

植物释放挥发性有机物(VOCs)的研究进展

蔡志全* 秦秀英 (中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303)

【摘要】 植物释放的有机物(VOCs)对大气圈臭氧的动态、一氧化碳的产生和甲烷的氧化起重要作用。本文主要综述了异戊二烯、单萜这两种重要的植物释放物,总结了国内外的研究进展,概括了它们的合成、释放以及环境因子的影响。同时简要介绍了其它几种植物释放的有机物,并就有机物的释放对大气化学、温室效应和全球变化的影响也作了简要分析。

关键词 植物 有机物释放 单萜 异戊二烯 全球变化

中图分类号:Q946.8

文献标识码:A

文章编号:1008-8873(2002)01-086-05

Advances in the studies on plant production and emission of volatile organic compounds / Cai Zhiqian, Qing Xiuying (Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, the Chinese Academy of Science, Mengla, Yunnan 666303)

Abstract Volatile organic compounds (VOCs) that are produced by and emitted from plants play key roles in several aspects of tropospheric chemistry, including ozone dynamics, carbon monoxide production, and methane oxidation. Isoprene and monoterpene, the two most abundant and best studied VOCs, are introduced in this article. Isoprene emission is strongly dependent on light and temperature and has large variations in different species, while monoterpene emission is usually independent of light. Methanol and other compounds are also simply mentioned. We also analyze the relationship between the emission of VOCs and global change.

Key words Plant, VOCs emission, Isoprene, Monoterpene, Global change

植物是陆地生态系统中第一生产者,通过光合作用利用光能进行有机物的生产,同时释放氧气,维持整个生态系统的平衡。另一方面,植物在生理过程中向大气释放出大量挥发性有机物(Volatile Organic Compounds,简称 VOCs),如异戊二烯、单萜等。虽然这些化合物在大气中的含量很低,但其高的化学活性影响低层大气的化学组成,同时对温室效应和全球气候变化也有潜在的影响。70年代以来,世界各地广泛开展了VOCs的来源、在大气中的化学行为以及对人类和环境影响的研究,尤其是自然资源(主要是森林植被)的释放受到重视,植物 VOCs 释放的作用及机理越来越被人们所关注。这里主要对 VOCs 的合成过程、影响其释放的环境因子以及释放物对大气组分和全球变化的影响等作一简单介绍。

1 两种主要 VOCs 合成途径、释放影响因子及功能的研究

植物类异戊二烯是以异戊二烯为单元构建的一类化合物家族,其中异戊二烯(2-甲基-1,3-丁二烯)和单萜是植物释放最多的两种 VOCs,目前研究也较多。自二十世纪五、六十年代,科学家就发现植物叶子产生单萜^[15],而在研究植物防卫物质时也发现植物产生大量异戊二烯,并认为这些物质对低层大气化学成分起重要作用^[31]。到了八十年代,这些有机物合成释放机理

的研究越来越多,对大气化学和全球变化影响的研究也正在进行中。

1.1 异戊二烯

80年代初,有科学家提出了释放异戊二烯是植物光呼吸副产品的假设,二十多年后这个假设才被证实^[17]。80年代在美国东南部的野外研究中,用林冠塔上微电子显微装置首次证实了 VOCs 是从林冠传输到大气圈^[22]。最近几年,异戊二烯的产生和释放研究取得了重大进展,它的基本生化途径也被证实,植物合成过程最后一步所需的蛋白也被提纯^[34]。

长期以来,甲羟戊酸(MAV)被认为是植物异戊二烯化合物的唯一生物合成前体。异戊二烯是在植物叶绿体内通过甲羟戊酸途径产生,由2分子乙酰辅酶A合成1分子异戊烯焦磷酸(IPP)或它的异构体3,3-二甲基丙烯基焦磷酸(DMAPP),异戊二烯由DMAPP脱焦磷酸产生^[9, 24, 34]。但近一两年来,代谢途径的研究取得了突破性进展,发现了植物细胞质体中存在着第二条代谢途径—丙酮酸/磷酸甘油醛代谢途径,在这个代谢途径中,IPP的直接前体不是甲羟戊酸,而是在转酮酶作用下,由丙酮酸和3-磷酸甘油醛合成的5-磷酸木

