

## ДИНАМИКА РОСТА И МЕЖКЛЕТОЧНОГО ВОДНОГО ПЕРЕНОСА В ИНТАКТНЫХ КОРНЯХ КУКУРУЗЫ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ГАЗОВОГО СОСТАВА АТМОСФЕРЫ

Суслов М.А., Анисимов А.В.

Казанский институт биохимии и биофизики – обособленное структурное подразделение  
ФГБУН "Федеральный исследовательский центр "Казанский научный центр Российской академии наук"  
ул. Лобачевского, 2/31, г. Казань, 420111, РФ; e-mail: makscom87@mail.ru

Поступила в редакцию: 02.07.2018.

**Аннотация.** В данной работе с помощью спин-эхо метода ЯМР исследовано влияние газового состава атмосферного воздуха на динамику роста и межклеточного переноса воды в корнях интактных корней кукурузы. В работе использован оригинальный методический и технический подход, позволяющий проводить регистрацию параметров водного переноса и скорости роста растений непосредственно при изменении концентрации газов атмосферного воздуха. Было показано, что процессы транспорта воды и роста растений более чувствительны к снижению концентрации кислорода при его замещении азотом и углекислым газом. В условиях кислородного голодания происходило снижение как скорости роста, так и межклеточного переноса воды в корнях. При этом реакция водотранспортной системы растений на повышение концентрации  $\text{CO}_2$  имеет более выраженный характер по сравнению с повышением концентрации азота, что свидетельствует о преобладающей регуляторной роли углекислого газа в процессах газообмена и водообмена растений. Повышение концентрации кислорода в атмосфере до 60 % не приводило к заметным изменениям в скорости роста и межклеточного транспорта воды в корнях.

**Ключевые слова:** ядерно-магнитный резонанс, межклеточный транспорт воды, рост растений, концентрация атмосферных газов.

### ВВЕДЕНИЕ

Транспорт воды в растениях является жизненно-важным интегральным процессом, определяющим рост и продуктивность растений [1]. Использование водных ресурсов растениями напрямую зависит от водопоглощения и проводимости корневой системы растений. При этом процессы транспорта воды и функционирование корневой системы в растениях нельзя рассматривать отдельно от функционирования наземной части растений, в которой происходят процессы газообмена, такие как фотосинтез, дыхание, транспирация. Вопрос о том, как связаны между собой межклеточный транспорт воды в корне и газообмен в листьях растений остаётся открытым и актуальным из-за недостатка экспериментальных данных, что в свою очередь может являться следствием методических и технических проблем исследования [2]. Ввиду того, что растения активно используют газы атмосферного воздуха в своём метаболизме, изменяя концентрацию и состав газов атмосферы, можно повлиять на функционирование корневой системы и водный статус всего растения в целом. В частности, известно, что повышенная концентрация  $\text{CO}_2$  может приводить к увеличению эффективности водопоглощения некоторых растений [3]. Предполагается, что водный статус растений в условиях повышенного парциального давления углекислого газа, гипоксии (недостаток кислорода), солевого стресса, может поддерживаться в норме благодаря изменению функциональной активности и/или численности аквапоринов в клетках листьев и корней растения [4, 5]. Снижение концентрации кислорода, также необходимого для дыхания растений, может приводить к развитию гипоксии и снижению биомассы и продуктивности растений. Если же уменьшить количество азота в атмосфере, то будут страдать, например, такие растения как соевые бобы, которые перерабатывают азот  $\text{N}_2$  в пригодные для использования азотные соединения. Однако следует учитывать, что разные виды растений могут по-разному реагировать на изменение концентрации газов атмосферы. Например, повышенная концентрация  $\text{CO}_2$  оказывает позитивное влияние в большей степени на  $\text{C}_3$  растения (ячмень, пшеница, рис), улучшая их углеродное питание, в отличие от  $\text{C}_4$ -растений (кукуруза, сорго, просо), которые в основном не дают положительной реакции на повышение концентрации  $\text{CO}_2$  в окружающей среде [3]. Таким образом, через влияние на газообмен растений, можно повлиять на прирост биомассы и продуктивность растений, что несомненно является перспективной задачей. Ещё один аспект в актуальности данной темы связан с исследованием адаптации растений к условиям, характерным для закрытых экспериментальных экосистем, а также к естественному изменению климата, который сопровождается повышением температуры и концентрации углекислого газа в атмосфере [6], с целью получения возможности в будущем рационализировать использование водных ресурсов и контролировать процессы, влияющие на продуктивность и устойчивость растений. В связи с вышеизложенным, целью настоящей работы является исследование, с применением оригинального методического подхода на базе ЯМР, функционального ответа корневой системы интактных растений кукурузы, в частности процесса роста и межклеточного водного переноса, на изменение концентрации основных газов атмосферного воздуха, таких как азот, кислород и углекислый газ. При этом основной интерес в данной работе представляет регистрация ответной реакции корневой системы в первые часы после начала воздействия.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве образцов использовали 4-7-дневные интактные растения кукурузы, выращенные на гидропонике. В работе был применён оригинальный методический и технический подход, заключающийся в непрерывной регистрации скорости роста и параметров водного переноса в корне растений непосредственно при изменении концентрации газов атмосферного воздуха. Растения в количестве от 15 до 20 штук помещали в оригинальную камеру из оргстекла, оснащённую датчиками концентрации кислорода и углекислого газа, сопряжённую с ЯМР спектрометром Spin Track 19 MHz (Resonance Systems) и газовой системой, описанной в работе [7]. Корни интактных растений при этом находились непосредственно в датчике ЯМР. Изменение концентрации газов атмосферного воздуха, таких как азот  $N_2$ , кислород  $O_2$  и углекислый газ  $CO_2$ , производили непосредственно в камере в листовой зоне растений. Максимальная концентрация азота достигала 100 %, кислорода – 60 %, углекислого газа – 10 %.

