

LUBOMÍR NÁTR

Matematické modely fyziologie výživy rostlin

Nedílnou součástí tvoří 2 diskety:

1. Systém Famulus 3.5
2. 29 souborů vlastního kompletu



NAKLADATELSTVÍ
UNIVERZITY KARLOVY

LUBOMÍR NÁTR

Matematické modely fyziologie výživy rostlin

Nedílnou součástí tvoří 2 diskety:

1. Systém Famulus 3.5
2. 29 souborů vlastního kompletu



PRAHA 1999

Obsah

Předmluva	11
I Komplet programů Fyziologie výživy rostlin	13
1 Charakteristika a popis Kompletu programů Fyziologie výživy rostlin	15
1.1 Využití tohoto textu a programů	15
1.2 Struktura Kompletu programů Fyziologie výživy rostlin	16
1.3 Instalace a spuštění Kompletu programů Fyziologie výživy rostlin	20
1.3.1 Systém Famulus a jeho instalace	20
1.3.2 Spuštění běhu Kompletu programů Fyziologie výživy rostlin	20
1.3.3 Využití hlubších znalostí systému Famulus	22
1.4 Kdy a jak používat Komplet programů Fyziologie výživy rostlin?	22
II Charakteristika energie záření a její využití porosty rostlin (menu RADIACE)	25
2 Základní charakteristika energie záření (program ZARENI)	27
2.1 Téma programu ZARENI	27
2.2 Model programu ZARENI	27
2.2.1 MODUL 1: Vztah vlnové délky, λ , a frekvence, ν , záření.	28
2.2.2 MODUL 2: Závislost energie 1 kvanta na vlnové délce záření	28
2.2.3 MODUL 3: Závislost energie 1 <i>molu</i> kvant na vlnové délce záření	29
2.2.4 MODUL 4: Závislost množství energie vyzařované jednotkou plochy absolutně černého tělesa na teplotě	30
2.2.5 MODUL 5: Závislost vlnové délky maxima vyzařovaného toku fotonů absolutně černého tělesa na teplotě	31
2.2.6 MODUL 6: Vliv teploty na spektrální rozložení energie a hustoty toku fotonů vyzařovaných absolutně černým tělesem	32

2.2.7	MODUL 7: Spektrální rozložení energie a hustoty toku fotonů emitovaných absolutně černým tělesem v závislosti na jeho teplotě	33
2.2.8	MODUL 8: Tabulka umožňující vzájemné přepočty základních hodnot charakterizujících energii záření	34
2.3	Další informace k programu ZARENI	35
2.4	Jiné využití programu ZARENI	35
3	Vliv struktury porostu a účinnosti využití záření ve fotosyntéze na absorpci záření a tvorbu sušiny porostem (Program LANDSBER)	37
3.1	Téma	37
3.2	Model	37
3.3	Popis modulů	39
3.3.1	MODUL 1: Vliv struktury porostu vyjádřené extinkčním koeficientem na absorpci záření.	39
3.3.2	MODUL 2: Absorbované záření a množství sušiny vytvořené porostem	40
3.3.3	MODUL 3: Tabulka: Výpočet záření absorbovaného porostem a vytvořené sušiny na základě hodnot jednotlivých parametrů vkládaných uživatelem z klávesnice.	41
3.4	Další informace k programu LANDSBER	42
3.5	Jiné využití programu LANDSBER	42
4	Denní průběh absorpce slunečního záření a tvorby sušiny porostem (program DENLIU)	43
4.1	Téma programu DENLIU	43
4.2	Model programu DENLIU	44
4.3	Popis modulů programu DENLIU	48
4.3.1	MODUL 1: Výpočet denního chodu slunečního záření z jeho denní sumy	48
4.3.2	MODUL 2: Záření v různé hloubce porostu určené kumulativní pokryvností listoví, koeficientem absorpce a koeficientem propustnosti	49
4.3.3	MODUL 3: Vliv hustoty porostu vyjádřené jeho pokryvností listoví na množství absorbovaného záření	50
4.3.4	MODUL 4: Denní suma fotosyntetické fixace CO ₂ řídkým porostem	51
4.3.5	MODUL 5: Denní suma fotosyntetické fixace CO ₂ hustým porostem	51
4.3.6	MODUL 6: Absorpce slunečního záření a fotosyntéza porostu, jehož vlastnosti jsou určeny parametry vkládanými uživatelem z klávesnice	52

