



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.267>

REVIEW ARTICLE

Біогенні леткі органічні речовини лісів та їхній вплив на клімат

Людмила М. БАЦМАНОВА ^{1*} , Наталія Ю. ТАРАН ¹ , Оксана І. КОСИК ¹ , Наталія В. ЗАЙМЕНКО ² 

¹ ННЦ "Інститут біології та медицини" Київського національного університету імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська 64, Київ 03680, Україна

² Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка, вул. Тимірязєвська 1, Київ 01014, Україна

* Автор для листування: l.batsmanova@gmail.com

Реферат. У статті проаналізовано та узагальнено наукові джерела щодо біогенних летких органічних речовин (БЛОР) лісів, їхнього впливу на атмосферні процеси та клімат. З'ясовано, що упродовж останніх десятиліть увагу науковців привертало дослідження біогенних летких органічних речовин лісів щодо механізмів їхнього синтезу та викидів, хімічного складу, впливу біотичних та абіотичних чинників. Відмічено, що в процесі життєдіяльності вищі рослини виділяють у повітря леткі органічні речовини, які впливають на хімічний склад і фізичний стан атмосфери, на адаптацію лісів до екологічного стресу, пов'язаного зі зміною клімату. БЛОР відіграють ключову роль у формуванні, а також гасінні озону, внаслідок чого утворюються продукти окислення — вторинні органічні аерозолі, які розсіюють сонячне світло і впливають на формування хмар а, зрештою, і на клімат. Показано необхідність урахування функціональної динаміки БЛОР на рівні екосистеми: від взаємодій різних видів екосистеми до деградації атмосферних сполук та потенційних функцій їхніх продуктів реакції.

Ключові слова: біогенні леткі органічні речовини рослин, вторинні органічні аерозолі, екологічний стрес, екосистема, зміна клімату, ліпофільні речовини, ліси, озон, терпеноїди

Деревні рослини є основним джерелом біогенних летких органічних речовин (БЛОР) у лісових екосистемах. Викиди БЛОР лісів впливають на хімічний склад і фізичний стан атмосфери, оскільки складаються з реакційноздатних газів та інших компонентів (Atkinson, 2000). Обмін (викид і осадження) БЛОР сприяє утворенню аерозолів, частинки яких діють як ядра конденсації для молекул води, що може призводити до збільшення кількості хмарних крапель над лісом від 30 до 50%, а також впливає на висоту їхнього утворення. З одного боку, це може змінити альbedo (відбивну здатність) хмар і посилити

їхній охолоджуючий ефект. З іншого, самі по собі органічні аерозольні частинки підсилюють розсіювання сонячного випромінювання, що може, навпаки, підвищити середню температуру лісу на 1,0–1,5 °C. Ці процеси недостатньо вивчені з огляду на велику кількість різних видів БЛОР і факторів навколишнього середовища, які впливають на цей обмін.

Ліси є одними із найбільших екосистем за екологічною ємкістю, біорізноманіттям, тривалістю розвитку, депонуванням вуглецю, масштабами біосферних функцій. На локальному рівні ліси є важливим стабілізаційним елементом

ARTICLE HISTORY. Submitted 21 February 2023. Revised 13 May 2023. Published 06 July 2023

CITATION. Batsmanova L.M., Taran N.Yu., Kosyk O.I., Zaimenko N.V. 2023. Biogenic volatile organic substances of forests and their influence on climate. *Ukrainian Botanical Journal*, 80(3): 267–282. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.267>

This is an open access article under the CC BY license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

ландшафту, що запобігає деградації його компонентів: біоценозу, води, ґрунтів. Лісова та чагарникова рослинність займає до однієї третини площі суходолу Землі та є одним з основних компонентів глобального кругообігу вуглецю, забезпечуючи його значне (~ 45%) зберігання й депонування (Bonan, 2008). Бореальні хвойні ліси (тайга) утворюють найбільший суцільно або майже суцільно протяжний наземний біом, охоплюючи приблизно одну третину (15×108 га або 33%) загальної площі лісів у світі (Taggart, Cross, 2009). Майже половину атмосферного CO_2 поглинають ліси. Старовікові дерева здебільшого накопичують більше вуглецю, ніж молоді (Stephenson et al., 2014). У Європі внаслідок довгострокового ведення лісового господарства зменшилося накопичення вуглецю не лише в живій біомасі, а й у підстилці та ґрунті (Naudts et al., 2016). У глобальному масштабі через вирубку старих лісових та заліснених територій внаслідок розвитку сільського господарства та урбанізації, суттєво зменшилося поглинання вуглецю, що посприяло накопиченню його в атмосфері, переважно у формі CO_2 (Unger, 2014). На додаток до фіксації та депонування CO_2 , ліси впливають на глобальний клімат, підвищуючи атмосферну вологість за рахунок евапотранспірації (Bonan, 2008) і викидів біогенних летких органічних речовин (Kesselmeier, Staudt, 1999). Під останніми розуміють органічні атмосферні гази біогенного походження. У науковій літературі використовують скорочення БЛОР (BVOCs), або біогенні ЛОР (biogenic VOC), що виділяються рослинами (plant VOC). Для позначення останніх, також доречно вживати термін леткі фітоорганічні речовини (ЛФОР) (Litvinova, 1982). Біогенні леткі органічні речовини (BVOCs) охоплюють VOCs, що виділяються рослинами, тваринами або мікроорганізмами, і хоча надзвичайно різноманітні за складом, найчастіше є терпеноїдами, спиртами та карбонілами (метан і оксид вуглецю, як правило, не розглядаються). Без урахування викидів метану, біологічні джерела викидають приблизно 760 тераграмів вуглецю на рік у формі ЛОР (Sindelarova et al., 2014). Більшість БЛОР виробляється рослинами, головною сполукою є ізопрен. Невеликі кількості БЛОР виробляються тваринами та мікроорганізмами (Terra et al., 2014). Багато БЛОР вважаються вторинними метаболітами, які, наприклад, допомагають організмам у захисті від травоядних тварин.

Виявити та дослідити леткі речовини можна через бездротову електронну мережу наносенсорів та інфрачервоних передавачів, вбудованих у рослини (Kwak et al., 2017). Підраховано, що наземні рослини повторно викидають в атмосферу приблизно 1–2% чистої первинної продукції у вигляді ізопрену та монотерпенів (МТ) (Harrison et al., 2013). У деяких видів дерев частка вуглецю, що повторно виділяється у вигляді БЛОР, може сягати 8–13% за оптимальних умов освітлення та температури (Kesselmeier et al., 2002). Втрата вуглецю внаслідок викидів БЛОР вища у молодих (7%), ніж у старших (1,6%) листків (Ghirardo et al., 2011). Однак на глобальному рівні оцінки викидів БЛОР все ще лишаються недостатньо невизначеними, а їхні оцінки значно відрізняються, а тому потребують подальших досліджень та аналізу з урахуванням впливу на глобальні кліматичні зміни.

Зазначається, що ізопрен становить приблизно половину загальної повної емісії БЛОР і становить 10^{15} г на рік, а решта — це інші реактивні терпени, альдегіди та метилпропаноїди. За оцінками, тропічні ліси забезпечують близько 70%, а бореальні та помірні сукупно — 10% загальних щорічних викидів БЛОР (Guenther et al., 2012). За даними інших дослідників (Messina et al., 2016), частка загальних щорічних викидів БЛОР з бореальних і помірноширотних лісів є значною, а це свідчить про те, що викиди монотерпену (МТ) і сесквітерпену (SQT) з північних регіонів недооцінені. Монотерпени та сесквітерпени є найбільш реактивними БЛОР, які виділяються домінуючими європейськими лісовими породами (Oderbolz et al., 2013). Ці сполуки легко реагують з атмосферними окиснювачами, такими як озон, радикали $-\text{OH}$ та $-\text{NO}_3$, що призводить до подальших реакцій, які утворюють низьколетючі пари (Friedman, Farmer, 2018) і вторинні органічні аерозолі (SOA) (Virtanen et al., 2010) в повітряній масі лісу. Біогенні вторинні органічні аерозолі здатні розсіювати надлишок сонячної радіації та брати участь у формуванні хмар (Ehn et al., 2014). Через зміни клімату, такі як потепління та посилення УФ-випромінювання, прогнозується, що викиди БЛОР від рослин зростуть, таким чином, порушуючи взаємодію між біосферою та атмосферою, і тим самим завдадуть шкоди основним екосистемам (Peñuelas, 2010).

Отже, для з'ясування ролі біогенних летких речовин рослин у функціонуванні екосистеми необхідно проводити міждисциплінарні дослідження, які усунуть прогалини між лісівництвом та іншими прикладними науками, фізіологією рослин, екологією, науками про здоров'я та природоохоронними заходами для розробки сучасних стратегій подолання наслідків глобальних змін клімату.

Хімічний склад та синтез БЛОР

БЛОР можна визначити як низькомолекулярні переважно ліпофільні речовини (Adebesin et al., 2017). БЛОР — це леткі продукти різних біохімічних шляхів (Maffei, 2010; Dudareva et al., 2013). З огляду на їхні фізичні властивості БЛОР можна класифікувати як низьколеткі, напівлеткі та високолеткі речовини (Finlayson-Pitts, 2017). Крім рослин, БЛОР можуть виділяти гриби, що утворюють мікоризу (Ditengou et al., 2015) та короїди (Martin et al., 2003; Gilg et al., 2005). БЛОР, що виділяються рослинами, належать до ізопреноїдів, утворених двома шляхами синтезу терпенів (мевалонатний шлях (MVA) в цитозолі та метилеритритолфосфатний (MEP) — у пластидах). Леткі речовини листків (GLV) — утворюються в оксиліпіновому шляху біосинтезу (LOX), ароматичні сполуки (бензеноїди та фенілпропаноїди) — в шикіматному (SHI) (Maffei, 2010; Dudareva et al., 2013). Крім того, глюкозинолати є невеликою, але екологічно важливою групою сірковмісних сполук рослин порядку Brassicales (Horskins et al., 2009). До складу інших високолетких сполук, які виділяються лісовими породами також входять ацетальдегід, ацетон, оцтова, мурашина кислоти, та спирти — етанол і метанол (Rantala et al., 2015).