Для контроля параметров межклеточного транспорта воды в корнях растений была использована техника спинового эха с импульсным градиентом магнитного поля (ЯМР ИГМП) на частоте протонного резонанса 19 МГц. В измерениях использовали трёхимпульсную последовательность стимулированного эха. Регистрировали относительную амплитуду сигнала спин-эха (фактор  $R$ ) в зависимости от длительности –  $\delta$  и амплитуды –  $g$  импульсов градиента, при изменении интервала  $t_d$  между ними как параметра

$$R = \exp(-\gamma^2 \delta^2 g^2 t_d D_{эфф}).$$

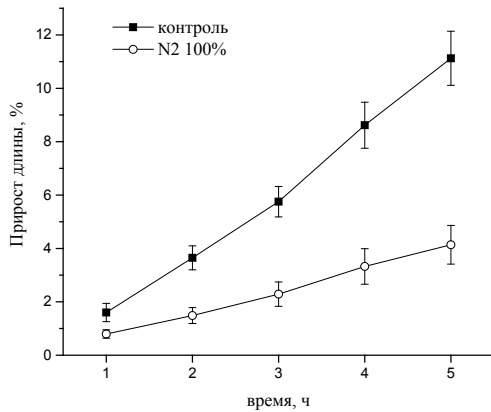
Для количественной оценки диффузионного переноса воды использовали формализм эффективных коэффициентов диффузии [8]. Средний эффективный коэффициент диффузии  $D_{эфф}$  определяли по декременту диффузионного затухания намагниченности образца при  $g \rightarrow 0$ , т.е. по наклону начального участка затухания, экстраполируемого экспонентой [9]. Для сведения к минимуму разброса данных из-за шумов аппаратуры во всех измерениях использовалось не менее чем десятикратное накопление сигналов намагниченности с 4-х шаговым фазовым циклированием р/ч импульсов и опорного р/ч напряжения на фазовый детектор. Вычисление проницаемости  $p$  клеток образца для воды производили с использованием уравнения Крика [10]. Вклад аквапоринов в межклеточный перенос воды определяли с помощью ингибиторного анализа, путём изменения водно-транспортной активности аквапоринов под действием ингибитора (хлорид ртути) в концентрации 200 мкМоль/л [11].

