植物生态学报 2005, 29 (3) 487～496
Acta Phytoecologica Sinica

陆地生态系统植物挥发性有机化合物的排放及其生态学功能研究进展

王永峰[1,2] 李庆军[1*]
(1 中国科学院西双版纳热带植物园,云南勐腊 666303) (2 中国科学院研究生院,北京 100039)

摘 要 综述了国内外生物源挥发性有机化合物(Biological volatile organic compounds, BVOCs)研究现状及未来的研究方向,侧重介绍了陆地生态系统中植物排放BVOCs的种类、生物学功能及其对大气化学过程的影响。BVOCs按其化学结构以及在大气中的滞留时间可以分为4类:异戊二烯、单萜、其它活性BVOCs和其它次活性BVOCs。不同的植物类群排放不同的BVOCs种类并具有不同的排放特性,环境条件对植物不同BVOCs的排放影响也不同。BVOCs作为有机物质被排放到体外,从植物能量代谢的角度来讲要消耗一部分植物光合作用产物从而降低植物的生产力,因此推测植物排放BVOCs具有一定的生理学或者生态学的功能。其中比较成熟的假说是抗热胁迫假说,其次是抗氧化假说,也有一些其它假说例如促氮同化假说等。但这些假说都还缺乏直接的有力证据,有待更多的研究来支持。BVOCs被排放到大气中对大气化学过程的影响更是科学家关注的问题,BVOCs对大气的影响一方面是在大气对流层中促进臭氧(O_3)的形成,造成环境污染,另一方面BVOCs通过对大气中的OH自由基和臭氧等氧化物浓度的调整而影响到大气中甲烷等温室气体的平衡,对大气温室效应具有间接的贡献。我国在BVOCs的研究上也做了大量的工作,包括分析鉴定了一些植物排放的BVOCs,探讨了环境因子对植物BVOCs排放速率的影响,从不同尺度估测了BVOCs的排放量等等。今后对BVOCs的研究将会集中在以下几个方面:1) 进一步研究不同植物类群释放的BVOCs种类及其它们在大气中的理化性质;2) 继续探讨植物排放BVOCs的合成与代谢途径及其生物学功能;3) 研究BVOCs对大气化学过程的作用,以及区域植被变化对BVOCs排放格局进而对区域乃至全球环境变化的影响; 4) 加强对一些研究比较薄弱的生态系统例如在热带地区所进行的BVOCs研究工作;5) 进一步建立和完善BVOCs排放的理论模型,以模拟不同陆地生态系统BVOCs排放的时空动态。

关键词 异戊二烯 萜烯 臭氧 大气化学 环境胁迫 气候 全球变化

BVOCs EMITTED FROM PLANTS OF TERRESTRIAL ECOSYSTEMS AND THEIR ECOLOGICAL FUNCTIONS

WANG Yong-Feng[1,2] and LI Qing-Jun[1*]
(1 *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan* 666303, China)
(2 *Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100039, China)

Abstract The classification, biological functions and the ecological roles in the atmospheric chemical processes of biogenic volatile organic compounds (BVOCs) emitted from plants of terrestrial ecosystems are summarized in this paper. BVOCs are grouped according to their structure and atmospheric lifetime into four categories: isoprenes, monoterpenes, other reactive BVOCs and other less reactive BVOCs. BVOCs are emitted from a diverse array of plants, and these emissions are affected by environmental factors and the chemical traits and synthesis mechanisms of different BVOCs. From a plant energetic standpoint, BVOC emissions may substantially reduce the amount of carbon that is fixed by vegetation and consequently may strongly affect plant productivity. Why plants give off such a relevant amount of resources is still a matter of debate. The most accepted opinion is the Thermotolerance Hypothesis, which states that isoprenes protect photosynthesis from damage caused by high leaf temperatures. Thylakoid membranes become leaky at moderately high temperatures, and isoprene could reside in thylakoid membranes for a time and enhance hydrophobic interactions. The second common hypothesis is that BVOCs serve as an antioxidant in leaves due to the rapid reaction of isoprenes with ozone and hydroxyl radicals. BVOCs play an important role in some ecological processes, such as deterring herbivores and attracting pollinators. More recently, isoprenes emitted by plants are thought to be associated

收稿日期: 2004-06-02 接受日期: 2004-12-14
基金项目: 国家自然科学基金项目(40075027)和国家杰出青年科学基金(30225007)
*通讯作者 Author for correspondence E-mail: qjlixtbg@bn.yn.cninfo.net

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

with the enhancement of nitrogen assimilation from the atmosphere. This idea is based on the fact that early successional forest communities emit large amounts of isoprenes as a means for converting nitric oxide (NO) emitted by soils to available forms of nitrogen, such as nitrogen dioxide (NO_2), nitric acid (HNO_3), and various organic nitrates in the canopy atmosphere, which are assimilated by plants. In spite of all these hypotheses, the biological function of BVOCs still is unclear due to the lack of direct evidence. BVOCs also play an important role in atmospheric chemical processes. In the presence of NOx, BVOCs react in the atmosphere to form tropospheric ozone, an important pollutant in the atmosphere. These reactions may also cause a decrease in the concentration of the hydroxyl radical (OH) which could lead to the accumulation of methane and other greenhouse gases. A further consequence of these reactions is the formation of secondary organic aerosol particles, which has an influence on the regional climate as well as on the atmospheric environment. Compared with other areas, research on BVOCs in China is in its beginning state, but some basic work has been conducted. The work includes the identification of BVOCs emitted from some important plants and factors influencing their emission, BVOC flux at different scales and in various ecosystems, and ozone concentrations in some areas, which are thought to be related to BVOC emissions. In the future, research on BVOCs should focus on the following aspects: 1) BVOC surveys from different plant groups and their chemical and physical properties in the atmosphere; 2) The biosynthesis and metabolic mechanisms of BVOCs in plants; 3) The roles of BVOCs in plant-environment interactions; 4) Enhancement of the study of BVOCs in some unstudied regions, such as tropical Asia; and 5) Modeling of BVOCs.

