

臭氧浓度升高对植物源挥发性有机化合物(BVOCs)影响的研究进展

冯兆忠^{1,2}, 袁相洋^{1,2}

(1. 中国科学院生态环境研究中心, 城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085; 2. 中国科学院大学资源环境学院, 北京 100049)

摘要: 伴随地表臭氧(O₃)浓度在全球范围内的普遍上升, 针对植物源挥发性有机化合物(biogenic volatile organic compounds, BVOCs)与地表O₃之间复杂的交互作用, 本文综述了O₃浓度升高对BVOCs影响方面取得的研究进展, 并对未来研究提出了展望. 研究进展主要包括BVOCs应对单因子O₃胁迫的影响因素(如BVOCs种类, 植物功能类型, 植物O₃敏感性及O₃胁迫程度), 以及O₃分别与升温/二氧化碳(CO₂)/干旱/氮(N)沉降等因子复合对BVOCs释放的影响. 虽然O₃胁迫不影响BVOCs释放的研究最多, 但O₃胁迫的降低作用在异戊二烯和落叶树种的研究中更突出, 增加的结果更多地出现在单萜(MTs)、常绿植物和急性熏蒸的实验里. O₃与升温/N沉降复合处理增加MTs释放, O₃与CO₂复合处理降低了异戊二烯释放. 鉴于研究样本的稀缺, 建议加强该领域研究, 同时要考虑短期和长期处理、个体和生态系统水平研究的差异; 加强以O₃为主的多因子复合及生物与非生物多重胁迫对BVOCs影响的研究, 以便更好评估陆地生态系统BVOCs对当前及未来O₃污染情景的响应, 为今后大气污染防治提供有价值的理论支撑.

关键词: 臭氧浓度; 植物源挥发性有机化合物(BVOCs); 异戊二烯; 单萜; 复合作用

中图分类号: X171.5 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2018)11-5257-09 DOI: 10.13227/j.hj.kx.201802075

Effects of Elevated Ozone on Biogenic Volatile Organic Compounds (BVOCs) Emission: A Review

FENG Zhao-zhong^{1,2}, YUAN Xiang-yang^{1,2}

(1. State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China; 2. College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: With the global increase of tropospheric ozone (O₃) and complex interactions between biogenic volatile organic compounds (BVOCs) emissions and tropospheric O₃ concentrations, this review summarizes current research progress and future research prospects in terms of the effects of elevated O₃ on BVOCs emissions. The main progress included impacts of BVOCs categories, plant functional types, O₃ sensitivity of plants, the O₃ stress level on the response of BVOCs emissions to single O₃ stress, and the combined effects of elevated O₃ and temperature, carbon dioxide (CO₂), drought, and nitrogen (N) deposition. Results indicated that most published results reported no change in BVOCs emissions in response to increasing O₃ concentration. Specifically, decreasing effects of O₃ on BVOCs emissions were more obvious in studies on isoprene and deciduous species, whereas studies on monoterpenes and evergreen plant species showed more results with an increasing trend as well as acute O₃ exposure experiments. There was an increased tendency of monoterpene emissions to the combined effects of O₃ and temperature or N deposition. However, the combined effects of O₃ and CO₂ decreased isoprene emissions. Given that studies on the effects of O₃ on BVOCs emissions remain scarce, more complete experiments are needed that consider differences between short-term and long-term or individual-level and ecosystem-level. Furthermore, future research should strengthen the multi-factor interactive studies, particularly on O₃ and other global change components and biotic and abiotic stresses, to assess BVOCs emissions from terrestrial ecosystems in response to O₃ pollution both currently and in the future, which will provide valuable theoretical support to air pollution control.

Key words: ozone concentration; biogenic volatile organic compounds (BVOCs); isoprene; monoterpene; combined stress

植物不同组织器官如叶片、花朵、果实和根系通过次生代谢途径合成的低沸点、挥发性强的非甲烷碳氢化合物被称为植物源挥发性有机化合物(biogenic volatile organic compounds, BVOCs)^[1,2]. 陆地生态系统中几乎所有植物都可以释放BVOCs, 且BVOCs的种类成千上万^[3]. Guenther等^[4]利用

天然气体和气溶胶排放模型(MEGAN 2.1)评估全

收稿日期: 2018-02-08; 修订日期: 2018-05-13

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFC0505704); 中国科学院前沿科学重点研究项目(QYZDB-SSW-DQC019); 中国科学院“百人计划”项目

作者简介: 冯兆忠(1976~), 男, 博士, 研究员, 主要研究方向为环境变化的生态效应, E-mail: fzz@rcees.ac.cn

球 2000 年 BVOCs 释放总量约为 $1\text{Pg}(10^{15}\text{g})$ ，主要包括异戊二烯(ISO, 53%)、单萜(MTs, 16%)和其他活性 VOCs(OVOCs, 31%)。多数 BVOCs 的释放可以贯穿植物生长的整个生命周期，但某些 VOCs 只能在植物生长的特定阶段如叶片成熟、衰老，花朵盛开或果实成熟期监测到^[3]。从全球来看，BVOCs 的释放总量比人为源挥发性有机化合物(anthropogenic volatile organic compounds, AVOCs)高近 10 倍^[5]，且多数 BVOCs 具有较高的反应活性及臭氧(O_3)生成潜力^[6]。因此，BVOCs 对大气光化学进程及区域与全球环境质量的影响更大。

BVOCs 是大气主要污染物 O_3 及其他二次污染物如过氧乙酸硝酸酯、醛类、酮类、过氧化氢、二次有机气溶胶及悬浮颗粒物的重要前体物^[2,7]。自工业革命以来，不断攀升的地表 O_3 背景浓度成为北半球中纬度地区普遍面临的环境问题^[8,9]。《中国环境状况公报》自 2015 年就公布高浓度的地表 O_3 已成为中国大多数地区夏季首要空气污染物^[10]。高浓度 O_3 不仅可以引起叶片损伤、抑制生长，还可以影响植物次生代谢产物 BVOCs 的合成和释放^[1,2]。意识到 BVOCs 对大气光化学进程的重要影响及 O_3 与 BVOCs 之间复杂的交互作用，国内外许多研究者开始关注 BVOCs 应对 O_3 胁迫的响应。与自然环境下生长的植物相比， O_3 胁迫可以刺激^[11-13]、抑制^[14-19]或不影响^[20] BVOCs 的释放，这些多变的响应主要取决于 BVOCs 种类^[21]、 O_3 暴露浓度^[22]、 O_3 暴露时间^[23]、植被类型^[24]、甚至植物叶片不同的生长阶段^[25]。此外，在植物旺盛生长的夏季，高浓度 O_3 污染的天气也伴随高温和干旱的发生^[26]；全球温室气体(GHG)排放和活性氮(N)输入的不断增长，导致全球绝大多数地区受到高浓度二氧化碳(CO_2)和过量 N 沉降的威胁，使得多重环境胁迫时常同时发生^[8]。因此，在全球及区域地表 O_3 污染不断加重的情景下，深入了解 O_3 胁迫对 BVOCs 释放的影响对于理解陆地生态系统应对全球环境变化的响应至关重要。

