

УДК 581.1

ВЕГЕТАЦИОННАЯ КЛИМАТИЧЕСКАЯ УСТАНОВКА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ УВЕЛИЧЕННОЙ ПО СРАВНЕНИЮ С АТМОСФЕРНОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ CO₂

© 2020 г. А. В. Малиновский^а, Э. Н. Аканов^б, П. Ю. Воронин^а, *

^аФедеральное государственное бюджетное учреждение науки

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия

^бФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Всероссийский институт удобрений и агропочвоведения им. Д.Н. Прянишникова Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: pavel@ippras.ru

Поступила в редакцию 14.12.2018 г.

После доработки 01.02.2019 г.

Принята к публикации 04.03.2019 г.

Разработана экспериментальная вегетационная климатическая установка (ВКУ), состоящая из двух идентичных климатических камер: опытной (КК-1) и контрольной (КК-2). ВКУ позволяет длительное выращивание высших растений в различных константных условиях микроклимата, влагообеспеченности и концентрации CO₂. Рассмотрена принципиальная схема ВКУ, ее параметры и работа. В результате длительного (50 суток) вегетационного опыта в ВКУ оценили воздействие удвоенной атмосферной концентрации CO₂ на CO₂/H₂O-газообмен, водный статус листьев и биологическую продуктивность растений гороха. Водный статус листа растений опытного и контрольного вариантов оценивали по величине водного потенциала на поверхности апопласта подустьичной полости. По сравнению с контрольными растениями в условиях удвоенной концентрации CO₂ отмечали 1.5 кратное увеличение листовой, стеблевой и корневой массы. Сохранение пропорционального роста органов в условиях выращивания при удвоенной концентрации атмосферной CO₂ у контрастных по биологической продуктивности сортов гороха: высокопродуктивного сорта Альфа и малопродуктивного сорта Медовик — свидетельствовало об отсутствии сортовой специфики ростовой реакции гороха на повышенную CO₂. Максимальный выход флуоресценции хлорофилла ФСII, фотосинтетический CO₂/H₂O-газообмен интактных листьев, измеренные при обычной концентрации CO₂, а также водный статус листьев был одинаков у растений опытного и контрольного вариантов сорта Медовик. Сделали вывод, что при прочих равных условиях при удвоенной концентрации CO₂ в не лимитирующих по водному режиму и минеральному питанию условиях выращивания растения гороха формировали лист не отличающийся от листа, сформированного при обычной концентрации CO₂. Увеличение биологической продуктивности гороха в этих условиях обеспечивали как увеличенная при повышенной атмосферной концентрации CO₂ активность фотосинтетического карбоксилирования, так и формирование большей стеблевой и листовой фитомассы. В результате заключили, что реакция фотосинтетической и ростовой функций растений гороха на длительное выращивание в условиях удвоенной атмосферной концентрации CO₂ и нелимитирующих по минеральному питанию и водоснабжению условиям не вызывает диспропорций роста и развития, т.е. находится в пределах физиологической нормы реакции растения гороха на стресс.

Ключевые слова: *Pisum sativum*, климатическая камера, удвоенная атмосферная концентрация CO₂, фотосинтез, транспирация листа, биологическая продуктивность

DOI: 10.31857/S001533032001011X

ВВЕДЕНИЕ

Увеличение концентрации CO₂ атмосферы является одним из ведущих факторов современного быстрого изменения климата. В естественных условиях растение обычно встречается с комплексом неблагоприятных факторов. Поэтому оценка воз-

действия на растения удвоенной концентрации CO₂ как сама по себе, так и на фоне какого-либо традиционного в современных условиях стрессового фактора представляет научный и практический интерес. Хорошо известно, что выращивание растений при повышенной концентрации CO₂ приводит к увеличению продуктивности и выходу хозяйственно ценной части урожая [1; 2, с. 162; 3–6]. В закрытом грунте многочисленные и

Сокращения: ВКУ — вегетационная климатическая установка; КК — климатическая камера.

