doi:10.6041/j.issn.1000-1298.2025.07.059

不同CO_2施肥方式对设施葡萄光合作用与产量的影响

周钰凡[1,2]　蒽金山[1,2]　姚东东[1,2]　李旭矫[1,2]　赵丰云[1,2]　于　坤[1,2]
(1.石河子大学农学院,石河子 832003;2.特色果蔬栽培生理与种质资源利用兵团重点实验室,石河子 832003)

摘要:为探究不同 CO_2 施肥方式对设施葡萄光合作用和产量的影响,以欧亚种葡萄‘弗雷无核’为试验对象,结合加气灌溉技术和 CO_2 注气系统,利用封闭式人工气室,设置 CO_2 加气灌溉施肥(结合加气地下滴灌管道施加 CO_2,IW)、CO_2 传统施肥(利用化学反应袋施加 CO_2,TW)、不施肥(空白对照组,CK)3 种处理,测定不同 CO_2 施肥方式下葡萄叶片光合色素含量、光合生理特性、叶片酶活性及果实产量。结果表明:在同一灌水周期内,2 种 CO_2 施肥方式均显著提高了设施葡萄叶片叶绿素含量、叶绿素 a 含量与叶绿素 b 含量比值(叶绿素 a/b)、类胡萝卜素含量、净光合速率和水分利用效率,其中 IW 处理增效显著高于 TW 处理。在同一灌水周期内 IW 处理均显著降低了葡萄气孔导度和蒸腾速率。IW 处理葡萄光饱和点和最大净光合速率分别比 CK 处理高 18.4% 和 21.0%,光补偿点则降低 13.3%。此外,IW 处理显著提高了叶片 CO_2 饱和点、CO_2 补偿点、超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)和二磷酸核酮糖羧化酶(Ribulose diphosphate carboxylase, Rubisco)酶活性,且葡萄产量最高,为 13 875.61 kg/hm^2。综上所述,CO_2 加气灌溉施肥方式显著提升了设施葡萄叶片光合色素含量和光合性能,提高了葡萄产量,且效果最佳。该研究结果可为设施葡萄生产中 CO_2 施肥技术应用提供理论依据。

关键词:葡萄;光合作用;产量;CO_2 施肥方式;加气灌溉
中图分类号:S145.3;S663.1　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1000-1298(2025)07-0627-12　　**OSID**:

Effects of Different CO_2 Fertilization Methods on Photosynthesis and Yield of Greenhouse Grapes

ZHOU Yufan[1,2]　XI Jinshan[1,2]　YAO Dongdong[1,2]　LI Xujiao[1,2]　ZHAO Fengyun[1,2]　YU Kun[1,2]
(1. *College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi* 832003, *China*
2. *Key Laboratory of Cultivation Physiology and Germplasm Resources Utilization of Featured Fruits and Vegetables in the Xinjiang Production and Construction Corps, Shihezi* 832003, *China*)

Abstract: Aiming to investigate the effects of different CO_2 fertilization methods on photosynthesis and yield of grapes in facilities, the Eurasian grape variety ‘Flame seedless’ was used as the experimental object, combined with aerated irrigation technology and CO_2 injection system, a closed artificial chamber was used to set up three different CO_2 fertilization methods: CO_2 aerated irrigation fertilization (combined with underground drip irrigation pipeline CO_2 application, IW), CO_2 traditional fertilization (using chemical reaction bag CO_2 application, TW), and no fertilization (blank control group, CK). The photosynthetic pigment content of grape leaves, photosynthetic physiological characteristics, leaf enzyme activity, and fruit yield under different CO_2 fertilization methods were measured. The results showed that within the same irrigation cycle, both CO_2 fertilization methods significantly increased the photosynthetic pigment content, ratio of chlorophyll a content to chlorophyll b content (chlorophyll a/b), net photosynthetic rate, and water use efficiency of greenhouse grape leaves. Among them, the efficiency of CO_2 aerated irrigation fertilization treatment was significantly higher than that of traditional fertilization treatment. CO_2 aerated irrigation and fertilization treatment significantly reduced stomatal conductance and transpiration rate within the same irrigation cycle. The light saturation point and maximum net

收稿日期:2024-04-13　修回日期:2024-05-23
基金项目:国家自然科学基金项目(32360718)和新疆生产建设兵团“强青”科技创新骨干人才计划项目(2023CB008-05)
作者简介:周钰凡(1999—),男,博士生,主要从事设施果树 CO_2 加气灌溉技术及生理生态研究,E-mail:2661120414@qq.com
通信作者:于坤(1985—),男,教授,博士,主要从事果树逆境生理及分子机制研究,E-mail:yukun410@163.com

photosynthetic rate of grapes treated with CO_2 aerated irrigation and fertilization were 18.4% and 21.0% higher than those of the CK control, respectively, while the light compensation point was decreased by 13.3%. In addition, CO_2 aerated irrigation and fertilization treatment significantly increased leaf CO_2 saturation point, CO_2 compensation point, superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POD) and ribulose diphosphate carboxylase (Rubisco) enzyme activities, and the highest grape yield was 13 875.61 kg/hm^2. In summary, the CO_2 aerated irrigation and fertilization method significantly improved the photosynthetic pigment content and photosynthetic performance of greenhouse grape leaves, improved grape yield and quality, and had the best effect. This research result can provide a certain theoretical basis for the application of CO_2 fertilization technology in future facility grape production.

Key words: grapes; photosynthesis; yield; CO_2 fertilization method; aerated irrigation

0 引言

设施栽培是保证作物高产和实现农业可持续发展的重要栽培方式之一[1]。与露地栽培相比,设施栽培能使植物免受外界诸多不利条件的影响[2]。然而,设施温室因其内部气体与外界空气的交换受限,加上油桃、葡萄以及苹果等结果树树体较高,枝叶繁密,光合作用会消耗大量 CO_2,如果不及时补充,设施内 CO_2 浓度会急剧下降,导致光合作用受到抑制,进而限制了果树产量提高[3]。为应对这些问题,CO_2 施肥技术的应用提供了一条有效的解决措施。因此,研究设施温室最优 CO_2 施肥模式,对促进设施农业植物光合上调、果实增产以及农业可持续发展具有重要意义。

CO_2 是光合作用的主要底物之一,在大气 CO_2 浓度条件下,大多数植物光合作用均达不到饱和状态[4]。因此,CO_2 施肥技术成为植物光合上调和增产的重要举措。已有研究发现,CO_2 施肥可有效提高小麦旗叶光合色素含量,其中类胡萝卜素含量增幅小于叶绿素含量,表明 CO_2 施肥对叶绿素含量的促进效果更佳[5]。DRUTA[6]也有类似发现,设施内少量增施 CO_2 促进了樱桃叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝素含量提升。光合色素含量变化可以直接影响设施内果树的光合作用。王顺才等[7]在设施温室条件下,通过对甜樱桃 CO_2 响应曲线拟合方程进行定量分析,发现即使 CO_2 浓度在超过大气环境后,净光合速率和水分利用效率仍在不断提升。文献[8]研究发现,当大气中 CO_2 浓度增大 1 倍时,植物蒸腾速率降低 34%。文献[9]研究表明,适量增施 CO_2 可以有效提高桃树叶片的光合能量转换和光合电子传递效率,最终提高了植物的光饱和点和最大净光合速率。CO_2 施肥也可以在一定程度上降低 C3 植物的光呼吸速率,这也是 CO_2 进一步提高植物净光合效率的主要原因之一[10]。KAHN 等[11]研究发现,CO_2 浓度升高可以有效增加葡萄的碳吸收并直接刺激光合作用,最终提高葡萄叶片与植株的水分利用效率。在植物光合作用中,光合反应速率主要受限于 Rubisco 活性。相关研究表明,随着 CO_2 浓度升高,多种 C3 植物叶片 Rubisco 活性逐渐升高[12-13]。然而,目前关于 CO_2 施肥对葡萄生长影响的研究较少。

