大气二氧化碳浓度增加对木本植物 BVOCs 释放的影响

赖金美[1] 潘若琪[1] 刘燕飞[1] 黄幸然[1] 方 熊[1] 靳少非[2] 易志刚[1*]

([1]福建农林大学资源与环境学院, 土壤环境健康与调控福建重点实验室, 福州 350002; [2]闽江学院地理科学系, 福州 350108)

摘 要 植物挥发性有机化合物(biogenic volatile organic compounds, BVOCs)在近地表臭氧和二次有机气溶胶生成中有重要作用,而大气 CO_2 浓度上升对植物 BVOCs 释放有显著影响。利用 Meta-analysis 方法对已发表的数据进行整合分析发现:(1)总体而言,大气 CO_2 浓度增加会导致不同木本植物(常绿与落叶)BVOCs 释放降低;(2)就不同木本植物 BVOCs 释放而言,大气 CO_2 浓度增加主要导致落叶植物 BVOCs 释放速率降低,而常绿植物则以增加为主;(3)就植物释放 BVOCs 种类而言,大气 CO_2 浓度增加显著降低异戊二烯的释放速率,对单萜烯释放速率则无显著影响。结果可为阐明陆地生态系统 BVOCs 释放对全球 CO_2 浓度增加的响应提供依据。

关键词 大气 CO_2 浓度增加; 木本植物; 植物源挥发性有机物; 异戊二烯; 单萜烯

Effects of elevated atmospheric CO_2 concentration on biogenic volatile organic compound emission from woody plants.

LAI Jin-mei[1], PAN Ruo-qi[1], LIU Yan-fei[1], HUANG Xing-ran[1], FANG Xiong[1], JIN Shao-fei[2], YI Zhi-gang[1*] ([1]*Fujian Provincial Key Laboratory of Soil Environmental Health and Regulation, College of Resources and Environment, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou* 350002, *China*; [2]*Department of Geography, Minjiang University, Fuzhou* 350108, *China*).

Abstract: Biogenic volatile organic compounds (BVOCs) play an important role in the formation of near-surface ozone and secondary organic aerosols. Elevated atmospheric CO_2 concentration can significantly affect the BVOCs emission from plants. We carried out a meta-analysis with the related published data. Our results showed that: (1) BVOCs emission from different woody plants (evergreen vs. deciduous) significantly decreased with elevated atmospheric CO_2 concentration. (2) In terms of different functional types, increased atmospheric CO_2 concentration mainly reduced the BVOCs emission from deciduous plants but increased that from evergreen plants. (3) For BVOCs species from plants, elevated atmospheric CO_2 concentration significantly reduced isoprene emissions from deciduous and evergreen plants, while it had no effect on monoterpene emissions. Our results can provide a basis for clarifying the response of BVOCs emission from terrestrial ecosystems to the elevated atmospheric CO_2 concentration.

Key words: elevated atmospheric CO_2 concentration; woody plant; biogenic volatile organic compounds (BVOCs); isoprene; monoterpene.

植物源挥发性有机化合物(biogenic volatile organic compounds, BVOCs)是指植物器官(叶、花、果实等)释放出的不同种类非甲烷碳氢化合物总成(杨伟伟等,2008; Fu *et al.*, 2017; Yuan *et al.*, 2017; Mochizuki *et al.*, 2018)。通常,BVOCs 大致可分为 3 类:异戊二烯(isoprene, ISO)、单萜烯(monoterpenes, MTs)和其他挥发性有机物(Other VOCs, OVOCs)。其中,ISO 和 MTs 分别占 BVOCs 排放的 50%及 15%(Guenther *et al.*, 2012)。对 OVOCs 而言,其种类最

国家自然科学基金项目(41877326,41473083)资助。
收稿日期: 2019-07-29 接受日期: 2019-12-03
*通讯作者 E-mail: zgyi@fafu.edu.cn

丰富,目前已被证实超过1000种VOCs从植物中释放出来(Knudsen *et al.*,2006)。植物释放的BVOCs不仅与植物的生长、繁殖和信息传递有关,还可防御生物和非生物伤害过程(Penuelas *et al.*,2010;胡春芳等,2018)。同时,BVOCs不仅是对流层臭氧形成的前体物(郄光发等,2005;Carriero *et al.*,2016),而且对大气中二次有机气溶胶的形成有重大的贡献(Mochizuki *et al.*,2015)。对流层近地表臭氧超过一定浓度会对人体健康造成危害,二次有机气溶胶也会降低大气空气能见度。因此,BVOCs对大气化学和环境气候有重要的影响。

