

ADAPTATION OF *Caragana intermedia* TO ENVIRONMENTAL CHANGES WHILE GROWING: PHOTOSYNTHESIS AND WATER POTENTIAL

ADAPTACIÓN DE *Caragana intermedia* A LOS CAMBIOS AMBIENTALES DURANTE EL CRECIMIENTO: FOTOSÍNTESIS Y POTENCIAL HÍDRICO

Yang Kaiyue¹, Jia Zhiqing^{2,3*}, Li Qingxue³, Feng Lili¹, He Lingxianzi³, Dai Jie³, Chen Juan³

¹School of Mining and Geomatics, Hebei University of Engineering, Handan 056038, China (yangkaiyue1628@163.com)²Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091. ³Qinghai Gonghe Desert Ecosystem Research Station Gonghe 813005 (jiazhiq369@163.com).

ABSTRACT

Plant photosynthesis is one of the most important physiological processes for plant survival and growth. Studies on the photosynthesis characteristics of sand-fixing vegetation of different ages in alpine sandy land provide a scientific basis and theoretical support for vegetation restoration and forest management in the region. In this study, the photosynthesis and water potential of *Caragana intermedia* plantations 5-, 7-, 10-, 12-, 18- and 32-year-old were measured, and meteorological data was obtained simultaneously. Results showed that utilization efficiency of light energy first decreased and then increased as plants grew; while in the case of CO₂ utilization efficiency first increased and then decreased. The highest correlation coefficient between photosynthetic rate (Pn) and physiological or ecological factors were stomatal conductance (Gs) and CO₂, respectively. Water potential of *C. intermedia* decreased then increased on a daily basis; but in old-aged individuals was significantly lower than that of the young-aged, showing a negative correlation with photosynthetically active radiation (PAR). Plants water consumption and water absorption capacity increase to resist external environment, in a physiological adaptation response to the increment of light.

Key words: *Caragana intermedia*, photosynthesis, light response curve, CO₂ response curve, water potential, water use efficiency (WUE).

RESUMEN

La fotosíntesis es uno de los procesos fisiológicos más importantes para la supervivencia y el crecimiento de las plantas. Los estudios existentes sobre las características fotosintéticas de vegetación fijadora de arena de diferentes edades en tierra arenosa alpina brindan una base científica y apoyo teórico para la restauración vegetal y el manejo forestal de la región. En este estudio se midieron la fotosíntesis y el potencial hídrico de plantaciones de *Caragana intermedia* de 5, 7, 10, 12, 18 y 32 años de edad, y de manera simultánea, se obtuvieron datos meteorológicos. Los resultados mostraron que el uso eficiente de la energía lumínica disminuyó primero y aumentó luego a medida que las plantas crecían, mientras que en el caso de la eficiencia en el uso de CO₂ aumentó primero y luego disminuyó. Los coeficientes de correlación mayores entre la tasa fotosintética (Pn) y los factores fisiológicos o ecológicos fueron conductancia estomática (Gs) y CO₂, respectivamente. El potencial hídrico de *C. intermedia* disminuyó y luego aumentó diariamente; aunque en individuos de edad mayor, fue significativamente más bajo que en los más jóvenes, y presentó una correlación negativa con la radiación fotosintéticamente activa (PAR). El consumo de agua de las plantas y su capacidad de absorción aumentan para resistir el ambiente externo, en una respuesta de adaptación fisiológica al aumento de luz.

Palabras clave: *Caragana intermedia*, fotosíntesis, curva de respuesta a la luz, curva de respuesta al CO₂, potencial hídrico, eficiencia en el uso de agua (WUE).

INTRODUCCIÓN

La fotosíntesis es un proceso por el cual las plantas absorben energía lumínica y convierten CO₂ y agua en compuestos orgánicos y oxígeno

* Author for correspondence ♦ Autor para correspondencia.

Received: March, 2019. Approved: March, 2020.

Published as ARTICLE in *Agrociencia* 54: 977-994. 2020.

INTRODUCTION

Photosynthesis is a process in which plants absorb light energy and convert CO₂ and water into organic compounds and oxygen, and it is one of the most important physiological process for plant survival. The factors affecting photosynthesis are not only those determined by the own genes of plant species, but also those of improved varieties, and changes following growth stages, geographical locations, or environmental conditions such as light intensity, temperature, CO₂ concentration, and soil moisture content.

There is photosynthesis variation in *Abies firma* Sieb. et Zucc. (Kenzo *et al.*, 2017) and *Artemisia ordosica* (Zha *et al.*, 2017) in different seasons, and also in *Vitis vinifera* L. cv. Colombar (Van Zyl, 2017) in diverse conditions. There is variation even at individual leaves within the canopy of the same plant, different species of the same genus, or grown with distinct breeding methods (Ferraz *et al.*, 2016). The light response curve is the relationship between photon flux density and plant photosynthetic rate, and the ecological parameters of plant photosynthesis can be obtained by analyzing the light response curve. The concentration of CO₂ affects the photosynthesis rate and stomatal conductance, which in turn influences the water use efficiency of plants and increased CO₂ will promote photosynthetic rate and increase biomass production (Chen *et al.*, 2015).

Caragana intermedia is a perennial shrub with developed root system and root nodules which improves ecological functions such as soil and nitrogen fixation. Also, it seems adapted to severe drought and shows cold, wind erosion and sand burial resistance. Because of that, it is widely used in sand fixation and vegetation restoration in the arid regions of northwest China (Li *et al.*, 2014). Research on photosynthesis of *C. intermedia* is focused on comparing with other plants to select dominant species that are more adaptable for local conditions (Guo *et al.*, 2010).

The photosynthesis of *C. intermedia* in the alpine sandy land is still unclear as plants grow, and whether the difference of photosynthesis is affected by the harsh environmental conditions is not explained so far. Therefore, the objective of this study was to understand how the photosynthetic characteristics and water potential of *C. intermedia* change at

and is one of the processes physiological más importantes para la supervivencia vegetal. Los factores que afectan la fotosíntesis no son solo aquellos determinados por los propios genes de la especie vegetal, sino también los de las variedades mejoradas y cambian según las etapas de crecimiento, ubicación geográfica o condiciones ambientales como intensidad de luz, temperatura, concentración de CO₂ y contenido de humedad en el suelo.

Existen variaciones de fotosíntesis en *Abies firma* Sieb. et Zucc. (Kenzo *et al.*, 2017) y *Artemisia ordosica* (Zha *et al.*, 2017) en temporadas diferentes, así como en *Vitis vinifera* L. cv. Colombar (Van Zyl, 2017) en condiciones diversas. Incluso existen variaciones en hojas individuales dentro de la copa de un mismo árbol, entre especies diferentes del mismo género, o manejadas con métodos diferentes de mejoramiento (Ferraz *et al.*, 2016). La curva de respuesta a la luz es la relación entre la densidad del flujo de fotones y la tasa fotosintética. Los parámetros ecológicos de la fotosíntesis en plantas se pueden obtener al analizar la curva de respuesta a la luz. La concentración de CO₂ afecta la tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática, que a su vez influye en la eficiencia del uso de agua de plantas; un aumento del CO₂ aumentará la tasa fotosintética y aumentará la producción de biomasa (Chen *et al.*, 2015).

Caragana intermedia es un arbusto perenne con un sistema desarrollado de raíces y nódulos radicales, lo cual mejora funciones ecológicas como fijación del suelo y del nitrógeno. Además, parece haberse adaptado a sequías severas y presenta resistencia al frío, a la erosión por viento y ser cubierto por completo bajo arena. Por ello, se utiliza bastante en la fijación de arena y restauración de vegetación en las regiones áridas del noroeste de China (Li *et al.*, 2014). La investigación de la fotosíntesis de *C. intermedia* se enfoca en la comparación con otras plantas para elegir a las especies dominantes que sean más adaptables para las condiciones locales (Guo *et al.*, 2010).

La fotosíntesis de *C. intermedia* a lo largo del crecimiento de las plantas en tierras arenosas alpinas sigue siendo poco claro, y todavía no se ha explicado si la diferencia en fotosíntesis se debe a las condiciones ambientales adversas. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue entender cómo cambian las características fotosintéticas y el potencial hídrico de *C. intermedia* en edades diferentes y cuáles factores influyen en esto. La hipótesis fue que las condiciones ambientales

different ages and what factors influence them. Under the hypothesis that environmental conditions can cause specific changes in photosynthesis or water use efficiency (WUE) as plant grows and matures.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study area is located in the Qinghai Gonghe Desert Ecosystem Research Station of the Gonghe Basin (36° 03'-36° 40' N; 99° 45'-100° 30' E), and it is a part of the Chinese Desert Ecosystem Research Network (CDERN) of the State Forestry Administration of P.R. China constructed by the Chinese Academy of Forestry and the Desertification Combating Station of Qinghai Province. The average elevation is 2871 m; average annual precipitation is 246 mm concentrated from May to September with an average annual temperature of 2.4 °C and average annual evaporation of 1717 mm. The mean annual number of windy days is 51 d and the mean annual number of sandstorms occurrence is 21 d. The mean annual wind speed is 2.7 m s⁻¹ and the maximum is 40 m s⁻¹. In the vegetation restoration area of the Gonghe Basin, the representative plots (30 × 30 m) were established in 5-, 7-, 10-, 12-, 18- and 32-year-old (A5, A7, A10, A12, A18 and A32) mono-specific plantations of *C. intermedia* as the sampling sites.

Photosynthetic measurements

Photosynthetic measurements were taken on the sunny days using the portable photosynthesis system (LI-6400, Li-COR Inc., Lincoln, NE, USA) in late June, July and August 2018. Each set of diurnal measurements was carried out at 2 h intervals from 08:00 to 16:00. Three complete and healthy green leaves growing on the third to fifth branch on top of canopy were selected from three shrubs in each plot to take the measurements. The variables were net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate (Tr), intercellular CO₂ concentration (Ci), stomatal conductance (Gs), instantaneous water use efficiency (WUE_i = Pn/Tr) and stomatal limitation value (Ls = 1-Ci/Ca, Ca represents the concentration of air CO₂).