已有研究发现 CO_2 施肥可以有效减少设施栽培的碳足迹[14],近年来,国内外温室 CO_2 施肥方式主要有悬挂 CO_2 反应袋、CO_2 钢瓶直接注入和燃烧产气等[15]。DONG 等[16]研究发现,CO_2 气源由传统的化学反应产气包变为 CO_2 发生器,并且相对传统施肥方式可以产生更高浓度的 CO_2,但却增加了 CO_2 气体成本,并且 CO_2 气体通常应用于整个温室空间,导致 CO_2 实际利用效率不足。荷兰、加拿大等国家使用规模化作业方式,在低温短日照的冬春季白天采取直接燃烧天然气的方式进行,在专门特制的燃烧器中燃烧后通过管道将产生的 CO_2 输送到设施内的植物生长环境中[17]。而到了光照时间较长的夏季,由于空气温度本身高,同时植物也进入生长后期,通常采用大型钢瓶直接施气的方式[18]。虽然大部分研究者已经开展了 CO_2 施肥技术对设施内植物光合作用和产量的影响,但现有的 CO_2 施肥方式大多是在植物叶片附近直接施加 CO_2 气体,往往无法精准控制 CO_2 实际释放量以及均匀性,还存在成本过高、效率低下等一系列问题[19]。近年有研究表明加气灌溉技术可以维持气体定量均匀释放,但气体种类多以空气和 O_2 为主,关于 CO_2 气肥的研究相对较少[20]。因此现阶段仍没有一个规范的科学施肥模式,用于指导相关产业将这项技术广泛应用到设施栽培中。

本文采用 2 种不同 CO_2 施肥方式对温室葡萄光合作用和产量进行研究,包括温室 CO_2 传统施肥方式(CO_2 化学反应袋释放 CO_2)和 CO_2 加气灌溉施肥方式(结合地下穴贮式加气灌溉管道施加 CO_2)。采用地下滴灌管道进行 CO_2 加气灌溉施肥处理,使 CO_2 均匀定量地逸散至空气中。通过对 2 种 CO_2 施肥方式光合利用效率和产量形成差异进行定量分析,

确定设施栽培中最有效的 CO_2 施肥策略。

1　材料与方法

1.1　试验区概况

试验于 2022 年 6 月—2023 年 12 月在石河子大学综合实验基地(45°20′N,86°03′E)日光温室内进行。温室内土壤质地为沙质土,土壤基本理化性质为:pH 值 7.21,有机质质量比 13.67 g/kg,总氮质量比 0.38 g/kg、速效磷质量比 25.6 mg/kg、速效钾质量比 21.3 mg/kg。温室内葡萄品种均为鲜食葡萄‘弗雷无核’(Flame seedless),于 2018 年定植,采用单篱架,架面位于葡萄树东,南北行向,葡萄行两端竖立水泥支柱,其上拉 4 道镀锌铁丝,架高约为 1.5 m。每行种植 5 棵葡萄,种植行距为 2.5 m,株距为 0.8 m,每棵葡萄在春季修剪时均保留 6 根结果枝。利用地下穴贮滴灌系统对温室内葡萄进行灌溉和施肥。温室内采用由 PE 薄膜制作而成的封闭式人工气室(2.5 m×7.0 m×2.3 m)对每行葡萄进行隔断,各气室与外界环境均不存在气体交换。

1.2　CO_2 加气灌溉施肥系统设计与组成

如图 1、2 所示,提出了一种适合温室栽培生产的 CO_2 加气灌溉施肥模式,将加气灌溉、CO_2 施肥和智能 CO_2 注气控制系统(图 1)3 种技术模式结合在一起,温室内 CO_2 施肥作用是通过升高环境内 CO_2 浓度直接增强植物体光合作用强度,最终提高植物产量和品质。加气灌溉作用主要是对每个植株进行精准可控灌溉,提高植物根系活力和减少灌溉成本等。CO_2 注气控制系统可以精准控制 CO_2 释放量,实时检测环境中 CO_2 浓度,保证 CO_2 均匀释放。加气灌溉技术在温室内的应用主要是采用地下穴贮式加气灌溉模式(图 2),在温室内每行葡萄附近铺设直径 8 cm 的地下滴灌主管道,材质为聚乙烯(Polyethylene, PE),将直径 10 cm、高 10 cm 的圆柱形硬质 PVC 穴贮罐埋于深 25 cm 的圆形土坑中,土坑位于葡萄树南边 5 cm 处,穴贮罐底部开口,罐身均匀分布直径为 1.5 cm 小孔,顶部封口与主管道之间使用外径为 6 mm 气管进行连接。CO_2 钢瓶发生器总容量为 40 L,并通过直径为 6 mm 高压输气管与气体控制阀组和主管道间进行连接,CO_2 实际释放量由 CO_2 注气控制系统实时检测值和预设值共同决定。

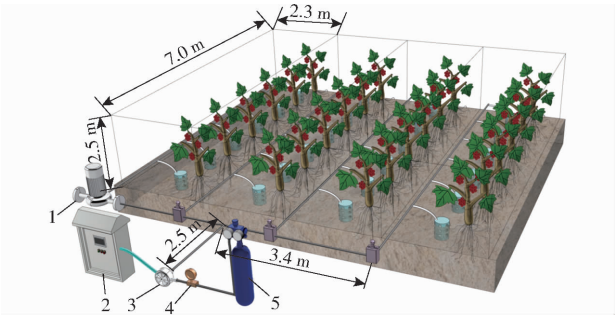

图 1　CO_2 注气控制系统示意图

Fig. 1　Schematic of CO_2 gas injection control system

1. 气体流量电磁阀　2. 控制中心　3. 鼓风机　4. 气体流量计　5. CO_2 钢瓶发生器

1.3　CO_2 加气灌溉施肥控制系统运行模式

针对所提出的 CO_2 加气灌溉施肥方式,需设计合适的 CO_2 注气控制系统。CO_2 注气控制系统包括中央控制节点、监测节点和施气节点(图 1)。监测节点由电源模块和 CO_2 浓度监测模块组成,主要负责温室环境信息采集,该节点获取环境内 CO_2 浓度数据,通过导线将环境参数以电流信号传输至中央控制节点。施气节点包括电源模块、气体电磁阀、对流装置以及气体电磁流量计,主要完成终端命令执行与调控信息反馈,该节点获取终端命令解析的控制指令,决定气体电磁阀开闭,同时利用气体电磁流量计监测实时流量,最终将信号反馈至中央控制节点,维护系统稳定运行。中央控制节点由电源模块、工控机开发组件和串口通信模块组成,主要负责温室环境信息的交互与模型处理,该节点通过具有人机交互的工控机进行模型处理,结合气体电磁流量计反馈信息,进而下发控制信号至施气节点。中央控制节点担任开启自动化设备任务,放置于温室北侧较远区域,防止人为干扰影响试验效果;CO_2 浓



(a) CO_2钢瓶发生器　(b) 地下穴贮式加气灌溉　(c) CO_2控制系统界面

图 2　CO_2 钢瓶发生器、地下穴贮式加气灌溉和 CO_2 控制系统实物图

Fig. 2　Physical views of CO_2 cylinder generator, underground cavern storage filling irrigation and CO_2 control system

度传感器放置于气室正中间位置,该点可以反映整个气室内 CO_2 平均浓度;施气节点放置于主控节点附近,气体通过导气管道引流进入气室内。

1.4 试验处理

试验布局采用随机区组设计,随机选择 3 行长势一致葡萄,每个处理 5 株葡萄,重复 5 次。试验共设置 3 个处理:TW 处理(传统 CO_2 施肥方式)、IW 处理(CO_2 加气灌溉施肥方式)和 CK 对照(不进行 CO_2 施肥),于 2023 年 6 月 25 日(花后 30 d)—7 月 30 日进行注气处理,共处理 35 d,TW 处理通过在气室内悬挂 CO_2 产气袋方式注入 CO_2,CO_2 产气袋均悬挂于气室中上部第 1 根铁丝处,并始终高于葡萄植株,悬挂时间为处理期间每日 09:00—14:00 以及 17:00—22:00,每个气室内 CO_2 气肥反应物总质量约 10 kg,10 h 产气量约为 30 L;IW 处理采用 CO_2 加气灌溉施肥方式进行注气处理,CO_2 气源为钢瓶发生器,将同等量气肥反应物(10 kg)放置于钢瓶发生器中,设置 CO_2 固定输出压为 0.05 MPa,于 09:00—14:00 以及 17:00—22:00 均速通入稳压 CO_2 气体,通气总量约为 30 L。CO_2 注气控制系统中的工控机(Programmable logic controller, PLC)通过实时接收和分析各气室 CO_2 浓度监测值来控制气体电磁阀开闭,利用气体对流装置(气室对角各放置 2 台小型冷风扇)来降低气室 CO_2 浓度升高的梯度进而保证气室内 CO_2 气体均匀分散。气室外表面每 3 d 用清水清洗,避免空气中灰尘、沙石降低薄膜透光率。于 6 月 25 日起,每日实时采集气室内光照强度、空气温湿度以及 CO_2 浓度,每 10 min 记录 1 次。

