

Investigación

Peñuelas, J. y Llusà, J. 2003. Emisiones biogénicas de COVs y cambio global ¿Se defienden las plantas contra el cambio climático?. *Ecosistemas* 2003/1 (URL: www.aet.org/ecosistemas/031/investigacion8.htm)

Emisiones biogénicas de COVs y cambio global ¿Se defienden las plantas contra el cambio climático?

Josep Peñuelas y Joan Llusà

Unidad de Ecofisiología CSIC-CEAB-CREAF, CREAF (Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals), Edificio C, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra (Barcelona), Spain.

Las plantas devuelven una parte importante del carbono que asimilan a la atmósfera en forma de compuestos orgánicos volátiles biogénicos (COVBs) que afectan las propiedades fisicoquímicas de la atmósfera ¿Por qué los emiten las plantas? ¿Cuáles son los efectos de estos compuestos sobre la física y la química de la atmósfera? Estas son dos preguntas cruciales que en los últimos años han supuesto un reto para los científicos. Además de las posibles funciones de estos COVBs en las plantas y de los efectos que tienen sobre la química de la atmósfera, nuevos datos hacen pensar que existe relación entre ellos y el clima. Los COVs podrían proteger a las plantas contra las elevadas temperaturas, y a su vez, las emisiones de COVBs que aumentan con el calentamiento, podrían producir tanto una retroalimentación positiva como negativa en el calentamiento del planeta.

Los COVs son producidos en diversos tejidos vegetales y mediante diferentes rutas fisiológicas. Los hay de muy diversos, incluyendo al isopreno, terpenos, alcanos, alquenos, alcoholes, ésteres, carbonilos o ácidos. De hecho, la enorme variedad de COVBs representa uno de los tesoros de la biodiversidad natural. Los recientes avances en las técnicas moleculares y genéticas y el desarrollo de nueva instrumentación para el muestreo y análisis de COVs han contribuido enormemente a mejorar nuestro conocimiento sobre su naturaleza y su función.

Algunos datos sobre los compuestos orgánicos volátiles emitidos por las plantas ¿Por qué los emiten?

Una gran parte de los compuestos orgánicos volátiles (COVs) presentes en la atmósfera provienen de las emisiones de las plantas, en una muestra más de que la composición de la atmósfera terrestre es en gran parte producto de la actividad biológica. Los COVs son producidos en muchos tejidos vegetales diferentes y mediante diversos procesos fisiológicos. En algunas plantas, los COVs son acumulados en órganos especializados en hojas y tallos y pueden ser desprendidos como deterrentes contra patógenos y herbívoros, o pueden ayudar en la cicatrización



Foto 1. Las masas forestales y arbustivas emiten grandes cantidades de compuestos orgánicos volátiles precursores de aerosoles (aire "azulado"). (Foto Josep Peñuelas y Joan Llusà).

después del daño que estos organismos han producido (Pichersky y Gershenzon, 2002). En otras plantas, aunque no sean almacenados, sí pueden ser emitidos. Parece ser que sirven como compuestos químicos de información para atraer a los polinizadores y a los depredadores de los herbívoros, y para comunicarse con otras plantas y otros organismos (ej. Shulaev *et al.*, 1997). Otras posibles funciones de los COVs, como el isopreno y los terpenos, son la alteración de la floración de las plantas vecinas (Terry *et al.*, 1995) o la protección de las membranas vegetales contra las altas temperaturas (Peñuelas y Llusà, 2002). Los terpenos pueden incluso estar implicados en el desarrollo de incendios forestales. En todo caso, los COVs biogénicos contribuyen a la carga de hidrocarburos de la atmósfera y afectan significativamente la química atmosférica, a través de la formación de ozono y aerosoles, la oxidación del metano, o el balance del monóxido de carbono.