* 通讯联系人:男(1973—),硕士,助理研究员,主要从事植物生理生态的研究,发表论文6篇。Email:czq@xtbg.org.cn

2001-11-07 收稿,2002-01-31 接受。

酮糖,因而使人们对植物异戊二烯代谢有了更新的认识。

异戊二烯在叶内没有贮存结构,因而叶内气压在饱和点以下,它的释放率等于生物合成率,释放率主要与光、温、植物种类和特性及资源有效性等有关。

1.1.1 光 有两个方面的研究证实了异戊二烯的生物合成依赖于光。第一,虽然植物在光合作用水平很低时能利用储存的碳库作为异戊二烯合成的资源,但当植物从光照条件转向暗处时,异戊二烯的释放量明显减少^[24],这说明植物光合作用合成的碳明显有利于异戊二烯的合成。另外, Silver 研究表明催化 DMAPP 转化为异戊二烯的合成反应的酶需要光激活,这可能是光激活基质中 Mg^{2+} 浓度和 pH 值的变化所致^[12]。在我国,张福珠等首次测定了华北落叶阔叶林的异戊二烯的释放,得出光照是与释放率关系最为密切的环境因子^[1]。Baldocchi 等在温带植物异戊二烯的研究发现,植物异戊二烯的释放有光饱和点^[3]。而在热带,一些植物异戊二烯的释放率与光强成线性相关^[21]。

1.1.2 温度 虽然植物释放异戊二烯有一定程度的种间差异,但由于异戊二烯合成受酶所调控,因而它的释放表现出强烈的温度依赖性,大多数温带和热带植物在 40℃ 有最大的释放率,而在更高温度下的释放率急剧下降^[3, 21]。

1.1.3 植物种 异戊二烯的释放在植物属间有明显的差异,如壳斗科(Fagaceae)的栎属(*Quercus*)大多释放异戊二烯,而青冈属(*Fagus*)和栲属(*Castanea*)似乎不释放异戊二烯。同样,松科(Pinaceae)的云杉属(*Picea*)大多释放异戊二烯,而其它属不释放异戊二烯。悬铃木属(*Plantanus*)、鼠李属(*Rhamnus*)、杨属(*Populus*)、柳属(*Salix*)和桉属(*Eucalyptus*)植物大多也是异戊二烯的释放者^[5, 13]。

1.1.4 植物叶的年龄 植物叶的年龄对异戊二烯的释放也有较大影响。幼叶在发育过程中仍为碳的净固定,一般释放少量的异戊二烯。当达到完全展叶并成熟时,异戊二烯的释放率增加。叶的不同发育阶段似乎能够反映植物异戊二烯合成活性的高低^[19]。

1.1.5 植物氮的含量 在一定光强和温度下,氮有效性与异戊二烯的合成有良好的正相关性,这可能与高氮导致的高光合率和异戊二烯合成所需的碳固定量增加有关,或与高光合率固定的碳有利于激活异戊二烯合成所需酶的活性有关^[16]。Monson 也发现异戊二烯释放与叶片碳的合成与淀粉含量有关,但高淀粉含量是通过增加酶作用底物的有效性,还是通过增加酶的活性而促进异戊二烯的合成仍不清楚^[28]。

1.1.6 水分、盐胁迫 植物异戊二烯的释放通常受环境胁迫的影响很小,但短暂的胁迫能激活它的释放。Sharkey 发现水分胁迫恢复后,植物异戊二烯的释放增加大约 5 倍^[33]。Loreto 等研究地中海小球桉(*Eucalyptus globulus*)在盐胁迫下的异戊二烯释放时得出同样的结论,同时盐胁迫还使异戊二烯达到最大释放量时的温度上升。他推断由于盐胁迫影响植物的光合特性、加速叶的老化等,因而影响异戊二烯的释放^[23]。

然而,异戊二烯的功能还不十分清楚。有人认为异戊二烯的释放与植物叶子的耐高温有关,选用能释放异戊二烯的植物叶片放入纯氮气中(阻止异戊二烯的释放),并以从外界加入异戊二烯的组作为对照,同时使二者温度升高到类囊体膜不可逆破坏水平,发现后者类囊体膜不可逆破坏的高温阈值上升^[32, 33]。这是植物释放异戊二烯作用的最初解释,为以后的研究开展了新的领域。