Each set of light and CO₂ response curve measurements were conducted between 09:00-11:30 on sunny days in late August 2018, in three complete and healthy green leaves from three shrubs in each plot. Intensities of photosynthetic effective radiation and CO₂ concentrations were set to 2000, 1600, 1200, 1000, 800, 600, 400, 300, 200, 150, 50, 20, 0 μmol m⁻² s⁻¹ and 400, 300, 200, 100, 50, 600, 800, 1000, 1200, 1500, 1800 μmol s⁻¹, with a flow rate of 400 μmol s⁻¹ and 25 °C temperature.

pueden causar cambios específicos en la fotosíntesis o en la eficiencia en el uso del agua (WUE) a medida que la planta crece y madura.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se ubica en la Estación de Investigación de Ecosistemas Desérticos Qinghai Gonghe de la cuenca de Gonghe (36° 03'-36° 40' N; 99° 45'-100° 30' E) y es parte de la Red China de Investigación de Ecosistemas Desérticos (en inglés, CDERN) de la Administración Forestal Estatal de la República Popular China, construida por la Academia China Forestal y de Combate a la Desertificación de la provincia de Qinghai. La altitud promedio es 2871 m; la precipitación media anual es de 246 mm, concentrada entre mayo y septiembre, con una temperatura anual promedio de 2.4 °C y una evaporación media anual de 1717 mm. El promedio anual de días con viento es 51 d y la media anual de días con tormentas de arena es 21 d. La velocidad media del viento es de 2.7 m s⁻¹ y la máxima es de 40 m s⁻¹. En el área de restauración vegetal de la cuenca de Gonghe, las parcelas representativas (30 × 30 m) se establecieron como sitios de muestreo en plantaciones mono-específicas de *C. intermedia* de 5, 7, 10, 12, 18 y 32 años de edad (etiquetadas en este documento como A5, A7, A10, A12, A18 y A32).

Medidas fotosintéticas

Las medidas fotosintéticas se tomaron durante los días de sol, con un analizador portátil de fotosíntesis (LI-6400, Li-COR Inc., Lincoln, NE, EE.UU.) a finales de junio, julio y agosto de 2018. Cada conjunto de medidas diurnas se tomó en intervalos de 2 h de 08:00 a 16:00. Tres hojas verdes, sanas y completas se seleccionaron, de entre la tercera y quinta rama de la copa de tres arbustos de cada parcela, para tomar sus medidas. Las variables fueron tasa fotosintética neta (Pn), tasa de transpiración (Tr), concentración intercelular de CO₂ (Ci), conductancia estomática (Gs), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE_i = Pn/Tr) y valor de limitación estomática (Ls = 1-Ci/Ca, Ca representa la concentración de CO₂ en el aire).

Cada conjunto de medidas para la curva de respuesta a la luz y de CO₂ se realizó entre las 09:00 y las 11:30 en días soleados a finales de agosto 2018, en tres hojas verdes, sanas y completas de tres arbustos en cada parcela. Las intensidades de radiación fotosintética efectiva y de concentraciones de CO₂ se establecieron en 2000, 1600, 1200, 1000, 800, 600, 400, 300, 200, 150, 50, 20, 0 μmol m⁻² s⁻¹ y 400, 300, 200, 100, 50, 600, 800, 1000, 1200, 1500, 1800 μmol s⁻¹, con un flujo de 400 μmol s⁻¹ y una temperatura de 25 °C.

Different models were used to establish the maximum net photosynthetic rate in light response curve (P_{max}) and the maximum net photosynthetic rate in CO_2 response curve (A_{max}), intrinsic quantum yield (AQY), dark respiration rate (R_d), initial carboxylation efficiency (CE), photorespiration rate (R_p), light saturation point (LSP), light compensation point (LCP); and CO_2 saturation point (CSP) and CO_2 compensation point (CCP) were calculated to test the optimal model.

Water potential measurements

The water potential (ψ) was determined with the WPC-4 dew point water potential meter (Decagon Devices, Inc., USA). Each set of diurnal measurements was carried out at 1 h intervals from 08:00 to 18:00, and three 5 cm complete and healthy branches growing on the third to fifth branch on top of canopy were selected from three shrubs in each plot.

Meteorological measurements

The meteorological factors were continuously monitored by an automatic weather station (Campbell Scientific, Logan, UT, USA). The photosynthetically active radiation (PAR), temperature (T_a), atmospheric relative humidity (RH), and air CO_2 concentrations (CO_2) were recorded every 30 min. The water vapor pressure deficit [$V_{pd} = 0.611 e^{\frac{17.502 T_a}{T_a + 240.97}} (1 - RH)$] was calculated accordingly.

Data analysis

All statistical tests were performed with IBM SPSS Statistics 20.0 (SPSS Inc., Chicago, USA) for Windows. Photosynthesis variables were analyzed using one-way ANOVA ($p \leq 0.05$) to compare differences between plant ages and evaluation months, as well as the effects and interactions of photosynthesis to physiology and meteorological factors using Pearson correlation coefficient, and graphs were constructed with Origin 9.0 (OriginLab Corporation, USA).

RESULTS AND DISCUSSION

Diurnal and monthly variation of photosynthesis

The main factors causing the decline of P_n are stomatal limitation and non-stomatal limitation. The former is mainly caused by the decrease of stomatal conductance due to stomatal closing, blocking the entry of CO_2 into the leaves; and the latter is mainly caused by metabolic damage of photosynthetic organs in mesophyll cells due to intense light, resulting in the

Modelos diferentes se usaron para establecer la tasa fotosintética neta máxima en la curva de respuesta a la luz (P_{max}) y la tasa fotosintética neta máxima en la curva de respuesta al CO_2 (A_{max}), rendimiento cuántico intrínseco (AQY), tasa de respiración en la oscuridad (R_d), eficiencia inicial de carboxilación (CE), tasa de fotorrespiración (R_p), punto de saturación lumínica (LSP), punto de compensación lumínica (LCP). Los puntos de saturación de CO_2 (CSP) y compensación de CO_2 (CCP) se calcularon para probar el modelo óptimo.

Medidas de potencial hídrico

El potencial hídrico (ψ) se determinó con el medidor de potencial hídrico WPC-4 (Decagon Devices, Inc., EE.UU.). Cada conjunto de medidas diurnas se registró en intervalos de 1 h de 08:00 a 18:00; tres ramas sanas y completas de 5 cm, que crecían en la tercera y quinta rama mayor de la copa, se seleccionaron de tres arbustos en cada parcela.

Medidas meteorológicas

Los factores meteorológicos se monitorearon de manera continua con una estación meteorológica automática (Campbell Scientific, Logan, UT, EE.UU.). La radiación fotosintéticamente activa (PAR), la temperatura (T_a), la humedad atmosférica relativa (RH), y las concentraciones de CO_2 en el aire (CO_2) se registraron cada 30 min. Con ellas se calculó el déficit de presión de vapor de agua [$V_{pd} = 0.611 e^{\frac{17.502 T_a}{T_a + 240.97}} (1 - RH)$].

Análisis de datos

Todas las pruebas estadísticas se llevaron a cabo usando IBM SPSS Statistics 20.0 (SPSS Inc., Chicago, EE.UU.) para Windows. Las variables de la fotosíntesis se analizaron con un ANDEVA de una vía ($p \leq 0.05$) para comparar diferencias entre edad de las plantas y meses de evaluación, así como los efectos e interacciones de la fotosíntesis con los factores fisiológicos y meteorológicos por medio del coeficiente de correlación de Pearson; los gráficos se crearon con Origin 9.0 (OriginLab Corporation, EE.UU.).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Variaciones diurnas y mensuales de la fotosíntesis

Los factores principales causantes de la disminución de P_n son la limitación estomática y la limitación no estomática. La reducción en la conductancia estomática causa la primera, debido al cierre estomático que impide la entrada de CO_2 a las hojas; los

inability of CO_2 to be fully assimilated. In fact, two factors above may occur at the same time, and the change of C_i determines which factor dominates. A stomatal limitation decreases P_n , so C_i also decreases (Figure 1); but, when P_n decreases by a non-stomatal limitation, thus C_i increases (Jiang *et al.*, 2000).

daños metabólicos en los organelos fotosintéticos de las células mesófilas causan la segunda, debido a la intensidad de la luz, lo cual da como resultado la incapacidad de asimilar completamente el CO_2 . En los hechos, ambos factores pueden ocurrir al mismo tiempo y el cambio en C_i determina cuál de los