4.4	Další informace k programu DENLIU	53
4.5	Jiné využití programu DENLIU	54

III Vodní provoz a energetická bilance (menu VODA-ENBI) 55

5	Význam adheze a koheze pro udržení sloupce vody v kapiláře (program ADKOHESSE) 57	57
5.1	1. Téma	57
5.2	Model	57
5.3	Popis modulů programu ADKOHESSE	58
5.3.1	MODUL 1: Grafické znázornění sil, které působí na výšku kapaliny v kapiláře	58
5.3.2	MODUL 2: Výška kapaliny v kapiláře: Vkládání dat z klávesnice a výstup do tabulky.	60
5.4	Další informace k programu ADKOHESSE	61
5.5	Jiné využití programu ADKOHESSE	61
6	Energetická bilance listu (program ENBILIST) 63	63
6.1	Téma programu	63
6.2	Model programu ENBILIST	64
6.3	Popis modulů programu ENBILIST	65
6.3.1	MODUL 1: Závislost množství záření absorbovaného listem na dopadajícím slunečním záření	65
6.3.2	MODUL 2: Bilance dlouhovlnného infračerveného záření absorbovaného z okolí a emitovaného z listu	66
6.3.3	MODUL 3: Množství energie přijaté listem vedením tepla z okolního vzduchu	66
6.3.4	MODUL 4: Výdej energie transpirací listu	67
6.4	Další informace k programu ENBILIST	68
6.5	Jiné využití programu ENBILIST	69
7	Charakteristiky a výpočty vybraných klimatických parametrů (program KLIMASUP) 71	71
7.1	Téma programu KLIMASUP	71
7.2	Model programu KLIMASUP	72
7.3	Popis modulů programu KLIMASUP	83
7.3.1	MODUL 1: Vliv teploty a nadmořské výšky na tlak vzduchu 83	
7.3.2	MODUL 2: Vliv teploty a relativní vzdušné vlhkosti na parciální tlak a koncentraci vodní páry ve vzduchu	84
7.3.3	MODUL 3: Délka dne v průběhu roku a na různých zeměpisných šířkách	85

7.3.4	MODUL 4: Hustota toku záření na horním okraji atmosféry	86
7.3.5	MODUL 5: Hustota toku záření na povrchu Země	86
7.3.6	MODUL 6: Hustota toku dlouhovlnného záření emitovaného povrchem Země nebo porostem	87
7.3.7	MODUL 7: Potenciální evapotranspirace	88
7.4	Další informace k programu KLIMASUP	89
7.5	Jiné využití programu KLIMASUP	89

IV Minerální výživa 91

8	Příjem minerálních živin kořeny rostlin (program MINZIVWI)	93
8.1	Téma programu MINZIVWI	93
8.2	Model programu MINZIVWI	93
8.3	Popis modulů programu MINZIVWI	96
8.3.1	MODUL 1: Vliv parametrů charakterizujících kořeny na rychlost příjmu živin	96
8.3.2	MODUL 2: Tabulky se vstupními parametry i výstupními hodnotami modelu MINZIVWI	97
8.3.3	Přehled literárních údajů o hodnotách parametrů použitých v modelu simulujícím příjem iontů kořeny z půdy	98
8.4	Další informace k programu MINZIVWI	98
8.5	Jiné využití programu MINZIVWI	98
9	Vliv dusíku na rychlost fotosyntézy listu a porostu (programy NPDEWAR, NPDEW2D, NPDEW3D)	103
9.1	Téma programu NPDEWAR, NPDEW2D, NPDEW3D	103
9.2	Model programů NPDEWAR, NPDEW2D a NPDEW3D	104
9.3	Popis modulů programu NPDEWAR	108
9.3.1	MODUL 1: Rychlost fotosyntézy listu v závislosti na jeho obsahu dusíku, na ozáření a koncentraci oxidu uhličitého	109
9.3.2	Zvláštnosti MODULU 1 v provedení 3D	110
9.3.3	MODUL 2: Absorpce záření porostem	111
9.3.4	Zvláštnosti MODULU 2 v provedení 3D	111
9.3.5	MODUL 3: Rychlost fotosyntézy listu umístěného v různé hloubce porostu	111
9.3.6	Zvláštnosti MODULU 3 v provedení 3D	112
9.3.7	MODUL 4: Rychlost fotosyntézy porostu	112
9.3.8	Zvláštnosti MODULU 4 v provedení 3D	113
9.3.9	MODUL 5: Udržovací a růstové dýchání	113
9.3.10	Zvláštnosti MODULU 5 v provedení 3D	114
9.3.11	MODUL 6: Čistá primární produkce porostu	114
9.3.12	Zvláštnosti MODULU 6 v provedení 3D	116