1.2 单萜

人们很早就认识到植物释放单萜。单萜是 C_{10} 碳氢化合物,与异戊二烯一样,由甲羟戊酸途径产生,包括从乙酰辅酶 A 合成 IPP 和 DMAPP 的过程。IPP 或 DAMPP 通过异戊烯转移酶形成焦磷酸牻牛儿脂(GPP),再在单萜环化酶的作用下产生单萜。六、七十年代的研究工作就证实了这个途径的有效性,现在分子水平进一步的研究正在进行,薄荷(*Mentha*)里单萜生物合成的几个基因已被确定,针叶树里也进行相似的研究^[13]。单萜在植物体有特别的贮存结构,这些结构在植物间有差异。典型的例子是在薄荷有腺体毛、松树(*Pinus*)针叶里有树脂道,冷杉(*Abies*)有树脂泡,芸香科植物(Rutaceae)有腺体点,桉树(*Eucalyptus*)里有贮存洞^[6]。

与异戊二烯的光依赖性相反,单萜的释放通常不需要光,而少数不释放异戊二烯的橡树表现出单萜释放的光依赖性,针叶树幼叶释放单萜的过程同时有光依赖性和非光依赖性的特点^[10]。单萜贮存结构和释放的非光依赖性表明单萜的挥发来自贮藏库,并不依赖所进行的生理过程。

早期的研究表明,温度是影响单萜释放的主要因子,温度与单萜释放之间的关系与气压和温度之间的关系一致,因为单萜在叶内的气压依赖于它的挥发性和在叶的含量。最近的研究也表明植物组织里单萜的含量影响它的释放率,单萜的释放率与它的含量呈线性正相关^[4]。

虽然植物都含有甲羟戊酸途径和产生单萜的前体 GPP,单萜的绝对含量在植物之间仍有较大的变化,如

松柏属(*Coniferae*)、唇形科(*Labiatae*)植物大多有高含量的单萜,而壳斗科(*Fagaceae*)仅有少数种有明显的单萜释放,冷杉属(*Abies*)、槭属(*Acer*)、美洲茶属(*Ceanothus*)、柑属(*Citrus*)、桉属(*Eucalyptus*)、木兰属(*Magnolia*)、云杉属(*Picea*)和松属(*Pinus*)植物大多能够释放单萜^[11, 35]。

单萜的生态作用(如抗食草动物和病原菌)已经很清楚。有实验证实,当单萜加入到树木形成层时,几种致命的病原体的生长严重受阻^[24],同时单萜能作为双萜和树脂酸等高分子有毒萜类化合物的溶剂,因而,单萜可以作为植物毒性的传输系统。植物资源在生长和防卫分配间存在协调关系,单萜被认为是基于碳防卫的典型例子。一般说来,当光合作用条件良好时,过量的碳能积累用来产生单萜和其他基于碳的防卫化合物。

但产生单萜的大多数植物仍不能完全阻止食草动物的啃食,啃食会造成单萜贮藏结构的破坏,使其贮存库直接暴露于空气中,同时,食草动物的侵害能激活单萜的环化酶和与单萜合成前体 GPP 有关的酶^[32],进而加速单萜的生物合成。被破坏植物组织所释放的单萜对大气化学有很大影响,因此,在正确估计整个森林生态系统 VOCs 释放时,虫食激励 VOCs 产生和释放的正面效应和减少叶面积的负面效应都要考虑到。

1.3 植物异戊二烯、单萜释放过程的研究

植物烯萜类化合物的释放是一个简单的扩散过程,可由 Fick 第一定律计算,即叶到大气的释放通量表示为: $F = K(VP_l - VP_a) / r$ 。K 为化合物扩散的相关系数; VP_l 为化合物在叶内的气压; VP_a 为化合物在大气中的气压,由于烯萜类化合物在大气中的浓度低、寿命短, VP_a 比起 VP_l 小得多,可忽略; r 为扩散阻力。异戊二烯在植物叶不贮存,合成后就扩散到叶气孔外, r 主要受叶绿体膜阻力、细胞膜间的阻力、细胞间隙的阻力和气孔阻力等因子影响。而单萜在植物细胞内合成并贮存在特别的结构中,它的 r 不受叶化学特性和形态的影响,主要取决于叶的解剖特征,受叶内贮存位置到细胞间隙的阻力、细胞间隙的阻力和气孔阻力等影响。

关于异戊二烯和单萜在植物中具体释放部位的研究开始得很早,但一直没有一致的结论。Guenther 证实了气孔下生叶的双面都能释放单萜,并推断出单萜能够通过叶的角质层扩散^[11],然而也有研究表明异戊二烯仅在气孔下生叶的有气孔的一面释放,它主要是通过气孔扩散的。