Скорость роста корней интактных растений кукурузы измеряли в динамике непосредственно при изменении концентрации газов атмосферного воздуха с помощью оригинальной камеры с прозрачным дном и магнитоуправляемыми манипуляторами [12]. Для измерения скорости роста камеру, с уложенными на стеклянную поверхность образцами, устанавливали прозрачным окном на рабочую поверхность сканера. Процедура оценки роста связана с периодической фоторегистратией образцов в камере через прозрачное окно с помощью компьютерного сканера и последующей обработки полученных изображений в программе MacBiophotonics ImageJ. Точность определения прироста длины объектов составляла 0,1 мм. Для статистической обработки данных использовали программу Origin 8.5.

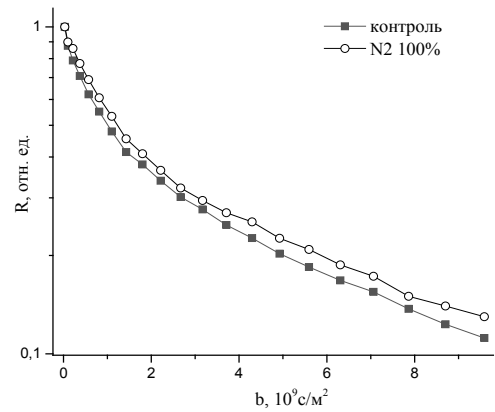
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На первом этапе были проведены эксперименты с пониженным содержанием кислорода в листовой зоне растений. Снижение концентрации кислорода достигалось за счёт его замещения чистым азотом с сохранением абсолютного давления на уровне нормального атмосферного. При снижении концентрации кислорода в камере наблюдалось уменьшение прироста корней растений кукурузы. На рисунке 1 представлена зависимость прироста длины корней от времени воздействия при полном замещении кислорода азотом. В условиях 100 % концентрации азота в камере, прирост длины корней снижался приблизительно в 3 раза, но не ингибировался полностью (рис. 1). При этом интенсивность межклеточного водообмена в корнях снижалась незначительно через 1 час после начала воздействия, о чём свидетельствует небольшое уменьшение скорости диффузионного затухания по сравнению с контролем (рис. 2). Средний эффективный коэффициент диффузии воды в клетках корней в контроле составил  $(0,64 \pm 0,03) \cdot 10^{-9}$  м<sup>2</sup>/с, при воздействии 100 % концентрации азота –  $(0,58 \pm 0,02) \cdot 10^{-9}$  м<sup>2</sup>/с. Объяснением снижения скорости роста и межклеточного водообмена может являться развитие гипоксии (кислородного голодания) в клетках и тканях растений, в результате чего протекание физиологически важных процессов на нормальном уровне становится невозможным. Стоит также отметить, что при восстановлении концентрации азота до нормальных значений скорость роста корней проростков в течение 30 минут восстанавливалась до контрольных значений (данные не приведены).

В работе [13] было показано, что уменьшение концентрации кислорода, растворённого в питательной жидкой среде или во внешнем атмосферном воздухе? приводит к заметному снижению скорости роста корней проростков кукурузы. При этом повышение концентрации кислорода от 21 %, т.е. от нормального значения, до 60 % не вызывало никаких изменений в скорости роста корней [13]. Уменьшение концентрации кислорода имело схожий эффект в длительных экспериментах на растениях салата, где было показано, что площадь поверхности



**Рисунок 1.** Прирост длины корней 4-х дневных проростков кукурузы в процентах к первоначальной длине, измеренный для контрольных растений и для растений, находящихся в условиях 100 % концентрации азота в атмосфере



