

环境因子对植物释放挥发性化合物的影响^①

李继泉 金幼菊 沈应柏 洪 蓉

(北京林业大学生物学院 北京 100083)

摘要 对近年来有关环境因子与植物释放挥发性化合物关系的研究进展进行了综合和概括。本文主要包括 3 类挥发性化合物。(1) 异戊二烯是由叶绿体产生并且直接释放到大气中的 C_5 化合物。(2) 单萜类化合物是一类环状或非环状的 C_{10} 化合物,它在植物体内合成后首先贮存于体内的特殊结构中(如树脂道、油腺),然后由此通过气孔向大气中释放。(3) 含氧挥发性化合物以各种形式释放到大气中。它包括醇、醛、酮、酯和有机酸。本文的重点是前两者,主要阐述了二方面内容:(1) 植物挥发性化合物的生物合成和释放机理。(2) 环境因子(如温度、光照、水分胁迫、营养、 CO_2 浓度、空气湿度)及植物的发育阶段、机械损伤和昆虫取食等对植物挥发性化合物合成与释放的影响机制。

关键词 异戊二烯,单萜类物质,含氧挥发性化合物,环境因子

The Effect of Environmental Factors on Emission of Volatile Organic Compounds from Plants

LI Ji-Quan JIN You-Ju SHEN Ying-Bai HONG Rong

(College of Plant Sciences, Beijing Forestry University, Beijing 100083)

Abstract Recent progresses in studies on the relationship between environmental factors and volatile organic compounds (VOCs) emission from plants are reviewed. The article covers three groups of VOCs: (1) isoprene which is a C_5 hydrocarbon that is produced in chloroplast and released directly into atmosphere, (2) monoterpenes which are a family of C_{10} cyclic and acyclic hydrocarbons that are produced and stored in specialized structures (e.g. resin channel, oil gland) from which they are emitted into atmosphere through stomata and (3) oxygenated VOCs which are volatilized into atmosphere in a variety of forms, eg. alcohols, aldehydes, ketones, esters and organic acids, with the emphasis on isoprene and monoterpenes, including (1) mechanics of biosynthesis and emission of VOCs from plants, and (2) the effect of environmental factors (e.g. air temperature, light intensity, drought stress, soil nutrient, carbon dioxide and air humidity), developmental phases of leaves, mechanical damage and herbivore damage on biosynthesis and emission of VOCs.

Key words Isoprene, Monoterpenes, Oxygenated VOCs, Environmental factors

植物在生长过程中除了通过根系分泌或雨水淋洗叶片向土壤中增加他感化合物外,还通过叶片的气孔向大气中释放各种挥发性化合物。这些气体化合物会改变大气的化学组成,同时对周围的其他生物(如动物、植物、菌类、人)也会产生影响。异戊二烯的释放对植物自身来说具有保护作用,可避免高温和强光对植物自身的损伤(如日灼)。更重要的

① 本课题为国家自然科学基金(39870641)资助项目。 <http://www.cnki.com/doi/10.3724/CBB-120-140>

作者简介 李继泉,工作单位为河北农业大学林学院植物生理教研室。现在北京林业大学攻读在职博士,现通讯地址 北京林业大学 466 #, Tel: 010-62390690

收稿日期 2000-10-27 接受日期 2001-07-13 责任编辑 刘 晖

是它可改变大气的组分,使大气中的 O_3 含量增加,酸雨沉降日趋严重,从而间接影响此地区生物的正常生命活动(Keene *et al*, 1983 ;Trainer *et al*, 1987 ;Andreae *et al*, 1988 ;Harley *et al*, 1999)。它对周围生物的直接影响尚未见报道。植物释放萜类物质的生态作用有以下几个方面:(1)防御昆虫及哺乳动物的取食。(2)防御以昆虫为载体的细菌和植物体内潜在的致病菌的侵害。(3)引诱害虫天敌和传粉昆虫。(4)抑制土壤细菌和种子萌发。(5)与大气中的某些成分(如 O_3 、 $OH^{\cdot}$) 发生反应,从而使大气的组分发生改变(Langeheim, 1994 ;Grosjean *et al*, 1992)。含氧化合物中的某些成分也具有驱避和引诱害虫及其天敌的作用,并且还具具有信号转导的作用(如茉莉酸甲酯)。同时环境因子的变化可使植物挥发的化合物种类及相对比例发生改变。通过环境因子对植物挥发性化合物影响的研究,可以预测各种植物挥发性化合物的释放量,这对病虫害防治具有重要的理论和实践意义。

