

Хейно МОЛДАУ

ВЛИЯНИЕ ДЕФИЦИТА ВОДЫ НА ПРИРОСТ РАСТЕНИЯ (МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ)

Ранее нами представлена математическая модель продуктивности растения при дефиците воды с учетом некоторых явлений адаптации (Moldau, 1971). При этом предполагалось, что сопротивление устьиц листьев регулируется так, чтобы в листьях потенциал воды был постоянным. Режим влажности в системе почва—растение—атмосфера характеризовался при помощи комплексного параметра Ψ , который в последующей работе (Молдау, 1973) был конкретизирован на основе современных представлений о переносе воды в указанной системе. Там же на основе классического представления о механизме закрывания устьиц при дефиците воды выведены формулы, связывающие между собой сопротивление устьиц и потенциал воды в листе. Полученные формулы позволили проанализировать зависимость транспирации и сопротивления устьиц от потенциала воды почвы при различных значениях параметров окружающей среды и растения. Ниже, включая дополнительные данные о сопротивлении мезофилла листьев и о потерях на дыхание в различных органах, эти формулы используются для расчета прироста сухой массы растения при водном стрессе. Результаты расчета служат для анализа явлений адаптации растений к дефициту воды.

Зависимость сопротивления устьиц от потенциала воды почвы

Ранее (Молдау, 1973) получена следующая формула, связывающая между собой потенциал воды почвы (ψ_s) и листьев (ψ_m):

$$\frac{1}{\psi_s} = \frac{(1 - \mu R_p)}{(1 - \mu R_p)\psi_a + \psi_m - \psi_a} - \frac{\mu(\psi_m - \psi_a)d_1 \ln(d_1/d_2)}{(1 - \mu R_p)S_r \delta}, \quad (1)$$

где $\mu = S_l / (S_l R_p + r_{st} + r_a)$, S_l — площадь листьев растения, R_p — сопротивление растения в жидкой фазе тока воды, r_{st} и r_a — сопротивление устьиц и прилистового слоя воздуха в газовой фазе тока воды в пересчете на единицу поверхности листа (в единицах гидравлического сопротивления), ψ_a — потенциал воды воздуха, d_1 — радиус корней, d_2 — радиус перехвата влаги корнем, S_r — площадь корней растения, δ — постоянная, характеризующая тип почвы.

Сопротивление устьиц определялось по формуле

$$r_{st}^* = \frac{1}{Dn_1} \left(\frac{l}{ab} + \frac{1}{2\sqrt{ab}} \right), \quad (2)$$

где r_{st}^* — сопротивление устьиц (в единицах диффузионного сопротивления), D — коэффициент диффузии водяного пара в воздухе, n_1 — число устьиц на единицу поверхности листа, l и a — глубина и длина устьичной щели, b — ширина щели, определяемая через радиус замыкающих клеток (ЗК) q_0 и относительное изменение объема ЗК v по формуле

$$b = 2q_0 \sqrt[3]{v+1} - 1, \text{ где}$$

$$v = \frac{V - V_0}{V_0} = \frac{1}{2\varepsilon} [(\psi_m - \varepsilon) + \sqrt{(\psi_m + \varepsilon)^2 - 4\varepsilon\psi_\pi}]. \quad (3)$$

В формуле (3) V и V_0 — объем ЗК при полном и нулевом тургоре, ε — коэффициент эластичности стенок ЗК, $\psi_\pi = -m_0RT/V_0M$ — осмотический потенциал в ЗК при нулевом тургоре, m_0 и M — масса и молекулярный вес осмотически активного вещества в ЗК, R — газовая постоянная, T — температура.

При выводе этих формул сделан ряд упрощений, обусловленных частично недостаточной информацией о деталях процесса переноса воды и механизма регуляции устьиц, частично желанием получить сравнительно простые формулы для первичного анализа этого процесса. Эти упрощения, а также вывод формул (1)–(3) изложены в работе Х. Молдау (1973).

Учет сопротивления мезофилла и потерь на дыхание

Пренебрегая частичной реассимиляцией выделяемого при дыхании CO_2 , интенсивность чистого (брутто-) фотосинтеза единичного участка листа (P_g) при световом насыщении выражается (Samish, Koller, 1968)

$$P_g = \frac{c_a}{D_{\text{отн}}(r_a^* + r_{st}^*) + r_m^*}, \quad (4)$$

где c_a — концентрация CO_2 в воздухе, r_m^* — сопротивление мезофилла, включающее сопротивление диффузии CO_2 в жидкой фазе и сопротивление реакции карбоксилирования, $D_{\text{отн}}$ — отношение коэффициентов диффузии водяного пара и CO_2 .

