



MAGYARORSZÁG
KORMÁNYA

Európai Unió
Európai Regionális
Fejlesztési Alap



BEFÉKTETÉS A JÖVŐBE

SZÉCHENYI  2020

JAVASLAT A BIOME-BGCMUSO MODELL FOTOSZINTÉZIS MODULJÁNAK FEJLESZTÉSÉRE

Szerzők:

Barcza Zoltán, Dobor Laura, Hidy Dóra, Fodor Nándor

Belső dokumentáció
GINOP-2.3.2-15-2016-00028

Martonvásár, 2018. február

Fotoszintézis számítása a Biome-BGCMuSo modellben

A fotoszintézist irányító egyenletek határozzák meg, hogy mekkora szén mennyiség asszimilálódik a növény működése során. A szén-dioxid megkötését a Calvin ciklus írja le, melynek a legmeghatározóbb enzime a Rubisco (ribulóz-1-5-biszfoszfát karboxiláz/oxigenáz). A Rubisco sajátossága, hogy kétféle enzimaktivitással rendelkezik, karboxiláz, illetve oxigenáz funkciója van.

Az enzim mikro környezetében lévő a CO₂ és az O₂ aktuális koncentrációjának viszonya a meghatározó az enzimaktivitás tekintetében. A karboxiláció CO₂ beépüléshez, nettó fotoszintetikus produkcióhoz vezet. Az oxigenáció a már korábban megkötött szén szabadbá válását idézi elő és a lezajló folyamatsor, a fénylégzés (fotorespiráció) csökkenti a fotoszintetikus produkciót.

A Biome-BGCMuSo modellben a fotoszintézis alapjait a DePury és Farquhar egyenletei (Farquhar, Caemmerer et al. 1980; De Pury and Farquhar 1997), azon belül az enzim kinetikát Woodrow és Berry (1988) módszertana képezi.

Három alapegyenlet (1.1-1.3) írja le a fotoszintézis mértékét. Az első egyenlet (1.1) a CO₂ diffúzió, szén megkötésre kifejtett limitációját fejezi ki. A levelekbe jutott CO₂ mennyiségét, azaz a diffúziót a sztómák nyitottsága valamint a légköri és a levélen belüli CO₂ koncentráció különbsége befolyásolja.

$$A_{v/j} = g \cdot (C_a - C_i) \quad (1.1)$$

Ahol:

$A_{v,j}$: ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) karboxiláció vagy RuBP újra keletkezés által limitált asszimiláció

g : ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}/\text{Pa}$) levél szintű CO₂ sztómavezetőképesség

C_a : (Pa) légköri CO₂ parciális nyomása

C_i : (Pa) sejtközi CO₂ parciális nyomása

A második egyenlet (1.2) a karboxiláció limitáló hatását írja le. A karboxiláció során három CO₂ molekulát köt meg a Rubisco enzim (Taiz and Zeiger, 2006). Ennek mértéke a fennálló enzim kinetikától függ, azaz attól, hogy milyen gyorsan képesek a CO₂ molekulák a karboxilációs szubsztráthoz, az a ribulóz-1,5-biszfoszfáthoz (RuBP) kötődni. Amikor a fotoszintézis karboxiláció által limitált helyzetbe kerül, az azt jelenti, hogy a folyamat a levélbe jutó CO₂ mennyiségében korlátozott (Lambers et al., 2008).