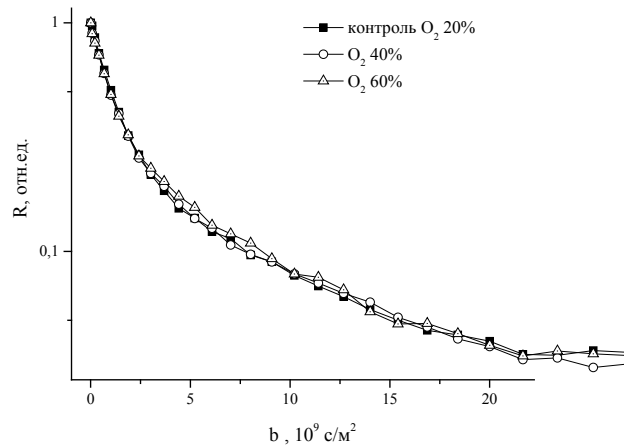
**Рисунок 2.** Диффузионные затухания намагниченности воды в клетках интактных корней кукурузы в контроле и через 2 часа после повышения концентрации азота N<sub>2</sub> в листовой зоне до 100 % в условиях нормобарии во внешней воздушной среде ( $b = \gamma^2 \delta^2 g^2 t_d$ )

листьев растений, выращенных при пониженной до 3 % концентрации кислорода в воздухе, была значительно меньше по сравнению с контролем (при 21 % O<sub>2</sub>) [14], однако повышение концентрации растворённого в корневой среде кислорода (до 23 мг/л) приводило к увеличению прироста биомассы корней и листьев [15]. В наших экспериментах повышение концентрации кислорода в воздухе до 60 % не приводило к изменению интенсивности межклеточного транспорта воды в корнях (рис. 3).

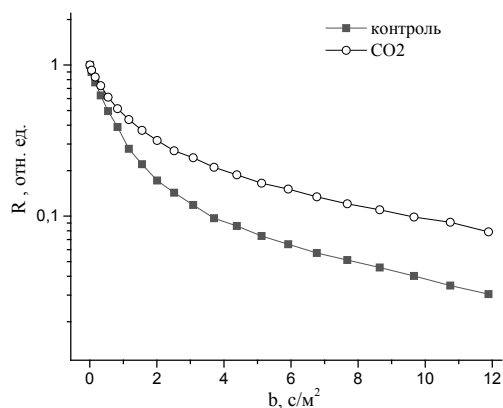
Скорость роста корней при этом также не изменялась (данные не приведены), что согласуется с результатами, полученными на корнях кукурузы в работе [13]. Этот факт можно объяснить тем, что в нормальных условиях количество кислорода в тканях корня достаточно для поддержания метаболизма на оптимальном уровне и дальнейшее повышение концентрации кислорода может привести только к кислородной интоксикации.

На следующем этапе были проведены эксперименты с уменьшением концентрации кислорода посредством повышения концентрации углекислого газа. Как видно из рисунка 4, при повышении концентрации CO<sub>2</sub> в листовой зоне растений до 10 %, с сохранением абсолютного давления на уровне 1 атмосферы (нормобария), происходит уменьшение скорости диффузионного затухания по сравнению с контролем, что свидетельствует об уменьшении коэффициента диффузии воды в клетках корней. При этом суммарная диффузионная проницаемость клеток для воды в радиальном направлении корней в течение 30 минут с момента повышения уровня CO<sub>2</sub> уменьшалась с  $(4,4 \pm 0,3) \cdot 10^{-5}$  м/с до  $(2,3 \pm 0,2) \cdot 10^{-5}$  м/с (рис. 5).