Key words Isoprene, Monoterpene, Ozone, Atmospheric chemistry, Environmental stress, Climate, Global change

VOCs (Volatile organic compounds)是由各种人类活动和生物代谢排放到大气中的挥发性有机化合物的总称。由人类活动产生的 VOCs,称为人为源 VOCs (Anthropogenic volatile organic compounds, AVOCs),由生物代谢排放的 VOCs 称为生物源 VOCs (Biogenic volatile organic compounds, BVOCs)。尽管在某些地区特别是城市,AVOCs 是大气中主要的 VOCs 源,但从全球尺度来看,BVOCs 的排放量要远大于 AVOCs 的排放量(Guenther *et al*., 1995),BVOCs 的全球排放量达到 1 273 Tg C·a^{-1}(1 Tg C = 10^{12} gC),其中仅陆地生态系统中的植被所排放的 BVOCs 就达 1 150 Tg C·a^{-1}(Guenther *et al*., 1995)。当前,BVOCs 已经成为生物科学和大气化学的研究热点,主要有两个原因:1)尽管很多证据表明植物排放 BVOCs 具有一定的生物学功能,但到目前为止其机制仍然不清;2)BVOCs 对大气化学过程,进而对区域乃至全球环境变化的影响很大,但其研究仍然不够透彻。本文将侧重介绍植物排放 BVOCs 的生物学与生态学功能方面的研究进展,同时概述它们在大气化学过程中的作用。

1 BVOCs 种类及特性

大气中的 BVOCs 绝大多数是由植物通过一系列生理过程产生并排放到大气中、具有一定挥发性质的有机化合物,包括异戊二烯、萜类、烷烃类、烯烃类、醇类、酯类、碳酰类和酸类。按照它们的化学结构、活性及对大气化学过程的影响可以分为 4 类(表 1)。

1.1 异戊二烯

异戊二烯是一种重要的 BVOCs,全球年排放量 503 Tg C,占全球植物总 BVOCs 的年排放量 1 150 TgC的近一半(Guenther *et al*., 1995)。排放异戊二烯的树种主要是落叶树种和一些针叶树种如栎属(*Quercus*)、杨属(*Populus*)、柳属(*Salix*)、桉属(*Eucalyptus*)和云杉属(*Picea*)等(Loreto & Sharkey, 1990; Benjamin, 1996)。

异戊二烯是一种次生代谢物质,并且是在叶绿体内即时合成即时排放的,其合成机理已经比较清楚(Rohmer *et al*., 1993; Lichtenthaler *et al*., 1997)。异戊二烯的合成途径到目前为止已知至少有两个:甲羟戊酸(MVA)途径和丙酮酸/磷酸甘油醛(MEP)途径,其中 MEP 途径是最近才发现的(Rohmer, 1993)。这两种途径的主要差异就是异戊烯基焦磷酸(IPP)形成机制的不同,其共同点是最后一步由 IPP 在异构酶作用下形成 3,3-二甲基丙烯基二磷酸(DMAPP),DMAPP 再在异戊二烯合成酶作用下脱焦磷酸形成异戊二烯。在 MVA 途径中,首先由 3 个乙酰辅酶 A 缩合生成 β-羟基,β-甲基戊二酰辅酶 A (HMG-CoA),这一反应由乙酰辅酶 A (AACT)和 HMG-CoA 合成酶(HMGS)完成。HMG-CoA 随后又在 HMG-CoA 还原酶(HMGR)的作用下生成 MVA, MVA 经过焦磷酸化和脱羧作用形成 C_5 的 IPP。MEP 途

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

表 1　生物源挥发性有机化合物(BVOCs)的种类及其特性
Table 1　Categories and traits of biogenic volatile organic compounds (BVOCs)

种类 Species	在大气中的寿命 Lifetime in air (h)	化学式 Formula	全球年排放量 Global emission (Tg C·a^{-1})	主要代表物 Example
异戊二烯 Isoprene	1～2	C_5H_8	503	异戊二烯 Isoprene
单萜 Monoterpene	0.5～3	$C_{10}H_{18}$	127	α-蒎烯, β-蒎烯 α-pinene, β-pinene
其它活性 BVOCs Other reactive BVOCs	< 24	$C_xH_yO_z$	260	甲基丁烯醇, 己烯醛 Methylbutenol, Hexenal
其它次活性 BVOCs Other less reactive BVOCs	> 24	$C_xH_yO_z$	260	甲醇, 乙醇, 丙酮 Methanol, Ethanol, Acetone

数据来源 Data are derived from Guenther *et al*., 1995; Kesselmeier & Staudt, 1999; Peñuelas & Llusià, 2001, 2003

径中, IPP 的直接前体不是 MVA, 而是在转酮酶作用下, 由丙酮酸提供了 2C 骨架和 3-磷酸甘油醛提供 3C 骨架缩合而成的 5-磷酸木酮糖, 进而形成 IPP。

由于异戊二烯在植物体内的储库很小, 即时合成即时排放(Delwiche & Sharkey, 1993), 因此其排放速率与植物的代谢有关。异戊二烯的排放速率对温度和光强很敏感, 只有白天植物才排放异戊二烯。由于异戊二烯形成的最后一步是在异戊二烯合成酶的催化下由 DMAPP 形成, 因此异戊二烯对温度的依赖性很可能是温度能影响异戊二烯合成酶的活性。最近, Rosenstiel 等 (2002) 对排放异戊二烯的植物细胞内的 DMAPP 的分布研究发现, 在中午时, 叶绿体中 DMAPP 含量上升达到 65 %～70 %, 这说明光可以影响 DMAPP 的合成。又由于异戊二烯的生物合成最后由 DMAPP 在合成酶催化下形成, 所以异戊二烯对光的依赖部分上是因为光能够控制 DMAPP 的合成。

1.2　单萜

单萜在全球的总 BVOCs 的排放量中也占有很大比例, 全球年排放量 127 Tg C (Guenther *et al*., 1995)。排放单萜的植物主要是针叶树种和一些落叶树种如栎属、云杉属(Staudt & Seufert, 1995; Martin *et al*., 2003), 最近发现橡胶(*Hevea brasiliensis*)也排放单萜(Klinger *et al*., 2002)。

单萜在植物中的合成是通过 MVA 途径由乙酰辅酶 A 合成 IPP 和 DMAPP, IPP 或者 DAMPP 在异戊烯转移酶催化下形成焦磷酸　牛儿酯(GPP), 然后再在单萜环化酶的作用下产生单萜。单萜在植物体内有储库, 例如树脂道、腺体, 或者毛状体。单萜通过这些储库排放到大气中, 其排放量取决于单萜的挥发性以及树叶的破坏程度(Tingey *et al*., 1991)。单萜的排放主要受温度影响, 因为温度可以影响单萜的挥发性及排放阻力(Loreto *et al*., 1996)。以前单萜被认为不受光强的影响(Guenther *et al*., 1991), 然而后来发现地中海地区的一些温带栎属植物排放单萜受光的影响(Owen *et al*., 2002), 最近我们的研究也发现橡胶排放的 3 种单萜不仅受到温度的影响, 而且还受光强的影响, 因而我们认为这 3 种单萜在橡胶树里是即时合成即时排放的(图 1)[1)]。

