

Elena Ormeño es doctora en ecología química e investigadora del Instituto Mediterráneo de Biodiversidad y Ecología (IMBE) del Centro Nacional de Investigación Científica (CNRS) en Marsella. Se dedica al estudio de las emisiones de compuestos orgánicos volátiles de la vegetación y sus consecuencias ambientales.



Catherine Fernández es catedrática de ecología en el IMBE. Centra sus estudios en el metabolismo secundario como variable que determina la biodiversidad, la abundancia y el crecimiento de las plantas en el ecosistema.



ECOLOGÍA

Los terpenos de las plantas

La producción vegetal de estos compuestos volátiles tiene importantes repercusiones en el ecosistema forestal y la atmósfera

Elena Ormeño y Catherine Fernández

LAS ALTERACIONES QUE SE PRODUCEN EN EL AMBIENTE, YA sean naturales o de origen humano, no pasan desapercibidas para las plantas, que disponen de mecanismos de defensa que les permiten sobrevivir a los cambios. Uno de estos mecanismos consiste en la acumulación y emisión de ciertas sustancias volátiles, los terpenos. Igual que las espinas urticantes, que defienden a las plantas frente a la agresión de los herbívoros, los terpenos ejercen también numerosas funciones protectoras.

La mayoría de las plantas vasculares (aquellas con raíz, tallo, hojas y vasos de conducción de la savia), bien se trate de especies leñosas o de herbáceas, sintetizan estas moléculas volátiles. Se trata de compuestos de muy bajo peso molecular, con un olor más o menos intenso para el olfato humano, que los vegetales producen de forma regular o únicamente bajo condiciones de estrés.

Las plantas emiten cantidades elevadas de terpenos al aumentar la luz y la temperatura, así como en situaciones de contaminación atmosférica y de sequía moderada. En la región mediterránea, la incidencia de la luz solar resulta notable du-

rante la mayor parte del año; además, en esta zona los veranos son cada vez más calurosos, las sequías más pronunciadas y frecuentes, y las concentraciones de ozono de la baja atmósfera (troposfera) sobrepasan decenas de veces al año los límites tolerados por la legislación europea. Los terpenos constituyen por tanto un sistema defensivo crucial para la supervivencia de las especies vegetales en la región mediterránea. Pero si por un lado los terpenos ofrecen protección a las plantas, se ha comprobado que en contrapartida acarrear consecuencias negativas para la calidad del aire o el riesgo de incendio.

Las investigaciones llevadas a cabo por nuestro grupo en el Instituto Mediterráneo de Biodiversidad y Ecología (IMBE), en Marsella, se centran en el estudio de estas moléculas en especies mediterráneas con el fin de descifrar su significado ecológico y su sensibilidad a las condiciones ambientales. En concreto, intentamos responder a las siguientes preguntas: ¿Por qué las plantas acumulan y liberan terpenos? ¿Cómo influyen los terpenos liberados sobre el desarrollo y la biodiversidad de las poblaciones vegetales? ¿En qué modo contribuyen a la contaminación atmosférica y al riesgo de incendio?

EN SÍNTESIS

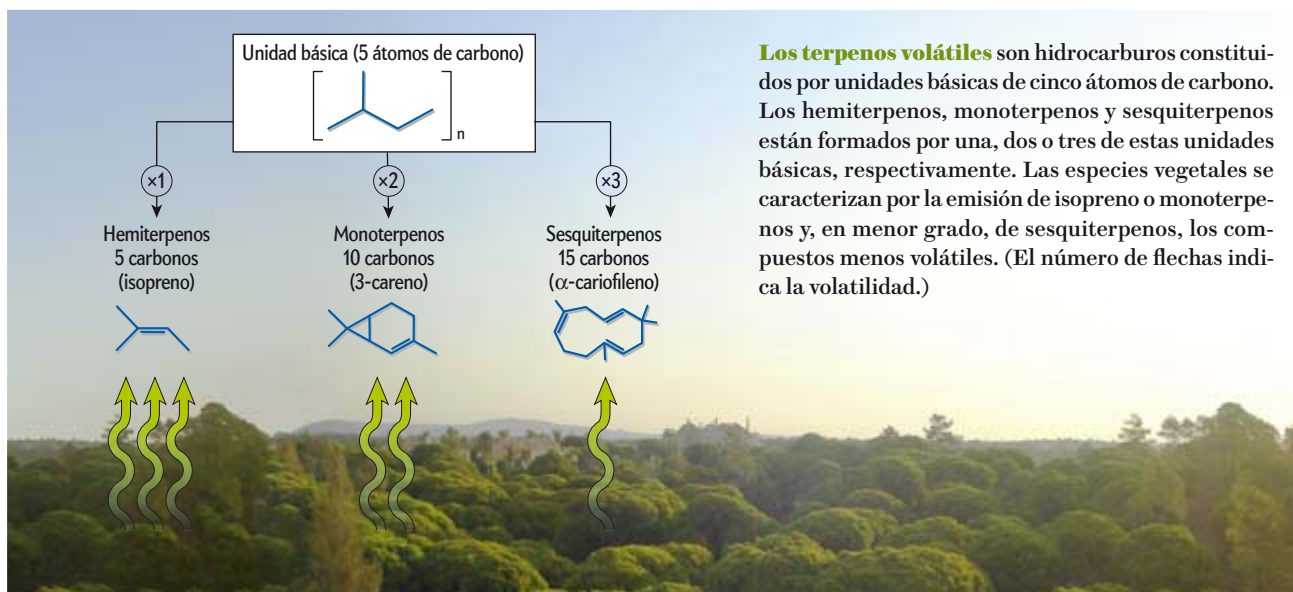
La mayoría de las plantas sintetizan y liberan terpenos, unos compuestos orgánicos volátiles que desempeñan diversas funciones ecológicas y que tienen importantes repercusiones ambientales.

