

A NÖVÉNYI FEJLŐDÉS NÉHÁNY MODELLEZÉSI LEHETŐSÉGÉNEK ÖSSZEHASONLÍTÓ  
VIZSGÁLATA

Biczók Gyula, Tolner László, Békéssy András, Krámlí András, Ruda  
Mihály, Soltész János

MÉM NAK, MTA SZTAKI

A nemzetközi irodalomból ismertek és a biológiai növekedésemle-  
leti vizsgálatokban elterjedten alkalmazottak a Richards-, Mitscher-  
lich-, Gompertz-Makeham- és Janoschek-féle modellek [3]. Ezek az e-  
redmények, agrokémiai alkalmazhatóságukat tekintve általában három  
ponton nem kielégítőek.

Egyrészt a szenescenciát csak mint a telítődéshez vezető növe-  
kedés-korlátozó jelenséget képesek leírni, míg a növényi fejlődés so-  
rán az elöregedés összetett és szemlátomást is megmutató leépülé-  
si folyamatokkal jár együtt.

Másrészt érvényességük a növényi fejlődés intenzív szakaszában  
mutatkozó - agrokémiai szempontból kiemelkedően fontos - tápelemfel-  
halmozódásra sem bizonyított. E modellek csak empirikus módon közeli-  
tik meg a kérdést, és hiányoznak a jól értelmezhető, differenciále-  
gyenletekre visszavezethető összefüggések.

A szerzők először a Mitscherlich-féle telítődési függvénynek  
egy olyan változatát alkalmazták, amelynek kitévőjében az idő egy  
újabb telítődési függvénnyel van szorozva. Az így nyert tapasztala-  
tok alapján, végülis egy kettős szubkompartment modell segítségével  
kisérelték meg áthidalni a fent vázolt problémákat [1]. Ahol erre le-  
hetőség nyílott /megfelelő számú mérési adat esetén/, egy multi-szub-  
kompartment modellt alkalmaztak.

1. A Mitscherlich-féle telítődési függvény egy továbbfejlesztése

Célunk volt az eredeti Mitscherlich-féle telítődési függvény o-  
lyan módosítása, amely képes leírni a tápelemfelvételben aktív gyö-  
kérület telítődésbe futó növekedését is. Az eredeti alak kitévő-  
jében szereplő együttható a növényi fejlődés kezdeti stádiumában nem  
mutatkozott állandónak, ezért egy /azonos alakú/ telítődési függvény-  
nyel helyettesítettük:

$$y = A \cdot (1 - e^{-c(1 - e^{-bt}) \cdot t}) \quad (1)$$

Ez a függvény megfelelően írta le a tápelemfelvétel gyorsuló ütemét  
/a generatív fázis kezdetéig/, de telítődési függvény lévén, a te-  
nyészidőszak végén jelentkező növényi tápelemvesztést nem tudja le-  
írni. Ezt a tápelemvesztést logisztikus függvénnyel modellezve, és  
feltételezve, hogy a növény ugyanannyi tápanyagot képes elveszíteni  
mint amennyit felvett, az alábbi akkumulációs függvényhez jutottunk:

$$y = A \cdot (1 - e^{-c(1 - e^{-bt}) \cdot t}) - \frac{A}{1 + e^{z-kt}} \quad (2)$$

Egy egyszerű átrendezéssel jobban áttekinthető alakot kapunk:

$$y = A \left( \frac{e^{z-kt}}{1 + e^{z-kt}} - e^{-c(1-e^{-bt}) \cdot t} \right). \quad (3)$$

A  $t$  elég alacsony értékeire, ha  $z \gg 1$  és  $z \gg k \cdot t$ , akkor  $e^{z-kt} \gg 1$ . Ekkor (3) jobboldalának első tagja jó közelítéssel egynek vehető. Az idő előrehaladtával ez a tag az elérhető telítési értéket csökkenti. Először egyre gyorsuló, majd egyre lassuló mértékben. Határértékben nullához tart. A görbe illesztését szimplex, lépegető, direkt kereső algoritmussal végeztük.

Az 1. ábrán három különböző görbetípus illesztésének eredménye látható. A három típus rendre: refluxmentes, erős és mérsékelt refluxot mutató típus.

Az itt vázolt modellnek két hátránya van: egyrészt a direkt kereső eljárás időigényes, és így nagyon költséges lett volna az általunk vizsgált nagytömegű adat /mintegy hatezer görbeillesztés/ feldolgozására. Ezért egy másik modellt is kifejlesztettünk.

