



**UNIVERSIDAD ESTATAL AMAZÓNICA**

**CENTRO DE POSTGRADOS**

**MAESTRÍA EN SILVICULTURA**

***MENCIÓN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE RECURSOS  
FORESTALES***

**TÍTULO A OBTENER: MAGÍSTER EN SILVICULTURA**

**Proyecto de Innovación**

**PARÁMETROS FOTOSINTÉTICOS DE DOS ESPECIES DE *INGA* EN  
CONDICIONES EDÁFICAS DISTRÓFICAS EN UN BOSQUE  
SIEMPREVERDE PIEMONTANO DE LA AMAZONIA ECUATORIANA.**

**Autor**

**Daniel Santiago Paguay Sayay**

**Director**

**Dr. Carlos Alfredo Bravo Medina, Ph.D**

**Pastaza – Ecuador**

**2020**

## DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y CESIÓN DE DERECHOS

Yo, Daniel Santiago Paguay Sayay con cédula de identidad 1600506214 declaro ante las autoridades educativas de la Universidad Estatal Amazónica, que el contenido del Proyecto de innovación titulado: *“Parámetros fotosintéticos de dos especies de Inga en condiciones edáficas distróficas en un bosque Siempreverde Piemontano de la Amazonia ecuatoriana”*, es absolutamente original, auténtico y personal.

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



---

Ing. Daniel Santiago Paguay Sayay  
C.I. 1600506214  
**AUTOR**

# CERTIFICADO DE APROBACIÓN POR TRIBUNAL DE SUSTENTACIÓN

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

El presente Trabajo de Titulación: “**PARÁMETROS FOTOSINTÉTICOS DE DOS ESPECIES DE INGA EN CONDICIONES EDÁFICAS DISTRÓFICAS EN UN BOSQUE SIEMPREVERDE PIEMONTANO DE LA AMAZONIA ECUATORIANA**”, bajo la responsabilidad del egresado **DANIEL SANTIAGO PAGUAY SAYAY**, ha sido meticulosamente revisado, autorizando su presentación a la Defensa Pública:

### MIEMBROS DEL TRIBUNAL



Firmado digitalmente por  
**YASIEL ARTEAGA CRESPO**

Dr. C. Yasiel Arteaga Crespo, PhD

### PRESIDENTE DEL TRIBUNAL

**DIEGO  
GUTIERREZ  
DEL POZO**

Digitally signed by DIEGO GUTIERREZ DEL POZO  
DN: c=EC, o=BANCO CENTRAL DEL ECUADOR, ou=ENTIDAD DE CERTIFICACION DE INFORMACION-ECIBCE, l=QUITO, SERIALNUMBER=0000603956 + CN=DIEGO GUTIERREZ DEL POZO  
Reason: I am the author of this document  
Location: your signing location here  
Date: 2021.02.25 17:45:53-05'00'  
Foxit Reader Version: 10.1.1

Dr. C. Diego Gutiérrez Del Pozo, PhD

### MIEMBRO 1 DEL TRIBUNAL

**EDISON  
ROBERTO  
SUNTASIG  
NEGRETE**

Firmado digitalmente por EDISON ROBERTO SUNTASIG NEGRETE  
Fecha: 2021.02.19 10:32:35 -05'00'

MSc. Edison Roberto Suntasig Negrete

### MIEMBRO 2 DEL TRIBUNAL



# UNIVERSIDAD ESTATAL AMAZÓNICA

## Centro de Postgrados

### AVAL

Quien suscribe Dr. C Alfredo Bravo Medina, PhD., Director del trabajo de titulación, modalidad Proyecto de innovación titulado: **“PARÁMETROS FOTOSINTÉTICOS DE DOS ESPECIES DE INGA EN CONDICIONES EDÁFICAS DISTRÓFICAS EN UN BOSQUE SIEMPREVERDE PIEMONTANO DE LA AMAZONIA ECUATORIANA”** a cargo del **Ing. Daniel Santiago Paguay Sayay** egresado de la segunda cohorte de la Maestría en Silvicultura mención Manejo y Conservación de Recursos Forestales de la Universidad Estatal Amazónica.

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

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

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

Atentamente,

**CARLOS  
ALFREDO  
BRAVO  
MEDINA**

Firmado digitalmente por CARLOS  
ALFREDO BRAVO MEDINA  
DN: cn=CARLOS ALFREDO  
BRAVO MEDINA c=EC  
o=SECURITY DATA S.A. 2  
ou=ENTIDAD DE CERTIFICACION  
DE INFORMACION  
Motivo: Soy el autor de este  
documento  
Ubicación:  
Fecha: 2021-03-01 17:18-05:00

---

Dr. C Alfredo Bravo Medina, PhD.  
**DIRECTOR DE TESIS**  
**DOCENTE TITULAR UNIVERSIDAD ESTATAL AMAZÓNICA**



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

**SISTEMA ANTIPLAGIO URKUND**

**OFICIO N° 001-CBM-UEA-2021**

Puyo, 16 de febrero de 2021

Por medio del presente **CERTIFICO** que, el trabajo de titulación **“PARÁMETROS FOTOSINTÉTICOS DE DOS ESPECIES DE INGA EN CONDICIONES EDÁFICAS DISTRÓFICAS EN UN BOSQUE SIEMPREVERDE PIEMONTANO DE LA AMAZONIA ECUATORIANA”**, correspondiente al Ing. **DANIEL SANTIAGO PAGUAY SAYA**, con cédula 1600506214, de la maestría en Silvicultura Mención Manejo y Conservación de Recursos Forestales cuyo director del proyecto es el Dr.C Alfredo Bravo Medina, 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

**CARLOS  
ALFREDO  
BRAVO  
MEDINA**

Firmado digitalmente porCARLOS  
ALFREDO BRAVO MEDINA  
DN: cn=CARLOS ALFREDO  
BRAVO MEDINA c=EC  
o=SECURITY DATA S.A. 2  
ou=ENTIDAD DE CERTIFICACION  
DE INFORMACION  
Motivo:Soy el autor de este  
documento  
Ubicación:  
Fecha:2021-03-01 17:18-05:00

---

Dr.C Alfredo Bravo Medina, PhD.  
**DIRECTOR DEL PROYECTO DE TITULACIÓN**

## AGRADECIMIENTO

*Entendiendo que tú eres el único Dios que existe te quiero dar las gracias por darme la oportunidad de disfrutar de toda tu creación, a la vez por ser una inspiración en mi vida para superarme cada día y seguir alcanzando las metas y sueños que has puesto en mí.*

*A mis padres, **Andrea Sayay Pílamunga y Pedro Paguay Quito** quienes, con sus consejos y la confianza puesto en mí han hecho que pueda llegar a cumplir una meta más en mi vida.*

*Agradezco al **Dr. Carlos Bravo Medina** quien siempre me ha brindado sus consejos para ser cada día una mejor persona y profesional. A la vez, por su apoyo para poder realizar mi trabajo de titulación y quien con mucha paciencia y dedicación me supo colaborar con sus revisiones y recomendaciones.*

*Daniel Santiago Paguay Sayay*

## DEDICATORIA

Mi tesis la dedico a mis queridos padres **Andrea Sayay Pilamunga** y **Pedro Paguay Quito**, quienes me han apoyado en tener un mejor futuro, sin importar las circunstancias por las cuales hayamos pasado siempre me brindaron su apoyo incondicional en culminar mi maestría y proyecto.

A la prestigiosa **Universidad Estatal Amazónica** que me abrió las puertas para poder ser parte de ella y formarme como profesional, mediante el personal especializado en impartir cada uno de los conocimientos, con mucha pasión y paciencia teniendo en mente que somos y seremos la generación que mejorará la situación de nuestro país.

Daniel Santiago Paguay Sayay

## RESUMEN

Con la finalidad de conocer el desempeño fotosintético de dos especies de *Inga*, se evaluó el ambiente edáfico, el intercambio gaseoso (tasa de transpiración, E; conductancia estomática,  $g_s$ ; tasa fotosintética, A; conductancia mesofilar,  $g_m$ ; concentración intercelular de  $CO_2$ ,  $C_i$ ) y la actividad fotoquímica (eficiencia cuántica máxima del PSII,  $F_v/F_m$ ; eficiencia cuántica de PSII,  $\Phi_{PSII}$ ; tasa de transporte de electrones, ETR; coeficiente de extinción no fotoquímica, NPQ) de dos especies de *Inga* (*Inga multinervis* e *Inga velutina*) creciendo en un ambiente distrófico en un bosque siempreverde piemontano de la Amazonía ecuatoriana. Se encontraron diferencias significativas en los parámetros fotosintéticos entre las especies evaluadas, encontrándose las mayores  $g_s$ , y ETR,  $\Phi_{PSII}$  en *I. velutina*. Las condiciones edáficas del área de estudio presentó unas condiciones físicas adecuadas, es decir, una baja densidad aparente, una alta conductividad hidráulica saturada, adecuada distribución de tamaño de poros con alta porosidad total, macroporosidad y poros de retención que en términos prácticos propicia un ambiente físico óptimo que facilita la penetración, movimiento y retención de agua en el suelo, un adecuado balance aire:agua, permitiendo cumplir con la función de soporte para el crecimiento de las raíces y de las plantas. Mientras que las propiedades químicas en el suelo en ambas profundidades definen un ambiente edáfico muy ácido, alta acidez intercambiable, alto contenido de materia orgánica (MO), baja disponibilidad de P, y de base intercambiables ( $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ) característico de suelos amazónicos. De todas las variables edáficas y fotosintéticas analizadas, se observó que en ambas especies (*I. velutina* e *I. multinervis*) las correlaciones son con las mismas variables como: Al, MO, P, K, Mg con fluorescencia mínima ( $F_o$ ) y fluorescencia máxima ( $F_m$ ). Los resultados sugieren que *I. velutina* tuvo una mayor eficiencia fotosintética y por tanto podría tener una mayor capacidad de almacenar carbono en ambientes distróficos.

**Palabras claves:** Fotosíntesis, fluorescencia, edáfico, *Inga multinervis*, *Inga velutina*, amazonia ecuatoriana, distróficos.



## ABSTRACT

In order to know the photosynthetic performance of two *Inga* species growing in a dystrophic environment, were assessed soil edaphic properties, the gas exchange (transpiration rate, E; stomatal conductance,  $g_s$ ; photosynthetic rate, A; mesophyll conductance,  $g_m$ ; intercellular CO<sub>2</sub> concentration,  $C_i$ ) and photochemical activity (maximum quantum efficiency of PSII;  $F_v/F_m$ , quantum yield of PSII;  $\Phi_{PSII}$ , electron transport rate; ETR, quenching non-photochemical; NPQ) of *Inga multinervis* and *Inga velutina* in an Evergreen Piemontano forest of the Ecuadorian Amazon. A significant difference in the photosynthetic parameters were found between the evaluated species, the largest being  $g_s$ , and ETR,  $\Phi_{PSII}$  in *I. velutina*. The edaphic conditions of the study area showed adequate physical conditions, e.i. a low apparent density, a high saturated hydraulic conductivity, an adequate pore size distribution with high total porosity, macroporosity and retention pores that in practical terms favors an environment optimal physique that facilitates the penetration, movement and retention of water in the soil, an adequate air: water balance, allowing it to fulfill the function of support for the growth of roots and plants. While the soil chemical properties at both depths define a very acidic edaphic environment, high exchangeable acidity, high content of organic matter (MO), low availability of P, and exchangeable bases ( $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ) characteristic of Amazonian soils. Of all the edaphic and photosynthetic variables analyzed, it was observed that in both species (*I. velutina* and *I. multinervis*) the correlations are with the same variables such as: Al, MO, P, K, Mg with minimal fluorescence ( $F_o$ ) and fluorescence maximum ( $F_m$ ). The results suggest that *I. velutina* had a higher photosynthetic efficiency and therefore could have a greater capacity to store carbon in dystrophic environments

**Key words:** Photosynthesis, Fluorescence, soil edaphic, *Inga multinervis*, *Inga velutina*, Ecuadorian Amazon, dystrophic.

## TABLA DE CONTENIDOS

DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y CESIÓN DE DERECHOS.....	I
CERTIFICADO DE APROBACIÓN POR TRIBUNAL DE SUSTENTACIÓN .....	II
AVAL .....	III
CERTIFICADO DEL SISTEMA ANTIPLAGIO .....	IV
AGRADECIMIENTO .....	V
DEDICATORIA.....	VI
RESUMEN .....	VII
ABSTRACT .....	VIII
TABLA DE CONTENIDOS .....	IX
ABREVIATURAS.....	XI
CAPÍTULO 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
CAPÍTULO II .....	4
2. REVISIÓN BIBLIOGRAFICA .....	4
2.1. LA REGIÓN AMAZÓNICA ECUATORIANA .....	4
2.2. CARACTERÍSTICAS DE LOS SUELOS AMAZÓNICOS .....	4
2.3. BOSQUE SIEMPREVERDE PIEMONTANO DE LA AMAZONÍA ECUATORIANA.....	5
2.4. CARACTERIZACIÓN DE LAS INGAS.....	6
2.5. FOTOSÍNTESIS .....	7
2.6. FACTORES AMBIENTALES QUE AFECTAN LA ACTIVIDAD FOTOSINTÉTICA.....	11
2.7. EFICIENCIA FOTOQUÍMICA .....	11
2.8. INTERCAMBIO GASEOSO Y CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA .....	13
2.9. NUTRIENTES DEL SUELO Y SU RELACIÓN CON LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA.....	14
CAPÍTULO III.....	17
3. MATERIALES Y MÉTODOS .....	17
3.1. LOCALIZACIÓN.....	17
3.2. TIPO DE INVESTIGACIÓN .....	18

3.3.	<b>MÉTODO DE INVESTIGACIÓN</b> .....	18
3.4.	<b>TRATAMIENTO DE DATOS</b> .....	18
	a) <b>Selección de individuos</b> .....	18
	b) <b>Medición <i>in situ</i> de parámetros fotosintéticos</b> .....	19
	c) <b>Curvas de luz (ETR vs PAR)</b> .....	21
	d) <b>Determinación de parámetros físicos y químicos del suelo</b> .....	22
	e) <b>Procesamiento y análisis de datos</b> .....	23
	f) <b>Variables estudiadas</b> .....	24
3.5.	<b>RECURSOS HUMANOS Y MATERIALES</b> .....	24
	a) <b>Recursos humanos</b> .....	24
	b) <b>Recursos materiales</b> .....	25
<b>CAPITULO IV</b> .....		<b>26</b>
4.	<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b> .....	<b>26</b>
4.1.	<b>Caracterización edáfica de la zona de estudio (bosque primario de la estación Científica Pindo Mirador)</b> .....	26
4.2.	<b>Caracterización físico-químico del suelo en parcelas con <i>I. velutina</i> e <i>I. multinervis</i>, en el bosque primario de la Estación científica Pindo Mirador</b> .....	27
4.3.	<b>Parámetros de las curvas de inducción (ETR vs PAR) de <i>I. multinervis</i> e <i>I. velutina</i></b> .....	36
4.4.	<b>Curvas de respuesta del rendimiento cuántico de PSII (<math>\Phi_{PSII}</math>) a la PAR en las especies <i>I. multinervis</i> (a) e <i>I. velutina</i> (b)</b> . .....	38
4.5.	<b>Parámetros instantáneos de intercambio gaseoso acoplados a medidas simultaneas de fluorescencia en <i>I. multinervis</i> e <i>I. velutina</i></b> .....	39
	• <b>Intercambio gaseoso (determinadas con el IRGA)</b> .....	39
	• <b>Actividad fotoquímica del PSII (determinadas con fluorescencia)</b> .....	42
4.6.	<b>Asociación de parámetros fotoquímicos, fotosintéticos y edáficos de la especie <i>I. multinervis</i> de un bosque siempreverde piemontano</b> . .....	44
4.7.	<b>Asociación de parámetros fotoquímicos, fotosintéticos y edáficos de la especie <i>I. velutina</i> de un bosque siempreverde piemontano</b> . .....	47
5.	<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>49</b>
6.	<b>RECOMENDACIONES</b> .....	<b>50</b>
7.	<b>BIBLIOGRAFIA</b> .....	<b>51</b>
<b>ANEXOS</b> .....		<b>59</b>

## ABREVIATURAS

- A/PAR:** Curva de respuesta de la fotosíntesis a PAR
- A:** Tasa neta fotosintética
- A<sub>max</sub>:** Tasa de fotosíntesis máxima
- ATP:** Adenosín trifosfato
- C<sub>i</sub>:** Concentración de CO<sub>2</sub> intercelular
- Cl<sub>a</sub>:** Clorofila a
- DAP:** Diámetro a nivel del pecho
- E:** Tasa de transpiración
- ETR vs PAR:** Curvas de luz
- ETR:** Tasa de transporte de electrones
- ETR<sub>MAX</sub>:** Máximo de ETR en las condiciones actuales adaptadas a la luz
- EUN:** Uso de los nutrientes ( )
- F':** Fluorescencia en condiciones de estado estable,
- F<sub>m</sub>:** Fluorescencia máxima
- F<sub>o</sub>:** Fluorescencia mínima
- F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>:** Eficiencia cuántica máxima del PSII
- gm:** Conductancia mesofílar
- g<sub>s</sub>:** Conductancia estomática
- Hc:** Altura comercial
- Ht:** Altura total
- IG:** Intercambio de gases
- Ik:** punto de saturación de luz
- Im:** intensidad de luz saturante donde se alcanza ETR<sub>MAX</sub>
- IRGA:** Analizador infrarrojo de gases
- K:** Potasio
- LHC:** Complejo colector de luz
- Mg:** Magnesio
- MO:** Materia orgánica
- NADPH:** nicotinamida adenina dinucleótido fosfato
- NPQ:** Coeficiente de extinción no fotoquímico, coeficiente de Strn-Volmer
- P:** Fósforo

**PAR:** Radiación fotosintética activa

**PNUE:** Eficiencia del uso de nitrógeno fotosintético

**PSI:** Fotosistema I

**PSII:** Fotosistema II

**$q_N$ :** Coeficiente de extinción no fotoquímica

**$q_P$ :** Coeficiente de extinción fotoquímica

**RCL:** Curvas rápidas de luz

**RuBisCO:** Ribulosa 1,5 bisfosfato carboxilasa-oxigenasa

**RuBP:** Ribulosa 1,5 bisfosfato;),

**$\alpha$ :** Pendiente de la región lineal de las curvas de Inducción ETR vs PAR

**$\Phi_{PSII}$ :** Eficiencia cuántica del PSII

**3GAP:** 3-fosfogliceraldehído

**3PGA:** Ácido fosfoglicérico

## CAPÍTULO I

### 1. INTRODUCCIÓN

La Amazonia constituye una de las zonas con mayor biodiversidad (8% de las especies del mundo), con una gran riqueza de recursos naturales y forma parte del llamado pulmón de la tierra, donde se cumple gran parte del ciclo del carbono, que es crucial para la ecología del planeta y el clima (Bravo et al., 2017). Como parte de ello la Amazonia ecuatoriana que se ubica en un área de transición entre los Andes y la Cordillera Real Oriental, que se define en una gran cantidad de ecosistemas con un total de 25, entre ellos se encuentra el Bosque siempreverde de penillanura en el sector Tigre-Pastaza (Ministerio del Ambiente del Ecuador-MAE, 2012). Estos ecosistemas aportan un sin número de funciones ambientales que contribuyen a mitigar el cambio climático, ya que son sumideros de carbono y reguladores del clima (Zha et al., 2016). Además, dentro de los bosques tropicales en general, existen cientos de variedades en un área muy reducida, dando origen a una gran diversidad de especies con distintas morfologías y fisiología.

Por tal razón, el desafío es grande ya que se conoce muy poco de los bosques tropicales. A pesar del avance de la deforestación y cambio del ambiente muchos científicos han puesto en marcha el inicio de varios estudios como el de transpiración, respiración de especies y especialmente la fotosíntesis (Andrade, 2005), este último es afectado directamente por diversos factores como el tipo de especie perenne o caducifolia, edad fisiológica, temperatura, disponibilidad de nutrientes, luz, entre otros (Marenco et al., 2001).

La fotosíntesis se define como un proceso de oxidación-reducción, en el cual el  $H_2O$  se oxida a  $O_2$  y las clorofilas absorben la energía lumínica y a través de las reacciones fotoquímicas la transforman a energía química en forma de ATP y poder reductor (NADPH), los cuales son utilizados en las reacciones bioquímicas o de carbono para reducir el  $CO_2$  a carbohidratos (Gliessman, 2007). El correcto funcionamiento de la fotosíntesis es de vital importancia para el desarrollo de las plantas, para los ecosistemas y el planeta. Dentro de dichos ecosistemas, los bosques cumplen con la función indispensable del secuestro de carbono; sin embargo, dicha función puede ser afectada por factores endógenos y/o exógenos, que por consiguiente conlleva a que la planta no pueda desarrollar con normalidad la fotosíntesis (Marenco et al., 2001).

Entendiendo la complejidad y la importancia de la fotosíntesis, la Amazonia con una extensa área donde se encuentran bosques que representan un importante ecosistema de fijación de CO<sub>2</sub> y con su gran diversidad de recursos, es necesario su estudio desde el punto de vista fotosintético; lamentablemente ha sido afectado por distintas actividades naturales y antrópicas lo cual ha conllevado a la disminución de distintos servicios ecosistémicos (López et al., 2013). Lo cual se refleja en la pérdida de 140000 – 300000 hectáreas de bosque al año, siendo un 80% de la Amazonía (Rioseco, 2010).