影响植物释放BVOCs的因素有很多,既包括CO_2、臭氧、温度、光照、干旱等外部因素(Penuelas *et al.*,2010),也包括气孔导度、树龄、树种、对应BVOCs合成酶等内部因素(Loreto *et al.*,2001;Calfapietra *et al.*,2007)。

工业革命以来,大气中的CO_2浓度已从280 ppm逐渐上升到400 ppm(Allen *et al.*,2007)。目前,大气CO_2浓度增加对植物释放BVOCs的影响已经引起了广大学者的关注,但结果不统一。有许多研究报道,CO_2浓度增加主要抑制植物ISO的释放(Arneth *et al.*,2007;Wilkinson *et al.*,2009;Calfapietra *et al.*,2013;Tai *et al.*,2013;Niinemets *et al.*,2015),这可能是因为高浓度的CO_2抑制ATP的合成,或者是降低ISO合成酶的活性。然而,大气CO_2浓度增加对植物释放MTs有不同影响,这是因为MTs既可以合成释放又可以贮存在专门结构后释放。Tiiva等(2016)研究表明,510 ppm的CO_2可导致多年生的曲芒发草(*Deschampsia flexuosa*)MTs释放量减少,这是因为植物受到N限制,可能会在ATP合成减少的基础上进一步抑制植物MTs的释放。类似研究也发现,600 ppm的CO_2也可显著降低杂交落叶松hybrid larch F1(*Larix gmelinii* var. *japonica*× *Larix kaempferi*)的总MTs排放,可能是因为落叶松碳累积增加,而碳以单萜形式排放减少(Mochizuki *et al.*,2017)。然而,生长在700 ppm CO_2条件下的欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)α-pinene释放量显著增加,而其他MTs却无显著变化,这与其相关基因调控的结果密切相关(Heyworth *et al.*,1998)。

不同功能类型植物如北美红杉(*Sequoia sempervirens*)(Llorens *et al.*,2009)和地中海冬青栎(*Quercus ilex*)、柔毛栎(*Quercus pubescens*)(Rapparini *et al.*,2004)等常绿植物与银杏(*Ginkgo biloba*)(Li *et al.*,2009)、美洲山杨(*Populus tremuloides*)(Darbah *et al.*,2010)等落叶植物BVOCs的释放对CO_2响应的结果差异较大。有研究报道,大气CO_2浓度增加(800 ppm)显著影响落叶树种总MTs排放速率,对常绿树种无影响(Llorens *et al.*,2009)。这可能是因为不同物种单位干重排放差异与物种特有的单位叶面积干重差异有关,表明单萜烯释放速率的物种差异受叶片结构属性的影响。

本文通过搜集1988—2018年30年间关于CO_2浓度升高对BVOCs释放的影响的文献,在剔除不相关及综述类的文章后,提取有效文章的实验数据,然后运用Meta-analysis方法对数据重新整合,分析不同植被功能类型BVOCs释放对CO_2浓度变化的响应,研究结果对深入研究森林生态环境和大气环境化学有重要的理论意义。

1 材料与方法

1.1 数据来源

在Web of Science上,运用布尔逻辑式:Title(“elevated CO_2”) AND Title(BVOC * OR “2-methyl-3-buten-2-ol” OR “green leaf volatiles” OR “isoprene” OR “monoterpenes” OR “sesquiterpenes” OR “herbivore-induced volatiles”),搜索CO_2增加对植物释放BVOCs影响的相关文献,最终,共158篇英文文献符合检索条件。

根据已检出的文献,进行二次筛选。二次筛选的条件:1)文献材料与方法部分应包含树种、树龄、实验时间、实验地点、经纬度、生根环境(pot vs. ground)、等基本信息(表1);2)文献中涉及到的实验处理至少包含对照组(ambient CO_2, 360 ~ 430 ppm, CK)和CO_2升高组(elevated CO_2, 520 ~ 1200 ppm, EC)两个处理;3)文献中涉及BVOCs释放通量的实验数据必须是标准化后的排放率E。此外,文献还必须报告BVOCs释放通量的标准差SD、标准误差SE和重复数n等统计数据;4)文献中关于BVOCs释放的单位均为植物单位时间的单位叶面积($nmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)或单位叶重($\mu g \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$)计算所得,且均是叶片水平释放。经过二次筛选,共有31篇文献符合条件。在所符合条件的文献中,实验物种基本信息(不包含草本植物)见表1。