разнообразные углекислотные подкормки растений показали возможное увеличение урожая овощных культур на 15–20%. Для более глубокого понимания того, как повышение концентрации CO_2 влияет на продукционный процесс в естественных условиях необходимо выращивание целых растений при различных концентрациях CO_2 . В этой связи нужны экспериментальные технические системы для моделирования стрессовых воздействий на фоне удвоенной концентрации CO_2 . Такие исследования связаны с необходимостью использования дорогостоящих вегетационных климатических камер, обеспечивающих не только заданные режимы внешней среды (свет, температура, влажность и т.д.), но и повышенную концентрацию углекислого газа. Однако серийные вегетационные климатические камеры с регулируемым газовым составом в России не производятся. Поэтому в данной работе ставили две цели. Во-первых, описать оригинальную вегетационную климатическую установку (ВКУ) собственной конструкции, обеспечивающую выращивание высших растений с полноценным фотосинтезом в контролируемой среде с заданной концентрацией углекислого газа в длительном вегетационном опыте. Во-вторых, проиллюстрировать процедуру проведения длительного вегетационного опыта в ВКУ на примере растений гороха как традиционного объекта физиологических исследований. В этой части работы была поставлена цель соотнести изменения ростовой и фотосинтетической функций, состояние устьичного аппарата листа гороха, сформированного при удвоенной атмосферной концентрации CO_2 , с физиологической нормой реакции растения на стресс.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал и условия выращивания растений. Семена гороха (*Pisum sativum*) низкопродуктивный сорт Медовик (ССК “Биотехника”, Россия) и высокопродуктивный сорт Альфа (ССК “Поиск”, Россия) обрабатывали слабым раствором перекиси водорода и замачивали на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой и проращивали в термостате в течение трех суток при температуре 25°C. Проросшие семена высаживали по одному в пластиковые сосуды объемом 0.8 л. В каждой камере: опытной (КК-1) и контрольной (КК-2), размещали по 15 сосудов с растениями. Глубина посева семян составляла 3 см. Питательным субстратом выращивания служил готовый почвенный грунт производства ООО “ТорфАгроПром” (Россия), представляющий собой смесь верхового, низинного торфа и песка в объеме соотношении 1 : 1 : 0.5. Кислотность почвенного грунта составляла рН КС1 6.0–6.5. Содержание питательных веществ (мг/л): азот ($N_{\text{общ}}$) 150–200, фосфор (P_2O_5) 150–200, ка-

лий (K_2O) 200–250. Начальная влажность грунта 70% ПВ. В начале опыта первые 14 дней растения поливали водопроводной водой через день по 50 мл на сосуд. Далее, до конца опыта – ежедневно с контролем полива по весу. Минеральную подкормку растений проводили стандартным раствором Кнопа раз в десять дней. До появления всходов в климатических камерах круглосуточно поддерживали температуру $25 \pm 0.5^\circ\text{C}$. С появлением всходов дневную температуру не меняли, а ночную уменьшили до $18 \pm 0.5^\circ\text{C}$. Относительную влажность воздуха в камерах поддерживали в пределах 65–70%. В качестве источника света использовали дуговые натриевые зеркальные лампы Дназ/Рефлекс-400 (ООО “Рефлекс”, Россия). Освещенность растений в камерах поддерживали на уровне 200 мкмоль/(m^2 с) ФАР с длительностью фотопериода 18 ч. Освещенность ФАР контролировали с помощью квантометра LI-190SA (“Li-Cor”, США).

Вегетационная климатическая установка (ВКУ). Принципиальная схема ВКУ для выращивания растений при повышенной концентрации CO_2 представлена на рис. 1. Как видно из рис. 1 опытные и контрольные растения гороха выращивали в конструктивно-идентичных климатических камерах с поддержанием в них одинаковых условий микроклимата, минерального питания, освещения и влагообеспеченности, кроме концентрации CO_2 в воздухе. Так как в ВКУ использовали проточную схему регулирования газового режима, то через КК непрерывно продували атмосферный воздух. В качестве нагнетателя воздуха применяли канальный вентилятор ACF 100 (“ACFind”, Россия) с производительностью 300 $\text{m}^3/\text{ч}$ и поддержанием избыточного давления в трубопроводе 180 Па. Для уменьшения влияния колебаний концентрации CO_2 в прокачиваемом воздухе его забор проводили на высоте 15 м. Объемную скорость потока воздуха через КК-1 и КК-2 круглосуточно в течение опыта поддерживали на постоянном уровне в 1.3 $\text{m}^3/\text{ч}$. В климатических камерах создавали небольшое постоянное избыточное давление в 140 Па. Свободный внутренний объем каждой КК составлял 480 л. Воздух через каждую климатическую камеру продували с линейной скоростью потока 0.3 м/с. В течение всего опыта (50 суток) в опытной климатической камере КК-1 с помощью системы автоматического регулирования (САР) поддерживали удвоенную атмосферную концентрацию CO_2 . В контрольной камере КК-2 за счет непрерывного продува атмосферного воздуха поддерживали естественную концентрацию CO_2 .

