

<https://doi.org/10.3176/biol.1973.4.07>

УДК 581.113

ХЕЙНО МОЛДАУ

ВЛИЯНИЕ ДЕФИЦИТА ВОДЫ НА СОПРОТИВЛЕНИЕ УСТЬИЦ

(Математическая модель)

Большинство математических моделей транспирации и фотосинтеза растений разработано для случаев, когда влажность не является лимитированным фактором (de Wit, Brouwer, 1968; Росс, Бихеле, 1969; Lompen, Schwinzer и др., 1971). Только недавно были предприняты попытки смоделировать влияние водного дефицита на транспирацию и фотосинтез растений (Curry, 1969; Idso, 1969; Penning de Vries, 1972). Так как недостаток влаги вызывает сужение устьичных щелей листьев, в этих моделях каждому значению показателя водного дефицита (листьев или почвы) следует сопоставить определенное значение сопротивления устьиц. В существующих моделях это сопоставление достигнуто при помощи эмпирических формул (Penning de Vries, 1972; Miller, 1972; Curry, 1969). Следующим логическим шагом к усовершенствованию таких моделей, очевидно, является замена эмпирических зависимостей более детальными, в которых скрывающийся сейчас за эмпирическими «константами» сложный комплекс физиологических, биохимических и физических показателей дается уже в более раскрытом виде. Теоретический анализ усовершенствованных таким образом моделей, включая численные эксперименты, лучше приближает нас к пониманию роли различных звеньев в комплексе факторов и процессов, определяющих продуктивность растений в различных условиях внешней среды.

Ниже, исходя из современных представлений о переносе воды в системе почва—растение—атмосфера, выводится формула, связывающая потенциал воды листа с потенциалом воды почвы. Далее выводятся формулы, выражающие сопротивление устьиц в зависимости от потенциала воды листа. Представляются результаты расчетов по этим формулам. Расчеты выполнены с целью выяснить наиболее важные параметры растения, которые могут быть экспериментально определены при изучении связи между сопротивлением устьиц и потенциалом воды в почве.

Для предотвращения громоздкости формул рассматривается стационарное равновесное состояние, когда при заданном потенциале воды в почве количество ее, выделяемое листьями, равняется поглощаемому корневой системой количеству воды. При этом предполагается, что растение имеет корни одинакового диаметра, расположенные равномерно в однородной почве; кроме того, в системе почва—растение—атмосфера предполагается изотермия.

Связь между потенциалом воды листьев и почвы

Поглощающие воду корни растения представляем цилиндрами длиной h и радиусом d_1 ; расстояние между соседними корнями обозначаем через $2d_2$. Количество воды, достигающее поверхности цилиндра за единицу времени (E^*), определяем уравнением потока

$$E^* = k_s f_s \frac{d\psi}{dx}, \quad (1)$$

где k_s — проводимость почвы; f_s — площадь потока; ψ — потенциал воды почвы; x — расстояние от оси корня.

Зависимость k_s от ψ выражаем в виде (Gardner, 1958)

$$k_s = \frac{\delta}{\alpha^2 + \psi^2}, \quad (2)$$

где δ и α^2 — постоянные, характеризующие тип почвы.

Учитывая, что $f_s = 2\pi x h$, получаем после интегрирования формулы (1)

$$E^* = \frac{2\pi h \delta}{\alpha \ln \frac{d_2}{d_1}} \left(\arctg \frac{\psi_s}{\alpha} - \arctg \frac{\psi_r}{\alpha} \right), \quad (3)$$

где ψ_s и ψ_r — потенциал воды соответственно на расстоянии d_2 и d_1 от оси корня.

