávarry, P., Seminario, J. F., & Martínez Sovero, G. (2022). Caracteres morfométricos como indicadores de calidad de sitio de *Tara spinosa* (Leguminosae, Caesalpinioideae) en Cajamarca, Perú. *Lilloa*, 59(1), 33–50. <https://doi.org/https://doi.org/10.30550/lilloa/2022.59.1/2022.04.01>
- Villena Velásquez, J. J. (2007). *Determinación de la calidad de sitio para Pinus patula en la Cooperativa Atahualpa Jerusalén Granja Porcón, Cajamarca*. Tesis de Pregrado. Universidad Nacional de Cajamarca, Perú. 122 p.
- Wahbi, J., Kaouther, M., Lamia, H., Mohsen, H., & Larbi, K. M. (2013). *Acacia tortilis* (Forsk) Hayne subsp raddiana (Savi) in a North African pseudo-savanna: Morphological variability and seed characteristics. *African Journal of Agricultural Research*, 8(21), 2482–2492. <https://doi.org/10.5897/AJAR11.2366>
- Walder, F., Niemann, H., Natarajan, M., Lehmann, M. F., Boller, T., & Wiemken, A. (2012). Mycorrhizal networks: Common goods of plants shared under unequal terms of trade. *Plant Physiology*, 159(2), 789–797. <https://doi.org/10.1104/pp.112.195727>
- Walne, C. H., & Reddy, K. R. (2022). Temperature effects on the shoot and root growth, development, and biomass accumulation of corn (*Zea mays* L.). *Agriculture (Switzerland)*, 12(443), 1–21. <https://doi.org/10.3390/agriculture12040443>
- Walter, A., & Schurr, U. (2005). Dynamics of leaf and root growth: Endogenous control versus environmental impact. *Annals of Botany*, 95(6), 891–900. <https://doi.org/10.1093/aob/mci103>
- Wang, J., Yang, Q., Qiao, Y., Zhai, D., Jiang, L., Liang, G., Sun, X., Wei, N., Wang, X., & Xia, J. (2019). Relative contributions of biotic and abiotic factors to the spatial variation of litter stock in a mature subtropical forest. *Journal of Plant Ecology*, 12(4), 769–780. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtz018>
- Wang, J., Zhang, C., Zhao, X., & Gadow, K. V. (2013). Limitations to reproductive success in the dioecious tree *Rhamnus davurica*. *PLoS ONE*, 8(12), 2–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081140>
- Wang, Q. W., Robson, T. M., Pieristè, M., Kenta, T., Zhou, W., & Kurokawa, H. (2022). Canopy structure and phenology modulate the impacts of solar radiation on C and N dynamics during litter decomposition in a temperate forest. *Science of The Total Environment*, 820, 153185. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153185>
- Wang, W., Cheng, R., Shi, Z., Ingwersen, J., Luo, D., & Liu, S. (2016). Seasonal dynamics of soil respiration and nitrification in three subtropical plantations in southern China. *IForest*, 9(5), 813–821. <https://doi.org/10.3832/for1828-009>
- Wang, X., Liu, S., Zuo, H., Zheng, W., Zhang, S., Huang, Y., Pingcuo, G., Ying, H., Zhao, F., Li, Y., Liu, J., Yi, T. S., Zan, Y., Larkin, R. M., Deng, X., Zeng, X., & Xu, Q. (2021). Genomic basis of high-altitude adaptation in Tibetan *Prunus* fruit trees. *Current Biology*, 31(e1–e8), 3848–3860. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.06.062>
- Wang, Y., Cao, G., Wang, Y., Webb, A. A., Yu, P., & Wang, X. (2019). Response of the daily transpiration of a larch plantation to variation in potential evaporation, leaf area index and soil moisture. *Scientific Reports*, 9(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41186-1>
- Westfall, J. A. (2015). *Selection of forest inventory cycle length based on growth rate and measurement variability*. 61(February), 17–24.