Se sabe que los terpenos confieren protección a las plantas al evitar la depredación por los herbívoros y contrarrestar las condiciones oxidantes de las sequías o la contaminación. Al mismo tiempo, acarrear consecuencias negativas en la calidad del aire o el riesgo de incendio.

A medida que avanzan las investigaciones, se va descubriendo la complejidad de las funciones de estas sustancias y de las condiciones ecológicas que favorecen su emisión por las plantas.

Los árboles y arbustos de los matorrales mediterráneos emiten terpenos, compuestos volátiles que pasan a formar parte de los gases atmosféricos. En la imagen, un bosque de Ospedale (Córcega).





Los terpenos volátiles son hidrocarburos constituidos por unidades básicas de cinco átomos de carbono. Los hemiterpenos, monoterpenos y sesquiterpenos están formados por una, dos o tres de estas unidades básicas, respectivamente. Las especies vegetales se caracterizan por la emisión de isopreno o monoterpenos y, en menor grado, de sesquiterpenos, los compuestos menos volátiles. (El número de flechas indica la volatilidad.)

DEFINICIÓN Y LOCALIZACIÓN

Los terpenos son hidrocarburos que pertenecen a las familias de los alquenos, alcoholes, ésteres, éteres, aldehídos y cetonas. Cuando las moléculas contienen átomos de oxígeno se da preferencia al término terpenoide, aunque ambas denominaciones, terpeno y terpenoide, suelen utilizarse indistintamente. También se emplea el término isoprenoide, por tratarse de derivados del precursor inmediato del isopreno, el isopentenil difosfato, una molécula con cinco átomos de carbono. Por la unión sucesiva de dos, tres, cuatro y ocho unidades de isopreno, se generan, respectivamente, monoterpenos, sesquiterpenos, diterpenos y tetraterpenos, con diez, quince, veinte y cuarenta átomos de carbono y una volatilidad decreciente. Aunque estos compuestos presentan una biosíntesis y una estructura común, no desempeñan las mismas funciones, como se explicará más adelante.

En las plantas, los terpenos se localizan sobre todo en las hojas, las flores y los frutos y, en menor medida, en los tallos, el tronco y las raíces. Por ejemplo, la resina del tronco de los pinos contiene cantidades muy elevadas de terpenos.

Estos compuestos forman parte de las emisiones volátiles de la planta. Pero también pueden acumularse en su interior. En este caso, la especie presenta estructuras de almacenamiento, como los tricomas glandulares en el romero, los canales resiníferos en los pinos o las cavidades secretoras en los eucaliptos. Es importante aclarar que algunas especies, como la coscoja y la encina, carecen de estructuras secretoras donde se acumulan los terpenos antes de ser liberados a la atmósfera. Pero ello no les impide emitir una enorme cantidad de tales sustancias. En este tipo de plantas, los terpenos se hallan exclusivamente en sus emisiones volátiles, no en el interior de las hojas, aunque pueden detectarse valores muy bajos de los mismos en estructuras no específicas como los espacios intercelulares de los tejidos vegetales.

ASPECTOS HISTÓRICOS

Las propiedades odorantes y medicinales de los terpenos explican el hecho de que las plantas hayan sido utilizadas desde la antigüedad como materia prima para la obtención de perfumes, medicamentos o recetas culinarias [véase «La fragancia

de las plantas», por Eran Pichersky; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, junio de 2007].

Los terpenos fueron separados e identificados por Otto Wallach, premio Nobel de química orgánica en 1910. En la actualidad, gracias al desarrollo y perfeccionamiento de técnicas analíticas cromatográficas, se han detectado unos 15.000 compuestos terpénicos. Numerosos científicos, al verse confrontados con esta enorme diversidad sin un significado aparente o difícil de interpretar, han calificado la investigación de los terpenos como de auténtica pesadilla.

Desde mediados del siglo XIX y hasta bien entrado el siglo XX se afirmaba que estas moléculas constituyeran tan solo metabolitos secundarios de la planta, es decir, desechos del metabolismo primario. Se entiende este como los procesos relacionados directamente con el crecimiento, la reproducción y, por tanto, la supervivencia de la planta. Entre ellos se incluyen la fotosíntesis, la respiración, el transporte de solutos, la diferenciación de los tejidos y la síntesis de proteínas, lípidos y carbohidratos. Por oposición, el metabolismo secundario se consideraba como el conjunto de reacciones no absolutamente necesarias para el desarrollo de la planta.

