

植物源 VOCs 及其对陆地生态系统碳循环的贡献

何念鹏, 韩兴国*, 潘庆民

(中国科学院植物研究所 植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

摘要:综述了近 20a 来国内外关于植物源 VOCs 的研究进展。分析了植物源 VOCs 主要组成成分、生理-生态基础, 以及影响植物 VOCs 释放速率的主要因素。重点探讨了植物源 VOCs 对陆地生态系统碳循环的潜在重要性, 提出一些值得关注的问题。
关键词:植物源 VOCs; 生物释放; C 循环; C 平衡; 生物地球化学循环; 异戊二烯; 单萜
文章编号:1000-0933(2005)08-2041-08 **中图分类号:**Q948 **文献标识码:**A

Volatile organic compounds emitted from vegetation and their contribution to the terrestrial carbon cycle

HE Nian-Peng, HAN Xing-Guo*, PAN Qing-Min (Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 2041~2048.

Abstract: Many investigations in the past decades have suggested that volatile organic compounds (VOCs) played an important role in tropospheric chemistry in the process of photochemical reaction with inorganic O_x, HO_x and NO_x. Most of researches about VOCs emitted from vegetation mainly focused on: (1) what are the role of VOCs emitted from vegetation to tropospheric chemistry and their mechanism? (2) Why do many plants emit VOCs, and what is their eco-physiological significance? (3) What are main environmental factors to control VOCs emission from plants and how? (4) At different time or space scales, how do the emission potential and pattern change? The authors drew briefly conclusions and new progress of above topics in this paper.

A substantial amount of carbon is emitted annually by terrestrial vegetation as VOCs, which is regarded as a loss of photosynthetically fixed carbon and important component of the carbon budget of the terrestrial biosphere. Up to date, the significance of VOCs, emitted from vegetation, to carbon loss for the regional or global carbon cycle is controversial. Due to uncertainties associated with vegetation VOCs emission, models of carbon cycle all considered that VOCs do not play an important role in the carbon balance, and omitted initially them. Recently, some researchers however pointed out that, while VOCs flux estimates are small in relation to net primary productivity (NPP) and gross primary productivity (GPP), the amount of carbon lost as VOCs emission can be highly related to net ecosystem productivity (NEP), especially in some vegetation types or specific regions.

Therefore, the authors here discussed emphatically the potential importance of VOCs emitted from vegetation to carbon cycle or carbon balance, and forecasted some important issues about VOCs in the future in China.

Key words: volatile organic compounds (VOCs); biogenic emission; carbon cycle; carbon balance; biogeochemical cycles; isoprene; monoterpene

VOCs (volatile organic compounds, 挥发性有机化合物) 具有很强的还原性, 可与 O_x、HO_x 和 NO_x 等多种物质进行化学反应, 在对流层光化学反应中具有重要作用^[1, 2]。每年, 陆地植被向大气中释放的 VOCs 约为 1.2 Pg C, 约占大气总 VOCs 的

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000018603)

收稿日期:2004-03-09; **修订日期:**2004-10-24

作者简介:何念鹏(1976~), 男, 四川人, 博士, 主要从事植物生态学和碳循环研究. E-mail: henp76@ibcas.ac.cn

* **通讯作者** Author for correspondence. E-mail: xghan@ibcas.ac.cn

Foundation item: Supported by the State Key Basic Research and Development Plan of China (No. G200019603)

Received date: 2004-03-09; **Accepted date:** 2004-10-24

Biography: HE Nian-Peng, Ph. D., mainly engaged in plant ecology and carbon cycle. E-mail: henp76@ibcas.ac.cn

90%,是近年来植物源 VOCs 受到人们广泛关注的主要原因^[3]。近 20a 来,国内外的研究主要集中在:(1) VOCs 在对流层光化学反应中的作用及其机理。(2) 植物释放(合成)VOCs 的生理-生态基础是什么?(3) 控制植物 VOCs 释放速率的主要因素及机理?(4) 不同时间、空间尺度下,植被源 VOCs 释放速率及释放格局如何变化?

所有生物体(living organism)均会产生和释放 VOCs,据估计植物释放的 VOCs 种类大于 10000 种。其中,异戊二烯、单萜等少数化合物挥发性很强,合成后很快就会释放到大气中,而大多数化合物的挥发性不强^[4~6]。植物源 VOCs 可大致分萜类化合物(terpenoid compounds)、其它 VOCs (other VOCs)两大类。萜类化合物又可分为单萜(含 5 个碳原子,以异戊二烯和甲基-丁烯醇为主)、单萜(含 10 个碳原子;以 α -松萜、 β -松萜等为主)和倍半萜(含 15 个碳原子;种类和数量均较少)。其它 VOCs 主要包括碳氢化合物(以烷烃、烯烃、芳香烃为主)及其氧化产物(以醇、醛、有机酸为主)。全球陆地植被每年向大气释放的 VOCs 约为 1.2 Pg C,其中异戊二烯 503 Tg C (44%)、单萜 127 Tg C (11%)、其它 VOCs 260 Tg C (22.5%)、其它活性碳化合物 260 Tg C (22.5%)^[3]。

