

4 Diskussion

In diesem Kapitel soll die aus der Optimierungstheorie hergeleitete Gesetzmäßigkeit des Tagesgangs der stomatären Leitfähigkeit mit unterschiedlichen phänomenologischen Ansätzen verglichen werden. Weiterhin soll auf der Grundlage der in dieser Untersuchung entwickelten Theorie der optimalen Regulation des Wasserhaushalts durch die Pflanze die Auswirkung einer Änderung des Niederschlagsregimes auf die Nettoprimärproduktion sowie der Einfluß einer erhöhten CO_2 -Außenkonzentration auf Assimilation und Transpiration diskutiert werden.

Schließlich wird ein kurzer Ausblick auf mögliche Weiterentwicklungen des Optimierungsmodells der pflanzlichen Regulation des Wasserhaushalts gegeben, die auf der vorliegenden Untersuchung aufbauen.

4.1 Vergleich des optimalen Tagesgangs der stomatären Leitfähigkeit mit phänomenologischen Ansätzen

In Kapitel 2 wurde der optimale Tagesgang der stomatären Leitfähigkeit aus der Forderung nach Minimierung des Tageswasserverbrauchs bei vorgegebener Tagesassimilation hergeleitet. Wie schon am Anfang von Kapitel 2 erwähnt, gibt es neben dem in dieser Arbeit eingeschlagenen Weg, die Regelstrategie aus einem grundlegenden Prinzip herzuleiten, rein phänomenologische Ansätze, die nach geeigneten Funktionenklassen suchen, mit denen die vorliegenden Messungen möglichst gut beschrieben werden können. Diese Funktionen enthalten eine Anzahl von Parametern, denen allerdings keine biologische Bedeutung zukommt. Aus diesem Grund ist die Übertragbarkeit einer einmal gewonnenen Parametrisierung auf andere Pflanzen nicht vorherseh- oder diskutierbar, sondern kann nur ausprobiert werden. Dies ist der wesentliche Unterschied zum hier verfolgten Ansatz, der die Assimilations- und Transpirationseigenschaften der Pflanze mit der stomatären Regelung verknüpft. Die in den Formeln für die optimale stomatäre Leitfähigkeit (Abschnitt 2.4.1 und 2.4.2) vorkommenden Parameter werden unabhängig vom gemessenen Leitfähigkeitsverlauf bestimmt. Sie charakterisieren die Assimilationseigenschaften der Pflanze und die vorgegebene Tagesassimilation.

Häufig verwendete phänomenologische Ansätze für die Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit von den treibenden Wettervariablen stellen die zweiparametrische, nur lichtabhängige Formel nach *Gates (1980)* und eine dreiparametrische Formel, die darüberhinaus das Dampfdruckdefizit g der Atmosphäre gegenüber dem Blattinnern berücksichtigt (*Ducoudré, 1990*), dar:

$$u_{GS}(I_{PAR}) = x_1 \cdot \frac{I_{PAR}}{I_{PAR} + x_2} \quad (4.1)$$

$$u_{DC}(I_{PAR} g) = y_1 \cdot \frac{I_{PAR}}{I_{PAR} + y_2} \cdot \left(1 - \frac{g}{y_3}\right) \quad (4.2)$$

Diese Ansätze wurden mit dem schon in Abschnitt 2.3.4 verwendeten Evolutionsverfahren (Rechenberg, 1972) an die Meßreihen für *Prunus armeniaca* und *Fagus silvatica* angepaßt, die auch schon mit der optimalen Strategie nach 2.4 verglichen wurden. Als den durchschnittlichen absoluten Fehler minimierende Parameter ergaben sich:

Experiment	x_1 [$m s^{-1}$]	x_2 [$W m^{-2}$]	y_1 [$m s^{-1}$]	y_2 [$W m^{-2}$]	y_3 [$kg m^{-3}$]
<i>Fagus silvat.</i> (13.7)	$2,8 \cdot 10^{-3}$	13,3	$4,0 \cdot 10^{-3}$	19,9	$3,1 \cdot 10^{-2}$
<i>Prunus armeniaca</i>	$1,5 \cdot 10^{-4}$	35,4	$5,3 \cdot 10^{-4}$	73,7	$3,7 \cdot 10^{-2}$

In Abbildung 4.1 werden die Verläufe der gemessenen stomatären Leitfähigkeit mit den nach Gleichung (4.1) und (4.2) gewonnenen Ergebnissen, sowie mit dem Resultat der Optimierungsrechnung in der Näherung ohne Transpirationskühlung, (Gleichung 2.64), verglichen.

Im oberen Bild, das das Verhalten von *Prunus armeniaca* im ariden Regime darstellt, ist es mit keiner der empirischen Formeln möglich, die ausgeprägte Mittagsdepression zu beschreiben. Dies ist für die nur an den Lichtverlauf gekoppelte Leitfähigkeit nach Gates zu erwarten, gilt aber auch für die zusätzliche Berücksichtigung des Wasserdampfdefizits in linearer Form nach Ducoudré. Das ebenfalls eingetragene Resultat der vorliegenden Untersuchung, das nicht an den gemessenen Verlauf der Leitfähigkeit angepaßt wurde, beschreibt dagegen den ausgeprägten und steil abfallenden Vormittagspeak sehr gut. Im Gegensatz zu Abbildung 2.29 wurde hier eine minimale stomatäre Leitfähigkeit von $2 \cdot 10^{-4} m s^{-1}$ angenommen. Allgemein ist festzustellen, daß bei ausgeprägten Mittagsdepressionen, wie sie in ariden Gegenden häufig auftreten, mit beiden phänomenologischen Ansätzen keine gute Übereinstimmung mit den Meßreihen zu erzielen ist.

Im unteren Bild, Abbildung 4.1, wird die Meßreihe für *Fagus silvatica* (13.7) mit den phänomenologischen Ansätzen und dem Resultat nach Gleichung 2.64 verglichen. Auch hier reproduziert der rein lichtabhängige Ansatz nach Gates die Schwankungen der Leitfähigkeit, wie sie während des Tages auftreten, nicht. Der Fehler ist aber geringer als im Fall von *Prunus armeniaca*. Die zusätzliche Berücksichtigung des Wasserdampfdefizits in linearer Weise nach Ducoudré führt in diesem Fall zu einer deutlichen Verbesserung, die Tagesschwankungen werden allerdings immer noch leicht unterschätzt. Da die

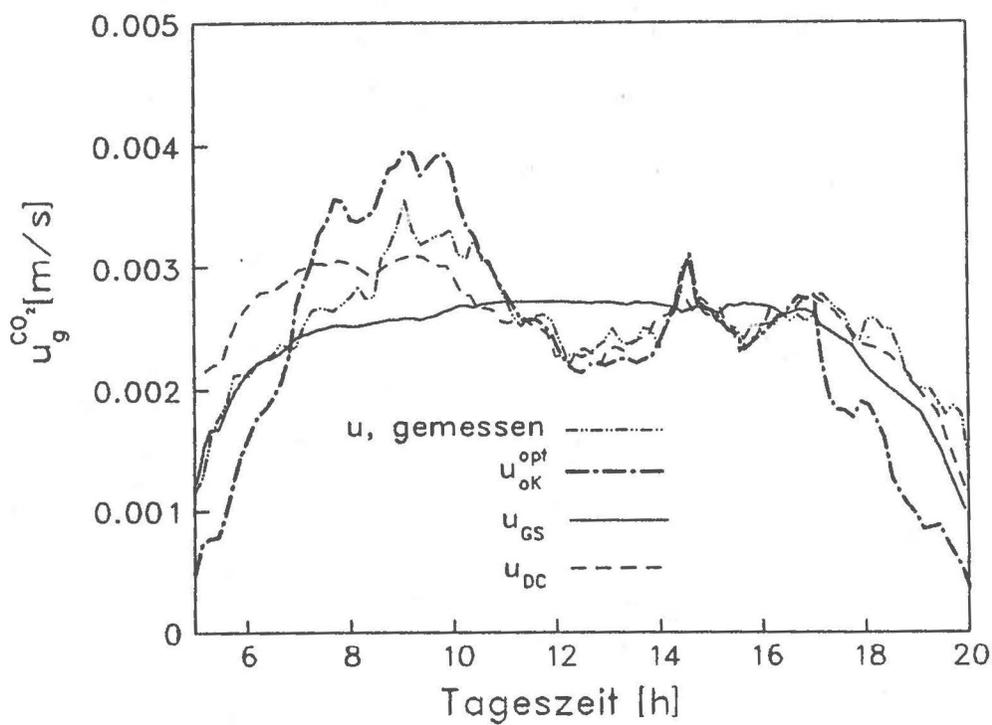
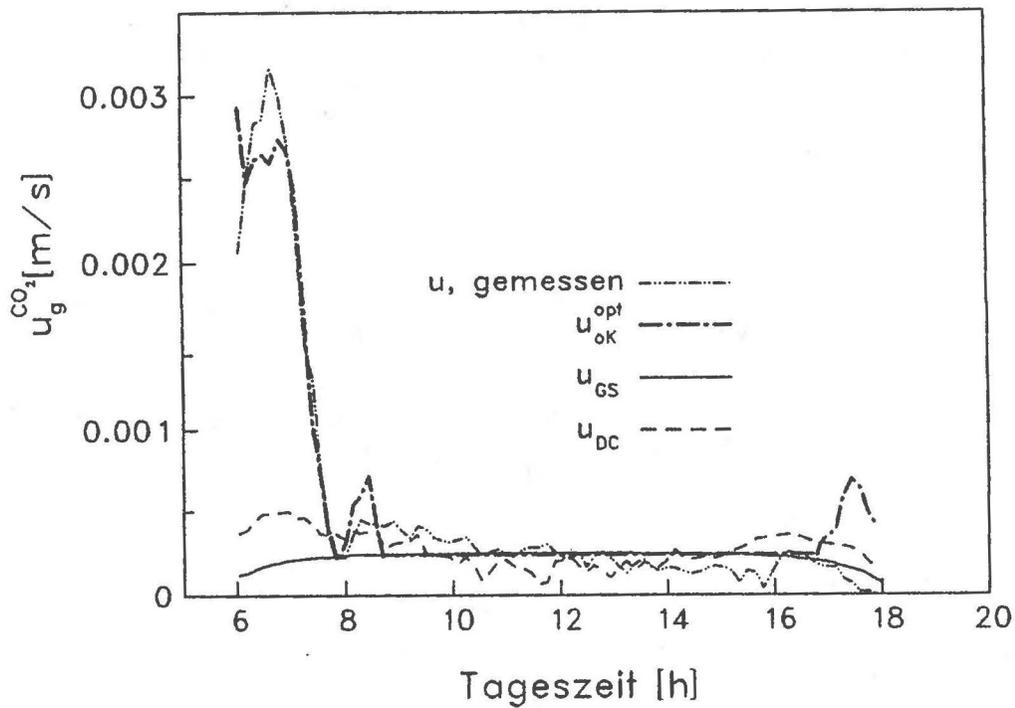