1.2 数据处理

二次筛选出的文献来源共涉及到中国、美国、日本、瑞士、英国、德国、意大利、西班牙8个国家。本

表 1 实验树种基本信息

Table 1 Basic information of experimental tree species

树种 Species	属性 Types	实验时间 Year	国家 State	生根环境 Rooting environment	文献来源 Literature resources
Ginkgo biloba	deciduous	2007	China	ground	Li *et al.*,2009
		2004	UK	pot	Llorens *et al.*,2009
Metasequoia glyptostroboides	deciduous	2004	UK	pot	Llorens *et al.*,2009
Taxodium distichum	deciduous	2004	UK	pot	Llorens *et al.*,2009
Aspen clone 271	deciduous	2006	USA	ground	Darbah *et al.*,2010
		2005	USA	ground	Calfapietra *et al.*,2007
Aspen clone 42E	deciduous	2006	USA	ground	Darbah *et al.*,2010
		2005	USA	ground	Calfapietra *et al.*,2007
Betula papyrifera	deciduous	2006	USA	ground	Darbah *et al.*,2010
Aspen clone H200	deciduous	/	/	pot	Sun *et al.*,2012; Niinemets *et al.*,2015
Aspen clone H55	deciduous	/	/	pot	Sun *et al.*,2013
Acacia nigrescens	evergreen	/	/	pot	Possell *et al.*,2011
hybrid poplar	deciduous	/	Germany	pot	Trowbridge *et al.*,2012
hybrid larch F1	deciduous	2011	Japan	ground	Mochizuki *et al.*,2017
Populus deltoides	deciduous	2003	USA	ground	Pegoraro *et al.*,2007
Aspen clone 8L	deciduous	2005	USA	ground	Calfapietra *et al.*,2007
Aspen clone 216	deciduous	2005	USA	ground	Calfapietra *et al.*,2007
Liquidambar styraciflua	deciduous	/	USA	pot	Wilkinson *et al.*,2009
Quercus robur	deciduous	2002	UK	ground	Possell *et al.*,2004
Sequoia sempervirens	evergreen	2004	UK	pot	Llorens *et al.*,2009
Nothofagus cunninghamii	evergreen	2004	UK	pot	Llorens *et al.*,2009
Eucalyptus globulus	evergreen	2007	USA	pot	Wilkinson *et al.*,2009
Quercus ilex	evergreen	2000	Italy	pot	Rapparini *et al.*,2004
		1997	Italy	ground	Loreto *et al.*,2001
		1998	France	pot	Staudt *et al.*,2001
		2000	Italy	ground	Kreuzwieser *et al.*,2002
Quercus pubescens	evergreen	2000	Italy	pot	Rapparini *et al.*,2004
		2000	Italy	ground	Kreuzwieser *et al.*,2002
Pinus ponderosa	evergreen	1996	USA	ground	Constable *et al.*,1999
Pseudotsuga menziesii	evergreen	1996	USA	ground	Constable *et al.*,1999

文利用 WebPlotDigitizer 软件提取符合研究目的的实验数据,共提取数据样本数 1306 个。采用 SPSS 17.0 进行独立样本 *T*-检验,分析 CO_2 增加对不同植被功能类型 BVOCs 释放的影响,采用 SigmaPlot 12.5制图。

2 结果与分析

2.1 BVOCs 释放对 CO_2 浓度增加的响应

总体而言,大气 CO_2 浓度增加影响植物 BVOCs 的释放。CO_2 浓度增加导致 BVOCs 释放减少的样本数占总样本数的 59.1%,39.3% 的样本显示 CO_2 可增加植物 BVOCs 的释放,仅有 1.6% 的样本数显示植物 BVOCs 的释放不受 CO_2 的影响(图 1)。

就单因子 CO_2 浓度增加对不同种类 BVOCs 释放的影响而言,CO_2 浓度增加导致 ISO 释放减少的样本数占总样本数的 61.3%,大于其导致 MTs 释放减少的比例(56.4%)。相反,单因子 CO_2 增加引起 MTs释放速率增加的样本数(41.4%)大于其引起

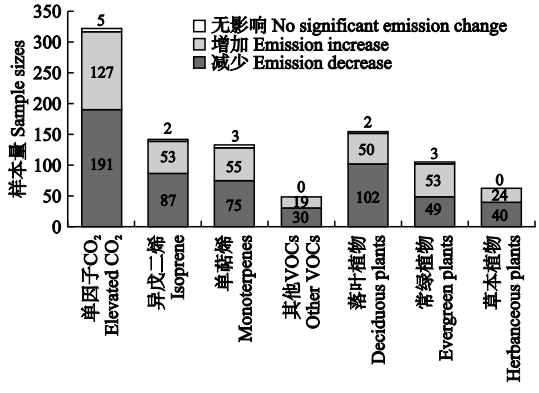


图 1 单因子 CO_2 对 BVOCs 释放影响样本数

Fig.1 Sample number of BVOC emission under elevated CO_2

ISO 释放增加的样本数(37.3%)(图 1)。

就 CO_2 浓度增加对不同植被功能类型 BOVCs 释放影响而言,CO_2 浓度增加导致落叶(66.2%)和草本(62.5%)植物 BVOCs 释放速率降低的样本数显著高于常绿植物(46.7%)。超过半数样本 CO_2 增加引起常绿植物 BVOCs 释放增加(图 1)。