En los bosques de Ecuador, Colombia, Perú y resto de países de América Tropical se puede encontrar especies del género *Inga* que cumplen un papel ecológico importante dentro de los ecosistemas. *Inga* es un género de árboles y arbustos tropicales-subtropicales, miembro de la infrafamilia Ingeae de las leguminosas. Este género, cuenta con un registro de 3000 especies y se pueden encontrar en su mayoría en laderas bajas y medias. Dicho género son árboles y arbustos, con una copa globosa y frondosa, hojas paripinnadas, con 2 a 12 folíolos, de distintas formas y tamaños; el arreglo de las láminas foliares y el diseño de ramificaciones son comunes a través del género. En el caso de la inflorescencia es un simple racimo o punta y se puede encontrar en distintos tamaños. Todas las especies del género *Inga* posee una legumbre (De la Torre, 2008). El género *Inga* produce nódulos en las raíces los cuales contienen bacterias fijadoras de nitrógeno del género *Rhizobium* y las raíces se asocian con hongos micorrizas. La fijación de nitrógeno provee abono orgánico con alto contenido de nitrógeno, así como de otros nutrientes, y las asociaciones micorrizas probablemente permiten a las plantas reciclar el fósforo, uno de los mayores nutrientes limitados en el ecosistema del bosque tropical lluvioso. El abono orgánico permanente producido por las hojas se descompone lentamente y provee una liberación sostenida de nutrientes y también causa el efecto de mantener las raíces en la capa superior del suelo justo debajo del abono (Córdova, 2018).

En los bosques densos las especies vegetales se desarrollan por la captura de CO<sub>2</sub> de la atmósfera (asimilación de CO<sub>2</sub> en el proceso fotosintético), lo cual transforma en su alimento y es el principal componente de la mayoría del tejido. La fotosíntesis consta de la captura de carbono para producir azúcares y liberación de oxígeno. Los factores ambientales que influyen en la fotosíntesis son la: temperatura, humedad y luz, este último es el principal en la transformación en energía aprovechable, lo cual es útil en las reacciones fotoquímicas (González et al., 2017).

La eficiencia fotosintética, es la responsable de la fijación de CO<sub>2</sub>, lo cual puede ser afectado por distintos factores, endógenos como: tipo de especie, edad fisiológica, estado sanitario y entre otros; y exógenos que abarca todo el ambiente que lo rodea. Las altas concentraciones de N en el Ciclo de Calvin (reacciones bioquímicas o de carbono de la fotosíntesis), muestra la relación directa que tiene con el contenido de nitrógeno foliar, lo cual podría influir positivamente en la eficiencia fotosintética. Similarmente, la radiación fotosintética activa (PAR) influye sobre la fisiología de las plantas (Marenco et al., 2001).

Bajo esta perspectiva este estudio cobra una especial relevancia ya que se realizará una selección de especies arbóreas del género *Inga* reconocidas por su fijación de nitrógeno, para el estudio de sus características fisiológicas y su relación con el ambiente edáfico que permitirá determinar su eficiencia en el uso de macronutrientes en ambientes distróficos como el de la Amazonia ecuatoriana, pero además que tengan la capacidad de reciclar para mejorar la fertilidad de los sistemas de producción silvopastoriles o sistemas agroforestales y mejorar las áreas degradadas.

### **1.1. PROBLEMA CIENTÍFICO**

¿Cuál es el desempeño fotosintético de las especies *Inga velutina* e *Inga multinervis* en ambiente edáfico distrófico de un bosque siempreverde piemontano?

### **1.2. HIPÓTESIS DE LA INVESTIGACIÓN**

El ambiente edáfico de un bosque siempreverde piemontano de la Amazonia ecuatoriana caracterizado por una baja disponibilidad de nutrientes influirá de igual manera en la eficiencia fotosintética de dos especies de *Inga*.

### **1.3. OBJETIVO GENERAL**

Evaluar el desempeño fotosintético de dos especies de *Inga* en un ambiente edáfico de un bosque siempreverde piemontano de la Amazonia ecuatoriana, como criterio para su uso en ambientes distróficos.

### **1.4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Caracterizar el ambiente edáfico mediante propiedades físicas y químicas del suelo que en un bosque siempre verde piemontano en la Amazonia ecuatoriana.
- Determinar parámetros fotosintéticos de *I. velutina* e *I. multinervis* en un bosque siempreverde piemontano de la Amazonía ecuatoriana.
- Establecer la relación entre eficiencia fotosintética y el contenido de N, P, K del suelo, en un bosque siempreverde piemontano de la Amazonía ecuatoriana



## CAPÍTULO II

### 2. REVISIÓN BIBLIOGRAFICA

#### 2.1. LA REGIÓN AMAZÓNICA ECUATORIANA

La Amazonia, considerada el pulmón del mundo, tiene una superficie aproximada de 7.8 millones de Km<sup>2</sup> distribuidas entre nueve países. Entre ellos, el Ecuador, donde la región Amazónica representa el 45% del territorio nacional con abundantes recursos naturales, donde se encuentra el 8% de las especies del mundo que deben ser conservados y manejados de manera sustentable (Bravo et al., 2017). Se ha señalado que la expansión de la frontera agrícola con la consiguiente destrucción de sus bosques representa el mayor impacto socio ambiental a la Amazonía ecuatoriana (Bravo et al., 2015). Además, con altas tasas de deforestación, con efectos sobre la biodiversidad y conservación de los recursos naturales que incluye las especies forestales (Torres et al., 2019).

#### 2.2. CARACTERÍSTICAS DE LOS SUELOS AMAZÓNICOS

Desde la visión sistémica, el suelo constituye un componente de los ecosistemas, un sistema natural vivo, donde conviven una serie de micro y macroorganismos, constituyendo el medio natural donde se desarrolla la vida vegetal. Las características y propiedades de los suelos se desarrollan por la acción de los agentes climáticos y bióticos, actuando sobre los materiales geológicos, acondicionados por el relieve y drenaje, durante un periodo de tiempo (Loaiza, 2010). 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. La caracterización de la calidad del suelo es uno de los principales factores para ir construyendo a largo plazo sistemas de producción sustentables (Gliessman, 2007). Dicha calidad está muy relacionada con las funciones o los servicios que éste puede prestar (Bravo et al., 2017), entre ellas: **a)** sostener la actividad biológica, diversidad y productividad del sistema, es decir hábitat biológico y reserva de muchas plantas y organismos en peligro de extinción, **b)** Regular y participar en los flujos de agua y solutos, **c)** Filtrar, amortiguar, degradar e inmovilizar materiales contaminantes, **d)** Almacenar y ciclar nutrientes y otros elementos. Dentro de dichos ecosistemas los principales elementos de importancia para el desarrollo de las especies forestales son:

El nitrógeno (N), es de suma importancia para todas las plantas y existe en su mayoría en la atmósfera (78% N); sin embargo, las únicas capaces de fijar nitrógeno en el suelo son las especies de la familia Fabaceae y debido a la simbiosis con las bacterias del género *Rhizobium* (Gliessman, 2007). Por tal razón, todas las demás plantas recurren al N que se encuentra en el suelo en concentraciones muy escasas. El N es indispensable para el proceso fotosintético ya que la mitad de nitrógeno foliar, es el principal constituyente de pigmentos y enzimas fotosintéticas (Corrales et al., 2016), dentro de estas la enzima de carboxilación más importante del planeta, es decir Ribulosa 1,5 bisfosfato carboxilasa-oxigenasa (RuBisCO), la cual representa el 50 % de la proteína soluble foliar (Lawlor et al., 1989; Lawlor, 1995).

El fósforo (P) es uno de los elementos esenciales para el desarrollo de la vida de las plantas, considerado como uno de los componentes primarios de la captación, almacenamiento y transferencia de energía y parte de las estructuras de macromoléculas. Por las diversas funciones que cumple el P se considera esencial en los procesos fisiológicos (Fernández., 2007).

El potasio (K) es considerado como uno de los nutrientes esenciales para el crecimiento y desarrollo de las plantas; por ser el elemento encargado de la activación enzimática, síntesis de proteínas, fotosíntesis, entre otros. También es considerado como regulador del agua ya que participa en la apertura y cierre de estomas (Intagri, 2017).

### **2.3. BOSQUE SIEMPREVERDE PIEMONTANO DE LA AMAZONÍA ECUATORIANA.**

La región amazónica varía en un rango altitudinal entre los 180-190 en la parte baja de la amazonia y llega hasta los 2900 m.s.n.m. 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 (Galeas et al., 2010). Por tal razón, expertos investigadores han registrado 25 ecosistemas boscosos, uno de ellos es el Bosque siempre verde piemontano el cual se encuentra en una altitud que va desde los 350 a los 1500 m.s.n.m. Se caracteriza por ser un bosque denso de 15 a 35 m, con una estructura compleja, varios estratos en la que no abundan lianas, éstos también poseen especies andinas termófilas o macrotérmicas, con suelos relativamente ácidos y bien drenados, abunda la especie *Iriartea deltoidea* (Arecaceae), los árboles no son muy altos y de igual forma los diámetros (Torres et al, 2019; García et al., 2020). En la gran diversidad que muestra, las familias dominantes

de árboles son: Myristicaceae, Fabaceae, Meliaceae, Euphorbiaceae, Melastomataceae, Rubiaceae, Vochysiaceae y Moraceae. Como parte de la conversión de uso y degradación del suelo, el bosque siempreverde piedemonte intervenido posee ciertas áreas con matorral, donde su dosel es más bajo con árboles de 6 a 8 m que crecen densamente dando una cobertura inmediata que da apariencia de no haber sido alterado (Galeas et al., 2010; García et al., 2020).

#### **2.4. CARACTERIZACIÓN DE LAS INGAS**

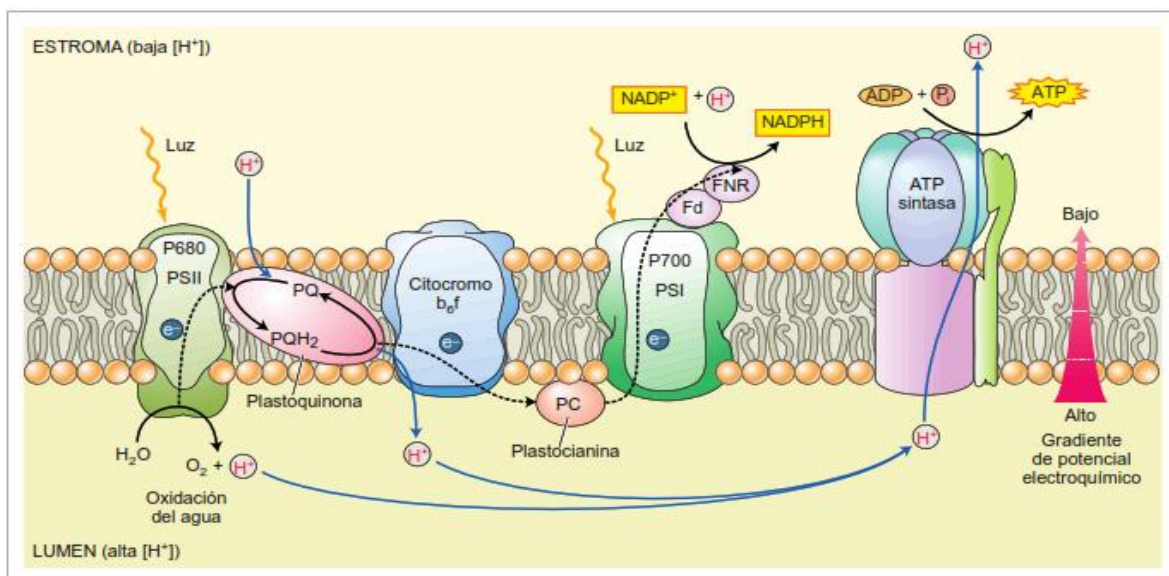
El género *Inga* está distribuido en todos los países de América Tropical, mayormente se puede encontrar en laderas altas y medias, son de tamaño desde mediano a grande; muy utilizado en la agricultura por la sombra que puede generar para los cafetales y cultivos de cacao. Distintas especies de este grupo se caracterizan por presentar las hojas paripinnadas, con 2 a 12 folíolos, de tamaño y forma variable, pero bastante asimétricas en la base (Leblanc et al., 2005). El pecíolo y raquis de las hojas puede ser alado o no. Asimismo, determina que el arreglo de las láminas foliares y el subsiguiente diseño de ramificaciones parece ser absolutamente constante a través del género. La inflorescencia de *Inga* consiste principalmente en un simple racimo o punta, solitario o agrupado en las axilas de hojas totalmente desarrolladas. La estructura floral en las especies del género es uniforme, pero existe gran variación en el tamaño y proporción del cáliz, corola y estambres, y esto es muy importante para separar a nivel de secciones. (Soto et al., 2012). La legumbre de todas las especies conocidas del género es indehiscente, coriácea o carnosa, verdosa, amarillenta o marrón y raramente ha sido reportada como indehiscente.

De igual manera, una de las características más distintivas del fruto es la presencia de arilo carnoso, gustoso y comestible que envuelve a su semilla, el cual resulta de importancia alimenticia. Para América tropical se han reportado alrededor de 300 especies de árboles del género *Inga*. En muchos países son consideradas de importancia ecológica y económica, debido a su gran capacidad de transformar el nitrógeno atmosférico en nitrógeno asimilable, lo cual disminuye la necesidad de la fertilización química que, por lo demás, es costosa. Además, se le atribuyen varios usos, que van desde la utilización como fuente de alimento, hasta la elaboración de postes, leño y carbón, con su material vegetal (Soto, 2012).

## 2.5. FOTOSÍNTESIS

La fotosíntesis es un proceso en la cual los seres vivos que poseen clorofila, absorben la energía luminosa del sol y transforma en energía química (ATP) y NADPH (Figura 1) y con ello, transforman el  $H_2O$  y el  $CO_2$  en compuestos orgánicos como la sacarosa y almidón, y finalmente liberando oxígeno a la atmósfera (Heldt et al., 2005; Gliessman, 2007). Además de ser colector de energía, gran parte de las reservas energéticas (combustibles fósiles) del planeta son resultado de procesos fotosintéticos (Taiz & Zeiger, 2002).

Las reacciones lumínicas de la fotosíntesis, son las encargadas de transformar la energía lumínica a energía química; determinan la actividad fotoquímica de los complejos pigmento-proteínas: fotosistema I (PSI) y fotosistema II (PSII) ubicados en la membrana de los tilacoides. La actividad fotoquímica del PSII se determina a través de medidas de la fluorescencia de la clorofila *a*, representa una medida de la eficiencia del PSII en realizar trabajo fotoquímico; lo cual está afectado por distintos factores como: calidad de la luz (longitud de onda), intensidad de la luz, duración de la luz, concentración de  $CO_2$  y temperatura (Parker, 2000). La transferencia de electrones y protones en la membrana tilacoide se lleva a cabo vectorialmente por cuatro complejos de proteínas (PSII, Citocromo *b*<sub>6</sub>f, PSI y ATPsintasa (Figura 1; Taiz & Zeiger, 2006).



**Figura 1.** Transferencia de electrones y protones en la membrana tilacoide.

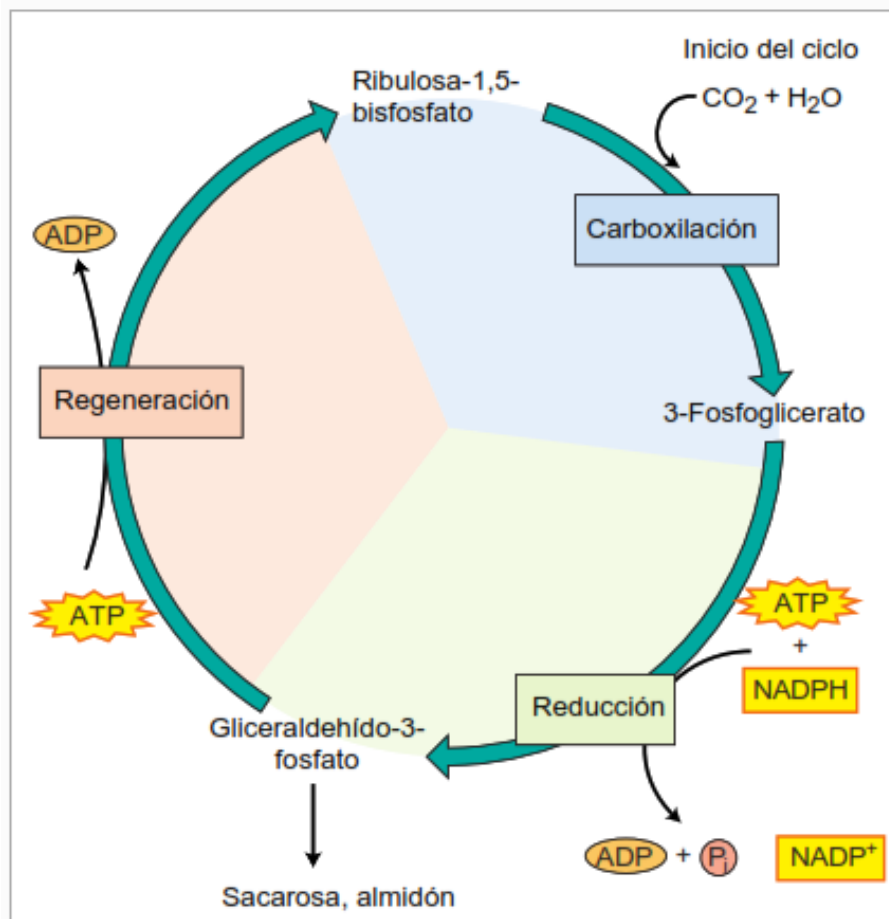
El agua se oxida en el PSII y los protones se liberan en el lumen del tilacoide. Adicionalmente, los protones también se liberan al lumen por la acción del complejo del citocromo *b*<sub>6</sub>f y contribuyen al gradiente electroquímico del protón. Estos protones deben

entonces difundirse a la enzima ATP sintasa, donde su difusión a lo largo del gradiente de potencial electroquímico se utiliza para sintetizar ATP en el estroma. Reducción de electrones de plastoquinona (PQH<sub>2</sub>) y plastocianina en el citocromo b<sub>6</sub>f y PSI, respectivamente.

Las reacciones bioquímicas o de reducción de carbono, se conoce también como ciclo reductivo del carbono fotosintético (ciclo de Calvin), ocurren en el estroma de los cloroplastos, donde se encuentran al menos 11 diferentes enzimas involucradas en el ciclo (Figura 2). En el ciclo de Calvin, el CO<sub>2</sub> que difunde desde la atmósfera hacia el cloroplasto, a través de los estomas de las hojas es asimilado en ácido fosfoglicérico (3PGA), por una reacción de carboxilación (unión covalente del CO<sub>2</sub>) a un azúcar de 5 carbonos (ribulosa 1,5 bisfosfato; RuBP), catalizado por la enzima RuBisCO. Eventualmente, el 3PGA es reducido 3-fosfogliceraldehído (3GAP, Triosa fosfato), utilizando ATP y NADPH (producido en las reacciones fotoquímicas), a partir de la triosa fosfato se forman posteriormente la sacarosa y almidón y se regenerará la RuBP (sustrato inicial para la reacción de carboxilación) (Lawlor, 1995).

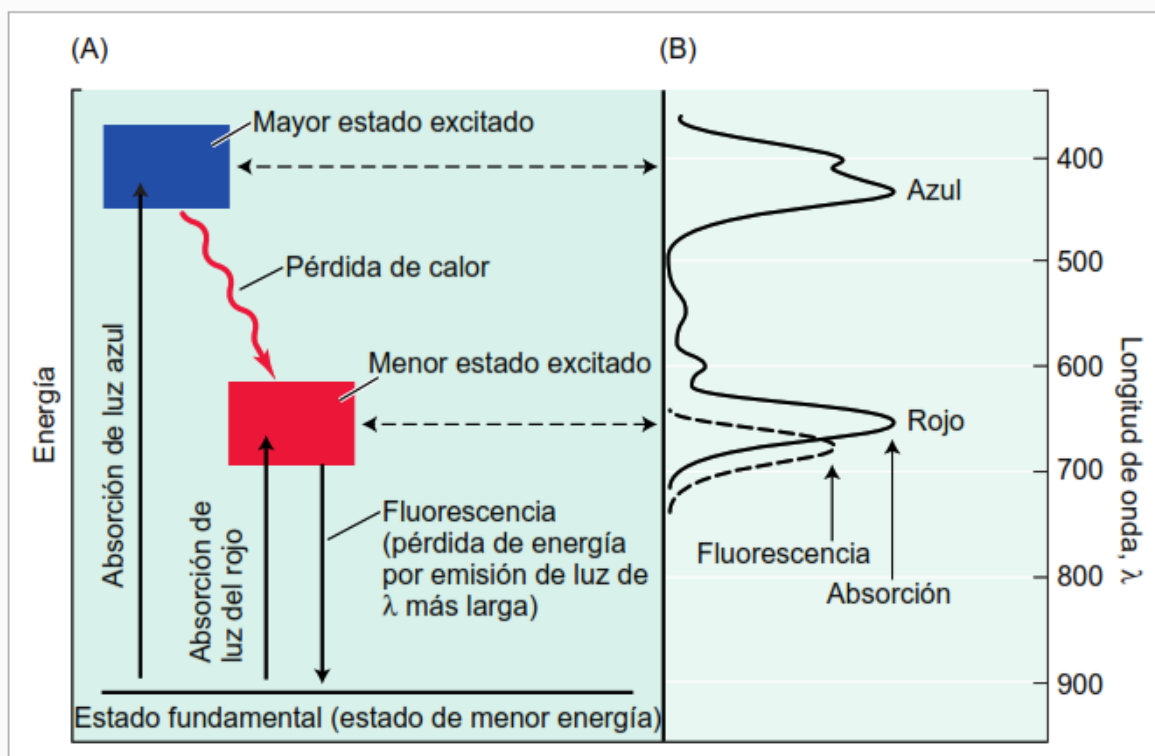
Es importante señalar, que todos los organismos fotosintéticos, desde las algas más primitivas hasta las angiospermas más evolucionadas reducen el CO<sub>2</sub> a carbohidratos mediante el ciclo de Calvin. Las plantas con metabolismo fotosintético C<sub>3</sub>, son llamadas así por que el 1<sup>er</sup> producto estable de la carboxilación es el 3-PGA (un compuesto de 3 carbonos) y por tanto, la única enzima de carboxilación presente en este grupo de plantas es RuBisCO. Sin embargo, RuBisCO es una enzima bifuncional, es decir, carboxila la RuBP, pero también puede oxigenarla, es decir, puede unir el O<sub>2</sub> a RuBP y formar una molécula de fosfoglicolato y otra 3 PGA, en un proceso denominado fotorrespiración, el cual le resta productividad a las plantas C<sub>3</sub>.