Измерения r_m^* листьев культурных и дикорастущих растений показали, что r_m^* остается практически постоянным во всем диапазоне уменьшения ψ_m , где r_{st}^* увеличивается под влиянием дефицита воды (Troughton, Slatyer, 1969; Молдау, 1972). Хотя r_m^* несколько зависит от световых условий (Молдау, 1972) и вида растения, для растений с C_3 -циклом фотосинтеза r_m^* обычно составляет $4\text{--}10 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$, а для растений с C_4 -циклом $r_m^* = 0,5\text{--}1,5 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$ (Ludlow, Wilson, 1971).

В настоящее время различают потери органического вещества на поддержание структур и потери на рост.* Первые считаются пропорциональными метаболизировавшей массе растения, вторые — количеству сухого вещества, отводимого на создание нового органического вещества (Thornley, 1971). Уравнение суточного баланса сухого вещества растения можно записать в виде

$$S_i P_g \xi t - t_0 \sum_i c_{0,i} m_{s,i} S_i - \sum_i \frac{c_i}{1 - c_i} \Delta m_i = \sum_i \Delta m_i, \quad (5)$$

* Потери на бесполезное дыхание (Thornley, 1971) пока трудно отделить от потерь поддержки и поэтому здесь отдельно не рассматриваются.

где первый член слева определяет количество сухого вещества,работанного листьями в течение дня (времени t), при этом P_g представляет среднюю за день интенсивность чистого фотосинтеза, ξ — коэффициент перехода от CO_2 к сухому веществу. Второй член, где $m_{s,i}$ — поверхностная плотность i -го органа и S_i — площадь органа ($m_{s,i}S_i$ — масса органа), определяет потери на поддержание структур за сутки (за время t_0). Коэффициент $c_{0,i}$ равен количеству сухого вещества, расходуемому на поддержание единицы массы i -го органа за единицу времени. Третий член определяет потери на рост за сутки и показывает, какая доля сухого вещества, отведенного на прирост i -го органа, расходуется при росте этого органа, $\Sigma\Delta m_i$ — суммарный прирост всех органов растений за сутки.

По опубликованным только в последнее время отрывочным данным, $c_{0,i}$ составляет несколько процентов за сутки (Hesketh и др., 1971; McCree, 1970); $c_i = 0,2 - 0,5 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$ для всех органов (Hesketh и др., 1971; Yoko, 1967). Данные о возможной зависимости c_i , а также $c_{0,i}$ от потенциала воды пока отсутствуют.

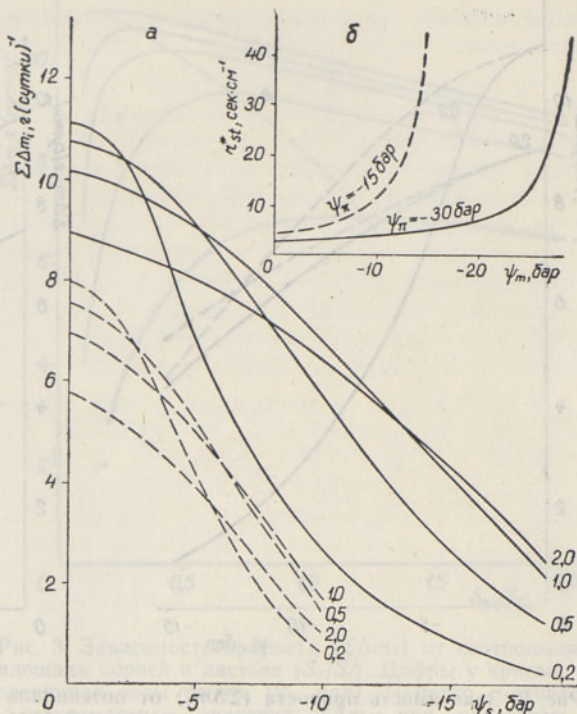
Формулы (1) — (5) позволяют определить зависимость прироста растения $\Sigma\Delta m_i$ от потенциала воды почвы ψ_s при различных комбинациях параметров, входящих в эти формулы. К сожалению, в настоящее время нет работ, в которых комплекс этих параметров определялся бы одновременно. Это лишает нас возможности проверить точность построенной модели. Однако, как было указано ранее (Молдау, 1973), сама модель построена с целью выяснить наиболее важные параметры, которые должны подвергаться экспериментальному изучению, в частности с целью усовершенствования самой модели. Как мы увидим ниже, расчеты по модели позволяют обосновать также некоторые тенденции в адаптации растений к условиям дефицита воды.