1.5 测定项目与方法

1.5.1 光合色素含量测定

不同 CO_2 施肥方式处理第 25 天后,在同一灌水周期第 1、4、7、10 天(2023 年 7 月 21—30 日)采集样品。每个处理 5 个重复,每个重复随机选择 3 根长势相似枝条,采集自基部向上第 4 ~ 6 片功能叶并立刻装入密封袋,用装有冰袋的泡沫箱带回实验室测定葡萄叶片叶绿素 a 含量(Chla)、叶绿素 b 含量(Chlb)、类胡萝卜素含量(CAR),并计算叶绿素 a 含量和叶绿素 b 含量比值(叶绿素 a/b),测定方法采用分光光度法。计算公式为

$$C_a = 12.21A_{663} - 2.81A_{646} \tag{1}$$

$$C_b = 20.13A_{646} - 5.03A_{663} \tag{2}$$

$$C_{ar} = (1\,000A_{470} - 3.27C_a - 104C_b)/229 \tag{3}$$

$$C_{a/b} = C_a/C_b \tag{4}$$

式中 A——不同波长下吸光值,L/(g·cm)

C_a——叶绿素 a 含量(质量比),mg/g

C_b——叶绿素 b 含量(质量比),mg/g

C_{ar}——类胡萝卜素含量(质量比),mg/g

$C_{a/b}$——叶绿素 a、b 含量比值

1.5.2 光合特征测定

不同 CO_2 施肥方式处理第 25 天后,在同一灌水周期的第 1、4、7、10 天(2023 年 7 月 21—30 日)使用 LI-6800 型便携式光合仪测定叶片光合特征相关参数,共测量 4 d。测量当天均为晴天无云天气,分别于 09:00—14:00 选取新鲜葡萄叶片(自基部向上的第 4 ~ 6 片叶),测定叶片净光合速率(Net photosynthetic rate, Pn)、蒸腾速率(Transpiration rate, Tr)、气孔导度(Stomatal conductance, Gs)、水分利用率(Water use efficiency, WUE)。叶室参数设定为:光合有效辐射(Photosynthetically active radiation, PAR)1 500 μmol/(m²·s),饱和水汽压亏缺(VPD)0.1 kPa,流速 500 μmol/s,参比室 CO_2 浓度(摩尔比)为 400 μmol/mol,叶室温度为 30℃。

1.5.3 光响应特征曲线和 CO_2 响应特征曲线测定

不同 CO_2 施肥方式处理 35 d 进行光合-CO_2 响应曲线及特征参数测定,每个处理随机选择功能叶各 3 片。使用 LI-6800 型便携式光合仪进行测量。测量光响应曲线过程中只改变光强,设置光强梯度为 1 800、1 500、1 200、900、600、300、200、150、100、50、0 μmol/(m²·s),光强每次改变时,最小稳定时间为 120 s,最大稳定时间为 200 s。设置温度为 30℃,相对湿度为 50% 左右,CO_2 浓度为 400 μmol/mol,利用测定数据模拟光响应曲线,得出光饱和点(Light saturation point, LSP)、光补偿点(Light compensation point, LCP)、最大净光合速率(Maximum net photosynthetic rate, Pn_{max})以及表观量子效率(Apparent quantum efficiency, AQE)。测量 CO_2 响应曲线过程中只改变 CO_2 浓度,设置 CO_2 浓度梯度为 50、100、200、300、400、600、800、1 000、1 200、1 500 μmol/mol,CO_2 浓度每次改变时,最小稳定时间为 120 s,最大稳定时间为 180 s。测量过程中只改变 CO_2 浓度,设置温度为 30℃,相对湿度为 60% 左右,光照强度为 1 500 μmol/(m²·s)。利用测定数据进行 CO_2 响应曲线模拟,计算出最大羧化效率(Maximum carboxylation efficiency, V_{cmax})、最大电子传递速率(Maximum electron transfer rate, J_{max})、CO_2 补偿点(CO_2 compensation point, CCP)等参数。

1.5.4 叶片酶活性测定

不同 CO_2 施肥方式处理第 35 天采集葡萄叶片样品。每个处理随机选择 5 根长势相似葡萄枝条,采集自基部向上第 4 ~ 6 片功能叶,用去离子水洗净后剪碎,进行相关酶活性测量。

抗氧化酶活性测定参照 CAKMAK 等[21] 的方

法；可溶性蛋白含量采用考马斯亮兰 G－250 法测定；Rubisco 酶活性测定参照 SUGANAMI 等[22]的方法，使用植物酶联免疫分析试剂盒（苏州科铭生物技术有限公司生产）测定 Rubisco 酶活性。

1.5.5　果实产量测定

每个处理随机选择 3 株葡萄树，采集葡萄树上所有达到成熟期果穗测定葡萄单穗质量和单粒质量，用以计算葡萄产量，随机选取 3 串果穗用精度为 0.01 g 天平称量单穗质量和单粒质量，并根据单穗质量和小区面积换算最终产量；随机选取葡萄果穗上、中、下部共 10 颗果粒用于测定果实单粒质量。

1.6　数据处理

使用 Excel 2010 进行试验数据整理，使用 SPSS 22.0 软件进行显著性分析，用平均值 ± 标准误差表示测定结果；相关性分析采用 Pearson 法；使用 Origin 2022 软件作图。

2　结果与分析

2.1　不同 CO_2 施肥方式气室内 CO_2 浓度变化

由图 3 可知，09：00—14：00 和 17：00—21：00，CK 处理 CO_2 浓度均呈逐渐下降趋势。09：00—11：00，IW 处理 CO_2 浓度上升趋势与 TW 处理相比更均匀、平缓；09：00—14：00，IW 处理实时 CO_2 浓度均高于 TW 处理。由图 3b 可知，17：00—18：00 和 19：00—22：00，IW 处理实时 CO_2 浓度均高于 TW 处理，且 IW 处理 CO_2 浓度变化趋势较 TW 处理更均匀、平缓。

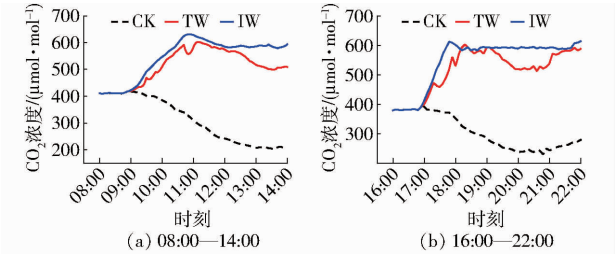

图 3　封闭式人工气候室内施气期间 CO_2 浓度日变化曲线

Fig. 3　Daily variation curves of CO_2 concentration during indoor air application in closed artificial climate

2.2　不同 CO_2 施肥方式对葡萄叶片光合色素含量的影响

如表 1 所示，不同施肥方式下，IW 处理叶绿素 a 含量在灌水后 4、7、10 d 均高于 TW 处理和 CK，且灌水后 4、7、10 d 叶绿素 b 含量由大到小均为 IW、TW、CK。在灌水后 4、7、10 d，IW 处理叶片叶绿素 a 含量分别比 CK 高 17.8%、17.7% 和 19.0%，差异显著（$P<0.05$）。不同施肥方式下，灌水后 1、7、10 d 类胡萝卜素含量由大到小均为 IW、TW、CK。IW 和 TW 处理叶绿素 a/b 在灌水后 4、7 d 均显著高于 CK（$P<0.05$）。

表 1　不同 CO_2 施肥方式对葡萄叶片光合色素含量的影响

Tab. 1　Effects of different CO_2 aerating methods on photosynthetic pigment content of grape leaves

