

# 番茄对二氧化碳浓度增加的反应

杜振宇 周健民 段增强 王火焰

(土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所) 南京 210008)

**摘要** 本文综述了生长环境和根系介质  $\text{CO}_2$  浓度增加对番茄生长发育、产量、品质和生理反应的效应, 以及环境因素与  $\text{CO}_2$  相互作用对番茄的影响。 $\text{CO}_2$  浓度增加可以促进番茄生长, 提高产量和品质; 可以促进光合作用、抑制呼吸, 降低蒸腾, 减轻病虫害发生。环境因素可以影响番茄对  $\text{CO}_2$  的反应。今后应重点加强  $\text{CO}_2$  浓度增加条件下番茄养分吸收特性的研究。

**关键词** 番茄;  $\text{CO}_2$ ; 浓度增加; 反应

**中图分类号** S633.301

$\text{CO}_2$  是植物光合作用的原料。近几十年来, 在设施园艺栽培中, 提高  $\text{CO}_2$  浓度已被广泛用作促进园艺作物生长和产量提高的一项有效措施<sup>[1,2]</sup>, 施用的  $\text{CO}_2$  有 40 % 左右可被番茄吸收利用<sup>[3]</sup>。在国外, 从 70 年代就利用温室、人工气候箱等封闭或半封闭的环境条件来进行增施  $\text{CO}_2$  对植物生长的研究, 内容主要集中在  $\text{CO}_2$  对产量形成和生理指标的影响, 以及环境因素与作物利用  $\text{CO}_2$  的关系。作为全球种植最广泛、消费量最多的蔬菜作物之一的番茄, 探讨  $\text{CO}_2$  增加对其的影响效应具有重要意义, 国内外专家学者围绕  $\text{CO}_2$  浓度增加对番茄的作用机理和应用效果进行了较深入而系统的研究, 本文对其研究结果进行综述。

## 1 二氧化碳浓度增加对番茄生长和产量的影响

### 1.1 $\text{CO}_2$ 浓度增加对番茄生长发育的影响

增施  $\text{CO}_2$  可以增加番茄的生物量<sup>[2, 4, 5]</sup>和株高<sup>[6]</sup>, 但也有研究认为对番茄生长的影响作用较小或没有影响<sup>[7, 8]</sup>。

王兴民<sup>[9]</sup>指出, 大棚内育苗时增施  $\text{CO}_2$  (900  $\mu\text{L/L}$ ), 番茄的株高增加 22 %, 茎粗增加 8 %~11 %, 叶片数增加 13.4 %~22.0 %, 叶干重增加 40.3 %~43.0 %, 茎干重增加 42.9 %~51.2 %, 根干重增加 39.0 %~61.8 %, 净同化率增加 46.0 %~51.2 %。

番茄分别于子叶期、三叶期和五叶期开始施用  $\text{CO}_2$  (1000~1500  $\mu\text{L/L}$ ), 均显著促进了幼苗的生长, 在苗期结束时, 各处理的株高、茎粗、叶片数均高于对照, 干物重增加了 25.2 %~104.4 %, 以子叶期

开始施用效果最好<sup>[10]</sup>。魏珉等<sup>[11]</sup>研究了番茄苗期施用  $\text{CO}_2$  的壮苗效果, 发现温室冬季每天上午施用 3 h 的  $\text{CO}_2$  可以明显促进幼苗生长, 增加株高、茎粗、叶面积、鲜重和干重, 利于培育壮苗。 $\text{CO}_2$  浓度 700  $\mu\text{L/L}$  和 1100  $\mu\text{L/L}$  处理分别使全株干物重增加 45.08 %和 79.01 %, 壮苗指数分别提高了 27.0%和 75.7%, 而且幼苗的比叶重和气孔密度增大, 根系活性增强。番茄播种后置于 700  $\mu\text{L/L}$   $\text{CO}_2$  浓度下 28 天, 与对照 (400  $\mu\text{L/L}$ ) 相比, 增加了全株干物重、各器官 (根、叶、茎) 干重和根冠比<sup>[12]</sup>。