Habría que esperar hasta mediados del siglo XX para que la antigua definición de metabolitos secundarios empezara a quedar obsoleta gracias al trabajo de botánicos, biólogos, farmacéuticos, químicos y ecólogos. En esas investigaciones se puso de manifiesto que no se trataba de desechos sin utilidad alguna, sino que presentaban numerosas funciones en la planta que los producía y también en los organismos (plantas y animales) que los recibían. El conocimiento de las funciones de los terpenos ha exigido llevar a cabo estudios multidisciplinarios que han aproximado a científicos de especialidades diversas.

Algunos científicos, como Guy Ourisson, químico que desarrolló gran parte de su labor en la Universidad de Estrasburgo, sostuvieron que la gran diversidad de los terpenos se debía a sus numerosas funciones. Para otros autores, como Clive G. Jones, del Instituto Cary de Estudios del Ecosistema en Nueva York, solo una minoría de estos compuestos serían funcionales y reforzarían los mecanismos de defensa de la planta. Los vegetales sintetizarían una gran diversidad de compuestos terpénicos

Beneficiosos y dañinos a la vez

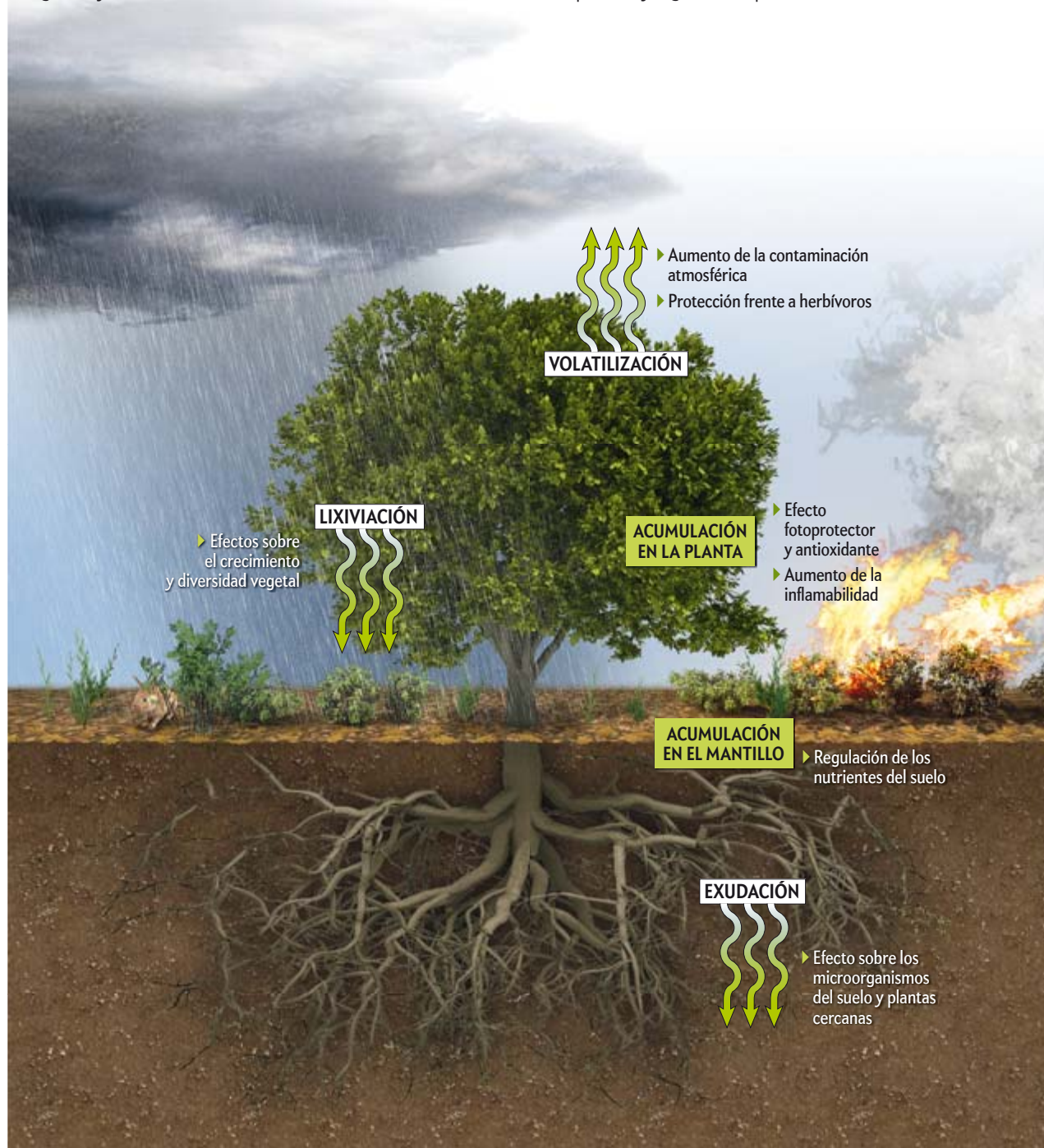
Los terpenos son sintetizados por la mayoría de las plantas, que los acumulan en sus tejidos o los liberan al ambiente. Una parte de estas sustancias se transfiere al medio por diversos procesos, principalmente la volatilización desde las hojas, la lixiviación o arrastre por la lluvia, y la exudación desde las raíces (*flechas*).