本文总结了 1990~2017 年间已发表的 O_3 胁迫对 BVOCs 释放影响的研究成果，其中国外文章占 87%，国内文章仅为 13%。早在 1990 年左右，国内已经开展 BVOCs 测定研究，但总结过去 30 a 的成果，我国 BVOCs 研究主要集中在排放速率的测定^[27-29]、排放清单的建立^[30-32]及排放量的估算^[33-35]等方面。关于地表 O_3 对 BVOCs 释放影响

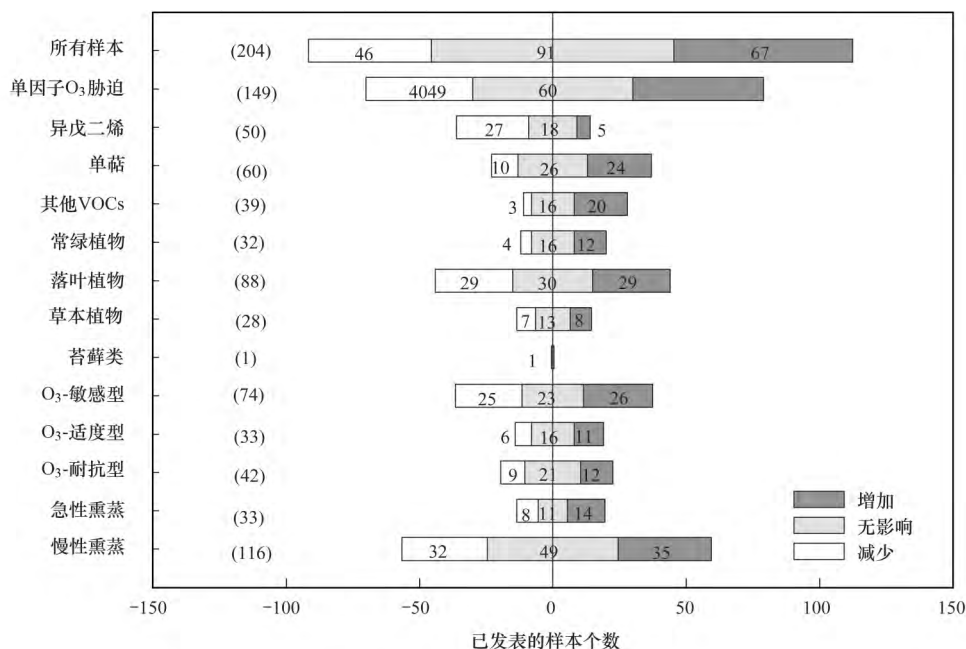
的研究屈指可数，目前见刊的只有 6 篇外文文献^[17-19,36-38]，涉及 O_3 与其他全球变化因子复合作用的研究更少，外文文献只有 3 篇^[17,19,36]，中文期刊文献 0 篇。鉴于国内可用数据的稀缺，本文主要在总结国外学者有关 BVOCs 释放应对 O_3 胁迫研究成果的基础上，从 BVOCs 种类(ISO、MTs 和 OVOCs)、植被功能类型(常绿、落叶和草本植物)及植物 O_3 敏感性(敏感型、适度型和耐抗性)、 O_3 胁迫程度(急性熏蒸： O_3 浓度 $\geq 150\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 且 O_3 熏蒸时间 $< 10\text{d}$ ；慢性熏蒸： O_3 浓度 $< 150\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 且 O_3 熏蒸时间 $> 10\text{d}$)等方面出发，深入探讨单因子 O_3 胁迫、 O_3 分别与升温、 CO_2 、干旱或 N 沉降复合对 BVOCs 释放的影响，旨在进一步明确 BVOCs 应对全球环境变化尤其高浓度 O_3 及多因子复合情形下的响应特征，指出未来研究需要侧重的方向，为 O_3 -BVOCs 交互作用和 O_3 污染的峰值削减研究提供理论指导。

1 单因子 O_3 胁迫对 BVOCs 释放的影响

本研究共筛选出 47 篇文章内的 204 个样本，其中单因子 O_3 胁迫研究占 73.0% (149 个)， O_3 浓度升高可以增加(32.9%)、降低(26.8%)或不影响(40.3%) BVOCs 的释放。总体来看， O_3 胁迫不影响 BVOCs 释放的样本占据更大比例(图 1)。不同于本文的研究，Peñuelas 等^[39]有关全球变化对 BVOCs 影响的综述表明 O_3 胁迫增加 BVOCs 释放的研究样本占据更大比例，这种差异可能来自不同的样本数量、BVOCs 种类、实验树种或不同的实验条件。

1.1 BVOCs 种类对 O_3 胁迫的响应

按 BVOCs 的种类划分为 ISO、MTs 和 OVOCs 这 3 大类，不同种类的 BVOCs 应对 O_3 胁迫的响应明显不同。 O_3 胁迫产生的抑制作用更频繁地出现在植物源 ISO 的释放上(10% 增加，36% 无影响，54% 降低)。对于 MTs 和 OVOCs，只有 17% 和 8% 的样本呈现 O_3 胁迫的抑制作用，83% 和 92% 的研究样本呈现为增加和无影响的结果(图 1)。ISO 和 MTs 应对 O_3 胁迫不一致的响应可能归因于 ISO 和 MTs 在植物组织内不同的储存方式。ISO 在植物叶肉内没有贮存结构，当叶内气压在饱和点以下时，ISO 的释放率等于其生物合成率^[40]。因此，强烈光和温度依赖的 ISO 更易受到环境胁迫的抑制作用^[41]。MTs 在植物体内有特殊的贮存结构(尤其裸子植物或唇形科植物)，如薄荷有腺体毛，松树针



括号内数字代表各类别中总样本数量,下同
图1 BVOCs应对单因子O₃胁迫已发表文章的统计

Fig. 1 Number of published results on BVOCs emissions under elevated O₃ concentrations

叶有树脂道,冷杉有树脂泡,芸香科植物有腺体点,桉树有贮存洞等^[1,40].与ISO强烈的光和温度依赖性相比,多数MTs的释放只受温度的影响并不依赖光,故光合作用可利用的碳与MTs释放不匹配的现象更容易发生^[42].OVOCs主要包括来自细胞壁果胶脱甲基作用的甲醇,醇类脱氢酶氧化形成的醛、酮、酸醚类化合物及多烯脂肪酸(PUFA)的氧化产物-植物叶片绿色挥发性物质(green leaf volatiles, GLVs)等^[40].鉴于这类VOCs单体量少且种类繁多,目前对于OVOCs生理控制的研究并没有统一论,但综合已有的结果及前人研究,与叶肉细胞壁或细胞膜膜脂过氧化相关的多种OVOCs更易受到O₃或高温等外界氧化胁迫(活性氧物质)的刺激^[12].Peñuelas等^[39]统计结果也显示O₃增加BVOCs释放的研究在MTs和OVOCs中更明显,甚至没有O₃降低MTs和倍半单萜烯(SQTs)的报道.

