

RESPUESTA ECOFISIOLÓGICA DE ÁRBOLES JÓVENES NATIVOS Y EXÓTICOS A SEQUÍA Y LLUVIA

ECOPHYSIOLOGICAL RESPONSES OF NATIVE AND EXOTIC YOUNG TREES TO DROUGHT AND RAINFALL

Eulogio Pimienta-Barrios*, Celia Robles-Murguía y
Carla C. Martínez-Chávez

Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara km 15.5, Carr. Guadalajara-Nogales. 45110, Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jalisco, México. Tel. y Fax: 533 3377 7156.

*Autor para correspondencia (e_pimienta@hotmail.com)

RESUMEN

Se realizó un estudio ecofisiológico en especies arbóreas jóvenes, tres nativas de México (*F. uhdei*, *T. rosea* y *E. latifolia*) y tres exóticas originarias de ambientes tropicales húmedos (*K. paniculata*, *Schinus terebinthifolius* y *Ligustrum lucidum*), que se usan para reforestar Guadalajara, México. El objetivo fue evaluar su respuesta ecofisiológica a la sequía en primavera y su recuperación después de que la lluvia finaliza con ésta. En mayo la asimilación neta diaria de CO_2 fue 133 % mayor en especies nativas ($184 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) que en las exóticas ($79 \text{ mmol m}^{-2} \text{ CO}_2 \text{ d}^{-1}$). La fotosíntesis en *F. uhdei* y *T. rosea* resultó menos afectada por las condiciones ambientales atmosféricas adversas que prevalecieron en mayo, en comparación con las otras especies en estudio. En junio se observó recuperación de la asimilación neta diaria de CO_2 en respuesta a la lluvia, recuperación que fue superior en la especie exótica *L. lucidum* (318 %) que en la nativa *T. rosea* (65 %). Los menores valores de contenido relativo de agua fueron registrados en mayo para *S. terebinthifolius* (64 %), *E. latifolia* (67 %) y *F. uhdei* (69 %). El contenido relativo de agua aumentó gradualmente con las lluvias del verano y todas las especies mostraron valores de contenido relativo de agua cercanos o superiores a 90 %; este aumento fue asociado con incrementos en la asimilación neta diaria de CO_2 . Los menores valores de asimilación neta diaria de CO_2 y clorofila observados en mayo se atribuyen a bajos valores de humedad relativa (17 %) y a altos valores de temperatura (26°C) e irradiación ($51 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

Palabras clave: Asimilación neta diaria de CO_2 , contenido de clorofila, contenido relativo de agua, sequía.

SUMMARY

The ecophysiological response to drought and recovery after rainfall was evaluated for three young tree species native to México (*Fraxinus uhdei*, *Tabebuia rosea* and *Ehretia latifolia*) and three exotic species native to humid tropical environments (*Koelreuteria paniculata*, *Schinus terebinthifolius* and *Ligustrum lucidum*), all of them used to reforest the city of Guadalajara, Mexico. In May, daily net CO_2 assimilation was 133 % higher in native species ($184 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) than in the exotic species ($79 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Photosynthesis in *F. uhdei* and *T. rosea* was less affected by adverse atmospheric conditions that prevailed in May, compared with the other species in study. In June, the daily net CO_2

assimilation recovery observed in response to rain was higher in the exotic *L. lucidum* (318 %) than in the native *T. rosea* (65 %). The lower values of relative water content were recorded in May for *S. terebinthifolius* (64 %), *E. latifolia* (67 %) and *F. uhdei* (69 %). The relative water content increased gradually in the rainy season and all species showed values of relative water content close to or greater than 90 %, and this increment was associated with increases in the daily net CO_2 assimilation DNA. The lower values of daily net CO_2 uptake and chlorophyll observed in May might be attributed to the low relative humidity (17 %) and high values of temperature (26°C) and radiation ($51 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

Index words: Chlorophyll content, daily net CO_2 assimilation, drought, relative water content.