1.4 异戊二烯和单萜释放对大气化学的影响

植物合成的异戊二烯、单萜和其它碳氢化合物对

大气圈臭氧的动态、一氧化碳的产生和甲烷的氧化起重要作用,这些作用来自烯类和萜类化合物的高还原活性。甲烷在大气的寿命通常是 8~11 年,而烯类有不饱和双键,异戊二烯和单萜在阳光下被 $OH\cdot$ 、 O_3 氧化,寿命常常为几分钟到几小时^[7, 17],在几个小时的寿命中,烯类化合物常常在低层大气沿下风向传输大约 10 km,中间氧化产物(如异丁烯醛,甲基-乙烯基-丙酮)有较长的寿命,但也只能在距形成点大约 100 km 范围存在^[17]。夜晚,它们主要与 $NO_3\cdot$ 作用,反应速率大约为白天的 1/5,氧化的主要产物是 CO。由于 CO 可以存在几个月的时间,且传输距离较远,影响大气的氧化能力,所以植物释放的异戊二烯和单萜影响着大气的化学组成。同时,异戊二烯和单萜与氧氮化合物反应后形成的有机氮化合物可以产生活性较高的氮自由基,它们同样影响着大气的化学组成。另一方面,大气中氧化氮含量大于 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,异戊二烯氧化产生大量的臭氧^[8]。在人为污染物(主要指氮氧化物)少时,异戊二烯在低浓度的氮氧化物中氧化,臭氧也参与反应被消耗。

2 其它释放物

到目前为止,所研究的植物在幼叶伸展过程中都释放出一定数量的甲醇^[29],释放的机制目前不清楚,但有人认为当细胞壁伸展时,果胶脱甲基而产生甲醇,他们还发现有些植物释放大量的丙酮(特别从植物芽中)^[26]。另外,植物释放出许多 VOCs 的氧化物,但潜在的生物机制不清。乙烯和甲基茉莉酸是植物受伤害时释放的两种低分子化合物,它们诱导防御反应,也有作为植物间信号传递的功能^[7]。然而,这些化合物的释放率很低,以至在大气化学中几乎不起作用。

自 60 年代以来,研究者发现几种松树释放 1-甲基对丙烯基苯酚,这种化合物是受虫害时表现出避免行为的强有力反应,它在针叶里是植物—食草动物相互作用中最重要的 VOCs,对大气化学的影响仍在研究。目前,它从整个林冠的释放率还没有估计过。

九十年代初,在克罗拉多峡谷(Colorado Rockies)空气的样品中检测到甲基丁醇,它的化学结构已排除了是异戊二烯的氧化物,但当时还不清楚它是否为植物所释放^[10]。几年后,有研究证实了它直接来自树叶^[12]。有羟基存在时,这种化合物的活性很高,能通过减少羟基的含量对大气化学产生重大影响。

羧酸和有机硫化合物是植物产生和释放的另两类有机化合物。90 年代初, Talbot 等在温带和巴西亚马逊热带森林从封闭枝条里检测到有机酸,但不能肯定

是从植物还是从附生的细菌中释放的^[35]。大多植物释放硫化化合物是异化消耗的副产物。Andreae 等通过测量环境硫化化合物的含量和土壤硫化化合物的释放率估计林冠硫化化合物的释放状况,发现从土壤释放的硫化化合物仅占植被所释放硫化化合物的很小一部分^[2]。而 Kesselmeier 却证实水生系统硫化化合物的释放量是陆地生态系统的 1 到 2 倍^[18]。

3 VOCs 生态释放和全球变化

全球变化的三个方面影响生物 VOCs 的释放:大气二氧化碳含量的增加,温室气体的增加,植被类型景观的改变。在环境 CO₂ 浓度增加时,C₃ 植物比 C₄ 植物有更大的增加光合产量的潜力,因此大气二氧化碳的增加有利于 C₃ 植物,从而改变一些 C₄ 植物占优势的植物群落组成。温室气体的增加被认为导致低层大气圈温度上升,中纬度地区干涸,这些人为的干扰和气候的变化将改变全球的生物分布。尽管 VOCs 的释放量有植物种间的差异,但没有发现 C₄ 植物象 C₃ 植物一样释放如此多的异戊二烯或单萜^[4]。在 C₄ 占优的热带草原,C₃ 植物的入侵可能增加异戊二烯和单萜的释放。单萜和异戊二烯有强的温度依赖性,它们表现出对全球温度变化能作出迅速反应。由于温度对气压的作用,释放随温度的升高呈指数上升,所以全球变暖的一般效应是异戊二烯和单萜含量的增加。中纬度地区降雨减少对有机化合物释放有复杂的影响,Lorio 等发现松树里的单萜含量随干旱而增加^[25],而干旱同时也减少林分的叶面积,所以难以预测总的有机化合物是否增加。植物受长期水分胁迫时,单位叶面积的异戊二烯释放量减少^[20],这种减少是水分胁迫的直接影响了或叶内氮含量减少的间接影响还不清楚,但单位生物量释放量的减少和由水分有效性减少而预测的总生物量减少意味着干旱可能引起生态系统异戊二烯释放的大量减少。