Így a második egyenletben szintén megjelenik a levél belsejében lévő CO₂ nyomása, így csatlakozva az első egyenlethez. A Rubisco enzim érzékeny az O₂ mennyiségére is, ugyanis CO₂ helyett O₂-t is megköthet, így a karboxilációt ez a hatás is limitálhatja. A hőmérsékleten kívül – ami minden enzimaktivitást befolyásol – meghatározó a nitrogén mennyisége a Rubiscoban, ami a karboxiláció egyik katalizátora. Ezt a mennyiséget a felhasználó két ökofiziológiai paraméteren keresztül adhatja meg a levél nitrogén tartalmának Rubiscoban lévő hányadával, valamint a levelek C:N arányával.

$$A_v = \frac{V_{c \max} (C_i - \Gamma)}{C_i + K_c \cdot \left(1 + \frac{O_2}{K_o}\right)} - R_d \quad (1.2)$$

Ahol:

A_v : ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) karboxiláció által limitált asszimiláció

$V_{c \max}$: ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) maximális karboxiláció

C_i : (Pa) sejtközi CO₂ parciális nyomása

Γ : (Pa) CO₂ kompenzációs pontja a fenntartó légzéstől eltekintve

K_c : (Pa) Michaelis-Menten együttható a karboxilációra
 K_o : (Pa) Michaelis-Menten együttható az oxigenációra
 O_2 : (Pa) légköri O_2 parciális nyomása
 R_d : ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) fenntartó légzés

A harmadik egyenlet (1.3) az elektron transzport limitációjának hatását írja le a fotoszintézisre, mely során a ribulóz-1,5-biszfoszfát (RuBP) újra-keletkezése korlátozódik.

$$A_j = \frac{J \cdot (C_i - \Gamma)}{4,5 \cdot C_i + 10,5 \cdot \Gamma} - R_d \quad (1.3)$$

Ahol:

A_j : ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) RuBP újra képződés által limitált asszimiláció
 J : ($\mu\text{mol elektron}/\text{m}^2/\text{s}$) elektron transzport mértéke
 C_i : (Pa) sejtközi CO_2 parciális nyomása
 Γ : (Pa) CO_2 kompenzációs pontja a fenntartó légzéstől eltekintve
 R_d : ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) fenntartó légzés

Összegezve, ha a fotoszintézis nem korlátozott a CO_2 mennyisége által, akkor az asszimiláció mértéke attól függ, hogy a RuBP milyen gyorsan tud újra képződni, hogy újabb CO_2 molekulákat kössön meg. Ezt hívják elektron transzport limitációnak.

Az asszimiláció mértékét a második és harmadik egyenlettel meghatározott (azaz külön karboxiláció vagy elektron transzport limitációt feltételező) esetek minimumaként kapjuk.

A Biome-BGCMuSo-ban az első egyenlet C_i -re vonatkozó megoldását a második valamint harmadik egyenletbe kerül behelyettesítésre, s az így kapott két másodfokú egyenlet már megoldható. A két érték közül a kisebbik adja a szén megkötés mértékét.

Ez a három egyenlet a fotoszintézis Farquar féle modellje (Farquhar, Caemmerer et al. 1980; De Pury and Farquhar, 1997), mely a legtöbb biogeokémiai modell alapját szolgálja. Az egyenletekben szereplő kinetikus együtthatók meghatározására azonban nincs egy általánosan elfogadott módszer, valamint az egyes számítások közötti átjárhatóság számos kérdést vet fel (Rogers et al. 2014).

Elsőként határozzuk meg az elektron transzport mértékét (J), mely függ a maximális elektron transzport értékétől, valamint az elnyelt fotoszintetikusan aktív sugárzástól. A szakirodalomban nagyon hasonló, ám mégis különböző közelítéseket találhatunk.

De Pury and Farquar (1997) a következőképpen fogalmazza meg ezt az összefüggést:

$$\Theta_1 \cdot J^2 - (I_{le} + J_{max}) \cdot J + I_{le} \cdot J_{max} = 0 \quad (1.4)$$

Ahol

J : ($\mu\text{mol elektron}/\text{m}^2/\text{s}$) elektron transzport mértéke
 J_{max} : ($\mu\text{mol elektron}/\text{m}^2/\text{s}$) elektron transzport maximális mértéke
 Θ_1 : (-) az elektron transzport irradianciától való függőségének görbülete (fény válasz görbe) = 0,7
 I_{le} : hatékonyan elnyelt fotoszintetikusan aktív sugárzás áram sűrűsége