- 9.4 Další informace k programům NPNDEWAR, NPNDEW2D a NPN-DEW3D 116
- 9.5 Jiné využití programů NPNDEWAR, NPNDEW2D a NPNDEW3D 117

V Charakteristika rychlosti fotosyntézy rostlin (menu FOTOSYN) 119

- 10 Rychlost karboxylace u rostlin C3 a C4 (program CARBC3C4) 121**
- 10.1 Téma programu CARBC3C4 121
- 10.2 Model programu CARBC3C4 121
- 10.3 Popis modulů programu CARBC3C4 122
- 10.3.1 MODUL 1: Závislost rychlosti čisté fotosyntézy na koncentraci CO_2 u rostlin C3 a C4 123
- 10.3.2 MODUL 2: Vliv změn hodnot K_m a V_{max} na rychlost karboxylace 123
- 10.3.3 MODUL 3: Závislost rychlosti čisté fotosyntézy (P_N) na koncentraci CO_2 u rostlin C3 a C4 124
- 10.3.4 MODUL 4: Vkládání hodnot K_m a V_{max} z klávesnice a vykreslení závislosti P_N na CO_2 124
- 10.3.5 MODUL 5: Vliv koncentrace kyslíku, O_2 , na rychlost čisté fotosyntézy, P_N , s možností vkládání všech hodnot z klávesnice 125
- 10.4 Další informace k programu CARBC3C4 126
- 10.5 Jiné využití programu CARBC3C4 126
- 11 Rychlost fotosyntézy (P_N) v závislosti na koncentraci CO_2 a radiaci (program PNCO2RAD) 127**
- 11.1 Téma programu PNCO2RAD 127
- 11.2 Model programu PNCO2RAD 127
- 11.3 Popis modulů programu PNCO2RAD 128
- 11.3.1 MODUL 1: Závislost rychlosti čisté fotosyntézy na koncentraci CO_2 s aplikací kompenzační koncentrace CO_2 (Γ) . . 128
- 11.3.2 MODUL 2: Závislost rychlosti čisté fotosyntézy na ozáření při různé koncentraci CO_2 129
- 11.3.3 MODUL 3: Závislost rychlosti čisté fotosyntézy, P_N , na koncentraci CO_2 při různé ozáření, I 130
- 11.4 Další informace k programu PNCO2RAD 131
- 11.5 Jiné využití programu PNCO2RAD 131
- 12 Vliv ozáření a teploty na rychlost čisté fotosyntézy (program PNRADTEM) 133**
- 12.1 Téma programu PNRADTEM 133