灌水后时间/d	处理	叶绿素 a 含量/(mg·g^{-1})	叶绿素 b 含量/(mg·g^{-1})	叶绿素 a/b	类胡萝卜素含量/(mg·g^{-1})
1	CK	(1.36 ± 0.06)^{b}	(0.54 ± 0.03)^{b}	(2.52 ± 0.10)^{a}	(0.22 ± 0.02)^{b}
	TW	(1.49 ± 0.08)^{a}	(0.65 ± 0.01)^{a}	(2.29 ± 0.12)^{b}	(0.33 ± 0.06)^{a}
	IW	(1.47 ± 0.04)^{a}	(0.62 ± 0.02)^{a}	(2.47 ± 0.11)^{a}	(0.34 ± 0.01)^{a}
4	CK	(1.51 ± 0.06)^{b}	(0.69 ± 0.05)^{a}	(2.18 ± 0.05)^{b}	(0.26 ± 0.03)^{b}
	TW	(1.74 ± 0.13)^{a}	(0.71 ± 0.01)^{a}	(2.45 ± 0.13)^{a}	(0.41 ± 0.02)^{a}
	IW	(1.78 ± 0.18)^{a}	(0.73 ± 0.02)^{a}	(2.51 ± 0.04)^{a}	(0.35 ± 0.03)^{a}
7	CK	(1.47 ± 0.09)^{b}	(0.64 ± 0.05)^{a}	(2.30 ± 0.24)^{b}	(0.25 ± 0.01)^{b}
	TW	(1.71 ± 0.03)^{a}	(0.68 ± 0.01)^{a}	(2.51 ± 0.02)^{a}	(0.38 ± 0.02)^{a}
	IW	(1.73 ± 0.00)^{a}	(0.69 ± 0.04)^{a}	(2.53 ± 0.04)^{a}	(0.39 ± 0.01)^{a}
10	CK	(1.42 ± 0.02)^{b}	(0.62 ± 0.04)^{b}	(2.29 ± 0.15)^{b}	(0.21 ± 0.04)^{b}
	TW	(1.67 ± 0.06)^{a}	(0.71 ± 0.01)^{a}	(2.35 ± 0.04)^{b}	(0.34 ± 0.01)^{a}
	IW	(1.69 ± 0.02)^{a}	(0.72 ± 0.02)^{a}	(2.53 ± 0.09)^{a}	(0.36 ± 0.02)^{a}

注：数据为 3 次重复的平均值 ± 标准误差；同列不同小写字母表示各处理间差异显著（$P<0.05$）。下同。

2.3　不同 CO_2 施肥方式对葡萄叶片光合特征的影响

由图 4a 可知，不同施肥方式叶片 Pn 在同一灌水周期内均呈先上升后下降趋势；灌水后 1、7、10 d，各处理 Pn 由大到小均依次为 IW、TW、CK。在灌水后 1、4、7、10 d，IW 处理叶片 Pn 分别比 CK 高 31.0%、30.1%、31.5% 和 27.2%，差异显著（$P<0.05$）。由图 4b、4c 可知，各处理叶片 Gs 和 Tr 在同一灌水周期内均呈先上升后下降趋势。在同一灌水周期内，IW 处理叶片 Gs 和 Tr 均低于 CK，各处理叶片 Tr 和 Gs 在灌水后 4、7 d 由大到小均依次为 CK、TW、IW；在灌水后 1、4 d，IW 处理叶片 Tr 分别比 CK 低 42.6% 和 47.5%，差异显著（$P<0.05$）。灌水后

4、7 d,IW 处理叶片 Gs 分别比 CK 低 24.5% 和 13.1%,差异显著($P<0.05$)。如图 4d 所示,在同一灌水周期内,各处理葡萄叶片 WUE 均呈先上升后下降趋势,其中 IW 处理在灌水后 1、4、7、10 d 均显著高于 TW 和 CK 处理($P<0.05$)。在灌水后 1、4、7、10 d,IW 处理叶片 WUE 分别比 CK 高 128.1%、94.6%、126.6% 和 148.7 %($P<0.05$)。

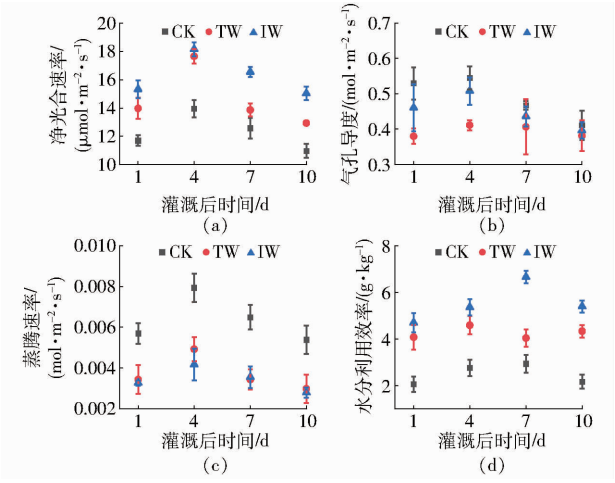

图 4 不同 CO_2 施肥方式对葡萄叶片光合特征的影响

Fig. 4 Effects of different CO_2 aerating methods on photosynthetic characteristics of grape leaves

2.4 不同 CO_2 施肥方式对葡萄叶片光响应特征曲线和 CO_2 响应特征曲线的影响

根据直角双曲线修正模型[23]拟合可得'弗雷无核'葡萄转色期叶片的光响应曲线和 CO_2 响应曲线(图 5)。不同施肥方式下,光合有效辐射(PAR)和胞间 CO_2 浓度(Ci)显著影响叶片净光合速率;如图 5a 所示,当 PAR 超过 1 600 μmol/(m²·s)后,TW 处理 Pn 增加速率与其他处理相比较高。如图 5b 所示,当 Ci 为 1 200 ~ 1 600 μmol/mol 时,TW 处理 Pn 随着 Ci 增加而出现下降,其余处理均趋于平缓。由表 2 可知,不同施肥方式处理下,光饱和点和最大净光合速率由大到小均依次为 IW、TW、CK。TW 和 IW 处理光饱和点分别比 CK 高 11.8% 和 18.4%,最大净光合速率分别高 10.7% 和 21.0%,差异显著($P<0.05$)。TW 和 IW 处理表观量子效率均显著高于 CK($P<0.05$)。由表 3 可知,TW 和 IW 处理 CO_2 饱和点、CO_2 补偿点和最大光合能力均显著高于 CK($P<0.05$)。其中 CO_2 饱和点由大到小依次为 IW、TW、CK。TW 和 IW 处理最大光合能力分别比 CK 显著高 14.4% 和 18.7%($P<0.05$)。各处理最大羧化效率和最大电子传递速率由大到小均依次为 IW、TW、CK。IW 处理最大羧化速率和最大电子传递速率分别比 CK 高 60.0% 和 66.0%,差异显著($P<0.05$)。

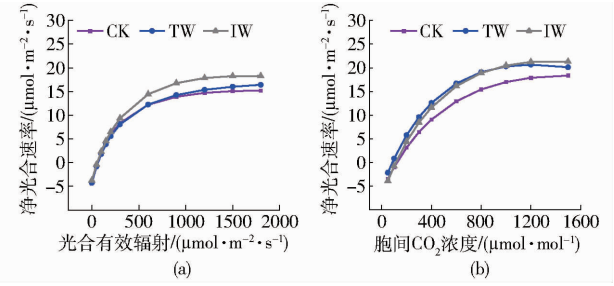

图 5 不同 CO_2 施肥方式下葡萄光响应曲线和 CO_2 响应曲线

Fig. 5 Light response curves and CO_2 response curves of grapes under different CO_2 fertilization methods

表 2 不同 CO_2 施肥方式对葡萄叶片光响应曲线特征参数的影响

Tab. 2 Effects of different CO_2 aerating methods on characteristic parameters of light response curve of grape leaves

μmol/(m²·s)

处理	光饱和点	光补偿点	最大净光合速率	表观量子效率
CK	(1 513.76 ± 174.32)^{b}	(45.35 ± 3.62)^{a}	(15.21 ± 1.21)^{b}	(0.032 ± 0.01)^{b}
TW	(1 693.12 ± 128.33)^{a}	(44.31 ± 1.98)^{a}	(16.83 ± 1.32)^{b}	(0.041 ± 0.01)^{a}
IW	(1 792.31 ± 186.45)^{a}	(39.32 ± 5.21)^{b}	(18.41 ± 2.01)^{a}	(0.040 ± 0.01)^{a}

表 3 不同 CO_2 施肥方式对葡萄叶片 CO_2 响应曲线特征参数的影响

Tab. 3 Effects of different CO_2 aerating methods on characteristic parameters of CO_2 response curve of grape leaves

处理	CO_2 饱和点/(μmol·mol^{-1})	CO_2 补偿点/(μmol·mol^{-1})	光呼吸速率/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	最大光合能力/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	最大电子传递速率/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	最大羧化效率/(μmol·m^{-2}·s^{-1})
CK	(998.62 ± 123.42)^{b}	(69.12 ± 9.31)^{b}	(6.10 ± 0.98)^{a}	(18.21 ± 2.01)^{b}	(47.62 ± 5.31)^{b}	(49.35 ± 4.21)^{b}
TW	(1 261.47 ± 135.23)^{a}	(82.31 ± 7.34)^{a}	(6.24 ± 0.84)^{a}	(20.83 ± 1.82)^{a}	(71.25 ± 4.73)^{a}	(72.47 ± 5.94)^{a}
IW	(1 322.41 ± 178.84)^{a}	(82.81 ± 9.12)^{a}	(6.22 ± 0.68)^{a}	(21.61 ± 1.43)^{a}	(80.29 ± 6.32)^{a}	(81.52 ± 6.01)^{a}