1 植物挥发性化合物的产生和释放

1.1 异戊二烯的合成和释放

异戊二烯是在叶绿体中通过甲瓦龙酸途径合成的,它把两分子的乙酰 CoA 合成羟甲基戊二酰 CoA(HMGC_oA),再通过甲瓦龙酸焦磷酸(MVAPP)合成异戊二烯基焦磷酸(IPP)和它的异构体二甲基丙烯基焦磷酸(DMAPP),然后在异戊二烯合成酶的作用下合成异戊二烯。异戊二烯也可进行其逆反应,生成二甲基丙烯基焦磷酸(DMAPP)(如图 1 所示)。

异戊二烯在植物体中的贮存量很小。Monson 等(1991)实验证明无光照的植物材料其异戊二烯的释放只能持续几分钟,这说明异戊二烯在叶绿体中合成后很快就通过气孔释放到大气中,异戊二烯的释放速率与其合成速率相等。这一点对于研究环境因子对异戊二烯的影响很有利。

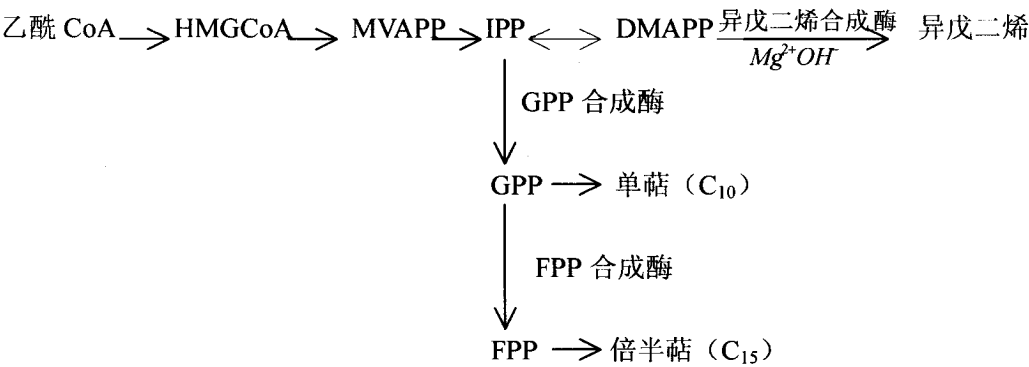


图 1 异戊二烯和萜类物质的生物合成途径
(根据 Silver and Fall, 1991 ;Gershenzon and Croteau, 1993)

1.2 单萜类物质的合成和释放

单萜的合成途径是在异戊二烯合成途径的基础上由异戊烯基焦磷酸(IPP)合成 GPP。然后以它为前体合成包括单萜在内的各种萜类物质,如图 1 所示。与异戊二烯不同的是,单萜类物质合成后首先贮存于特化的结构中。这种结构具有种属特异性。如松属(*Pinus*)和冷杉属(*Abies*)植物针叶中的树脂道,芸香科(*Rutacea*)植物叶片上的腺点(Fahn, 1979)。通常单萜类物质每天只有一小部分释放到大气中,所以其合成速率与释放速率不

同。单萜的释放速率是单萜库大小和扩散阻力的综合表现。当存贮结构内部气压低于饱和蒸汽压时,单萜库的大小就影响释放率。在某种程度上,存贮结构的体积和扩散阻力决定了库的大小。体积大的或扩散阻力低的存贮结构需要有大的单萜库才能使结构内部的气体保持饱和状态。存在于松树针叶树脂道中的单萜类物质须通过针叶表面的气孔(这些气孔可控制叶片气体交换的扩散阻力)才能进入到大气中。如果叶子内部单萜的量很大,足以使内部气体达到饱和并使单萜的分压保持恒定。如这时气孔关闭,单萜的瞬间释放率就会下降。如果内部的单萜未到饱和蒸汽压,气孔关闭时其蒸汽压就会增加而导致扩散驱动力的增加量与扩散阻力的增加量相抵消。在这种情况下,气孔开闭度对单萜的瞬间释放率影响不大。比如 Tingey 等(1980)证明被砍伐的湿地松(*Pinus elliottii* E.)经过几天晾晒后使其气孔导度接近于零时,单萜的释放率保持不变。又如 Monson 等(1991)把植物材料放到无光照的条件下,其单萜释放率没有变化。由此可见,气孔导度对单萜释放的调控能力很小。

1.3 挥发性含氧化合物的合成与释放

挥发性含氧化合物的种类繁多(包括醇类、醛类、酮类,有机酸和酯类等)。其合成途径不一,人们对这些物质的研究报道较少。如(Z)-3-己烯醇及其相关化合物(Z)-3-己烯醛在叶中合成。它们是亚麻酸的过氧化产物。亚麻酸是植物细胞膜中较普通的一种脂肪酸,且大多数植物体内都含有产生 C_6 醇和醛所必需的酶(Hatanaka and Kajuwara,1987)。正常植物释放的量很少。甲醇很可能来源于细胞中果胶的去甲基化。但这种途径是否是导致甲醇释放的原因还不清楚(Obendorf *et al*, 1990)。如果甲醇是通过这种途径产生的,那么在叶子快速生长和伸展期间,甲醇的释放率是最高的。Goldan 等(1993)在森林上空发现了甲基丁醇,并且在中午含量很丰富,甚至比异戊二烯和单萜的含量还高,其昼夜变化模式正好与异戊二烯的相一致。这暗示了甲基丁醇可能来源于异戊二烯。