1.2 植被功能类型或植物O₃敏感性影响BVOCs对O₃胁迫的响应

从全球BVOCs排放清单中来看,BVOCs的释放具有明显的植物特异性:速生林或人工栽培的经济林是ISO和MTs最主要的来源^[43];草地中苔藓和地衣主要释放MTs和OVOCs;而农作物一般被认为是BVOCs释放水平较低的物种^[40].另外,大多数落叶树种是ISO强释放树种,如杨树、柳树、栎树、桉树和桦树等;多数常绿树种如松树、柏树、

云杉及禾本类植物主要释放MTs^[44].当然也有例外,如地中海地区的圣栎(*Quercus ilex*)不释放ISO,却是MTs和OVOCs高释放树种,而有部分云杉和桉树同时释放ISO和MTs^[40].纵观已有的研究结果,除1篇文章报道O₃浓度升高对北方泥炭地苔藓(moss)ISO释放无影响外^[45],将其余研究按植被功能类型划分常绿、落叶及草本植物,结果表明:O₃胁迫增加BVOCs释放的样本在常绿植物中更加明显(常绿植物37.5%,落叶植物33.0%,草本植物28.6%),但O₃胁迫降低BVOCs释放的样本在落叶树种中占据更多比例(33.0%),见图1.

BVOCs应对O₃胁迫的响应不仅依赖于植被功能类型,同时也依赖于植物自身对O₃的敏感性.早期,Heiden等^[20]利用不同敏感性烟草(*Nicotiana tabacum* L.)在急性O₃暴露下(摩尔分数120~170 nmol·mol⁻¹,熏蒸时间5 h)的实验显示,O₃诱导BVOCs(主要C6化合物)的释放只出现在O₃敏感性强的烟草上,由此提出O₃对敏感性植物VOCs的刺激类似于昆虫袭击后“过敏反应”的假设.根据文献的介绍和特别标注,本研究分别定义杨树(*Populus*)和桦树(*Betula*)、棉豆(*Phaseolus lunatus* CV. Sieva)、番茄(*Lycopersicon esculentum*)、烟草(*Nicotiana tabacum*)及三叶草(*Trifolium striatum*)为O₃敏感型植物;银杏(*Ginkgo biloba*)、挪威云杉(*Picea abies*)、欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)、落叶松

(*Larix*)、栎(*Quercus serrata*) 和绒毛栎(*Quercus pubescens*) 等为 O_3 适度型植物; 冬青栎(*Quercus ilex*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*) 和芦苇(*Phragmites australis*) 为 O_3 耐抗型植物^[46]。汇总的结果显示, O_3 敏感型植物中 O_3 胁迫增加、无影响和降低 BVOCs 释放的样本分别占 35.1%、31.1% 和 33.8%; 相比于增加和减少 BVOCs 释放的样本数, O_3 胁迫无影响的样本在 O_3 适度型和耐抗型植物占据更多的比例(48.5% 和 50.0%)。总体上, O_3 胁迫更易对敏感型树种产生影响。Ryan 等^[16] 研究慢性 O_3 熏蒸(120 nmol·mol⁻¹, 熏蒸时间 8d) 对不同基因型杨树(*Populus deltoides* × *Populus trichocarpa*) 的影响结果表明, 耐抗型植物叶片较强的 O_3 抵抗力及较高的色素含量致使 ISO 或 OVOCs 的释放不易受 O_3 胁迫的影响。考虑到本研究并没有区分不同类别 BVOCs 在不同 O_3 敏感性植物的 O_3 胁迫响应, 这种结果可能因 BVOCs 种类的不同而异。Blande 等^[47] 利用两种不同基因型杂交杨树(*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.) 在长期 O_3 暴露下(1.3 ~ 1.4 倍环境 O_3 浓度, 熏蒸时间 120d) 的研究显示, 尽管 O_3 耐抗型杨树比 O_3 敏感性杨树释放更多 MTs(α -派烯和 β -派烯), 但二者之间的 ISO 没有显著差异, 说明一种 VOCs 在不同 O_3 敏感性植物下的响应未必可以外推到其他 VOCs 的响应模式上。

1.3 O_3 胁迫程度影响 BVOCs 对 O_3 胁迫的响应

O_3 熏蒸时间的长短及 O_3 浓度的高低是决定植物是否受到 O_3 伤害的最直观因素。将已有的研究按 O_3 胁迫程度划分为急性熏蒸和慢性熏蒸, 结果表明慢性 O_3 熏蒸对 BVOCs 释放无显著影响的研究最多(42.2%), 增加和降低的样本则分别占 30.2% 和 27.6%; 急性 O_3 熏蒸对于 BVOCs 释放的刺激作用更加明显(42.4%), 降低或不影响 BVOCs 释放的样本分别占 24.2% 和 33.4%(图 1)。BVOCs 作为植物应对外界胁迫或压力的重要防御手段, 叶片释放的 VOCs(主要 ISO 和 MTs) 可以与细胞内的 O_3 或活性氧物质(ROS) 发生反应, 消除 ROS 物质, 从而减少细胞膜脂过氧化过程, 保护植物光合器官免受 O_3 的伤害^[48]。因此, 急性 O_3 熏蒸在一定程度上可以刺激植物叶片 ISO^[49] 和 MTs 的释放^[50]。值得注意的是, 与具有明显 O_3 损伤症状的叶片相比, 这种刺激作用对长期生长在高浓度 O_3 环境下已具备明显抵抗力的叶片或者还没有受到明显伤害的叶片更加明显^[25]。