Tales compuestos volátiles ejercen distintos efectos sobre su entorno: sobre las plantas vecinas, al modificar (normalmente reducir) su crecimiento y supervivencia; sobre el conjunto del ecosistema, al influir en la biodiversidad vegetal (en general, de modo negativo) y en las relaciones tróficas (evitan la herbivoría, fomen-

tan la polinización), y sobre la baja atmósfera, por su efecto contaminante.

Otra parte de los terpenos se acumulan en la planta, donde desempeñan diversas funciones protectoras frente al exceso de luz, sequía y contaminación gracias a sus propiedades antioxidantes, y frente a la herbivoría. Por sus características inflamables también contribuyen a aumentar el riesgo de incendio.

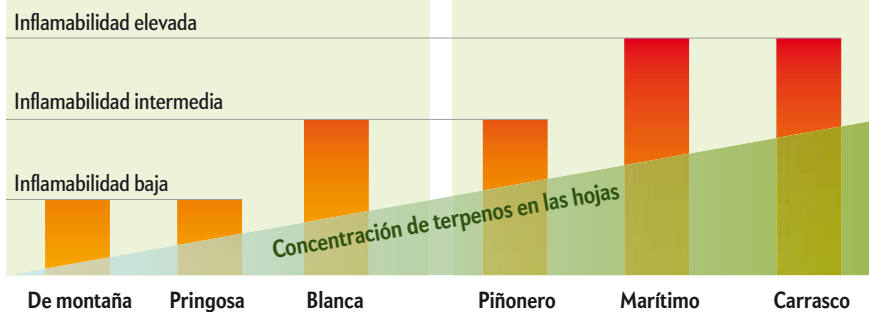
Una vez que las hojas caen de los árboles y arbustos, los terpenos permanecen en el mantillo del suelo, donde ralentizan su descomposición y regulan la disponibilidad de los nutrientes edáficos.



JARAS



PINOS



La elevada inflamabilidad de los bosques de pino carrasco y de pino marítimo está en parte causada por la alta concentración de terpenos en la hojarasca de estos árboles; de ello se desprende la necesidad de una gestión adecuada de este tipo de mantillo para disminuir el riesgo de incendio forestal. La hojarasca de jara, en cambio, se caracteriza por una inflamabilidad media y baja, por lo que su contribución al riesgo de incendio es menor.

cos con el fin de aumentar la probabilidad de que algunos de ellos ejerzan un efecto protector.

¿POR QUÉ PRODUCEN TERPENOS LAS PLANTAS?

En la actualidad existe una notable unanimidad sobre las funciones defensivas de los terpenos. Se conoce bien el papel de estas moléculas ante las agresiones bióticas, como la herbivoría o las infecciones causadas por patógenos víricos, bacterianos o fúngicos. Así, algunas plantas mediterráneas, como el enebro rojo (*Juniperus oxycedrus* L.), la sabina negral (*Juniperus phoenicea* L.) y la siempreviva del monte (*Helichrysum stoechas* L. Moench), presentan una elevada concentración de terpenos en las hojas que, debido a su toxicidad, dejan de ser consumidas por sus principales depredadores (ovejas y cabras). Además, las especies mediterráneas aromáticas, como el tomillo y el orégano, contienen cantidades notables de timol y carvacrol, compuestos terpénicos que a partir de cierta concentración inhiben el crecimiento de numerosas bacterias (*Escherichia coli*, *Micrococcus luteus*, *Bacillus subtilis* y *Staphylococcus aureus*, entre otras).

Los terpenos ofrecen igualmente protección a nivel celular y tisular frente a agresiones abióticas como el exceso de luz, la sequía o la contaminación atmosférica. Tales perturbaciones dan lugar a la formación de productos oxidantes (especies reactivas del oxígeno) en las células vegetales que limitan el desarrollo de la planta, efecto que contrarrestan los terpenos gracias a sus propiedades antioxidantes. Se ha demostrado así que, cuando

se inhibe la emisión de isopreno (el terpeno más volátil) mediante ingeniería genética o mediante la aplicación de antibióticos o herbicidas sobre la planta, se reduce de modo notable su actividad fotosintética, pues la maquinaria celular que interviene en la fotosíntesis queda dañada por los agentes oxidantes. De manera similar, si a una planta que no produce isopreno u otros terpenos espontáneamente se le aportan estos compuestos por vía externa, las hojas fijan más CO₂ del entorno.

Los terpenos con un papel defensivo, es decir, aquellos que son activos o funcionales, son sintetizados por la planta de forma continua (terpenos constitutivos) o solo en el momento en que se ve agredida por un agente externo (terpenos inducidos). Si bien en numerosos estudios se ha demostrado que estas moléculas confieren protección a la planta que los produce, la complejidad de su acción reside en que un mismo compuesto puede ser funcional en una especie y resultar inactivo en otra. Se dice, por tanto, que la función de estas sustancias no es universal. Cabe señalar, según ya indicó Josep Peñuelas, investigador del CSIC y director de la Unidad de ecología global del Centro de Investigación Ecológica y Aplicaciones Forestales en la Universidad Autónoma de Barcelona, que al ser volátiles los terpenos, su emisión por las plantas no se puede evitar. Por tanto, puede que en su origen su liberación careciera de significado y, solo después, mediante procesos evolutivos y la selección natural, algunos de los compuestos habrían adquirido una función determinada en la planta.