2.5 不同 CO_2 施肥方式对葡萄叶片相关酶活性的影响

由图 6(图中 * 表示处理间差异显著($P<0.05$),** 表示处理间差异极显著($P<0.01$))可知,各处理的过氧化物酶(POD)活性显著高于 CK,其中 IW 处理 POD 活性显著高于其它处理($P<$

0.05)。各处理过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)活性由大到小均依次为 IW、TW、CK。如图 6c 所示，各处理 1，5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)活性呈现与 CAT、SOD、POD 活性相同的趋势，与 CK 相比，TW 和 IW 处理 Rubisco 活性分别极显著提高 56.0% 和 123.7%($P<0.01$)。

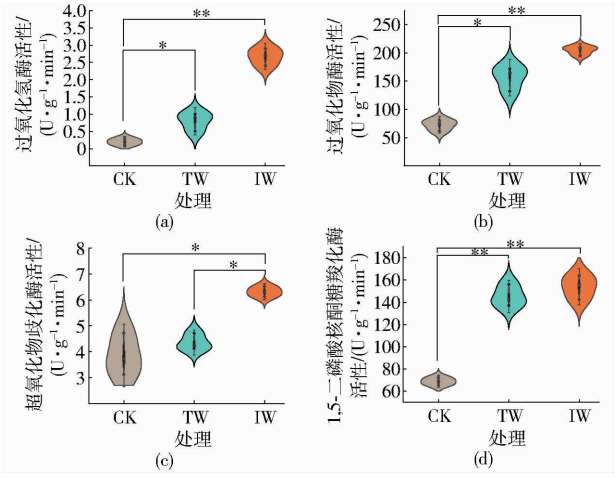

图 6　不同 CO_2 施肥方式对葡萄叶片相关酶活性的影响

Fig. 6　Effect of different CO_2 fertilization methods on enzyme activities in grape leaves

2.6　不同 CO_2 施肥方式对葡萄产量的影响

如表 4 所示，不同 CO_2 施肥方式处理的单粒质量、单穗质量、产量由大到小均依次为 IW、TW、CK。TW 和 IW 处理单粒质量分别比 CK 高 31.1% 和 58.3%，差异显著($P<0.05$)。TW 和 IW 处理产量分别为 12 731.58、13 875.61 kg/hm^2，分别比 CK 处理高 2 409.74、3 553.77 kg/hm^2。

表 4　不同 CO_2 施肥方式对葡萄产量及产量构成的影响

Tab. 4　Effect of different CO_2 aerating methods on grape fruit yield and yield components

处理	单粒质量/g	单穗质量/g	产量/(kg·hm^{-2})
CK	(1.80±0.08)^c	(531.72±10.32)^c	(10 321.84±210.32)^c
TW	(2.36±0.09)^b	(632.71±11.32)^b	(12 731.58±197.35)^b
IW	(2.85±0.10)^a	(672.83±13.56)^a	(13 875.61±225.44)^a

2.7　各指标相关性

如图 7(图中 × 表示无显著相关性($P>0.05$)；SICC 为 CO_2 饱和点，SGW 为单粒质量，YT 为果实产量)所示，葡萄果实单粒质量与光合色素含量、光饱和点、最大羧化速率、净光合速率、水分利用效率和 Rubisco 活性呈极显著正相关($P<0.01$)，与表观量子效率正相关($P<0.05$)。果实产量与光合色素含量、光饱和点、净光合速率、水分利用效率、最大羧化速率和 Rubisco 活性呈极显著正相关($P<0.01$)，与抗氧化酶活性呈显著正相关($P<0.05$)。产量、单粒质量与 CO_2 补偿点、蒸腾速率均呈极显著负相关($P<0.01$)，与气孔导度均呈显著负相关($P<0.05$)。Rubisco 活性与光合色素含量、净光合速率、抗氧化酶活性、最大羧化效率呈显著正相关($P<0.05$)。

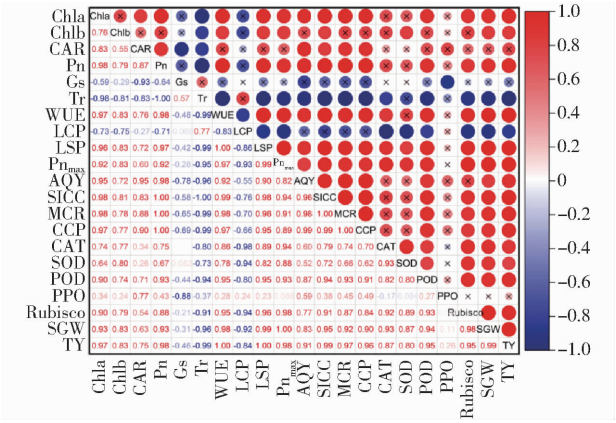

图 7　叶片光合色素含量、光合特性、光合 CO_2 曲线特征参数、相关酶活性与果实产量相关系数

Fig. 7　Correlation coefficient of leaf photosynthetic pigment content, photosynthetic characteristics, characteristic parameters of photosynthetic CO_2 curve and related enzyme activities with fruit yield

3　讨论

3.1　不同 CO_2 施肥方式对葡萄叶片光合色素含量的影响

光合作用是利用叶绿素等光合色素，将植物体吸收的 CO_2 和水转化为有机物贮存。叶绿素是植物叶片光合作用的物质基础，其含量能反映植物的生长状况和叶片光合能力[24]。相关研究发现，适度增施 CO_2 能提高植物叶绿素 a、叶绿素 b 含量[25]。沈维等[26]通过研究加气地下滴灌对黄瓜叶片生长特性的影响发现，加气地下滴灌显著提高了土壤耕作层孔隙度进而加速了植物根系的气体流通，从而促进叶片叶绿素、可溶性蛋白合成。本研究表明，在同一灌水周期内，两种施肥方式的葡萄叶片叶绿素 a、叶绿素 b 含量与 CK 处理相比均有一定提升，其中 IW 处理叶绿素 a 含量和叶绿素 b 含量均达到最高值，与上述研究一致，说明在同一 CO_2 浓度条件下，采用 CO_2 加气灌溉施肥方式对‘弗雷无核’叶绿素含量的增效最高。同时有研究表明叶绿素 a/b 提高，可以促进植物生物量及产量形成[27]。本研究中，CO_2 加气灌溉施肥处理叶绿素 a/b 显著高于其它处理。说明 CO_2 加气灌溉施肥方式对植物叶片叶绿素 a 含量提升效果优于叶绿素 b，可以有效提高叶片对光能的吸收和转化能力。类胡萝卜素作为光合色素中的辅助色素，主要功能为吸收和传递光能，对叶绿素也有一定的保护作用。马冲

等[28]研究发现高浓度 CO_2 可以有效提高 C3 植物的类胡萝卜素含量。同时也有研究发现,加气灌溉可以有效提高植物叶片中的类胡萝卜素含量[29]。本研究中,2 种施肥方式的葡萄叶片类胡萝卜素含量在同一灌水周期内均显著高于 CK 处理,但 2 种施肥方式之间没有显著差异,说明 CO_2 加气灌溉施肥方式对'弗雷无核'叶片类胡萝卜素含量的提升效果不明显。