对于大多数植物来说, BVOCs 的合成和释放与温度、光照及植物光合作用合成的中间产物息息相关^[51]。考虑到 O_3 熏蒸(即使是长期低浓度的 O_3) 对植物叶片叶绿素及光合器官的损伤作用, O_3 暴露可能抑制 BVOCs 中间产物的产生, 从而降低 BVOCs 的合成和释放^[14, 16]。纵观已有结果, O_3 胁迫对 BVOCs 的抑制作用并不取决于急性 O_3 熏蒸(24.2%) 还是慢性 O_3 熏蒸(27.6%)。BVOCs 释放在 O_3 胁迫环境下的响应似乎与植物自身是否受到 O_3 伤害或受到何种程度的伤害有关。Yuan 等^[17] 和 Fares 等^[25] 对高浓度 O_3 熏蒸下不同生长阶段杨树叶片 ISO 释放速率的研究均发现, O_3 刺激新生且没有受到明显 O_3 损伤叶片的 ISO 释放, 但随着 O_3 浓度的积累及叶龄的增大, O_3 显著降低叶片 ISO 的释放。基于此, 有学者提出 BVOCs(主要 ISO 和 MTs) 应对 O_3 胁迫的响应可能遵循“毒物兴奋效应”模式, 即低剂量刺激 BVOCs 释放, 当 O_3 累积剂量超过一定阈值, BVOCs 合成受阻, 从而抑制 BVOCs 释放^[43]。然而, 目前 BVOCs “毒物兴奋效应”的具体阈值还无法确定。

2 O_3 与其他环境因子复合对 BVOCs 释放的影响

全球环境变化的复杂性及多重性, 导致 BVOCs 的释放不仅只受到 O_3 单因子胁迫的影响, 也受到 O_3 与其他全球环境变化因子复合的影响, 例如 O_3 分别与升温、 CO_2 、干旱或 N 沉降等。鉴于复合因子的研究历史只有短短 20 年左右, 截止目前公开发表的 O_3 与其他因子复合的研究只有 21 篇文章 55 个研究样本。从整体趋势上看, BVOCs 应对 O_3 与其他环境因子复合的响应与单因子 O_3 胁迫的响应无明显差异, O_3 与其他环境因子复合研究占据最高比例的是无显著影响的样本(56.4%), 复合因子增加 BVOCs 释放的样本(32.7%) 紧随其后。与单因子 O_3 胁迫相比, 复合因子降低 BVOCs 释放的研究只占 10.9%, 且都来自 O_3 与 CO_2 或与 N 沉降交互影响的研究(图 2)。

2.1 O_3 和升温

过去 100 年间, 全球人为源温室气体(GHG) 的过量排放致使地表平均温度上升 0.74℃^[8], 如果按目前 GHG 的排放速率, 到 21 世纪末全球地表平均温度可能比现在升高 2 ~ 4℃^[52]。阿伦尼斯模型(Arrhenius model) 描述的典型“酶控型”过程表明 ISO 和 MTs 等 BVOCs 的产生和释放与温度呈指数正相关性^[53, 54], 这些“酶控及光依赖”的经验公式

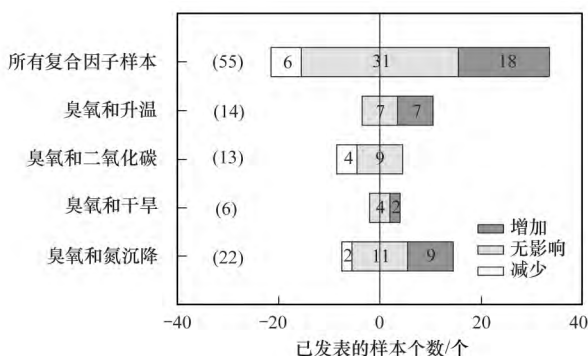


图2 BVOCs应对O₃与其他环境因子复合作用已发表文章的统计

Fig. 2 Number of published results on BVOCs emissions under the combined effects of elevated O₃ concentrations and other global change factors

已经成为目前全球 BVOCs 区域评估模型中的基础算法^[4,5]. 大量室内及野外实验也确定短期升温(相对于年际尺度)可引起 BVOCs 释放增加 30%~45%^[54]. 因此, O₃ 和升温复合作用对 BVOCs 的最终影响可能主要取决于 O₃ 本身对于 BVOCs 的影响. Kivimäenpää 等^[21]和 Ghimire 等^[55]对挪威云杉(*Picea abies*)和欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)多种 BVOCs 释放速率(主要 MTs 和 SQTs)持续 1~3 个生长季的升温(1~3℃)和高浓度 O₃(1.5 倍环境 O₃ 浓度)复合作用实验表明, 尽管整体上看 O₃ 和升温对 BVOCs 释放无显著交互作用, 但单因子 O₃ 和升温都可以显著增加 MTs 和 SQTs 的释放(2~6 倍), 因此二者复合作用最终表现形式是协同增加 MTs 和 SQTs 的释放. 在已有的研究中, O₃ 和升温复合增加 BVOCs 释放的样本均来自 MTs 和 OVOCs; ISO 对 O₃ 和升温复合的响应并不敏感, 变化不显著, 这可能是由于 O₃ 本身抑制 ISO 释放所致^[39]. 因此, 不同类别的 BVOCs 应对 O₃ 胁迫的响应也显著影响着未来 O₃ 与升温复合后的结果.

2.2 O₃ 和二氧化碳

二氧化碳(CO₂)浓度不断升高是全球环境变化中另一个重要因子^[56]. 自工业革命以来, 全球 CO₂ 浓度上升 35%(目前大约 400 μmol·mol⁻¹), IPCC 预测到 21 世纪末 CO₂ 浓度将会继续升高至目前的两倍^[8]. 高浓度 CO₂ 可以增加植物生物量及植物生态系统的生产力^[57]. 因此, 仅考虑 BVOCs 生理代谢的机制, CO₂ 浓度升高可进一步促进 BVOCs 的合成和释放. 事实上, 大部分室内及田间控制实验都表明增加 CO₂ 浓度显著抑制了 BVOCs(尤其 ISO)的释放^[58,59], 但是这种降低作用对于不同树

种, 不同的评估尺度研究有明显差异^[60,61]. 与单因子 CO₂ 影响不同, O₃ 与 CO₂ 复合下 69.2% 的样本表现为无影响, 其中 85.7% 和 100% 的研究来自 MTs 和 OVOCs 的研究(数据未显示). 然而, 30.8% 的研究样本表明 O₃ 与 CO₂ 复合降低 BVOCs 释放, 且其中 75% 的样本都来自 O₃ 和 CO₂ 复合作用对植物源 ISO 释放的研究(数据未显示). 考虑到单因子 O₃ 胁迫对 MTs 具有明显的刺激作用(图 1)以及高浓度 CO₂ 对于 MTs 释放的影响没有 ISO 显著^[3], 目前初步认为 O₃ 和 CO₂ 复合降低 ISO 释放, 但对 MTs 和 OVOCs 的释放无显著影响. 如果高浓度 CO₂ 真正抑制叶片水平 ISO 释放, 这将严重影响区域及全球 BVOCs 总量评估^[39]. 在此基础上, 高浓度 CO₂ 对 ISO 的抑制作用将会弥补全球变暖造成的正效应, 甚至引起负反馈^[62]. 当然也有研究表明即便高浓度 CO₂ 和 O₃ 可以强烈降低田间开放系统中杨树 ISO 的释放速率^[15], 但考虑到高浓度 CO₂ 对于整株植物叶面积指数的增幅作用, 对于全球大多数生态系统, 这种抑制作用在区域尺度 ISO 释放总量评估中并没有显著变化^[62]. 总体来说, 由于缺乏群落或生态系统尺度的实际观测, O₃ 与 CO₂ 交互作用对区域及全球 BVOCs 释放的影响还有待进一步验证.