INTRODUCCIÓN

La ciudad de Guadalajara es la segunda más poblada de México, con una población de 1.65 millones de habitantes (INEGI, 2010), pero también ocupa el segundo sitio en contaminación del aire. Al igual que en otros núcleos poblacionales importantes del mundo, el agua es un recurso escaso (Grimm *et al.*, 2008), lo que provoca estrés hídrico en el arbolado urbano (Whitlow *et al.*, 1992). La cobertura vegetal de Guadalajara es de 3 m^2 por habitante, mientras que la recomendada por la Organización Mundial de la Salud es de 9 m^2 ; esta insuficiencia contribuye a que la contaminación del aire sea alta y a que haya una frecuente formación de “islas de calor” (Skiba y Davydova-Belitskaya, 2002; Chávez-Anaya *et al.*, 2010). El arbolado desempeña un papel importante en el funcionamiento de los ecosistemas urbanos, porque aminora la intensidad de la islas de calor (Akbari, 2002) y la contaminación del aire (Escobedo y Nowak, 2009).

Con el propósito de reducir la contaminación del aire y mitigar los efectos de las islas de calor, las autoridades del municipio de Guadalajara llevan a cabo proyectos de reforestación. Sin embargo, éstos carecen de información básica sobre aspectos ecofisiológicos de las especies arbóreas que se aprovechan para reforestar la ciudad, con respecto a su capacidad de fijación de CO_2 (principal gas con efecto invernadero) y a su tolerancia a sequía. La información ecofisiológica ha mostrado ser de utilidad en la selección de especies de arbóreas que se utilizan en proyectos de reforestación (Liu *et al.*, 2011). El objetivo de esta investigación fue evaluar la respuesta ecofisiológica de especies arbóreas nativas y exóticas a la sequía en primavera, y después de que ésta cesa con la lluvia en el verano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio del estudio y material vegetal

Este estudio se efectuó de marzo a agosto de 2007 en un campo experimental ubicado a 15 km de Guadalajara, a $20^\circ 5' \text{ LN}$, $103^\circ 32' \text{ LO}$ y 1420 m de altitud. Seis especies de árboles de dos años de edad fueron elegidas para realizar el estudio: fresno

(*Fraxinus uhdei*), rosa morada (*Tabebuia rosea*), San José de la montaña (*Ehretia latifolia*), Flama china (*Koelreuteria paniculata*), pirul brasileño (*Schinus terebinthifolius*) y trueno verde (*Ligustrum lucidum*). Tres son nativas de México (*F. uhdei*, *T. rosea*, *E. latifolia*), y las otras son exóticas, originarias de ambientes tropicales húmedos (*K. paniculata*; *S. terebinthifolius*; *L. lucidum*) (López-Coronado y Guerrero-Nuño, 2004). Estas especies arbóreas se propagan en viveros del municipio de Guadalajara y se usan para reforestar la ciudad. Los árboles crecieron en bolsas de plástico (19 L) que contenían una mezcla de vermiculita/arena (1:1, v:v), y se regaron dos veces por semana (5 L en cada riego) en la estación seca, hasta que empezaron las lluvias.

Datos climáticos y microclimáticos

Los datos de temperatura del aire y precipitación pluvial se obtuvieron de una estación meteorológica establecida a 5 km del sitio de estudio. En las fechas de mediciones de fotosíntesis se registraron las siguientes variables: 1) Flujo de fotones para la fotosíntesis (longitudes de onda de 400-700 nm), con un sensor cuántico (LI-250, LI-COR, Lincoln, NE, USA; 2) Temperatura y humedad relativa del aire, con un medidor digital (RadioShack, Los Angeles, CA, USA; y 3) Contenido de agua en el suelo medido en 50 g de suelo recolectados al azar en las especies en estudio, a una profundidad entre 5 y 15 cm; el suelo fue secado 72 h en estufa a 100 °C, hasta peso constante. La irradiación, la temperatura de aire y la humedad relativa fueron registradas cada 2 h, desde la salida hasta la puesta del sol. Con los valores de flujo de fotones para la fotosíntesis registrados durante el día, se obtuvo un área diurna y con integrales se calculó en valor diario de irradiación.

Mediciones de fotosíntesis

Las tasas instantáneas de asimilación de CO₂ se registraron cada 2 h en seis hojas maduras, desde la salida hasta la puesta del sol, con un sistema portátil para medir fotosíntesis (LI-COR LI-6200®; Lincoln, NE, USA). Estas mediciones se hicieron en las siguientes fechas: 18 de mayo, 25 de junio, 30 de julio y 24 de agosto de 2007. Los valores de asimilación neta diaria de CO₂ se calcularon mediante la integración de los valores positivos de asimilación (tasas de asimilación instantánea arriba de cero).

