

## SISTEMES I PROCESSOS

# Canvis en les concentracions de compostos secundaris i estructurals de base carbònica en resposta a l'increment de CO<sub>2</sub> atmosfèric i a la disponibilitat de nutrients

Marc Estiarte\* & Josep Peñuelas\*

Rebut: 20.09.97  
Acceptat: 20.10.97

## Resum

Hem revisat les dades bibliogràfiques dels efectes que l'augment de CO<sub>2</sub> atmosfèric i la disponibilitat de nutrients tenen sobre les concentracions dels compostos secundaris i estructurals de base carbònica de les plantes, atesa la seva importància en l'herbivorisme i la descomposició. En general, en augmentar la concentració de CO<sub>2</sub> s'observa un increment de les concentracions de compostos fenòlics i tanins condensats, però no de les de lignina ni de les de polisacàrids estructurals. Aquests resultats són d'interès en l'estudi i modelització dels possibles efectes del canvi global.

MOTS CLAU: CO<sub>2</sub>, nutrients, nitrogen, compostos fenòlics, tanins, lignina, polisacàrids estructurals.

## Abstract

**Changes in the concentration of carbon based secondary and structural compounds in response to the increased atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and the nutrient availability**

We have reviewed the literature on the effects of increased atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations and the nutrient availability on the concentrations of carbon-based secondary and structural compounds, because of their importance in herbivory and decomposition. There is a general increasing concentration trend for phenolics and condensed tannins, but no significant effect is found for lignin or structural polysaccharides. These results are important in the study and modeling of global change effects.

KEYWORDS: CO<sub>2</sub>, nutrients, nitrogen, phenolics, tannins, lignin, structural polysaccharides.

\*CREAF (Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals). Facultat de Ciències (UAB). E-08193 Bellaterra.

## Resumen

**Cambios en la concentración de compuestos secundarios y estructurales de base carbónica en respuesta al incremento de CO<sub>2</sub> atmosférico y a la disponibilidad de nutrientes**

Hemos revisado los datos bibliográficos acerca de los efectos que el aumento del CO<sub>2</sub> atmosférico y la disponibilidad de nutrientes tienen sobre las concentraciones de los compuestos secundarios y estructurales de base carbónica, dada su importancia en el herbivorismo y la descomposición. En general, al aumentar la concentración de CO<sub>2</sub> se observa un incremento de las concentraciones de compuestos fenólicos y taninos condensados, pero no de lignina ni de polisacáridos estructurales. Estos resultados tienen interés en el estudio y modelización de los posibles efectos del cambio global.

PALABRAS CLAVE: CO<sub>2</sub>, nutrientes, nitrógeno, compuestos fenólicos, taninos, lignina, polisacáridos estructurales.

Des de fa unes quantes dècades s'assumeix que les concentracions de compostos secundaris i estructurals de base carbònica (CBSSC), com ara els compostos fenòlics, els tanins, la lignina o els polisacàrids estructurals (cel·lulosa, hemicel·lulosa i pectines) haurien d'augmentar en resposta a l'augment de CO<sub>2</sub> atmosfèric (Strain & Bazzaz, 1983) atenent a les hipòtesis del balanç entre el carboni i els nutrients (Bryant *et al.* 1983) i del balanç entre el creixement i la diferenciació (Loomis, 1932; Herms & Mattson, 1992). Aquests possibles canvis en les concentracions dels CBSSC tenen un interès ecològic substancial pel paper que juguen en la digestibilitat i valor nutricional de les plantes (Lincoln *et al.* 1993; Lindroth, 1996; Lawler *et al.* 1997) i en la descomposició (Melillo *et al.* 1990; Lambers, 1993; O'Neil

& Norby, 1996).

En aquest treball hem revisat una gran part de les dades experimentals publicades en la literatura científica per a esbrinar si les assumpcions d'augment de CBSSC es confirmen experimentalment o no. En la figura 1 presentem els resultats d'aquesta revisió, tot indicant el nombre d'espècies per a les quals s'han descrit augments, disminucions o absències de canvi en la concentració dels diferents grups de CBSSC.

Hem trobat que, en efecte, hi ha una tendència a l'augment de la concentració dels compostos fenòlics i dels tanins condensats en la major part de les espècies estudiades en resposta a l'augment de concentració atmosfèrica de CO<sub>2</sub>, tot i que hi ha espècies que no han presentat cap efecte, o algunes que àdhuc l'han presentat negatiu (fig. 1*a,d*). En canvi, no sembla variar la concentració de lignina ni la dels polisacàrids estructurals (fig. 1*g,j*). El dèficit nutricional, i el del nitrogen en particular, produeixen increments més clars per a tots aquests compostos (fig. 1*b,c,e,f*), inclús per a la lignina i els polisacàrids estructurals, que o bé augmenten en algunes espècies o bé no varien en altres (fig. 1*h,i,k,l*).