气孔导度会影响单萜的排放, Niinemets 等 (2002) 对意大利伞松(*Pinus pinea*)的研究发现, 单萜的排放在中午明显减少, 因为这时候受到干旱胁迫, 气孔导度变小, 同时, 他们还发现不同的单萜对气孔导度的反应也不同, 有的受其影响较大, 有的却较小, 他们认为这是由单萜的亨利定律常数决定的。叶子的年龄与单萜在储库中的积累具有相关性, Gershenzon 等 (2000) 对具有储藏性单萜的辣薄荷(*Mentha piperita*)的叶子排放单萜进行研究, 发现叶龄为 12～20 d 的叶子积累单萜较多。

1.3　其它 BVOCs

其它 BVOCs 的年排放量为 520 Tg C, 占全球总的 BVOCs 的年排放量的近一半, 又由于其中含有很多活性物质, 对大气的影响可能最大(Guenther *et al*., 1995)。这些 BVOCs 种类繁多, 特性相差也很大, 对有哪些植物排放哪些 BVOCs 的研究不是很清楚。最近对甲基丁烯醇(Methylbutenol, MBO)的研究有比较新的进展, MBO 的排放者是一些针叶植物(Gray *et al*., 2003)。MBO 的合成途径与异戊二烯

1) Wang YF, Owen S, Li QJ (2006). The impact of land use change on the emission pattern of volatile organic compounds (VOCs) from Xishuangbanna, southwestern China: I. ecophysiological aspects of monoterpene emissions from rubber trees (*Hevea brasiliensis*). *Tree Physiology* (in revision)

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

相似,是在叶绿体中由 DMAPP 通过酶催化产生。MBO 的排放也象异戊二烯一样具有光依赖性,对光的反应类似光合作用对光的反应(Harley *et al*., 1998)。Rosenstiel 等(2002)认为 MBO 对光的依赖性是因为光能够控制 MBO 的前体 DMAPP 的合成。

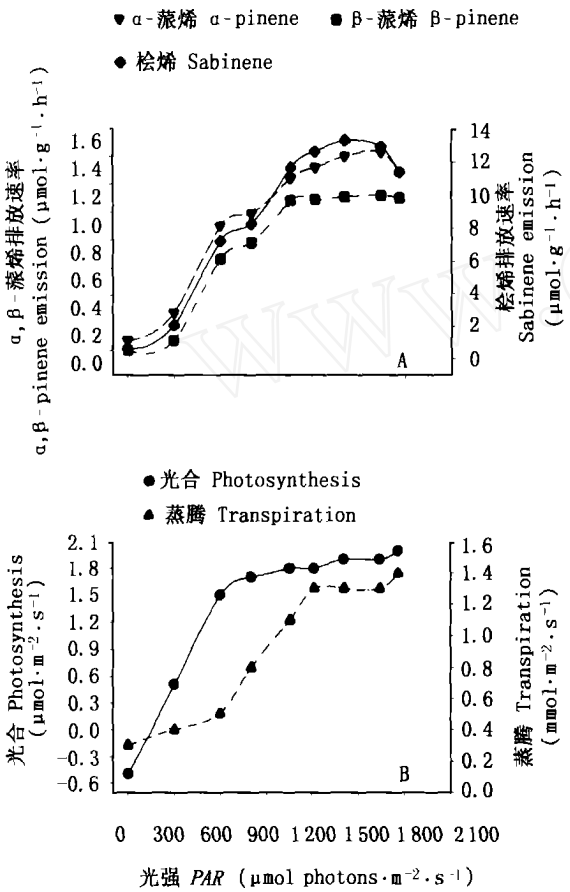

图 1 光强对橡胶排放 α-蒎烯 β-蒎烯和桧烯的影响

Fig. 1 Effect of increasing photosynthesis active radiation (*PAR*) on α-pinene, sabinene and β-pinene emissions of rubber tree (*Hevea brasiliensis*)

2 BVOCs 的生物学功能

BVOCs 作为有机物被排放出植物体外,对植物来说无疑是一种损失。已经知道,丙酮和甲醇是作为植物的不可避免的代谢废物排放到体外的,而诸如异戊二烯、MBO 以及一些光依赖性单萜等 BVOCs 在植物体内是重新合成而不是一种废物,它们的合成与排放需要消耗部分植物光合作用的产物,降低了植物的生产率(Sharkey & Yeh, 2001),因而,这些物质的合成和排放应该具有一定的生理学功能或者生态学功能。现在有很多假说来解释植物为什么要排放 BVOCs,其中主要有抗氧化假说、抗热胁迫假说、促氮同化假说等等,但到目前为止,对植物排放 BVOCs 的原因仍然不清楚。

2.1 生理学功能

2.1.1 抗氧化假说

由于异戊二烯能够和臭氧(O_3)和 OH 自由基快速反应,因此被认为是叶子里的一种抗氧化剂。叶绿体内,由于光合电子传递的存在,不可避免地产生活性氧,于是便存在了一些酶系统去消除这些过氧化物和过氧化氢自由基(Asada, 1994)。现在还不确定是什么酶系统去消除氢氧自由基,只知道甘露醇和甲酸钠起到一定的作用(Shen *et al*., 1997)。异戊二烯能够与氢氧自由基快速反应,使得氢氧自由基在与叶绿体内的代谢中间产物反应之前已被还原,异戊二烯从而起到了抗氧化的作用。Loreto 等(2001)发现,排放异戊二烯的植物对短期的高浓度的 O_3 具有抵抗作用,而对不排放异戊二烯的植物进行异戊二烯烟熏,这些植物对短期的高浓度的 O_3 也具有抵抗作用。异戊二烯能在叶子里或者在潮湿空气中与 O_3 反应,使 O_3 降低到低毒或者无毒的浓度。所以尽管有证据表明异戊二烯能稳定内囊体的膜,异戊二烯对植物的 O_3 抵抗作用很可能是由于对 O_3 的直接抑制作用而不是因为在膜的水平上的抵制作用。无论机制如何,异戊二烯是一个有效的抗氧化剂。另外,在细胞内有时会产生单线态氧($^1O_2$),这是由于强光或者环境胁迫妨碍叶绿体对可吸收光的利用的原因。Affek 和 Yakir (2002)对香桃木(*Myrtus communis*)和一种鼠李(*Rhamnus alaternus*)进行异戊二烯烟熏研究发现,异戊二烯可以与单线态氧反应,从而消除单线态氧对细胞的危害,使异戊二烯起到抗氧化的作用。最近,Loreto 和 Velikova (2001)通过向叶子输入佛斯密多霉素(Fosmidomycin,合成异戊二烯途径中的抑制因子)来抑制异戊二烯的产生,发现芦苇(*Phragmites australis*)的叶子比那些能形成异戊二烯的叶子对高浓度 O_3 更敏感,同时发现那些不产生异戊二烯的叶子的光合强度、气孔导度及荧光参数等受到 O_3 的强烈影响,这说明异戊二烯对叶子具有抗氧化的保护作用。此研究同时发现当把叶子暴露于长时间低浓度的 O_3(在 100 nl L^{-1} O_3 中暴露 8 h),比把叶子暴露于短时间高浓度的 O_3(在 300 nl L^{-1} 的 O_3 中暴露 3 h)里的保护效果更显著。异戊二烯能够抑制叶子中 H_2O_2 的形成,减少由 O_3 引起的细胞膜脂的过氧化反应。以上研究显示,异戊二烯在植物体内担当重要的抗氧化角色。