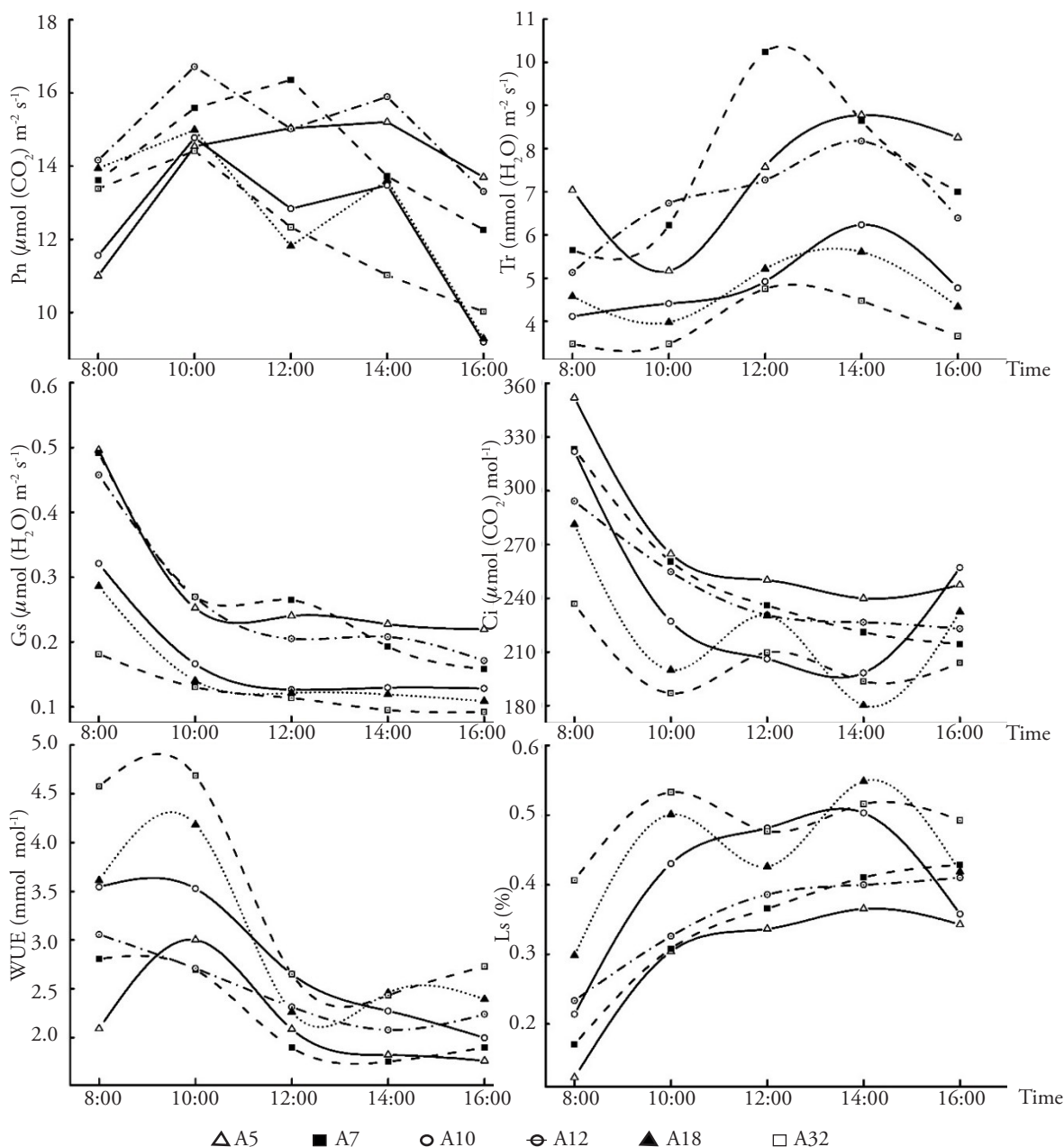


Figure 1. Diurnal variation of net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (Tr), intercellular CO_2 concentration (C_i), stomatal conductance (G_s), instantaneous water use efficiency (WUE_i), stomatal limitation value (L_s) of *Caragana intermedia* plants at ages 5-, 7-, 10-, 12-, 18- and 32-year-old.

Figura 1. Variación diurna de la tasa fotosintética neta (P_n), tasa de transpiración (Tr), concentración intercelular de CO_2 (C_i), conductancia estomática (G_s), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE_i), valor de limitación estomática (L_s) de plantas de *Caragana intermedia* de 5, 7, 10, 12, 18 y 32 años de edad.

When Pn of A5 and A7 fell, Tr and Ci also decreased with the increase of Ls synchronously, but Ci of A32 increased when the decline of Pn, together with a rise in Tr and a decline in Ls, which indicated that young-aged plant leaves resisted the external damage by closing the stomata, reducing the exchange of gas and energy with the outside, which led to the decrease of Pn. The old-aged plant leaves adopted defense mechanism to decrease the cell photosynthetic activity and release its own moisture to reduce the damage of the strong sunlight and high temperature, so that Pn decreased. Photosynthesis of middle-aged plant leaves showed obvious trends of “noon break” between 12:00 and 14:00. The Tr of A10 and A12 rose with Ci decrease and Ls increase, which indicated that the reason for the reduction of Pn included two aspects and the dominant factor was the leaf stomatal closure (Figure 1). The Tr and Ci of A18 increased with Ls decrease, which differed from the A10 and A12 response mechanism to the environment, indicating that the non-stomatal limitation dominated and led to a decrease of Pn.

WUEi can be used to characterize the instantaneous accumulation of dry matter in plants. Elevated WUEi will produce more dry matter mass per unit (Huang *et al.*, 2016). Plants constantly adjust their physiological processes in the long-term adaptability to the environment, and one approach is to improve WUEi by regulating the relationship between photosynthesis and water consumption to resist water shortage (Liu *et al.*, 2012). When the WUEi increased, Pn declined less than Tr, indicating that plants used transpiration to increase the water use efficiency, which was also showed plant drought resistance. WUEi increased with the growth of plantation age (Figure 1), indicating that the continuous adaptation of the plant to the environment was followed by the accumulation efficiency of dry matter and the drought resistance improvement (Tomás *et al.*, 2012).

No difference of daily average Pn was found between A7 and A10, A12 and A18 (Table 1), but there were differences among the other plantations ($p \leq 0.05$), indicating that physiological changes during growth from A5 to A7, A10 to A12, and A18 to A32 were more obvious than at other periods. The daily average of Ci, WUEi and Ls increased with plants growth but Tr and Gs did the opposite, indicating that maturity (years of growth) significantly affected photosynthesis.

factores predomina. Una limitación estomática reduce Pn, y también reduce Ci (Figura 1); pero cuando Pn se reduce por una limitación no estomática, aumenta la Ci (Jiang *et al.*, 2000).

Cuando se redujo Pn de A5 y A7, Tr y Ci también se redujeron con el aumento sincrónico de Ls, pero la Ci de A32 aumentó con la reducción de Pn, junto con un aumento en Tr y una caída de Ls, lo cual indicó que las hojas de las plantas jóvenes resistieron el daño externo al cerrar sus estomas, lo cual redujo el intercambio de gas y energía con el exterior, esto condujo a la reducción de Pn. Las hojas de plantas de edad madura adoptaron un mecanismo de defensa para reducir la actividad fotosintética celular y producir su propia humedad para reducir los daños por la luz solar fuerte y la temperatura alta, por lo tanto se redujo la Pn. La fotosíntesis de plantas de edades intermedias presentaron tendencias obvias de “descanso de mediodía” entre las 12:00 y las 14:00. La Tr de A10 y A12 creció con la reducción de Ci y el aumento de Ls, lo cual indicó que la razón detrás de la reducción de Pn incluyó dos aspectos y el factor dominante fue el cierre de los estomas en las hojas (Figura 1). Tr y Ci de A18 aumentaron con la reducción de Ls, lo cual difirió de los mecanismos de respuesta al ambiente de A10 y A12; esto indicó que la limitación no estomática predominó y fue la que condujo al decremento de Pn.

La WUEi se puede usar para caracterizar la acumulación instantánea de materia seca en plantas. Una WUEi elevada producirá más materia seca por unidad (Huang *et al.*, 2016). Las plantas ajustan constantemente sus procesos fisiológicos para adaptarse al ambiente en el largo plazo, y una forma es mejorar la WUEi por medio de regular la relación entre la fotosíntesis y el consumo de agua para resistir la escasez de agua (Liu *et al.*, 2012). Cuando aumentó la WUEi, la Pn se redujo menos que la Tr; esto indica que las plantas usaron la transpiración para aumentar su eficiencia en el uso del agua, lo cual también significó resistencia de las plantas a sequía. La WUEi aumentó con la edad de la plantación (Figura 1), lo cual indica que a la adaptación continua de la planta al ambiente siguió la eficiencia en la acumulación de materia seca y el mejoramiento de la resistencia a sequía (Tomás *et al.*, 2012).

No se encontró una diferencia en el promedio diario de Pn entre A7 y A10, A12 y A18 (Cuadro 1), aunque sí hubo diferencias con las otras plantaciones ($p \leq 0.05$); esto indica que los cambios fisiológicos

Table 1. Daily mean of net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate (Tr), intercellular CO₂ concentration (Ci), stomatal conductance (Gs), instantaneous water use efficiency (WUEi), stomatal limitation value (Ls) of *Caragana intermedia* plants at ages 5-, 7-, 10-, 12-, 18- and 32-year-old.**Cuadro 1.** Media diaria de tasa fotosintética (Pn), tasa de transpiración (Tr), concentración intercelular de CO₂ (Ci), conductancia estomática (Gs), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUEi), valor de limitación estomática (Ls) de plantas de *Caragana intermedia* de 5, 7, 10, 12-, 18- y 32 años de edad.

Ages	Pn	Gs	Ci	Tr	WUEi	Ls
A5	13.2±4.3a	0.61±1.49a	288±54a	6.8±3.3a	2.2±0.9a	0.27±0.12a
A7	14.0±4.0b	0.40±1.14b	257±52b	6.8±3.2a	2.3±0.9a	0.33±0.13b
A10	14.6±3.7b	0.24±0.24c	247±39c	5.9±2.4b	2.7±1.0b	0.36±0.10c
A12	10.8±6.1c	0.15±0.15cd	243±76c	4.3±2.6c	2.9±2.0b	0.39±0.18d
A18	9.8±6.1d	0.13±0.12d	245±77c	4.1±2.3c	2.7±1.8b	0.39±0.19d
A32	10.1±5.9d	0.10±0.07d	215±74d	3.4±2.0d	3.3±2.0c	0.46±0.18e

†Averages with different letter indicate statistical difference (HSD; $p \leq 0.05$) (mean±SD). ♦ †Promedios (media ±SD) con letra diferente indican diferencias estadísticas (HSD; $p \leq 0.05$).

The photosynthetic variables increased first and then decreased with the month, and the order in different months was consistent with the daily mean (Figure 2). The difference in each month was mainly in the young-aged and others ($p \leq 0.05$). The Tr increased first and then decreased with the month, which was higher in July than those in June ($p \leq 0.05$). The young-aged Gs was the opposite of the middle-aged and old-aged, and the monthly difference was mainly between young-aged and others ($p \leq 0.05$). WUEi of different plantation ages showed no regularity with the increase of months; the Ci differences in three months were significant except A5 ($p \leq 0.05$), and the Ls of A5 was different from other ages in each month.

The difference in Pn in three months showed a progress from scratch with the increase of the plantation age, which also indicated that the ability to cope with environmental changes improved as the plants grew with the environmental adaptability. The indicators showed a trend of increase first and then decrease with the change of the months, and the order of photosynthesis index values of different ages was basically consistent with the daily average value.

The daily variations of meteorological factors in the study area were obvious smooth curves (Figure 3). The change trend of Ta and RH was opposite, the maximum and minimum were at 07:00 and 16:00 with value of 7.0 °C and 22.3 °C, 96.5% and 37.0%, respectively. The PAR increased from 07:00 and reached the maximum of 1736 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at 13:00, and then decreased to zero at 20:00. The

durante el crecimiento de A5 respecto a A7, de A10 a A12, y de A18 a A32 fueron más obvios que en otros periodos. El promedio diario de Ci, WUEi y Ls aumentó con el crecimiento de las plantas. Con Tr y Gs ocurrió lo contrario, lo cual indicó que la madurez (años de crecimiento) afectaron la fotosíntesis de manera significativa.

