



UNIVERSIDAD ESTATAL AMAZÓNICA

CENTRO DE POSGRADOS

**MAESTRÍA EN SILVICULTURA, MENCIÓN: MANEJO Y CONSERVACIÓN DE
RECURSOS FORESTALES**

Modalidad de trabajo de titulación: Proyecto de innovación

TEMA DE INVESTIGACIÓN:

RESPUESTA FOTOSINTÉTICA Y PARÁMETROS FOTOQUÍMICOS DE *Ocotea cernua* (Nees) Mez y *Alchornea glandulosa* Poepp. EN UN BOSQUE SIEMPREVERDE PIEMONTANO DE LA ZONA ALTA DE LA MICROCUENCA DEL RÍO PUYO

ANA MAGDALENA NÚÑEZ LUCERO

AUTOR

PhD YASIEL ARTEAGA CRESPO

DIRECTOR DE PROYECTO

Puyo – Ecuador

2020

DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y CESIÓN DE DERECHOS

Yo, ANA MAGDALENA NUÑEZ LUCERO, con cédula de identidad 0503345266, declaro ante las autoridades educativas de la Universidad Estatal Amazónica, que el contenido del Proyecto de Innovación titulado “RESPUESTA FOTOSINTÉTICA Y PARÁMETROS FOTOQUÍMICOS DE *Ocotea cernua* (Nees) Mez y *Alchornea glandulosa* Poepp. EN UN BOSQUE SIEMPREVERDE PIEMONTANO DE LA ZONA ALTA DE LA MICROCUENCA DEL RÍO PUYO”, 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 Investigación y Desarrollo son de exclusiva responsabilidad del autor y, que los resultados expuestos pertenecen a la Universidad Estatal Amazónica.

ANA MAGDALENA NUÑEZ LUCERO

C.I.: 0503345266

AUTOR

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 DE *Ocotea cernua* y *Alchornea glandulosa* EN UN BOSQUE SIEMPREVERDE PIEMONTANO DE LA ZONA ALTA DE LA MICROCUENCA DEL RÍO PUYO”, bajo la responsabilidad de la egresada ANA MAGDALENA NUÑEZ LUCERO, ha sido meticulosamente revisado, autorizando su presentación a la Defensa Pública:

MIEMBROS DEL TRIBUNAL



Firmado
digitalmente por
YUDEL GARCIA
QUINTANA

Dr. C. Yudel García Quintana, PhD

PRESIDENTE DEL TRIBUNAL



LUIS RAMON
BRAVO

Dr. C. Luis Ramón Bravo Sánchez, PhD

MIEMBRO 1 DEL TRIBUNAL



DUNIA
CHAVEZ

Dra. C. Dunia Chávez Esponda, PhD

MIEMBRO 2 DEL TRIBUNAL



UNIVERSIDAD ESTATAL AMAZÓNICA
Centro de Postgrados

AVAL

Quien suscribe Dr. Yasiel Arteaga Crespo, PhD., Director del trabajo de titulación, modalidad Proyecto de innovación titulado: **“RESPUESTA FOTOSINTÉTICA Y PARÁMETROS FOTOQUÍMICOS DE *Ocotea cernua* (Nees) Mez y *Alchornea glandulosa* Poepp. EN UN BOSQUE SIEMPREVERDE PIEMONTANO DE LA ZONA ALTA DE LA MICROCUENCA DEL RÍO PUYO”** a cargo de la **Ing. ANA MAGDALENA NÚÑEZ LUCERO** 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 así conste, firmo la presente a los 16 días del mes de febrero del 2021.

Atentamente,



Firmado
digitalmente por
**YASIEL ARTEAGA
CRESPO**

Dr. 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 DE *Ocotea cernua* (Nees) Mez y *Alchornea glandulosa* Poepp. EN UN BOSQUE SIEMPREVERDE PIEMONTANO DE LA ZONA ALTA DE LA MICROCUENCA DEL RÍO PUYO”**, correspondiente a la Ing. **ANA MAGDALENANÚÑEZ LUCERO**, con cédula 1600417156, de la maestría en Silvicultura Mención Manejo y Conservación de Recursos Forestales cuyo director del proyecto es el Dr. Yasiel Arteaga Crespo, PhD., ha sido revisado mediante el sistema antiplagio, reportando una similitud de 8%, 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**

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

AGRADECIMIENTO

Mi gratitud también a la Universidad Estatal Amazónica (UEA), por haberme abierto las puertas de sus aulas, así como a todos los docentes de la Maestría en Silvicultura, quienes aportaron con sus conocimientos y experticia en mi formación profesional.

Mi agradecimiento especial al Dr. Yasiel Arteaga Crespo. PhD, por sus valiosos aportes, opiniones y sugerencias realizadas en la dirección de este trabajo investigativo.

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a Dios y mi familia.

RESUMEN EJECUTIVO

Los bosques de la Amazonía Ecuatoriana están poco estudiados respecto al comportamiento fotosintético que presentan las especies arbóreas en estos ecosistemas. Por lo tanto, el objetivo de la presente investigación fue evaluar la respuesta fotosintética de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa* en la zona alta de la microcuenca del río Puyo, como contribución al manejo silvícola de estas especies. Se seleccionaron tres individuos de cada especie y se procedieron 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 muestreados. Todos los parámetros químicos del suelo no mostraron diferencia significativa entre las dos especies. *O. cernua* presentó un mejor comportamiento fotosintético con una asimilación de $10,625 \pm 2,522 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-2}\text{s}^{-1}$, mientras que *A. glandulosa* mostró una asimilación de $1,460 \pm 0,603 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-2}\text{s}^{-1}$. En cuanto a la velocidad de transporte de electrones *O. cernua* presentó $70,13 \pm 39,46 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ siendo mayor al que mostró *A. glandulosa* con $27,45 \pm 6,95 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, evidenciándose diferencias significativas entre ambas especies respecto al comportamiento fotosintético y fotoquímico. La eficiencia operativa de PSII *O. cernua* mostró un comportamiento superior a las diferentes intensidades de PPFD con respecto a la especie *A. glandulosa*. Se concluye que *O. cernua* tiene una mejor capacidad de aprovechar los recursos ambientales y una alta tolerancia para almacenar carbono, lo cual aporta de mayor manera a la mitigación de CO_2 atmosférico y puede ser recomendada en programas de reforestación.

Palabras claves: Fotosíntesis, fluorescencia, fotoquímica, árboles.

Abstract

The forests of the Ecuadorian Amazon are little studied respect to the photosynthetic behavior that tree species present in these ecosystems. Therefore, the objective of the present investigation was to evaluate the photosynthetic response of the species *O. cernua* and *A. glandulosa* in the upper zone of the micro-basin of the Puyo River, as a contribution to the silvicultural management of these species. Three individuals of each species were selected and soil samples were taken for their respective chemical analysis. The photosynthetic and photochemical parameters were taken with an integrated IFL fluorometer in canopy leaves of the sampled trees. All soil chemical parameters did not show significant difference between the two species. *O. cernua* showed better photosynthetic behavior with an assimilation of $10.625 \pm 2.522 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-2}\text{s}^{-1}$, while *A. glandulosa* showed an assimilation of $1.460 \pm 0.603 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-2}\text{s}^{-1}$. Regarding the electron transport speed, *O. cernua* presented $70.13 \pm 39.46 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, being higher than that shown by *A. glandulosa* with $27.45 \pm 6.95 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, showing significant differences between both species regarding photosynthetic and photochemical behavior. The operating efficiency of PSII *O. cernua* showed a superior behavior at the different intensities of PPFD with respect to the species *A. glandulosa*. It is concluded that *O. cernua* has a better capacity to take advantage of environmental resources and a high tolerance to store carbon, which contributes more to the mitigation of atmospheric CO₂ and can be recommended in reforestation programs.

Keywords: Photosynthesis, fluorescence, photochemistry, trees.

Tabla de contenidos

| | |
|---|----|
| CAPITULO I..... | 1 |
| 1. INTRODUCCIÓN | 1 |
| 1.1. PROBLEMA CIENTÍFICO | 3 |
| 1.2. HIPÓTESIS DE LA INVESTIGACIÓN..... | 3 |
| 1.3. OBJETIVO GENERAL..... | 3 |
| 1.4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS | 3 |
| CAPITULO II..... | 4 |
| 2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA | 4 |
| 2.1. Aspectos generales del recurso suelo..... | 4 |
| 2.1.1. Impacto del cambio de uso de suelo en ecosistemas amazónicos..... | 4 |
| 2.1.2. Indicadores químicos del suelo..... | 5 |
| 2.2. Aspectos generales del bosque siempre verde piemontano de la amazonia ecuatoriana | 5 |
| 2.3. <i>O. cernua</i> | 6 |
| 2.4. <i>A. glandulosa</i> | 7 |
| 2.5. Importancia de la luz y macronutrientes en el desarrollo de la panta..... | 8 |
| 2.5.1. Luz..... | 8 |
| 2.5.2. Fósforo (P)..... | 8 |
| 2.5.3. Potasio (K)..... | 9 |
| 2.6. Fotosíntesis. | 9 |
| 2.6.1. Respuesta fotosintética: punto de compensación y punto de saturación de la luz 10 | |
| 2.6.2. Curvas de respuesta fotosintética a la luz..... | 11 |
| 2.6.3. Conductancia estomática G_s | 12 |
| 2.6.4. Conductancia de difusión del mesófilo G_m | 12 |
| 2.6.5. Coeficientes de fluorescencia fotoquímica qP | 12 |
| 2.6.6. Coeficiente de fluorescencia no fotoquímica qN | 13 |
| 2.6.7. Enfriamiento no fotoquímico NPQ | 13 |
| 2.7. La fluorescencia de la clorofila..... | 14 |
| 2.7.1. Aspectos generales de los parámetros fotoquímicos y fluorescencia de la clorofila 15 | |

| | | |
|---------------|---|----|
| 2.7.2. | Importancia y aplicaciones de las mediciones de fluorescencia de la clorofila | |
| | 16 | |
| CAPITULO III. | | 18 |
| 3. | MATERIALES Y MÉTODOS | 18 |
| 3.1. | Localización..... | 18 |
| 3.2. | Tipos de investigación | 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 in situ de parámetros fotosintéticos..... | 23 |
| 3.4.4. | Medición <i>in situ</i> de parámetros fotoquímicos. | 24 |
| 3.5. | Recursos humanos y materiales | 25 |
| CAPITULO IV. | | 27 |
| 4. | RESULTADOS Y DISCUSIÓN..... | 27 |
| 4.1. | Caracterización de la composición química del suelo en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo | 27 |
| 4.1.1. | Acides intercambiable ($Al^{+3}+H^{+1}$)..... | 27 |
| 4.1.2. | Porcentaje de materia orgánica (MO)..... | 28 |
| 4.1.3. | Potencial de hidrogeno (pH)..... | 29 |
| 4.1.4. | Aluminio intercambiable (Al^{+3})..... | 30 |
| 4.1.5. | Fosforo (P)..... | 31 |
| 4.1.6. | Potasio intercambiable (K^{+1}) | 33 |
| 4.1.7. | Calcio intercambiable (Ca^{+2})..... | 34 |
| 4.1.8. | Magnesio intercambiable (Mg^{+2})..... | 35 |
| 4.2. | Comportamiento fotoquímico de las especies <i>Ocotea cernua</i> y <i>Alchornea glandulosa</i> en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo..... | 36 |

| | | |
|--------|--|----|
| 4.2.1. | Curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a PPFD frente a la tasa transporte de electrones (ETR) de las especies <i>O. Cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo | 38 |
| 4.2.2. | Curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a PPFD frente al rendimiento cuántico relativo (Φ PSII) de las especies <i>Ocotea cernua</i> y <i>Alchornea glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo | 39 |
| 4.3. | Comportamiento fotosintético de las especies <i>Ocotea cernua</i> y <i>Alchornea glandulosa</i> en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo..... | 41 |
| 4.3.1. | Asimilación o tasa fotosintética (A) | 41 |
| 4.3.2. | Tasa de transpiración (E)..... | 42 |
| 4.3.3. | Conductancia estomatal (Gs)..... | 43 |
| 4.3.4. | Conductancia mesofílica (Gm)..... | 44 |
| 4.3.5. | Concentración de CO ₂ intracelular (Ci)..... | 45 |
| 4.3.6. | Coefficiente de extinción de la fluorescencia fotoquímica (qP) | 46 |
| 4.3.7. | Coefficiente de extinción de la fluorescencia no fotoquímica..... | 46 |
| 4.3.8. | Medida de disipación de calor NPQ..... | 47 |
| 4.4. | Determinación de la relación entre los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie <i>O. cernua</i> y químicos del suelo en la zona alta de la microcuenca del río Puyo | 48 |
| 4.4.1. | Correlación del potencial de hidrogeno (pH) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>O. cernua</i> | 49 |
| 4.4.2. | Correlación de la acidez intercambiable ($Al^{+3}+H^{+1}$) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>O. cernua</i> | 49 |
| 4.4.3. | Correlación del aluminio intercambiable (Al^{+3}) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>O. cernua</i> | 49 |
| 4.4.4. | Correlación de la disponibilidad de fosforo en el suelo (P) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>O. cernua</i> | 50 |
| 4.4.5. | Correlación de potasio intercambiable (K^{+1}) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>O. cernua</i> | 50 |
| 4.4.6. | Correlación de magnesio intercambiable (Mg^{+2}) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>O. cernua</i> | 51 |
| 4.4.7. | Correlación del porcentaje de materia orgánica (MO) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>O. cernua</i> | 51 |
| 4.5. | Determinación de la relación entre los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie <i>A. glandulosa</i> y químicos del suelo en la zona alta de la microcuenca del río Puyo | 53 |

| | | |
|--------|--|----|
| 4.5.1. | Correlación del potencial de hidrogeno (pH) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>A. glandulosa</i> . | 53 |
| 4.5.2. | Correlación de la acidez intercambiable ($Al^{+3}+H^{+1}$) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>A. glandulosa</i> . | 53 |
| 4.5.3. | Correlación del aluminio intercambiable (Al^{+3}) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>A. glandulosa</i> . | 54 |
| 4.5.4. | Correlación de la disponibilidad de fosforo (P) en el suelo frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>A. glandulosa</i> . | 54 |
| 4.5.5. | Correlación del potasio intercambiable (K^{+1}) en el suelo frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>A. glandulosa</i> . | 54 |
| 4.5.6. | Correlación del calcio intercambiable (Ca^{+2}) en el suelo frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>A. glandulosa</i> . | 55 |
| 4.5.7. | Correlación del magnesio intercambiable (Mg^{+2}) en el suelo frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>A. glandulosa</i> . | 55 |
| 4.5.8. | Correlación del porcentaje de materia orgánica (MO) en el suelo frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie <i>A. glandulosa</i> . | 56 |
| 5. | CONCLUSIONES | 60 |
| 6. | RECOMENDACIONES | 60 |
| 7. | BIBLIOGRAFÍA | 61 |
| 8. | ANEXOS | 72 |

Índice de figuras

| | |
|---|----|
| Figura 1. Hojas de la especie <i>O. cernua</i> en el área de estudio..... | 6 |
| Figura 2. Hojas de <i>A. glandulosa</i> en el área de estudio..... | 7 |
| Figura 3. Esquema general del proceso de fotosíntesis de las plantas. | 10 |
| Figura 4. Gráfico de absorción de pigmentos vegetales y fluorescencia de clorofila. | 14 |
| Figura 5. Ubicación geográfica del área de estudio. | 18 |
| Figura 6. Valores promedio de la acidez intercambiable del sitio donde se encuentran los individuos de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> | 28 |
| Figura 7. Valores promedio del porcentaje de materia orgánica del sitio donde se encuentran los individuos de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> | 29 |
| Figura 8. Valores promedio de pH del sitio donde se encuentran los individuos de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> | 30 |
| Figura 9. Valores promedio de aluminio intercambiable del suelo en el sitio donde se encuentran los individuos de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> | 31 |
| Figura 10. Valores promedio de fósforo disponible en el suelo del sitio donde se encuentran los individuos de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> | 32 |
| Figura 11. Valores promedio de potasio intercambiable en el suelo del sitio donde se encuentran los individuos de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> | 33 |
| Figura 12. Valores promedio de calcio intercambiable en el suelo del sitio donde se encuentran los individuos de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> | 35 |
| Figura 13. Valores promedio de magnesio intercambiable en el suelo del sitio donde se encuentran los individuos de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> | 36 |
| Figura 14. Curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a PPF frente a la tasa de transporte de electrones (ETR) de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo. | 39 |
| Figura 15. Curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a PPF frente al rendimiento cuántico relativo (Φ_{PSII}) de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo. | 40 |
| Figura 16. Valores promedio de la asimilación fotosintética de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo. | 41 |
| Figura 17. Valores promedio de la tasa de transpiración de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo. | 42 |
| Figura 18. Valores promedio de la conductancia estomatal de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo. | 43 |

| | |
|--|----|
| Figura 19. Valores promedio de la conductancia mesofílica de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo. | 44 |
| Figura 20. Valores promedio de la concentración de CO ₂ intracelular de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo..... | 45 |
| Figura 21. Valores promedio qP de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo. | 46 |
| Figura 22. Valores promedio qN de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo. | 47 |
| Figura 23. Valores promedio NPQ de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo..... | 48 |
| Figura 24. Correlación de Spearman entre los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie <i>O. cernua</i> y químicos del suelo en la zona alta de la microcuenca del río Puyo. 52 | |
| Figura 25. Correlación de Spearman entre los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie <i>A. glandulosa</i> y químicos del suelo en la zona alta de la microcuenca del río Puyo..... | 57 |
| Figura 26. Diagrama de arreglo espacial basado en el análisis de componentes principales que muestra la distribución y relación de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de las especies <i>O. cernua</i> , <i>A. glandulosa</i> y los parámetros químicos del suelo. | 59 |

Índice de tablas

| | |
|---|----|
| Tabla 1. Información dasométricos de los individuos seleccionados de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> en el área de estudio | 21 |
| Tabla 2. Rango de interpretación de pH | 22 |
| Tabla 3. Rango de interpretación para parámetros químicos | 23 |
| Tabla 4. Detalles del recurso humano considerado en la investigación | 25 |
| Tabla 5. Detalle de los materiales utilizados en la investigación | 26 |
| Tabla 6. Estadísticos descriptivos de los parámetros fotoquímicos de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo..... | 37 |
| Tabla 7. ANOVA de los parámetros fotoquímico de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo | 38 |
| Tabla 8. Autovalores y porcentaje de varianza total explicada de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de las especies <i>O. cernua</i> , <i>A. glandulosa</i> y químicos del suelo en la zona alta de la microcuenca del río Puyo..... | 58 |

Índice de anexos

| | |
|---|----|
| Anexo 1. Estadísticos descriptivos de la composición química del suelo de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo..... | 72 |
| Anexo 2. ANOVA de la composición química del suelo de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo | 73 |
| Anexo 3. Estadísticos descriptivos de los parámetros fotosintéticos de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo..... | 74 |
| Anexo 4. ANOVA de los parámetros fotosintéticos de las especies <i>O. cernua</i> y <i>A. glandulosa</i> , en la zona alta de la microcuenca del río Puyo | 75 |
| Anexo 5. Matriz de componente principales de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de las especies <i>O. cernua</i> , <i>A. glandulosa</i> y parámetros químicos del suelo en la zona alta de la microcuenca del río Puyo | 76 |

CAPITULO I.