然而,这一假说还存在明显的不足,因为这个假说的前提是异戊二烯与 O_3 反应产生的氧化物应该

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

比 O_3 本身对叶绿体的破坏作用小,但这还没有得到有力的证据,因为异戊二烯的氧化物本身是过氧化物,具有高度活性和破坏作用(Hewitt *et al*., 1990)。尽管如此,异戊二烯的抗氧化保护机制仍然具有一定的合理性,但还需要更多的实验来证明。

2.1.2　抗热胁迫假说

科学家们发现异戊二烯总是在比较高的温度下(一般是叶温 > 30 ℃)产生,且随着温度的增高其排放速率也在增加(Monson *et al*., 1994),于是推测异戊二烯有可能有利于植物抵抗热胁迫。Sharkey 和 Singsaas (1995)最先提出异戊二烯可以使叶子抗热胁迫,保护光合作用。他们对野葛(*Pueraria lobata*)研究发现,排放异戊二烯的叶子的光合器官比不排放异戊二烯的叶子的光合器官更稳定,因为异戊二烯可以插进到类囊体的亲脂区从而起到稳定膜的作用。由于林冠的光强经常快速变动,只有异戊二烯才能被快速产生去抵抗这种热胁迫。Singsaas 等(1997)运用 3 种方法测定,结果都表明异戊二烯具有抗热胁迫的作用:一种方法是用氮气流来控制一些沙漠植物叶子内源异戊二烯的合成,结果显示,光合作用在 35 ℃时就受到破坏,而当向氮气流中加入异戊二烯时,光合作用在 45 ℃时才受到破坏,作用机制可能是异戊二烯增加了膜的憎水作用。另外,Wildermuth 和 Fall (1998)发现异戊二烯合成酶是在内囊体上的,这说明异戊二烯是在内囊体上产生的,并可能增加膜的稳定性使膜抗热胁迫。后来,Sharkey 等(2001)对排放异戊二烯的植物离体的叶子输入佛斯密多霉素(Fosmidomycin),结果发现,在经过 2 min 的 46 ℃的高温处理,那些被输入 Fosmidomycin 的叶子的光合作用恢复的比输入水或者虽输入 Fosmidomycin 但同时也输入异戊二烯的慢。另外,当对不排放异戊二烯的菜豆(*Phaseolus vulgaris*)通过含异戊二烯的气流,结果其抗热胁迫加强,他们推测这种作用有可能与异戊二烯分子的双键有关。既然异戊二烯能够减轻叶子由强光和高温造成的胁迫,那么异戊二烯的排放应该和植物的生境相关,Klinger 等(1998)发现群落演替的早期阶段具有更高的异戊二烯排放量,这一现象是与以上结论一致的,因为演替早期阶段的群落具有更多的喜阳植物。

后来的实验中又发现了一些光依赖性单萜和 MBO 能帮助植物抵抗热胁迫(Loreto *et al*., 1998; Gray *et al*., 2003)。然而,虽然有很多证据表明 BVOCs 可以增加植物的抗热胁迫作用,然而却没有任何直接的证据。另外,Loreto 等(1998)指出如果植物排放 BVOCs 是一种对环境的适应,植物应该合成挥发性较低的萜类而不该合成挥发性很高的异戊二烯,因为异戊二烯易挥发到大气中造成损失,而萜类由于其相对较差的挥发性更易被保存于植物体内,从而不至于浪费。到目前为止,异戊二烯能够增加植物的抗热胁迫的确切机制仍然不清楚。

2.1.3　其它生理学作用

尽管许多实验没有表明异戊二烯能够保护植物免受干旱胁迫的伤害,然而在干旱条件下,由于蒸腾作用的减少,蒸腾作用的冷却效应也下降,因此在干旱胁迫的时候,植物是有抵抗热胁迫的要求的。但实际上在干旱胁迫的时候,没有发现异戊二烯排放速率的变化,这可能是由于在干旱条件下气孔的关闭影响了异戊二烯的排放,但异戊二烯在气孔中累积,超过了受胁迫前的浓度,从而保护了植物免受热伤害(Gray *et al*., 2003)。

也有的研究认为 BVOCs 没有什么生理学上的意义,而是一种祖传特性。Loreto 等(1998)通过对栎属分类学和 BVOCs 的种类相关研究发现,由形态分类学和分子遗传学所划分的不同亚属具有不同的 BVOCs 排放特性。同时发现起源于北美、亚洲和地中海地区的一种栎树(*Quercus ilex*)都仅排放异戊二烯,因此,排放异戊二烯可能是栎属植物的祖传特性而并不具备生理学上的功能,该属中的大多数种类具有这种特性,而少数植物不排放异戊二烯可能是这种祖传特性在近代的进化枝中被丢失或被修改,因而 BVOCs 可以作为化学分类法的一个标记,结合分子标记,可以重建栎属的进化史(Loreto *et al*., 1998)。

2.2　生态学功能

2.2.1　BVOCs 的一般生态学功能

BVOCs,特别是萜类,具有很强的生态学功能,主要有:1) 化感作用,例如能阻碍幼苗周围竞争性植物的生长。2) 对病原微生物的抑制作用,例如 Langenheim (1994)认为单萜通常储存在植物体内充当抑制真菌的作用。3) 对植食性昆虫的引诱、取食、拒食、毒杀、杀卵或者吸引昆虫授粉的作用(Paré & Tumlinson, 1997),例如 Terry 等(1995)提出异戊二烯能够充当花期的信号功能,Martin 等(2003)对云杉(*Picea abies*)的幼树进行茉莉酮酸甲酯(Methyl jasmonate, MeJA)喷洒,结果发现萜类的含量增加了 5 倍,这些萜类主要是单萜和倍半萜。这些萜类能起到对植食性昆虫的拒食作用,或者吸引植食性昆虫

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

的天敌或者拟寄生物。另外,当 BVOCs 聚集在植物的叶片、枝条和茎干的特殊器官中时,在受到损伤后就会大量释放出来,这些 BVOCs 被认为是抵御病原体和动物啃食的有效抑制物,而且还对伤口的愈合起到积极的作用 (De Moraes *et al*., 2001).