Количество воды, поглощенное всей корневой системой за единицу времени при количестве корней n , равно $nE^* = E$, откуда с учетом формулы (3) после преобразований получаем

$$\operatorname{tg} \frac{E \alpha \ln \frac{d_2}{d_1}}{2\pi \delta n h} = \frac{\alpha(\psi_s - \psi_r)}{\alpha^2 + \psi_s \psi_r}. \quad (4)$$

Обычно $E \ll \frac{2\pi \delta n h}{\alpha \ln \frac{d_2}{d_1}}$, и тогда из формулы (4) получаем

$$E = \frac{2\pi \delta n h (\psi_s - \psi_r)}{(\alpha^2 + \psi_s \psi_r) \ln \frac{d_2}{d_1}}. \quad (5)$$

Так как nh — длина всей корневой системы площадью $S_r = 2\pi n d_1 h$, то

$$E = \frac{S_r \delta (\psi_s - \psi_r)}{(\alpha^2 + \psi_s \psi_r) d_1 \ln \frac{d_2}{d_1}}. \quad (6)$$

Несколько иная формула для зависимости $E(\psi_s)$ получена ранее И. Р. Коуэном (Cowan, 1965) ввиду применения иной аппроксимации для зависимости $k_s(\psi)$.

В формуле (6) величина $r_s = (\delta)^{-1} (\alpha^2 + \psi_s \psi_r) d_1 \ln \frac{d_2}{d_1}$ представляет собой гидравлическое сопротивление слоя почвы, в пределах которого происходит «перехват» влаги. Кроме характеристик почвы, r_s зависит еще от диаметра и расположения корней, а также от потенциала воды на образующих цилиндра.

Для разности потенциалов на концах любого участка пути передвижения воды можно написать

$$\psi_k - \psi_{k+n} = E \sum_{i=k}^{i=k+n} \frac{l_i}{k_i S_i}, \quad (7)$$

где l_i , S_i , k_i — соответственно длина, площадь поперечного сечения и проводимость i -го участка.

Следовательно, для разности потенциалов воды между поверхностью корней и воздухом над листьями получаем

$$\psi_r - \psi_a = E \left(R_p + \frac{r_{st}}{S_l} + \frac{r_a}{S_l} \right), \quad (7')$$

где ψ_a — потенциал воды в воздухе над листьями; R_p — суммарное сопротивление корней, проводящей системы и мезофилла току воды; r_{st} и r_a — сопротивление устьиц и прилистового слоя воздуха в расчете на единицу поверхности листа; S_l — суммарная площадь листьев растения. (Здесь и в дальнейшем для простоты изложения кутикулярная транспирация считается равной нулю.)

При $\psi_r = 0$ из формулы (7') получаем $\psi_a = -(\mu)^{-1} E_0$, где $\mu = \frac{S_l}{S_l R_p + r_{st} + r_a}$ и E_0 — интенсивность транспирации при $\psi_r = 0$.

Теперь в формуле (6) величину ψ_r можно заменить выражением $\psi_r = (\mu)^{-1} (E - E_0)$, и после преобразований получаем

$$(E_0 - E) \left(-E \psi_s - \frac{S_r}{N} \right) = \frac{S_r}{N} \mu \psi_s - E \mu \alpha^2, \quad (6')$$

где $N = (\delta)^{-1} d_1 \ln \frac{d_2}{d_1}$.

Опуская малый член $E \mu \alpha^2$ и деля на ψ_s , получаем уравнение транспирации растения

$$(E - E_0) \left(-\frac{S_r}{\psi_s N} + E \right) = \frac{S_r}{N} \mu. \quad (8)$$

Отрицательные значения E соответствуют поглощению водяного пара из атмосферы ($\psi_a > \psi_s$).

Введем в уравнение (8) в явном виде потенциал воды листа ψ_m . На основе формулы (7) можно написать

$$E = S_l \frac{\psi_m - \psi_a}{r_{st} + r_a}. \quad (9)$$

Заменяя E в формуле (8) выражением (9), приходим к уравнению

$$\frac{1}{\psi_s} = \frac{(1 - \mu R_p)}{(1 - \mu R_p) \psi_a + (\psi_m - \psi_a)} - \frac{\mu (\psi_m - \psi_a)}{(1 - \mu R_p)} \cdot \frac{N}{S_r}. \quad (10)$$