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques de la Amazonia ecuatoriana constituye una de las zonas con mayor biodiversidad y riqueza de recursos naturales, además es de vital importancia por las funciones ecosistémicas que desempeña, donde se cumple gran parte del ciclo del carbono siendo crucial para la mitigación del cambio climático (Bravo, Marín, et al., 2017). La región amazónica varía en un rango altitudinal entre los 180-190 en la parte baja de la amazonia y llega hasta los 2900 msnm. en las cordilleras amazónicas; en dicha región la variación florística, la composición y abundancia es muy cambiante en distancias muy cortas, por lo cual es catalogado como la más diversa en flora y fauna, con una diversidad de 5000 especies de plantas vasculares (Báez et al., 2010)

La acumulación de biomasa vegetal depende de varios factores que incluyen, entre otros, el número de hojas o el área foliar, la capacidad fotosintética de las hojas individuales (Marenco et al., 2003). La capacidad fotosintética de las plantas es la base de la producción de materia orgánica en el planeta y constituye una limitación para la capacidad de producción de alimentos en un mundo caracterizado por un alarmante aumento poblacional, el metabolismo fotosintético y su estructura en plantas superiores como las denominadas C4, este grupo se caracteriza por una alta eficiencia fotosintética (Sivaram et al., 2020).

La eficiencia con que las plantas usan y retienen los nutrientes puede determinar su capacidad competitiva relativa y la dominancia en un entorno determinado (Edwards et al., 2010). Varios investigadores han propuesto diferentes medidas de la eficiencia del uso de nutrientes para caracterizar, los patrones de distribución de especies a lo largo de gradientes ambientales (Lasa et al., 2003). La correlación entre el contenido de las bases intercambiables como potasio (K), calcio (Ca), magnesio (Mg) y la eficiencia fotosintética varía dependiendo del hábitat de la planta y de factores ambientales como la temperatura y la radiación (Sivaram et al., 2020).

Las masas boscosas se desarrollan por la captura de CO₂ de la atmósfera a través de la asimilación de CO₂ en el proceso fotosintético, lo cual se convierte en su principal alimento y es el componente esencial en la mayoría de tejidos vegetales. La fotosíntesis consta de la captura de carbono para producir azúcares y liberación de oxígeno. Los factores ambientales que influyen en la fotosíntesis

son: temperatura, humedad y luz, este último es el principal en la transformación en energía aprovechable, lo cual es útil en las reacciones fotoquímicas (Tucumán et al., 2017) .

Los parámetros fotoquímicos son de vital importancia para comprender los mecanismos de fotoprotección asociados con la eliminación del exceso de energía de excitación del aparato fotosintético (Shezi et al., 2020). El funcionamiento del fotosistema II, 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). 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 et al., 2019; Ávila & Tezara, 2018; Herrick & Thomas, 1999; Mashilo et al., 2017; Tezara et al., 2010; Vargas & Cordero, 2013; J. L. Zhang et al., 2009).

A. glandulosa y *O. cernua* son especies de gran importancia económica debido a las propiedades que presenta la madera tenido una alta demanda comercialmente, además de las propiedades medicinales de cada especie. En hojas de *A. glandulosa* se han realizado estudios de sus compuestos químicos y han tenido efectos importantes al combatir teratomas de glándulas mamarias y pulmones (Díaz & Núñez, 2016). Mientras que a *O. cernua* se le atribuyen propiedades medicinales combatiendo el dolor estomacal mediante la infusión de su corteza, además los frutos son un importante alimento para las aves (Pérez et al., 2014).

Estas características beneficiosas para la medicina y la economía que se genera a través de las *A. glandulosa* y *O. cernua*, han ocasionado que la tala selectiva valla disminuyendo considerablemente sus poblaciones en un bosque natural. En este contexto, conocer el comportamiento fotosintético de las dos especies proporcionará el sustento adecuado para poder realizar un plan de reforestación eficiente que garantice un alto porcentaje de supervivencia de las plántulas a las condiciones edafoclimáticas de la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

1.1. PROBLEMA CIENTÍFICO

¿Cuál es el comportamiento fotosintético y fotoquímico de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa* en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo?

1.2. HIPÓTESIS DE LA INVESTIGACIÓN

Las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, de un bosque siempreverde piemontano de la microcuenca del río Puyo presentan diferentes respuestas fotosintéticas y fotoquímicas.

1.3. OBJETIVO GENERAL

Evaluar la respuesta fotosintética de las especies *A. glandulosa* y *O. cernua* en la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

1.4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Caracterizar la composición química del suelo donde se encuentran las especies *O. cernua* y *A. glandulosa* en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo
- Analizar el comportamiento de *O. cernua* y *A. glandulosa* en función de parámetros fotoquímicos y fotosintéticos.
- Determinar la relación entre los parámetros químicos del suelo, fotoquímicos, fotosintéticos de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa* en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

CAPITULO II.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. 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 el 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).

2.1.1. 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).

2.1.2. 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 nutrientes para las plantas y microorganismos (Cruz et al., 2004). Algunos indicadores son la disponibilidad de nutrientes, 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. Aspectos generales del bosque siempre verde piemontano de la amazonia ecuatoriana

El bosque siempre verde piemontano tiene una altitud que va desde los 350 a los 1500 msnm. Su característica principal se define por ser un bosque denso con árboles de 15 a 35 metros, presenta una estructura compleja con varios estratos en la que no se evidencia abundancia de lianas, en estos bosque también se ha evidenciado especies andinas termófilas (Báez et al., 2010). Varios autores han señalado que los bosques de la Amazonía alta se podrían considerar los más ricos en especies arbóreas del mundo (Gentry, 1988; Myers et al., 2000). Se ha reportado que en la Amazonia de Ecuador a 260 msnm., se han encontrado 473 especies de árboles pertenecientes a 54 familias que incluye 187 géneros en una hectárea (Valencia et al., 1994). Otro estudio reciente han reportado un alto grado de riqueza de especies arbóreas con 30 familias perteneciente a 65 especies con 322 individuos en transectos de 0.1 hectáreas, siendo las especies *Wettinia maynensis*, *Alchornea glandulosa*, *Miconia splendens*, *Piptocoma decolor* e *Inga velutinatenia* de valor ecológico más alto (García et al., 2020). La variabilidad ecológica está relacionada por el número de microclimas existentes en estos bosques, sin embargo, esto se puede ver afectado debido a factores antrópicos, ya que la compleja topografía de estos ecosistemas, podrían ayudar al desequilibrio ecológico provocado por factores humanos (Jiménez et al., 2017).

2.3. *O. cernua*

O. cernua conocido también como corazón rojo, pertenece a la clase Equisetopsida y subclase Magnoliidae, del orden de los Laurales, familia de las Lauraceae y género *Ocotea* (Palacios, 2011). Este es un árbol de subdosel o dosel (10-20 m) con hojas simples (4-15 x 2-6 cm), alternas y glabras, con las bases cuneadas y margen entero. Inflorescencia en panícula, axilar y subterminal, con pedúnculo glabro o pubérulo; flor con 6 tépalos con pelos diminutos y 9 estambres (Á. Pérez et al., 2014).

2.3.1. Ecología y usos

Ampliamente distribuida bajo los 1500 m.s.n.m., en tierra firme. Las flores atraen a insectos y los frutos son alimento de aves y mamíferos, el tronco se emplea en la construcción de viviendas y fabricación de canoas, la corteza hervida sirve para aliviar el dolor estomacal (Á. Pérez et al., 2014). Las hojas y corteza se usan para el dolor de cabeza (Grandtner & Chevrette, 2014).



Figura 1. Hojas de la especie *O. cernua* en el área de estudio.

2.4. *A. glandulosa*

A. glandulosa, conocido comúnmente porotillo es una Equisetopsida perteneciente a la subclase Magnoliidae del orden Malpighiales, familia Euphorbiaceae y genero *Alchornea* (Palacios, 2011).

Es un Árbol de 5 a 15 m de alto. Ramitas terminales cubiertas de pelos estrellados. Hojas simples y alternas, de 4-15 x 3-7 cm, ovadas o elípticas, con ápice acuminado, bordes aserrados y base redondeada o subcordada. Las hojas presentan varias glándulas en la base y se encuentran cubiertas de pelos estrellados por el envés. Estípulas pequeñas y deciduas. Pecíolo de 2-5 cm de largo y pulvinado en ambos extremos. La especie es dioica. Inflorescencias en espigas axilares. Frutos en cápsulas bilobuladas, de 0.5-0.7 cm de diámetro, verdes, tornándose morados al madurar. Los restos de los dos estigmas de la flor permanecen en la punta del fruto. Semillas con arilo rojo (Grandtner & Chevrette, 2014; Á. Pérez et al., 2014). La especie crece a bajas y medianas elevaciones, en bosques húmedos, muy húmedos o nubosos (Palacios, 2011).



Figura 2. Hojas de *A. glandulosa* en el área de estudio.

2.5. Importancia de la luz y macronutrientes en el desarrollo de la planta.

2.5.1. Luz

A medida que aumenta la intensidad luminosa aumenta el valor de la tasa fotosintética en forma logarítmica, el punto de compensación de la luz, también varía y lo hace en función de diversos factores: contenido de clorofila, grosor de la hoja, apertura estomática, tasa de respiración o fotorrespiración y el tipo de reacción de carboxilación (Ávila et al., 2019). En luz muy intensa la fotosíntesis puede ser inhibida, bien por cierre de estomas, respiración acelerada o fotooxidación del aparato fotosintético (Maxwell & Johnson, 2000). La luz muy intensa puede producir un aumento de la transpiración y, por tanto, una pérdida de la turgencia y cierre de las estomas, además se calientan las hojas produciendo un aumento de la respiración y, si la temperatura aumenta en exceso, puede producir una inactivación de enzimas (E. Pérez & Carril, 2009). Estudios demostraron que un mayor crecimiento del dosel vegetal proporciona una mayor intercepción de luz, lo cual incrementa la fotosíntesis y producción de biomasa como resultado de un mayor aprovechamiento de los recursos hídricos y nutrimentales (Aguilar et al., 2005).

2.5.2. Fósforo (P)

Suple de 0,1 a 0,4 por ciento del extracto seco de la planta, juega un papel importante en la transferencia de energía. Por eso es esencial para la fotosíntesis y para otros procesos químico-fisiológicos. Es indispensable para la diferenciación de las células y para el desarrollo de los tejidos, que forman los puntos de crecimiento de la planta. El fósforo es deficiente en la mayoría de los suelos naturales o agrícolas o donde la fijación limita su disponibilidad (Bravo, Ramírez, et al., 2017; Garcia & Garcia, 2013) El fósforo es determinante para el crecimiento de las plantas en los ecosistemas naturales (Iwuala et al., 2020). Las deficiencias de fósforo son responsables de la reducción del crecimiento aéreo de la planta, específicamente, el número y el tamaño de las hojas individuales (T. Zhang et al., 2020).

2.5.3. Potasio (K)

Suple del uno al cuatro por ciento del extracto seco de la planta, tiene muchas funciones. Activa más de 60 enzimas (substancias químicas que regulan la vida). Por ello juega un papel vital en la síntesis de carbohidratos y de proteínas. El K mejora el régimen hídrico de la planta y aumenta su tolerancia a la sequía, heladas y salinidad. Las plantas bien provistas con K sufren menos de enfermedades (Bravo, Ramírez, et al., 2017; Garcia & Garcia, 2013).

2.6. Fotosíntesis.

La fotosíntesis es un proceso biológico para transformar la energía lumínica en energía química en estructuras llamadas cloroplastos debido a que estos organelos vegetales poseen moléculas de clorofila (pigmentos clorofílicos) que son sensibles a la energía lumínica la cual es usada para el proceso de fotosíntesis (Vargas & Cordero, 2013). Los niveles de pigmentos fotosintéticos influyen de forma proporcional en la capacidad fotosintética de la hoja limitando o favoreciendo el proceso fotoquímico de las plantas (E. Pérez & Carril, 2009).

En la mayoría de las plantas el proceso de fotosíntesis se presenta en dos fases: una fase en la cual se produce la captación de la energía lumínica mediante las moléculas clorofílicas y ocurre una reacción de oxidación del agua para generar hidrógeno y oxígeno el cual es liberado al ambiente, a esta fase se la conoce como fase lumínica y una fase oscura en la cual ocurre la captación del CO₂ para unirse con el hidrógeno y otros compuestos obtenidos en la fase previa, para generar glucosa un compuesto orgánico que será sintetizado por la planta y lo utilizará como alimento (Vargas & Cordero, 2013).

Otros investigadores lo definen como un proceso de anabolismo autótrofo (Mejía de Tafur et al., 2014). Constituye no sólo la forma de nutrición del reino vegetal sino por la base de la alimentación de todas las cadenas tróficas (Tezara et al., 2010). Para que se lleve a cabo la fotosíntesis se necesitan los siguientes elementos: sol (energía solar), gas carbónico (CO₂) que entrara por las estomas de las hojas, clorofila, agua y sales minerales absorbidas por las raíces (Aguilar et al., 2005).

Melgarejo et al., (2019) Mencionan que, a través de la evaporación de grandes cantidades de agua durante el día, los nutrientes tomados del suelo son llevados a las hojas de las plantas. La acción

importante tiene lugar en las hojas verdes. La importancia fundamental de la fotosíntesis se debe al hecho de que el dióxido de carbono y el agua, que son energéticamente sin valor, se convierten en carbohidratos (azúcar), que son los materiales básicos para la síntesis de todas las otras sustancias orgánicas producidas por las plantas (Ávila & Tezara, 2018).

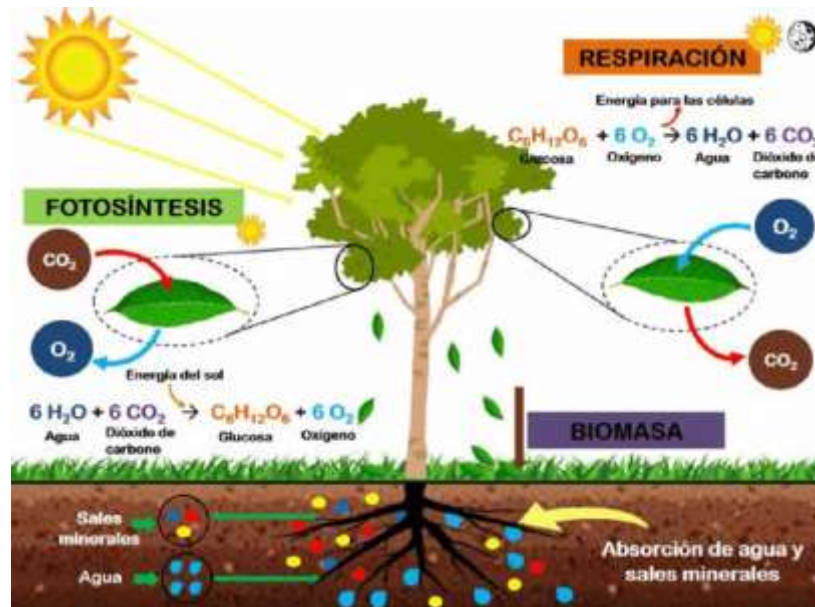


Figura 3. Esquema general del proceso de fotosíntesis de las plantas.

2.6.1. 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 CO₂ y la respiración, medida como liberación de CO₂, 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 CO₂ 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 CO₂, 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).

2.6.2. 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 CO₂ 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 CO₂. Las curvas de saturación de luz permiten, a partir del sometimiento de la hoja a niveles crecientes de PAR y condiciones estables de CO₂ 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 CO₂ es la misma). Antes de este punto la salida de CO₂ 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 CO₂ está limitada por las reacciones de luz. La pendiente de la recta será mayor cuanto más moles de CO₂ 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 CO₂ 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 CO₂. 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).

2.6.3. Conductancia estomática Gs

Los estomas gobiernan la difusión gaseosa entre la hoja y la atmósfera exterior, regulando la asimilación de CO₂, 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 CO₂ 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 (gs) se correlaciona fuertemente con la tasa de fotosíntesis (A), una alta gs 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).

2.6.4. Conductancia de difusión del mesófilo Gm

Es una medida de la capacidad de CO₂ dentro de la difusión las hojas desde las cavidades subestomáticas hasta los sitios de carboxilación en cloroplastos. En términos físicos, equivale al CO₂ 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 (gm). Matemáticamente equivale a $g_m = A / (C_i - C_c)$ (Berghuijs et al., 2016).

2.6.5. 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 F_o' 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 $qP = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_o)$ (Ralph & Gademann, 2005).

2.6.6. Coeficiente de fluorescencia no fotoquímica q_N

Es similar a NPQ, pero requiere F_o' en el cálculo. q_N 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' (F_v) y no a la fluorescencia mínima (F_o). En los casos en los que q_N es mayor que 0.4, esto puede no ser una buena suposición. Cuando q_N es superior a 0.4, F_o' debería reemplazar F_o en las ecuaciones qP , q_N 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 F_o' y se utiliza para corregir el enfriamiento coeficientes. Los números van de cero a uno y su ecuación es $q_N = 1 - ((F_m' - F_o) / (F_m - F_o))$ (Ralph & Gademann, 2005).

2.6.7. Enfriamiento no fotoquímico NPQ

Es un temple no fotoquímico y una medida de disipación de calor, proporciona una estimación del enfriamiento sin conocimiento de F_o' , la ventaja de NPQ sobre q_N 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 ΔpH 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).

2.7. 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 H₂O 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 H₂O 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 varios 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).

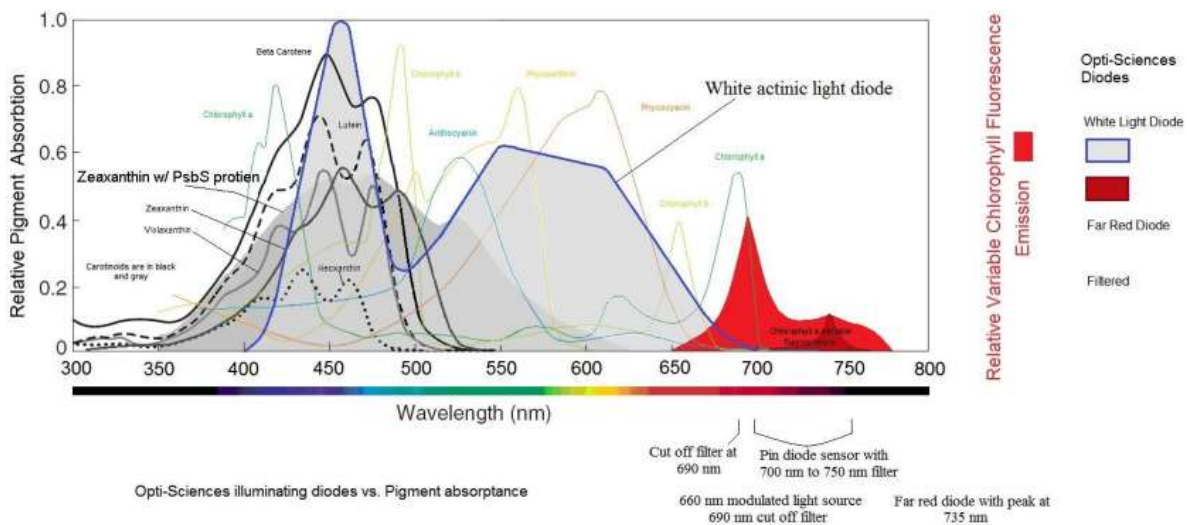


Figura 4. Gráfico de absorción de pigmentos vegetales y fluorescencia de clorofila.