Batal 等<sup>[13]</sup>指出,  $\text{CO}_2$  浓度从 330  $\mu\text{L/L}$  增加到 660  $\mu\text{L/L}$ , 少量增加了番茄幼苗的株高, 然而, 在  $\text{CO}_2$  浓度 660  $\mu\text{L/L}$  条件下较大幅度增加了叶数、叶重百分比、糖和淀粉的含量, 但叶绿素含量减少。Tripp 等<sup>[14]</sup>发现,  $\text{CO}_2$  浓度增加条件下叶片产生类似养分缺乏时的变形; 叶变形程度与产量正相关。叶片中元素只有 K 和 Mn 含量同变形程度相关。随变形程度增加叶中 K 含量下降。同一基因型品种, 叶面未喷施  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ , 番茄的叶变形程度显著增加, 叶片中 K 含量下降可导致在  $\text{CO}_2$  浓度增加时发生叶变形。生长期高浓度  $\text{CO}_2$  没有影响番茄叶伸展率和最后叶面积, 但是增加了单位面积叶鲜重<sup>[15]</sup>。

据 Yelle 等<sup>[16]</sup>报道, 施用  $\text{CO}_2$  2 周分别提高了两个番茄品种的相对生长率 18 %和 30 %。净同化率 (NAR) 和比叶重 (SLW) 在  $\text{CO}_2$  浓度增加时较高, 表明同化物积累在叶中作为“库存”而不是导致叶伸展。 $\text{CO}_2$  浓度增加可使 LMA (单位面积叶生物量) 增加 45 %<sup>[17]</sup>。

### 1.2 $\text{CO}_2$ 浓度增加对番茄产量的影响

CO<sub>2</sub>可以促进番茄等果菜类蔬菜花芽分化,降低雌花节位,提高雌花数目和座果率,加快果实的生长速度,提高番茄单果重,增加产量<sup>[16, 19~26]</sup>,尤其对前期产量效果明显(表1)。

表1 CO<sub>2</sub>浓度增加对番茄产量的影响  
Table 1 Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on yield of tomato

CO <sub>2</sub> 浓度 (i/L)	效应	增加率 (%)	备注
900	早期产量	84 ~ 95	Calvert <sup>[19]</sup>
900	产量	30	Calvert <sup>[19]</sup>
900	早期产量	15	Fierro 等 <sup>[20]</sup>
900	早期产量	80	Yelle 等 <sup>[16]</sup>
900	产量	22	Yelle 等 <sup>[16]</sup>
1200	鲜果产量	48	Li 等 <sup>[21]</sup>
650	产量	17	Kimball 等 <sup>[22]</sup>
1000	产量	48	Kimball 等 <sup>[22]</sup>
450; 525; 600; 675	平均产量	24	Reinert 等 <sup>[23]</sup>

Frydrych<sup>[18]</sup>的试验证明,CO<sub>2</sub>浓度1500 i/L时,不授粉番茄的产量与CO<sub>2</sub>浓度300 i/L时授粉番茄产量相当,具有与人工授粉相近的作用。高浓度CO<sub>2</sub>处理蔬菜作物的前期指数生长阶段,净同化率和叶面积扩展率较高,但随着处理时间的延长却有所降低,即叶龄增大对高浓度CO<sub>2</sub>表现相对不敏感。因此,CO<sub>2</sub>的增产作用主要表现在前期产量上。浓度为900 i/L的CO<sub>2</sub>使番茄前期产量增加80%,而总产量仅增加22%<sup>[16]</sup>。

## 2 二氧化碳浓度增加对番茄品质的影响

CO<sub>2</sub>浓度增加可以明显提高番茄外观品质,能使其内部营养成分含量提高,改善其营养品质。

Islam 等<sup>[27]</sup>对温室番茄从定植时增施700~800 i/L CO<sub>2</sub>,研究了CO<sub>2</sub>对不同成熟阶段果实品质的影响。结果表明,在番茄果实发育过程中施用CO<sub>2</sub>,促进了果实生长和着色并增加了维生素C含量,而对硬度没有显著的影响;CO<sub>2</sub>浓度增加处理降低了番茄果实草酸、柠檬酸和苹果酸含量,增加了糖(果糖、葡萄糖和蔗糖)的含量和相关酶(蔗糖合成酶、蔗糖磷酸酶)的活性。Madsen<sup>[28]</sup>的研究也证实,增施CO<sub>2</sub>的番茄果实葡萄糖和果糖含量增加,可滴定酸含量降低,糖酸比提高,果实风味增加。在采收前增施1000 i/L CO<sub>2</sub>也同样增加了番茄果实中糖的含量,然而降低了N、P、K含量,Ca、Mg和S的含量没有变化<sup>[29]</sup>。

## 3 二氧化碳浓度增加对番茄生理反应的影响

高浓度的CO<sub>2</sub>促进了番茄的光合作用,抑制了

呼吸作用<sup>[30]</sup>,提高了净同化率<sup>[31]</sup>,叶片光合速率明显增加<sup>[32, 33]</sup>,这是由于CO<sub>2</sub>浓度增加提高了CO<sub>2</sub>在同O<sub>2</sub>竞争Rubisco(双磷酸酮糖羧化加氧酶)活性部位中的优势<sup>[34]</sup>。