Определение листовой, стеблевой и корневой массы растений. Сухую массу каждой из фракций надземной и подземной массы каждого отдельного растения определяли на аналитических весах Scout Pro Balance (“Ohaus Corp.”, Китай) с точно-

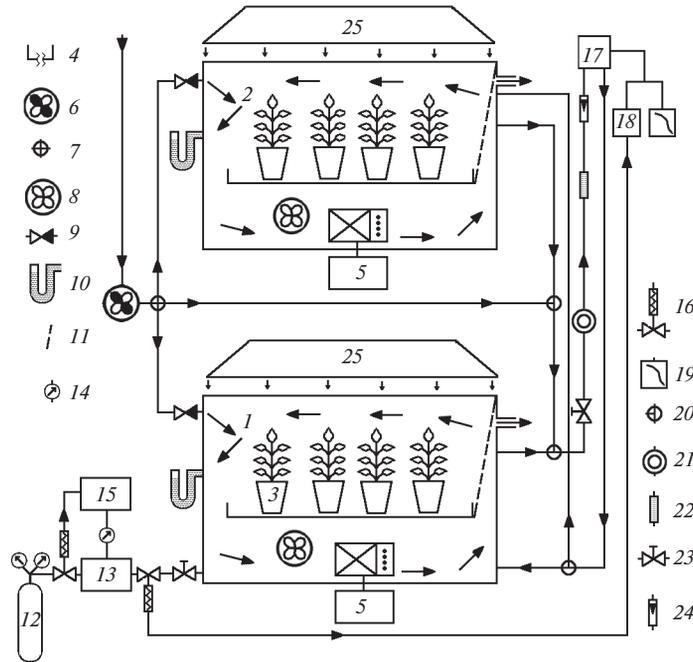


Рис. 1. Вегетационная климатическая установка для выращивания растений при повышенной концентрации CO₂. 1 – опытная климатическая камера КК-1; 2 – контрольная климатическая камера КК-2; 3 – вегетационные сосуды; 4 – вегетационный поддон; 5 – блоки термовлагорегулирования; 6 – нагнетающий вентилятор; 7 – сочленение газовых линий; 8 – циркуляционные вентиляторы; 9 – шибберные краны регулировки протока воздуха; 10 – водяные манометры контроля давления в КК-1 и КК-2; 11 – рассеиватель воздушного потока; 12 – баллон CO₂ с ручным редуктором давления; 13 – ресивер; 14 – электроконтактный манометр; 15 – блок реле; 16 – электромагнитные клапаны; 17 – ИК-газоанализатор; 18 – регулирующий двухпозиционный индукционный регулятор; 19 – самопишущий потенциометр; 20 – тройниковый кран для переключения газовых линий; 21 – компрессор; 22 – осушитель паров воды; 23 – вентиль тонкой регулировки CO₂; 24 – контрольный ротаметр; 25 – источники освещения.

стью 0.1 мг после высушивания образцов до постоянного веса при 70°C в сушильном шкафу ED (“Binder GmbH”, Германия).

Стационарный фотосинтетический CO₂/H₂O-газообмен интактных листьев гороха в листовой камере-прищепке определяли с помощью ИК газоанализатора (LI-820, “Li-Cor”, США) в открытой проточной системе при атмосферной концентрации CO₂ и освещенности ФАР 200 мкмоль/(м² с) [7]. Для этого неотделенный от растения лист помещали в листовую камеру-прищепку при комнатной температуре и освещали оптоволоконным световодом от осветителя (KL 1500 LCD, “Shott”, Германия) с галогеновой лампой (150 Вт, “Philips”, Нидерланды). Лист адаптировали к условиям листовой камеры-прищепки в течение 15–20 минут до достижения стационарного режима фотосинтетического CO₂-газообмена. Транспирацию листа рассчитывали на основании разности влажности газа на входе и выходе из листовой камеры. В опорном газовом потоке на входе в листовую камеру поддерживали постоянную влажность при 25°C с помощью увлажнителя LI-610 (“Li-Cor”, США). Для определения влажности воздуха на выходе из листовой камеры использовали психрометрический датчик (HMP50, “Vaisala Interscar”, Финляндия). Питающим газом служил ат-

мосферный воздух, предварительно собранный в 30 литровом полиэтиленовом газгольдере. Расход газа (100 мл/мин) обеспечивал непрерывную работу установки в течение 5 ч. Смесительный узел газового тракта позволял стабильно поддерживать концентрацию CO₂ в 380 ppm в воздушном потоке на входе в листовую камеру.