Проанализируем влияние только некоторых параметров тракта переноса воды (ψ_s , ψ_a , S_r/S_l , ψ_π , R_p) на прирост растения. Остальные параметры этого тракта, входящие в формулы (1) — (3), приняты постоянными. Их значения, выбранные по возможности как средние по различным литературным источникам, следующие: $\epsilon = 50 \text{ бар}$, $D = 0,25 \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$, $n_1 = 8 \cdot 10^3 \text{ см}^{-2}$, $l = 5 \cdot 10^{-4} \text{ см}$, $a = 2r_0 = 10^{-3} \text{ см}$, $S_l = 10^4 \cdot \text{см}^2$, $d_1 = 0,1 \text{ см}$, $d_2 = 0,7 \text{ см}$, $\delta = 2 \cdot 10^{-2} \text{ см}^3 \cdot \text{сек}^{-1}$, $D_{\text{отн}} = 1,7$, $r_a = 0,5 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$. Предполагается, что тракт изотермичен ($T = 298^\circ \text{K}$) и что потери на дыхание в других органах, кроме водообменивающих листьев и корней, равны нулю. В формулах (4) и (5) принято: $\xi = 0,6 \text{ г}$ сухого вещества на 1 г CO_2 , $t = 14 \text{ ч}$, $m_{s,i=l} = 1,5 \cdot 10^{-2} \text{ г} \cdot \text{см}^{-2}$, $m_{s,i=r} = 10^{-2} \text{ г} \cdot \text{см}^{-2}$, $c_a = 5,4 \cdot 10^{-7} \text{ г} \cdot \text{см}^3$, $t_0 c_{0,i} = 1,5 \cdot 10^{-2} \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \text{ сут}^{-1}$, $c_{i=l,r} = 0,2 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$, $r_m^* = 5,0 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$. Следовательно, на наших рисунках варьирование параметров ψ_s , ψ_a , S_r/S_l , ψ_π , R_p обуславливает изменение прироста растения по двум причинам: 1) изменяется доступ CO_2 в листья вследствие изменения сопротивления устьиц и 2) изменяются потери на дыхание вследствие изменения отношения S_r/S_l .

Влияние параметров

На рис. 1, а представлена рассчитанная по формулам (1) — (5) зависимость прироста растения от потенциала воды почвы. Сплошные кривые характеризуют растения солнечных местообитаний, устьица которых закрываются при сравнительно низком ψ_m (Slatyer, 1957), пунктирные — растения более теневых местообитаний. Согласно рис. 1, б более низкий осмотический потенциал ЗК ($\psi_\pi = -30 \text{ бар}$) обуславливает меньшие

Рис. 1. а — зависимость прироста сухого вещества растения ($\Sigma \Delta m_i$) от потенциала воды почвы (ψ_s). Влияние осмотического потенциала замыкающих клеток ($\psi_\pi = -\frac{m_0 RT}{MV_0}$) и отношения площади корней и листьев (S_r/S_l). Сплошные кривые — $\psi_\pi = -30$ бар, пунктирные — $\psi_\pi = -15$ бар. Цифры у кривых — значения S_r/S_l . Относительная влажность воздуха 20% при 25 °C ($\psi_a = -2,21 \cdot 10^3$ бар), $R_p = 0$. б — зависимость сопротивления устьиц (r_{st}^*) от потенциала воды листа (ψ_m), на основе которого рассчитаны кривые а.



значения r_{st}^* при всех значениях ψ_m , включая $\psi_m = 0$. Соответственно выше и прирост по сравнению с растением, у которого ψ_π ЗК больше (рис. 1, а).

Наблюдается значительная зависимость прироста растения от относительной поглощающей поверхности корней S_r/S_l (рис. 1, а). Растения со слаборазвитой корневой системой имеют наибольший прирост при высокой влажности почвы (ψ_s больше). Однако при низкой влажности прирост таких растений сильно подавлен вследствие большего градиента потенциала воды между почвой и листьями и соответственно большего значения r_{st}^* . Более высокий прирост при низкой влажности почвы имеют растения с мощной корневой системой, а при высокой влажности почвы их прирост ниже вследствие высоких потерь на дыхание корней.

Влияние влажности воздуха и сопротивления в жидкой фазе на зависимость $\Sigma \Delta m_i$ от ψ_s при двух значениях S_r/S_l изображено на рис. 2. Выясняется (рис. 2, а), что при $\psi_s = 0$ $\Sigma \Delta m_i$ не зависит от влажности воздуха ψ_a (формула (1) получена в предположении, что при $\psi_s = 0$ гидравлическое сопротивление почвы незначительно). С понижением ψ_s , однако, $\Sigma \Delta m_i$ все сильнее подавляется в сухом воздухе, особенно, если растение имеет малоразвитую корневую систему ($S_r/S_l = 0,2$). Согласно модели причиной понижения $\Sigma \Delta m_i$ в сухом воздухе служит высокая интенсивность транспирации, вызывающая высокий градиент потенциала в почве, низкий потенциал воды в листьях ψ_m и соответственно высокое значение r_{st}^* . При мощной корневой системе зависимость $\Sigma \Delta m_i$ от ψ_s и ψ_a меньше, так как градиент между почвой и растением меньше выражен. Из сравнения соответствующих кривых на рис. 2, а ($R_p = 0$) и 2, б ($R_p > 0$) вытекает, что наличие сопротивления в жидкой фазе внутри растения вызывает дополнительное понижение $\Sigma \Delta m_i$, особенно при высо-