除了全球气候变化对有机化合物释放的直接影响,由于异戊二烯和单萜有高释放量的专有植物种,由气候和土地利用的变化导致生物类型的改变对释放也有深远影响,但生物的变化很难预料,因此也很难精确预料气候变化对 VOCs 释放的影响,但是可以比较一定生物类型释放率的高低,对释放做一个粗略的估计是可能的。目前,基于所调查的 VOCs 释放植物和释放率,已经开始了预测全球 VOCs 释放通量的模型的研究^[14]。但由于全球广大热带地区的 VOCs 释放研究较少,热带的资料相对缺乏,因而这些模型有很大的局限性,预测全球 VOCs 的释放仍是一项十分艰巨的科

研任务。

4 今后的研究方向

随着分子生物学方法和手段的渗入和生态学的结合,植物 VOCs 的研究成为植物次生代谢研究中的热点之一,从宏观和微观上都有进一步研究的领域。

4.1 植物类异戊二烯代谢途径的研究已有近百年的历史,但植物细胞里的类异戊二烯代谢物和其合成酶的含量大多偏低,且积聚过程需要经历一段较长的时间,其代谢过程的许多细节至今未能得到较好的阐明。由于其作为植保素在抗病中的重要作用以及作为特异性药物在人类抗肿瘤的临床运用上较高的应用价值,因此开展植物类异戊二烯途径的分子生物学研究是近年研究较多的热点领域。

4.2 热带植物占全球植物很大的比重,但热带植物种类和结构的复杂性使热带植物 VOCs 释放的研究困难,但关于热带植物的结论是预测 VOCs 对大气化学和全球气候变化必需的资料。因此开展广大热带地区植物 VOCs 的研究显得十分迫切。

参考文献

- 1 张福珠,苗鸿,鲁纯. 1994. 落叶阔叶林释放异戊二烯的研究[J]. 环境科学, 15: 1~5
- 2 Andreae M, Berresheim H, Birminger H et al. 1990. The atmospheric sulfur cycle over the Amazon basin 2: wet season[J]. Journal of Geophysical Research, 95: 16813~16825
- 3 Baldacchi D, Guenther A, Harley P et al. 1995. The fluxes and air chemistry of isoprene above a deciduous hardwood forest[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London A Mathematical and Physical Sciences. 350: 279~296
- 4 Bazzaz F. 1990. The response of natural systems to the rising global CO₂ levels[R]. Annual Review of Ecology and Systematic. 121: 167~196
- 5 Benjamin M. 1996. Low-emitting urban forests: A taxonomic methodology for assessing isoprene and monoterpene emission rates[J]. Atmospheric Environment. 30: 1437~1452
- 6 Fahn A. 1979. Secretory tissues in plants[M]. London: Academic Press. 25~73
- 7 Farmer E, Ryan C. 1990. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of protein inhibitors in plant leaves[A]. Proceedings of the National Academy of Sciences[C]. 87: 7713~7716
- 8 Fehsenfeld F. 1992. Emission of volatile organic compounds from vegetation and the implications for atmospheric chemistry[A]. Global Biogeochemical Cycles[C]. 6: 389~430
- 9 Gernshendon J, Coreau R. 1993. Terpenoid biosynthesis: the basic pathway and formation of monoterpenes, sesquiterpenes and diterpenes[A]. In: Moore T(ed). Lipid metabolism in plants[C]. Boca Raton: CRC Press. 333~388
- 10 Goldan P, Kuster W, Fehsenfeld F. 1993. The observation of a C₅ alcohol emission in a North American forest[R]. Geophysical Re-