Определение водного потенциала на границе водной и газовой фаз апопласта на поверхности клеток мезофилла, выступающих подустьичную полость. Согласно теории общего термодинамического взаимодействия статистической физики [8, с. 246, 275], зависимость равновесного давления водяного пара над поверхностью водного раствора от водного химического потенциала описывается формулой [9, с. 15]:

$$e = e_0 \exp(\psi V / (RT)), \quad (1)$$

где e – равновесное давление паров воды над водным раствором, e_0 – давление насыщенного водяного пара над поверхностью чистой воды ($\psi_0 = 0$) при абсолютной температуре T , R – универсальная газовая постоянная (8.31441 Дж/(моль К)), T – абсолютная температура (К), V – молярный объем воды (18×10^{-6} м³/моль). Поэтому

$$\psi = (RT \ln(e/e_0)) / V. \quad (2)$$

Физическая размерность водного потенциала видна из формулы (1) и выражается в Дж/м³ или Па.

По определению, относительная влажность (RH) представлена формулой:

$$RH = (e/e_0) \times 100\%, \quad (3)$$

где e_0 – давление насыщенного водяного пара (Па), e – фактическое давление водяного пара (Па).

Значение влажности воздуха, при которой транспирация прекращается, получали линейной аппроксимацией экспериментально полученной зависимости транспирации от относительной влажности воздуха [10]. Применение формул (2) и (3) позволяет рассчитать значение водного потенциала, исходя из экспериментально определенных значений относительной влажности (RH) в подушечной полости при данной температуре листа.

Сигнал флуоресценции хлорофилла возбуждали в листе и отводили от листа к флуориметру (РАМ 101, “Walz”, Германия) при помощи гибкого оптоволоконного световода (Fiberoptics 101F, “Walz”, Германия) [7]. Полезный сигнал передавали на персональный компьютер через последовательный порт RS-232, используя аналого-цифровой преобразователь PDA-100 (“Walz”, Германия). Измерения проводили после адаптации листа к темноте в течение 20 мин. Основным измеряемым показателем был темновой максимальный квантовый выход флуоресценции ФСП (F_v/F_m) [11]. Расчет показателей проводили на основании текущего значения минимальной (F_0) и максимальной (F_m) флуоресценции адаптированного к темноте листа по формуле:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m. \quad (4)$$

F_0 измеряли при освещении 0.10 мкмоль/(м² с), F_m при действии насыщающего импульсного света (SP, 5 моль/(м² с)) в течение 0.8 с.

Представлены средние данные измерений на трех сформированных листьях третьего сверху яруса растения гороха и стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вегетационная климатическая установка (ВКУ) как автоматическая система управления микроклиматом и концентрацией CO₂

Проанализировав существующие схемы и типы климатических камер [12–20] мы выбрали проточную схему регулирования концентрации CO₂. Принцип ее работы заключается в обеспечении постоянного протока воздуха через климатическую камеру (КК), измерения в нем текущего значения концентрации CO₂ (C_T), сравнении его с заданным значением (C_3) и сведению этого расхождения между C_T и C_3 к наименьшему значению.

Таким образом, алгоритм управления концентрацией CO₂ в климатической камере можно записать

$$C_3 - C_T \rightarrow 0, \quad (5)$$

где C_3 – заданная концентрация CO₂, C_T – текущая концентрация CO₂.

Основные микроклиматические параметры камеры допускают регулировку. Температуру можно задавать в диапазоне 10 до 35 ± 0.5°C, относительную влажность воздуха от 40 до 95 ± 10%, интенсивность освещения – от 150 до 300 мкмоль/(м² с) ФАР, концентрацию CO₂ – от 350 до 1000 ppm.

Как видно из рис. 1, где обозначения компонент отмечены числами в скобках, ВКУ состоит из двух идентичных климатических камер (КК): опытной КК-1 (1) и контрольной КК-2 (2). Каждая КК представляет собой два разъемных герметичных короба, изготовленных из 8 мм прозрачного органического стекла (верхний и нижний короба КК).

Верхний и нижний короба герметизируются между собой самоклеющейся резиновой уплотнительной лентой и стягиваются струбцинами. Верхняя часть КК соединена тросами с уравнивающими ее вес грузами и легко поднимается над нижней частью на 1 м. Геометрические размеры верхней и нижней части одинаковы. Их линейные размеры (ширина × высота × длина) составляют: 68 × 42 × 93 см. Растения могут выращиваться в отдельных сосудах с почвой (3), или в общем поддоне с питательным раствором (4). Размер поддона для вегетационных сосудов 48 × 86 см. Общий свободный внутренний воздушный объем КК-1 и КК-2 за вычетом расположенных внутри блоков термо- и влаго-регулирующих, вентиляторов и вегетационных сосудов с почвой составляет 480 л. В нижней части КК размещены сплит системы термо-влаго-регулирующие: внутренний (SH09ZW), внешний (SH09ZW8X) блоки (“Samsung Electronics”, Китай) и ультразвуковой увлажнитель Liiot LH5311N (“Cuckoo Electronics”, Китай), (5). Через КК непрерывно продувается атмосферный воздух с помощью приточного канального вентилятора ACF-100 (“ACFind”, Россия) (6). Скорость протока воздуха через КК-1 и КК-2 регулируется шиберными кранами (9). Величина избыточного давления в КК контролируется водяными манометрами (10). Выравнивание температурно-влажностных параметров в объеме КК осуществляется с помощью вентиляторов (8) и рассеивателя воздушного потока (11). Повышенная концентрация CO₂ поддерживается только в опытной климатической камере (1). В контрольной климатической камере (2) за счет непрерывного продува атмосферным воздухом поддерживается естественная концентрация CO₂. Регулирование концентрации CO₂ в опытной КК-1 осуществляется двух