Las variables fotosintéticas aumentaron primero y luego se redujeron cada mes y el orden en meses diferentes fue consistente con la media diaria (Figure 2). La diferencia por mes se encontró principalmente entre las plantas jóvenes y las otras ($p \leq 0.05$). La Tr aumentó primero y después se redujo cada mes, y fue mayor en julio que en junio ($p \leq 0.05$). Gs en plantas jóvenes fue lo contrario que en edades mediana y madura, y la diferencia mensual estuvo sobre todo entre las jóvenes y las otras ($p \leq 0.05$). La WUEi de plantaciones de edades diferentes no presentó regularidad con el pasar de los meses; las diferencias en Ci durante tres meses fueron significativas, excepto en A5 ($p \leq 0.05$), y Ls de A5 fue diferente a la de otras edades cada mes.

La diferencia en Pn de tres meses presentó mejora desde cero con el aumento de la edad de las plantas, lo cual también indicó que la habilidad para enfrentar los cambios ambientales mejoró a medida que las plantas crecieron con adaptabilidad ambiental. Los indicadores mostraron una tendencia de aumento primero y después una reducción con el paso de los meses, y el orden de los valores del índice de fotosíntesis en edades diferentes fue consistente con el valor del promedio diario.

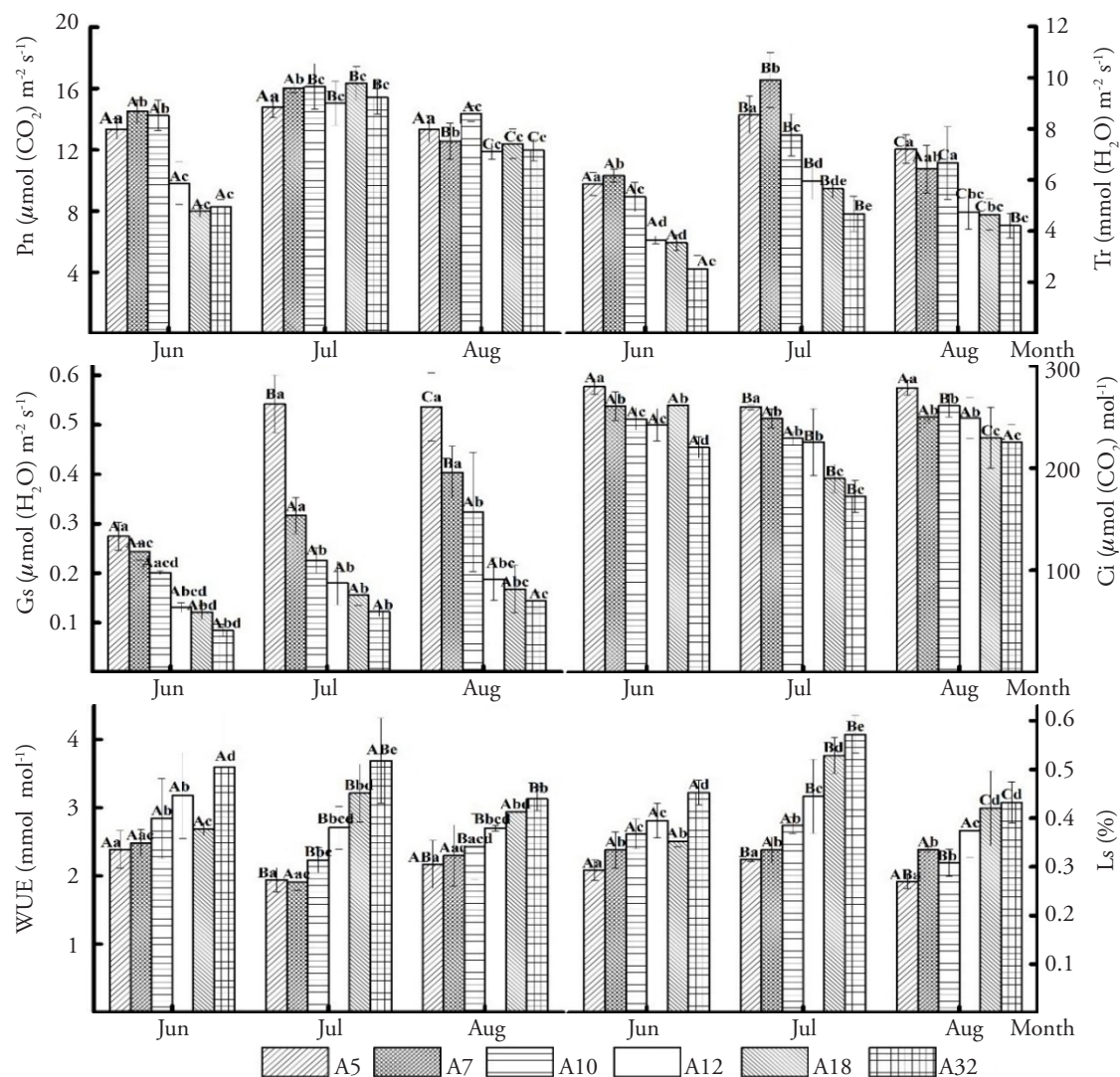


Figure 2. Monthly variation of net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate (Tr), intercellular CO₂ concentration (Ci), stomatal conductance (Gs), instantaneous water use efficiency (WUEi), stomatal limitation value (Ls) of *Caragana intermedia* plants at ages 5-, 7-, 10-, 12-, 18- and 32- year-old. Different uppercase letters indicate significant difference in different months; different lowercase letters indicate significant difference of ages (HSD, $p \leq 0.05$).

Figura 2. Variación mensual de la tasa fotosintética neta (Pn), tasa de transpiración (Tr), concentración intercelular de CO₂ (Ci), conductancia estomática (Gs), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUEi), valor de limitación estomática (Ls) de plantas de *Caragana intermedia* a los 5, 7, 10, 12, 18 y 32 años de edad. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre meses; letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre edades (HSD, $p \leq 0.05$).

maximum of V_{pd} was 1.73 kPa at 16:00, and the minimum value was 0.03 kPa at 06:00. The peak in concentration of CO₂ was at 08:00, then started to fall rapidly with the largest slope between 08:00 and 12:00, and then remained low followed by a slight increase at 19:00.

The growth age positively correlated with Pn, Gs, Ci, and Tr, while negatively correlated with Ls and WUEi. Pn was negatively correlated with Ci,

Las variaciones diarias de los factores meteorológicos en el área de estudio fueron curvas obviamente suaves (Figura 3). Las tendencias de cambio en T_a y RH fueron opuestas; el valor máximo y el mínimo fueron a las 07:00 y 16:00 con valores de 7.0 °C y 22.3 °C, 96.5% y 37.0%, respectivamente. PAR aumentó desde las 07:00 y alcanzó el máximo de 1736 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 13:00 y para caer luego hasta cero a las 20:00. El V_{pd} máximo fue de 1.73 kPa a las

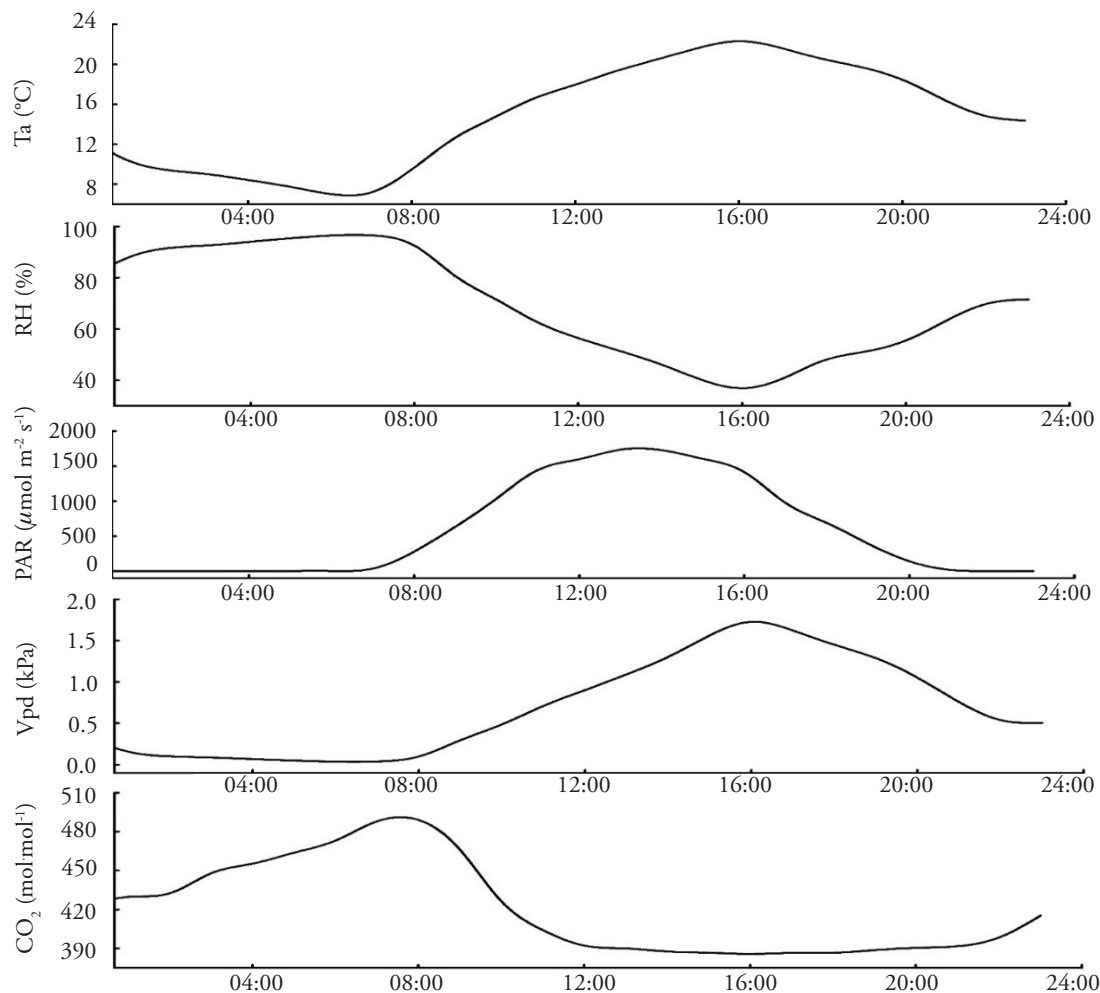


Figure 3. Diurnal variation of temperature (Ta), atmospheric relative humidity (RH), photosynthetically active radiation (PAR), water vapor pressure deficit (Vpd) and air CO₂ concentrations.