2. A kettős szubkompartment modell és továbbfejlesztési lehetőségei

Nagytömegű kísérleti adataink értékeléséhez az

$$y = \frac{A}{1 + e^{-b(t-t_g)}} - \frac{R}{1 + e^{-s(t-t_s)}} \quad (4)$$

kettős szubkompartment modellt alkalmaztuk [1]. Így egyrészt lehetségessé vált a görbeillesztés egy analitikus megoldása /a Marquardt-féle módszerrel/, másrészt e modell előnye (2)-vel szemben az, hogy a leépülési tag  $R$  együtthatója nem feltétlenül egyenlő  $A$ -val. Ehhez a modellhez a

$$dy/dt = k \cdot y \cdot (A-y) \quad (5)$$

differenciálegyenletből kiindulva jutottunk. Eszerint az  $y$  /tápelem/felhalmozódás sebessége arányos a már felhalmozódott mennyiséggel ( $y$ ) illetve a növénybe még be nem épült mennyiséggel ( $A-y$ ). Ugyanígy modelleztük a növényi tápelemvesztést is a  $dy/dt = k_1 \cdot y \cdot (R-y)$  egyenlettel. A feldolgozott mérési eredmények igazolták, hogy a  $k$  együttható /ill.  $k_1$ / jó közelítéssel állandó.

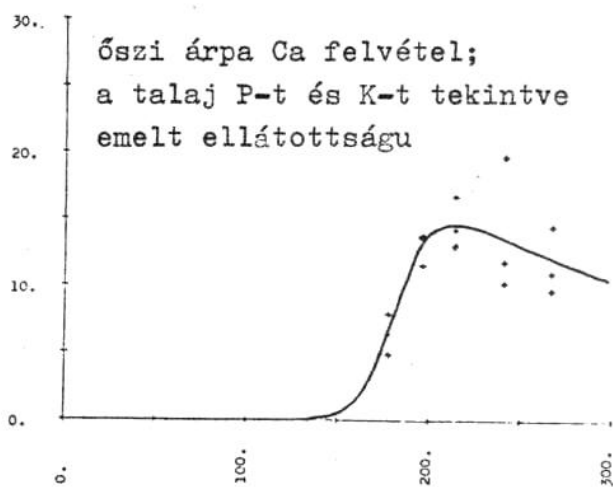
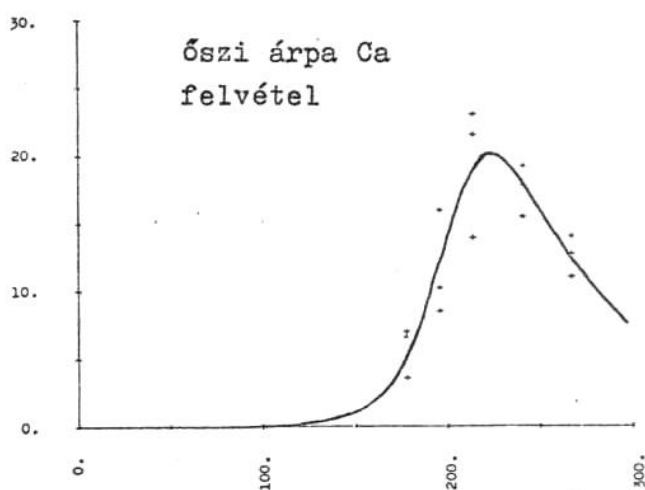
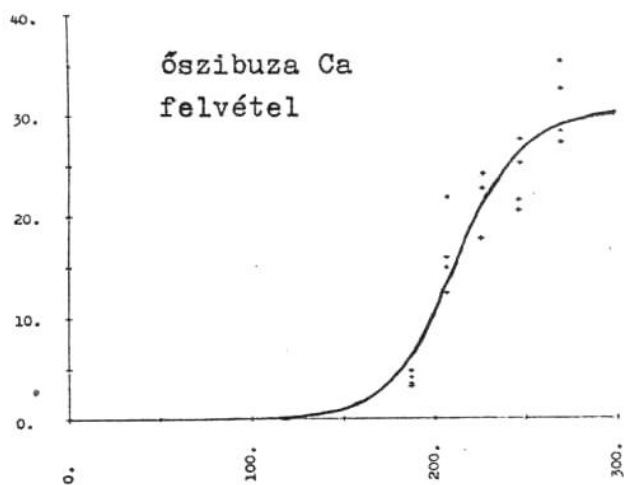
Modellünk kiterjesztéseként - az általánostól eltérő felhalmozódási függvények elemzésekor - megvizsgáltuk a