- search Letters. 20: 1039 ~ 1042
- 11 Guenther A, Monson R, Fall R. 1991. Isoprene and monoterpene emission rate variability: observations with Eucalyptus and emission rate algorithm development[J]. Journal of Geophysical Research. 96: 10799 ~ 10808
 - 12 Guenther A, Zimmerman P, Klinger L et al. 1996. Estimates of regional natural volatile organic compound fluxes from enclosure and ambient measurements[J]. Journal of Geophysical Research. 101: 1345 ~ 1359
 - 13 Guenther A, Zimmerman, Wildermuth M et al. 1994. Natural volatile organic compound emission rate estimates for US woodland landscapes[J]. Atmospheric Environment. 28: 1197 ~ 1210
 - 14 Guenther A. 1995. A global model of natural volatile organic compound emissions[J]. Journal of Geophysical Research. 100: 8873 ~ 8892
 - 15 Haagen-smit A, Darley E. 1952. Investigation on injury from air pollution in the Los Angeles area[J]. Plant Physiology. 27: 18 ~ 34
 - 16 Harley P, Litvak M, Sharkey T. 1994. Isoprene emission from velvet bean leaves: interactions between nitrogen availability, growth photon flux density and leaf development[J]. Plant Physiology. 105: 279 ~ 285
 - 17 Jones C, Rasmussen. 1975. Production of isoprene by leaf tissue [J]. Plant Physiology. 55: 982 ~ 987
 - 18 Kesselmeier J. 1991. Emission of sulfur compounds from vegetation and global-scale extrapolation. In: Sharkey T, Holland E, Mooney H (ed), Trace gas emissions by plants [M]. San Diego: Academic Press. 261 ~ 265
 - 19 Kuzma J, Fall R. 1993. Leaf isoprene emission rate is dependent on leaf development and the level of isoprene syntheses[J]. Plant Physiology. 101: 435 ~ 440
 - 20 Lerdau M, Matson P, Fall R et al. 1995. Ecological controls over monoterpene emission from Douglas fir[J]. Ecology. 76: 2640 ~ 2647
 - 21 Lerdau M, Gershenzon J. 1997. Allocation theory and the cost of defense. Resource allocation in plants and animals [M]. San Diego: Academic press. 298 ~ 355
 - 22 Logan J, Prather M, Wofsy S. 1981. Tropospheric chemistry: a global perspective[J]. Journal of Geophysical Research. 86: 7210 ~ 7254
 - 23 Loreto F, Delfine S. 2000. Emission of isoprene from salt-stressed Eucalyptus globulus leaves[J]. Plant Physiology. 123: 1605 ~ 1610
 - 24 Loreto F, Sharkey T. 1993. On the relationship between isoprene emission and photosynthetic metabolites under different environmental conditions [J]. Planta. 189: 420 ~ 424
 - 25 Lorio P. 1993. Environmental stress and whole-tree physiology[A]. In: Schowalter T, Filip G (eds.) Beetle-pathogen interactions in conifer forests[C]. London: Academic Press. 81 ~ 101
 - 26 MacDonald R C, Fall R. 1993. Detection of substantial emissions of methanol from plants to the atmosphere[J]. Atmosphere Environment. 27: 1709 ~ 1713
 - 27 Mcgarvey D, Croreau R. 1995. Terpenoid metabolism[J]. Plant Cell. 7: 1015 ~ 1026
 - 28 Monson R, Lerdau M, Sharkey T. 1995. Biological aspects of constructing biological hydrocarbon emission inventories[J]. Atmospheric Environment. 29: 2989 ~ 3002
 - 29 Nemecek-marshall M, MacDonald R C, Franzen J J et al. 1995. Methanol emission from plants[J]. Plant Physiology. 108: 1359 ~ 1368
 - 30 Sanadze G. 1991. Isoprene effect: light-dependent emission of isoprene by green parts of plants[A]. Trace gas emission by plants [C]. San Diego: Academic Press. 135 ~ 152
 - 31 Seufert G, Kotzias D, Sparta C et al. 1995. Volatile organics in Mediterranean shrubs and their potential role in a changing environment. Global change and Mediterranean-type ecosystems [M]. Berlin: Springer-Verlag. 343 ~ 370
 - 32 Sharkey T, Singaas E. 1995. Why plants emit isoprene[J]. Nature. 374: 769
 - 33 Sharkey T. 1996. Emission of low molecular mass hydrocarbons from plants[A]. Trends in Plant Science [C]. San Diego: Academic Press. 1: 78 ~ 82
 - 34 Silver G, Fall R. 1991. Enzymatic synthesis of isoprene from dimethylallyl diphosphate in aspen leaf extracts[J]. Plant Physiology. 97: 1588 ~ 1591
 - 35 Talbot R, Adreas M, Berresheum H et al. 1990. Sources and sinks of formic, acetic, and pyruvic acids over central Amazonia 2: wet season[J]. Journal of Geophysical Research. 95: 16799 ~ 16811