



**UNIVERSIDAD ESTATAL AMAZÓNICA**

**CENTRO DE POSTGRADOS**

**MAESTRÍA EN SILVICULTURA**

**MENCIÓN MANEJO Y CONSERVACION DE RECURSOS FORESTALES**

Proyecto de innovación previo a la obtención del título de:

**MAGISTER EN SILVICULTURA**

“RESPUESTA FOTOSINTÉTICA Y PARÁMETROS FOTOQUÍMICOS DEL COPAL (*Dacryodes olivifera*) EN UN BOSQUE PRIMARIO Y BOSQUE SECUNDARIO”

**Autor**

Cristina Priscila Vaca Villacis

**Director de Proyecto**

PhD. Yasiel Arteaga Crespo

Puyo-Ecuador

2021

# DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y CESIÓN DE DERECHOS

Yo, Cristina Priscila Vaca Villacis, con cédula de identidad 1600417156 declaro ante las autoridades educativas de la Universidad Estatal Amazónica, que el contenido del Proyecto de innovación titulado: **“RESPUESTA FOTOSINTÉTICA Y PARÁMETROS FOTOQUÍMICOS DEL COPAL (*Dacryodes olivifera*) EN UN BOSQUE PRIMARIO Y BOSQUE SECUNDARIO”**, es absolutamente original, auténtico y personal.

En tal virtud y según lo establecido por la Ley de Propiedad Intelectual, por su Reglamento y por la normatividad institucional vigente, certifico libremente que los criterios y opiniones que constan en el Proyecto de innovación son de exclusiva responsabilidad del autor; y que los resultados expuestos pertenecen a la Universidad Estatal Amazónica.



---

Ing. Cristina Priscila Vaca Villacis  
**C.I. 1600417156**  
**AUTORA**

# CERTIFICADO DE APROBACIÓN POR TRIBUNAL DE SUSTENTACIÓN

## EL TRIBUNAL DE SUSTENTACIÓN DEL PROYECTO DE INNOVACIÓN CERTIFICA QUE:

El presente Trabajo de Titulación: “**RESPUESTA FOTOSINTÉTICA Y PARÁMETROS FOTOQUÍMICOS DEL COPAL (*Dacryodes olivifera*) EN UN BOSQUE PRIMARIO Y BOSQUE SECUNDARIO**”, bajo la responsabilidad de la egresada **CRISTINA PRISCILA VACA VILLACÍS**, ha sido meticulosamente revisado, autorizando su presentación a la Defensa Pública:

### MIEMBROS DEL TRIBUNAL



Firmado electrónicamente por:  
**LUIS RAMON  
BRAVO**

---

Dr. C. Luis Ramón Bravo Sánchez, PhD

### PRESIDENTE DEL TRIBUNAL



Firmado electrónicamente por:  
**YOEL  
RODRIGUEZ**

---

Dr. C. Yoel Rodríguez Guerra, PhD

### MIEMBRO 1 DEL TRIBUNAL



Firmado electrónicamente por:  
**DUNIA  
CHAVEZ**

---

Dra. C. Dunia Chávez Esponda, PhD

### MIEMBRO 2 DEL TRIBUNAL



**UNIVERSIDAD ESTATAL AMAZÓNICA**  
**Centro de Postgrados**

**AVAL**

Quien suscribe Dr.C Yasiel Arteaga Crespo, PhD., Director del trabajo de titulación, modalidad Proyecto de innovación titulado: **“RESPUESTA FOTOSINTÉTICA Y PARÁMETROS FOTOQUÍMICOS DEL COPAL (*Dacryodes olivifera*) EN UN BOSQUE PRIMARIO Y BOSQUE SECUNDARIO”** a cargo de la **Ing. Cristina Priscila Vaca Villacis** egresada de la segunda cohorte de la Maestría en Silvicultura mención Manejo y Conservación de Recursos Forestales de la Universidad Estatal Amazónica.

Certifico haber acompañado el proceso de elaboración del Proyecto de Innovación y considero cumple los lineamientos y orientaciones establecidas en la normativa vigente de la institución por lo que se encuentra listo para ser sustentado.

Por lo antes expuesto se avala el Proyecto de innovación para que sea presentado ante la Dirección de Posgrado como forma de titulación como Magister en Silvicultura mención Manejo y Conservación de Recursos Forestales y que dicha instancia considere el mismo a fin de que tramite lo que corresponda.

Para que a si conste, firmo la presente a los 16 días del mes de febrero del 2021.

Atentamente,



Firmado  
digitalmente por  
YASIEL ARTEAGA  
CRESPO

---

Yasiel Arteaga Crespo, PhD.

**DIRECTOR DE TESIS**

**DOCENTE TITULAR UNIVERSIDAD ESTATAL AMAZÓNICA**



**UNIVERSIDAD ESTATAL AMAZÓNICA**  
**CENTRO DE POSTGRADOS**  
**SISTEMA ANTIPLAGIO URKUND**

Puyo, 16 de febrero de 2021

Por medio del presente **CERTIFICO** que, el trabajo de titulación **“RESPUESTA FOTOSINTÉTICA Y PARÁMETROS FOTOQUÍMICOS DEL COPAL (*Dacryodes olivifera*) EN UN BOSQUE PRIMARIO Y BOSQUE SECUNDARIO”**, correspondiente a la Ing. **CRISTINA PRISCILA VACA VILLACIS**, con cédula 1600417156, de la maestría en Silvicultura Mención Manejo y Conservación de Recursos Forestales cuyo director del proyecto es el Dr.C Yasiel Arteaga Crespo, PhD., ha sido revisado mediante el sistema antiplagio, reportando una similitud de 7%, informe generado el día 16 de febrero del 2021 por parte del director de su proyecto.

Particular que comunico para los fines pertinentes



Firmado digitalmente  
por YASIEL ARTEAGA  
CRESPO

---

Yasiel Arteaga Crespo, PhD.  
**DIRECTOR DEL PROYECTO DE TITULACIÓN**

## **AGRADECIMIENTO**

Doy gracias a mi Dios y Padre Celestial por haberme otorgado la sabiduría, salud, cuidado y protección en todo el tiempo que realicé este proyecto.

A la Universidad Estatal Amazónica y los docentes de la maestría por prepararme con el conocimiento adecuado para formarme como profesional.

A mis padres, Humberto Vaca y Rosario Villacis, quienes me han apoyado incondicionalmente en todo el camino de mi vida y de mis estudios.

Al Dr. Yasiel Arteaga Crespo, PhD y a Diego Ureta, quienes con sus conocimientos me apoyaron y direccionaron en este proyecto de investigación.

## **DEDICATORIA**

A mi querida y amada familia porque siempre me han apoyado y alentado para seguir creciendo como profesional y culminar las metas que me propongo.

Y al único y verdadero Dios el “*Gran Yo Soy*” ya que, por su gracia, voluntad e infinita misericordia, me ha guiado en cada paso y ha permitido que llegue hasta aquí.

*Cristina Vaca*

## RESUMEN EJECUTIVO

Con el aumento de las perturbaciones antrópicas causadas en los bosques de la amazonia ecuatoriana, se originan alteraciones en muchos procesos de los ecosistemas, que afectan la sensibilidad fisiológica de las plantas. El objetivo de la presente investigación fue evaluar la respuesta fotosintética y fotoquímica de *Dacryodes olivifera* en dos sitios con distinto uso de la tierra: sistema de bosque primario y sistema de bosque secundario. Se seleccionaron dos individuos de cada sistema de bosque y se procedió a tomar muestras de suelo para su respectivo análisis químico. Los parámetros fotosintéticos y fotoquímicos fueron tomados con un fluorómetro integrado IFL en hojas del dosel de los árboles. El análisis químico del suelo mostró que la disponibilidad de fósforo en el bosque primario fue de  $8.7 \text{ mgKg}^{-1}$ , mientras que el bosque secundario  $2.7 \text{ mgKg}^{-1}$ , mostrando una diferencia significativa entre ambos sistemas de bosque, los demás parámetros químicos del suelo no presentaron diferencias significativas. En cuanto a la tasa fotosintética los individuos del bosque primario presentaron mejor comportamiento con  $3,32 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , respecto a los individuos del bosque secundario con  $1,72 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , con diferencia significativa en ambos sistemas de bosque. Mientras que en los parámetros fotoquímicos de los individuos del bosque secundario hubo un ETRmax de  $33,79 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , a diferencia del bosque primario con  $22,38 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , evidenciándose diferencia significativa en ambos sistemas de bosque. Se concluye que las variaciones en los parámetros evaluados pueden atribuirse a las perturbaciones antrópicas que presenta el sistema de bosque secundario.

**Palabras clave:** *Dacryodes olivifera*, respuesta fotosintética, parámetros fotoquímicos, áreas degradadas, reforestación.

## ABSTRACT

With the increase in anthropic disturbances caused in the forests of the Ecuadorian Amazon, alterations originate in many ecosystem processes, which affect the physiological sensitivity of plants. The objective of the present investigation was to evaluate the photosynthetic and photochemical response of *Dacryodes olivifera*. in two sites with different land use, primary forest system and secondary forest system. Two individuals were selected from each forest system and soil samples were taken for their respective chemical analysis. Photosynthetic and photochemical parameters were taken with an integrated IFL fluorometer in tree canopy leaves. The chemical analysis of the soil showed that the availability of phosphorus in the primary forest was  $8.7 \text{ mgKg}^{-1}$ , while the secondary forest  $2.7 \text{ mgKg}^{-1}$ , showing a significant difference between both forest systems, the other chemical parameters of the soil did not present significant differences. Regarding the photosynthetic rate, individuals from the primary forest presented better performance with  $3.32 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , compared to individuals from the secondary forest with  $1.72 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , with a significant difference in both systems of forest. While in the photochemical parameters of the individuals of the secondary forest there was an ETRmax of  $33.79 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , unlike the primary forest with  $22.38 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , showing a significant difference in both forest systems. It is concluded that variations in the evaluated parameters can be attributed to the anthropic disturbances that the secondary forest system presents.

**Key words:** *Dacryodes olivifera*, photosynthetic response, photochemical parameters, degraded areas, reforestation.

## Tabla de Contenido

<b>CAPÍTULO I.....</b>	<b>1</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
1.1. Problema científico.....	2
1.2. Hipótesis de la investigación.....	2
1.3. Objetivo general.....	2
1.4. Objetivos específicos.....	2
<b>CAPÍTULO II.....</b>	<b>4</b>
<b>2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....</b>	<b>4</b>
2.1. Copal ( <i>D. olivifera</i> ).....	4
2.1.1. Descripción botánica.....	4
2.1.2. Usos del Copal.....	4
2.2. Aspectos generales del recurso suelo.....	5
2.2.1. Impacto del cambio de uso de suelo en ecosistemas amazónicos.....	5
2.2.2. Indicadores químicos del suelo.....	6
2.2.3. Eficiencia del uso de nutrientes.....	6
2.3. Fotosíntesis.....	8
2.3.1. Respuesta fotosintética: punto de compensación y punto de saturación de la luz.....	8
2.3.2. Curvas de respuesta fotosintética a la luz.....	9
2.3.3. Conductancia estomática Gs.....	10
2.3.4. Conductancia de difusión del mesófilo Gm.....	10
2.3.5. Coeficientes de fluorescencia fotoquímica qP.....	10
2.3.6. Coeficiente de fluorescencia no fotoquímica qN.....	11
2.3.7. Enfriamiento no fotoquímico NPQ.....	11
2.4. La fluorescencia de la clorofila.....	12
2.5. Aspectos generales de los parámetros fotoquímicos y fluorescencia de la clorofila.....	13
2.6. Importancia y aplicaciones de las mediciones de fluorescencia de la clorofila.....	14
<b>CAPÍTULO III.....</b>	<b>18</b>
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>18</b>
3.1. Localización.....	18
3.2. Tipos de investigación.....	19
3.2.1. Investigación Experimental.....	19
3.2.2. Investigación Correlacional.....	19
3.2.3. Investigación Descriptiva.....	19
3.3. Métodos de investigación.....	19
3.3.1. Análisis de varianza ANOVA y comparación de medias de Turkey.....	20
3.3.2. Matriz de correlación de Spearman.....	20
3.3.3. Análisis de componentes principales.....	20
3.4. Tratamiento de los datos.....	21
3.4.1. Selección de los árboles muestreados.....	21
3.4.2. Toma de muestra de suelo y análisis químico de muestras de suelo.....	21
3.4.3. Medición <i>in situ</i> de parámetros fotosintéticos.....	23
3.4.4. Medición <i>in situ</i> de parámetros fotoquímicos.....	24
3.4.5. Procesamiento y análisis de datos.....	25

3.4.6.	Interpretación de resultados .....	26
3.4.7.	Discusión de resultados .....	26
3.5.	Recursos humanos y materiales.....	26
3.5.1.	Fase de campo .....	27
3.5.2.	Fase de laboratorio .....	27
3.5.3.	Fase de gabinete .....	28
<b>CAPITULO IV.</b>	.....	<b>29</b>
<b>4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b>	.....	<b>29</b>
4.1.	Caracterización de la composición química del suelo en el área de estudio .....	29
4.1.1.	Potencial de hidrogeno (pH) .....	29
4.1.2.	Acidez intercambiable ( $Al^{+3}+H^{+1}$ ) .....	30
4.1.3.	Fosforo (P).....	31
4.1.4.	Potasio ( $K^{+1}$ ).....	32
4.1.5.	Calcio ( $Ca^{+2}$ ) .....	33
4.1.6.	Magnesio ( $Mg^{+2}$ ).....	34
4.1.7.	Materia Orgánica (MO).....	36
4.2.	Comportamiento de <i>D. Olivifera</i> en función de parámetros fotosintéticos.....	37
4.2.1.	Asimilación o tasa fotosintética (A).....	37
4.2.2.	Tasa de transpiración (E).....	38
4.2.3.	Conductancia estomatal (Gs) .....	38
4.2.4.	Conductancia mesofílica (Gm).....	39
4.2.5.	Concentración de $CO_2$ intracelular (Ci) .....	40
4.2.6.	Coeficientes de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP) .....	41
4.2.7.	Coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica qN .....	42
4.2.8.	Medida de disipación de calor NPQ.....	43
4.3.	Comportamiento de <i>D. Olivifera</i> en función de parámetros fotoquímicos. ....	44
4.4.	Determinación de la relación entre los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie <i>D. Olivifera</i> y químicos del suelo en los dos tipos de bosque .....	48
4.4.1.	Potencial de hidrogeno (pH) frente parámetros fotosintéticos y fotoquímicos..	48
4.4.2.	Acidez intercambiable $Al^{+3}+H^{+1}$ frente parámetros fotosintéticos y fotoquímicos.....	49
4.4.3.	Aluminio intercambiable $Al^{+3}$ frente parámetros fotosintéticos y fotoquímicos.	49
4.4.4.	Fosforo (P) frente a los parámetros fotosintético y fotoquímicos.....	49
4.4.5.	Potasio $K^{+2}$ frente a los parámetros fotosintéticos y fotoquímicos. ....	51
4.4.6.	Calcio $Ca^{+2}$ frente a los parámetros fotosintéticos y fotoquímicos. ....	52
4.4.7.	Magnesio $Mg^{+2}$ frente a los parámetros fotosintéticos y fotoquímicos. ....	52
4.4.8.	Porcentaje de materia orgánica (MO) frente a los parámetros fotosintéticos y fotoquímicos. ....	53
<b>CAPITULO V.</b>	.....	<b>56</b>
<b>5. CONCLUSIONES.</b>	.....	<b>56</b>
<b>CAPITULO VI.</b>	.....	<b>57</b>
<b>6. RECOMENDACIONES.</b>	.....	<b>57</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	.....	<b>58</b>
<b>ANEXOS</b>	.....	<b>67</b>

## Índice de Tablas

<b>Tabla 1.</b> Información dasométrica de los individuos <i>Dacryodes olivifera</i> estudiados en el área de estudio del bosque primario y secundario .....	21
<b>Tabla 2.</b> Rango de interpretación de pH.....	23
<b>Tabla 3.</b> Rango de interpretación para parámetros químicos .....	23
<b>Tabla 4.</b> Detalles del recurso humano considerado en la investigación.....	26
<b>Tabla 5.</b> Estadísticos descriptivos de los parámetros fotoquímicos de <i>D. olivifera</i> en bosque primario y secundario .....	45
<b>Tabla 6.</b> ANOVA de los parámetros fotosintéticos de <i>D. olivifera</i> en el bosque primario y secundario .....	45
<b>Tabla 7.</b> Autovalores y porcentaje de varianza total explicada de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>D. olivifera</i> y químicos del suelo en los dos sistemas de bosque. ....	53

## Índice de Figuras

<b>Figura 1.</b> Gráfico de absorción de pigmentos vegetales y fluorescencia de clorofila.....	13
<b>Figura 2.</b> Ubicación de área de estudio. ....	18
<b>Figura 3.</b> Valores promedio del pH del suelo en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario. ....	30
<b>Figura 4.</b> Valores promedio de la acidez intercambiable del suelo en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario. ....	31
<b>Figura 5.</b> Valores promedio de fosforo disponible en el suelo de los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario. ....	32
<b>Figura 6.</b> Valores promedio de potasio intercambiable en el suelo de los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario. ....	33
<b>Figura 7.</b> Valores promedio de calcio en el suelo de los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.....	34
<b>Figura 8.</b> Valores promedio de magnesio en el suelo de los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.....	35
<b>Figura 9.</b> Valores promedio del porcentaje de materia orgánica en el suelo de los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.....	36
<b>Figura 10.</b> Valores promedio de la asimilación fotosintética de la especie <i>D. olivifera</i> en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario. ....	37
<b>Figura 11.</b> Valores promedio de la transpiración de la especie <i>D. olivifera</i> en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.....	38
<b>Figura 12.</b> Valores promedio de la conductancia estomática de la especie <i>D. olivifera</i> en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario. ....	39
<b>Figura 13.</b> Valores promedio de la conductancia mesofílica de la especie <i>D. olivifera</i> en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario. ....	40

<b>Figura 14.</b> Valores promedio de la concentración de CO <sub>2</sub> intracelular de la especie <i>D. olivifera</i> en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario. ....	<b>41</b>
<b>Figura 15.</b> Valores promedio de qP de la especie <i>D. olivifera</i> en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario. ....	<b>42</b>
<b>Figura 16.</b> Valores promedio de qN de la especie <i>D. olivifera</i> en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario. ....	<b>43</b>
<b>Figura 17.</b> Valores promedio de NPQ de la especie <i>D. olivifera</i> en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario. ....	<b>44</b>
<b>Figura 18.</b> Curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a PPF frente a ETR de la especie <i>D. olivifera</i> en los dos diferentes usos de la tierra. ....	<b>46</b>
<b>Figura 19.</b> Curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a PPF frente ΦPSII de la especie <i>D. olivifera</i> . ....	<b>47</b>
<b>Figura 20.</b> Correlación de Spearman de los parámetros Fotoquímicos, fotosintéticos de la especie <i>D. olivifera</i> y químicos del suelo en bosque primario. ....	<b>50</b>
<b>Figura 21.</b> Correlación de Spearman de los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie <i>D. olivifera</i> y químicos del suelo en bosque secundario. ....	<b>51</b>
<b>Figura 22.</b> Diagrama de arreglo espacial basado en el análisis de componentes principales que muestra la distribución y relación de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>D. Olivifera</i> y los parámetros químicos del suelo. ....	<b>54</b>

### Índice de Anexos

<b>Anexo 1.</b> Registro fotográfico de la fase de campo .....	<b>67</b>
<b>Anexo 2.</b> Estadísticos descriptivos de la composición química del suelo en el área de estudio de los dos sistemas de bosque primario y secundario.....	<b>70</b>
<b>Anexo 3.</b> ANOVA de la composición química del suelo en el área de estudio de los dos sistemas de bosque primario y secundario.....	<b>70</b>
<b>Anexo 4.</b> Estadísticos descriptivos de los parámetros fotosintéticos de <i>D. olivifera</i> en bosque primario y secundario .....	<b>71</b>
<b>Anexo 5.</b> ANOVA de los parámetros fotosintéticos de <i>D. olivifera</i> en el bosque primario y secundario .....	<b>71</b>
<b>Anexo 6.</b> Matriz de componente rotado de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>D. olivifera</i> y químicos del suelo en los dos sistemas de bosque primario y secundario .....	<b>72</b>

# CAPÍTULO I.

## 1. INTRODUCCIÓN

Los bosques de la Amazonía Ecuatoriana son altamente complejos y heterogéneos en todos sus componentes y han sido incluidos entre las comunidades más diversas del planeta. Allí se han registrado más de 4.857 especies de plantas vasculares, lo que es equivalente a 31,7% de la riqueza total de especies descritas para el Ecuador (Malessa & Palacios, 2010). Sin embargo, esta región es considerada también como una de las zonas con las más altas tasas de deforestación en América Sur (Armenteras & Rodríguez, 2014).

En el cantón Mera existen actividades productivas poco rentables (cultivos de caña de azúcar, naranjilla y banano), causando que las áreas donde se deforestó el bosque primario y luego se realizó algún cultivo, fueran abandonadas por falta de rentabilidad dando como resultado áreas degradadas (Plan de Desarrollo y Ordenamiento Territorial, 2015).

Según Armenteras & Rodríguez, (2014) consideran que la alta diversidad vegetal de los ecosistemas en la Amazonía, es altamente recomendable utilizar especies nativas en los proyectos productivos agroforestales y de reforestación con fines comerciales, así como en los proyectos de restauración con fines ecológicos, pero hay que tomar en consideración las interacciones entre las especies con las propiedades del suelo y la vegetación acompañante.

El impacto de las condiciones ambientales, entre ellas, la intensidad de luz sobre la fotosíntesis se relaciona directamente con la producción y la adaptabilidad de las plantas. La luz es un factor limitante en la respuesta fotosintética de las plantas (Mejía de Tafur *et al.*, 2014). En las plantas la fotosíntesis tiene comportamientos característicos sobre distintos niveles de irradiación, lo que genera curvas de luz, que constituyen una valiosa herramienta para comprender el comportamiento fisiológico y las respuestas bioquímicas de las plantas sobre diversas condiciones ambientales (Yepes & Buckeridge, 2011).

Los parámetros fotoquímicos de las plantas son útiles para comprender los mecanismos de fotoprotección asociados con la eliminación del exceso de energía de excitación, ya sea como calor o fluorescencia, del aparato fotosintético (Shezi *et al.*, 2020). El funcionamiento del fotosistema II (PSII), es un indicador de la eficiencia en el uso de la radiación fotoquímica en

la asimilación de carbono por las plantas, que permite visualizar posibles daños al aparato fotosintético debido a las adversidades ambientales (Tester & Bacic, 2005).

*D. olivifera* es una especie nativa de la amazonia ecuatoriana y al tener diferentes usos ya sea por su madera muy dura con fines comerciales, por sus frutos comestibles o por su resina utilizada para masticar, pegar, purificar carne, como medicina para diversas dolencias, perfumería, etc.; se considera una especie importante para evaluar su comportamiento fotosintético y fotoquímico así como su relación con los parámetros químicos del suelo en la que se desarrolla, lo cual contribuirá en el manejo silvícola de la especie (De la Torre *et al.*, 2008).

### **1.1. Problema científico**

¿Cuál es el comportamiento fotosintético y fotoquímico de la especie *D. olivifera* y su relación con los parámetros químicos del suelo, en diferente uso de la tierra: sistema de bosque primario y sistema de bosque secundario?

### **1.2. Hipótesis de la investigación**

La especie *D. olivifera* presenta diferente respuesta fotosintética y fotoquímica, la cual no se relaciona con los parámetros químicos del suelo, en los dos diferentes usos de la tierra: bosque primario y bosque secundario.

### **1.3. Objetivo general**

Evaluar la respuesta fotosintética y fotoquímica de *D. olivifera* y su relación con los parámetros químicos del suelo, en dos sitios con distinto uso de la tierra: sistema de bosque primario y sistema de bosque secundario; como contribución al manejo silvícola de la especie.