Ізопреноїди або терпеноїди складаються з п'яти вуглецевих (C5) ізопренових одиниць (терпенів) або їхніх похідних (терпеноїдів) (Wilson et al., 2013). Терпени з низьким вмістом вуглецю, такі як ізопрен (C5) або монотерпен (C10), є леткими або напівлеткими, тоді як сполуки з більшою кількістю атомів вуглецю, наприклад сесквітерпен (C15), мають напів- або низьку летючість (Mofikoou et al., 2019).

Ізопрен або монотерпен переважають у видах БЛОР багатьох видів рослин і є найважливішими леткими речовинами (Laothawornkitkul et al., 2009). Виділення ізопрену характерно для помірних і тропічних лісів, а

монотерпену — типові для хвойних лісів (Unger, 2014). Метилбутенол (2-метил-3-бутен-2-ол) — це п'ятиатомний спирт (C5, з п'ятьма атомами карбону), він виділяється переважно молодими пагонами сосни, які, виділяють лише незначну кількість ізопрену (Aalto et al., 2014). Метилбутенол структурно та біосинтетично пов'язаний з ізопреном (Gray et al., 2003) та його дія подібна до ізопрену.

Ізопрен (2-метил-1,3-бутадиєн) — летка органічна сполука, яка виділяється низкою видів рослин і впливає на стан атмосфери (Carlton et al., 2009). Біосинтез ізопрену розглядається як важливий елемент адаптації рослин до перегріву листків, потоку фотонів високої щільності, і загалом, для підтримки метаболічного гомеостазу (Loreto, Schnitzler, 2010). Швидкість викидів ізопрену збільшується з підвищенням температури (Petron, 2001), але зменшується зі збільшенням концентрації CO₂ (Wilkinson et al., 2009).

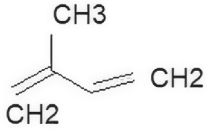
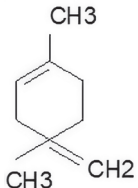
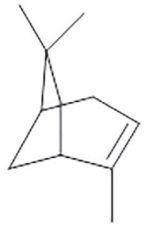
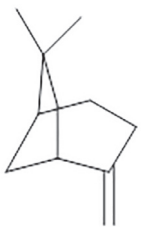
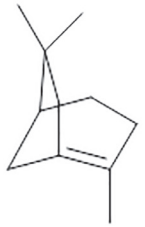
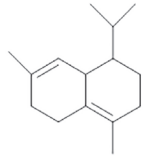
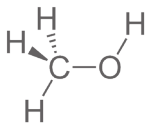
Основна функція біосинтезу ізопрену у рослинах залишається до кінця незрозумілою, проте рівень викидів позитивно співвідноситься з температурою та світлом, підтримуючи фотосинтез за умов стресу. Синтез ізопрену також обернено співвідноситься з концентрацією CO₂.

Леткі речовини листків (GLV) утворюють характерний запах пошкоджених зелених тканин рослин. За хімічним складом це С6-альдегіди, С6-спирти та їхні ацетати (Arimura et al., 2017), викид яких відбувається майже миттєво після пошкодження клітинних мембран рослин (Ameye et al., 2018).

Леткі ароматичні сполуки складаються з бензеноїдів та фенілпропаноїдів, що утворюються шикіматним шляхом, в результаті якого синтезуються ароматичні амінокислоти (Misztal et al., 2015; Arimura et al., 2017). Звичайні бензеноїди, бензол, ксилол і толуол викидаються в атмосферу з нафти та бензину, але ці ж самі сполуки виділяються з листків, кори та ксилеми дерев (Misztal et al., 2015; Tiiva et al., 2018). Інші поширені леткі бензеноїди, що виділяються з листків і квіток, — це метилсаліцилат (MeSA), метилшавікол, індол і р-цимен (Maffei, 2010; Misztal et al., 2015), а також типові леткі фенілпропени, наприклад евгенол, ізоевгенол, метилевгенол, ізометилевгенол, чавікол і метилчавікол.

Біосинтез БЛОР відбувається як у фотосинтетичних клітинах (Fini et al., 2017), так і в

Таблиця 1. Основні біогенні леткі органічні речовини лісових порід (Sindelarova et al., 2014)
 Table 1. The main biogenic volatile organic substances of forest species (Sindelarova et al., 2014)

Речовини	Структурна формула	Частка викидів	Маса викидів (Тг/рік)
Ізопрен		62,2%	594 ± 34
Терпени		10,9%	95 ± 3
Ізомери пінену			
α-пінен			
β-пінен		5,6%	48,7 ± 0,8
δ-пінен			
Сесквітерпени		2,4%	20 ± 1
Метанол		6,4%	130 ± 4

нефотосинтетичних спеціалізованих клітинах епідермісу, наприклад у пелюстках квіток (Adebesin et al., 2017), в залозистих трихомах (Tissier et al., 2017; Zager, Lange, 2018) або в епітеліальних клітинах смоляних проток хвойних дерев (ксилеми, камбію, флоєми або голок (Zulak, Bohlmann, 2010; Degenhardt et al., 2009).

Хімічний склад летких монотерпеноїдів залежить від генотипу, відрізняється у листяних *Betula pendula* Roth (Maja et al., 2014) та вічнозелених *Quercus suber* L. (Loreto et al., 2009), *P. sylvestris* (Bäck et al., 2012) та *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Joó et al., 2011). З основних летких речовин, що виділяються хвойними деревами, монотерпени є найбільш варіабельними (Iason et al., 2011). Наприклад, викиди БЛОП деревостану *P. sylvestris* складаються з монотерпенів пагонів (Bäck et al., 2012), деревини (Naranala et al., 2012) та підстилки (Kivimäenprää et al., 2018). Основними складовими викидів є α -пінен або Δ -3-карен з домінуванням до 80% будь-якої з цих речовин.

Вічнозелені види, такі як сосна звичайна (*Pinus sylvestris* L.), ялина звичайна або європейська (*Picea abies* (L.) H. Karst.), листяні бук (*Fagus sylvaticus* L.), береза (*Betula* spp.) є джерелами монотерпену і покривають 75% загальної площі лісів у Європі (Karl et al., 2009). Ялина звичайна (*Picea abies*) також виділяє ізопрен, хоча викиди монотерпену є домінуючими. Листопадні види *Quercus robur* L. і *Q. petraea* (Matt.) Liebl., які переважно виділяють ізопрен, становлять приблизно 5% лісової площі Європи. Іншими видами, які виділяють ізопрен в бореальному/альпійському та помірному поясі, є види родів *Populus* і *Salix*, проте види, які виділяють ізопрен, більш поширені в теплих кліматичних зонах (Sharkey et al., 2008). Усі органи рослин від квіток до коренів можуть виробляти та виділяти БЛОП (Rasmann et al., 2005; Schiestl, 2017), але листки та хвоя дерев є основними органами викидів БЛОП в атмосфері лісу (Karl et al., 2009). Гілки, молоді листки *Populus* sp., досягають максимальної ємності виділення ізопрену у віці 10–14 діб (Sharkey et al., 2008).

Хвойні дерева відомі своєю терпеноподібною живицею, яка складається з нелетких дитерпенів і летких моно- і сесквітерпенів (Sallas et al., 2003; Eller et al., 2013). Масляниста живиця хвойних порід зберігається в смоляних каналах хвої, а також у внутрішній корі (флоємі) і

деревині (ксилемі), з цих запасуючих структур частина БЛОП викидається через кору в атмосферу (Vanhatalo et al., 2015). Викиди монотерпену стовбура через кору іноді можуть досягати $50 \text{ ng m}^{-2} \text{ c}^{-1}$ навесні, хоча зазвичай вони залишаються нижче $10 \text{ ng m}^{-2} \text{ c}^{-1}$ у *P. sylvestris* (Vanhatalo et al., 2015). Ghimire et al. (2016) повідомили, що викиди монотерпену неушкодженої (інтактної) кори *P. abies* становлять $3 \text{ ng m}^{-2} \text{ c}^{-1}$. Якщо порівняти з цим середні викиди монотерпену зрілої хвої $0,34 \text{ ng m}^{-2} \text{ c}^{-1}$ (Ruuskanen et al., 2005), то можна зробити висновок, що викиди кори складають значний внесок у БЛОП всього хвойного дерева.

Коріння рослин може бути важливим джерелом викидів БЛОП у лісових екосистемах, але їхнє вимірювання та кількісна оцінка є складними, оскільки кореневі системи не можуть бути відокремлені від мікробної мережі ґрунту мікоризних грибів та інших мікробів ризосфери, які також виділяють БЛОП (Pecuelas et al., 2014; Ditengou et al., 2015). Дослідження викидів ризосфери дерев показують, що такі види, як хвойні, можуть мати значні викиди терпену безпосередньо з ризосфери (Lin et al., 2007; Rasheed et al., 2017), а склад БЛОП відображає викиди від пагонів (Ghimire et al., 2013; Tiiva et al., 2019). Листяні дерева та трав'яні рослини також мають викиди БЛОП з ризосфери (Steeghs et al., 2004; Maja et al., 2015). За аналізом БЛОП коренів, можна встановити механізми багатьох процесів, які відбуваються в ґрунті, і на даний момент невідомі.

Вплив абіотичних та біотичних факторів на виділення БЛОП

На фізіологію рослин і викиди БЛОП впливають абіотичні фактори середовища, зміна яких діє на фізіологію рослиноїдних тварин, їхню активність, харчову поведінку (Robinson et al., 2012; Faelt-Nardmann et al., 2018) та здатність викликати біотичний стрес у рослин (Holopainen, Gershenson, 2010). На викиди впливає безліч факторів, таких, як температура, яка визначає швидкість випаровування та ріст, сонячне світло, від якого залежить швидкість біосинтезу (Pecuelas, Staudt, 2010). Потепління найчастіше призводить до збільшення викидів монотерпену та сесквітерпену рослинами, тоді як сильна посуха і підвищений рівень CO_2 призводять до зменшення викидів БЛОП (Holopainen et al.,

2017). Температура також впливає на випаровування та дифузію БЛОР із смоляних каналів, залоз і секреторних клітин (Yassa et al., 2012).