2.7.1. 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 $\Phi_{PSII} [= (F_M' - F_S') / F_M']$ 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 F_0 y F_M (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 F_0 y F_M , entonces el rendimiento cuántico efectivo (Φ_{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 F_0 y F_M 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)

2.7.2. Importancia y aplicaciones de las mediciones de fluorescencia de la clorofila

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 et al., 2019; Ávila & Tezara, 2018; Herrick & Thomas, 1999; Vargas & Cordero, 2013; J. L. 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) $29.46 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; gs $(0.078 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $\Phi_{PS II}$ 0.32; y qP 0.52 en comparación con las hojas en posición interior del dosel con A

19.27 mol CO₂ m⁻²s⁻¹; gs 0.078 mol CO₂ m⁻²s⁻¹; ΦPS 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 μmol m⁻²s⁻¹) y A menores en los arbustos caducifolios (6 μmol m⁻²s⁻¹). La gs varió entre 0.14 y 0.3 mol m⁻²s⁻¹ en lluvia y entre 0.05 y 0.16 mol m⁻²s⁻¹ 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 μmol m⁻²s⁻¹, *Shorea acuta* con una A de 10.66 μmol m⁻²s⁻¹, *Dryobalanops aromatica* con A de 10.22 μmol m⁻²s⁻¹, *Dipterocarpus globosus* con 9.52 μmol m⁻²s⁻¹ de A y *Shorea maeropfera* con 6.91 μmol m⁻²s⁻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).

CAPITULO III.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Localización

El presente proyecto se desarrolló en un bosque siempreverde piemontano de la microcuenca del río Puyo, esta zona se caracteriza por poseer un bosque primario con abundante vegetación, la temperatura del lugar varía desde los 19°C llegando hasta una temperatura máxima de 26°C con una humedad relativa del 82%, existen precipitaciones fuertes llegando a cantidades superiores a los 4.000 mm anuales (Plan de Desarrollo y Ordenamiento Territorial, 2015). El área de estudio se encuentra a una cota altitudinal aproximada de 1200 msnm, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo, perteneciente a la parroquia Shell, cantón Mera, provincia de Pastaza (Figura 5).

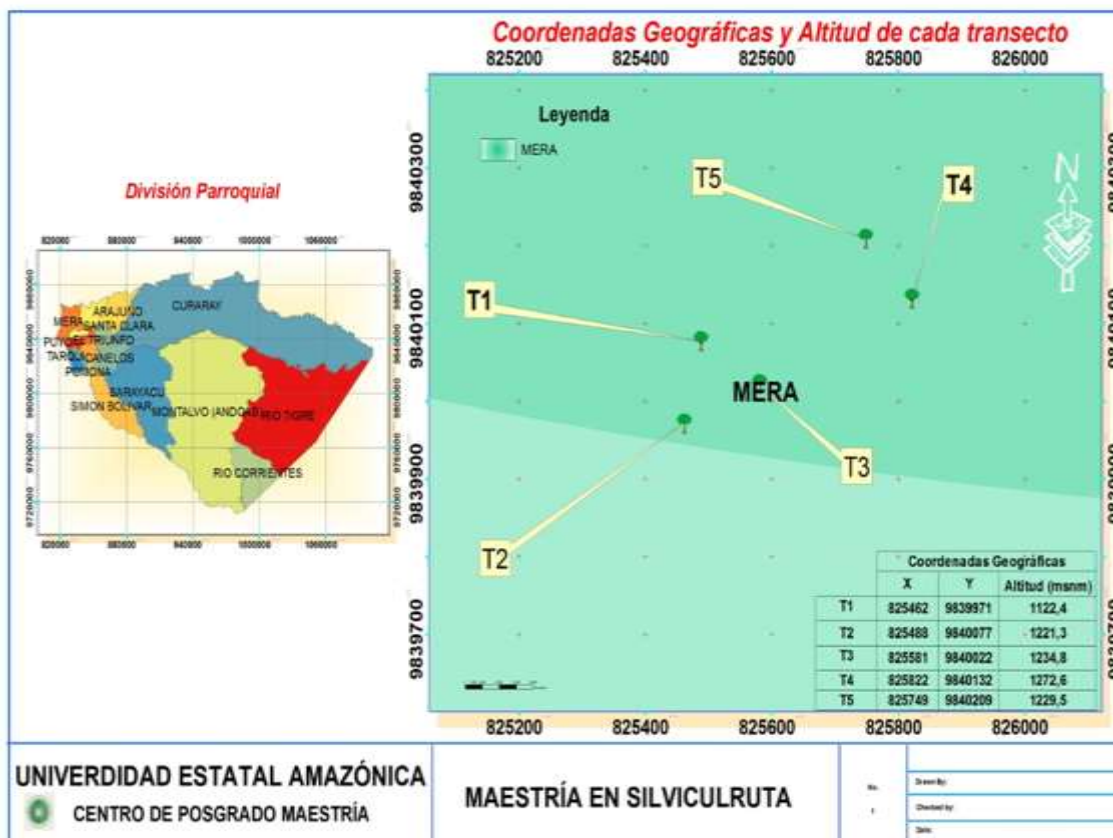


Figura 5. Ubicación geográfica del área de estudio.

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 las especies *O. cernua* y *A. glandulosa* en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

3.2.2. Investigación Correlacional

La investigación pretendió demostrar cómo influyen las propiedades químicas del suelo frente a la respuesta fotosintética y fotoquímica de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa* en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

3.2.3. Investigación Descriptiva

La investigación describió el comportamiento de los parámetros fotoquímico y fotosintético de las especies *O. cernua*, *A. glandulosa* y las propiedades químicas del suelo en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo, donde se estableció similitudes y diferencias del comportamiento de las especies, 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 las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, 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 μMol . 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 un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

Sistemáticamente se trabajará 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 las especies *O. cernua*, *A. glandulosa* y químicos del suelo en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo. 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 las especies *O. cernua*, *A. glandulosa* y químicos del suelo en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

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 *O. cernua*, *A. glandulosa* y químicos del suelo y así determinar la eficiencia fotosintética de las especies.

3.3.3. Análisis de componentes principales

Este análisis se utilizó para declarar a través de los autovalores, en cuantos componentes son capaces de explicar la variabilidad de la caracterización de los parámetros fotoquímicos,

fotosintéticos de las especies *O. cernua*, *A. glandulosa* y químicos del suelo en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

3.4. Tratamiento de los datos

3.4.1. Selección de los árboles muestreados

En el área de muestreo se escogieron tres individuos de las especies *O. cernua*, *A. glandulosa* con similares características morfológicas tales como DAP y altura para proceder a calcular el volumen y área basal (Novoa et al., 2018). 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 la (Tabla 1) se detalla las coordenadas UTM de los individuos muestreados.

Tabla 1. Información dasométricos de los individuos seleccionados de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa* en el área de estudio

| Especie | Coordenadas | | Altura (m) | DAP (m) | Área basal (m ²) | Volumen (m ³) |
|------------------------|------------------------|---------|---------------|------------|---------------------------------|------------------------------|
| | UTM WGS 84 zona 17S | | | | | |
| | X | Y | | | | |
| <i>O. cernua</i> 1 | 825432 | 9839921 | 18 | 0.30 | 0.07 | 0.882 |
| <i>O. cernua</i> 2 | 825441 | 9839945 | 28 | 0.26 | 0.053 | 1.038 |
| <i>O. cernua</i> 3 | 825476 | 9839834 | 35 | 0.24 | 0.045 | 1.10 |
| <i>A. glandulosa</i> 1 | 825412 | 9839911 | 15 | 0.18 | 0.025 | 0.265 |
| <i>A. glandulosa</i> 2 | 825489 | 9839956 | 25 | 0.28 | 0.061 | 1.067 |
| <i>A. glandulosa</i> 3 | 825471 | 9839891 | 9 | 0.35 | 0.096 | 0.604 |

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 con una distancia aproximada de un metro desde su base, en los cuatro puntos cardinales. Cada muestra fue tomada a tres (3) profundidades de 0-10 cm, 10-30 cm y 30 a 60 cm, dichas muestras fueron mezclados para obtener

una sola muestra compuesta por cada árbol y determinar las propiedades químicas (P, K, Ca, Mg, Al, Acidez y pH) del suelo en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo (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: Las bases cambiables (Ca, Mg, K), contenido de fósforo (P) y el Aluminio intercambiable (Al) fueron medidos por la metodología de Olsen modificado (Bertsch, 1998), la acidez intercambiable ($Al^{3+} + H^+$) extraída con HCl y 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

| Interpretación | Siglas | Rango |
|-----------------------|---------------|--------------|
| 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

| Parámetro | Rango de interpretación | | | |
|------------------------------|-------------------------|-------|-----------|-------------|
| | Unidad | Bajo | Medio | Alto Tóxico |
| 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: (Bertsch, 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 el estrés en las hojas analizadas. Se realizaron 5 réplicas en horas de la mañana entre las 8h00 a 11h00 por cada individuo (Ávila & Tezara, 2018). Se programó la cámara del quipo con un pulso de luz de (QLeaf) de 1400 μmol . La temperatura (Tch), humedad relativa (H_2O Ref) y concentración de CO_2 (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: 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 = $(FM' - FS) / FM'$.
- 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, las cuales se encontraban en buenas condiciones, sanas, completamente expandidas y situadas en el tercio medio del árbol (Moreira, 2016; Novoa, 2018). Las mediciones se tomaron en horas de la mañana entre las 8h00 a 11h00 por cada individuo (Ávila & 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 0 hasta 800 μmol (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. 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). La humedad relativa y la temperatura estuvieron en condición ambiente. Se realizaron 10 réplicas, cada réplica tuvo una duración de dos minutos registrando:

- F': fluorescencia en condiciones de estado estable (antes del pulso de saturación).
- Fm: Maximal fluorescence.
- ΦPSII o $\Delta F / FM'$: Rendimiento cuántico de PSII: Fórmula = $(FM' - FS) / FM'$.
- 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.
- Ik: Punto en el que la saturación de luz comienza a dominar, según el ajuste de la curva.
- Im: Intensidad de luz actínica calculada donde ETRMAX se produce según el ajuste de la curva (Im también es el nivel de luz saturante calculado por el software).
- Ref CO₂: Concentración de CO₂ ambiental en μmol .
- Ref H₂O: Humedad relativa ambiental en %.
- Tch: temperatura ambiental en °C.

3.5. Recursos humanos y materiales

En el proyecto se ha considerado los siguientes recursos humanos tal como se describe en la (Tabla 4 y 5).

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. |

Tabla 5. Detalle de los materiales utilizados en la investigación

| Fase | Materiales y equipos |
|--------------------|---|
| Campo | Fluorómetro integrado iFL Sistema de Posicionamiento Global (GPS) Cámara digital Hipsómetro monocular Cinta diamétrica Tijeras aéreas para podar Papel periódico Bolsas Ziploc Botas de caucho Impermeable Cinta de marcaje Marcadores permanentes Sharpie Navaja Libreta de campo Lápiz Palas |
| Laboratorio | Sistema de intercambio de gases de flujo abierto iFL Equipo Kjeldahl Digestion Systems Instrumento Perkin Elmer Cámara de asimilación Balanza Estufa Molino Tubos de digestión Reactivos químicos |
| Gabinete | Laptop Impresora Software (Word, ArcGis 9, paquete Origin 2020b, etc) |

CAPITULO IV.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Caracterización de la composición química del suelo en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo

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 ($\text{Al}^{+3}+\text{H}^{+1}$), aluminio (Al^{+3}), calcio (Ca^{+2}), fósforo (P), potasio (K^{+1}), magnesio (Mg^{+2}) y materia orgánica (MO).

4.1.1. Acides intercambiable ($\text{Al}^{+3}+\text{H}^{+1}$)

En la (Figura 6) se presenta la media de la acidez intercambiable ($\text{Al}^{+3}+\text{H}^{+1}$) en el sitio donde se encuentran los individuos de la especie *O. cernua* el cual se reportó un valor de 1.273 ± 0.830 meq/100 ml, siendo está más baja a comparación de la media que presentó el sitio donde se encuentran los individuos de la especie *A. glandulosa* con un valor de 1.465 ± 1.203 meq/100 ml, sin mostrar diferencia significativa (Anexos 1 y 2). Estos valores de acidez son considerados como medios, ya que no sobrepasan el límite crítico $>1,5$ meq/100 ml (Tabla 3).

Los suelos que superan el límite crítico se convierten en un factor limitante, ocasionando un efecto negativo sobre la disponibilidad, absorción de nutrientes y el adecuado desarrollo de raíces (Davoine et al., 2008). Estos resultados de acidez de ambos sitios donde se encuentran las dos especies, coinciden con estudios previos que se han realizado en diferentes localidades de la Amazonia ecuatoriana. Los cuales corroboran que dichos suelos corresponden a la clasificación de suelos amazónicos, conocidos por contener suelos ácidos ocasionado por el efecto de las lluvias provocando lixiviación de los cationes básicos (Ca^{2+} , Mg^{2+} y K^{+}) y de los factores formadores de suelo (Bravo, Marín, et al., 2017; Garcia & Garcia, 2013).

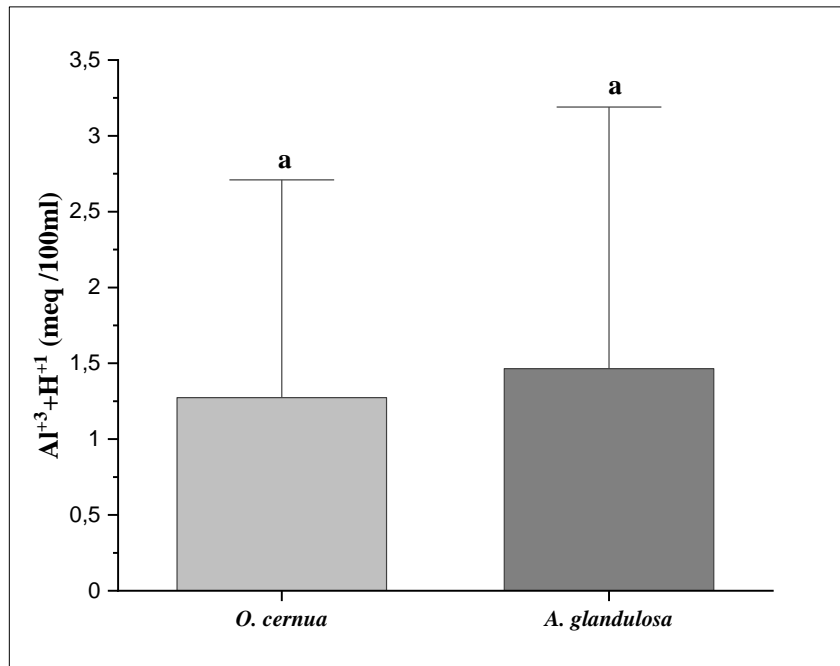


Figura 6. Valores promedio de la acidez intercambiable del sitio donde se encuentran los individuos de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.1.2. Porcentaje de materia orgánica (MO)

En la (Figura 7) se presenta los valores de la media del porcentaje de materia orgánica que presentó el sitio donde se encuentran los individuos de la especie *O.cernua* con 20.136 ± 4.541 %, siendo superior al sitio donde se encuentran los individuos de la especie *A. glandulosa* con una media de 18.728 ± 5.476 %. No se ha evidenciado diferencia significativa (Anexos 1 y 2). Estos sitios presentan un porcentaje de materia orgánica categorizado como alto ya que superan el 5% (Tabla 3). Este alto porcentaje de materia orgánica se debe a la gran abundancia de hojarascas y raíces que presentan los bosques amazónicos por la alta diversidad de especies de plantas, contribuyendo directamente al ciclo biogeoquímicos aumentando el contenido de nitrógeno y de otros nutrientes del suelo (Bravo, Ramírez, et al., 2017).

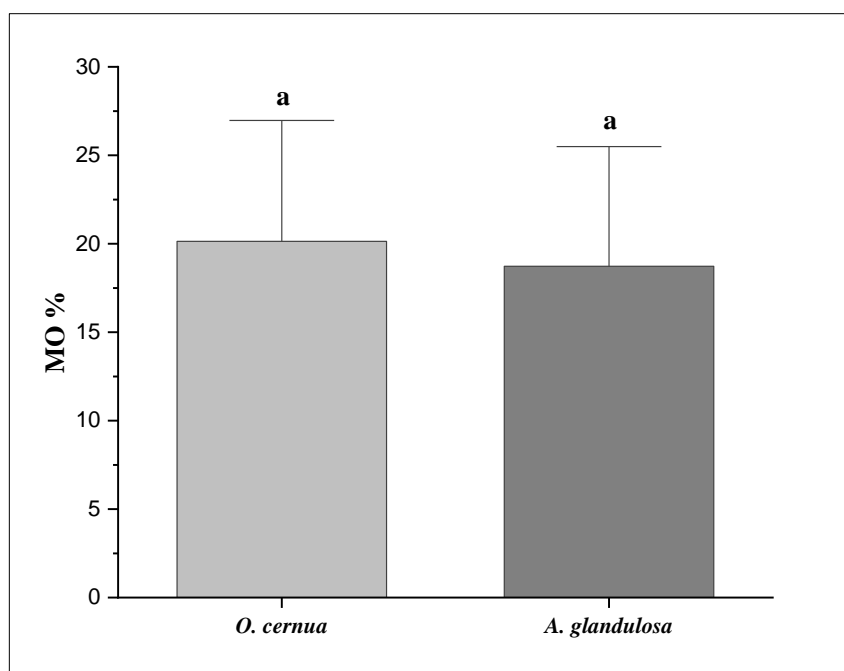


Figura 7. Valores promedio del porcentaje de materia orgánica del sitio donde se encuentran los individuos de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.1.3. Potencial de hidrogeno (pH)

En la (Figura 8) se observa la media de los valores de pH del suelo en los sitios donde se encuentran las especies en estudio. Para los individuos de la especie *O. cernua* el pH del suelo presenta una media de $4,295 \pm 0,210$ siendo superior al sitio donde se encuentran los individuos de la especie *A. glandulosa*, que presentaron una media de $4,223 \pm 0,304$, sin mostrar diferencias significativas entre los sitios de estudio de las dos especies (Anexos 1 y 2). Los valores de pH que se obtuvieron en los sitios donde se encuentran los individuos de las dos especies son categorizados como muy ácidos (Tabla 2), en la cual se establece que todos los valores que se encuentren igual o menores 5,0 estén en esa categoría.

Estudios demuestran que las condiciones climáticas que presenta la Amazonia ecuatoriana con una alta humedad relativa, es habitual que haya una deficiencia de nutrientes básicos (Ca^{+2} , Mg^{+2} ,

Na⁺, K⁺), originada por la lixiviación que provocan estas condiciones en la región (Bravo, Marín, et al., 2017), prevaleciendo que en dicho suelo los elementos poco alterables como el cuarzo, caolinita, aluminio, óxidos de hierro y demás minerales van provocando un decaimiento en el valor del pH (Custode & Sourdat, 1986; Gardi et al., 2014). Lo cual afecta la disponibilidad de nutrientes, la actividad biológica y el proceso de humificación, ya que estos tienen una mayor presencia en suelos con un pH entre 6-7 (García & García, 2013).