2.2.2 促氮同化假说

Martin 和 Guenther (1995) 在研究北美东部温带森林异戊二烯的排放格局时发现,在森林演替的早期到中期的落叶阔叶林异戊二烯的排放量最高,在演替的后期常绿阔叶林的异戊二烯排放量又慢慢下降。后来 Klinger 等 (1998) 也发现在非洲的演替早期的次生森林异戊二烯排放量最高,而在演替后期的原生热带雨林的异戊二烯的排放量又逐渐下降。后来这种现象在中国也得到了验证 (Klinger *et al*., 2002)。Klinger 等 (1998) 提出了促氮同化假说,认为异戊二烯这种沿着生态系统演替方向有规律地变化是生态系统的一种自组织行为,并推测对于氮缺乏的早期生态系统,异戊二烯可以增加可吸收氮的形成。这个假说的化学机制来源于 Carter 和 Atkinson (1996) 的研究,该研究认为异戊二烯能与大气中的氢氧自由基经过一系列的反应生成一些碱式硝酸盐和有机硝酸酯。该研究估计通过异戊二烯的氧化途径,萨王纳生态系统的树木从大气中能够获得大量的氮,这很可能使不同的树种按其寿命长短增加 2.5 %～9 %的生物量。

3 BVOCs 对大气化学的影响

尽管 BVOCs 的生物学功能是科学家的研究热点之一,但 BVOCs 研究的另外一个热点是探讨 BVOCs 对大气化学过程的影响。近期的研究初步表明,BVOCs 能促进对流层中的污染物臭氧 (O_3) 的形成,并对大气温室效应具有某些直接或间接的贡献。

3.1 有助于对流层 O_3 的形成

大气对流层中 O_3 的形成有 3 个因子:紫外光、NOx 和 VOC。大气中的 VOC 是对流层 O_3 形成的主要因素之一,而 BVOCs 在大气 VOC 中占绝大部分,因而 BVOCs 对对流层 O_3 的形成具有很大的贡献。异戊二烯与 OH 自由基或者与 O_3 反应产生的氧化物能进一步产生有机过氧自由基 (RO_2),RO_2 能与其它的 RO_2,HO_2,或者 NO 反应。在 NOx 的高浓度地区,当 NO 的浓度超过 (30～50) 10^{-12} $m^3 \cdot m^{-3}$ 时,RO_2 几乎专门与 NO 反应产生 NO_2,NO_2 易被光解成 NO 和基态氧原子,而基态氧原子又很快地与 O_2 结合而形成 O_3。在一些林区的大气研究发现,尽管没有人为源 VOCs 的产生,但来自植物的异戊二烯的浓度可以导致一定浓度的 O_3 产生 (Jacob & Wofsy, 1988; 张莉等, 2002)。

另外,异戊二烯甚至可以导致远距离 O_3 的产生。因为异戊二烯氧化物能和 NOx 反应产生有机硝酸盐 (Tuazon & Atkinson, 1990),其中有一种物质是过氧硝酸乙酰酯 (PANs,光化学烟雾的主要成分),在低温下比较稳定,但在较高温度下又能分解而产生 NOx。这样,在温度较低的高海拔产生的 PANs 能在下降到温度较高的低海拔之前而被远距离运输,到达一定地方之后下降分解又产生 NOx。通过这种方法,即使在那些附近没有 NOx 源的地方也能产生 O_3。

3.2 BVOCs 对气候的影响

BVOCs 被排放到大气中,首先是对大气的一种重要的碳氢化合物贡献,其排放量相当于人为源甲烷的排放量 (Guenther *et al*., 1995),所以,其排放量应该被考虑到全球碳通量的估计中去 (Peñuelas & Llusià, 2003)。大气中的 BVOCs 还有利于次生气溶胶的形成,气溶胶是空气中的水汽形成云的重要凝结核,因而大气中的气溶胶浓度能够影响区域乃至全球的气候变化 (Kavouras *et al*., 1998)。此外,由于气溶胶对太阳辐射的反射和散射作用,BVOCs 在白天有助于地表植被抵抗高温 (Shallcross & Monks, 2000)。然而,根据有些报道,在排放大量萜类的植被上空,白天会出现逆温层 (Larom *et al*., 1997)。Fuentes 等 (2000) 认为是由于这些 BVOCs 起到了温室效应的作用,以及由 BVOCs 形成的气溶胶吸收了水蒸气凝结释放的热量,BVOCs 能够直接的影响到大气的温室效应。

其次,虽然 BVOCs 在大气中的滞留时间比较短,一般认为 BVOCs 对大气化学过程没有直接的作用,但是 BVOCs 能够对大气中的温室气体产生影响,所以这种间接作用不可忽视。陆地生态系统中释放各种 BVOCs (主要是异戊二烯类化合物) 能够与大气中化石燃料燃烧及自然过程中产生的氮氧化合物 (NOx),形成 O_3,这是大气对流层中 O_3 的重要来源,而且,这些反应还可能降低大气中的氢氧自由基 (OH) 浓度,减小了大气的还原性,使得甲烷和其它温室气体滞留时间延长,在大气中聚集 (Brasseur & Chatfield, 1991),影响到局部地区对流层的热辐射平衡 (Trainer *et al*., 1987; Fehsenfeld *et al*., 1992),进而间接地作用于大气的温室效应,对区域乃至全球的气候产生影响。

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

4　我国 BVOCs 研究取得的成果

我国对 BVOCs 的研究虽然起步比较晚,研究的地区和领域也有限,但自从 20 世纪 90 年代以来,已经取得了一些初步研究成果:

对一些重要的树种所排放的 BVOCs 进行了化学分析鉴定,并初步探讨了环境因子对这些植物排放 BVOCs 的影响。例如李金龙等(1994)对油松(*Pinus tabulaeformis*)排放萜烯类化合物浓度的日变化及排放速率进行了研究,发现萜烯和异戊二烯排放速率随日照和温度的升高而增加。白郁华等(1995)利用封闭式气袋采样和气相色谱法,对杨树(*Populus* spp.)排放碳氢化合物的情况进行了调查。结果发现,杨树主要排放异戊二烯,排放的日变化表明,杨树在正午有一排放高峰,夜间基本不排放。赵美萍等(1996)的研究结果也表明,一般情况下温度越高,光强越大,植物排放 BVOCs 速率也越大。白建辉等(1998)在广东肇庆鼎湖山自然保护区的研究结果表明,森林排放的异戊二烯有明显的季节变化,其浓度与温度有明显的正相关关系。白建辉等(2001)还对我国亚热带森林地区的非甲烷碳氢化合物(NMHC)、一氧化碳、氮氧化物等进行了两个月的连续采样,并利用气相色谱仪对 NMHC 进行了分析,得到大量 NMHC 的实测资料,他们的研究结果表明,温度对各种树木异戊二烯的排放来说是一个重要因子,而且各种植物排放的异戊二烯对温度的倚赖关系基本上比较一致。白建辉等(2003)对我国内蒙古草原生态系统 BVOCs 的排放进行了首次测量,因子分析的结果表明,可见光辐射、温度、水汽含量是影响异戊二烯排放的主要因子,而可见光辐射是控制其排放过程的最主要因子。

在大尺度上对 BVOCs 的排放通量的测定和模拟也开展了初步的工作。张莉等(2002)以浙江省为例,对中国南方广泛分布的毛竹(*Phyllostachys* spp.)进行了异戊二烯排放的观测和模拟研究,并将太湖流域的竹子分布与 O_3 浓度观测结果进行了比较,以期探索毛竹对区域对流层大气化学环境变化的贡献。观测结果表明竹林是异戊二烯排放潜力较大的植被,通过将 O_3 观测结果与竹林分布比较分析推断,农村地区(临安)出现的高 O_3 浓度可能与大面积竹林的异戊二烯排放有关。李庆军和 Klinger (2001)对中国不同气候带植被 BVOCs 通量进行的研究表明,异戊二烯通量呈现出在生态系统演替的早期到中期阶段随着演替的进行而升高,最后对中国 BVOCs 的排放通量进行了估算(Klinger *et al*., 2002)。白建辉和 Baker (2004)利用快速异戊二烯测定系统对云南热带森林异戊二烯排放通量进行了连续测量,同时对其影响因子光合有效辐射、气温、湿度、风等参数进行了观测。他们利用光合有效辐射守恒的观点处理与植物异戊二烯排放有关的过程,建立了一个计算异戊二烯排放的经验模式,计算值与观测值比较接近。因此,他们认为以一定的物理原理和对实际大气状况观测资料的分析为基础,计算异戊二烯排放模式的方法是可行的。而李庆军和 Klinger (2001)对中国不同气候带植被 BVOCs 通量的研究,是通过实验研究结合模式研究进行的,即通过对不同树种的 BVOCs 的排放能力进行实测,计算不同植被的 BVOCs 排放能力,然后利用 Guenther 等(1995)模式估算中国的 BVOCs 通量。

5　结束语

由于植物 BVOCs 的排放对于大气化学过程进而对区域乃至全球环境变化的影响,近年来在国际大气科学研究中,陆地生态系统植物 BVOCs 的排放规律及其与大气环境相互关系的研究极为活跃,例如美国的 SOS (Southern oxidants study)计划和 BEIS (Biogenic emissions inventory system)计划,欧洲的 BEMA (Biogenic emissions in the mediterranean area)计划。在今后很长一段时期,陆地生态系统 BVOCs 的排放及其生物学、生态学功能,以及对大气化学过程及区域气候的影响仍将是 BVOCs 研究的热点。

1) 进一步研究不同植物类群排放的 BVOCs 种类及其它们在大气中的理化性质。不同的植物产生和挥发不同的 BVOCs 种类,但目前被深入研究过的植物类群及 BVOCs 种类都极有限,这一方面的深入研究还需要做大量的工作。2) 继续探讨植物排放 BVOCs 的合成与代谢途径及其生物学功能。尽管科学家已经证实了 BVOCs 的确具有一定的生物学功能,然而却还没有足够的证据,在今后的 BVOCs 的生物学功能的研究方面,需要找出直接的证据,阐述 BVOCs 的生物学功能及其作用机制。3) 研究 BVOCs 对大气化学过程的作用,以及区域植被变化对 BVOCs 排放格局进而对区域乃至全球环境变化的影响。BVOCs 对大气化学过程有着很大的影响,特别是因为它们有助于对流层中的污染气体 O_3 的形成,从而影响着环境和气候。在以后的工作中,将对陆地生态系统植物排放 BVOCs 的规律进行广泛研究,并开发出一个合理的模型,来正确预测 BVOCs

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

对大气化学过程的时空影响,从而为控制由 BVOCs 造成的污染及其对区域乃至全球气候变化的影响做出基本的预测。4) 加强对一些研究比较薄弱的生态系统例如在热带地区所进行的 BVOCs 研究工作。由于热带地区具有长时间的植物生长期,并且温度也相对较高,在全球范围内,热带地区所排放的 BVOCs 要远大于其它地区的总和。然而,对热带地区的 BVOCs 的研究目前还很少,这是因为热带地区一般是不发达地区,并且由于热带地区树种丰富,调查研究也较其它地区难。随着对 BVOCs 的研究进一步深入,热带地区 BVOCs 的研究将逐步得到加强,这些研究主要在东南亚、南美的亚马逊河流域,以及非洲的热带,研究的植被包括热带的各种森林类型以及萨王纳草原。5) 进一步建立和完善各种理论模型,以模拟不同陆地生态系统 BVOCs 排放的时空动态。现在的 BVOCs 释放模型仅仅建立在少数几个环境变量基础上,而且主要是对异戊二烯释放的模拟(Guenther *et al*., 1995)。然而,这些模型在许多环境条件下例如在未来大气 CO_2 浓度升高的情况下,以及对于除了异戊二烯外的其它 BVOCs 的模拟还不准确。模型的建立除了考虑简单的环境因子以外,还要考虑植物本身的生物学、生物化学特性等。

参 考 文 献

Affek HP, Yakir D (2002). Protection by isoprene against singlet oxygen in leaves. *Plant Physiology*, 129, 269 - 277.