### **1.4. Objetivos específicos**

- Caracterizar la composición química del suelo donde se encuentra *D. olivifera* en dos diferentes usos de la tierra, sistemas de bosque primario y sistema de bosque secundario.
- Analizar el comportamiento de *D. olivifera* en función de parámetros fotoquímicos y fotosintéticos dos diferentes usos de la tierra, sistemas de bosque primario y sistema de bosque secundario.

- Determinar la relación entre los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie *D. olivifera* y químicos del suelo en los dos diferentes usos de la tierra, sistemas de bosque primario y sistema de bosque secundario.

## CAPÍTULO II.

### 2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

#### 2.1. Copal (*D. olivifera*)

##### 2.1.1. Descripción botánica

*D. olivifera* pertenece a la clase Equisetopsida, subclase Magnoliidae, superorden Rosanae, orden Sapindales, familia Burseraceae y género: *Dacryodes*. Esta especie comúnmente es conocida como copal, cuya palabra proviene del nahuatl-copalli; que significa resina o incienso, se ubica en bosques muy húmedos o pluviales de la base de los andes orientales, entre 900 y 1250 msnm. En el Ecuador se distribuye en las provincias de Napo, Pastaza y Tungurahua (Palacios, 2011).

El copal es un árbol de hasta 35 m de altura y 1.2 m de DAP. Si fuste es bien formado y sin raíces tablares. Corteza externa grisácea, desprendiéndose en láminas grandes, gruesas, irregulares y dispersas, dejando una corteza renovada y lenticelada. Ramitas terminales robustas con lenticelas cremas, éstas bipartidas y largadas. Hojas imparipinnadas, glabras, dejando cicatrices nudosas en las ramitas terminales al desprenderse. Foliolos 5-7, sub coriáceos, brillantes por el haz, oblongos, 15-25 x 5-8 cm, con un aspecto ligeramente rugoso debido a la nervación secundaria predominante; nervios secundarios fuertemente curvados cerca del margen; intersecundarios dispersos, pero conspicuos; terciados formando una red amplia. Inflorescencia una panícula axilar o terminal, y en este caso varias panículas sobre cortas ramitas (rebrotos) jóvenes, 5-10 cm de largo. Flores con cáliz pateliforme-cupular y 3 pétalos verde-rojizos de  $\pm$  2mm de largo. Fruto una drupa oblongo-elipsoide, 2-3 cm de largo, liso, brillante, negro al madurar, similar a una aceituna (Palacios, 2011).

##### 2.1.2. Usos del Copal

Su madera es muy dura, tiene buen olor y es de color rojo. Es utilizada para la elaboración de muebles, casas y para fabricar playwood. Los frutos del copal son cocinados y se comen, también son alimentos de aves llamadas “Tayos”, los que, a su vez, se cazan para extraer el aceite para cocinar, en especial por los Shuar y Achuar (Palacios, 2011). La resina que produce es de color blanco de fuerte olor, seca se quema para alumbrar; ha sido usada para masticar,

pegar, atraer lluvia y purificar carne; también se ha utilizado como fijador del pigmento, barniz, como medicina para diversas dolencias y como alimento para los dioses especialmente para este fin los utilizaban los aborígenes de México, Bolivia, Ecuador y Perú (Orta, 2011).

El empleo del Copal por las comunidades de nuestro continente especialmente de la especie *Dacryodes* y *Tetragastris* forman glomérulos resinosos blancos que constituyen en América el llamado “elemi del Brasil”; con usos en ritos religiosos, sahumerios, perfumería, medicina popular y como resinas industriales (Palacios, 2011).

## **2.2. Aspectos generales del recurso suelo**

El suelo es un componente vital para el desarrollo de la vida vegetal, es de difícil y larga recuperación siendo muy vulnerable a cambios extremos debido a que tarda desde miles a cientos de miles de años en formarse, por lo que se considera un recurso natural no renovable (DAVOINE *et al.*, 2008). Los ecologistas consideran al suelo como parte fundamental del ambiente, siendo condicionado por los microhábitats que a su vez ejerce una influencia sobre el suelo, siendo un sistema vivo, dinámico y no renovable, cuya condición y funcionamiento es clave para la producción de alimentos y para el mantenimiento de los ecosistemas a escalas local, regional y global (Gliessman, 2006).

Sin embargo, existe un sinnúmero de definiciones para definir el suelo, ya que el concepto de este varía dependiendo del área a la que se aplique su estudio. En resumen, el suelo es un cuerpo natural, un ser vivo que está sujeto a la acción de los factores formadores (clima, organismos, material parental, tiempo y relieve) y como todo ser vivo nace, crece, se reproduce y muere, en escalas temporales mayores a la humana, por lo tanto, es también un recurso no renovable (Loaiza & Usuga, 2011).

### **2.2.1. Impacto del cambio de uso de suelo en ecosistemas amazónicos**

La deforestación es la principal causa del cambio de uso de la tierra en bosques tropicales de la amazonia ecuatoriana, convirtiéndolos en sistemas ganaderos o agrícolas, afectando en gran parte los recursos que tiene el bosque y en especial algunas de las funciones del suelo relacionadas con su fertilidad (Bravo, Marín, *et al.*, 2017). En los suelos de la región amazónica los factores de mayor afectación con un 70,54 % a la variación de la fertilidad se da

principalmente por el piso climático, la profundidad, algunos indicadores físicos y químicos como la densidad aparente, porosidad total, porosidad de retención, pH, COT, N, P, K, B, Zn (Bravo, Ramírez, *et al.*, 2017).

En base a ello los parámetros deben ser identificados y cuantificados en cada hábitat o ambiente en particular para poder evidenciar los cambios que se suceden en el corto y largo plazo, como consecuencia de las prácticas de manejo que se aplican (Dávila *et al.*, 2009). La conversión de ecosistemas naturales en sistemas agrícolas o ganaderos, reduce el contenido de carbono orgánico del suelo debido a que disminuye la fuente de suministro, además, aumenta las pérdidas por erosión y la tasa de descomposición de la materia orgánica (Alemán *et al.*, 2020).

### **2.2.2. Indicadores químicos del suelo**

Se refieren a las condiciones químicas que afectan la relación suelo-planta, la capacidad amortiguadora del suelo, la disponibilidad y calidad de agua y nutrimentos para las plantas y microorganismos (Cruz *et al.*, 2004). Algunos indicadores son la disponibilidad de nutrimentos, pH, conductividad eléctrica, carbono orgánico total, carbono orgánico lábil, capacidad de adsorción de fosfatos, capacidad de intercambio de cationes, cambios en la materia orgánica, nitrógeno total y nitrógeno mineralizable (Ferrerías *et al.*, 2009).

### **2.2.3. Eficiencia del uso de nutrientes**

Las plantas necesitan una serie de nutrientes que se encuentran en diferentes proporciones en los suelos. Los macronutrientes son elementos necesarios en cantidades relativamente abundantes para asegurar el crecimiento y supervivencia de las plantas. Dentro del grupo de los macronutrientes, conviene distinguir entre elementos primarios (N, P y K) y secundarios (Ca, Mg y S). Los micronutrientes son aquellos elementos indispensables para que las plantas puedan completar su ciclo vital, aunque las cantidades necesarias de ellos sean muy pequeñas, dentro de este grupo podemos incluir a Cu, Mn y Zn, imprescindibles para las plantas y para los animales en baja concentración, pero que pueden volverse tóxicos al alcanzar determinados niveles, la excepción dentro de ellos está en el Fe (Roca, 2019).

Con estos elementos y la luz del sol, las plantas son capaces de sintetizar todos los compuestos que necesitan. Sin embargo, otros elementos minerales, son considerados beneficiosos porque

son esenciales para algunas especies de plantas bajo ciertas condiciones. Existen tres criterios por los cuales un elemento es considerado esencial para las plantas, estos son: (1) un elemento es esencial si una planta no puede completar su ciclo de vida en ausencia de tal elemento. (2) Un elemento es esencial si la función de este elemento no puede ser reemplazado por otro elemento mineral. (3) Un elemento es esencial si forma parte de cualquier molécula o constituyente de la planta, que es en sí mismo esencial para ésta, como por ejemplo el nitrógeno en las proteínas o el magnesio en la clorofila (Rodríguez & Flórez, 2004)

En la investigación ejecutada por Moreira *et al.* (2006), se examinó el crecimiento, la supervivencia y la eficiencia en el uso de nutrientes de las especies de árboles tropicales plantadas en un sitio altamente degradado en la Amazonía central, las 8 especies estudiadas incluyeron: *Bellucia grossularioides* Triana, *Bombacopsis macrocalyx* (Ducke) Robyns, *Cecropia ficifolia* Smeth, *Cecropia sciadophylla* Mart., *Chrysophyllum sanguinolentum* (Pierre) Baehni, *Eugenia cumini* (L.) Druce, *Inga edulis* Mart. e *Iryanthera macrophylla* (Benth) Warb. En estos suelos despojados de los horizontes superficiales, se encontró que: los árboles pioneros están en mejores condiciones de colonizar suelos degradados que las especies de otras etapas sucesionales; los árboles en estos suelos degradados están limitados principalmente por micronutrientes de P a pesar de la eliminación del horizonte, N parece no limitar la actividad fotosintética. Las especies *C. ficifolia* y *C. sciadophylla* presentaron la mayor respuesta de crecimiento, asimilación de C a alta irradiancia y eficiencia de uso de nutrientes fotosintéticos. Esto indica que las dos especies de *Cecropia* exhiben mecanismos ecofisiológicos que difieren de las otras especies. Estos mecanismos confieren una ventaja al crecimiento, que puede facilitar la recuperación de áreas degradadas en la Amazonía. Además, *I. edulis* y *E. cumini* también se pueden usar con éxito en las plantaciones forestales para recuperar áreas degradadas al seleccionar especies que (1) usan eficientemente el exceso de energía para la fotosíntesis, (2) usan eficientemente nutrientes limitados del suelo y (3) exhiben altas tasas de crecimiento. En contraste, *C. sanguinolentum*, que carece de estrategias para utilizar el exceso de irradiancia para asimilar carbono y muestra una baja eficiencia en el uso de nutrientes, se utilizaría mejor en plantaciones de enriquecimiento a la sombra de árboles de rápido crecimiento para reducir significativamente los problemas de fotoinhibición. Los resultados indican que el uso de *Cecropia*, *I. edulis* y *E. cumini* en

plantaciones de enriquecimiento aceleraría el proceso de recuperación del sitio y la sucesión ecológica de especies de bosques tropicales en sitios altamente degradados.

### **2.3. Fotosíntesis**

La fotosíntesis es un proceso físico-químico por el cual plantas, algas, bacterias fotosintéticas y algunos protistas como diatomeas utilizan la energía de la luz solar para sintetizar compuestos orgánicos. Se trata de un proceso fundamental para la vida sobre la tierra y tiene un profundo impacto sobre la atmósfera y el clima terrestres: cada año los organismos con capacidad fotosintética convierten en carbohidratos más del 10% del dióxido de carbono atmosférico. El conocimiento básico de este proceso es esencial para entender las relaciones entre los seres vivos y la atmósfera, así como el balance de la vida sobre la tierra (Pérez & Carril, 2009).

El proceso de la fotosíntesis tiene dos fases principales: la fase luminosa o fotoabsorción y la fase oscura o fotoasimilación. La fotoabsorción es un proceso de conversión de energía luminosa en energía electroquímica. Se inicia con la absorción de la luz por ciertos complejos pigmento-proteína denominado antenas, «cosechadores» de luz (LHC, Light Harvesting Complexes), y continúa con la canalización de la energía de los fotones hacia los centros de reacción de los fotosistemas, donde la energía se transforma en una corriente de electrones y protones entre moléculas oxidorreductoras. Las reacciones de oxidorreducción producen, en último término, dos biomoléculas estables (NAPPH y ATP) que se van acumulando. Estas biomoléculas son útiles como fuente de «energía asimiladora», ya que proporcionan poder de reducción (el NAPPH) y poder de enlace (el ATP), necesarios para la siguiente fase. En la fotoasimilación de la fotosíntesis se produce toda una serie de reacciones de asimilación de elementos necesarios para la construcción biomolecular: C, H, O, N, S, etc. El elemento esencial y predominante en la materia orgánica es el carbono. En la fotosíntesis, el carbono se toma del dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) del aire (Azcón J. *et al.*, 2013).

#### **2.3.1. Respuesta fotosintética: punto de compensación y punto de saturación de la luz**

Las respuestas de las plantas a la intensidad lumínica tienen, en principio, dos límites de referencia: el punto de compensación (PCL) y el punto de saturación de luz (PSL). El primero es el nivel de intensidad lumínica en el cual la fotosíntesis, medida como consumo de CO<sub>2</sub> y la

respiración, medida como liberación de CO<sub>2</sub>, son iguales. Este parámetro varía con las diferentes especies y con las condiciones en las cuales se desarrollan las plantas. El punto de saturación se da cuando la toma de CO<sub>2</sub> es constante, lo cual indica la fotosíntesis máxima de la planta. (Melgarejo *et al.*, 2019).

La respuesta fotosintética es muy importante; pues la fotosíntesis es el punto de encuentro entre el mundo físico y el biológico. De ahí la enorme importancia de la respuesta adaptativa de las plantas a la intensidad lumínica. La tasa fotosintética varía con la concentración de CO<sub>2</sub>, la intensidad de la radiación solar, la temperatura, la habilidad de la planta para regular la pérdida de agua y la concentración y disponibilidad de nutrientes (Eichelmann *et al.*, 2004).

### **2.3.2. Curvas de respuesta fotosintética a la luz**

Las curvas de respuesta de la tasa de fotosíntesis neta a la luz (o curvas de saturación de luz) proporcionan mucha información sobre el funcionamiento fotosintético de las hojas. En dichas curvas se utiliza comúnmente, como medida de luz incidente, la densidad de flujo fotónico fotosintético (PPFD), o radiación fotosintéticamente activa (PAR), que corresponde al flujo de fotones o cuanta con longitudes de onda efectivas para la fotosíntesis que incide sobre la hoja (Ralph & Gademann, 2005).

Los sistemas de análisis de fotosíntesis tienen posibilidades de regular la concentración de CO<sub>2</sub> y la cantidad de radiación fotosintéticamente activa manteniendo constantes otros parámetros para realizar curvas de respuesta fotosintética a la luz y a la concentración de CO<sub>2</sub>. Las curvas de saturación de luz permiten, a partir del sometimiento de la hoja a niveles crecientes de PAR y condiciones estables de CO<sub>2</sub> y temperatura, determinar el punto de compensación por luz en el cual el intercambio de gases es cero debido a que la respiración se equilibra con la fotosíntesis (la entrada y salida de CO<sub>2</sub> es la misma). Antes de este punto la salida de CO<sub>2</sub> debida a la respiración es mayor y por tanto se puede determinar la tasa de respiración de la planta. Después del punto de compensación por luz se da una proporcionalidad entre la radiación PAR y la tasa fotosintética donde la velocidad de la eficiencia en la toma de CO<sub>2</sub> está limitada por las reacciones de luz. La pendiente de la recta será mayor cuanto más moles de CO<sub>2</sub> sean tomados por determinadas moles de fotones absorbidos lo cual se denomina eficiencia fotosintética. Posteriormente en la curva, a pesar que la radiación PAR sigue aumentando, la toma de CO<sub>2</sub>

solo aumenta ligeramente hasta que es constante, punto que se denomina “punto de saturación por luz” donde la tasa está limitada por procesos enzimáticos y disponibilidad de CO<sub>2</sub>. El punto de saturación indica la fotosíntesis máxima de la planta que es típica de cada especie, esto permite determinar el desempeño fotosintético de la planta en un ambiente determinado (Melgarejo *et al.*, 2019).

### **2.3.3. Conductancia estomática G<sub>s</sub>**

Los estomas gobiernan la difusión gaseosa entre la hoja y la atmósfera exterior, regulando la asimilación de CO<sub>2</sub>, pérdida de agua y enfriamiento evaporativo, los estomas continuamente ajustan la apertura en respuesta a señales del entorno externo: por ejemplo luz, estado hídrico de la planta (Lin *et al.*, 2015) y señales que pueden ser hormonales tales como: ABA (Haworth *et al.*, 2018), circadianas (Hassidim *et al.*, 2020) y/o una "señal de mesófilo" actualmente no identificada (Matthews *et al.*, 1993; Walker *et al.*, 2018) para mantener un equilibrio adecuado entre la absorción de CO<sub>2</sub> y la pérdida de agua a largo plazo, además de condiciones no limitantes y menos estado estable (Faralli *et al.*, 2019). Se ha informado que la conductancia estomática (g<sub>s</sub>) se correlaciona fuertemente con la tasa de fotosíntesis (A), una alta g<sub>s</sub> generalmente es asociado con alta A y mayor desarrollo de la planta (Wong *et al.*, 1979). Matemáticamente equivale a  $g_s = A / (C_a - C_i)$  (Engineer *et al.*, 2016).

### **2.3.4. Conductancia de difusión del mesófilo G<sub>m</sub>.**

Es una medida de la capacidad de CO<sub>2</sub> dentro de la difusión las hojas desde las cavidades subestomáticas hasta los sitios de carboxilación en cloroplastos. En términos físicos, equivale al CO<sub>2</sub> difusividad dividida por la distancia de la vía de difusión interna, que consta de fases gaseosa, líquida y lipídica que se consideran juntos como componentes de la conductancia de difusión del mesófilo (g<sub>m</sub>). Matemáticamente equivale a  $g_m = A / (C_i - C_c)$  (Berghuijs *et al.*, 2016).

### **2.3.5. Coeficientes de fluorescencia fotoquímica qP**

Es el parámetro que representa la extinción fotoquímica, también es una medida de la fracción de los centros de reacción del PSII aún abiertos (Ruban & Murchie, 2012). qP se define como los coeficientes de fluorescencia fotoquímica temple (Walker *et al.*, 2018). La definición

original de este término implicaba que la extinción de la fluorescencia que afecta principalmente la 'fluorescencia variable' (Fv) y no la fluorescencia mínima (Fo), en los casos en que qN es mayor de 0,4, esto puede no ser una buena suposición y cuando qN es superior a 0.4, Fo' debe reemplazar a Fo en la ecuación qP (Maxwell & Johnson, 2000). Al usar la fuente Far-Red para la iluminación posterior, los receptores PSII pueden volver a oxidarse a través del efecto de iluminación en PSI, se puede medir un nuevo valor de Fo' y utilizarlo para corregir los coeficientes de extinción. Esto supone que los aceptores PSI están correctamente activados, lo que puede no ser el caso en una muestra adaptada a la oscuridad. Por lo tanto, la determinación de Fo' debe realizarse después de la inducción de la fotosíntesis ha alcanzado un estado estable. Los números van de cero a uno, su ecuación matemática es  $qP = (Fm' - Fs) / (Fm' - Fo)$  (Ralph & Gademann, 2005).

### **2.3.6. Coeficiente de fluorescencia no fotoquímica qN**

Es similar a NPQ, pero requiere Fo' en el cálculo. qN se define como el coeficiente de extinción de la fluorescencia no fotoquímica (Walker *et al.*, 2018). La definición original de este término implicaba que la extinción fluorescencia afecta principalmente a la 'fluorescencia variable' (Fv) y no a la fluorescencia mínima (Fo). En los casos en los que qN es mayor que 0.4, esto puede no ser una buena suposición. Cuando qN es superior a 0.4, Fo' debería reemplazar Fo en las ecuaciones qP, qN es menos sensible que NPQ a valores más altos (Maxwell & Johnson, 2000). Al usar la fuente Far-Red después de apagar la iluminación actínica, los aceptores PSII se vuelven a oxidar y el PSI se reduce. Se mide un valor de Fo' y se utiliza para corregir el enfriamiento coeficientes. Los números van de cero a uno y su ecuación es  $qN = 1 - ((Fm' - Fo) / (Fm - Fo))$  (Ralph & Gademann, 2005).

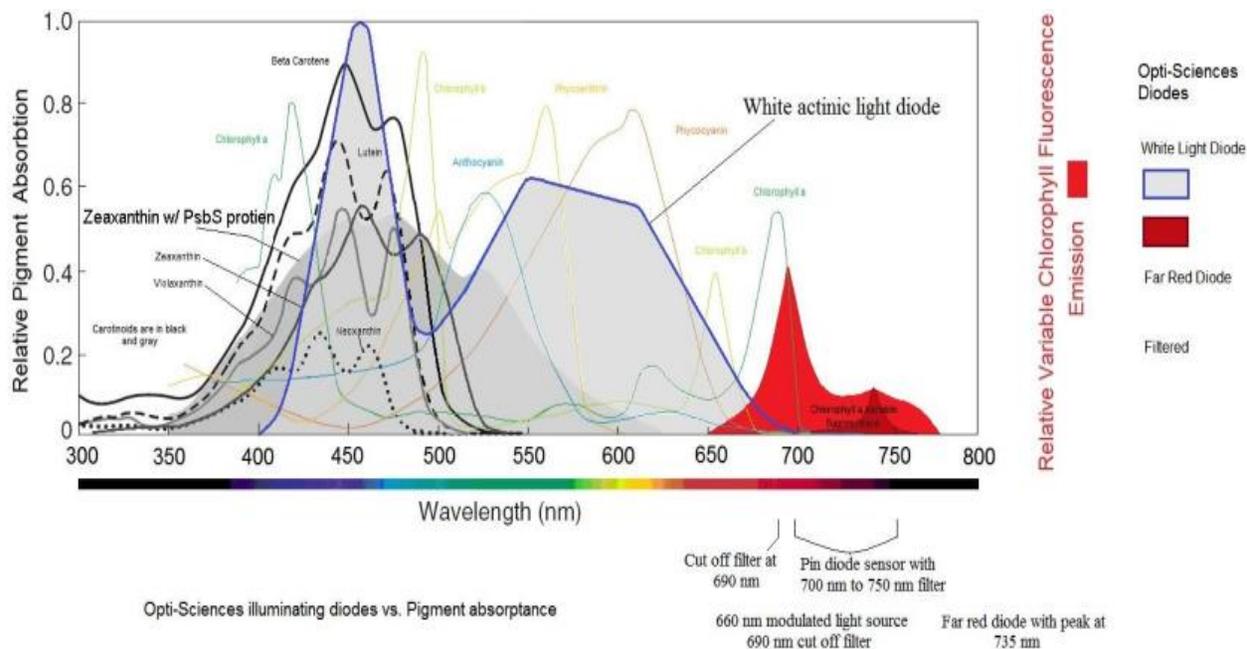
### **2.3.7. Enfriamiento no fotoquímico NPQ**

Es un temple no fotoquímico y una medida de disipación de calor, proporciona una estimación del enfriamiento sin conocimiento de Fo', la ventaja de NPQ sobre qN depende de la aplicación específica. NPQ es más pesada afectado por el enfriamiento no fotoquímico que refleja la disipación de calor de la energía de excitación en el sistema de antena (Wagner *et al.*, 2006). Por lo tanto, se puede considerar como un indicador de "exceso de energía de excitación". Alternativamente, NPQ es relativamente insensible a la parte de extinción no fotoquímica

asociada con los valores de  $q_N$  inferior a 0,6 (Endo *et al.*, 2014). Gran parte del rango de NPQ se ve afectado por  $\Delta pH$  de la luz del tilacoide, que es un aspecto importante de la regulación fotosintética, también se ve afectado por las transiciones de estado y fotoinhibición. Los números van de cero a infinito con muestras típicas que miden entre 0.5 y 3.5 rango y su ecuación matemática es  $NPQ = (F_m - F_m') / F_m'$  (Maxwell & Johnson, 2000; Ralph & Gademann, 2005).