Així i tot, hi ha una gran variabilitat de resultats (fig. 1). Entre els factors que l'expliquen s'han esmentat: 1) la diferent regulació bioquímica de les diferents vies metabòliques (per exemple, la de la lignina i la dels tanins, o la dels terpens i els fenols); 2) l'especificitat en la resposta de cada espècie, i àdhuc cada grup funcional (per exemple, els arbres, amb més tanins, solen respondre més que les herbàcies); 3) la fenologia, que ve afectada per l'augment de CO<sub>2</sub>; o 4) la metodologia mateixa (per exemple, quelcom tan evident com l'aparència de menor resposta quan les concentracions s'expressen a partir del pes sec que

quan s'expressen partint del pes sec estructural, la qual cosa, per altra banda, sembla més adequada) (Peñuelas & Estiarte, 1997).

Així, doncs, juntament amb l'evidència acumulada que l'augment de CO<sub>2</sub> atmosfèric disminueix la concentració de nitrogen (Luo *et al.* 1994; McGuire *et al.* 1995), hi ha també una evidència creixent d'augment paral·lels en les concentracions d'alguns CBSSC com els compostos fenòlics, especialment els tanins condensats. S'ha comprovat experimentalment que aquests canvis bioquímics tenen un efecte significatiu sobre l'herbivorisme, tot disminuint la digestibilitat i el valor nutricional dels vegetals i canviant el comportament alimentari dels herbívors, que en molts casos semblen respondre amb un augment del consum vegetal (Lindroth, 1996). També hi ha dades experimentals, encara que molt menys convincents, sobre els efectes en la descomposició. Aquests canvis bioquímics podrien disminuir-ne les taxes (Ball & Drake, 1997, però veure O'Neil & Norby, 1996). La veritat és, però, que es tracta d'experiments simplificats i a curt termini, i no hi ha cap evidència clara del que pot ocórrer a llarg termini en la complexitat dels ecosistemes. Tot i la gran dificultat que això comporta, sembla que els estudis de la qüestió present han d'anar en aquesta direcció en els propers anys.

## Agraïments

Aquest treball ha estat possible gràcies a les subvencions de la CIRIT i de la CICYT AMB94-0199 i CLI97-0344.