Továbbá:

$$I_{le} = I_1 \cdot (1 - f) / 2 \quad (1.5)$$

Ahol:

I_1 : teljes elnyelt fotoszintetikusan aktív sugárzás áram sűrűsége
 f : (-)spektrális korrekciós faktor = 0,15

A Biome-BGCMuSo kódjában a következő egyenlet szerepel:

$$0,7 \cdot J^2 - \left(\frac{\text{pabs}}{\text{ppe}} \cdot \text{ppfd} + J_{\max} \right) \cdot J + \frac{\text{pabs}}{\text{ppe}} \cdot \text{ppfd} \cdot J_{\max} = 0 \quad (1.6)$$

Ahol

J: ($\mu\text{mol elektron/m}^2/\text{s}$) elektron transzport mértéke

J_{\max} : ($\mu\text{mol elektron/m}^2/\text{s}$) elektron transzport maximális mértéke

pabs: (-) a hatékonyan elnyelt fotoszintetikusán aktív sugárzás hányada = 0,85

ppe: (mol foton/mol elektron) a foton elnyelés hatékonysága = 2,6

ppfd: fotoszintetikusán aktív sugárzás áram sűrűsége

A különböző módszerek átalakítása és a megadott paraméterek behelyettesítése után az alábbi egyenlet adódik a Biome-BGC-ben:

$$0,7 \cdot J^2 - (0,3269 \cdot \text{ppfd} + J_{\max}) \cdot J + 0,3269 \cdot \text{ppfd} \cdot J_{\max} = 0 \quad (1.8)$$

Ezt követi az A_v illetve A_j értékének a számítása másodfokú egyenlet megoldása után. A $V_{c\max}$ és J_{\max} ismeretében, illetve az ACT mennyiség származtatásával (Golinkoff, 2013). A modellben az A_v illetve A_j értékének a meghatározása után a kettő közül a kisebb lesz a fotoszintézis mértéke.

Megvalósítás a modellben, illetve javaslat a módosításra

A Biome-BGCMuSo modellben az alábbi paraméterek határozzák meg a fotoszintézis mértékét:

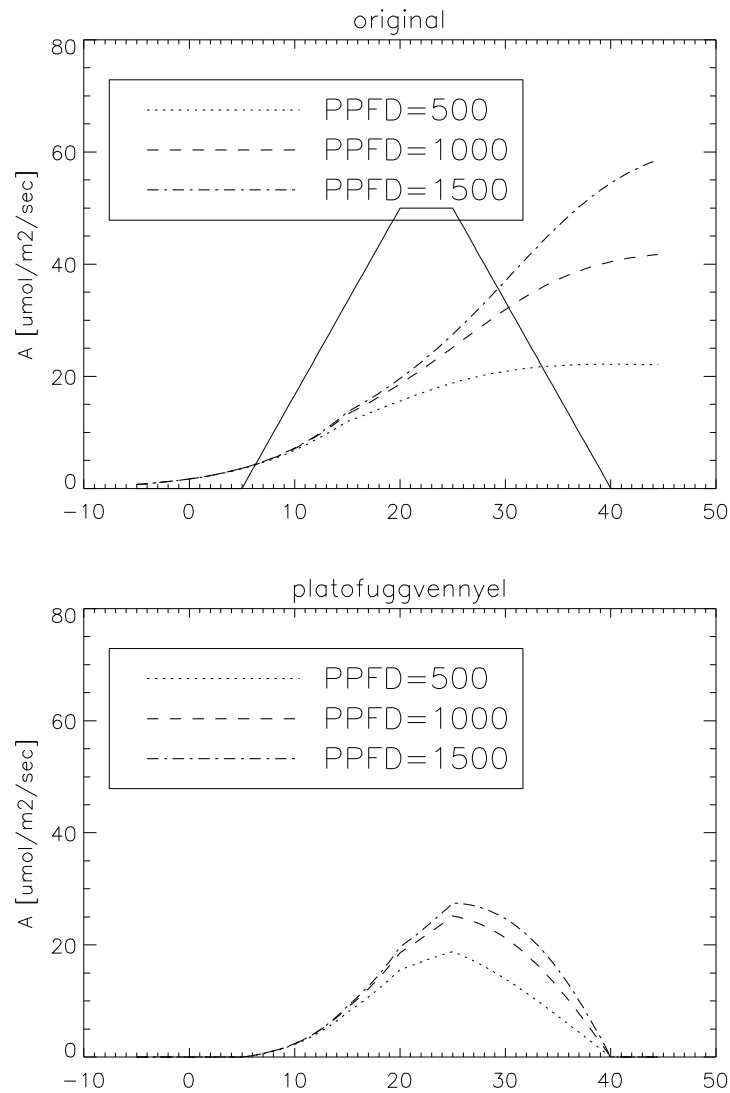
- plant type: 'C3' or 'C4'
- temp: daylight temperature [Celsius], input meteorológia
- ppfd: photosynthetically active radiation [$\mu\text{mol photon/m}^2/\text{sec}$], input meteorológiából
- co2: atmospheric CO_2 dry air mixing ratio [ppm], input adat
- flnr: fraction of leaf N in Rubisco [EPC paraméter]
- lnc (kg Nleaf/m^2): leaf N concentration, per unit projected LAI, a modell származtatja a számítások során
- g ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}/\text{Pa}$): leaf-scale conductance to CO_2 , proj area basis, a modell származtatja az aktuális környezeti állapot szerint, a maximális sztómakunduktancia EPC paraméterből
- dlmr ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$): day leaf maintenance respiration, on projected leaf area basis, a modell számítja

Fontos, hogy a $V_{c\max}$ közvetlenül függ fenti input paraméterektől:

$$V_{c\max} = \text{lnc} * \text{flnr} * 7.16 * \text{ACT} \quad (1.9)$$

A jelenlegi modellverzióban $J_{\max} = 1.97 * V_{c\max}$ összefüggést használjuk, bár a J_{\max} és $V_{c\max}$ kapcsolata hőmérsékletfüggő is lehet (opcionális, részleges akklimáció). Itt most az akklimáció nélküli esettel foglalkozunk, és csak C3 növényekkel.