植物释放到大气中的 VOCs,绝大多数最终会转化为 CO₂,进入陆地生态系统碳循环,是碳循环的组成要素之一。当前,一些科学家已经认识到植物源 VOCs 在碳循环(碳平衡)过程中的潜在重要性,开展了少量工作^[7~12]。但是,由于人们对植物源 VOCs 认识的局限性,当前的碳循环模型都未考虑植物源 VOCs^[13, 14]。鉴于植物源 VOCs 的巨大释放量,及其对全球变化(温度变化和土地利用变化)的高度敏感性,弄清植物源 VOCs 在碳素循环中的贡献,能帮助人们更好地了解碳循环的未来变化。本文首先介绍植物源 VOCs 生理-生态意义、控制因素及其机理,重点阐述了植物源 VOCs 在碳循环中的潜在重要性。

1 植物源 VOCs 的生理-生态意义

植物合成(释放) VOCs 需要消耗大量的物质和能量,应该具有重要的生理-生态意义。迄今为止,植物释放 VOCs 的机理及意义仍是一个极具争议的问题^[15]。

通常,植物源 VOCs 在叶绿体内合成,在一些特定器官内(主要是叶或茎)积累或释放。植物释放 VOCs,常被认为是一种防卫机制(即诱导抗性,induced resistance)。植物源 VOCs 对有害病原体、昆虫、草食动物具有威慑作用,还有利于植物的伤口愈合^[16, 17]。Nykänen 通过对 1980~2003 年发表数据的 Meta-分析指出:当植物受到伤害时,光合速率会上升(补偿作用),植物体内碳水化合物浓度降低,酚类化合物浓度会升高^[18]。当然,一些挥发性很强的 VOCs,能吸引传粉者、草食动物天敌,有时还具有与其它植物或生物体进行交流的功能^[19]。另外,通过对其它植物种子萌发、幼苗生长的抑制,一些植物源 VOCs 还具有化感作用(Allelopathy)^[20]。

近几年,科学家又提出新的假说:植物源 VOCs 有利于植物膜活性的维持,能提高植物对环境胁迫的适应能力^[21, 22]。首先,大多数植物源 VOCs 具有较强的还原性,能清除质膜和大分子物质表面的 OH⁻,防止过氧化^[23]。一方面,实验已表明异戊二烯能提高植物抗臭氧的能力^[24];另一方面,当受到臭氧胁迫时(ozone-fumigated),植物的 VOCs 释放能力增强,从而降低遭受过氧化伤害的可能性^[25]。另外,Sharkey 首次提出异戊二烯能提高植物耐热性(thermotolerance function)的假说^[26],随后的实验证实单萜能提高植物的耐热性^[21]。一些学者认为,随着植物叶片温度的升高,植物将合成更多的 VOCs(单萜或异戊二烯),替代光呼吸(photorespiration)来保护植物,降低植物在高温时易受到的光损伤(photodamage)^[27~30]。基于上述假说,最近人们还推测植物源 VOCs 将有助于植物适应全球变化或全球变暖^[31, 32]。

2 影响植物源 VOCs 释放的主要因素

植物源 VOCs 主要在叶绿体内合成,但迄今为止,其合成机理仍未弄清。当前,主要通过植物叶片-大气间的气体交换特征^[33],来分析影响植物释放 VOCs 的主要因子及机理。

除遗传、发育因素外,在时间(日、月)尺度上,多数植物源 VOCs 的释放速率受光照强度的影响很大^[34~37]。通常认为,异戊二烯合成酶的活性受叶绿体内 ATP 或 DMAPP(dimethylallyl pyrophosphate)浓度控制(主要通过碳素供应)^[38, 39],而光合电子转移(photosynthetic electron transport)又影响 ATP 或 DMAPP 的合成,因此,光合电子转移从物质和能量两个方面控制植物异戊二烯的合成(释放)速率^[38, 40]。Niinemets 提出用光合电子转移量来表征单萜合成酶的活性,进而表征植物的单萜合成(释放)能力;在环境胁迫或在环境因素变化较大时,该方法适用性较强^[41]。植物的异戊二烯释放速率与光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)关系密切。在无光照或低光照时,植物异戊二烯释放速率极低,随着光合有效辐射增大,异戊二烯的释放速率迅速增加,当 PAR 达到或超过 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,异戊二烯的释放速率达到相对稳定的状态^[42~44]。Owen 指出:地中海地区栎属植物(isoprene emitter)释放的所有 VOCs 都具有光依赖性(light-depending),而其它植物的 VOCs 释放,光依赖性变化较大^[45]。与异戊二烯不同,多数野外实验的结果表明:植物的单萜释放速率受 PAR 影响不大,主要是叶片内单萜合成酶的活性受 PAR 的影响不大^[3, 43, 46, 47]。但罗勒烯(ocimene)例外,其释放速率受 PAR 影响强烈^[45, 48]。植物单萜合成速率与光电子转移量成正相关,但释放速率与光合速率却不是正相关,主要原因可能是低温时单萜的挥发性很低^[49]。