#### **2.4. La fluorescencia de la clorofila**

Es una herramienta poderosa para probar la acción de la fotoquímica a nivel de PSII, siendo el complejo enzimático responsable de la división del H<sub>2</sub>O durante la fotosíntesis y de proporcionar electrones para la conversión de energía fotoquímica (Baker, 2008; Maxwell & Johnson, 2000). El vínculo entre la fluorescencia de clorofila y la fotoquímica se encuentran en los diversos destinos de la energía lumínica absorbida por una molécula de clorofila. Hay tres rutas principales por las que se apaga o se disipa la energía luminosa absorbida: (1) enfriamiento fotoquímico a través del paso de la energía de excitación a PSII, donde se utiliza para transferir electrones desde H<sub>2</sub>O a la plastoquinona portadora de electrones móvil; (2) extinción no fotoquímica cuando la energía de excitación es disipada como calor; y (3) fluorescencia de clorofila cuando la energía se reemite como un fotón con una longitud de onda desplazada (Walker *et al.*, 2018). La fluorescencia de la clorofila representa el equilibrio de los tres procesos y se mide fácilmente, se puede monitorear bajo varias condiciones para comprender las tasas relativas de fotoquímica y extinción no fotoquímica (Murchie & Lawson, 2013). La (Figura 1) muestran la intensidad relativa de la fuente de luz actínica LED de luz blanca en varias longitudes de onda frente al espectro de absorción de la zeaxantina unida a un centro de reacción de PSII con PsbS proteínas y otros pigmentos vegetales. La migración de cloroplasto, un mecanismo responsable de hasta el 30% de NPQ a niveles altos de luz actínica, se modula solo por espectros de azul o blanco intenso, no rojo espectros. Los espectros de diodos azul y rojos anteriores representan el máximo relativo aproximado intensidades de otro sistema en el mercado (Murchie & Lawson, 2013).



**Figura 1.** Gráfico de absorción de pigmentos vegetales y fluorescencia de clorofila.

## 2.5. Aspectos generales de los parámetros fotoquímicos y fluorescencia de la clorofila

Para caracterizar las propiedades de los parámetros como enfriamiento fotoquímico (qP), rendimiento cuántico de PSII  $\Phi_{PSII}$  [= (FM' - FS') / FM'] y enfriamiento no fotoquímico (NPQ), es una práctica común determinar la dependencia de la intensidad de la luz de estos parámetros. El enfoque clásico consiste en iluminar la hoja en cada intensidad de luz, hasta alcanzar el estado estable. Este proceso puede llevar bastante tiempo, especialmente si el análisis de enfriamiento de fluorescencia se realiza para experimentos de campo (Wagner *et al.*, 2006).

Para reducir el tiempo necesario para este tipo de medición, se desarrolló un procedimiento más rápido llamado curvas rápidas de luz (RLC). Las RLC se pueden utilizar para estudiar la flexibilidad fisiológica de la fotoquímica en respuesta a los rápidos cambios en la irradiación. Tales cambios ocurren con frecuencia en ambientes naturales. Una RLC es un gráfico de la velocidad de transporte de electrones (ETR:  $\Phi_{PSII} \times \text{PPFD} \times 0.5 \times \text{coeficiente de absorción de la hoja}$ ) en función de la intensidad de la luz actínica, que se aplica durante períodos de tiempo cortos fijos (por ejemplo, 10 s o 1 min). Aquí, PPFD significa densidad de flujo de fotones, y

aquí, se supone que la relación PSI: PSII es 1: 1. Sin embargo, esto es solo una aproximación aproximada y la proporción real diferirán entre las muestras (Ralph & Gademann, 2005).

Para este tipo de análisis, dos criterios son importantes: (1) las muestras deben estar adaptadas a la oscuridad, y (2) la fotosíntesis debe ser inducida (activación de las enzimas del ciclo de Calvin-Benson que se vuelven inactivas durante la incubación en la oscuridad) antes de comenzar la secuencia de medición (Maxwell & Johnson, 2000).

La adaptación oscura de las muestras permite la determinación de los valores de referencia FO y FM (Rendimiento mínimo de fluorescencia de clorofila a en el estado adaptado a la oscuridad /Máximo rendimiento de fluorescencia de clorofila a en el estado oscuro) necesarios para el cálculo de qN y/o NPQ. Si se usan muestras adaptadas a la luz para los experimentos, para los cuales faltan los valores de referencia de FO y FM, entonces el rendimiento cuántico efectivo ( $\Phi$ PSII) y velocidad de transporte de electrones (ETR) aún se pueden calcular, pero no los parámetros de extinción no fotoquímicos, ni qP (Wagner *et al.*, 2006). En otras palabras, el mejor protocolo consiste en una aclimatación oscura de la muestra, un haz modulado débil y un pulso de saturación para determinar el FO y FM de referencia, respectivamente, y luego una pre iluminación con una intensidad de luz moderada (aproximadamente el 50% de la muestra). La intensidad de la luz ambiental aplicada durante varios minutos es apropiada para este propósito) después de lo cual se aplica el protocolo RLC (Ralph & Gademann, 2005).

Las RLC se han utilizado con frecuencia en estudios que tratan el estrés de las plantas. El valor del enfoque RLC aumenta si se aplica simultáneamente una segunda técnica, por ejemplo, 820 nm o mediciones de intercambio de gases, o si también se realizan mediciones de imágenes de fluorescencia (Rascher *et al.*, 2000).

## **2.6. Importancia y aplicaciones de las mediciones de fluorescencia de la clorofila**

De acuerdo a Bolhar (1993) la energía de la luz es absorbida por las moléculas de clorofila para la fotosíntesis. Sin embargo, porciones de la luz absorbida siempre se pierden como calor o por reemisión como fluorescencia. Dado que estos procesos de descomposición de la clorofila excitada son competitivos, los cambios en la velocidad fotosintética y/o en la emisión de calor disipado causarán cambios complementarios en la intensidad de la fluorescencia emitida. Un fotón de luz roja (670 nm) contiene suficiente energía para que una molécula de clorofila

alcanza el primer estado excitado, denominado singlete 1. La molécula de clorofila excitada es estable durante menos de 10<sup>-8</sup> s. Durante este corto período, tiene lugar la separación de carga dentro del centro de reacción, que comprende el paso fotoquímico primario de la fotosíntesis. Si no se produce la separación de carga, la energía de luz absorbida se libera como calor y/o fluorescencia cuando el electrón excitado de la molécula vuelve al nivel del suelo. La relación entre los tres procesos de desintegración, fotoquímica (P), fluorescencia (F) y calor (desactivación sin radiación, D) se expresa mejor matemáticamente usando constantes de velocidad: desexcitación por fotoquímica, k<sub>P</sub>; por fluorescencia, k<sub>F</sub>; y por calor, k<sub>D</sub>. El número total de excitaciones por segundo es: (k<sub>P</sub> + k<sub>F</sub> + k<sub>D</sub>) n.

Donde n es el número de moléculas de clorofila. Como esencialmente toda la fluorescencia a temperatura ambiente se origina a partir de moléculas de clorofila asociadas con el fotosistema II (PS II), el rendimiento (Φ) de la fluorescencia de PS II se puede definir en condiciones de iluminación constante como:

$$\Phi F = k_F / (k_P + k_F + k_D).$$

En condiciones de poca luz, cuando se pueden lograr altos rendimientos cuánticos, aproximadamente el 97% de los fotones absorbidos se usan en fotoquímica, el 2.5% se transforman en calor y el 0.5% se reemiten como luz de fluorescencia roja. Si todos los centros de reacción de PS II están cerrados, el 95-97% de la energía absorbida puede desactivarse mediante calor y el 2.5-5.0% mediante fluorescencia. La fluorescencia de la clorofila es roja porque la diferencia de energía entre el nivel del suelo y el primer nivel singlete es igual a la energía de un fotón de luz roja; es decir, aproximadamente lo contrario de lo que sucede cuando la clorofila absorbe la luz roja. Sin embargo, el pico de emisión de fluorescencia roja, que está alrededor 685 nm in vivo, se desplaza hacia una longitud de onda más larga que el pico de absorción de clorofila roja. Este fenómeno se llama cambio de Stoke y resulta de una pérdida de energía como calor cuando se emite fluorescencia.

Los cambios en la fisiología de los árboles se pueden evaluar mediante la medición de la fluorescencia de la clorofila foliar y los parámetros de intercambio de gases (Flexas *et al.*, 1999; Mashilo *et al.*, 2017). La medición de fluorescencia de la clorofila es útil para comprender los mecanismos de fotoprotección y fotoquímicos asociados con la eliminación del exceso de

energía de excitación, cambios en la eficiencia fotosintética (A), conductancia estomática (gs), tasa de transpiración (T), rendimiento cuántico máximo de PS II, fotoquímica ( $F_v' / F_m'$ ), la eficacia cuántica eficaz del fotosistema II ( $\Phi_{PS II}$ ), extinción fotoquímica (qP) y extinción no fotoquímica (qN), tasa de transporte de electrones (ETR) siendo indicadores fisiológicos clave de eficiencia fotosintética y tolerancia al estrés abiótico, es decir, luz, calor y sequía (Mashilo *et al.*, 2017).

Varios autores han reportado el uso de los parámetros fotoquímicos para determinar la respuesta fotosintética que tienen las plantas a los diferentes ambientes adversos a los que se encuentran sometidas debido a las condiciones climáticas (Ávila-Lovera *et al.*, 2019; Ávila-Lovera & Tezara, 2018; Herrick & Thomas, 1999; Vargas G & Cordero S, 2013; Zhang *et al.*, 2009).

Para la especie *Persea* americana se ha evaluado la fotoquímica y fotoprotección de las hojas dentro y fuera del dosel y la relación con la fruta madura, los resultados mostraron que las hojas desde la posición exterior tenían mayor asimilación (A) 29.46 mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>; gs (0.078 mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>;  $\Phi_{PS II}$  0.32; y qP 0.52 en comparación con las hojas en posición interior del dosel con A 19.27 mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>; gs 0.078 mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>;  $\Phi_{PS II}$  0.044 y qP 0.075 respectivamente (Mashilo *et al.*, 2017).

También se ha evaluado la asimilación y la actividad fotoquímica en xerófitas de ecosistemas semiáridos de Venezuela, cuyos resultados revelan ser que se registraron mayores valores de A y gs en la temporada de lluvia y se observó una respuesta diferencial a la sequía dependiendo de la forma de vida vegetal ( $p < 0.05$ ), siendo los arbustos caducifolios los más afectados con una disminución de 59 % en A y 76% en gs. En la temporada de lluvias se observaron las mayores A en los arbustos siempreverdes (22  $\mu$ mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) y A menores en los arbustos caducifolios (6  $\mu$ mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>). La gs varió entre 0.14 y 0.3 mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> en lluvia y entre 0.05 y 0.16 mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> en sequía (Tezara *et al.*, 2010).

En la selva tropical de Sarawak – Malasia, se ha reportado la variación interespecífica de la fotosíntesis y las características de las hojas del dosel en árboles de cinco especies de la familia Dipterocarpaceae en un bosque lluvioso tropical, la especie que mayor Asimilación fotosintética (A) reportó fue *Shorea beccariana* con 17.89  $\mu$ mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, *Shorea acuta* con una A de 10.66  $\mu$ mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, *Dryobalanops aromatica* con A de 10.22  $\mu$ mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, *Dipterocarpus*

globosus con  $9.52 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  de A y *Shorea maeropfera* con  $6.91 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  de asimilación fotosintética (Kenzo *et al.*, 2004).

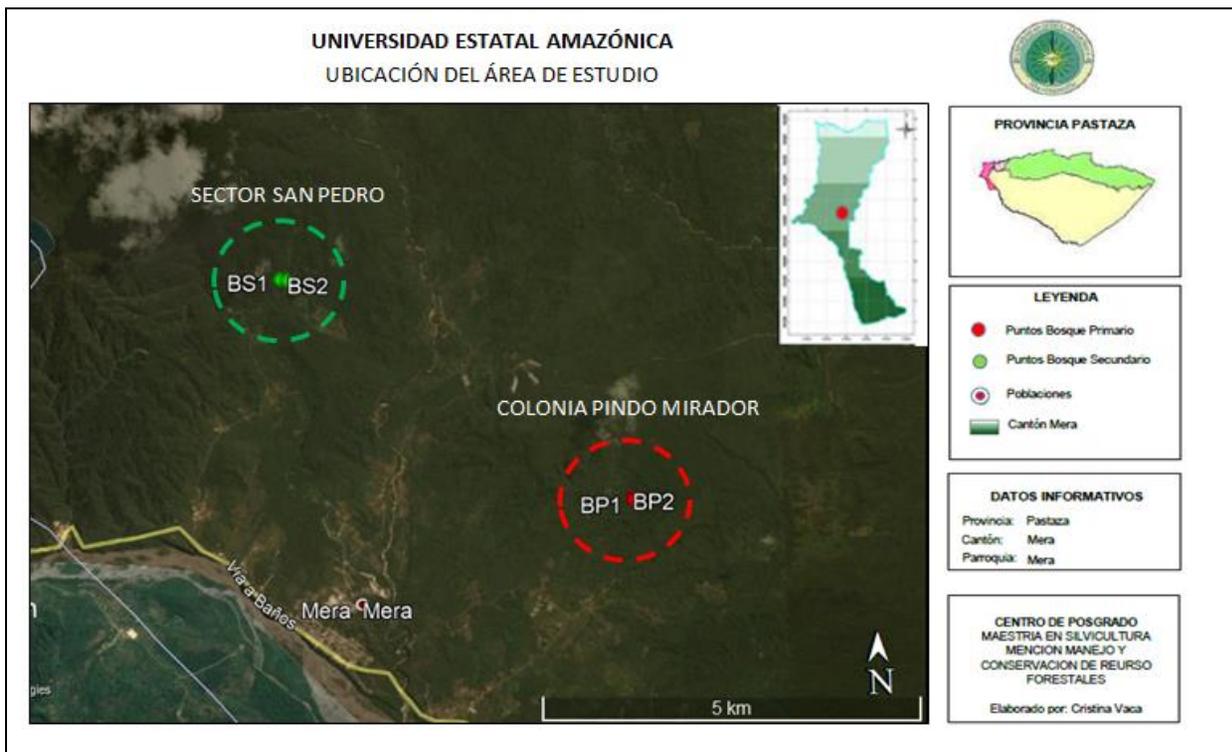
La técnica de las mediciones de fluorescencia de clorofila in vivo se usa de manera ubicua en los estudios ecofisiológicos de plantas, especialmente en condiciones de campo, donde los factores ambientales no pueden controlarse, las mediciones de fluorescencia pueden ser útiles para comprender cómo reaccionan las plantas en condiciones naturales y no de laboratorio (Hanelt, 2018).

# CAPÍTULO III.

## 3. MATERIALES Y MÉTODOS

### 3.1. Localización

El presente estudio se realizó en el cantón Mera, específicamente en la colonia Pindo Mirador y en el sector San Pedro, ubicadas en la cabecera cantonal de Mera considera la urbe más pequeña y menos poblada de la provincia de Pastaza. El cantón Mera posee una superficie aproximada de 518 Km<sup>2</sup> y se ubica al oeste de la provincia de Pastaza. En esta zona se presentan temperaturas que fluctúan entre los 12°C a 22°C, su altitud promedio es 1.150 msnm, al ser un bosque siempreverde piemontano existen precipitaciones fuertes llegando a cantidades superiores a los 4.000 mm anuales, presentando registros de humedad relativa mayores al 88% (Plan de Desarrollo y Ordenamiento Territorial, 2015).



**Figura 2.** Ubicación de área de estudio.

### **3.2. Tipos de investigación**

Los tipos de investigación que se aplicaron en el proyecto pertenecen a experimental, correlacional y descriptiva.

#### **3.2.1. Investigación Experimental**

La investigación tiene su enfoque experimental, debido a que se realizó las mediciones de curvas rápidas de luz con incremento en la densidad de flujo fotónico fotosintético (PPFD), para evaluar el comportamiento de la velocidad del transporte de electrones y el rendimiento cuántico de PSII de la *D. olivifera* en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de bosque secundario.

#### **3.2.2. Investigación Correlacional**

La investigación pretendió demostrar cómo influyen las propiedades químicas del suelo en los diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de bosque secundario frente a la respuesta fotosintética y fotoquímica de la especie *D. olivifera*.

#### **3.2.3. Investigación Descriptiva**

La investigación describió el comportamiento de los parámetros fotoquímico y fotosintético de la especie *D. olivifera* y las propiedades químicas del suelo en los dos diferentes usos de la tierra: bosque primario y bosque secundario; donde se estableció similitudes y diferencias del comportamiento de la especie, dando cumplimiento con los objetivos planteados en el proyecto de investigación.

### **3.3. Métodos de investigación**

Para el presente proyecto de innovación se utilizó el método de medición, ya que se midieron los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie *D. olivifera*, dichas mediciones se realizaron de manera automática con un Fluorómetro integrado iFL (Fabricado por las empresas Opti-Sciences Inc. y ADC BioScientific Ltd, Inglaterra). El iFL proporciona una fuente de luz blanca actínica intensa con un espectro azul intenso, permitiendo la migración de cloroplastos de manera similar como lo hace en la naturaleza, su emisión de luz máxima es de 2000  $\mu\text{Mol}$ . Cuenta con un sistema integrado para medir la absorción de la hoja. La reflectancia

y la transmitancia de la hoja la mide con un sensor RGB. Posee un sensor de temperatura IR, cubriendo aproximadamente 80% del área de la cámara, siendo un equipo especializado en mediciones fotosintéticas. Mientras que la extracción de las muestras de suelo hacia laboratorio se siguió la metodología propuesta por Bravo, Ramírez, *et al.*, (2017) para determinar las propiedades químicas del suelo en dos diferentes uso de la tierra.

Sistemáticamente se trabajó con el método analítico, el cual se aplicará una vez se obtengan los resultados de la medición, para observar el comportamiento de los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie *D. olivifera* y parámetros químicos del suelo en los dos diferentes usos de la tierra. Dichos resultados se describieron a través de estadísticos descriptivos (media, mínimo, máximo, desviación estándar y varianza). Además, se aplicaron el siguiente análisis estadísticos mediante el Software Origin 2020b.

### **3.3.1. Análisis de varianza ANOVA y comparación de medias de Turkey**

El análisis de varianza ANOVA con 95% de confiabilidad y la comparación de media de Turkey se utilizaron para establecer diferencias de los valores promedio de los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie *D. olivifera* y químicos del suelo de los dos diferentes usos de la tierra donde se efectuó el muestreo.

### **3.3.2. Matriz de correlación de Spearman**

Esta matriz se empleó para evaluar las relaciones más importantes de los diferentes parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie *D. olivifera* y químicos del suelo y así determinar la eficiencia fotosintética de la especie en los dos diferentes usos de la tierra.

### **3.3.3. Análisis de componentes principales**

Este análisis se utilizó para determinar a través de los autovalores, en cuantos componentes son capaces de explicar la variabilidad de la caracterización de los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie *D. olivifera* y químicos del suelo en los dos diferentes usos de la tierra.

### 3.4. Tratamiento de los datos

#### 3.4.1. Selección de los árboles muestreados

En el área de muestreo se escogieron dos (2) individuos de la especie *D. olivifera* con similares características morfológicas tales como DAP, altura y estado fitosanitario en los dos diferentes usos de la tierra, sistemas de bosque primario y sistema de secundario (Novoa *et al.*, 2018).

Para el sistema de bosque primario del sector Pindo Mirador los árboles muestreados se seccionaron de parcelas de monitoreo permanente que forman parte del Proyecto de restauración forestal de la microcuenca del río Puyo mediante técnicas de nucleación como contribución a los servicios ecosistémicos, perteneciente a la Universidad Estatal Amazónica. En cuanto al área de estudio del bosque secundario del sector San Pedro, los árboles fueron seleccionados en la finca La Ponderosa. En la tabla 1 se detalla las coordenadas UTM de los individuos muestreados.

**Tabla 1.** Información dasométrica de los individuos *Dacryodes olivifera* estudiados en el área de estudio del bosque primario y secundario

Individuo	Coordenadas UTM WGS 84 zona 17S		Altura (m)	DAP (m)	Área basal (m <sup>2</sup> )	Volumen (m <sup>3</sup> )
	X	Y				
<b>Copal BP1</b>	825462	9839971	10	0.23	0,04	0.28
<b>Copal BP2</b>	825457	9839995	22	0.50	0,2	3,08
<b>Copal BS1</b>	820906	9843041	7	0.20	0.03	0.15
<b>Copal BS2</b>	820997	9843028	19	0.39	0.12	1.60

#### 3.4.2. Toma de muestra de suelo y análisis químico de muestras de suelo

Las muestras de suelo se realizaron alrededor de cada árbol a una distancia aproximada de un (1) metro desde la base del árbol, en los cuatro puntos cardinales (Anexo 1). Cada muestra fue tomada a tres (3) profundidades de 0-10 cm, 10-30 cm y 30 a 60 cm, dichas muestras fueron mezcladas para obtener una sola muestra compuesta por cada árbol y determinar las

propiedades químicas (P, K, Ca, Mg, Al, Acidez y pH) de los dos diferentes usos de la tierra: sistema de bosque primario y sistema de bosque secundario (Novoa *et al.*, 2018).

El análisis químico de las muestras de suelo obtenidas, se realizó como lo establece Bravo, Ramírez, *et al.*, (2017), realizando el secado de los suelos a temperatura ambiente y bajo sombra, luego se realizó el molido de cada una de las muestras y posteriormente se pasaron por un tamiz de 0,02 mm, las muestras tamizadas se colocaron en bolsas ziplop debidamente etiquetadas y secas para evitar alteración de muestras.

Una vez ingresadas las muestras al laboratorio se utilizaron las siguientes metodologías de análisis:

Para las bases cambiabiles (Ca, Mg, K), contenido de fósforo (P) y Aluminio intercambiable (Al) se utilizó el método de Olsen modificado, el cual consiste en: (1) pesar 2.5 g de suelo en un erlenmeyer de 125 ml., (2) añadir 25 ml de solución extractante de Olsen modificado con un dispensador, (3) agitar en el agitador orbital por 10 minutos a 400 rpm, (4) filtrar a través de un papel filtro cualitativo, recogiendo el filtrado en un vaso de precipitación de 100 ml y (5) con éste extracto se cuantifico P, K, Ca, Mg y A, mediante los respectivos métodos de ensayo (Aucatoma, 2017).

La acidez intercambiable ( $Al^{3+} + H^{+}$ ) fue extraída con KCl, a través de los siguientes pasos: (1) se colocó 2.5 ml de la muestra de suelo seco tamizado y se agregó 25 ml de solución de KCl 1N, (2) se ubicó la suspensión en un agitador de 400 rpm por 10 minutos, (3) se filtró la solución y se tomó 10 ml de filtrado, (4) se añadieron 10 ml de agua destilada y 2 a 4 gotas de fenolftaleína y (5) se procedió a titular con solución de NaOH 0.01 N hasta obtener un color violeta permanente (Cabezas, 2016).

Finalmente el pH se midió a través de potenciometría (relación suelo-agua 1:2,5) (Bravo, Ramírez, *et al.*, 2017).

Para categorizar los parámetros químicos del suelo se basó en la (Tabla 2 y 3).

**Tabla 2.** Rango de interpretación de pH

<b>Interpretación</b>	<b>Siglas</b>	<b>Rango</b>
Muy ácido	M Ac	0,0-5,0
Ácido	Ac	>5,0-5,5
Mediano ácido	Me Ac	>5,5-6,0
Ligeramente ácido	L Ac	>6,0-6,5
Prácticamente neutro	P N	>6,5-7,5
Neutro	N	7
Ligeramente alcalino	L Al	>7,5-8,0
Mediano alcalino	Me Al	>8,0-8,5
Alcalino	Al	>8,5-14,0

Fuente: Pla, 2013

**Tabla 3.** Rango de interpretación para parámetros químicos

<b>Parámetro</b>	<b>Rango de interpretación</b>				
	<b>Unidad</b>	<b>Bajo</b>	<b>Medio</b>	<b>Alto</b>	<b>Tóxico</b>
Acidez Intercambiable (Al+H)	meq/100ml	<0,5	0,5-1,5	>1,5	
Aluminio intercambiable (Al)	meq/100ml	<0,3	0,3-1,0	>1,00	
Materia orgánica (MO)	%	<3,0	3,0-5,0	>5,0	
Fósforo (P)	mg kg-1	<10	10,0-20,0	>20,0	
Potasio (K)	meq/100ml	<0,2	0,2-0,4	>0,4	
Calcio (Ca)	meq/100ml	<4,00	4,0-8,0	>8,0	
Magnesio (Mg)	meq/100ml	<1,0	1,0-2,0	>2,0	

Fuente: Berts, 1998

### 3.4.3. Medición *in situ* de parámetros fotosintéticos.

Los datos de fotosíntesis instantánea se tomaron en hojas de ramas expuestas a la luz de los árboles muestreados. Las ramas fueron colectadas con una podadora aérea e inmediatamente sumergidas en agua para disminuir estrés en las hojas analizadas (Anexo 1). Se tomaron 5 mediciones en horas de la mañana entre las 8h00 a 11h00 por cada individuo (Ávila-Lovera & Tezara, 2018). Se programó la cámara del fluorómetro integrado con un pulso de luz de (QLeaf) de 1400  $\mu\text{mol}$ . La temperatura (Tch), humedad relativa ( $\text{H}_2\text{O}$  Ref) y concentración de  $\text{CO}_2$  ( $\text{CO}_2$  Ref) estuvieron en condiciones del ambiente, registrando:

- Fv/m: Máxima eficiencia fotoquímica de PSII.
- Fv/o: Detector de estrés más sensible que Fv / Fm, pero no mide la eficiencia de la

planta.