Abb. 4.1: Vergleich des gemessenen Tagesverlaufs der Leitfähigkeit von *armenisch* (oberes Bild) und *silvatica* (unteres Bild) nach Schulze (1972b und 1970) mit den entsprechenden Resultaten des Optimierungsmodells und der phänomenologischen Ansätze nach Gates (1980) und Ducoudré (1990).

optimale Strategie nach Gleichung 2.64 in diesem Fall allerdings größere Schwankungen als die Beobachteten erwarten ließe, reproduziert die direkt angepaßte Funktion (4.2) die Messungen etwas besser.

Dies ändert sich, wenn man auch die Gleichung für die optimale Strategie an den vorliegenden Verlauf der Leitfähigkeit anpaßt, anstatt die Parameter γ , δ , κ und l aus den Assimilationseigenschaften der Pflanze zu bestimmen. Dies läßt sich etwa mit der Möglichkeit von Fehlern bei der Bestimmung dieser Parameter rechtfertigen. Man erhält dann einen durchschnittlichen Absolutfehler von $2,1 \cdot 10^{-4} \text{ m s}^{-1}$ gegenüber $2,3 \cdot 10^{-4} \text{ m s}^{-1}$ bei der besten Anpassung von Gleichung (4.2), also etwa gleich gute Resultate.

Zur Illustration der unterschiedlichen in diesem Abschnitt diskutierten Abhängigkeiten der stomatären Leitfähigkeit vom Wasserdampfdefizit sind in Abbildung 4.2 die entsprechenden $u(g)$ -Verläufe für Lichtsättigung und Optimaltemperatur dargestellt, wie sie sich für *Fagus silvatica* ergeben.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß durch den hier entwickelten Algorithmus die Möglichkeit gegeben ist, aus den Eigenschaften des Assimilationsapparates der Pflanze mit durchschnittlich 20%-tiger Genauigkeit (siehe erste Tabelle in 2.4.4) den Verlauf der stomatären Leitfähigkeit vorherzusagen. Die diskutierten phänomenologischen Ansätze erlauben zwar in einigen Fällen eine genauere Reproduktion a posteriori, sind aber nicht auf andere Pflanzen oder andere Bedingungen übertragbar und damit für prognostische Vegetationsmodellierungen nicht geeignet.

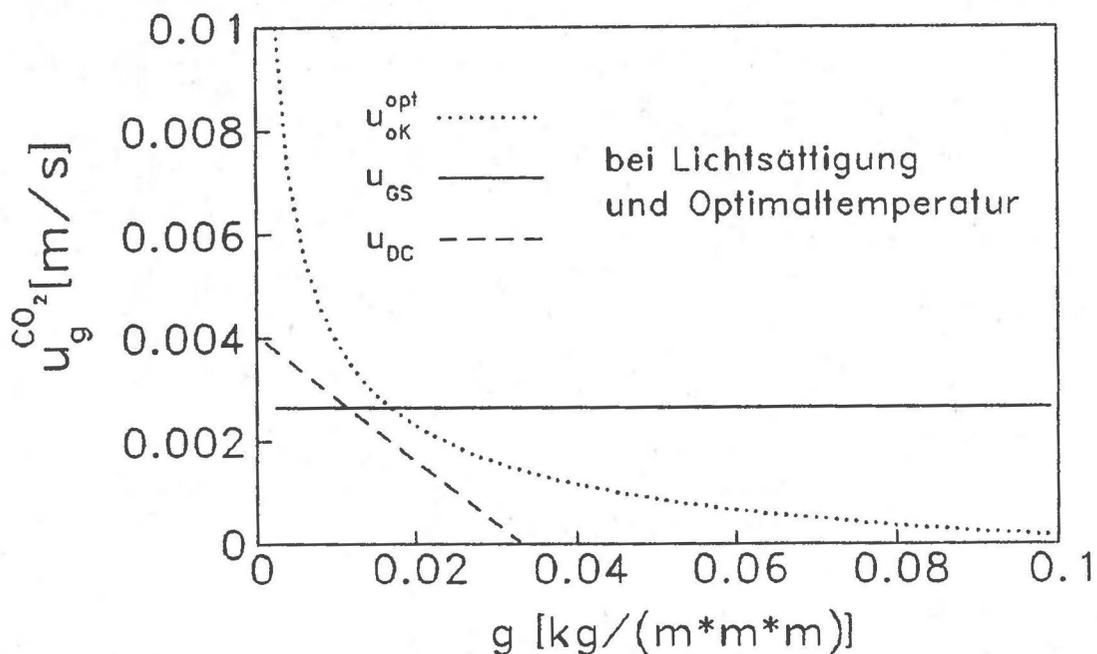


Abb. 4.2: Abhängigkeit der Leitfähigkeit vom Wasserdampfdefizit für die untersuchten Modelle.

4.2 Die Nettoprimärproduktion der optimierenden Pflanze bei verändertem Niederschlagsregime

Im Zusammenhang mit einer zukünftigen, durch menschliche Eingriffe ausgelösten Klimaänderung wird die Frage nach der Auswirkung eines veränderten Niederschlagsregimes auf die pflanzliche Produktion diskutiert. Bisherige Untersuchungen stützen sich hierbei im wesentlichen auf die direkte Korrelation der Jahresniederschlagsmenge mit der Nettoprimärproduktion (Esser, 1990) oder ordnen einer neuen Klimasituation nach einem der bekannten Schemata der Korrelation zwischen Klima und Vegetationstyp (z. B. Holdridge, 1947) einen u. U. veränderten Vegetationstyp und damit eine veränderte Nettoprimärproduktion zu (Emanuel, 1985).

Im Unterschied zu diesen phänomenologischen Ansätzen erlaubt die in dieser Untersuchung entwickelte Optimierungstheorie die Vorhersage der Änderung der Assimilationsstrategie der Pflanze in Abhängigkeit von der Verteilung des Niederschlags über das Jahr.

Zur Illustration des Einflusses sowohl der Jahresniederschlagssumme als auch der Niederschlagsverteilung auf die Produktion soll der Zusammenhang zwischen optimaler Tagesnettoassimilation und Tagestranspiration, $\mathcal{T}(\mathcal{A})$, wie er für *Fagus silvatica* hergeleitet wurde, verwendet werden (Gl. 2.93; Abb. 3.2).

Man muß beachten, daß die Aufintegration von $\mathcal{A}(t)$ über ein Jahr nicht direkt zur Jahresnettoprimärproduktion (NPP) führt, da \mathcal{A} auf den Gaswechsel am Blatt während des Lichttages bezogen ist, die Dunkelatmung der Blätter und die Respiration der übrigen (im wesentlichen holzigen) Pflanzenteile (RES) also nicht berücksichtigt ist. Die Einheit von \mathcal{A} ist kg CO_2 pro m^2 Blattfläche und Tag. Um auf die üblichen Angaben der NPP in $\text{kg Kohlenstoff pro m}^2$ Bodenfläche zu kommen, muß das um die Jahresdunkelatmung reduzierte Jahresintegral von \mathcal{A} mit 0,27 und, als erste Abschätzung im Sinne eines Big Leaf-Modells, das die Änderung der treibenden Variablen durch Effekte in der Krone vernachlässigt, dem LAI (m^2 Blattfläche/ m^2 Bodenfläche) multipliziert werden.