## Bibliografia

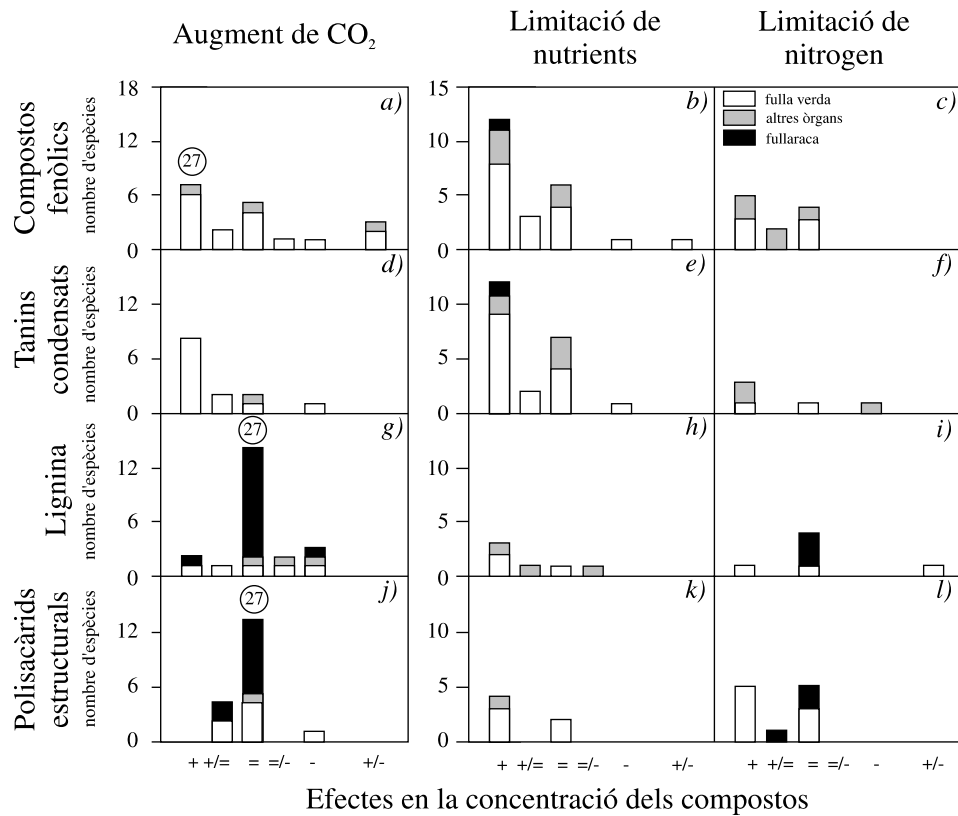
- AKIN, D. E.; KIMBALL, B. A.; MAUNEY, J. R.; LAMORTE, R. L.; HENDREY, G. R.; LEWIN, K. F.; NAGY, J. & GATES, R. N. 1994. Influence of enhanced CO<sub>2</sub> concentration and irrigation on sudangrass digestibility. *Agric. For. Meteorol.*, 70: 279-287.
- AKIN, D. E.; KIMBALL, B. A.; WINDHAM, W. R.; PINTER JR.; P. J.; WALL, G. W.; GARCIA, R. L.; LAMORTE, R. L. & MORRISON LL, W. H. 1995a. Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on forage quality of wheat. *Anim. Feed. Sci. Technol.*, 53: 29-43.
- AKIN, D. E.; RIGSBY, L. L.; GAMBLE, G. R.; MORRISON LL, W. H.; KIMBALL, B. A.; PINTER JR.; P. J.; WALL, G. W.; GARCIA, R. L. & LAMORTE, R. L. 1995b. Biodegradation of plant cell walls, wall carbohydrates and wall aromatics in wheat grown in ambient or enriched CO<sub>2</sub> concentrations. *J. Sci. Food. Agric.*, 67: 399-406.
- BALL, A. S. & DRAKE, B. G. 1997. Short term decomposition of litter produced by plants grown in ambient and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Global Change Biol.*, 3: 29-35.
- BRIGGS, M. A. 1990. Chemical defense production in *Lotus corniculatus* L. I. The effects of nitrogen source on growth, reproduction and defense. *Oecologia*, 83: 27-31.
- BROWN, P. H.; GRAHAM, R. D. & NICHOLAS, D. J. D. 1984. The effects of manganese and nitrate supply on the levels of phenolics and lignin in young wheat plants. *Plant Soil*, 81: 437-440.
- BRYANT, J. P.; CHAPIN III, F. S. & KLEIN, D. R. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 40: 357-368.
- BRYANT, J. P. 1987. Field leaf willow-snowshoe hare interactions: plant carbon/nutrient balance and floodplain succession. *Ecology*, 68: 1319-1327.
- BRYANT, J. P.; CHAPIN III, F. S.; REICHARDT, P. B. & CLAUSEN, T. P. 1987a. Response of winter chemical defense in Alaska paper birch and green alder to manipulation of plant carbon/nutrient balance. *Oecologia*, 72: 510-514.
- BRYANT, J. P.; CHAPIN III, F. S.; REICHARDT, P. B. & CLAUSEN, T. P. 1987b. Effects of nitrogen fertilization upon the secondary chemistry and nutritional value of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) leaves for the large aspen tortrix (*Choristoneura conflictana* (Walker)). *Oecologia*, 73: 513-517.
- BUCHSBAUM, R. N.; SHORT, F. T. & CHENEY, D. P. 1990. Phenolic-nitrogen interaction in eelgrass, *Zostera marina* L.: possible implications for disease resistance. *Aquat. Bot.*, 37: 291-297.
- CHU, C. C.; FIELD, C. B. & MOONEY, H. A. 1996. Effects of CO<sub>2</sub> and nutrient enrichment on tissue quality of two California annuals. *Oecologia*, 107: 433-440.
- CIPOLLINI, M. L.; DRAKE, B. G. & WHIGMAN, D. 1993. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on growth and carbon/nutrient balance in the deciduous woody shrub

FIGURA 1. Histograma del nombre d'espècies per a les quals s'ha descrit l'efecte de l'increment del CO<sub>2</sub> atmosfèric (a,d,g,j), de la limitació per nutrients diversos (b,e,h,k) i de la limitació per nitrogen (c,f,i,j) sobre la concentració dels diferents grups de compostos secundaris i estructurals de base carbònica (CBSSC). Entre els CBSSC, aquí es diferencien els compostos fenòlics solubles (a,b,c), els tanins condensats (polímers fenòlics solubles) (d,e,f), la lignina (polímer fenòlic insoluble) (g,h,i) i els polisacàrids estructurals (fibra) (j,k,l). Se separen també les dades descrites en fulles verdes, altres òrgans i fullaraca. El nombre 27 que apareix encerclat en les figures a, g i j fa referència al treball de Poorter *et al.* (1997), que presenta un resultat mitjà per a 27 espècies. Les dades de la columna de nutrients inclouen els experiments en què s'ha emprat una solució nutritiva amb més d'un nutrient (generalment inclouent el nitrogen), mentre que les de la columna del nitrogen fan referència a experiments duts a terme estrictament amb nitrogen. Les figures dels compostos fenòlics inclouen tant aquelles mesures de fenols totals com les de compostos fenòlics específics, i se'n separen les mesures individuals dels polímers tanins condensats i lignina per la seva significació quantitativa. Així i tot, les mesures de fenols totals inclouen els tanins condensats en el cas que aquest grup de compostos sigui present en l'espècie d'estudi. Les figures de polisacàrids estructurals inclouen les mesures de cel·lulosa i hemicel·lulosa, però també les de fibres mesurades, com ADF (fibra àcid detergent) i NDF (fibra neutra detergent), que també inclouen la lignina. Els efectes es descriuen com (+) quan s'ha descrit que el factor ambiental considerat ha produït un augment significatiu de la concentració del compost, (-) quan el factor ambiental ha produït una disminució significativa de la concentració del compost, i (=) quan no s'ha descrit cap canvi significatiu en la concentració. Quan s'ha mesurat més d'un compost o òrgan de la planta i la resposta al factor ambiental considerat no ha estat la mateixa per als diversos compostos o òrgans, els resultats es presenten com a increments parcials (+/=) o disminucions parcials (-/=) si hi havia resposta significativa per a uns compostos o òrgans i no per a altres, o com a resultat variable (+/-) si les respostes trobades són de signe divers. L'augment de CO<sub>2</sub> fa referència a concentracions que van de 550 a 750 µmol mol<sup>-1</sup> (en un parell d'estudis s'enfilen fins a 1.000 µmol mol<sup>-1</sup>), però en la gran majoria els estudis es feren al voltant de 700 µmol mol<sup>-1</sup> en comparació amb els 360 µmol mol<sup>-1</sup> ambientals.