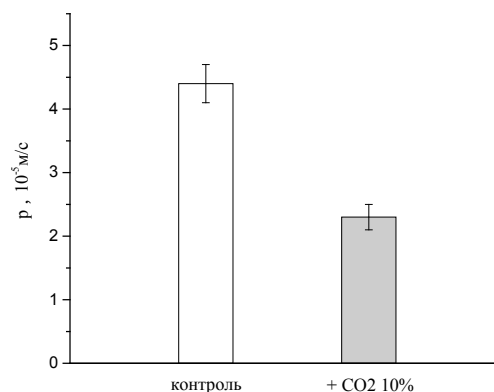
Следует учитывать, что концентрация углекислого газа в атмосфере в нормальных условиях составляет лишь 0,03-0,04 %, что во много раз меньше концентрации азота (79 %) и кислорода (21 %), и в связи с этим повышение CO<sub>2</sub> в эксперименте до 10 % за счёт замещения других газов, может также приводить к развитию гипоксии в клетках. Однако в сравнении с опытом со 100 % концентрацией азота (рис. 2), т.е. почти при полном отсутствии кислорода, повышение концентрации CO<sub>2</sub> до 10 % приводит к гораздо более заметному снижению



**Рисунок 3.** Диффузионные затухания намагниченности воды в клетках интактных корней кукурузы в контроле и через 30 минут после повышения концентрации O<sub>2</sub> в листовой зоне до 40 % и 60 % в условиях нормобарии во внешней воздушной среде ( $b = \gamma^2 \delta^2 g^2 t_d$ )



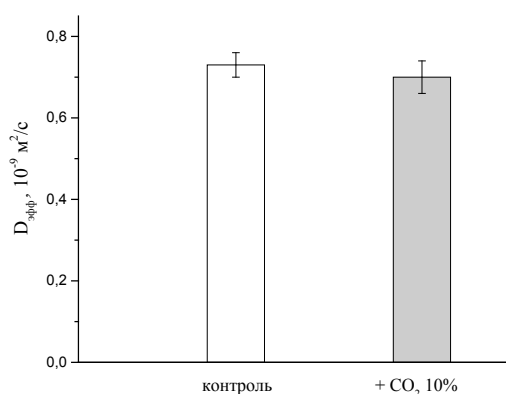
**Рисунок 4.** Диффузионные затухания намагниченности воды в клетках интактных корней кукурузы в контроле и через 30 минут после повышении концентрации  $\text{CO}_2$  в листовой зоне до 10 % в условиях нормобарии во внешней воздушной среде ( $b = \gamma^2 \delta^2 g^2 t_d$ )



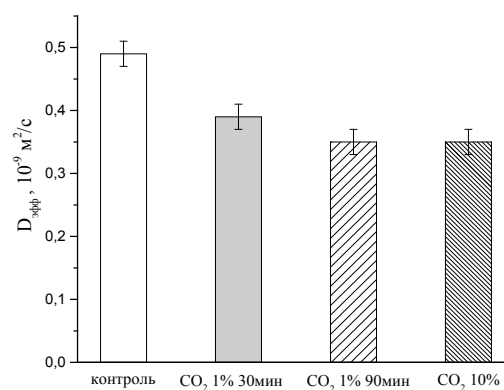
**Рисунок 5.** Суммарная диффузионная проницаемость клеток для воды в радиальном направлении всасывающей зоны корней интактных растений кукурузы в контроле и при повышении концентрации  $\text{CO}_2$  в листовой зоне до 10 % в условиях нормобарии

интенсивности межклеточного водообмена в корнях. С одной стороны это может быть связано с большей скоростью диффузии углекислого газа в тканях и клетках по сравнению с азотом ( $\text{N}_2 \approx 0,27 \cdot 10^{-9} \text{ м}^2/\text{с}$ ,  $\text{CO}_2 \approx 2,32 \cdot 10^{-9} \text{ м}^2/\text{с}$  [16], а с другой стороны с его метаболической активностью. Объяснением наблюдаемого эффекта уменьшения диффузионной водной проводимости в корне может быть реакция устьиц на изменение концентрации внешнего  $\text{CO}_2$  [17, 18]. Известно, что повышение уровня  $\text{CO}_2$  может приводить к закрытию устьиц в листьях растений в результате чего транспирационный ток воды в растении уменьшается и соответственно должно происходить снижение интенсивности межклеточного транспорта воды в корне. Для подтверждения этого были проведены опыты с воздействием повышенной концентрации  $\text{CO}_2$  на корни растений с удалённой листовой частью. Как видно из рисунка 6 при действии повышенной концентрацией  $\text{CO}_2$  на сегменты корней в условиях нормобарии величина  $D_{\text{эфф}}$  не изменяется. Более того, в экспериментах с повышением концентрации  $\text{CO}_2$  до 1 % в течение первых 30 минут также происходит заметное снижение коэффициента диффузии воды и соответственно интенсивности межклеточного водного обмена (рис. 7). При этом дальнейшее повышение концентрации  $\text{CO}_2$  до 10 % на том же образце не влияло на диффузионные параметры. Таким образом снижение интенсивности транспорта воды в интактных корнях кукурузы вследствие развития гипоксии при повышении концентрации  $\text{CO}_2$  до 1-10 % не является преобладающим и скорее связано с устьичной регуляцией.