温度是影响植物源 VOCs 释放的另一个重要因素。叶片温度直接影响异戊二烯合成酶的活性,从而使温度变化对异戊二烯

的释放速率影响很大^[27, 39, 50~52]。随着环境温度升高,植物的异戊二烯释放速率不断增大,但当温度超过 40℃,释放速率下降。植物叶片的光合作用受到抑制,碳供应不足,是异戊二烯释放速率快速下降的主要原因^[42, 53](图 1)。在短期^[42, 45, 46]或月际尺度^[54]上,植物的异戊二烯释放速率都明显地受到温度的影响。同样,温度变化也直接影响单萜合成酶的活性,随着温度升高,植物释放单萜的速率增大^[35, 42, 55, 56]。温度变化还影响光合电子转移,当温度超过 30℃,许多植物的单萜释放速率会下降^[45, 56]。除罗勒烯(ocimene)外,地中海地区栎属^[48]、松属^[45]等许多植物的单萜释放速率受温度控制,受 PAR 等因素的影响较小。总的来说,多数研究者认为:温度是单萜(合成)释放的支配性因素,控制着植物的单萜释放速率,单萜释放速率与温度变化呈较好的指数关系;随着温度的升高,植物的单萜释放速率会迅速增大^[3, 35, 43, 46, 47, 57]。

除光照强度和温度外,许多环境因子对植物的 VOCs 释放速率都具有一定的影响。相对湿度与桉树、白杨的 VOCs 释放速率呈线性关系,RH 增加 10%,植物的 VOCs 释放速率可增加 2.36%^[42, 58]。环境 CO₂ 浓度对植物的 VOCs 释放速率也有一定的影响。在环境 CO₂ 浓度低时(<100 mL/m³),植物的 VOCs 释放速率随 CO₂ 浓度升高而增加;当 100 mL/m³< CO₂< 600mL/m³ 时,植物 VOCs 释放速率相对稳定;当 CO₂> 600mL/m³,植物 VOCs 释放速率逐渐降低^[41]。关于大气 CO₂ 升高对植物的 VOCs 释放速率的影响,仍存在较大的争议,是未来一段时间的研究热点。当前研究表明:CO₂ 浓度升高,对一些植物所释放的 VOCs 种类组成具有影响^[59],但 CO₂ 倍增对植物的 VOCs 释放速率影响不大^[59]。因此,环境 CO₂ 浓度变化对植物的 VOCs 释放速率的影响相对较小。气孔是植物释放异戊二烯的主要通道,但实验结果却表明,气孔导度变化对植物的 VOCs 释放速率影响不大^[45]。随着叶片气孔导度的下降,胞间异戊二烯浓度上升,叶片内外的异戊二烯浓度差会增大,可缓解由气孔阻力增大对异戊二烯释放的抑制效果,从而使气孔导度变化对植物的异戊二烯释放速率影响力下降^[61]。另外,气孔不是单萜释放的主要通道,气孔导度对植物的 VOCs 释放速率影响相对较小^[43, 58]。

干扰(扰动、胁迫)和伤害在自然界中普遍存在,会对植物的 VOCs 释放速率产生明显的影响。当暴露在高浓度 O₃ 环境中,植物的 VOCs 释放速率会明显加快^[25],松树的单萜释放速率可增加 40%,倍半萜释放速率也会增加。但是,也有实验表明:O₃ 浓度升高,对樟子松(*Pinus sylvestris*)和意大利石松(*Picea abies*)的单萜释放速率影响不大^[62]。在氧气不足时,植物的 VOCs 释放速率会明显增加^[63]。受短期水份胁迫时,刺叶栎(*Quercus ilex*)的 VOCs 释放速率会显著增加,但长期水分胁迫又会使 VOCs 释放速率增速减缓^[64, 65]。许多植物叶片在风干、衰老、霜冻过程中,C5 和 C6 化合物释放量会增加^[65, 66]。动物、昆虫、草食动物取食^[60]、放牧^[67]均会增加植物的 VOCs 释放速率,增加幅度因物种、受损叶的比例而有所差异。道格拉斯冷杉(Douglas-fir)受到 11%和 25%损伤时,单萜释放速率分别增加 1.6 倍和 2.5 倍;意大利石松叶片受伤后,单萜释放速率会明显提高^[24]。

3 植物源 VOCs 在 C 循环的贡献

植物源 VOCs 是植物次生代谢产物,其碳元素源于光合作用,是陆地生态系统碳素循环的组成要素之一^[7]。但是,由于植物源 VOCs 的释放量相对较小,稳定性差,测试技术要求高,长期以来,其在碳循环中的作用(贡献)并未受到重视。在比较流行的碳循环模型中,都未考虑植物所释放的 VOCs^[14]。本文简要介绍这方面的研究进展。

3.1 植物个体水平

植物源 VOCs 对 C 循环的贡献,用植物释放 VOCs 的碳量与光合作用固定碳量的相对比值来表示^[7, 9]。植物的光合速率与 VOCs 释放速率的变化规律类似,随着环境温度的升高,二者都有增加的趋势。但是,植物的 VOCs 释放速率增加更明显,温度饱和点也更高(图 1),因此,植物源 VOCs 对碳平衡的贡献随温度的增加而增加。在光合作用的最适温度时(约 20℃),桉树释放异戊二烯所消耗的碳小于净光合作用所固定碳的 1%,当温度接近 40℃时,VOCs 消耗的碳超过净光合固定碳的 10%^[42, 44]。植物源 VOCs 对碳平衡的贡献具有较强的日变化,橡树释放的 VOCs 贡献率在 0.1%~8%间变化^[68]。植物源 VOCs 对碳平衡的贡献还因物种而异,最高的刺叶栎可达到 1.95%(表 1)。在季节尺度上,植物源 VOCs 的贡献率也呈季节性波动,随着温度升高,贡献率增加,通常夏季贡献率最高^[9]。