In Kapitel 3 wurde die optimale Strategie der Wahl der Tagesassimilation \mathcal{A} in den Tagen nach einem Niederschlagsereignis in Abhängigkeit von der Wasserhaltefähigkeit des Bodens und der Niederschlagsverteilung (in der Zeit) bestimmt (Gln. 3.40 und 3.46). Ein Resultat der Optimierungstheorie ist der Erwartungswert der Gesamtassimilation zwischen zwei Niederschlägen. Multiplikation dieses Wertes mit der durchschnittlichen Anzahl der Niederschläge während der Vegetationsperiode führt auf den Erwartungswert der Jahresnettoassimilation an den Blättern (NPP + RES).

Wie am Ende von Kapitel 3 erläutert, stellt die trockenheitstolerante Pflanze eine obere Grenze der überhaupt möglichen Assimilation bei gegebenem Niederschlagsregime und gegebenem $\mathcal{T}(\mathcal{A})$ -Zusammenhang dar. In der folgenden Tabelle wird für diesen Fall die Auswirkung unterschiedlicher Jahresniederschläge und Verteilungen dargestellt, wobei die

Boden- und Pflanzeigenschaften (α , β und die Funktion $\mathcal{T}r(\mathcal{A})$) konstant gehalten wurden. Für die Länge der Vegetationsperiode wurde 170 d angenommen. Die Resultate folgen aus den Gleichungen 3.40, Anhang F und 3.33.

Trockenheitstolerante Pflanze				
Abflußregime: $\alpha = 0,1 \text{ d}^{-1}$; $\beta = 2,49 \cdot 10^{-3} \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1} \Rightarrow t_1^{\text{max}} = 60 \text{ d}$				
τ	w_0	Jahresniederschlag	Jahresassimilation (NPP + RES) Veg.-Periode: 170 d.	$\langle \Omega \rangle^{\text{opt}}$
[d]	[kg m ⁻²]	[kg m ⁻²]	[g m ⁻²]	[g m ⁻²]
6	10	777	878 (100%)	31
12	20	777	765 (87%)	54
6	5	389	595 (68%)	21
12	10	389	538 (61%)	38

In der ersten Zeile wurde ein Niederschlagsregime angenommen, wie es in etwa heute in Deutschland herrscht (Klimareferenzjahr des Deutschen Wetterdienstes). Die aus dem Erwartungswert der optimalen Assimilation zwischen zwei Niederschlagsereignissen von $\langle \Omega \rangle^{\text{opt}} = 31 \text{ g m}^{-2}$ folgende Jahresassimilation von 878 g m^{-2} für *Fagus silvatica* verringert sich um 13%, wenn die Anzahl der Niederschläge bei Erhaltung der Jahresniederschlags-summe halbiert wird (zweite Zeile). $\langle \Omega \rangle^{\text{opt}}$ vergrößert sich zwar auf 54 g m^{-2} , da die Zahl der Niederschlagsereignisse während der Vegetationsperiode jedoch nur noch halb so groß ist kommt eine Verringerung der Gesamtassimilation zustande.

Bei Halbierung der Jahresniederschlagsmenge bei gleich häufigen Niederschlagsereignissen (Zeile 3) erhält man eine Verringerung der Gesamtassimilation auf 68% des heutigen Wertes, also eine unterproportionale Abnahme der Produktion mit der Jahresniederschlagsmenge. Der Einfluß der Niederschlagsverteilung wird noch einmal in Zeile 4 der Tabelle belegt, in der die Halbierung des Jahresniederschlags durch Halbierung der Anzahl der Niederschlagsereignisse bei gleichbleibender Ergiebigkeit realisiert wird. Dieses Regime ist ungünstiger für die Pflanze und führt zu einer Reduktion der Produktion auf 61% des Referenzwertes.

Eine feinere Abschätzung des Einflusses einer Änderung des Niederschlagsregimes liefert die Betrachtung der trockenheitsintoleranten Pflanze, bei der die Rückwirkung der Transpirationsstrategie der Pflanze auf die Wahrscheinlichkeit des Verdörrens berücksichtigt wird (siehe 3.2.2 und 3.2.3). In diesem Fall stellte sich heraus, daß für die Maximierung

der Lebensassimilation (und damit des möglichen Reproduktionsaufwandes) Assimilationsstrategien optimal sind, die im Bezug auf die Assimilation zwischen zwei Niederschlagsereignissen suboptimale Strategien darstellen.

In der folgenden Tabelle wird unter Annahme der gleichen Bodeneigenschaften und des gleichen $\mathcal{T}(\mathcal{A})$ -Zusammenhangs wie vorher der Einfluß unterschiedlicher Niederschlagsregime auf die trockenheitsintolerante Pflanze nach den Gleichungen 3.46, Anhang F, 3.43 und 3.52 behandelt, wobei als Grenzfall nur die Mortalität aufgrund von Vertrocknen berücksichtigt wird.

Trockenheitsintolerante Pflanze							
Abflußregime: $\alpha = 0,1 \text{ d}^{-1}$; $\beta = 2,49 \cdot 10^{-3} \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1} \Rightarrow t_1^{\text{max}} = 60 \text{ d}$							
τ	w_0	Jahresniederschlag	NPP + RES Veg.-P.: 170d	$\langle \Omega \rangle^{\text{opt}}$	$\langle \Omega \rangle^{\text{max}}$	$\langle L \rangle^{\text{opt}}$	$\langle l \rangle^{\text{opt}}$
[d]	[kg m ⁻²]	[kg m ⁻²]	[g m ⁻²]	[g m ⁻²]	[g m ⁻²]	[kg m ⁻²]	[a]
6	10	777	452 (100%)	16	30	194,1	429,4
6	5	389	286 (63%)	10	20	38,1	133,1
seltener auftretende Niederschlagsereignisse \Rightarrow Änderung des optimalen Pflanzentyps							
12	20	777	481	34	52	5,5	11,4
12	10	389	326	23	37	2,0	6,23

In der ersten Zeile ist als Referenzfall das heutige Niederschlagsregime gewählt, unter dem das Modell die gemessene Jahresnettoassimilation der untersuchten Buche nach *Schulze (1970)* gut reproduziert (siehe 3.2.3). An der hohen Lebensdauer $\langle l \rangle^{\text{opt}}$ erkennt man die geringe Vertrocknungswahrscheinlichkeit im jetzigen Klima, die aber auf einer „zurückhaltenden“ Ausbeutung des Bodenwassers beruht, wie man am Unterschied der optimalen ($\langle \Omega \rangle^{\text{opt}}$) und maximalen ($\langle \Omega \rangle^{\text{max}}$) Assimilation zwischen zwei Niederschlägen erkennt. In der zweiten Zeile ist nun die Situation bei halbiertem Jahresniederschlag und Erhaltung der Anzahl der Niederschlagsereignisse diskutiert. Mit der Reduktion der Produktion während der Vegetationsperiode auf 63% der Referenzproduktion hat man bei der trockenheitsintoleranten Pflanze einen etwas stärkeren Effekt als bei Trockenheitstoleranz (68%). Weiterhin sind in diesem trockneren Klima Pflanzen mit kürzerer optimaler Lebensdauer (31% des Referenzfalls) zu erwarten.

Im in Zeile 3 und 4 diskutierten Fall von selteneren Niederschlagsereignissen bei gleichem bzw. halbiertem Jahresniederschlag erhält man ein unerwartetes Ergebnis. Die

Werte von $\langle l \rangle^{opt}$ ergeben, daß nun kurzlebige Pflanzen (wenige Jahre) die maximal mögliche Lebensproduktion erreichen, deren Wert nun allerdings wesentlich geringer ist. Zur Realisierung dieser maximalen Lebensproduktion ist eine Assimilationsstrategie zwischen zwei Niederschlägen optimal, die näher am maximal erreichbaren Wert $\langle \Omega \rangle^{max}$ liegt. Dies ist die Ursache für etwas höhere Jahresproduktionswerte im Vergleich zur Situation bei häufiger auftretenden Niederschlägen mit gleichen Jahresniederschlägen (erste und zweite Zeile der Tabelle).

Bei der Interpretation dieses Ergebnisses muß man die Näherungen, die bei der Herleitung der optimalen Strategie gemacht wurden, im Auge behalten. Zunächst wurde die Vertrocknungswahrscheinlichkeit als einzige Mortalitätskomponente angenommen. Wie in Abschnitt 3.2.3 diskutiert, nähert sich aber bei zusätzlichen, nicht mit dem Wasserhaushalt verknüpften Mortalitätskomponenten $\langle \Omega \rangle^{opt}$ immer mehr $\langle \Omega \rangle^{max}$ an, d. h. man erhält größere Jahresproduktionen, wenn die zusätzliche Mortalitätskomponente groß gegenüber der Vertrocknungswahrscheinlichkeit ist, wie dies bei den Rechnungen mit $\tau = 6$ d der Fall ist. Bei seltenen Niederschlägen ($\tau = 12$ d) ist die Mortalitätskomponente durch Vertrocknen dagegen dominierend und die „harte“ Rückkopplung von Assimilationsstrategie und Lebenserwartung realistisch.