Уравнение (10) связывает между собой потенциал воды почвы ψ_s и листьев ψ_m , если заданы параметры окружающей среды (δ , r_a , ψ_a) и растения (d_1 , d_2 , S_r , S_l , R_p , r_{st}). Однако известно, что при понижении ψ_m сопротивление r_{st} увеличивается. В работе И. Р. Коуэна (Cowan, 1965) предположено, что r_{st} не зависит от ψ_m до некоторого критического значения ψ_m , которое при дальнейшем понижении ψ_s поддерживается постоянным благодаря соответствующему увеличению r_{st} . Однако имеющиеся экспериментальные данные показывают, что во многих случаях r_{st} зависит от ψ_m во всем диапазоне изменения последнего (Brown, Rosenberg, 1970; Kriedemann, Smart, 1971; Молдау, 1970). Ниже сделана попытка

смоделировать связь между потенциалом воды листа ψ_m и сопротивлением устьиц r_{st} . Установление этой связи позволит в уравнении (10) заменить ψ_m соответствующим значением r_{st} . В результате каждому значению потенциала воды почвы ψ_s можно будет сопоставить определенное значение сопротивления устьиц r_{st} .

Связь между потенциалом воды листьев и сопротивлением устьиц

Моделирование зависимости r_{st} от ψ_m представляет большие трудности. Во-первых, экспериментальные данные в этой области еще очень немногочисленны (Kanemasu, Tanner, 1969; Kriedemann, Smart, 1971; Молдау, 1970), во-вторых, такое моделирование включает этап математического описания взаимного механического движения клеток, очень сложных и разнообразных по расположению и конфигурации. Поэтому аналитическое выражение связи r_{st} (ψ_m) возможно пока только в самых простых случаях.

Исходим из классического представления, что устьица открываются вследствие осмотического всасывания воды из окружающих клеток эпидермиса в замыкающие клетки (ЗК) устьиц. Предположим, что 1) клетки эпидермиса не оказывают давления на ЗК, 2) тургорный потенциал ЗК пропорционален относительному изменению их объема, 3) матричная компонента потенциала ЗК незначительна, 4) коэффициент избирательности (Слейчер, 1970) для осмотического вещества ЗК равен единице. Тогда при равновесии потенциал воды листа ψ_m равен потенциалу воды ЗК, состоящему из осмотического и тургорного компонентов,

$$\psi_m = -\frac{m_0 RT}{MV} + \varepsilon \frac{V - V_0}{V_0}. \quad (11)$$

Здесь m_0 и M — масса и молекулярный вес осмотического вещества в ЗК; V — объем клетки; V_0 — объем клетки при нулевом тургоре; ε — коэффициент эластичности стенок ЗК; R — универсальная газовая постоянная; T — температура.

Решая уравнение (11) относительно изменения объема клетки и обозначая $\frac{(V - V_0)}{V_0} = v$ и $\frac{RT}{M} = c$, получаем

$$v = \frac{1}{2\varepsilon} \left[(\psi_m - \varepsilon) + \sqrt{(\psi_m + \varepsilon)^2 + 4\varepsilon c \frac{m_0}{V_0}} \right]. \quad (12)$$

Наибольшие трудности представляет моделирование связи между относительным изменением объема ЗК v и шириной устьичной щели b . Легче всего, по-видимому, моделировать устьица растений типа *Gramineae*, имеющие почти прямоугольные щели (рис. 1), раздвигающиеся при набухании клеток на ее концах (Raschke, 1970). Из рис. 1 определяем $b = 2(q - q_0)$, где радиус ЗК $q = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{3V}{4\pi}}$ и $q_0 = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{3V_0}{4\pi}}$, откуда $q^3 = q_0^3 (v + 1)$. Следовательно,

$$b = 2q_0 \left(\sqrt[3]{v + 1} - 1 \right). \quad (13)$$

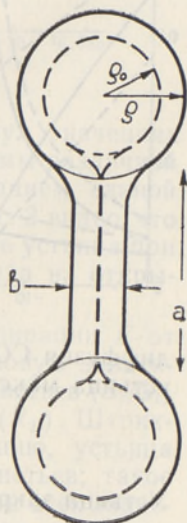


Рис. 1. Схема открывания устьиц листьев растений типа *Gramineae*. q_0 — радиус клетки при нулевом тургоре, q — то же, при наличии тургора, a — длина щели, b — ширина ее.