2.2 不同木本植物 ISO 对 CO_2 浓度增加的响应

CK 处理的落叶和常绿植物 ISO 的平均释放通量分别为 39.95、5.44 nmol · m^{-2} · s^{-1};EC 处理的落叶和常绿植物 ISO 的平均释放通量分别为 31.52、6.60 nmol · m^{-2} · s^{-1}(图 2),且在 CK 处理和 EC 处理中,落叶植物 ISO 的释放通量均显著大于常绿植物(P<0.05)。此外,CO_2 浓度增加显著降低落叶植物 ISO 释放通量(P<0.05),但对常绿植物 ISO 释放无显著影响。

2.3 不同木本植物 MTs 对 CO_2 浓度增加的响应

CK 处理落叶和常绿植物 MTs 平均释放通量为 1.46、3.18 μg · g^{-1} · h^{-1};EC处理落叶和常绿植物 MTs 平均释放通量为 2.41、3.49 μg · g^{-1} · h^{-1}(图 3)。总体而言,常绿植物 MTs 释放通量高于落叶植物,但无显著差异。

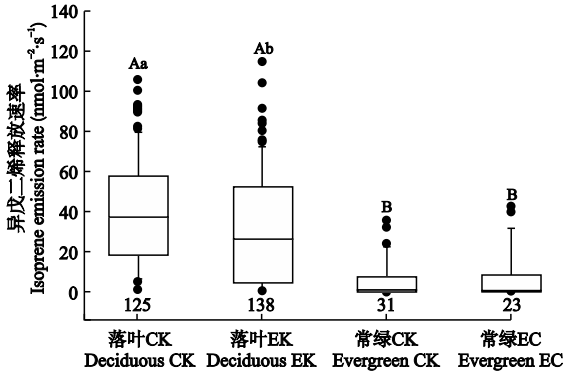


图 2 不同功能类型植物异戊二烯的释放速率

Fig. 2 Isoprene emission rate from different functional types of plants

注:箱子底部的数字代表对应的样本数量;盒子的中间线表示异戊二烯释放速率的中间值,盒子底部和顶部的线分别表示异戊二烯释放速率的下四分位和上四分位数,盒子两端向外延长的线分别为最大、最小值,图上的实心原点表示异戊二烯释放通量超过四分位范围 1.5 倍的异常值。不同小写字母 a、b 表示落叶植物 CK 处理与 EC 处理 ISO 释放的显著差异(P<0.05);不同大写字母 A、B 表示落叶植物与常绿植物 ISO 释放的显著差异(P<0.05)。

Note: The number at the bottom of the box represents the corresponding sample size; the central line in the box represents the median value of the isoprene emission rate; the bottom and top lines of the box represent the 25 and 75 percentiles of the isoprene emission rate, respectively. Whiskers represent the minimum and maximum values. Filled circles represent outliers with isoprene emission rates those exceed 1.5 times the inter quartile range. Different lowercase letters a and b indicated significant differences of isoprene emission rates between CK treatment and EC treatment of deciduous plants (P<0.05). Different capital letters A and B indicate significant differences of isoprene emission rates between deciduous and evergreen plants (P<0.05).

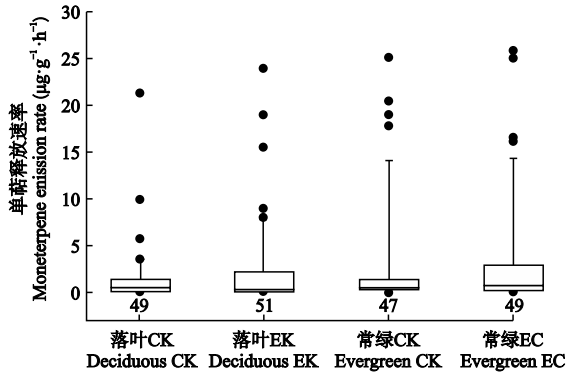


图 3 不同功能类型植物单萜的释放通量

Fig.3 Moneterpene emission rate from different functional types of plants

注:箱子底部的数字代表对应的样本数量;盒子的中间线表示单萜释放速率的中间值,盒子底部和顶部的线分别表示单萜释放速率的下四分位和上四分位数,盒子两端向外延长的线分别为最大、最小值,图上的实心原点表示单萜释放速率超过四分位范围 1.5 倍的异常值。

Note: The number at the bottom of the box represents the corresponding sample size; the central line in the box represents the median value of the isoprene emission rate; the bottom and top lines of the box represent the 25 and 75 percentiles of the isoprene emission rate, respectively. Whiskers represent the minimum and maximum values. Filled circles represent outliers with isoprene emission rates those exceed 1.5 times the inter quartile range.