El uso de las técnicas de intercambio de gases (IG) a través de analizadores infrarrojos de gases (IRGA) permite determinar asimilación de CO<sub>2</sub> o tasa neta fotosintética (A), pérdida de agua por transpiración (E), cuán abierto o cerrados están los estomas (conductancia estomática; g<sub>s</sub>) y la concentración intercelular de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>). Adicionalmente, el IG permite estimar los cambios en la capacidad fotosintética producidos por algún tipo de estrés ambiental; entre estas técnicas se encuentran las curvas de respuesta de A al C<sub>i</sub> (A/C<sub>i</sub>) o de respuesta de A a PAR; A/PAR (Wang y Kellomäki, 1997; von Caemmerer, 2000; Sharkey y col., 2007; 2015).



**Figura 2.** Ciclo de Calvin, modificado Taiz & Zeiger (2006).

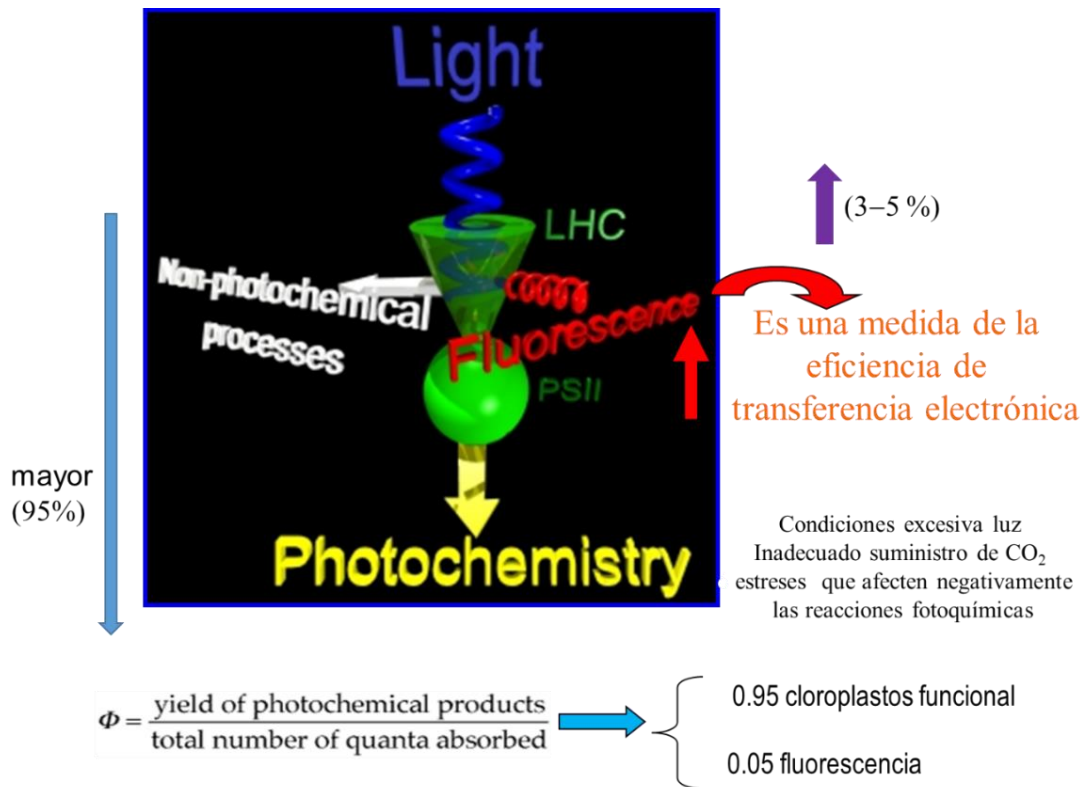
Sin embargo, estas medidas no pueden definir completamente los efectos en diferentes procesos como los de bioquímica y fotoquímica involucrados en la fijación de carbono, por lo que las medidas de actividad fotoquímica, como la fluorescencia de la clorofila a (C<sub>la</sub>), son de gran importancia para ampliar la información fisiológica de las plantas (Krause y Weis, 1991; Wang y Kellomäki, 1997). Las medidas de fluorescencia de la C<sub>la</sub> del PSII están relacionadas con las reacciones de óxido-reducción de los complejos proteínas-pigmentos de la membrana del tilacoide, las cuales forman parte de las reacciones fotoquímicas. Los parámetros derivados de la fluorescencia pueden expresar la capacidad de respuesta que presenta la maquinaria fotosintética de una planta (Krause y Weis, 1991). En la figura 3 se muestra el espectro de absorción y la fluorescencia de la C<sub>la</sub> (emisión de luz en una longitud de onda mayor (720 nm) a la absorbida por la C<sub>la</sub>) y el diagrama del nivel de energía.



**Figura 3.** Absorción de luz y emisión por la clorofila. (A) Diagrama del nivel de energía. (B) Espectros de absorción y fluorescencia.

La banda de absorción de longitud de onda larga (rojo) de la clorofila corresponde a la luz que tiene la energía requerida para causar la transición desde el estado fundamental al primer estado excitado. La banda de absorción de longitud de onda corta (azul) corresponde a una transición a un estado excitado más alto (Taiz & Zeiger, 2006).

El complejo colector de luz (LHC) o antenas, absorben la energía radiante y la canalizan hacia el centro de reacción (PSII), esta energía en un 90-95 % se va por la vía fotoquímica y se disipa a través del coeficiente de extinción fotoquímico ( $q_p$ ) y la tasa de transporte de electrones (ETR), es decir, trabajo fotoquímico, producción de ATP y NADPH, un pequeño porcentaje de energía se pierde en forma de calor en eventos no fotoquímicos, a través del coeficientes de extinción no-fotoquímicos ( $q_N$  o NPQ) y el otro 3-5% se pierde como fluorescencia de la Cla (Figura 4). La fotosíntesis y las fluorescencias son eventos que funcionan en direcciones opuestas, es decir, mientras mayor es la actividad fotoquímica del PSII, menor es la fluorescencia emitida, y mientras menor sea la fotosíntesis mayor será la fluorescencia, por esta razón práctica podemos utilizar las medidas de fluorescencia como un indicador de estrés en plantas.



**Figura 4.** Muestra cómo la energía absorbida por el PSII es canalizada a través del PSII hacia los eventos fotoquímicos y eventos no fotoquímicos (en forma de calor).

## 2.6. FACTORES AMBIENTALES QUE AFECTAN LA ACTIVIDAD FOTOSINTÉTICA

Las variables ambientales que afectan la fotosíntesis son: concentración de CO<sub>2</sub>, fotoperiodo, PAR, temperatura, y disponibilidad hídrica en el suelo (Chang & Lin, 2007). Por tal razón, es indispensable el análisis de cada uno de los componentes mencionados, para poder tener resultados que reflejen las condiciones de las plantas, desde el punto de vista fisiológico.

## 2.7. EFICIENCIA FOTOQUÍMICA

Para poder analizar la eficiencia fotosintética es indispensable aplicar una técnica que permita determinar el estrés biótico y abiótico en especies forestales. La medición de la eficiencia fotosintética es una técnica que permite determinar los niveles de estrés tanto biótico como abiótico en plantas, y daños asociados al mismo, a través del análisis de la absorción y empleo de la energía lumínica para la emisión de una fluorescencia determinada, resultando una técnica adecuada y no invasiva (Melo et al., 2017), con respecto a otras técnicas que conlleva realizar cortes del tejido vegetal para su posterior análisis químico. Por ello, actualmente la eficiencia fotoquímica se analiza la fluorescencia de la Cl<sub>a</sub> con un



fluorímetro portátil (técnica no destructiva), lo cual no altera el sistema vegetal y tampoco provoca la muerte de la hoja (Quintero & Correa, 2010). Dicha técnica permite evaluar los distintos mecanismos fotosintéticos y las respectivas modificaciones que ocurre por las diversas maneras cuando la planta se estresa, lo cual causan cambios en el PSII, deficiencia en el transporte electrónico en los fotosistemas y daños en el centro de reacción del PSII (Silveira et al., 2017). Con base en esto, podemos se puede señalar que la eficiencia fotosintética identifica cualquier tipo de alteración fisiológica que involucre el funcionamiento del fotosistema II (PSII). También permite determinar el estrés sufrido por la especie, por el control de fluorescencia emitida a partir de la fluorescencia mínima ( $F_o$ ) que es el nivel mínimo de la fluorescencia en condiciones de oscuridad, donde los centros de reacción del PSII se encuentren totalmente abiertos, permitiendo el paso de la luz y el aumento de fluorescencia hasta el cierre de los centros de reacción del PSII (Figura 5), el cual se obtiene aplicando un pulso de luz actínica saturante, con ello, se obtiene la  $F_m$  (fluorescencia máxima), a la vez la Fluorescencia variable ( $F_v = F_m - F_o$ ). La eficiencia cuántica máxima es medida de la relación que existe entre  $F_v$  y  $F_m$  ( $F_v/F_m$ ) y representa la proporción de la fluorescencia variable en relación a la fluorescencia máxima (Garrido, 2016).

En un gran número de plantas con metabolismo fotosintético C3, el  $F_v/F_m$  en plantas saludables no estresada presentan un valor de 0.81-0.83. Por lo tanto, para determinar el estado del fotosistema II (PSII) es necesario cuantificar el valor  $F_v/F_m$ , eso quiere decir que, si se obtiene resultados de 0,75 a 0,86 no representa estrés y el PSII se encuentra en perfectas condiciones, por otra parte, si los valores están entre 0,69 a 0,74 representa zonas con bajo estrés y finalmente valores de  $F_v/F_m$  por debajo 0,69 representan alto estrés y daños en el PSII y se podría hablar de indicios de fotoinhibición (Rodríguez et al., 2014).

En la figura 5 se muestran las medidas instantáneas de la fluorescencia mínima ( $F_o$ ) y la fluorescencia máxima ( $F_m$ ) de hojas (aclimatadas a oscuridad), y la fluorescencia mínima ( $F'_o$ ), fluorescencia máxima ( $F'_m$ ) y fluorescencia estable ( $F$ ) de hojas adaptadas a una determinada PAR. Con estas medidas, se estimaron los siguientes parámetros siguiendo los protocolos establecidos por Genty et al., (1989):

Eficiencia cuántica máxima del PSII:  $F_v F_m / (F_m - F_o)$ .

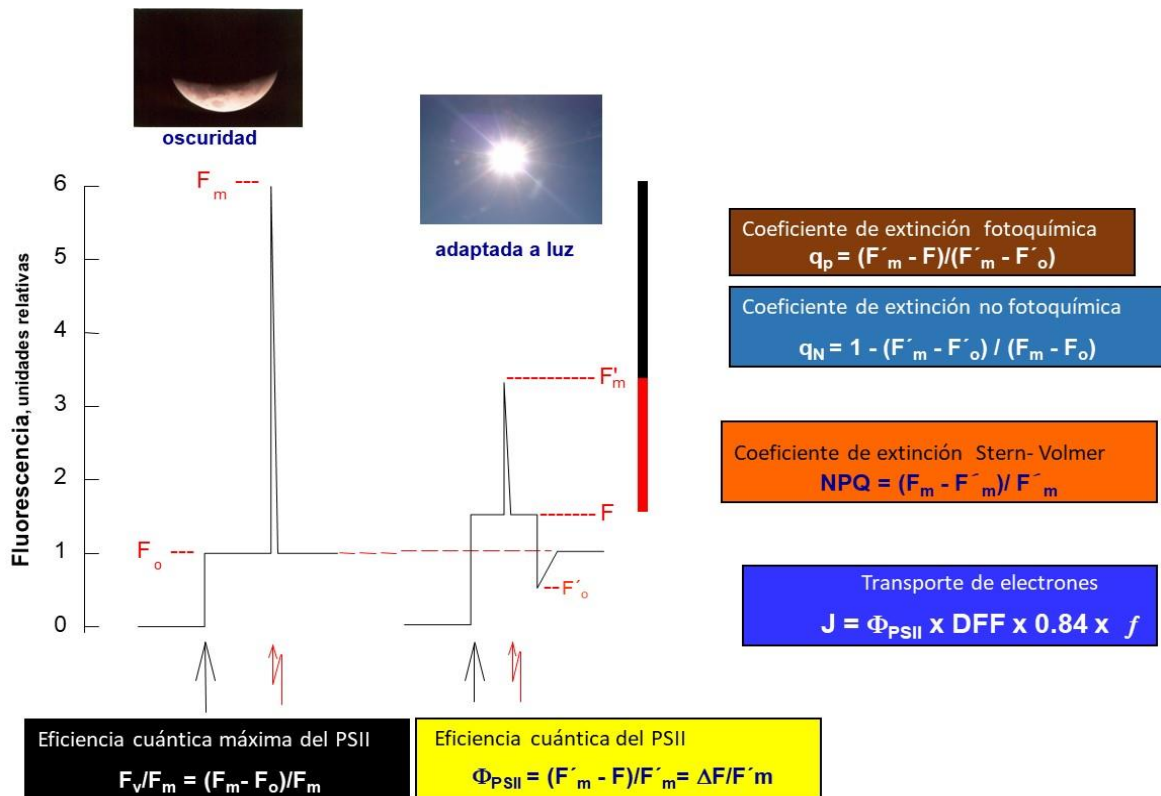
Eficiencia cuántica relativa del PSII:  $\Phi_{PSII} = (F'_m - F) / (F'_m - F'_o)$

Coefficiente de extinción fotoquímica:  $q_{p=} = (F'_m - F) / (F'_m - F'_o)$

Coefficiente de extinción fotoquímica:  $q_p = (F'_m - F) / (F'_m - F'_o)$ .

Coefficiente de extinción no fotoquímica:  $q_N = 1 - (F'_m - F'_o) / (F_m - F_o)$ .

El transporte total de electrones (ETR) se estimó como:  $ETR = \Phi_{PSII} \times PAR \times a \times f$  (Krall y Edwards, 1992), donde  $a$  es la fracción de DFF absorbida por la hoja (considerada como 0,84) y  $f$  es la proporción de  $e^-$  que es absorbida por el PSII (0,5 ya que ambos fotosistemas están involucrados de igual manera en el transporte lineal de  $e^-$ )



**Figura 5.** Niveles de fluorescencia emitidos por la clorofila en hojas adaptadas a oscuridad y en hojas adaptadas a un determinado PAR. Las flechas rojas indican el momento donde se aplica un pulso de luz saturante ( $6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), en cuadros de colores se muestran cómo se calculan los diferentes parámetros obtenidos con el fluorímetro.

## 2.8. INTERCAMBIO GASEOSO Y CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA

La tasa de fotosíntesis se mide con un IRGA; basándose en la propiedad del  $\text{CO}_2$  de absorber la energía en la región infrarroja, la muestra de gas pasa por una celda y ésta es irradiada con una fuente de gas infrarrojo. Los gases de referencia se alternan con un nivel de gas “cero” que se obtiene a partir de químicos, los cuales absorben el  $\text{CO}_2$  en su totalidad en cada

intervalo de medición para iniciar un nuevo ciclo de medición que permitirá a la celda rellenarse y reajustarse al flujo de aire (Melgarejo et al., 2010).

Como es de conocimiento general, las plantas requieren de grandes cantidades de agua y para el caso de las C3 se estima que es de 50 Mg ha<sup>-1</sup> mientras que para las plantas C4 es de 80 Mg ha<sup>-1</sup> en ecosistemas tropicales. Es por ello, al tener déficit hídrico, las plantas tienden a tener problemas en el desarrollo, por lo que es de suma importancia la regulación del proceso de transpiración (Taíz & Zeiger, 2006). En ese sentido la C<sub>i</sub> apoya en gran parte en la apertura estomática. Eso quiere decir que si existe bajas concentraciones de C<sub>i</sub> las estomas se abren, sin importar el estado de los demás factores ambientales, al menos que exista estrés hídrico elevado (Reynols et al., 2010). El valor de la tasa fotosintética es una variable que permite comprender la respuesta fotosintética a la humedad, a PAR y a la temperatura en las condiciones cambiantes diarias, con lo cual se facilita el entendimiento del proceso y técnicas que utiliza la planta para conservar H<sub>2</sub>O en horas de mayor PAR. Todo ello, se entiende como cierre estomático, también dando como resultado la disminución de la E y A (Silva & Dillenburg, 2007; Tay et al., 2007; Yu et al., 2009)

## **2.9. NUTRIENTES DEL SUELO Y SU RELACIÓN CON LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA**

La deforestación induce a cambios en las características físicas, químicas y biológicas del suelo, como es el pH, la capacidad de intercambio catiónico, cantidad de material orgánico, compactación, reducción de la actividad microbiana (Bravo et al., 2017; Vallejo et al., 2013). Cuando los suelos son abandonados por su baja fertilidad la vegetación nativa que coloniza, tiene la capacidad de reconstruir los suelos aumentando el carbono y nutrientes en el suelo. Sin embargo, la falta de conocimiento en lo que se refiere a los aspectos fisiológicos características de las especies nativas relacionadas con la captura y la utilización de recursos primarios como los nutrientes y la luz se ha convertido en un factor limitante a la hora de determinar el éxito de las plantas en ambientes fuertemente impactados. El uso de especies de rápido crecimiento ha sido una estrategia adoptada en muchos países para recuperar áreas alteradas, lo cual permite la acumulación de la biomasa, la estabilidad de las propiedades físicas, químicas y biológicas, dando paso a una mayor capacidad del suelo para retener el agua y los nutrientes, mejorando el medio ambiente para el establecimiento de especies nativas de forma natural o antrópica (Santos et al., 2006).

Al tener una deficiencia de nitrógeno y fósforo reduce el crecimiento aéreo de las plantas y especialmente en el número y tamaño de las hojas, esto ocurre especialmente en suelos pobres. A la vez, en dichos suelos abundan las plantas con capacidad para fijar nitrógeno, como es el caso de las *Ingas*, las cuales son de importancia en la rehabilitación del área mediante la reintegración de los nutrientes en el suelo. También especies de rápido crecimiento como *Cecropia spp.* podrían ayudar a estabilizar el suelo expuesto y reconstituir rápidamente las reservas de C (Santos et al., 2006). Sin embargo, la limitación de los nutrientes (P, N y K) restringe el crecimiento de las especies pioneras de bosque secundario. Sin embargo, existen especies forestales donde no afecta la eficiencia fotosintética con limitaciones de nutrientes y altas irradiaciones (Santos et al., 2006).

En este contexto, la utilización de nutrientes es para la producción de la biomasa y fijación de energía, lo cual es la esperanza de muchas especies de zonas sometidas a estrés nutricional, lo cual es conocido como eficiencia en el uso de los nutrientes (EUN) (Garnier y Aronson, 1998). Cuando se estudia el EUN en plantas en fase juvenil, normalmente se analiza la cantidad de biomasa sintetizada por la planta, mientras que en el caso de las especies adultas ocurre lo contrario ya que no incrementan su biomasa. Para dicho caso se calcula el NUE en relación a la cantidad de energía que se fija, a partir de las mediciones de intercambios gaseosos en hojas individuales. Cuando esto ocurre y se obtiene una reducción de la concentración de los nutrientes en las hojas puede limitar la estimulación de la fotosíntesis que puede ser por una baja concentración de N, la cual afecta negativamente a la fotosíntesis (Finzi et al., 2002). La eficiencia del uso de nitrógeno fotosintético (EUNF) se calcula como la relación de  $A_{max}$  y el contenido de N foliar. Se ha reportado que, para la mayoría de las plantas fijadoras de nitrógeno, la fijación de carbono por fotosíntesis ( $A$ ) y  $g_s$  no están relacionadas con N expresado por unidad de área (Adams et al., 2016). En cambio, un aumento de la concentración de  $CO_2$  en la atmósfera causa un descenso de la  $g_s$ , lo disminuye la difusión del  $CO_2$  en los cloroplastos.

En principio, EUNF podría aumentar si la concentración de  $CO_2$  en los cloroplastos aumenta, sin embargo, el descenso que la  $g_s$  tiende a experimentar al subir la concentración atmosférica de  $CO_2$  (Bazzaz, 1990) probablemente impediría que la concentración de  $CO_2$  en los cloroplastos se incremente. A su vez, cuando la concentración de N foliar es baja y por ende el nitrógeno destinado al aparato fotosintético disminuye (Field y Mooney, 1986),

produce una disminución de la cantidad de energía que se fija durante la fotosíntesis (Mediavilla et al., 2001).