Trotz dieser einschränkenden Bemerkungen zeigt der durchgeführte Vergleich, daß durch Änderungen im Vegetationstyp [hier charakterisiert durch die Lebensgeschichte (langlebig \rightarrow kurzlebig) und die Transpirationsstrategie] im Bezug auf die Jahresassimilation Änderungen in der Niederschlagsverteilung (nicht in der Niederschlagssumme) bis zu einem gewissen Grad kompensiert werden können. Insbesondere zeigt die Betrachtung von Savannen in wechselfeuchten Tropengebieten, in denen die Jahresniederschlagssumme etwa dem für Deutschland angenommenen Wert entspricht, während die Niederschlagshäufigkeit wesentlich geringer ist (Larcher, 1984), daß das in der dritten Zeile der obigen Tabelle dokumentierte Ergebnis der Optimierungsrechnung tatsächlich realisiert ist. Nach Lieth (1975) werden in solchen tropischen Grasländern Nettoprimärproduktionen erreicht, die denen der temperierten Laubwälder entsprechen.

4.3 Die optimierende Pflanze bei erhöhter CO₂-Außenkonzentration

Eine viel diskutierte Frage im Zusammenhang mit der Auswirkung der Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration ist, ob und in welcher Größenordnung hierdurch eine Stimulierung der pflanzlichen Produktion bewirkt wird (Kohlmaier, 1987). Im Rahmen kleiner Änderungen der CO₂-Konzentration ist dieses Problem mit dem in dieser Arbeit entwickelten Modell behandelbar. So kann der Einfluß einer Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration auf den Zusammenhang zwischen minimaler Tagestranspiration und -assimilation sowie auf die längerfristige Assimilationsstrategie berechnet werden.

Eine Erhöhung der CO₂-Außenkonzentration wirkt auf die Assimilation der Pflanze, wie in Abschnitt 2.3 gezeigt wurde, bei festgehaltenen Werten der stomatären Leitfähigkeit und der CO₂-Innenkonzentration über die Vergrößerung des diffusiven CO₂-Flusses. Einen Einfluß auf die Abhängigkeit der Assimilationsrate von der Innenkonzentration gibt es nicht. Im Rahmen der Untersuchungen in Abschnitt 2.3.2 ergab sich für die Assimilation folgende Formel (2.49 und 2.51):

$$A(u_G^{CO_2}, w) = \gamma \cdot \frac{u_G^{CO_2} \cdot p(I_{PAR} \theta_B)}{u_G^{CO_2} + \delta \cdot p(I_{PAR} \theta_B)} \quad (2.49)$$

mit: $\gamma = P_m^s \cdot (m \cdot C_a + b)$ und $\delta = P_m^s \cdot m$. (2.51)

Man erkennt, daß die CO₂-Außenkonzentration C_a nur bei der Bestimmung von g eine Rolle spielt. Bezeichnet man den Wert von C_a, bei dem die Messungen durchgeführt wurden, die der Anpassung von γ und δ zugrunde lagen (Abschnitt 2.3.4), mit C_a⁰ und den entsprechenden γ-Wert mit γ⁰, erhält man durch Umformung der Gleichungen (2.51):

$$\gamma(C_a) = \gamma^0 + \delta \cdot (C_a - C_a^0) \quad (4.3)$$

Die Anwendbarkeit dieser Formel ist allerdings durch die Linearisierung der Abhängigkeit der Assimilation von der CO₂-Innenkonzentration (Gleichung 2.38) auf geringe Änderungen der Außenkonzentration $\Delta C_a = (C_a - C_a^0)$ eingeschränkt.

Es sind nun zwei Extremfälle der Reaktion der Pflanze auf die erhöhte CO₂-Außenkonzentration denkbar. Einerseits könnte die stomatäre Leitfähigkeit soweit verringert werden, daß die Referenzassimilation erhalten würde, was eine deutliche Verringerung des Wasserverbrauchs zur Folge hätte. Andererseits könnte unter Erhaltung der stomatären Leitfähigkeit und damit des Wasserverbrauchs die Assimilation erhöht werden. Wie die von *Pearcy et al. (1983)* zitierten Düngungsexperimente an C₃-Pflanze zeigen, liegt die tatsächlich von den Pflanzen realisierte Reaktion zwischen diesen beiden Extremen. Bei Erhöhung der CO₂-Außenkonzentration wird die stomatäre Leitfähigkeit (und damit die Transpiration) nur soweit verringert, daß die Assimilation noch ansteigt.

Zunächst soll nun im Rahmen des in dieser Arbeit entwickelten Modells die Tagesassimilation unter erhöhter CO₂-Außenkonzentration unter der Annahme konstant gehaltenen Wasserverbrauchs bestimmt werden. Die Umkehrfunktion der in 2.5.1 hergeleiteten Formel für $T_r(A)$ lautet:

$$A(\mathcal{T}r) = \begin{cases} \eta(\gamma)^{-\frac{1}{\mu}} \cdot \mathcal{T}r^{\frac{1}{\mu}} & \text{für } 0 \leq \mathcal{T}r \leq \mathcal{T}r_{\min} \\ \gamma \cdot S_1 - \frac{\delta \cdot \gamma \cdot S_2^2}{\delta \cdot S_3 + \mathcal{T}r} & \text{für } \mathcal{T}r_{\min} < \mathcal{T}r \end{cases} \quad (4.4)$$

Aus dieser Gleichung ist zu ersehen, daß die optimale Tagesassimilation A proportional zu γ ist ($\eta(\gamma)$ ist proportional zu $\gamma^{-\mu}$, siehe Anhang E). Der Grund für diese einfache Abhängigkeit ist, daß die optimale Steuerung $u_{oK}^{opt}(\underline{w}, \gamma)$ nur vom Produkt $\gamma \cdot \lambda$ mit λ als freiem Parameter abhängt (siehe Gleichung (2.57)), so daß die Änderungen von γ bei vorgegebener Tagestranspiration durch entsprechende Änderungen in λ ausgeglichen werden. Der Verlauf von u_{oK}^{opt} behält also bei erhöhter CO_2 -Außenkonzentration seine Form.

Damit erhält man mit Gleichung (4.3) für die Tagesproduktionserhöhung bei konstantem Wasserverbrauch:

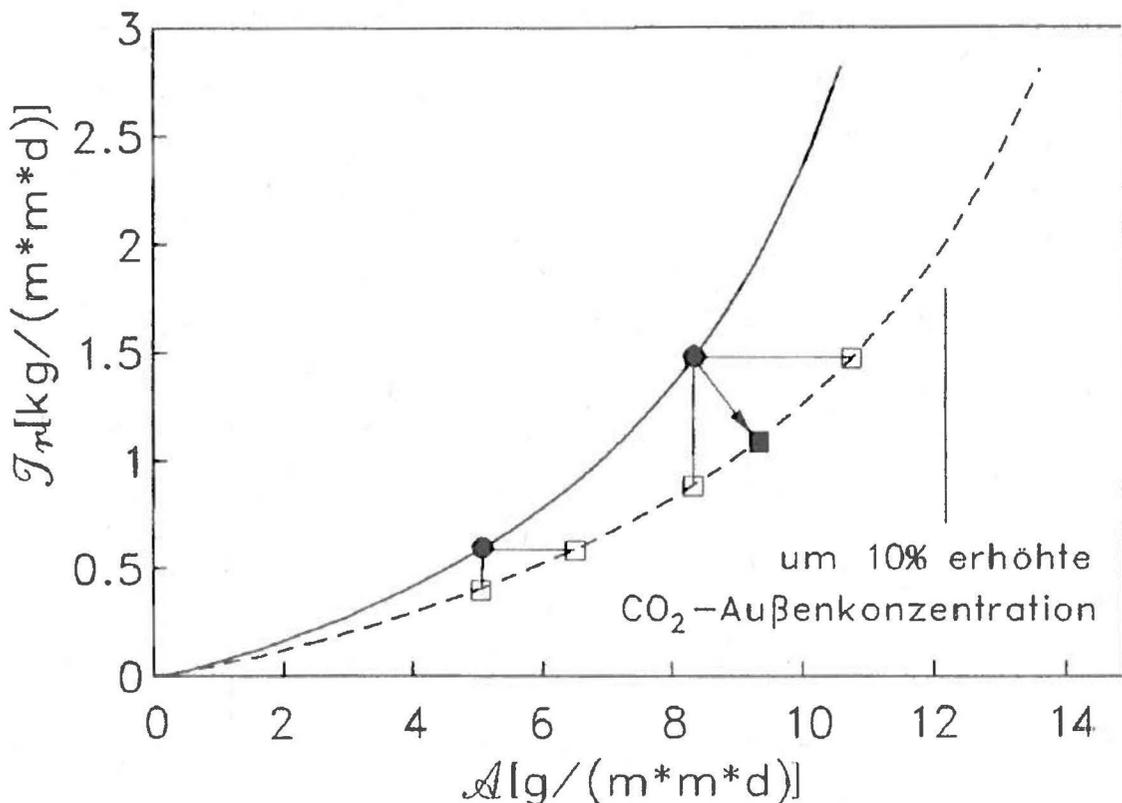


Abb. 4.3: Zusammenhang zwischen Tagestranspiration und Tagesassimilation für die atmosphärische CO_2 -Referenzkonzentration (durchgezogene Linie) und eine um 10% erhöhte (gestrichelte Linie) CO_2 -Außenkonzentration bei *silvatica* (Wetterverlauf nach Abb. 2.30). Zu den eingezeichneten Übergängen siehe Text.