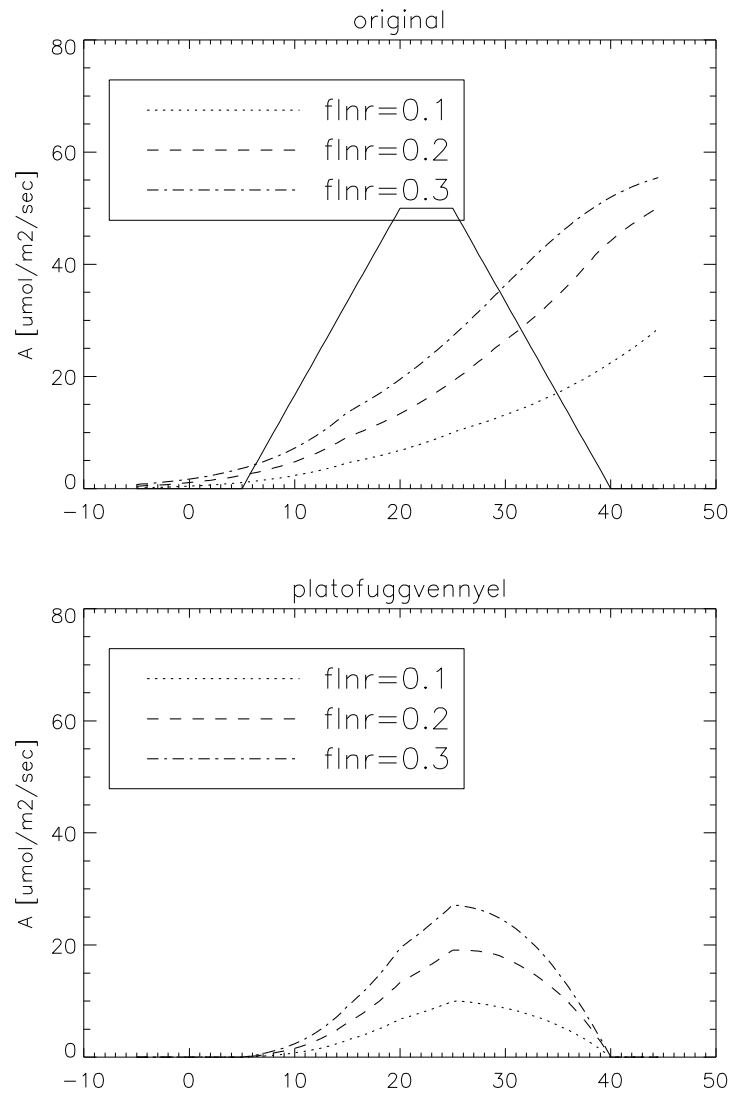
PROBLÉMA: A jelenlegi modellverzióban a fotoszintézis algoritmusnál nincs optimális hőmérséklet definiálva. Emiatt magas hőmérsékleten az eredmény irreálisan nagy is lehet. Az 1. ábrán felül ábrázoltuk a fotoszintézis nagyságát a hőmérséklet függvényében különböző fotoszintetikusan aktív sugárzás (PPFD) esetén. Jól látható az asszimiláció monoton növekedése, főleg magas irradiancia esetén. Az 1. ábra alján egy optimumfüggvény (platófüggvény) alapján (ami a felső ábrán szimbólikusan szerepel; 5 °C-tól monoton nő, 20 és 25 °C között optimális, majd 25 °C és 40 °C között lineárisan csökken) módosítjuk a származtatott A értéket. Az optimumfüggvény hatására a fotoszintézis supraoptimális körülmények között leszabályozódik, ami megfelel az elvárásoknak.



1. ábra. A fotoszintézis (A) hőmérsékletfüggése az eredeti modellverzióban (felül), és a javasolt algoritmus hatására (alul). A vízszintes tengely a hőmérséklet [Celsius], míg a függőleges tengely az asszimiláció [$\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{sec}$].

A 2. ábrán ugyancsak a fotoszintézis hőmérsékletfüggését ábrázoltuk, de itt különböző flnr (fraction of leaf N in Rubisco) értékeket használtunk. A 2. ábrán is felül az eredeti, míg alul a módosított fotoszintézis hőmérsékletfüggése látszik. Az eredmény magáért beszél. A

fentiek alapján javasoljuk a modell kibővítést egy EPC alapján szabályozható optimumfüggvénnyel. Az EPC alapú paraméterezést az teszi szükségessé, hogy a különböző növények esetén az optimum-hőmérsékletek markánsan eltérhetnek.



2. ábra. Ugyanaz, mint az 1. ábra, csak különböző flnr értékek esetén. A ppfd értéke $1500 \mu\text{mol photon}/\text{m}^2/\text{sec}$ volt.