Связь ширины щели b с сопротивлением устьиц r_{st} выражается формулой Пенмана—Скофилда (Penman, Schofield, 1951), которая в случае прямоугольных щелей имеет вид

$$r_{st}^* = \frac{1}{Dn_1} \left(\frac{l}{ab} + \frac{1}{2\sqrt{ab}} \right). \quad (14)$$

Здесь D — коэффициент диффузии водяного пара в воздухе; n_1 — число устьиц на единицу поверхности листа; l и a — соответственно глубина и длина устьичной щели. Знак * означает, что в формуле (14) r_{st} выражено в единицах диффузионного сопротивления. Формула перехода от диффузионных сопротивлений к гидравлическим дана в работе Дж. Филипа (Philip, 1966).

Формулы (12)—(14) отределяют зависимость $r_{st}^*(\psi_m)$. Конкретный вид ее задается параметрами n_1 , a , l , q_0 , ϵ и m_0 , значения которых зависят частично от генетических факторов, частично от условий внешней среды.

Влияние параметров

На рис. 2 приведены вычисленные по формулам (12)—(14) зависимости $r_{st}^*(\psi_m)$ при двух значениях m_0 и ϵ . Эти кривые качественно аналогичны экспериментальным данным (Kanemasu, Tanner, 1969; Молдау, 1970). Количественное сопоставление пока неосуществимо ввиду отсутствия одновременно измеренных значений параметров, входящих в формулы (12)—(14). Как видно из рис. 2, наиболее важным из этих параметров является количество осмотически активного вещества в ЗК — m_0 , определяющее при заданных числе и геометрии устьиц максимальную открытость устьиц, а также диапазон ψ_m , в пределах которого возможна

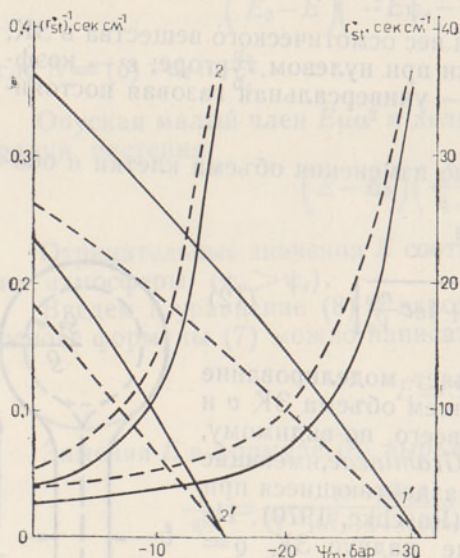


Рис. 2. Зависимость сопротивления устьиц (r_{st}^*) от потенциала воды листа (ψ_m). Влияние концентрации осмотически активного вещества (m_0c/V_0) и коэффициента эластичности стенок замыкающих клеток (ϵ).

Кривые 1 и 2 — r_{st}^* , 1' и 2' — проводимость устьиц (r_{st}^*)⁻¹; 1, 1' — при $m_0c/V_0 = 30$ бар; 2, 2' — при $m_0c/V_0 = 15$ бар. Сплошные кривые — при $\epsilon = 50$ бар, пунктирные — при $\epsilon = 85$ бар. Остальные параметры: $D = 0,25 \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$, $n_1 = 8 \cdot 10^3 \text{ см}^{-2}$, $l = 5 \cdot 10^{-4} \text{ см}$, $a = q_0 = 10^{-3} \text{ см}$, $S_l = 10^4 \text{ см}^2$.

диффузия CO_2 в лист. Действительно, согласно формулам (12)—(14) устьица максимально открыты при $\psi_m = 0$, когда объем ЗК максимален

$$v_{\text{макс}} = -0,5 + \sqrt{0,25 + \frac{m_0c}{\epsilon V_0}}. \quad (15)$$

Устьица закрываются полностью, когда

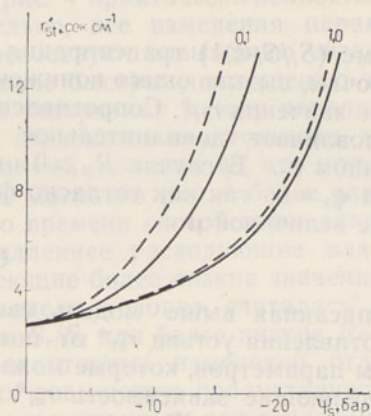
$$\psi_m = -c \frac{m_0}{V_0}. \quad (16)$$