Contenido de clorofila y contenido relativo de agua

En las fechas de mediciones de fotosíntesis se registró el contenido de clorofila y el contenido relativo de agua, en 10 hojas de cada especie. La clorofila fue extraída con acetona fría (80 %, v:v). El homogeneizado se centrifugó con una centrífuga (Allegra 64 R®, Beckman Coulter, California, USA), a -4 °C a 12 000 g por 4 min. El sobrenadante se colectó en un tubo de ensayo frío cubierto. Al precipitado se le agregó 8 mL de acetona y se centrifugó. En una alícuota

obtenida de la mezcla de los sobrenadantes se midió la absorbencia a 645 y 663 nm en un espectrofotómetro Lambda Bio 10® (Perkin Elmer, Norwalk, CT, USA), para determinar el contenido de clorofila (µg cm⁻²) (Bruinsma, 1961). El contenido relativo de agua se determinó en cinco secciones de hoja (1 cm² de diámetro) obtenidas de hojas maduras colectadas entre las 9:00 y 10:00 h, y después colocadas por 4 h en agua destilada hasta saturación. Se determinó la masa fresca de éstas antes y después de saturación. Posteriormente las muestras se secaron en estufa a 80 °C por 72 h, hasta peso constante. El contenido relativo de agua se calculó con la fórmula: *Contenido relativo de agua* = (masa fresca-masa seca)/(masa saturada-masa seca) x 100 (Koide et al., 2000).

Análisis estadístico

Los datos se sometieron a análisis de varianza (Zar, 1999) bajo un diseño experimental de bloques completos al azar en el que los tratamientos fueron las especies arbóreas, mediante el paquete SAS (SAS Institute, 2004). Los promedios fueron separados con la prueba de diferencia mínima significativa (DMS) (Little y Hills, 1975).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En mayo se observaron los valores más altos de irradiación total diaria (51 mol m⁻² d⁻¹) y de temperatura del aire (26 °C), y los menores de humedad relativa del aire (17 %) y de contenido de agua en el suelo (24 %) y únicamente 1.5 mm de lluvia al final de este mes (Cuadro 1, Figura 1B). La precipitación pluvial de mayo a agosto fue de 695 mm. En mayo, cuando la sequía es más intensa, la asimilación neta diaria de CO₂ fue 133 % mayor en las especies nativas (184 mmol m⁻² d⁻¹) que en las exóticas (79 mmol m⁻² d⁻¹). Los mayores valores de ganancia diaria de carbono fueron registrados en dos especies nativas, fresno y rosa morada (197 y 248 mmol m⁻² d⁻¹, respectivamente), y los menores en las especies exóticas pirul brasileño y trueno verde (56 y 60 mmol m⁻² d⁻¹, respectivamente) (Figura 2A).

La fotosíntesis en fresno y rosa morada fue menos afectada por la sequía atmosférica en mayo, en comparación con las otras especies en estudio. En olivo (*Olea europea* L.) los cultivares que presentan las mayores tasas fotosintéticas en condición de sequía son considerados como tolerantes a este estrés ambiental (Boughalleb y Hajlaoui, 2011). Al final de junio, después de que la sequía fue interrumpida por 179 mm de lluvia, se observó recuperación fotosintética en todas las especies (Figura 1B; Figura 2A). El mayor porcentaje de incremento en asimilación neta diaria de CO₂ (18 de mayo al 25 de junio) fue observado en trueno verde (318 %), seguido por pirul brasileño (185 %), San José de la montaña (126 %), flama china (91 %), fresno (83 %) y rosa

Cuadro 1. Contenido de agua en el suelo (CAS), promedio diario de humedad relativa (HRA), temperatura e irradiación total diaria. Las Agujas, Zapopan, Jalisco.

Fecha	CAS (%)	HRA(%)	Temperatura (°C)	Irradiación total diaria (mol m ⁻² d ⁻¹)
18/05/2007	24±2.4	17±2.8	26±2.3	51
08/06/2007	40±2.6	57±2.8	23±1.1	34
30/07/2007	37±1.0	69±4.5	23±0.9	31
24/08/ 2007	33±2.7	65±4.2	21±1.0	30

Los valores para cada variable son promedios ± error estándar. Mayo a agosto de 2007.