БЛОР розподіляються між газовою та рідинною фазами в рослинах відповідно до константи закону Генрі (кН), яка зазвичай дуже висока (наприклад, 7500 Па м³ моль при температурі 25 °С для ізопрену) (Niinemets et al., 2004). Рівновага між газовою і водною фазами визначається температурою, тому очікується, що більше БЛОР потрапляє в газову фазу і виділяється при підвищенні температури. Однак, вплив температури на викиди БЛОР модулюється опором дифузії між місцем синтезу у листку та атмосферою. БЛОР, які зберігаються в спеціалізованих структурах (протоках або залозах) досягають високих концентрацій, мають важливі екологічні функції, як антибактеріальні та антимікотичні речовини, проте можуть бути аутокотоксичними для клітин рослин (Pasqua et al., 2002). Температура впливає на випаровування і виділення мінімальної частини пулів БЛОР, які просочуються через непроникні клітинні оболонки. Рослини з великими запасами БЛОР характеризуються помірними викидами, якщо пули не відкриті, наприклад трав'яними тваринами (Litvak, Monson, 1998), сильним вітром або лісовими пожежами (Alessio et al., 2004). З одного боку, висока вологість може призводити до набряку та розриву структур, що містить запаси БЛОР. З іншого боку, в рослинах, які не зберігають БЛОР у спеціалізованих структурах, накопичуються невеликі тимчасові запаси в мезофілі листка, які вільно дифундують за градієнтом концентрацій. Єдине обмеження для цієї дифузії визначається продиговою провідністю.

З'ясовано, що викиди терпеноїдів позитивно корелюють з температурою листків в діапазоні 20–40 °С (Huang et al., 2018). Викиди зменшуються при температурах нижче 10–20 °С (Mutanda et al., 2016) або вище 40–45 °С (Loreto, Schnitzler, 2010).

За температури листків нижче за поріг росту, кількість викидів ізопрену зменшувалася до невизначеного рівня. Після підвищення температури викиди відновлювалися до 30%–75% початкового рівня (Mutanda et al., 2016), проте викиди монотерпенів були нижчими, ніж початковий рівень після зниження температури з 42 до 30 °С (Jardine et al., 2017). Окремі монотерпени по-різному реагують на температуру.

Наприклад, викиди β-оцимену показали лінійне збільшення на +4,4% °С⁻¹, тоді як α-пінен з листків *Musa* sp. має протилежну відповідь –0,8% °С⁻¹ (Jardine et al., 2017).

Виділення сесквітерпенів також залежать від температури. Незначна їхня кількість виділяється за нормальної температури, але їхні викиди значно збільшуються (у 2–12 разів) за високих температур листків (>30 °С) (Geron, Arnsts, 2010). Підвищення температури на 10 °С може призвести до збільшення викидів β-каріофілену в 5,6 рази (Hansen, Seufert, 1999).

Деякі сполуки виділяються лише за температури 35 °С, яка тримається впродовж 4 місяців, такі як α-терпінен і лімонен з *Pinus densiflora* Siebold & Zucc., у той самий час як виділення β-пінену з *Chamaecyparis obtusa* (Siebold & Zucc.) Endl. пригнічується (Bao et al., 2008).

Більш високі температури підвищують активність ферментів, транскрипцію протеїнів та швидкість синтезу терпеноїдів (Velikova, 2005). Температури, які виходять за межі оптимального діапазону ферментів, спричиняють денатурацію ферментів, що призводить до зменшення викидів терпеноїдів (Potosnak et al., 2014).

За теплового стресу пригнічується викид легких терпенів, проте виділення інших БЛОР (метанолу та сполук С6) збільшується (Loreto et al., 2006). Виділення сполук С6 зберігається протягом усього періоду теплового стресу і може відбуватися тривалий час після повернення температури до фізіологічного рівня. Значні потоки метилбутенолу, етанолу та ацетальдегіду характерні для хвойних дерев Північної Америки за дії високої температури. Викиди метанолу та ацетону спостерігалися з сільськогосподарських ґрунтів після спеки (Schade, Custer, 2004). Таким чином, температура впливає на викиди метилсаліцилату (MeSA), сигнальної молекули, індукція якої є відповіддю на біотичні стреси (Dicke et al., 1999).

Фотосинтетично активна радіація (ФАР) є важливим екологічним фактором, який впливає на викиди терпеноїдів. Ізопрен виділяється миттєво після синтезу та його викиди тісно пов'язані з рівнем ФАР (Guenther et al., 2012). Швидкість викиду терпеноїдів позитивно корелює з ФАР. Виділення ізопрену з рослин *Nandina domestica* Thunb. збільшується на 49,6% за умов збільшення ФАР з 500 до 1000 мкмоль м⁻² с⁻¹ при 30 °С (Lin et al., 2019). Як правило, пік

викидів ізопрену досягається при ФАР 1500–2000 мкмоль $m^{-2} c^{-1}$.

Залежність викидів монотерпенів від рівня ФАР визначається як видовим складом рослин, так і класом сполук. Широколистяні дерева *Quercus ilex* L. і *Fagus sylvatica* L. та хвойні дерева *Pinus sylvestris*, *Pinus tabulaeformis* Carrière (з підвидами) і *Picea abies* L. мають як запаси, так і *de novo* синтезовані монотерпени, що залежить від їхньої фізіології, зокрема провідності продохів, механізмів синтезу, розмірів пулу (Ghirardo et al., 2010). Викиди монотерпенів *Betula pendula* та *Quercus robur* на 98–100% залежать від світла (Ghirardo et al., 2010).

Різні класи сполук неоднаково реагують на зміни ФАР (Lin et al., 2019). Наприклад, викиди сабінена з *Fagus sylvatica* не відбуваються у темряві, але швидкість їхнього виділення становила 66%–76% загальних викидів монотерпенів при світлі. Інші монотерпени були менш світлозалежні; зокрема лімонен був основним терпеноїдом, що виділяється в темряві, а швидкість його виділення залишалася досить стабільною від 0 до 1500 мкмоль $m^{-2} c^{-1}$ (Van Meeningen et al., 2017).

Викиди камфену з *Picea abies* значно пригнічувалися зі збільшенням ФАР від 0 до 500 мкмоль $m^{-2} c^{-1}$ і не показали чіткої залежності від світла після 500 мкмоль $m^{-2} c^{-1}$. Навпаки, викиди 3-карену можуть постійно зростати зі збільшенням ФАР від 0 до 1500 мкмоль $m^{-2} c^{-1}$ через відмінності в швидкості синтезу, розмірі та розташуванні пулу зберігання (Van Meeningen et al., 2017). З підвищенням рівня ФАР прискорюється швидкість фотосинтезу, що призводить до достатнього джерела вуглецю, необхідного для синтезу ізопрену. Покращення продохової провідності та зростання швидкості транспірації сприяють збільшенню викиду ізопрену (Van Meeningen et al., 2016). Синтез ізопрену відбувається за присутності адензинфосфату (АТФ) і нікотинамідаденіндинуклеотидфосфату (НАДФН), синтез яких залежить від фотосинтезу, транспорту електронів у хлоропластах (Goh et al., 2012). Інтенсивне освітлення зумовлює надлишок АТФ і НАДФН через надмірну генерацію електронів у фотохімічних реакціях, внаслідок чого утворюється надмірна кількість диметилаллил-пирофосфату (DMAPP), що призводить до метаболічного перевантаження пулу DMAPP і пригнічення синтезу, зокрема ізопрену (Sanadze, 2017).

Абіотичні стреси впливають на первинний і вторинний метаболізм різними способами. Стреси зазвичай пригнічують фотосинтез, зменшуючи поглинання та дифузію CO_2 до місця синтезу вуглеводів шляхом зміни фотохімічних, або біохімічних реакцій фотосинтетичного циклу (Flexas et al., 2004). Вплив стресів на вторинний метаболізм, який виробляє БЛОР, є більш суперечливим, оскільки деякі шляхи синтезу індуються саме стресами. У випадку летких терпенів роз'єднання фотосинтезу і викиду БЛОР є несподіваним, оскільки біосинтез терпену потребує великої кількості фотосинтетичного вуглецю (Loreto et al., 1996). Синтез терпену можливий завдяки активації інших джерел вуглецю, які є альтернативними фотосинтатами і ще не повністю ідентифіковані. Деякі дослідження показали, що ізопрен може утворюватися з глюкози, яка транспортується ксилемою, та хлоропластного крохмалю (Schnitzler et al., 2004).

Отже, абіотичні стреси можуть стимулювати викиди деяких видів БЛОР. Багато з летких сполук синтезуються внаслідок деградації клітинних структур і можуть використовуватися як індикатори деградації клітинної стінки (метанол і метан) або денатурації мембрани (шестивуглицеві леткі речовини). Викиди летких терпенів індуються МЕР шляхом синтезу, розкриваючи важливі функції цих сполук у захисті від стресів. Фізіологічні та екологічні функції летких терпенів встановлені, однак необхідні додаткові дослідження для з'ясування молекулярних і біохімічних механізмів їхньої захисної ролі. Технічний прогрес дозволяє виявити індуковані викиди метилсаліцилату не тільки у відповідь на біотичний стрес, а й абіотичний. Таким чином, ця летка речовина стає центральною молекулою для сигналізації про стреси та активації набутої системної резистентності.

Біотичний стрес викликається травоядними тваринами, рослинами-паразитами та мікробними патогенами. Конститутивні БЛОР, що виділяються рослинами, надають сигнали для травоядних тварин, які використовують леткі сигнали, щоб знайти свій конкретний вид рослин-господаря серед інших рослин (Finnerty et al., 2017). Фітонциди рослин, індуковані травоядними тваринами (HIPV), в основному є БЛОР, синтезованими в рослинах після пошкодження

травоїдними тваринами. Проте деякі з конститутивних БЛОР виділяються з більшою швидкістю, і вони є важливою частиною суміші летких речовин, індукованих травоїдними тваринами (Holopainen, Gershenzon, 2010).