- Fo: Fluorescencia mínima.
- Fm: Fluorescencia máxima.
- E: Tasa de transpiración  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .
- Gs: Conductancia estomatal  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .
- A: Tasa fotosintética  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .
- Ci:  $\text{CO}_2$  subestomático  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ .
- Gm: conductancia mesofílica.
- F': fluorescencia en condiciones de estado estable (antes del pulso de saturación).
- Fm': Fluorescencia máxima con iluminación actínica.
- Fo': Fluorescencia mínima apagada utilizada en el modelo de lago Kramer.
- phiPSII: Rendimiento cuántico de PSII: Fórmula =  $(\text{FM}' - \text{FS}) / \text{FM}'$ .
- J: ETR (velocidad de transporte de electrones)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .
- qP: Es una medida de la fracción de centros de reacción de PSII aún abiertos. definiéndose como los coeficientes de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica.
- qN: se define como el coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica
- NPQ: es un enfriamiento no fotoquímico y es una medida de disipación de calor.

#### **3.4.4. Medición *in situ* de parámetros fotoquímicos.**

Para las curvas rápidas de Luz (RCL) se seleccionó diez (10) hojas por individuo, la cuales se encontraban en buenas condiciones, sanas, completamente expandidas y situadas en el tercio medio del árbol, colectadas con una podadora aérea (Moreira, 2016; Novoa, 2018).

Las hojas fueron colocadas en oscuridad en una bolsa de polietileno de color negro por un lapso de 30 minutos. Que es lo recomendado en plantas silvestres para alcanzar la fotosíntesis en estado estacionario (Ralph & Gademann, 2005; Rascher et al., 2000; Maxwell & Johnson 2000).

Las mediciones se tomaron en horas de la mañana entre las 8h00 a 11h00 con el fluorómetro integrado (Ávila-Lovera & Tezara, 2018). Las RCL se midieron a través de una secuencia programada en el equipo, donde la luz actínica o densidad de flujo fotónico

fotosintético (PPFD) se incrementó en 12 pasos iniciando en cero 0 hasta 800  $\mu\text{mol}$  (0 – 50 – 75 – 150 – 250 – 350 – 450 – 550 – 650 – 700 – 750 – 800). Con un intervalo de tiempo de 10 segundos por cada incremento de luz. La humedad relativa y la temperatura estuvieron en condición ambiente. Se realizaron 10 réplicas, cada replica tuvo una duración de dos minutos registrando:

- $F'$ : fluorescencia en condiciones de estado estable (antes del pulso de saturación).
- $F_m$ : Maximal fluorescence.
- $\Phi\text{PSII}$  o  $\Delta F / F_m'$ : Rendimiento cuántico de PSII: Fórmula =  $(F_m' - F_s) / F_m'$ .
- ETR: Velocidad de transporte de electrones en  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .
- PAR: Valor de radiación fotosintética activa en  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .
- ETRMAX: Nivel máximo de ETR en las condiciones actuales adaptadas a la luz calculadas por ajuste de curva.
- Alpha: Pendiente del aumento inicial de fluorescencia.
- $I_k$ : Punto en el que la saturación de luz comienza a dominar, según el ajuste de la curva.
- $I_m$ : Intensidad de luz actínica calculada donde ETRMAX se produce según el ajuste de la curva ( $I_m$  también es el nivel de luz saturante calculado por el software).
- Ref  $\text{CO}_2$ : Concentración de  $\text{CO}_2$  ambiental en  $\mu\text{mol}$ .
- Ref  $\text{H}_2\text{O}$ : Humedad relativa ambiental en %.
- Tch: temperatura ambiental en  $^\circ\text{C}$ .

#### **3.4.5. Procesamiento y análisis de datos**

Se analizaron los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie y química del suelo a partir de estadísticos descriptivos (media, mínimo, máximo, desviación estándar y varianza) para describir el comportamiento de las muestras analizadas en las dos zonas de estudio bosque primario y bosque secundario. Además, un análisis de varianza (ANOVA) con 95% de confiabilidad y la comparación de media de Turkey, una matriz de correlación de Spearman para evaluar la relación entre los parámetros químicos del suelo con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie. Además, se realizó un análisis factorial como

método multivariado, con el apoyo del programa SPSS ver. 22.0 (94.IBM, International Business Machine. 2013. SPSS).

### 3.4.6. Interpretación de resultados

Se interpretó los resultados obtenidos en relación con el problema de investigación, de los objetivos propuestos, de la hipótesis y se relacionó dichos resultados con la teoría y los procedimientos de la investigación, con el fin de evaluar si los hallazgos del estudio, confirman las teorías o generan debate. En este punto se determinó si la especie *D. olivifera* presenta diferentes respuestas fotosintéticas en un bosque primario y en un bosque secundario.

### 3.4.7. Discusión de resultados

En la discusión se compararon los resultados obtenidos con estudios previos similares o relacionados a la presente investigación; se establecieron las diferencias o las coincidencias del estudio, analizando y explicando los resultados que permitieron generar las conclusiones y recomendaciones, las cuales están dirigidas a la aplicación en la práctica, como el fruto de los nuevos conocimientos obtenidos en el estudio.

## 3.5. Recursos humanos y materiales

En el proyecto se ha considerado los siguientes recursos humanos:

**Tabla 4.** Detalles del recurso humano considerado en la investigación

No.	Recursos humanos	Profesión / Oficio
1	Personas	Guía, asistente de campo, maestrante
2	Expertos	Director, Especialista Forestal, Especialista Ecofisiólogo, Ingeniera Agrónoma.
3	Colaboradores e investigadores	Especialista Forestal, Especialista Ecofisiólogo, Investigador.

### **3.5.1. Fase de campo**

Los recursos materiales utilizados fueron:

#### **Herramientas:**

- ✓ Tijeras aéreas para podar
- ✓ Cinta diamétrica
- ✓ Arnés de seguridad
- ✓ Hipsómetro monocular
- ✓ Bolsas Ziploc
- ✓ Papel periódico
- ✓ Prensadora
- ✓ Botas de caucho
- ✓ Impermeable
- ✓ Cinta de marcaje
- ✓ Marcadores permanentes Sharpie
- ✓ Navaja
- ✓ Libreta de campo
- ✓ Lápiz

#### **Equipos:**

- ✓ Fluorómetro integrado
- ✓ Sistema de Posicionamiento Global (GPS)
- ✓ Cámara digital

### **3.5.2. Fase de laboratorio**

#### **Equipos:**

- ✓ Equipo Kjeldahl Digestion Systems
- ✓ Instrumento Perkin Elmer
- ✓ Cámara de asimilación
- ✓ Balanza
- ✓ Estufa
- ✓ Molino

- ✓ Tubos de digestión
- ✓ Reactivos químicos

### **3.5.3. Fase de gabinete**

#### **Materiales y equipos:**

- ✓ Laptop
- ✓ Software (Word, Excel, ArcGis 9, paquete Origin 2020b)
- ✓ Impresora
- ✓ Resmas

## CAPITULO IV.

### 4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

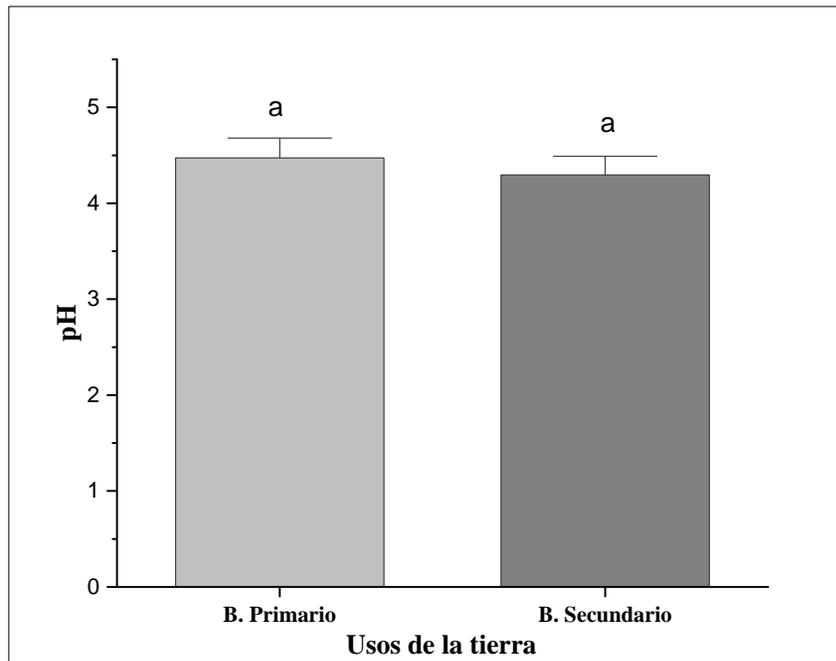
#### 4.1. Caracterización de la composición química del suelo en el área de estudio

Los parámetros seleccionados para caracterizar la composición química del suelo en los dos sistemas de bosque: primario y secundario, fueron potencial de hidrógeno (pH), Acidez intercambiable ( $Al^{+3}+H^{+1}$ ), aluminio ( $Al^{+3}$ ), calcio ( $Ca^{+2}$ ), fósforo (P), potasio ( $K^{+1}$ ), magnesio ( $Mg^{+2}$ ) y materia orgánica (MO).

##### 4.1.1. Potencial de hidrogeno (pH)

En la figura, se observa que el valor de pH en el bosque secundario fue de  $4,30 \pm 0,2$ , siendo este más bajo en comparación con el bosque primario con un valor de  $4,47 \pm 0,2$ . Lo cual demuestra que no hay diferencia significativa en las dos áreas de estudio (Anexo 2 y 3). Los valores de pH obtenidos en los dos sistemas de bosque se encuentran en el rango de 0 a 5 considerándose los suelos como muy ácidos (Tabla 2). Estos valores afectan la actividad biológica, la disponibilidad de nutrientes y el proceso de humificación ya que estos se manifiestan en mayor abundancia en suelos con un pH entre 6-7.

Se ha destacado que en condiciones climáticas como la que presenta la Amazonia ecuatoriana con una alta humedad relativa, es común que haya una deficiencia de nutrientes básicos ( $Ca^{+2}$ ,  $Mg^{+2}$ ,  $Na^{+1}$ ,  $K^{+1}$ ), ocasionada por la lixiviación que provocan estas condiciones en la región (Alemán et al., 2020), prevaleciendo que en dicho suelo los elementos poco alterables como aluminio, óxidos de hierro, caolinita, cuarzo y demás minerales van provocando un decaimiento en el valor del pH (Custode & Sourdat, 1986; Gardi *et al.*, 2014).



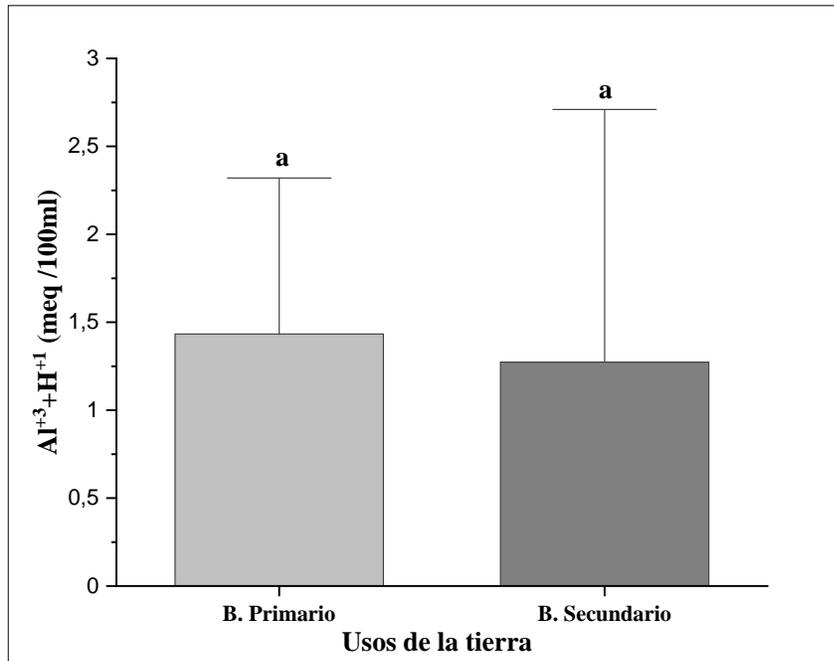
Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

**Figura 3.** Valores promedio del pH del suelo en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

#### 4.1.2. Acidez intercambiable ( $Al^{+3}+H^{+1}$ )

Los resultados presentados en la figura 4 describe los valores de acidez intercambiable ( $Al^{+3}+H^{+1}$ ) en el cual se observa que el sistema de bosque secundario fue de  $1,27 \pm 0,83$  meq/100 ml, siendo está más baja a comparación con el sistema de bosque primario con un valor de  $1,43 \pm 0,56$  meq/100 ml, sin embargo, no mostró una diferencia significativa entre las dos áreas de estudio (Anexo 2 y 3). En ambos sistemas de bosques los valores de acidez obtenido en el análisis corresponden a la naturaleza de suelos amazónicos, siendo estos conocidos por presentar suelos ácidos producto del efecto que ocasionan las lluvias provocando lixiviación de los cationes básicos ( $K^{+}$ ,  $Ca^{2+}$  y  $Mg^{2+}$ ) y de los factores formadores de suelo. Además, dichos resultados muestran que la acidez intercambiable se considera media ya que los valores obtenidos no sobrepasan el límite crítico  $>1,5$  meq/100 ml (Tabla 3). Aquellos suelos que llegan a superar este límite se convierten en un factor limitante sobre la

disponibilidad, absorción de nutrientes y el correcto desarrollo de raíces (Garcia & Garcia, 2013).



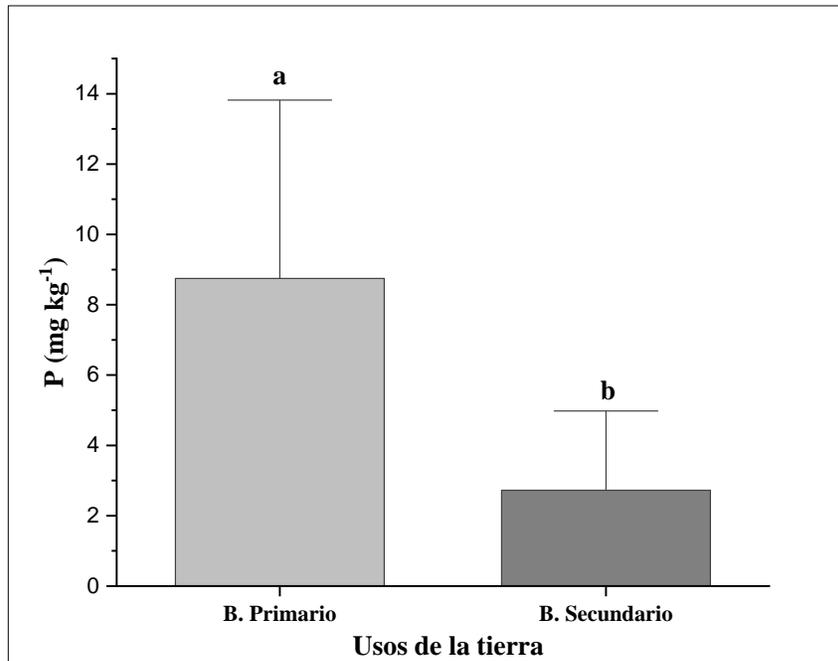
Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

**Figura 4.** Valores promedio de la acidez intercambiabile del suelo en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

#### 4.1.3. Fosforo (P)

En cuanto a los valores de fósforo disponible en el suelo dentro de las dos áreas de estudio (figura 5), el sistema de bosque primario presentó una mayor disponibilidad con un valor de  $8,75 \pm 3,93$  meq/100 ml, a diferencia del sistema de bosque secundario con un valor de fosforo disponible en el suelo de  $2,73 \pm 1,51$  meq/100 ml, existiendo diferencia significativa entre ambas áreas de estudio (Anexo 2 y 3). Sin embargo, los valores de fósforo disponible en el suelo de los dos sistemas de bosque se categorizan como bajos, ya que son valores inferiores a  $10 \text{ mg kg}^{-1}$  (Tabla 3). El fósforo es un nutriente de gran importancia para el adecuado desarrollo de las especies forestales, óptimos valores de fósforo favorecen a un buen desarrollo de raíces, a una adecuada formación de semillas, se encuentra presente en fotosíntesis y en la respiración (Garcia & Garcia, 2013). Generalmente el principal reservorio del fósforo se encuentra en el

suelo a diferencia del nitrógeno y el carbono que sus mayores reservorios están en la atmosfera (Garcia & Garcia, 2013; Gliessman, 2006).



Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

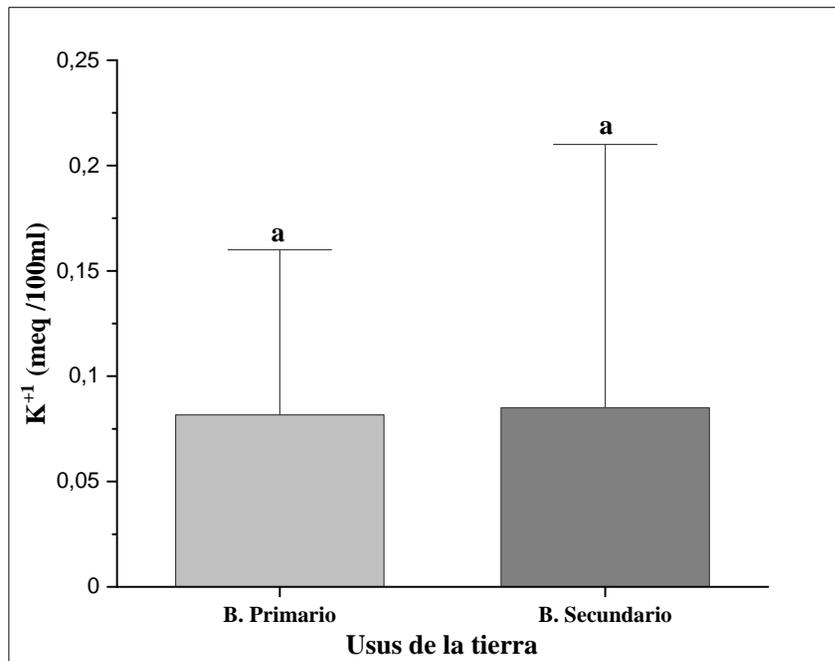
**Figura 5.** Valores promedio de fósforo disponible en el suelo de los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

En la región amazónica ecuatoriana se han reportado similares valores de bajo contenido de fósforo disponible en el suelo en diferentes usos de la tierra, lo cual se asocia a mecanismos de intercambio que suceden en ambientes edáficos con pH ácidos y donde también predominan la existencia de minerales secundarios ricos en Fe y Al que forman compuestos complejos de Fe-P y P-Al (Bravo, Marín, *et al.*, 2017).

#### 4.1.4. Potasio ( $K^{+1}$ )

En la figura 6, el potasio intercambiable ( $K^{+1}$ ) presentó en el sistema de bosque secundario un valor superior de  $0,085 \pm 0,08$  meq/100 ml al del sistema de bosque primario de  $0,082 \pm 0,04$  meq/100 ml, sin mostrar diferencia significativa entre ambas áreas de estudio (Anexo 2 y 3). Estos resultados se categorizan como bajos ya que son inferiores a 0,20 meq/100 ml (Tabla 3). En estudios realizados en dos de las provincias de la región amazónica Napo y Pastaza, se

encontró semejanzas con valores de potasio intercambiable por debajo 0,2 meq/100ml, estos estudios fueron realizados en bosques secundarios y otro uso de la tierra (Bravo, Marín, *et al.*, 2017; Garcia & Garcia, 2013; Gardi *et al.*, 2014).



Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

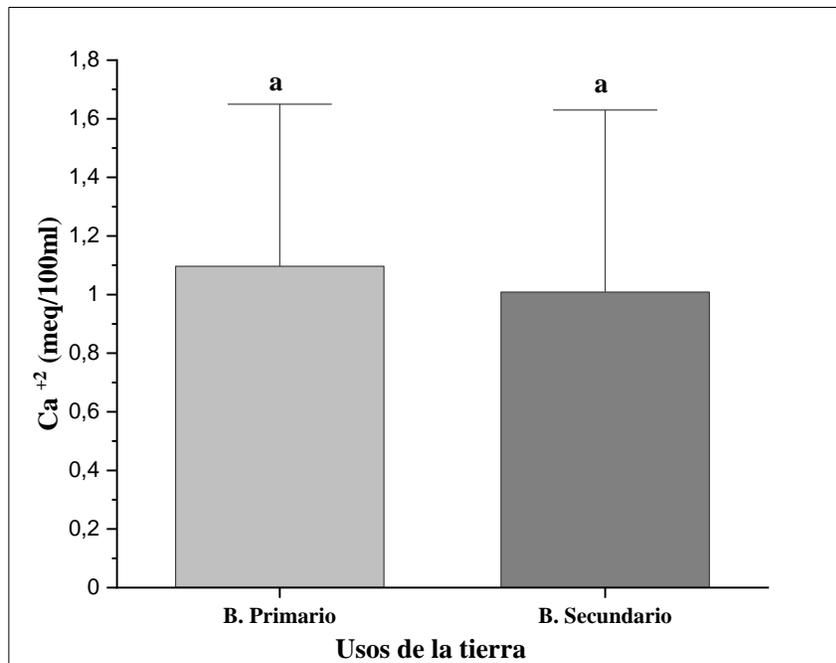
**Figura 6.** Valores promedio de potasio intercambiable en el suelo de los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

En la fisiología de las plantas el potasio es considerado el catión más importante por las funciones que este desempeña, además también por su contenido en los tejidos vegetales. Este es indispensable para la formación de almidón y la translocación de azúcares, también es indispensable para la apertura y cierre de las estomas, tiene un papel fundamental en la calidad de las cosechas y mejora la resistencia de las plantas a enfermedades (Garcia & Garcia, 2013; Gardi *et al.*, 2014; Willey, 2018).

#### 4.1.5. Calcio ( $\text{Ca}^{+2}$ )

El contenido disponible de calcio intercambiable ( $\text{Ca}^{+2}$ ) se presenta en la figura 7, en el cual se observa que el sistema de bosque secundario obtuvo un valor inferior de  $1,008 \pm 0,41$  meq/100ml respecto valor del sistema de bosque primario de  $1,097 \pm 0,41$  meq/100ml, sin mostrar diferencia significativa entre las dos áreas de estudio (Anexo 2 y 3). Los dos sistemas

de bosques presentan una disponibilidad de calcio categorizada como baja por presentar valores  $<4.0$  meq/100 ml (Tabla 3). La baja disponibilidad de calcio en el suelo depende del pH que esté presente, valores por debajo de 5,5 empiezan a ser una limitante (Peña & Cardona, 2010), también otros estudios han demostrado que a mayor profundidad disminuye la concentración de calcio sin importar el uso de la tierra (Bravo, Ramírez, *et al.*, 2017).



Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

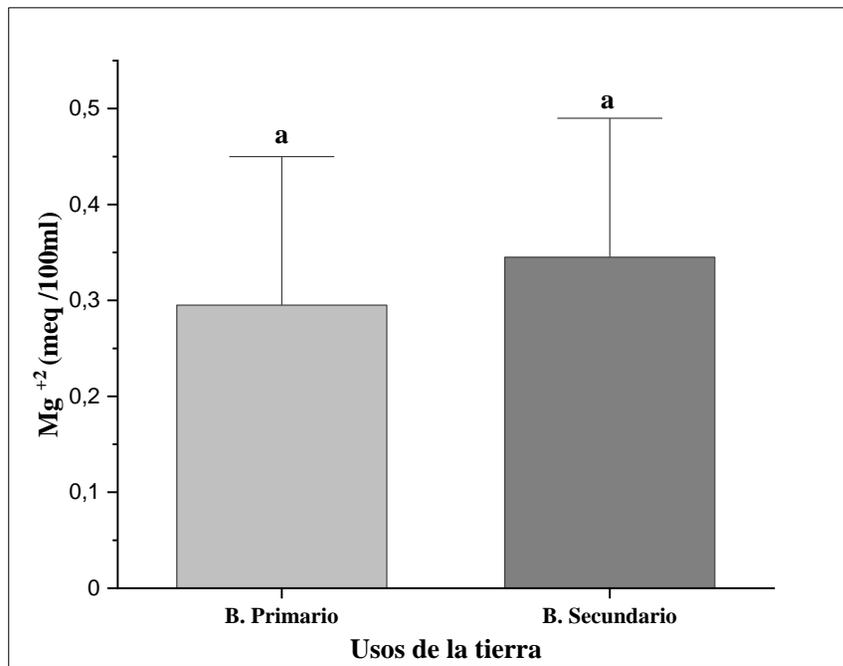
**Figura 7.** Valores promedio de calcio en el suelo de los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

El calcio representa un elemento de vital importancia en la planta ya que participa en la división y extensión celular, constituye las paredes, lamina media y membrana de la cedula, modula la acción de las hormonas y contribuye al equilibrio iónico celular (Garcia & Garcia, 2013).

#### 4.1.6. Magnesio ( $Mg^{+2}$ )

En la figura 8, la disponibilidad de magnesio intercambiable ( $Mg^{+2}$ ) en el suelo, para el área de estudio del bosque secundario presentó un valor de  $0,35 \pm 0,10$  meq/100 ml, siendo superior a la del sistema de bosque primario con un valor de  $0,30 \pm 0,12$  meq/100 ml, sin mostrar

diferencia significativa entre las dos áreas de estudios (Anexo 2 y 3). Estos valores de los dos sistemas de bosque son categorizados como bajos, porque son  $<1,00$  meq/100 ml (Tabla 3).



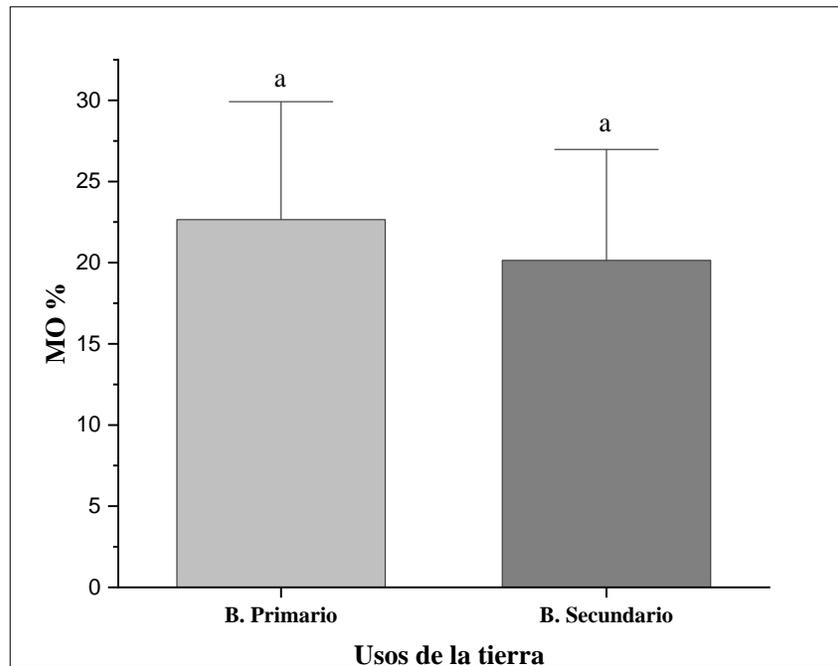
Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

**Figura 8.** Valores promedio de magnesio en el suelo de los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

La importancia del Magnesio intercambiable en las plantas cumple un papel importante por formar parte de la molécula de la clorofila y se encuentra ligado íntimamente con la fotosíntesis, Además, es fundamental en la actividad enzimática del metabolito energético y la síntesis de aceites y proteínas (Peña & Cardona, 2010). La disponibilidad de este nutriente al igual que el  $Ca^{+2}$  se ven afectado por los lavados ocasionados por las altas tasas de precipitación que presenta la región amazónica y la presencia de  $Al^{+3}$  en la fracción de intercambio (Custode & Sourdat, 1986; Gardi *et al.*, 2014).

#### 4.1.7. Materia Orgánica (MO)

En la figura 9 se presenta el porcentaje de materia orgánica, en el cual se observa que el valor del sistema de bosque secundario fue de  $20,14 \pm 4,54$  %, siendo inferior que el sistema de bosque primario con un porcentaje de  $22,65 \pm 5,74$ %, sin mostrar diferencia significativa entre ambas áreas de estudio (Anexo 2 y 3). Ambos sistemas de bosque presentan un porcentaje de materia orgánica categorizado como alto ya que superan el 5% (Tabla 3).



Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

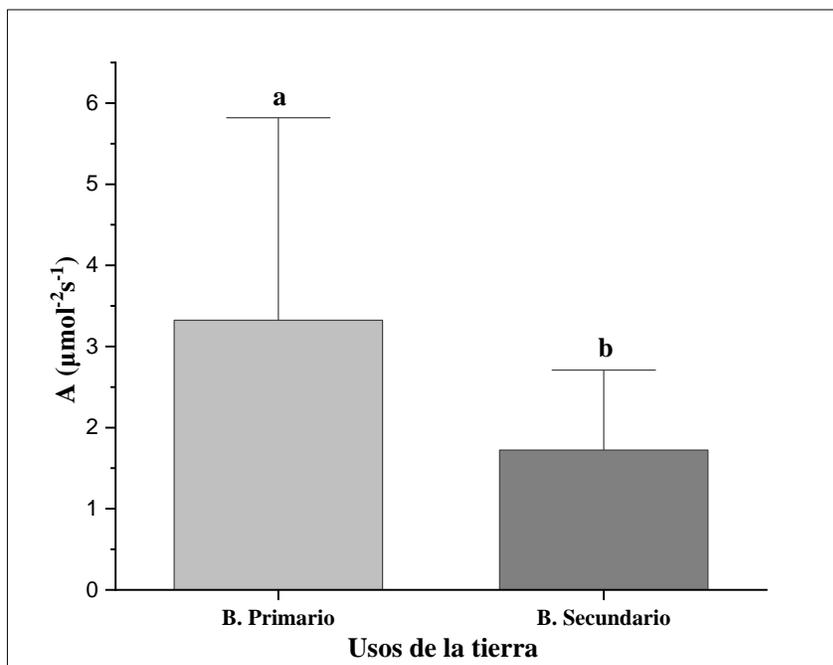
**Figura 9.** Valores promedio del porcentaje de materia orgánica en el suelo de los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

El alto porcentaje de materia orgánica está relacionado a gran abundancia de hojarascas y raíces que presentan los bosques tropicales por su alta diversidad de especies de plantas, aportando directamente al ciclo biogeoquímicos mejorando el contenido de nitrógeno y de otros nutrientes del suelo (Bravo, Marín, *et al.*, 2017; Bravo, Ramírez, *et al.*, 2017; Peña & Cardona, 2010).

## 4.2. Comportamiento de *D. Olivifera* en función de parámetros fotosintéticos.

### 4.2.1. Asimilación o tasa fotosintética (A)

Respecto a la asimilación o tasa fotosintética (figura 10), se evidencia que el sistema bosque primario tiene una mayor asimilación de  $3,324 \pm 1,557 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , mientras que el sistema bosque secundario presenta una asimilación de  $1,723 \pm 0,638 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , existiendo diferencia significativa entre los individuos de la especie *D. olivifera* en los dos diferentes usos de la tierra (Anexo 4 y 5). Verificándose que la tasa fotosintética de *D. olivifera* es similar al de las especies: *Piptadenia flava* de  $2,47 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , *Bulnesia arborea*  $2,58 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y *Spondias mombin*  $3 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , las cuales se han registrado en épocas de lluvia en un bosque siempre verde (Ávila-Lovera *et al.*, 2019).

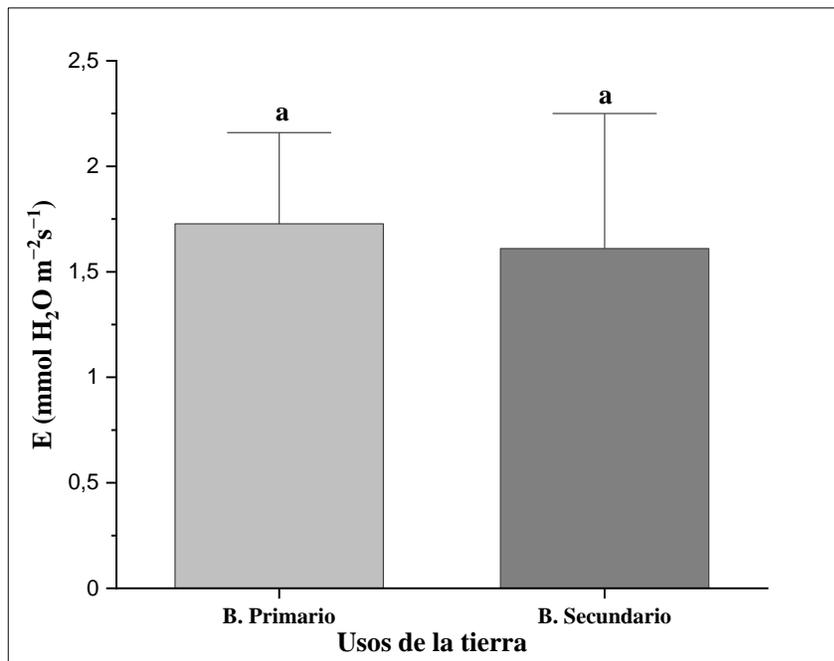


Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

**Figura 10.** Valores promedio de la asimilación fotosintética de la especie *D. olivifera* en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

#### 4.2.2. Tasa de transpiración (E)

En la (Figura 11) se puede observar que la tasa de transpiración en el sistema de bosque primario presenta un valor de  $1,728 \pm 0,273 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$  siendo superior que el sistema de bosque secundario, el cual presenta un valor de  $1,610 \pm 0,400 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , sin presentar diferencias significativas entre los individuos de los dos diferentes usos de la tierra (Anexo 5 y 6).

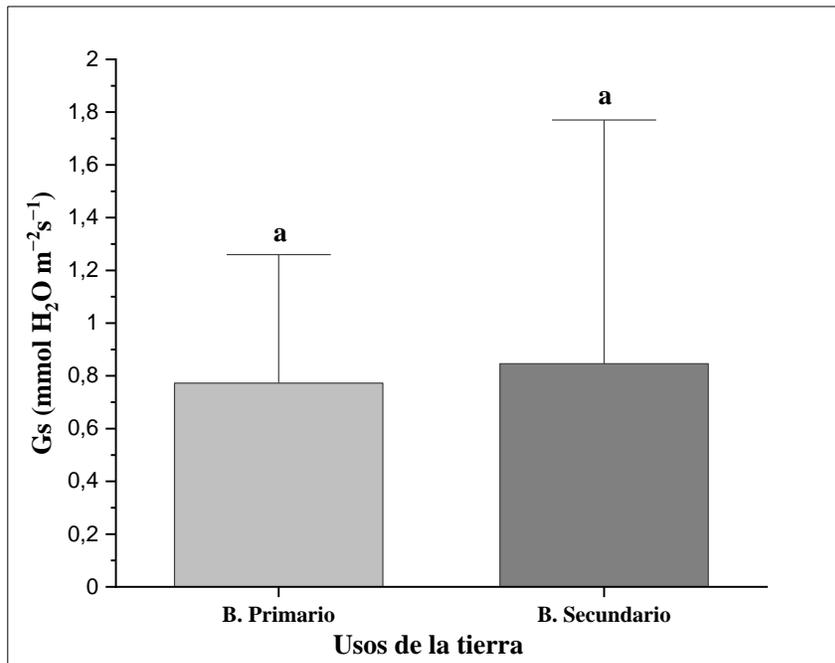


Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

**Figura 11.** Valores promedio de la transpiración de la especie *D. olivifera* en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

#### 4.2.3. Conductancia estomatal (Gs)

En la figura 12 se representa los valores de la conductancia estomatal, en la que se puede evidenciar que el sistema de bosque secundario tiene un Gs de  $0,846 \pm 0,711 \text{ (mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1})$  siendo superior al sistema de bosque primario con un Gs de  $0,772 \pm 0,342 \text{ (mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1})$ , pero sin mostrar diferencias significativas entre los individuos de la especie *D. olivifera* en los diferentes usos de la tierra (Anexo 5 y 6).



Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

**Figura 12.** Valores promedio de la conductancia estomática de la especie *D. olivifera* en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

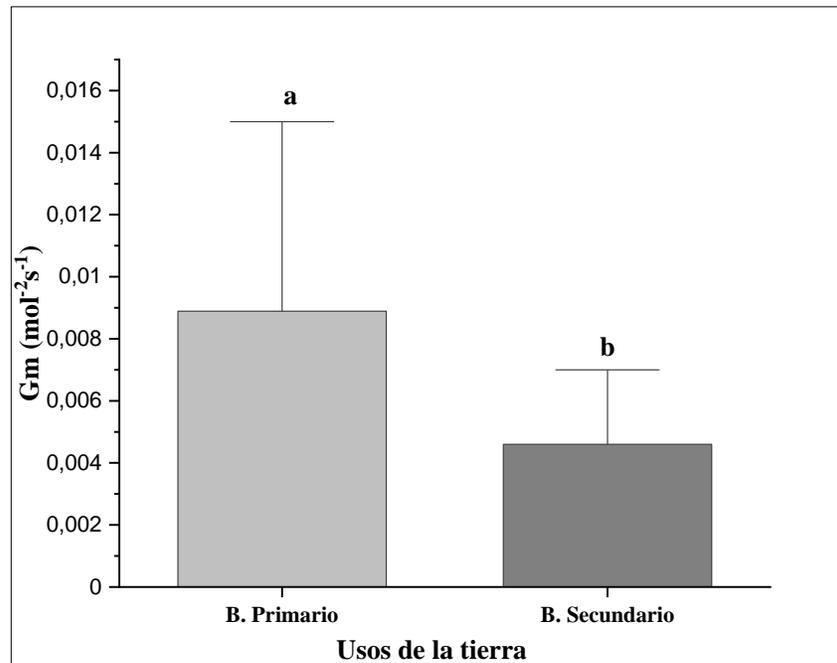
Estudios de fotosíntesis que se han llevado a cabo en áreas de bosques tropicales han reportado valores de  $G_s$  de  $0,60 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para la especie *Ceiba pentandra* (Zotz & Winter, 1994). La  $G_s$  refleja la capacidad de difusión del  $\text{CO}_2$  a través de las estomas desde la atmosfera que rodea las hojas a las cavidades subestomáticas. La  $G_s$  tiene una gran dependencia del tamaño y del número de estomas por unidad de superficie de la hoja, al igual que la apertura de los poros estomáticos individuales (Niinemets *et al.*, 2011).

#### 4.2.4. Conductancia mesofílica ( $G_m$ )

En la figura 13 se representa los valores de la conductancia mesofílica en la que se puede observar que el sistema de bosque primario presentó un valor mayor de  $0,009 \pm 0,004 \text{ mol}^{-2}\text{s}^{-1}$  que el sistema de bosque secundario con un valor de  $G_m$  de  $0,005 \pm 0,002 \text{ mol}^{-2}\text{s}^{-1}$ , en el cual se evidencia diferencia significativa (Anexo 5 y 6).

La asimilación y la conductancia mesofílica de las diferentes formas de vida vegetales apuntan que la asimilación podría estar co-limitada por factores estomáticos y no estomáticos en respuesta al estrés hídrico, es decir, que los factores estomáticos y mesofílicos que limitan la A

cambian de manera coordinada para optimizar la ganancia diaria de carbono integrada en condiciones de estrés hídrico (Tezara, *et al.*, 2009).



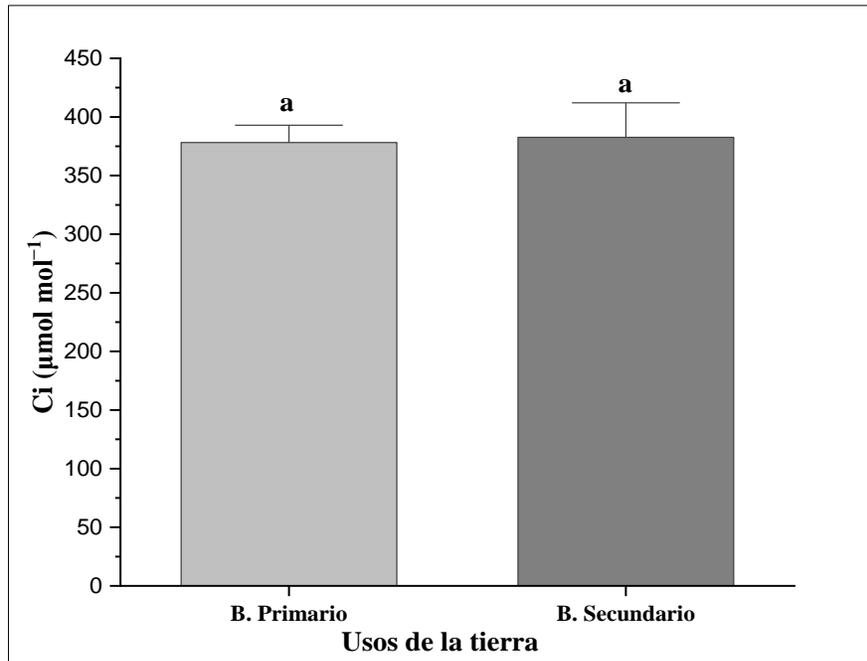
Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

**Figura 13.** Valores promedio de la conductancia mesoflíca de la especie *D. olivifera* en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

#### 4.2.5. Concentración de CO<sub>2</sub> intracelular (Ci)

En la figura 14, la concentración de CO<sub>2</sub> intracelular subestomático (Ci) en el bosque primario reflejó un valor de  $378,22 \pm 18,16 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$  siendo inferior al valor del área de estudio en el bosque secundario el cual obtuvo un valor de  $382,70 \pm 24,34 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ , no mostraron diferencia significativa (Anexo 4 y 5). Se ha reportado en un bosque seco tropical que las especies han registrado valores de Ci por debajo de  $330 \mu\text{mol mol}^{-1}$  (Ávila-Lovera *et al.*, 2019).

El Ci es un parámetro que sirve como herramienta de vital importancia para evaluar la eficiencia y la capacidad del mecanismo fotosintético, este se calcula en función de la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> ambiental y la conductancia de la hoja (Niinemets *et al.*, 2011).

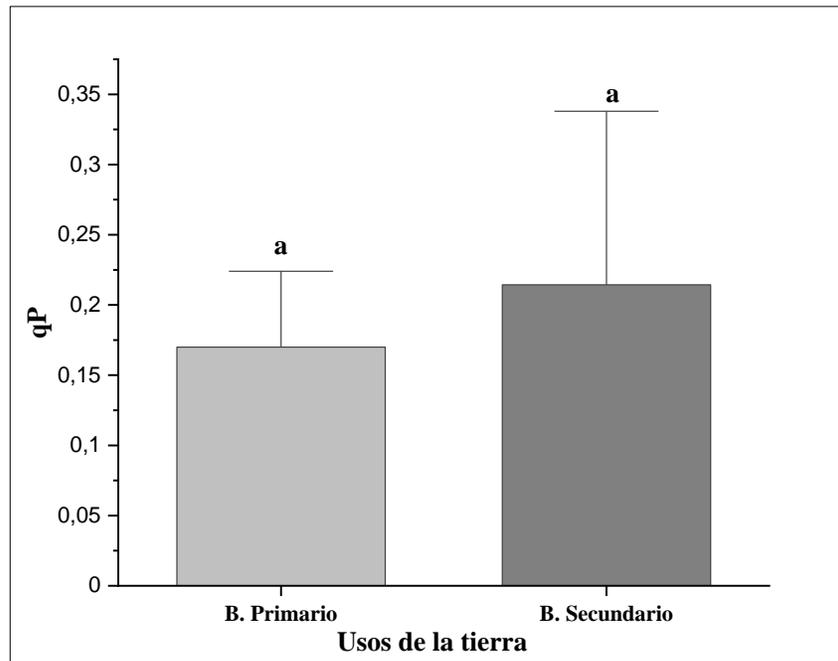


Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

**Figura 14.** Valores promedio de la concentración de CO<sub>2</sub> intracelular de la especie *D. olivifera* en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

#### 4.2.6. Coeficientes de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP)

En la figura 15 se representa los valores de coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia no fotoquímica, en la que se puede observar que los individuos de la especie *D. olivifera* en el sistema de bosque primario presentó un valor de  $0,170 \pm 0,095$ , siendo inferior al valor de los individuos del sistema de bosque secundario con un valor de  $0,214 \pm 0,081$  sin mostrar diferencias significativas entre los individuos (Anexos 5 y 6). Según Ávila-Lovera (2019) se ha reportado valores de qP similares en las especies *Piptadenia flava* con valor de 0,16, *Bulnesia arborea* 0,15 y *Spondias mombin* 0.14, estos valores de qP han sido registrados en épocas de lluvia en un bosque siempre verde.

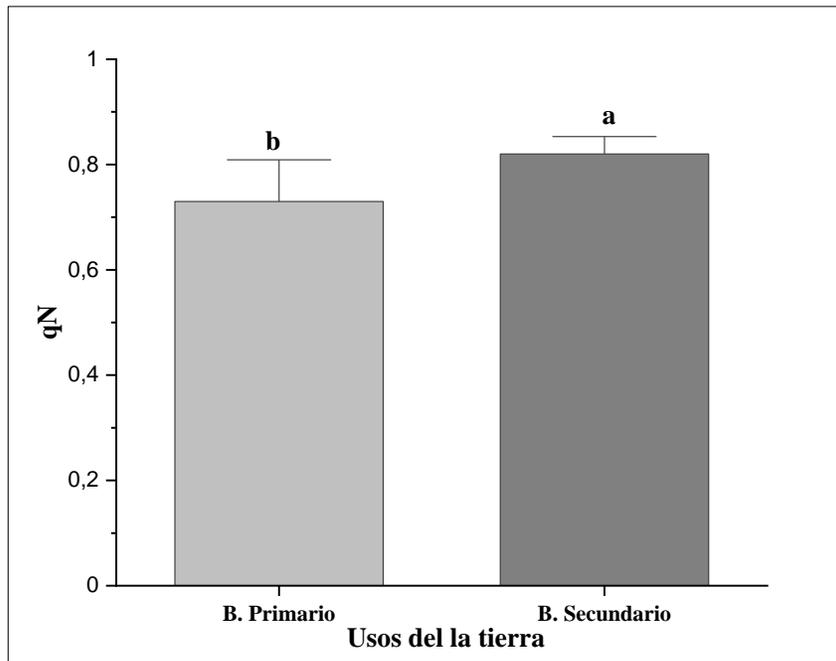


Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

**Figura 15.** Valores promedio de qP de la especie *D. olivifera* en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

#### 4.2.7. Coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica qN

En la figura 16 se representan los valores de coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia no fotoquímica en la que se puede observar que los individuos de la especie *D. olivifera* en el sistema de bosque primario presentó un valor de  $0,730 \pm 0,069$ , siendo inferior al del sistema de bosque secundario con un valor de  $0,820 \pm 0,045$  en el cual se puede evidenciar diferencias significativas entre los individuos de los dos diferentes usos de la tierra (Anexos 5 y 6). Los valores determinados para qP son similares con los mostrados para las especies *Piptadenia flava* con 0.91, *Bulnesia arborea* 0.81 y *Spondias mombin* 0.84, los cuales se registraron en épocas de lluvia en un bosque siempre verde (Ávila-Lovera *et al.*, 2019).