EFFECTOS SOBRE OTRAS PLANTAS

Los terpenos se transfieren al medio por la acción de arrastre de la lluvia (lixiviación), la secreción a través de las raíces (exudación radicular) o por volatilización, principalmente desde las hojas. Estas emiten terpenos a través de la capa cerosa que las protege frente a la desecación (la cutícula) y a través de los poros de las superficies foliares que regulan el intercambio gaseoso y la transpiración (los estomas).

Una vez liberados al ambiente, los terpenos desempeñan un papel importante en las relaciones tróficas del ecosistema. Por un lado, intervienen en las interacciones que tienen lugar entre las plantas y los insectos polinizadores. En efecto, las plantas emiten una mayor cantidad de ciertos terpenos para fomentar la polinización y favorecer su propia reproducción. Por ello, con frecuencia la época de mayor floración coincide con la máxima emisión de terpenos y actividad de los polinizadores; de este modo, la planta se asegura de que sus flores sean fecundadas y se inicie la formación de frutos y semillas.

Por otro lado, las plantas producen terpenos que resultan repelentes para los herbívoros. Asimismo, estos compuestos intervienen en relaciones más complejas cuando acarrean la atrac-

ción de carnívoros que se alimentan de modo específico de los herbívoros agresores, con lo que la planta queda protegida de manera indirecta. Investigaciones recientes han puesto también de manifiesto que, ante una situación de estrés, cuando una planta libera terpenos, las vecinas descifran el significado de esos compuestos. Gracias a este lenguaje químico entre vegetales, la planta receptora genera a su vez compuestos terpénicos defensivos y queda así protegida frente al factor de estrés.

En el ecosistema, la producción de esos metabolitos puede acarrear consecuencias en la biodiversidad y la abundancia de una especie. Nuestro equipo ha demostrado el efecto de mezclas naturales de compuestos terpénicos y fenólicos extraídos de las hojas y las raíces del pino carrasco sobre la germinación y el desarrollo de individuos de la misma especie. Se ha observado que cuando estas mezclas provienen de individuos adultos, los metabolitos secundarios limitan el crecimiento de sus plántulas, lo que puede frenar la progresión del bosque. Se ha determinado así que esta especie genera compuestos autotóxicos, es decir, con un efecto perjudicial sobre sí misma. Ello explica en parte por qué los pinares de pino carrasco, al madurar, presentan claras dificultades de regeneración y dejan paso a otro tipo de bosque formado por encinas (*Quercus ilex* L.), especie que predomina en las formaciones vegetales más tardías de la sucesión vegetal.

La autotoxicidad forma parte de un fenómeno más general, la aleopatía, que permite a las plantas influir sobre otras mediante la liberación al medio de metabolitos secundarios, entre ellos los terpenos. El efecto puede ser directo, si los compuestos alcanzan directamente al organismo receptor, o indirecto, si dichos compuestos alertan a un tercer organismo vecino, que a su vez ejerce alguna acción sobre el organismo con el que la planta pretende realmente interactuar. Los compuestos alelopáticos pueden tener una influencia positiva o negativa, aunque suele ser negativa, pues a menudo los terpenos de una planta reducen el crecimiento de las plantas vecinas. Para que los metabolitos secundarios se califiquen de alelopáticos, se requiere que cumplan tres condiciones: la planta debe producirlos y liberarlos al entorno en cantidades suficientes; deben alcanzar alguna planta u otro organismo en la proximidad; y ha de observarse algún efecto positivo o negativo en el organismo receptor. Por consiguiente, cabe precisar que los terpenos produci-

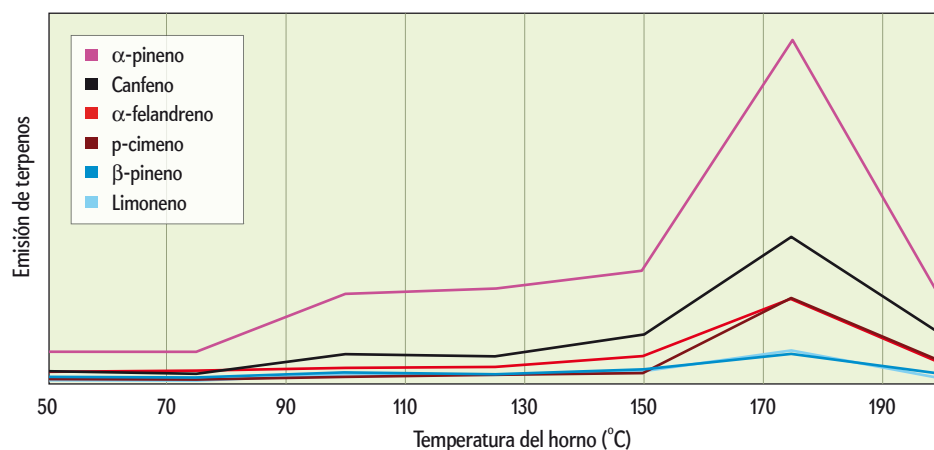
dos por una planta no son necesariamente alelopáticos, pero pueden serlo si se dan las circunstancias mencionadas.