Khavari-nejad<sup>[31]</sup>报道,短期CO<sub>2</sub>浓度增加下,番茄净同化率增加了58%,叶面积和干物重(不包括根)略有增加,鲜重没受较大影响。气孔开度提高,但随时间延长,气孔开度增加率下降。Li 等<sup>[35]</sup>的研究表明,CO<sub>2</sub>浓度增加较大幅度提高了生长早期(移植后3周)番茄叶的净光合速率,量子产量效率(ΔF/Fm)略有下降,没有出现光合适应征兆。移植10周后,明显出现光合适应现象,CO<sub>2</sub>浓度增加强烈抑制了番茄叶片的净光合速率、光合能力和羧化效率,伴有羧化效率、Rubisco活性、PSII量子产量降低和叶中可溶糖含量提高。

处于长期高浓度CO<sub>2</sub>环境下,番茄的光合效率会下降<sup>[36]</sup>,从而减小了CO<sub>2</sub>施肥的效果。Yelle 等<sup>[37]</sup>指出,当番茄发育成熟后,CO<sub>2</sub>浓度增加对光合速率和相对生长率的促进作用将难以保持,出现光合适应现象。CO<sub>2</sub>浓度增加1周时,第5叶的光合速率比对照提高37%,随后光合速率下降,第8周时仅比对照高出6%。

植物生理学家围绕这一光合适应现象开展了大量的研究工作,然而到现在也没有完全解释清楚其中的机理。

Yelle 等<sup>[16]</sup>指出,C交换率(CER)在前几周增加,随后由于适应而下降。不同时间下叶细胞内部CO<sub>2</sub>浓度相对稳定,表明高浓度CO<sub>2</sub>下气孔导度下降不能解释光合速率降低的现象。第5叶和第9叶在高浓度CO<sub>2</sub>下具有相同的反应,因此光合驯化不完全是由于组织的老化。处理10周后,第5叶仅处于高浓度CO<sub>2</sub>下10天,在试验中表现出最大适应性。因此得出结论:决定光合驯化不取决于叶组织的新老,而在于整株持续处于高浓度CO<sub>2</sub>条件下。

Madsen<sup>[38]</sup>认为,高浓度CO<sub>2</sub>下植物光合效率的下降是由于叶片淀粉积累的原因。然而,Yelle<sup>[37]</sup>等的研究发现,番茄叶片淀粉和糖的积累以及叶绿体超微结构的微小变化不能充分解释光合适应现象。Rubisco是植物体内调节光合作用C同化的主要酶,Vu 等<sup>[39]</sup>认为,Rubisco在CO<sub>2</sub>浓度增加条件下活性出现下降是产生光合适应现象的原因,Yelle 等<sup>[40]</sup>的研究也支持这一观点,并认为Rubisco活性的下降是由于酶含量降低的缘故。Besford 等<sup>[15]</sup>的试验发现,CO<sub>2</sub>浓度增加时,当番茄叶片完全展开时,

Rubisco 蛋白数量和光饱和点光合速率只是对照的一半,认为 Rubisco 蛋白数量减少可能是光合速率迅速下降的主要原因。

CO<sub>2</sub> 浓度升高时,番茄的蒸腾速率降低<sup>[33]</sup>,水分利用率增加<sup>[41]</sup>,一般认为是气孔开度和气孔导度减小,叶片气孔阻力增大的原因。然而也有 CO<sub>2</sub> 浓度升高时气孔开度反而增加的报道<sup>[31]</sup>。

Woodrow 等<sup>[42]</sup>的试验发现,长期和短期 CO<sub>2</sub> 浓度增加均促进了番茄叶组织释放 C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>,长期浓度增加时的诱导效率较高。这方面的研究目前还很少。