Несомненно, что m_0 зависит от интенсивности света, но оно может зависеть и от значения ψ_m , например, вследствие сдвига равновесия между процессами синтеза и распада под влиянием дефицита воды в самих ЗК или вследствие изменения обмена вещества с другими клетками (изменение коэффициента избирательности ЗК). Изменение объема клеток может сопровождаться также изменением коэффициента эластичности ϵ (Gardner, Ehlig, 1965). В частности, наблюдаемая иногда зависимость $r_{st}^*(\psi_m)$ типа «да—нет» (on—off type) (Kanemasu, Tanner, 1969), когда устьица мало чувствительны к уменьшению ψ_m , но при наступлении «критического» значения ψ_m быстро закрываются, вытекает из наших расчетов, если предположить, что m_0 увеличивается (или ϵ уменьшается) при понижении ψ_m . Зависимость такого типа возникает также, когда при падении ψ_m закрытие устьиц замедляется из-за уменьшения внешнего механического давления эпидерм клеток на ЗК. Это давление, в свою очередь, зависит от аналогичных характеристик клеток эпидермиса (Glinka, 1971).

Приведенные выше формулы (10), (12)—(14) позволяют вычислить также зависимость r_{st}^* от потенциала воды почвы ψ_s . Согласно уравнению (10) в эту зависимость, кроме параметров, определяющих $r_{st}^*(\psi_m)$, включаются дополнительные параметры растения (d_1 , d_2 , S_r , S_l , R_p) и среды (δ , r_a , ψ_a).

Рис. 3. Зависимость сопротивления устьиц (r_{st}^*) от потенциала воды почвы (ψ_s). Влияние мощности корневой системы (S_r/S_l) и влажности воздуха (ψ_a).

Сплошные кривые — $\psi_a = -955$ бар (соответствует относительной влажности воздуха 50% при 25 °C), пунктирные — $\psi_a = -2210$ бар (20% при 25 °C). Цифры у кривых — значения S_r/S_l . Остальные параметры: зависимость $r_{st}^*(\psi_m)$ — по сплошной кривой 1 на рис. 2; $R_p = 0$, $r_a = 0,5$ сек · см⁻¹, $d_1 = 0,1$ см, $d_2 = 0,2$ см, $\delta = 3,55 \cdot 10^{-2}$ см³сек⁻¹.



На рис. 3 представлена зависимость r_{st}^* от ψ_s при двух значениях влажности воздуха для растений, имеющих корневые системы различной мощности. Расчет проведен по формуле (10) с использованием единой зависимости $r_{st}^*(\psi_m)$ (сплошная кривая 1 на рис. 2). Из рис. 3 видно, что растение с мощной корневой системой имеет более открытые устьица при данном дефиците воды в почве. Влияние влажности воздуха на открытость устьиц сильнее при менее развитой корневой системе.

Рис. 4 представляет зависимость интенсивности транспирации E от потенциала воды почвы ψ_s для растений, имеющих одинаковую зависимость $r_{st}^*(\psi_m)$, но различное отношение площади корней и листьев (S_r/S_l) или различное сопротивление току воды внутри растения (R_p). Штрихпунктирная кривая соответствует гипотетическому растению, устьица которого не реагируют на понижение потенциала воды листьев; такое растение имеет наибольшую интенсивность транспирации при всех значениях ψ_s . Среди растений, обладающих устьичным контролем, интенсивность транспирации максимальна у тех, которые имеют беспредельно развитую корневую систему ($S_r/S_l = \infty$). При малоразвитой корневой