Фітонциди рослин, індуковані травоїдними тваринами, належать до двох основних класів: (1) леткі речовини зелених листків, що викидаються одразу після поранення (секунди–хвилини) і специфічно пов'язані з механічним пошкодженням клітинних мембран; (2) сполуки, які виділяються через кілька годин після ураження (монотерпени, сесквітерпени, гомотерпени, метилжасмонат), що вказує на індукцію специфічних генів. Викиди фітонцидів рослин, індуковані травоїдними тваринами з листків, викликані руйнуванням клітинних мембран при механічному пошкодженні та ферментами, що виділяються комахами з гризучим і колючосисним ротовим апаратом (Ponzio et al., 2013). Основна відмінність цих режимів харчування полягає в тому, що харчування комах, які гризуть рослинні тканини, індукуює сигнальні шляхи жасмонової кислоти (JA) та етилену (ET) (Ponzio et al., 2013; Parazian et al., 2016). БЛОР, які викидаються під час усмоктування рослинних соків комахами, індукують сигнальний шлях саліцилової кислоти (SA) (Ponzio et al., 2013). Загалом, було виявлено, що суміш БЛОР, індукована сигнальним шляхом саліцилової кислоти, містить меншу кількість речовин, ніж суміш БЛОР, індукована сигнальним шляхом жасмонової кислоти (Wei et al., 2014).

Роль викидів БЛОР лісів у атмосфері

Органічний вуглець, що виділяється в атмосферу у вигляді БЛОР, постійно піддається реакціям у газовій фазі та фазах частинок протягом усього свого атмосферного життя. Продукти реакції осаджуються на органічних частинках та різних поверхнях (Blande et al., 2014; Holopainen et al., 2017) або окиснюються до низькомолекулярних газів CO або CO₂ (Kroll, Seinfeld, 2008). Friedman та Farmer (2018) узагальнили роль монотерпенів БЛОР в атмосферних реакціях у наступних трьох процесах: (1) БЛОР, які діють як вихідні вуглеводні для утворення вторинних органічних аерозолів в реакціях з озоном (O₃) (Joutsensaari et al., 2015; Zhao et al., 2017; Berndt et al., 2018), гідроксильним радикалом (-OH) (Berndt et al., 2018; Friedman, Farmer, 2018) або

нітратним радикалом (-NO₃) (Hellen et al., 2018); (2) БЛОР, які реагують з гідроксил радикалом (-OH), утворюючи перокси-радикали (-RO₂) (Zhao et al., 2015), які беруть участь у фотохімічному тропосферному утворенні O₃ (Berndt et al., 2018; Friedman, Farmer, 2018); (3) БЛОР, які реагують з O₃ вночі для продукування радикалів -OH (Lee et al., 2016).

Утворення фітотоксичного озону починається з фотохімічного окислення оксиду азоту (NO) до діоксиду азоту (NO₂) під впливом сонячного світла (Atkinson, Arey, 2003) і супроводжується взаємодією з антропогенними та біогенними леткими органічними речовинами (Pinto et al., 2010; Hellen, 2018). Утворення O₃ часто є найвищим у підвітряних сільських або лісових районах за межами міста, де оксиди азоту реагують з БЛОР (Jeon et al., 2014). Реакції новоутвореного O₃ з молекулами БЛОР, які мають подвійні зв'язки (Atkinson, Arey, 2003), також призводять до утворення реакційноздатних радикалів -OH (Berndt et al., 2018; Friedman, Farmer, 2018). На додаток до O₃, багато БЛОР дуже реактивні з гідроксильними (-OH) або нітратними (-NO₃) радикалами, що призводить до утворення вторинних органічних аерозолів (Atkinson, Arey, 2003). Оскільки OH-радикали є основним поглиначем парникового газу метану в атмосфері, конкуруючі БЛОР подовжують термін життя метану та посилюють потепління клімату (Kaplan et al., 2006; Laotawornkitkul et al., 2009). Навпаки, біогенні вторинні органічні аерозолі здатні розсіювати надлишок сонячної радіації та брати участь у формуванні хмар (Ehn et al., 2014), пом'якшуючи потепління клімату. Надзвичайно висока мінливість атмосферної реакційної здатності окремих БЛОР може вплинути на реакційну здатність місцевої суміші БЛОР. Наприклад, атмосферний час життя β-каріофілену та лонгіфолу з O₃ становить 2 хв та більше 33 діб відповідно (Atkinson, Arey, 2003).

Блакитний серпанок над лісистими ділянками (Went, 1960) є одним із перших явищ, яке вказує на те, що органічні леткі речовини, які виділяються з дерев, можуть бути залучені до хімічних реакцій в атмосфері, утворюючи O₃ та вторинні органічні аерозолі (Kulmala et al., 2013). Нещодавно було показано (Kirkby et al., 2016), що космічного випромінювання достатньо, щоб викликати зародження чистих БЛОР,

що призводить до утворення вторинних органічних аерозолей (SOA). Таким чином, вищі викиди БЛОР з лісів, органічні аерозольні частинки яких діють як ядра конденсації для молекул води і підсилюють розсіювання сонячного випромінювання (Joutsensaari et al., 2015; Zhao et al., 2017), призводять до виявлення надлишкової сонячної радіації на чистих, природних територіях. SOA поглинає світло в короткій видимій та ближній УФ-області (Saleh et al., 2013), тоді як первинні органічні аерозолі (POA) та чорний вуглець утворений, наприклад, лісовими пожежами і спалюванням біомаси, ефективніше поглинають теплове випромінювання в атмосфері і таким чином, пов'язані з глобальним потеплінням. Взаємодія біосфера–атмосфера є динамічною. Розуміння цих циклів покращує прогнози щодо зміни клімату та адаптації рослинності. Зміна фенології та умов зростання рослин впливає на потоки води та енергії в атмосфері (Sheil, 2018), таким чином впливаючи на кліматичні умови, які регулюють зміну рослинності. БЛОР з природної рослинності можуть суттєво впливати на формування хмар (Joutsensaari et al., 2015; Zhao et al., 2017) та опади в різних регіонах.

Проріджування молодого хвойного лісу необхідне для зменшення густоти деревостану та підтримки подальшого росту дерев. Механічні пошкодження під час проріджування призводять до викидів БЛОР, здебільшого у вигляді смоли монотерпену зі зрізаних дерев, залишків гілок, пеньків і колод (Räisänen et al., 2008). Комерційне розрідження збільшувало потік монотерпену в атмосферу в десятки разів на висоті 6 м над насадженням сосни жовтої або орегонської (*Pinus ponderosa* Douglas ex C. Lawson) (Schade, Goldstein, 2003). Було виявлено збільшення концентрації монотерпену у повітрі приблизно в 2–3 рази після проріджування та майже в чотири рази після вирубки *P. sylvestris* у порівнянні з викидами монотерпену з неушкодженого насадження сосни (Räisänen et al., 2008). Після вирубки лісу залишаються пеньки, які мають живу кореневу систему. При цьому виділяється потік смоли від кореневої системи до поверхні пенька для загоєння ран і значними викидами БЛОР із свіжої та висихаючої смоли. Kivimäenpää та ін. (2012) повідомили, що викиди монотерпену з площі зрізу пенька *P. sylvestris* становлять 27–1582 мг

м⁻² год⁻¹ при вимірюванні протягом 2–3 год після вирубки дерев і 2–79 мг м⁻² год⁻¹ після 50 діб. Під час довгострокового моніторингу встановлено, що середні викиди монотерпену з поверхні пеньків становлять 25 мг м⁻² год⁻¹. Kivimäenpää та ін. (2012) підраховали, що добові норми викидів монотерпену із свіжих пеньків вирубаного деревостану *P. sylvestris* зі щільністю 2000 дерев на 1 га можуть становити 100–710 г га⁻¹ д⁻¹ у 40-річному деревостані та 137–970 г га⁻¹ д⁻¹ у 60-річному деревостані. Kivimäenpää та ін. (2012) оцінили, що викиди БЛОР від щорічно вирубуваних лісів сосни звичайної (включаючи пеньки, гілки та підстилку з хвої) у Фінляндії становитимуть близько 15 кілотонн на рік, що складає приблизно 10% від передбачуваного річного викиду монотерпену (114 ктн) з недоторканих лісів *P. sylvestris* (Tarvainen et al., 2007).

Висновки

Загрозою для нинішніх лісів є глобальна зміна клімату, що змінює абіотичні умови зростання місцевих видів дерев, сприяє поширенню інтродукованих шкідників і патогенів. БЛОР лісових порід чутливі до абіотичних та біотичних стресів, пов'язаних зі зміною клімату. Зміни в профілях викидів БЛОР можуть визначати можливість виживання лісових видів та їхній подальший адаптаційний потенціал. Так, зростання частки ізопрену в лісових викидах БЛОР може зменшити кількість викидів на основі монотерпенів. Терпеноїди стимулюють утворення озону і вторинних органічних аерозолів в атмосфері, а також прямо чи опосередковано впливають на глобальні зміни клімату.

БЛОР у лісах виконують безліч функцій, і очевидно, що завдяки величезній різноманітності первинних БЛОР та продуктів реакцій в атмосфері, ми розуміємо лише незначну частину їхньої ролі в лісовій екосистемі. Рослини стикаються з різноманітними метаболічними та фізіологічними проблемами, які будуть накопичуватися під впливом зміни клімату. Розуміння цих циклів сприятиме удосконаленню прогнозів щодо стратегії адаптації рослинності за умов глобальних змін клімату. Викиди БЛОР в атмосферу можна розглядати як біологічні індикатори стану дерев і можуть бути використані для лісовпорядкування.