$$\frac{\Delta \mathcal{A}}{\mathcal{A}^0} = \xi \cdot \frac{\Delta C_a}{C_a^0}, \quad (4.5)$$

wobei $\mathcal{A}^0 = \mathcal{A}(C_a^0)$, $\Delta \mathcal{A} = \mathcal{A}(C_a) - \mathcal{A}^0$ und $\xi = C_a^0 \cdot \delta/\gamma^0$ gilt. Die relative Erhöhung der Tagesassimilation bei konstanter Tagestranspiration ist also bei der optimal steuernden Pflanze im Rahmen der Gültigkeit der linearen Näherung von F_a proportional zur relativen Erhöhung der äußeren CO_2 -Konzentration mit dem pflanzenabhängigen Proportionalitätsfaktor ξ . Für *Fagus silvatica* nimmt ξ den Wert 3,17 an (siehe Abschnitt 2.3.4). In Abbildung 4.3 stellt die durchgezogene Linie die Tagestranspiration in Abhängigkeit von der Tagesassimilation für *Fagus silvatica* (Wetterparameter vom 13.7, Schulze 1970) bei der derzeitigen CO_2 -Außenkonzentration dar. Die gestrichelte Linie zeigt den entsprechenden Verlauf nach einer 10 prozentigen Erhöhung der CO_2 -Außenkonzentration. Von einem gegebenen Punkt (hier die Werte der Messung am 13.7 mit $\mathcal{A} = 8,4 \cdot 10^{-3} \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, ausgefüllter Kreis) auf der durchgezogenen Linie könnte die Pflanze nun im Sinne der oben erwähnten Extremfälle entweder waagrecht unter Erhaltung der Tagestranspiration und maximaler Erhöhung der Tagesassimilation um 31,7%, aber minimaler Erhöhung des Wassernutzungskoeffizienten \mathcal{A}/T_r um ebenfalls 31,7% in einen Punkt auf der gestrichelten Kurve übergehen, oder aber bei senkrechtem Übergang unter Erhaltung der Assimilation die maximale Verbesserung des Wassernutzungskoeffizienten von 73% realisieren (Quadrate auf der gestrichelten Linie). Geht man von einer niedrigeren Tagesproduktion aus ($\mathcal{A} = 5 \cdot 10^{-3} \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, Kreis), erhält man die gleichen Werte für die relative Erhöhung der Tagesassimilation, aber einen geringeren Unterschied in den Wassernutzungskoeffizienten (31,7% und 45%). Vergleicht man diese Werte für die relative Erhöhung der Wassernutzungseffizienz im Verhältnis zur relativen Erhöhung der CO_2 -Außenkonzentration (bei $\mathcal{A} = 5 \cdot 10^{-3} \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ liegt der Faktor zwischen 3,17 und 4,5) mit den Ergebnissen, die *Pearcy et al. (1983)* aus der Annahme einfacherer Strategien der stomarären Steuerung (konstantes C_i bzw. konstantes C_i/C_a Verhältnis) für C_3 -Pflanzen abgeschätzt haben (zwischen 2,3 und 5,3), erhält man Werte in der gleichen Größenordnung. Die vorgelegte Untersuchung erlaubt darüberhinaus die Abhängigkeit der Verbesserung der Wassernutzungseffizienz vom Ausgangswert der Tagesassimilation zu bestimmen.

Die Pflanze wird nun tatsächlich eine Variante zwischen den diskutierten Extremfällen der Konstanz von T_r bzw. \mathcal{A} realisieren, wie sie beispielhaft durch das ausgefüllte Quadrat auf der gestrichelten Linie in Abbildung 4.3 dargestellt ist (hier: 10 prozentige Produktionserhöhung und Erhöhung des Wassernutzungskoeffizienten um 53%).

Zusammenfassend hat die Pflanze also bei Erhöhung der CO_2 -Außenkonzentration die Auswahl zwischen einer großen Produktionserhöhung bei relativ geringer Verbesserung der Wassernutzungseffizienz oder einer moderaten Produktionserhöhung bei deutlicher

Verbesserung der Wassernutzungseffizienz. Welche Strategie von Pflanze optimalerweise verfolgt wird, hängt von der Situation der Wasserverfügbarkeit ab, an die die Pflanze adaptiert ist. Dieses Problem läßt sich mit dem in Kapitel 3 entwickelten Modell der optimalen langfristigen Assimilationsstrategie behandeln.

Hierzu soll von der im letzten Abschnitt diskutierten Jahresassimilation der Buche ausgegangen werden, wie sie durch das Modell für die aktuelle CO_2 -Außenkonzentration in Übereinstimmung mit den Messungen von *Schulze (1970)* berechnet wurde. Das Resultat der Optimierung der zu erwartenden Lebensproduktion war der Erwartungswert für die Gesamtassimilation $\langle \Omega \rangle^{\text{opt}}$ zwischen zwei Niederschlägen (Regenereignisse durchschnittlich alle 6 Tage) von $16,0 \text{ g m}^{-2}$. Dieser Wert betrug nur 53% vom möglichen Maximum dieses Erwartungswertes, d. h. daß auch in humiden Regimen die Pflanzen mit zur dort bestehenden geringen Vertrocknungswahrscheinlichkeit beitragen. Daher ist zu erwarten, daß auch bei der Buche bei der Entscheidung zwischen Produktionserhöhung und Wassernutzungseffizienzerhöhung das Gewicht nicht einseitig auf der Produktionserhöhung liegen wird.

Führt man nun die Optimierungsrechnung mit einem durch eine 10 prozentige Steigerung der CO_2 -Außenkonzentration um 31,7% erhöhten γ -Wert durch, erhält man eine Erhöhung von $\langle \Omega \rangle^{\text{opt}}$ auf $18,1 \text{ g m}^{-2}$ und damit um 13%. Die maximal mögliche Produktionssteigerung um 31,7% wird also zugunsten der Erhöhung der Wassernutzungseffizienz nicht realisiert und man erhält ein Verhältnis von relativer Steigerung der Jahresassimilation zu relativer Steigerung der atmosphärischen CO_2 -Konzentration von 1,3.

Dieses Ergebnis liegt zwischen den Meßwerten, die bei *Pearcy et al. (1983)* zitiert sind (1,5) und dem bei *Kohlmaier et al. (1987)* angegebenen Mittelwert von 0,5 für $\hat{\beta}$. Die durchgeführte Rechnung gibt wegen der Linearisierung der $A(C_i)$ -Abhängigkeit (siehe Abschnitt 2.3.1) eine obere Grenze des CO_2 -Düngungseffektes an.

4.4 Ausblick

Im folgenden sollen einige zukünftige Erweiterungen des in dieser Arbeit entwickelten Optimierungsmodells erwähnt werden, wie sie sich durch die durchgeführte Untersuchung als wünschenswert ergeben haben.

A Zur Optimierung des Tagesverlaufs der optimalen Steuerung

- Die linearisierte Abhängigkeit der Nettoassimilation von der CO_2 -Innenkonzentration, mit der für konstante CO_2 -Außenkonzentration die Nettoassimilation gut beschrieben werden konnte, muß im Hinblick auf die Verbesserung der Vorhersage des CO_2 -Düngungseffektes durch eine Form der Abhängigkeit, die die unterschiedlichen, in Abschnitt

2.3.1 diskutierten Effekte der Limitierung der Photosynthese berücksichtigt, ersetzt werden.

- Die stochastische Behandlung des Wetters soll auf den Tageswetterverlauf ausgedehnt werden.

B Zur Optimierung der langfristigen Transpirations- und Assimilationsstrategie

- Um die Statistik des Niederschlagsregimes realistischer zu beschreiben, soll von der Annahme gleich ergiebiger Regenereignisse abgegangen werden. Hierzu soll die Niederschlagsmenge als weitere stochastische Variable eingeführt werden.
- Sowohl die konkurrierenden Bodenwasserabflüsse als auch die Funktion $\mathcal{T}(\mathcal{A})$ sind tageswetterabhängig. Um diese Abhängigkeit in die Theorie aufzunehmen, muß neben der Niederschlagsverteilung die Verteilung der tageswettercharakterisierenden Variablen (maximal einfallendes Licht, Luftfeuchte etc.) berücksichtigt werden.

Alle genannten Modellerweiterungen werden eine ausschließlich numerische Lösung erforderlich machen, die im jeweiligen Grenzfall die analytischen Resultate, wie sie in der vorliegenden Untersuchung hergeleitet wurden, reproduzieren muß.