12.2	Model programu PNRADTEM	133
12.3	Popis modulů programu PNRADTEM	134
12.3.1	MODUL 1: Vliv ozáření na rychlost čisté fotosyntézy při různé teplotě	134
12.3.2	Interpretace MODULU 1	135
12.4	MODUL 2: Vliv teploty na rychlost čisté fotosyntézy při různé ozáření	135
12.4.1	Popis MODULU 2	135
12.4.2	Interpretace MODULU 2	135
12.5	Další informace k programu PNRADTEM	135
12.6	Jiné využití programu PNRADTEM	137
13	Rychlost fotosyntézy jako difuze CO₂ (program PNDIFUSE)	139
13.1	Téma programu PNDIFUSE	139
13.2	Model programu PNDIFUSE	139
13.3	Popis modulů programu PNDIFUSE	141
13.3.1	MODUL 1: Závislost rychlosti čisté fotosyntézy, P_N , na hodnotách jednotlivých difuzních odporů	141
13.3.2	MODUL 2: Závislost rychlosti čisté fotosyntézy na hodno- tách odporu průduchů a hraniční vrstvy vzduchu	142
13.3.3	MODUL 3: Velikost tloušťky hraniční vrstvy vzduchu ko- lem listu	142
13.3.4	MODUL 4: Využití anatomických parametrů pro výpočet stomatárního odporu proti difuzi CO ₂	143
13.4	Další informace k programu PNDIFUSE	145
13.5	Jiné využití programu PNDIFUSE	146
14	Komplexní model vlivu vnějších faktorů na rychlost fotosyntézy (program PNDEMOHA)	147
14.1	Téma programu PNDEMOHA	147
14.2	Model programu PNDEMOHA	148
14.3	Popis modulů programu PNDEMOHA	153
14.3.1	MODUL 1: Vliv ozáření, koncentrace CO ₂ , teploty a re- lativní vlhkosti vzduchu na rychlost karboxylace, přenosu elektronů a přenosu fosfátu	153
14.3.2	MODUL 2: Vliv ozáření, koncentrace CO ₂ , teploty a re- lativní vlhkosti vzduchu na rychlost čisté fotosyntézy	155
14.3.3	MODUL 3: Závislost rychlosti fotosyntézy na ozáření, koncentraci CO ₂ , teplotě a relativní vlhkosti vzduchu při zadávaní hodnot uživatelem z klávesnice	155
14.4	Další informace k programu PNDEMOHA	156
14.5	Jiné využití programu PNDEMOHA	156

15 Rychlost fotosyntézy během každého dne celého roku (program PNROKHAR)	159
15.1 Téma programu PNROKHAR	159
15.2 Model programu PNROKHAR	160
15.3 Popis modulů programu PNROKHAR	160
15.3.1 MODUL 1: Denní průběh rychlosti fotosyntézy	161
15.3.2 MODUL 2: Roční průběh rychlosti čisté fotosyntézy	162
15.3.3 Popis MODULU 2	163
15.4 Další informace k programu PNROKHAR	163
15.5 Jiné využití programu PNROKHAR	163
VI Transport látek ve floemu (menu TRANSPFL)	165
16 Transport látek floemem ze zdroje do sinku (program TRTMINCH)	167
16.1 Téma programu TRTMINCH	167
16.2 Model programu TRTMINCH	167
16.3 Popis jednotlivých modulů programu TRTMINCH	169
16.3.1 MODUL 1: Rychlost toku látek ve floemu v závislosti na jejich koncentraci ve zdroji a rychlosti výtoku v sinku	169
16.3.2 MODUL 2: Rychlost toku látek ve floemu v závislosti na jejich koncentraci ve zdroji při různém poloměru sítkovice a vzdálenosti mezi zdrojem a sinkem	171
16.3.3 MODUL 3: Tabulka umožňující uživateli vkládat z klávesnice hodnoty všech parametrů ovlivňujících rychlost transportu látek ve floemu a zobrazující výslednou rychlost	172
16.3.4 Další informace k programu TRTMINCH	172
16.3.5 Jiné využití programu TRTMINCH	173
17 Vliv struktury floemu na rychlost transportu organických látek (program TRTSHEEH)	175
17.1 Téma programu TRTSHEEH	175
17.2 Model programu TRTSHEEH	175
17.3 Popis modulů programu TRTSHEEH	181
17.3.1 MODUL 1: Závislost laminárního toku trubicí na jejím poloměru	181
17.3.2 MODUL 2: Rychlost transportu látek jednou sítkovicí	181
17.3.3 MODUL 3: Rychlost transportu látek floemem vztažená na jednotku plochy půdy	182
17.3.4 MODUL 4: Tabulka vlivu struktur floemu na rychlost transportu v něm	183