2 影响植物挥发性化合物释放的环境因子

环境因子的改变可影响植物的代谢活动,同时对这 3 类化合物产生间接的影响。环境因子包括生物因子(如植物的遗传特性、发育阶段、昆虫取食等)和非生物因子(如温度、光照、水分、营养、 CO_2 浓度、空气湿度、机械损伤等)。

2.1 温度

Guenther 等(1991)认为在光强一定的条件下,随着叶温的升高异戊二烯释放以指数形式增加,达到最大值后下降,这可能是叶片受到破坏和酶失活的结果。大多数温带和热带植物在 $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 左右达到最大释放率。Sharkey 和 Loreto(1993)发现葛藤(*Pueraria lobata*)在低温条件下(如不高于 $19\text{ }^{\circ}\text{C}$)异戊二烯的释放量消失。只有在温暖的条件下(如 $26\text{ }^{\circ}\text{C}$),完全展开的叶片才能被诱导产生异戊二烯,并且每升高 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 异戊二烯的释放量增加 8 倍。春季 Monson 等(1994)把欧洲山杨(*Populus tremula*)突然放到温度较高的环境中,异戊二烯在几分钟内被诱导释放,并在一天内逐渐增加到最大值。这种异戊二烯释放率对温度的依赖性,主要是由于温度对酶的影响所致(Guenther *et al*, 1991)。虽然温度对异戊二烯的影响程度在种间存在差异,但温度与异戊二烯释放率之间的关系却是一致的。

温度是控制单萜释放率的主要因素。一般随着温度的升高,单萜释放率增加。温度

高的季节释放率高,温度低的季节释放率低,所以,温度高的夜间也挥发是不足为奇的(Bufler and Wegmann, 1991)。Tyson 等(1974)和 Dement 等(1975)对 *Salvia mellifera* 的单萜类物质释放率的测定发现 樟脑的释放率与叶温成正相关。对植物突然照光可使叶片的樟脑释放量瞬时增加,这可能是由于光照使叶温升高的结果。Tingey 等(1980)研究发现,湿地松挥发的 5 种单萜(α -蒎烯, β -蒎烯,桃金娘烯,柠檬烯和 β -水芹烯)的释放率与叶温的变化相一致。当叶温从 20 $^{\circ}\text{C}$ 升到 46 $^{\circ}\text{C}$ 时,单萜的总量从 3 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{干重})\text{h}^{-1}$ 增加到 21 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{干重})\text{h}^{-1}$ 。他们还认为温度是通过改变单萜类物质的蒸汽压来调控单萜的释放率。

2.2 光强

Guenther 等(1991)认为在某一温度时,异戊二烯释放率随光强的增加而增加,并且异戊二烯释放率和 CO_2 同化率随光强变化的趋势相同。在光强 1000 ~ 1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时达到峰值。超过此值时,释放率呈下降趋势。而有的植物在 3000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时异戊二烯释放率达到最大值(Sharkey *et al*, 1991a)。在遮荫条件下栎属植物(*Quercus* spp.)和欧洲山杨的异戊二烯释放量明显减少(Sharkey *et al*, 1991b; Harley *et al*, 1994)。这说明异戊二烯在叶绿体中的合成对光具有依赖性并与光合作用存在着某种联系。这主要表现在两个方面:(1)用于合成异戊二烯的碳源主要来自光合作用近期固定的碳。Tingey 等(1991)研究表明,在 40 ~ 44 $^{\circ}\text{C}$ 和 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照条件下,栎属植物的异戊二烯释放率达到最大值。用于合成异戊二烯而损失掉的碳相当于光合作用所固定的 0.1 ~ 0.2%。而展叶两周的葛藤在 35 $^{\circ}\text{C}$ 和 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照条件下,光合作用所固定的 20% 的碳用于异戊二烯的合成(Sharkey and Loreto, 1993)。因此当植物从照光处移到暗处,由于光合产物耗尽而导致异戊二烯释放率降低(Loreto and Sharkey, 1993)。(2)对光的依赖性还基于异戊二烯合成酶的原因。这种酶可把二甲基丙烯基焦磷酸(DMAPP)转化成异戊二烯。由于光改变了叶绿体基质中的 Mg^{2+} 浓度和 pH 值而把这种酶激活(Silver and Fall, 1991)。在低光强条件下,光强较小程度的增加就会引起异戊二烯的大量合成。随着光强的不断增大,异戊二烯合成速率的增加幅度逐渐减小。异戊二烯对光的这种依赖性在不同环境条件下,不同植物中是相同的。然而 Harley 等(1994)认为遮荫使绒毛黧豆(*Mucuna* sp.)异戊二烯释放量减少的原因是由于它改变了叶片厚度,而不是由于叶片内部生化调节的结果。