Summary histogram of number of species for which the effects of CO<sub>2</sub> increase (a, d, g, j), nutrient limitation (b, e, h, k) and nitrogen limitation (c, f, i, j) on the concentration of different CBSSC have been reported in the literature. Among CBSSC, phenolic compounds (a, b, c), condensed tannins (soluble polymeric phenolic compounds) (d, e, f), lignin (insoluble polymeric phenolic compound) (g, h, i) and structural polysaccharides (fiber) (j, k, l) are depicted. Data are separated into green leaves, other organs, and leaf litter. The circled number 27 in panels a, g, and j refers to the reported average for 27 species in Poorter *et al.* (1997). Data in the nutrient column includes experiments using a fertilizer or nutritive solution with more than one nutrient and usually including nitrogen, whereas nitrogen was strictly the only studied nutrient in data included in the N column. Measurements in the phenolic compounds panels were mostly total phenolics but data on more specific compounds are also included. Specific measurements of condensed tannins and lignin polymers are separated because of their quantitative significance (they are not included in the phenolic compounds panels). Total phenolics measurements include condensed tannins if this class of phenolic compounds was present in the analyzed species. Structural polysaccharides panels include measurements of cellulose and hemicellulose but also of fiber measured as ADF (acid detergent fiber) and NDF (neutral detergent fiber) which also include lignin. The effects are described as (+) when the environmental factor was reported to significantly increase the concentration of the compound, (-) when the environmental factor was reported to significantly decrease the concentration of the compound and (=) when there was reported no significant change in the concentration of the compound. When more than one compound or plant organ were measured and the response to the environmental factor was not equal among all compounds or plant organs, the responses are described as partial increase (+/=) or partial decrease (-/=) if there was a significant effect in some measured compounds or organs but there was no change in others, or as variable (+/-) if there were opposite significant effects on different measured compounds or plant organs. Elevated CO<sub>2</sub> results refer to CO<sub>2</sub> concentration ranging between 550 and 750 µmol mol<sup>-1</sup>, and a couple of studies going up to 1000 µmol mol<sup>-1</sup>, but in most cases they were about 700 µmol mol<sup>-1</sup> and they were compared with the current 360 µmol mol<sup>-1</sup>.

- Lindera benzoin* (L.) Blume (Lauraceae). *Oecologia*, 96: 339-346.
- COTRUFO, M. F.; INESON, P. & ROWLAND, A. P. 1994. Decomposition of tree leaf litters grown under elevated CO<sub>2</sub>: effect of litter quality. *Plant Soil*, 163: 121-130.
- COTRUFO, M. F. & INESON, P. 1996. Elevated CO<sub>2</sub> reduces field decomposition rates of *Betula pendula* (Roth.) leaf litter. *Oecologia*, 106: 525-530.
- COUTEAUX, M. M.; MONROZIER, L. J. & BOTTNER, P. 1996. Increased atmospheric CO<sub>2</sub>: chemical changes in decomposing sweet chestnut

- (*Castanea sativa*) leaf litter incubated in microcosms under increasing food web complexity. *Oikos*, 76: 553-563.
- DOCHERTY, M.; HURST, D. K.; HOLOPAINEN, J. K.; WHITAKKER, J. B.; LEA, P. J. & WATT, A. D. 1996. Carbon dioxide-induced changes in beech foliage cause female beech weevil larvae to feed in a compensatory manner. *Global Change Biol.*, 2: 335-341.
- DUDT, J. F. & SHURE, D. J. 1994. The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology*, 75: 86-98.



ESTIARTE, M.; FILELLA, I.; SERRA, J. & PEÑUELAS, J. 1994. Effects of nutrient and water stress on leaf phenolic content of peppers and susceptibility to generalist herbivore *Helicoverpa armigera* (Hubner). *Oecologia*, 99: 387-391.