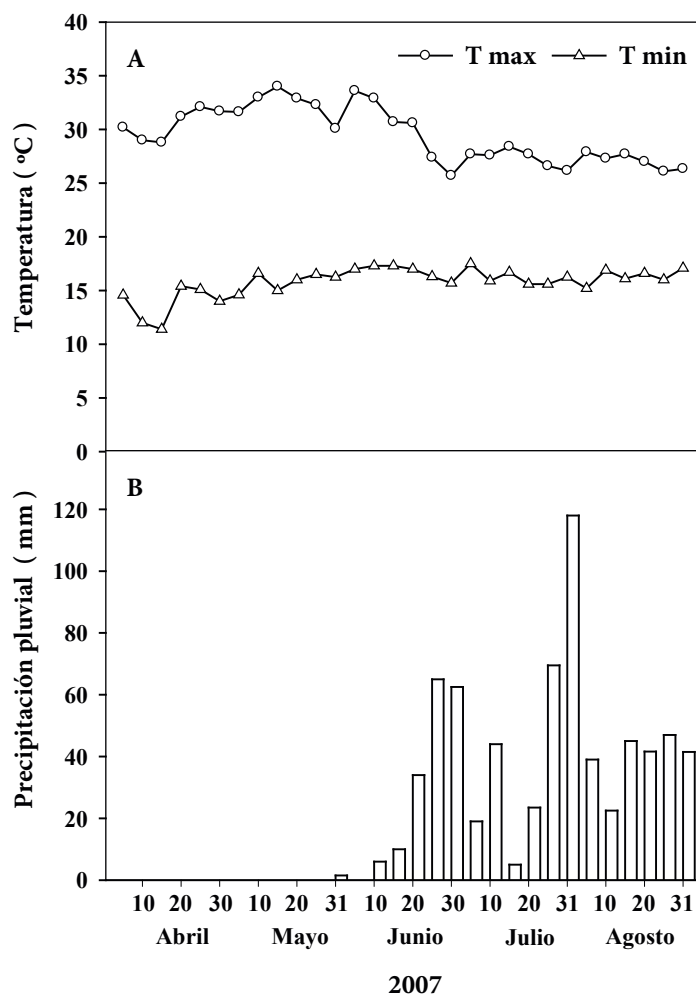


Figura 1. Temperaturas promedio mensuales máximas (o) y mínimas (Δ) del aire (A) y precipitación pluvial mensual (barras) (B), en abril, mayo, junio, julio y agosto de 2007.

morada (65 %).

Durante en la estación húmeda (junio-agosto), la asimilación neta diaria de CO₂ fue 55 % superior en las especies nativas que en las exóticas (437 vs. 281 mmol m⁻² d⁻¹). La tendencia fue similar en los cuatro meses de estudio (mayo-agosto), donde la

asimilación neta diaria de CO₂ fue 72 % mayor en las nativas (310 mmol m⁻² d⁻¹) que en las exóticas (180 mmol m⁻² d⁻¹).

En las especies estudiadas se encontró mayor información bibliográfica en trueno verde y fresno. Ambas han sido motivo de estudio por ecólogos porque son especies