MAYOR RIESGO DE INCENDIOS

Tradicionalmente se ha dado por supuesto que los terpenos también influyen en el ecosistema de otro modo: fomentando el riesgo de incendio forestal. Esta hipótesis reposa en el hecho de que las especies resinosas son altamente inflamables y las resinas contienen concentraciones elevadas de terpenos. Además, el hecho de que los terpenos posean un elevado contenido calórico y sean sustancias inflamables ha hecho pensar que estos compuestos aumentan la inflamabilidad de la vegetación.

Sin embargo, solo los trabajos de M. K. Owens y sus colaboradores del Centro Texas A&M de Investigación Agrícola y Centro de Investigación de Uvalde (Texas), publicados en 1998, han demostrado parcialmente que los terpenos aumentan la inflamabilidad de las plantas y facilitan la propagación del fuego. Los ensayos de Owens fueron llevados a cabo con plantas y teniendo en cuenta un único parámetro de la inflamabilidad, a saber, la cantidad de combustible consumido. El investigador comprobó que las plantas que contenían más terpenos se quemaban en una mayor proporción. Estos resultados con plantas enteras no se han vuelto a confirmar en estudios posteriores. Sin embargo, nuestro grupo ha corroborado este fenómeno en la hojarasca que se acumula en la superficie del suelo. En concreto, hemos observado que la concentración de terpenos de la hojarasca guarda relación con numerosos componentes de la inflamabilidad, tales como el tiempo de ignición, el tiempo de residencia del fuego, la altura de la llama y la velocidad de avance de esta.

Nuestros trabajos se han realizado en colaboración con el grupo de ecología del fuego de la Universidad de Castilla La Mancha y gracias a la cooperación del Centro de Ensayo e Investigación para la Protección Forestal (CEREN), creado por el Ministerio del Interior francés. Hemos demostrado que la hojarasca del pino carrasco y del pino marítimo (*Pinus pinaster* Aiton) que se acumula en el suelo presenta una enorme inflamabilidad; la del pino piñonero (*Pinus pinea* L.) y la jara blanca (*Cistus albidus* L.) es media, y la de la jara pringosa (*Cistus laurifolius* L.) y la jara de montaña (*Cistus ladanifer* L.) muy débil. Se ha descubierto que en las especies más inflamables la



Liberación de distintos compuestos terpénicos de las hojas de romero (*Rosmarinus officinalis* L.) tras exponerlas a un gradiente creciente de temperaturas, entre 50 y 210 °C. Las emisiones máximas aparecen a unos 180 °C, tras lo cual se estima que los tricomas de las hojas que almacenan los terpenos quedan en gran parte vacíos. Los compuestos liberados contribuyen a aumentar la inflamabilidad de la vegetación.

llama aparece antes, la velocidad de combustión y la altura de llama son superiores, y el material se consume con mayor rapidez. Se ha observado asimismo una concentración en terpenos alta, media y baja, respectivamente, en los tres grupos de especies. En resumen, se ha puesto de manifiesto una relación positiva entre el contenido en terpenos y la inflamabilidad de la hojarasca de especies mediterráneas comunes. Si bien estos resultados demuestran que los terpenos contribuyen al riesgo de incendio, no implica en ningún caso que otras moléculas de las plantas no influyan sobre la inflamabilidad.

Además, los trabajos realizados por el CEREN han permitido avanzar en la comprensión del papel que desempeña la vegetación en los incendios que se originan por causas naturales (sobre todo, rayos). En estos ensayos se sometió al romero, una planta que acumula grandes cantidades de terpenos en sus tricomas foliares, a un intervalo de temperaturas de entre 50 y 200 °C con el fin de evaluar las concentraciones atmosféricas de estos compuestos. Se observó, en torno a los 180 °C, un pico de emisión de cada uno de los monoterpenos detectados. Los resultados sugieren que la vegetación cercana a un incendio libera cantidades enormes de terpenos a la atmósfera y contribuye a aumentar la inflamabilidad del aire.

Los diferentes estudios mencionados permiten afirmar que los terpenos almacenados en la vegetación constituyen un factor biótico que determina, en parte, la intensidad de los incendios naturales. Ello tiene una enorme relevancia para la región mediterránea, donde los incendios son la mayor causa de pérdida de superficie forestal. ¿Qué medidas deberían adoptarse? Aunque la mayoría de los incendios forestales están provocados por el hombre, es necesario conocer en profundidad los factores naturales que aceleran y fomentan la intensidad y el avance del fuego. Puesto que el pino marítimo y el pino carrasco desprenden por unidad de superficie una gran cantidad de hojarasca al-

tamente inflamable, nuestros resultados sugieren que una gestión forestal apropiada de estos pinares implica un control adecuado de la hojarasca que se acumula sobre el suelo. Y en las tareas de reforestación, podrían seleccionarse pinos con acículas menos inflamables, como el pino piñonero.