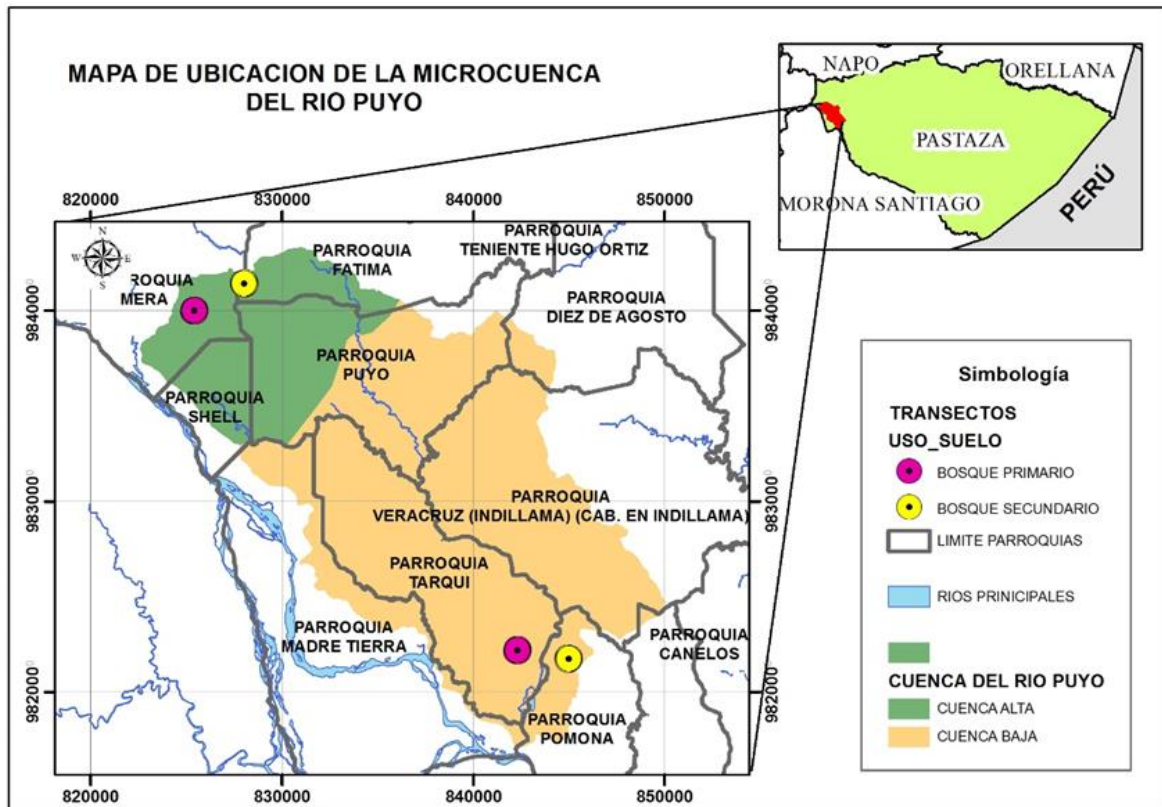
Las hojas a pesar de su baja biomasa tienden a acumular una gran cantidad de nutrientes y a la vez, son órganos de corta vida. Por tanto, de rápida renovación. Esto permite que los nutrientes pueden reciclarse a través de la descomposición de la hojarasca en el suelo y de la reabsorción por las raíces (Escudero & Mediavilla, 2003).

## CAPÍTULO III

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1. LOCALIZACIÓN

El área de estudio se localizó en la Estación Biológica Pindo Mirador en un bosque primario, que se encuentra en el cantón Mera, en la zona alta de la microcuenca del río Puyo de la provincia de Pastaza (Figura 6), ubicada dentro de la demarcación hidrográfica del río Pastaza donde se encuentra la captación de agua de la Estación Biológica Pindo Mirador, en áreas de las estribaciones de la colonia 24 de mayo de la parroquia Mera, dentro de la zona de amortiguamiento del Parque Nacional Llanganates.



**Figura 6.** Localización geográfica del área de estudio en la Provincia de Pastaza (tomado de Verón y Ulcuango, 2019).

El clima es característico del bosque húmedo tropical, con un régimen pluviométrico 4119 mm anuales, evapotranspiración entre 50 mm a 100 mm al año, temperatura promedio de 21,1-22,9°C, humedad relativa de 84 % y una altitud promedio de 1100 m.s.n.m. (Verón y Ulcuango, 2019). Los suelos pertenecen a los órdenes Andisoles e Inceptisoles, de reciente

formación, sin todos los horizontes definidos, ácidos, de baja fertilidad y altos contenidos de Fe (Bravo et al., 2017; Nieto y Caicedo, 2012).

### **3.2. TIPO DE INVESTIGACIÓN**

Este estudio experimental permitió conocer el funcionamiento de parámetros fotoquímicos e intercambio gaseoso de las especies *I. multinervis* e *I. velutina*, en un suelo distrófico en un bosque primario de un bosque siempreverde piemontano de la parte alta de la microcuenca del río Puyo. También, se evaluaron los parámetros físicos-químicos del suelo de la zona de estudio.

### **3.3. MÉTODO DE INVESTIGACIÓN**

La investigación fue experimental y se utilizó el método científico (sistemático y riguroso), donde se comprobó si la hipótesis experimental fue verdadera o falsa; esta actividad consistió en constatar, mediante la observación, experimentación y/o análisis estadístico, la validez de la hipótesis. Se aplicó el método de medición para obtener los distintos resultados: parámetros fotosintéticos, fotoquímicos de *I. velutina* e *I. multinervis* y las variables químicas del suelo donde se ubican estas especies. Se procedió a analizar cada una de las tablas, figuras y gráficos obtenidos a través del análisis estadístico, y por último se comparó con estudios realizados en otras zonas para obtener las conclusiones y recomendaciones.

### **3.4. TRATAMIENTO DE DATOS**

Los datos analizados fueron gestionados de una forma eficaz en su recolección, medición en campo, almacenamiento, análisis en laboratorio, registro sistemático de datos, presentación y su accesibilidad para su verificación (Peersman, 2014). Con base en lo anterior, se analizó los datos y de acuerdo a los objetivos planteados en el estudio.

#### **a) Selección de individuos**

En el área de estudio del Bosque Primario del sector Pindo Mirador, existen parcelas ya establecidas de 10 x 100 m, en las mismas se ha realizado el levantamiento del inventario forestal, como parte de proyectos de tesis de pregrado de la carrera de Ingeniera Ambiental de la Universidad Estatal Amazónica. En la presente investigación fueron seleccionados (3) individuos de la especie *I. multinervis* e *I. velutina* con similares

características morfológicas tales como edad, diámetro a nivel del pecho (DAP), altura total (Ht) y altura comercial; Hc (Tabla 1) y estado fitosanitario en un bosque primario (Novoa, 2018).

**Tabla 1.** Se muestra información de los árboles seleccionados en cada parcela: número de la parcela, número de individuo, especie, familia, diámetro a nivel del pecho, altura total y altura comercial.

Parc.	Individuo	Especies	Familia	DAP (cm)	Ht (m)	Hc (m)
1	9	<i>I. velutina</i>	Fabaceae	20,38	14	10
1	16	<i>I. velutina</i>	Fabaceae	25,16	17	10
1	37	<i>I. multinervis</i>	Fabaceae	16,56	14	11
2	27	<i>I. velutina</i>	Fabaceae	21,97	14	11
3	53	<i>I. multinervis</i>	Fabaceae	25,80	17	13
4	1	<i>I. multinervis</i>	Fabaceae	17,83	15	10

Parc: Parcela; DAP: Diámetro a un nivel de 1,30 m; Ht: Altura Total (cm); Hc: Altura comercial (m).

### b) Medición *in situ* de parámetros fotosintéticos

El intercambio gaseoso y fluorescencia se realizaron en tres diferentes individuos de cada especie de *Inga*. Para las respectivas mediciones se procedió a seleccionar 3 individuos de *I. velutina* e *I. multinervis* (Parcela 1: tres *I. multinervis* y uno de *I. velutina*; Parcela 2: una *I. velutina*; Parcela 3: 1 de *I. multinervis*; Parcela 4: 1 de *I. velutina*) (Tabla 2).

Para recolectar las hojas se procedió a subir hasta la mitad del árbol y ahí tomar las muestras con una podadora aérea. Se cortaron ramas de la copa de los árboles que se encontraban a plena exposición solar. Estas especies presentan hojas compuestas de 10 a 20 cm de longitud; de tal manera que las evaluaciones fisiológicas se realizaron en los folíolos centrales de cada hoja, en 5 diferentes ramas (n= 5) de tres individuos. Una vez cortadas las ramas, fueron colocadas y recortadas nuevamente bajo agua, donde permanecieron de esta manera, para luego ser evaluadas.

Se seleccionó los folíolos (adultos, sanos, completas, sin plagas), para luego proceder a medir la actividad fotosintética.



**Tabla 2.** Especies, número de parcela, árbol muestreado, zona UTM, árbol de donde se tomó la muestra para su posterior análisis físico químico del suelo.

Nº	Especies	Parcela	Árbol	Zona UTM	Altitud m.n.m.	Etiquetado de muestra suelo
1	<i>I. multinervis</i>	3	53	17	1257	<i>I. multinervis</i> 3
2	<i>I. multinervis</i>	4	1	17	1257	<i>I. multinervis</i> 1
3	<i>I. multinervis</i>	1	37	17	1253	<i>I. multinervis</i> 2
4	<i>I. velutina</i>	1	9	17	1271	<i>I. velutina</i> 3
5	<i>I. velutina</i>	1	16	17	1260	<i>I. velutina</i> 2
6	<i>I. velutina</i>	2	27	17	1263	<i>I. velutina</i> 1

Antes de ingresar a campo se realizaron mediciones con hojas y folíolos intactos que se encontraban en la misma planta y con otras cortadas de la misma planta, de distintas especies, y se pudo constatar que no existían grandes diferencias entre las medidas en hojas cortadas y no cortadas. Por esta razón, se procedió a determinar que las mediciones de las *Ingas* se hicieran con folíolos cortados de las ramas, y evadir la dificultad de realizar las mediciones directamente en el árbol debido a la altura que tienen cada una de estas especies.

Las medidas del intercambio gaseoso y fluorescencia del PSII se realizaron utilizando un sistema integrado portátil de medición de fotosíntesis y de fluorescencia de clorofila, con control de microclima totalmente programable (iFL-LCpro-SD, ADC BioScientific Ltd., Herts, UK) (Figura 7). Las determinaciones se realizaron entre 8:00 h a 11:00 h según lo propuesto por Ávila-Lovera & Tezara, (2018) y Ávila-Lovera et al., (2019).



**Figura 7.** Sistema portátil integrado de medición de fotosíntesis y de fluorescencia de clorofila, (iFL - LCpro-SD, ADC BioScientific Ltd).

La determinación instantánea de intercambio gaseoso y fluorescencia se realizaron bajo las siguientes condiciones de medidas: PAR  $1400 \pm 20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , temperatura foliar de  $27 \pm 0,2^\circ \text{C}$ , humedad relativa de referencia de  $27 \pm 0,3 \text{ mb}$  y una concentración de  $\text{CO}_2$  de  $415 \pm 5 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ). A continuación, se muestran los diferentes parámetros evaluados:

- $F_o$ : Fluorescencia mínima.
- $F_m$ : Fluorescencia máxima.
- $E$ : Tasa de transpiración ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).
- $g_s$ : Conductancia estomática ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).
- $A$ : Tasa fotosintética ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).
- $C_i$ : Concentración de  $\text{CO}_2$  intercelular ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ).
- $g_m$ : Conductancia mesofilar (difusión en fase líquida del  $\text{CO}_2$  a través de la hoja hasta la enzima RuBisCO).
- $F'$ : Fluorescencia en condiciones de estado estable (antes del pulso de saturación).
- $F'_m$ : Fluorescencia máxima con iluminación actínica.
- $F'_o$ : Fluorescencia mínima apagada utilizada en el modelo de lago Kramer.
- $\Phi_{\text{PSII}}$ : Eficiencia cuántica del PSII
- $\text{ETR}$ : Tasa de transporte de electrones ( $\mu\text{mol e}^- \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).
- $\alpha$ : Pendiente del aumento inicial de fluorescencia.
- $q_p$ : Coeficiente de extinción fotoquímica que representa una medida de la fracción de centros de reacción de PSII aún abiertos.
- $F_v/F_m$ : Eficiencia cuántica máxima de PSII.
- $q_N$ : Coeficiente de extinción no fotoquímica de la fluorescencia
- $\text{NPQ}$ : coeficiente de Stern-Volmer es un tipo de extinción no fotoquímica y es una medida de disipación de calor.

### c) **Curvas de luz (ETR vs PAR)**

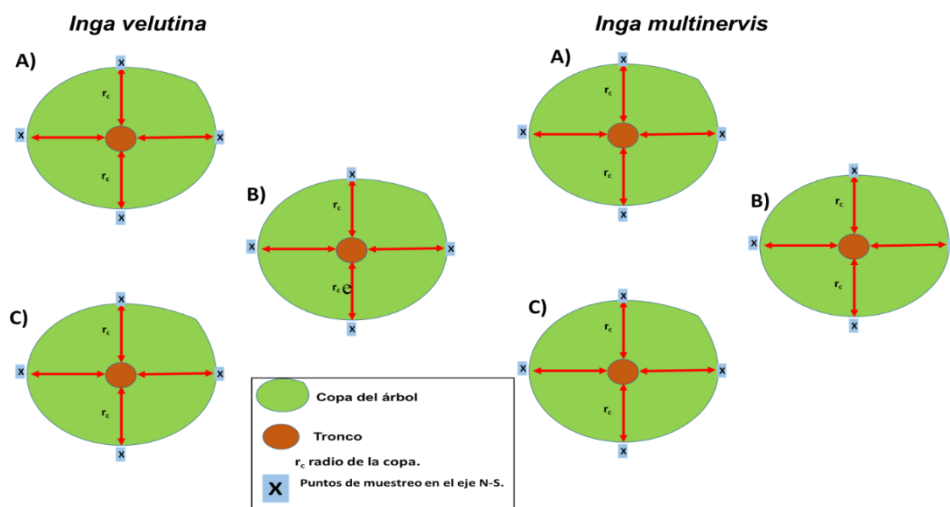
Para las curvas rápidas de luz (RCL) se seleccionaron diez (10) folíolos por individuo, las cuales se encontraban en buenas condiciones, sanas, completamente expandidas y situadas en el tercio medio de la hoja (Moreira, 2016; Novoa, 2018). Las mediciones se tomaron en las primeras horas de la mañana.

Las RCL se midieron a través de una secuencia programada en el equipo, donde la luz actínica se incrementó en 12 pasos iniciando en cero 0 hasta 800 ( $0 - 50 - 75 - 150 - 250 - 350 - 450 - 550 - 650 - 700 - 750 - 800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Con un intervalo de tiempo de 10 segundos, cada réplica tuvo una duración de dos minutos registrando. Las hojas fueron colocadas en oscuridad en una bolsa de polietileno de color negro por un lapso de 30 minutos, siendo lo recomendado en plantas silvestres para alcanzar la relajación de todos los centros de reacción (Ralph & Gademann, 2005; Rascher et al., 2000; Maxwell & Johnson 2000).

- F: fluorescencia en condiciones de estado estable (antes del pulso de saturación).
- $F_m$ : Fluorescencia máxima.
- $\Phi_{\text{PSII}}$ : Eficiencia cuántica del PSII.
- ETR: Tasa de transporte de electrones ( $\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).
- PAR: Valor de radiación fotosintética activa ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).
- $\text{ETR}_{\text{MAX}}$ : Máximo de ETR en las condiciones actuales adaptadas a la luz calculadas por ajuste de curva.
- $\alpha$ : Pendiente de la región lineal de la curva ETR vs PAR.
- $I_k$ : Punto de saturación de luz.
- $I_m$ : Intensidad de luz saturate donde se alcanza  $\text{ETR}_{\text{MAX}}$ .

#### d) Determinación de parámetros físicos y químicos del suelo

El muestreo de suelo se realizó alrededor de las especies, en cuatro puntos cardinales, las mismas que conformaron una muestra compuesta (Figura 8), considerando dos profundidades de 0-10 y 10-30 cm.



**Figura 8.** Diagrama esquemático para la evaluación de parámetros de suelo.

Para la determinación de atributos físicos del suelo se tomaron muestras no alteradas con cilindros de 5 cm de altura x 5 cm de diámetro, en los cuales se midieron las siguientes variables: a) densidad aparente ( $D_a$ ) usando el método del cilindro (Klute, 1986) b) conductividad hidráulica saturada ( $K_{sat}$ ) mediante el método de carga variable, siguiendo el método descrito por (Pla, 2010), distribución de tamaño de poros: c) porosidad total ( $P_t$ ), d) porosidad de aireación ( $P_a$ ) poros de radio  $>15 \mu m$ , e) porosidad de retención ( $P_r$ ) usando la mesa de tensión a saturación y a un potencial métrico de -10 kPa (Klute, 1986).

Las propiedades químicas evaluadas incluyeron la determinación del pH que fue medido por potenciometría (relación suelo-agua 1:2,5), la acidez intercambiable ( $Al^{3+} + H^+$ ) y aluminio intercambiable ( $Al^{3+}$ ) extraída con KCl 1N y titulados con NaCl, y HCl respectivamente. El carbono orgánico total (COT) mediante el método de digestión húmeda Walkley y Black (Nelson y Sommers, 1982), para lo cual se realizó una oxidación con dicromato de potasio ( $K_2Cr_2O_7$ ) 1N, con adición de ácido sulfúrico concentrado ( $H_2SO_4$ ) y posteriormente la cantidad de carbono orgánico oxidado por cromo fue medido por titulación usando una solución de sal de Morh 0,5 N ( $H_2SO_4 + FeSO_4 + 7H_2O$ ). El contenido de fósforo disponible y las bases cambiables ( $K^+$ ,  $Ca^{+2}$ ,  $Mg^{+2}$ ) fueron medidos por la metodología de Olsen modificado (Bertsch, 1998).

#### **e) Procesamiento y análisis de datos**

Se analizaron los parámetros fotoquímicos y fotosintéticos de las *Ingas* en estudio y características químicas del suelo a partir de estadísticos descriptivos (media, mínimo, máximo, desviación estándar y varianza) para describir el comportamiento de las dos especies (*I. velutina* e *I. multinervis*). Además, un análisis de varianza ANOVA con 95% de confiabilidad, una matriz de correlación de Speerman para evaluar la relación entre los parámetros químicos del suelo con los fotoquímicos y fotosintéticos de las dos especies. A la vez, se realizó un análisis factorial como método multivariado, con el apoyo del programa SPSS ver. 22.0 (94.IBM, International Business Machine. 2013. SPSS Statistic).

#### **f) Variables estudiadas**

En el presente trabajo se analizaron las siguientes variables:

- **Parámetros fotosintéticos de *I. multinervis* e *I. velutina***

- ✓ Tasa neta fotosintética
- ✓ Tasa de transpiración
- ✓ Concentración intercelular de CO<sub>2</sub>
- ✓ Conductancia estomática
- ✓ Conductancia mesofilar
- ✓ Radiación fotosintética activa
- ✓ Punto de compensación de luz
- ✓ Punto de compensación de CO<sub>2</sub>
- ✓ Respiración en la luz
- ✓ CO<sub>2</sub> en el sitio de carboxilación
- ✓ Tasa de transporte de electrones

- **Parámetros fotoquímicos**

- ✓ Rendimiento cuántico
- ✓ Velocidad máxima de transporte de electrones

- **Propiedades químicas de suelo**

- ✓ Fósforo
- ✓ Potasio
- ✓ Calcio
- ✓ Magnesio
- ✓ Aluminio
- ✓ Acidez intercambiable
- ✓ pH

### **3.5. RECURSOS HUMANOS Y MATERIALES**

#### **a) Recursos humanos**

Para el desarrollo de las distintas actividades dentro del proyecto se contó con un personal multidisciplinario conformado por un técnico experto en las mediciones fotosintéticas y fotoquímicas, técnicos de laboratorio de suelos y demás profesionales con experiencia en temas relacionado a la investigación.

## **b) Recursos materiales**

Para la obtención de datos en campo y laboratorio se utilizó los siguientes materiales y equipos:

- ✓ GPS
- ✓ Palín
- ✓ Fundas plásticas para muestras de suelo y biomasa
- ✓ iFL - LCpro-SD, ADC BioScientific Ltd., Herts, UK)
- ✓ Barrero tipo Uhland
- ✓ Cilindros de 5 x 5 cm
- ✓ Reactivos para análisis de suelo
- ✓ Cámara fotográfica
- ✓ Arnés
- ✓ Computador
- ✓ Papel aluminio
- ✓ Fundas de papel

## CAPITULO IV

### 4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

#### 4.1. Caracterización edáfica de la zona de estudio (bosque primario de la estación Científica Pindo Mirador).

El recurso suelo está compuesto por elementos sólidos (arena, limo y arcilla), líquido (agua), gaseoso (oxígeno) y minerales; los mismos que están clasificados en propiedades físicas y químicas. Dicho recurso es de importancia para el desarrollo de especie terrestres, las misma que se desarrollan eficientemente, es por ende la importancia de su caracterización y su relación con las especies botánicas (Moreira, et al., 2006). Partiendo de dicha importancia, se realizó una caracterización físico-químico del recurso suelo mediante propiedades físicas y químicas a dos profundidades (0-10 cm y 10-30 cm).