Figura 3. Variación diurna de temperatura (Ta), humedad atmosférica relativa (RH), radiación fotosintéticamente activa (PAR), déficit de presión de vapor de agua (Vpd) y (CO₂) concentraciones de CO₂ en el aire.

CO₂ and Vpd, and positively correlated with other variables, and the correlation coefficient with Tr was up to 0.62 (Table 2) indicating that Tr was the most influential factor for Pn in the study area of harsh desert environmental conditions with strong lightness, high temperature and low humidity at noon.

Diurnal variation of water potential

The diurnal variation of water potential of *C. intermedia* decreased first and then increased (Figure 4 A). The maximum values of A7 and A10 were at 14:00 and 13:00 with the minimum at 13:00, while maximum and minimum values of other ages were at 18:00 and 14:00. The daily average value of the

16:00, y el valor mínimo fue de 0.03 kPa a las 06:00. El valor asintótico en la concentración de CO₂ se dio a las 08:00, después empezó a caer rápidamente, con el declive mayor entre las 08:00 y las 12:00, después de eso permaneció bajo, hasta un aumento leve a las 19:00.

La edad de crecimiento se correlacionó de forma positiva con Pn, Gs, Ci y Tr, y de forma negativa con Ls y WUEi. Pn mostró correlación negativa con Ci, CO₂ y Vpd, y positiva con las otras variables, y el coeficiente de correlación con Tr alcanzó 0.62 (Cuadro 2), todo lo cual indica que Tr fue el factor más influyente sobre Pn en el área de estudio, bajo condiciones desérticas hostiles con luminosidad fuerte, temperaturas altas y contenido de humedad bajo en el mediodía.

Table 2. Correlation coefficients between pairs of physiological and environmental variables; net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate (Tr), intercellular CO₂ concentration (Ci), stomatal conductance (Gs), instantaneous water use efficiency(WUEi), stomatal limitation value (Ls) and temperature (Ta), atmospheric relative humidity (RH), photosynthetically active radiation (PAR), water vapor pressure deficit (Vpd) and air CO₂ concentrations (CO₂).

Cuadro 2. Coeficientes de correlación entre pares de variables fisiológicas y ecológicas; tasa fotosintética neta (Pn), tasa de transpiración (Tr), concentración intercelular de CO₂ (Ci), conductancia estomática (Gs), eficiencia instantánea del uso del agua (WUEi), valor de limitación estomática (Ls) y temperatura (Ta), humedad atmosférica relativa (RH), radiación fotosintéticamente activa (PAR), y concentración de CO₂ en el aire (CO₂).

	Pn	Gs	Ci	Tr	WUEi	Ls	Ta	CO ₂	RH	PAR	Vpd
Age	0.23	0.49	0.27	0.43	-0.18	-0.31	-0.09	-0.25	0.06	-0.10	-0.16**
Pn	1	0.61	-0.28	0.62	0.39	0.24	-0.02 ^{ns}	-0.14	0.06	0.03 ^{ns}	-0.12**
Gs	0.61	1	0.50	0.75	-0.09	-0.54	-0.42	-0.07	0.39	-0.29	-0.52**
Ci	-0.28	0.50	1	0.18	-0.55	-0.99	-0.50	0.17	0.43	-0.32	-0.50**
Tr	0.62	0.75	0.18	1	-0.41	-0.23	0.23	-0.27	-0.25	0.16	0.13**
WUEi	0.39	-0.09	-0.55	-0.41	1	0.55	-0.36	0.14	0.42	-0.23	-0.36**
Ls	0.24	-0.54	-0.99	-0.23	0.55	1	0.49	-0.07	-0.43	0.33	0.51**

[†]All values were significant (p≤0.01); except when indicated: ns = no significant. ♦ [†]Todos los valores fueron significativos (p≤0.01); excepto donde se indique: ns = no significativo.

water potential increased with age increasing, and the old-aged was significantly lower (p≤0.05) than that of the younger ages (Figure 4 B). The trends in water potential change of six different growth ages synchronized with the meteorological factors to some extent.

According to the correlation test (Table 3), the ψ was negatively correlated with PAR, Ta, and Vpd, and positively correlated with RH and WUEi. The ψ significantly correlated with PAR indicating that

Variación diaria del potencial hídrico

La variación diaria en el potencial hídrico de *C. intermedia* se redujo primero y luego aumentó (Figura 4 A). Los valores máximos de A7 y A10 fueron a las 14:00 y las 13:00, con el mínimo a las 13:00, mientras que los valores máximo y mínimo de otras edades ocurrieron a las 18:00 y 14:00. El promedio diario del potencial hídrico aumentó con la edad y en edades maduras fue significativamente más bajo

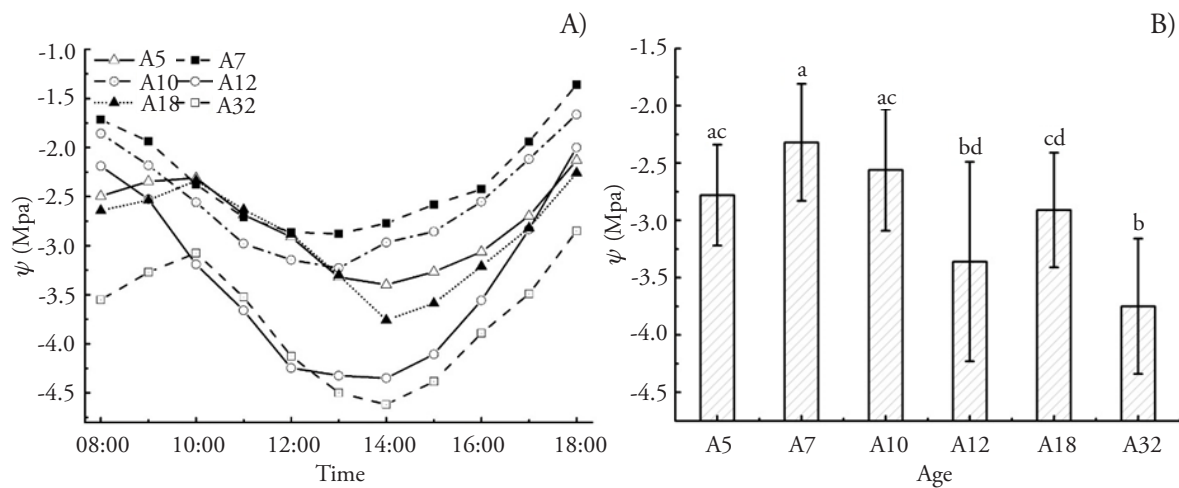


Figure 4. Diurnal variation (A) and daily mean (B) of water potential (ψ) of *Caragana intermedia* plants at ages 5-, 7-, 10-, 12-, 18- and 32-year-old.

Figura 4. Variación diaria (A) y media diaria (B) del potencial hídrico (ψ) de plantas de *Caragana intermedia* a los 5, 7, 10, 12, 18 y 32 años de edad.

the intense radiation improved water absorption capacity and water consumption of the plant to face the external environment. The correlation of ψ to WUEi and PAR increased first and then decreased with the age increasing. The ψ of the young-aged was significantly higher than that of the old-aged, while the middle-aged was in a transitional stage, which was significantly different from the young- and the old-aged, indicating that the ability of plants to obtain water from the soil increased as plants grew.

Water potential is an indicator of the ability of plants to absorb water (Othman *et al.*, 2014). The experiment showed that plants growing in plots at drought had significantly lower water potentials compared to ambient or irrigated treatments (Maricle and Addler, 2011). The same as *C. intermedia*, the water potential of *Ilex paraguariensis* diminished in an increasing water restriction (Acevedo *et al.*, 2013). The water potential diurnal variation trend of *C. intermedia* is similar with that of maize and triticale, but the water potential values were lower than the values in those cereals (Grzesiak *et al.*, 2013); likewise, *O. europaea* L. cv. *Arbequina* growing in non-arid conditions during the same period (Ahumada-Orellana *et al.*, 2017).

Meteorological and physiological factors both affect the water potential of the plants (Klein, 2014). The same as *C. intermedia*, PAR influenced water potential of *Allocasuarina verticillat* (Wang *et al.*, 2014). But different from *C. intermedia*, high correlation coefficients were obtained for the relationship between water potential and physiological

($p \leq 0.05$) que el de edades más jóvenes (Figura 4 B). Las tendencias en el cambio del potencial hídrico en las seis edades, se sincronizaron en nivel con los factores meteorológicos.

De acuerdo con el análisis de correlación (Cuadro 3), ψ se correlacionó en forma negativa con PAR, Ta y Vpd, y en forma positiva con RH y WUEi. El ψ se correlacionó de forma significativa con PAR, lo cual indica que la radiación solar intensa mejoró la capacidad de absorción y el consumo del agua por parte de la planta para enfrentar al ambiente externo. La correlación del ψ con WUEi y PAR primero aumentó y después se redujo con el aumento en la edad. El ψ de las plantas jóvenes fue significativamente mayor que el de las de edad madura, mientras que las de edad media estuvieron en etapa de transición, lo cual resultó significativamente diferente a las jóvenes y a las de edad madura; es decir, la habilidad de las plantas para obtener agua del suelo aumentó conforme las plantas crecieron.

El potencial hídrico es un indicador de la habilidad de las plantas de absorber agua (Othman *et al.*, 2014). El experimento demostró que las plantas que crecieron en las parcelas con sequía tuvieron un potencial hídrico significativamente menor en comparación con los tratamientos bajo ambiente natural o riego (Maricle y Addler, 2011). Al igual que *C. intermedia*, el potencial hídrico de *Ilex paraguariensis* se redujo a medida que se incrementó la restricción del agua (Acevedo *et al.*, 2013). La tendencia de variación diurna del potencial hídrico de *C. intermedia* es similar a la del maíz y el híbrido triticale, aunque

Table 3. Correlation between water potential (ψ) of *Caragana intermedia* and transpiration rate (Tr), instantaneous water use efficiency (WUEi) and photosynthetically active radiation (PAR), temperature (Ta), atmospheric relative humidity (RH), water vapor pressure deficit (Vpd).