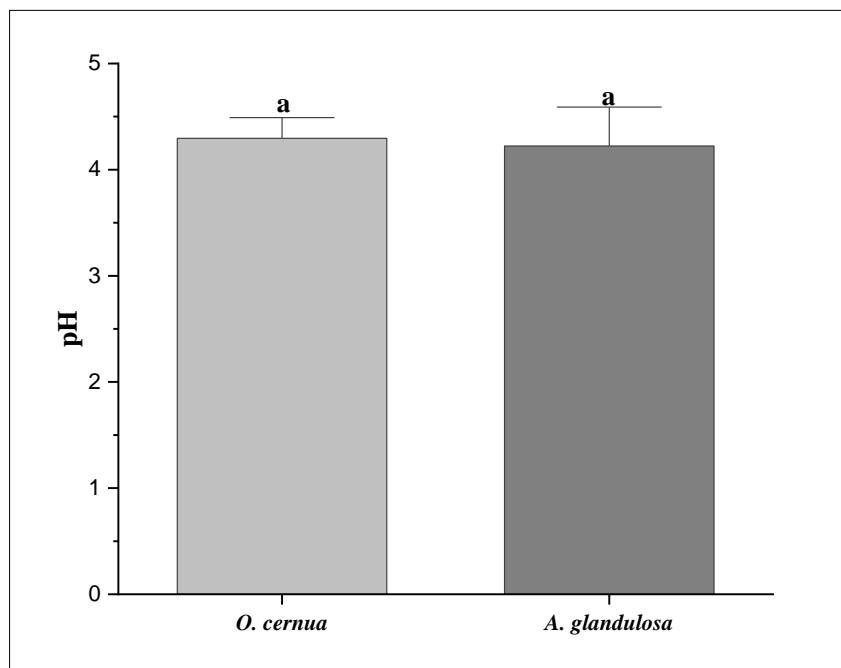


Figura 8. Valores promedio de pH del sitio donde se encuentran los individuos de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.1.4. Aluminio intercambiable (Al^{+3})

La (Figura 9) presenta la media de los valores de aluminio intercambiable (Al^{+3}) que presentaron los sitios donde se encuentran los individuos de la especie *O. Cernua* con un valor de $0,435 \pm 0,251$, mientras que el sitio donde se encuentran los individuos de la especie *A. glandulosa* presentaron

un valor de $0,270 \pm 0,153$ meq/100 ml, sin mostrar diferencia significativa (Anexos 1 y 2), estos valores de aluminio intercambiable se categorizan como medios (Tabla 3).

Estudios previos han demostrado que el aluminio es un catión que las plantas no utilizan para su nutrición, al contrario, este ocasiona un efecto negativo en el desarrollo de las raíces, llegando a afectar el desarrollo de las especies forestales en altura y diámetro (Ahmed et al., 2008; Von Uexküll & Mutert, 1995). El aluminio en el suelo se encuentra unido o en forma de compuesto insoluble con el fósforo, impidiendo la absorción adecuada de nutrientes que efectúan las plantas para su nutrición (Garcia & Garcia, 2013; Gardi et al., 2014).

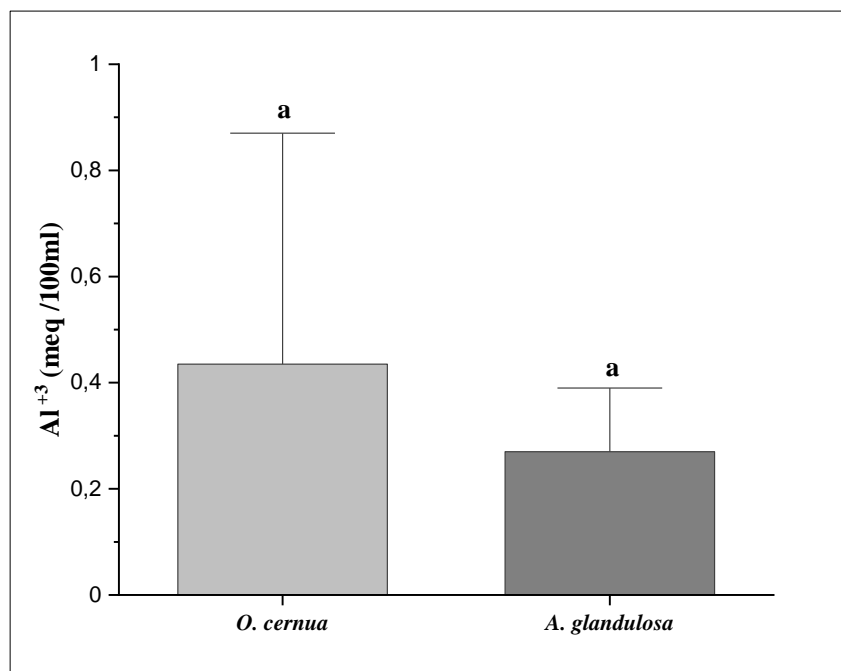


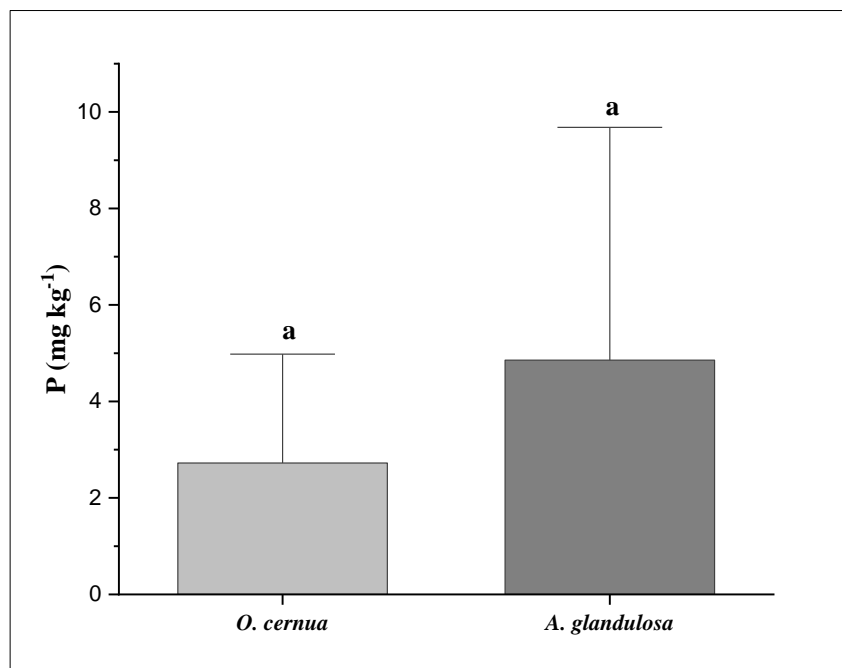
Figura 9. Valores promedio de aluminio intercambiable del suelo en el sitio donde se encuentran los individuos de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de $(P \leq 0,05)$ según la prueba de Tukey.

4.1.5. Fosforo (P)

La (Figura 10) presenta la media de los valores de fósforo disponible en el suelo del sitio en el que se encuentran los individuos de la especie *O. cernua* con una disponibilidad de fosforo de $2,725 \pm 1,510$ meq/100 ml siendo menor al que presentan los individuos de la especie *A. glandulosa* con

una media de $4,855 \pm 2,896$ meq/100 ml, sin mostrar diferencia significativa en los sitios donde se encuentran los individuos de las dos especies (Anexos 1 y 2). Estos valores se los categorizan como bajos, ya que son valores inferiores a 10 mg kg^{-1} (Tabla 3). El fósforo es un nutriente de vital importancia para el correcto desarrollo de las especies forestales, óptimos valores fósforo benefician a un adecuado desarrollo de raíces, a una buena formación de semillas. El fosforo se encuentra presente en fotosíntesis y en la respiración de las plantas (Garcia & Garcia, 2013; Gliessman, 2006). El bajo contenido de fosforo en el suelo se asocia a mecanismos de intercambio



que ocurren en ambientes edáficos con pH ácidos y donde también predominan la presencia de minerales secundarios ricos en Fe y Al que forman compuestos complejos de Fe-P y P-Al (Bravo, Ramírez, et al., 2017).

Figura 10. Valores promedio de fosforo disponible en el suelo del sitio donde se encuentran los individuos de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.1.6. Potasio intercambiable (K^{+1})

La (Figura 11) presenta la media de los valores de potasio intercambiable (K^{+1}) en el sitio donde se encuentra los individuos de la especie *O. cernua* con $0,085 \pm 0,079$ meq/100 ml, siendo mayor con respecto a la media que presentó el sitio donde se localizan los individuos de la especie *A. glandulosa* con una media de $0,052 \pm 0,044$ meq/100. No se evidencia diferencia significativa de potasio intercambiable en el suelo donde se encuentran los individuos de ambas especies (Anexos 1 y 2). Estos valores se categorizan como bajos, ya que son inferiores a 0,20 meq/100 ml (Tabla 3).

En estudios previos realizados en dos provincias de la región amazónica Napo y Pastaza, han reportado semejanzas en los valores de potasio intercambiable por debajo 0,2 meq/100ml, estos estudios fueron realizados en otro uso de la tierra (Bravo, Marín, et al., 2017).

En la fisiología vegetal, el potasio se considera un catión de vital importancia por las funciones que desempeña y por su presencia en los tejidos vegetales. Este catión es indispensable para la translocación de azúcares y formación de almidón, también es fundamental para la apertura y cierre de las estomas, mejora la resistencia de enfermedades en las plantas y tiene un papel fundamental en la calidad de las cosechas (García & García, 2013; Gardi et al., 2014; Willey, 2018).

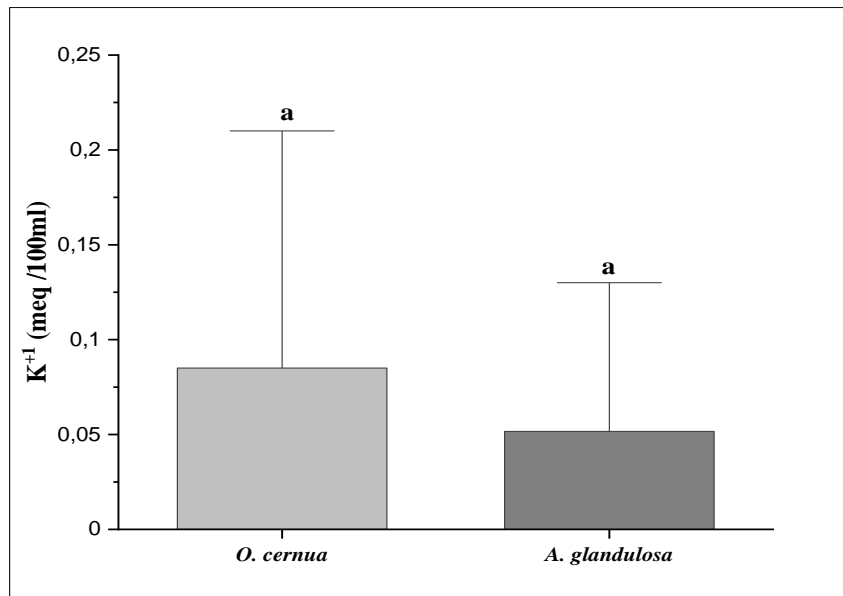


Figura 11. Valores promedio de potasio intercambiable en el suelo del sitio donde se encuentran los individuos de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.1.7. Calcio intercambiable (Ca^{+2})

La (Figura 12) presenta la media del calcio intercambiable (Ca^{+2}) en el sitio donde se encuentran los individuos de la especie *O. cernua* con valor de $1,008 \pm 0,414$ meq/100 ml, siendo superior al sitio donde se encuentran los individuos de la especie *A. glandulosa* con una media de $0,898 \pm 0,349$ meq/100ml, sin mostrar diferencia significativa del calcio disponible en el suelo donde se encuentran los individuos de las dos especies (Anexos 1 y 2). Esta disponibilidad de calcio intercambiable en los sitios de las dos especies, están categorizadas como baja por presentar valores < 4.0 meq/100 ml (Tabla 3). La baja disponibilidad de calcio en el suelo está relacionada con el valor de pH presente, valores por debajo de 5,5 son una limitante en el desarrollo de las platas (Pla Sentis, 1983), otros estudios han reportado que a mayor profundidad disminuye la concentración de calcio sin importar el uso de la tierra (Bravo, Ramírez, et al., 2017). La función fisiológica que cumple el calcio en las plantas es de vital importancia, ya que participa en la división y extensión celular, modula la acción de las hormonas y contribuye al equilibrio iónico celular, además, constituye las paredes, lamina media y membrana de la cedula (Garcia & Garcia, 2013).

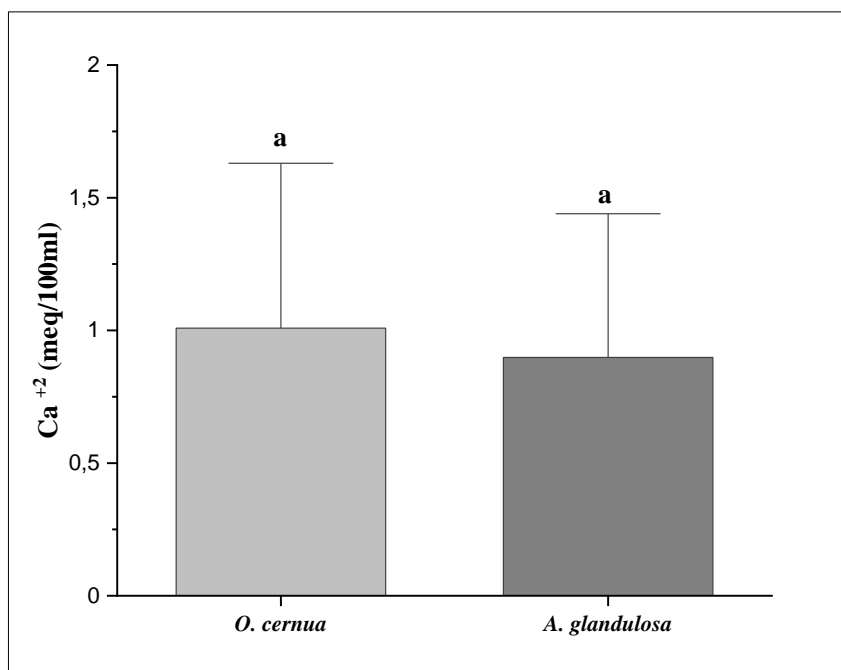


Figura 12. Valores promedio de calcio intercambiable en el suelo del sitio donde se encuentran los individuos de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.1.8. Magnesio intercambiable (Mg^{+2})

La (Figura 13) presenta la media de la disponibilidad de magnesio intercambiable (Mg^{+2}) en el sitio donde se encuentran los individuos de la especie *O. cernua* con una media de $0,345 \pm 0,100$ meq/100 ml, siendo superior al sitio donde se encuentran los individuos de la especie *A. glandulosa* presentando una media de $0,295 \pm 0,115$ meq/100 ml. No se evidencia diferencia significativa en el suelo donde se entran los individuos de las dos especies (Anexo 1 y 2). Estos valores de magnesio intercambiable se categorizan como bajos, porque son $<1,00$ meq/100 ml (Tabla 3). El papel fisiológico que cumple el magnesio en las plantas es de vital importancia ya que se encuentra ligado íntimamente con la fotosíntesis, forma parte de la molécula de la clorofila y Además, es esencial en la actividad enzimática del metabolito energético y la síntesis de aceites y proteínas (García & García, 2013).

La disponibilidad de magnesio en el suelo, al igual que el Ca^{+2} se ven afectado por los lavados causados por altas tasas de precipitación en la región amazónica y la presencia de Al^{+3} en la fracción de intercambio (Bravo, Marín, et al., 2017; Bravo, Ramírez, et al., 2017).

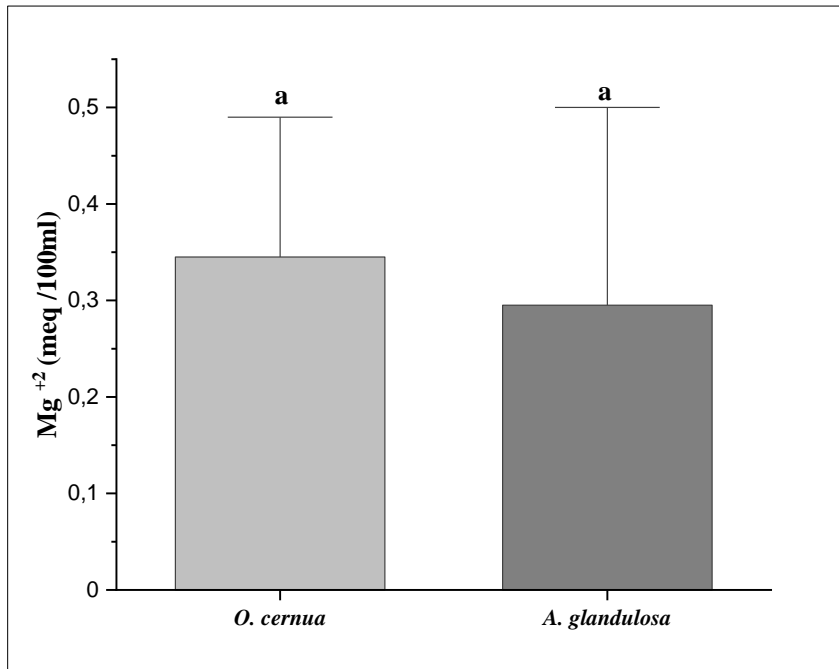


Figura 13. Valores promedio de magnesio intercambiable en el suelo del sitio donde se encuentran los individuos de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.2. Comportamiento fotoquímico de las especies *Ocotea cernua* y *Alchornea glandulosa* en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo

El Comportamiento de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa* en función de los parámetros fotoquímicos en el área de estudio de la zona alta de la microcuenca del río Puyo, la especie *O. cernua* en dos de sus parámetros: máxima velocidad en el transporte de electrones (ETRmax) y punto de saturación de la luz (I_k) mostró un mejor comportamiento con una media de $70,130 \pm 39,463$ en ETRmax y una media de $349,725 \pm 205,018$ para I_k . Siendo mayores a los que presento la especie *A. glandulosa* con una media de $27,450 \pm 6,955$ para ETRmax y $153,545 \pm 55,028$ en el I_k . Se puede evidenciar diferencias significativas entre las dos especies (Tabla 6 y 7). ETRmax es el nivel máximo de la velocidad en el transporte de electrones en las

condiciones actuales adaptadas a la luz presente en el fotosistema II. I_k es el punto en el que la saturación de luz comienza a dominar (Loriaux et al., 2006; Ralph & Gademann, 2005).

En cuanto a la media de los valores que presentó Alpha con $0,163 \pm 0,042$ e I_m con un valor de $1.254,600 \pm 1.478,862$ en la especie *O. cernua*, fueron inferiores a los que presentó la especie *A. glandulosa* con una media en Alpha de $0,188 \pm 0,045$ y una media en I_m de $1.367,140 \pm 1.180,097$ (Tabla 6 y 7), no mostraron diferencias significativas entre ambas especies. Alpha es una medida de eficiencia cuántica. Es decir, es la pendiente inicial de la línea a valores bajos de PAR creados al relacionar ETR con PAR. y I_m es la intensidad de luz actínica calculada donde ETRmax se produce según el ajuste de la curva (Loriaux et al., 2006).

Las variaciones significativas que se han presentado para estos valores se deben a la duración y exposición de las hojas muestreadas a luz natural en la que se encuentren las plantas en su entorno (Loriaux et al., 2006; Maxwell & Johnson, 2000; Ralph & Gademann, 2005).

Tabla 6. Estadísticos descriptivos de los parámetros fotoquímicos de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo

| | | Media \pm | Desviación estándar | Error estándar | 95% del intervalo de confianza para la media | | Mínimo | Máximo |
|--------|----------------------|---------------------------|---------------------|----------------|--|-----------------|---------|-----------|
| | | | | | Límite inferior | Límite superior | | |
| alpha | <i>O. cernua</i> | 0,163 \pm 0,042 | | 0,009 | 0,143 | 0,182 | 0,082 | 0,256 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 0,188 \pm 0,045 | | 0,010 | 0,167 | 0,209 | 0,128 | 0,311 |
| I_k | <i>O. cernua</i> | 349,725 \pm 205,018 | | 45,843 | 253,774 | 445,676 | 73,100 | 954,200 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 153,545 \pm 55,028 | | 12,305 | 127,791 | 179,299 | 78,000 | 251,800 |
| ETRmax | <i>O. cernua</i> | 70,130 \pm 39,463 | | 8,824 | 51,661 | 88,599 | 26,900 | 181,700 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 27,450 \pm 6,955 | | 1,555 | 24,195 | 30,705 | 14,500 | 40,200 |
| I_m | <i>O. cernua</i> | 1.254,600 \pm 1.478,862 | | 330,684 | 562,471 | 1.946,729 | - | 6.379,600 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 1.367,140 \pm 1.180,097 | | 263,878 | 814,838 | 1.919,442 | 331,100 | 6.000,000 |

Leyenda:

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

Tabla 7. ANOVA de los parámetros fotoquímico de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo

| | | Suma de cuadrados | gl | Media cuadrática | F | Sig. |
|---------------|------------------|-------------------|----|------------------|--------|-------|
| alpha | Entre grupos | 0,007 | 1 | 0,007 | 3,546 | 0,067 |
| | Dentro de grupos | 0,071 | 38 | 0,002 | | |
| Ik | Entre grupos | 384.865,924 | 1 | 384.865,924 | 17,082 | 0,000 |
| | Dentro de grupos | 856.144,947 | 38 | 22.530,130 | | |
| ETRmax | Entre grupos | 18.215,824 | 1 | 18.215,824 | 22,689 | 0,000 |
| | Dentro de grupos | 30.507,612 | 38 | 802,832 | | |
| Im | Entre grupos | 126.652,516 | 1 | 126.652,516 | 0,071 | 0,792 |
| | Dentro de grupos | 68.013.576,368 | 38 | 1.789.830,957 | | |

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.