2.3 O₃ 和干旱

全球地表平均温度上升, 引起全球降水格局大幅度改变, 干旱在全球多个国家和地区越来越频繁地出现^[8]. 理论上, 干旱胁迫可以直接影响气孔导度的开度, 并限制叶片光合作用的生物化学进程, 从而降低 BVOCs 的释放^[2]. 事实上, 对不同实验水平及条件下的干旱研究发现, 干旱开始时并没有抑制植物 ISO 释放. 由于萜烯类物质可以增加植物对非生物胁迫的抵抗作用, 适度的干旱甚至可以增加 BVOCs 的释放^[63]. 除非干旱胁迫持续加重导致植物萎蔫或完全限制光合作用时, 干旱对 ISO 的抑制作用才会出现^[64]. 有关 MTs 的田间暴露实验也表明只有叶片水势低于 2 MPa 时, 干旱对 MTs 的抑制才会特别显著^[65]. O₃ 和干旱复合作用的研究目前还很少, 只有 Vitale 等^[23]在急性 O₃ 熏蒸(250 nmol·mol⁻¹, 4 h·d⁻¹)对冬青栎(*Quercus ilex*) MTs 释放和 Yuan 等^[17]关于慢性 O₃ 熏蒸(80 nmol·mol⁻¹, 熏蒸时间 96 d)对于中国杂交杨树(*Populus deltoides* cv. 55/56 × *P. deltoides* cv. Imperial) ISO 释放的研究. 整体来看, O₃ 和干旱复

合作用对 BVOCs 释放无影响的样本(66.7%) 占据更大比例(图2), 只有33.3%的样本表明 O₃ 和干旱增加 BVOCs 释放. 在已有的研究中, 伴随干旱胁迫的 O₃ 熏蒸实验(250 nmol·mol⁻¹, 熏蒸时间28d), 冬青栎叶片脂肪氧合酶(lipoxygenase) 的释放在两周内呈增加趋势, 但随着干旱胁迫时间的延长, 干旱通过降低气孔减少 O₃ 吸收量从而提高植物抵抗 O₃ 胁迫的能力, 以至于在一定程度上缓解了由 O₃ 诱导的萜烯类(MTs, 主要 GLV) 的释放, 从而表现为复合作用先增加后无影响的结果^[23]; 关于 O₃ 和干旱复合对杨树叶片 ISO 释放影响的研究中, 适度的干旱增加杨树叶片 ISO 的释放, 而 O₃ 胁迫显著降低杨树叶片 ISO, 故 O₃ 和干旱对叶片水平 ISO 释放无显著交互作用, 但考虑干旱对整株植物叶面积的影响时, O₃ 对杨树 ISO 释放的降低作用只出现在充分灌溉的植物上^[17]. 因此, 基于有限的的数据, O₃ 胁迫对 MTs 和 ISO 的影响可能被干旱胁迫的作用抵消、中和或者增强. 同时, 高峰等^[66] 关于 O₃ 和干旱对植物复合影响的综述指出, O₃ 和干旱对植物的交互作用因胁迫发生的先后次序不同也会不同. 目前要完全阐述 O₃ 和干旱对 BVOCs 释放的复合影响还需更多更深入地研究.

2.4 O₃ 和氮沉降

人为活动引起的活性 N 增加导致全球 N 沉降加剧是改变全球环境的另一个重要因子^[67]. 全球大气传输和化学反应模型预测, 到 21 世纪中期全球 N 沉降将为现在的 2 倍多^[68], 作为全球主要活性 N 输出和制造国的中国已成为世界三大 N 沉降区之一^[69]. 大量控制实验与大田研究^[70-72] 都表明土壤施 N 水平及叶片 N 素含量与植物叶片 ISO 释放成显著正相关. 但与之相反, N 添加对 MTs 的影响是多变的, 没有统一模式^[71, 73].

汇总目前的研究, 只有 Yuan 等^[19] 对中国大青杨(*Populus cathayana*) 幼苗的研究涉及 O₃ 和 N 添加对植物源 ISO 的复合影响. 研究表明尽管 N 添加增加叶片 ISO 的释放, 但 O₃ 胁迫对 BVOCs 释放的抑制作用在不同 N 添加水平下没有被改变, O₃ 和 N 添加复合作用的影响仍然呈现为抑制作用; 其他 O₃ 与 N 添加复合作用的研究都呈现无影响(50.0%) 或降低排放(40.9%), 见图 2, 这方面研究多聚焦于欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)、欧洲云杉(*Picea abies*)、欧洲桦(*Betula pendula*) 及草本植物等高 MTs 或 OVOCs 释放树种. 如 Carriero 等^[74] 对欧洲白桦(*Betula pendula*) 幼苗为期 2 a 的暴露实验

表明, BVOCs 应对 N 添加的响应具有种类特异性, 施 N 降低 MTs(主要 α -派烯和 β -派烯) 的释放, 却增加 OVOCs(如己醛和硝基苯酚) 的释放, 而 O₃ 暴露增加 MTs 和 OVOCs 的释放, O₃ 和 N 添加复合作用对 MTs 的影响也是增加的. 此外, 有研究表明适量 N 添加对植物生态系统有显著正效应^[75]. 通过影响生态系统植物叶面积及生产力, 区域 O₃ 和 N 沉降复合作用有可能增加陆地生态系统 BVOCs(至少 MTs) 的排放, 但由于研究样本的稀缺, 这种结果在 BVOCs 应对 O₃ 和 N 沉降复合作用中是否具有普适性, 还不得而知.