3 讨 论

3.1 单因子 CO_2 浓度增加对植物 BVOCs 释放的影响

总体而言,不同木本植物 BVOCs 的释放对 CO_2 浓度增加的响应以减少为主(图 1)。一方面,这可能是因为 CO_2 浓度增加会使萜烯代谢和光合作用解耦,在叶片水平上抑制异戊二烯的排放(Possell *et al.*, 2005; Loreto *et al.*, 2010)。另一方面,这与树种、树龄、选择的 CO_2 浓度以及 CO_2 熏蒸时间等因素有关。

在高于环境 CO_2 浓度的条件下,落叶植物和草本植物 BVOCs 的释放受到抑制(图 1),这与 Llorens 等(2009)和 Tiiva 等(2016)研究结果一致。Pegoraro 等(2004)研究表明,在测量条件相同的情况下,生长在高浓度 CO_2 环境下的美洲黑杨(*Populus deltoides*)ISO 的释放受到抑制,这可能是因为大气 CO_2 浓度增加通过刺激 CO_2 固定和降低胞质磷酸烯醇丙酮酸(phosphoenolpyruvate, PEP)的可用性改变植

物代谢,导致 ISO 合成的直接前体物二甲基丙烯二磷酸(dimethylallyl-diphosphate,DMAPP)含量减少,进而减少植物 ISO 的释放。与落叶和草本植物不同,常绿植物在高浓度 CO_2 条件下 BVOCs 的释放受到促进,Staudt 等(2001)的研究发现,冬青栎在高浓度 CO_2 条件下 MTs 的释放量增加了 1.8 倍。这可能是因为大气 CO_2 浓度增加,可以在短时间内使植物的生物量和生产力得到提升(Koerner,2006),根据源汇平衡理论,CO_2 浓度增加时碳资源增加,可能导致碳分配到次生代谢产物,进而使 BVOCs 排放增加。但 Loreto 等(2001)的实验却表明,生长在高 CO_2 浓度下(700 ppm)冬青栎的 MTs 排放显著减少,这是因为高浓度的 CO_2 抑制了单萜合成酶活性,进而降低植物 MTs 的释放。至目前为止,植物 BVOCs 的释放对 CO_2 浓度增加的响应尚无明确的结论。

3.2 CO_2 浓度增加对不同功能类型植物 ISO 释放的影响

落叶植物 ISO 的释放速率显著高于常绿植物($P<0.05$)(图 2),是因为相较于常绿植物,落叶植物有较高的光合氮利用效率(胡启鹏,2008),而叶面氮含量会改变 ISO 在不同 CO_2 浓度下的释放速率(Peter *et al.*,1994;Rosenstiel *et al.*,2004)。一般来说,在氮素增加的条件下,光合速率大于 ISO 释放速率,叶片吸收 ISO 碳的损失百分比较低。且已有研究表明 ISO 的释放速率随着氮利用率的增加而增加(Peter *et al.*,1994),并与植物生长对 CO_2 浓度增加的响应起协同作用(Oren *et al.*,2001)。

CO_2 增加显著减少落叶植物 ISO 的释放速率(图 2),与 Calfapietra 等(2008)杨树在 CO_2 增加的条件下,ISO 的释放显著减少的研究结果一致。这可能是因为 CO_2 增加,使得 ISO 合成过程所需的 ATP 生成减少,进而抑制 ISO 的排放(Rasulov *et al.*,2009)。此外,许多研究表明(Rosenstiel *et al.*,2003;Centritto *et al.*,2004),CO_2 浓度增加抑制植物 ISO 的释放,可能是因为高 CO_2 浓度降低 PEP 的可用性。