与异戊二烯相反,单萜类物质的释放率通常与光强无关。如湿地松在暗处和照光条件下其单萜释放率相似。而栎属中一些不挥发异戊二烯的树种释放单萜类物质具有光依赖性。另外一些针叶树幼叶挥发某些单萜类物质与光强有关(Seufort *et al*, 1995)。

光强对某些含氧化合物的挥发也有影响。莴苣(*Lactuca sativa* L)所挥发的(Z)-3-己烯醛,(Z)-3-己烯醇和(Z)-乙酸-3-己烯酯在 105 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光照条件下不能检测到。而光强达到 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上时,这三种物质的释放率明显增加。这是由于较强的光把催化亚麻酸氧化成 C_6 醛的脂肪酸氧化酶(LOX)激活的结果(Charron *et al*, 1996)。

2.3 水分胁迫

<https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t20-140>

水分对异戊二烯的影响比较复杂。一般来说,水分胁迫对异戊二烯的释放率影响不大。葛藤受到水分胁迫后,由于气孔关闭而导致光合速率降至零,但其异戊二烯释放率只

受到轻微的影响。但植物复水后异戊二烯释放率会增加到胁迫前的 10 倍,此后叶片仍保持较高的释放率。Tingey 等(1981)发现干旱胁迫虽然会使栎属植物的光合作用和气孔导度下降 93% 以上,但异戊二烯的释放率保持不变。但有实验证明短时间的快速水分胁迫可使宽叶菜豆(*Phaseolus acutifolius*)的异戊二烯释放率提高 2~3 倍。复水处理也刺激其释放率增加。这表明异戊二烯虽然是通过气孔释放的,但气孔导度的变化并没有影响异戊二烯的释放率。也就是说气孔对异戊二烯的挥发失去了调控作用。这主要是由于细胞间异戊二烯浓度的增加补偿了由于气孔导度下降引起的释放量的降低。最后使异戊二烯的释放速率和合成速率达到平衡(Sharkey, 1991)。

近年来的一些研究证明水分胁迫对单萜浓度的影响方式与光合产物的积累方式一致(Gershenson, 1984; Mihali and Lincoln, 1985; Lerdau^①, 1993)。在轻度到中度水分胁迫过程中,植物体内的光合产物浓度升高。植物会利用过剩的碳源来合成单萜。火炬松(*Pinus taeda*)发生水分亏缺时,其针叶中单萜浓度升高(Hodges and Lorio, 1975)。当香草属植物 *Satureja douglassi* 叶片水势从 -0.6MPa 降到 -0.9MPa 过程中,单萜浓度从 17 mg·g⁻¹ (干重)上升到 21 mg·g⁻¹ (干重)(Gershenson *et al*, 1978)。Clark 和 Menary (1980)研究指出,水分和 N 素同时缺乏会限制薄荷生长,同时单萜类物质明显增加。但水分供应不足而 N 素过量时,单萜产量没有变化。

正常条件下植物挥发的含氧化合物较少。当受到水分胁迫后某些物质会大量释放。Li 等^②实验证明干旱胁迫下的复叶槭(*Acer negundo*)会释放出较多的丁醇、戊醇、戊醛、戊酸、己酸、(Z)-3-己烯醇、(E)-2-己烯醛。而且戊醇只有在干旱胁迫下才能检测到。Robert 等(1995)在干旱胁迫下苹果树的研究中也发现类似的结果。在严重干旱(-2.7MPa)胁迫下的苹果树叶片释放大量的己醛、(E)-2-己烯醛、(E)-2-己烯醇、己醇、乙酸己酯和(E)-乙酸-2-己烯酯。其释放速率是中度干旱(-2.0MPa)和对照(-0.8MPa)的 5~310 倍。(E)-2-己烯醛和己醇释放速率的增加是由于干旱胁迫增加了酯氧化酶的活性所致。植物受到严重干旱胁迫后,叶片还会释放大量的乙醛和乙醇。这可能是由于干旱胁迫诱导气孔关闭,氧的摄入量下降,有氧呼吸减弱而无氧呼吸增强的结果(Kimmer and Kozlowski, 1982)。