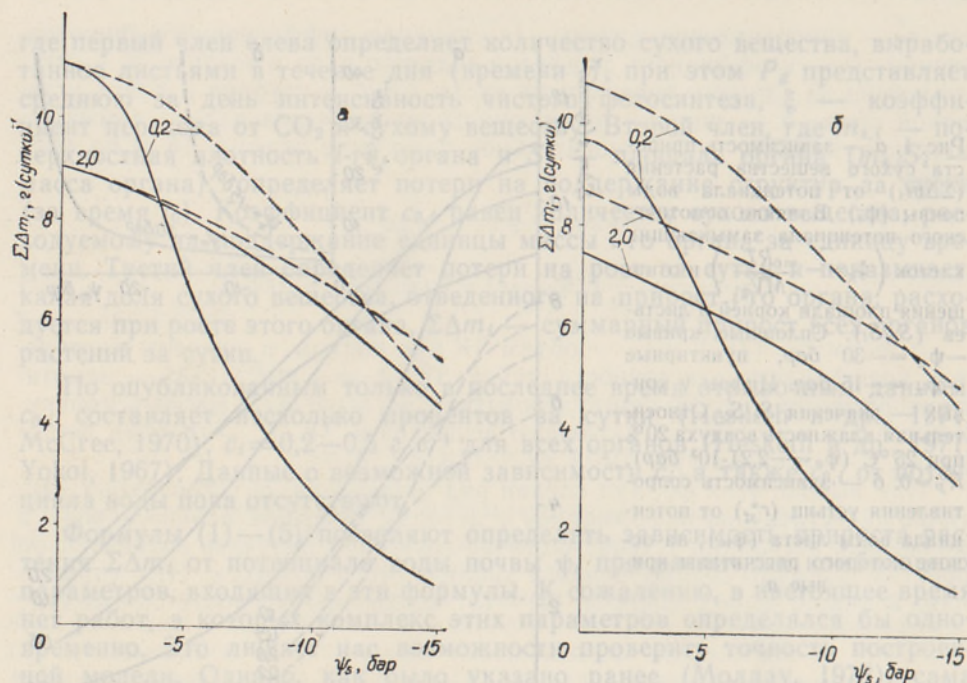


Рис. 2. Зависимость прироста ($\Sigma\Delta m_i$) от потенциала воды почвы (ψ_s). Влияние влажности воздуха (ψ_a) и сопротивления в жидкой фазе тока воды (R_p) при двух значениях S_r/S_l (0,2 и 2,0). Сплошные кривые — $\psi_a = -2,21 \cdot 10^3$ бар (соответствует относительной влажности воздуха 20% при 25 °C), пунктирные — $\psi_a = -0,308 \cdot 10^3$ бар (80% при 25 °C). а — $R_p = 0$, б — $R_p = 1,8 \cdot 10^3$ сек · см⁻²; $\psi_\pi = -30$ бар.

ких значениях ψ_s и низких — ψ_a . Это обусловлено возникновением градиента потенциала между поверхностью корней и листьями (при $R_p > 0$ и $\psi_s = 0$ $\psi_m < 0$), вследствие чего ψ_m будет зависеть от ψ_a , в то время как при нулевых значениях R_p и ψ_s значение $\psi_m = 0$ независимо от ψ_a .

Приведенные выше результаты расчета зависимости $\Sigma\Delta m_i$ от ψ_s указывают на целесообразность высоких значений S_r/S_l при напряженном водном режиме. Наличие оптимального отношения S_r/S_l (обеспечивающего максимальный $\Sigma\Delta m_i$) для каждой ψ_s видно из рис. 3, где представлена зависимость $\Sigma\Delta m_i$ от S_r/S_l для нескольких значений ψ_s . При субоптимальных значениях S_r/S_l прирост $\Sigma\Delta m_i$ падает из-за увеличения градиента потенциала между почвой и поверхностью корней, которое через понижение ψ_m увеличивает r_{st} ; при супероптимальных значениях S_r/S_l прирост $\Sigma\Delta m_i$ падает вследствие увеличения потерь на дыхание корней. С понижением ψ_s оптимальное значение S_r/S_l увеличивается, так как для компенсации сопротивления более сухой почвы требуется более развитая корневая система. Естественно, что в связи с этим возрастают и потери на дыхание, а прирост растения даже при $(S_r/S_l)_{\text{опт}}$ падает с понижением ψ_s . Пунктир на рис. 3 соединяет оптимальные значения S_r/S_l для различных ψ_s . Растения, увеличивающие S_r/S_l согласно этой кривой при понижении ψ_s , имеют максимальный прирост; любое отклонение от $(S_r/S_l)_{\text{опт}}$ обуславливает дополнительное понижение прироста.