$$dy/dt = k(t) \cdot y \cdot (A-y) \quad (6)$$

modellt is. Ismeretes, hogy a (6) differenciálegyenlet megoldása

$$y = \frac{A}{1 + e^{-A \cdot K(t)}} \quad (7)$$

alaku [2], ahol  $K(t)$  a  $k(t)$  függvény egy primitív függvénye. /Ha  $k(t)$  konstans, akkor  $y$  logisztikus függvény./ Vizsgálatainkban  $k$  függvényként egy harmadfokú polinomot vettünk, azokban az esetekben, amikor



1. ábra

a kettős szubkompartment modell nem illeszkedett kielégítően a mérési adatokra. A polinomot a

$$k(t) = B_2 \cdot (t-B_3) \cdot (t-B_4) \cdot (t-B_5) \quad (8)$$

gyöktényező alakban megadva, y-ra az

$$y = A \cdot (1 + e^{-A \cdot B_2 \cdot [x^4/4 + (-B_3 - B_4 - B_5) \cdot x^3/3 + (B_3 \cdot B_4 + B_4 \cdot B_5 + B_5) \cdot x^2/2 - B_3 \cdot B_4 \cdot B_5 \cdot x] + B_6}) \quad (9)$$

alaku /általunk multiszubkompartment modellnek nevezett/ megoldást kapjuk /B6 az integrációs konstans/.

Vizsgálataink azt mutatták, hogy ennél a modellenél az illesztés minősége erősen függ a paraméterek kezdeti értékének megválasztásától. Emellett a k(t) polinom-együttható sem teszi képessé a modellt a tápelemfelvételi sebesség hirtelen változásainak követésére.

A probléma megoldását a modell csatolt differenciálegyenletekkel történő leírásában látjuk. Az  $u' = f(u)$  elsőrendű autonóm egyenlet megoldása csak monoton függvény lehet. Több monoton szakaszból álló megoldást úgy kapunk, ha például több tápelemre csatolt elsőrendű differenciálegyenletrendszerrel írunk fel.

### 3. A biológiai növekedésmélelet néhány ismert modellje

A bevezetőben már felsorolt modellek jellemző adatait az 1. táblázat adja:

<u>Richards</u>	$k < 1$	$0 < b \leq 1$	$r > 0$	$WR(t) = A \cdot (1 - be^{-rt})^{\frac{1}{1-k}}$
	$k > 1$	$b > 0$	$r > 0$	$WR(t) = A \cdot (1 + be^{-rt})^{\frac{1}{1-k}}$
<u>Gompertz</u>		$a > 0$	$r > 0$	$WG(t) = Ae^{-ae^{-rt}}$
<u>Mitscherlich</u>		$c \geq 1$	$r > 0$	$WM(t) = A \cdot (1 - e^{-rt})^c$
<u>Janoschek</u>		$d > 0$	$p \geq 1$	$WJ(t) = A \cdot (1 - e^{-d^p t^p})$
<u>Egyszerű logisztikus</u>	$b > 0$		$r > 0$	$WL(t) = A \cdot (1 + be^{-rt})^{-1}$

1. táblázat

A Richards modellhez tartozó differenciálegyenlet analízise azt mutatja, hogy ha a k paraméter nullához ill. végtelenhez tart, akkor a megoldás az alul ill. felül levágott exponenciális függvényhez tart. /A k=0 eset felel meg az ún. monomolekuláris modellnek./ Ha adataink a tenyésztési idő egy rövidebb szakaszából származnak, akkor a Richards függvény ugyanolyan jól illeszthető, mint a többi modell, bárhol is válasszuk meg a k paramétert. Ezért a k értékének a becslése még sok megfigyelés esetén is bizonytalan.

Az utóbbi megjegyzés alapján világos, hogy esetünkben, amikor a mérési adatok nem a teljes tenyésztési időt ölelik fel, elvi akadályai is

lehetnek a Richards-féle függvény illesztésének.