5 Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Vorhersage der aktiven Regulation des Wasserhaushalts durch die Pflanze. Die Regelstrategien werden aus der grundlegenden Annahme, daß auf die Organismen ein Evolutionsdruck zur optimalen Erschließung und Ausnutzung von Ressourcen besteht, hergeleitet. Als Optimierungskriterien werden die Minimierung des Tageswasserverbrauchs der Pflanze bei gegebener CO_2 -Tagesassimilation und die Maximierung des Erwartungswertes der Assimilation während der gesamten Lebenszeit der Pflanze verwendet.

Eine wesentlicher Mechanismus der Einflußnahme der Pflanze auf den Wasserhaushalt ist die Regelbarkeit der stomatären Leitfähigkeit. Die stomatäre Leitfähigkeit bestimmt sowohl den Transpirations- als auch den CO_2 -Assimilationsfluß der Pflanze und verknüpft so die Produktion mit der Transpiration. Die diese Regulation bestimmenden Gesetzmäßigkeiten werden untersucht, wobei der Zeithorizont des optimalen Tagesgangs der stomatären Leitfähigkeit (Kapitel 2) und der Zeithorizont der langfristigen Regulation der Tagestranspiration (Kapitel 3) getrennt behandelt werden.

In Kapitel 2 wird in Anlehnung an *Cowan et al. (1977)* der optimale Tagesgang der stomatären Leitfähigkeit bei definierten Wetterbedingungen und CO_2 -Assimilationseigenschaften der Pflanze berechnet.

Hierzu ist nach der allgemeinen Lösung der Optimierungsaufgabe unter Berücksichtigung einschränkender Bedingungen für die stomatäre Leitfähigkeit (Abschnitt 2.1) die Verwendung eines Modells der Transpiration (Abschnitt 2.2) und CO_2 -Assimilation (Abschnitt 2.3) in Abhängigkeit von der stomatären Leitfähigkeit und den Wettervariablen notwendig.

- Bei der Entwicklung des Transpirationsmodells (Abschnitt 2.2) wurde der Einfluß des Strahlungshaushalts des Blattes und die Rückkopplung durch die Verringerung der Blattemperatur durch die Verdampfungswärme in unterschiedlichen Näherungen berücksichtigt. Anhand von Gaswechsellmessungen an verschiedenen Spezies wurde:
 - das Untermodell der Blattemperaturberechnung in Abhängigkeit von Einstrahlung, Außentemperatur und Windgeschwindigkeit verifiziert (der durchschnittliche Absolutfehler liegt bei 0.5°K)
 - das Gesamttranspirationsmodell mit dem Resultat untersucht, daß eine lineare Näherung der Temperaturabhängigkeit der Wassersättigungsdampfdrucke um die Außentemperatur die Kühlrückkopplung der Transpiration in den meisten Fällen hinreichend genau beschreibt (der durchschnittliche Absolutfehler liegt bei 3% der Maximaltranspiration, Abschnitt 2.3.2)

■ Zum Assimilationsmodell wurde anhand von Meßreihen über den Tagesgang des Gaswechsels (Schulze, 1970) gezeigt, daß im Rahmen einfacher diffusiv-reaktiver Gleichgewichtsmodelle das Modell nach Lommen (1975), das eine Michaelis-Menten-förmige Abhängigkeit der Assimilation von der CO₂-Innenkonzentration annimmt, den Einfluß der stomatären Leitfähigkeit stark unterschätzt. Deutlich bessere Ergebnisse wurden nach der Abänderung des Modells durch Einführung einer linearisierten Form der tatsächlich vorliegenden C_i-Abhängigkeit erreicht. (Abschnitt 2.3.1)

- Für die Abhängigkeit der Netto-CO₂-Assimilation von der einfallenden Lichtintensität und der Blattemperatur wurde eine verallgemeinerte Form der Blackman-Kurve und eine 3-Spline-Funktion entwickelt, mit denen eine gute Reproduktion gemessener Abhängigkeiten von diesen Größen (Schulze 1970, 1972a) möglich war (Abschnitt 2.3.2).
- Das hier entwickelte Assimilationsmodell wurde an einer Vielzahl von Gaswechselformen an unterschiedlichen Spezies getestet und zeigt gute Übereinstimmung (der durchschnittliche Absolutfehler liegt bei 5% der Maximalassimilation, Abschnitt 2.3.4)

Aus diesen Resultaten werden geschlossene Ausdrücke für den optimalen Tagesverlauf der stomatären Leitfähigkeit berechnet (Abschnitt 2.4). Bei Wetterverläufen, die zu stark assimilationsbeeinflussenden Blattemperaturschwankungen führen, kann keine geschlossene Formel angegeben werden, so daß eine numerische Auswertung notwendig wird. Der Vergleich der verschiedenen Näherungen ergibt, daß die Berücksichtigung der Blattemperaturrückkopplungen sowohl auf die Transpiration als auch die Assimilation in Extremfällen zu Veränderungen der optimalen stomatären Leitfähigkeit von maximal 20% gegenüber dem Resultat führt, daß man bei völliger Vernachlässigung der Kühlung erhält. Durchschnittlich ist dieser Einfluß jedoch geringer.

- Die qualitative Untersuchung des Tagesverlaufs der optimalen stomatären Leitfähigkeit zeigt, daß
- das Auftreten von Ein- und Zweigipfligkeit bei gegebenen Photosynthese-eigenschaften von der Änderung des Dampfdefizits im Tagesgang und dem Verhältnis von Lichtsättigung der Assimilation und maximalem Lichteinfall abhängt und
 - die oft beobachtete Asymmetrie (großer Vormittags-, kleiner Nachmittagspeak) auf das Nachhinken der Lufttemperatur gegenüber der einfallenden Lichtintensität zurückzuführen ist.
- Zur Verifikation des Optimierungsmodells der stomatären Leitfähigkeit wurden die Gaswechselformen herangezogen, die schon zur Verifikation des Assimilations- und Transpirationsmodells verwendet wurden. Die Parameter des Assimilationsmodells und die Größe der gemessenen Tagesassimilation determinieren die optimale

stomatäre Leitfähigkeit vollständig, so daß keine a posteriori-Anpassung an die gemessenen Leitfähigkeitsverläufe möglich ist. Insoweit sind diese Verläufe ausschließlich aus der Optimierungsannahme hergeleitet und die Reproduktion der Meßreihen bis auf einen durchschnittlichen Absolutfehler von 20% der maximalen Leitfähigkeit (beste Übereinstimmung in einer Meßreihe 8%) bei qualitativ richtiger Wiedergabe der Verläufe kann angesichts von Meßfehlern und der Unsicherheit von 5% im Assimilationsmodell als Hinweis auf die Relevanz der zugrundegelegten Annahmen für die tatsächlich von den Pflanzen realisierte Regelung gelten.

- Die von der Pflanze realisierte Tagestranspiration lag bei allen untersuchten Meßreihen immer unter dem Wert, den eine hypothetische Pflanze, die die stomatäre Leitfähigkeit nicht reguliert, erreichen würde. Dies stellt einen weiteren Hinweis dar, daß die Stomaregulation das Ziel der Wasserverbrauchsminimierung verfolgt.
- Aus dem optimalen Tagesgang der stomatären Leitfähigkeit wurde eine geschlossene Formel für die minimal mögliche Tagestranspiration bei vorgegebener Tagesassimilation für gegebene Wetter- und Photosynthesecharakteristika hergeleitet. In diese Formel gehen die Anfangssteigung der Lichtabhängigkeit der Assimilation, die maximale Assimilation und die Halbwertskonstante in Bezug auf die stomatäre Leitfähigkeit sowie Lichttageslänge, maximal einfallendes Licht, absolute Wasserdampfdichte in der Atmosphäre und Maximum und Minimum der Lufttemperatur ein (Abschnitt 2.5.2).

Um das Modell prognostisch zu machen, muß auch die bisher vorgegebene Tagesassimilation aus geeigneten Bedingungen bestimmt werden (Kapitel 3). Die hierfür relevanten Randbedingungen sind das Niederschlagsregime und zur Transpiration konkurrierenden Abflüsse aus dem Bodenwasserreservoir. Als Approximation an die in der Populationsdynamik definierte „Fitness“, auf deren Maximierung ein Evolutionsdruck lastet (Leon, 1976), wird der Erwartungswert der Assimilation während der gesamten Lebensdauer der Pflanze gewählt. Die Verkopplung zwischen Wasserhaushalt und Assimilation stellt die in Kapitel 2 hergeleitete Abhängigkeit der minimalen Tagestranspiration von der Tagesassimilation oder ein entsprechender empirisch gewonnener Zusammenhang dar.

- Das Problem der optimalen Strategie der Transpiration (und damit Assimilation) in den Tagen bis Monaten nach einem Niederschlagsereignis wurde gelöst:
 - für statistisch gleichverteilte Niederschlagsereignisse (konstante Eintrittswahrscheinlichkeit $1/t$) konstanter Ergiebigkeit (Abschnitt 3.2)
 - für linear vom Bodenwassergehalt abhängigen, zur Transpiration konkurrierenden Abflüssen
 - für trockenheitstolerante Pflanzen, bei denen die Transpirationsstrategie keine Rückwirkung auf die Lebenserwartung hat (Abschnitt 3.2.1) und

- für trockenheitsintolerante Pflanzen, bei denen eine solche Rückwirkung existiert (Abschnitte 3.2.2. und 3.2.3).