На рис. 4 приведена зависимость $(S_r/S_l)_{\text{опт}}$ от ψ_s при некоторых комбинациях параметров R_p и ψ_π . Как уже было указано, $(S_r/S_l)_{\text{опт}}$ значительно увеличивается при понижении ψ_s , особенно в сухом воздухе.

У растений теневых местообитаний (ψ_{π} выше) значение $(S_r/S_l)_{\text{опт}}$ ниже, чем у растений световых местообитаний, оно ниже также при $R_p > 0$. Из рис. 4 видно, что $(S_r/S_l)_{\text{опт}}$ при высокой влажности воздуха значительно меньше зависит от R_p и ψ_{π} .

Обсуждение

В математических моделях, учитывающих влияние дефицита воды на фотосинтез растений, сопротивление устьиц обычно связывается с показателем дефицита воды при помощи эмпирических формул (Curry, 1971; Penning de Vries, 1972). Приведенная выше модель представляет попытку включить вместо этих эмпирических зависимостей более детальные, где функциональные параметры среды и растения, от которых зависит интенсивность переноса воды через растение, выражены более явно. Естественно, в таком случае формулы усложняются, а проверка самой модели затрудняется вследствие отсутствия экспериментальных данных по всем вовлеченным параметрам. Однако ориентировочные расчеты по таким моделям лучше приближают нас к пониманию роли различных звеньев в комплексе факторов и процессов, определяющих продуктивность растения в различных условиях внешней среды, одновременно способствуя выявлению рационально-

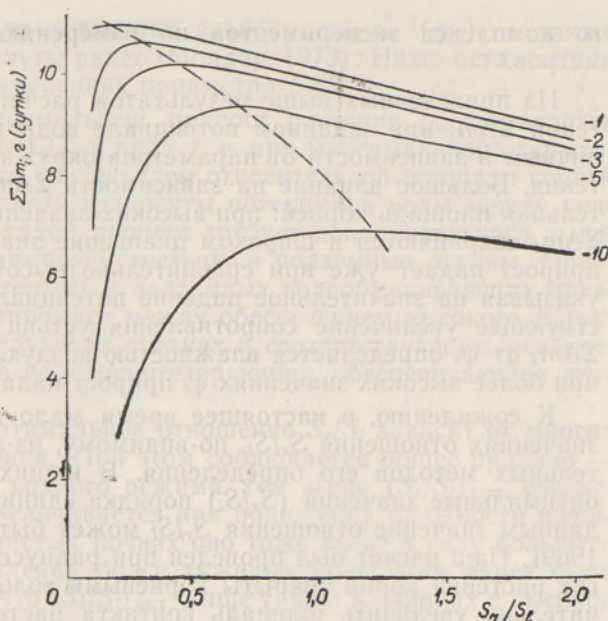


Рис. 3. Зависимость прироста ($\Sigma\Delta m_i$) от соотношения площади корней и листьев (S_r/S_l). Цифры у кривых — потенциал воды почвы (ψ_s , бар). Пунктир соединяет максимальные значения $\Sigma\Delta m_i$ при различных $\psi_s \cdot R_p = 0$, $\psi_a = -2,21 \cdot 10^3$ бар, $\psi_{\pi} = -30$ бар.

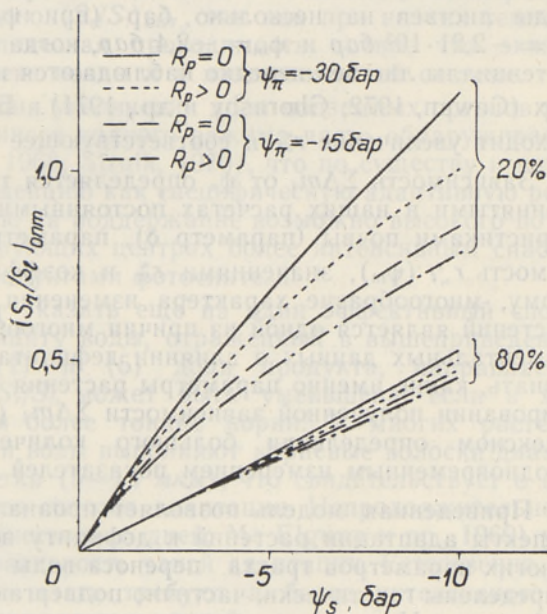


Рис. 4. Зависимость оптимального соотношения площади корней и листьев $(S_r/S_l)_{\text{опт}}$ от потенциала воды почвы (ψ_s) при относительной влажности воздуха 20 и 80%.