FAJER, E. D.; BOWERS, M. D. & BAZZAZ, F. A. 1991. The effects of enriched CO<sub>2</sub> atmospheres on the buckeye butterfly *Junonia coenia*. *Ecology*, 72: 751-754.

FAJER, E. D.; BOWERS, M. D. & BAZZAZ, F. A. 1992. The effect of nutrients and enriched CO<sub>2</sub> on production of carbon-based allelochemicals in

*Plantago*: a test of the carbon/nutrient balance hypothesis. *Am. Nat.*, 140: 707-723.

FELLER, I. C. 1995. Effects of nutrient enrichment on growth and herbivory of dwarf red mangrove (*Rhizophora mangle*). *Ecol. Monogr.*, 65: 477-505.

FOLGARAIT, P. J. & DAVIDSON, D. W. 1995. Myrmecophytic *Cecropia*: antiherbivore defenses under different nutrient treatments. *Oecologia*, 104: 189-206.

FORDHAM, M.; BARNES, J. D.; BETTARINI, I.; POLLE, A.; SLEE, N.; RAINES, C.; MIGLIETTA, F. & RASCHI, A. 1997. The impact of elevated CO<sub>2</sub>

TAULA 1. Llistat de les espècies estudiades i les referències revisades per a cada un dels compostos, factors ambientals, òrgans i resultats recollits en la figura 1.

List of studied species and reviewed references for each compound, environmental factor, organ and results depicted in figure 1.

CBSSC	FACTOR	ÒRGAN	+	+/=	=	=/-	-	+/-
COMPOSTOS FENÒLICS	augment de CO <sub>2</sub> a)	FV	1-9	2,3,10,11	7,12-14	15,16	7	2,3,17
		AO	4		18			11
		FLL						
	limitació de nutrients b)	FV	1,16,19-21	11,21	21,22		23	
		AO	24-26		19,24			11
		FLL	27					
limitació de nitrogen c)	FV	5,28-30		23,31,32				
	AO	24,33	34,35	24				
	FLL							
TANINS CONDENSATS	augment de CO <sub>2</sub> d)	FV	1-3,11,36-39	2,3,10,7	2,3		7	
		AO			11			
		FLL						
	limitació de nutrients e)	FV	11,19-21,40	21	1,21,22		23	
		AO	24,26		11,19,24			
		FLL	27					
limitació de nitrogen f)	FV	28		23				
	AO	24					41	
	FLL							
LIGNINA	augment de CO <sub>2</sub> g)	FV	42	43	44	8	1	
		AO			44	45	45	
		FLL	50		42,46-48		49	
	limitació de nutrients h)	FV	40,50		1			
		AO	19	45		45		
		FLL						
limitació de nitrogen i)	FV	51		52				
	AO					35		
	FLL			48				
POLISACÀRIDS ESTRUCTURALS	augment de CO <sub>2</sub> j)	FV		8,44	1,5,15,42		53	
		AO			44			
		FLL		48,49	42,47,48,50			
	limitació de nutrients k)	FV	1,50		23,53,54			
		AO	19					
		FLL						
limitació de nitrogen l)	FV	5,52,55		23,55				
	AO							
	FLL		48	48				