уровневой системой автоматического регулирования CO_2 . Система автоматического регулирования первого уровня (САР-1) осуществляет стабилизацию давления в системе подачи CO_2 и состоит из баллона со сжатым CO_2 с ручным редуктором давления УР 6-6 (Россия) (12), ресивера (13), электро-контактного манометра ЭКМ-1У (Россия) (14), блока реле МКУ-48 (Россия) (15), управляющего электромагнитным клапаном (16) подачи CO_2 из баллона в ресивер (13). САР-1 поддерживает стабильное избыточное давление в системе в диапазоне 190–200 Па. Система автоматического регулирования второго уровня (САР-2) поддерживает в опытной КК-1 заданную повышенную (800 ± 50 ppm) концентрацию CO_2 . САР-2 включает в себя блок измерения и управления концентрацией CO_2 : ИК-газоанализатор Infracalor-5 (VEB Juncalor Dessau, Германия) (17), регулирующий прибор RS 2300-8/02 (VEB EAW, Германия) (18), самопишущий потенциометр КСП-4 (Россия) (19). Работа системы регулирования концентрации CO_2 происходит в следующей последовательности: анализируемый CO_2 в составе воздуха опытной КК-1 направляется в САР-2 через трехходовый кран (20) с помощью компрессорного насоса (21) и прокачивается им через поглотитель паров воды (22) в ИК-газоанализатор (17). Скорость протока воздуха через газоанализатор регулируют краном (23) и контролируют поплавковым ротаметром РС-3 (Россия) (24). Измеренная ИК-газоанализатором концентрация CO_2 преобразуется в электрический сигнал, поступающий одновременно на самописец (19) и регулирующий прибор (18). Регулирующий прибор (18) сравнивает заданный и измеренный газоанализатором уровень электрических сигналов и в зависимости от их рассогласования в соответствии с алгоритмом управления (выражение 5) открывает или закрывает электромагнитный клапан (16) подающий в опытную КК-1 углекислый газ. Для тонкой регулировки подаваемого сжатого CO_2 предназначен игольчатый вентиль (23). САР-2 поддерживает стабильную концентрацию CO_2 в опытной КК-1 в диапазоне 800 ± 50 ppm. Освещенность растений обеспечивают лампы Дназ/Рефлекс-400 (ООО “Рефлекс”, Россия) (25).

Продукционные характеристики растений гороха, выращенных при повышенной атмосферной концентрации CO_2

Биологическую продуктивность растений гороха оценивали по величине воздушно-сухой фитомассы надземной части и корневой системы. По массе органы опытных растений в 1.5 раза превосходили соответствующие органы растений контрольного варианта. Весовое соотношение между органами сохранялось в опытном варианте