Cuadro 3. Correlación entre el potencial hídrico (ψ) de *Caragana intermedia* y tasa de transpiración (Tr), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUEi) y radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura (Ta), humedad atmosférica relativa (RH) y déficit de presión de vapor de agua (Vpd).

Age	Tr	WUEi	PAR	Ta	RH	Vpd
A5	-0.665	0.681	-0.835 [§]	-0.53	0.553	-0.479
A7	-0.525	0.931 [†]	-0.905 [§]	-0.275	0.294	-0.126
A10	-0.634	0.938 [†]	-0.915 [§]	-0.288	0.303	-0.129
A12	-0.59	0.980 [§]	-0.963 [§]	-0.453	0.47	-0.318
A18	0.325	0.064	-0.732 [†]	-0.529	0.551	-0.508
A32	0.449	0.202	-0.781 [§]	-0.389	0.411	-0.332

Significant at [†] $p \leq 0.05$; [§] $p \leq 0.01$. ♦ xx

factors like stomatal WUE for *Pelargonium hortorum* (Boyle *et al.*, 2016), maize and triticale (Grzesiak *et al.*, 2013). This is due to meteorological factors change not only affects the water potential, but also affects the changes of the physiological factors of the plant. In comparison to physiological factors, the meteorological factors influenced more the water potential.

Light response curves

The Pn increased fast when $PAR < 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, and the increment of Pn decreased with PAR, indicating that the restriction of PAR for Pn reduced. The Pn remained basically unchanged after reaching a certain value, indicating that PAR was not the main factor affecting leaf photosynthesis. The light response curves of different growth age plants were as follows $A12 > A32 > A18 > A10 > A7 > A5$ (Figure 5).

The results of AQY and Pmax calculated by the rectangular hyperbola were generally higher than those by other models, while which by exponential equation were lower on the contrary. The LSP of non-rectangular hyperbola and rectangular hyperbola simulations were far less than those of the exponential equation and modified rectangular hyperbola as well as measured data.

The light response curves of six growth ages plants was well described by modified rectangular hyperbola comprehensively comparing four different models combining the measured data. This simulation results were basically the same as the measured results. When $PAR < 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, the Pn of A32 was higher than that of A10, while the Pn of A10 was higher than that of A32 when $PAR > 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. When $PAR < 1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Pn of A32 was higher than that of A18, while $PAR > 1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ was just the opposite, indicating that the adaptive high-intensity illumination range for leaf photosynthesis at A32 was significantly less than A18.

The AQY of photosynthesis of different ages *C. intermedia* was $A32 > A7 > A5 > A18 > A10 > A12$ (Table 4). The AQY decreased first and then increased when plants get older. The order of Pmax was basically consistent with that of the light response curve, except that the Pmax of A5 was higher than that of A7, indicating that the increase in leaf photosynthetic capacity of A5 was greater than

los valores de potencial hídrico fueron menores que los valores en dichos cereales (Grzesiak *et al.*, 2013); lo mismo ocurrió con *O. europaea L. cv. Arbequina* cuando se cultivó en condiciones no áridas durante el mismo periodo (Ahumada-Orellana *et al.*, 2017). Tanto los factores meteorológicos como los fisiológicos afectan el potencial hídrico de las plantas (Klein, 2014). Al igual que con *C. intermedia*, PAR influyó sobre el potencial hídrico de *Allocasuarina verticillat* (Wang *et al.*, 2014). Sin embargo, a diferencia de *C. intermedia*, se obtuvieron coeficientes de correlación altos para la relación entre el potencial hídrico y factores fisiológicos como la WUE estomática en *Pelargonium hortorum* (Boyle *et al.*, 2016), maíz y triticale (Grzesiak *et al.*, 2013). Esto se debe a que los cambios en factores meteorológicos no solo afectan el potencial hídrico, sino también cambian los factores fisiológicos de la planta. En comparación con los factores fisiológicos, los meteorológicos ejercieron una influencia mayor sobre el potencial hídrico.

Curvas de respuesta a la luz

La Pn aumentó rápido cuando $PAR < 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y el aumento de Pn se redujo con PAR, lo cual indica que la restricción de PAR sobre Pn se redujo. Pn permaneció básicamente sin cambios después de alcanzar cierto valor, y significa que PAR no fue el factor principal que afectó la fotosíntesis foliar. Las curvas de respuesta a la luz de plantas de diferentes edades de crecimiento se ordenaron como sigue: $A12 > A32 > A18 > A10 > A7 > A5$ (Figura 5).

Los resultados de AQY y Pmax calculados por la hipérbola rectangular fueron, en términos generales, mayores que los obtenidos con otros modelos, mientras que, al contrario, fueron menores cuando se calcularon con una ecuación exponencial. Los LSP de las simulaciones por hipérbolas no rectangulares y rectangulares fueron mucho menores a los de la ecuación exponencial y la hipérbola rectangular modificada, así como a los datos medidos.

Las curvas de respuesta a la luz de seis edades de plantas se describieron bien por hipérbolas rectangulares modificadas, al comparar exhaustivamente cuatro modelos diferentes para combinar los datos medidos. Los resultados de esta simulación fueron básicamente los mismos que los resultados medidos. Cuando $PAR < 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, la Pn de A32 fue mayor a la de A10, mientras que la Pn de A10 fue mayor a la de A32 cuando $PAR > 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

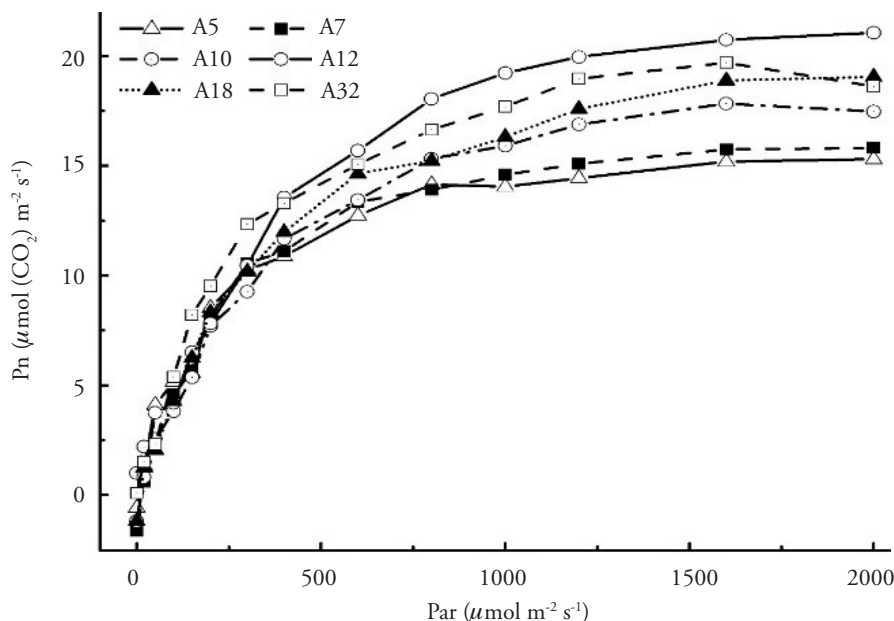


Figure 5. Measured light response curves of *Caragana intermedia* at ages 5-, 7-, 10-, 12-, 18- and 32-year-old. Pn, net photosynthetic rate; PAR, photosynthetically active radiation.

Figura 5. Curvas de medida de respuesta a la luz de *Caragana intermedia* a los 5, 7, 10, 12, 18 y 32 años de edad. Pn, tasa fotosintética; PAR, radiación fotosintéticamente activa.

that of A7. The LSP of A7 and A18 were significantly higher than those of others, indicating that the maximum light intensity available to photosynthesis of A7 and A18 was higher, as well as a larger range of light intensity utilization. The Rd of A12 was the largest but their AQY was minimal, representing the photosynthetic capacity of the plant.

The response curve of plant leaf photosynthesis is an important method to reflect the photosynthesis efficiency of plants. The AQY calculated from the light response curve model is an indicator of the utilization efficiency of vegetation on weak lightness. The utilization efficiency of light energy in the leaves of *C. intermedia* decreased first and then increased as the plants grew, as well as Pmax. The AQY of A32 was the maximum of all plantations, indicating that the light energy conversion efficiency of the leaves was high of this age with the high ability to assimilate CO₂. The AQY of A7 was large with the smallest Pmax of all plantations, which meant that AQY could not determine Pmax. The LSP can indicate the ability of plants using light intensity. The LCP represents the minimum PAR that plants use to maintain their survival. The higher LSP with the lower LCP indicates the wider the PAR range that plants can utilize for photosynthesis. The LSP of A10

Cuando PAR < 1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, la Pn de A32 fue mayor a la de A18, mientras que con PAR > 1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sucedió lo contrario. Esto indica que el intervalo de adaptabilidad a la radiación de alta intensidad de la fotosíntesis foliar en A32 fue significativamente menor que en A18.

El AQY de la fotosíntesis por edades de *C. intermedia* se ordenó A32 > A7 > A5 > A18 > A10 > A12 (Cuadro 4). AQY primero se redujo y luego aumentó a medida que las plantas maduraron. El orden de Pmax fue básicamente consistente con el de la curva de respuesta a la luz, excepto por que la Pmax de A5 fue mayor a la de A7, lo cual indica que el aumento en la capacidad fotosintética en A5 fue mayor a la de A7. Los LSP de A7 y A18 fueron significativamente más altos que los de otras plantas, significa que la intensidad lumínica máxima disponible para la fotosíntesis fue mayor en A7 y A18 y contaron con un intervalo mayor de uso de la intensidad lumínica. La Rd de A12 fue la mayor, pero su AQY fue mínimo, este valor representa la capacidad fotosintética de la planta.