IDL kód a fotoszintézis számítására (szerző: Dobor Laura):

```
pro photosynthesis

; Golinkoff_BiomeBGCv4.2_TheoreticalBasis_1_18_10
; photosynthesis.c kód

huszonot=25.
;*****
; INPUT:
n1=2000
n2=40

tdaytomb=fltarr(n2)
for i=0,n2-1 do begin
tdaytomb(i)=-5+i*50./n2
endfor

ppfdtomb=fltarr(n1)
for i=0,n1-1 do begin
ppfdtomb(i)=100+i*500./n1
endfor

co2tomb=fltarr(n1)
for i=0,n1-1 do begin
co2tomb(i)=280+i*800./n1
endfor

atomb=fltarr(n2)

;for ii=0,n2-1 do begin      ; hhomerseklet
for i=0,n2-1 do begin      ;ppfd

;-----;-----
plant='C3'                ; Milyen a növény??

; Mi legyen fix, mit változtassak?
T=tdaytomb(i)
;T=20

;ppfd=ppfdtomb(i)
ppfd=700.

;co2=co2tomb(i)
co2=390.                ; (ppm) atmospheric [CO2]

;-----

pa=101000.              ; (Pa) atmospheric pressure

;EPC PARAMÉTEREK:

flnr=0.3                ; (kg NRub/kg Nleaf) fraction of leaf N in Rubisco

; UNKNOWN:
```

```

lnc=0.00075      ;(kg Nleaf/m2) leaf N concentration, per unit projected LAI
;ppfd=400        ;(umol photons/m2/s) PAR flux density, per unit projected LAI
g=1.6            ;(umol CO2/m2/s/Pa) leaf-scale conductance to CO2, proj area basis
dlmr=0.2         ;(umol CO2/m2/s) day leaf maint resp, on projected leaf area basis

; PARAMETERS:
Ko25=248.0       ;(mbar) MM const oxygenase, 25 deg C
Q10Ko=1.2        ;(DIM) Q_10 for Ko /

Kc25=404.0;     ;(ubar) MM const carboxylase, 25 deg C
Q10Kc=2.1        ;(DIM) Q_10 for Kc

ACT25=3.6        ;(umol/mgRubisco/min) Rubisco activity
Q10ACT=2.4       ;(DIM) Q_10 for Rubisco activity

;           ;           the weight proportion of Rubisco to its nitrogen content, fnr, is
;           ;           calculated from the relative proportions of the basic amino acids
;           ;           that make up the enzyme, as listed in the Handbook of Biochemistry,
;           ;           Proteins, Vol III, p. 510, which references:
;           ;           Kuehn and McFadden, Biochemistry, 8:2403, 1969
fnr= 7.16        ; kg Rub/kg NRub

pabs= 0.85      ;(DIM) fPAR effectively absorbed by PSII
ppe = 2.6       ;efficiency of photon absorbtion by photosystem II - mol photons absorbed/mol e- transported

;~~~~~
;~~~~~
; CALCULATIONS:

;convert atmospheric CO2 from ppm --> Pa
Ca=co2*pa/1000000.; 2e6
;print, Co2, ca

;calculate Kc and Ko and ACT

;           ;           ((T-25)/10)
; Ko = Ko25 * Q10Ko
;
Ko=Ko25*(Q10Ko^((T-huszonot)/10.))*100.      ;mbar-->Pa

;.....
; Ha t>15°C
;
;           ;           ((T-25)/10)
; Kc = Kc25 * Q10Kc
;
;           ;           (T-25)/10)
; ACT = ACT25 * Q10ACT