3.2 不同 CO_2 施肥方式对葡萄叶片光合特征的影响

光合作用是植物生长发育过程中至关重要的一环。CO_2 作为光合作用的重要底物之一,其浓度变化也直接影响植物光合能力。净光合速率是光合作用的一个重要反映[30]。净光合速率受气孔导度、光合色素含量及光合反应相关酶活性等多种因子的共同调控[31]。LIU 等[32]研究发现温室内增施 CO_2 提高了植物净光合速率和水分利用效率。BARAM 等[33]对生菜叶片光合指标的研究表明,良好的根际通气条件可以提高净光合速率、气孔导度和水分利用效率。刘永晨等[34]研究发现,土壤通气可以显著提高甘薯光合作用,改善根区透气性,提高土壤氧气含量,对促进根系生长、提高叶片光合速率具有重要意义。本试验中,在同一 CO_2 浓度条件下,IW 处理净光合速率和水分利用效率在同一灌水周期内的提升效果高于 TW 处理,说明采用 CO_2 加气灌溉施肥方式相比于传统施肥方式效果更好,这可能是因为 CO_2 加气灌溉施肥优化了根区土壤通气状况。叶片气孔是植物进行气体交换的主要场所。气孔导度表示植物气孔的张开程度,影响植物蒸腾作用、光合作用和呼吸作用,不断为植物体水分、养分的吸收转化提供动力[35]。圣倩倩等[36]研究发现,在高浓度 CO_2 条件下,植物可以获得较高的光合速率,但气孔导度则处于较低状态。杨爱峥等[37]同样发现,在 CO_2 浓度倍增条件下,藜麦净光合速率和气孔导度呈显著负相关。本研究中,2 种施肥方式的净光合速率与气孔导度、蒸腾速率均呈极显著负相关,这可能是因为高浓度 CO_2 使叶片胞间 CO_2 浓度迅速升高,进而导致气孔导度降低,但细胞间隙和叶绿体中的 CO_2 存在浓度差,这种梯度差会增加植物对 CO_2 的摄取,进而提高 CO_2 同化效率,最终促进了净光合速率的提升。同时本研究还发现,IW 处理较 TW 处理葡萄叶片气孔导度在同一灌水周期内均有一定提升,表明 CO_2 加气灌溉施肥方式可以缓解高浓度 CO_2 对葡萄叶片气孔导度的抑制。温室内植物光合特征还会受到根系活动的影响。BOUMA 等[38]通过根际长期和短期注入 CO_2 方式研究根区 CO_2 浓度升高对植物生长和根系呼吸的影响,结果表明根区 CO_2 浓度短期升高可以提高植物光合作用,并且促进根系呼吸。马金明[39]研究发现,适度提高根区 CO_2 浓度(2000 μmol/mol)对植物根系呼吸无显著影响。本研究中 CO_2 气体迅速经过根区土壤后直接逸散到空气中,最终作用于植物叶片等器官,并不会长期作用于植物根系。

3.3 不同 CO_2 施肥方式对葡萄叶片光响应特征曲线和 CO_2 响应特征曲线的影响

光响应曲线和 CO_2 响应曲线可以反映植物在不同光照和不同 CO_2 浓度下的潜在光合能力[40]。本试验中对光响应值和 CO_2 响应值进行拟合的相关系数较高,能很好地反映不同施肥方式处理对不同光照条件和不同 CO_2 浓度下的净光合速率变化。AQE 反映植物光合作用对光能的利用效率[41],本试验中,2 种施肥方式处理 AQE 均显著高于 CK 处理,但 TW 和 IW 处理之间差异不显著,说明适当提高 CO_2 浓度可增大'弗雷无核'最大净光合速率潜能,并对施肥方式的限制较小,同时本试验中 IW 处理 Pn_{max} 显著高于其余处理,这与前者结果一致。2 种施肥方式 LSP 均显著高于 CK 处理,其中 IW 处理 LSP 最大,说明采用 CO_2 加气灌溉施肥方式对'弗雷无核'LSP 的增效最佳,使植株能够适应更宽广的光强范围,更大的光合能力和光能捕获能力。LCP 反映植物对弱光的耐受能力[42],本试验中 2 种施肥方式处理 LCP 均显著高于 CK 处理,其中以 IW 处理 LCP 最低,说明 CO_2 加气灌溉施肥方式可以有效增强'弗雷无核'对强光和弱光的耐受能力。

V_{cmax} 和 J_{max} 可以反映植物光合能力[43]。本试验中 2 种施肥方式处理 V_{cmax} 和 J_{max} 均显著高于 CK 对照,且 2 种处理之间均差异不显著,说明增施 CO_2 可以提高'弗雷无核'最大羧化效率和最大电子传递速率,且不受施肥方式所影响。最大光合能力(Maximum photosynthetic capacity, A_{max})反映植物叶片最大光合潜力[44],本试验中 2 种处理均显著高于 CK,说明适当提高 CO_2 浓度能够显著增加'弗雷无核'光和潜能,而且 2 种施肥方式处理对光合能力所增加的幅度也不相同,以 IW 处理增加幅度最大,这表明了在同一 CO_2 浓度条件下,CO_2 加气灌溉施肥方式对'弗雷无核' A_{max} 的促进效果最佳。光呼吸速率(Photorespiration rate, Rp)是揭示植物细胞呼吸作用强度的指标[45],本试验中,各处理 Rp 之间差异不显著,说明不同 CO_2 施加方式对'弗雷无核' Rp 无显著影响或影响较小。同时本研究中 IW 处理叶片 CSP 最大,说明 CO_2 加气灌溉施肥方式使'弗雷无核'能够适应更宽广的 CO_2 浓度范围,具有更大的吸收利用 CO_2 能力。

3.4 不同 CO_2 施肥方式对葡萄叶片抗氧化酶及 Rubisco 活性的影响

随着生育进程推进，葡萄会逐渐衰老，光合能力下降严重影响葡萄的可持续发展。活性氧积累被认为是导致植物光合系统损伤的关键因素[46]。植物细胞中的抗氧化酶，如 SOD、POD 和 CAT 等在防御细胞过氧化反应中扮演至关重要的角色，它们能够有效清除体内过量的活性氧，这对于植物避免氧化损伤至关重要。叶片衰老是植株老化的直观表现之一，这一过程与根系生长状况密切相关，根区受到低氧胁迫明显抑制了植物地上部分的生长发育[47]。当根部氧气含量低于植物生长所需含量时，根系呼吸与代谢活动将会受阻，进一步导致根系功能部分受损，继而影响植株地上部分的功能并加速衰老过程[48]。随着叶片衰老的进程，植物体内抗氧化酶活性逐渐下降，清除活性氧能力减弱，活性氧积累导致膜脂过氧化，进一步加剧叶片衰老过程[49]。郭益昌等[50]研究发现，长期通气有效减缓了雷竹叶片内 4 种酶活性下降速度，从而延缓了衰老。本研究中，2 种施肥方式葡萄叶片 SOD、POD 和 CAT 活性与 CK 处理相比均有不同程度提高，其中 IW 处理的 3 种酶活性均最高，说明采用 CO_2 加气灌溉施肥方式可以有效提高‘弗雷无核’抗氧化酶活性，能及时清除细胞内产生的活性氧以降低伤害，从而延缓衰老，促进果园可持续经营。Rubisco 作为光合作用 C3 碳反应中最重要的羧化酶，其活性直接反映了植物光合碳同化效率[51]。本研究中，IW 处理叶片 Rubisco 活性显著高于其它处理，说明采用 CO_2 加气灌溉施肥方式对 Rubisco 活性提升效果最好。

3.5 不同 CO_2 施肥方式对葡萄产量的影响

增施 CO_2 对植物果实产量有明显的增产作用[52]，高宇[53]在研究不同 CO_2 浓度对黄瓜产量和经济效益影响发现，经过 CO_2 加富处理后白根黄瓜产量显著提高。也有类似研究发现，经过 CO_2 加富处理番茄与未经 CO_2 加富处理的对照相比，单果质量增高 25 g，每公顷产量提高 11%[54]。本试验发现 CO_2 浓度升高显著提高了葡萄单粒质量和产量，其中以 IW 处理增幅最高，TW 和 IW 处理产量较 CK 处理分别高 2 409.74、3 553.77 kg/hm^2。CO_2 作为植物光合作用重要原料之一，其浓度变化直接影响光合产物合成，进而影响植物干物质积累，最终影响产量形成[55-56]。本研究结果表明，果实产量与叶片净光合速率、水分利用效率、光合色素含量和 Rubisco 活性之间呈极显著正相关，与叶片抗氧化酶活性呈显著正相关。说明光合上调可以有效促进‘弗雷无核’葡萄果实产量形成，而抗氧化能力提升则有助于避免葡萄的严重减产。植物叶片 Rubisco 活性主要反映 Rubp 羧化效率，其活性变化会直接影响植物固碳羧化能力进而影响果实产量形成[57]，结合本研究中 Rubisco 活性与产量相关性可知，Rubisco 活性上升通过提高葡萄碳同化效率进而促进果实产量形成。限于研究内容，本文只针对地上部分光合性能及果实产量、品质等进行了比较，关于采用 CO_2 加气灌溉施肥方式增施 CO_2 对根际环境的影响尚需进一步研究。

4 结论

（1）2 种 CO_2 施肥方式均能有效提高设施温室内 CO_2 浓度，其中采用 CO_2 加气灌溉施肥方式进行施气更加均匀，拥有更高稳定性，且实际提升的 CO_2 浓度更高。

（2）CO_2 加气灌溉施肥方式在同一灌水周期内明显提高了设施葡萄叶片光合色素含量、净光合速率和水分利用效率，缓解了气孔导度和蒸腾速率的下降趋势，增强了葡萄对干旱等逆境的抗性。CO_2 加气灌溉施肥方式也促进了设施葡萄光饱和点、CO_2 饱和点、Rubisco 活性等光合能力提升。

（3）设施温室内 2 种 CO_2 施肥方式均显著促进了葡萄增产以及叶片抗氧化酶活性提升，有效缓解了葡萄衰老进程，并且光合作用和抗氧化酶活性增强与葡萄增产呈正相关，其中 CO_2 加气灌溉施肥方式处理葡萄产量最高，为 13 875.61 kg/hm^2。在设施生产中，与传统施肥方式相比采用 CO_2 加气灌溉施肥方式增施 CO_2 对设施葡萄增产的提升效果更佳。本研究为未来设施生产中数字农业条件下实现碳中和绿色可持续发展提供了理论依据。

参 考 文 献

[1] 许奇志，邓朝军，蒋际谋，等. 避雨设施葡萄对套种枇杷生长与结果的影响[J]. 果树学报，2023，40(10)：2149－2159.
XU Qizhi，DENG Chaojun，JIANG Jimou，et al. Effects of grapes in shelter facilities on tree growth and fruiting of inter planted loquat[J]. Journal of Fruit Trees，2023，40(10)：2149－2159.（in Chinese）

[2] NASEER M，PERSSON T，RIGHINI I，et al. Bio-economic evaluation of greenhouse designs for seasonal tomato production in Norway[J]. Biosystems Engineering，2021，212：413－430.