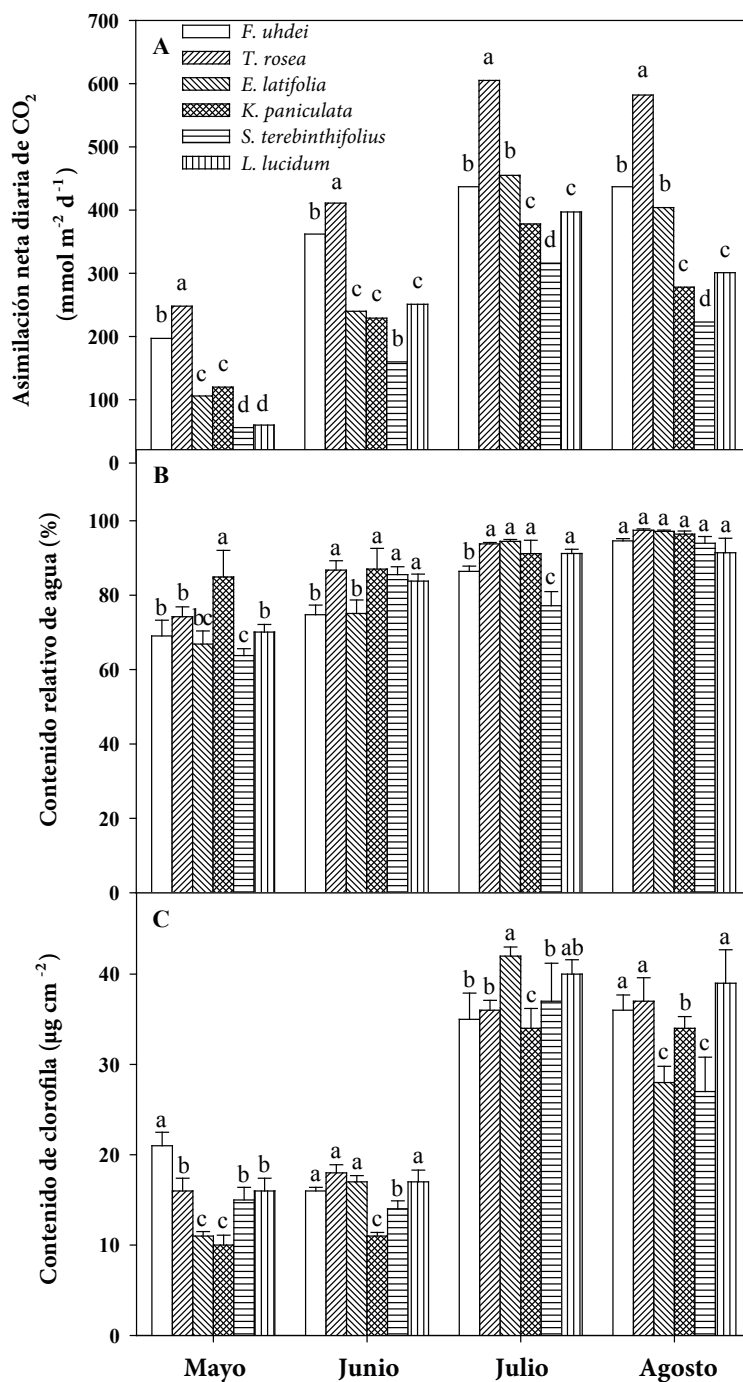


Figura 2. Asimilación neta diaria de CO₂ (A), contenido relativo de agua (B) y contenido de clorofila (C), en mayo, junio, julio y agosto de 2007. Los datos son promedios \pm error estándar ($n = 8$ árboles). Medias con letra iguales arriba de las barras no son estadísticamente diferentes (DMS, 0.05).

invasoras exitosas en ambientes tropicales, en donde han mostrado altas tasas de crecimiento y de fotosíntesis, en comparación con las especies nativas (Pattison *et al.*, 1998; Ewe y Sternberg, 2005). Los valores más altos de asimilación neta diaria de CO₂ en el periodo seco fueron para rosa

morada, a pesar de que Reich y Borchert (1988) mencionan que esta especie es susceptible a sequía y que en árboles jóvenes su tasa de fotosíntesis no es de las más altas en comparación con otras especies forestales (Ziska, 1991 y Araque *et al.*, 2009).

Según Kjelgren *et al.* (2000), la especie flama china es tolerante a la sequía, pero en este trabajo encontramos que en mayo flama china presentó los valores más altos de asimilación neta diaria de CO₂ entre las especies exóticas, pero fue menor a los valores registrados en las nativas fresno y rosa morada (Figura 2A), no obstante que esta última presentó el mayor valor de contenido relativo de agua (95 %) entre las especies estudiadas (Figura 2B).

El menor valor de contenido relativo de agua fue registrado en pirul brasileño (64 %) y el mayor en flama china (95 %). Esta diferencia fue significativamente diferente. El resto de las especies tuvieron valores intermedios y no fueron significativamente diferentes (Figura 2B). Los bajos porcentajes de contenido relativo de agua observados en pirul brasileño y trueno verde se relacionan con valores bajos de asimilación neta diaria de CO₂ que presentaron el mismo mes (Figura 2A). Sin embargo, esto no ocurrió en fresno pues presentó el segundo valor más alto de asimilación neta diaria de CO₂, después de rosa morada. El resto de las especies mostraron contenidos relativos de agua superiores a 70 %. Según Bota *et al.* (2004), los valores cercanos o superiores a 70 % de contenido relativo de agua no afectan la actividad de las enzimas fotosintéticas. En este estudio se observó que el contenido relativo de agua aumentó gradualmente en julio, y que en agosto todas las especies mostraron valores cercanos o superior a 90 % (Figura 2B).