COVBs y termotolerancia

Entre las posibles funciones de estos compuestos hay una que va adquiriendo cada vez mayor interés en el complejo fenómeno del cambio climático. Recientemente, algunas evidencias han revelado que la producción y emisión de los COVs (como el isopreno y los monoterpenos, los cuales constituyen la mayor fracción de los COVs) podrían conferir protección a las plantas frente a las elevadas temperaturas.

Sharkey y Singaas (Sharkey y Singaas, 1995) fueron los primeros en proponer esta función de termotolerancia para el isopreno. Después, se comprobó también para los monoterpenos (Loreto *et al.*, 1998). Estudios posteriores no fueron capaces de reproducir estos resultados y obtener claras evidencias del mecanismo de esta protección ante los daños provocados por las elevadas temperaturas. Sin embargo, muy recientes estudios de nuestro grupo muestran una posible relación con la fotorespiración, otro proceso fisiológico de las plantas relativamente mal conocido. Nuestros resultados indican que la formación de monoterpenos depende de la actividad fotorespiratoria, y que los monoterpenos reemplazan la fotorespiración en la protección contra las altas temperaturas en condiciones no fotorespiratorias (Peñuelas y Llusà, 2002). Todo ello sugiere que el isopreno y los monoterpenos podrían proteger los tejidos vegetales como secuestradores de las especies del oxígeno reactivo además de como estabilizadores de los complejos de protección de las membranas fotosintéticas. Se trata de una observación de gran importancia en la investigación sobre los mecanismos adaptativos de las plantas.

La fotorespiración es el mecanismo habitual de defensa de las plantas cuando aumenta la temperatura. Provoca una disminución de la eficiencia de la fotosíntesis pero permite la disipación del calor causado por el exceso de energía lumínica. Mediante la fotorespiración, las plantas fabrican internamente el CO₂ necesario para la fotosíntesis en los casos en que éste no puede ser adquirido desde el exterior. Pero el aumento de temperatura incrementa también el ritmo de producción y de emisión de isopreno y monoterpenos. En ese trabajo (Peñuelas y Llusà, 2002) estudiamos los efectos de la fotorespiración y de los monoterpenos en la tolerancia de las encinas al aumento de la temperatura midiendo la fluorescencia, la reflectancia y las concentraciones de monoterpenos, juntamente con los daños provocados en las hojas por el exceso de calor. Los métodos de reflectancia y de fluorescencia de la clorofila permiten la cuantificación de los efectos del exceso de calor en la fotosíntesis de las plantas, con las ventajas de ser rápidos y no destructivos. El estrés provocado por el exceso de calor es especialmente evidente en el área mediterránea en donde las temperaturas elevadas coinciden con las condiciones de sequía en el verano, y la encina es una de las especies predominantes de los bosques mediterráneos. Sus hojas pueden sufrir estrés térmico por encima de los 35°C. Generalmente la absorción de CO₂ decrece a partir de los 40°C, pero la encina puede crecer en ambientes en donde se

alcanzan cerca de los 50°C, como por ejemplo en Sevilla. En ese estudio (Peñuelas y Llusà, 2002) expusimos encinas a incrementos de temperatura desde 25°C hasta 50°C en saltos de 5°C con y sin fumigación con monoterpenos, y en atmósferas ricas y pobres en oxígeno. De esta manera, se pudo determinar que la acción de los monoterpenos sustituye la fotorrespiración en la protección al daño debido al exceso de energía lumínica a elevadas temperaturas. Los resultados también demostraron que las plantas pueden incorporar COVs emitidos por las plantas vecinas, con las enormes implicaciones que ello tiene para la comunicación e influencia entre plantas distintas. Los resultados nos dejaron con la duda sobre el papel termoprotector en condiciones normales mientras la fotorrespiración está activa.

45°C
2% O₂



No fumigado

Fumigado con terpenos

Foto 2. Protección de las encinas ante las altas temperaturas conferida por la fumigación con monoterpenos. (De Peñuelas y Llusà, 2002).

Aumento de COVBs en respuesta al calentamiento y a los demás factores del cambio global

En todo caso, de lo que no hay duda es de que las emisiones de COVBs aumentan con la temperatura. Las emisiones se producen básicamente por la difusión de los COVs a través de un gradiente de presión desde el compartimento celular, con una mayor concentración relativa, hacia el aire que envuelve las hojas, en donde existen menores concentraciones como consecuencia del transporte, gran reactividad y breve tiempo de vida de la mayoría de COVs. La temperatura aumenta las tasas de emisión de la mayoría de COVBs de manera exponencial aumentando la actividad enzimática de su síntesis, e incrementando la presión de vapor de éstos, y disminuyendo la resistencia de la vía de difusión (Tingey *et al.*, 1996).

A lo largo de las dos últimas décadas se han realizado muestreos a nivel de hoja y de rama mediante técnicas de inclusión. Más recientemente, también se han llevado a cabo muestreos a nivel de dosel y de comunidad combinando métodos micrometeorológicos como "eddy covariance", gradiente de flujo y "relaxed eddy accumulation", y finalmente también a nivel de paisaje y a nivel regional mediante sensores aerotransportados (Guenther *et al.*, 1996; Greenberg *et al.*, 1999). Todo ello ha proporcionado importantes avances en la cuantificación de las emisiones de COVBs bajo diferentes condiciones ambientales. Las tasas totales de emisiones son muy variables en el tiempo y en el espacio y entre especies; normalmente varían entre 0 y 100 $\mu\text{g g}^{-1} \text{PS h}^{-1}$ (Kesselmeier y Staudt, 1999). Estas tasas pueden representar una parte significativa del carbono fijado por la planta, hasta el 8% o incluso más en ciertas condiciones de estrés (Llusà y Peñuelas, 2000). Las tasas de emisión globales se han estimado en aproximadamente 10^{15} g COVBs año⁻¹, lo que representa cerca del 80% del total de los COVs químicamente reactivos añadidos a la atmósfera cada año (el resto son de origen antrópico) (Guenther *et al.*, 1995). Ya que las emisiones biogénicas responden a la temperatura (Tingey *et al.*, 1996; Llusà y Peñuelas, 2000), el calentamiento global de los últimos 30 años (Houghton *et al.*, 2001; Peñuelas y

Filella, 2001a), puede haberlas incrementado en aproximadamente un 10%, y un posterior aumento de 2-3°C en la media global de la temperatura que se ha previsto para este siglo (Houghton *et al.*, 2001) prodría aumentarlas aún un 30-45% más.

El calentamiento no es el único cambio global ambiental que puede hacer crecer las emisiones biogénicas de COVs. El aumento de las concentraciones de CO₂ atmosférico hará aumentar probablemente la productividad y la biomasa de las plantas, aunque sólo sea a corto plazo, y, por tanto, facilitará una mayor producción y emisión de COVBs, aunque elevadas concentraciones de CO₂ *per se* no parece que incrementen la liberación de monoterpenos (Peñuelas y Llusà, 1997). El aumento antropogénico de la fertilización nitrogenada de la biosfera (Peñuelas y Filella, 2001b) parece ser que también incrementaría las emisiones aumentando la fijación del carbono y la actividad de las enzimas responsables (Litvak *et al.*, 1996). Los cambios en los usos del suelo, con la consiguiente cambio de las especies dominantes, también tiene el potencial de cambiar dramáticamente las emisiones de COVs ya que éstas son especie-específicas (Lerdau y Slobodkin, 2002). Por ejemplo, la conversión de los bosques tropicales en pastos con abundantes plantas C₄, que no son grandes emisoras, puede hacer disminuir las emisiones de COVBs. Por el contrario, el abandono de los campos de cultivo y la subsiguiente aforestación o la reforestación, por ejemplo con *Populus*, pueden aumentar considerablemente dichas emisiones. Hay una considerable laguna en el conocimiento preciso y completo de los efectos de todos estos componentes del cambio global, pero todo parece indicar que probablemente el mayor efecto del cambio ambiental será un aumento en las emisiones de COVBs.

Efectos climáticos de las emisiones de COVBs

Los COVBs contribuyen sustancialmente a cargar la atmósfera de hidrocarburos. Las cantidades emitidas normalmente son equivalentes a la suma de las emisiones biogénicas y antropogénicas de metano (Guenther *et al.*, 1995). Este aumento en las emisiones de COVBs ¿puede tener efecto sobre la química y física de la atmósfera? Muchos de los estudios de los impactos de las emisiones de COVBs se han centrado en los cambios del potencial redox de la atmósfera ya que los COVs influyen en el potencial de oxidación de la troposfera pues alteran las concentraciones de su principal oxidante, el radical hidroxilo (Peñuelas, 1993). Menor importancia se le ha dado a estos compuestos en cuanto a los efectos directos que puedan ejercer sobre el clima ya que presentan un tiempo de residencia en la atmósfera muy corto. Sin embargo, cada vez hay mayor evidencia que esta influencia puede ser significativa a diferentes escalas espaciales, desde la local a la regional y la global, por la formación de aerosoles y por su efecto directo e indirecto en el efecto invernadero.

Estos COVBs generan una amplia cantidad de aerosoles orgánicos (Kavouras *et al.*, 1998) que pueden tener una considerable influencia sobre el clima por formar núcleos de condensación. Como resultado, se puede esperar un enfriamiento neto de la superficie de la tierra. De hecho, Shallcross y Monks (Shallcross y Monks, 2000) han sugerido que las plantas pueden emitir isopreno en parte para enfriar su contorno a través de la formación de aerosoles aparte de cualquier otro proceso fisiológico o evaporativo que pueda enfriar la planta directamente. Sin embargo, se ha descrito también que los COVBs contribuyen en cambio a retrasar el enfriamiento nocturno en áreas con masas de aire relativamente secas y fotosíntesis activa (Hayden, 1998). Además, se han documentado inversiones térmicas nocturnas importantes (10 °C más a 50 m que en la superficie) en lugares cubiertos por grandes emisores de terpenos (Garstang *et al.*, 1997). Fuentes *et al.* (2001) han interpretado estos retrasos en las pérdidas de calor y calentamiento en la baja atmósfera como resultado del efecto invernadero de algunos COVBs combinado con una liberación al medio del calor latente del agua condensada en los aerosoles

derivados de los COVBs. A parte de este efecto invernadero local producido por los COVBs, un efecto que parece sólo detectable cuando éstos son muy abundantes, debe también considerarse su efecto invernadero indirecto a nivel global ya que los COVBs alargan la vida media del metano en la atmósfera o favorecen la producción de ozono, y por tanto contribuyen al aumento del efecto invernadero de estos otros gases.

Aún quedan muchos interrogantes por contestar en cuanto a los COVBs en relación a la interacción entre la atmósfera y la biosfera y vice-versa ¿se protegen realmente las plantas del calentamiento produciendo y emitiendo COVBs? ¿El aumento de COVBs enfría el ambiente o, por el contrario, lo calienta más? El efecto global dependerá del peso relativo y de las escalas temporales y espaciales de las interacciones positivas y negativas mencionadas. Para resolver estas importantes cuestiones se necesitarán investigaciones interdisciplinarias entre biólogos, físicos y químicos trabajando a diferentes escalas.

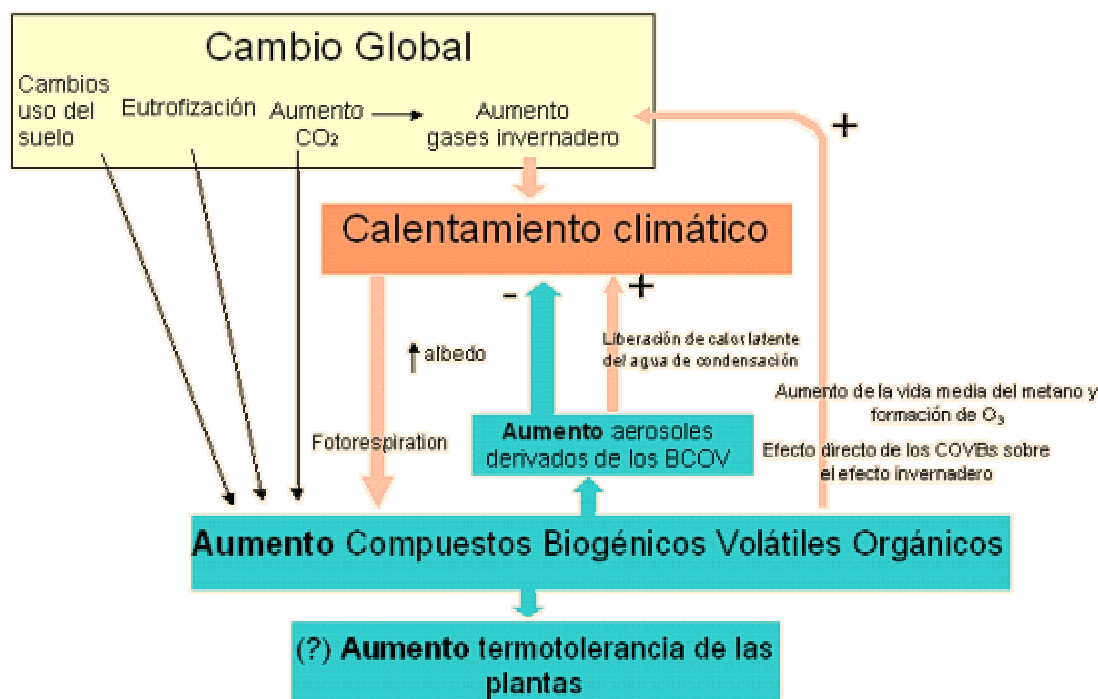


Figura 1 . Los compuestos orgánicos volátiles biogénicos pueden conferir termotolerancia a las plantas. Pero ¿enfrian o calientan el ambiente? Diagrama esquemático de las interacciones entre el calentamiento climático (y cambio global) y las emisiones de compuestos orgánicos volátiles biogénicos (De Peñuelas y Llusà 2003).

Referencias

Fuentes, J.D., Hayden, B.P., Garstang, M., Lerdau, M.; Fitzjarrald, D. Baldocchi, D.D., Monson, R., Lamb, B. y Geron, C. 2001. New directions: VOCs and biosphere-atmosphere feedbacks *Atmospheric Environment* 35: 189-191.

Greenberg, J.P., Guenther, A., Zimmerman, P., Baugh, W., Geron, C., Davis, K., Helmig, D., Klinger, L.F. 1999. Tethered balloon measurements of biogenic VOCs in the atmospheric boundary layer *Atmospheric Environment* 33: 855-867.

Guenther A.C., Hewitt, C.N., Eriksson, D., Fall, R., Geron, C., Graedel, T., Harley, P., Klinger, L., Lerdau, M., Mckay, W.A., Pierce, T., Scholes, B., Steinbrecher, R., Tallamraju, R., Taylor, J., Zimmerman, P. 1995. A global model of natural volatile organic compound emissions *Journal of Geophysical Research* 100: 8873.

Guenther, A., P. Zimmerman, L. Klinger, P. Harley, H. Westberg, L. Vierling, B. Lamb, E. Allwine, S. Dilts, D. Baldocchi, C. Geron, and Pierce, T. 1996. Isoprene fluxes measured by enclosure, relaxed eddy accumulation, surface-layer gradient, mixed-layer gradient, and mass balance techniques *Journal of Geophysical Research* 101: 18555-18568.

Hayden B.P. 1998. Ecosystem feedbacks on climate at the landscape scale. *Philosophical transactions of the royal society of london. Series biological sciences* 353 (1365):5-18.

Houghton, J.T., Ding, Y., Griggs, D. J., Noguer, M., van der Linden P. J., Dai, X., Maskell, K., Johnson, C. A. Eds. 2001. *IPCC Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I in the Third Assessment Report of Intergovernmental Panel on Climate Change* (Cambridge University Press, Cambridge)

Kavouras, L.G., Mihalopoulos, N., y Stephanou, E.G. 1998. Formation of atmospheric particles from organic acids produced by forests. *Nature* 395: 683-686.

Kesselmeier, J., y Staudt, M. 1999. Biogenic Volatile Organic Compounds (VOC): An Overview on Emission, Physiology and Ecology *Journal of Atmospheric Chemistry* 33: 23-88.

Larom, D., Garstang, M., Payne, K., Raspet, R. y Lindeque, M. 1997. The influence of surface atmospheric conditions on the range and area reached by animal vocalizations *Journal of Experimental Biology* 200: 421-431.

Lerdau, M., y Slobodkin, L. 2002. Trace gas emissions and species-dependent ecosystem services *Trends in Ecology & Evolution* 17: 309-312.

Litvak M.E., F. Loreto, P.C. Harley, T.D. Sharkey R.K. Monson. 1996. The response of isoprene emission rate and photosynthetic rate to photon flux and nitrogen supply in aspen and white oak trees. *Plant, Cell and Environment* 19: 549-559.

Llusà, J., y Peñuelas, J. 2000. Seasonal patterns of terpene content and emission from seven Mediterranean woody species in field conditions. *American Journal of Botany* 87: 133-140.

Loreto, F., A., Förster, M., Dür, O., Csiky, G., Seufert. 1998. On the monoterpene emission under heat stress and on the increased

thermotolerance of leaves of *Quercus ilex* L. fumigated with selected monoterpenes. *Plant, Cell and Environment* 21: 101-107.

Peñuelas, J. 1993. El aire de la vida. Ariel, S.A. Barcelona, 254 pp.

Peñuelas, J. y Filella, I. 2001a. Responses to a warming world *Science* 294: 793-794.

Peñuelas, J., y Filella, I. 2001b. Herbaria century record of increasing eutrophication in Spanish terrestrial ecosystems. *Global Change Biology* 7: 427-433.

Peñuelas, J., y Llusà, J. 1997. Effects on carbon dioxide and seasonality on terpene content and emission by *Rosmarinus officinalis*. L. *Journal of Chemical Ecology* 23: 979-993.

Peñuelas J., y Llusà, J. 2002. Linking photorespiration, monoterpenes and thermotolerance in *Quercus ilex*. *New Phytologist* 155: 227-237.

Peñuelas J., y Llusà, J. 2003. BVOCs: Plant defense against climate warming? *Trends in Plant Science* in press.

Pichersky E., y Gershenzon, J. 2002. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Current Opinion in Plant Biology* 5: 237-243.

Shallcross D.E. y Monks, P.S. 2000. A role for isoprene in biosphere-climate-chemistry feedbacks? *Atmospheric Environment* 34: 1659-1660.

Sharkey, T.D. y Singsaas, E.L. 1995. Why plants emit isoprene. *Nature* 374: 769.

Shulaev, V., Silverman P. y Raskin, I. 1997. Airborne signaling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature* 385: 718-721.

Terry, G.M., Stokes, N.J., Hewitt, C.N. y Mansfield, T.A. 1995. Exposure to isoprene promotes flowering in plants. *Journal of Experimental Botany* 46 (291): 1629-1631.

Tingey, D.T., Turner, D.P. y Weber, J.A. 1991. Factors controlling the emission of monoterpenes and other volatile compounds, en T.D. Sharkey, E.A. Holland, H.A. Mooney, Eds., *Trace gas emission by plants*, Academic Press, San Diego.