另外,各种干扰、胁迫或伤害,会显著提高植物的 VOCs 释放能力,从而增加植物源 VOCs 在碳循环中的贡献率。水分胁迫可使葛(*Pueraria lobata*)释放的 VOCs 占其光合作用同化碳素的 20%^[73],*Cistus albidus* 达到 10%^[64]。受温度胁迫时,刺叶栎

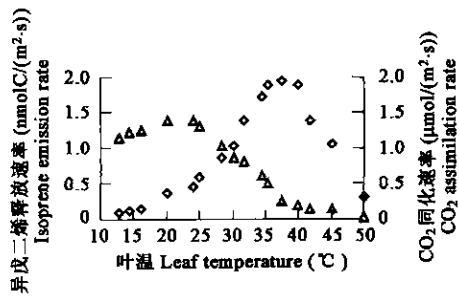


图1 桉树的异戊二烯释放(菱形)、CO₂ 同化(三角形)速率随温度的变化^[42]

Fig. 1 Variance of isoprene emission rate (diamonds) and CO₂ assimilation rate (triangle) with leaf temperature^[42]

释放的 VOCs 可占其光合作用同化碳素的 20%^[48]。因此,考虑到各种干扰因素,植物源 VOCs 在碳循环中的贡献将更大。

3.2 生态系统水平

不同陆地生态系统的 VOCs 释放速率(量)差异很大,通过 VOCs 形式损失碳的比例也不同。约有三分之一的植物具有较强的 VOCs 释放能力,生态系统的物种组成是影响 VOCs 贡献率的重要原因^[74~77]。Kesselmeier^[9]的研究表明:通过释放 VOCs,温带森林所损失的碳约占其全年 GPP 的 0.45%,考虑到植物和土壤的呼吸作用,VOCs 形式损失的碳约占其 NEP 的 3%;热带森林约为 GPP 的 0.54%,NEP 的 3.4%。热带雨林如转化为单一的人工林,如桉树林、棕榈林,这些人工树种以释放异戊二烯为主,可使该生态系统的异戊二烯年释放量超过 60 g C m⁻²,加上植物释放的其它 VOCs,植物每年释放的 VOC 可超过 100 g C m⁻²^[3]。植物以释放 VOCs 形式损失的碳,将超过该人工林 NEP 的 50%,可见植物源 VOCs 在特定生态系统碳循环中的贡献相当大。通过对内蒙古温带典型草地植被 VOCs 释放速率的测定,结合模型模拟,稳定草地生态系统以 VOCs 形式损失的碳约占 GPP 的 0.20%、NEP 的 2.22%。因此,通过 VOCs 形式损失的碳素相对于生态系统 GPP (或 NPP) 来说相对较小,但与 NEP 相比,其作用又不容忽视,尤其是在一些特殊的生态系统中,它具有相当重要的意义。

3.3 区域水平或全球水平

在估测区域或全球碳循环(平衡)过程中,模型模拟是主要的手段。1980~1994 年间,亚马逊河流域 GPP 年均约为 5 Pg C,通过异养呼吸(heterotrophic respiration)释放 4.8 Pg C,其 NEP 从释放 0.2 Pg C 到吸收 0.7 Pg C 间变化,NEP 年均均为吸收 0.2 Pg C^[8]。Guenther 等的实验表明该地区每年释放的 VOCs 大于 0.2 Pg C^[3],表明植物源 VOCs 在该地区碳循环过程中具有相当重要的作用。IPCC 报道^[10]的热带森林 NEP 变化范围为 0.7~5.9 t C hm⁻² a⁻¹,其它报道给出的 NEP 和 GPP 分别为 5.6 t C hm⁻² a⁻¹和 36 t C hm⁻² a⁻¹^[78,79],该地区释放的植物源 VOCs 约为 0.19 t C hm⁻² a⁻¹^[3]。因此,通过 VOCs 形式释放碳素约占其 GPP 的 0.54%、NEP 的 3.4%。也有报道称热带雨林 NEP 为 0.71 (±0.34) t C hm⁻² a⁻¹,据此计算,以植物源 VOCs 形式损失的碳素占其 NEP 的 27%。全球 NEP 估计为 1.4~15.5 Pg C^[10],植物释放的异戊二烯约为 0.5 Pg C,约有 3.5%~39%的碳通过异戊二烯释放到大气^[9]。因此,对热带雨林(3.4%~27%)和全球(3.5%~36%),植物源 VOCs 与 NEP 具有相似的重要性。如果考虑到植物释放的其它 VOCs,陆地植物每年释放的 VOCs 可形成 1 Pg CO₂,植物源 VOCs 对碳循环的影响会更大。植物源 VOCs 在全球 GPP (40~78 Pg C)^[80]中的比例较小,但对其 NEP、大气 CO₂ 净增量(3.3 Pg C)以及“失去的汇”(missing sink, 1.8 Pg C)^[78]又具有重要的意义。