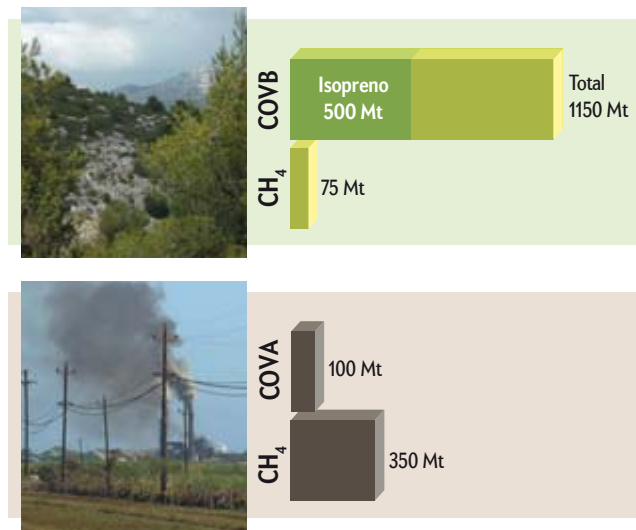
CONTAMINACIÓN ATMOSFÉRICA

Debido a su volatilidad, los terpenos se engloban dentro de la categoría de compuestos orgánicos volátiles biógenos (COVB). A pequeña escala (por ejemplo, en el entorno de una ciudad), las emisiones de COVB son muy inferiores a las emisiones de COV antropógenos (COVA). Estos últimos provienen principalmente del uso de disolventes y otros productos en el sector industrial, así como de la combustión incompleta en el transporte. Sin embargo, a escala mundial, el 90 por ciento de los COV de la atmósfera son de origen biógeno y proceden sobre todo de las plantas vivas, siendo el isopreno el COVB más abundante. El mantillo (los restos animales y vegetales que se descomponen sobre la superficie del suelo), los sedimentos, los microorganismos y el fitoplancton también constituyen, aunque en menor medida, una fuente de emisión de terpenos y otros COVB.

A pesar de que en la atmósfera los terpenos se hallan en concentraciones mínimas, su presencia afecta a la calidad del aire porque intervienen en la formación de ozono troposférico. Es importante añadir que la formación de ozono a partir de terpenos atmosféricos, principalmente de isopreno y de monoterpenos, solo tiene lugar en presencia de luz solar y de óxidos de nitrógeno, estos últimos procedentes sobre todo de la contaminación automovilística. El aumento de la concentración de terpenos, y en general de COV, acarrea también consecuencias sobre la concentración de monóxido de carbono y la vida media de ciertos gases de efecto invernadero, como el metano.

En el último decenio se ha puesto asimismo de manifiesto que los terpenos incrementan la producción de aerosoles. En consecuencia, los terpenos que pertenecen al grupo de los COV tienen repercusiones indirectas en nuestra salud y también en el régimen de precipitaciones. En efecto, la contaminación atmosférica causada por los aerosoles y el ozono troposférico guarda una estrecha relación con la mortalidad asociada a problemas respiratorios. Por otro lado, los aerosoles pueden acelerar la aparición de lluvias, al favorecer la condensación de nubes y fomentar la formación de gotas de agua de mayor tamaño. Sin embargo, algunos estudios recientes llevados a cabo con satélites de la NASA demuestran un efecto contrario en las precipitaciones: cuando la concentración de aerosoles es muy elevada, el agua se reparte entre un mayor número de partículas, por lo que las gotas alcanzan un tamaño muy reducido. Las nubes formadas por gotas tan pequeñas difícilmente generan lluvia.

Debido a la importancia de los COV biógenos, estos se incluyen hoy en día en los modelos atmosféricos que se utilizan para realizar las previsiones de contaminación del aire. A partir de estos modelos, el laboratorio de Energía Química y Medioambiente de la Escuela Superior de Ingenieros y Técnicos de Toulouse cifró en 70.000 toneladas las emisiones anuales de COVB de la vegetación (la mayoría del tipo terpenos), en una superficie del sur de Francia. Se midió una cantidad semejante de emisiones de COVA, lo cual resulta sorprendente debido a la reducida escala del citado estudio. Ello se explica porque el área analizada abarca una zona industrial (la laguna de Berre) y grandes superficies de garriga (formada sobre todo por coscoja y romero) y bosques de pino carrasco que liberan grandes cantidades



La vegetación constituye la mayor fuente de emisión de compuestos orgánicos volátiles biógenos (COVB), mayoritariamente terpénicos, pues libera, a escala mundial, 1150 millones de toneladas (Mt) de COVB anuales, lo que corresponde a 10 veces el nivel de COV de origen antrópico (COVA). Alrededor de la mitad de los COVB corresponde a isopreno liberado por los árboles. Estudios recientes demuestran que ciertas especies también desprenden metano (CH₄) en una cantidad que representa el 25 por ciento del que se libera a la atmósfera por medios no naturales.

de COV (del orden de 10 microgramos de COV por hora y por gramo de biomasa).

EMISIONES VARIABLES

Puesto que los terpenos que se hallan en los tejidos vegetales o se liberan a la atmósfera repercuten sobre la propia planta que los sintetiza y sobre su entorno, resulta importante saber cómo varía la producción de terpenos en función de las condiciones ambientales.