3 结论与展望

(1) 总体来说, 单因子 O₃ 胁迫不影响 BVOCs 释放的样本最多. 然而, 常绿植物释放的 MTs 和 OVOCs 更易受 O₃ 胁迫的刺激. 落叶树种中无法在叶肉内贮存的 ISO 更易受到 O₃ 胁迫的抑制作用. 尽管影响趋势还无法确定, 但 O₃ 胁迫更易改变 O₃ 敏感型植物 BVOCs 释放. 急性 O₃ 熏蒸对 BVOCs 的刺激作用更明显, 慢性熏蒸不容易引起 BVOCs 的变化.

(2) 与单因子 O₃ 胁迫类似, O₃ 与其他全球环境变化因子对 BVOCs 的复合影响受复合因子类型、影响因子出现时间的先后、影响因子的轻重以及各因子对植物本身生长代谢机制的影响而异. O₃ 与升温、N 沉降更容易引起 MTs 或 OVOCs 释放的增加, O₃ 与 CO₂ 对 ISO 的降低更明显. 当然 O₃ 单因子胁迫的影响可能被其他胁迫因子的作用抵消、中和或者增强, 需要根据实际实验条件而定.

(3) 增加研究数量和延长处理时间. 目前国内已有的研究中, 仅有个别研究涉及单因子 O₃ 或 O₃ 与其他因子复合作用对 BVOCs 释放的影响. 伴随中国 O₃ 污染的加剧, 有关 O₃ 胁迫对 BVOCs 释放影响的研究亟待加强; 另外, 已有研究中大多数数据都来自短期实验测定, 短期的实验结果是否可以与长期实验结果相匹配需要进一步验证. 需要建立长期观测平台, 深入探讨实验树种是否只是通过增加或降低 BVOCs 的释放来适应这种环境变化值得思考.

(4) 延伸评估尺度. 由于不同评估尺度(叶片、整株及生态系统) 的 BVOCs 释放应对 O₃ 胁迫的差异, 今后需侧重将个体的响应扩展至群落或生态系统尺度的评估. 陆地生态系统甚至区域及全球尺度 BVOCs 释放应对实际大气 O₃ 污染情形下的响应亟

待加强。

(5) 胁迫因子的多元化。鉴于全球环境因子变化的加剧,未来应在综合考虑土地利用或植被功能类型变更对区域或全球 BVOCs 释放影响的基础上,进一步加大 O₃ 复合或多重环境因子作用下的影响研究。生物与非生物的交互会使 O₃ 与其他因子对 BVOCs 的复合影响变得更加复杂,探究生物与非生物复合或多重作用对 BVOCs 的影响也是未来研究的重点。

参考文献:

- [1] Loreto F, Schnitzler J P. Abiotic stresses and induced BVOCs [J]. Trends in Plant Science, 2010, **15**(3): 154-166.
- [2] Laothawornkitkul J, Taylor J E, Paul N D, et al. Biogenic volatile organic compounds in the Earth system [J]. New Phytologist, 2009, **183**(1): 27-51.
- [3] Loreto F, Fares S. Biogenic volatile organic compounds and their impacts on Biosphere-Atmosphere interactions [J]. Developments in Environmental Science, 2013, **13**: 57-75.
- [4] Guenther A B, Jiang X, Heald C L, et al. The model of emissions of gases and aerosols from nature version 2.1 (MEGAN2.1): an extended and updated framework for modeling biogenic emissions [J]. Geoscientific Model Development, 2012, **5**(6): 1471-1492.
- [5] Guenther A, Hewitt C N, Erickson D, et al. A global model of natural volatile organic compound emissions [J]. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 1995, **100**(D5): 8873-8892.
- [6] Theis N, Lerda M. The evolution of function in plant secondary metabolites [J]. International Journal of Plant Sciences, 2003, **164**(S3): S93-S102.
- [7] Claeys M, Graham B, Vas G, et al. Formation of secondary organic aerosols through photooxidation of isoprene [J]. Science, 2004, **303**(5661): 1173-1176.
- [8] IPCC. Climate Change 2013. The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Intergovernmental Panel on Climate Change [M]. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2013: 1552.
- [9] Cooper O R, Parrish D D, Ziemke J, et al. Global distribution and trends of tropospheric ozone: An observation-based review [J]. Elementa Science of the Anthropocene, 2014, **2**: 29.
- [10] Wang T, Xue L K, Brimblecombe P, et al. Ozone pollution in China: A review of concentrations, meteorological influences, chemical precursors, and effects [J]. Science of the Total Environment, 2017, **575**: 1582-1596.
- [11] Llusà J, Peñuelas J, Gimeno B S. Seasonal and species-specific response of VOC emissions by Mediterranean woody plant to elevated ozone concentrations [J]. Atmospheric Environment, 2002, **36**(24): 3931-3938.
- [12] Cojocariu C, Escher P, Häberle K H, et al. The effect of ozone on the emission of carbonyls from leaves of adult *Fagus sylvatica* [J]. Plant, Cell and Environment, 2005, **28**(5): 603-611.
- [13] Velikova V, Pinelli P, Pasqualini S, et al. Isoprene decreases the concentration of nitric oxide in leaves exposed to elevated ozone [J]. New Phytologist, 2005, **166**(2): 419-426.
- [14] Velikova V, Tsonev T, Pinelli P, et al. Localized ozone fumigation system for studying ozone effects on photosynthesis, respiration, electron transport rate and isoprene emission in field-grown Mediterranean oak species [J]. Tree Physiology, 2005, **25**(12): 1523-1532.
- [15] Calfapietra C, Mugnozza G S, Karnosky D F, et al. Isoprene emission rates under elevated CO₂ and O₃ in two field-grown aspen clones differing in their sensitivity to O₃ [J]. New Phytologist, 2008, **179**(1): 55-61.
- [16] Ryan A, Cojocariu C, Possell M, et al. Defining hybrid poplar (*Populus deltoides* × *Populus trichocarpa*) tolerance to ozone: identifying key parameters [J]. Plant, Cell & Environment, 2009, **32**(1): 31-45.
- [17] Yuan X Y, Calatayud V, Gao F, et al. Interaction of drought and ozone exposure on isoprene emission from extensively cultivated poplar [J]. Plant, Cell & Environment, 2016, **39**(10): 2276-2287.
- [18] Yuan X Y, Feng Z Z, Liu S, et al. Concentration-and flux-based dose-responses of isoprene emission from poplar leaves and plants exposed to an ozone concentration gradient [J]. Plant, Cell & Environment, 2017, **40**(9): 1960-1971.
- [19] Yuan X Y, Shang B, Xu Y S, et al. No significant interactions between nitrogen stimulation and ozone inhibition of isoprene emission in Cathay poplar [J]. Science of the Total Environment, 2017, **601-602**: 222-229.
- [20] Heiden A C, Hoffmann T, Kahl J, et al. Emission of volatile organic compounds from ozone-exposed plants [J]. Ecological Applications, 1999, **9**(4): 1160-1167.
- [21] Kivimäenpää M, Riikonen J, Ahonen V, et al. Sensitivity of Norway spruce physiology and terpenoid emission dynamics to elevated ozone and elevated temperature under open-field exposure [J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, **90**: 32-42.
- [22] Rinnana R, Rinnan Å, Holopainen T, et al. Emission of non-methane volatile organic compounds (VOCs) from boreal peatland microcosms-effects of ozone exposure [J]. Atmospheric Environment, 2005, **39**(5): 921-930.
- [23] Vitale M, Salvatori E, Loreto F, et al. Physiological responses of *Quercus ilex* leaves to water stress and acute ozone exposure under controlled conditions [J]. Water, Air, and Soil Pollution, 2008, **189**(1-4): 113-125.
- [24] Peñuelas J, Llusà J, Gimeno B S. Effects of ozone concentrations on biogenic volatile organic compounds emission in the Mediterranean region [J]. Environmental Pollution, 1999, **105**(1): 17-23.
- [25] Fares S, Oksanen E, Lännenpää M, et al. Volatile emissions and phenolic compound concentrations along a vertical profile of *Populus nigra* leaves exposed to realistic ozone concentrations [J]. Photosynthesis Research, 2010, **104**(1): 61-74.
- [26] Matyssek R, Wieser G, Ceulemans R, et al. Enhanced ozone strongly reduces carbon sink strength of adult beech (*Fagus sylvatica*) -resume from the free-air fumigation study at Kranzberg Forest [J]. Environmental Pollution, 2010, **158**(8): 2527-2532.
- [27] 牟玉静, 宋文质, 张晓山, 等. 落叶阔叶树异戊二烯排放研