Als Resultat erhält man optimale Strategien des Wasserverbrauchs durch die Pflanze, bei denen in den Tagen nach einem Niederschlagsereignis die Tagestranspiration monoton verringert wird. Sowohl stärkere Abhängigkeit des konkurrierenden Abflusses vom Bodenwassergehalt als auch häufigere Niederschlagsereignisse führen zu schnellerem Abfallen des optimalen Wasserverbrauchs mit der Zeit respektive mit dem Bodenwassergehalt.

Die trockenheitstolerante Pflanze maximiert den Erwartungswert der Gesamtassimilation zwischen zwei Niederschlägen und damit ihre Lebensproduktion. Sie repräsentiert damit die obere Grenze der bei gegebenem Niederschlagsregime überhaupt möglichen Assimilation. Die trockenheitsintolerante Pflanze hingegen produziert im Bezug auf die Gesamtassimilation zwischen zwei Niederschlägen suboptimal, um die lebenserwartungsverkürzende Wahrscheinlichkeit der Bodenaustrocknung klein zu halten.

- Mit der für die trockenheitsintolerante Pflanze berechneten Transpirations- und Assimilationsstrategie wurde aus dem aktuellen Niederschlagsregime und der Annahme konkurrierender Bodenwasserabflüsse, die nach zwei Monaten zu Trockenheit führen, für *Fagus silvatica* (Abschnitt 3.3)
 - das von *Schulze (1970)* gemessene Jahresintegral der Nettoassimilation am Blatt reproduziert und
 - eine geringe trockenheitsbedingte Mortalität bestimmt, die einer Lebensdauer von 430 a entspräche.

Die von der Buche realisierte Gesamtassimilation zwischen zwei Niederschlägen liegt bei 53% des möglichen Maximalwertes, die „vorsichtige“ Assimilationsstrategie trägt also wesentlich zur geringen Vertrocknungswahrscheinlichkeit bei.

- Der Vergleich mit Messungen von *Lloyd (1991)* ergibt, daß der Abfall der optimalen Tagestranspiration mit dem Bodenwassergehalt im realistischen Bereich liegt (17% Reduktion des Bodenwassergehalts → 22% Reduktion der Tagestranspiration).
- Die aus der Optimierungshypothese und den Eigenschaften des Photosyntheseapparats deduzierten Tagesverläufe der stomatären Leitfähigkeit wurden in Bezug auf die Reproduktion gemessener Tagesverläufe mit a posteriori angepaßten phänomenologischen Ansätzen (*Gates, 1980; Ducoudré, 1991*) verglichen (Abschnitt 4.1). Es zeigte sich, daß
 - mit den untersuchten phänomenologischen Ansätzen die Verläufe mit ausgeprägten Mittagsdepressionen, wie sie in ariden Gebieten häufig vorkommen, schlechter reproduziert werden, während

- Verläufe mit geringen Schwankungen mit vergleichbarer Genauigkeit reproduziert werden.
- Die Vorhersage der Änderung der Nettoprimärproduktion anhand des entwickelten Modells bei verändertem Niederschlagsregime im Bezug auf die derzeitigen Wetterverhältnisse in Deutschland und einen Buchenbestand ergab (Abschnitt 4.3):
 - bei Halbierung des Jahresniederschlages und Erhaltung der Anzahl der Niederschlagsereignisse
 - für die trockenheitstolerante (-intolerante) Pflanze eine Reduktion auf 68% (63%)
 - bei Erhaltung des Jahresniederschlages und Halbierung der Anzahl der Niederschlagsereignisse
 - für die trockenheitstolerante Pflanze eine Reduktion auf 87%
 - für die trockenheitsintolerante Pflanze eine Erhaltung der Nettoprimärproduktion durch Änderung des Vegetationstyps (Annäherung an wechselfeuchte Savannenvegetation)
- Mit dem in Kapitel 2 entwickelten Konzept der Bestimmung der Tagestranspiration in Abhängigkeit von der Tagesassimilation wurde die Frage nach der Auswirkung einer Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration auf die Assimilation diskutiert (Abschnitt 4.3). Die Aussagen des Modells sind wegen der Linearisierung der Abhängigkeit der Assimilation von der CO₂-Innenkonzentration nur für kleine Änderungen gültig (Anstieg der Außenkonzentration < 10%).
 - Die Pflanze hat bei erhöhter CO₂-Außenkonzentration die Wahl zwischen der Erhöhung der Assimilation und der Verbesserung der Wassernutzungseffizienz
 - Als lebensproduktionsmaximierende Strategie (Kapitel 3) ergibt sich für die Buche bei 10 prozentiger Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration eine 13 prozentige Jahresassimilationserhöhung. Aus Gründen der Wassernutzungseffizienz bleibt die Pflanze damit deutlich unter der maximal möglichen Erhöhung um 32%.

6 Anhang

A Rückführung des Isoperimetrieproblems auf ein Variationsproblem ohne Nebenbedingung

In der ursprünglichen Herleitung nach Euler enthielt das zu minimierende Funktional für die Länge einer Kurve, die durch eine Funktion $y(x)$ charakterisiert wird, neben der Funktion selbst deren erste Ableitung dy/dx . Im hier betrachteten Fall hängt jedoch weder T noch A von du/dt ab, so daß diese Abhängigkeit nicht berücksichtigt werden muß. Das Problem lautet dann:

Es sei

$$J(u) = \int_{t_1}^{t_2} F(u(t), t) dt. \quad (\text{A.1})$$

Wähle $u(t)$ so, daß J minimal wird, unter der Bedingung, daß

$$C = \int_{t_1}^{t_2} G(u(t), t) dt \quad (\text{A.2})$$

gilt, wobei C eine vorgegebene Konstante ist.

Mit einer beliebig gewählten Funktion $u(t)$ vermitteln die beiden Funktionale (A.1) und (A.2) eine Abbildung dieser Funktion auf einen Punkt im \mathfrak{R}^2 :

$$x_2 = \int_{t_1}^{t_2} F(u(t), t) dt \quad (\text{A.3})$$

$$x_1 = \int_{t_1}^{t_2} G(u(t), t) dt$$

Führt man diese Abbildung für alle möglichen Funktionen $u(t)$ durch, erhält man eine Fläche im \mathfrak{R}^2 , von der hier angenommen werden soll, daß sie konkav ist (siehe die schraffierte Fläche in Abbildung 6.1). Die geometrische Interpretation der Optimierungsaufgabe ist dann, für ein durch die Nebenbedingung (A.2) gegebenes x_1 einen Punkt auf dem Rand der Fläche zu finden. Dies tut man mit Hilfe folgender paralleler Geradenschar:

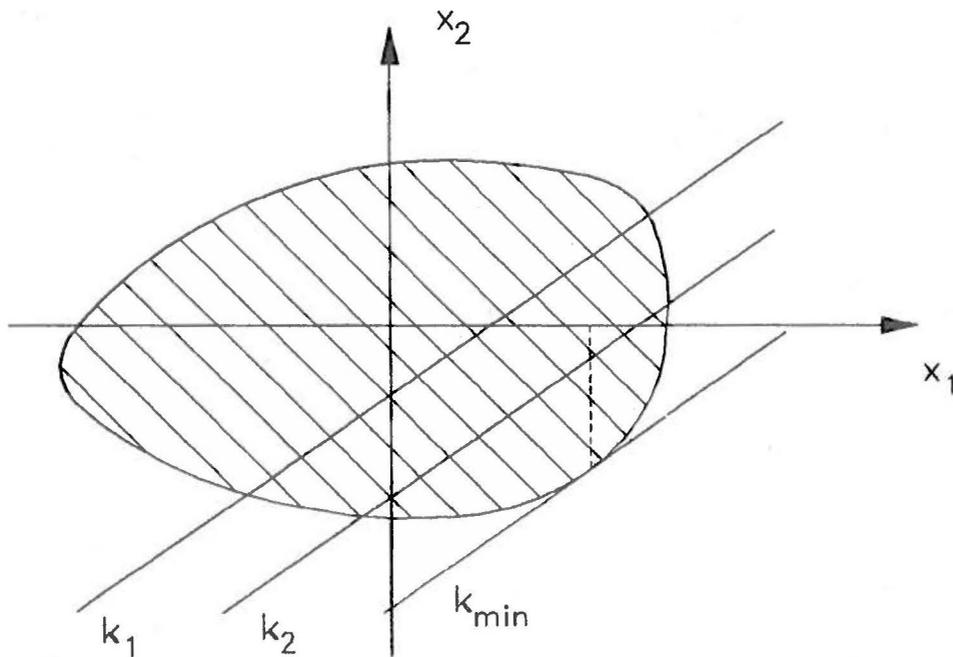


Abb. 6.1: Bereich der möglichen Werte für das zu optimierende Integral (x_2) und die Randbedingung (x_1). Die Lösung der Optimierungsaufgabe liegt auf dem Rand der schraffierten Fläche.