3.3 CO_2 浓度增加对不同功能类型植物 MTs 释放的影响

常绿植物 MTs 释放速率略高于落叶植物,但无显著差异(图 3),这可能是因为植物的种类、年龄、生长条件不同而引起的微小差异。植物释放的 MTs 是植物次生代谢产物的重要组成部分,它在植物中有专门的储存结构,不仅是许多名贵植物的精油的主要成分,而且对植物的防御起到重要作用(Cheng *et al.*,2007)。CO_2 浓度增加对植物 MTs 释放的影响不如其对 ISO 释放的影响显著,是因为 ISO 的释放一般是直接合成释放(Loreto *et al.*,1998),而 MTs 的释放既可以直接合成释放,也可以从专门的储存池中释放(Tiiva *et al.*,2016)。不论是落叶植物还是常绿植物,EC 处理后的植物 MTs 的释放速率均略高于 CK 处理,但无显著差异(图 3)。这与 Loreto 等(2010)和 Mochizuki 等(2017)的研究结果不一致,可能是因为 CO_2 增加的浓度还未达到抑制植物 MTs 释放的程度,也有可能是因为 CO_2 与其他环境因子的联合作用,缓解了 CO_2 的抑制作用,甚至于促进了植物 MTs 的释放。Tiiva 等(2016)研究表明,夜间变暖增加营养物质的可利用性,促进了 EC 处理下植物 MTs 的释放。

4 结 论

大气 CO_2 浓度增加,对不同木本植物不同种类 BVOCs 释放的影响有较大的差异,整体表现为大气 CO_2 浓度单因子增加将抑制植物 BVOCs 释放。表现在大气 CO_2 浓度增加主要导致落叶植物 BVOCs 释放降低,而常绿植物 BVOCs 释放增加。具体表现为:在正常条件下,落叶植物异戊二烯释放量显著高于常绿植物;而在大气 CO_2 浓度增加条件下,落叶植物异戊二烯释放显著降低,但常绿植物异戊二烯释放无显著影响;大气 CO_2 浓度增加对常绿和落叶植物单萜类化合物释放均无显著影响。该结果可为陆地生态系统 BVOCs 释放的模型估算,以及 BVOCs 对全球 CO_2 浓度增加的响应提供数据支撑。

参考文献

胡春芳, 袁相洋, 田 媛, 等. 2018. 常见花卉植物释放挥发性有机化合物的研究进展. 生态学杂志, **37**(2): 588-595. [Hu CF, Yuan XY, Tian Y, *et al*. 2018. A review on biogenic volatile organic compounds emitted from common flower plants. *Chinese Journal of Ecology*, **37**(2): 588-595.]

胡启鹏, 郭志华, 李春燕, 等. 2008. 不同光环境下亚热带常绿阔叶树种和落叶阔叶树种幼苗的叶形态和光合生理特征. 生态学报, **28**(7): 3262-3270. [Guo QP, Guo ZH, Li CY, *et al*. 2008. Leaf morphology and photosynthetic characteristics of seedlings of a deciduous and an evergreen broad-leaved species under different light regimes in subtropical forests. *Acta Ecologica Sinica*, **28**(7): 3262