- 究[J]. 环境化学, 1999, **18**(1): 21-27.
- Mu Y J, Song W Z, Zhang X S, *et al.* Study on emissions of isoprene from deciduous and broadleaf trees [J]. Environmental Chemistry, 1999, **18**(1): 21-27.
- [28] 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[J]. 植物学通报, 2002, **19**(2): 224-230, 223.
- Wang X K, Mu Y J, Ouyang Z Y, *et al.* Study on emission of isoprene from major plants living in Taihu Basin [J]. Chinese Bulletin of Botany, 2002, **19**(2): 224-230, 223.
- [29] 武利玉, 孙迎雪, 田媛, 等. 北京市典型绿地花卉植物 BVOCs 释放成分谱研究[J]. 环境科学与技术, 2014, **37**(10): 154-158.
- Wu L Y, Sun Y X, Tian Y, *et al.* Composition spectrum of biogenic volatile organic compounds released by typical flowers in Beijing [J]. Environmental Science & Technology, 2014, **37**(10): 154-158.
- [30] 王志辉, 张树宇, 陆思华, 等. 北京地区植物 VOCs 排放速率的测定[J]. 环境科学, 2003, **24**(2): 7-12.
- Wang Z H, Zhang S Y, Lu S H, *et al.* Screenings of 23 plant species in Beijing for volatile organic compound emissions [J]. Environmental Science, 2003, **24**(2): 7-12.
- [31] 赵静, 白郁华, 王志辉, 等. 我国植物 VOCs 排放速率的研究[J]. 中国环境科学, 2003, **24**(6): 654-657.
- Zhao J, Bai Y H, Wang Z H, *et al.* Studies on the emission rates of plants VOCs in China [J]. China Environmental Sciences, 2003, **24**(6): 654-657.
- [32] 李俊仪, 田梁宇, 伦小秀, 等. 北京地区植物源挥发性有机物(BVOCs)排放清单[J]. 环境化学, 2017, **36**(4): 776-786.
- Li J Y, Tian L Y, Lun X X, *et al.* Emission inventory of botanical volatile organic compounds (BVOCs) in Beijing [J]. Environmental Chemistry, 2017, **36**(4): 776-786.
- [33] Zheng J Y, Zheng Z Y, Yu Y F, *et al.* Temporal, spatial characteristics and uncertainty of biogenic VOC emissions in the Pearl River Delta region, China [J]. Atmospheric Environment, 2010, **44**(16): 1960-1969.
- [34] Li L Y, Xie S D. Historical variations of biogenic volatile organic compound emission inventories in China, 1981-2003 [J]. Atmospheric Environment, 2014, **95**: 185-196.
- [35] Situ S P, Wang X M, Guenther A, *et al.* Uncertainties of isoprene emissions in the MEGAN model estimated for a coniferous and broad-leaved mixed forest in Southern China [J]. Atmospheric Environment, 2014, **98**: 105-110.
- [36] Li D W, Chen Y, Shi Y, *et al.* Impact of elevated CO₂ and O₃ concentrations on biogenic volatile organic compounds emissions from *Ginkgo biloba* [J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2009, **82**(4): 473-477.
- [37] Xu S, Chen W, Huang Y Q, *et al.* Responses of growth, photosynthesis and VOC emissions of *Pinus tabulaeformis* carr. Exposure to elevated CO₂ and/or elevated O₃ in an urban area [J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2012, **88**(3): 443-448.
- [38] Xu S, He X Y, Chen W, *et al.* Differential sensitivity of four urban tree species to elevated O₃ [J]. Urban Forestry and Urban Greening, 2015, **14**(4): 1166-1173.
- [39] Peñuelas J, Staudt M. BVOCs and global change [J]. Trends in Plant Science, 2010, **15**(3): 133-144.
- [40] Kesselmeier J, Staudt M. Biogenic volatile organic compounds (VOC): an overview on emission, physiology and ecology [J]. Journal of Atmospheric Chemistry, 1999, **33**(1): 23-88.
- [41] Holopainen J K, Gershenson J. Multiple stress factors and the emission of plant VOCs [J]. Trends in Plant Science, 2010, **15**(3): 176-184.
- [42] Niinemets U, Loreto F, Reichstein M. Physiological and physicochemical controls on foliar volatile organic compound emissions [J]. Trends in Plant Science, 2004, **9**(4): 180-186.
- [43] Calfapietra C, Fares S, Loreto F. Volatile organic compounds from Italian vegetation and their interaction with ozone [J]. Environmental Pollution, 2009, **157**(5): 1478-1486.
- [44] Loreto F, Fineschi S. Reconciling functions and evolution of isoprene emission in higher plants [J]. New Phytologist, 2015, **206**(2): 578-582.
- [45] Tiiva P, Rinnan R, Holopainen T, *et al.* Isoprene emissions from boreal peatland microcosms; effects of elevated ozone concentration in an open field experiment [J]. Atmospheric Environment, 2007, **41**(18): 3819-3828.
- [46] Guderian R, Becker K H, Fricke W, *et al.* Air pollution by photochemical oxidants: formation transport, control, and effects on plants [M]. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1985.
- [47] Blande J D, Tiiva P, Oksanen E, *et al.* Emission of herbivore-induced volatile terpenoids from two hybrid aspen (*Populus tremula* × *tremuloides*) clones under ambient and elevated ozone concentrations in the field [J]. Global Change Biology, 2007, **13**(12): 2538-2550.
- [48] Loreto F, Mannozi M, Maris C, *et al.* Ozone quenching properties of isoprene and its antioxidant role in leaves [J]. Plant Physiology, 2001, **126**(3): 993-1000.
- [49] Loreto F, Pinelli P, Manes F, *et al.* Impact of ozone on monoterpene emissions and evidence for an isoprene-like antioxidant action of monoterpenes emitted by *Quercus ilex* leaves [J]. Tree Physiology, 2004, **24**(4): 361-367.
- [50] Fares S, Loreto F, Kleist E, *et al.* Stomatal uptake and stomatal deposition of ozone in isoprene and monoterpene emitting plants [J]. Plant Biology, 2008, **10**(1): 44-54.
- [51] Lichtenthaler H K, Schwender J, Disch A, *et al.* Biosynthesis of isoprenoids in higher plant chloroplasts proceeds via a mevalonate-independent pathway [J]. FEBS Letters, 1997, **400**(3): 271-274.
- [52] Sherwood J H, Kettridge N, Thompson D K, *et al.* Effect of drainage and wildfire on peat hydrophysical properties [J]. Hydrological Processes, 2013, **27**(13): 1866-1874.
- [53] Monson R K, Fall R. Isoprene emission from aspen leaves: influence of environment and relation to photosynthesis and photorespiration [J]. Plant Physiology, 1989, **90**(1): 267-274.
- [54] Peñuelas J, Llusà J. BVOCs: plant defense against climate warming? [J]. Trends in Plant Science, 2003, **8**(3): 105-109.
- [55] Ghimire R P, Kivimäenpää M, Kasurinen A, *et al.* Herbivore-induced BVOC emissions of Scots pine under warming, elevated ozone and increased nitrogen availability in an open-field exposure [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2017, **242**: 21-32.
- [56] King J, Liu L L, Aspinwall M. Tree and forest responses to