Los bajos valores de asimilación neta diaria de CO₂ y de contenido de clorofila observados en mayo (Figura 2A, C) no se pueden atribuir a la sequía edáfica, porque los árboles recibieron suficiente agua para mantener el suelo húmedo (24 %) (Cuadro 1). Aquí se postula que la reducción en asimilación neta diaria de CO₂ y clorofila observada en mayo, particularmente en las especies nativas, fue causada por la baja humedad relativa del aire asociada con altos valores de temperatura e irradiación, condiciones ambientales que inducen el cierre de estomas (Leuschner, 2002), elevan la fotorrespiración (Foyer *et al.*, 2009) y también causan fotoinhibición y daños en el aparato fotosintético (Franco y Lüttge, 2002), con la consecuente reducción de la fotosíntesis neta.

En junio los árboles mostraron un aumento significativo en su asimilación neta diaria de CO₂ en comparación con los valores registrados en mayo, en concordancia con bajos valores de clorofila (Figura 2A y C). Aunque el contenido de clorofila se mantuvo bajo, fue suficiente para permitir aumento en la fotosíntesis en respuesta a la lluvia, principalmente en las especies nativas fresno y rosa morada. La recuperación del contenido de clorofila se observó hasta el final de julio, dos meses después del inicio de la precipitación pluvial (Figura 1B; Figura 2C). Una respuesta similar se reportó en plantas C₃ como *Miconia ciliado* (Fortini *et*

al., 2003) y en la planta CAM *Opuntia ficus-indica* (Pimienta-Barrios *et al.*, 2005). La pérdida de clorofila es uno de los impactos de la sequía y es considerada como un importante indicador de estrés por sequía fisiológica (Díaz-Barradas *et al.*, 2010). Sin embargo, la disminución de clorofila en condiciones de sequía también es considerada un mecanismo para disminuir la absorción de la luz y así reducir la fotoinhibición (Zunzunegui *et al.*, 2005).

CONCLUSIONES

Los árboles nativos de México presentaron mayor capacidad fotosintética en el periodo seco que las especies arbóreas exóticas, y también mostraron valores más altos de ganancia de carbono durante el periodo húmedo. La recuperación fotosintética observada en respuesta a la lluvia no está relacionada con el contenido de clorofila, sino con las condiciones ambientales favorables creadas por la lluvia, al aumentar la humedad en el ambiente y el contenido relativo de agua.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Guadalajara por el financiamiento proporcionado al proyecto intitulado "Ecología Urbana", que hizo posible la realización de este trabajo. Al Sr. Isaac Castillo Cruz, por su apoyo en los trabajos de campo y de laboratorio.

BIBLIOGRAFÍA

- Akbari H (2002) Shade trees reduce building energy use and CO₂ emissions from power plants. *Environ. Poll.* 116:119-126.
- Araque O, R E Jaimez, C Azócar, W Espinoza, W Tezara (2009) Relación entre anatomía foliar, intercambio de gases y crecimiento en juveniles de cuatro especies forestales. *Interciencia* 34:725-729.
- Bota J, H Medrano, J Flexas (2004) Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress?. *New Phytol.* 162:671-681.
- Boughalleb F, H Hajlaoui (2011) Physiological and anatomical changes induced by drought in two olive cultivars (cv Zalmali and Chemlali). *Acta Physiol. Plant.* 33:53-65.
- Bruinsma J (1961) A comment of spectrophotometric determination of chlorophyll. *Biochim. Biophys. Acta* 52:576-578.
- Chávez-Anaya J M, R Villavicencio-García, A L Santiago-Pérez, S L Toledo-González, J J Godínez-Herrera (2010) Arbolado de Chapalita. Universidad de Guadalajara. Ed. TAGIT Guadalajara, Jalisco, México. 60 p.
- Díaz-Barradas M C, M Zunzunegui, F Ain-Lhout, J Jáuregui, S Boughalleb, L Álvarez-Cansino, M P Esquivias (2010) Seasonal physiological responses of *Argania spinosa* tree from Mediterranean to semi-arid climate. *Plant Soil.* 337:217-231.
- Escobedo F J, D J Nowak (2009) Spatial heterogeneity and air pollution removal by an urban forest. *Landscape Urban Plan.* 90:102-110.
- Ewe S M L, L S L Sternberg (2005) Growth and gas exchange responses of Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*) and native South Florida species to salinity. *Trees* 19:119-128.
- Fortini L B, S S Mulkey, D J Zarin, S S Vasconcelos, C J R de Carvalho (2003) Drought constraints on leaf gas exchange by *Miconia ciliata* (Melastomataceae) in the understory of an eastern Amazonian regrowth forest stand. *Am. J. Bot.* 90:1064-1070.
- Foyer C H, A J Bloom, G Queval, G Noctor (2009) Photorespiratory metabolism: genes, mutants, energetics, and redox signaling.