2.4 土壤营养

土壤营养明显影响异戊二烯的释放率。欧洲山杨和绒毛黧豆(*Mucuna* sp.)的异戊二烯释放率与土壤中可利用 N 含量成正相关关系。在营养丰富的条件下,异戊二烯释放率达到最大。在营养贫乏或没有营养的条件下,异戊二烯释放率最低。很可能是由于异戊二烯合成酶的浓度随着叶片含 N 量的增加而提高所造成的(Harley *et al*, 1994; Loreto *et al*, 1993)。

土壤肥力可通过影响植物体内的碳源向单萜类物质的分配模式来影响单萜的释放量。Bryant 等(1983)认为额外追加 N 肥将导致单萜类物质的减少。土壤中的 N 从 22.4 mmol/l 升到 44.8 mmol/l 时巨冷杉幼苗中总单萜含量下降(Muzika and Pregitzer, 1989)。可利用 N 浓度从 15 mmol/l 降到 0.5 mmol/l 时, *Heterotheca subaxillaris* 叶中单萜浓度从 3.1

① Lerdau M T, 1993. Ecological controls over monoterpene emissions from conifers. Thesis, Stanford University, 98

② Li J Q, Jin Y J, Shen Y B, 1999. Effect of drought stress on the volatiles in Ashleaf Maple (*Acer negundo*). Scientific program and abstracts, First Asia-Pacific conference on chemical ecology. Shanghai China, 93~94

$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (干重) 升到 $5.1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (干重) (Mihali and Lincoln, 1985)。这是由于 N 肥促进光合产物用于植物生长, 而使非结构碳水化合物含量下降所致 (Margolis and waring, 1986)。单萜是以非结构碳水化合物为底物进行合成的。低水平的非结构碳水化合物将导致单萜合成下降。但并非所有情况都如此, Lerda (1993) 实验证明在夏季的高温土壤中可利用的 N 含量与单萜类物质的释放率成正相关关系。

2.5 大气 CO_2 浓度

CO_2 浓度对异戊二烯的影响是相当显著的。在照光、高浓度 CO_2 条件下, 欧洲山杨 (*Populus tremula*) 叶片异戊二烯释放量受到抑制。这种抑制作用只有 CO_2 浓度降到光合作用 CO_2 饱和点以下时才得以解除 (Sanadze, 1969)。Tingey 等 (1980) 对禾叶栎 (live oak) 研究表明, 当 CO_2 浓度从 $686 \times 10^{-6} \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 降到 $79 \sim 100 \times 10^{-6} \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 的过程中异戊二烯释放率升高 19%。在高浓度 CO_2 条件下生长 45 天的欧洲山杨异戊二烯释放率只是正常 CO_2 浓度下的 60% ~ 70% (Sharkey *et al*, 1991a)。虽然这种机制目前还不清楚, 但是在全局 CO_2 增加的情况下, 这个结果有利于建立各种植物释放异戊二烯的模型。

CO_2 倍增可提高某些植物体内单萜的含量。Lincoln 等 (1989) 指出, CO_2 浓度升高时, 薄荷 (*Mentha* sp.) 叶片中单萜总量升高。Heyworth (1998) 研究结果表明, CO_2 倍增可提高欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 体内 α -蒎烯的浓度。

2.6 空气相对湿度

另一影响植物挥发性化合物释放的环境因子是湿度。当空气由干 (露点约 0°C) 到湿 (露点约 22°C 时), *Salvia melifera* 的樟脑释放速率增加 80%。Guenther 等 (1991) 研究发现桉属植物 (*Eucalyptus* spp.) 叶周围湿度的变化对其单萜物质的释放没有一致的影响。湿度对异戊二烯的释放率影响很小。湿度每增加 10%, 异戊二烯释放率增加 2.4%。

2.7 叶龄

植物叶片的生长发育阶段也会影响挥发性化合物的释放。如绒毛黧豆 (*Mucuna* sp.) 叶片的异戊二烯释放率明显受叶龄的影响。随着叶片逐渐成熟, 异戊二烯释放率可增加 125 倍, 而到衰老期时释放率下降 (Grinspoon *et al*, 1991)。光合作用一般在叶片展开时就开始了。而异戊二烯释放开始时间要滞后于光合作用。如欧洲山杨幼叶光合速率最大, 而老叶异戊二烯释放率最大。在幼叶中用于合成异戊二烯的碳为光合作用所固定的 0.18%, 而老叶中可达 2.8%。

Guenther 等 (1991) 研究指出, 不同桉树 (*Eucalyptus* spp.) 叶片的单萜类物质释放率存在着差异。后来他们发现叶龄是造成单萜类物质释放率不同的主要原因, 幼叶 (小于 15 天的叶片) 相对老叶 (大于 40 天的叶片) 释放出更多的桉树脑和蒎烯。