另外,土地利用变化对植物的 VOC 释放速率也具有重要的影响。如森林砍伐后形成的次生林,具有更强的 VOCs 释放能力^[44, 81~83];全球变暖会显著地增加植物的 VOCs 释放能力^[3, 84]。Guenther 等提出:温度增加 2 ℃,全球植物释放的 VOCs 将增加 25%^[3];Constable 等提出:温度增加 4 ℃,降雨量增加 10%,芬兰森林释放的 VOCs 会增加 17%^[84]。土地利用变化和气候变化将会增加植物源 VOCs 的释放量,从而对一些痕量气体的空间分布、全球生物地球化循环形成严重的干扰^[85]。因此,全球变化的大背景下,植物源 VOCs 对碳循环的作用还可能增强。

4 研究展望

20 世纪 80 年代以来,国外兴起了对植物源 VOCs 的研究热潮。受仪器设备、分析手段等的制约,国内的相关研究相对滞后。总的来说,对植物源 VOCs 的研究还未深入,仍有许多疑问和争议尚待解决。考虑到植物源 VOCs 在大气光化学反应中的作用,弄清中国典型植被的 VOCs 释放量及释放格局,对解决当前严重的大气污染具有重要意义。

植物源 VOCs 在碳平衡(循环)中的作用如何?是一个较新的科学问题,国外的研究也是试探性的,野外实测数据极其缺乏。我们应针对中国的典型植被开展野外测试工作,弄清较小尺度上植物源 VOCs 对碳平衡的贡献。当条件成熟时,再结合当前的碳循环模型,力争在碳循环模型中纳入植物源 VOCs,完善或发展新的碳循环模型。鉴于植物源 VOC 对大气中多种元素的生物地球化学循环的影响,以及它对全球变化的高度敏感性,创建新的碳循环模型(包含植物源 VOCs),可以更全面地描述碳

表 1 物种水平植物源 VOCs 与光合作用的比例

Table 1 Proportional of VOCs related to photosynthetically fixed carbon in species level

物种 Species	地点 Site	排放类型 Emitter type	VOC/NPP ^① (%)	VOC/GPP ^① (%)	来源 Source
<i>Rosmarinus officinalis</i>	CP	MT	0.067	—	[69]
<i>Pistacia lentiscus</i>	CP	MT	0.015	—	[69]
<i>Myrtus communis</i>	CP	ISO	0.34	—	[69]
<i>Erica arborea</i>	CP	ISO	0.32	—	[69]
<i>Quercus ilex</i>	CP	MT	1.31	1.15	[70]
<i>Quercus ilex</i>	MP	MT	1.95	1.72	[71]
<i>Quercus pubescens</i>	MP	ISO	1.29	1.16	[70]
<i>Quercus agrifolia</i>	MP	ISO	0.51	—	[71]
<i>Pinus pinea</i>	CP	MT	0.14	0.11	[70]
<i>Hymenaea courbaril</i>	RO	ISO	1.62	1.49	[72]
<i>Apeiba tibourbou</i>	RO	MT	0.1	0.095	[72]

CP, Castelporziano in Italy; MP, Montpellier in southern France; RO, Rondonia, Amazonia, Brazil; MT, 单萜释放类型 monoterpenes emission type; ISO, 异戊二烯释放类型 isoprene emission type; ① 数据是原文数据的平均值 Data are mean value derived from sources

循环的未来变化^[3, 14]。当然,这将是一个极具挑战性的题目,同时又蕴含着巨大的创新机会。

References:

- [1] Atkinson R. Atmospheric chemistry of VOCs and NO_x. *Atmos Environ.*, 2000, **34**: 2061~2101.
- [2] Atkinson R, Arey J. Gas-phase tropospheric chemistry of biogenic volatile organic compounds: a review. *Atmos. Environ.*, 2003, **37** (Sup.) No. 2: S197~219.
- [3] Guenther A, Hewitt C, Erickson D, *et al.* A global model of natural volatile organic compound emissions. *J. Geophys. Res.*, 1995, **100**: 8873~8892.
- [4] Kesselmeier J, Staudt M. Biogenic volatile organic compounds (VOC): an overview on emission, physiology and ecology. *J. Atmos. Chem.*, 1999, **33**: 23~88.
- [5] Guenther A, Geron C, Pierce T, *et al.* Natural emissions of non-methane volatile organic compounds, carbon monoxide, and oxides of nitrogen from North America. *Atmos. Environ.*, 2000, **34**: 2205~2230.
- [6] Lerdau M, Guenther A, Monson R. Plant production and emission of volatile organic compounds. *Bioscience*, 1997, **47**: 373~383.
- [7] Guenther A. The contribution of reactive carbon emissions from vegetation to the carbon balance of terrestrial ecosystem. *Chemosphere*, 2002, **49**: 837~844.
- [8] Tian H, Melillo J, Kicklighter D, *et al.* Effect of inter-annual climate variability on carbon storage in Amazonian ecosystems. *Nature*, 1998, **396**: 664~667.
- [9] Kesselmeier J, Ciccioli P, Kuhn U, *et al.* Volatile organic compound emissions in relation to plant carbon fixation and the terrestrial carbon budget. *Global Biogeochem. Cycles*, 2002, **16** (4): (73) 1~9.
- [10] IPCC. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide, in climate change. The scientific basis, contribution of working group I to the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change. In: J. T. Houghton *et al.* eds., 2001. 183~237.
- [11] Fesenfeld F, Calvert J, Fall R, *et al.* Emission of volatile organic compounds from vegetation and the implications for atmospheric chemistry. *Global Biogeochem. Cycles*, 1992, **6**: 389~430.
- [12] Clark D A, Brown S, Kicklighter D W, *et al.* Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecol. Appl.*, 2001, **11**: 371~384.
- [13] Crutzen P J, Fall R, Gallbally I, *et al.* Parameters for global ecosystem models. *Nature*, 1999, **399**: 535.
- [14] Tian H, Melillo J, Kicklighter D, *et al.* Parameters for global ecosystem models-reply. *Nature*, 1999, **399** (6736): 536.
- [15] Loreto F. Emission of isoprenoids by plants: Their role in atmospheric chemistry, response to the environment, and biochemical pathways. *J. Environ. pathol. Tax. Onc.*, 1997, **16**: 119~124.
- [16] Krause S C, Raffa K F. Comparison of insect, fungal, and mechanically induced defoliation of larch: effects on plant productivity and subsequent host susceptibility. *Oecologia*, 1992, **90**: 411~416.
- [17] Wold E N, Marquis R J. Induced defense in white oak: effects on herbivores and consequences for the plant. *Ecology*, 1997, **78**: 1356~1369.
- [18] Nykänen H, Koricheva J. Damage-induced changes in woody plants and their effects on insect herbivore performance: a meta-analysis. *Oikos*, 2004, **104**: 247~268.
- [19] Peñuelas J. Terpenoids: a plant language. *Trends Ecol. Evol.*, 1995, **10**: 289.
- [20] Yan X F. Ecology of plant secondary metabolism. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2001, **25**: 639~640.
- [21] Loreto F, Forster A, Durr M, *et al.* On the monoterpene emission under heat stresses and on the increased thermotolerance of leaves of *Quercus ilex* fumigated with selected monoterpenes. *Plant Cell Environ.*, 1998 b, **21**: 101~107.
- [22] Cui X Y, Zhao G D, Liu S R. Phytogenic isoprene and its ecological significance. *Chinese Journal Application Ecology*, 2002, **13**(4): 505~509.
- [23] Rao M V, Koch J R, Davis K R. Ozone: A tool for probing programmed cell death in plants. *Plant Mol. Bio.*, 2000, **44**: 345~358.
- [24] Loreto F, Nascetti P, Graverini A, *et al.* Emission and content of monoterpenes in intact and wounded needles of the Mediterranean Pine, *Pinus pinea*. *Funct. Ecol.*, 2000, **14**: 589~595.
- [25] Llusà J, Peñuelas J, Gimeno B S. Seasonal and species-specific response of VOC emissions by Mediteranean woody plant to elevated ozone concentrations. *Atmos. Environ.*, 2002, **36**: 3931~3938.
- [26] Sharkey T D, Singaas E L. Why plants emit isoprene. *Nature*, 1995, **374**: 769.
- [27] Singaas E L, Sharkey T D. The regulation of isoprene emission responses to rapid leaf temperature fluctuations. *Plant Cell Environ.*, 1998, **21**: 1181~1188.