Дотримання етичних норм

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Л.М. Бацманова: [ID https://orcid.org/0000-0002-7995-8187](https://orcid.org/0000-0002-7995-8187)

О.І. Косик: [ID https://orcid.org/0000-0003-0873-3180](https://orcid.org/0000-0003-0873-3180)

Н.Ю. Таран: [ID https://orcid.org/0000-0002-8669-5899](https://orcid.org/0000-0002-8669-5899)

Н.В. Заїменко: [ID https://orcid.org/0000-0003-2379-1223](https://orcid.org/0000-0003-2379-1223)

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Aalto J., Kolari P., Hari P., Kerminen V., Schiestl-Aalto P., Aaltonen H., Levula J., Siivola E., Kulmala M., Back J. 2014. New foliage growth is a significant, unaccounted source for volatiles in boreal evergreen forests. *Biogeosciences*, 11: 1331–1344. <https://doi.org/10.5194/bg-11-1331-2014>
- Adebesin F., Widhalm J.R., Boachon B., Lefevre F., Pierman B., Lynch J.H., Alam I., Junqueira B., Benke R., Ray S., Porter J.A., Yanagisawa M., Wetzstein H.Y., Morgan J.A., Boutry M., Schuurink R.C., Dudareva N. 2017. Emission of volatile organic compounds from petunia flowers is facilitated by an ABC transporter. *Science*, 356: 1386–1388. <https://doi.org/10.1126/science.aan0826>
- Alessio G.A., De Lillis M., Fanelli M., Pinelli P. 2004. Direct and indirect impacts of fire on the isoprenoids emission from Mediterranean vegetation. *Functional Ecology*, 18(3): 357–364. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00833.x>
- Ameye M., Allmann S., Verwaeren J., Smaghe G., Haesaert G., Schuurink R.C., Audenaert K. 2018. Green leaf volatile production by plants: a meta-analysis. *New Phytologist*, 220: 666–683. <https://doi.org/10.1111/nph.14671>
- Arimura G., Matsui K., Koeduka T., Holopainen J.K. 2017. Biosynthesis and regulation of plant volatiles, and their functional roles in ecosystem interactions and global environmental changes. In: Arimura G., Mafei M. (eds). *Plant specialized metabolism: genomics, biochemistry, and biological functions*. Boca Raton, Florida: CRC Press, pp. 185–237.
- Atkinson R. 2000. Atmospheric chemistry of VOCs and NOx. *Atmospheric Environment*, 34: 2063–2101. [https://doi.org/10.1016/S1352-2310\(99\)00460-4](https://doi.org/10.1016/S1352-2310(99)00460-4)
- Atkinson R., Arey J. 2003. Gas-phase tropospheric chemistry of biogenic volatile organic compounds: a review. *Atmospheric Environment*, 37: 197–219. [https://doi.org/10.1016/S1352-2310\(03\)00391-1](https://doi.org/10.1016/S1352-2310(03)00391-1)
- Bäck J., Aalto J., Henriksson M., Hakola H., He Q., Boy M. 2012. Chemodiversity of a Scots pine stand and implications for terpene air concentrations. *Biogeosciences*, 9: 689–702. <https://doi.org/10.5194/bg-9-689-2012>
- Bao H., Kondo A., Kaga A., Tada M., Sakaguti K., Inoue Y., Shimoda Y., Narumi D., Machimura T. 2008. Biogenic volatile organic compound emission potential of forests and paddy fields in the Kinki region of Japan. *Environmental Research*, 106: 156–169. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2007.09.009>
- Berndt T., Mender B., Scholz W., Fischer L., Herrmann H., Kulmala M., Hansel A. 2018. Accretion product formation from ozonolysis and OH radical reaction of alpha-pinene: mechanistic insight and the influence of isoprene and ethylene. *Environmental Science & Technology*, 52: 11069–11077. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b02210>
- Blande J.D., Holopainen J.K., Niinemets U. 2014. Plant volatiles in polluted atmospheres: stress responses and signal degradation. *Plant, Cell and Environment*, 37: 1892–1904. <https://doi.org/10.1111/pce.12352>
- Bonan G.B. 2008. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320: 1444–1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Carlton A.G., Wiedinmyer C., Kroll J.H. 2009. A review of secondary organic aerosol (SOA) formation from isoprene. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 9: 4987–5005. <https://doi.org/10.5194/acp-9-4987-2009>
- Degenhardt J., Koellner T.G., Gershenzon J. 2009. Monoterpene and sesquiterpene synthases and the origin of terpene skeletal diversity in plants. *Phytochemistry*, 70: 1621–1637. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.07.030>
- Dicke M., Gols R., Ludeking D., Posthumus M.A. 1999. Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. *Journal of Chemical Ecology*, 25: 1907–1922. <https://doi.org/10.1023/A:1020942102181>
- Ditengou F.A., Mueller A., Rosenkranz M., Felten J., Lasok H., van Doorn M.M., Legue V., Palme K., Schnitzler J., Polle A. 2015. Volatile signalling by sesquiterpenes from ectomycorrhizal fungi reprogrammes root architecture. *Nature Communications*, 6: 6279. <https://doi.org/10.1038/ncomms7279>
- Dudareva N., Klempien A., Muhlemann J.K., Kaplan I. 2013. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytologist*, 198: 16–32. <https://doi.org/10.1111/nph.12145>
- Ehn M., Thornton J.A., Kleist E., Sipilä M., Junninen H., Pullinen I., Springer M., Rubach F., Tillmann R., Lee B., Lopez-Hilfiker F., Andres S., Acir I.-H., Rissanen M., Jokinen T., Schobesberger S., Kangasluoma J., Kontkanen J., Nieminen T., Kurtén T., Nielsen L.B., Jørgensen S., Kjaergaard H.G., Canagaratna M., Dal Maso M., Berndt T., Petäjä T., Wahner A., Kerminen V.-M., Kulmala M., Worsnop D.R., Wildt J., Thomas F., Mentel T.F. 2014. A large source of low-volatility secondary organic aerosol. *Nature*, 506: 476–479. <https://doi.org/10.1038/nature13032>

- Eller A.S.D., Harley P., Monson R.K. 2013. Potential contribution of exposed resin to ecosystem emissions of monoterpenes. *Atmospheric Environment*, 77: 440–444. <http://dx.doi.org/10.1016/j.atmosenv.2013.05.028>
- Fält-Nardmann J.J., Tikkanen O.-P., Ruohomäki K., Otto L.-F., Leinonen R., Pöyry J., Saikkonen K., Neuvonen S. 2018. The recent northward expansion of *Lymantria monacha* in relation to realised changes in temperatures of different seasons. *Forest Ecology and Management*, 427: 96–105. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.053>
- Fini A., Brunetti C., Loreto F., Centritto M., Ferrini F., Tattini M. 2017. Isoprene responses and functions in plants challenged by environmental pressures associated to climate change. *Front Plant Science*, 8: 1281. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01281>
- Finlayson-Pitts B.J. 2017. Introductory lecture: atmospheric chemistry in the Anthropocene. *Faraday Discussions*, 200: 11–58. <https://doi.org/10.1039/c7fd00161d>
- Finnerty P.B., Stutz R.S., Price C.J., Banks P.B., McArthur C. 2017. Leaf odour cues enable non-random foraging by mammalian herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 86: 1317–1328. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12748>
- Flexas J., Bota J., Loreto F., Cornic G., Sharkey T.D. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C(3) plants. *Plant Biology*, 6: 269–279. <https://doi.org/10.1055/s-2004-820867>
- Friedman B., Farmer D.K. 2018. SOA and gas phase organic acid yields from the sequential photooxidation of seven monoterpenes. *Atmospheric Environment*, 187: 335–345. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2018.06.003>
- Geron C.D., Arnsts R.R. 2010. Seasonal monoterpene and sesquiterpene emissions from *Pinus taeda* and *Pinus virginiana*. *Atmospheric Environment*, 44: 4240–4251. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2010.06.054>
- Ghimire R.P., Markkanen J.M., Kivimäenpää M., Lyytikäinen-Saarenmaa P., Holopainen J.K. 2013. Needle removal by pine sawfly larvae increases branch-level VOC emissions and reduces below-ground emissions of scots pine. *Environmental Science & Technology*, 47(9): 4325–4332. <https://doi.org/10.1021/es4006064>
- Ghimire R.P., Kivimäenpää M., Blomqvist M., Holopainen T., Lyytikäinen-Saarenmaa P., Holopainen J.K. 2016. Effect of bark beetle (*Ips typographus* L.) attack on bark VOC emissions of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) trees. *Atmospheric Environment*, 126: 145–152. https://ui.adsabs.harvard.edu/link_gateway/2016AtmEn.126..145G/doi:10.1016/j.atmosenv.2015.11.049
- Ghirardo A., Gutknecht J., Zimmer I., Brüeggemann N., Schnitzler J. 2011. Biogenic volatile organic compound and respiratory CO₂ emissions after ¹³C-labeling: Online tracing of C translocation dynamics in poplar plants. *PLoS ONE*, 6(2): e17393. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017393>
- Ghirardo A., Koch K., Taipale R., Zimmer I., Schnitzler J.P., Rinne J. 2010. Determination of de novo and pool emissions of terpenes from four common boreal/alpine trees by ¹³CO₂ labelling and PTR-MS analysis. *Plant Cell and Environment*, 33: 781–792. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02104.x>
- Gilg A., Bearfeld J., Tittiger C., Welch W., Blomquist G. 2005. Isolation and functional expression of an animal geranyl diphosphate synthase and its role in bark beetle pheromone biosynthesis. *Proceeding of the National Academy of Sciences (USA)*, 102(28): 9760–9765. <https://doi.org/10.1073/pnas.0503277102>
- Goh C.H., Ko S.M., Koh S., Kim Y.J., Bae H.J. 2012. Photosynthesis and environments: photoinhibition and repair mechanisms in plants. *Journal of Plant Biology*, 55: 93–101. <https://doi.org/10.1007/s12374-011-9195-2>
- Gray D., Lerda M., Goldstein A. 2003. Influences of temperature history, water stress, and needle age on methylbutenol emissions. *Ecology*, 84: 765–776.
- Guenther A.B., Jiang X., Heald C.L., Sakulyanontvittaya T., Duhl T., Emmons L.K., Wang X. 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. <https://doi.org/10.5194/gmd-5-1471-2012>
- Haapanala S., Hakola H., Hellen H., Vestenius M., Levula J., Rinne J. 2012. Is forest management a significant source of monoterpenes into the boreal atmosphere? *Biogeosciences*, 9: 1291–1300. <http://dx.doi.org/10.5194/bgd-8-8067-2011>
- Hansen U., Seufert G. 1999. Terpenoid emission from *Citrus sinensis* (L.) OSBECK under drought stress. *Physics and Chemistry of the Earth, Part B*, 24: 681–687. [https://doi.org/10.1016/S1464-1909\(99\)00065-9](https://doi.org/10.1016/S1464-1909(99)00065-9)
- Harrison S.P., Morfopoulos C., Dani K.G.S, Prentice I.C., Arneth A., Atwell B.J., Barkley M.P., Leishman M.R., Loreto F., Medlyn B.E., Niinemets U., Possell M., Penuelas J., Wright I.J. 2013. Volatile isoprenoid emissions from plant to planet. *New Phytologist*, 197: 49–57. <https://doi.org/10.1111/nph.12021>
- Hellen H., Praplan A.P., Tykkä T., Ylivinkka I., Vakkari V., Bäck J., Petäjä T., Kulmala M., Hakola H. 2018. Long-term measurements of volatile organic compounds highlight the importance of sesquiterpenes for the atmospheric chemistry of a boreal forest. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 18: 13839–13863. <https://doi.org/10.5194/acp-18-13839-2018>
- Holopainen J.K., Gershenson J. 2010. Multiple stress factors and the emission of plant VOCs. *Trends in Plant Science*, 15: 176–184. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.01.006>
- Holopainen J.K., Kivimäenpää M., Nizkorodov S.A. 2017. Plant-derived secondary organic material in the air and ecosystems. *Trends in Plant Science*, 22(9): 744–753. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.07.004>
- Hopkins R.J., van Dam N.M., van Loon J.J.A. 2009. Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic interactions. *Annual Review of Entomology*, 54: 57–83. <https://doi.org/10.1029/2005GB002590>
- Huang J., Hartmann H., Hellén H., Wisthaler A., Perreca E., Weinhold A., Rucker A., van Dam N.M., Gershenson J., Trumbore S., Behrend T. 2018. New perspectives on CO₂, temperature, and light effects on BVOC emissions using