Nuestros trabajos han permitido demostrar que la acumulación y las emisiones de terpenoides de las hojas cambian con el tipo de suelo, la disponibilidad de agua y nutrientes, y la coexistencia de plantas en un espacio limitado (plantas competidoras). En los ensayos se han utilizado como modelo cuatro especies mediterráneas que se sabe producen una gran cantidad de estos compuestos: el romero (*Rosmarinus officinalis* L.), la jara blanca (*Cistus albidus* L.), el pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) y la coscoja (*Quercus coccifera* L.). Se ha observado que ninguna de las cuatro especies emite isopreno, el terpeno biógeno más abundante, sino monoterpenos y, en menor medida, sesquiterpenos. El romero ha resultado la especie con la mayor producción de terpenos de estructuras muy diversas. En primavera esta especie libera cien veces más terpenos que la jara y diez veces más que el pino carrasco. Por otro lado, la jara presenta la mayor tasa de emisión de terpenos de las cuatro especies.

Se ha comprobado asimismo que la síntesis de terpenos varía en función de la naturaleza del suelo sobre el que crece la vegetación. El pino carrasco y la jara emiten mayores cantidades de terpenos cuando se desarrollan en suelos calizos o básicos. Por el contrario, la coscoja libera más terpenos al crecer sobre suelos silíceos o ácidos, lo que se ha interpretado como una respuesta a una situación de estrés, pues esta especie raramente medra en este tipo de suelos, sino que prefiere los suelos calizos.

El análisis del efecto de la sequía sobre los terpenos ha revelado que, con una disponibilidad de agua muy baja, las especies mediterráneas, bien sean arbustivas (romero, jara, coscoja) o arbóreas (pino carrasco), mantienen la emisión de monoterpenos. En los experimentos se ha comprobado que, a pesar de las condiciones extremas a las que se sometan las plantas (en maceta, expuestas al sol y sin riego durante diez días), estas siguen sintetizando tales compuestos. Probablemente lo hagan a expensas de otras sustancias menos útiles para sobrevivir en esas condiciones ambientales limitantes. Se podría avanzar que un régimen climático con sequías moderadas favorecería las emisiones de terpenos, aunque si las sequías fueran muy pronunciadas las emisiones disminuirían. Ello repercutiría, en un sentido u otro, sobre la salud vegetal, la calidad del aire y el ries-



La emisión de terpenos se estudia por medio de cámaras de encerramiento en las que se introduce una rama o la planta entera. El aire que circula a través de la cámara se controla mediante medidores de flujo y sensores de CO₂ y de vapor de agua. La fijación de CO₂ guarda una estrecha relación con la emisión de terpenos en ciertas especies.

go de incendios. Pensamos que esos aspectos merecen ser estudiados en profundidad en futuros proyectos de investigación.

Respecto a los nutrientes presentes en el suelo, nuestros datos han puesto de manifiesto que la liberación de terpenos del romero y del pino carrasco aumenta con la cantidad de nitrógeno y de fósforo en el suelo. Ello hace pensar que ante la eutrofización creciente de nuestros suelos, que acumulan nutrientes procedentes de la contaminación agropecuaria, forestal y atmosférica, los ecosistemas en los que crecen estas especies se harían más inflamables y empeorarían la calidad del aire.

El último de los aspectos abordados ha sido la emisión de terpenos de las especies en función de las plantas que se desarrollan en su proximidad. Observamos que el pino carrasco, cuando crece solo o junto con la coscoja, emite más terpenos que cuando lo hace junto al romero o la jara. En cambio, la jara blanca produce menos terpenos cuando se desarrolla cerca del pino carrasco, el romero o la coscoja. Se deduce, por tanto, que las comunidades vegetales mediterráneas liberan más o menos terpenos hacia la atmósfera en función de su composición florística, lo que demuestra una vez más la complejidad de las condiciones ecológicas que favorecen las emisiones.

En conclusión, la liberación de terpenos por las plantas guarda relación con los cambios que se producen en el entorno, ya sean naturales o estén causados por el hombre. El papel defensivo de estas sustancias para los vegetales, sus consecuencias en la biosfera y los factores que modifican su emisión son sin embargo complejos y por ello a la ciencia le está costando décadas entenderlos e interpretarlos. Los estudios prometedores realizados por investigadores de disciplinas diversas parecen indicar que no hemos hecho más que empezar a descifrar el significado y las consecuencias de los terpenos de las plantas.

PARA SABER MÁS

- Plants talk, but are they deaf? M. Dicke, A. A. Agrawal y J. Agrawal en *Trends in Plant Science*, vol. 8, págs. 403-405, 2003.
- Plant VOC emissions: making use of the unavoidable. J. Peñuelas, J. Llusà en *Trends in Plant Science*, vol. 19, n.º 8, págs. 402-404, 2004.
- Isoprene emission from plants: Why and how. T. D. Sharkey, A. E. Wiberley y A. R. Donohue en *Annals of Botany*, vol. 101, págs. 5-18, 2008.
- The relationship between terpenes and flammability of leaf litter. E. Ormeño, B. Céspedes, I. A. Sánchez, A. Velasco-García, J. M. Moreno, C. Fernandez et al. en *Forest Ecology and Management*, vol. 257, págs. 471-482, 2009.
- A unified mechanism of action for volatile isoprenoids in plant abiotic stress. C. E. Vickers, J. Gershenzon, M. T. Lerdau y F. Loreto en *Nature Chemical Biology*, vol. 5, págs. 283-291, 2009.
- Extracting and trapping biogenic volatile organic compounds stored in plant species. E. Ormeño, A. Goldstein, U. Niinemets en *Trac-Trends in Analytical Chemistry*, vol. 30, págs. 978-989, 2011.