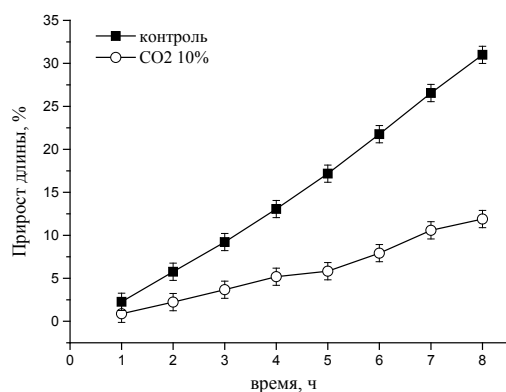
Скорость роста при увеличении концентрации углекислого газа в камере роста до 10 % также заметно снижалась, но полного ингибирования роста не происходило (рис. 8). Принимая во внимание длительность экспериментов по регистрации прироста корней (5-8 часов) можно утверждать, что основной вклад в величину прироста корней вносит рост растительных клеток растяжением. В свою очередь рост растяжением



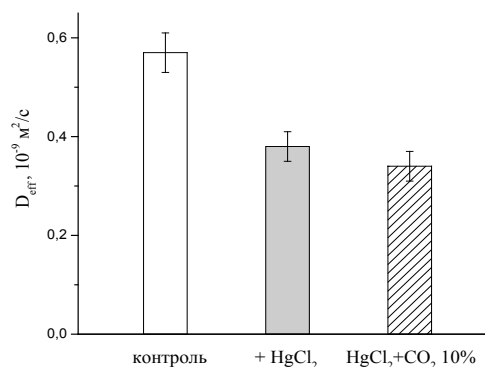
**Рисунок 6.** Влияние повышенной концентрации  $\text{CO}_2$  в условиях нормобарии и гипербарии на средний эффективный коэффициент диффузии воды клеток сегментов корней кукурузы



**Рисунок 7.** Средний эффективный коэффициент диффузии воды в клетках корней интактных растений кукурузы в контроле, через 30 и 90 минут после повышения концентрации  $\text{CO}_2$  в листовой зоне растений до 1 % и при последующем повышении уровня  $\text{CO}_2$  до 10 %



**Рисунок 8.** Прирост длины корней 4-х дневных проростков кукурузы в процентах к первоначальной длине, измеренный для контрольных растений и для растений, находящихся в условиях повышенной концентрации CO<sub>2</sub> до 10 %



**Рисунок 9.** Средний эффективный коэффициент диффузии воды в клетках корней интактных растений кукурузы в контроле, после обработки корней раствором хлорида ртути (HgCl<sub>2</sub> 200 мкМоль/л) и при последующем повышении концентрации CO<sub>2</sub> в листовой зоне до 10 %