- online measurements by PTR-MS and cavity ring-down spectroscopy. *Environment Science and Technology*, 52(23): 13811–13823. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b01435>
- Iason G.R., O'Reilly-Wapstra J.M., Brewer M.J., Summers R.W., Moore B.D. 2011. Do multiple herbivores maintain chemical diversity of Scots pine monoterpenes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366: 1337–1345. <https://doi.org/10.1098%2Frstb.2010.0236>
- Jardine K.J., Jardine A.B., Holm J.A., Lombardozi D.L., Negron-Juarez R.I., Martin S.T., Beller H.R., Gimenez B.O., Higuichi N., Chambers J.Q. 2017. Monoterpene 'thermometer' of tropical forest-atmosphere response to climate warming. *Plant, Cell and Environment*, 40: 441–452. <https://doi.org/10.1111/pce.12879>
- Jeon W., Lee S., Lee H., Park C., Kim D., Park S. 2014. A study on high ozone formation mechanism associated with change of NOx/ VOCs ratio at a rural area in the Korean Peninsula. *Atmospheric Environment*, 89: 10–21. <http://dx.doi.org/10.1016/j.atmosenv.2014.02.005>
- Joó É., Dewulf J., Amelynck C., Schoon N., Pokorska O., Simpraga M., Steppe K., Aubinet M., Van Langenhove H. 2011. Constitutive versus heat and biotic stress induced BVOC emissions in *Pseudotsuga menziesii*. *Atmospheric Environment*, 45: 3655–3662. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2011.04.048>
- Joutsensaari J., Yli-Pirilä P., Korhonen H., Arola A., Blande J.D., Heijari J., Kivimäenpää M., Mikkonen S., Hao L., Miettinen P., Lyytikäinen-Saarenmaa P., Faiola C.L., Laaksonen A., Holopainen J.K. 2015. Biotic stress accelerates formation of climate-relevant aerosols in boreal forests. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 15: 12139–12157. <https://doi.org/10.5194/acp-15-12139-2015>
- Kaplan J.O., Folberth G., Hauglustaine D.A. 2006. Role of methane and biogenic volatile organic compound sources in late glacial and Holocene fluctuations of atmospheric methane concentrations. *Global Biogeochemical Cycles*, 20(2): GB2016 (16 pp.). <https://doi.org/10.1029/2005GB002590>
- Karl M., Guenther A., Koble R., Leip A., Seufert G. 2009. A new European plant-specific emission inventory of biogenic volatile organic compounds for use in atmospheric transport models. *Biogeosciences*, 6: 1059–1087. <https://doi.org/10.5194/bg-6-1059-2009>
- Kesselmeier J., Staudt B. 1999. Biogenic volatile organic compounds (VOC): an overview on emission, physiology and ecology. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 33: 23–88. <https://doi.org/10.1023/A:1006127516791>
- Kesselmeier J., Ciccioli P., Kuhn U., Stefani P., Biesenthal T., Rottenberger S., Wolf A., Vitullo M., Valentini R., Nobre A., Kabat P., Andreae M. 2002. Volatile organic compound emissions in relation to plant carbon fixation and the terrestrial carbon budget. *Global Biogeochemical Cycles*, 16: 1126. <https://doi.org/10.1029/2001GB001813>
- Kirkby J., Duplissy J., Sengupta K., Frege C., Gordon H., Williamson C., Heinritzi M., Simon M., Yan C., Almeida J., Tröstl J., Nieminen T., Ortega I.K., Wagner R., Adamov A., Amorim A., Bernhammer A.-K., Bianchi F., Breitenlechner M., Brilke S., Chen X., Craven J., Dias A., Ehrhart S., Flagan R.C., Franchin A., Fuchs C., Guida R., Hakala J., Hoyle C.R., Jokinen T., Junninen H., Kangasluoma J., Kim J., Krapf M., Kürten A., Laaksonen A., Lehtipalo K., Makhmutov V., Mathot S., Molteni U., Onnela A., Peräkylä O., Piel F., Petäjä T., Praplan A.P., Pringle K., Rap A., Richards N.A.D., Riipinen I., Rissanen M.P., Rondo L., Sarnela N., Schobesberger S., Scott C.E., Seinfeld J.H., Sipilä M., Steiner G., Stozhkov Y., Stratmann F., Tomé A., Virtanen A., Vogel A.L., Wagner A.C., Wagner P.E., Weingartner E., Wimmer D., Winkler P.M., Ye P., Zhang X., Hansel A., Dommen J., Donahue N.M., Worsnop D.R., Baltensperger U., Kulmala M., Carslaw K.S., Curtius J. 2016. Ion-induced nucleation of pure biogenic particles. *Nature*, 533: 521–526. <https://doi.org/10.1038/nature17953>
- Kivimäenpää M., Markkanen J.M., Ghimire R.P., Holopainen T., Vuorinen M., Holopainen J.K. 2018. Scots pine provenance affect the emission rate and chemical composition of volatile organic compounds of forest floor. *Canadian Journal of Forest Research*, 48: 1373–1381. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0049>
- Kivimäenpää M., Magsarjav N., Ghimire R., Markkanen J., Heijari J., Vuorinen M., Holopainen J.K. 2012. Influence of tree provenance on biogenic VOC emissions of Scots pine (*Pinus sylvestris*) stumps. *Atmospheric Environment*, 60: 477–485. <http://dx.doi.org/10.1016/j.atmosenv.2012.07.018>
- Kroll J.H., Seinfeld J.H. 2008. Chemistry of secondary organic aerosol: formation and evolution of low-volatility organics in the atmosphere. *Atmospheric Environment*, 42: 3593–3624. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2008.01.003>
- Kulmala M., Nieminen T., Chellapermal R., Makkonen R., Bäck J., Kerminen V. 2013. Climate feedbacks linking the increasing atmospheric CO₂ concentration, BVOC emissions, aerosols and clouds in forest ecosystems. In: Niinemets U., Monson R.K. (eds). *Biology, controls and models of tree volatile organic compound emissions*. Dordrecht, Netherlands: Springer, pp. 489–508. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-007-6606-8_17
- Kwak S.-Y., Wong M.H., Lew T.T. S., Bisker G., Lee M.A., Kaplan A., Dong J., Liu A.T., Koman V.B., Sinclair R., Hamann C., Strano M.S. 2017. Nanosensor technology applied to living plant systems. *Annual Review of Analytical Chemistry. Annual Reviews*, 10: 113–140. <https://doi.org/10.1146/annurev-anchem-061516-045310>
- Laothawornkitkul J., Taylor J.E., Paul N.D., Hewitt C.N. 2009. Biogenic volatile organic compounds in the Earth system. *New Phytologist*, 183: 27–51. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02859.x>
- Lee A.K.Y., Abbatt J.P.D., Leatch W.R., Li S., Sjostedt S.J., Wentzell J.J.B., Liggio J., Macdonald A.M. 2016. Substantial secondary organic aerosol formation in a coniferous forest: observations of both day- and nighttime chemistry. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 16: 6721–6733. <https://doi.org/10.5194/acp-16-6721-2016>