го комплекса экспериментов по измерению наиболее важных параметров.

Из приведенных выше результатов расчета видно, что прирост растения $\Sigma \Delta m_i$ при заданном потенциале воды почвы ψ_s может быть различным в зависимости от параметров окружающей среды и самого растения. Большое влияние на зависимость $\Sigma \Delta m_i$ от ψ_s оказывает относительная площадь корней: при высоких значениях S_r/S_l высокие значения $\Sigma \Delta m_i$ сохраняются в широком диапазоне значений ψ_s , при низких S_r/S_l прирост падает уже при сравнительно высоких значениях ψ_s (рис. 1), указывая на значительное падение потенциала воды листьев и соответствующее увеличение сопротивления устьиц. Кроме того, зависимость $\Sigma \Delta m_i$ от ψ_s определяется влажностью воздуха (рис. 2): в сухом воздухе при более высоких значениях ψ_s прирост падает.

К сожалению, в настоящее время мало известно о действительных значениях отношения S_r/S_l , по-видимому, из-за отсутствия удовлетворительных методов его определения. В наших расчетах были получены оптимальные значения (S_r/S_l) порядка единицы (рис. 4). По некоторым данным значение отношения S_r/S_l может быть намного выше (Newman, 1969). Наш расчет был проведен при радиусе корней $d_1 = 0,1$ см. У многих растений корни покрыты корневыми волосками, позволяющими значительно увеличить площадь контакта растения с почвой без пропорционального увеличения массы корней и затрат на их дыхание. Естественно, что в этом случае увеличивается и $(S_r/S_l)_{\text{опт}}$.

Прирост растения зависит также от сопротивления растения в жидкой фазе тока воды. Используемое в расчетах значение $R_p = 1,8 \cdot 10^5$ сек·см⁻² составляет не более 0,45% от сопротивления в газовой фазе $[(r_{st} + r_a)/S_l = 4 \cdot 10^7$ сек·см⁻² при $\psi_m = 0$, $\psi_r = -30$ бар и $\psi_a = -2,21 \cdot 10^3$ бар]. Однако этого достаточно для снижения потенциала воды листьев на несколько бар (при $\psi_r = 0$ $\psi_m = -8,2$ бар, когда $\psi_a = -2,21 \cdot 10^3$ бар и $\psi_m = -2,4$ бар, когда $\psi_a = -0,308 \cdot 10^3$ бар). Такие потенциалы листьев нередко наблюдаются на хорошо увлажненных почвах (Cowan, 1972; Ghorashy и др., 1971). Благодаря связи r_{st}^* (ψ_m) происходит увеличение r_{st}^* и соответствующее снижение прироста.

Зависимость $\Sigma \Delta m_i$ от ψ_s определяется также другими параметрами, принятыми в наших расчетах постоянными: водно-физическими характеристиками почвы (параметр δ), параметрами, определяющими зависимость r_{st}^* (ψ_m), значениями r_m^* и коэффициентами $c_{0,i}$ и c_i . По-видимому, многообразие характера изменения этих параметров у разных растений является одной из причин многообразия существующих экспериментальных данных о влиянии дефицита воды на прирост растения. Узнать, какие именно параметры растения играют главную роль в формировании полученной зависимости $\Sigma \Delta m_i$ (ψ_s), можно только при комплексном определении большого количества параметров растения с одновременным измерением показателей внешней среды.

Приведенная модель позволяет проанализировать также некоторые аспекты адаптации растений к дефициту воды. Известно, что значения многих параметров тракта переноса воды (ϵ , n_i , a , ψ^* , S_r/S_l) частично определены генетически, частично подвергаются действию условий внешней среды. Имеющиеся экспериментальные данные о направлениях изменения многих этих параметров под влиянием внешней среды указывают, что они могут рассматриваться как адаптивные, направленные на оптимизацию метаболизма организма, в частности на поддержание возможно высокой продуктивности. Вопросы адаптивных

изменений параметров, определяющих зависимость r_{st}^* (ψ_m), а также параметра R_p , были затронуты ранее (Молдау, 1973). Ниже остановимся коротко на адаптивных изменениях параметра S_r/S_i .