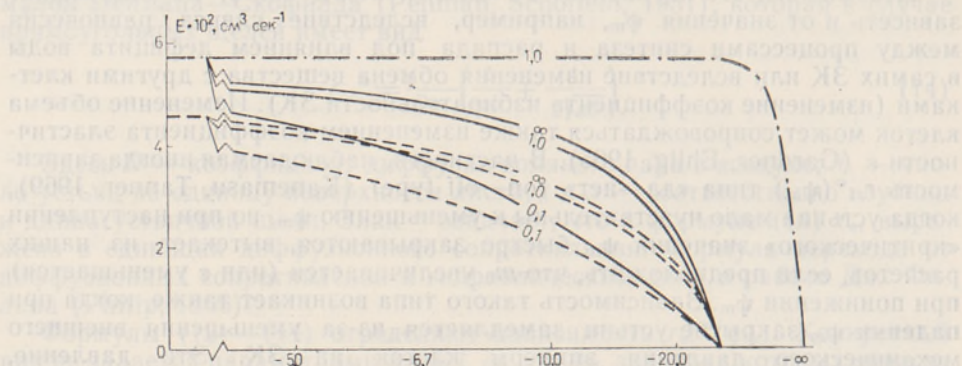


Рис. 4. Зависимость интенсивности транспирации растения (E) от потенциала воды почвы (ψ_s). Влияние мощности корневой системы (S_r/S_l) и сопротивления току воды растения (R_p).

Цифры у кривых — значения S_r/S_l . Сплошные кривые — $R_p = 0$, пунктирные — $R_p = 1,8 \cdot 10^5 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-2}$. Тонкая кривая — без устьичной регуляции ($r_{st}^* = \text{const} = 2,74 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$). $\psi_a = -2210 \text{ бар}$, остальные параметры см. рис. 3.

системе ($S_r/S_l \ll 1$) транспирация подавлена из-за большого сопротивления почвы, вызывающего понижение значения ψ_m и соответственно повышение значения r_{st}^* . Сопротивление току воды внутри растения ($R_p > 0$) обуславливает дополнительное понижение ψ_m и увеличение r_{st}^* при заданном ψ_s . В случае $R_p > 0$ интенсивность транспирации понижается и при $\psi_s = 0$, так как согласно формуле (8) E_0 определяется, кроме ψ_a , также величиной μ .

Обсуждение

Описанная выше модель свидетельствует о том, что зависимость сопротивления устьиц r_{st}^* от потенциала воды почвы ψ_s определяется рядом параметров, которые можно разделить на две группы: параметры, определяющие зависимость r_{st}^* (ψ_m), и параметры, определяющие ψ_m при заданном ψ_s . Хотя в модели сделан ряд упрощающих предположений, она позволяет выявить наиболее важные из параметров, которые должны быть экспериментально определены при комплексном изучении влияния дефицита воды в почве на сопротивление устьиц, а также при дальнейшем усовершенствовании самой модели. Таковыми являются: количество осмотически активного вещества в замыкающих клетках устьиц (m_0) (по-видимому, и в прилегающих к ним клетках); коэффициенты эластичности клеток (ϵ) и их анатомические характеристики (n_1 , a , l); площадь надземных и подземных органов, участвующих в водообмене растения (S_l/S_r); сопротивление внутри растения току воды (R_p). Значения этих параметров частично определены генетическими, а частично — внешними условиями. Как мы видели выше, важное значение приобретает возможная зависимость этих параметров от дефицита воды. Характер зависимости r_{st}^* (ψ_s) может также определяться предшествующими состояниями внешней среды. Хотя отрывочные данные о зависимости ряда важных параметров от внешних условий уже встречаются в литературе (Gardner, Ehlig, 1965; Boyer, 1969; Pallaghy, 1971), комплексное накопление такого материала еще предстоит.

Приведенные выше результаты расчета позволяют также сделать некоторые выводы экологического характера. Известно, что многие параметры модели (например, S_r/S_l , n_1 , ϵ , m_0) могут изменяться в ходе адап-