- [28] Kerstiens G, Possell M. Is competence for isoprene emission related to the mode of phloem loading? *New Phytol.*, 2001, **152**: 365~374.
- [29] Peñuelas J, Llusà J. Linking photorespiration, monoterpenes and thermotolerance in *Quercus*. *New Phytol.*, 2002, **155**: 227~237.
- [30] Monson R K. The many faces of plant carbon relations: forging an ecophysiological identity in the age of human influence. *New Phytol.*, 2003, **157**: 167~173.
- [31] Rennenberg R, Schnitzler. VOCs - helping trees withstand global change. *New phytol.*, 2002, **155**: 197~203
- [32] Peñuelas J, Llusà J. BVOCs: plant defense against climate warming? *Trends Plant Sci.*, 2003, **8**: 105~109.
- [33] Wildermuth M C, Fall R. Biochemical characterization of stromal and thylakoid-bound isoforms of isoprene synthase in willow leaves. *Plant Physiol.*, 1998, **116**: 1111~1123.
- [34] Loreto F, Ciccioli P, Brancaleoni E, *et al.* A hypothesis on the evolution of isopreneoid emission by oaks based on the correlation between emission type and *Quercus taxonomy*. *Oecologia*, 1998 a, **115**: 302~305.
- [35] Lerdau M, Gray D. Ecology and evolution of light-dependent and light-independent phytogetic volatile organic carbon. *New Phytol.*, 2003, **157**: 199~211.
- [36] Mu Y J, Song W Z, Zhang X S, *et al.* Study on emissions of isoprene from deciduous and broadleaf trees. *Environmental Chemistry*, 1999, **18**(1): 21~27.
- [37] Wang X K, MU Y J, Ouyang Z Y, *et al.* Study on emission of isoprene from major plants living in Taohu basin. *Chinese Bulletin of Botany*, 2002, **19**(2): 224~230.
- [38] Loreto F, Sharkey T D. On the relationship between isoprene emission and photosynthetic metabolites under different environmental conditions. *Planta*, 1993, **189**: 420~424.
- [39] Wolfertz M, Sharkey T D, Boland W, *et al.* Biochemical regulation of isoprene emission. *Plant Cell Environ.*, 2003, **26**: 1357~1364.
- [40] Niinemets ü, Tenhunen J D, Harley P C, *et al.* A model of isoprene emission based on energetic requirements for isoprene synthesis and leaf photosynthetic properties for *Liquidambar* and *Quercus*. *Plant Cell Environ.*, 1999, **22**: 1319~1335.
- [41] Niinemets ü, Seufert G, Steinbrecher R, *et al.* A model coupling foliar monoterpene emissions to leaf photosynthetic characteristics in Mediterranean evergreen *Quercus* species. *New Phytol.*, 2002 b, **153**: 257~275.
- [42] Guenther A, Monson R K, Fall R. Isoprene and monoterpene emission rate variability: observations with eucalyptus and emission rate algorithm development. *J. Geophys. Res.*, 1991, **96**: 10799~10808.
- [43] Guenther A B, Zimmerman P R, Harley P C. Isoprene and monoterpene emission rate variability: Model evaluations and sensitivity analyses. *J. Geophys. Res.*, 1993, **98**: 12609~12617.
- [44] Nunes T V, Pio C A. Emission of Volatile organic compounds from Portuguese eucalyptus forests. *Global Change Sci.*, 2001, **3**: 239~248.
- [45] Owen S W, Harley P, Guenther A, *et al.* Light dependency of VOC emission from selected Mediterranean plant species. *Atmos. Environ.*, 2002, **36**: 3147~3159.
- [46] Sabillón D, Cremades L V. Diurnal and seasonal variation of monoterpene emission rates for two typical Mediterranean species (*Pinus pinea* and *Quercus ilex*) from field measurements- relationship with temperature and PAR. *Atmos. Environ.*, 2001, **35**: 4419~4431.
- [47] Komenda M, Koppmann R. Monoterpene emission from Scots pine (*Pinus sylvestris*): Field studies of emission rate variability. *J. Geophys. Res.*, 2002, **107**: (ACH 1) 1~13.
- [48] 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.*, 1998, **21**: 385~395.
- [49] Niinemets ü, Hauff K, Bertin N, *et al.* Monoterpene emissions in relation to foliar photosynthetic and structural variables in Mediterranean evergreen *Quercus* species. *New Phytol.*, 2002 a, **153**: 243~256.
- [50] Monson R K, Jaeger C H, Adams W W, *et al.* Relationships among isoprene emission rate, photosynthesis, and isoprene synthase activity as influenced by temperature. *Plant Physiol.*, 1992, **98**: 1175~1180.
- [51] Lehning A, Zimmer I, Steinbrecher R, *et al.* Isoprene synthase activity and its relation to isoprene emission in *Quercus robur* L. leaves. *Plant Cell Environ.*, 1999, **22**: 495~504.
- [52] Kuzma J, Fall R. Leaf isoprene emission rate is dependent on leaf development and the level of isoprene synthase. *Plant Physiol.*, 1993, **101**: 435~440.
- [53] Singaas E L, Sharkey T D. The effects of high temperature on isoprene synthesis in oak leaves. *Plant Cell Environ.*, 2000, **23**: 751~757.
- [54] Pétron G, Harley P, Greenberg J, *et al.* Seasonal temperature variations influence isoprene emission. *Geophys Res. Lett.*, 2001, **28**:

1707~1710.