Согласно модели максимальный прирост растения обеспечивается при максимальном доступе CO_2 в лист, т. е. при максимальной открытости устьиц. Это достигается увеличением относительной площади корней S_r/S_i , что позволяет подавлять градиенты потенциала воды между почвой и растением. Однако такой процесс требует дополнительного выделения продукта, производимого в листьях, в подземные органы. Оптимальное соотношение подземных и надземных водообменивающих органов определялось как компромисс между обеспечением высокого потенциала воды в фотосинтезирующих органах и соответствующим увеличением потерь на дыхание в нефотосинтезирующих, обеспечивающих этот потенциал органах.

Как показано выше, оптимальное отношение S_r/S_i зависит от многих параметров среды и растения. При этом соблюдается общее правило — чем выше напряженность водного режима, тем выше $(S_r/S_i)_{\text{опт}}$, согласно которому, $(S_r/S_i)_{\text{опт}}$ увеличивается при понижении влажности почвы и воздуха (рис. 4); в глинистых почвах оно тоже выше в силу большего гидравлического сопротивления более тяжелых почв. Уже ранее было показано (Moldau, 1971), что $(S_r/S_i)_{\text{опт}}$ выше также в районах с высокой инсоляцией. Это явствует также из рис. 4, если вспомнить, что более низкие значения параметра ψ_p характерны для растений из более световых местообитаний. Напомним также, что наши расчеты были выполнены в предположении изотермичности в системе почва—растение—атмосфера (Молдау, 1973). В условиях, где поддерживается повышенная температура листьев относительно температуры воздуха, $(S_r/S_i)_{\text{опт}}$ выше, так как эффект повышенной температуры листа эквивалентен эффекту пониженной влажности воздуха. Аналогично понижение температуры почвы приводит к увеличению $(S_r/S_i)_{\text{опт}}$, так как при низких температурах понижается гидравлическая проводимость почвы, что эквивалентно понижению влажности почвы и в изотермической системе.

Указанная выше тенденция увеличения доли подземных органов растения в условиях напряженного водного режима часто обнаруживается в экспериментах (Brouwer, 1968; Struik, 1970), что по существу и позволяет рассматривать эту тенденцию как специфическую адаптивную реакцию растения, направленную на поддержание возможно высокого потенциала воды в фотосинтезирующих центрах более интенсивным снабжением подземных органов продуктами фотосинтеза.

В связи с этим следует указать еще на один эффективный способ адаптации растений к дефициту воды, отраженный в вышеприведенной модели. По формулам (1) и (5) доля продукта, направляемая в корни для увеличения S_r/S_i , может быть уменьшена, если в ходе адаптации вырабатываются более тонкие корни. У многих растений большую роль в поглощении воды выполняют корневые волоски диаметром порядка размеров клетки (5—15 мкм), что свидетельствует о предельном использовании этого способа адаптации. Непродолжительность жизни корневых волосков (несколько дней; Mc Elgunn и др., 1969) указывает, кроме того, на оперативность такой адаптации. Естественно, что более оперативные «поиски» влаги требуют и более интенсивного закладывания «носящих», более толстых корней.

Результаты специальных экспериментов (Brouwer, 1968) позволили предложить также возможный механизм для адаптивного увеличения доли подземных органов растения при дефиците воды. Известно, что рост растения более чувствителен к дефициту воды, чем фотосинтез

(Boyer, 1970). В результате небольшой, но частый локальный дефицит воды замедляет использование продуктов фотосинтеза надземными органами, что обуславливает более интенсивный отток их в подземные органы.

Процесс поглощения воды тесно связан с поглощением минеральных элементов (Куперман, 1972). Показано, например, что при недостаточном азотном питании в растениях происходит адаптивное увеличение доли подземных органов растения (Куперман, 1972; Thornley, 1972). Аналогично выявляется тенденция экономии фотосинтетического продукта путем уменьшения диаметра корней (Куперман, 1972). Следовательно, приведенная выше модель, отражающая некоторые аспекты адаптации растений к дефициту воды, может рассматриваться как описывающий частный случай более обширного класса процессов самоорганизующих систем, направленных на оптимизацию метаболизма всего организма.