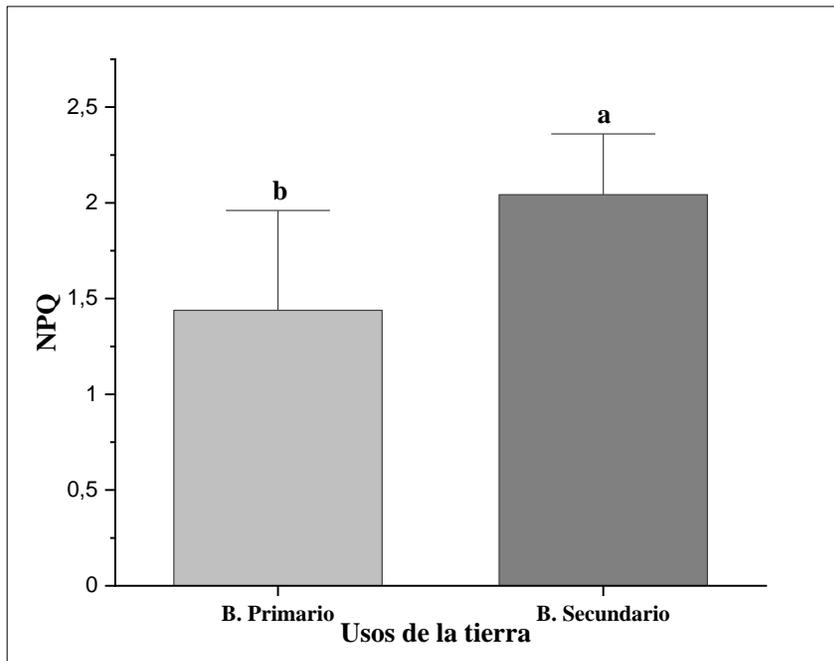


Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

**Figura 16.** Valores promedio de qN de la especie *D. olivifera* en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

#### 4.2.8. Medida de disipación de calor NPQ

En la figura 17 se representa los valores de coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia no fotoquímica en la que se puede observar que los individuos de la especie *D. olivifera* en el sistema de bosque primario presentó un valor de  $1,439 \pm 0,364$ , siendo inferior al valor del bosque secundario de  $2,043 \pm 0,310$ , en el cual se puede evidenciar diferencias significativas entre los individuos de los dos diferentes usos de la tierra (Anexos 5 y 6).



Leyenda: Las letras distintas en los dos sistemas de bosque denotan diferencias significativas a un nivel de ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey.

**Figura 17.** Valores promedio de NPQ de la especie *D. olivifera* en los dos diferentes usos de la tierra, sistema de bosque primario y sistema de secundario.

#### 4.3. Comportamiento de *D. Olivifera* en función de parámetros fotoquímicos.

El Comportamiento de *D. olivifera* en función de los parámetros fotoquímicos en el bosque primario presentó valores de Alpha  $0,275 \pm 0,09$  y de  $I_m$  de  $2.596,51 \pm 2.531,12$  siendo estos superiores al área de estudio en el sistema de bosque secundario con un valor de Alpha de  $0,279 \pm 0,07$  y de  $I_m$  con  $2.096,04 \pm 2.174,85$ , sin mostrar diferencia significativa en dos de sus parámetros (Tabla 5 y 6). Alpha es la pendiente inicial de la línea a valores bajos de PAR creados al relacionar ETR, es la medida de la eficiencia cuántica de la especie y  $I_m$  es la intensidad de luz actínica calculada donde ETRmax se produce según el ajuste de la curva (Loriaux *et al.*, 2006).

En cuanto a los valores de ETRmax y el punto de saturación de la luz ( $I_k$ ) fueron inferiores en el área de estudio del sistema de bosque primario con un valor  $22,380 \pm 5,46$  para ETRmax y un  $I_k$  con valor de  $92,740 \pm 42,22$  a diferencia del bosque secundario que mostró valores superiores con un ETRmax de  $33,79 \pm 12,25$  y un  $I_k$  con valor de  $135,205 \pm 72,41$ , se evidencia diferencia significativa (Tablas 5 y 6). ETRmax es el nivel máximo de la velocidad en el transporte de electrones en las condiciones actuales adaptadas a la luz e  $I_k$  es el punto en el que

la saturación de luz comienza a dominar, lo que explica que las variaciones en estos valores se deben a la duración y exposición a luz natural en la que se encuentren las plantas en su entorno (Loriaux *et al.*, 2006; Maxwell & Johnson, 2000; Ralph & Gademann, 2005).

**Tabla 5.** Estadísticos descriptivos de los parámetros fotoquímicos de *D. olivifera* en bosque primario y secundario

		Media ±	Desviación estándar	Error estándar	95% del intervalo de confianza para la media		Mínimo	Máximo
					Límite inferior	Límite superior		
<b>alpha</b>	Bosque Primario	0,275 ±	0,092	0,021	0,232	0,318	0,165	0,473
	Bosque Secundario	0,279 ±	0,065	0,014	0,249	0,309	0,139	0,387
<b>Ik</b>	Bosque Primario	92,740 ±	42,221	9,441	72,980	112,500	26,600	185,200
	Bosque Secundario	135,205 ±	72,413	16,192	101,315	169,095	43,100	290,700
<b>ETRmax</b>	Bosque Primario	22,380 ±	5,456	1,220	19,826	24,934	12,600	31,600
	Bosque Secundario	33,790 ±	12,252	2,740	28,056	39,524	15,200	52,300
<b>Im</b>	Bosque Primario	2.596,51±	2.531,123	565,976	1.411,908	3.781,112	41,800	6.519,200
	Bosque Secundario	2.096,04±	2.174,849	486,311	1.078,179	3.113,901	397,900	6.465,200

**Leyenda:**

**Alpha:** Aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia; **(Ik):** Punto de saturación de la luz; **ETRmax:** Máxima velocidad en el transporte de electrones; **(Im):** Intensidad de luz saturante

**Tabla 6.** ANOVA de los parámetros fotosintéticos de *D. olivifera* en el bosque primario y secundario

		Suma de cuadrados	Gl	Media cuadrática	F	Sig.
<b>alpha</b>	Entre grupos	0,000	1	0,000	0,027	0,871
	Dentro de grupos	0,240	38	0,006		
<b>Ik</b>	Entre grupos	18.032,762	1	18.032,762	5,133	0,029
	Dentro de grupos	133.498,438	38	3.513,117		
<b>ETRmax</b>	Entre grupos	1.301,881	1	1.301,881	14,475	0,001
	Dentro de grupos	3.417,610	38	89,937		
<b>Im</b>	Entre grupos	2.504.702,209	1	2.504.702,209	0,450	0,506
	Dentro de grupos	211.594.480,246	38	5.568.275,796		

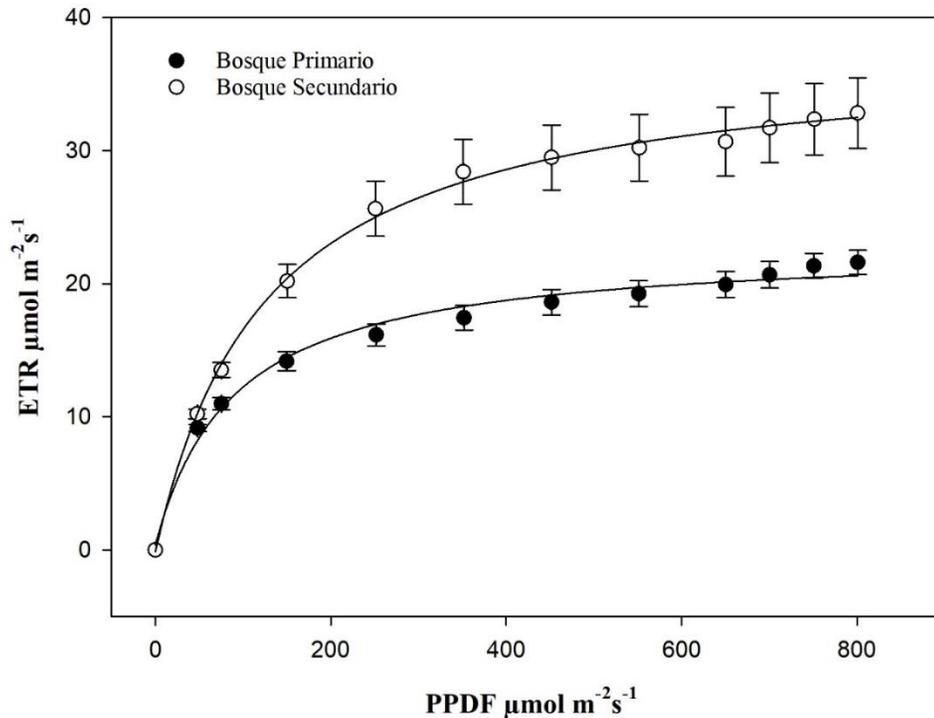
**Leyenda:**

**Alpha:** Aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia; **(Ik):** Punto de saturación de la luz; **ETRmax:** Máxima velocidad en el transporte de electrones; **(Im):** Intensidad de luz saturante

La figura 18 describe las curvas de respuestas de los parámetros de fluorescencia a densidad de flujo fotónico fotosintético (PPFD) frente a la velocidad de transporte de electrones (ETR) en el área de estudio de los dos sistemas de bosques primario y secundario. En cuanto al sistema de bosque primario la velocidad en el transporte de electrones en las hojas muestreadas de *D. olivifera* a partir del cuarto punto con 150  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  de PPFD, alcanzó una velocidad de 14,16  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , valor inferior al que presentó el área de estudio del sistema de bosque secundario

con una velocidad de  $20,19 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

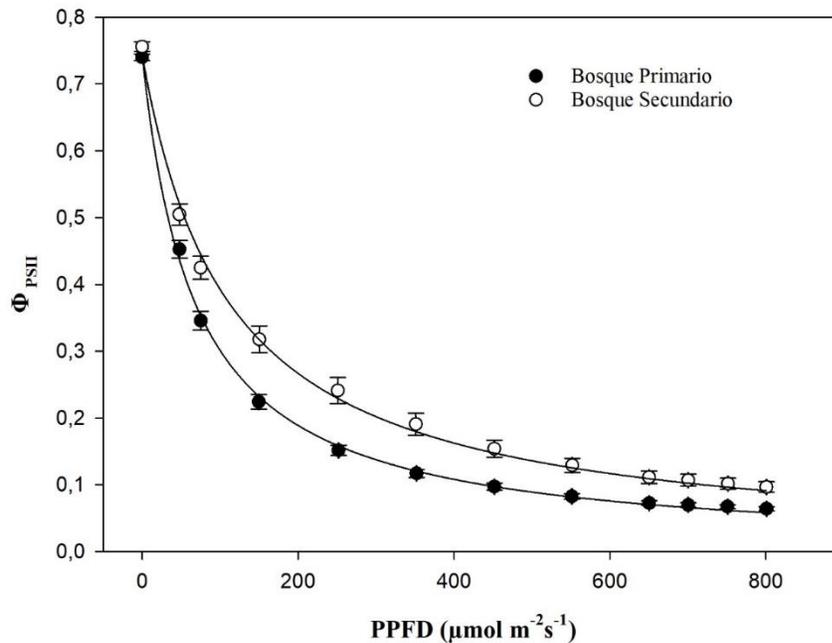
A partir de los  $550 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  de PPFD la especie *D. olivifera* en el sistema de bosque primario alcanzó una velocidad de  $19,25 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , llegando así a su punto de estabilidad sin mostrar un aumento considerable en la velocidad del transporte de electrones. Mientras que en el área de estudio del sistema de bosque secundario *D. olivifera* alcanzó su estabilidad sin mostrar aumento considerable en la velocidad del transporte de electrones a los  $550 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  de PPFD con un valor de ETR de  $30,2 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Cuando las plantas presentan pulsos de luz no saturantes, sus centros de reacción de PSII están abiertos (oxidando), permitiendo que los electrones fluyan en el ciclo de Calvin, pero cuando el pulso de luz empieza a ser saturante las plantas dejan de hacer fotoquímica (Ralph & Gademann, 2005; White & Critchley, 1999).



**Figura 18.** Curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a PPFD frente a ETR de la especie *D. olivifera* en los dos diferentes usos de la tierra.

En las curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a densidad de flujo fotónico fotosintético (PPFD) frente al rendimiento cuántico relativo ( $\Phi\text{PSII}$ ) en el área de estudio de los dos sistemas de bosques primario y secundario *D. olivifera* (Figura 19), se observó que en el sistema de bosque secundario mostró un comportamiento superior en cuanto a la eficiencia operativa de PSII a las diferentes intensidades de PPFD respecto al área de estudio del sistema

de bosque primario. El rendimiento cuántico de PSII es una relación de medición que representa la eficiencia lograda del fotosistema II bajo las condiciones actuales de iluminación fotosintética en estado estacionario (Loriaux *et al.*, 2006; Maxwell & Johnson, 2000; Rascher *et al.*, 2000). Se ve afectado por el cierre de los centros de reacción y la disipación de calor causada por el enfriamiento no fotoquímico (Schreiber, 2007). También se ve afectado por la migración de los cloroplastos (Cazzaniga *et al.*, 2013; Dall'Osto *et al.*, 2014).



**Figura 19.** Curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a PPFD frente  $\Phi_{\text{PSII}}$  de la especie *D. olivifera*.

A medida que la luz ambiental irradia una hoja, un promedio del 84% de la luz es absorbida por la hoja, de los cuales un promedio del 50% de esa luz, es absorbido por las antenas asociadas con PSII y transferido a los centros de reacción. La absorción de la hoja puede variar del 70% al 90% (Eichelmann *et al.*, 2004), y la absorción de PSII puede variar de 40% a 64% (Edwards & Baker, 1993; Laisk & Loreto, 1996). La absorción de la hoja presenta cambios con el estrés de la planta, la edad de la hoja, el contenido de clorofila, las especies y el nivel de luz (Cazzaniga *et al.*, 2013).

#### **4.4. Determinación de la relación entre los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie *D. Olivifera* y químicos del suelo en los dos tipos de bosque**

Para la interpretación de las correlaciones de Spearman ( $r$ ) se debe tomar en consideración el signo que presentan cada uno de los valores. Una correlación positiva (+) significa el aumento de una variable favorece a la otra, al contrario de una correlación negativa (-) indica que el aumento de una variable provoca la disminución de la otra. Además, existe otro aspecto fundamental a considerarse: Correlación negativa alta -1, correlación negativa moderada -0.5 ninguna correlación 0, correlación positiva fuerte +0.5, correlación positiva fuerte + 1 (Ortega et al., 2009).

##### **4.4.1. Potencial de hidrogeno (pH) frente parámetros fotosintéticos y fotoquímicos.**

Se evidenció la existencia de una correlación positiva para estas variables, lo que indica que hay una alta influencia del pH del suelo frente al coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica (qN) con un coeficiente de correlación de 0.9, medida de disipación de calor (NPQ) con un valor de 0.9, coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP) 0.75 (Figura 20). En cuando al bosque secundario presentó una correlación negativa del potencial de hidrogeno frente a la asimilación fotosintética con un coeficiente de correlación de -0,77, lo que indica que hay una afectación del pH del suelo frente a la asimilación (Figura 21), mientras que para el bosque primario mostró una correlación moderada positiva (Figura 20). El pH es uno de los principales aspectos que influye fertilidad del suelo, ya que puede facultar o limitar un adecuado desarrollo de las plantas, siendo responsable de disponibilidad de nutrientes para las mismas, dado que la Amazonía ecuatoriana es una región con altas precipitaciones, esto causa un lavado de nutrientes básicos (Bravo, Ramírez, *et al.*, 2017), lo que afecta el desarrollo de las plantas y sus procesos fisiológicos disminuyendo la actividad de los centros de reacción no fotoquímicas (Ralph & Gademann, 2005).

#### **4.4.2. Acidez intercambiable $Al^{+3}+H^{+1}$ frente parámetros fotosintéticos y fotoquímicos.**

La figura 21 muestra una correlación positiva de la acidez intercambiable frente a la asimilación fotosintética en el bosque secundario con un coeficiente de correlación de 0.77, esto indica que hay una influencia del contenido de acidez intercambiable del suelo con la asimilación. En cuanto al bosque primario la acidez intercambiable del suelo no muestra ninguna correlación importante en los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos (Figura 20).

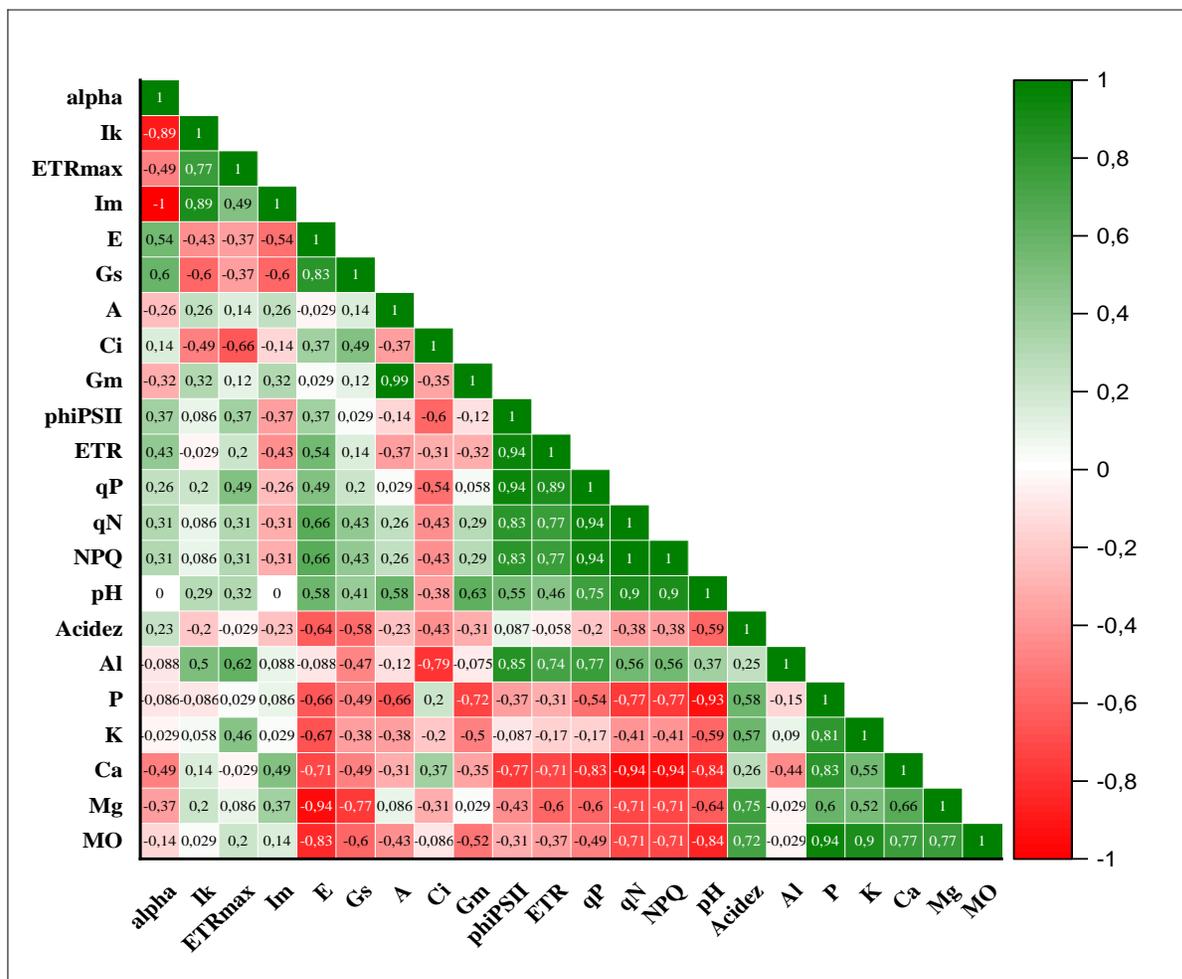
#### **4.4.3. Aluminio intercambiable $Al^{+3}$ frente parámetros fotosintéticos y fotoquímicos.**

La figura 20 muestra correlación positiva del  $Al^{+3}$  en el suelo en el sistema de bosque primario frente al phiPSII con un coeficiente de correlación de 0.85, velocidad de transporte de electrones (ETR) con un valor de 0.74 coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP) con un valor de 0.77 indicando una alta influencia entre estos parámetros. También se ha evidenciado una correlación negativa en la concentración de  $CO_2$  intracelular ( $C_i$ ) con un coeficiente de correlación de -0.79, lo cual denota una afectación entre estas variables. En cuanto al contenido de aluminio intercambiable del suelo en el bosque secundario (Figura 21), presentó una correlación positiva a los parámetros de asimilación fotosintética (A) con un coeficiente de correlación de 0.84 y en la conductancia mesofílica (Gm) una correlación de 0.79, también presentó una correlación negativa en Alpha con un coeficiente de correlación de -0.81. El aluminio intercambiable generalmente representa un elemento tóxico para las plantas, pero hay especies que toleran el contenido de aluminio en el suelo sin que se dificulte su normal crecimiento o limite la productividad de la planta (Garcia & Garcia, 2013), por lo tanto, no se ve afectado el centro de reacciones y disipación del PSII (Maxwell & Johnson, 2000; Rascher *et al.*, 2000).

#### **4.4.4. Fosforo (P) frente a los parámetros fotosintético y fotoquímicos.**

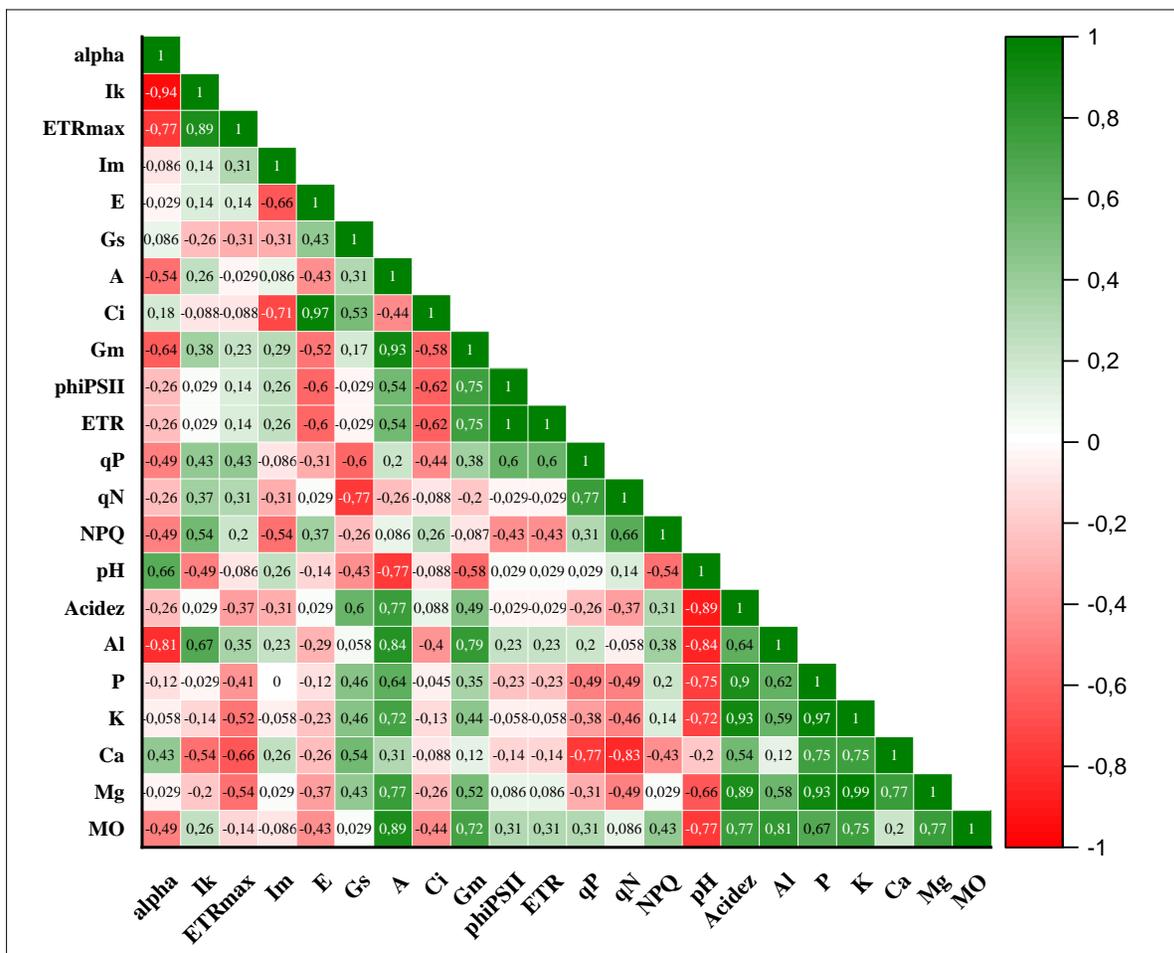
La figura 20 se muestra una correlación negativa del contenido de fosforo en el suelo del sistema de bosque primario frente a conductancia mesofílica (Gm) con coeficiente de correlación de -0.72, Coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica (qN) con un coeficiente de

correlación de -0.77 y medida de disipación de calor (NPQ) coeficiente de correlación de -0.77. Lo que denota que hay una afectación del contenido de fósforo en el suelo a los parámetros fotosintéticos y fotoquímico. En cuanto al contenido de fósforo en el bosque secundario no presentó ninguna correlación importante entre los parámetros del suelo con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos (Figura 21).