4.2.1. Curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a PPFD frente a la tasa transporte de electrones (ETR) de las especies *O. Cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo

La (Figura 14) describe las curvas de respuestas de la media de los parámetros de fluorescencia a PPFD frente a la velocidad transporte de electrones (ETR) de las dos especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en el área de estudio de la zona alta de la microcuenca del río Puyo. Las hojas muestreadas de la especie *O. cernua* mostró todo el tiempo una velocidad en el transporte de electrones en constante aumento hasta llegar a los 800 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de PPFD, alcanzó una velocidad de 44,47 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. A diferencia de las hojas muestreadas de la especie *A. glandulosa* que mostró un aumento constante en la velocidad de transporte de electrones hasta llegar a los 650 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de PPFD con una velocidad de 26,10 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ logrando llegar a punto de estabilidad sin mostrar un aumento considerable en la velocidad del transporte de electrones. La velocidad que alcanzo al punto más alto de 800 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de PPFD fue un valor de ETR de 25,86 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, siendo este inferior al que llegó la especie *O. cernua* con la misma intensidad de PPFD. Estos datos indican que la especie *O. cernua* tuvo un mayor transporte de electrones a través de los PSII y por tanto una mayor actividad fotoquímica que podría reflejarse en una mayor capacidad fotosintética.

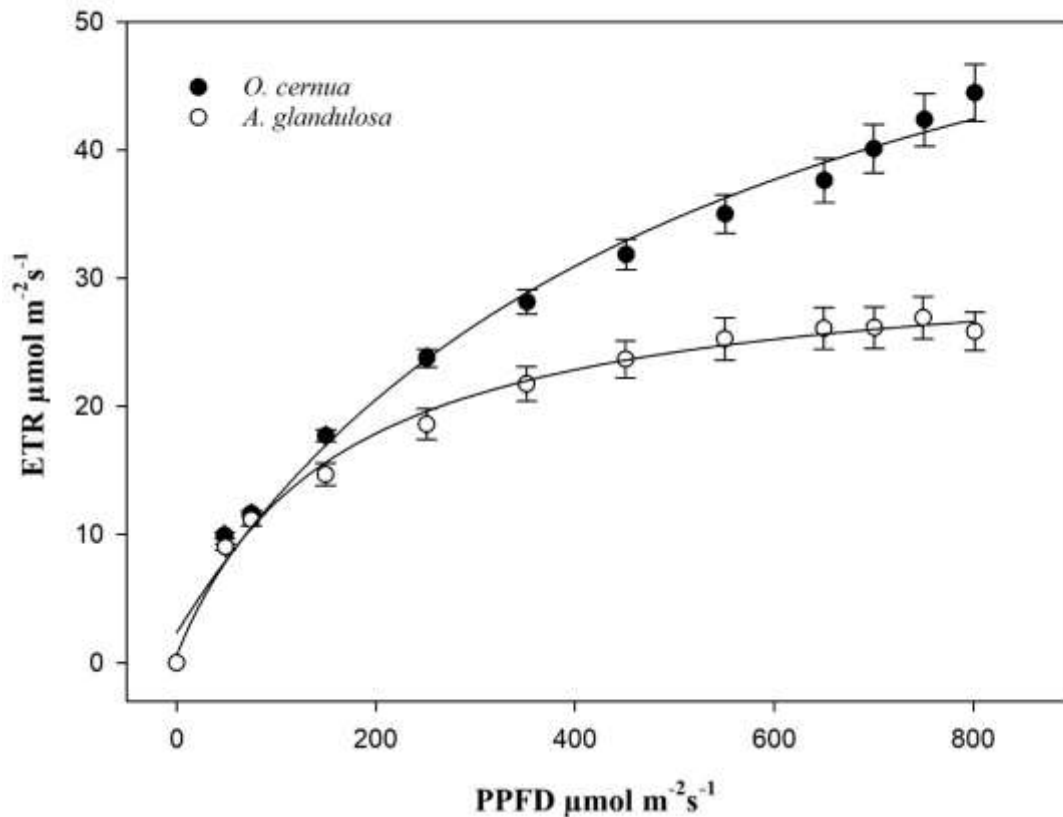


Figura 14. Curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a PPFD frente a la tasa transporte de electrones (ETR) de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

Estudios han demostrado que las plantas cuando llegan a presenciar pulsos de luz no saturante sus centros de reacción en el PSII están abiertas (oxidando), permitiendo que los electrones fluyan en el ciclo de Calvin, pero cuando entrar en contacto con pulsos de luz saturante las plantas dejan de hacer fotoquímica (Ralph & Gademann, 2005; White & Critchley, 1999).

4.2.2. Curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a PPFD frente al rendimiento cuántico relativo (Φ_{PSII}) de las especies *Ocotea cernua* y *Alchornea glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo

En la (Figura 15) se describe las curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a PPFD frente al rendimiento cuántico relativo (Φ_{PSII}) de las dos especies *O. cernua* y *A. glandulosa* en el área de estudio de la zona alta de la microcuenca del río Puyo. Las hojas muestreadas de la especie *O.*

cernua mostró un comportamiento superior en cuanto a la eficiencia operativa de PSII a las diferentes intensidades de PPFD con respecto a la especie *A. glandulosa*. El rendimiento cuántico de PSII es una 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).

Cuando la luz ambiental llega al contacto con la planta, un promedio del 84% de esa luz es absorbida por la hoja, de los cuales el 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).

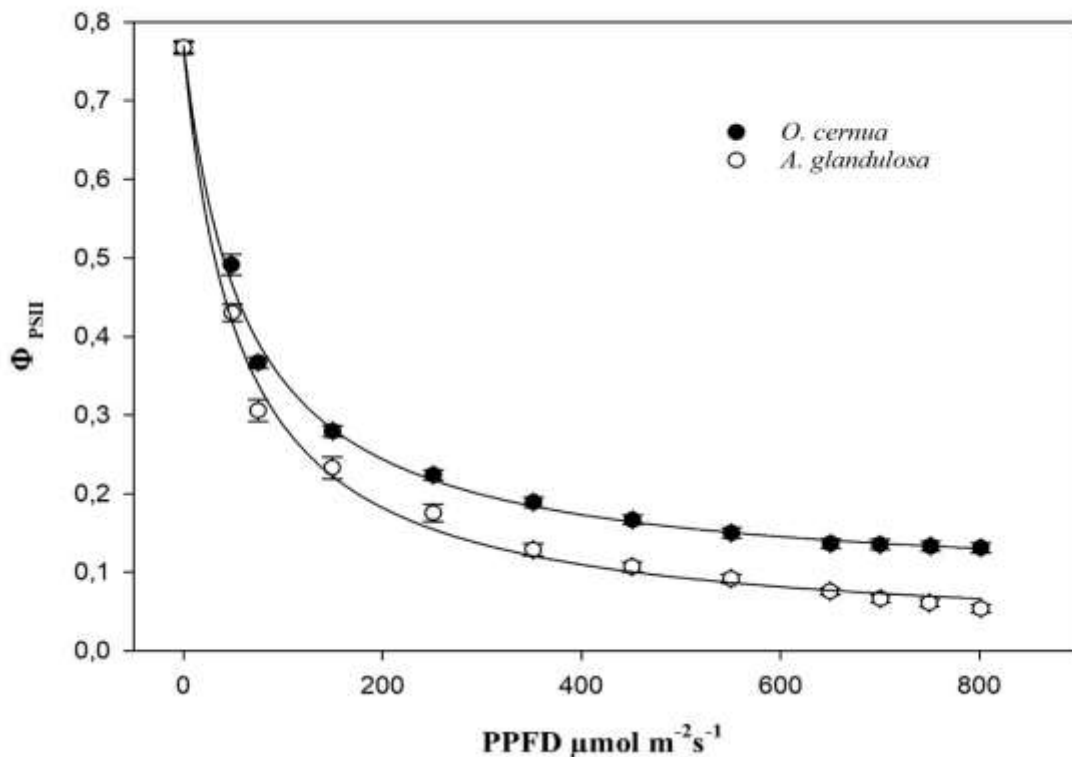


Figura 15. Curvas de respuesta de parámetros de fluorescencia a PPFD frente al rendimiento cuántico relativo (Φ_{PSII}) de las especies *Ocotea cernua* y *Alchornea glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

4.3. Comportamiento fotosintético de las especies *Ocotea cernua* y *Alchornea glandulosa* en un bosque siempreverde piemontano de la zona alta de la microcuenca del río Puyo

4.3.1. Asimilación o tasa fotosintética (A)

En la (Figura 16) se presenta los valores de asimilación de las dos especies en estudio, en el cual se evidencia que la especie *O. cernua* tuvo mejor comportamiento con una asimilación de $10,625 \pm 2,522 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-2}\text{s}^{-1}$. Mientras que en la especie *A. glandulosa* se registró una asimilación de $1,460 \pm 0,603 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-2}\text{s}^{-1}$. Estos datos demuestran diferencias significativas entre las dos especies *O. cernua* y *A. glandulosa* (Anexos 3 y 4). Se ha reportado que las especies *Piptadenia flava* ha presentado tasa fotosintética 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* $3 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, estas asimilaciones han sido registradas en épocas de lluvia en un bosque siempre verde (Ávila et al., 2019).

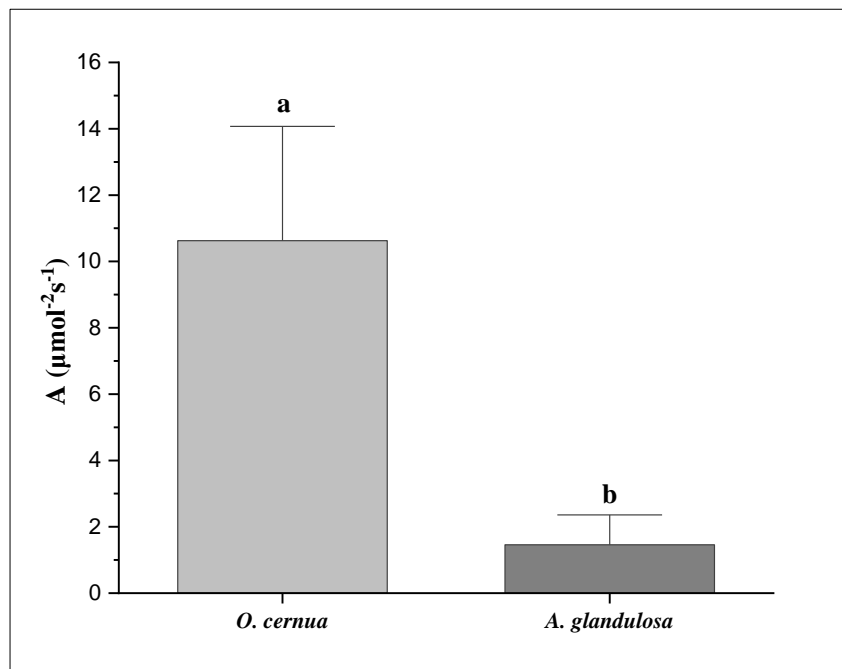


Figura 16. Valores promedio de la asimilación fotosintética de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.3.2. Tasa de transpiración (E)

En la (Figura 17) se puede observar que la tasa de transpiración *O. cernua* la cual presenta un valor de $1,575 \pm 0,330 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ siendo superior a la especie *A. glandulosa* la cual presenta un valor de $1,438 \pm 0,441 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. No se ha evidenciado diferencias significativas entre las dos especies (Anexos 3 y 4). La tasa de transpiración es un mecanismo importante para mantener la temperatura foliar cerca de su óptimo y necesaria para los procesos fotosintéticos, debido a que inevitablemente la absorción de CO_2 involucra una pérdida de vapor de agua desde la planta (Medrano et al., 2007).

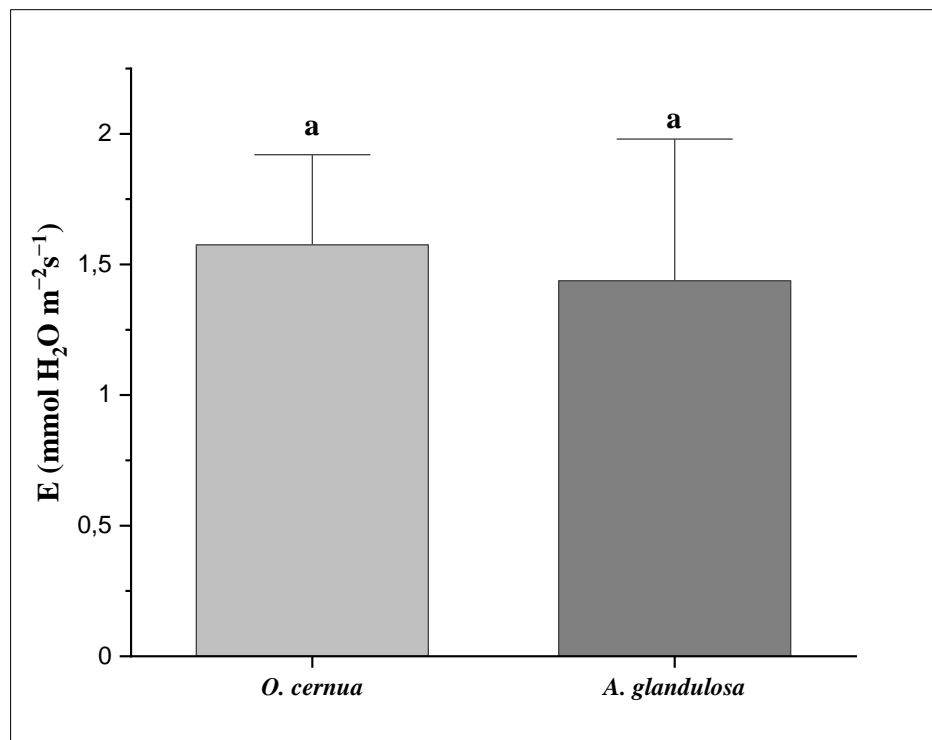


Figura 17. Valores promedio de la tasa de transpiración de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.3.3. Conductancia estomatal (Gs)

En la (Figura 18) se representa los valores promedios de la conductancia estomatal, en la que se puede evidenciar que la especie *O. cernua* tiene un Gs de $0,492 \pm 0,101 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ siendo superior a la especie *A. glandulosa* con un Gs de $0,265 \pm 0,144 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Se ha evidenciado diferencias significativas entre las dos especies (Anexos 3 y 4).

Estudios de fotosíntesis que se han llevado a cabo en áreas de bosques tropicales han reportado valores de Gs de $0,60 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la especie *Ceiba pentandra* (Zotz & Winter, 1994). La Gs refleja la capacidad de difusión del CO_2 a través de las estomas desde la atmosfera que rodea las hojas a las cavidades subestomáticas. La Gs 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).

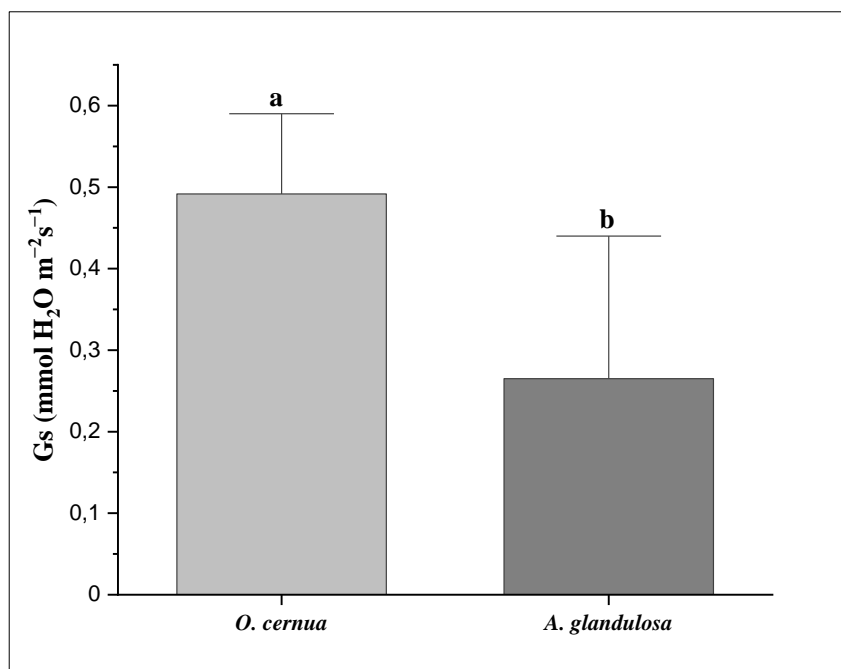


Figura 18. Valores promedio de la conductancia estomatal de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.3.4. Conductancia mesofílica (Gm)

En la (Figura 19) se representa los valores de la conductancia mesofílica en la que se puede observar que la especie *O. cernua* presentó un valor de $0,032 \pm 0,008 \text{ mol}^{-2}\text{s}^{-1}$, siendo mayor que la especie *A. glandulosa* con un valor de Gm de $0,004 \pm 0,001 \text{ mol}^{-2}\text{s}^{-1}$. Se ha logrado evidenciar diferencia significativa entre las dos especies (Anexos 3 y 4).

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 mesofilares 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).

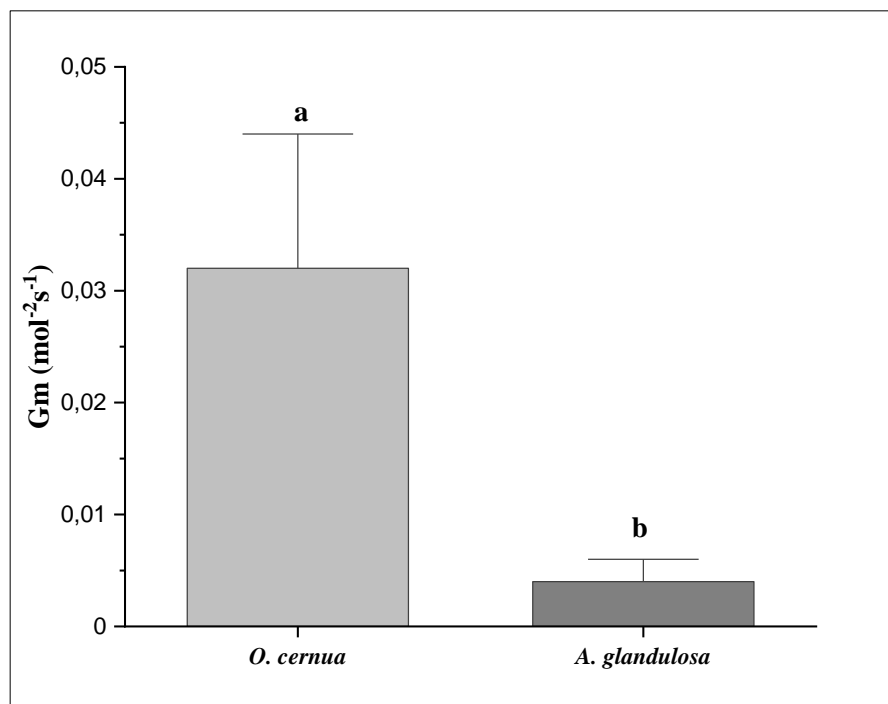


Figura 19. Valores promedio de la conductancia mesofílica de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.3.5. Concentración de CO₂ intracelular (Ci)

En la (Figura 20) representan los valores de la concentración de CO₂ intracelular subestomático (Ci) de la especie *O. cernua* el cual reflejó un valor de $334,167 \pm 13,497 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ siendo inferior al valor de la especie *A. glandulosa* que obtuvo un valor de $430,000 \pm 10,708 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$. Se logra evidenciar diferencias significativas (Anexos 3 y 4). Se ha reportado un estudio realizado en un bosque seco tropical donde las especies han registrado valores de Ci por debajo de $330 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (Ávila 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 CO₂ ambiental y la conductancia de la hoja (Niinemets et al., 2011).