- Will, R. E., Wilson, S. M., Zou, C. B., & Hennessey, T. C. (2013). Increased vapor pressure deficit due to higher temperature leads to greater transpiration and faster mortality during drought for tree seedlings common to the forest-grassland ecotone. *New Phytologist*, 200(2), 366–374. <https://doi.org/10.1111/nph.12321>
- Williams, C. B., Reese Naesborg, R., Ambrose, A. R., Baxter, W. L., Koch, G. W., & Dawson, T. E. (2021). The dynamics of stem water storage in the tops of Earth's largest trees-Sequoiadendron giganteum. *Tree Physiology*, 41(12), 2262–2278. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab078>
- Wimmer, M. A., & Eichert, T. (2013). Review: Mechanisms for boron deficiency-mediated changes in plant water relations. *Plant Science*, 203–204, 25–32. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.12.012>
- Wojciechowska, N., Marzec-Schmidt, K., Kalembe, E. M., Ludwików, A., & Bagniewska-Zadworna, A. (2020). Seasonal senescence of leaves and roots of *Populus trichocarpa*-is the scenario the same or different? *Tree Physiology*, 40(8), 987–1000. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPAA019>

- Wu, Q. S., He, J. D., Srivastava, A. K., Zou, Y. N., & Kuća, K. (2019). Mycorrhizas enhance drought tolerance of citrus by altering root fatty acid compositions and their saturation levels. *Tree Physiology*, 39(7), 1149–1158. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz039>
- Wu, Q., Yang, J., Yu, C., Han, F., Zhao, J., & Chang, Y. (2027). Interpretable machine learning-driven evaluation of forestry ecosystem service value and green economic efficiency synergies in China's urban agglomerations. *Environmental Impact Assessment Review*, 122, 108627. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2026.108627>
- Wu, T., Zhang, P., Zhang, L., Wang, G. G., & Yu, M. (2016). Morphological response of eight *Quercus* species to simulated wind load. *PLoS ONE*, 11(9), 15–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163613>
- Xia, K., Daws, M. I., & Peng, L. L. (2022). Climate drives patterns of seed traits in *Quercus* species across China. *New Phytologist*, 234(5), 1629–1638. <https://doi.org/10.1111/nph.18103>
- Xie, R., Zhao, J., Lu, L., Brown, P., Lin, X., Webb, S. M., Ge, J., Antipova, O., Li, L., & Tian, S. (2020). Seasonal zinc storage and a strategy for its use in buds of fruit trees. *Plant Physiology*, 183(3), 1200–1212. <https://doi.org/10.1104/PP.19.01563>
- Xu, H., Luo, Z., Hu, W., Jia, Y., Wang, Y., Ye, X., Li, Y., Chen, L. S., & Guo, J. (2022). Magnesium absorption, translocation, subcellular distribution and chemical forms in citrus seedlings. *Tree Physiology*, 42(4), 862–876. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPAB148>
- Xu, J., Gou, M., Wang, H., Guo, Q., Liu, B., Zhou, J., & Chen, X. (2026). Integrating climate-niche safety margins and physiological responses to extreme heat in subtropical urban forests. *Landscape and Urban Planning*, 268, 105565. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2025.105565>
- Yan, L., Li, S., Cheng, J., Liu, Y., Liu, J., & Jiang, C. (2022). Boron contributes to excessive aluminum tolerance in trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.) by inhibiting cell wall deposition and promoting vacuole compartmentation. *Journal of Hazardous Materials*, 437, 129275. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2022.129275>
- Yang, B., Liu, J., Zhao, X., & Zheng, S. (2021). Evaporation and cracked soda soil improved by fly ash from recycled materials. *Land Degradation and Development*, 32(9), 2823–2832. <https://doi.org/10.1002/ldr.3966>
- Yang, L., Jiang, P., Han, Q., Qian, Z., Wan, F., Liu, H., Ou, Q., Hao, S., & Huang, X. (2026). Evolutionary history shapes soil pH following forestation at global scales: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 671, 123725. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2026.123725>
- Yang, X., Zeng, M., Pu, Y., Hu, T., Liao, Y., & Qin, Y. (2025). Insight into construction and nitrogen removal performance of Navicula-Bacteria PN/A system. *Chemical Engineering Journal*, 503(158023). <https://doi.org/10.1016/j.cej.2024.158023>