- [55] Kim J C. Factors controlling natural VOC emission in a southeastern US pine forest. *Atmos. Environ.*, 2001, **35**: 3279~3292.
- [56] Loreto F, Fischbach R J, Schnitzler J P, *et al.* Monoterpene emission and monoterpene synthase activities in the Mediterranean evergreen oak *Quercus ilex* L. grown at elevated CO₂ concentrations. *Global Change Biol.*, 2001, **7**: 709~717.
- [57] He C R, Murray F, Lyons T. Monoterpene and isoprene emissions from 15 Eucalyptus species in Australia. *Atmos. Environ.*, 2000, **34**: 645~655.
- [58] Monson R, Fall R. Isoprene emission from Aspen leaves, influence of environment and relation to photosynthesis. *Plant Physiol.*, 1989, **90**: 267~274.
- [59] Kreuzwieser J, Cojocariu C, Jüssen V, *et al.* Elevated atmospheric CO₂ causes seasonal changes in carbonyl emissions from *Quercus ilex*. *New Phytol.*, 2002, **154**: 327~333.
- [60] Vuorinen T, Reddy G V P, Nerg A M, *et al.* Monoterpene and herbivore-induced emission from cabbage plants grown at elevated atmospheric CO₂ concentration. *Atmos. Environ.*, 2004, **38**: 675~682.
- [61] Fall R, Monson R K. Isoprene emission rate in relation to stomatal distribution and stomatal conductance. *Plant Physiol.*, 1992, **100**: 987~992.
- [62] Kainulainen P, Holopainen J K, Holopainen T. The influence of elevated CO₂ and O₃ concentrations on Scots pine needles: changes in starch and secondary metabolism over three exposure years. *Oecologia*, 1998, **114**: 455~460.
- [63] Fukui Y, Doskey P V. Air-surface exchange of nonmethane organic compounds at a grassland site: seasonal variations and stressed emissions. *J. Geophys. Res.*, 1998, **103**: 13153~13168.
- [64] Llusà J, Peñuelas J. Change in terpene content and emission in potted Mediterranean woody plants under severe drought. *Can. J. Bot.*, 1998, **76**: 1366~1373.
- [65] Bertin N, Staudt M. Effect of water stress on monoterpene emission from young potted holm oak (*Quercus ilex* L.) trees. *Oecologia*, 1996, **107**: 456~462.
- [66] Fall R, Karl T, Jordan A, *et al.* Biogenic C₅ VOCs: release from leaves after freeze-thaw wounding and occurrence in air at a high mountain observatory. *Atmos. Environ.*, 2001, **35**: 3905~3916.
- [67] Litvak M, Madronich S, Monson R K. Herbivore-induced monoterpene emission from coniferous forests: Potential impact on local tropospheric chemistry. *Ecol. Appl.*, 1999, **9**: 1147~1159.
- [68] Harley P, Guenther A, Zimmerman P. Environmental controls over isoprene emission in deciduous oak canopies. *Tree Physiol.*, 1997, **17**(11): 705~714.
- [69] Hansen U, Eijk J V, Bertin N, *et al.* Biogenic emissions and CO₂ gas exchange investigated on four Mediterranean shrubs. *Atmos Environ.*, 1997, **31**: 157~166.
- [70] Kesselmeier J. Emission of short chained organic acids, aldehydes and monoterpenes from *Quercus pinea* in relation to physiological activities, carbon budget and emission algorithms. *Atmos. Environ.*, 1997, **31**: 119~134.
- [71] Kesselmeier J, Bode K, Schäfer L, *et al.* Simultaneous field measurements of terpene and isoprene emissions from two dominant Mediterranean oak species in relation to a North American species. *Atmos. Environ.*, 1998, **32**: 1947~1953.
- [72] Kuhn U, Rottenberger S, Biesenthal T, *et al.* Isoprene and monoterpene emissions of Amazonian tree species during the wet season: direct and indirect investigations on controlling environmental functions. *J. Geophys. Res.*, 2002, **107**(D20): 8071.
- [73] Sharkey T D, Loreto F. Water stress, temperature, and light effects on the capacity for isoprene emission and photosynthesis of Kudzu leaves. *Oecologia*, 1993, **95**: 328~333.
- [74] Rasmussen R A, Khalil M A K. Isoprene over the Amazon basin. *J. Geophys. Res.*, 1988, **93**(D2): 1417~1421.
- [75] Harley P C, Monson R K. Ecological and evolutionary aspects of isoprene emission from plants. *Oecologia*, 1999, **118**: 109~123.
- [76] Guenther A, Otter L, Zimmerman P, *et al.* Biogenic hydrocarbon emission from southern African savannas. *J. Geophys. Res.*, 1996, **101**: 25859~25865.
- [77] Keller M, Lerdau M. Isoprene emission from tropical forest canopy leaves. *Global Biogeochem. Cycles*, 1999, **13** (1): 19~29.
- [78] Malhi Y, Baldocchi D, Jarvis P. The Carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant Cell Environ.*, 1999, **22**: 715~740.
- [79] Caswell F E. Seasonality in CO₂ and H₂O flux at an eastern Amazonian rain forest site in Brazil. *J. Geophys. Res.*, 2002, **107** (D20): 8076.
- [80] Melillo J, McGuire A, Kichlighter D, *et al.* Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 1993, **363**: 234~240.

[81] Guenther A, Archer S, Greenberg J, *et al.* Biogenic hydrocarbon emissions and landcover/climate change in a subtropical savanna. *Physics Chemistry Earth* (B), 1999, **24**: 659~667.

[82] Klinger L, Grenberg J, Guenther A, *et al.* Patterns in volatile organic compound emissions along a savanna-rainforest gradient in central Africa. *J. Geophys. Res.*, 1998, **103**: 1443~1454.

[83] Li Q J, Klinger L F. The correlation between the volatile organic emissions and the vegetation succession of the ecosystems in different climate zones of china. *Acta Botanica Sinica*, 2001, **43**(10): 1065~1071.

[84] Constable J, Guenther A, Schimel D, *et al.* Modeling changes in VOC emission in response to climate change in the continental united states. *Global Change Biol.*, 1999, **5**: 791~806.

[85] Kellomäki S, Rouvinen I, Peltola H. Impact of global warming on the tree species composition of boreal forests in Finland and effects on emissions of isopreneoids. *Global Change Biol.*, 2001, **7**: 531~544.

参考文献:

[20] 阎秀峰. 植物次生代谢生态学. 植物生态学报, 2001, **25**(5): 639~640.

[22] 崔骁勇, 赵广东, 刘世荣. 植物源异戊二烯及其生态意义. 应用生态学报, 2002, **13** (4): 505~509.

[36] 牟玉静, 宋文质, 张晓山, 等. 落叶阔叶树异戊二烯排放研究. 环境化学, 1999, **18** (1): 21~27.

[37] 王效科, 牟玉静, 欧阳志云, 等. 太湖流域主要植物异戊二烯排放研究. 植物学通报, 2002, **19** (2): 224~230.

[83] 李庆军, Klinger L F. 中国不同气候带植被挥发性有机化合物能量与生态系统演替的相关性. 植物学报, 2001, **43** (10): 1065~1071.