[3] FOX J A，ADRIAANSE P，STACEY N T. Greenhouse energy management：the thermal interaction of greenhouses with the

ground[J]. Journal of Cleaner Production, 2019, 235: 288 – 296.

[4] GAMAGE D, THOMPSON M, SUTHERLAND M, et al. New insights into the cellular mechanisms of plant growth at elevated atmospheric carbon dioxide concentration[J]. Plant Cell and Environment, 2018, 41(6): 1233 – 1246.

[5] 万华琴, 辜旭, 何红梅, 等. 沼液中 HCO_3^- 对水稻生长的类 CO_2 施肥效应[J]. 中国农业科学, 2022, 55(22): 4445 – 4457.
WAN Huaqin, GU Xu, HE Hongmei, et al. Effect of CO_2 like fertilization on rice growth by HCO_3^- in biogas slurry[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2022, 55(22): 4445 – 4457. (in Chinese)

[6] DRUTA A. Effect of long term exposure to high CO_2 concentrations on photosynthetic characteristics of *Prunus avium* L. plants [J]. Photosynthetica, 2001, 39(2): 289 – 297.

[7] 王顺才, 呼丽萍, 王晨冰. 温室甜樱桃‘早大果’光合作用与生理生态因子的关系[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2014, 42(9): 104 – 112.
WANG Shuncai, HU Liping, WANG Chenbing. Relationship between photosynthesis and physio-ecological factors of sweet cherry ‘Крупноплодная’ in greenhouse[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2014, 42(9): 104 – 112. (in Chinese)

[8] GAO B, HU S, JING L, et al. Alterations in source-sink relations affect rice yield response to elevated CO_2: a free-air CO_2 enrichment study[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 700159.

[9] WOHLFAHRT Y, KRUEGER K, PAPSDORF D, et al. Grapevine leaf physiology and morphological characteristics to elevated CO_2 in the Vineyard FACE (free air carbon dioxide enrichment) experiment[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1085878.

[10] WUJESKA-KLAUSE A, CROUS K Y, GHANNOUM O, et al. Lower photorespiration in elevated CO_2 reduces leaf N concentrations in mature Eucalyptus trees in the field[J]. Global Change Biology, 2019, 25(4): 1282 – 1295.

[11] KAHN C, TITTMANN S, HILBERT G, et al. VineyardFACE: investigation of a moderate (+20%) increase of ambient CO_2 concentration on berry ripening dynamics and fruit composition of Cabernet-Sauvignon[J]. Oeno One, 2022, 56(2): 193 – 204.

[12] CHOAB N, ALLOUHI A, EL MAAKOUL A, et al. Review on greenhouse microclimate and application: design parameters, thermal modeling and simulation, climate controlling technologies[J]. Solar Energy, 2019, 191: 109 – 137.

[13] DODDRELL N H, LAWSON T, RAINES C A, et al. Feeding the world: impacts of elevated CO_2 on nutrient content of greenhouse grown fruit crops and options for future yield gains[J]. Horticulture Research, 2023, 10(4): uhad026.

[14] LI Y, ZHANG P, SHENG W, et al. Securing maize reproductive success under drought stress by harnessing CO_2 fertilization for greater productivity[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1221095.

[15] 袁宏霞, 孙胜, 张振花, 等. 日光温室 CO_2 加富对番茄叶片光合特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(7): 136 – 139.
YUAN Hongxia, SUN Sheng, ZHANG Zhenhua, et al. The effect of CO_2 enrichment in solar greenhouses on the photosynthetic characteristics of tomato leaves[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2018, 46(7): 136 – 139. (in Chinese)

[16] DONG J, GRUDA N, LAM S K, et al. Effects of elevated CO_2 on nutritional quality of vegetables: a review[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 924.

[17] ANDREAN A F, REZENDE R, WENNECK G S, et al. Air over irrigation system benefits qualitative production of cantaloupe melon in a protected environment[J]. Fruits, 2022, 77(5): 1 – 7.

[18] MVONDO-SHE M A, MASHILO J, GATABAZI A, et al. Exogenous silicon application improves chilling injury tolerance and photosynthetic performance of citrus[J]. Agronomy, 2024, 14(1): 139.

[19] HAN X, JING Y, XU C, et al. Root-zone CO_2 concentration affects partitioning and assimilation of carbon in oriental melon seedlings[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(18): 10694.

[20] 孙亚楠, 段琳博, 钟华昱, 等. 温室气体排放与番茄产量对水肥气耦合的响应机制研究[J]. 农业机械学报, 2024, 55(5): 312 – 322.
SUN Ya'nan, DUAN Linbo, ZHONG Huayu, et al. Response mechanism of soil greenhouse gas emission and yield of greenhouse tomato to water-fertilizer-air coupling[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2024, 55(5): 312 – 322. (in Chinese)

[21] CAKMAK I, MARSCHNER H. Magnesium-deficiency and high light-intensity enhance activities of superoxide-dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione-reductase in bean-leaves[J]. Plant Physiology, 1992, 98(4): 1222 – 1227.

[22] SUGANAMI M, SUZUKI Y, TAZOE Y, et al. Co-overproducing Rubisco and Rubisco activase enhances photosynthesis in the optimal temperature range in rice[J]. Plant Physiology, 2021, 185(1): 108 – 119.

[23] 叶子飘. 光合作用对光和 CO_2 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727 – 740.
YE Zipiao. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO_2[J]. Journal of Plant Ecology, 2010, 34(6): 727 – 740. (in Chinese)

[24] 袁嫚嫚, 朱建国, 刘刚, 等. 粳稻生育后期剑叶光合日变化和光合色素对大气 CO_2 浓度和温度升高的响应——FACE 研究[J]. 应用生态学报, 2018, 29(1): 167 – 175.
YUAN Manman, ZHU Jianguo, LIU Gang, et al. Responses of diurnal variation of flag-leaf photosynthesis and photosynthetic pigment content to elevated atmospheric CO_2 concentration and temperature of Japonica rice during late growth stage: a FACE

study[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(1): 167 – 175. (in Chinese)

[25] GARDNER A, ELLSWORTH D S, PRITCHARD J, et al. Are chlorophyll concentrations and nitrogen across the vertical canopy profile affected by elevated CO_2 in mature quercus trees? [J]. Trees-Structure and Function, 2022, 36(6): 1797 – 1809.

[26] 沈维, 胡德勇, 姚帮松, 等. 土壤耕作层 O_2 含量对黄瓜各生育期根系生长特性的影响[J]. 中国农业大学学报, 2017, 22(5): 49 – 56.
SHEN Wei, HU Deyong, YAO Bangsong, et al. The effect of soil cultivation layer O_2 content on the root growth characteristics of cucumber at different growth stages[J]. Journal of China Agricultural University, 2017, 22(5): 49 – 56. (in Chinese)

[27] SIMKIN A J, KAPOOR L, DOSS C G P, et al. The role of photosynthesis related pigments in light harvesting, photoprotection and enhancement of photosynthetic yield in planta[J]. Photosynthesis Research, 2022, 152(1): 23 – 42.