- Lin C., Owen S.M., Penuelas J. 2007. Volatile organic compounds in the roots and rhizosphere of *Pinus* spp. *Soil Biology and Biochemistry*, 39: 951–960. http://localhost/var/www/apps/conversion/tmp/scratch_1/dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.11.007
- Lin W., Zhao Z., Lai J.M., Liu Y.F., Huang X.R., Yi Z.G. 2019. Effects of temperature and light on isoprene and monoterpene emission from *Loropetalum chinense* and *Nandina domestica*. *Acta Scientiae Circumstantiae [Huanjing Kexue Xuebao]*, 39: 3126–3133. <http://dx.doi.org/10.1016/j.apr.2022.101397>
- Litvak M.E., Monson R.K. 1998. Patterns of induced and constitutive monoterpene defenses in conifer needles in relation to herbivory patterns. *Oecologia*, 114(4): 531–540. <https://doi.org/10.1007/s004420050477>
- Litvinova L.I. 1982. Rol letuchikh fitontsidov rasteniy v ochishchenii atmosfernogo vozdukhа ot nekotorykh toksichnykh vybrosov predpriyatiy i avtotransporta. *Gigiena i sanitariya*, 4: 13–16. [Литвинова Л.И. 1982. Роль летучих фитонцидов растений в очищении атмосферного воздуха от некоторых токсичных выбросов предприятий и автотранспорта. *Гигиена и санитария*, 4: 13–16].
- Loreto F., Schnitzler J.P. 2010. Abiotic stresses and induced BVOCs. *Trends in Plant Science*, 15: 154–166. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.12.006>
- Loreto F., Bagnoli F., Fineschi S. 2009. One species, many terpenes: matching chemical and biological diversity. *Trends in Plant Science*, 14: 416–420. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.06.003>
- Loreto F., Barta C., Brillì F., Nogues I. 2006. On the induction of volatile organic compound emissions by plants as consequence of wounding or fluctuations of light and temperature. *Plant, Cell & Environment*, 29(9): 1820–18285. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01561.x>
- Loreto F., Ciccioli P., Brancaleoni E., Cecinato A., Frattoni M., Sharkey T.D. 1996. Different sources of acetyl CoA contribute to form three classes of terpenoid emitted by *Quercus ilex* L. leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 93: 9966–996981.
- Maffei M.E. 2010. Sites of synthesis, biochemistry and functional role of plant volatiles. *South African Journal of Botany*, 76: 612–631. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2010.03.003>
- Maja M.M., Kasurinen A., Holopainen T., Kontunen-Soppela S., Oksanen E., Holopainen J.K. 2015. Volatile organic compounds emitted from silver birch of different provenances across a latitudinal gradient in Finland. *Tree Physiology*, 35: 975–986. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv052>
- Maja M.M., Kasurinen A., Yli-Pirilä P., Joutsensaari J., Klemola T., Holopainen T., Holopainen J.K. 2014. Contrasting responses of silver birch VOC emissions to short- and long-term herbivory. *Tree Physiology*, 34(3): 241–252. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt127>
- Martin D., Bohlmann J., Gershenzon J., Francke W., Seybold S. 2003. A novel sex-specific and inducible monoterpene synthase activity associated with a pine bark beetle, the pine engraver, *Ips pini*. *Naturwissenschaften*, 90: 173–179. <https://doi.org/10.1007/s00114-003-0410-y>
- Messina P., Lathiere J., Sindelarova K., Vuichard N., Granier C., Ghattas J., Cozic A., Hauglustaine D.A. 2016. Global biogenic volatile organic compound emissions in the ORCHIDEE and MEGAN models and sensitivity to key parameters. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 16: 14169–14202. <https://doi.org/10.5194/acp-16-14169-2016>
- Misztal P.K., Hewitt C.N., Wildt J., Blande J.D., Eller A.S.D., Fares S., Gentner D.R., Gilman J.B., Graus M., Greenberg J., Guenther A.B., Hansel A., Harley P., Huang M., Jardine K., Karl T., Kaser L., Keutsch F.N., Kiendler-Scharr A., Kleist E., Lerner B.M., Li T., Mak J., Nölscher A.C., Schnitzhofer R., Sinha V., Thornton B., Warneke C., Wegener F., Werner C., Williams J., Worton D.R., Yassa N., Goldstein A.H. 2015. Atmospheric benzenoid emissions from plants rival those from fossil fuels. *Scientific Reports*, 5: 12064. <https://doi.org/10.1038/srep12064>
- Mofikoya A.O., Bui T.N.T., Kivimäenpää M., Holopainen J.K., Himanen S.J., Blande J.D. 2019. Foliar behaviour of biogenic semi-volatiles: potential applications in sustainable pest management. *Arthropod-Plant Interactions*, 13: 193–212. <https://doi.org/10.1007/s11829-019-09676-1>
- Mutanda I., Saitoh S., Inafuku M., Aoyama H., Takamine T., Satou K., Akutsu M., Teruya K., Tamotsu H., Shimoji M., Sunagawa H., Oku H. 2016. Gene expression analysis of disabled and re-induced isoprene emission by the tropical tree *Ficus septica* before and after cold ambient temperature exposure. *Tree Physiology*, 36: 873–882. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw032>
- Naudts K., Chen Y., McGrath M.J., Ryder J., Valade A., Otto J., Luyssaert S. 2016. Europe's forest management did not mitigate climate warming. *Science*, 351: 597–600. <https://doi.org/10.1126/science.aad7270>
- Niinemets U., Loreto F., Reichstein M. 2004. Physiological and physico-chemical controls on foliar volatile organic compound emissions. *Trends in Plant Science*, 9(4): 180–186. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.02.006>
- Oderbolz D.C., Aksoyoglu S., Keller J., Barmpadimos I., Steinbrecher R., Skjoth C.A., Plass-Duelmer C., Prevot A.S.H. 2013. A comprehensive emission inventory of biogenic volatile organic compounds in Europe: improved seasonality and land-cover. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 13: 1689–1712. <https://doi.org/10.5194/acp-13-1689-2013>
- Papazian S., Khaling E., Bonnet C., Lassueur S., Reymond P., Moritz T., Blande J.D., Albrechtsen B.R. 2016. Central metabolic responses to ozone and herbivory affect photosynthesis and stomatal closure. *Plant Physiology*, 172: 2057–2078. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01318>

- Pasqua G., Monacelli B., Manfredini C., Loreto F., Perez G. 2002. The role of isoprenoid accumulation and oxidation in sealing wounded needles of Mediterranean pines. *Plant Science*, 163(2): 355–359. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00139-5](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00139-5)
- Peñuelas J., Staudt M. 2010. BVOCs and global change. *Trends in Plant Science*, 15(3): 133–144. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.12.005>
- Peñuelas J., Asensio D., Tholl D., Wenke K., Rosenkranz M., Piechulla B., Schnitzler J.P. 2014. Biogenic volatile emissions from the soil. *Plant, Cell and Environment*, 37: 1866–1891. <https://doi.org/10.1111/pce.12340>
- Pétron G., Harley P., Greenberg J., Guenther A.B. 2001. Seasonal temperature variations influence isoprene emission. *Geophysical Research Letters*, 28: 1707–1710. <https://doi.org/10.1029/2000GL011583>
- Pinto D.M., Blande J.D., Souza S.R., Nerg A., Holopainen J.K. 2010. Plant volatile organic compounds (VOCs) in ozone (O₃) polluted atmospheres: the ecological effects. *Journal of Chemical Ecology*, 36: 22–34. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9732-3>
- Ponzio C., Gols R., Pieterse C.M.J., Dicke M. 2013. Ecological and phytohormonal aspects of plant volatile emission in response to single and dual infestations with herbivores and phytopathogens. *Functional Ecology*, 27: 587–598. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12035>
- Potosnak M.J., LeSturgeon L., Pallardy S.G., Hosman K.P., Gu L., Karl T., Geron C., Guenther A.B. 2014. Observed and modeled ecosystem isoprene fluxes from an oak-dominated temperate forest and the influence of drought stress. *Atmospheric Environment*, 84: 314–322. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.065>
- Räsänen T., Ryyppö A., Kellomäki S. 2008. Impact of timber felling on the ambient monoterpene concentration of a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forest. *Atmospheric Environment*, 42: 6759–6766. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2008.05.035>
- Rantala P., Aalto J., Taipale R., Ruuskanen T.M., Rinne J. 2015. Annual cycle of volatile organic compound exchange between a boreal pine forest and the atmosphere. *Biogeosciences*, 12: 5753–5770. <https://doi.org/10.5194/bg-12-5753-2015>
- Rasheed M.U., Kasurinen A., Kivimäenpää M., Ghimire R., Häikiö E., Mpamah P., Holopainen J.K., Holopainen T. 2017. The responses of shoot-root-rhizosphere continuum to simultaneous fertilizer addition, warming, ozone and herbivory in young Scots pine seedlings in a high latitude field experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, 114: 279–294. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.07.024>
- Rasmann S., Kollner T., Degenhardt J., Hiltbold I., Toepfer S., Kuhlmann U., Gershenson J., Turlings T. 2005. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, 434: 732–737. <https://doi.org/10.1038/nature03451>
- Robinson E.A., Ryan G.D., Newman J.A. 2012. A meta-analytical review of the effects of elevated CO₂ on plant-arthropod interactions highlights the importance of interacting environmental and biological variables. *New Phytologist*, 194: 321–336. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04074.x>
- Ruuskanen T., Kolari P., Back J., Kulmala M., Rinne J., Hakola H., Taipale R., Raivonen M., Altimir N., Hari P. 2005. On-line field measurements of monoterpene emissions from Scots pine by proton-transfer-reaction mass spectrometry. *Boreal Environment Research*, 10: 553–567.
- Saleh R., Hennigan C.J., McMeeking G.R., Chuang W.K., Robinson E.S., Coe H., Donahue N.M., Robinson A.L. 2013. Absorptivity of brown carbon in fresh and photo-chemically aged biomassburning emissions. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 13: 7683–7693. <https://doi.org/10.5194/acp-13-7683-2013>
- Sallas L., Luomala E.M., Utriainen J., Kainulainen P., Holopainen J.K. 2003. Contrasting effects of elevated carbon dioxide concentration and temperature on Rubisco activity, chlorophyll fluorescence, needle ultrastructure and secondary metabolites in conifer seedlings. *Tree Physiology*, 23: 97–108. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.2.97>
- Sanadze G.A. 2017. Biogenic isoprene emission as expression of dissipativity, a fundamental cell property. *Russian Journal of Plant Physiology*, 64: 133–140. <https://doi.org/10.1134/S102144371702011X>
- Schade G., Goldstein A. 2003. Increase of monoterpene emissions from a pine plantation as a result of mechanical disturbances. *Geophysical Research Letters*, 30(7), 1380: 33–1–33–4. <https://doi.org/10.1029/2002GL016138>
- Schade G.W., Custer T.G. 2004. OVOC emissions from agricultural soil in northern Germany during the 2003 European heat wave. *Atmospheric Environment*, 38: 6105–6114. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2004.08.017>
- Schiestl F.P. 2017. Innate receiver bias: its role in the ecology and evolution of plant–animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48: 585–603. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-023039>
- Schnitzler J.-P., Kreuzwieser J., Heizmann U., Rennenberg H., Wisthaler A., Armin Hansel A. 2004. Contribution of different carbon sources to isoprene biosynthesis in poplar leaves. *Plant Physiology*, 135(1): 152–160. <https://doi.org/10.1104/pp.103.037374>
- Sharkey T.D., Wiberley A.E., Donohue A.R. 2008. Isoprene emission from plants: why and how. *Annals of Botany*, 101(1): 5–18. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm240>
- Sheil D. 2018. Forests, atmospheric water and an uncertain future: the new biology of the global water cycle. *Forest Ecosystems*, 5: 19. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0138-y>
- Sindelarova K., Granier C., Bouarar I., Guenther A., Tilmes S., Stavrakou T., Müller J.-F., Kuhn U., Stefani P., Knorr W. 2014. Global data set of biogenic VOC emissions calculated by the MEGAN model over the last 30 years. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 14(17): 9317–9341. <https://doi.org/10.5194/acp-14-9317-2014>