Las propiedades físicas evaluadas para las dos profundidades se muestran en la tabla 3. De manera general se puede observar que existen mejores condiciones de suelo en la primera profundidad (0-10 cm) con respecto al 10-30 cm.

Los parámetros físicos presentaron condiciones óptimas ya que están por debajo o por encima de los valores críticos propuestos para cada variable (Pla, 2010). La densidad aparente fue de 0.26 a 0.42 Mg m<sup>-3</sup> para el horizonte superficial y subsuperficial (Tabla 3), respectivamente. Las condiciones adecuadas de  $D_a$  se tradujo en una alta conductividad hidráulica saturada, una alta porosidad de aireación que en términos prácticos significa un ambiente físico óptimo que facilita la penetración, movimiento y retención de agua en el suelo, un adecuado balance aire:agua, permitiendo cumplir con la función de soporte para el crecimiento de las raíces y de las plantas (Tabla 3). En relación a las propiedades químicas del área de estudio (Tabla 3) se encontró que los suelos en ambas profundidades se categorizan como muy ácidos, con una alta acidez y aluminio intercambiable, alto contenido de materia orgánica, baja disponibilidad de P, y de base intercambiables ( $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ), coincidiendo con lo reportado por otros autores para ambientes amazónicos (Bravo et al., 2017).

**Tabla 3.** Caracterización físico-químico de la zona de estudio (Bosque primario de Pindo Mirador).

Parámetros del suelo	Profundidad		Valores críticos	
	0 -10 cm	10 - 30cm		
<b>Propiedades Físicas</b>	Da ( $\text{Mg m}^{-3}$ )	0,26±0,05	0,42±0,04	> 1,3 $\text{Mg m}^{-3}$
	ksat ( $\text{cm h}^{-1}$ )	66,37±62,17	20,57±24,87	< 0,5 $\text{cm h}^{-1}$
	Pt (%)	88,95±33,92	84,17±4,53	< 85%
	Pa (%)	16,97±2,81	10,23±3,05	< 10%
	Pr (%)	71,98±4,79	73,94±4,51	< 25%
<b>Propiedades Químicas</b>	pH	4,02±0,17	4,42±0,10	< 5
	Al <sup>3+</sup> H <sup>1+</sup> ( $\text{meq 100 g s}^{-1}$ )	2,45±0,80	0,73±0,34	> 1, 5 meq 100 ml
	Al <sup>3+</sup> ( $\text{meq 100 g s}^{-1}$ )	0,50±0,41	0,24±0,16	> 1 meq 100 ml
	MOS (%)	23,60±3,20	14,69±1,86	< 2,0 %
	P ( $\text{mg kg}^{-1}$ )	7,21±2,73	3,38±2,80	< 10 $\text{mg kg}^{-1}$
	K <sup>1+</sup> ( $\text{meq 100 g s}^{-1}$ )	0,10±0,05	0,04±0,03	< 0,20 meq 100ml
	Ca <sup>2+</sup> ( $\text{meq 100 g s}^{-1}$ )	1,09±0,38	0,71±0,25	< 5,0 meq 100ml
Mg <sup>2+</sup> ( $\text{meq 100 g s}^{-1}$ )	0,39±0,09	0,22±0,04	< 1,5 meq 100ml	

Da: Densidad aparente; Ksat: Conductividad hidráulica saturada; Pt: Porosidad total; Pa: Porosidad de aireación; Pr: Porosidad de retención; Al<sup>3+</sup> +H<sup>1+</sup>: Acidez intercambiable; Al<sup>3+</sup>: Aluminio intercambiable; MOS: Materia orgánica del suelo; P: Fósforo disponible; K<sup>1+</sup>: Potasio intercambiable; Ca<sup>2+</sup>: Calcio intercambiable; Mg<sup>2+</sup>: Magnesio intercambiable.

#### 4.2. Caracterización físico-químico del suelo en parcelas con *I. velutina* e *I. multinervis*, en el bosque primario de la Estación científica Pindo Mirador.

En cada una de las parcelas (BP1, BP2, BP3 y BP4) en las que se encuentran las especies de estudio (*I. velutina* e *I. multinervis*) se determinó las propiedades físicas (Da, ksat, Pt, Pa, Pr) y químicas (pH, Al<sup>3+</sup>H<sup>1+</sup>, Al<sup>3+</sup>, MO, P, K<sup>1+</sup>, Ca<sup>2+</sup> y Mg<sup>2+</sup>) del suelo. En general, las propiedades físicas no mostraron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre las parcelas evaluadas en ambas profundidades, sin embargo, los resultados obtenidos muestran que el horizonte superficial presenta mejores condiciones físicas con respecto a lo obtenido en la profundidad 10-30 cm (Figura 9 y 10).

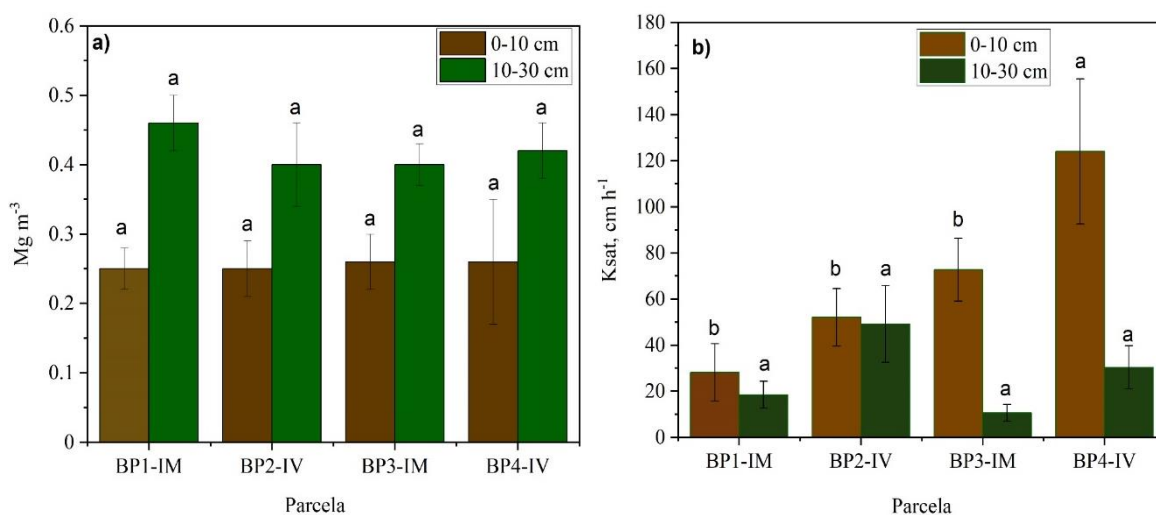
Para estudiar las *I. multinervis* se seleccionó dos parcelas en la BP1 y uno en la BP3, mientras que la *I. velutina* se correspondieron con las parcelas (BP2 y BP 3). En el caso de las propiedades físicas del primer horizonte presentaron buenas condiciones ya que están por encima o por debajo del valor crítico (Figura 9 y10).

Se observó que la Da presento los menores valores en el horizonte superficial y se incrementó con la profundidad (Figura 9a). A pesar de ello, los valores obtenidos en ambas profundidades se encuentran por debajo del valor señalado como crítico de 1,3  $\text{Mg m}^{-3}$  (Pla,



2010), lo cual proporciona adecuadas condiciones aireación y facilita la penetración de las raíces de las plantas y del agua sin problemas de compactación en ninguna de las parcelas (Pla, 2010; Bravo et al., 2017).

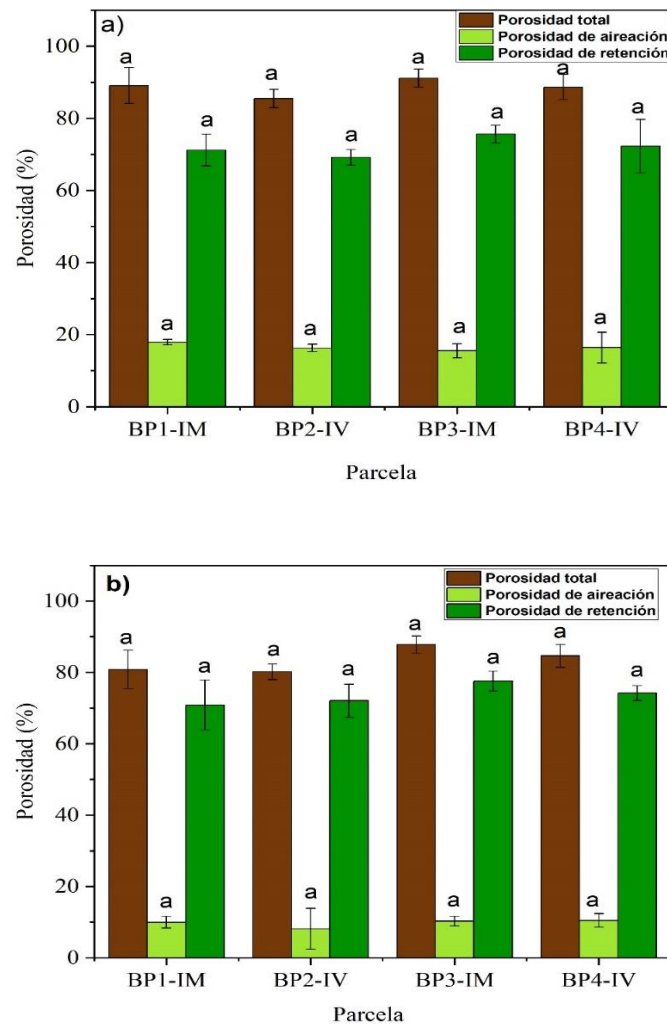
En el caso de  $K_{sat}$  si presentó diferencia significativa en la primera profundidad y los valores se correspondieron con los valores de la densidad aparente del suelo. Si bien, se observó una disminución con la profundidad (Figura 9b), los valores obtenidos confirman que el agua que llega a la superficie del suelo puede penetrar con facilidad en todo el perfil ya que dichos valores están por encima de  $0.5 \text{ cm h}^{-1}$ , por encima del cual se asocia con una alta conductividad hidráulica (Pla, 2010; Bravo et al., 2017).



**Figura 9.** Valores promedio de densidad aparente del suelo (a) y conductividad hidráulica saturada (b) por parcela. Letras distintas en una misma columna y profundidad denotan diferencias significativas a un nivel de probabilidad de  $P < 0.05$ .

De igual forma sucede con la distribución de tamaño de poros ( $P_t$ ,  $P_a$  y  $P_r$ ) sus valores presentan diferencias significativas entre las parcelas los valores están por encima de los valores críticos donde se pueden presentar problemas de aireación o movimiento de agua (Pla, 2010) (Figura 10a y b). Los resultados encontrados indican que tanto la porosidad total como la porosidad de aireación y la porosidad de retención (Figura 10) en estos suelos permiten que el agua puede penetrar y moverse fácilmente a través del perfil de suelo sin ninguna limitación física (Blanco-coqui y Ruis., 2018; Bravo et al., 2017). Para suelos amazónicos se ha señalado que las adecuadas condiciones físicas están relacionadas

principalmente con los altos contenidos de materia orgánica comúnmente registrado en los suelos de la zona (Nieto y Caicedo, 2012; Bravo et al., 2015).



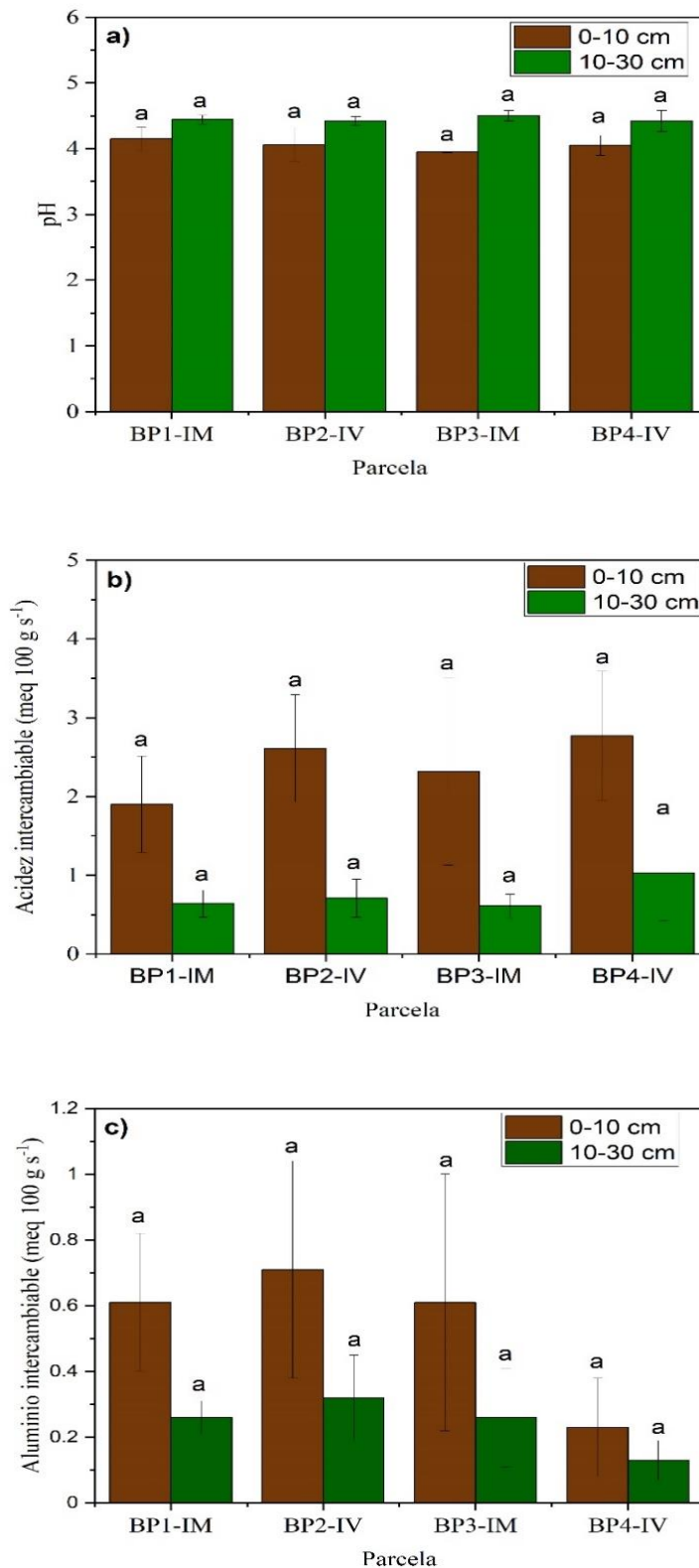
**Figura 10.** Valores promedio de distribución de tamaño de poros en función de las parcelas y dos profundidades de 0-10 cm (a) y b de 10-30 cm (b) por parcela. Letras distintas en una misma columna y profundidad denotan diferencias significativas a un nivel de probabilidad de  $P < 0.05$ .

Con respecto a las propiedades químicas en las 4 parcelas, el pH presentó valores por debajo de 5 (valores críticos) en ambas profundidades (Figura 11.a); lo cual son considerados como muy ácidos (INIAP, 2012); dichos resultados son característicos de suelos amazónicos (Bravo, et al, 2017). Cabe mencionar que, las parcelas de estudio con *I. multinervis* no son diferentes estadísticamente ( $P < 0,05$ ) a las áreas donde se encuentra la *I. velutina*. Se ha señalado que el pH puede afectar de manera directa la fertilidad integral de los suelos,

incidiendo sobre la disponibilidad de los nutrientes, la actividad microbiana y condicionando la capacidad de las plantas para su asimilación (Casanova 2005; McGrath et al., 2014). Adicionalmente, debido a valores extremos de pH pueden precipitar elementos esenciales y liberar elementos tóxicos como el Aluminio (Al), Hierro (Fe) y el Manganeseo (Mn) (Santos y López, 2015).

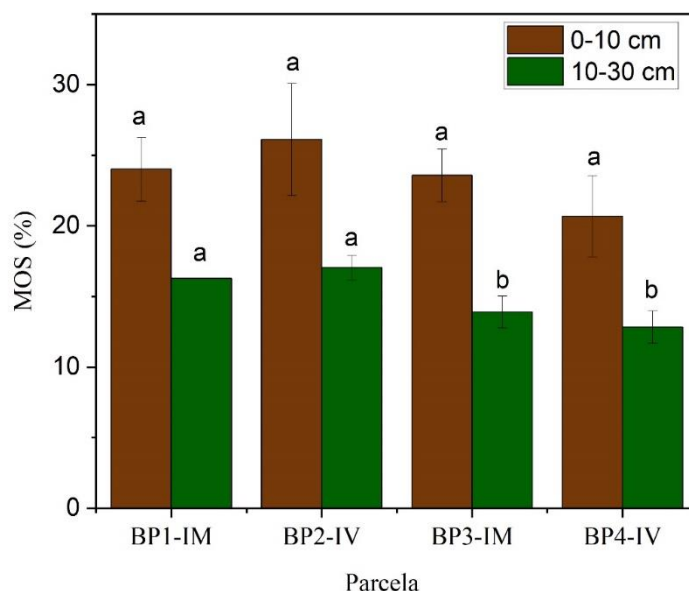
La acidez intercambiable en el primer horizonte presentó valores que se categorizan como críticos debido a que son mayores de  $> 1,5 \text{ meq } 100 \text{ g s}^{-1}$ ; mientras que para la segunda profundidad (10-30 cm) se observó una disminución con valores por debajo de  $1,5 \text{ meq } 100 \text{ g s}^{-1}$  considerados adecuados. A pesar de dicha dinámica no se presenta diferencias significativas entre zona de estudios de *I. multinervis* (BP 1 y BP 3) e *I. velutina* (BP 1, BP 2 y BP 4) (Figura 11b). En dicho contexto la alta concentración de acidez es provocado por la lixiviación de las bases intercambiables en el suelo de los bosques de la Amazonía, provocado por las altas precipitación (Oliveira et al., 2015).

La presencia de aluminio intercambiable en las dos profundidades (0-10 y 10-30 cm) estuvieron por debajo del valor crítico ( $1 \text{ meq } 100 \text{ g s}^{-1}$ ) (INIAP, 2012); con mayor presencia en horizonte superficial (de 0,71 a  $1 \text{ meq } 100 \text{ g s}^{-1}$ ) sin diferencia significativa ( $P < 0,05$ ) entre las parcelas de *I. velutina* e *I. multinervis* (Figura 11c). Sin importar el nivel de  $\text{Al}^{3+}$  que se haya encontrado en dichas parcelas se considera a los suelos amazónicos como ácidos y presentan toxicidad de  $\text{Al}^{3+}$  (Santos, 2016). La presencia de este elemento puede afectar en el crecimiento del sistema radicular y la disponibilidad de nutrientes y minerales de la materia orgánica (Jordão, 2018).



**Figura 11.** Proceso de acidificación del suelo medido a través del pH (a), acidez intercambiable (b) y Aluminio intercambiable (c) en función de las parcelas y dos profundidades. Letras distintas en una misma columna y profundidad denotan diferencias significativas a un nivel de probabilidad de  $P < 0.05$ .

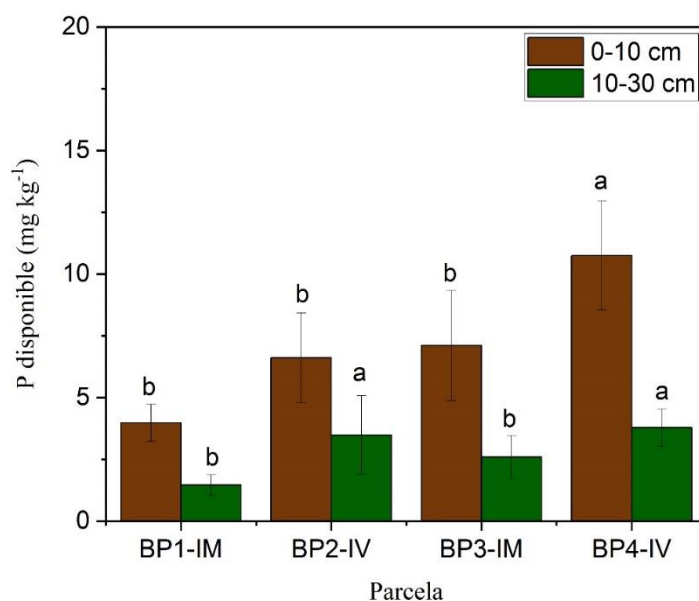
El contenido de materia orgánica del suelo (MOS) fue alto en todas las parcelas evaluadas (> 5 %, INIAP, 2012) oscilando de 20 a 26 % en la capa superficial y de 13 a 17 % en el horizonte subsuperficial (Figura 12). La alta presencia de materia orgánica constituye una fuente importante de nitrógeno en el suelo, lo cual se evidencia mediante las altas correlaciones encontradas entre ambos parámetros y además de mejorar en el contenido de algunos nutrientes y las propiedades físicas del suelo (Bravo et al., 2015; Viana et al., 2014; Hernández et al., 2008). Kassa et al., 2017, menciona que las especies arbóreas de la familia Fabaceae suministran grandes cantidades de materia orgánica, carbono orgánico y nitrógeno al suelo y la capacidad inherente de fijar el nitrógeno atmosférico y la asociación con bacterias simbióticas y hongos micorrícicos conducen a la acumulación orgánica de carbono y nitrógeno en la biomasa de los árboles.



**Figura 12.** Contenido de materia orgánica del suelo por parcela y profundidad evaluada. Letras distintas en una misma columna y profundidad denotan diferencias significativas a un nivel de probabilidad de  $P < 0.05$ .