## 4 二氧化碳对番茄病虫害的抑制或减轻作用

关于施 CO<sub>2</sub> 与番茄病虫害发生规律之间关系的报道很少,CO<sub>2</sub> 浓度增加能使叶片光合速率提高,植株体内糖分积累增加,提高了植株的抗病能力,有抑制或减轻病害发生的效应。番茄施用 900  $\mu$ L/L CO<sub>2</sub> 后,蕨叶病毒发病率降低 32%,病情指数下降 50%<sup>[9]</sup>。Jwa<sup>[43]</sup>指出,在高浓度 CO<sub>2</sub> 下番茄对根腐病有一定的忍受能力,原因可能在于 CO<sub>2</sub> 影响了与发病相关蛋白 mRNAs 的转录或蛋白质翻译后的表达,也可能是受光合作用增加和水分利用率提高的影响。Tripp 等<sup>[44]</sup>试验发现,生长于 1000  $\mu$ L/L CO<sub>2</sub> 浓度下的温室番茄白粉虱发生数量明显减少,且数量多少与叶片 C/N 比及 C 含量负相关,与叶片 N 含量正相关。

## 5 二氧化碳与环境因素相互作用对番茄的影响

### 5.1 光照和温度

光照强度和气温昼夜变化会影响温室番茄产量对 CO<sub>2</sub> 浓度增加的反应<sup>[22]</sup>。在昼夜温差 9  $^{\circ}$ C 时施用 CO<sub>2</sub> 对果实生长的促进作用要大于昼夜温差 3  $^{\circ}$ C 时的效果,而且在温差 9  $^{\circ}$ C 时,施用 CO<sub>2</sub> 后,番茄没有出现在正常 CO<sub>2</sub> 浓度下单果重下降的现象<sup>[45]</sup>。Gent<sup>[45]</sup>还指出,当平均光照强度为 2.3 MJ/(m<sup>2</sup>·d)时,CO<sub>2</sub> 浓度增加条件下的番茄与对照相比,生长速率增加 15%,非结构性碳水化合物总量增加 27  $\mu$ g/g,可溶性碳水化合物增加 3  $\mu$ g/g。然而,当平均光照强度为 4.3 MJ/(m<sup>2</sup>·d),昼夜温度变动时,CO<sub>2</sub> 浓度增加没有促进番茄生长速率和碳水化合物的增加。光照和 CO<sub>2</sub> 都是通过番茄的光合作用来影响其生长,关于 CO<sub>2</sub> 与温度产生交互作用的机理目前还不是很清楚。

### 5.2 水分

当番茄灌水条件良好时,CO<sub>2</sub> 浓度增加对番茄的水分状况几乎没有什么影响。当停止灌溉 5 天时,高浓度 CO<sub>2</sub> (625  $\mu$ L/L) 下番茄叶片总水势和渗透势比低浓度 CO<sub>2</sub> (350  $\mu$ L/L) 条件下下降较快,这是由于高浓度 CO<sub>2</sub> 下气孔导度和蒸腾速率减小的原因。增加 CO<sub>2</sub> 浓度可以一定程度缓解干旱胁迫造成的叶片数和叶干重的下降,但没有明显影响枝条数、枝条重、茎干重和花蕾数<sup>[46]</sup>。因此,在生产上可以通过施用 CO<sub>2</sub> 提高番茄对干旱胁迫的抵抗能力。

### 5.3 臭氧(O<sub>3</sub>)和紫外线辐射(UV-B)

由于城市化和工业化的不断扩大,伴随着全球气候变化,预测对流层 O<sub>3</sub> 浓度会提高,不同于 CO<sub>2</sub> 浓度升高,O<sub>3</sub> 浓度升高会对作物的生理、生长和产量产生一定的负面影响<sup>[47]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度增加减轻了 O<sub>3</sub> 对不同生长时期番茄干物重的不良影响<sup>[26]</sup>,Hao 等<sup>[48]</sup>指出高浓度 O<sub>3</sub> 消除了 CO<sub>2</sub> 浓度增加对番茄光合的影响,CO<sub>2</sub> 同 O<sub>3</sub> 的这种交互作用可能是由气孔调节的<sup>[12]</sup>。在 CO<sub>2</sub> 浓度增加条件下,预先 UV-B 处理能缓解 O<sub>3</sub> 对光合的损害。CO<sub>2</sub> 和 UV-B 交互作用对茎干重影响明显。在 600  $\mu$ L/L CO<sub>2</sub> 下,高强度 UV-B 导致的损害更大<sup>[49]</sup>。通过以上研究,可以认为,CO<sub>2</sub> 与 O<sub>3</sub> 间对番茄的影响是一种负交互作用,而同 UV-B 会产生正交互影响作用。