- interacting elevated atmospheric CO₂ and tropospheric O₃: a synthesis of experimental evidence [J]. *Developments in Environmental Science*, 2013, **13**: 179–208.
- [57] Körner C. Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply [J]. *New Phytologist*, 2006, **172**(3): 393–411.
- [58] Wilkinson M J, Monson R K, Trahan N, et al. Leaf isoprene emission rate as a function of atmospheric CO₂ concentration [J]. *Global Change Biology*, 2009, **15**(5): 1189–1200.
- [59] Way D A, Schnitzler J P, Monson R K, et al. Enhanced isoprene-related tolerance of heat-and light-stressed photosynthesis at low, but not high, CO₂ concentrations [J]. *Oecologia*, 2011, **166**(1): 273–282.
- [60] Rosenstiel T N, Potosnak M J, Griffin K L, et al. Increased CO₂ uncouples growth from isoprene emission in an agriforest ecosystem [J]. *Nature*, 2003, **421**(6920): 256–259.
- [61] Arneth A, Niinemets ü, Pressley S, et al. Process-based estimates of terrestrial ecosystem isoprene emissions: Incorporating the effects of a direct CO₂-isoprene interaction [J]. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2007, **7**(1): 31–53.
- [62] Arneth A, Monson R K, Schurgers G, et al. Why are estimates of global terrestrial isoprene emissions so similar (and why is this not so for monoterpenes)? [J]. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2008, **8**(16): 4605–4620.
- [63] Staudt M, Ennajah A, Mouillot F, et al. Do volatile organic compound emissions of Tunisian cork oak populations originating from contrasting climatic conditions differ in their responses to summer drought? [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2008, **38**(12): 2965–2975.
- [64] Brilli F, Barta C, Fortunati A, et al. Response of isoprene emission and carbon metabolism to drought in white poplar (*Populus alba*) saplings [J]. *New Phytologist*, 2007, **175**(2): 244–254.
- [65] Lavoit A V, Staudt M, Schnitzler J P, et al. Drought reduced monoterpene emissions from *Quercus ilex* trees: Results from a throughfall displacement experiment within a forest ecosystem [J]. *Biogeosciences Discussions*, 2009, **6**(1): 863–893.
- [66] 高峰, 李品, 冯兆忠. 臭氧与干旱对植物复合影响的研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2017, **41**(2): 252–268.
- Gao F, Li P, Feng Z Z. Interactive effects of ozone and drought stress on plants: A review [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, **41**(2): 252–268.
- [67] Peñuelas J, Poulter B, Sardans J, et al. Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe [J]. *Nature Communications*, 2013, **4**: 2934.
- [68] Galloway J N, Dentener F J, Capone D G, et al. Nitrogen cycles: past, present, and future [J]. *Biogeochemistry*, 2004, **70**(2): 153–226.
- [69] Liu X J, Zhang Y, Han W X, et al. Enhanced nitrogen deposition over China [J]. *Nature*, 2013, **494**(7438): 459–462.
- [70] Harley P C, Litvak M E, Sharkey T D, et al. Isoprene emission from velvet bean leaves (interactions among nitrogen availability, growth photon flux density, and leaf development) [J]. *Plant Physiology*, 1994, **105**(1): 279–285.
- [71] Lerda M, Matson P, Fall R, et al. Ecological controls over monoterpene emissions from Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) [J]. *Ecology*, 1995, **76**(8): 2640–2647.
- [72] Fares S, Park J H, Gentner D R, et al. Seasonal cycles of biogenic volatile organic compound fluxes and concentrations in a California citrus orchard [J]. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2012, **12**(20): 9865–9880.
- [73] Blanch J S, Peñuelas J, Llusà J. Sensitivity of terpene emissions to drought and fertilization in terpene-storing *Pinus halepensis* and non-storing *Quercus ilex* [J]. *Physiologia Plantarum*, 2007, **131**(2): 211–225.
- [74] Carriero G, Brunetti C, Fares S, et al. BVOC responses to realistic nitrogen fertilization and ozone exposure in silver birch [J]. *Environmental Pollution*, 2016, **213**: 988–995.
- [75] Häikiö E, Freiwald V, Silfver T, et al. Impacts of elevated ozone and nitrogen on growth and photosynthesis of European aspen (*Populus tremula*) and hybrid aspen (*P. tremula* × *Populus tremuloides*) clones [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2007, **37**(11): 2326–2336.