-3270.]
郄光发, 王 成, 彭镇华. 2005. 森林生物挥发性有机物释放速率研究进展. 应用生态学报, **16**(6): 1151-1155. [Qie GF, Wang C, Peng ZH, *et al*. 2005. Research advances on BVOCs emission from forest. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **16**(6): 1151-1155.]
杨伟伟, 李振基, 安 钰, 等. 2008. 植物挥发性气体(VOCs)研究进展. 生态学杂志, **27**(8): 1386-1392. [Yang WW, Li ZJ, An Y, *et al*. 2008. Plant volatile organic compounds (VOCs): A review. *Chinese Journal of Ecology*, **27**(8): 1386-1392.]
Allen SK, Plattner GK, Nauels A, *et al*. 2007. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. An overview of the Working Group 1 contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). *Computational Geometry*, **18**: 95-123.
Arneth A, Niinemets U, Pressley S, *et al*. 2007. Process-based estimates of terrestrial ecosystem isoprene emissions: Incorporating the effects of a direct CO_2-isoprene interaction. *Atmospheric Chemistry and Physics*, **7**: 31-53.
Calfapietra C, Fares S, Manes F, *et al*. 2013. Role of biogenic volatile organic compounds (BVOC) emitted by urban trees on ozone concentration in cities: A review. *Environmental Pollution*, **183**: 71-80.
Calfapietra C, Mugnozza GS, Karnosky DF, *et al*. 2008. Isoprene emission rates under elevated CO_2 and O_3 in two field-grown aspen clones differing in their sensitivity to O_3. *New Phytologist*, **179**: 55-61.
Calfapietra C, Wiberley AE, Falbel TG, *et al*. 2007. Isoprene synthase expression and protein levels are reduced under elevated O_3 but not under elevated CO_2 (FACE) in field-grown aspen trees. *Plant, Cell and Environment*, **30**: 654-661.
Carriero G, Brunetti C, Fares S, *et al*. 2016. BVOC responses to realistic nitrogen fertilization and ozone exposure in silver birch. *Environmental Pollution*, **213**: 988-995.
Centritto M, Nascetti P, Petrilli L, *et al*. 2004. Profiles of isoprene emission and photosynthetic parameters in hybrid poplars exposed to free-air CO_2 enrichment. *Plant, Cell and Environment*, **27**: 403-412.
Cheng AX, Lou YG, Mao YB, *et al*. 2007. Plant terpenoids: Biosynthesis and ecological functions. *Journal of Integrative Plant Biology*, **49**: 179-186.
Constable JVH, Litvak ME, Greenberg JP, *et al*. 1999. Monoterpene emission from coniferous trees in response to elevated CO_2 concentration and climate warming. *Global Change Biology*, **5**: 255-267
Darbah JNT, Sharkey TD, Calfapietra C, *et al*. 2010. Differential response of aspen and birch trees to heat stress under elevated carbon dioxide. *Environmental Pollution*, **158**: 1008-1014.
Fu JX, Hou D, Zhang C, *et al*. 2017. The emission of the floral scent of four osmanthus fragrans cultivars in response to different temperatures. *Molecules*, **22**: 43.
Guenther AB, Jiang X, Heald CL, *et al*. 2012. The Model of Emissions of Gases and Aerosols from Nature version 2.1 (MEGAN2.1): An extended and updated framework for modeling biogenic emissions. *Geoscientific Model Development*, **5**: 1471-1492.
Heyworth CJ, Iason GR, Temperton V, *et al*. 1998. The effect of elevated CO_2 concentration and nutrient supply on carbon-based plant secondary metabolites in *Pinus sylvestris* L. *Oecologia*, **115**: 344-350.
Knudsen JT, Eriksson R, Gershenzon J, *et al*. 2006. Diversity and distribution of floral scent. *Botanical Review*, **72**: 1-120.
Koerner C. 2006. Plant CO_2 responses: An issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist*, **172**: 393-411.
Kreuzwieser J, Cojocariu C, Jussen V, *et al*. 2002. Elevated atmospheric CO_2 causes seasonal changes in carbonyl emissions from *Quercus ilex*. *New Phytologist*, **154**: 327-333.
Li DW, Chen Y, Shi Y, *et al*. 2009. Impact of elevated CO_2 and O_3 concentrations on biogenic volatile organic compounds emissions from *Ginkgo biloba*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, **82**: 473-477.
Llorens L, Llusia J, Murchie EH, *et al*. 2009. Monoterpene emissions and photoinhibition of "living fossil" trees grown under CO_2 enrichment in a simulated Cretaceous polar environment. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, **114**.
Loreto F, Ciccioli P, Brancaleoni E, *et al*. 1998. Measurement of isoprenoid content in leaves of Mediterranean *Quercus* spp. by a novel and sensitive method and estimation of the isoprenoid partition between liquid and gas phase inside the leaves. *Plant Science*, **136**: 25-30.
Loreto F, Fischbach RJ, Schnitzler JP, *et al*. 2001. Monoterpene emission and monoterpene synthase activities in the Mediterranean evergreen oak *Quercus ilex* L. grown at elevated CO_2 concentrations. *Global Change Biology*, **7**: 709-717.
Loreto F, Schnitzler JP. 2010. Abiotic stresses and induced BVOCs. *Trends in Plant Science*, **15**: 154-166.
Mochizuki T, Amagai T, Tani A. 2018. Effects of soil water content and elevated CO_2 concentration on the monoterpene emission rate of *Cryptomeria japonica*. *Science of the Total Environment*, **634**: 900-908.
Mochizuki T, Miyazaki Y, Ono K, *et al*. 2015. Emissions of biogenic volatile organic compounds and subsequent formation of secondary organic aerosols in a *Larix kaempferi* forest. *Atmospheric Chemistry and Physics*, **15**: 12029-12041.
Mochizuki T, Watanabe M, Koike T, *et al*. 2017. Monoterpene emissions from needles of hybrid larch F-1 (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *Larix kaempferi*) grown under elevated carbon dioxide and ozone. *Atmospheric Environment*, **148**: 197-202.
Niinemets U, Sun Z. 2015. How light, temperature, and measurement and growth CO_2 interactively control isoprene emis-

sion in hybrid aspen. *Journal of Experimental Botany*, **66**: 841-851.

Oren R, Ellsworth DS, Johnsen KH, *et al*. 2001. Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO_2-enriched atmosphere. *Nature*, **411**: 469-472.