Asada K (1994). Production and action of active oxygen species in photosynthetic tissues. In: Foyer CH, Mullineaux PM eds. *Causes of Photooxidative Stress and Amelioration of Defense Systems in Plants*. CRC, London, 77 - 104.

Bai, JH (白建辉), Baker B (2004). Model simulation of isoprene emission flux in a tropical forest plantation of rubber trees. *Acta Scientiae Circumstantiae* (环境科学学报), 24, 197 - 203. (in Chinese with English abstract)

Bai JH (白建辉), Wang GC (王庚辰), Ren LX (任丽新), Baker B, Zimmerman P, Liang BS (梁宝生) (2003). The emission flux of volatile organic compounds in the Inner Mongolia grassland. *Environmental Science* (环境科学), 24, 17 - 22. (in Chinese with English abstract)

Bai JH (白建辉), Wang MX (王明星), Graham JR, Prinn G (2001). A study of the nonmethane hydrocarbons at subtropical forest Part Ⅱ. Diurnal variation. *Climatic and Environmental Research* (气候与环境研究), 6, 456 - 466. (in Chinese with English abstract)

Bai JH (白建辉), Wang MX (王明星), Graham J, Prinn RG, Huang ZL (黄忠良) (1998). Primary study on the concentrations of nonmethane hydrocarbon emitted from the forest. *Scientia Atmospherica Sinica* (大气科学), 22, 247 - 251. (in Chinese with English abstract)

Bai YH (白郁华), Li JL (李金龙), Zhao MP (赵美萍), Xia Y (夏羽), Tang XY (唐孝炎) (1995). Relative factor of hydrocarbons emission from popular tree. *Environmental Chemistry* (环境化学), 14, 118 - 123. (in Chinese with English abstract)

Benjamin MT (1996). Low-emitting urban forests: a taxonomic methodology for assessing isoprene and monoterpene emission rates. *Atmospheric Environment*, 30, 1437 - 1452.

Brasseur G, Chatfield R (1991). The fate of biogenic trace gases in the atmosphere. In: Sharkey T, Holland E, Mooney H eds. *Trace Gas Emissions by Plants*. Academic Press, San Diego, 1 - 27.

Carter WPL, Atkinson R (1996). Development and evaluation of a detailed mechanism for the atmospheric reactions of isoprene and NOx. *International Journal of Chemical Kinetics*, 28, 497 - 530.

Delwiche CF, Sharkey TD (1993). Rapid appearance of ^{13}C in biogenic isoprene when $^{13}CO_2$ is fed to intact leaves. *Plant, Cell and Environment*, 16, 587 - 591.

De Moraes CM, Mescher MC, Tumlinson JH (2001). Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, 410, 577 - 580.

Fehsenfeld F, Calvert J, Fall R, Goldan P, Guenther AB, Hewitt CN, Lamb B, Trainer M, Westberg H, Zimmerman P (1992). Emissions of volatile organic compounds from vegetation and the implications for atmospheric chemistry. *Global Biogeochemical Cycles*, 6, 389 - 430.

Fuentes JD, Hayden BP, Garstang M, Lerdau M, Fitzjarrald D, Baldocchi DD, Monson R, Lamb B, Geron C (2000). VOCs and biosphere-atmosphere feedbacks. *Atmospheric Environment*, 31, 189 - 191.

Gershenzon J, McConkey ME, Croteau RB (2000). Regulation of monoterpene accumulation in leaves of peppermint. *Plant Physiology*, 122, 205 - 213.

Gray DW, Lerdau MT, Goldstein AH (2003). Influrences of temperature history, water stress, and needle age on methylbutenol emissions. *Ecology*, 84, 765 - 776.

Guenther AB, Hewitt CN, Erickson D, Fall R, Geron C, Graedel T, Harley P, Klinger L, Lerdau M, McKay WA, Pierce T, Scholes B, Steinbrecher R, Tallamraju R, Taylor J, Zimmerman P (1995). A global model of natural volatile organic compound emissions. *Journal of Geophysical Research*, 100, 8873 - 8892.

Guenther AB, Monson RK, Fall R (1991). Isoprene and monoterpene emission rate variability: observations with eucalyptus and emission rate algorithm development. *Journal of Geophysical Research*, 96, 10799 - 10808.

Harley P, Fridd-Stroud V, Greenberg J, Guenther A, Vasconcellos P (1998). Emission of 2-methyl-3-buten-2-ol by pines: a potentially large natural source of reactive carbon to the atmosphere. *Journal of Geophysical Research*, 103, 25479 - 25486.

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Hewitt CN, Kok GL, Fall R (1990). Hydroperoxides in plants exposed to ozone mediate air pollution damage to alkene emitters. *Nature*, 344, 56 - 58.

Jacob DJ, Wofsy SC (1988). Photochemistry of biogenic emissions over the Amazon forest. *Journal of Geophysical Research*, 93, 1477 - 1486.

Kavouras LG, Mihalopoulos N, Stephanou EG (1998). Formation of atmospheric particles from organic acids produced by forests. *Nature*, 395, 683 - 686.

Kesselmeier J, Staudt M (1999). Biogenic volatile organic compounds (VOC): an overview on emission, physiology and ecology. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 33, 23 - 88.

Klinger LF, Greenberg JP, Guenther AB, Tyndall G, Zimmerman P, M'Bangui M, Moutsambot éJM, Kenfack D (1998). Patterns in volatile organic compound emissions along a savanna-rainforest gradient in central Africa. *Journal of Geophysical Research*, 103, 1443 - 1454.

Klinger LF, Li QJ, Guenther AB, Greenberg JP, Baker B, Bai JH (2002). Assessment of volatile organic compound emissions from ecosystems of China. *Journal of Geophysical Research*, 107, 4603 - 4624.

Langenheim J (1994). Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology*, 20, 1223 - 1280.

Larom D, Garstang M, Lindeque M, Raspet R, Zunckel M, Hong Y, Brassel K, O'Beirne S, Sokolic F (1997). The influence of surface atmospheric conditions on the range and area reached by animal vocalizations. *Journal of Experimental Biology*, 200, 421 - 431.

Li JL (李金龙), Bai YH (白郁华), Hu JX (胡建信), Shao M (邵敏), Zhang BX (张宝祥), Xia Y (夏羽), Tang XY (唐孝炎) (1994). Diurnal variation in the concentration of terpenes and its emission rate measurements from oil pine. *China Environmental Science* (中国环境科学), 14, 165 - 169. (in Chinese with English abstract)

Li QJ (李庆军), Klinger LF (2001). The correlation between the volatile organic compound emissions and the vegetation succession of ecosystems in different climatic zones of China. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 43, 1065 - 1071. (in Chinese with English abstract)

Lichtenthaler HK, Schwender J, Disch A, Rohmer M (1997). Biosynthesis of isoprenoids in higher plant chloroplasts proceeds via a mevalonate-independent pathway. *FEBS Letters*, 400, 271 - 274.