- Annu. Rev. Plant Biol. 60:455-484.
- Franco A, U Lüttge (2002)** Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131:356-365.
- Grimm N B, S H Faeth, N E Golubiewski, C L Redman, J Wu, X Bai, J M Briggs (2008)** Global change and the ecology of cities. *Science* 319:756-770.
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística y Geografía (2010)** Disponible en: <http://www.censo2010.org.mx/>. (Julio de 2011)
- Kjellgren R, N Chapman, L Rupp (2000)** Tree seedling establishment with protective shelters and irrigation scheduling in three naturalized landscapes in Utah. *J. Environ. Hort.* 18:238-246.
- Koide R T, R H Robichaux, S R Morse, C M Smith (2000)** Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. In: *Plant Physiological Ecology, Field Methods and Instrumentation*. R W Pearcy, J Ehleringer, H A Mooney, P W Rundel (eds). Kluwer, Dordrecht, The Netherlands. pp:161-183.
- Leuschner C (2002)** Air humidity as an ecological factor for woodland herbs: leaf water status, nutrient uptake, leaf anatomy, and productivity of eight species grown at low or high VPD levels. *Flora* 197:262-274.
- Little T M, J F Hills (1975)** Statistical Methods in Agricultural Research. University of California Press. Davis, CA. 270 p.
- Liu C, Y Liu, K Guo, D Fan, G Li, Y Zheng, L Yu, R Yang (2011)** Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. *Environ. Exp. Bot.* 71:174-183.
- López-Coronado G A, J Guerrero-Nuño (2004)** La vegetación nativa de la zona metropolitana de Guadalajara. In: *Ecología Urbana en la Zona Metropolitana de Guadalajara*. G A López-Coronado, J Guerrero-Nuño (eds). Ed. Ágata. Guadalajara, México. pp:65-97.
- Pattison R R, G Goldstein, A Ares (1998)** Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. *Oecologia* 117:449-459.
- Pimienta-Barrios E, J Zañudo-Hernández, V C Rosas-Espinoza, A Valenzuela-Tapia, P S Nobel (2005)** Young daughter cladodes affect CO₂ uptake by mother cladodes of *Opuntia ficus-indica*. *Ann. Bot.* 95:363-369.
- Reich P B, R Borchert (1988)** Changes with leaf age in stomatal function and water status of several tropical tree species. *Biotropica* 20:60-69.
- SAS Institute (2004)** SAS/STAT® 91 User's. Guide US. Cary, North Carolina: SAS Institute Inc. 5121 p.
- Skiba Y N, V Davydova-Belitskaya (2002)** Air pollution estimates in Guadalajara City. *Environ. Model. Assess.* 7:153-162.
- Whitlow T H, N L Bassuk, D L Reichert (1992)** A 3-year study of water relations of urban street trees. *J. Appl. Ecol.* 29:436-450.
- Zar J H (1999)** Biostatistical Analysis. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey, USA. 212 p.
- Ziska L H, K P Hogan, A P Smith, B G Drake (1991)** Growth and photosynthetic response of nine tropical species with long-term exposure to elevated carbon dioxide. *Oecologia* 86:383-389.
- Zunzunegui M, M C Díaz-Barradas, F Ain-Lhout, A Clavijo, F García-Novo (2005)** To live or to survive in Doñana dunes: adaptive responses of woody species under a Mediterranean climate. *Plant Soil* 273:77-89.