2.8 机械损伤和昆虫取食

在植物的生长过程中受到机械损伤后, (Z)-3-己烯醇、(E)-2-己烯醛和其他相关化合物 (Z)-乙酸-3-己烯酯会立即合成并在短时间内释放。(Z)-3-己烯醇是通过亚麻酸 (linolenic acid) 的过氧化进行合成的。亚麻酸是植物细胞膜中最普遍的一种脂肪酸。其氧化产物包括 H_2O_2 、己烯醛、己烯醇和乙酸己烯酯。大多数植物都含有产生 C_6 醇和 C_6 醛所必需的酶 (Hatanaka *et al*, 1987)。正常植物只释放少量的己烯醇。但是机械损伤造成

细胞破裂使酶与底物混合,这样 C_6 醇和醛大量合成并释放出来。另外,绒毛藜豆叶片受到机械损伤后,邻近叶片的异戊二烯释放量会降低。同时使单萜的释放时间延长(Guenther *et al*, 1991)。

机械损伤所诱导产生的挥发物成分简单且只能维持较短的时间。当植物遭到害虫侵害后,植物的挥发性物质的组分和含量都会改变。其诱导产生以萜类和吲哚类为主(Price 1986; Vet *et al*, 1992)。如受棉红蜘蛛侵害的植株会释放出一组物质,其中包括(E)- β -罗勒烯、(E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯、里那醇和甲基水杨酸酯(Dick, 1988)。菜豆受到棉叶螨的攻击后,能释放出更多的挥发性物质。这些化合物除引诱食螨外,还能抑制棉叶螨的进一步取食(Dick *et al*, 1990)。

3 展望

综上所述,人们对环境与植物挥发性化合物方面的研究在过去已取得了相当的成果。如今,由于已建立起精细的样品采集方法(如动态顶空采集方法)和完善的分离和鉴定方法,特别是现代高精度度、高灵敏度分析仪器(GC-MS, NMR, FTIR)和吹扫-捕集/热脱附方法在这方面的应用,使研究工作在近几年取得了令人瞩目的进展。但在这领域也有许多问题等待着多学科的科学家去深入探究和解决。对于植物学家和生态学家而言,需要做的工作很多,如根据不同的环境因子对植物挥发性化合物的预测 挥发性化合物对周围大气环境及生物的影响 根据挥发性化合物的生理生态学作用来合理利用和开发。可以说,任何一方面的进展都是对生态学的贡献。

参 考 文 献

- Andreae M O, Browell E V, Garstang M, 1988. Biomass burning emissions and associated haze layer over Amazonia. *J Geophys Res*, **93**: 1509 ~ 1527
- Bryant J P, Chain F S, Klein D R, 1983. Carbon nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, **40**: 357 ~ 368
- Bufler U, Wegmann K, 1991. Diurnal variation of monoterpene concentrations in open-top chambers and in the Welzheim forest air. *Atmos Environ*, **25A**: 251 ~ 256
- Charron C S, Cantliffe D J, Wheeler R M, 1996. Photosynthetic photon flux, photoperiod, and temperature effects on emissions of (Z)-3-hexenal, (Z)-3-hexenol, and (Z)-3-hexenyl acetate from Lettuce. *J Amer Soc Hort Sci*, **121**(3): 488 ~ 494
- Clark R, Menary R, 1980. The effect of irrigation and nutrient on the yield and composition of peppermint oil. *Aust J Agric Res*, **31**: 489 ~ 498
- Dement W A, Tyson B J, Mooney H A, 1975. Mechanism of monoterpene volatilization in saliva melifera. *Phytochemistry*, **14**: 2555 ~ 2557
- Dick M, 1988. How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Neth J Zool*, **16**: 141 ~ 172
- Dick M, 1990. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions. Involvement of host plant in its production. *J Chem Ecol*, **16**: 381 ~ 396
- Fahn A, 1979. Secretory Tissues in Plants. London: Academic Press, 98
- Gershenzon J, 1984. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. *Recent Adv Phytochem*, **18**: 273 ~ 320
- Gershenzon J, Croteau R, 1993. Terpenoid biosynthesis: the basic pathway and formation of monoterpenes, sesquiterpenes and diterpenes. In: Moore T ed. Lipid Metabolism in Plants. Boca Raton(FL): CRC Press, 333 ~ 388
- Gershenzon J, Lincoln D, Langenheim J, 1978. The effect of moisture stress on monoterpene yield and composition in *Satureja douglasii*. *Biochem Syst Ecol*, **6**: 33 ~ 43
- Goldan P D, Kuster W C, Fehsenfeld F C, 1993. The observation of a C_5 alcohol emission in a North American Pine forest. *Geophys Res Lett*, **20**: 1039 ~ 1042