La curva de respuesta de la fotosíntesis foliar es un método importante para expresar la eficiencia fotosintética de las plantas. AQY calculado a partir del modelo de la curva de respuesta a la luz es un indica-

Table 4. Model fitting results of light response curves for different ages *C. intermedia* (AQY - apparent quantum efficiency, Pmax - the maximum net photosynthetic rate, LSP - light saturation point, Rd-dark respiration rate, R²- correlation coefficient).

Cuadro 4. Resultados de ajuste de modelos de curvas de respuesta a la luz de *C. intermedia* por edades (AQY – rendimiento cuántico intrínseco, Pmax – tasa fotosintética neta máxima, LSP - punto de saturación lumínica, Rd-tasa de respiración en la oscuridad, R²- coeficiente de determinación).

Age	Model	AQY	Pmax	LSP	LCP	Rd	R ²
A5	Non-rectangular hyperbola	0.072	17.12	384.16	22.066	1.376	0.98
	Rectangular hyperbola	0.090	17.86	394.937	20.519	2.108	0.978
	Exponential equation	0.054	14.92	757.291	19.204	0.979	0.977
	Modified rectangular hyperbola	0.082	16.03	1506.37	20.981	1.884	0.979
A7	Non-rectangular hyperbola	0.072	18.39	407.322	17.409	1.182	0.992
	Rectangular hyperbola	0.093	19.52	429.189	17.575	1.467	0.991
	Exponential equation	0.058	15.32	700.491	19.283	1.057	0.989
	Modified rectangular hyperbola	0.085	15.83	2294.26	17.244	1.317	0.992
A10	Non-rectangular hyperbola	0.049	19.82	575.095	6.601	0.218	0.978
	Rectangular hyperbola	0.065	22.95	625.527	11.519	0.53	0.975
	Exponential equation	0.043	18.22	1240.7	14.094	0.954	0.984
	Modified rectangular hyperbola	0.064	17.47	1671.01	7.156	0.562	0.929
A12	Non-rectangular hyperbola	0.056	24.93	597.244	32.263	2.261	0.979
	Rectangular hyperbola	0.074	27.3	618.267	30.854	2.891	0.976
	Exponential equation	0.052	21.34	1261.54	22.164	1.008	0.978
	Modified rectangular hyperbola	0.062	21.77	1681.62	31.014	2.451	0.979
A18	Non-rectangular hyperbola	0.069	22.57	532.06	30.445	1.388	0.991
	Rectangular hyperbola	0.076	23.48	537.199	30.932	1.602	0.99
	Exponential equation	0.05	18.49	1261.54	24.504	1.019	0.985
	Modified rectangular hyperbola	0.071	20.53	2709.43	20.441	1.02	0.99
A32	Non-rectangular hyperbola	0.103	23.65	477.559	32.868	1.886	0.972
	Rectangular hyperbola	0.114	24.62	478.703	33.602	1.959	0.969
	Exponential equation	0.063	19.15	893.741	19.247	1.023	0.97
	Modified rectangular hyperbola	0.088	20.89	1679.68	33.756	1.84	0.959

was not high, but the LCP was much lower than other plantations, indicating that the range of available weak light was greater than the other cases. Rd can represent the metabolic intensity of plant leaves, and the Rd of A10 was significantly smaller than other plantations, indicating that plants maintained their own life activities required less energy, so the Pmax of A10 was not the least of all plantations.

CO₂ response curve

The Pn-Ci curves of different ages *C. intermedia* showed the same trend (Figure 6 A). When Ci < 300 μmol mol⁻¹, Pn elevated with the increase of Ci and the Pn-Ci curve was almost a straight line. When Ci > 300 μmol mol⁻¹, the slope of the Pn-Ci curve decreased with Pn increasing slowly. The Pn remained basically unchanged after reaching a certain value, indicating that CO₂ was not the main factor affecting

dor de la eficiencia en el uso energía lumínica por la vegetación bajo luz tenue. La eficiencia en el uso de energía lumínica en las hojas de *C. intermedia* primero se redujo y luego aumentó a medida que las plantas maduraron, como también fue el caso de Pmax. El AQY en A32 fue el máximo entre todas las plantaciones, lo cual indica que la eficiencia de conversión de energía lumínica de las hojas fue alta en esa edad, con la capacidad mayor para asimilar CO₂. El AQY de A7 fue alto, pero con la Pmax menor de todas las plantaciones, esto significa que AQY no determinó la Pmax. El LSP puede indicar la capacidad de las plantas para usar la intensidad lumínica. El LCP representa la PAR mínima que las plantas usan para mantener su supervivencia. Un LSP más alto con LCP menor indica el intervalo más amplio de PAR que las plantas pueden usar para la fotosíntesis. El LSP de A10 no fue alto, pero su LCP fue mucho menor al de otras plantaciones, indicando que el rango de

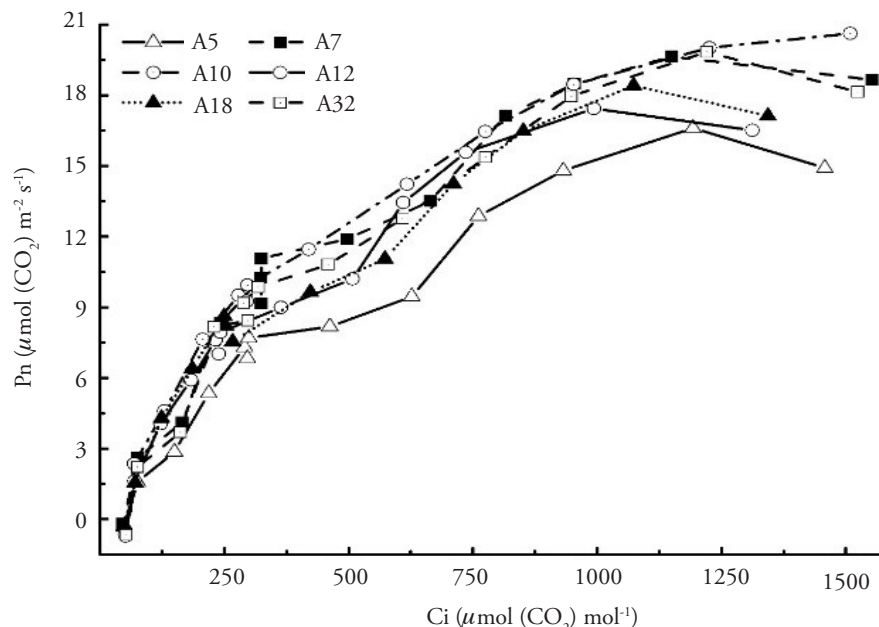


Figure 6. Measured Pn-Ci curves of different ages *Caragana intermedia* (Pn-net photosynthetic rate, PAR-photosynthetically active radiation).

Figura 6. Curvas Pn-Ci medidas de diferentes edades de *Caragana intermedia* (Pn-tasa fotosintética neta, PAR-radiación fotosintéticamente activa).

leaf photosynthesis, and the value is the maximum net photosynthetic rate under the CO_2 concentration. When the CO_2 concentration continued to increase, Pn began to decrease indicating that high CO_2 concentration restricted the photosynthesis. The Pn-Ci curve of A5 was significantly lower than others, and CO_2 response curves of different age plants ranked $\text{A10} > \text{A7} > \text{A32} > \text{A18} > \text{A10} > \text{A5}$. And the determination coefficients of the rectangular hyperbola were smaller than those of the modified rectangular hyperbola. The CE, Amax, CCP and Rp calculated by the modified rectangular hyperbola were lesser, while the CSP was much higher than that of rectangular hyperbola.

The Pn-Ci response curves of different age plants were well described by modified rectangular hyperbola comprehensively comparing two models combining the measured data (Table 5). The simulation results were basically the same as the measured results. The Pn-Ci curve of A5 leaves was significantly lower than others, as well as the slope of the curve when $\text{Ci} < 750 \mu\text{mol mol}^{-1}$, which was coupled with CE and Pmax were lower than those of others, while the slope of the Pn-Ci curve of A12 was significantly higher than those of others and consistent with the higher CE.

luz tenue disponible fue mayor que en otros casos. La Rd puede representar la intensidad metabólica de las hojas, y la Rd de A10 fue significativamente menor que en las otras plantaciones, lo cual indica que las plantas que desarrollaron actividades vitales particulares requirieron menos energía, por eso la Pmax de A10 no fue la menor de todas las plantaciones.

Curva de respuesta al CO_2

Las curvas de Pn-Ci de *C. intermedia* a diferentes edades mostraron la misma tendencia (Figura 6 A). Cuando $\text{Ci} < 300 \mu\text{mol mol}^{-1}$, Pn aumentó con el incremento de Ci y la curva Pn-Ci fue una línea casi recta. Cuando $\text{Ci} > 300 \mu\text{mol mol}^{-1}$, la pendiente de la curva Pn-Ci se redujo con el aumento lento de Pn. La Pn se mantuvo prácticamente sin cambios después de haber alcanzado cierto valor, lo cual indica que el CO_2 no fue el factor principal que influyó sobre la fotosíntesis foliar, y el valor es la tasa fotosintética neta máxima bajo esa concentración de CO_2 . Cuando la concentración de CO_2 continuó aumentando, la Pn comenzó a reducirse, significa que una concentración alta de CO_2 restringió la fotosíntesis. La curva de Pn-Ci para A5 fue significativamente menor que otras y

Table 5. Model fitting results of CO₂ response curves for different ages *C. intermedia* (Amax - the maximum net photosynthetic rate, CE - initial carboxylation efficiency, photorespiration rate (Rp), LCP- light compensation point, CSP - CO₂ saturation point, CCP - CO₂ compensation point, R²- correlation coefficient).

Cuadro 5. Resultados del ajuste de modelos de curvas de respuesta al CO₂ de *C. intermedia* por edades (Amax - tasa fotosintética neta máxima, CE - eficiencia inicial de carboxilación, tasa de fotorrespiración (Rp), LCP- punto de compensación lumínica, CSP - punto de saturación de CO₂, CCP - punto de compensación de CO₂, R²- coeficiente de determinación).