El contenido de fósforo por parcelas presentó diferencias significativas ( $P < 0,05$ ), por una parte, se agrupa las BP1, BP 2 BP 3 (*I. multinervis* e *I. velutina*) y por otra parte solo la BP4 (*I. velutina*). pero si se aprecia mayor contenido de P en el horizonte superficial con respecto a la segunda profundidad. En el caso del 10–30 cm también existe diferencia significativa entre las BP 2, BP 4 y las BP 1 y BP 3. Los valores promedios de P oscilaron de 1,47 mg kg

<sup>-1</sup> a 7,11 mg kg<sup>-1</sup>, lo cual está por debajo del valor crítico < 10 mg kg<sup>-1</sup> (Figura 13). Y categorizados como bajo. Estudios realizados por Burgos (2016) en la Amazonia ecuatoriana, muestran mejores valores en usos de suelo agrícola y menores valores en los bosques. La misma dinámica reporto, Bravo et al., (2017). La baja disponibilidad de este nutriente se agrava por la alta predominancia de Fe y Al<sup>3+</sup> con lo cual forman fosfatos de aluminio (P-Al) y de hierro (P-Fe), que las especies botánicas no pueden aprovechar (Casanova, 2005).



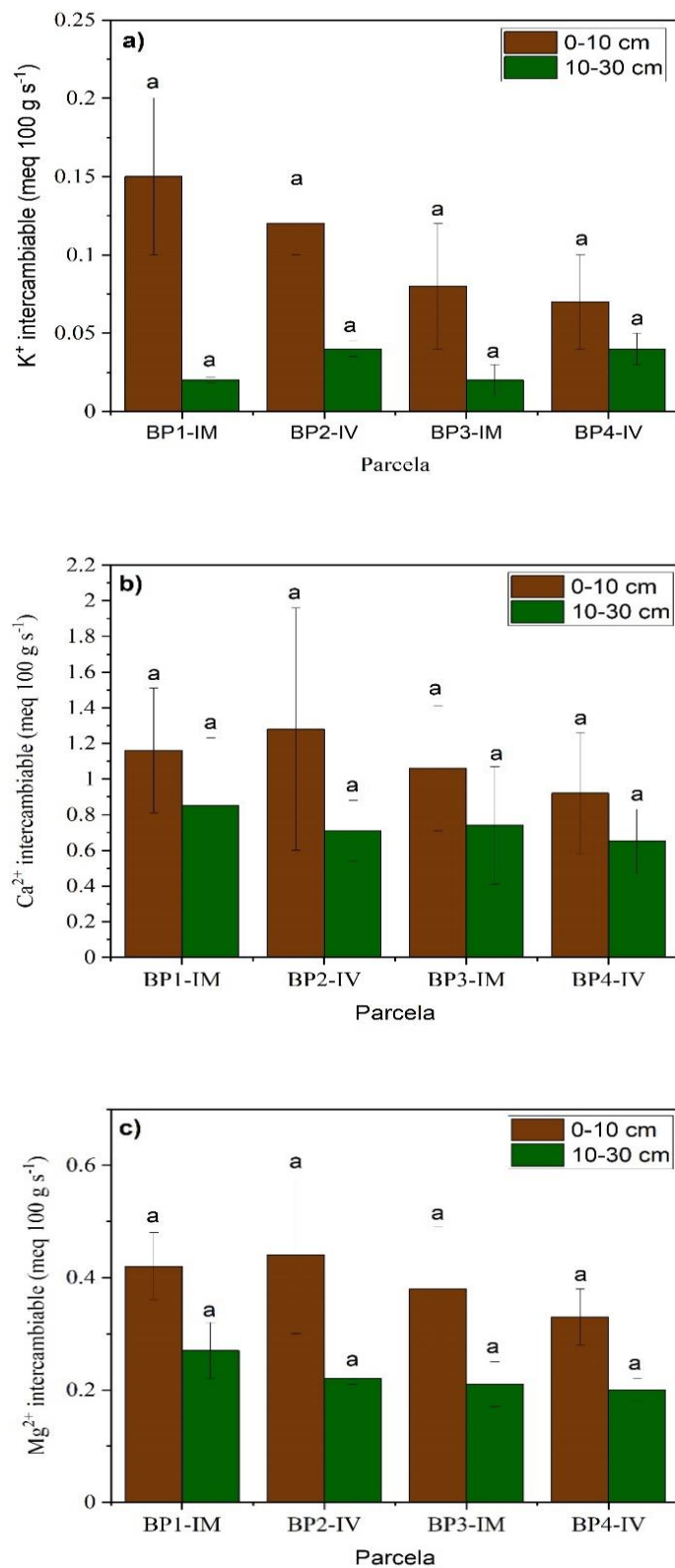
**Figura 13.** P disponible en el suelo por parcela. Letras distintas en una misma columna y profundidad denotan diferencias significativas a un nivel de probabilidad de P<0.05.

La presencia de potasio entre las parcelas de *I. multinervis* y *I. velutina* no mostraron diferencias significativas (P < 0,05). Sin embargo, existe una mayor cantidad del elemento en la profundidad de 0-10 cm (Figura 14a), esto debido a la acumulación de residuos orgánicos en suelos de bosque (Silveira Junior et al., 2014). Sin embargo, los resultados de K<sup>+</sup> intercambiable se categorizan como críticos por ser < 0,20 meq 100 g s<sup>-1</sup> (Figura 14b). Los valores registrados coinciden con los resultados encontrados por Bravo et al., (2017), en la Amazonia ecuatoriana. McGrath, Spargo, y Penn (2014), mencionan la baja presencia de potasio intercambiable en regiones húmedas y menciona que se debe a las altas precipitaciones que provoca lixiviación, la disminución del pH por debajo de 6, y la mayor competencia por los sitios de intercambio con los iones de aluminio e hidrogeno.

Las parcelas en donde se encuentran *I. multinervis* e *I. velutina*, no presentan diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) con respecto a los resultados de  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{Mg}^{2+}$  intercambiable (Figura 14b, 14c). El contenido de  $\text{Ca}^{2+}$ ; en ambas profundidades son considerados como críticos por ser  $< 5,0 \text{ meq } 100 \text{ g s}^{-1}$  (INIAP, 2012). Dicho fenómeno es debido a que, en suelos ácidos de regiones húmedas parte del  $\text{Ca}^{2+}$  intercambiable se pierde por lixiviación (Neves, 2013).

La concentración de magnesio intercambiable ( $\text{Mg}^{2+}$ ) estuvo por debajo del valor crítico ( $< 1,5 \text{ meq } 100 \text{ g s}^{-1}$ ) (Figura 14c). El  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{Mg}^{2+}$  tienen un comportamiento similar al  $\text{K}^{1+}$ , debido a que están muy influenciados por la mineralogía, tipo de suelo y el pH. Esto es señalado por varios investigadores, por la misma razón de que en estos suelos amazónicos predominan un pH ácido con alta presencia de  $\text{Al}^{3+}$  que domina la solución y la CIC, lo cual, afecta a la actividad del  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{Mg}^{2+}$  intercambiables y aumenta su potencial de lixiviación (Bravo et al., 2017; McGrath, Spargo y Penn, 2014; Custode y Sourdat, 1986).

En resumen, la condición química del área estudiada muestra valores de pH muy ácidos, alto contenido de materia orgánica, moderada disponibilidad de nitrógeno y bajas cantidades de P, S y  $\text{K}^{+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{Mg}^{2+}$  coincidiendo con los valores señalados para esta zona (Bravo et al., 2017).



**Figura 14.** Disponibilidad de base intercambiables: Potasio disponible (a), Calcio disponible (b) y Magnesio disponible (c) en función de las parcelas y dos profundidades. Letras distintas en una misma columna y profundidad denotan diferencias significativas a un nivel de probabilidad de  $P < 0.05$ .



### 4.3. Parámetros de las curvas de inducción (ETR vs PAR) de *I. multinervis* e *I. velutina*.

La especie *I. velutina* exhibió valores de  $\alpha$  de  $0,17 \pm 0,03$ , mientras que *I. multinervis* con  $0,15 \pm 0,03$ . Se encontraron diferencias significativas en  $\alpha$  ( $P < 0,05$ ) entre ambas especies, sugiriendo una mayor eficiencia fotoquímica en *I. velutina* (Tabla 4). El parámetro  $\alpha$  es una medida de eficiencia cuántica, y se refiere a la pendiente inicial de la porción la lineal de respuesta del ETR a bajos valores de PAR (Loriaux et al., 2013). Similarmente,  $ETR_{MAX}$  (máxima tasa en el transporte de electrones), fue significativamente diferente entre especies (*I. velutina*  $48,13 \pm 11,02$  e *I. multinervis*  $41,75 \pm 12,61 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) indicándonos una mayor tasa de electrones a través de los fotosistemas en *I. velutina*. Los parámetros  $I_k$  (punto de saturación de la luz) e  $I_m$  (intensidad de luz saturante donde se alcanza  $ETR_{MAX}$ ), mostraron diferencias significativas entre ambas especies (Tabla 5).

Loriaux et al., (2013), menciona que la  $I_k$  es el punto en el que se alcanzó la saturación de luz. A pesar de ser especies del mismo género si se encontró una diferencia en las curvas las curvas de repuesta de ETR vs PAR.

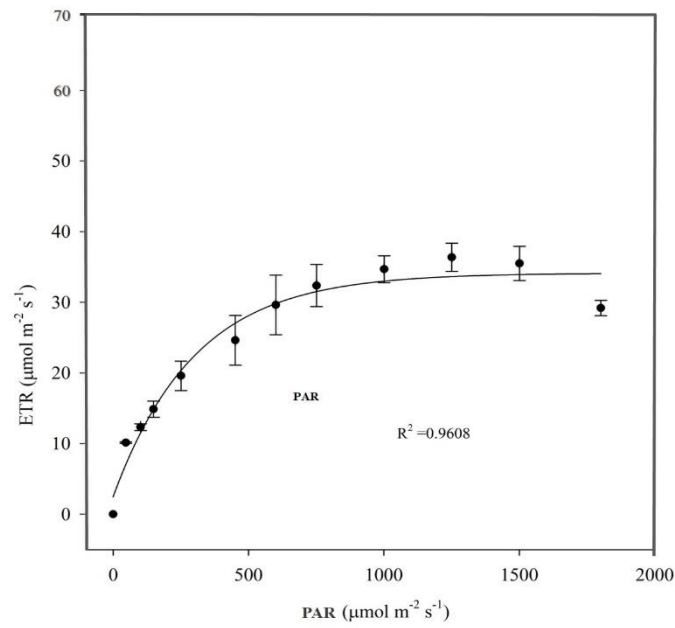
**Tabla 4.** Parámetros de las curvas de inducción (ETR vs PAR) de *I. multinervis* e *I. velutina*.

Parámetros fotoquímicos	Especies forestales	
	<i>I. multinervis</i>	<i>I. velutina</i>
$\alpha$	$0,15 \pm 0,03\mathbf{b}$	$0,17 \pm 0,03\mathbf{a}$
$I_k$	$306,55 \pm 140,76\mathbf{a}$	$293,29 \pm 72,53\mathbf{a}$
$ETR_{MAX}$	$41,75 \pm 12,61\mathbf{b}$	$48,13 \pm 11,02\mathbf{a}$
$I_m$	$1349,12 \pm 801,94\mathbf{a}$	$1277,87 \pm 572,15\mathbf{a}$

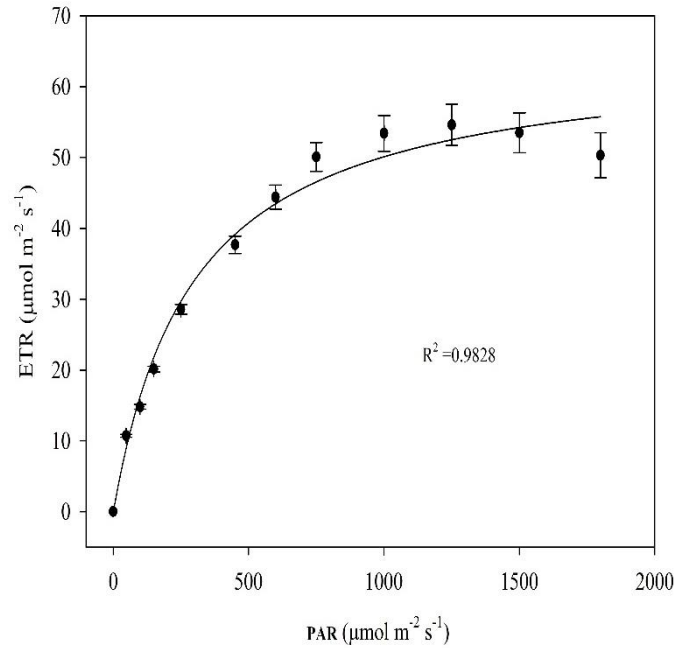
Letras distintas en un mismo parámetro denota que existe diferencia significativa ( $P < 0,05$ ) entre *I. velutina* e *I. multinervis*.

En las Figura 15a y 15b se muestran las curvas de respuesta de la tasa de transporte de electrones (ETR) en función de la PAR de dos especies del género *Inga* (*I. multinervis* e *I. velutina*), en un bosque primario de una zona siempreverde piemontano.

**a) *I. multinervis***



**b) *I. velutina***



**Figura 15.** Curvas de respuesta de la tasa de transporte de electrones (ETR) en función de la PAR de las especies de *I. multinervis* (a) e *I. velutina* (b).

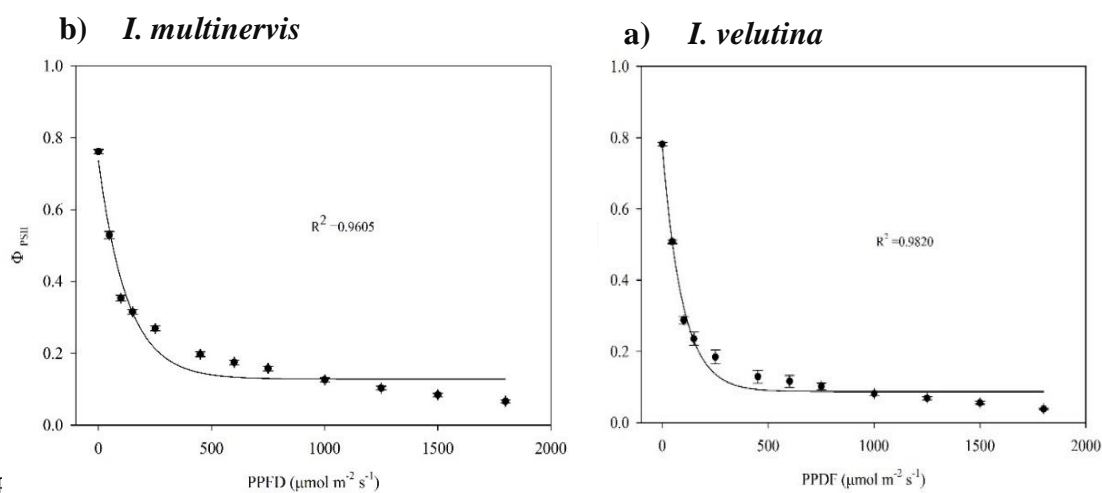
Las figuras representan la aclimatación fisiológica a corto plazo de las hojas a distintas intensidades de luz. Las curvas reflejan una similitud entre las dos especies, mostrando una curva hiperbólica rectangular con un excelente ajuste ( $r^2 > 0,9$ ). Sin embargo, *I. multinervis* a

partir de 251  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de PAR tuvo una ETR de 24,7  $\mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , siendo inferior al encontrado en *I. velutina* con 27,6  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

A partir de los 750  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de PAR *I. multinervis* alcanzó una ETR de 37,5  $\mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  llegando a saturación y sin mostrar aumentos significativos, siendo su  $\text{ETR}_{\text{MAX}}$  de 37,1  $\mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Mientras que en *I. velutina* alcanzo una ETR de 48,3  $\mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y una  $\text{ETR}_{\text{MAX}}$  de 50,3  $\mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , indicando que esta especie 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.

#### 4.4. Curvas de respuesta del rendimiento cuántico de PSII ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ) a la PAR en las especies *I. multinervis* (a) e *I. velutina* (b).

En las figuras 16a y 16b se muestran las curvas de  $\Phi_{\text{PSII}}$  respuesta al PAR de las especies de *I. multinervis* e *I. velutina* respectivamente. Se puede observar que los resultados son altamente significativos y muestran una relación inversa, con una reducción exponencial de  $\Phi_{\text{PSII}}$  a medida que incrementa el PAR. También se aprecia, que los mejores resultados fueron encontrados en hojas muestreadas de *I. multinervis* con respecto a la eficiencia operativa de PSII en los distintos PAR.



**Figura 16. Curvas de respuesta del rendimiento cuántico relativo ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ) en función del PAR de las especies *Inga multinervis* (a) e *Inga velutina* (b).**

El rendimiento cuántico de PSII ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ) Es la representación de los resultados de eficiencia que logra obtener el fotosistema II en condiciones de iluminación fotosintética en estado estacionario y es afectado cuando existe un cierre de los centros de reacción, la disipación de calor y la migración de los cloroplastos (Loriaux et al., 2013; Schreiber, 2004 y Cazzaniga et al., 2013). Por otra parte, en un ambiente natural cuando una planta tiene contacto con la

luz ambiental, absorben un 84% de esa luz 50% por las antenas del PSII. Dichos porcentajes pueden variar y puede ser causado por el estrés de la planta, contenido de clorofila, edad de la hoja, nivel de luz y tipo de especie (Eichelmann et al., 2004).

#### **4.5. Parámetros instantáneos de intercambio gaseoso acoplados a medidas simultáneas de fluorescencia en *I. multinervis* e *I. velutina*.**

- **Intercambio gaseoso (determinadas con el IRGA)**

Las medidas de intercambio gaseoso se realizaron en folíolos de hojas cortadas de ambas especies; debido a que fue la única forma posible para solventar la dificultad para medir *in situ* el intercambio gaseoso, si bien entendemos que estas medidas puedan ser cuestionadas, también existen autores que indican que las medidas pueden ser confiables. Por ejemplo, en 11 especies arbóreas de un bosque seco tropical no encontraron diferencias en A y g<sub>s</sub> en hojas de ramas intactas y hojas de ramas cortadas (Ávila-Lovera et al., 2019). Por lo tanto, las mediciones posteriores para esos árboles en dicho estudio fueron hechas en ramas cortadas solamente. Se ha sugerido que, para minimizar los efectos inducidos por la escisión, las mediciones de intercambio de gases deben tomarse en <10 min después del corte (Santiago y Mulkey 2003), y nuestras mediciones se realizaron en <3 min después escisión.

Las mediciones de intercambio de gases deben realizarse solo unos minutos (1-3 min) después de que se realiza el corte porque la E tiende a disminuir cuando el contenido de agua foliar disminuye. A veces, hay un aumento transitorio de E un poco después de que se quita la hoja o rama (llamado efecto Ivanov) como resultado probable de la liberación de la tensión del xilema. En nuestro caso, las mediciones de intercambio de gases se realizaron durante la estación húmeda, cuando las plantas tienen un potencial hídrico relativamente alto, y tomamos las mediciones muy rápido en un tiempo menor a 3 minutos después de que se hizo el corte.

Previamente, se tomaron medidas en hojas intactas y hojas de ramas cortadas en algunos de los árboles más altos (20 m de altura) y no observamos el efecto Ivanov, no solo en este ecosistema sino en especies de matorrales espinosos en el estado Falcón, Venezuela (W. Tezara, comunicación personal), por lo que podría ser que el efecto Ivanov no sea universal. Por ejemplo, se ha informado que la especie de conífera (*Metasequoia glyptostroboides*) no tiene efecto Ivanov (McAdam & Brodribb, 2014).

La tasa de transpiración no presentó diferencia significativa entre especies ( $P < 0,05$ ), mostrando un valor promedio de  $1,72 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $1,98 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para *I. multinervis* y *I. velutina* respectivamente, sugiriendo que ambas especies pierden agua al ambiente a la misma tasa (Tabla 5). Estudios realizados en Fabaceae (frijol), presentaron valores máximos de  $1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; sin embargo, por ser una especie herbácea no presentaron problemas con respecto a E (Pérez et al., 2019). La tasa de transpiración involucra la pérdida de agua en forma de vapor en su mayoría a través de las hojas, por las estomas y es afectado por la radiación solar y otros factores. La E 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  $\text{CO}_2$  involucra una pérdida de vapor de agua desde la planta, la eficiencia del uso de agua (EUA) está definida como la relación entre la ganancia de  $\text{CO}_2$  por A y la pérdida de agua en E ( $\text{EUA} = A/E$ ) y depende mucho de las características de la especie y del ambiente (Medrano et al., 2007). Partiendo de ello, se puede decir que las Ingas estudiadas en el presente trabajo tienen características muy óptimas para desarrollarse en condiciones ambientales de un bosque siempreverde piemontano, ya que en dichos ecosistemas no existe presencia de sequías, por el contrario, la Amazonia es una zona con altas precipitaciones, lo cual favorece a la transpiración y por consiguiente a la absorción de carbono.