17.3.5	MODUL 5: Vliv koncentrace látek v místě zdroje a v místě sinku na rychlost transportu floemem	184
17.3.6	MODUL 6: Seznam i vysvětlení symbolů a jejich rozměry v celém modelu TRTSHEEH	185
17.4	Další informace k programu TRTSHEEH	185
17.5	Jiné využití programu TRTSHEEH	185
18	Průběh vývoje ozimé pšenice, růstu listů a odnoží	187
18.1	Téma programu VYVOJWEI	187
18.1.1	Vývoj a růst	187
18.1.2	Růst listů	188
18.1.3	Tvorba a odumírání odnoží	189
18.2	Model programu VYVOJWEI	190
18.2.1	Výpočet denní průměrné teploty z denního teplotního minima a maxima	190
18.2.2	Průběh jarovizace	190
18.2.3	Vliv fotoperiody	192
18.2.4	Termální čas pro dobu trvání mezi jednotlivými fenologickými fázemi	193
18.2.5	Růst listů	193
18.2.6	Růst odnoží	194
18.3	Popis modulů programu VYVOJWEI	196
18.3.1	MODUL 1: Stanovení vývojových fází a teplotních sum	196
18.3.2	MODUL 2: Velikost listů a počet odnoží během vývoje ozimé pšenice	197
18.3.3	MODUL 3: Velikost 12ti čepelí listů v průběhu vývoje ozimé pšenice	199
18.4	Další informace k programu VYVOJWEI	199
18.5	Jiné využití programu VYVOJWEI	200
19	Seznam citované literatury	203

Předmluva

Výzkum v biologických oborech se dnes koncentruje do oblastí biofyziky, biochemie a molekulární biologie. Naše poznání se stále více soustřeďuje na podrobný popis základních funkcí i struktur rostliny. Není však sporu, že všechny tyto dílčí procesy jsou v rostlinách vzájemně propojeny a vyváženy. Skutečné poznání i toho nejjednoduššího procesu je dosaženo až tehdy, když známe jeho funkci v kontextu celistvosti rostliny. A také v této souvislosti nabývá na významu kvantitativní popis průběhu jednotlivých procesů i matematické vyjádření četných interakcí mezi mnoha procesy a mnoha faktory vnějšího prostředí.

Většina zájemců a studentů, ale i mnoho vyučujících a vědeckých pracovníků v oborech biologie rostlin, má spíše rezervovaný vztah k matematice, a tím i ke kvantitativnímu popisu a vyjadřování vztahů a závislostí. Přitom trend vývoje vede jednoznačně k tomu, že daný proces lze považovat za dobře poznáný až tehdy, když je možno přesně, tj. kvantitativně, vyjádřit jeho rychlost v daných podmínkách či závislost změny jeho rychlosti na změně vnějších (teplota, záření, koncentrace plynů v atmosféře ap.) i vnitřních (koncentrace reagujících složek, koncentrace produktu ap.) podmínek. Tento trend významně podporují také aplikace stále náročnějších fyzikálněchemických metod, jejichž hodnocení je často spojeno se složitým matematickým popisem, a konstrukce či využívání matematických modelů pro simulaci biologických jevů.

*Řada vztahů v biologii rostlin se již dnes vyjadřuje různými funkcemi. Tyto jsou však mnohdy nedostatečně pochopeny v tom smyslu, že menší zkušenost s matematickým formalismem nám neumožňuje domyslet konkrétní změny příslušného procesu při určitých změnách jednotlivých parametrů. A právě systém *Famulus* se jeví jako mimořádně vhodný k tomu, aby zájemcům s malou nebo skoro žádnou matematickou erudicí umožnil jednak lepší pochopení mnoha matematických vztahů a jednak i jejich kvalifikované využívání.*