A Gompertz-Makeham, a Mitscherlich és a Janoschek modell esetében megvizsgáltuk, hogy ezek milyen kapcsolatban vannak az egyszerű logisztikus komponensekből álló, és szántóföldi mérési adatokra illesztett kettős szubkompartment modellünkkel. A vizsgálatot külön végeztük el a kettős szubkompartment modell növekedési és leépülési kompartmentjére.

Az általunk megvizsgált esetek /mintegy 3000 felhalmozódási függvény/ döntő többségében a különböző görbék által adott közelítések eltérése 10 százalék alatt maradt /ez bőven belül van a vizsgált adatok mérési hibahatárán/. Nagyobb eltérések inkább csak a leépülési szubkompartmentek között tapasztalhatók. A modellek hasonlóságát illusztrálja a 2. ábra /őszibuza zöldsúlyának alakulásában/. Az ábra első részén a felhalmozódási kompartment, a második részben a leépülés látható.

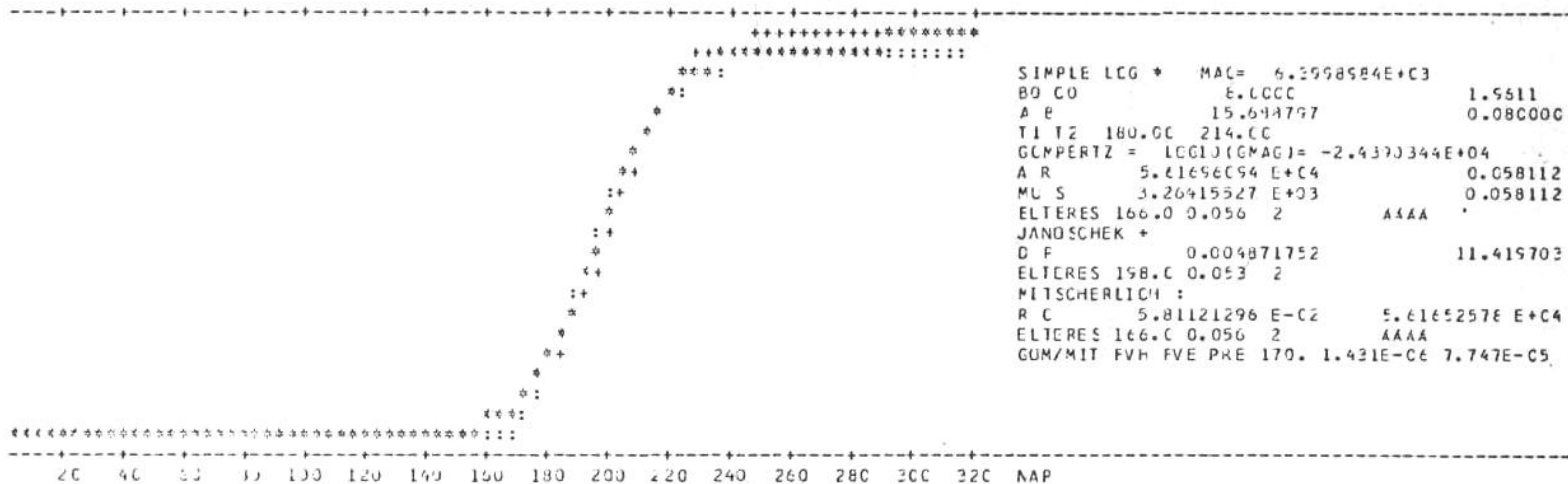
Általánosságban elmondható tehát, hogy az illeszkedés pontosságát tekintve a kettős szubkompartment modell ugyanugy megfelel mint a most bemutatott többi modell.

Érdekesnek tartjuk még azt az észrevételünket, hogy megadható a logisztikus függvény paramétereinek egy olyan tartománya, amelyre a logisztikus függvényt legjobban közelítő Mitscherlich és Gompertz görbe teljesen egybeesik /az eltérés elhanyagolható/ és a Mitscherlich függvény  $r$  ill.  $c$  valamint a Gompertz függvény  $r$  ill.  $a$  paramétereire igen nagy pontossággal megegyeznek /a relatív eltérés: PRE, a 2. ábrán fel van tüntetve/.