обеспечивается активным поступлением воды в растущую клетку. С этой точки зрения, данные по скорости роста корней, полученные в данной работе, достаточно хорошо коррелируют с результатами диффузионных экспериментов. Известно, что водные каналы аквапорины выполняют основную роль в модуляции гидравлической проводимости корней [19], что наводит на вопрос о вкладе трансмембранного переноса воды через аквапорины в снижении интенсивности межклеточного водного переноса в ответ на повышение концентрации CO<sub>2</sub> в листовой зоне растений. После предварительной обработки корней ингибитором аквапоринов хлоридом ртути в концентрации 200 мкМоль/л увеличение концентрации CO<sub>2</sub> не приводило к изменениям в диффузионном транспорте воды в корнях растений (рис. 9). Это свидетельствует об участии аквапоринов в изменении водной проводимости корней в ответ на повышение концентрации CO<sub>2</sub>.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экспериментальные данные, полученные в данной работе, отчётливо демонстрируют чувствительность процессов роста и межклеточного переноса воды в корнях растений к изменению газового состава атмосферы. При уменьшении концентрации кислорода в листовой зоне растений, путём его замещения азотом или углекислым газом, наблюдается снижение интенсивности межклеточного транспорта воды и опосредованного им процесса роста корней растений кукурузы. При этом реакция на повышение углекислого газа более выраженная и имеет скорее регуляторный характер, связанный с реакцией устьиц на повышение концентрации CO<sub>2</sub>. Аквапорины клеток корней также вовлечены в процесс снижения межклеточного водообмена. В дополнение к вышесказанному в работе продемонстрирована возможность исследования в динамике процессов роста и транспорта воды в корнях интактных растений при одновременном изменении концентрации газов атмосферного воздуха в наземной части, что представляет ценный методический инструмент для исследования взаимосвязи газообмена и водообмена в растениях.

### Список литературы / References:

1. Залялов А.А., Газизов И.С. *Вода растений*. Казань: ФЭН, 2013, 366 с. [Zalalov A.A., Gazizov I.S. *Voda rasteniy*. Kazan, Fen, 2013, 366 p. (In Russ.)]
2. Chaumont F., Tyerman S.D. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant Physiology*, 2014, vol. 164, pp. 1600-1618.
3. Huang B., Xu Y. Cellular and Molecular Mechanisms for Elevated CO<sub>2</sub> – Regulation of Plant Growth and Stress Adaptation. *Crop Science*, 2015, vol. 55, pp. 1-20.
4. Zaghdoud Ch., Carvajal M., Ferchichi A., Carmen Martínez-Ballesta M. Water balance and N-metabolism in broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *Italica*) plants depending on nitrogen source under salt stress and elevated CO<sub>2</sub>. *Science of the Total Environment*, 2016, vol. 571, pp. 763-771.
5. Maurel C., Simonneau T., Sutka M. The significance of roots as hydraulic rheostats. *J. Exp. Bot.*, 2010, vol. 61, pp. 3191-3198.
6. Prior S.A., Runion G.B., Marble S.Ch., Rogers H.H., Gilliam Ch.H., Torbert H.A. A Review of Elevated Atmospheric CO<sub>2</sub> Effects on Plant Growth and Water Relations: Implications for Horticulture. *Hort Science*, 2011, vol. 46, no. 2, pp. 158-162.
7. Анисимов А.В. [и др.] Оснастка к исследованиям массопереноса под влиянием статического и динамического давления непосредственно в датчике градиентного ЯМР. *Датчики и системы*, 2012, т. 7, с. 64-67.

[Anisimov A.V., Suslov M.A., Zuykov V.A. Equipment to the study of mass transfer under the influence of static and dynamic pressure directly in the gradient NMR sensor. *Sensors and Systems*, 2012, vol. 7, pp. 64-67. (In Russ.)]

8. Анисимов А.В., Раткович С. *Транспорт воды в растениях. Исследование импульсным методом ЯМР*. М.: Наука, 1992, 144 с. [Anisimov A.V., Ratkovich S. *Water transport in plants. Investigation by pulsed NMR*. Moscow: Nauka, 1992, 144 p. (In Russ.)]

9. Valiullin R., Skirda V. Time dependent self-diffusion coefficient of molecules in porous media. *Journal of chemical physics*, 2001, vol. 114, no. 1, pp. 452-458.