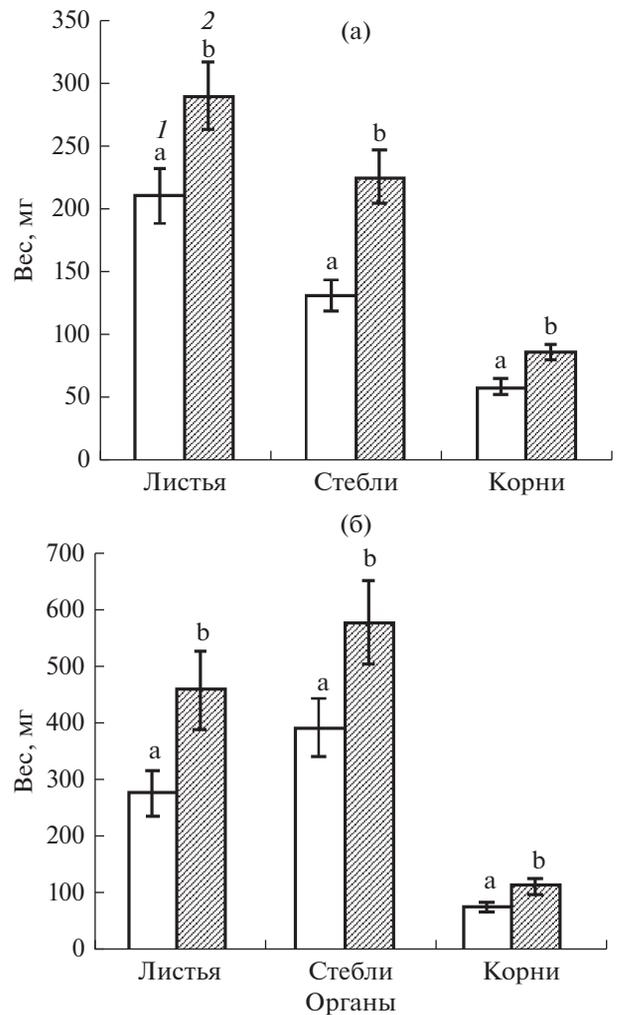


Рис. 2. Продукционные характеристики растений гороха сортов Медовик (а) и Альфа (б), выращенных при обычной (1) и удвоенной (2) атмосферной концентрации CO_2 . Достоверные различия ($P < 0.05$) между вариантами опыта отмечены разными латинскими буквами.

и не было сорто-специфичным (рис. 2). Поэтому в изучении влияния выращивания растений гороха при удвоенной концентрации CO_2 в атмосфере на формирование фотосинтетического аппарата в данном опыте мы ограничились рассмотрением только одного низко-продуктивного сорта Медовик (рис. 3). При обычной концентрации CO_2 в атмосфере значения максимального выхода флуоресценции хлорофилла ФСП листьев опытных растений не отличались от контрольного варианта ($F_v/F_m = 0.78 \pm 0.02$), т.е. выращивание растений гороха при удвоенной концентрации CO_2 не повлияло на эффективность фото-преобразующих процессов фотосинтеза листьев. Также, измерение при обычной концентрации CO_2 фото-



Рис. 3. Внешний вид растений гороха сорта Медовик, выращенных в вегетационной климатической камере. Представлена линейка делением шкалы в 5 см.

синтетического $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ газообмена листьев опытных растений не выявило их отличий от контрольных растений (рис. 4а, б). Реакция устьичного аппарата листьев растений на выращивание при повышенной концентрации CO_2 представляла особый интерес, поскольку именно через устьица происходит обмен газами и парами воды с окружающей средой. Здесь тесно связаны два процесса: обеспечение субстратом (CO_2) процесса фотосинтеза и испарение воды листом в процессе транспирации. У разных видов растений влияние повышенной концентрации CO_2 в атмосфере на формирование устьичного аппарата, его проводимость заметно различается. У некоторых видов C_3 растений при хорошем водоснабжении реакция устьиц на увеличение концентрации CO_2 слаба или отсутствует вовсе [21]. В зависимости от водообеспеченности растения на устьичную проводимость может влиять относительная влажность воздуха. Отношение поглощенного при фотосинтезе CO_2 к потере воды при транспирации (WUE) яв-