La conductancia estomática ( $g_s$ ), que muestra la magnitud en la apertura de las estomas mostraron valores significativos ( $P < 0,05$ ) (Tabla 5). Se observó, el máximo valor de  $0,71 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en *I. velutina* y  $0,38 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en *I. multinervis*. Estos resultados sugieren que *I. velutina* tiene una mayor apertura de los estomas, sin que esto se traduzca en una mayor pérdida de agua en área de estudio. Similarmente, en dos especies de *Inga* sp. en un bosque en la amazonia central y en varias plantas fijadores de nitrógeno han reportado  $g_s$  de  $0,24 - 0,28$  y  $0,10 - 0,40 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectivamente (Carswell et. al, 1999; Adams et al., 2016). Por el contrario, en otro estudio realizado en Ingas se registraron valores inferiores de  $g_s$  de los de *I. multinervis* e *I. velutina* (Espinales et al., 2012). La disminución de  $g_s$  reduce las pérdidas de agua, que permite mantener hidratada la planta. Por consiguiente, esta respuesta también disminuye la concentración interna del  $\text{CO}_2$  (menor difusión de  $\text{CO}_2$  desde la atmósfera hacia la hoja) y a la vez, la disminución en la eficiencia de la fijación de carbono (Ocheltree et al., 2014). Por esta razón, podemos inferir que *I. multinervis* tiene menor

capacidad para realizar fotosíntesis en relación con *I. velutina*, debido a que la conductancia estomática es uno de factores más influyentes en la fotosíntesis (Medrano et al. 2002; Chaves et al. 2003).

**Tabla 5.** Parámetros de intercambio gaseoso ( $E$ ,  $g_s$ ,  $A$ ,  $C_i$ ,  $gm$ ) y actividad fotoquímica del fotosistema II ( $F$ ,  $F_m$ ,  $F_o$ ,  $\Phi_{PSII}$ ,  $ETR$ ,  $q_p$ ,  $q_N$ , y  $NPQ$ ) de *I. multinervis* e *I. velutina*.

Parámetros fotosintéticos	Especies forestales	
	<i>I. multinervis</i>	<i>I. velutina</i>
$E$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	1,72±0,20a	1,98±0,38a
$g_s$ ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	0,38±0,11b	0,71±0,20a
$A$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	9,91±1,23a	10,54±2,05a
$C_i$ ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	324,50±16,38a	336,60±15,03a
$gm$	0,03±0,00a	0,03±0,01a
$F$	383,75±24,86a	323,13±31,18b
$F_m$	428,75±26,70	375,13±30,75b
$F_o$	242,25±8,10a	227,47±35,03a
$\Phi_{PSII}$	0,10±0,01b	0,14±0,02a
$ETR$ o $J$ ( $\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	65,93±3,12b	87,62±12,06a
$q_p$	0,31±0,05a	0,38±0,08a
$q_N$	0,81±0,02a	0,82±0,04a
$NPQ$	1,88±0,10a	1,82±0,23a

Letras distintas en un mismo parámetro denota que existe diferencia significativa ( $P < 0,05$ ) entre *I. velutina* e *I. multinervis*.

No se observó diferencias significativas en  $A$  entre ambas especies de *Inga* ( $P < 0,05$ ) sugiriendo que ambas especies tienen igual capacidad de fijar  $\text{CO}_2$  de la atmósfera. La  $A$  fue de 9,9 y 10,5  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en *I. multinervis* e *I. velutina*, respectivamente (Tabla 5).

Estos valores de asimilación de  $\text{CO}_2$  estuvieron dentro del intervalo reportado para especies de leguminosa 5-20  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Adams et al., 2016). Fueron similares a los reportado en *Inga marginata* ( $9-10.6 \pm 1.4 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) e *Inga. subnuda*;  $11.7 \pm 0.9 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Matsubara et al., 2008; dos Santos Pereira et al., 2019) y superiores a lo observado en dos especies de ingas 6 y 7  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Carswell et al., 1999). La  $A$  es afectada por el estrés hídrico, lo cual conlleva a una menor  $g_s$  y por consiguiente a una menor fotoasimilación (Chapin III, 1980; Imo y Timmer, 1992); sin embargo, se ha reportado altas tasas fotosintéticas en especies de la familia Fabaceae durante el estrés (Passera, 2000).

Con estos resultados podríamos deducir que *I. multinervis* podría tener una menor capacidad fotosintética en comparación con *I. velutina*, debido a que presentó una  $g_s$  significativamente

menor, por tanto la  $C_i$  debió ser menor a causa de una menor difusión del  $CO_2$  hacia los espacios intercelulares de las hojas; sin embargo, esto no fue así, ya que la  $C_i$  de  $CO_2$  fue similar en ambas especies.

La  $C_i$  no presentó diferencia significativa ( $P < 0,05$ ) entre las especies de *I. velutina* e *I. multinervis* (Tabla 5), los resultados son similares a los encontrados en *Peltophorum dubium* de la familia Fabaceae (Klein et al, 2016). El mismo autor menciona que dicha variable se comporta de acuerdo a las condiciones ambientales como la disponibilidad de agua, luz, temperatura y energía, entre otros.

Los resultados de  $g_m$  de *I. multinervis* e *I. velutina* no presentaron diferencias significativas entre las especies de *Inga* estudiadas (Tabla 5) posiblemente dichos valores son debido a que pertenecen al mismo género y familia; contrario a lo reportado en *Lithraea caustica*, *Quillaja saponaria* y *Cryptocarya alba* pertenecientes a familias diferentes y por lo cual mostraron diferencias significativas (Brito, 2013). La  $g_m$  nos indica que la difusión del  $CO_2$  en fase líquida desde los espacios intercelulares hacia el estroma donde se encuentra RuBisCO fue similar en ambas especies.

- **Actividad fotoquímica del PSII (determinadas con fluorescencia)**

La fluorescencia en estado estable ( $F$ ) que emiten los folíolos de las *Inga* al ser iluminados con un PAR de 1400 ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), mostró diferencia significativa entre las especies de *I. multinervis* ( $383,7 \pm 25$ ) y *I. velutina* ( $323,1 \pm 31$ ) (Tabla 5). Dicha diferencia posiblemente sea debido a la variabilidad que existe en las características intrínsecas de los folíolos, así como la cantidad de luz absorbida, transmitida y reflejada en cada especie. Así como también, depende mucho de la fisiología de cada especie y las condiciones ambientales en las que se encuentre (Linchtenthaler, 2003).

Una tendencia similar fue observada en la emisión de fluorescencia máxima ( $F_m$ ), donde se encontró una diferencia significativa entre *I. multinervis* ( $383,8 \pm 25$ ) y *I. velutina* ( $323,1 \pm 31$ ) (Tabla 5), normalmente dicha variable tiende a ser uno de los parámetros mayormente utilizados para analizar el sistema fotosintético, esto debido a su reacción rápida a algún tipo de estrés leve que puede existir (Oliveira y Peñuelas, 2004). De hecho, recordemos, que mientras mayor es la señal  $F_m$ , menor sería la tasa de fotosíntesis y viceversa. En este caso

dicha diferencia puede ser por la dinámica que existe en el suelo y el ambiente, de manera general en áreas reducidas.

La Fluorescencia mínima ( $F_0$ ) no presentó diferencias significativas entre las especies de *Inga* estudiadas (Tabla 5). Sin embargo, el incremento de  $F_0$  es de suma importancia para determinar y ampliamente utilizado en la detección las diversas formas de estrés ambiental, como las altas temperaturas, sequías, heladas, salinidad, contaminación, deficiencia de minerales, herbicidas. Resultados obtenidos en plantas de *Eucalyptus nitens* y *Eucalyptus globulus* no mostraron diferencia significativa entre las especies de eucaliptos (Salazar, 2009).

Se encontró diferencias significativas en la eficiencia cuántica del PSII ( $\Phi_{PSII}$ ) entre ambas especies (Tabla 5). Dicha variable es de suma importancia ya que tiene una relación directa, con una mayor concentración de clorofila, y esta a su vez con un mayor transporte de electrones (ETR) y por tanto, con la capacidad fotosintética (Osório et al., 2004). Rangel 2012, comparó el rendimiento cuántico de dos especies (*Baccharis salicifolia* y *Heteromeles arbutifol*) y obtuvo mayores valores en *B. salicifolia* que en *H. arbutifol*, esto debido a las mejores condiciones del ambiente en el que se encontraban.

La tasa de transporte de electrones (ETR) de *I. multinervis* ( $65,9 \pm 3$ ) fue menor a la encontrada en *I. velutina* ( $87,6 \pm 12$ ), lo cual estadísticamente refleja ETR con diferencia significativa ( $P < 0,05$ ), entre las dos especies en estudio (Tabla 5). Estudios realizados en un bosque amazónico de Brasil, demostraron que la ETR fue superior en especies de mayor altura con respecto a especies que se encuentran a nivel del suelo (Carswell, et al., 2000). Se reportó que *Inga* sp. generalmente mostró tasas más altas de transporte de electrones fotosintéticos (ETR de  $200 \text{ mmol e}^- \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en *Populus deltoides*, pero una mayor reducción por la tarde en eficiencias fotosintéticas (Ananyev et al., 2005). Nuestros resultados de ETR presentaron la mitad de lo reportado por Ananyev et al., (2005). Los resultados sugieren que *I. velutina* mostró una mejor capacidad fotoquímica para utilizar la energía lumínica, es decir una mayor fotosíntesis potencial (ETR/10) que *I. multinervis*. Cuando las especies tienen a soportar altas intensidades de luz y llegan a un punto de saturación estas tienen a cerrar todos los centros de reacción y por ende disminuye el transporte de electrones (Bieto, et al., 2008).



No se encontraron diferencias significativas en el coeficiente de extinción fotoquímica ( $q_P$ ) entre ambas especies (Tabla 5). Dicho parámetro tiende a disminuir a medida que incrementa el PAR. El  $q_P$  representa una medida de la proporción de centros de reacción que podrían activarse; por tanto, a intensidades lumínicas muy altas los valores de  $q_P$  tienden a ser bajos (Wang, 2014).

El coeficiente de extinción no fotoquímica de la fluorescencia ( $q_N$ ) no presentó diferencia significativa entre *I. multinervis* ( $0,81 \pm 0,02$ ) e *I. velutina* ( $0,82 \pm 0,04$ ). Similarmente, la medida de disipación de calor (NPQ) fue similar en ambas especies (Tabla 6). En otras especies de *Inga* se han reportado valores de NPQ entre 2 y 3 (Ananyev *et al.*, 2005), indicando en estas especies de *Inga* una mayor disipación de energía en forma de calor que las especies de este estudio.

#### **4.6. Asociación de parámetros fotoquímicos, fotosintéticos y edáficos de la especie *I. multinervis* de un bosque siempreverde piemontano.**

En la Tabla 6 se observó la correlación de los distintos parámetros analizados de *Inga multinervis*, la misma que fue evaluada mediante una matriz de correlación y para sus análisis se consideró su fuerza y dirección, la cual indica que mientras mayor es el valor del coeficiente más fuerte es la relación entre las distintas variables. De la misma forma, si las dos variables tienden a aumentar su valor o disminuir, el coeficiente es positivo (+); en el caso que una variable aumenta y la otra disminuye, el coeficiente es negativo (-).

Con base en lo mencionado, podemos observar que para *I. multinervis* los parámetros de la fotosíntesis y edáficos del suelo presentaron resultados muy variados, las mismas que mostraron algunas relaciones significativas denominados como fuerte ( $> 0,60$ ), moderado ( $0,30$  a  $0,60$ ) y débil ( $< 0,30$ ) todas ellas de distintas formas que pueden ser positivas o negativas. A pesar de existir fuerte correlación entre los variables químicas del suelo, para este estudio serán ignorados ya que pretendemos entender las correlaciones entre las variables de la fotosíntesis y químicas del suelo. Por tanto, se puede deducir que existe una moderada correlación de  $F_m$  y  $K$  la misma que fue encontrada por Wang *et al.*, (2015). Al realizar un análisis de los efectos de deficiencia de  $K$  sobre la fotosíntesis en plantas de soja, en la que los investigadores mencionan que el déficit de potasio tiende a disminuir la fluorescencia máxima (Tabla 6). El potasio a la vez, es uno de los nutrientes que ayuda en

la apertura y cierre de estomas y por consiguiente a regular el abastecimiento de CO<sub>2</sub>. Como consecuencia de la deficiencia de K, la tasa fotosintética tiende a disminuir (Obreza, 2003).

Se encontró una relación positiva entre  $F_m$  y Mg; se observó a medida que el Mg incrementa, la fluorescencia máxima aumenta (Tabla 6). La deficiencia de dicho elemento puede provocar problemas en la estructura de la maquinaria fotosintética (estructura del cloroplasto, incluido el contenido de clorofila y almidón), reducción la eficiencia fotosintética (parámetros de fluorescencia de la clorofila) y actividad (intensidad de la fotosíntesis) (Samborska et al., 2018). También, se encontró una correlación entre el fósforo (P) y fluorescencia mínima ( $F_o$ ), la cual fue negativa (Tabla 6), lo que sugiere que altas concentraciones de P favorece una mejor capacidad fotosintética y por tanto la  $F_o$  es menor. Estudios anteriores han demostrado que la deficiencia de P afecta la fotosíntesis en muchas especies de plantas (Jiang et al., 2009).

**Tabla 6.** Correlaciones de parámetros fotoquímicos, fotosintéticos y edáficos de *I. multinervis*.

	Alpha	IK	ETRmax	Im	Ci	F	Fm	Fo	pH	Ácidoz (AlH)	Aluminio (Al)	MO	Fósforo (P)	Potasio (K)	Calcio (Ca)	Magnesio (Mg)
<b>Alpha</b>	1															
<b>IK</b>	-,326*	1														
<b>ETRmax</b>	,264*	,71**	1													
<b>Im</b>	-0,253	,416**	0,192	1												
<b>Ci</b>	0,041	0,155	0,335	0,197	1											
<b>F</b>	-,391*	-0,194	-,436*	0,283	-0,11	1										
<b>Fm</b>	-,383*	-0,225	-,432*	0,232	-0,103	,979**	1									
<b>Fo</b>	-0,116	-,420*	-,513**	-0,005	-,646**	,467*	,501**	1								
<b>pH</b>	0,248	-0,193	-0,204	-,397*	-0,321	-0,273	-0,375	0,052	1							
<b>Ácidoz (AlH)</b>	-0,161	0,182	0,271	0,309	0,29	0,145	0,227	-0,157	-,783**	1						
<b>Aluminio (Al)</b>	-0,15	-0,166	-0,135	0,012	-0,122	0,315	,406*	0,344	-,512**	,485**	1					
<b>MO</b>	-0,18	0,022	0,124	0,234	0,173	0,366	,459*	0,096	-,756**	,684**	,603**	1				
<b>Fósforo (P)</b>	-0,15	0,247	0,306	0,288	0,372	-0,17	-0,109	-,468*	-,638**	,809**	0,271	,533**	1			
<b>Potasio (K)</b>	-0,083	-0,072	0,103	0,06	-0,01	0,349	,432*	0,19	-,644**	,693**	,437**	,725**	,628**	1		
<b>Calcio (Ca)</b>	0,026	-0,241	-0,049	-0,081	-0,376	0,294	0,327	0,279	-0,222	,495**	,369*	,463**	,443**	,670**	1	
<b>Magnesio (Mg)</b>	-0,053	-0,164	0,038	0,061	-0,151	0,328	,404*	0,226	-,585**	,629**	,552**	,808**	,475**	,825**	,828**	1

\*\*La correlación es significativa en el nivel 0,01 (2 colas).

\*La correlación es significativa en el nivel 0,05 (2 colas).

**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; **(Ci):** concentración de CO2 intracelular; **(F):** Fluorescencia en condiciones de estado estable; **(Fm):** Fluorescencia máxima con iluminación actínica; **(Fo):** Fluorescencia mínima; **pH:** Potencial de hidrogeno; **Al<sup>3+</sup>H<sup>+</sup>1:** Acidez intercambiable; **Al<sup>3+</sup>:** Aluminio intercambiable; **P:** Fósforo; **K<sup>+</sup>:** Potasio; **Ca<sup>2+</sup>:** Calcio; **Mg<sup>2+</sup>:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica

#### 4.7. Asociación de parámetros fotoquímicos, fotosintéticos y edáficos de la especie *I. velutina* de un bosque siempreverde piemontano.

En correspondencia al análisis de asociación de *I. velutina*, los resultados mostraron que existe una correlación alta entre los parámetros químicos del suelo, excepto para calcio con pH y Aluminio, donde los mismos que presentan una asociación moderada. Las variables (pH, Acidez intercambiable, Aluminio intercambiable, materia orgánica, fósforo, potasio, calcio y magnesio) mostraron correlaciones bajas con los parámetros fotosintéticos y fotoquímicos ( **$\alpha$** : Aumento de la pendiente inicial de la fluorescencia;  **$I_k$** : Punto de saturación de la luz;  **$ETR_{max}$** : Máxima velocidad en el transporte de electrones;  **$I_m$** : Intensidad de luz saturante;  **$C_i$** : concentración de CO<sub>2</sub> intracelular;  **$F$** : Fluorescencia en condiciones de estado estable;  **$F_m$** : Fluorescencia máxima con iluminación actínica;  **$F_o$** : Fluorescencia mínima) (Tabla 7).

Sin embargo, se observó que existen correlaciones entre la  $F_m$  con magnesio (Mg) y potasio (K). A la vez,  $F_m$  se asocia en un rango moderado con las variables adiciones que fueron analizadas como es materia orgánica y aluminio intercambiable. Por otra parte, fósforo (P) también se correlacionó moderadamente con  $F_o$  (Tabla 7), dicha relación es afectada a la actividad fotosintética de manera positiva o negativa (Maire *et al.*, 2015).

**Tabla 7.** Correlaciones de parámetros fotoquímicos, fotosintéticos y edáficos de *I. velutina*.

	Alpha	IK	ETRmax	Im	Ci	F	Fm	Fo	pH	Ácidoz (AlH)	Aluminio (Al)	MO	Fósforo (P)	Potasio (K)	Calcio (Ca)	Magnesio (Mg)
<b>Alpha</b>	1															
<b>IK</b>	-,336*	1														
<b>ETRmax</b>	,267*	,76**	1													
<b>Im</b>	-0,263	,436**	0,197	1												
<b>Ci</b>	0,051	0,165	0,340	0,207	1											
<b>F</b>	-,393*	-0,184	-,439*	0,305	-0,20	1										
<b>Fm</b>	-,393*	-0,325	-,463*	0,254	-0,97	,981**	1									
<b>Fo</b>	-0,126	-0,480*	-,636**	-0,004	-,711**	,523*	,498**	1								
<b>pH</b>	0,238	-0,203	-0,198	-,397*	-0,343	-0,287	-0,359	0,074	1							
<b>Ácidoz (AlH)</b>	-0,171	0,172	0,312	0,309	0,31	0,155	0,362	-0,218	-,814**	1						
<b>Aluminio (Al)</b>	-0,22	-0,156	-0,203	0,018	-0,111	0,296	,412*	0,278	-,587**	,587**	1					
<b>MO</b>	-0,23	0,012	0,154	0,244	0,216	0,297	,521*	0,078	-,776**	,713**	,734**	1				
<b>Fósforo (P)</b>	-0,14	0,274	0,297	0,323	0,397	-0,21	-0,119	-,368*	-,654**	,817**	0,312	,698**	1			
<b>Potasio (K)</b>	-0,097	-0,082	0,099	0,07	-0,06	0,293	,398*	0,23	-,644**	,598**	,534**	,894**	,578**	1		
<b>Calcio (Ca)</b>	0,036	-0,253	-0,060	-0,093	-0,387	0,296	0,344	0,286	-,370*	,578**	,372*	,495**	,576**	,689**	1	
<b>Magnesio (Mg)</b>	-0,064	-0,186	0,045	0,054	-0,164	0,298	,389*	0,213	-,678**	,705**	,656**	,789**	,498**	,779**	,887**	1

\*\*La correlación es significativa en el nivel 0,01 (2 colas).

\*La correlación es significativa en el nivel 0,05 (2 colas).

**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; **(Ci):** concentración de CO2 intracelular; **(F):** Fluorescencia en condiciones de estado estable; **(Fm):** Fluorescencia máxima con iluminación actínica; **(Fo):** Fluorescencia mínima; **pH:** Potencial de hidrogeno; **Al<sup>3+</sup>H<sup>+</sup>:** Acidez intercambiable; **Al<sup>3+</sup>:** Aluminio intercambiable; **P:** Fósforo; **K<sup>+</sup>:** Potasio; **Ca<sup>2+</sup>:** Calcio; **Mg<sup>2+</sup>:** Magnesio; **MO:** Materia orgánica.

## 5. CONCLUSIONES

- Las condiciones edáficas del área de estudio se caracterizó por presentar adecuadas condiciones físicas que se expresan en baja densidad aparente, alta conductividad hidráulica saturada, adecuada distribución de tamaño de poros con alta porosidad total, macroporosidad y poros de retención que en términos prácticos propicia un ambiente físico óptimo que facilita la penetración, movimiento y retención de agua en el suelo, un adecuado balance aire: agua, permitiendo cumplir con la función de soporte para el crecimiento de las raíces y de las plantas. Por el contrario, las propiedades químicas el suelo en ambas profundidades definen un ambiente edáfico categorizado como muy ácido, alta acidez intercambiable, alto contenido de materia orgánica, baja disponibilidad de P, y de base intercambiables ( $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ), característico de suelos amazónicos.
- La actividad fotoquímica varió de acuerdo a la especie, encontrándose mayores valores de tasa de transporte de electrones y rendimiento cuántico en *Inga velutina* con respecto a la *Inga multinervis*; sugiriendo una mayor fotosíntesis potencial (ETR/10) en *I. velutina*; considerando, que una mayor proporción de los electrones se vayan hacía de proceso de carboxilación, *I. velutini* potencialmente podría fijar más  $CO_2$  que *I. multinervis*. Por el contrario, la *I. multinervis* mostró mayores valores de fluorescencia en estado estable, fluorescencia máxima. Los resultados sugieren que la especie *I. velutina* tiene una mayor eficiencia fotosintética potencial o capacidad de aprovechar los recursos ambientales y por tanto una mayor capacidad de almacenar carbono en ambientes distróficos como la Amazonia ecuatoriana.
- Las especies de *I. multinervis* e *I. velutina* difieren en la eficiencia cuántica y el transporte de electrones, es decir, en la actividad fotoquímicas; aunque no se vio afectado el intercambio gaseoso, excepto en la conductancia estomática de una de las especies podría compensar la eficiencia cuántica y el transporte de electrones.
- Con base en la investigación desarrollada se ha concluido que las dos especies de inga son plantas que fácilmente se desarrollan en suelos ácidos, bajo en nutrientes y arcilloso; con dichas características *I. velutina* y *I. multinervis* tiende a adaptarse a condiciones de luz alta y son eficientes en desarrollar fotosíntesis. Por tal razón, dichas especies pueden ser utilizadas en zonas de pastizales y como especies para deforestación en zonas degradadas.