- Grinspoon J, Bowman W, Facc R, 1991. Delayed onset of isoprene emission in developing velvet bean leaves. *Plant Physiol*, **97**: 170 ~ 174
- Grosjean D, Willams E L, Seinfeld J H, 1992. Atmospheric oxidation of selected terpenes and related carbonyls: gas-phase carbonyl products. *Environ Sci Technol*, **26**: 1526 ~ 1533
- Guenther A B, Monson R K, Fall R, 1991. Isoprene and monoterpene emission rate variability: observations with eucalyptus and emission rate algorithm development. *J Geophys Res*, **96**: 10799 ~ 10808
- Harley P C, Litvak M E, Sharkey T D, 1994. Isoprene emission from velvet bean leaves. Interactions among nitrogen availability, growth photon flux density and leaf development. *Plant Physiol*, **105**: 279 ~ 285
- Harley P C, Monson R K, Lerdau M T, 1999. Ecological and evolutionary aspects of isoprene emission from plants. *Oecologia*, **118**: 109 ~ 123
- Hatanaka A, Kajuwara T, Sekiya J, 1987. Biosynthetic pathway for C₆-aldehyde formation from linolenic acid in green leaves. *Chem Phys Lipids*, **44**: 341 ~ 361
- Heyworth C J, 1998. The effect of elevated CO₂ concentration and nutrient supply on carbon-based plant secondary metabolites in *Pinus sylvestris*. *Oecologia*, **115**: 344 ~ 350
- Keene W C, Gauwaway J N, Holden J D Jr, 1983. Measurement of weak organic acidity in precipitation from remote areas of the world. *J Geophys Res*, **88**: 5122 ~ 5130
- Kimmer T W, Kozlowski T T, 1982. Ethylene, ethane, acetaldehyde, and ethanol production by plants under stress. *Plant Physiol*, **69**: 840 ~ 847
- Langeheim J H, 1994. Higher plant terpenoids: a phyto-centric overview of their ecological roles. *J chem Ecol*, **20** (6): 1223 ~ 1281
- Lincoln D E, Couvert D, 1989. The effect of carbon supply on allocation to allelochemicals and caterpillar consumption of peppermint. *Oecologia*, **78**: 113 ~ 114
- Loreto F, Sharkey T D, 1993. On the relationship between isoprene emission and photosynthetic metabolites under different environmental conditions. *Planta*, **189**: 420 ~ 424
- Hodges J, Lorio P, 1975. Moisture stress and xylem oleoresin in loblolly pine. *For Sci*, **21**: 283 ~ 290
- Margolis H A, Waring R H, 1986. Carbon and nitrogen allocation patterns of Douglas fir seedlings fertilized with nitrogen in autumn. Overwinter metabolism. *Can J For Res*, **16**: 879 ~ 902
- Mihali R C, Lincoln D, 1985. Growth pattern and carbon allocation to leaf terpenes under nitrogen limiting conditions in *Heterotheca subaxillaries*. *Oecologia*, **66**: 423 ~ 426
- Monson R K, Harley P C, Litvak M E, 1994. Environmental and developmental controls over the seasonal pattern of isoprene emission from aspen leaves. *Oecologia*, **99**: 260 ~ 270
- Monson R K, Hill A J, Zimmerman P R, 1991. Studies of the relationship between photosynthesis and isoprene emissions using an on-line isoprene analyzer. *Plant Cell & Environ*, **14**: 517 ~ 523
- Muzika R M, Pregitzer K S, 1989. Changes in terpene production following nitrogen fertilization of grand fir seedling. *Oecologia*, **80**: 484 ~ 489
- Obendorf R L, Koch J L, Goreki R J, 1990. Menthanol accumulation in maturing seeds. *J Exp Bot*, **41**: 489 ~ 495
- Price P W, 1986. Ecological aspects of host plant resistance and biological control: interaction among three trophic levels. In: Boethel D J eds. *Interactions of Plant Resistance and Parasitoids and Predators of Insects*. Chichester: Ellis Horwood, 11 ~ 30
- Robert C E, James P, David A B, 1995. Drought stress of apple trees alters leaf emissions of volatile compounds. *Physiologia Plantarum*, **93**: 709 ~ 712
- Sanadze G A, 1969. Light-dependent excretion of molecular isoprene by leaves. *Prog Photosynth Res*, **2**: 701 ~ 706
- Seufort G, Kotzias D, Sparta C, 1995. Volatile organics in Mediterranean shrubs and their potential role in a changing environment. In: Moreno J, Oechel J, Oechel W eds. *Global Change and Mediterranean-type Ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag, 343 ~ 370
- Sharkey T D, 1991. Stomatal control of trace gas emissions. In: Sharkey T D, Holland E A, Mooney H A eds. *Trace Gas Emission by Plants*. San Diego: Academic Press, 335 ~ 339
- Sharkey T D, Loreto F, 1993. Water stress, temperature and light effects on the capacity for isoprene emission and photosynthesis of Kudzu leaves. *Oecologia*, **95**: 328 ~ 333
- Sharkey T D, Loreto F, Delwiche C F, 1991a. High carbon dioxide and sun/shade effects on isoprene emission from oak and aspen tree leaves. *Plant Cell & Environ*, **14**: 333 ~ 338
- Sharkey T D, Loreto F, Delwiche C F, 1991b. The biochemistry of isoprene emission from leaves during photosynthesis. In: Sharkey T D, Holland E A, Mooney H A eds. *Trace Gas Emission by Plants*. San Diego: Academic Press, 153 ~ 184
- Silver G, Fall R, 1991. Enzymatic synthesis of isoprene from dimethylallyl diphosphate in aspen leaf extracts. *Plant Physiol*, **97**: 1588 ~ 1591
- Tingey D T, Manning M, Grothaus L C, 1980. Influence of light and temperature on monoterpene emission rates from slash pine. *Plant Physiol*, **65**: 797 ~ 801