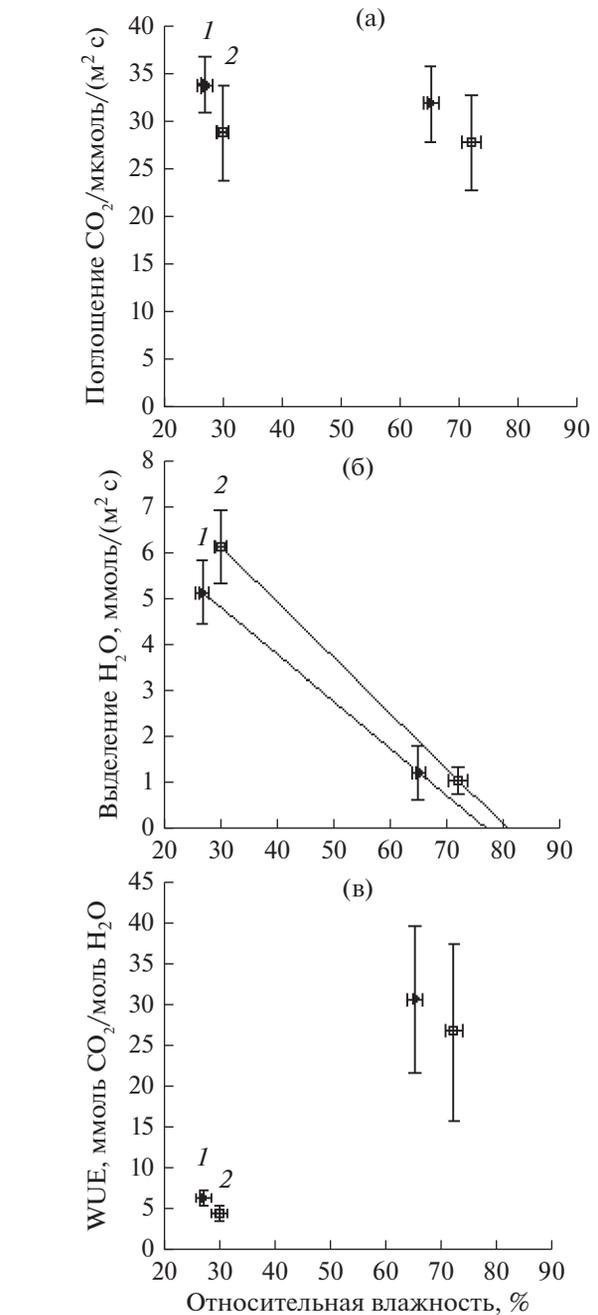


Рис. 4. Зависимость фотосинтетического $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ газообмена листа гороха сорта Медовик от относительной влажности воздуха вокруг листа. Растения гороха, выращенные при обычной (1) и при удвоенной концентрации CO_2 в атмосфере (2). (а) фотосинтетический CO_2 газообмен листа, (б) транспирация листа на свету, (в) эффективность использования воды на транспирацию в процессе фотосинтеза листа (WUE). Измерения проводили при обычной концентрации атмосферного CO_2 .

ляется мерой эффективности использования растением воды при фотосинтезе. Увеличение WUE при увеличении относительной влажности воздуха представляет собой следствие снижения транспира-

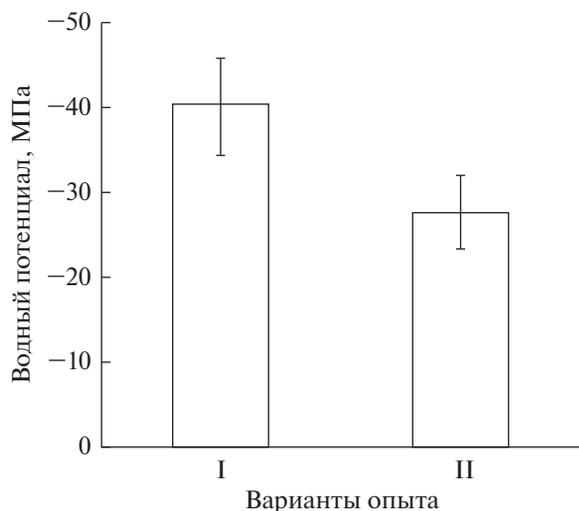


Рис. 5. Водный потенциал на поверхности клеток мезофилла в подустьичной полости листа гороха. I – растения, выращенные при обычной концентрации CO_2 ; II – растения выращенные при удвоенной концентрации CO_2 в атмосфере.

ции при поддержании фотосинтетической ассимиляции CO_2 на прежнем уровне (рис. 4в). В этой связи следует осматривательно подходить к сравнению значений WUE из разных источников. Влажность воздуха вокруг листа при измерении фотосинтетического $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ газообмена может значительно различаться в разных экспериментальных моделях и тем самым вносить свой существенный вклад в эффект действия других факторов.

Выращивание растений при повышенной концентрации CO_2 в условиях несбалансированного минерального питания и/или водоснабжения влияет не только на интенсивность фотосинтеза, но и на другие стороны функциональной активности фотосинтетического аппарата. Так известно, что у листьев растений березы, сформированных при удвоенной концентрации CO_2 в атмосфере на фоне дефицита минерального азота формируется меньшая на единицу площади плотность устьиц [22], а значит снижаются потери воды листом на транспирацию. Тем не менее, в наших опытах при нормальном водоснабжении растений гороха в отношении водного потенциала апопласта на поверхности мезофилла подустьичной полости не было выявлено существенных различий между опытным и контрольным вариантами (рис. 5). Таким образом, увеличение биологической продуктивности гороха в опыте обеспечили как увеличенная за счет удвоения концентрации CO_2 активность фотосинтетического карбоксилирования, так и сформированная большая стеблевая и листовая фитомасса у растений опытного варианта.

В результате сделали вывод, что у растений гороха реакция фотосинтетической и ростовой

функций на длительное выращивание в условиях удвоенной атмосферной концентрации CO_2 не вызывает диспропорций роста и развития, в листе сформирован полноценный фотосинтетический аппарат. В этих условиях у гороха в ходе выращивания при удвоенной концентрации CO_2 фотосинтез устанавливается на уровне адекватном запросу со стороны акцепторных элементов растения, т.е. в пределах физиологической нормы реакции растения на удвоенную концентрацию CO_2 .