## 6. RECOMENDACIONES.

- ❖ Es importante valorar la eficiencia fotosintética de *I. velutina* e *I. multinervis* cuando son plántulas para en base aquella información poder comprobar su aclimatación a edades tempranas.
- ❖ En la presente investigación no se logró realizar la determinación de nitrógeno en hojas ni en el suelo debido a la emergencia sanitaria por el COVID-19 en la que nos encontramos. Por tal razón, en futuras investigaciones es importante evaluar y relacionar con los parámetros fotosintéticos con el valor de dicho elemento en ambos compartimentos.

## 7. BIBLIOGRAFIA

- Adams M. A., Turnbulla T.L., Sprentb J.I., Buchmannc N. (2016). Legumes are different: Leaf nitrogen, photosynthesis, and water use efficiency PNAS.
- Ananyev G., Kolber Z.S., Klimov D., Falkowski P. G., Berry J. A., Rascher U., Martin R., B. Osmond. (2005). Remote sensing of heterogeneity in photosynthetic efficiency, electron transport and dissipation of excess light in *Populus deltoides* stands under ambient and elevated CO<sub>2</sub> concentrations, and in a tropical forest canopy, using a new laser-induced fluorescence transient device. *Global Change Biology* (2005) 11, 1195–1206.
- Andrade, J. L. (2005). Fisiología ecológica de árboles tropicales: avances y perspectivas. Chapingo. 2: 83-91.
- Avila-Lovera E., Urich R., Coronel I. Tezara W. (2019). Seasonal gas exchange and resource-use efficiency in evergreen versus deciduous species from a tropical dry forest. *Tree Physiology*.
- Bazzaz, F.A. (1990). The response of natural ecosystems to the rising global CO<sub>2</sub> levels. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 167- 196.
- Bertsh, F. (1995). La fertilidad de los suelos y su manejo. 1 ed. San José. Costa Rica: Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. 157 p.
- Bieto, J. A., Bou, I. F., Aranda, X., & Casanovas, N. G. (2008). Fotosíntesis, factores ambientales y cambio climático. In *Fundamentos de fisiología vegetal* (pp. 247-263). McGraw-Hill Interamericana de España.
- Blake, G. R., and Hartge, K. (1986). Bulk Density 1, in: *Methods of Soil Analysis: Part 1. Physical and Mineralogical Methods*, 363-375.
- Blanco-Canqui, H., & Ruis, S. (2018). No-tillage and soil physical environment. *Geoderma*, 326, 164-200.
- Bravo, C. (2014). Caracterización del recurso suelo como base para la conversión agroecológica de áreas bajo pastizales a agroecosistemas sostenibles de Cacao y Ganadería en la región amazónica: Caso Pastaza y Napo. Proyecto Prometeo- Universidad Estatal Amazónica. Secretaria de ciencia y tecnología (SENESCYT). Informe final Prometeo.120 pp.
- Bravo, C. (2015). Informe final diagnóstico ambiental de unidades de producción agropecuaria en tres pisos altitudinales de la provincia de napo, Ecuador.



- Bravo, C., Benítez, D., Vargas, J., Alemán, R., Torres, B., y Marín, H. (2015). Caracterización socio-ambiental de unidades de producción agropecuaria en la Región Amazónica Ecuatoriana: Caso Pastaza y Napo. *Revista Amazónica Ciencia y Tecnología*, 4(1), 3-31.
- Bravo, C., Lozano, Z., Hernández-Hernández, R. M., Cánchica, H., González, I. (2008). Siembra directa como alternativa agroecológica para la transición hacia la sostenibilidad de las sabanas. *Acta Biológica*. 28 (1):7-26.
- Bravo, C., Ramírez, A., Marín, H., Torres, B., Alemán, R., Torres, R., y Changoluisa, D. (2017). Factores asociados a la fertilidad del suelo en diferentes usos de la tierra de la Región Amazónica Ecuatoriana. *Revista Electrónica de Veterinaria*, 18(11).
- Bremner, J. M., & Mulvaney, C. S. (1982). Nitrogen—Total 1. *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties, (methodsofsoilan2)*, 595-624.
- Brito Echeverría, C. (2013). Limitaciones difusionales y bioquímicas a la fotosíntesis en tres especies del bosque esclerófilo.
- Carswell F. E., Meir P., Wandelli E. V., Bonates L. C. M., Kruijt B., Barbosa E. M., Nobre A. D., Grace J., and Jarvis P. G. (1999). Photosynthetic capacity in a central Amazonian rain forest. *Tree Physiology* 20, 179–186.
- Carswell, FE, Meir, P., Wandelli, EV, Bonates, LCM, Kruijt, B., Barbosa, EM, Jarvis, PG (2000). Capacidad fotosintética en una selva amazónica central. *Fisiología del árbol*, 20(3), 179-186.
- Casanova, E. (2005). *Introducción a la ciencia del suelo*. Caracas, Venezuela: Universidad Central de Venezuela.
- 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*. *The plant journal*, 76(4), 568-579.
- Chapin III, F. S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- Chaves MM, J Maroco, JS Pereira. (2003). Understanding plant responses to drought: from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30: 239-264.
- Córdova Flores, J. H. (2018). Evaluación de abonos orgánicos en el crecimiento de plantones del género *Inga* sp con fines de conservación del bosque en el centro de investigación Pabloyacu. UNSM-T, 2017.

- Corrales-González, M., Rada, F., & Jaimez, R. (2016). Effect of nitrogen on photosynthetic parameters and yield of gerbera crop (*Gerbera jamesonii* Bolus ex Hook. f.). *Acta Agronómica*, 65(3), 255-260.
- Custode, E., y Sourdat, M. (1986). Paisajes y suelos de la Amazonía ecuatoriana: entre la conservación y la explotación. *Cultura: Revista del Banco Central del Ecuador*, 24, 325-33.
- De la Torre, A. (2008). Enciclopedia de plantas útiles. Quito: herbario.
- dos Santos Pereira H. A., Santos da Costa G., Schilling A. C. Schramm Mielke M., Sanches M. C., Dalmolin Â. (2019). Photosynthesis, growth, and biomass allocation responses of two Inga species to contrasting light. *Acta Physiologiae Plantarum* 41:174.
- Eichelmann, H., Oja, V., Rasulov, B., Padu, E., Bichele, I., Pettai, H., & Laisk, A. (2004). Development of leaf photosynthetic parameters in *Betula pendula* Roth leaves: correlations with photosystem I density. *Plant Biology*, 6(03), 307-318.
- Escudero, A., & Mediavilla, S. (2003). Dinámica interna de los nutrientes. *Revista Ecosistemas*, 12(1).
- Espinales, Wilson., Centeno, Harvin., Siles, Pablo., Montoya, Alcides., Andino, Flavia., Ortiz Willian. (2012). Comportamiento fisiológico de cinco especies leguminosas. (Tesis Doctoral. UCATSE).
- Espinosa, J., Moreno, J., y Bernal, G. (2018). *The soils of Ecuador*. Springer International Publishing AG.
- Fernández, M. T. (2007). Fósforo: amigo o enemigo. *ICIDCA. Sobre los derivados de la Caña de Azúcar*, 41(2), 51-57.
- Field, C. y Mooney, H.A. (1986). The photosynthesis - nitrogen relationship in wild plants. En *On the economy of plant form and function* (ed. Givnish, T.J.), pp. 25-55, Cambridge University Press, Cambridge.
- Finzi, A.C., DeLucia, E.H., Hamilton, J.G., Richter, D.D. y Schlesinger, W.H. (2002). The nitrogen budget of a pine forest under free air CO<sub>2</sub> enrichment. *Oecologia* 132: 567-578.
- Galeas, C. J., Aguirre, Z., Navarro, G., Ferreira, W., Cornejo, X., Mogollón, H., & Toasa11, G. (2010). Propuesta Metodológica para la representación cartográfica de los ecosistemas del Ecuador continental.

- García-Quintana 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.
- Garnier, E. y Aronson, J. (1998). Nitrogen-use efficiency from leaf to stand level: clarifying the concept. En *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences* (eds. Lambers, H., Poorter, H. y Van Vuuren, M.M.I.), pp. 515-538, Backhuys Publishers, Leyden.
- Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N.R. (1989). The relationships between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll Fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta.* 990, 87–92.
- Gliessman, S. R. (2007). *Agroecology. The ecology of sustainable food system.* Second Edition. Taylors & Francis Group. New York. United Sated. 384 pp.
- González, J. A., Buedo, S. E., & Prado, F. E. (2017). Caracterización fotosintética en plantas jóvenes y adultas de *Alnus acuminata* (“aliso del cerro”) en las Yungas (Tucumán, Argentina). *Lilloa*, 54(1), 1-10.
- Heldt H. (ed.) (2005). *Plant Biochemistry.* Elsevier Academic Press, London.
- Imo, M. & V.R. Timmer, (1992). Growth, nutrient allocation and water relations of mesquite (*Prosopis chilensis*) seedlings at differing fertilization schedules. *Forest Ecology and Management* 55: 279-294.
- Intagri. (2017). *Las Funciones del Potasio en la Nutrición Vegetal.* Serie Nutrición Vegetal Núm. 100. Artículos Técnicos de Intagri. México. 4 p.
- Jiang HX, Tang N, Zheng JG. (2009). Phosphorus alleviates aluminum-induced inhibition of growth and photosynthesis in *Citrus grandis* seedlings. *Physiol Plantarum* 137:298–311.
- Klein J, Rampim L, Kestring D, Guimarães VF, Rodrigues JD. (2016) Influência de protetores físicos coloridos nas trocas gasosas em mudas de canafístula [*Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub.]. *Ciênc. Flor.* 26: 797-809.
- Krause, G. H., Weis, E. (1991). Chlorophyll Fluorescence and Photosynthesis: The Basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42: 313-349.
- Lawlor, D. W., Kontturi, M., Young, T. (1989). Photosynthesis by flag leaves of wheat in relation to protein, ribulose bisphosphate carboxylase activity and nitrogen supply. *Journal of Experimental Botany* 40: 43-52.

- Lawlor, D.W. (1995) The effects of water deficit on photosynthesis, in N. Smirnov (ed), Environment and Plant Metabolism, Bios Scientific Publishers, Oxford, pp. 129–160.
- Leblanc, H. A., McGraw, R. L., Nygren, P., & Le Roux, C. (2005). Neotropical legume tree *Inga edulis* forms N<sub>2</sub>-fixing symbiosis with fast-growing Bradyrhizobium strains. *Plant and soil*, 275(1), 123-133.
- Ley-López J.M., Avalos G., Chacón-Madrigal E. (2016). Seedling growth and survival of five tree species in secondary forests and adjacent pastures in the montane rain forests of Southern Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* Vol. 64 (4): 1565-1583,
- Lichtenthaler, H.K. (2003). El estrés y la medida del estrés en las plantas. *La Ecofisiología Vegetal: una ciencia de síntesis*. Ed. Thomson, pp. 59-111.
- López A., V., Espíndola, F., Calles, J. y Ulloa, J. (2013). Atlas "Amazonía Ecuatoriana Bajo Presión". EcoCiencia. Quito-Ecuador.
- Loriaux, S. D., Avenson, T. J., Welles, J. M., McDermitt, D. K., Eckles, R. D., Riensche, B., & Genty, B. (2013). Closing in on maximum yield of chlorophyll fluorescence using a single multiphase flash of sub-saturating intensity. *Plant, cell & environment*, 36(10), 1755-1770.
- Maire, V., Wright, IJ, Prentice, IC, Batjes, NH, Bhaskar, R., van Bodegom, PM, y Santiago, LS. (2015). Efectos globales del suelo y el clima en las características y tasas fotosintéticas de las hojas. *Ecología y biogeografía global*, 24(6), 706-717.
- Matsubara S., Krause G. H., Seltmann M., Virgo A., Kursar T. A., Jahns P. & Winter K. (2008). Lutein epoxide cycle, light harvesting and photoprotection in species of the tropical tree genus *Inga*. *Plant, Cell and Environment* 31, 548–561.
- Mediavilla, S., Escudero, A. y Heilmeyer, H. (2001). Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology* 21: 251-259.
- Medina, E. (1984). Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. In *Physiological ecology of plants of the wet tropics* (pp. 139-154). Springer, Dordrecht.
- Medrano H, Bota J, Cifre J, Flexas J, Carbó R, Gulias J. (2007). Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investig Geográficas* 43: 63–84.
- Medrano H, J Bota, A Abadía, B Sampil, JM Escalona, J Flexas. (2002). Effects of drought on light-energy dissipation mechanisms in high-light-acclimated, field-grown grapevines. *Functional Plant Biology* 29: 1197-1207.

- Melo, H., Souza, E., & Cunha, J. (2017). Fluorescence of chlorophyll a and photosynthetic pigments in *Atriplex nummularia* under abiotic stresses. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 21, 232-233.
- Ministerio del Ambiente del Ecuador-MAE. (2012). Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental. Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito.
- Murphy, J., & Riley, J. P. (1965). A modified single solution method for estimation of phosphate in natural matters. *Anal. Chem. Acta*, 27, 3-36.
- Nieto, C. y Caicedo, V. (2012). Análisis reflexivo sobre el desarrollo agropecuario sostenible en la Amazonía Ecuatoriana. INIAP-EECA. Publicación Miscelánea N 405 Joya de los Sachas, Ecuador. 102 p.
- Obreza, T. (2003). Importance of potassium in a Florida citrus nutrition program. *Better Crops* 87(1): 19 – 22.
- Ocheltree TW, Nippert JB, Prasad PV V. (2014). Stomatal responses to changes in vapor pressure deficit reflect tissue-specific differences in hydraulic conductance. *Plant Cell Environ* 37: 132–139.
- Oliveira G, J Peñuelas. (2004). Effects of winter cold stress on photosynthesis and photochemical efficiency of PSII of two Mediterranean *Cistus albidus* and *Quercus ilex*. *Plant Ecology* 175: 179-191.
- Osório, M. L., Osório, J., David, M. M., & Romano, A. (2004). November. Field Performance of seedlings and micropropagated plantlets of carob tree. In II International Symposium on Acclimatization and Establishment of Micropropagated Plants 748 (pp. 259-264).
- Parker R. (2000). La ciencia de las plantas. Thomson Editores Spain Paraninfo, S.A. 628p.
- Passera CB. (2000). Fisiología de *Prosopis* spp. In: Actas de la III Reunión Nacional de la Asociación Argentina de *Prosopis*. Mendoza, Argentina.
- Pérez, P., Ferrera, R., Alarcón, A., Trejo L., Cruz, R. & Silva H. (2019). Respuesta del simbiosistema frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) y *Rhizobium tropici* CIAT899 ante el efecto alelopático de *Ipomoea purpurea* L. Roth. *Rev. Argentina de Microbiología*. 51 (1), 47 – 55.
- Pla, I. (2010). Medición y evaluación de propiedades físicas de los suelos: Dificultades y errores más frecuentes. Colombia. *Suelos ecuatoriales*, 40 (2): 75-93.
- Quintero, N., & Correa, C. (2010). Comparación de técnicas experimentales para la medición. *Revista Memorias*, 9(15), 84-90.

- Rangel, Danalit; Mac, Vicki; and Lan, Ariel. (2012). "The Effect of Riparian and Arid Environments on Stomatal Conductance in *Baccharis salicifolia* and *Heteromeles arbutifolia*". Pepperdine University, Featured Research. Paper 46.
- Rodriguez Torressi, A., Yonny, M. E., Nazareno, M. A., Galmarini, C. R., & Bouzo, C. A. (2014). Eficiencia fotoquímica máxima e índice de potencial fotosintético en plantas de melón (*Cucumis melo*) tratadas con bajas temperaturas= Maximum efficiency photochemistry and potential photosynthetic index in melon plants (*Cucumis melo*) treated with low temperaturas. Universidad Nacional del Litoral. Facultad de Ciencias Veterinarias.
- Salazar, Á. L. B. (2009). Ensayo de calidad lumínica en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* y *Pinus radiata* bajo cobertura de malla raschel y papel celofán de colores.
- Samborska, I. A., Kalaji, H. M., Sieczko, L., Goltsev, V., Borucki, W., & Jajoo, A. (2018). Structural and functional disorder in the photosynthetic apparatus of radish plants under magnesium deficiency. *Functional Plant Biology*, 45(6), 668-679.
- Santiago LS, Mulkey SS (2003) A test of gas exchange measurements on excised canopy branches of ten tropical tree species. *Photosynthetica* 41:343–347.
- Santos, U, Gonçalves, JFDC y Feldpausch, TR. (2006). Crecimiento, concentración de nutrientes en las hojas y eficiencia del uso de nutrientes fotosintéticos en especies de árboles tropicales plantadas en áreas degradadas en la Amazonía central. *Forest Ecology and Management*, 226 (1-3). 299 - 309.
- Schreiber, U. (2004). Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview. In *Chlorophyll a fluorescence* (pp. 279-319). Springer, Dordrecht.
- Sharkey, T. (2015). What gas exchange data can tell us about photosynthesis. *Plant, Cell & Environment* 39: 1161-1163.
- Sharkey, T. D., Bernacchi, C. J., Farquhar, G. D., Singsaas, E. L. (2007). Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant, Cell & Environment* 30: 1035-1040.
- Silveira, Santos, Ferreira, Santos, & Silva. (2017). Chlorophyll Fluorescence in *Brachiaria decumbens* and *Brachiaria ruziziensis* submitted to Herbicides. *Planta Daninha*, 35, 3-4.

- Soto, J., Pacheco, D., Zambrano, O., Ortega, J. (2012). Revisión florística del género *Inga* Miler (Leguminosae-Mimosoideae) en el estado Zulia, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica*, vol. 35, núm. 1. pp. 27-52.
- Taiz L, Zeiger E. (Eds.). (2002). *Plant Physiology*, 3ª Ed. Sinauer Associates Inc.
- Tezara, W., Fernández, M. D., Donoso, C., & Herrera, A. (1998). Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance of five plant species from a semiarid ecosystem. *Photosynthetica*, 35(3), 399-410.
- Torres, B., Vasseur, L., López, R., Lozano, P., García, Y., Arteaga, Y., Bravo, C., Barba, C., García, A., 2019. Structure and above ground biomass along an elevation small-scale gradient: case study in an Evergreen Andean Amazon forest, Ecuador. *Agrofor. Syst.* 94, 1235–1245.
- Von Caemmerer, S. (2000). Biochemical models of leaf photosynthesis. *Techniques in plant sciences* n° 2. Brown Prior Anderson, Colingwood, Australia.
- Wang, K., Kellomäki, S. (1997). Effects of elevated CO<sub>2</sub> and soil-nitrogen supply on chlorophyll fluorescence and gas exchange in Scots pine, based on a branch-in-bag experiment. *New Phytologist* 136: 277-286.
- Wang, LF (2014). Respuestas fisiológicas y moleculares a la variación de la intensidad de la luz en el árbol del caucho (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). *Plos uno*, 9(2), e89514.
- Wang, X. G., Zhao, X. H., Jiang, C. J., Li, C. H., Shan, C. O. N. G., Di, W. U., & Wang, C. Y. (2015). Effects of potassium deficiency on photosynthesis and photoprotection mechanisms in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *Journal of Integrative Agriculture*, 14(5), 856-863.



## ANEXOS



Toma de muestras de suelo en el bosque Siempreverde Piemontano.



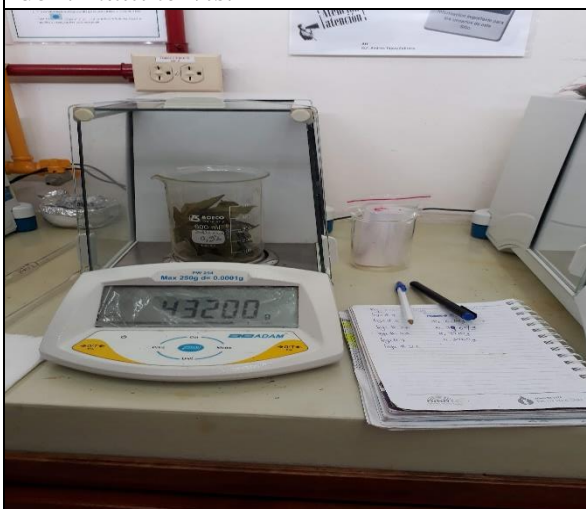
Recolección de muestras botánicas de *I. velutina*.



Determinación de parámetros fotosintéticos de *I. multinervis*.



Determinación de parámetros fotosintéticos de *I. velutina*.



Pesaje de muestras botánicas analizadas en campo.



Pesaje de muestras de suelo para su posterior análisis.