### 5.4 盐胁迫

在盐胁迫和 CO<sub>2</sub> 浓度增加条件下,番茄光合能力下降较小,与 PS 量子产量参数(FV/Fm 和  $\Delta$ F/Fm)提高相关,但与 Rubisco 活性没有相关性<sup>[35]</sup>。Li 等<sup>[21]</sup>的试验结果表明,CO<sub>2</sub> 浓度未增加时,在盐水灌溉(电导 7 dsm<sup>-1</sup>)下番茄总生长速率减少至对照的 58%,鲜重减至 53%,然而,在 CO<sub>2</sub> 浓度增加时总干物质重没有因盐胁迫而下降。盐水灌溉(7 dsm<sup>-1</sup>)时 CO<sub>2</sub> 浓度增加使番茄产量提高了 48%,可溶性盐分总量、葡萄糖含量和酸度等保持不变,果实成熟提早了 10 天。说明 CO<sub>2</sub> 和微咸水配施可以生产出高品质番茄,并未给生产带来损失。可能的原因是,由于 CO<sub>2</sub> 浓度增加降低了番茄的蒸腾作用,导致对盐离子的吸收量减少。

## 6 根系介质二氧化碳(HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>)浓度增加对番茄的效应

从 19 世纪中叶开始人们就开展了富含 CO<sub>2</sub> 灌溉水的增产效果研究,一些试验证明有促进作物生长的作用,但也有的研究认为通过灌溉施用溶解态无机 C (DIC=CO<sub>2</sub>+HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) 没有增产作用或者存在

不良影响,总的说来可以产生显著的增产作用<sup>[50]</sup>。

van der Westhuizen 等<sup>[51]</sup>指出,施加 DIC (dissolved inorganic carbon)限制了植株根部 O<sub>2</sub> 的释放。他的另一个研究结果表明,相比对照 (360 μmol/mol CO<sub>2</sub> 浓度),在 pH 为 5.8 水培条件下,提高根际 CO<sub>2</sub> 浓度(5000 μmol/mol)使番茄对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的吸收量增加了 30%,而对 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 的吸收没有影响<sup>[52]</sup>。据 Bialczyk<sup>[53]</sup>报道,根部液体介质中增加 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 显著影响了番茄幼苗早期生长,这种影响取决于 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的浓度。增加 5.68 mmol HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 时番茄的生物量比对照增加了 179%。不同器官表现不同,增幅最大的是叶片,与叶面积的增加(176%)相关。当 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 增加到 22.72 mmol,总的增加趋势不变,但增加率下降。根系介质施加 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 条件下,根长和株高没有显著的变化,其他生长参数也与各器官生物产量相关。增加 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 影响了 N、K、Ca 等营养元素的吸收、分配和积累,但 P 的含量没有显著性变化。

在高温(日最高 37℃)和高强度光照(1500 μmol/(m<sup>2</sup>·s))条件下,根际 DIC 浓度升高使生长在对照和盐胁迫下的番茄植株的生物量提高了 2 倍。只有在高温或盐胁迫时,DIC 才能使生长在低于 1000 μmol/(m<sup>2</sup>·s)光照的植株的生长速率增加。在高光密度下,DIC 浓度增加条件下的番茄植株与对照相比,其光合速率和气孔导度都有所下降。对照和施加 DIC 处理的番茄向地上部输送 C 的传输速率分别为光合产物传输速率的 1% 和 10%,这种运输为植株地上部提供了一定的 C 源<sup>[54]</sup>。

## 7 讨论和展望

CO<sub>2</sub> 浓度增加能促进番茄的光合作用,抑制了光呼吸的 C 损失,增加了 C 通过卡尔文循环以碳水化合物形式转移到生长器官的量,从而改变其外部形态并提高产量,这属于光合作用增强的次生效应。番茄体内碳水化合物的提高,促进了可溶性固形物和糖分的积累变化,其外观品质、营养品质均得到改善。因此,在设施栽培生长中,可以适当增加生长环境中的 CO<sub>2</sub> 浓度来提高番茄的生产效益。为了提高番茄的 CO<sub>2</sub> 施用效果,在今后的研究中一方面可通过生理机制研究提出相应的技术措施,减轻或避免光合适应发生;另一方面从遗传学角度揭示适应机理,并通过选择和育种培育不易驯化基因型,也是可能的途径。

长期以来,以番茄为对象进行的 CO<sub>2</sub> 浓度增加的理论研究和生产应用,取得了很大的进展。但仍

有许多问题未得以阐明,例如光合适应现象,研究结果表现出较大的复杂性。关于 CO<sub>2</sub> 与环境因素相互作用对番茄的影响效应研究,多数集中在光照和温度,而很少涉及到营养元素。关于营养元素与 CO<sub>2</sub> 的交互作用,针对一些农作物已开展了部分研究<sup>[55~57]</sup>,但尚未见到针对番茄的研究。今后应重点研究 CO<sub>2</sub> 同 N、P、K 等营养元素之间的交互作用对番茄生长发育以及生理特性的影响,以及在 CO<sub>2</sub> 浓度增加下番茄的养分吸收规律的研究,揭示 CO<sub>2</sub> 浓度提高对番茄养分需求的影响,以便提出相应的水肥管理对策与措施。