Pegoraro E, Rey A, Bobich EG, *et al*. 2004. Effect of elevated CO_2 concentration and vapour pressure deficit on isoprene emission from leaves of *Populus deltoides* during drought. *Functional Plant Biology*, **31**: 1137-1147.

Pegoraro E, Potosnak MJ, Monson RK, *et al*. 2007. The effect of elevated CO_2, soil and atmospheric water deficit and seasonal phenology on leaf and ecosystem isoprene emission. *Functional Plant Biology*, **34**: 774-784.

Penuelas J, Staudt M. 2010. BVOCs and global change. *Trends in Plant Science*, **15**: 133-144.

Peter C, Harley MEL, Thomas DS, *et al*. 1994. Isoprene emission from velvet bean leaves: Interactions among nitrogen availability, growth photon flux-density, and leaf development. *Plant Physiology*, **105**: 279-285.

Possell M, Heath J, Hewitt CN, *et al*. 2004. Interactive effects of elevated CO_2 and soil fertility on isoprene emissions from *Quercus robur*. *Global Change Biology*, **10**: 1835-1843.

Possell M, Hewitt CN, Beerling DJ. 2005. The effects of glacial atmospheric CO_2 concentrations and climate on isoprene emissions by vascular plants. *Global Change Biology*, **11**: 60-69.

Possell M, Hewitt CN. 2011. Isoprene enission from plants are mediated by atmospheric CO_2 concentration. *Global Change Biology*, **17**: 1595-1610.

Rapparini F, Baraldi R, Miglietta F, *et al*. 2004. Isoprenoid emission in trees of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* with lifetime exposure to naturally high CO_2 environment. *Plant, Cell and Environment*, **27**: 381-391.

Rasulov B, Hueve K, Vaelbe M, *et al*. 2009. Evidence that light, carbon dioxide, and oxygen dependencies of leaf isoprene emission are driven by energy status in hybrid aspen. *Plant Physiology*, **151**: 448-460.

Rosenstiel TN, Ebbets AL, Khatri WC, *et al*. 2004. Induction of poplar leaf nitrate reductase: A test of extrachloroplastic control of isoprene emission rate. *Plant Biology*, **6**: 12-21.

Rosenstiel TN, Potosnak MJ, Griffin KL, *et al*. 2003. Increased CO_2 uncouples growth from isoprene emission in an agriforest ecosystem. *Nature*, **421**: 256-259.

Staudt M, Joffre R, Rambal S, *et al*. 2001. Effect of elevated CO_2 on monoterpene emission of young *Quercus ilex* trees and its relation to structural and ecophysiological parameters. *Tree Physiology*, **21**: 437-445.

Sun ZH, Niinemets U, Huve K, *et al*. 2012. Enhanced isoprene emission capacity and altered light responsiveness in aspen grown under elevated atmospheric CO_2 concentration. *Global Change Biology*, **18**: 3423-3440.

Sun ZH, Niinemets U, Huve K, *et al*. 2013. Elevated atmospheric CO_2 concentration leads to increased whole-plant isoprene emission in hybrid aspen (*Populus tremula* × *Populus tremuloides*). *New Phytologist*, **198**: 788-800.

Tai APK, Mickley LJ, Heald CL, *et al*. 2013. Effect of CO_2 inhibition on biogenic isoprene emission: Implications for air quality under 2000 to 2050 changes in climate, vegetation, and land use. *Geophysical Research Letters*, **40**: 3479-3483.

Tiiva P, Tang J, Michelsen A, *et al*. 2016. Monoterpene emissions in response to long-term night-time warming, elevated CO_2 and extended summer drought in a temperate heath ecosystem. *Science of the Total Environment*, **580**: 1056-1067.

Trowbridge AM, Asensio D, Eller ASD, *et al*. 2012. Contribution of various carbon sources toward isoprene biosynthesis in poplar leaves mediated by altered atmospheric CO_2 concentration. *PLoS One*, **7**: e32387.

Wilkinson MJ, Monson RK, Trahan N, *et al*. 2009. Leaf isoprene emission rate as a function of atmospheric CO_2 concentration. *Global Change Biology*, **15**: 1189-1200.

Yuan XY, Feng ZZ, Liu S, *et al*. 2017. Concentration-and flux-based dose-responses of isoprene emission from poplar leaves and plants exposed to an ozone concentration gradient. *Plant, Cell and Environment*, **40**: 1960-1971.

作者简介 赖金美,女,1995 年生,硕士研究生,主要从事环境生态学研究。E-mail: Lai_5455@ 163.com

责任编辑 魏中青