- ble protein of sweet potato tuberous roots. *Plant Molecular Biology*, **7**:343 ~ 355
- Murakami S, Nakagawa S, Nakamura K, 1990. High-level expression of tuberous root storage protein genes of sweet potato in stems of plantlets grown *in vitro* on sucrose medium. *Plant Molecular Biology*, **14**:595 ~ 604
- Nakamura K, Matsuoka K, Mukumoto F, 1993. Precursor to sweet potato sporamin in transformed tobacco cell line BY-2. *Journal of Experimental Botany*, **44**:supplement,331 ~ 338
- Nakamura K, Ohto M, Yoshida N, 1991. Sucrose-inducible accumulation of β -amylase occurs concomitant with the accumulation of starch and sporamin in leaf-petiole cutting so sweet potato. *Plant Physiology*, **96**:902 ~ 909
- Ohta S, Hattori T, Morikami A, 1991. High-level expression of a sweet potato sporamin gene promoter β -glucuronidase(GUS) fusion gene in the stems of transgenic tobacco plants is conferred by multiple cell type-specific regulatory elements. *Molecular and General Genetics*, **225**:369 ~ 378
- Ohto M, Hayashi K, Isobe M, Nakamura K, 1995. Involvement of Ca^{2+} signaling in the sugar-inducible expression of genes coding for sporamin and beta-amylase in sweet potato. *Plant Journal*, **7**:297 ~ 307
- Ohto M, Nakamura-Kito K, Nakamura K, 1992. Induction of expression of genes coding for sporamin and β -amylase by polygalacturonic acid in leaf-petiole cuttings of sweet potato. *Plant Physiology*, **99**:422 ~ 427
- Patricia J, Harvey B, Donald B,1983. Isolation and characterization of the storage protein of Yam tubers (*Dioscorea rotundata*). *Phytochemistry*, **22**:1687 ~ 1693
- Racuseu D, Foote M,1980. A major soluble glycoprotein of potato tubers. *Journal of Food Biochemistry*, **4**:43 ~ 52
- Takeda S, Kowayama Y, Takeuchi Y, 1995. Spatial patterns of sucrose-inducible and polygalacturonic acid-inducible expression of genes that encode sporamin and beta-amylase in sweet potato. *Plant and Cell Physiology*, **36**:321 ~ 333
- Wang S J, Lin C T, Ho K C, 1995. Nucleotide sequence of a sporamin gene in sweet potato. *Plant Physiology*, **108**:829 ~ 830
- Wettstein D von, Chua N H, 1987. Plant molecular biology. Proceedings of a NATO Advanced Study Institute. In: NATO ASI Series A, Life Science. New York: Plenum Press, **140**:660
- Yeh K W, Chen J C, Lin M L, 1997. Functional activity of sporamin from sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.): a tuber storage protein with trypsin inhibitory activity. *Plant Molecular Biology*, **33**:565 ~ 570

(上接 656 页)

- Tingey D T, Rosemary E, Gumpertz M, 1981. Effects of environmental conditions on isoprene emission from live oak. *Planta*, **152**: 565 ~ 570
- Tingey D T, Turner D P, Weber J A, 1991. Factors controlling the emissions of monoterpenes and other volatile organic compounds. In: sharkey T D, Holland E A, Mooney H A eds. Trace Gas Emission by Plants. San Diego: Academic Press, 93 ~ 119
- Trainer M, Williams E, Parrish D, 1987. Models and observations of the impact of natural hydrocarbons on rural ozone. *Nature*, **329**: 705 ~ 707
- Tyson B J, Dement W A, Mooney H A, 1974. Volatilization of terpenes from *Salvia melifera*. *Nature*, **252**: 119 ~ 120
- Vet E. M, Dick M, 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu Rev Entomol*, **37**: 141 ~ 396