## 参考文献

- 1 Mortensen L. Review: CO<sub>2</sub> enrichment in greenhouses: crop responses. *Sci. Hort.*, 1987, 33: 1 ~ 25
- 2 Wittwer SW, Robb W. Carbon dioxide enrichment of greenhouse atmospheres for food crop production. *Econ. Bot.*, 1964, 18: 34 ~ 56
- 3 Herbert ZE, Israel C, Rounick JS, Mordeckai Magaritz. Use of carbon isotopes to estimate incorporation of added CO<sub>2</sub> by greenhouse-grown tomato plants. *Plant Physiology*, 1984, 76: 1083 ~ 1085
- 4 Morgan JV. The influence of supplementary illumination and CO<sub>2</sub> enrichment on the growth, flowering and fruiting of the tomato. *Acta Horticulturae*, 1971, 22: 187 ~ 198
- 5 Hurd RG. Effects of CO<sub>2</sub>-enrichment on the growth of young tomato plants in low light. *Annals of Botany*, 1968, 32: 531 ~ 542
- 6 Madsen E. Effect of CO<sub>2</sub>-concentration on morphological, histological, cytological and physiological processes in tomato plants. State seed testing station, Lyngby, Denmark. 1976, 264
- 7 Marshall R. CO<sub>2</sub> does not help tomato propagation. *Grower*, 1964, 61: 812 ~ 815
- 8 Knecht GN, O'Leary JW. Increased tomato fruit development by carbon dioxide. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1974, 99: 241 ~ 216
- 9 王兴民. 蔬菜大棚栽培与 CO<sub>2</sub> 施肥. *北京农业*, 1990, (1): 28
- 10 王若菁. 番茄苗期 CO<sub>2</sub> 施用效果及施用适宜时期研究. *北方园艺*, 1991, 76 (8): 29 ~ 31
- 11 魏琨, 邢禹贤, 马红, 王秀峰, 李滨. 果菜苗期 CO<sub>2</sub> 施肥壮苗效果研究. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2000, 31 (2): 196 ~ 200
- 12 Olszyk DM, Wise C. Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> on rice and flacca tomato. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 1997, 66: 1 ~ 10