#### Hivatkozások:

- [1] Békéssy A., Biczók Gy., Ruda M : Modelling the dynamics of arable crop nutrient uptake, BIOMETRIE'82 Conference, Toulouse /megjelent: MTA SZTAKI Working Paper IV/21/, 1982.
- [2] Kamke E.: Differentialgleichungen, Lösungsmethoden und Lösungen, Leipzig, 1956.
- [3] Zelawski W., Lech A.: Logistic growth functions and their applicability for characterizing dry matter accumulation in plants, Acta Physiologiae Plantarum, Vol. 2., pp. 187-194., 1980.

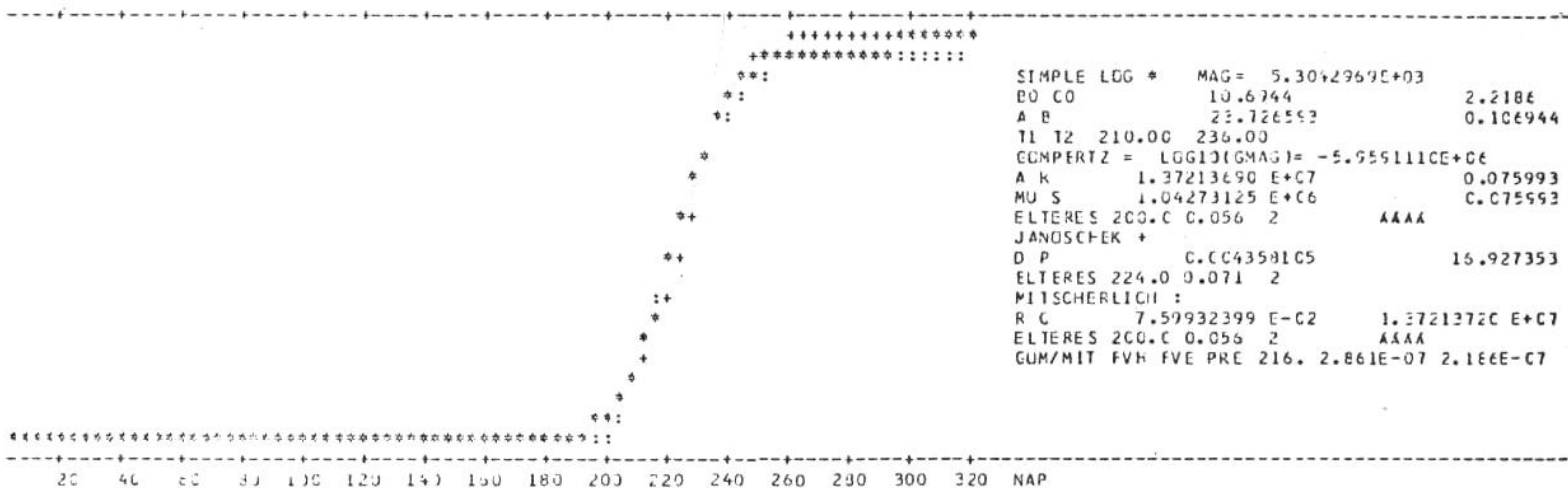
2. ábra



```

SIMPLE LCG *   MAG= 6.2998584E+C3
BO CO          E.LCCC          1.9511
A B            15.644797        0.080000
TI T2 180.00  214.00
GCMPERTZ = LGG1J(GMAG)= -2.4370344E+04
A R            5.61646094 E+C4   0.058112
MU S           3.26415527 E+03   0.058112
ELTERES 166.0 0.056 2          AAAA
JANOSCHEK +
D F              0.004871752      11.419703
ELTERES 198.0 0.053 2
MITSCHERLICH :
R C              5.81121296 E-C2   5.61652578 E+C4
ELTERES 166.0 0.056 2          AAAA
GUM/MIT FVH FVE PRE 170. 1.431E-C6 7.747E-C5

```



```

SIMPLE LCG *   MAG= 5.3042969E+03
BO CO          10.6744          2.2184
A B            23.126593        0.106944
TI T2 210.00  236.00
GCMPERTZ = LGG1J(GMAG)= -5.955111CE+C6
A K            1.37213690 E+C7   0.075993
MU S           1.04273125 E+C6   C.C75593
ELTERES 200.0 0.056 2          AAAA
JANOSCHEK +
D P              C.CC4358105      16.927353
ELTERES 224.0 0.071 2
MITSCHERLICH :
R C              7.59932399 E-C2   1.37213720 E+C7
ELTERES 200.0 0.056 2          AAAA
GUM/MIT FVH FVE PRE 216. 2.861E-07 2.166E-C7

```