[28] 马冲, 马亚平, 冯学瑞, 等. CO_2 浓度升高对宁夏枸杞不同器官中生物活性物质含量的影响[J]. 西北农业学报, 2024, 33(3): 521 – 531.
MA Chong, MA Yaping, FENG Xuerui, et al. Effect of increasing CO_2 concent of bioactive substances in different organs of *Lycium barbarum* L.[J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2024, 33(3): 521 – 531. (in Chinese)

[29] SURABHI S, PANDE V, PANDEY V. Ethylenediurea (EDU) mediated protection from ambient ozone-induced oxidative stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) under a high CO_2 environment[J]. Atmospheric Pollution Research, 2022, 13(8): 101503.

[30] CHEN C, ZHANG Y, FENG Z, et al. Photosynthetic physiological response of *Porphyra yezoensis* to light change at different CO_2 concentrations[J]. Water, 2023, 15(4): 781.

[31] 裴书瑶, 曹红霞, 张泽宇, 等. 盆栽番茄对 NaCl 和 Na_2SO_4 微咸水灌溉的生理响应[J]. 中国农业科学, 2024, 57(3): 570 – 583.
PEI Shuyao, CAO Hongxia, ZHANG Zeyu, et al. Physiological response of potted tomatoes to NaCl and Na_2SO_4 brackish water irrigation[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2024, 57(3): 570 – 583. (in Chinese)

[32] LIU X, ZHANG H, WANG J, et al. Increased CO_2 concentrations increasing water use efficiency and improvement PS Ⅱ function of mulberry seedling leaves under drought stress[J]. Journal of Plant Interactions, 2019, 14(1): 213 – 223.

[33] BARAM S, WEINSTEIN M, EVANS J F, et al. Drip irrigation with nanobubble oxygenated treated wastewater improves soil aeration[J]. Scientia Horticulturae, 2022, 291: 110550.

[34] 刘永晨, 司成成, 柳洪鹃, 等. 改善土壤通气性促进甘薯源库间光合产物运转的原因解析[J]. 作物学报, 2020, 46(3): 462 – 471.
LIU Yongchen, SI Chengcheng, LIU Hongjuan, et al. Reason exploration for soil aeration promoting photosynthate transportation between sink and source in sweet potato[J]. Acta Agronomica Sinica, 2020, 46(3): 462 – 471. (in Chinese)

[35] KIRSCHBAUM M U F, MCMILLAN A M S. Warming and elevated CO_2 have opposing influences on transpiration. Which is more important? [J]. Current Forestry Reports, 2018, 4(2): 51 – 71.

[36] 圣倩倩, 高顺, 顾舒文, 等. CO_2 浓度升高对植物生理生化影响的研究进展[J]. 西部林业科学, 2021, 50(3): 171 – 176.
SHENG Qianqian, GAO Shun, GU Shuwen, et al. Research progress on physiological and biochemical effects of elevated CO_2 concentration on plants[J]. Journal of West China Forestry Science, 2021, 50(3): 171 – 176. (in Chinese)

[37] 杨爱峥, 李志磊, 付强, 等. CO_2 浓度倍增和土壤盐胁迫对藜麦生理特征及产量的影响[J]. 农业工程学报, 2021, 37(4): 181 – 187.
YANG Aizheng, LI Zhilei, FU Qiang, et al. Effects of elevated atmospheric CO_2 on physiological characteristics and yield of quinoa to salinity stress[J]. Transactions of the CSAE, 2021, 37(4): 181 – 187. (in Chinese)

[38] BOUMA T J, NIELSEN K L, EISSENSTAT D M, et al. Soil CO_2 concentration does not affect growth or root respiration in bean or citrus[J]. Plant Cell and Environment, 1997, 20(12): 1495 – 1505.

[39] 马金明. 根际 CO_2 浓度升高对网纹甜瓜光合生理及果实糖代谢的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017.
MA Jinming. Effect of root-zone CO_2 enrichment on photosynthetic physiology and sugar metabolism in fruit of netted muskmelon[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2017. (in Chinese)

[40] 张军华, 陈丹艳, 卢有琦, 等. 基于碳同化的群体光合速率测量系统设计与试验[J]. 农业机械学报, 2022, 53(3): 357 – 367.
ZHANG Junhua, CHEN Danyan, LU Youqi, et al. Carbon assimilation-based plant population photosynthetic rate measurement system[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2022, 53(3): 357 – 367. (in Chinese)

[41] HUANG H, CUI P, LU G, et al. Photosynthetic and antioxidant responses of *Gymnocarpos przewalskii* to simulated rainfall changes[J]. Forests, 2023, 14(4): 789.

[42] LUBIN C, JIWU C, JIA L, et al. Effects of drought stress on the leaf photosynthetic characteristics of polygonatum cyrtonema [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2023, 43(4): 638 – 647.

[43] LU X, CROFT H, CHEN J. M, et al. Estimating photosynthetic capacity from optimized Rubisco-chlorophyll relationships among vegetation types and under global change[J]. Environmental Research Letters, 2022, 17(1): 014028.

[44] OFORI-AMANFO K K, KLEM K, VESELA B, et al. Interactive effect of elevated CO_2 and reduced summer precipitation on photosynthesis is species-specific: the case study with soil-planted norway spruce and sessile oak in a mountainous forest plot [J]. Forests, 2021, 12(1): 42.

[45] KHAN I, ZAFAR H, CHATTHA M U, et al. Seed priming with different agents mitigate alkalinity induced oxidative damage and improves maize growth[J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2022, 50(1): 12615.

[46] MA J, WANG P. Effects of rising atmospheric CO_2 levels on physiological response of cyanobacteria and cyanobacterial bloom development: a review[J]. Science of the Total Environment, 2021, 754: 141889.

[47] MUSHTAQ N, IQBAL S, HAYAT F, et al. Melatonin in micro-tom tomato: improved drought tolerance via the regulation of the photosynthetic apparatus, membrane stability, osmoprotectants, and root system[J]. Life, 2022, 12(11): 1922.

[48] 张溪荷. 冬小麦拔节期低温对叶片光合和衰老特性及产量的影响[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2016.
ZHANG Xihe. Effects of frost injury in jointing stages on photosynthetic, caducity characteristics and yield structure of four winter wheat cultivars[D]. Nanjing: Nanjing University of Information Technology, 2016. (in Chinese)

[49] 钟淑芳, 钟明慧, 刘子晗, 等. 硼对铝胁迫下杉木生长、生理和光合特性的影响[J]. 安徽农业大学学报, 2024, 51(1): 1-9.
ZHONG Shufang, ZHONG Minghui, LIU Zihan, et al. The effects of boron on the growth, physiology, and photosynthetic characteristics of Chinese fir under aluminum stress[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2024, 51(1): 1-9. (in Chinese)

[50] 郭益昌, 庄舜尧, 胡昱彦, 等. 埋管通气对雷竹林土壤氧气体积分数的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2020, 37(1): 69-75.
GUO Yichang, ZHUANG Shunyao, HU Yuyan, et al. Soil oxygen content of *Phyllostachys violascens* with pipe-buried aeration [J] Journal of Zhejiang A&F University, 2020, 37(1): 69-75. (in Chinese)

[51] SAKODA K, YAMAMOTO A, ISHIKAWA C, et al. Effects of introduction of sorghum RbcS with rice RbcS knockdown by RNAi on photosynthetic activity and dry weight in rice[J]. Plant Production Science, 2021, 24(3): 346-353.

[52] MARKOVIC S M, ZIVANCEV D, HORVAT D, et al. Correlation of elongation factor 1A accumulation with photosynthetic pigment content and yield in winter wheat varieties under heat stress conditions[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 166: 572-581.

[53] 高宇. 温室 CO_2 施肥对黄瓜嫁接植株和自根植株生长生理特性及产量的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2018.
GAO Yu. Effects of CO_2 fertilization on growth physiological characteristics and yield of grafted cucumber and self cultivating plants in greenhouse[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2018. (in Chinese)

[54] 魏秀翠, 杨金明, 廖开志, 等. 温室番茄增施二氧化碳气肥试验示范小结[J]. 上海蔬菜, 2008(2): 72.

[55] ZHANG W, LI Y, XU Y, et al. Alternate drip irrigation with moderate nitrogen fertilization improved photosynthetic performance and fruit quality of cucumber in solar greenhouse[J]. Scientia Horticulturae, 2023, 308: 111579.

[56] PENG X, WANG B, WANG X, et al. Effects of different colored light-quality selective plastic films on growth, photosynthetic abilities, and fruit qualities of strawberry[J]. Horticultural Science & Technology, 2020, 38(4): 462.

[57] TANAMBELL H, DANIELSEN M, DEVOLD T G, et al. In vitro protein digestibility of RuBisCO from alfalfa obtained from different processing histories: insights from free N-terminal and mass spectrometry study[J]. Food Chemistry, 2024, 434: 137301.