- 13 Batal KM, Smittle DA, Brewer HL. Growing short sturdy tomato seedlings to facilitate automated handling. *Applied agricultural research*, 1990, (1): 1 ~ 8
- 14 Tripp KE., Peet MM, Pharr DM, Willits DH, Nelson PV. CO<sub>2</sub>-enhanced yield and foliar deformation among tomato genotypes in elevated CO<sub>2</sub> environments. *Plant physiology*, 1991, 96 (3) : 713 ~ 719
- 15 Besford RT., Ludwig LJ., Withers AC. The greenhouse effect: acclimation of tomato plants growing in high CO<sub>2</sub>, photosynthesis and ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase protein. *I of experimental botany*. 1990, 41 (229): 925 ~ 931
- 16 Yelle S, Beeson RC Jr, Trudel MJ, Gosselin A. Duration of CO<sub>2</sub> enrichment influence growth, yield, and gas exchange of two tomato species. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1990, 115 (1): 52 ~ 57
- 17 Bertin N, Gary C. Short and long term fluctuations of the leaf mass per area of tomato plants-implications for growth models. *Annals of Botany*, 1998, 82 (1): 71 ~ 81
- 18 Frydrych J. Factors affecting photosynthetic productivity of sweet pepper and tomato grown in CO<sub>2</sub> enriched atmosphere. *Plant Physiol.*, 1984, 62: 95 ~ 101
- 19 Calvert A. Effects of day and night temperatures and carbon dioxide enrichment on yield of glasshouse tomatoes. *J. Hortic. Sci.*, 1972, 47: 231 ~ 247
- 20 Fierro A, Sainte-Foy Q, Tremblay N, et al. Ethylene exchange in *Lycopersicon esculentum* Mill. Leaves during short- and long-term exposure to CO<sub>2</sub>. *Journal of experimental botany*, 1993, 44 (259): 471 ~ 480
- 21 Li JH, Sagi M, Gale J, Volokita M, Novoplansky A. Response of tomato plants to saline water as affected by carbon dioxide supplementation I: growth, yield and fruit quality. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 1999, 74 (2): 232 ~ 237
- 22 Kimball BA. Carbon Dioxide and agricultural yield: an assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agronomy J*. 1983, 75: 779 ~ 788
- 23 Reinert RA., Eason G, Barton J. Growth and fruiting of tomato as influenced by elevated carbon dioxide and ozone. *New Phytologist*, 1997, 137 (3): 411 ~ 420
- 24 姚刚, 刘建英. 施用 CO<sub>2</sub> 对保护地番茄生长发育及产量的影响. *内蒙古农业科技*, 1998, 6: 33 ~ 35, 48
- 25 王书, 洁赵生. 保护地蔬菜生产中液态 CO<sub>2</sub> 施放效果. *沈阳农业大学学报*, 1997, 28 (2): 167 ~ 168
- 26 范双喜, 谷建田, 韦强. 增施 CO<sub>2</sub> 对4种果菜生长发育的影响. *中国农学通报*, 1996, 6: 14 ~ 16
- 27 Islam MS, Matsui T, Yoshida Y. Effect of carbon dioxide enrichment on physico-chemical and enzymatic changes in tomato fruits at various stages of maturity. *Scientia Horticulturae*, 1996, 65: 137 ~ 149
- 28 Madsen E. Effect of CO<sub>2</sub> concentration on growth and fruit production of tomato plants. *Acta Agric. Scand.*, 1974, 24: 242 ~ 246
- 29 Behboudian MH, Tod C. Postharvest attributes of 'Viroso' tomato fruit produced in an enriched carbon dioxide environment. *HortScience*, 1995, 30 (3) : 490 ~ 491
- 30 Bunce J. Short- and long-term inhibition of respiratory carbon dioxide efflux by elevated carbon dioxide. *Ann. Bot.*, 1990, 65: 637 ~ 642
- 31 Khavari-nejad RA. Growth of tomato plants under carbon dioxide enrichment. *Photosynthetica*, 1996, 32 (3): 471 ~ 474,
- 32 Oosten JJ, Wilkins D, Besford RT. Some relationships between the gas exchange, biochemistry and molecular biology of photosynthesis during leaf development of tomato plants after transfer to different carbon dioxide. *Plant, cell and environment*, 1995, 18 (11): 1253 ~ 1266
- 33 Behboudian MH, Lai R. Carbon dioxide enrichment in 'Viroso' tomato plant: responses to enrichment duration and to temperature. *HortScience*, 1994, 29 (12): 1456 ~ 1459
- 34 Rogers HH, Runion GB. Plant responses to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environmental Pollution*, 1994, 83: 155 ~ 189
- 35 Li JH, Gale J, Novoplansky A, Sagi M, Volokita M. Response of tomato plants to saline water as affected by carbon dioxide supplementation II: physiological responses. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 1999, 74 (2): 238 ~ 242
- 36 Hicklenton PR, Joliffe PA. Alteractions in the physiology of CO<sub>2</sub> exchange in tomato plants grown in CO<sub>2</sub> enriched atmospheres. *Can. J. Bot.*, 1980, 58: 2181 ~ 2189
- 37 Yelle S, Beeson RC Jr, Trudel MJ, Gosselin A. Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO<sub>2</sub>. I. Sugar and starch concentrations. *Plant Physiol.*, 1989, 90: 1465 ~ 1472
- 38 Madsen E. Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on growth, development, fruit production and fruit quality of tomato plant from a physiological viewpoint. *Phytotronics*, 1975, 111:318 ~ 330
- 39 Vu CV, Allen LH Jr, Bowes G. Effects of light and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on the ribulose biphosphate carboxylase activity and ribulose bisphosphate level of soybeen leaves. *Plant Physiol.*, 1983, 73: 729 ~ 734
- 40 Yelle S, Beeson RC Jr, Trudel MJ, Gosselin A. Acclimation