Age	Model	CE	Amax	CSP	CCP	Rp	R ²
A5	Rectangular hyperbola	0.046	25.258	873.87	43.203	1.848	0.958
	Modified rectangular hyperbola	0.038	16.78	1720.802	31.859	1.279	0.959
A7	Rectangular hyperbola	0.074	29.661	720.494	38.24	2.821	0.958
	Modified rectangular hyperbola	0.054	19.401	1522.391	28.393	1.759	0.962
A10	Rectangular hyperbola	0.073	26.341	686.746	44.541	3.007	0.957
	Modified rectangular hyperbola	0.054	19.872	1837.312	38.816	1.992	0.959
A12	Rectangular hyperbola	0.082	30.9	753.589	35.621	2.987	0.984
	Modified rectangular hyperbola	0.076	26.092	1272.214	37.437	2.735	0.983
A18	Rectangular hyperbola	0.061	26.871	714.195	37.316	2.039	0.959
	Modified rectangular hyperbola	0.049	22.034	1279.154	27.34	1.231	0.959
A32	Rectangular hyperbola	0.069	28.904	715.168	51.336	3.142	0.965
	Modified rectangular hyperbola	0.056	20.877	1504.955	44.058	2.287	0.967

The photosynthesis of plant leaves is carried out by intracellular chloroplasts. The photosynthesis efficiency is restricted by Rubisco (Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase) activity and RuBP (Ribulose-1, 5-bisphosphate) in chloroplasts regeneration. It is generally believed that the CE of plant leaves is promoted when the activity of Rubisco elevates (Björkman, 1981). CE and Amax both increased first and then decreased as the plants grew in the study. A relatively slow-growth curve phase appeared after the initial linear increase in the Pn-Ci curve, indicating that plant leaf photosynthesis converted from the initial Rubisco enzyme activity limitation to the RuBP regeneration limitation. The CCP and Rp of A10 were high, indicating that the minimum amount of CO₂ absorbed by plants for organic matter accumulation was high, as well as the respiration under light conditions and energy consumption, so that LSP of A10 is the highest in all stands with the most widely available CO₂ and lower Amax.

CONCLUSIONS

The utilization efficiency of light energy in the leaves of *C. intermedia* decreases first and then increases with the growth of the plants, while the utilization efficiency of CO₂ increased first and then decreased. Plant photosynthesis response

curvas de respuesta al CO₂ de plantas de diferentes edades se ordenaron así: A10 > A7 > A32 > A18 > A10 > A5. Los coeficientes de determinación por hipérbola rectangular fueron menores a los obtenidos por hipérbola rectangular modificada. CE, Amax, CCP y Rp calculados por hipérbola modificada fueron menores, mientras que CSP fue mucho mayor que su valor obtenido por hipérbola rectangular.

Las curvas de respuesta Pn-Ci para edades de planta diferentes quedaron bien descritas por hipérbolas rectangulares modificadas, al comparar exhaustivamente dos modelos que combinan los datos medidos (Cuadro 5). Los resultados de la simulación fueron básicamente los mismos que los resultados medidos. La curva Pn-Ci en las hojas de A5 fue significativamente menor a las demás, al igual que la pendiente de la curva cuando Ci < 750 μmol mol⁻¹. Esto coincidió con que CE y Pmax fueron menores a los de las otras plantaciones, mientras que la pendiente de la curva Pn-Ci en A12 fue significativamente mayor que las de otras y consistente con la CE más alta.

La fotosíntesis en las hojas la realizan los cloroplastos intracelulares. La eficiencia de la fotosíntesis está restringida por la actividad de Rubisco (Ribulosa-1, 5-bifosfato carboxilasa) y RuBP (Ribulosa-1, 5-bifosfato) por la regeneración de los cloroplastos. En términos generales, se cree que la CE de las plantas se promueve cuando la actividad de la Rubisco se eleva (Björkman, 1981). Tanto CE como Amax

to environmental changes change from passive physical defense to a biochemical defense initiative, physiologically reducing the damage caused by environment.

Daily water potential of *C. intermedia* decreased then increased. And water potential had a strong negative correlation with the photosynthetically active radiation. The ability of plants to obtain water from the soil enhanced as plants grew. Also, plants water consumption as well as water absorption capacity increased to resist the external environment along with the increase of light, which expresses the adaptability of plant growth.

LITERATURE CITED

- Acevedo, R. M., S. J. Maiale, S. C. Pessino, R. Bottini, O. A. Ruiz, and P. A. Sansberro. 2013. A succinate dehydrogenase flavoprotein subunit-like transcript is upregulated in *Ilex paraguariensis* leaves in response to water deficit and abscisic acid. *Plant Physiol. and Biochem.* 65: 48 - 54.
- Ahumada-Orellana, L. E., S. Ortega-Farías, P. S. Searles, and J. B. Retamales. 2017. Yield and water productivity responses to irrigation cut-off strategies after fruit set using stem water potential thresholds in a super high-density olive orchard. *Frontiers in Plant Sci.* 8: 1280.
- Björkman O. 1981. Responses to different quantum flux densities. In: Lange, O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond, and H. Ziegler (eds). *Physiological Plant Ecology I: Responses to the Physical Environment*. Berlin, Heidelberg. Springer Berlin Heidelberg. pp: 57-107.
- Boyle, R. K. A., M. McAinsh, and Ian C. Dodd. 2016. Daily irrigation attenuates xylem abscisic acid concentration and increases leaf water potential of *Pelargonium × hortorum* compared with infrequent irrigation. *Physiol. Plantarum.* 158: 23 - 33.
- Chen Y. J., J. Yu, and H. Bingru. 2015. Effects of elevated CO₂ concentration on water relations and photosynthetic responses to drought stress and recovery during rewatering in tall fescue. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 140: 19 - 26.
- Ferraz T. M., W. P. Rodrigues, A. T. Netto, F. O. Reis, A. L. Peçanha, F. A. M. M. Figueiredo, E. F. Sousa, D. M. Glenn, and E. Campostrini. 2016. Comparison between single-leaf and whole-canopy gas exchange measurements in papaya (*Carica papaya* L.) plants. *Sci. Hortic.* 209: 73 - 78.
- Grzesiak, S., M. T. Grzesiak, T. Hura, I. Marcińska, and A. Rzepka. 2013. Changes in root system structure, leaf water potential and gas exchange of maize and triticale seedlings affected by soil compaction. *Environ. and Exp. Botany.* 88: 2 - 10.
- Guo W., B. Li, X. Zhang, and R. Wang. 2010. Effects of water stress on water use efficiency and water balance components of *Hippophae rhamnoides* and *Caragana intermedia* in the soil-plant-atmosphere continuum. *Agroforestry Syst.* 80: 423 - 435.
- Huang M., S. Piao, Z. Zeng, S. Peng, P. Ciais, L. Cheng, J. Mao, B. Poulter, X. Shi, Y. Yao, H. Yang, and Y. Wang. 2016. Seasonal responses of terrestrial ecosystem water-use efficiency to climate change. *Global Change Biol.* pp: 2165 - 2177.
- Jiang H., and D. Xu. 2000. Physiological basis of the difference in net photosynthetic rate of leaves between two maize strains. *Photosynthetica* 38:199-204.

CONCLUSIONES

La eficiencia en el uso de energía lumínica en las hojas de *C. intermedia* disminuye, primero, y luego aumenta a medida que crecen las plantas, mientras que la eficiencia de uso de CO₂ aumenta al principio y después disminuye. La respuesta en la fotosíntesis de las plantas a los cambios ambientales cambia de una defensa física pasiva hasta una iniciativa de defensa bioquímica, lo cual reduce de manera fisiológica los daños causados por el ambiente.

El potencial hídrico diario de *C. intermedia* disminuyó y después aumentó. Y el potencial hídrico mostró una correlación negativa fuerte con la radiación fotosintéticamente activa. La capacidad de las plantas para obtener agua del suelo aumentó conforme las plantas maduraron. Además, el consumo de agua de las plantas y su capacidad de absorción de agua aumentaron para resistir el ambiente externo, en conjunción con el aumento de luz, lo cual expresa la adaptabilidad en el crecimiento de las plantas.

—Fin de la versión en Español—

-----*-----

- Kenzo T., R. Yoneda, and I. Ninomiya. 2017. Seasonal changes in photosynthesis and starch content in Japanese fir (*Abies firma* Sieb. et Zucc.) saplings under different levels of irradiance. *Trees* pp:1-11.
- Klein, T. 2014. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Funct. Ecol.* 28: 1313-1320.
- Li Q., Y. Wang, Y. Zhu, H. Li, Z. Jia, and H. Liu. 2014. Effects of soil improvement of *Caragana intermedia* plantations in alpine sandy land on Tibet Plateau. *Acta Ecol. Sinica.* 34:123-221.
- Liu B., W. Zhao, and Z. Wen. 2012. Photosynthetic response of two shrubs to rainfall pulses in desert regions of northwestern China. *Photosynthetica* 50:109-119.
- Maricle, B. R., and P. B. Adler. 2011. Effects of precipitation on photosynthesis and water potential in *Andropogon gerardii* and *Schizachyrium scoparium* in a southern mixed grass prairie. *Environ. and Exp. Bot.* 72: 223-31.
- Othman, Y., C. Steele, D.n VanLeeuwen, R. Heerema, S. Bawazir, and R. St. Hilaire. 2014. Remote sensing used to detect moisture status of pecan orchards grown in a desert environment. *Int. J. of Rem. Sens.* 35: 949-66.
- Tomás, M., H. Medrano, A. Pou, J. M. Escalona, S. Martorell, M. Ribas-Carbó, J. Flexas. 2012. Water-use efficiency in grapevine cultivars grown under controlled conditions: effects of water stress at the leaf and whole-plant level. *Austral. J. of Grape and Wine Res.* 18: 164-172.
- Van Zyl J. 2017. Diurnal variation in grapevine water stress as a function of changing soil water status and meteorological conditions. *S. Afr. J. Enol. Vitic.* 8:45-52.
- Wang, H., H. Guan, Z. Deng, and C. T. Simmons. 2014. Optimization of canopy conductance models from concurrent measurements of sap flow and stem water potential on Drooping Sheoak in South Australia. *Water Resources Res.* 50: 6154-67.
- Zha T., Y. Wu, X. Jia, M. Zhang, Y. Bai, P. Liu, J. Ma, P. A. Bourque, and H. Peltola. 2017. Diurnal response of effective quantum yield of PSII photochemistry to irradiance as an indicator of photosynthetic acclimation to stressed environments revealed in a xerophytic species. *Ecol. Indic.* 74:191-197.