```



```

;.....
; Ha t<15°C
;
; ((T-15)/10)
; Kc25*(1.8*Q10Kc)
; Kc = -----
; Q10Kc

; ((T-15)/10)
; ACT25 *(1.8* Q10ACT)
; ACT = -----
; Q10ACT

if t gt 15 then begin
Kc=Kc25*(Q10Kc^((t-huszonot)/10.))
ACT=ACT25*(Q10ACT^((t-huszonot)/10.))
endif

if t le 15 then begin
Kc=(Kc25*(1.8*Q10Kc)^((t-15)/10.))/Q10Kc ; a Golinkoff dokumentációban ez hibásan szerepelt, ez a helyes
ACT=(ACT25*(1.8*Q10ACT)^((t-15)/10.))/Q10ACT ; a Golinkoff dokumentációban ez hibásan szerepelt, ez a helyes
endif

; Kc átváltása: /* ubar --> Pa */
Kc = Kc * 0.1
;ACT átváltása /* umol/mg/min --> umol/kg/s */
ACT = ACT * 1000000. / 60.0

; calculate atmospheric O2 in Pa, assumes 21% O2 by volume
O2 = 0.21 *pa
;calculate gamma (Pa), assumes Vomax/Vcmax = 0.21
gamma= (0.5 * 0.21 * Kc * O2) / Ko

;calculate Vmax from leaf nitrogen data and Rubisco activity /

; kg Nleaf kg NRub kg Rub umol umol
; ----- X ----- X ----- X ----- = -----
; m2 kg Nleaf kg NRub kg RUB * s m2 * s

; (lnc) X (flnr) X (fnr) X (act) = (Vmax)

Vmax=lnc*flnr*fnr*ACT

; * calculate Jmax = f(Vmax), reference:
;Wullschleger, S.D., 1993. Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants - A retrospective analysis of the A/Ci curves from
;109 species. Journal of Experimental Botany, 44:907-920.

Jmax=2.1*Vmax

;calculate J = f(Jmax, ppfd), reference:de Pury and Farquhar 1997

a = 0.7
b = -Jmax - (ppfd*pabs/ppe)
c = Jmax * ppfd*pabs/ppe
J= (-b - sqrt(b*b - 4.0*a*c))/(2.0*a)

```

```

Rd=dlmr          ;(umol CO2/m2/s) day leaf maint resp, on projected leaf area basis

;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;; C3 ;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;
; START of C3 photosynthesis
if plant eq 'C3' then begin
    ;A = g(Ca-Ci)

    ;
    ; Vcmax (Ci - gamma)
    ; Av = ----- - Rd
    ;          Ci + Kc *(1 + O2/Ko)

    ;
    ; J *(Ci - gamma)
    ;Aj = ----- - Rd
    ;       4.5 Ci + 10.5 gamma

    ;Ca          : the atmospheric concentration of CO2 (Pa)
    ;Ci          : is the intercellular concentration of CO2 (Pa)  -> ezt a végén számolom vissz az A-ból
    ;gamma       : is the CO2 compensation point in the absence of leaf Rd (maintance respiration) (Pa)
    ;Kc,Ko       : are the kinetic constants for rubisco carboxylation and oxygenation scaled by the temperature using a Q10 relationship
    ;O2          : is the atmospheric concentration of O2 (Pa)

    ;solve for Av and Aj using the quadratic equation, substitution for Ci
    ;from A = g(Ca-Ci) into the equations from Farquhar and von Caemmerer:
    ; Ci=Ca-Av/g

    ;quadratic solution for Av
    a=-1.0/g
    b=Ca + (Vmax-Rd)/g + Kc*(1.0+O2/Ko)
    c=Vmax*(gamma-Ca) +Rd*(Ca+Kc*(1.0+O2/Ko))
    det=b*b-4.0*a*c
    if det lt 0 then stop

    Av=(-b+sqrt(det))/(2.0*a)

    ;quadratic solution for Aj
    a=-4.5/g
    b=4.5*Ca + 10.5*gamma+J/g-4.5*Rd/g
    c=J*(gamma-Ca) +Rd*(4.5*Ca+10.5*gamma)
    det=b*b-4.0*a*c
    if det lt 0 then stop

    Aj=(-b+sqrt(det))/(2.0*a)

endif
;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;; end of C3 ;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;;

;----- C4 -----
if plant eq 'C4' then begin
; C4 photosynthesis:

```

```

;Ci = Cbs = Cm + rbs*(V4 - A)
;From Chen et al. 1994
;Cm = mesophyll CO2 concentration

;Cbs = bundle sheat CO2 concentration

;rbs = total bundle sheath resistance

;A = either Av or Aj
;*****
;PARAMETERS:

Kp25 = 82 ; ubar pep carboxylase Michaelis-Menton constant; remember ubar=ppm
Q10Kp = 2.1 ;(DIM) Q10 for pep carboxylase activity
actp = 438333.333 ; activity of pep carboxylase - umol CO2/(kgPEP*sec); sage et al 1987 for amaranthus retroflexus; uedan et al. 1976 gives = 413333.333
alphap = 0.1 ; photon absorption efficiency of PEP Carboxylase, chen 1994 to the .1 precision, with unit correction; (umol pepcaseCO2 / umol photons)
fnp = 7.12 ; mass proportion of PEP Carboxylase to its N content - after Joseph White's algorithm description
Rbs = 0.000130 ; (m2s/umol) - bundle sheath resistance to co2 flux perleaf area, bundle sheath area bases -- average of 3 types of C4 plant, von Caemmerer
2003
;EPC PARAMETER:
flnp= 0.03 ;(DIM) fraction of leaf N in PEP Carboxylase
;*****
;perform C4 specific temprature corrections

Kp=Kp25*Q10Kp^(t-25./10.)

; Next two lines are after Long 1991
; assumes that leaf temperature equals air temperature
Cm = 0.7 * co2 * ((1.674 - 0.061294 * t + 0.001688 * t * t - 0.0000088741 * t * t * t)/0.73547) ; // this is currentlty in ppm
Om = 210000*((0.047 - 0.0013087 * t + 0.000025603 * t * t - 0.00000021441 * t * t * t)/0.026934) ; // this is currently in ppm
; convert these to Pa

Cm = Cm * pa / 1000000.
Om = Om * pa / 1000000.
Kp = Kp * 0.10

; calculate gamma (Pa) with Obs=Om, assumes Vomax/Vcmax = 0.21
gamma = 0.5 * 0.21 * Kc * Om / Ko

Vpm = lnc * flnp * fnp * actp ;Maximum PEP carboxylase rate. If fnp is not made an epc parameter, this can be simplified by premultiplying fnp
and flnp above
V4m = (alphap * ppfd) / (sqrt(1.0 + alphap * alphap * ppfd * ppfd/(Vpm*Vpm))) ; Maximum radiation limited pep carboxylase rate
V4 = (V4m * Cm)/(Cm + Kp) ;Actual Carboxylation rate - PEP Carboxylase

;Solve First Quadratic - Av*/
;for now use Om = Obs because the values for the O2 diffusion are not available -- Chen et al. 1994 do this

a=-rbs
b=Cm+rbs*(V4+Vmax-Rd)+Kc*(1.0+Om/Ko)
c=Rd*(Cm+rbs*V4+Kc*(1+Om/Ko))+Vmax*(gamma-Cm-rbs*V4)
det=b*b-4.0*a*c
if det lt 0 then stop
Av = (-b + sqrt(det)) / (2.0*a)

;Solve Second Quaratic - Aj
a = -4.5 * rbs

```

```

b = 4.5 * Cm + 10.5 * gamma + rbs * (4.5 * V4 + J - 4.5 * Rd)
c = Rd * (4.5 * Cm + 4.5 * rbs * V4 + 10.5 * gamma) + J * (gamma - Cm - rbs * V4)
det = b*b - 4.0*a*c
if det lt 0 then stop
Aj = (-b + sqrt(det)) / (2.0*a)

endif
;----- end of C4 -----
;::::::::::::FINAL STEP::::::::::

; asszimilacio - az Av es Aj kozul a kisebb
if Av lt Aj then begin
A=Av
endif
if Av ge Aj then begin
A=Aj
endif

Ci=Ca-(A/g)

atomb(i)=A

endfor

window,0
plot, tdaytomb, atomb, psym=0, xtitle='Temperature [°C]',S
yttitle='Assimilation [umol CO2/m2/s]'

end

```