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gifford R.M. Growth pattern, carbon dioxide exchange and dry weight distribution in wheat growing under differing photosynthetic environments // Austral. J. Plant Physiol. 1977. V. 4. P. 99.
2. Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. Москва: Наука, 1981. 194 с.
3. Kramer P.J. Carbon dioxide concentration, photosynthesis, and dry matter production // BioScience. 1981. V. 31. P. 29.
4. Oberbauer S.F., Sionit N., Hastings S.J., Oechel W.C. Effects of CO_2 enrichments and nutrition on growth, photosynthesis and nutrient concentration of Alaskan tundra plant species // Can. J. Bot. 1986. V. 64. P. 2993.
5. Garbutt K., Williams W., Bazzaz F.A. Analysis of the differential response of five annuals to elevated CO_2 during growth // Ecology. 1990. V. 71. P. 1185.
6. Drake B.G., Leadley P.W. Canopy photosynthesis of crops and native plant communities exposed to long-term elevated CO_2 // Plant, Cell and Environ. 1991. V. 14. P. 853.
7. Воронин П.Ю. Установка для измерения флуоресценции хлорофилла, CO_2 -газообмена и транспирации отделенного листа // Физиология растений. 2014. Т. 61. С. 291.
8. Рейф Ф. Статистическая физика: Учебное руководство. 3-е изд. Москва: Наука, 1986. 336 с. (Reif F. Fundamentals of Statistical and Thermal Physics. New York: McGraw-Hill Book Co., 1965)
9. Лайск А.Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений. Москва: Наука, 1977. 194 с.
10. Воронин П.Ю., Рахманкулова З.Ф., Шуйская Е.В., Маевская С.Н., Николаева М.К., Максимов А.П., Максимов Т.Х., Мясоедов Н.А., Балнокин Ю.В., Рымарь В.П., Валдайских В.В., Кузнецов В.В. Новый метод количественного определения водного потенциала апопласта клеток мезофилла в подустьичной полости листа // Физиология растений. 2017. Т. 64. С. 235.
11. Shreiber U. Chlorophyll fluorescence and photosynthetic energy conversion: Simple introductory experiments with teacing-pam Chlorophyll Fluorimeter. Efeltrich: Heinz Walz GmbH, 1997. 73 p.

12. *Лантев В.В., Ниловская Н.Т.* Герметическая установка для изучения газообмена // С.-х. биология. 1968. Т. 3. С. 892.
13. *Ревут И.Б., Абросимова Л.И., Сергеев В.В., Кирьян Г.В.* Климатическая фитокамера с регулируемым газовым составом // Исследование процессов обмена энергией и веществом в системе почва-растение-воздух. Ленинград: Наука, 1972. С. 130.
14. *Барышнев Ю.П., Беспрозванный Р.Л., Захарин М.И., Привин М.Р.* Отечественные климатические установки для селекционных целей // Доклады ВАСХНИЛ. 1975. № 1. С. 39.
15. *Барышнев Ю.П., Беспрозванный Р.Л., Привин М.Р.* Vegetационные климатические установки зарубежных фирм // Сборник трудов по агрономической физике. Агрофизический НИИ. 1976. Вып. 38. С. 144.
16. *Каролин А.Ю., Молдау Х.А.* Факторостатная камера с регистрацией транспирации и CO₂ газообмена высших наземных растений // Физиология растений. 1976. Т. 23. С. 630.
17. *Аканов Э.Н.* Регулирование газового состава и измерение газообмена в камере с помощью автоматической системы // Физиология растений. 1981. Т. 28. С. 223.
18. *Хранов В.Б., Бохан Н.И.* Vegetационно-климатические камеры для оснащения селекционных комплексов и фитотронов // Сборник научных трудов Белорусской сельскохозяйственной академии. 1982. Вып. 88. С. 31.
19. *Горшко В.В., Обринский Л.Е., Розенберг А.М.* Установка для изучения фотосинтеза, дыхания и транспирации целых растений в регулируемых условиях среды // Физиология и биохимия культурных растений. 1983. Т. 15. С. 392.
20. *Сапрыкин Л.Г., Гайдуков Е.Н., Сапрыкин Д.Л.* Патент РФ 134744, 2013.
21. *Farquhar G.D., Sharkey T.D.* Stomatal conductance and photosynthesis // Ann. Rev. Plant Physiol. 1982. Vol. 33. P. 317.
22. *Мао Ц.-Ж., Ванг Я.-Ж., Ванг С.-В., Воронин П.Ю.* Морфотропный эффект удвоенной концентрации CO₂ в воздухе: подавление образования устьиц у растущих листьев березы (*Betula platyphylla* Suk.) // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 198.