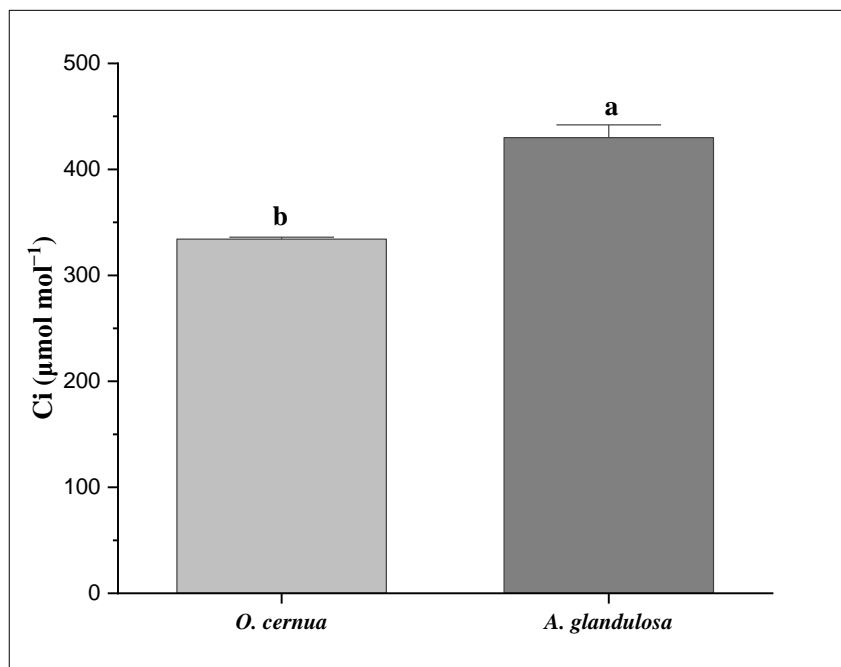


Figura 20. Valores promedio de la concentración de CO₂ intracelular de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.3.6. Coeficiente de extinción de la fluorescencia fotoquímica (qP)

En la (Figura 21) se representa los valores de coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia no fotoquímica en la que se puede observar que la especie *O. cernua* presentó un valor de $0,404 \pm 0,090$, siendo mayor que el valor de qP de la especie *A. glandulosa* en la cual se registró un valor de $0,130 \pm 0,048$. Se ha evidenciado diferencia significativa entre las dos especies (Anexos 3 y 4). Se ha reportado valores de qP similares en la 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 (Ávila et al., 2019).

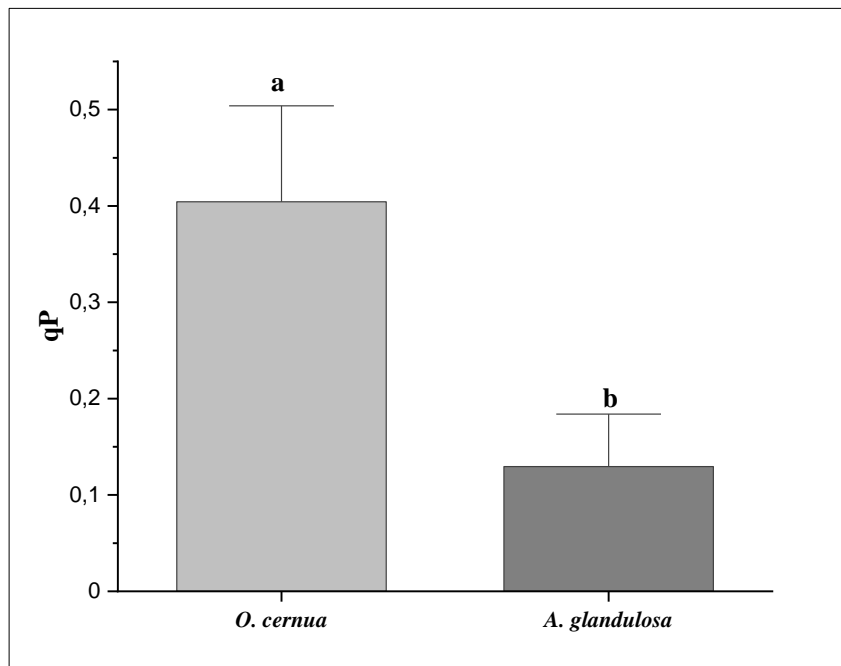


Figura 21. Valores promedio qP de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.3.7. Coeficiente de extinción de la fluorescencia no fotoquímica

En la (Figura 22) se representa los valores de coeficiente de extinción de la fluorescencia no fotoquímica en la que se puede observar que la especie *O. cernua* presentó un valor de $0,822 \pm 0,036$, siendo inferior a los valores de la especie *A. glandulosa* con un valor de $0,861 \pm 0,005$ en el

cual no se observó diferencia significativa entre las dos especies (Anexos 3 y 4). Se ha reportado valores de qP similares en especies *Piptadenia flava* con 0.91, *Bulnesia arborea* 0.81 y *Spondias mombin* 0.84, estos valores de qP han sido registrados en épocas de lluvia en un bosque siempre verde (Ávila et al., 2019).

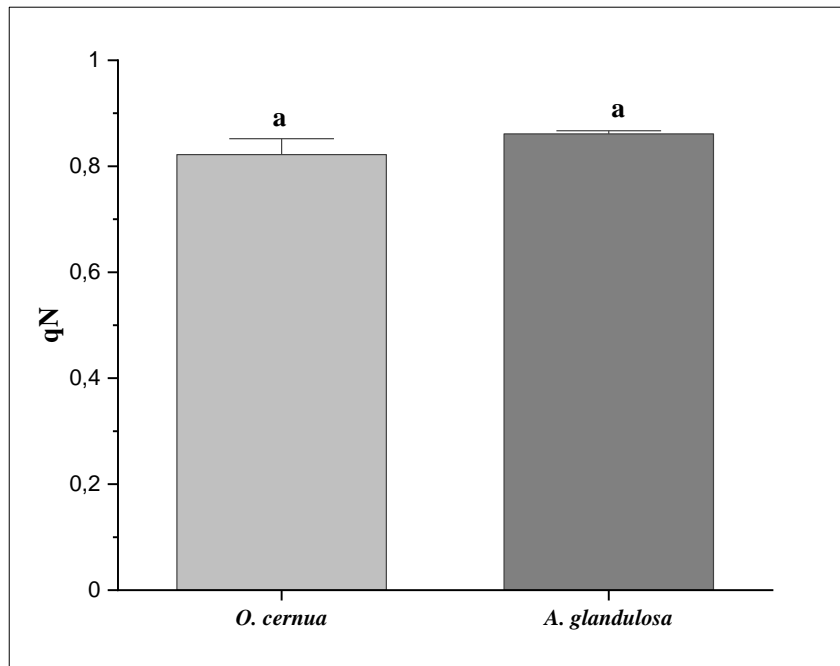


Figura 22. Valores promedio qN de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.3.8. Medida de disipación de calor NPQ

En la (Figura 23) se representa los valores de la medida de disipación de calor en la que se puede observar que la especie *O. cernua* presentó un valor de $1,780 \pm 0,230$, siendo inferior a los valores de la especie *A. glandulosa* con un valor de $2,295 \pm 0,104$. Se logró evidenciar diferencias

significativas entre las dos especies indicando que la especie *A. glandulosa* presenta una mayor eficiencia en la disipación de claro (Anexos 3 y 4).

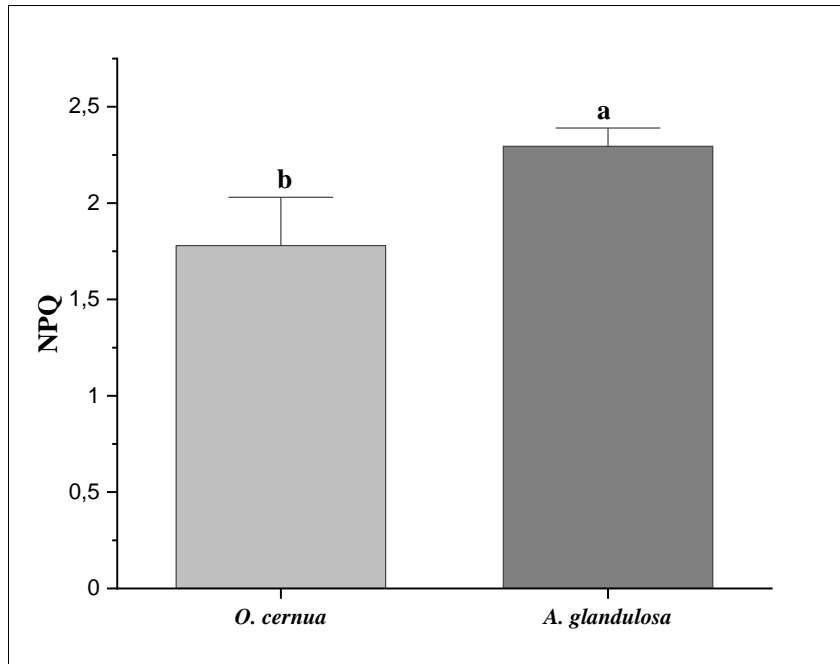


Figura 23. Valores promedio NPQ de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

Las letras distintas en las especies denotan diferencias significativas a un nivel de ($P \leq 0,05$) según la prueba de Tukey.

4.4. Determinación de la relación entre los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie *O. cernua* y químicos del suelo en la zona alta de la microcuenca del río Puyo

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 que 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. Correlación del potencial de hidrogeno (pH) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *O. cernua*.

En la (Figura 24) se puede observar la correlación del pH con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos en la cual los parámetros que mostraron una correlación positiva son los siguientes: Punto de saturación de la luz (I_k) con un coeficiente de correlación de 0.75, rendimiento cuántico (ϕ_{PSII}) y velocidad de transporte de electrones (ETR) con 0.84, y coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP) con 0,81. Estos datos indican la influencia que tiene el pH sobre estos parámetros. Mientras que en la concentración de CO_2 intracelular (C_i) se presentó una correlación negativa con un coeficiente de correlación de -0.72, lo que indica la afectación del pH frente a este parámetro fotosintético.

4.4.2. Correlación de la acidez intercambiable ($Al^{+3}+H^{+1}$) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *O. cernua*.

En la (Figura 24) se puede observar la correlación de la acidez intercambiable con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos en la cual se evidencia una correlación positiva en concentración de CO_2 intracelular (C_i) con un coeficiente de correlación de 0.83. Esto indica la influencia que tiene la acidez intercambiable con este parámetro fotosintético. Mientras que se presentó una correlación negativa en punto de saturación de la luz (I_k) con un coeficiente de correlación de -0.71, rendimiento cuántico (ϕ_{PSII}) y velocidad de transporte de electrones (ETR) con -0.77, tasa de transpiración (E) con -0.89, conductancia estomatal (Gs) con -0.83, tasa fotosintética y conductancia mesofílica con un coeficiente de correlación de -0.94. Estos valores indican que podría existir una afectación en estos parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *O. cernua* al aumentar la acidez intercambiable.

4.4.3. Correlación del aluminio intercambiable (Al^{+3}) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *O. cernua*.

En la (Figura 24) se puede observar la correlación del aluminio intercambiable con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos en la cual se evidencia una correlación positiva en concentración de CO_2 intracelular (C_i) con un coeficiente de correlación de 0.70. Esto indica la influencia que tiene la acidez intercambiable con este parámetro fotosintético. Mientras que se presentó una correlación

negativa en el punto de saturación de la luz (I_k), tasa de transpiración (E), velocidad de transporte de electrones (ETR), rendimiento cuántico (ϕ_{PSII}) y conductancia estomatal (Gs) con un coeficiente de correlación de -0.7, tasa fotosintética y conductancia mesofílica con -0.88. Estos valores indican que podría existir una afectación en estos parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *O. cernua* al aumentar las concentraciones de aluminio intercambiable en el suelo.

4.4.4. Correlación de la disponibilidad de fósforo en el suelo (P) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *O. cernua*.

En la (Figura 24) se puede observar la correlación de la disponibilidad de fósforo en el suelo con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos, en la cual se evidencia una correlación positiva en concentración de CO_2 intracelular (C_i) con un coeficiente de correlación de 0.70. Esto indica la influencia que tiene la disponibilidad de fósforo con este parámetro fotosintético. Mientras que se presentó una correlación negativa en el punto de saturación de la luz (I_k) con un coeficiente de correlación de -0.7, velocidad de transporte de electrones (ETR) y rendimiento cuántico (ϕ_{PSII}) con un coeficiente de correlación de -0.84 y Coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP) con -0.84. Estos valores indican que podría existir una afectación en estos parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *O. cernua* al aumentar las concentraciones de aluminio intercambiable en el suelo.

4.4.5. Correlación de potasio intercambiable (K^{+1}) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *O. cernua*.

En la (Figura 24) se puede observar la correlación del potasio intercambiable frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos, en la cual se evidencia una correlación negativa en la tasa de transpiración (E) con un coeficiente de correlación de -0.77, conductancia estomatal (Gs) con -0.94, tasa fotosintética (A) y conductancia mesofílica (G_m) con un coeficiente de correlación de 0.7. Estos valores indican que podría existir una afectación en estos parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *O. cernua* al aumentar las concentraciones de potasio intercambiable en el suelo.

4.4.6. Correlación de magnesio intercambiable (Mg^{+2}) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *O. cernua*.

En la (Figura 24) se puede observar la correlación de la disponibilidad de magnesio en el suelo con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos, en la cual se evidencia una correlación positiva en concentración de CO_2 intracelular (C_i) con un coeficiente de correlación de 0.71. Esto indica la influencia que tiene la disponibilidad de magnesio en este parámetro fotosintético. Mientras que se presentó una correlación negativa en la conductancia estomatal (G_s) con un coeficiente de correlación de -0.89, velocidad de transporte de electrones (ETR), rendimiento cuántico ($\phi PSII$), tasa de fotosíntesis (A) y conductancia mesoflíca con un coeficiente de correlación de -0.77 y Coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP) con -0.71. Estos valores indican que podría existir una afectación en estos parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *O. cernua* al aumentar las concentraciones de magnesio intercambiable en el suelo.

4.4.7. Correlación del porcentaje de materia orgánica (MO) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *O. cernua*.

En la (Figura 24) se puede observar la correlación del porcentaje de materia orgánica frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos, en la cual se evidencia una correlación negativa en la tasa de transpiración (E), conductancia estomatal (G_s) con un coeficiente de correlación de -0.94. Estos valores indican que podría existir una afectación en estos parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *O. cernua* al aumentar el porcentaje de materia orgánica en el suelo.

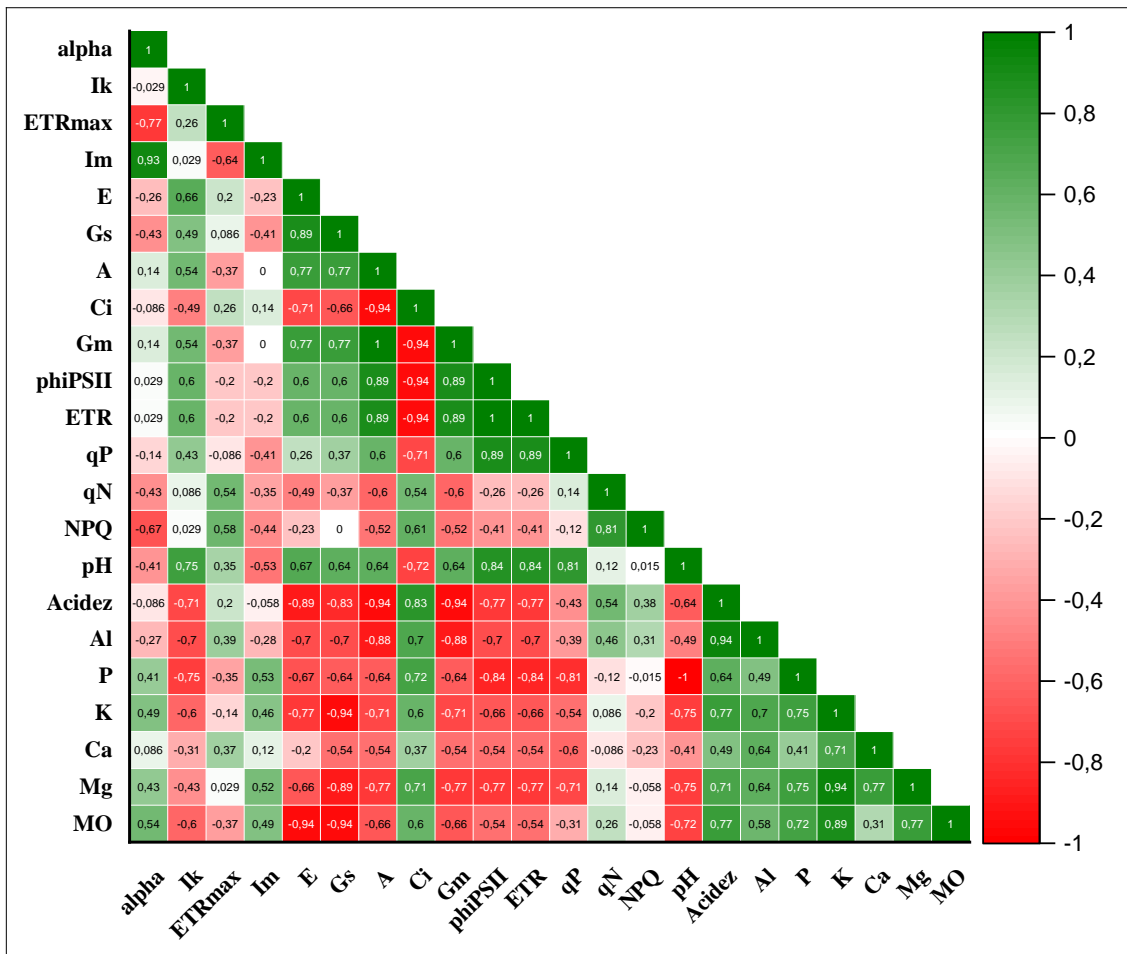


Figura 24. Correlación de Spearman entre los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie *O. cernua* y químicos del suelo en la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

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 taza fotosintética; **(Ci):** concentración de CO₂ 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⁺³+H⁺¹:** Acidez intercambiable; **Al⁺³:** Aluminio intercambiable; **P:** Fósforo; **K⁺¹:** Potasio; **Ca⁺²:** Calcio; **Mg⁺²:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica.