- Steeghs M., Bais H., de Gouw J., Goldan P., Kuster W., Northway M., Fall R., Vivanco J. 2004. Proton-transfer-reaction mass spectrometry as a new tool for real time analysis of root-secreted volatile organic compounds in arabidopsis. *Plant Physiology*, 135: 47–58. <https://doi.org/10.1104%2Fpp.104.038703>
- Stephenson N.L., Das A.J., Condit R., Russo S.E., Baker P.J., Beckman N.G., Coomes D.A., Lines E.R., Morris W.K., Rüger N., Alvarez E., Blundo C., Bunyavejchewin S., Chuyong G., Davies S.J., Duque A., Ewango C.N., Flores O., Franklin J.F., Grau H.R., Hao Z., Harmon M.E., Hubbell S.P., Kenfack D., Lin Y., Makana J.-R., Malizia A., Malizia L.R., Pabst R.J., Pongpattananurak N., Su S.H., Sun I.-F., Tan S., Thomas D., Mantgem P. J. van, Wang X., Wiser S.K., Zavala M.A. 2014. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 507: 90–93. <https://doi.org/10.1038/nature12914>
- Taggart R.E., Cross A.T. 2009. Global greenhouse to icehouse and back again: The origin and future of the Boreal Forest biome. *Global Planet Change*, 65: 115–121. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2008.10.014>
- Tarvainen V., Hakola H., Rinne J., Hellen H., Haapanala S. 2007. Towards a comprehensive emission inventory of terpenoids from boreal ecosystems. *Tellus. Series B: Chemical and Physical Meteorology*, 59(3): 526–534. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0889.2007.00263.x>
- Terra W.C.; Campos V.P.; Martins S.J., Costa L.S.A.S., Pereira da Silva J., Barros A.F., Lopes L.E., Santos T.C.N., Smant G., Oliveira D.F. 2018. Volatile organic molecules from *Fusarium oxysporum* strain 21 with nematocidal activity against *Meloidogyne incognita*. *Crop Protection*, 106: 125–131. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.12.022>
- Tiiva P., Häikiö E., Kasurinen A. 2018. Impact of warming, moderate nitrogen addition and bark herbivory on BVOC emissions and growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *Tree Physiology*, 38: 1461–1475. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy029>
- Tiiva P., Julkunen-Tiitto R., Haikio E., Kasurinen A. 2019. Belowground responses of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings to experimental warming, moderate nitrogen addition and bark herbivory. *Canadian Journal of Forest Research*, 49: 647–660. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0099>
- Tissier A., Morgan J.A., Dudareva N. 2017. Plant volatiles: going ‘in’ but not ‘out’ of trichome cavities. *Trends in Plant Science*, 22: 930–938. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.09.001>
- Unger N. 2014. Human land-use-driven reduction of forest volatiles cools global climate. *Nature Climate Change*, 4: 907–910. <https://doi.org/10.1038/nclimate2347>
- Van Meeningen Y., Schurgers G., Rinnan R., Holst T. 2016. BVOC emissions from English oak (*Quercus robur*) and European beech (*Fagus sylvatica*) along a latitudinal gradient. *Biogeosciences*, 13: 6067–6080. <https://doi.org/10.5194/bg-13-6067-2016>
- Van Meeningen Y., Schurgers G., Rinnan R., Holst T., 2017. Isoprenoid emission response to changing light conditions of English oak, European beech and Norway spruce. *Biogeosciences*, 14: 4045–4060. <https://doi.org/10.5194/bg-2016-526>
- Vanhatalo A., Chan T., Aalto J., Korhonen J.F., Kolari P., Holttä T., Nikinmaa E., Back J. 2015. Tree water relations can trigger monoterpene emissions from Scots pine stems during spring recovery. *Biogeosciences*, 12: 5353–5363. <https://doi.org/10.5194/bg-12-5353-2015>
- Velikova V., Pinelli P., Loreto F. 2005. Consequences of inhibition of isoprene synthesis in *Phragmites australis* leaves exposed to elevated temperatures. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 106: 209–217. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.10.009>
- Virtanen A., Joutsensaari J., Koop T., Kannosto J., Yli-Pirilä P., Leskinen J., Mäkelä J.M., Holopainen J.K., Poschl U., Kulmala M., Worsnop D.R., Laaksonen A. 2010. An amorphous solid state of biogenic secondary organic aerosol particles. *Nature*, 467: 824–827. <https://doi.org/10.1038/nature09455>
- Wei J., van Loon J.J.A., Gols R., Menzel T.R., Li N., Kang L., Dicke M. 2014. Reciprocal crosstalk between jasmonate and salicylate defence-signalling pathways modulates plant volatile emission and herbivore host-selection behaviour. *Journal of Experimental Botany*, 65: 3289–3298. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru181>
- Went F. 1960. Blue hazes in the atmosphere. *Nature*, 187: 641–643. <https://doi.org/10.1038/187641a0>
- Wilbon P.A., Chu F., Tang C. 2013. Progress in renewable polymers from natural terpenes, terpenoids, and rosin. *Macromolecular Rapid Communications*, 34: 8–37. <https://doi.org/10.1002/marc.201200513>
- Wilkinson M.J., Monson R.K., Trahan N., Lee S., Brown E., Jackson R.B., Polley H.W., Fay P.A., Fall R. 2009. Leaf isoprene emission rate as a function of atmospheric CO₂ concentration. *Global Change Biology*, 15: 1189–1200. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01803.x>
- Yassa N., Song W., Lelieveld J., Vanhatalo A., Bäck J., Williams J. 2012. Diel cycles of isoprenoids in the emissions of Norway spruce, four Scots pine chemotypes, and in Boreal forest ambient air during HUMPPA-COPEC-2010. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 12: 7215–7229. <https://doi.org/10.5194/acp-12-7215-2012>
- Zager J.J., Lange B.M. 2018. Assessing flux distribution associated with metabolic specialization of glandular trichomes. *Trends in Plant Science*, 23(7): 638–647. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.04.003>
- Zhao Y., Wingen L.M., Perraud V., Greaves J., Finlayson-Pitts B.J. 2015. Role of the reaction of stabilized Criegee intermediates with peroxy radicals in particle formation and growth in air. *Physical Chemistry Chemical Physics*, 17(19): 12500–12514. <http://doi.org/10.1039/c5cp01171j>

- Zhao D.F., Buchholz A., Tillmann R., Kleist E., Wu C., Rubach F., Kiendler-Scharr A., Rudich Y., Wildt J., Mentel T.F. 2017. Environmental conditions regulate the impact of plants on cloud formation. *Nature Communications*, 8: 14067. <https://doi.org/10.1038/ncomms14067>
- Zulak K.G., Bohlmann J. 2010. Terpenoid biosynthesis and specialized vascular cells of conifer defense. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52: 86–97. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00910.x>

Biogenic volatile organic substances of forests and their influence on climate

L.M. BATSMANOVA¹, N.Yu. TARAN¹, O.I. KOSYK¹, N.V. ZAIMENKO²

¹ Taras Shevchenko National University of Kyiv;
Educational and Scientific Centre "Institute of Biology and Medicine",
64/13 Volodymyrska Str., Kyiv 01601, Ukraine

² M.M. Gryshko National Botanical Garden of National Academy of Sciences of Ukraine,
1 Tymiryazevska Str., Kyiv 01014, Ukraine

Abstract. The article analyzes and summarizes data of scientific publications related to biogenic volatile organic compounds (BVOCs) of forests, their impact on atmospheric processes and climate. Studies of BVOCs of forests attracted the attention of many scientists during recent decades, including such aspects as mechanisms of synthesis and emissions, chemical composition, influence of biotic and abiotic factors. It was noted that during processes of their life activities, higher plants emit volatile organic substances into the air, which affects the chemical composition and physical state of the atmosphere, and adaptation of forests to ecological stress associated with climate change. BVOCs play a key role in the ozone formation and quenching, resulting in the formation of oxidation products — secondary organic aerosols that scatter sunlight and affect the formation of clouds and, ultimately, the climate. The need to take into account the functional dynamics of BVOCs at the ecosystem level is demonstrated: from the interaction of different types of ecosystems to the degradation of atmospheric compounds and potential functions of products of their reactions.

Keywords: biogenic volatile organic substances of plants, climate change, ecosystem, environmental stress, forests, lipophilic substances, ozone, secondary organic aerosols, terpenoids