ЛИТЕРАТУРА

- Куперман И. А., 1972. К регуляции соответствия между уровнями азотного и светового питания у высших наземных растений. В сб.: Физиологические механизмы адаптации и устойчивости растений. I. Новосибирск: 5—33.
- Молдау Х., 1972. Влияние дефицита воды и светового режима на фотосинтетическую активность листьев. Физиол. растений **19** (6) : 1139—1145.
- Молдау Х., 1973. Влияние дефицита воды на сопротивление устьиц. (Математическая модель). Изв. АН ЭССР. Биол. **22** (4) : 348—356.
- Boyer J. S., 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. Plant Physiol. **46** (2) : 233—235.
- Brouwer R., 1968. Morphological and physiological adaptations to external conditions. Acta bot. nederl. **17** (1) : 78—84.
- Cowan I. R., 1972. An electrical analogue of evaporation from, and flow of water in plants. Planta (Berl.) **106** : 221—226.
- Curry R. B., 1971. Dynamic simulation of plant growth. Part I. Development of a model. Transactions of ASAE. **14** (5) : 946—950.
- Ghorashy S. R., Pendleton J. W., Peters D. B., Boyer J. S., Beuerlein J. E., 1971. Internal water stress and apparent photosynthesis with soybean differing in pubescence. Agr. J. **63** (5) : 674—676.
- Hesketh J. D., Baker D. N., Duncan W. G., 1971. Simulation of growth and yield in cotton: Respiration and the carbon balance. Crop Sci. **11** (3) : 394—398.
- Ludlow M. M., Wilson G. L., 1971. Photosynthesis of tropical pasture plants. II. Temperature and illuminance history. Austral. J. Biol. Sci. **24** : 1065—1075.
- McCree K. J., 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity. PUDOC, Wageningen, 221—229.
- McElgunn J. D., Harrison C. M., 1969. Formation, elongation, and longevity of barley root hairs. Agron. J. **61** (1) : 79—81.
- Moldau H., 1971. Model of plant productivity at limited water supply considering adaptation. Photosynthetica **5** (1) : 16—21.
- Newman E. I., 1969. Resistance to water flow in soil and plant. II. A review of experimental evidence on the rhizosphere resistance. J. Appl. Ecol. **6** (2) : 261—272.
- Penning De Vries F. W. T., 1972. A model for simulating transpiration of leaves with special attention to stomatal functioning. J. Appl. Ecol. **9** (4) : 57—77.
- Samish Y., Koller D., 1968. Photorespiration in green plants during photosynthesis, estimated by use of isotopic CO₂. Plant Physiol. **43** (7) : 1129—1132.
- Slatyer R. O., 1957. The significance of the permanent wilting percentage in the studies of plant and soil water relations. Bot. Rev. **23** (10) : 585—636.
- Struik G. J., Bray J. R., 1970. Root-shoot ratios of native forest herbs and Zea mays at different soil-moisture levels. Ecology **51** (5) : 892—893.
- Thornley J. M. H., 1971. Energy, respiration and growth in plants. Ann. Bot. **35** (142) : 721—728.
- Thornley J. M. H., 1972. A balanced quantitative model for root:shoot ratios in vegetative plants. Ann. Bot. **36** (145) : 431—441.

- Troughton J. H., Slatyer R. O., 1969. Plant water status, leaf temperature and the calculated mesophyll resistance to carbon dioxide of cotton leaves. *Austral. J. Biol. Sci.* 22 (4) : 815—828.
- Yokoi Y., 1967. Ecological consideration on the transformation of matter in higher plants. *Biol. Sci. (Tokyo)*, 18 : 148—154.

Институт астрофизики и физики атмосферы
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
2/VII 1973

Heino MOLDAU

VEEDEFITSIIDI MÕJU TAIME JUURDEKASVULE

(Matemaatiline mudel)

Resümee

Authori poolt varem väljatöötatud mudelit (Molday, 1973), mis kirjeldab veedefitsiidi mõju taime õhulõhede takistusele, aluseks võttes on tuletatud valemid taime juurdekasvu arvutamiseks sõltuvalt mulla ja õhu veepotentsiaalset taime parameetrite mitmesuguste väärtuste korral. Näidatakse, et juurdekasv on maksimaalne, kui juurte ja lehtede pindala suhe on optimaalne. See suhe on suurem tugevama kiirguse, kuivema mulla ja madalama õhuniiskuse puhul, kusjuures ta sõltub ka mitmetest taime anatoomilis-morfoloogilistest näitajatest. Arvutuste tulemusi analüüsitakse seoses taimede kohastumisega veedefitsiidile.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Astrofüüsika ja Atmosfäärifüüsika Instituut

Toimetusse saabunud
2. VII 1973

Heino MOLDAU

INFLUENCE OF WATER DEFICIT ON PLANT MATTER INCREASE

(A mathematical model)

Summary

Proceeding from the model of the influence of the water deficit on stomatal resistance (Molday, 1973), the formulae describing the plant dry-matter increase at various values of soil and air water potential, and of some plant parameters are given. It is shown that the dry-matter increase has its maximum at a definite (optimum) root-to-shoot area ratio. This ratio is higher in conditions of high radiation, of low soil moisture and of low atmospheric humidity; it also depends on several anatomical and morphological parameters of the plant. The results are used to analyse processes of plant adaptation to the water deficit.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Astrophysics and Atmospheric Physics

Received
July 2, 1973