- Yang, Y., Geng, Y., Zhou, H., Zhao, G., & Wang, L. (2017). Effects of gaps in the forest canopy on soil microbial communities and enzyme activity in a Chinese pine forest. *Pedobiologia*, 61, 51–60. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2017.03.001>
- Ye, C. Y., Zhang, H. C., Chen, J. H., Xia, X. L., & Yin, W. L. (2009). Molecular characterization of putative vacuolar NHX-type Na⁺/H⁺ exchanger genes from the salt-resistant tree *Populus euphratica*. *Physiologia Plantarum*, 137(2), 166–174. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01269.x>
- Yin, Y., Zhou, Y.-B., Li, H., Zhang, S.-Z., Fang, Y.-T., Zhang, Y.-J., & Zou, X. (2022). Linking tree water use efficiency with calcium and precipitation. *Tree Physiology*. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPAC069>
- Zenda, T., Liu, S., Dong, A., & Duan, H. (2021). Revisiting sulphur—The once neglected nutrient: It's roles in plant growth, metabolism, stress tolerance and crop production. *Agriculture*, 11(626), 1–24. <https://doi.org/https://doi.org/10.3390/agriculture11070626>
- Zhan, C., & Wang, M. (2024). Disease resistance through M genes. *Nature Plants*, 10(3), 352–353. <https://doi.org/10.1038/S41477-024-01644-9>
- Zhang, B., Song, Y., Zhang, X., Wang, Q., Li, X., He, C., & Luo, H. (2022). Identification and expression assay of calcium-dependent protein kinase family genes in *Hevea brasiliensis* and determination of HbCDPK5 functions in disease resistance. *Tree Physiology*, 42(5), 1070–1083. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPAB156>
- Zhang, C., Yi, H., Gao, X., Bai, T., Ni, Z., Chen, Y., Wang, M., Zhang, Y., Pan, J., Yu, W., & Xie, D. (2022). Effect of different altitudes on morpho-physiological attributes associated with mango quality. *Diversity*, 14(876), 1–11. <https://doi.org/10.3390/d14100876>
- Zhang, K., Kimball, J. S., Nemani, R. R., Running, S. W., Hong, Y., Gourley, J. J., & Yu, Z. (2015). Vegetation greening and climate change promote multidecadal rises of global land evapotranspiration. *Scientific Reports*, 5(June), 1–9. <https://doi.org/10.1038/srep15956>
- Zhang, S., Tang, D., Korpelainen, H., & Li, C. (2019). Metabolic and physiological analyses reveal that *Populus cathayana* males adopt an energy-saving strategy to cope with phosphorus deficiency. *Tree Physiology*, 39(9), 1630–1645. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz074>
- Zhao, L., Hou, R., & Fang, Q. (2019). Differences in interception storage capacities of undecomposed broad-leaf and needle-leaf litter under simulated rainfall conditions. *Forest Ecology and Management*, 446(April), 135–142. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.043>
- Zhao, P., Li, X., Ran, R., Sun, H., Zhao, J., & Chen, G. (2022). Precipitation and local environment shape the geographic variation of seed size across natural populations of sand rice (*Agriophyllum squarrosum*). *Journal of Experimental Botany*, 5682–5697. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac231>
- Zhong, J., Jiang, L., Guo, Z., Yang, J., Shi, J., Peng, Y., Jiang, Y., Miao, M., Yin, H., & Liu, X. (2025). Biooxidation of arsenopyrite during the coalescence of iron and sulfur oxidizing microbial communities. *Environmental Earth Sciences*, 84(15), 1–17. <https://doi.org/10.1007/S12665-025-12440-9/METRCS>
- Zhou, X., Sun, H., Heinonsalo, J., Pumpanen, J., & Berninger, F. (2022). Microbial biodiversity contributes to soil carbon release: a case study on fire disturbed boreal forests. *FEMS Microbiology Ecology*, 98(8), 1–11. <https://doi.org/10.1093/FEMSEC/FIAC074>
- Zi, H., Jing, X., Liu, A., Fan, X., Chen, S. C., Wang, H., & He, J. S. (2023). Simulated climate warming decreases fruit number but increases seed mass. *Global Change Biology*, 29(3), 841–855. <https://doi.org/10.1111/gcb.16498>
- Zuchi, S., Watanabe, M., Hubberten, H. M., Bromke, M., Osorio, S., Fernie, A. R., Celletti, S., Paolacci, A. R., Catarcione, G., Ciaffi, M., Hoefgen, R., & Astolfi, S. (2015). The interplay between sulfur and iron nutrition in tomato. *Plant Physiology*, 169(4), 2624–2639. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00995>