тации растений к условиям внешней среды (Rodin, Basilevič, 1968; Wargen Wilson, 1967). Высказано предположение, что адаптивные изменения в растениях направлены на достижение максимальной продуктивности в данных условиях внешней среды (Tooming, 1967). Следовательно, мы можем определить направления адаптивных изменений конкретных параметров модели, обеспечивающие максимальную продуктивность растения при дефиците воды. Естественно, что доступ CO_2 в листья максимален при таких значениях параметров, которые дают минимальное значение r_{st}^* . Помимо высоких значений m_0 и низких ε (см. рис. 2), этому способствуют также высокое значение отношения S_r/S_l и низкое R_p (см. рис. 3 и 4). Однако высокие значения S_r/S_l сопровождаются и более высокими потерями на дыхание в корневой системе, что приводит к снижению продуктивности растения. Поэтому каждому режиму влажности соответствует оптимальное отношение S_r/S_l , обеспечивающее максимальный темп накопления органического вещества; при этом в более сухом климате оптимальными являются более высокие значения S_r/S_l (Moldau, 1971).

В посевах или естественных сообществах, где объем отводимой растению почвы нередко ограничен, появляется дополнительный фактор, ограничивающий достижение низкого значения r_{st}^* за счет изменения параметров S_r/S_l , R_p , m_0 , ε . Согласно условию изотермичности и постоянной влажности воздуха, увеличение E на рис. 4 практически полностью обусловлено уменьшением r_{st}^* . Следовательно, все изменения параметров, уменьшающие r_{st}^* при данном ψ_s , способствуют повышению интенсивности транспирации и соответственно более быстрому истощению запасов влаги в почве. Поэтому при больших интервалах между пополнениями запасов влаги в почве высокие S_r/S_l становятся невыгодными, так как этим долго поддерживаются очень низкими значения ψ_s , что может оказывать пагубное влияние на растение. Согласно рис. 4 более равномерному распределению запасов влаги во времени способствует также увеличение R_p . Кроме того, растения, медленнее расходующие влагу при значениях ψ_s , когда $r_{st}^* = \infty$ (т. е. имеющие более низкие значения кутикулярной транспирации, которая в модели условно считалась равной нулю), могут развивать более высокие S_r/S_l или более низкие R_p .

Приведенные выше направления адаптивных изменений отдельных параметров растения, способствующих повышению продуктивности растения при водном дефиците, следует рассматривать как тенденции, имеющие силу только при прочих равных параметрах и условиях. В природных условиях одна тенденция может быть замаскирована преобладающим изменением другого параметра, а также различиями в радиации, температуре, различной доступностью грунтовых вод и т. д., не учитываемыми данной моделью. Не учитываются также эффекты недостаточной аэрации почвы, нередко наблюдаемые при ее очень высокой влажности.