10. Crick F. Diffusion in embryogenesis. *Nature*, 1970, vol. 225, pp. 420-422.

11. Ehlert Ch., Maurel Ch., Tardieu F., Simonneau Th. Aquaporin-mediated reduction in maize root hydraulic conductivity impacts cell turgor and leaf elongation even without changing transpiration. *Plant Physiol.*, 2009, vol. 150, pp. 1093-1104.

12. Suslov M.A., Anisimov A.V. Pressure chamber with a viewport and magnet manipulators to study biological samples. *Instrumentation Science and Technology*, 2018, vol. 46, no. 4, pp. 426-434.

13. Saglio P.H., Rancillac M., Bruzan F., Pradet A. Critical Oxygen Pressure for Growth and Respiration of Excised and Intact Roots. *Plant Physiol.*, 1984, vol. 76, pp. 151-154.

14. Kawasaki S-I., Tominaga J., Uehara N., Ueno M., Kawamitsu Y. Effects of Long-term Exposure to Different O<sub>2</sub> Concentrations on Growth and Phytochemical Content in Red Leaf Lettuce. *Environ. Control Biol.*, 2015, vol. 53, no. 4, pp. 117-122.

15. Suyantohadi A., Kyoren T., Hariadi M. Effect of high concentrated dissolved oxygen on the plant growth in a deep hydroponic culture under a low temperature. *IFAC Proceedings Volumes*, 2010, vol. 43, no. 26, pp. 251-255.

16. Ho Q.T., Verlinden B.E., Verboven P., Vandewalle S., Nicolai B.M. A permeation-diffusion-reaction model of gas transport in cellular tissue of plant materials. *Journal of experimental botany*, 2006, vol. 57, no. 15, pp. 4215-4224.

17. Young J.J., Mehta S., Israelsson M., Godoski J., Grill E., Schroeder J.I. CO<sub>2</sub> signaling in guard cells: Calcium sensitivity response modulation, a Ca<sup>2+</sup>-independent phase, and CO<sub>2</sub> insensitivity of the *gca2* mutant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2006, vol. 103, pp. 7506-7511.

18. Lake J.A., Woodward F.I., Quick W.P. Long-distance CO<sub>2</sub> signaling in plants. *J. Exp. Bot.*, 2002, vol. 53, pp. 183-193.

19. Li G., Santoni V., Maurel Ch. Plant aquaporins: roles in plant physiology. *Biochimica et biophysica acta*, 2014, vol. 1840, pp. 1574-1582.

#### DYNAMICS OF GROWTH AND INTERCELLULAR WATER TRANSPORT IN INTACT ZEA MAIZE PLANTS UNDER CHANGE OF THE GAS COMPOSITION OF AIR

Suslov M.A., Anisimov A.V.

Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, FRC Kazan Scientific Center of RAS  
Lobachevskogo st., 2/31, Kazan, 420111, Russia; e-mail: makscom87@mail.ru

**Abstract.** In this work the effect of the gas composition of the air on the dynamics of growth and intercellular transport of water in intact maize roots was studied using the spin-echo NMR method. The original methodical and technical approach, allowing to register the parameters of water transport and the growth rate in plants, directly under change of the concentration of air gases was used in the present work. It was shown that the processes of water transport and plant growth are more sensitive to decrease of oxygen concentration when it is replaced by nitrogen and carbon dioxide. Under conditions of oxygen deficiency both the growth rate and the intercellular transport of water in the roots was decreased. In this case the reaction of the water transport system of plant roots to elevated concentration of CO<sub>2</sub> is more pronounced in comparison with the increase of the nitrogen concentration, which indicates the predominant regulatory role of carbon dioxide in the processes of gas exchange and water exchange in plants. An increase of the oxygen concentration in the atmosphere up to 60% did not lead to appreciable changes in the growth rate and intercellular transport of water in the roots.

**Key words:** nuclear magnetic resonance, intercellular transport of water, plant growth, concentration of atmospheric gases.