**Leyenda:** **Alpha:** Aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia; **(Ik):** Punto de saturación de la luz; **ETRmax:** Máxima velocidad en el transporte de electrones; **(Im):** Intensidad de luz saturante; **(E):** Tasa transpiración; **(Gs):** Conductancia estomatal; **(A):** Asimilación o tasa fotosintética; **(Ci):** concentración de CO<sub>2</sub> intracelular; **(Gm):** Conductancia mesofílica; **(phiPSII):** Rendimiento cuántico; **(ETR):** Velocidad de transporte de electrones; **(qp):** Coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica; **(qn):** Coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica; **(NPQ):** medida de disipación de calor; **pH:** Potencial de hidrogeno; **Al<sup>3+</sup>+H<sup>+</sup>:** Acidez intercambiable; **Al<sup>3+</sup>:** Aluminio intercambiable; **P:** Fósforo; **K<sup>+</sup>:** Potasio; **Ca<sup>2+</sup>:** Calcio; **Mg<sup>2+</sup>:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica.

**Figura 20.** Correlación de Spearman de los parámetros Fotoquímicos, fotosintéticos de la especie *D. olivifera* y químicos del suelo en bosque primario.



**Leyenda:** **Alpha:** Aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia; **(Ik):** Punto de saturación de la luz; **ETRmax:** Máxima velocidad en el transporte de electrones; **(Im):** Intensidad de luz saturante; **(E):** Tasa transpiración; **(Gs):** Conductancia estomatal; **(A):** Asimilación o tasa fotosintética; **(Ci):** concentración de CO<sub>2</sub> intracelular; **(Gm):** Conductancia mesofílica; **(phiPSII):** Rendimiento cuántico; **(ETR):** Velocidad de transporte de electrones; **(qp):** Coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica; **(qN):** Coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica; **(NPQ):** medida de disipación de calor; **pH:** Potencial de hidrogeno; **Al<sup>3+</sup>+H<sup>+</sup>:** Acidez intercambiable; **Al<sup>3+</sup>:** Aluminio intercambiable; **P:** Fosforo; **K<sup>+</sup>:** Potasio; **Ca<sup>2+</sup>:** Calcio; **Mg<sup>2+</sup>:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica.

**Figura 21.** Correlación de Spearman de los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie *D. olivifera* y químicos del suelo en bosque secundario.

#### 4.4.5. Potasio K<sup>+</sup> frente a los parámetros fotosintéticos y fotoquímicos.

La correlación positiva que presenta el contenido de potasio del suelo en el sistema de bosque secundario frente asimilación fotosintética (A), presentó un coeficiente de correlación de 0.72 (Figura 21), lo que indica que hay una influencia del contenido de potasio en el suelo con la capacidad fotosintética de la especie *D. olivifera*. En cuanto al contenido de potasio del sistema de bosque primario no se evidenció una correlación importante frente a los parámetros

fotoquímicos y fotosintéticos de la especie (Figura 20). El Potasio es indispensable para la apertura y cierre de las estomas, siendo fundamental en el proceso de fotosíntesis en las plantas (Garcia & Garcia, 2013; Gardi *et al.*, 2014; Willey, 2018).

#### **4.4.6. Calcio $\text{Ca}^{+2}$ frente a los parámetros fotosintéticos y fotoquímicos.**

La Figura 20 muestra una correlación negativa entre el contenido de calcio del suelo en el bosque primario frente a la tasa de transpiración (E), con un coeficiente de correlación de 0.71, rendimiento cuántico ( $\phi\text{PSII}$ ) con -0.71, velocidad de transporte de electrones (ETR) con 0.71, coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP) con -0.83, coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica (qN) con -0.94 y medida de disipación de calor (NPQ) con un valor de -0.94. En cuanto al contenido de calcio del bosque secundario (Figura 21). también ha mostrado una correlación negativa en coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP) con un valor de correlación de -0.77 y coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica (qN) con -0.83. Estos valores denotan que hay una afectación entre el contenido de calcio en el suelo frente a estos parámetros fotosintéticos y fotoquímicos de la especie *D. olivifera* en ambos sistemas de bosque.

#### **4.4.7. Magnesio $\text{Mg}^{+2}$ frente a los parámetros fotosintéticos y fotoquímicos.**

La Figura 20 muestra una correlación negativa del magnesio del suelo frente tasa transpiración (E) con un coeficiente de variación de -0.94, conductancia estomática (Gs) con coeficiente de correlación de -0.77, coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica (qN) con un coeficiente de correlación de -0.71 y medida de disipación de calor (NPQ) coeficiente de correlación de -0.71. Lo que denota que hay una afectación del contenido de calcio en el suelo a los parámetros fotosintéticos y fotoquímico. En cuanto al contenido de magnesio intercambiable en el suelo del bosque secundario mostró una correlación positiva frente a la asimilación fotosintética (A) con un coeficiente de correlación de 0.77 (Figura 21), indicando que hay una influencia en el contenido de magnesio intercambiable en el suelo del bosque secundario frente a la asimilación fotosintética

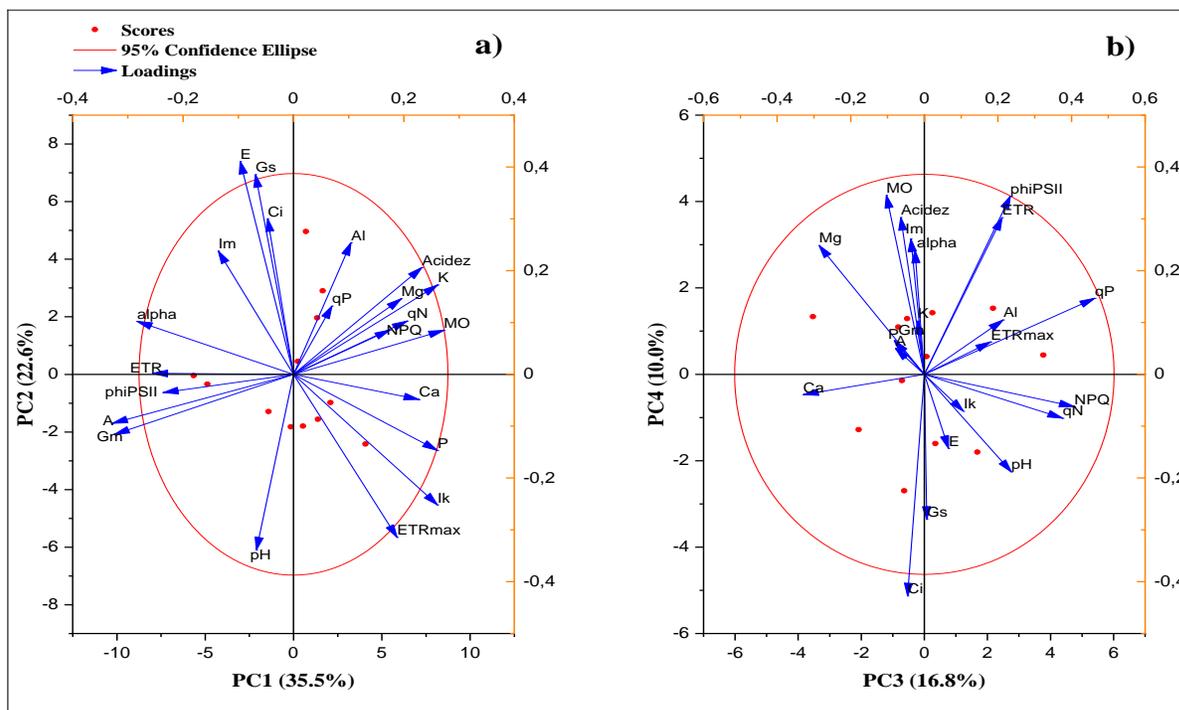
#### 4.4.8. Porcentaje de materia orgánica (MO) frente a los parámetros fotosintéticos y fotoquímicos.

La Figura 20 muestra una correlación negativa entre el porcentaje de materia orgánica del suelo frente tasa transpiración (E) con un coeficiente de variación de -0.83, Coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica (qN) con un valor de correlación de -0.71 y medida de disipación de calor (NPQ) coeficiente de correlación de -0.71. Lo que denota que hay una afectación del porcentaje de materia orgánica del suelo a los parámetros fotosintéticos fotoquímico. En cuanto al porcentaje de materia orgánica del suelo del bosque secundario se evidencia una correlación positiva frente a la asimilación fotosintética (A) con un coeficiente de correlación de 0.89 y una conductancia mesofílica con una correlación de 0.72 (Figura 21), indicando que el porcentaje de materia orgánica del suelo en el bosque secundario tiene una influencia en la respuesta fotosintética de la especie en bosque secundario.

En cuanto a los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales (Tabla 7), muestra que a través de los autovalores que los cuatro primeros componentes, son capaces de explicar el 84,89 % de la variabilidad presente en la caracterización realizada.

**Tabla 7.** Autovalores y porcentaje de varianza total explicada de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *D. olivifera* y químicos del suelo en los dos sistemas de bosque.

Componentes	Autovalores iniciales		
	Total	% de varianza	% acumulado
1	7,81496	35,52253	35,52253
2	4,97	22,5909	58,11343
3	3,69947	16,81578	74,92921
4	2,19223	9,96467	84,89388
5	1,07416	4,88256	89,77644
6	0,86726	3,9421	93,71854
7	0,50637	2,30169	96,02023
8	0,42882	1,9492	97,96943
9	0,26034	1,18336	99,15279
10	0,1224	0,55638	99,70917
11	0,06398	0,29083	100
12	3,42E-30	1,55E-29	100



**Leyenda:** **Alpha:** Aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia; **(Ik):** Punto de saturación de la luz; **ETRmax:** Máxima velocidad en el transporte de electrones; **(Im):** Intensidad de luz saturante; **(E):** Tasa transpiración; **(Gs):** Conductancia estomatal; **(A):** Asimilación o tasa fotosintética; **(Ci):** concentración de CO<sub>2</sub> intracelular; **(Gm):** Conductancia mesofílica; **(phiPSII):** Rendimiento cuántico; **(ETR):** Velocidad de transporte de electrones; **(qP):** Coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica; **(qN):** Coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica; **(NPQ):** medida de disipación de calor; **pH:** Potencial de hidrogeno; **Al<sup>+3</sup>+H<sup>+1</sup>:** Acidez intercambiable; **Al<sup>+3</sup>:** Aluminio intercambiable; **P:** Fosforo; **K<sup>+1</sup>:** Potasio; **Ca<sup>+2</sup>:** Calcio; **Mg<sup>+2</sup>:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica.

**Figura 22.** Diagrama de arreglo espacial basado en el análisis de componentes principales que muestra la distribución y relación de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *D. Olivifera* y los parámetros químicos del suelo.

La matriz de componentes principales (Anexo 6, Figura 22) descriptores de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *D. Olivifera* y parámetros químicos del suelo en los dos diferentes usos de la tierra: bosque primario y bosque secundario, indicó que el primer componente revela una relación entre los parámetros químicos del suelo (potasio y fosforo), con la conductancia mesofílica, asimilación fotosintética, aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia y punto de saturación de la luz. El segundo componente relaciona a los parámetros químicos del suelo como potencias de hidrogeno y aluminio intercambiable con la tasa de transpiración, conductancia estomática y máxima velocidad de transporte de electrones. El tercer componente relaciona los parámetros químicos del suelo calcio y magnesio con el coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica, coeficiente de extinción de

fluorescencia no fotoquímica, medida de disipación de calor e intensidad de luz saturante. El cuarto componente agrupa los parámetros químicos del suelo como el porcentaje de materia orgánica y la acidez con el rendimiento cuántico, la velocidad de transporte de electrones y la concentración de CO<sub>2</sub> intracelular.

## CAPITULO V.

### 5. CONCLUSIONES

- El contenido de fósforo disponible en el suelo para el área de estudio de sistema de bosque primario fue mayor con un valor  $8.7 \text{ mg Kg}^{-1}$ , mientras que en el sistema de bosque secundario fue de  $2.7 \text{ mg Kg}^{-1}$ , por lo que se evidencia una diferencia significativa a favor del bosque primario. En cuanto a los demás parámetros químicos del suelo no se evidencia diferencias significativas entre los dos usos de la tierra en estudio: sistema de bosque primario y sistema de bosque secundario.
- El Comportamiento de *D. olivifera* en función de los parámetros fotosintéticos del bosque primario mostró mejor respuesta, presentando diferencia significativa en la asimilación y conductancia mesofílica, con valores de  $3,324 \pm 1,557 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-2}\text{s}^{-1}$  y  $0,009 \pm 0,004 \text{ mol}^{-2}\text{s}^{-1}$ , respectivamente. En cuanto a los parámetros fotoquímicos del bosque secundario mostraron mejor respuesta: la máxima velocidad de transporte de electrones con un valor de  $33,79 \pm 12,25$  y el punto de saturación de la luz con  $135,205 \pm 72,41$ , existiendo diferencia significativa.
- Se determinó a través de la correlación Spearman que existe relación entre los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *Dacryodes olivifera* con los parámetros químicos del suelo en los dos sistemas de bosque. Y a través del análisis de componentes principales se comprobó la relación de la asimilación o tasa fotosintética con la disponibilidad nutrientes en el suelo.

## CAPITULO VI.

### 6. RECOMENDACIONES

- Realizar nuevos estudios en los que se puedan comparar los parámetros fotosintéticos y fotoquímicos de *D. olivifera* con otras especies de características similares de la Amazonía, ya que existen muy pocas investigaciones relacionadas con estos temas. Cabe señalar que estos estudios son una valiosa herramienta para comprender el comportamiento fisiológico y las respuestas bioquímicas de las plantas sobre diversas condiciones ambientales, lo cual contribuye a un mejor manejo silvícola de la especie.
- Para futuras investigaciones se recomienda analizar la relación de la respuesta fotosintética de *D. olivifera* con el nitrógeno del suelo, ya que por diferentes factores en el presente estudio no se obtuvo los datos de este componente.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alemán, P. R., Bravo-Medina, C., Vargas-Burgos, J., & Chimborazo-Sarabia, C. (2020). Agroecological typification of livestock production systems in the ecuadorian amazon region | Tipificación agroecológica de los sistemas ganaderos en la región amazónica ecuatoriana. *Livestock Research for Rural Development*, 32(6). [www.lrrd.org/lrrd32/6/cbravo32095.html](http://www.lrrd.org/lrrd32/6/cbravo32095.html).
- Armenteras, D., & Rodríguez, N. (2014). DINÁMICAS Y CAUSAS DE DEFORESTACIÓN EN BOSQUES DE LATINO AMÉRICA: UNA REVISIÓN DESDE 1990. *Colombia Forestal*, 17(2), 233. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2014.2.a07>.
- Aucatoma, B. (2017). Elaboración y caracterización de un material de referencia interno de suelos para los macro elementos P, K, Ca y Mg extraídos con Olsen modificado para análisis en suelos cañeros del orden inceptisol, entisol y vertisol de la cuenca baja del río Guayas. Escuela Superior Politécnica del Litoral. Guayaquil-Ecuador.
- Ávila-Lovera, E., & Tezara, W. (2018). Water-use efficiency is higher in green stems than in leaves of a tropical tree species. *Trees - Structure and Function*, 32(6), 1547–1558. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1732-x>.
- Ávila-Lovera, E., Urich, R., Coronel, I., & Tezara, W. (2019). Seasonal gas exchange and resource-use efficiency in evergreen versus deciduous species from a tropical dry forest. *Tree Physiology*, 39(9), 1561–1571. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz060>.
- Azcón-Bieto, J. Talón, M. (2013). Fundamentos de fisiología vegetal, segunda edición. Madrid - España, capítulo 9, pág. 167.
- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. In *Annual Review of Plant Biology* (Vol. 59, Issue 1, pp. 89–113). Annual Reviews. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>.
- Berghuijs, H. N. C., Yin, X., Ho, Q. T., Driever, S. M., Retta, M. A., Nicolai, B. M., & Struik, P. C. (2016). Mesophyll conductance and reaction-diffusion models for CO<sub>2</sub> transport in C<sub>3</sub> leaves; needs, opportunities and challenges. In *Plant Science* (Vol. 252, pp. 62–75). Elsevier Ireland Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.05.016>.

- Bertsch, F. 1998. (1998). *La fertilidad de los suelos y su manejo*. San José, CR, Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. 10, 1–118. <http://www.sidalc.net/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=ciagro.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mfn=018126>.
- Bolhar, G. Oquist, G. (1993). *La fluorescencia de clorofila como herramienta en la investigación de la fotosíntesis*. Londres.
- Bravo, C., Marín, H., Marrero-Labrador, P., Ruiz, M. E., Torres-Navarrete, B., Navarrete-Alvarado, H., Durazno-Alvarado, G., & Changoluisa-Vargas, D. (2017). Evaluación de la sustentabilidad mediante indicadores en unidades de producción de la provincia de Napo, Amazonia Ecuatoriana. *Bioagro*, 29(1), 23–36. [http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1316-33612017000100003](http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1316-33612017000100003).
- Bravo, C., Ramírez, A., Marín, H., Torres, B., Alemán, R., Torres, R., Navarrete, H., & Changoluisa, D. (2017). Factores asociados a la fertilidad del suelo en diferentes usos de la tierra de la Región Amazónica Ecuatoriana. *Revista Electronica de Veterinaria*, 18(11), 1–16. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=63653574014>.
- Cabezas, R. (2016). Efecto de fuentes de encalado en las propiedades químicas de suelos ecuatorianos de diferente material parental. Universidad Central del Ecuador, Facultad de Ciencias Agrícolas. Quito-Ecuador, pág. 21.
- Cazzaniga, S., Dall'Osto, L., Kong, S. G., Wada, M., & Bassi, R. (2013). Interaction between avoidance of photon absorption, excess energy dissipation and zeaxanthin synthesis against photooxidative stress in Arabidopsis. *Plant Journal*, 76(4), 568–579. <https://doi.org/10.1111/tpj.12314>.
- Cruz, A. B., Barra, J. E., Castillo, R. F., & Gutiérrez, C. (2004). La calidad del suelo y sus indicadores. *Evaluation*, 13, 90–97. <https://doi.org/10.1111/j.1564-9148.2008.00030.x>
- Custode, E., & Sourdat, M. (1986). Paisajes y suelos de la Amazonia ecuatoriana: Entre la conservación y la explotación. *Cultura*, 325–338. [https://www.academia.edu/download/53550916/paisajes\\_y\\_suelos\\_de\\_la\\_amazonia.pdf](https://www.academia.edu/download/53550916/paisajes_y_suelos_de_la_amazonia.pdf)
- Dall'Osto, L., Cazzaniga, S., Wada, M., & Bassi, R. (2014). On the origin of a slowly reversible

- fluorescence decay component in the Arabidopsis npq4 mutant. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1640). <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0221>.
- Dávila, M., Mora, A., Marquez, O., Lugo, L., & Peña, C. (2009). Evaluación de dos sistemas silvopastoriles mediante indicadores de calidad de suelo. El Vigía, estado Mérida. *Agricultura Andina*, 17, 19–32. <https://www.academia.edu/download/7777565/articulo2.pdf>.
- DAVOINE, L., ERHEL, C., & GUERGOAT-LARIVIÈRE, M. (2008). La calidad del trabajo según los indicadores europeos y otros más. *Revista Internacional Del Trabajo*, 127(2–3), 183–221. <https://doi.org/10.1111/j.1564-9148.2008.00030.x>
- De la Torre, L., Navarrete, H., Muriel, P., Macía, M. J., & Balslev, H. (2008). Enciclopedia de las Plantas Útiles del Ecuador. In *Herbario QCA de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador & Herbario AAU del Departamento de Ciencias Biológicas de la Universidad de Aarhus*. [https://scholarspace.manoa.hawaii.edu/bitstream/10125/47330/de la Torre et al. 2008 Encyclopedia of useful plants of Ecuador.pdf](https://scholarspace.manoa.hawaii.edu/bitstream/10125/47330/de%20la%20Torre%20et%20al.%202008%20Encyclopedia%20of%20useful%20plants%20of%20Ecuador.pdf).
- Edwards, G. E., & Baker, N. R. (1993). Can CO<sub>2</sub> assimilation in maize leaves be predicted accurately from chlorophyll fluorescence analysis? In *Photosynthesis Research* (Vol. 37, Issue 2, pp. 89–102). Kluwer Academic Publishers. <https://doi.org/10.1007/BF02187468>.
- Eichelmann, H., Oja, V., Rasulov, B., Padu, E., Bichele, I., Pettai, H., Niinemets, Ü., & Laisk, A. (2004). Development of leaf photosynthetic parameters in *Betula pendula* Roth leaves: Correlations with photosystem I density. *Plant Biology*, 6(3), 307–318. <https://doi.org/10.1055/s-2004-820874>.
- Endo, T., Uebayashi, N., Ishida, S., Ikeuchi, M., & Sato, F. (2014). Light energy allocation at PSII under field light conditions: How much energy is lost in NPQ-associated dissipation? *Plant Physiology and Biochemistry*, 81, 115–120. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.03.018>.
- Engineer, C. B., Hashimoto-Sugimoto, M., Negi, J., Israelsson-Nordström, M., Azoulay-Shemer, T., Rappel, W. J., Iba, K., & Schroeder, J. I. (2016). CO<sub>2</sub> Sensing and CO<sub>2</sub>

- Regulation of Stomatal Conductance: Advances and Open Questions. In *Trends in Plant Science* (Vol. 21, Issue 1, pp. 16–30). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.08.014>.
- Faralli, M., Matthews, J., & Lawson, T. (2019). Exploiting natural variation and genetic manipulation of stomatal conductance for crop improvement. In *Current Opinion in Plant Biology* (Vol. 49, pp. 1–7). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.01.003>.
- Ferreras, L., Toresani, S., Bonel, B., Fernández, E., Bacigaluppo, S., Faggioli, V., & Beltrán, C. (2009). Chemical and biological parameters as indicators of soil quality under different managements. *Ciencia Del Suelo*, 27(1), 103–114. [https://inta.gob.ar/sites/default/files/inta\\_calidaddesuelos\\_mj\\_2009.pdf](https://inta.gob.ar/sites/default/files/inta_calidaddesuelos_mj_2009.pdf).
- Flexas, J., Escalona, J. M., & Medrano, H. (1999). Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulation in grapevines. *Plant, Cell and Environment*, 22(1), 39–48. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00371.x>.
- Garcia, G. N., & Garcia, S. N. (2013). *Química agrícola, química del suelo y de nutrientes esenciales*. [https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=RSs6AgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP18&dq=%3Drelated%3AMtXl\\_wWGHJAJ%3Ascholar.google.com/&ots=UQBdpcUwMY&sig=KZSuXB9AwXw9bfzTnc12rbD-OoU](https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=RSs6AgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP18&dq=%3Drelated%3AMtXl_wWGHJAJ%3Ascholar.google.com/&ots=UQBdpcUwMY&sig=KZSuXB9AwXw9bfzTnc12rbD-OoU).
- Gardi, C., Angelini, M., Barceló, S., Comerma, J., Cruz Gaistardo, C., Encina Rojas, A., Jones, A., Krasilnikov, P., Mendonça Santos Brefin, M. L., Montanarella, L., Muñiz Ugarte, O., Schad, P., Vara Rodríguez, M. I., Vargas, R., & Olmedo, G. F. (2014). *Atlas de suelos de América Latina y el Caribe*. <https://doi.org/10.2788/37334>.
- Gliessman, S. R. (2006). Agroecology: The ecology of sustainable food systems, second edition. In *Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems, Second Edition*. [https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=AVi3BgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=Gliessman,+S.+R.+\(2007\).+Agroecology.+The+ecology+of+sustainable+food+system.+Second+Edition.+Taylors+%26Francis+Group.+New+York.+United+Sated.+384+pp.&ots=YnOmq05J-M&sig=YYXVd-k6X](https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=AVi3BgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=Gliessman,+S.+R.+(2007).+Agroecology.+The+ecology+of+sustainable+food+system.+Second+Edition.+Taylors+%26Francis+Group.+New+York.+United+Sated.+384+pp.&ots=YnOmq05J-M&sig=YYXVd-k6X).
- Hanelt, D. (2018). Photosynthesis assessed by chlorophyll fluorescence. In *Bioassays*:

*Advanced Methods and Applications*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811861-0.00009-7>.