FV- fulles verdes, AO- altres òrgans, FLL- fullaraca

1. *Eucalyptus tereticornis* a Lawler *et al.*, 1997.
  2. *Acer saccharum*, *Populus tremuloides* i *Quercus rubra* a Lindroth *et al.*, 1993.
  3. *Acer saccharum*, *Populus tremuloides*, *Quercus rubra* i *Betula papyrifera* a Roth & Lindroth, 1995.
  4. *Lindera benzoin* a Cipollini *et al.*, 1993.
  5. *Capsicum annuum* dades dels autors.
  6. *Nicotiana tabacum* a Rufty *et al.*, 1989.
  7. *Triticum aestivum*, *Citrus aurantium* i *Pinus eldarica* a Peñuelas *et al.*, 1996.
  8. *Triticum aestivum* a Akin *et al.*, 1995.
  9. *Triticum aestivum* dades dels autors.
  10. *Populus tremuloides* a Lindroth *et al.*, 1997.
  11. *Betula pendula* a Lavola & Julkunen-Tiitto, 1994.
  12. *Fagus sylvatica* a Docherty *et al.*, 1996.
  13. *Artemisia tridentata* a Johnson & Lincoln, 1990.
  14. *Digitalis lanata* a Stuhlfauth *et al.*, 1987.
  15. *Plantago lanceolata* a Fajer *et al.*, 1991.
  16. *Plantago lanceolata* a Fajer *et al.*, 1992.
  17. *Salix myrsinifolia* a Julkunen-Tiitto *et al.*, 1993.
  18. *Triticum aestivum* a Akin *et al.*, 1995.
  19. *Picea sitchensis* i *Calluna vulgaris* a Hartley *et al.*, 1995.
  20. *Pinus muricata*, *Pinus contorta* i *Cupressus pygmaea* a Northup *et al.*, 1995.
  21. *Cecropia membranacea*, *Cecropia engleriana*, *Cecropia ficifolia*, *Cecropia polystachia*, *Cecropia* sp. A i *Cecropia* sp. B a Folgarait & Davidson, 1995.
  22. *Liriodendron tulipifera* i *Cornus florida* a Dudt & Shure, 1994.
  23. *Rhizopora mangle* a Feller, 1995.
  24. *Betula resinifera* i *Alnus crispa* a Bryant *et al.*, 1987.
  25. *Salix lasiolepis* a Price *et al.*, 1989.
  26. *Salix alaxensis* a Bryant, 1987.
  27. *Pinus muricata* a Northup *et al.*, 1995.
  28. *Populus tremuloides* a Bryant *et al.*, 1987.
  29. *Zostera marina* a Buchsbaum *et al.*, 1990.
  30. *Capsicum annuum* a Estiarte *et al.*, 1994.
  31. *Salix dasyloclados* a Larsson *et al.*, 1986.
  32. *Larrea tridentata* a Rundel *et al.*, 1994.
  33. *Fucus vesiculosus* a Yates & Peckol, 1993.
  34. *Pinus sylvestris* a Holopainen *et al.*, 1995.
  35. *Triticum aestivum* a Brown *et al.*, 1984.
  36. *Pinus strobus* i *Betula papyrifera* a Roth & Lindroth, 1994.
  37. *Quercus pubescens* a Johnson *et al.*, 1997.
  38. *Betula papyrifera* a Lindroth *et al.*, 1995.
  39. *Betula populifolia* i *Betula allegheniensis* a Traw *et al.*, 1996.
  40. *Salix aquatica* a Waring *et al.*, 1985.
  41. *Lotus corniculatus* a Briggs, 1990.
  42. *Picea sitchensis*, *Betula pubescens*, *Acer pseudoplatanus* i *Fraxinus excelsior* a Cotrufo *et al.*, 1994.
  43. *Agrostis canina* a Fordham *et al.*, 1997.
  44. *Sorghum bicolor* a Akin *et al.*, 1994.
  45. *Avena fatua* i *Plantago erecta* a Chu *et al.*, 1996.
  46. *Cecropia peltata*, *Ficus benjamina*, *Elettaria cardamomum* i *Carex curvula* a Hirschel *et al.*, 1997.
  47. *Spartina patens* i *Scirpus olneyi* a Ball & Drake, 1997.
  48. *Andropogon gerardii*, *Poa pratensis* i *Sorghastrum nutans* a Kemp *et al.*, 1994.
  49. *Castanea sativa* a Couteaux *et al.*, 1996.
  50. *Betula pendula* a Cotrufo & Ineson, 1996.
  51. *Oryza sativa* a Matsuyama, 1975.
  52. *Triticum aestivum* a Peñuelas *et al.*, 1996.
  53. *Artemisia tridentata* a Johnson & Lincoln, 1991.
  54. *Helianthus annuus* a Fredeen *et al.*, 1991.
  55. *Amaranthus* sp. A, *Amaranthus* sp. B, *Amaranthus* sp. C, *Amaranthus* sp. D i *Amaranthus* sp. E a Walters *et al.*, 1988.
- on growth and photosynthesis in *Agrostis canina* L. ssp. *montelucci* adapted to contrasting atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Oecologia*, 110: 169-178.
- FREDEEN, A. L.; GAMON, J. A. & FIELD, C. B. 1991. Responses of photosynthesis and carbohydrate-partitioning to limitations in nitrogen and water availability. *Plant Cell Environ.*, 14: 963-970.
- HARTLEY, S. E.; NELSON, K. & GORMAN, K. N. 1995. The effect of fertilizer and shading on plant chemical composition and palatability to Orkney voles, *Microtus arvalis orcadensis*. *Oikos*, 72: 79-87.
- HERMS, D. A. & MATTSON, W. J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Q. Rev. Biol.*, 67: 283-335.
- HIRSCHEL, G.; KÖRNER, C. H. & ARNONELL, J. A. 1997. Will rising atmospheric CO<sub>2</sub> affect leaf litter quality and in situ decomposition rates in native plant communities? *Oecologia*, 110: 387-392.
- HOLOPAINEN, J. K.; RIKALA, R.; KAINULAINEN, P. & OKSANEN, J. 1995. Resource partitioning to growth, storage and defence in nitrogen-fertilized Scots pine and susceptibility of the seedlings to the tarnished plant bug *Lygus rugulipennis*. *New Phytol.*, 131: 521-532.
- JOHNSON, J. D.; MICHELÓZZI, M. & TOGNETTI, R. 1997. Carbon physiology of *Quercus pubescens* Wild. growing in the Bossoleto CO<sub>2</sub> spring of central Italy. In: *Carbon Dioxide Springs and their Use in Biological Research* (A. Raschi Ed.): en premsa.