- of two tomato species to high atmospheric CO<sub>2</sub>. II. Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and phosphoenolpyruvate carboxylase. *Plant Physiol.*, 1989, 90: 1473 ~ 1477
- 41 Yelle S, Gosselin A, Trudel MJ. Effect of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and root-zone temperature on growth, mineral nutrition, and nitrate reductase activity of greenhouse tomato. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1987, 112 (6): 1036 ~ 1040
  - 42 Woodrow L, Grodzinski B. Ethylene exchange in *Lycopersicon esculentum* Mill. Leaves during short- and long-term exposure to CO<sub>2</sub>. *Journal of experimental botany*. 1993, 44 (259) : 471 ~ 480
  - 43 Jwa NS. Influence of elevated CO<sub>2</sub> concentration on disease development in tomato. *New Phytologist*, 2001, 149 (3): 509 ~ 518
  - 44 Tripp KE, Kroen WK, Peet MM, Willites DH. Fewer whiteflies found on CO<sub>2</sub>-enriched greenhouse tomato with high C: N ratios. *Hortscience*, 1992, 27 (10): 1078 ~ 1080
  - 45 Gent MPN. Effect of diurnal temperature variation on early yield and fruit size of greenhouse tomato. *Applied agricultural research*, 1988, 3 (5): 257 ~ 263
  - 46 Paez A, Hellmeers H, Strain BR. Carbon dioxide enrichment and water stress interaction on growth of two tomato cultivars. *J. Agric. Sci.*, 1984, 102(3): 687 ~ 693
  - 47 Krupa SV, Kickert RN. The greenhouse effect: impacts of ultraviolet-B(UV-B) radiation, carbon dioxide(CO<sub>2</sub>) and ozone(O<sub>3</sub>) on vegetation. *Environ. Pollut.*, 1989, 61: 263 ~ 393
  - 48 Hao X, Hale BA, Ormrod DP, Papadopoulos AP. Effects of pre-exposure to ultraviolet-B radiation on responses of tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. New Yorker) to ozone in ambient and elevated carbon dioxide. *Environ. Pollut.*, 2000, 110 (2): 217 ~ 224
  - 49 Hao X, Hale BA, Ormrod DP. The effect of ultraviolet-B radiation and carbon dioxide on growth and photosynthesis of tomato. *Canadian Journal of Botany*, 1997, 75 (2): 213 ~ 219
  - 50 Enoch HZ, Olesen JM. Plant response to irrigation with water enriched with carbon dioxide. *New Phytologist*, 1993, 125: 249 ~ 258
  - 51 van der Westhuizen MM, Cramer MD. The influence of elevated rhizosphere dissolved inorganic carbon concentrations on respiratory O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub> flux in tomato roots. *Journal of experimental botany*, 1998, 49 (329): 1977 ~ 1985
  - 52 van der Merwe CA, Cramer MD. Effect of enriched rhizosphere carbon, dioxide nitrate and ammonium uptake in hydroponically grown tomato plants. *Plant and Soil*, 2000, 221 (1): 5 ~ 11
  - 53 Bialczyk J, Lechowski Z, Libik A. Growth and tomato seedlings under different HCO<sub>3</sub>(-) concentration in the medium. *Journal of plant nutrition*, 1994, 17 (5): 801 ~ 816
  - 54 Cramer MD, Richards MB. The effect of rhizosphere dissolved inorganic carbon on gas exchange characteristics and growth rates of tomato seedlings. *Journal of experimental botany*, 1999, 50 (330): 79 ~ 87
  - 55 Li F, Kang S. Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment, applied Nitrogen and soil moisture on dry matter accumulation and Nitrogen uptake in spring wheat. *Pedosphere*, 2002, 12 (3): 207 ~ 218
  - 56 Pearson M, Besford RT, Hand DW. The effects of oxides of nitrogen and carbon dioxide enrichment on growth and content of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase-oxygenase and nitrite reductase in glasshouse lettuce. *Journal of Horticultural Science*, 1994, 69 (2): 257 ~ 266
  - 57 Weerakoon WM, Olszyk DM, Moss DN. Effects of nitrogen nutrition on responses of rice seedlings to carbon dioxide. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1999, 72 (1): 1 ~ 8

## RESPONSES OF TOMATO TO CO<sub>2</sub> ENRICHMENT

DU Zhen-yu   ZHOU Jian-min   DUAN Zeng-qiang   WANG Huo-yan

(*State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture (Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences), Nanjing 210008*)

**Abstract** This paper reviews effects of CO<sub>2</sub> enrichment in atmosphere and roots media on growth, yield, quality and some other physiological characteristics of tomato, and interactive effects of environmental factors and CO<sub>2</sub> on tomato. CO<sub>2</sub> enrichment increased the tomato's growth, yield, quality and photosynthesis. Respiration and transpiration of the plant and incidence of insects and diseases decreased under elevated CO<sub>2</sub>. Environmental factors affected the responses of tomato to CO<sub>2</sub> enrichment. It was suggested that later researches should be focused on nutrient absorption characteristics of tomato under elevated CO<sub>2</sub>.

**Key words** Tomato, CO<sub>2</sub> enrichment, Response