Дальнейшее усовершенствование модели реакции устьиц на дефицит воды, так же как учет влияния других параметров внешней среды, возможно по мере накопления новых экспериментальных данных. Наша модель и была задумана, чтобы способствовать рациональному накоплению недостающих данных. Как показал приведенный выше качественный анализ, такие данные в дальнейшем могут стать основой уже количественных расчетов оптимальных значений параметров растений для тех или иных условий внешней среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Молдау Х., 1970. Зависимость сопротивления устьиц от метеорологических факторов при водном дефиците. Тезисы докл. Всес. симп. по вопр. водного обмена растений. Иркутск : 23.
- Росс Ю., Бихеле З., 1969. Расчет фотосинтеза растительного покрова II. В сб.: Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова. Тарту : 5—43.
- Слейчер Р., 1970. Водный режим растений. М.
- Boyer J. S., 1969. Free-energy transfer in plants. *Science* **163** (3872) : 1219—1220.
- Brown K. W., Rosenberg N. J., 1970. Effect of windbreaks and soil water potential on stomatal diffusion resistance and photosynthetic rate of sugar beets (*Beta vulgaris*). *Agron. J.* **62** : 4—8.
- Cowan I. R., 1965. Transport of water in the soil plant atmosphere system. *J. Appl. Ecol.* **2** : 221—239.
- Curry R. B., 1969. Dynamic modelling of the plant growth. ASAE Paper, No. 69—939.
- Gardner W. R., 1958. Some steady state solutions of the unsaturated moisture flow equations. *Soil Sci.* **85** : 228—233.
- Gardner W. R., Ehlig C. F., 1965. Physical aspects of internal water relations of plant leaves. *Plant Physiol.* **40** : 705—710.
- Glinka Z., 1971. The effect of epidermal cell water potential on stomatal response to illumination of leaf discs of *Vicia faba*. *Physiol. Plant.* **24** : 476—479.
- Idso S. B., 1969. A theoretical framework for the photosynthetic modeling of plant communities. *Adv. Front. Plant Sci.* **23** : 91—118.
- Kanemasu E. T., Tanner C. B., 1969. Stomatal diffusion resistance of snap beans. I. Influence of leaf-water potential. *Plant Physiol.* **44** : 1547—1552.
- Kriedemann P. E., Smart R. E., 1971. Effects on irradiance, temperature, and leaf water potential on photosynthesis of vine leaves. *Photosynthetica* **5** (1) : 6—15.
- Lommen P. W., Schwinzer C. R., Yocum C. S., Gates D. M., 1971. A model describing photosynthesis in terms of gas diffusion and enzyme kinetics. *Planta* **98** (3) : 195—220.
- Miller P. C., 1972. Bioclimate, leaf temperature and primary production in red mangrove canopies in South Florida. *Ecology* **53** (1) : 22—45.
- Moldau H., 1971. Model of plant productivity at limited water supply considering adaptation. *Photosynthetica* **5** (1) : 16—21.
- Pallaghy C. K., 1971. Stomatal movement and potassium transport in epidermal strips of *Zea mays*. *Planta* **101** (4) : 287—295.
- Philip J., 1966. Plant water relations: some physical aspects. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* **17** : 245—268.
- Penman H. L., Schofield R. K., 1951. Some physical aspects of assimilation and transpiration. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **5** : 115—129.
- Penning de Vries F. W. T., 1972. A model for simulating transpiration of leaves with special attention to stomatal functioning. *J. Appl. Ecol.* **9** : 57—77.
- Raschke K., 1970. Temperature dependencies and apparent activation energies of stomatal opening and closing. *Planta* **95** (1) : 1—17.
- Rodin L. E., Basilevič N. I., 1968. World distribution of plant biomass. In: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. UNESCO, Paris : 45—58.
- Tooming H., 1967. Mathematical model of plant photosynthesis considering adaptation. *Photosynthetica* **1** : 233—240.
- Warren Wilson J., 1967. The components of leaf water potential. *Austral. J. Biol. Sci.* **20** : 329—367.
- de Wit C. T., Brouwer R., 1968. Über ein dynamisches Modell des vegetativen Wachstums von Pflanzenbeständen. *Angew. Bot.* **42** (1—2) : 1—12.

Институт физики и астрономии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
29/XI 1972

HEINO MOLDAU

VEEDEFITSIIDI MÕJU ÕHULÕHEDE TAKISTUSELE

(Matemaatiline mudel)

Resümee

Eeldades, et süsteem muld—taim—atmosfäär on isothermne, on tuletatud valemid õhulõhede takistuse arvutamiseks sõltuvalt lehtede vee või mullavee potentsiaalist. Arvutuste alusel näidatakse, et tähtsamateks taime parameetriteks, mis määravad õhulõhede takistuse antud mullavee potentsiaali juures, on osmootselt aktiivse aine hulk sulgrakkudes, rakkude elastusmoodul, taime takistus veeülekanne vedelas faasis ning juurte ja lehtede pindala suhe. Määrati taime parameetrite adaptiivsete muutumiste suunad, mis suurendavad taime produktiivsust vee defitsiidi puhul.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Füüsika ja Astronoomia Instituut

Toimetusse saabunud
29. XI 1972

HEINO MOLDAU

INFLUENCE OF WATER DEFICIT ON STOMATAL RESISTANCE

(The mathematical model)

Summary

The formulae for the calculation of stomatal resistance at various leaf and soil water potentials have been derived for isothermal conditions in the soil—plant—atmosphere continuum. Our calculations indicate that the main plant parameters determining the relationship between stomatal resistance and the soil water potential are: the amount of the osmotic substance in the guard cells, the modulus of the elasticity of the cells, plant resistance to water in the liquid phase, and the root-to-leaf area ratio. The directions of adaptional changes in these parameters, providing a greater productivity of the plant at a limited water supply, have been determined.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Physics and Astronomy

Received
Nov. 29, 1972