- JOHNSON, R. H. & LINCOLN, D. E. 1990. Sagebrush and grasshopper responses to atmospheric carbon dioxide concentration. *Oecologia*, 84: 103-110.
- JOHNSON, R. H. & LINCOLN, D. E. 1991. Sagebrush carbon allocation patterns and grasshopper nutrition: the influence of CO<sub>2</sub> enrichment and soil mineral limitation. *Oecologia*, 87: 127-134.
- JULKUNEN-TIITTO, R.; TAHVANAINEN, J. & SILVOLA, J. 1993. Increased CO<sub>2</sub> and nutrient status changes affect phytomass and the production of plant defensive secondary chemicals in *Salix myrsinifolia* (Salisb.). *Oecologia*, 95: 495-498.
- KEMP, P. R.; WALDECKER, D. G.; OWENSBY, C. E.; REYNOLDS, J. F. & VIRGINIA, R. A. 1994. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen fertilization pretreatments on decomposition on tallgrass prairie leaf litter. *Plant Soil*, 165: 115-127.
- LAMBERS, H. 1993. Rising CO<sub>2</sub>, secondary plant metabolism, plant herbivore interactions and litter decomposition. Theoretical considerations. *Vegetatio*, 104/105: 263-271.
- LARSSON, S.; WIREN, A.; LUNDGREN, L. & ERICSSON, T. 1986. Effects of light and nutrient stress on leaf phenolic chemistry in *Salix dasyloclados* and susceptibility to *Galerucella lineola* (Coleoptera). *Oikos*, 47: 205-210.
- LAVOLA, A. & JULKUNEN-TIITTO, R. 1994. The effect of elevated carbon dioxide and fertilization on primary and secondary metabolites in birch, *Betula pendula* (Roth). *Oecologia*, 99: 315-321.
- LAWLER, I. R.; FOLEY, W. J.; WOODROW, I. E. & CORK, S. J. 1997. The effects of elevated CO<sub>2</sub> atmospheres on the nutritional quality of *Eucalyptus* foliage and its interaction with soil nutrient and light availability. *Oecologia*, 109: 59-68.
- LINCOLN, D. E.; FAJER, E. D. & JOHNSON, R. H. 1993. Plant-insect herbivore interactions in elevated CO<sub>2</sub> environments. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 64-68.
- LINDROTH, R. L.; KINNEY, K. K. & PLATZ, C. L. 1993. Responses of deciduous trees to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>: productivity, phytochemistry and insect performance. *Ecology*, 74: 763-777.
- LINDROTH, R. L.; ARTEEL, G. E. & KINNEY, K. K. 1995. Responses of three saturniid species to paper birch grown under enriched CO<sub>2</sub> atmospheres. *Funct. Ecol.*, 9: 306-311.
- LINDROTH, R. L. 1996. CO<sub>2</sub>-mediated changes in tree chemistry and tree-lepidoptera interactions. In *Carbon Dioxide and Terrestrial Ecosystems* (G. W. Koch, H. A. Mooney Eds.): 105-120. Academic Press, San Diego.
- LINDROTH, R. L.; ROTH, S. K.; KRUGER, E. L.; VOLIN, J. C. & KOSS, P. A. 1997. CO<sub>2</sub>-mediated changes in aspen chemistry: effects on gypsy moth performance and susceptibility to virus. *Global Change Biol.*, 3: 279-289.
- LOOMIS, W. E. 1932. Growth-differentiation balance vs. carbohydrate-nitrogen ratio. *Proc. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 29: 240-245.
- LUO, Y.; FIELD, C. B. & MOONEY, H. A. 1994. Predicting responses of photosynthesis and root fraction to elevated CO<sub>2</sub>: interactions among carbon, nitrogen and growth. *Plant Cell Environ.*, 17: 1195-1204.
- MATSUYAMA, N. 1975. The effect of ample nitrogen fertilizer on cell wall materials and its significance to rice blast disease. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.*, 4: 56-61.
- MCGUIRE, A. D.; MELILLO, J. M. & JOYCE, L. A. 1995. The role of nitrogen in the response of forest net primary production to elevated atmospheric carbon dioxide. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 473-503.
- MELILLO, J. M.; CALLAHAN, T. V.; WOODWARD, F. I.; SALATI, E. & SINHA, S. K. 1990. Effects on ecosystems. In *Climate Change: the IPCC Scientific Assessment* (J. T. Houghton, G. J. Jenkins, J. J. Ephraim Eds.): 283-310. Cambridge University Press.
- NORTHUP, R. R.; DAHLGREN, R. A. & YU, Z. 1995a. Intraspecific variation of conifer phenolic concentration on a marine terrace soil acidity gradient; a new interpretation. *Plant Soil*, 171: 255-262.
- NORTHUP, R. R.; YU, Z.; DAHLGREN, R. A. & VOGT, K. A. 1995b. Polyphenol control of nitrogen release from pine litter. *Nature*, 377: 227-229.
- O'NEIL, E. G. & NORBY, R. J. 1996. Litter quality and decomposition rates of foliar litter produced under CO<sub>2</sub> enrichment. In: *Carbon Dioxide and Terrestrial Ecosystems* (G. W. Koch, H. A. Mooney Eds.): 87-103. Academic Press, San Diego.
- PENUELAS, J.; ESTIARTE, M.; KIMBALL, B. A.; IDSO, S. B.; PINTER JR., P. J.; WALL, G. W.; HUNSAKER, D. J.; GARCIA, R. L.; LAMORTE, R. L. & HENDRIX, D. L. 1996a. Variety of response to CO<sub>2</sub> enrichment of plant phenolic content. *J. Exp. Bot.*, 47: 1463-1467.