Loreto F, Ciccioli P, Brancaleoni E, Valentini R, Lillis MD, Csiky O, Seufert G (1998). A hypothesis on the evolution of isoprenoid emission by oaks based on the correlation between emission type and *Quercus taxonomy*. *Oecologia*, 11, 302 - 305.

Loreto F, Ciccioli P, Cecinato A, Brancaleoni E, Frattoni M, Tricoli D (1996). Influence of environmental factors and air composition on the emission of alpha-pinene from *Quercus ilex* leaves. *Plant Physiology*, 110, 267 - 275.

Loreto F, Mannozzi M, Maris C, Nascetti P, Ferranti F, Pasqualini S (2001). Ozone quenching properties of isoprene and its antioxidant role in leaves. *Plant Physiology*, 126, 993 - 1000.

Loreto F, Sharkey TD (1990). A gas-exchange study of photosynthesis and isoprene emission in *Quercus rubru* L. *Planta*, 182, 523 - 531.

Loreto F, Velikova V (2001). Isoprene produced by leaves protects the photosynthetic apparatus against ozone damage, quenches ozone products, and reduces lipid peroxidation of cellular membranes. *Plant Physiology*, 127, 1781 - 1787.

Martin DM, Gershenzon J, Bohlmann J (2003). Induction of volatile terpene biosynthesis and diurnal emission by Methyl Jasmonate in foliage of Norway spruce. *Plant Physiology*, 132, 1586 - 1599.

Martin PH, Guenther AB (1995). Insights into the dynamics of forest succession and non-methane hydrocarbon trace gas emissions. *Journal of Biogeography*, 22, 493 - 499.

Monson R, Harley P, Litvak M, Wildermuth M, Guenther A, Zimmerman P, Fall R (1994). Environmental and developmental controls over the seasonal pattern of isoprene emission from aspen leaves. *Oecologia*, 99, 260 - 270.

Niinemets Ü, Reichstein M, Staudt M, Seufert G, Tenhunen JD (2002). Stomatal constraints may affect emission of oxygenated monoterpenoids from the foliage of *Pinus pinea*. *Plant Physiology*, 130, 1371 - 1385.

Owen SM, Harley P, Guenther AB, Hewitt CN (2002). Light dependency of VOC emissions from selected Mediterranean plant species. *Atmospheric Environment*, 36, 3147 - 3159.

Paré PW, Tumlinson JH (1997). De novo biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants. *Plant Physiology*, 114, 1161 - 1167.

Peñuelas J, Llusià J (2001). The complexity of factors driving volatile organic compound emissions by plants. *Biologia Plantarum*, 44, 481 - 487.

Peñuelas J, Llusià J (2003). BVOCs: plant defense against climate warming? *Trends in Plant Science*, 8, 105 - 109.

Rohmer M (1993). The biosynthesis of triterpenoids of the hopane series in the Eubacteria: a mine of new enzyme reactions. *Pure and Applied Chemistry*, 65, 1293 - 1298.

Rohmer M, Knani M, Simonin P, Sahm H (1993). Isoprenoid biosynthesis in bacteria: a novel pathway for the early steps leading to isopentenyl diphosphate. *The Biochemical Journal*, 295, 517 - 524.

Rosenstiel TN, Fisher AJ, Fall R, Monson RK (2002). Differential accumulation of dimethylallyl diphosphate in leaves and needles of isoprene- and methylbutenol-emitting and nonemitting species. *Plant Physiology*, 129, 1276 - 1284.

Sharkey TD, Singsaas EL (1995). Why plants emit isoprene? *Nature*, 374, 769.

Sharkey TD, Chen X, Yeh S (2001). Isoprene increases thermotol-

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

erance of fosmidomycin-fed leaves. *Plant Physiology*, 125, 2001 - 2006.

Sharkey TD, Yeh S (2001). Isoprene emission from plants. *Annual Review of Plant Physiology & Plant Molecular Biology*, 52, 407 - 436.

Shallcross DE, Monks PS (2000). A role for isoprene in biosphere-climate-chemistry feedbacks? *Atmospheric Environment*, 34, 1659 - 1660.

Shen B, Jensen RG, Bohnert HJ (1997). Mannitol protects against oxidation by hydroxyl radicals. *Plant Physiology*, 115, 527 - 532.

Singsaas EL, Lerdau M, Winter K, Sharkey TD (1997). Isoprene increases thermotolerance of isoprene-emitting species. *Plant Physiology*, 115, 1413 - 1420.

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

Terry GM, Stokes NJ, Hewitt CN, Mansfield TA (1995). Exposure to isoprene promotes flowering in plants. *Journal of Experimental Botany*, 46, 1629 - 1631.

Tingey TD, Turner DP, Weber JA (1991). Factors controlling the emissions of monoterpenes and other volatile organic compounds. In: Sharkey TD, Holland EA, Mooney HA eds. *Trace Gas Emissions by Plants*. Academic Press, San Diego, 93 - 119.

Trainer M, Williams E, Parrish D, Buhr M, Allwine E, Westberg H, Fehsenfeld F, Liu S (1987). Models and observations of the impact of natural hydrocarbons on rural ozone. *Nature*, 329, 705 - 707.

Tuazon EC, Atkinson R (1990). A product study of the gas-phase reaction of isoprene with the OH radical in the presence of NOx. *International Journal of Chemical Kinetics*, 22, 1221 - 1236.

Wildermuth MC, Fall R (1998). Biochemical characterization of stromal and thylakoid-bound isoforms of isoprene synthase in willow leaves. *Plant Physiology*, 116, 1111 - 1123.

Zhang L (张莉), Bai YY (白艳莹), Wang XK (王效科), Ouyang ZY (欧阳志云), Mu YJ (牟玉静), Miao QL (缪启龙) (2002). Isoprene emission of bamboo and its implication to ozone level in region. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 1339 - 1344. (in Chinese with English abstract)

Zhao MP (赵美萍), Shao M (邵敏), Bai YH (白郁华), Li JL (李金龙), Tang XY (唐孝炎) (1996). Study on NMHC emission characteristics of several typical trees in China. *Environmental Chemistry* (环境化学), 15, 69 - 75. (in Chinese with English abstract)

责任编委: 李凌浩 责任编辑: 张丽赫

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net