Předkládám tedy studentům i ostatním zájemcům Komplet programů věnovaný dílčím i komplexním otázkám fyziologie výživy rostlin. Přitom pojem fyziologie výživy rostlin je pojat v duchu starší učebnice Kavinovy (1947), kde výživa rostlin zahrnuje nejen vlastní minerální výživu, ale i fotosyntézu a dýchání, vodní provoz a transport látek. Předložený text nelze použít jako samostatnou učebnici. Vyžaduje osvojení si znalostí z jiných pramenů. Avšak tento text a především doprovodný Komplet programů umožní i zájemci s minimálním zájmem o matematiku

samostatně si ověřit mnohé základní vztahy fyziologie výživy.

Tento text je doprovázen dvěma disketami. Prvá z nich obsahuje kompletní systém FAMULUS verze 3.5, druhá pak Komplet 29 souborů, které představují 19 programů. K nim je přidáno 6 řídicích programů a další 4 soubory s klimatickými daty nezbytnými pro běh některých programů. Systém Famulus dala k dispozici firma Famulus Etc., již jsem za tuto velkorysost vděčný. Komplet programů Fyziologie výživy rostlin (dále jen FVR) byl vyvinut v systému Famulus a v něm také může být spuštěn. Tím je také dáno, že se nejedná o vizuálně atraktivní multimediální program, který uživatele upoutá překvapivými sekvencemi nejrůznějších animací s pozoruhodným zvukovým doprovodem. Doufám však, že prospěch a potěšení z provozování jednotlivých programů tohoto Kompletu bude mít ten uživatel, který bude při sledování obrazovky, ať už textových informací nebo průběhu grafů, přemýšlet. S trochou nadsázky si dovolím upozornit, že znalost systému Famulus ani teorie fyziologie výživy rostlin nejsou tak důležité, jako zájem a schopnost jednotlivé programy aktivně, s plným vědomím, sledovat. A s jistou troufalostí si dovolím slíbit, že soustředění na běh programů a informace v nich obsažené poskytne uživateli nejen nové znalosti o fyziologii rostlin, ale i hluboké uspokojení ze samotného procesu aktivního poznávání.

V první verzi tohoto Kompletu budou nesporně věcné i formální chyby a nedostatky. Tímto nevyjadřuji jen svůj alibismus, ale zkušenost, že neumím vytvořit dílo dokonalé. Moje chyby a nedostatky mě netěší. Ale musím s nimi počítat. Omlouvám se za ně a budu upřímně vděčný všem, kteří mě budou kontaktovat s upozorněním, co je potřebné, žádoucí nebo vhodné v případné další verzi upravit.

Nakonec, byť prvořadě, chci poděkovat panu RNDr. V. Kapsovi z Matematicko-fyzikální fakulty Univerzity Karlovy v Praze za vůbec první podnět k seznámení se se systémem Famulus. Jemu také vděčím za svoje definitivní rozhodnutí napsat tento text v systému L^AT_EX a za soustavnou pomoc, kterou jsem po tomto svém rozhodnutí potřeboval. Za neocenitelnou podporu pana Ing. B. Beneše z Katedry počítačů Elektrotechnické fakulty ČVUT rovněž upřímně děkuji. Jsem vděčný také panu RNDr. J. Janáčkovu za prohlédnutí řady programů i rukopisu a upozornění na chyby a nepřesnosti. Můj zcela mimořádný dík patří jednomu z tvůrců systému Famulus, panu Doc. RNDr. L. Dvořákovi CSc. z Matematicko-fyzikální fakulty Univerzity Karlovy, bez jehož dlouhodobé, opakované a laskavé pomoci bych tento Komplet programů FVR nemohl vytvořit.

Hodně času a energie věnovali tomuto textu a programům také oba recenzenti, prof. RNDr. J. Gloser CSc. a Ing. J. Šantrůček CSc. Jsem jim zavázán díky za to, že Komplet programů i tento text obsahují méně chyb a přehlédnutí, než moje první verze.

V Praze, září 1998.

Prof. RNDr. LUBOMÍR NÁTR, DrSc.