4.5. Determinación de la relación entre los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie *A. glandulosa* y químicos del suelo en la zona alta de la microcuenca del río Puyo

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).

4.5.1. Correlación del potencial de hidrogeno (pH) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*.

En la (Figura 25) se puede observar la correlación del pH con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*, en la cual los parámetros que mostraron una correlación positiva son los siguientes: conductancia mesoflica (Gm) con un coeficiente de correlación de 0.95 y coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP) con 1. Estos datos indican la influencia que tiene el pH sobre estos parámetros.

4.5.2. Correlación de la acidez intercambiable ($Al^{+3}+H^{+1}$) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*.

En la (Figura 25) se puede observar la correlación de la acidez intercambiable con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*, en la cual los parámetros que mostraron una correlación positiva son los siguientes: Aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia (Alpha), tasa transpiración (E), conductancia estomatal (Gs), concentración de CO₂ intracelular (Ci) con un coeficiente de correlación de 0.8. Estos datos indican la influencia que tiene la acidez intercambiable sobre estos parámetros. Mientras que se presentó una correlación negativa en la intensidad de luz saturante (Im), tasa de fotosíntesis (A), coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP), coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica (qN), velocidad de transporte de electrones (ETR) y rendimiento cuántico (phiPSII) con un coeficiente de correlación de -0.8. Estos valores indican que podría existir una afectación en estos parámetros

fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa* al aumentar la acidez intercambiable en el suelo.

4.5.3. Correlación del aluminio intercambiable (Al^{+3}) frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*.

En la (Figura 25) se puede observar la correlación del aluminio intercambiable frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos, en la cual se evidencia una correlación negativa en la conductancia mesofílica (G_m) con un coeficiente de correlación de -0.95 y punto de saturación de la luz (I_k), coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica (q_N) y máxima velocidad en el transporte de electrones (ETR_{max}) con un coeficiente de correlación de -0.8. Estos valores indican que podría existir una afectación en estos parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa* al aumentar el aluminio intercambiable del suelo.

4.5.4. Correlación de la disponibilidad de fósforo (P) en el suelo frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*.

En la (Figura 25) se puede observar la correlación de la disponibilidad de fósforo con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*, en la cual los parámetros que mostraron una correlación positiva fueron el aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia (α) y la concentración de CO_2 intracelular (C_i) con un coeficiente de correlación de 0.95. Estos datos indican la influencia que tiene la disponibilidad de fósforo sobre estos parámetros. Mientras que se presentó una correlación negativa en la intensidad de luz saturante (I_m), tasa de fotosíntesis (A), coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (q_P), velocidad de transporte de electrones (ETR) y rendimiento cuántico (ϕ_{PSII}) con un coeficiente de correlación de -0.95. Estos valores indican que podría existir una afectación en estos parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa* al aumentar la disponibilidad de fósforo en el suelo.

4.5.5. Correlación del potasio intercambiable (K^{+1}) en el suelo frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*.

En la (Figura 25) se puede observar la correlación del potasio intercambiable con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*, en la cual los parámetros que mostraron

una correlación positiva fueron el aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia (Alpha) y la concentración de CO₂ intracelular (C_i) con un coeficiente de correlación de 1 y la medida de disipación de calor (NPQ) con un coeficiente de correlación de 0.8. Estos datos indican la influencia que tiene el potasio intercambiable sobre estos parámetros. Mientras que se presentó una correlación negativa en la intensidad de luz saturante (I_m), tasa de fotosíntesis (A), coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP), velocidad de transporte de electrones (ETR) y rendimiento cuántico (phiPSII) con un coeficiente de correlación de -1. Estos valores indican que podría existir una afectación en estos parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa* al aumentar el potasio intercambiable en el suelo.

4.5.6. Correlación del calcio intercambiable (Ca⁺²) en el suelo frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*.

En la (Figura 25) se puede observar la correlación del calcio intercambiable con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*, en la cual los parámetros que mostraron una correlación positiva fueron la máxima velocidad de transporte de electrones (ETR_{max}), coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica (qN) con un valor de correlación de 0.8 y conductancia mesofílica con un coeficiente de correlación de 0,74. Estos datos indican la influencia que tiene el calcio intercambiable sobre estos parámetros.

4.5.7. Correlación del magnesio intercambiable (Mg⁺²) en el suelo frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*.

En la (Figura 25) se puede observar la correlación del magnesio intercambiable con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*, en la cual los parámetros que mostraron una correlación positiva fueron el aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia (Alpha) y la concentración de CO₂ intracelular (C_i) con un coeficiente de correlación de 1 y la medida de disipación de calor (NPQ) con un coeficiente de correlación de 0.8. Estos datos indican la influencia que tiene el magnesio intercambiable sobre estos parámetros. Mientras que se presentó una correlación negativa en la intensidad de luz saturante (I_m), tasa de fotosíntesis (A), coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP), velocidad de transporte de electrones (ETR) y rendimiento cuántico (phiPSII) con un coeficiente de correlación de -1. Estos valores indican que

podría existir una afectación en estos parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa* al aumentar el magnesio intercambiable en el suelo.

4.5.8. Correlación del porcentaje de materia orgánica (MO) en el suelo frente a los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*

En la (Figura 25) se puede observar la correlación del porcentaje de materia orgánica con los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa*, en la cual los parámetros que mostraron una correlación positiva son los siguientes: Aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia (Alpha), tasa transpiración (E), conductancia estomatal (Gs), concentración de CO₂ intracelular (Ci) con un coeficiente de correlación de 0.8. Estos datos indican la influencia que tiene el porcentaje de materia orgánica sobre estos parámetros. Mientras que se presentó una correlación negativa en la intensidad de luz saturante (Im), tasa de fotosíntesis (A), coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP), coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica (qN), velocidad de transporte de electrones (ETR) y rendimiento cuántico (phiPSII) con un coeficiente de correlación de -0.8. Estos valores indican que podría existir una afectación en estos parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de la especie *A. glandulosa* al aumentar el porcentaje de materia orgánica en el suelo.

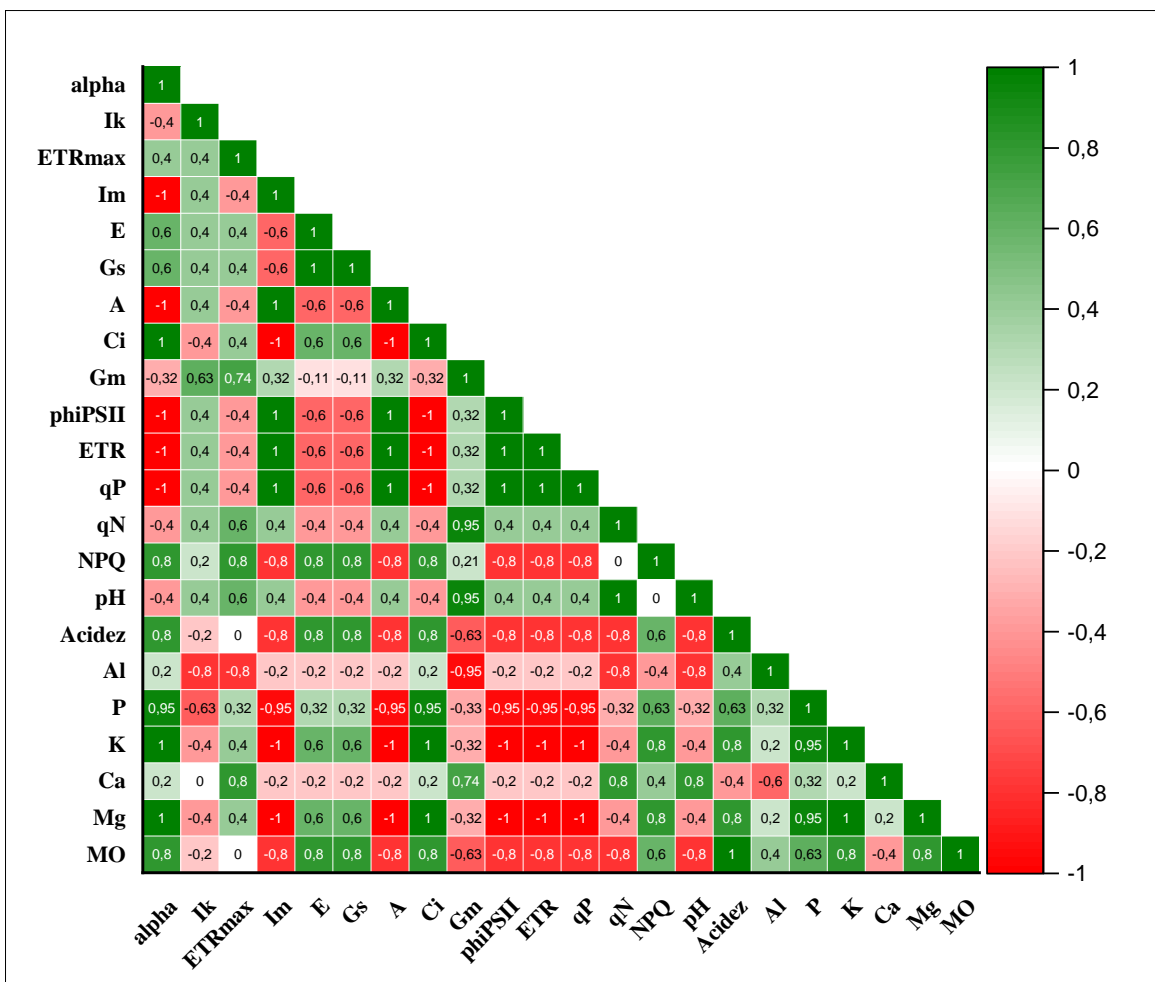


Figura 25. Correlación de Spearman entre los parámetros fotoquímicos, fotosintéticos de la especie *A. glandulosa* y químicos del suelo en la zona alta de la microcuenca del río Puyo.

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 taza fotosintética; **(Ci):** concentración de CO₂ 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⁺³+H⁺¹:** Acidez intercambiable; **Al⁺³:** Aluminio intercambiable; **P:** Fosforo; **K⁺¹:** Potasio; **Ca⁺²:** Calcio; **Mg⁺²:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica.

En cuanto a los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales la (Tabla 8) demuestra que, a través de los cuatro primeros componentes de los autovalores, son capaces de explicar el 84,89 % de la variabilidad presente en la caracterización realizada.

Tabla 8. Autovalores y porcentaje de varianza total explicada de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de las especies *O. cernua*, *A. glandulosa* y químicos del suelo en la zona alta de la microcuenca del río Puyo

| Componentes | Autovalores iniciales | | |
|-------------|-----------------------|---------------|-------------|
| | Total | % de varianza | % acumulado |
| 1 | 9,68557 | 44,02533 | 44,02533 |
| 2 | 5,72267 | 26,01216 | 70,03749 |
| 3 | 2,4374 | 11,07911 | 81,1166 |
| 4 | 1,84219 | 8,37358 | 89,49018 |
| 5 | 1,06044 | 4,82018 | 94,31036 |
| 6 | 0,40396 | 1,8362 | 96,14656 |
| 7 | 0,36571 | 1,66234 | 97,80889 |
| 8 | 0,32297 | 1,46805 | 99,27695 |
| 9 | 0,15907 | 0,72305 | 100 |
| 10 | 2,0431E-30 | 9,28684E-30 | 100 |

La matriz de componentes principales (Anexo 0, Figura 26 a,b) descriptores de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de las especies *O. cernua*, *A. glandulosa* y químicos del suelo en la zona alta de la microcuenca del río Puyo, lo cual indicó que el primer componente revela una relación entre los parámetros químicos del suelo como el potasio (K^{+1}), magnesio (Mg^{+2}) y porcentaje de materia orgánica(MO) con los parámetros fotosintéticos y fotoquímicos tales como: la tasa fotosintética (A), concentración de CO_2 intracelular (Ci), la conductancia mesoflica (Gm), rendimiento cuántico (ϕ_iPSII), velocidad de transporte de electrones (ETR) y coeficiente de enfriamiento de la fluorescencia fotoquímica (qP). El segundo componente relaciona a los parámetros químicos del suelo como el fósforo (P) y el calcio intercambiable (Ca^{+2}) con los parámetros fotoquímicos tales como el aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia (Alpha), máxima velocidad de transporte de electrones (ETRmax), Intensidad de luz saturante (I_m) y coeficiente de extinción de fluorescencia no fotoquímica (qN). El tercer componente agrupa a los parámetros químicos del suelo tales como potencial de hidrogeno (pH), acidez intercambiable ($Al^{+3}+H^{+1}$) y aluminio intercambiable (Al^{+3}). El cuarto componente agrupa parámetros

fotosintéticos y fotoquímicos tales como la intensidad de luz saturante (I_k), tasa de transpiración (E), conductancia estomática (G_s).

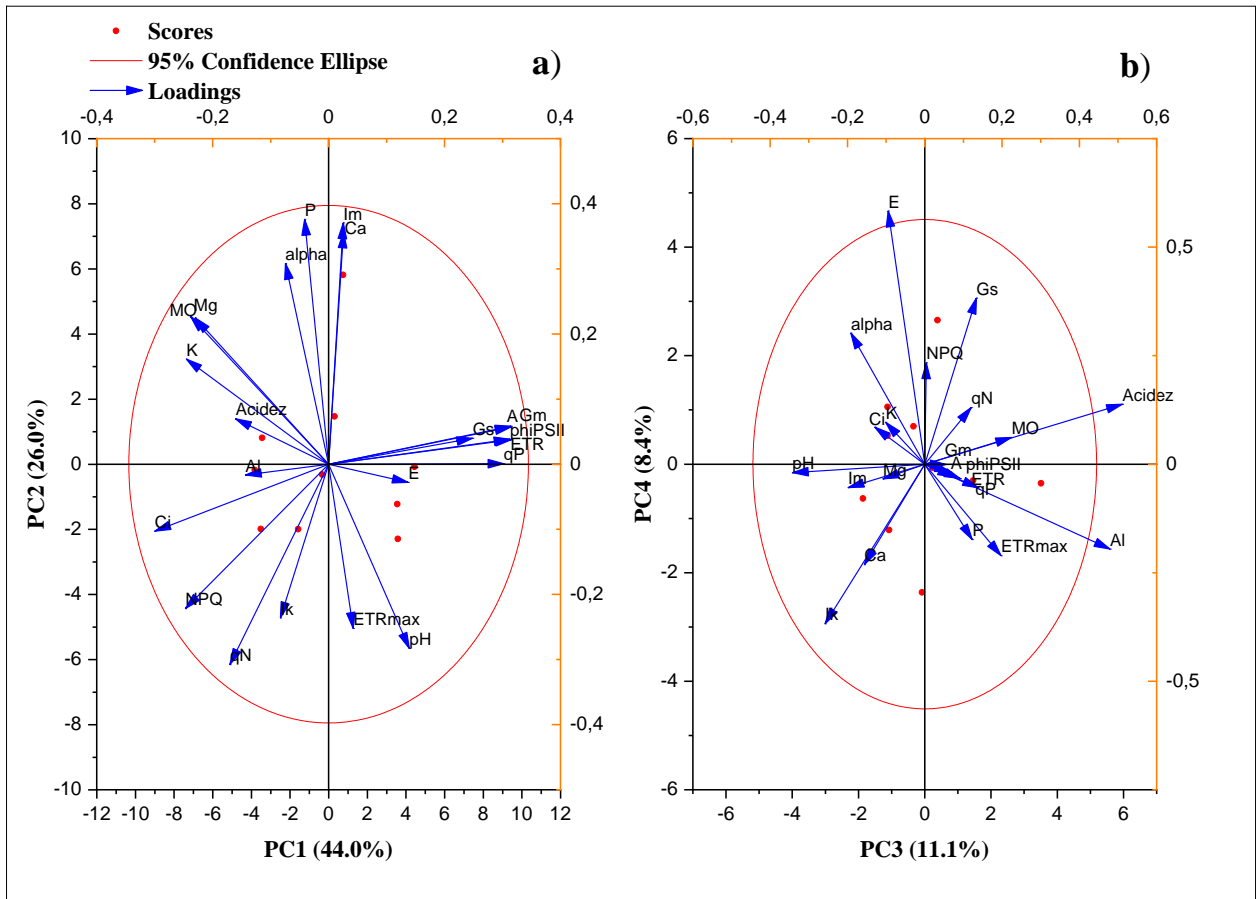


Figura 26. Diagrama de arreglo espacial basado en el análisis de componentes principales que muestra la distribución y relación de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de las especies *O. cernua*, *A. glandulosa* y los parámetros químicos del suelo.

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 CO₂ 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⁺³+H⁺¹:** Acidez intercambiable; **Al⁺³:** Aluminio intercambiable; **P:** Fósforo; **K⁺¹:** Potasio; **Ca⁺²:** Calcio; **Mg⁺²:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica.

5. CONCLUSIONES

- La disponibilidad de nutrientes en el suelo del área de estudio en la zona alta de la microcuenca del río Puyo, no mostro diferencias significativas en cuanto a las bases intercambiables (K, Ca y Mg), disponibilidad de fosforo, porcentaje de materia orgánica, pH, acidez y aluminio intercambiable entre los sitios donde se encuentran los individuos de las dos especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, denotando que las propiedades químicas del suelo son homogéneas en la zona.
- El comportamiento de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa* en función de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos en el área de estudio de la microcuenca del río Puyo, mostraron diferencias significativas a favor de *O. cernua*, por lo queda demostrado que la especie tiene una mayor eficiencia fotoquímica y fotosintética con respecto a la especie *A. glandulosa*. Los resultados sugieren que la especie *O. cernua* tiene una mejor capacidad de aprovechar los recursos ambientales y una alta tolerancia para almacenar carbono, lo que la convierte en una especie idónea para reducir las altas concentraciones de CO₂ atmosférico.
- A través del análisis factorial de componentes principales y la correlación de Spearman queda demostrado la relación química del suelo y de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa* en respuesta a la asimilación o tasa fotosintética que presentan las dos especies. Se considera que ambas especies pueden ser utilizadas en programas de reforestación debido a su alta adaptabilidad y desarrollo en suelos ácidos y bajo en nutrientes.