Hassidim, M., Dakhiya, Y., Turjeman, A., Hussien, D., Shor, E., Anidjar, A., Goldberg, K., & Green, R. M. (2020). CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED1 (CCA1) and the Circadian Control of Stomatal Aperture 1[OPEN]. *Am Soc Plant Biol*. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01214>.

Haworth, M., Marino, G., Cosentino, S. L., Brunetti, C., De Carlo, A., Avola, G., Riggi, E., Loreto, F., & Centritto, M. (2018). Increased free abscisic acid during drought enhances stomatal sensitivity and modifies stomatal behaviour in fast growing giant reed (*Arundo donax* L.). *Environmental and Experimental Botany*, *147*, 116–124. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.11.002>.

Herrick, J. D., & Thomas, R. B. (1999). Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. *Tree Physiology*, *19*(12), 779–786. <https://doi.org/10.1093/treephys/19.12.779>.

Kenzo, T., Ichie, T., Yoneda, R., Kitahashi, Y., Watanabe, Y., Ninomiya, I., & Koike, T. (2004). Interspecific variation of photosynthesis and leaf characteristics in canopy trees of five species of Dipterocarpaceae in a tropical rain forest. *Tree Physiology*, *24*(10), 1187–1192. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.10.1187>.

Laisk, A., & Loreto, F. (1996). Determining photosynthetic parameters from leaf CO<sub>2</sub> exchange and chlorophyll fluorescence1: Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase specificity factor, dark respiration in the light, excitation distribution between photosystems, alternative electr. *Plant Physiology*, *110*(3), 903–912. <https://doi.org/10.1104/pp.110.3.903>.

Lin, Y. S., Medlyn, B. E., Duursma, R. A., Prentice, I. C., Wang, H., Baig, S., Eamus, D., De Dios, V. R., Mitchell, P., Ellsworth, D. S., De Beeck, M. O., Wallin, G., Uddling, J., Tarvainen, L., Linderson, M. L., Cernusak, L. A., Nippert, J. B., Ocheltree, T. W., Tissue, D. T., ... Wingate, L. (2015). Optimal stomatal behaviour around the world. *Nature Climate Change*, *5*(5), 459–464. <https://doi.org/10.1038/nclimate2550>.

- Loaiza, J. C., & Usuga, L. (2011). *THE SOIL AS A RESOURCE Linking soil hydrology and creep: A Northern Andes case View project Hydrogeomorphic processes and scaling issues in the continuum from soil pedons to catchments View project*. 6–18. <https://www.researchgate.net/publication/301291240>.
- Loriaux, S. D., Burns, R. a, Welles, J. M., Mcdermitt, D. K., Genty, B., St, S., Box, P. O., Cadarache, C. E. a, Écophysiologie, D., Aix, U. M. R., Ii, M., & Paul, S. (2006). Determination of Maximal Chlorophyll Fluorescence Using A Multiphase Single Flash of Sub-Saturating Intensity. *Measurement*, 13108–13108. [https://www.licor.com/env/pdf/photosynthesis/6400\\_chlorophyll\\_poster.pdf](https://www.licor.com/env/pdf/photosynthesis/6400_chlorophyll_poster.pdf).
- Malessa, U., & Palacios, W. (2010). Situación de las comunidades productoras forestales de la Amazonía ecuatoriana : obstáculos y oportunidades para comercializar madera legal. *Traffic America Del Sur*, 1–16. <http://www.infobosques.com/descargas/biblioteca/51.pdf>
- Mashilo, J., Shimelis, H., & Odindo, A. (2017). Yield-based selection indices for drought tolerance evaluation in selected bottle gourd [*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl.] landraces. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B: Soil and Plant Science*, 67(1), 43–50. <https://doi.org/10.1080/09064710.2016.1215518>.
- Matthews, J. S., Violet-Chabrand, S., & Lawson, T. (1993). Acclimation to Fluctuating Light Impacts the Rapidity of Response and Diurnal Rhythm of Stomatal Conductance 1[CC-BY]. *Am Soc Plant Biol*. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01809>.
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence-a practical guide. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 51, Issue 345). <https://doi.org/https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>.
- Mejía de Tafur, M. S., Burbano Diaz, R. A., & Garcia Davila, M. A. (2014). Respuesta fotosintética del *Eucalyptus grandis* a la disponibilidad de agua en el suelo. *Acta Agronómica*, 63(4), 311–317. <https://doi.org/10.15446/acag.v63n4.43598>.
- Melgarejo, L. M., Hernández, S., Barrera, J., Solarte, M. E., Suárez, D., Pérez, L. V., Rojas, Y. A., Cruz Aguilar, M., Moreno Álvarez, L. G., Crespo, S., & Pérez, W. (2019).
- Murchie, E. H., & Lawson, T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: A guide to good

- practice and understanding some new applications. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 64, Issue 13, pp. 3983–3998). <https://doi.org/10.1093/jxb/ert208>.
- Novoa, M. A., Miranda, D., & Melgarejo, L. M. (2018). Efecto de las deficiencias y excesos de fósforo, potasio y boro en la fisiología y el crecimiento de plantas de aguacate (*Persea americana*, cv. Hass). *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 12(2), 293–307. <https://doi.org/10.17584/rcch.2018v12i2.8092>.
- Ortega, R. M. M., Pendás, L. C. T., Ortega, M. M., Abreu, A. P., & Cánovas, A. M. (2009). El coeficiente de correlacion de los rangos de spearman caracterizacion. *Revista Habanera de Ciencias Medicas*, 8(2). [http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1729-519X2009000200017](http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1729-519X2009000200017).
- Palacios, W. A. (2011). *Familias y géneros arbóreos del Ecuador*. : MAE.
- Peña, V. C. P., & Cardona, G. I. (2010). Dinámica de los suelos amazónicos: Procesos de degradación y alternativas para su recuperación. In *Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi*. [https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=OfFPawAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=calcio+en+suelos+amazónicos&ots=L2HvUhuWJ&sig=h20D9G4xhLX8D559Sm\\_kRIF6x\\_s](https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=OfFPawAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=calcio+en+suelos+amazónicos&ots=L2HvUhuWJ&sig=h20D9G4xhLX8D559Sm_kRIF6x_s).
- Pérez, E., & Carril, U. (2009). Fotosíntesis: Aspectos Básicos. *Reduca (Biología). Serie Fisiología Vegetal*, 2(3), 1–47. <http://revistareduca.es/index.php/biologia/article/view/793>.
- Ralph, P. J., & Gademann, R. (2005). Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany*, 82(3), 222–237. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.02.006>.
- Rascher, U., Liebig, M., & Lüttge, U. (2000). Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant, Cell and Environment*, 23(12), 1397–1405. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00650.x>.
- Roca, A. (2019). Macro, micronutrientes y metales pesados presentes en el suelo. Centro de

Investigaciones Agrarias de Mabegondo. INGACAL. <https://infoagro.com.ar/guia-de-falta-de-nutrientes/>.

Rodríguez, M., Flórez, V. (2004). Elementos esenciales y beneficiosos. Nociones Básicas del Ferti-riego. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.

Ruban, A. V., & Murchie, E. H. (2012). Assessing the photoprotective effectiveness of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching: A new approach. *Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics*, 1817(7), 977–982. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2012.03.026>.

Schreiber, U. (2007). Pulse-Amplitude-Modulation (PAM) Fluorometry and Saturation Pulse Method: An Overview. In *Chlorophyll a Fluorescence* (pp. 279–319). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9\\_11](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_11).

Shezi, S., Magwaza, L. S., Mashilo, J., Tesfay, S. Z., & Mditshwa, A. (2020). Photochemistry and photoprotection of ‘Gem’ avocado (*Persea americana* Mill.) leaves within and outside the canopy and the relationship with fruit maturity. *Journal of Plant Physiology*, 246–247, 153130. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2020.153130>.

Tester, M., & Bacic, A. (2005). Abiotic stress tolerance in grasses. from model plants to crop plants. In *Plant Physiology* (Vol. 137, Issue 3, pp. 791–793). American Society of Plant Biologists. <https://doi.org/10.1104/pp.104.900138>.

Tezara, W., Urich, R., Coronel, I., Marín, O., & Herrera, A. (2010). Asimilación de carbono, eficiencia de uso de agua y actividad fotoquímica en xerófitas de ecosistemas semiáridos de Venezuela. *Ecosistemas*, 19(1), 67–78. <https://doi.org/10.7818/re.2014.19-1.00>.

Vargas G, G., & Cordero S, R. A. (2013). Photosynthetic responses to temperature of two tropical rainforest tree species from Costa Rica. *Trees - Structure and Function*, 27(5), 1261–1270. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0874-0>.

Wagner, H., Gilbert, M., Goss, R., & Wilhelm, C. (2006). Light emission originating from photosystem II radical pair recombination is sensitive to zeaxanthin related non-photochemical quenching (NPQ). *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 83(3), 172–179. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2005.12.020>.

- Walker, B. J., Busch, F. A., Driever, S. M., Kromdijk, J., & Lawson, T. (2018). Survey of tools for measuring in vivo photosynthesis. In *Methods in Molecular Biology* (Vol. 1770, pp. 3–24). Humana Press Inc. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7786-4\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7786-4_1).
- White, A. J., & Critchley, C. (1999). Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research*, *59*(1), 63–72. <https://doi.org/10.1023/A:1006188004189>.
- Willey, N. (2018). Environmental Plant Physiology. In *Environmental Plant Physiology*. <https://doi.org/10.1201/9781317206231>.
- Wong, S. C., Cowan, I. R., & Farquhar, G. D. (1979). Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, *282*(5737), 424–426. <https://doi.org/10.1038/282424a0>.
- Yepes, A., & Buckeridge, M. S. (2011). RESPUESTAS DE LAS PLANTAS ANTE LOS FACTORES AMBIENTALES DEL CAMBIO CLIMÁTICO GLOBAL - REVISIÓN. *Colombia Forestal*, *14*(2), 213. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2011.2.a06>.
- Zhang, J. L., Meng, L. Z., & Cao, K. F. (2009). Sustained diurnal photosynthetic depression in uppermost-canopy leaves of four dipterocarp species in the rainy and dry seasons: Does photorespiration play a role in photoprotection? *Tree Physiology*, *29*(2), 217–228. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpn018>.

# ANEXOS

## Anexo 1. Registro fotográfico de la fase de campo



*Fotografía 1: Muestra de suelo BP1 en Pindo Mirador*



*Fotografía 2: Muestra de suelo BP2 en Pindo Mirador*



*Fotografía 3: Muestra de suelo BS1 en San Pedro*



*Fotografía 4: Muestra de suelo BS2 en San Pedro*



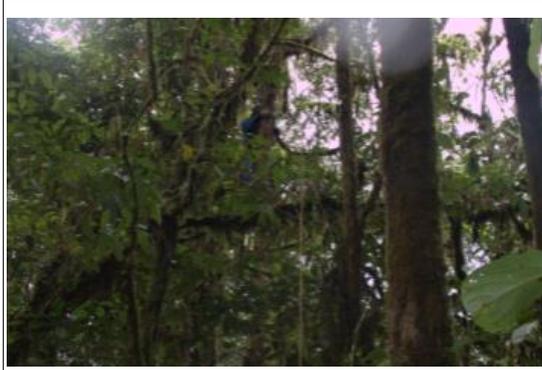
**Fotografía 5:** Secado de las muestras



**Fotografía 6:** Tamizado de las muestras de suelo



**Fotografía 7:** Recolección de hojas de BP1 en Pindo Mirador



**Fotografía 8:** Recolección de hojas de BP2 en Pindo Mirador



**Fotografía 9:** Medición fotosíntesis instantánea del copal



**Fotografía 10:** Medición de curvas de luz del copal



**Fotografía 11:** *Recolección de hojas de BS1 en San Pedro*



**Fotografía 12:** *Recolección de hojas de BS2 en San Pedro*



**Fotografía 13:** *Medición fotosíntesis instantánea de las hojas copal*



**Fotografía 14:** *Medición de curvas de luz de la hoja de copal*

**Anexo 2.** Estadísticos descriptivos de la composición química del suelo en el área de estudio de los dos sistemas de bosque primario y secundario

		Media $\pm$	Desviación estándar	Error estándar	95% del intervalo de confianza para la media		Mínimo	Máximo
					Límite inferior	Límite superior		
<b>pH</b>	B. Primario	4,473 $\pm$ 0,190		0,078	4,274	4,673	4,120	4,680
	B. Secundario	4,295 $\pm$ 0,210		0,086	4,074	4,516	3,920	4,490
<b>Acidez (Al+H)</b>	B. Primario	1,433 $\pm$ 0,556		0,227	0,849	2,017	0,870	2,320
	B. Secundario	1,273 $\pm$ 0,830		0,339	0,402	2,144	0,480	2,710
<b>Al</b>	B. Primario	0,340 $\pm$ 0,158		0,065	0,174	0,506	0,100	0,580
	B. Secundario	0,435 $\pm$ 0,251		0,102	0,172	0,698	0,190	0,870
<b>P</b>	B. Primario	8,750 $\pm$ 3,932		1,605	4,623	12,877	3,480	13,820
	B. Secundario	2,725 $\pm$ 1,510		0,616	1,141	4,309	1,030	4,980
<b>K</b>	B. Primario	0,082 $\pm$ 0,044		0,018	0,036	0,127	0,040	0,160
	B. Secundario	0,085 $\pm$ 0,079		0,032	0,002	0,168	0,010	0,210
<b>Ca</b>	B. Primario	1,097 $\pm$ 0,413		0,169	0,663	1,530	0,670	1,650
	B. Secundario	1,008 $\pm$ 0,414		0,169	0,574	1,443	0,520	1,630
<b>Mg</b>	B. Primario	0,295 $\pm$ 0,118		0,048	0,171	0,419	0,160	0,450
	B. Secundario	0,345 $\pm$ 0,100		0,041	0,240	0,450	0,230	0,490
<b>MO</b>	B. Primario	22,647 $\pm$ 5,739		2,343	16,624	28,670	16,018	29,920
	B. Secundario	20,136 $\pm$ 4,541		1,854	15,371	24,901	16,230	26,970

**Leyenda:**

**pH:** Potencial de hidrogeno; **Al<sup>3+</sup>+H<sup>+</sup>:** Acidez intercambiable; **Al<sup>3+</sup>:** Aluminio intercambiable; **P:** Fosforo; **K<sup>+</sup>:** Potasio; **Ca<sup>2+</sup>:** Calcio; **Mg<sup>2+</sup>:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica.

**Anexo 3.** ANOVA de la composición química del suelo en el área de estudio de los dos sistemas de bosque primario y secundario

		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
<b>pH</b>	Entre grupos	0,095	1	0,095	2,372	0,155
	Dentro de grupos	0,402	10	0,040		
<b>Acidez (Al+H)</b>	Entre grupos	0,077	1	0,077	0,154	0,703
	Dentro de grupos	4,992	10	0,499		
<b>Al</b>	Entre grupos	0,027	1	0,027	0,616	0,451
	Dentro de grupos	0,440	10	0,044		
<b>P</b>	Entre grupos	108,902	1	108,902	12,275	0,006
	Dentro de grupos	88,717	10	8,872		
<b>K</b>	Entre grupos	0,000	1	0,000	0,008	0,930
	Dentro de grupos	0,041	10	0,004		
<b>Ca</b>	Entre grupos	0,023	1	0,023	0,137	0,719
	Dentro de grupos	1,711	10	0,171		
<b>Mg</b>	Entre grupos	0,008	1	0,008	0,630	0,446
	Dentro de grupos	0,119	10	0,012		
<b>MO</b>	Entre grupos	18,921	1	18,921	0,707	0,420
	Dentro de grupos	267,777	10	26,778		

**Leyenda:** **pH:** Potencial de hidrogeno; **Al<sup>3+</sup>+H<sup>+</sup>:** Acidez intercambiable; **Al<sup>3+</sup>:** Aluminio intercambiable; **P:** Fosforo; **K<sup>+</sup>:** Potasio; **Ca<sup>2+</sup>:** Calcio; **Mg<sup>2+</sup>:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica.

**Anexo 4.** Estadísticos descriptivos de los parámetros fotosintéticos de *D. olivifera* en bosque primario y secundario

		Media±	Desviación estándar	Error estándar	95% del intervalo de confianza para la media		Mínimo	Máximo
					Límite inferior	Límite superior		
<b>E</b>	Bosque Primario	1,728 ± 0,273		0,091	1,518	1,938	1,350	2,160
	Bosque Secundario	1,610 ± 0,400		0,126	1,324	1,896	1,160	2,250
<b>Gs</b>	Bosque Primario	0,772 ± 0,342		0,114	0,509	1,035	0,230	1,260
	Bosque Secundario	0,846 ± 0,711		0,225	0,337	1,355	0,180	1,770
<b>A</b>	Bosque Primario	3,324 ± 1,557		0,519	2,128	4,521	1,590	5,820
	Bosque Secundario	1,723 ± 0,638		0,202	1,267	2,179	0,890	2,710
<b>Ci</b>	Bosque Primario	378,222 ± 18,157		6,052	364,265	392,179	341,000	393,000
	Bosque Secundario	382,700 ± 24,336		7,696	365,291	400,109	343,000	412,000
<b>Gm</b>	Bosque Primario	0,009 ± 0,004		0,001	0,006	0,012	0,004	0,015
	Bosque Secundario	0,005 ± 0,002		0,001	0,003	0,006	0,002	0,007
<b>qP</b>	Bosque Primario	35,710 ± 6,348		2,007	31,169	40,251	27,000	44,800
	Bosque Secundario	0,170 ± 0,095		0,032	0,097	0,243	0,056	0,383
<b>qN</b>	Bosque Primario	0,214 ± 0,081		0,025	0,157	0,272	0,091	0,338
	Bosque Secundario	0,730 ± 0,069		0,023	0,677	0,783	0,619	0,809
<b>NPQ</b>	Bosque Primario	0,820 ± 0,045		0,014	0,788	0,852	0,720	0,853
	Bosque Secundario	1,439 ± 0,364		0,121	1,159	1,718	0,960	1,960
	Bosque Secundario	2,043 ± 0,310		0,098	1,822	2,264	1,430	2,360

**Leyenda:**

**(E):** Tasa transpiración; **(Gs):** Conductancia estomatal; **(A):** Asimilación o tasa fotosintética; **(Ci):** concentración de CO<sub>2</sub> intracelular; **(Gm):** Conductancia mesofílica; **(phiPSII):** Rendimiento cuántico; **(ETR):** Velocidad de transporte de electrones; **(qP):** Coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica; **(qN):** Coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica; **(NPQ):** medida de disipación de calor.

**Anexo 5.** ANOVA de los parámetros fotosintéticos de *D. olivifera* en el bosque primario y secundario

		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
<b>E</b>	Entre grupos	0,066	1	0,066	0,549	0,469
	Dentro de grupos	2,035	17	0,120		
<b>Gs</b>	Entre grupos	0,026	1	0,026	0,080	0,781
	Dentro de grupos	5,491	17	0,323		
<b>A</b>	Entre grupos	12,148	1	12,148	8,962	0,008
	Dentro de grupos	23,043	17	1,355		
<b>Ci</b>	Entre grupos	94,976	1	94,976	0,203	0,658
	Dentro de grupos	7.967,656	17	468,686		
<b>Gm</b>	Entre grupos	0,000	1	0,000	8,854	0,008
	Dentro de grupos	0,000	17	0,000		
<b>qP</b>	Entre grupos	0,009	1	0,009	1,207	0,287
	Dentro de grupos	0,131	17	0,008		
<b>qN</b>	Entre grupos	0,038	1	0,038	11,656	0,003
	Dentro de grupos	0,056	17	0,003		
<b>NPQ</b>	Entre grupos	1,729	1	1,729	15,301	0,001
	Dentro de grupos	1,921	17	0,113		

**Leyenda: (E):** Tasa transpiración; **(Gs):** Conductancia estomatal; **(A):** Asimilación o tasa fotosintética; **(Ci):** concentración de CO<sub>2</sub> intracelular; **(Gm):** Conductancia mesofílica; **(phiPSII):** Rendimiento cuántico; **(ETR):**

Velocidad de transporte de electrones; (**qP**): Coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica; (**qN**): Coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica; (**NPQ**): medida de disipación de calor.

**Anexo 6.** Matriz de componente rotado de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *D. olivifera* y químicos del suelo en los dos sistemas de bosque primario y secundario

	Componentes			
	1	2	3	4
K	0,26139			
P	0,2609			
Ik	0,2609			
alpha	-0,28353			
Gm	-0,32456			
A	-0,32784			
pH		-0,33871		
Gs		0,38537		
ETRmax		-0,31471		
E		0,4111		
Al		0,25391		
qP			0,46319	
qN			0,37635	
NPQ			0,40764	
Mg			-0,28585	
Im			-0,03644	
Ca			-0,32881	
phiPSII				0,34392
MO				0,34521
ETR				0,30233
Ci				-0,42747
Acidez				0,30277

**Leyenda:**

**Alpha:** Aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia; (**Ik**): Punto de saturación de la luz; **ETRmax:** Máxima velocidad en el transporte de electrones; (**Im**): Intensidad de luz saturante; (**E**): Tasa transpiración; (**Gs**): Conductancia estomatal; (**A**): Asimilación o tasa fotosintética; (**Ci**): concentración de CO<sub>2</sub> intracelular; (**Gm**): Conductancia mesoflítica; (**phiPSII**): Rendimiento cuántico; (**ETR**): Velocidad de transporte de electrones; (**qP**): Coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica; (**qN**): Coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica; (**NPQ**): medida de disipación de calor; **pH:** Potencial de hidrogeno; **Al<sup>+3</sup>+H<sup>+1</sup>:** Acidez intercambiable; **Al<sup>+3</sup>:** Aluminio intercambiable; **P:** Fosforo; **K<sup>+1</sup>:** Potasio; **Ca<sup>+2</sup>:** Calcio; **Mg<sup>+2</sup>:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica