

# Proyecto de investigación

## *La emisión de compuestos orgánicos volátiles por las plantas mediterráneas.*

Una gran parte de los compuestos orgánicos volátiles (COV) presentes en la atmósfera provienen de las emisiones de las plantas (Lerdau *et al.* 1997, Seufert 1997) con lo que queda demostrado una vez más que la composición de la atmósfera terrestre es en gran parte producto de la actividad biológica. Los COVs son muy diversos: desde el isopreno a los ácidos orgánicos, pasando por los terpenos, los alcanos, los alquenos, los alcoholes, los aldehidos o los ésteres. Las clases principales, las emisiones, las reactividades y las concentraciones atmosféricas las hemos sumariado en la Tabla 1.

### Proyecto de investigación

#### Autores:

Josep Peñuelas y Joan Llusà

#### Centro:

Unitat Ecofisiologia CSIC-  
CREAF, Universitat Autònoma de  
Barcelona.

Los COVs son producidos en muchos tejidos vegetales diferentes y mediante diversos procesos fisiológicos. Algunos (ej. metil salicilato, hexenal o terpenos) pueden actuar como compuestos defensivos contra patógenos y herbívoros, y otros (ej. metil jasmonato, alquenos, (E)-3-hexeno-1-ol o terpenos) como compuestos químicos de información entre las distintas partes de una misma planta, entre plantas distintas y entre plantas y animales y microorganismos (Farmer y Ryan 1990, Langenheim 1994, Peñuelas *et al.* 1995, Lerdau *et al.* 1997, Shulaev *et al.* 1997). Otras posibles funciones de COVs como el isopreno y los terpenos son la estabilización y protección de las membranas vegetales contra las altas temperaturas o la alteración de la floración de las plantas vecinas (Sharkey y Singaas 1995, Terry *et al.* 1995, Tingey *et al.* 1991, Loreto *et al.* 1998, Peñuelas y Llusà 2002). Los terpenos pueden incluso estar implicados en el desarrollo de incendios forestales (Owens *et al.* 1998, Peñuelas 1996).

Los COVs biogénicos contribuyen a la carga de hidrocarburos de la atmósfera y afectan significativamente la química y el clima de la atmósfera, a través de la formación de ozono y aerosoles, la oxidación del metano, o el balance del monóxido de carbono (Chameides *et al.* 1988, Guenther *et al.* 1995, Andreae y Crutzen 1997, Lerdau *et al.* 1997, Kavouras, Mihalopoulos y Stephanou 1998, Kavouras *et al.* 1999).

**Tabla 1.** Principales tipos de COVs emitidos por las plantas. Estos datos han sido extraídos de Guenther *et al.* (1995), y a partir de revisiones de Bonsang y Boissard (1999), Kesselmeier y Staud (1999) y Fall (1999).

Especie	Emisión global anual estimada (Tg C)	Reactividad (vida media en la atmósfera en horas)	Concentraciones atmosféricas	Ejemplo
Isopreno	175-503	4.8	ppt a algunas ppb	
Monoterpenos	127-480	2.4-4.8	ppt a algunas ppb	$\alpha$ -pineno, $\beta$ -pineno, limoneno
Otros COVs reactivos	~260	< 24	1-3 ppb	2-metil-3-buteno-2-ol, hexenal, acetaldehído
Otros COVs menos reactivos	~260	>24	2-30 ppb	Metanol, etanol, ácido fórmico, ácido acético, acetona
Etileno	1-20	45.6	ppt a algunas ppb	

## Tasas de emisión y factores que las controlan en los ecosistemas mediterráneos

A caballo entre dos proyectos CICYT (CLI97-0344, REN-2000-0278/CLI) hemos llevado y estamos llevando a cabo medidas de las emisiones biogénicas en nuestra vegetación mediterránea bajo diferentes condiciones ambientales. Las emisiones de COVs son muy variables en el tiempo y en el espacio y entre las distintas especies mediterráneas, normalmente moviéndose en el rango de 0 a 100  $\mu\text{g g}^{-1}$  PS  $\text{h}^{-1}$  (Kesselmeier y Staudt 1999, Peñuelas y Llusà 2001a), lo que no deja de intrigar pues puede representar una porción significativa del carbono fijado por la planta, desde 0 a 8% o incluso más en condiciones de estrés, cuando por otra parte la fijación está muy disminuida (Staudt y Bertin 1998, Peñuelas y Llusà 1999a,b, Llusà y Peñuelas 2000). Cabe recordar que la emisión global se estima que ronda entre los 823 y los 1523 Tg C (Tabla 1).

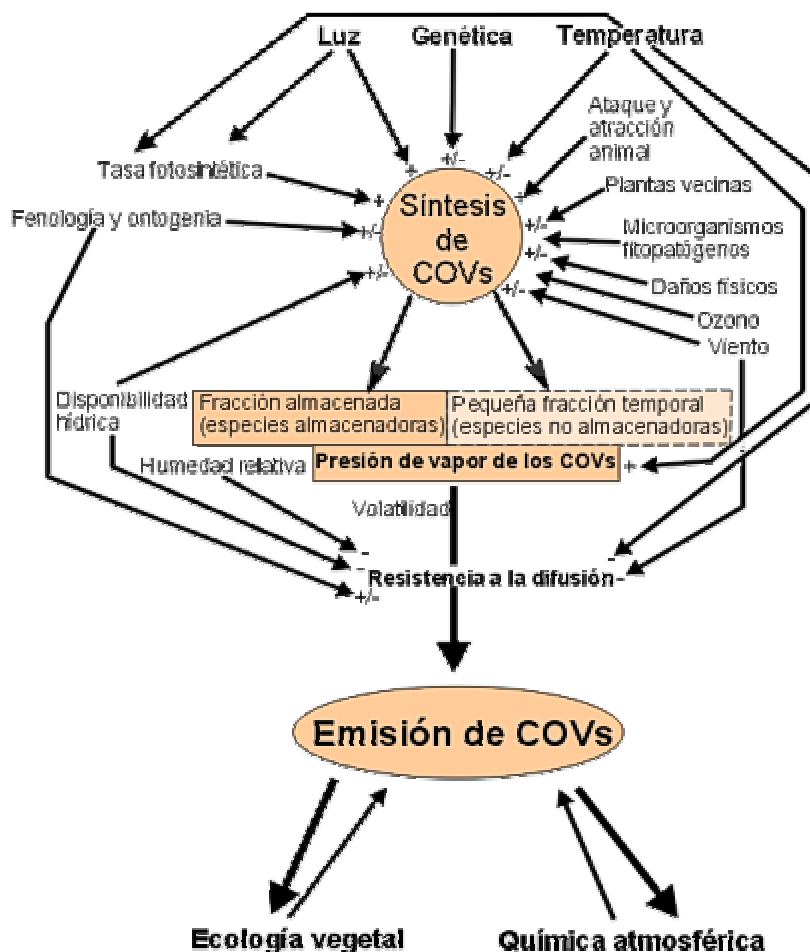
Hay una gran variabilidad temporal y espacial de las tasas de emisión de COVs debida en gran parte a la gran complejidad de factores que las controlan. En estos proyectos hemos intentado abordarlos especialmente por lo que se refiere a los terpenos que junto con el isopreno representan la mayor proporción de COVs (>50 % del total, Guenther *et al.* 1995, Kesselmeier y Staudt 1999) aunque no hemos olvidado otros identificados recientemente como los ácidos orgánicos, o los aldehídos y alcoholes (Peñuelas y Llusà 2001b). Las emisiones resultan esencialmente de la difusión de los COVs a través de un gradiente de presión de vapor desde los compartimentos celulares de concentraciones relativamente altas al aire circundante de la hoja donde las concentraciones son relativamente bajas como consecuencia de la alta reactividad y generalmente corta vida de muchos de estos COVs (Fall 1999). Las emisiones son controladas pues por la volatilidad de cada COV y por los factores internos (genéticos y bioquímicos) y externos (abióticos y bióticos) que alteran a corto y largo plazo: 1) las concentraciones de COVs en las plantas, 2) la presión de vapor de los COVs y/o 3) la resistencia a la difusión de COVs a la atmósfera.

## Genética

Está claro que la genética determina fuertemente la producción de COVs, haciendo la emisión altamente específica de cada especie o incluso de cada ecotipo, como se ha demostrado con nuestros resultados sobre la encina que han sido parecidos a los que han obtenido investigadores de Montpellier, pero muy diferentes de otros grupos como los italianos. Esto podría ser debido a las diferencias evolutivas en las distintas regiones mediterráneas (Peñuelas y Llusà 1999a).

## Especies almacenadoras y no almacenadoras

Los diferentes compartimentos y estructuras celulares donde son producidos los COVs influyen los procesos de difusión, pero además hay un factor adicional importante. Una vez producidos, estos COVs pueden ser almacenados o no en estructuras especializadas dependiendo de los compuestos y de las especies. Por ejemplo, los terpenos son almacenados en los tricomas glandulares de las mentas o en los conductos resiníferos de los pinos y sus concentraciones oscilan normalmente entre el 1 y el 3% del peso seco, pero pueden llegar en casos excepcionales hasta 15-20% (Langenheim 1994, Peñuelas *et al.* 1995, Shulaev *et al.* 1997). La cantidad almacenada puede depender más a veces de condicionantes genéticos de la especie que de las condiciones ambientales, alterando así el balance de fuente-sumidero del carbono (Peñuelas y Estiarte 1998). De todas formas, hay algunas especies como la encina, *Quercus ilex*, que producen y emiten terpenos de forma significativa sin almacenarlos en ninguna estructura (Stauld y Seufert 1995, Loreto *et al.* 1996, Peñuelas y Llusà 1999a,b, Llusà y Peñuelas 2000). El almacenamiento, además de afectar a la concentración y a la presión de vapor, afecta de manera importante la resistencia a la difusión de los COVs.



**Fig. 1.** Intrincada red de factores que controlan la emisión vegetal de COVs (de Peñuelas y Llusà 2001a). Los principales pasos en la producción y emisión de COVs y los más importantes factores que los controlan usados en los modelos estándar corrientes (Guenther *et al.* 1995) son representados en negrita. Los otros factores menos conocidos, más temporales, más locales o de menor efecto no han sido aún incorporados en los algoritmos estándar comunes. La compleja red resultante de las interacciones explica la variabilidad espacial y temporal de las emisiones biogénicas de COVs medidas en el campo y las desviaciones diarias y estacionales de los algoritmos estándar más comunes. (+ Efecto positivo, - efecto negativo).

Esta resistencia es mayor cuando los almacenamientos son internos, como es el caso de los conductos resiníferos, que cuando se producen en estructuras externas como las glándulas de los tricomas. Y esta resistencia siempre es mayor que en las especies no almacenadoras. Sin embargo, nos hemos encontrado que en realidad las emisiones son muy parecidas entre especies almacenadoras y no almacenadoras con máximos en primavera-verano cuando se dan las máximas irradiancias y temperaturas (Peñuelas y Llusà 1999a, Llusà y Peñuelas 2000). Precisamente la temperatura y la luz son los factores externos mejor descritos como responsables del control primario de muchas emisiones de COVs.

## Temperatura e irradiancia

La temperatura incrementa las tasas de emisión de la mayoría de COVs de forma exponencial hasta un óptimo al aumentar las actividades enzimáticas de síntesis, al elevar la presión de vapor de los COVs, y al disminuir la resistencia de las vías de emisión. Incluso para COVs no almacenados como el  $\alpha$ -pineno en *Q. ilex*, la emisión aumenta hasta tres veces cuando la temperatura aumenta desde 20 hasta 30 °C (Loreto *et al.* 1996). Sin embargo, hemos comprobado la existencia de diferencias en las respuestas dependiendo de la volatilidad y de la bioquímica del compuesto. Por ejemplo, los terpenos con alta volatilidad parecen ser más sensibles al aumento de temperatura que los menos volátiles y, además, hay algunos terpenos como los acíclicos (ej. cis- $\alpha$ -ocimeno) cuya emisión es más dependiente de la luz y menos de la temperatura que la de los demás terpenos (Kesselmeier *et al.* 1997, Loreto *et al.* 1998, Peñuelas y Llusà 1999a, Llusà y Peñuelas 2000).

La irradiancia influye a largo plazo en la reserva de COVs ya que provee de energía biosintética, regula la síntesis y controla el crecimiento de las plantas (Tingey *et al.* 1991, Langenheim 1994). Además, la irradiancia influye a corto plazo (de minutos a horas) en las emisiones de los terpenos no almacenados al ser compuestos que necesitan de los productos fotosintéticos para su biosíntesis (Kesselmeier *et al.* 1996, Loreto *et al.* 1996, Bertin *et al.* 1997, Peñuelas y Llusà 1999a,b, Llusà y Peñuelas 2000). Por el contrario, parece que tal influencia instantánea no es importante en el caso de especies almacenadoras (Peñuelas y Llusà 1999b, Llusà y Peñuelas 2000), a pesar de que una parte de la emisión puede ser derivada a partir de terpenos recientemente sintetizados (Kesselmeier y Staudt 1999). De nuevo, la respuesta no es la misma para los diferentes compuestos. Los terpenos menos volátiles parecen más sensibles y responden más a la luz y a las tasas fotosintéticas que los más volátiles (Peñuelas y Llusà 1999a, Llusà y Peñuelas 2000).

## Otros factores abióticos y bióticos

Los modelos de emisión de COVs se basan en factores de emisión determinados para cada especie y en factores ambientales tales como la temperatura y la irradiancia (Guenther *et al.* 1995, Llusà 1999). Sin embargo, las emisiones son muy variables y sus respuestas a corto plazo, diarias y estacionales, a menudo se desvían mucho de lo marcado por estos algoritmos basados sólo en la irradiancia y la temperatura (Staudt y Bertin 1998, Harley *et al.* 1999, Peñuelas y Llusà 1999b) y que además, fueron desarrollados con datos de plantas de países del norte crecidas en invernadero y en condiciones controladas. Algunos trabajos han mostrado que estos algoritmos estándar pueden infraestimar las emisiones de isopreno y terpenos bajo las condiciones de alta irradiancia y alta temperatura de las hojas de sol de los bosques tropicales y templados (Harley *et al.* 1997, Keller y Lerda 1999). Por el contrario, nuestros resultados han mostrado que estos algoritmos pueden sobrestimar las emisiones de terpenos en

las condiciones de sequía del verano mediterráneo (Staudt y Bertin 1998, Llusà y Peñuelas 2000, Peñuelas y Llusà 1999b). Bajo estas condiciones de estrés hídrico, las emisiones pueden reducirse considerablemente (Bertin y Staudt 1996, Llusà y Peñuelas 1998, 2000). Esta reducción parece ligada a la limitación hídrica, la cual genera una disminución del sustrato de carbono y de ATP ligada al cierre estomacal, y a las bajas humedades que provocan una disminución de la permeabilidad de las cutículas al intercambio gaseoso (Tingey *et al.* 1991, Bertin y Staudt 1996, Llusà y Peñuelas 1998, Llusà y Peñuelas 1999). Además, hay otros factores estacionales y fenológicos, como la salida de las hojas, la floración, la fructificación o la senescencia, que también generan desviaciones de los algoritmos estándar de luz y temperatura (Llusà y Peñuelas 2000, Peñuelas y Llusà 1999a) y que producen cambios en las concentraciones y composición de COVs y en la permeabilidad de la cutícula, y por tanto alteran la presión de vapor de los COVs y la resistencia a la difusión de la cutícula.

Existen otros factores aparte de los ya mencionados anteriormente (alta irradiación, alta temperatura, disponibilidad hídrica, estadio de desarrollo, o estadio fenológico) que desvían las emisiones de los algoritmos estándar, haciendo aún más complejas sus predicciones. Así, la perturbación física por la lluvia, el viento, el granizo, o la cosecha inducen la producción de COVs en los tejidos próximos a la herida, alteran las estructuras almacenadoras y permiten la volatilización directa de los COVs almacenados, aumentando la emisión (Tingey *et al.* 1991). El viento facilita la emisión al disminuir la resistencia a la difusión. Y, además, hay otro curioso, sorprendente e importante, en potencia, factor que hemos descubierto en estos proyectos: el ozono, que como es bien sabido, es un contaminante atmosférico secundario que se produce cuando los COVs y los NOx están presentes en condiciones de altas temperaturas y radiación solar elevada. Como ocurre con otros factores de estrés, el ozono podría, a su vez, favorecer las emisiones de COVs en respuesta al estrés y daño que produce. En nuestros proyectos hemos comprobado, en cámaras de cielo abierto, cómo aumenta un orden de magnitud la emisión de COVs de algunas especies como el tomate, el algarrobo o el olivo cuando crecen en concentraciones de ozono incrementadas en 40 ppbv (Peñuelas *et al.* 1999, Llusà *et al.* 2002). Aunque estos resultados no los hemos hallado en otras especies como el pino o la encina (Peñuelas *et al.* 1999, Heiden *et al.* 1999, Llusà *et al.* 2002), este fenómeno merece ser estudiado con nueva y mayor atención pues si fuese mínimamente general, tendríamos una retroalimentación positiva sobre la formación de ozono.

Los factores bióticos externos también determinan la emisión de COVs. Por ejemplo, durante estos proyectos también hemos descubierto que existe la interferencia intra e interespecífica entre vecinos en la emisión de terpenos entre especies como el pino carrasco y la encina. Hemos visto, por ejemplo, cómo las tasas de emisión de COVs se incrementan cuando el vecino es un pino y no cuando es una encina (Peñuelas y Llusà 1998). Hay mucha más evidencia del efecto de la interacción con animales y otros organismos. Muchos COVs poseen capacidad defensiva al actuar como armas químicas o repelentes alimentarios, pero también hay otros que son atrayentes de polinizadores (Harborne 1991, Langenheim 1994, Peñuelas *et al.* 1995, Shulaev *et al.* 1997). En estos proyectos también hemos comprobado como hay ciertos COVs que son emitidos durante el ataque por fitófagos para reclutar a los enemigos naturales del herbívoro, depredadores y parásitos (Dicke *et al.* 1990, Turlings *et al.* 1990, Turlings y Tumlinson 1992, Bruin *et al.* 1995, Llusà y Peñuelas 2001). Además, no sólo las hojas infestadas sino la planta entera, e incluso las plantas no infestadas, parecen emitir COVs como señales en respuesta al ataque por fitófagos (Turlings y Tumlinson 1992, Bruin *et al.* 1995). La importancia ecológica de estas emisiones provocadas por factores bióticos es evidente; en cambio la evaluación y modelización de su importancia para los flujos de COVs troposféricos es incluso más difícil que los factores abióticos anteriormente mencionados, puesto que estos ataques de herbívoros pueden ser bastante localizados en el espacio y en el tiempo. Además, las tasas de emisión de algunos de estos compuestos defensivos o de señales como el

metil jasmonato (Farmer y Ryan 1990) parecen demasiado bajos para poder jugar un papel importante en la química de la atmósfera (Lerdau *et al.* 1997).

## Conclusiones

Puesto que la acción de la mayoría de estos factores biótico y abióticos sigue siendo mal conocida, presenta diferentes efectos sobre los diferentes COVs, y puestos que muchos de estos factores covarían y están íntimamente relacionados en una compleja red de interacciones, es difícil evaluar su importancia relativa e incorporarlos correctamente en algoritmos mejorados que modelen con mayor precisión la gran variabilidad de las emisiones biogénicas de COVs. Con este objetivo y también con el de mejorar el conocimiento del papel biológico que juegan, se requiere mayor cooperación entre biólogos, químicos, físicos, ecólogos y modelizadores. Los modelos y medidas de emisiones reales deberían ser acompañados por estudios simultáneos de carácter genético, fisiológico (tasas fotosintéticas, relaciones hídricas), ecológico (herbívoros) y físico-químico (meteorología, química atmosférica y del ozono) no sólo en regiones templadas sino también en regiones menos estudiadas como la tropicales o las áridas. La aproximación debería ser multidisciplinaria y multidimensional e integrar los diversos procesos y escalas de emisión de COVs –desde los genes a las vías metabólicas, a través de células, tejidos y cubiertas, hasta paisajes, regiones y la biosfera entera. Los frutos serían grandes para la fisiología, la ecología y la química atmosférica. Darían luz a la todavía enigmática emisión de COVs por las plantas.

## Bibliografía

- Andreae, M.O., Crutzen, P. J.: Atmospheric aerosols: Biogeochemical sources and role in atmospheric chemistry. - *Science* **276**: 1052-1058, 1997.
- Bertin, N., Staudt, M.: Effect of water stress on monoterpene emissions from young potted holm oak (*Quercus ilex* L.) trees. - *Oecologia* **107**: 456-462, 1996.
- Bertin, N., Staudt, M., Hansen, U., Seufert, G., Ciccioli, P., Foster, P., Fugit, J. L., Torres, L.: Diurnal and seasonal sources of monoterpene emissions from *Quercus ilex* (L.) under natural conditions-Application of light and temperature algorithms. - *Atmos. Environ.* **31**: 135-144, 1997.
- Bruin, J., Sabelis, M.W., Dicke, M.: Do plants tap SOS signals from their infested neighbours? - *Trends Ecol. Evol.* **10**: 167-170, 1995.
- Chameides, W.L., Lindsay, R.W., Richardson, J., Kiang, C.S.: The role of biogenic hydrocarbons in urban photochemical smog: Atlanta as a case study. - *Science* **241**: 1473-1475, 1988.
- Dicke, M., Sabelis, M.W., Takabayashi, J., Bruin, J., Posthumus, M.A.: Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. - *J. Chem. Ecol.* **16**: 3091-3118, 1990.
- Fall, R.: Biogenic emissions of volatile organic compounds from higher plants. - In: Hewitt, C.N. (ed.): *Reactive hydrocarbons in the atmosphere*. Pp. 41-96. Academic Press, San Diego, California, USA 1999.

Farmer, E.E., Ryan, C.A.: Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. – Proc. Nat. Acad Sci. **87**: 7713-7716, 1990.

Guenther, A., Hewitt, C.N., Erickson, D., Fall, R., Geron, C.: A global model of natural volatile organic compound emissions. – J. Geophys. Res. **100**: 8873-8892, 1995.

Harborne, J.B. 1991. Recent advances in the ecological chemistry of plant terpenoids. *Edited by* J.B. Harborne and F.A. Tomes-Barberan. *In* Ecological Chemistry and Biochemistry of Plant Terpenoids. Clarendon Press, Oxford. Pp. 399-426.

Harley, P. C., Monson, R. K. and Lerdau, M.T. 1999. Ecological and evolutionary aspects of isoprene emission from plants. - *Oecologia* 118: 109-123.

Harley, P., Guenther, A., Zimmerman, P.: Environmental controls over isoprene emission in deciduous oak canopies. - *Tree Physiol.* **17**: 705-714, 1997.

Heiden, A.C., Hoffmann, T., Kahl, J., Kley, D., Klockow, D., Langebartels, C., Mehlhorn, H., Sandermann, H.Jr., Schraudner, M., Schuh, G. Wildt, J.: Emission of volatile signal and defence molecules from ozone-exposed plants. – *Ecol. Appl.* **9**: 1160-1167, 1999.

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

Kavouras, I.G., Mihalopoulos, N., Stephanou, E.G.: Formation and gas/particle partitioning of monoterpene photo-oxidation products over forests. – *Geophys. Res. Lett.* **26**: 55-58, 1999.

Keller, M., Lerdau, M.: Isoprene emission from tropical forest canopy leaves. - *Global Biogeochem. Cy.* **13**: 19-29, 1999.

Kesselmeier, J., Schäfer, L., Ciccioli, P., Brancaleoni, E., Cecinato, A., Frattoni, M., Foster, P., Jacob, V., Denis, J., Fugit, J. L., Dutaur, L., Torres, L.: Emission of monoterpenes and isoprene from a Mediterranean oak species *Quercus ilex* L. measured within the BEMA (Biogenic Emissions in the Mediterranean Area) project. - *Atmos. Environ.* **30**: 1841-1850, 1996.

Kesselmeier, J., Bode, K., Hofmann, U., Müller, H., Schäfer, L., Wolf, A., Ciccioli, P., Brancaleoni, E., Cecinato, A., Frattoni, A., Foster, M., Ferrari, P., Jacob, C., Fugit, V., Dutaur, J.L., Simon, V., Torres, L.: The BEMA-Project: Emissions of short chained organic acids, aldehydes and monoterpenes from *Quercus ilex* L. and *Pinus pinea* L. in relation to physiological activities, carbon budget and emission algorithms. - *Atmos. Environ.* **31** (SI): 119-134, 1997.

Kesselmeier, J., Staudt, M.: Biogenic Volatile Organic Compounds (VOC): An overview on emission, physiology and ecology. - *J. Atmos. Chem.* **33**: 23-88, 1999.

Langenheim, J.H.: Higher plant terpenoids: A phytocentric overview of their ecological roles. – *J. Chem. Ecol.* **20**: 1223-1280, 1994.

Lerdau, M., Guenther, A., Monson, R.: Plant production and emission of volatile organic compounds. - *BioScience* **47**: 373-383, 1997.

Llusià, J.: L'emissió i l'emmagatzematge de terpens per les plantes mediterrànies i el canvi ambiental. Factors abiòtics i biòtics que n'influencien les taxes d'emissió. Ph D Thesis. Universitat Autònoma de Barcelona, 207 pp., 1999.

Llusià, J., Peñuelas, J.: Changes in terpene emission and content in potted Mediterranean woody plants under increasing drought. - *Can. J. Bot.* **76**: 1366-1373, 1998.

Llusià, J., Peñuelas, J.: *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* terpene emission as affected by temperature and humidity. - *Biol. Plant.* **42**: 317-320, 1999.

Llusià, J., Peñuelas, J.: Seasonal patterns of terpene content and emission rates from seven Mediterranean woody species in field conditions. - *Am. J. Bot.* **87**:133-140, 2000.

Llusià, J., Peñuelas, J. VOCs emission by apple trees in response to spider mite attack and attraction of predatory mites. -*Exp. Ap. Acarol.* **25**: 65-77, 2001.

Llusià, J., Peñuelas, J., Gimeno B.S.: Ozone effects on VOC emission by different Mediterranean woody species. En preparación.

Loreto, F., Ciccioli, P., Cecinato, A., Brancaleoni, E., Frattoni, M., Fabozzi, C., Tricoli, D.: Evidence of the photosynthetic origin of monoterpene emitted by *Quercus ilex* L. leaves by <sup>13</sup>C labelling. - *Plant Physiol.* **110**: 1317-1322, 1996.

Loreto, F., Förster, A., Dürr, M., Csiky, O., Seufert, G.: On the monoterpene emission under heat stress and on the increased thermotolerance of leaves of *Quercus ilex* L. fumigated with selected monoterpenes. - *Plant, Cell Environ.* **21**: 101-107, 1998.

Owens, M.K., Lin, C.D., Taylor, C.A., Whisenat, S.G.: Seasonal patterns of plant flammability and monoterpene content in *Juniperus ashei*. - *J. Chem. Ecol.* **24**: 2115-2129, 1998.

Peñuelas, J., Estiarte, M.: Can elevated CO<sub>2</sub> affect secondary metabolism and ecosystem function? - *Trends Ecol. Evol.* **13**: 20-24, 1998.

Peñuelas, J., Llusià, J.: Influence of inter and intra-specific interference on terpene emission by *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* seedlings. - *Biol. Plantarum* **41**: 139-143, 1998.

Peñuelas, J., Llusià, J.: Seasonal emission of monoterpenes by the Mediterranean tree *Quercus ilex* in field conditions. Relations with photosynthetic rates, temperature and volatility. - *Physiol. Plantarum* **105**: 641-647, 1999a.

Peñuelas, J., Llusià, J.: Short-term responses of terpene emission rates to experimental changes of PFD in *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* in summer field conditions. - *Environ. Exp. Bot.* **42**: 61-68, 1999b.

Peñuelas, J., Llusià, J., Estiarte, M.: Terpenoids: a plant language. - *Trends Ecol. Evol.* **10**: 289, 1995.



Peñuelas, J. Efectes globals dels incendis II: contribució del foc a l'alteració de la composició de l'atmosfera. A: Ed. Jaume Terradas Ecologia del foc. Proa, Barcelona. 193-194. (L), 1996.

Peñuelas, J., Llusà, J., Gimeno, B.S.: Effects of ozone concentrations on biogenic volatile organic compounds emission in the Mediterranean region. – Environ. Poll. **105**: 17-23, 1999.

Peñuelas, J., Llusà, J. The complexity of factors driving volatile organic compound emissions by plants. - Biol. Plantarum **44**: 481-487, 2001a.

Peñuelas, J., Llusà, J. Seasonal patterns of non-terpenoid C<sub>6</sub>-C<sub>12</sub> VOC emission from seven Mediterranean woody species in field conditions. – Chemosphere, **45**: 237-244, 2001b..

Peñuelas, J., Llusà J. Linking photorespiration, monoterpenes, and plant thermotolerance. Enviado a New Phytologist. 2002

Seufert, G.: BEMA: A European Commission Project on Biogenic Emissions in the Mediterranean Area. Atmos. Environ. **31**: 246, 1997.

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

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

Staudt, M., Seufert, G.: Light-dependent emissions of monoterpenes by Holm oak (*Quercus ilex* L.). - Natuwissenschaften **82**: 89-92, 1995.

Staudt, M., Bertin, N.: Light and temperature dependence of the emission of cyclic and acyclic monoterpenes from holm oak (*Quercus ilex* L.) leaves. - Plant Cell Environ. **21**: 385-395, 1998.

Terry, G.M., Stokes, N.J., Hewitt, C.N., Mansfield, T.A.: Exposure to isoprene promotes flowering in plants. – J. Exp. Bot. **46**: 1629-1631, 1995.

Tingey, D.T., Turner, D.P., Weber, J.A.: Factors controlling the emission of monoterpenes and other volatiles compounds. In: Sharkey, T. D., Holland, E. A. and Mooney, H. A. (ed.): Trace Gas Emission by Plants. Pp. 93-120. Academic Press, San Diego, CA 1991.

Turlings, T.C.J., Tumlinson, J.H.: Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. - Proc. Nat. Acad. Sci. **89**: 8399-8402, 1992.

Turlings, T.C.J., Tumlinson, J.H., Lewis, W.J.: Exploitation of herbivore-induced plant odours by host-seeking parasitic wasps. - Science **4985**: 1251-1253, 1990.