6. RECOMENDACIONES

Realizar nuevos estudios en los que se puedan comparar los parámetros fotosintéticos y fotoquímicos de otras especies y en otro tipo de bosque 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.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, G. L., Escalante-Estrada, J. A., Fucikovsky-Zak, L., Tijerina-Chávez, L., & Engleman, E. M. (2005). ÁREA FOLIAR, TASA DE ASIMILACIÓN NETA, RENDIMIENTO Y DENSIDAD DE POBLACIÓN EN GIRASOL Leaf Area, Net Assimilation Rate, Yield and Plant Density in Sunflower. *Redalyc.Org*.
<https://www.redalyc.org/pdf/573/57311101001.pdf>
- Ahmed, O. H., Hussin, A., Ahmad, H. M. H., Rahim, A. A., & Majid, N. M. A. (2008). Enhancing the urea-N use efficiency in maize (*Zea mays*) cultivation on acid soils amended with zeolite and TSP. *TheScientificWorldJournal*, 8, 394–399.
<https://doi.org/10.1100/tsw.2008.68>
- 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
- Ávila, L. 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, L. 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>
- Báez, S., Salgado, S., Santiana, J., Cuesta, F., Peralvo, M., Galeas, R., Josse, C., Aguirre, Z., Navarro, G., Ferreira, W., Cornejo, X., Mogollon, H., Ulloa-Ulloa, C., León-yáñez, S., Stahl, B., & Toasa, G. (2010). *Propuesta Metodológica para la Representación Cartográfica de los Ecosistemas del Ecuador Continental*.
https://www.ambiente.gob.ec/wp-content/uploads/downloads/2012/07/Proyecto-Mapa-de-Vegetacio-n-del-Ecuador_Propuesta-Metodologica.pdf
- 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 CO₂ transport in C₃ 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>
- 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
- 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>
- 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
- 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>
- Díaz, N. V. P., & Núñez, A. C. (2016). Scientific articles, types of scientific research and productivity in health sciences. *Revista Ciencias de La Salud*, 14(1), 115–121.
<https://doi.org/10.12804/revsalud14.01.2016.10>
- Edwards, E. J., Osborne, C. P., Strömberg, C. A. E., Smith, S. A., & Consortium, C. G. (2010). The origins of C4 grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science. *Science*, 328(5978), 587–591.
- Edwards, G. E., & Baker, N. R. (1993). Can CO₂ 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). CO₂ Sensing and CO₂ 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
- 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>
- García, G. N., & García, 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=related:MtXI_wWGHJAJ:scholar.google.com/&ots=UQBdpcUwMY&sig=KZSuXB9Awxw9bfzTnc12rbD-OoU
- García, Q. Y., Arteaga-Crespo, Y., Torres-Navarrete, B., Robles-Morillo, M., Bravo-Medina, C., & Sarmiento-Rosero, A. (2020). Ecological quality of a forest in a state of succession based on structural parameters: A case study in an evergreen Amazonian-Andean forest, Ecuador. *Heliyon*, 6(7), e04592. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e04592>
- 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., Muñoz 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>
- Gentry, A. H. (1988). Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1), 1. <https://doi.org/10.2307/2399464>

- 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-)
- Grandtner, M. M., & Chevrette, J. (2014). *Dictionary of South American trees : nomenclature, taxonomy and ecology. Volume 2* (Vol. 2).
[https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=XALR11qzcLMC&oi=fnd&pg=PP1&dq=Grandtner,+M.+M.,+%26Chevrette,+J.+\(2013\).+Dictionary+of+trees,+volume+2:+South+America:+Nomenclature,+taxonomy+and+ecology:+Academic+Press.&ots=4AqflSqVma&sig=CaQHW23AeZ_8_Shnyxzx8](https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=XALR11qzcLMC&oi=fnd&pg=PP1&dq=Grandtner,+M.+M.,+%26Chevrette,+J.+(2013).+Dictionary+of+trees,+volume+2:+South+America:+Nomenclature,+taxonomy+and+ecology:+Academic+Press.&ots=4AqflSqVma&sig=CaQHW23AeZ_8_Shnyxzx8)
- 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 CO₂ 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>
- Iwuala, E., Odjegba, V., Sharma, V., & Alam, A. (2020). Drought stress modulates expression of

- aquaporin gene and photosynthetic efficiency in *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br. genotypes. *Current Plant Biology*, 21. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2019.100131>
- Jiménez, L., Gusmán, J., Capa-Mora, D., Quichimbo, P., Mezquida, E., Benito, M., & Rubio, A. (2017). Riqueza y diversidad vegetal en un bosque siempreverde piemontano en los Andes del sur del Ecuador. *Bosques Latitud Cero*, 7(1), 17–29. <https://revistas.unl.edu.ec/index.php/bosques/article/view/185>
- 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 CO₂ 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>
- Lasa, B., Tejo, P. M. A., Arrien, C. L., & Irigoyen, I. (2003). Implicaciones ecofisiológicas y agronómicas de la nutrición nitrogenada. *La Ecofisiología Vegetal: Una Ciencia de Síntesis*, 361–386.
- 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
- Marenco, R. A., VIEIRA, G., & GONÇALVES, J. F. de C. (2003). Leaf micronutrient concentrations and potential photosynthesis in *Ochroma pyramidale* established in a degraded land. *Acta Amazonica*, 33(1), 23–31. <https://doi.org/10.1590/1809-4392200331031>
- 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., Vialet-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>
- Medrano, G. H., Bota Salort, J., Cifre Llompart, J., Flexas Sans, J., Ribas Carbó, M., & Gulías León, J. (2007). Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas*, 43(43), 63. <https://doi.org/10.14198/ingeo2007.43.04>
- 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). *Experimentos en fisiología vegetal*. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/11144>
- 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>
- Myers, N., Mittermeyer, R. A., Mittermeyer, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000).

- Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858.
<https://doi.org/10.1038/35002501>
- Niinemets, Ü., Flexas, J., & Peñuelas, J. (2011). Evergreens favored by higher responsiveness to increased CO₂. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 26, Issue 3, pp. 136–142).
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.12.012>
- 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 correlación de los rangos de Spearman caracterización. *Revista Habanera de Ciencias Médicas*, 8(2). http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1729-519X2009000200017
- Palacios, W. A. (2011). *Familias y géneros arbóreos del Ecuador*. : MAE.
- Pérez, Á., Hernández, C., Romero-Saltos, H., & Valencia, R. (2014). *Árboles emblemáticos de Yasuní, Ecuador*. Escuela de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- 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>
- Pla, I. (2013). ANÁLISIS CRÍTICO DE LA CALIDAD DE SUELOS Y DE SUS INDICADORES CRITICAL ANALYSIS OF SOIL QUALITY AND ITS INDICATORS. In *Suelos Ecuatoriales* (Vol. 43, Issue 1).
http://unicauca.edu.co/revistas/index.php/suelos_ecuatoriales/article/view/48
- 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>
- 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
- 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>
- Sivaram, A. K., Logeshwaran, P., Lockington, R., Naidu, R., & Megharaj, M. (2020). The impact of low molecular weight organic acids from plants with C3 and C4 photosystems on the rhizoremediation of polycyclic aromatic hydrocarbons contaminated soil. *Environmental Technology and Innovation*, 19. <https://doi.org/10.1016/j.eti.2020.100957>
- 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>
- Tucumán, Y., Juan, A., Buedo, S. E., & Prado, F. E. (2017). Caracterización fotosintética en plantas jóvenes y adultas de *Alnus acuminata* (“ aliso del cerro ”) en las. *Lilloa*, 54(1), 41–57. <http://www.lillo.org.ar/journals/index.php/lilloa/article/view/80>
- Valencia, R., Balslev, H., & Paz Y Miño C, G. (1994). High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *BIODIVERSITY AND CONSERVATION*, 3(1), 21–28.

<https://doi.org/10.1007/BF00115330>

- 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>
- von Uexküll, H. R., & Mutert, E. (1995). Global extent, development and economic impact of acid soils. *Plant and Soil*, 171(1), 1–15. <https://doi.org/10.1007/BF00009558>
- 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
- 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>
- 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>
- Zhang, T., Li, F. Y., Shi, C., Li, Y., Tang, S., & Baoyin, T. (2020). Enhancement of nutrient resorption efficiency increases plant production and helps maintain soil nutrients under summer grazing in a semi-arid steppe. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 292. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106840>

Zotz, G., & Winter, K. (1994). Photosynthesis of a tropical canopy tree, *Ceiba pentandra*, in a lowland forest in Panama. In *academic.oup.com*. <http://treephys.oxfordjournals.org/>

8. ANEXOS

Anexo 1. Estadísticos descriptivos de la composición química del suelo de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo

| | | Media \pm | Desviación estándar | Error estándar | 95% del intervalo de confianza para la media | | Mínimo | Máximo |
|----------------------|----------------------|--------------------|---------------------|----------------|--|-----------------|--------|--------|
| | | | | | Límite inferior | Límite superior | | |
| pH | <i>O. cernua</i> | 4,295 \pm 0,210 | | 0,086 | 4,074 | 4,516 | 3,920 | 4,490 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 4,223 \pm 0,304 | | 0,124 | 3,904 | 4,542 | 3,940 | 4,590 |
| Acidez (Al+H) | <i>O. cernua</i> | 1,273 \pm 0,830 | | 0,339 | 0,402 | 2,144 | 0,480 | 2,710 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 1,465 \pm 1,203 | | 0,491 | 0,202 | 2,728 | 0,480 | 3,190 |
| Al | <i>O. cernua</i> | 0,435 \pm 0,251 | | 0,102 | 0,172 | 0,698 | 0,190 | 0,870 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 0,270 \pm 0,153 | | 0,062 | 0,109 | 0,430 | 0,060 | 0,390 |
| P | <i>O. cernua</i> | 2,725 \pm 1,510 | | 0,616 | 1,141 | 4,309 | 1,030 | 4,980 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 4,855 \pm 2,896 | | 1,182 | 1,816 | 7,894 | 1,600 | 9,680 |
| K | <i>O. cernua</i> | 0,085 \pm 0,079 | | 0,032 | 0,002 | 0,168 | 0,010 | 0,210 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 0,052 \pm 0,044 | | 0,018 | 0,005 | 0,098 | 0,010 | 0,130 |
| Ca | <i>O. cernua</i> | 1,008 \pm 0,414 | | 0,169 | 0,574 | 1,443 | 0,520 | 1,630 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 0,898 \pm 0,349 | | 0,142 | 0,531 | 1,265 | 0,490 | 1,440 |
| Mg | <i>O. cernua</i> | 0,345 \pm 0,100 | | 0,041 | 0,240 | 0,450 | 0,230 | 0,490 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 0,295 \pm 0,115 | | 0,047 | 0,174 | 0,416 | 0,180 | 0,500 |
| MO | <i>O. cernua</i> | 20,136 \pm 4,541 | | 1,854 | 15,371 | 24,901 | 16,230 | 26,970 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 18,728 \pm 5,476 | | 2,236 | 12,981 | 24,475 | 12,852 | 25,490 |

Leyenda:

pH: Potencial de hidrogeno; **Al⁺³+H⁺¹:** Acidez intercambiable; **Al⁺³:** Aluminio intercambiable; **P:** Fosforo; **K⁺¹:** Potasio; **Ca⁺²:** Calcio; **Mg⁺²:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica.

Anexo 2. ANOVA de la composición química del suelo de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo

| | | Suma de cuadrados | gl | Media cuadrática | F | Sig. |
|----------------------|------------------|-------------------|----|------------------|-------|-------|
| pH | Entre grupos | 0,015 | 1 | 0,015 | 0,226 | 0,645 |
| | Dentro de grupos | 0,683 | 10 | 0,068 | | |
| Acidez (Al+H) | Entre grupos | 0,110 | 1 | 0,110 | 0,103 | 0,755 |
| | Dentro de grupos | 10,684 | 10 | 1,068 | | |
| Al | Entre grupos | 0,082 | 1 | 0,082 | 1,895 | 0,199 |
| | Dentro de grupos | 0,431 | 10 | 0,043 | | |
| P | Entre grupos | 13,611 | 1 | 13,611 | 2,552 | 0,141 |
| | Dentro de grupos | 53,333 | 10 | 5,333 | | |
| K | Entre grupos | 0,003 | 1 | 0,003 | 0,808 | 0,390 |
| | Dentro de grupos | 0,041 | 10 | 0,004 | | |
| Ca | Entre grupos | 0,036 | 1 | 0,036 | 0,247 | 0,630 |
| | Dentro de grupos | 1,468 | 10 | 0,147 | | |
| Mg | Entre grupos | 0,008 | 1 | 0,008 | 0,646 | 0,440 |
| | Dentro de grupos | 0,116 | 10 | 0,012 | | |
| MO | Entre grupos | 5,944 | 1 | 5,944 | 0,235 | 0,638 |
| | Dentro de grupos | 253,037 | 10 | 25,304 | | |

Leyenda:

pH: Potencial de hidrogeno; **Al⁺³+H⁺¹:** Acidez intercambiable; **Al⁺³:** Aluminio intercambiable; **P:** Fosforo; **K⁺¹:** Potasio; **Ca⁺²:** Calcio; **Mg⁺²:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica.

Anexo 3. Estadísticos descriptivos de los parámetros fotosintéticos de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo

| | | Media \pm | Desviación estándar | Error estándar | 95% del intervalo de confianza para la media | | Mínimo | Máximo |
|----------------|----------------------|----------------------|---------------------|----------------|--|-----------------|---------|---------|
| | | | | | Límite inferior | Límite superior | | |
| E | <i>O. cernua</i> | 1,575 \pm 0,330 | | 0,135 | 1,228 | 1,922 | 1,090 | 1,920 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 1,438 \pm 0,441 | | 0,221 | 0,735 | 2,140 | 0,950 | 1,980 |
| Gs | <i>O. cernua</i> | 0,492 \pm 0,101 | | 0,041 | 0,386 | 0,598 | 0,350 | 0,590 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 0,265 \pm 0,144 | | 0,072 | 0,036 | 0,494 | 0,120 | 0,440 |
| A | <i>O. cernua</i> | 10,625 \pm 2,522 | | 1,030 | 7,978 | 13,272 | 7,390 | 14,070 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 1,460 \pm 0,603 | | 0,302 | 0,500 | 2,420 | 1,110 | 2,360 |
| Ci | <i>O. cernua</i> | 334,167 \pm 13,497 | | 5,510 | 320,003 | 348,331 | 320,000 | 359,000 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 430,000 \pm 10,708 | | 5,354 | 412,961 | 447,039 | 416,000 | 442,000 |
| Gm | <i>O. cernua</i> | 0,032 \pm 0,008 | | 0,003 | 0,023 | 0,041 | 0,021 | 0,044 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 0,004 \pm 0,001 | | 0,001 | 0,002 | 0,006 | 0,003 | 0,006 |
| F' | <i>O. cernua</i> | 283,833 \pm 62,179 | | 25,384 | 218,581 | 349,086 | 208,000 | 385,000 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 374,500 \pm 27,982 | | 13,991 | 329,974 | 419,026 | 337,000 | 404,000 |
| Fm' | <i>O. cernua</i> | 333,000 \pm 63,548 | | 25,944 | 266,310 | 399,690 | 252,000 | 440,000 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 390,000 \pm 22,935 | | 11,467 | 353,506 | 426,494 | 360,000 | 415,000 |
| Fo' | <i>O. cernua</i> | 204,833 \pm 30,760 | | 12,558 | 172,553 | 237,114 | 160,000 | 239,000 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 244,250 \pm 9,359 | | 4,679 | 229,358 | 259,142 | 235,000 | 255,000 |
| phiPSII | <i>O. cernua</i> | 0,151 \pm 0,030 | | 0,012 | 0,119 | 0,183 | 0,109 | 0,190 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 0,040 \pm 0,016 | | 0,008 | 0,015 | 0,065 | 0,026 | 0,063 |
| ETR | <i>O. cernua</i> | 94,867 \pm 20,225 | | 8,257 | 73,642 | 116,091 | 66,200 | 120,800 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 25,125 \pm 10,040 | | 5,020 | 9,149 | 41,101 | 16,400 | 39,600 |
| qP | <i>O. cernua</i> | 0,404 \pm 0,090 | | 0,037 | 0,310 | 0,499 | 0,289 | 0,504 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 0,130 \pm 0,048 | | 0,024 | 0,054 | 0,205 | 0,073 | 0,184 |
| qN | <i>O. cernua</i> | 0,822 \pm 0,036 | | 0,015 | 0,784 | 0,860 | 0,756 | 0,852 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 0,861 \pm 0,005 | | 0,002 | 0,854 | 0,868 | 0,856 | 0,867 |
| NPQ | <i>O. cernua</i> | 1,780 \pm 0,230 | | 0,094 | 1,539 | 2,021 | 1,410 | 2,030 |
| | <i>A. glandulosa</i> | 2,295 \pm 0,104 | | 0,052 | 2,130 | 2,460 | 2,170 | 2,390 |

Leyenda:

Tasa transpiración; (**Gs**): Conductancia estomatal; (**A**): Asimilación o tasa fotosintética; (**Ci**): concentración de CO₂ 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 4. ANOVA de los parámetros fotosintéticos de las especies *O. cernua* y *A. glandulosa*, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo

| | | Suma de cuadrados | gl | Media cuadrática | F | Sig. |
|----------------|------------------|-------------------|----|------------------|---------|-------|
| E | Entre grupos | 0,045 | 1 | 0,045 | 0,321 | 0,586 |
| | Dentro de grupos | 1,130 | 8 | 0,141 | | |
| Gs | Entre grupos | 0,123 | 1 | 0,123 | 8,731 | 0,018 |
| | Dentro de grupos | 0,113 | 8 | 0,014 | | |
| A | Entre grupos | 201,593 | 1 | 201,593 | 49,025 | 0,000 |
| | Dentro de grupos | 32,896 | 8 | 4,112 | | |
| Ci | Entre grupos | 22.041,667 | 1 | 22.041,667 | 140,523 | 0,000 |
| | Dentro de grupos | 1.254,833 | 8 | 156,854 | | |
| Gm | Entre grupos | 0,002 | 1 | 0,002 | 41,354 | 0,000 |
| | Dentro de grupos | 0,000 | 8 | 0,000 | | |
| F' | Entre grupos | 19.729,067 | 1 | 19.729,067 | 7,280 | 0,027 |
| | Dentro de grupos | 21.679,833 | 8 | 2.709,979 | | |
| Fm' | Entre grupos | 7.797,600 | 1 | 7.797,600 | 2,865 | 0,129 |
| | Dentro de grupos | 21.770,000 | 8 | 2.721,250 | | |
| Fo' | Entre grupos | 3.728,817 | 1 | 3.728,817 | 5,974 | 0,040 |
| | Dentro de grupos | 4.993,583 | 8 | 624,198 | | |
| phiPSII | Entre grupos | 0,029 | 1 | 0,029 | 44,061 | 0,000 |
| | Dentro de grupos | 0,005 | 8 | 0,001 | | |
| ETR | Entre grupos | 11.673,360 | 1 | 11.673,360 | 39,780 | 0,000 |
| | Dentro de grupos | 2.347,601 | 8 | 293,450 | | |
| qP | Entre grupos | 0,181 | 1 | 0,181 | 30,612 | 0,001 |
| | Dentro de grupos | 0,047 | 8 | 0,006 | | |
| qN | Entre grupos | 0,004 | 1 | 0,004 | 4,514 | 0,066 |
| | Dentro de grupos | 0,006 | 8 | 0,001 | | |
| NPQ | Entre grupos | 0,637 | 1 | 0,637 | 17,175 | 0,003 |
| | Dentro de grupos | 0,297 | 8 | 0,037 | | |

Leyenda:

(**E**): Tasa transpiración; (**Gs**): Conductancia estomatal; (**A**): Asimilación o tasa fotosintética; (**Ci**): concentración de CO₂ 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. Matriz de componente principales de los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de las especies *O. cernua*, *A. glandulosa* y parámetros químicos del suelo en la zona alta de la microcuenca del río Puyo

| | Componentes | | | |
|---------|-------------|----------|---------|----------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| A | 0,3148 | | | |
| Ci | -0,29975 | | | |
| Gm | 0,31458 | | | |
| phiPSII | 0,31301 | | | |
| ETR | 0,31475 | | | |
| qP | 0,30221 | | | |
| NPQ | -0,24724 | | | |
| K | -0,24544 | | | |
| Mg | -0,23819 | | | |
| MO | -0,2302 | | | |
| alpha | | 0,30827 | | |
| ETRmax | | -0,25215 | | |
| Im | | 0,37071 | | |
| qN | | -0,3078 | | |
| P | | 0,3762 | | |
| Ca | | 0,35661 | | |
| pH | | | -0,3427 | |
| Acidez | | | 0,51116 | |
| Al | | | 0,47912 | |
| Ik | | | | -0,36743 |
| E | | | | 0,58339 |
| Gs | | | | 0,38268 |

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 CO₂ 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⁺³+H⁺¹:** Acidez intercambiable; **Al⁺³:** Aluminio intercambiable; **P:** Fosforo; **K⁺¹:** Potasio; **Ca⁺²:** Calcio; **Mg⁺²:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica.

Anexo 6: Anexo fotográfico



Recolección de muestras de suelo para la determinación de N, P, K



Medición de fotosíntesis y fotoquímica en las dos especies