- PEÑUELAS, J.; FILELLA, I.; SERRANO, L. & SAVÉ, R. 1996b. Cell wall elasticity and Water Index (R970 nm/R900 nm) in wheat under different nitrogen availabilities. *Int. J. Remote Sensing*, 2: 373-382.
- PEÑUELAS, J. & ESTIARTE, M. 1997. Can elevated CO<sub>2</sub> affect secondary metabolism and ecosystem function? *Trends Ecol. Evol.* en prensa.
- POORTER, H.; VAN BERKEL, Y.; BAXTER, R.; DEN HERTOEG, J.; DIJKSTRA, P.; GIFFORD, R. M.; GRIFFIN, K. L.; ROUMET, C.; ROY, J. & WONG, C. 1997. The effect of elevated CO<sub>2</sub> on the chemical composition and construction costs of leaves of 27 C<sub>3</sub> species. *Plant Cell Environ.*, 20: 472-482.
- PRICE, P. W.; WARING, G. L.; JULKUNEN-TIITTO, R.; TAHVANAINEN, J.; MOONEY, H. A. & CRAIG, T. P. 1989. Carbon-nutrient balance hypothesis in within-species phytochemical variation of *Salix lasiolepis*. *J. Chem. Ecol.*, 15: 1117-1131.
- ROTH, S. K. & LINDROTH, R. L. 1994. Effects of CO<sub>2</sub>-mediated changes in paper birch and white pine chemistry on gypsy moth performance. *Oecologia*, 98: 133-138.
- ROTH, S. K. & LINDROTH, R. L. 1995. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub>: effects on phytochemistry, insect performance and insect-parasitoid interactions. *Global Change Biol.*, 1: 173-182.
- RUFTY, T. W.; JACKSON, D. M.; SEVERSON, R. F.; LAM, J. J. & SNOOK, M. E. 1989. Alterations in growth and chemical constituents of tobacco in response to CO<sub>2</sub> enrichment. *J. Agric. Food Chem.*, 37: 552-555.
- RUNDEL, P. W.; SHARIFI, M. R. & GONZALEZ-COLOMA, A. 1994. Resource availability and herbivory in *Larrea tridentata*. In: *Plant-Animal Interactions in the Mediterranean-type Ecosystems* (M. Arianoutsou, R. H. Groves Eds.): 105-114. Kluwer Academic Publishers.
- STRAIN, B. R. & BAZZAZ, F. A. 1983. CO<sub>2</sub> and plants. The response of plants to rising levels of atmospheric carbon dioxide. In: *American Association for the Advancement of the Science. Selected Symposium # 84* (E. R. Lemon Ed.): 177-282. Westview Press, Boulder, Colorado.
- STUHLFAUTH, T.; KLUG, K. & FOCK, H. P. 1987. The production of secondary metabolites by *Digitalis lanata* during CO<sub>2</sub> enrichment and water stress. *Phytochemistry*, 26: 2735-2739.
- TRAW, M. B.; LINDRÖTH, R. L. & BAZZAZ, F. A. 1996. Decline in gypsy moth (*Lymantria dispar*) performance in an elevated CO<sub>2</sub> atmosphere depends upon host plant species. *Oecologia*, 108: 113-120.
- WALTERS, R. D.; COFFER, D. L. & SAMS, C. E. 1988. Fiber, nitrate, and protein content of *Amaranthus* accessions as affected by soil nitrogen application and harvest date. *Hortscience*, 23: 338-341.
- WARING, R. H.; MCDONALD, S. J. S.; LARSSON, S.; ERICSSON, T.; WIREN, A.; ARWIDSSON, E.; ERICSSON, A. & LOHAMMAR, T. 1985. Differences in chemical composition of plants grown at constant relative growth rates with stable mineral nutrition. *Oecologia*, 66: 157-160.
- YATES, J. L. & PECKOL, P. 1993. Effects of nutrient availability and herbivory on polyphenolics in the seaweed *Fucus vesiculosus*. *Ecology*, 74: 1757-1766.