$$a \cdot x_1 + b \cdot x_2 = k \quad (\text{A.4})$$

Diese Geraden haben die Steigung $-a/b$ und mit steigendem Betrag von k einen zunehmenden Abstand vom Ursprung (siehe Abbildung 6.1). Für festes a und b hat also die Gerade, die einen Punkt mit dem Rand der schraffierten Fläche gemeinsam hat, den größten Betrag von k . Mit anderen Worten ist die Funktion $u(t)$ extremal, die zu einem Punkt (x_1, x_2) führt, für den k extremal wird. Durch Einsetzen der Gleichungen (A.3) in Gleichung (A.4) erhält man:

$$a \cdot \int_{t_1}^{t_2} G(u(t), t) dt + b \cdot \int_{t_1}^{t_2} F(u(t), t) dt = k \stackrel{!}{=} \text{extr.} \quad (\text{A.5})$$

oder, mit $a/b = \lambda$:

$$\int_{t_1}^{t_2} [F(u(t), t) + \lambda \cdot G(u(t), t)] dt \stackrel{!}{=} \text{extr.} \quad (\text{A.6})$$

Mit Gleichung (A.6) ist das Variationsproblem mit Integralnebenbedingung auf ein Variationsproblem ohne Nebenbedingung zurückgeführt, wobei der Integrand nun

[$F(u(t), t) + \lambda \cdot G(u(t), t)$] lautet und dessen Lösung den freien Parameter λ enthält, der die Anpassung an die Nebenbedingung erlaubt. (zur Herleitung von (A.6) siehe auch *Bellman, 1967*).

B Näherungen für die Temperaturabhängigkeit der Wasserdampf-sättigungsdichte

Für die Verwendung in Abschnitt 2.2.2 und 2.5.2 wurde ein Polynom zweiten bzw. ersten Grades nach der Methode der kleinsten quadratischen Abweichung an Meßwerte der Wasserdampfsättigungsdichte nach *Gates (1980)* angepaßt. Minimiert wurde

$$S = \frac{1}{N} \cdot \sum_{i=1}^N \left(\rho^{\text{gem}}(\theta_i) - \rho(\theta_i) \right)^2$$

wobei $i, i = 1, \dots, N$, die Temperaturen durchnummeriert, zu denen Meßwerte der Sättigungsdampfdichte $\rho^{\text{gem}}(\theta_i)$ vorliegen. Für $\rho(\theta)$ wurde

$$\rho(\theta) = a \cdot \theta^2 + b \cdot \theta + c$$

bzw.

$$\rho(\theta) = c_1 \cdot \theta + c_0$$

verwendet. Aus der notwendigen Bedingung für ein relatives Minimum von S im Bezug auf die Parameter (a, b, c) bzw. (c_1, c_0)

$$\underline{\nabla}_{(\text{Param.})} S_{\min} = \underline{0}$$

erhält man für die quadratische Näherung im Temperaturbereich von 273K - 318K:

$$a = 3,000 \cdot 10^{-5} \text{ kg m}^{-3} \text{ K}^{-2},$$

$$b = -1,644 \cdot 10^{-2} \text{ kg m}^{-3} \text{ K}^{-1},$$

$$c = 2,257 \text{ kg m}^{-3}$$

mit

$$S_{\min} = 7,6 \cdot 10^{-7}$$

und für die lineare Näherung im Bereich von 278K - 308K:

$$c_1 = 1,08 \cdot 10^{-3} \text{ kg m}^{-3} \text{ K}^{-1},$$

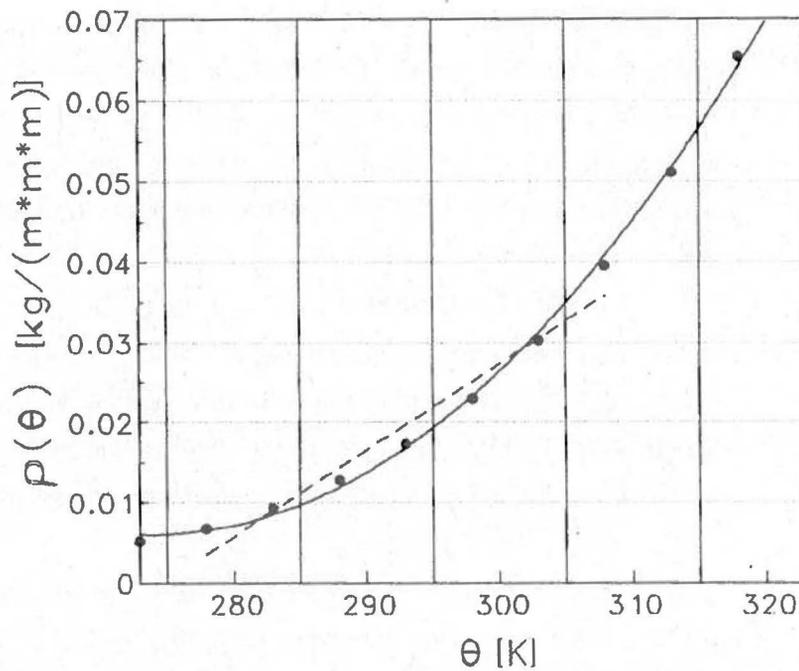


Abb. 6.2: Vergleich von Meßwerten der Sättigungsdampfdichte (Gates, 1980; Punkte) mit der quadratischen Näherung (durchgezogene Linie) und der linearen Näherung (gestrichelte Linie)

$$c_0 = -0,295 \text{ kg m}^{-3}$$

mit $S_{\min} = 5,2 \cdot 10^{-6}$.

In Abbildung 6.2 sind Meßwerte (Punkte), quadratische Näherung (durchgezogene Linie) und lineare Näherung (gestrichelte Linie) dargestellt.

C Bestimmung der Koeffizienten der Funktion $p_2(\theta_B)$

Die in Abschnitt 2.3.2 eingeführte 3-Spline-Funktion zur Beschreibung der Abhängigkeit der Nettoassimilation von der Blattemperatur enthält neben folgenden, aus Messungen zu bestimmenden Parametern:

θ_{opt} , θ_{min} und θ_{max} (Kardinalwerte)

n und $\Delta\theta$ (Flachheit und Breite des Maximums der Funktion um θ_{opt})

θ_{W1} und θ_{W2} (θ_B -Werte der Wendepunkte links und rechts des Maximums)

c_1 und c_2 (Beträge der Steigung von p_2 bei θ_{min} und θ_{max})

die aus der Forderung nach Stetigkeit und Differenzierbarkeit von p_2 an den Stellen θ_{w1} und θ_{w2} zu bestimmenden Parameter:

a_1, a_2, b_1 und b_2 .

Für diese Parameter gilt:

$$b_1 = (\theta_{w1} - \theta_{\min}) \cdot \frac{z_{12}}{z_{11}} \quad a_1 = (\theta_{w1} - \theta_{\min})^{-b_1} \cdot z_{11}$$

$$b_2 = (\theta_{w2} - \theta_{\max}) \cdot \frac{z_{22}}{z_{21}} \quad a_2 = (\theta_{\max} - \theta_{w2})^{-b_2} \cdot z_{21}$$

mit
$$z_{11} = 1 - \frac{1}{\Delta\theta^n} \cdot (\theta_{w1} - \theta_{opt})^n - c_1 \cdot (\theta_{w1} - \theta_{\min})$$

$$z_{12} = \frac{-n}{\Delta\theta^n} \cdot (\theta_{w1} - \theta_{opt})^{n-1} - c_1$$

und
$$z_{21} = 1 - \frac{1}{\Delta\theta^n} \cdot (\theta_{w2} - \theta_{opt})^n - c_2 \cdot (\theta_{\max} - \theta_{w2})$$

$$z_{22} = \frac{-n}{\Delta\theta^n} \cdot (\theta_{w2} - \theta_{opt})^{n-1} + c_2$$

D Integration zur Bestimmung von $Tr(\mathcal{A})$

Im Zusammenhang mit der Berechnung der minimal möglichen Tagestranspiration als Funktion der Tagesassimilation sind folgende Integrale auszuwerten:

$$S_1 = \int_{t_a}^{t_u} p(\underline{w}(t)) dt;$$

$$S_2 = \int_{t_a}^{t_u} p(\underline{w}(t)) \cdot \sqrt{g(\underline{w}(t))} dt$$

$$S_3 = \int_{t_a}^{t_u} p(\underline{w}(t)) \cdot g(\underline{w}(t)) dt$$

wobei für g und p die Näherungen aus Abschnitt 2.5.2 verwendet werden sollen:

$$g(I_{PAR}/I_{max}) = \varepsilon \cdot (I_{PAR}/I_{max} + \omega)$$

$$p_1(I_{PAR}/I_{max}) = \begin{cases} \kappa' \cdot I_{PAR}/I_{max} & \text{für } I_{PAR}/I_{max} \leq 1/\kappa' \\ 1 & \text{sonst} \end{cases}$$

Mit $\zeta = t/L$ und $i = I_{PAR}/I_{max}$ erhält man für den parabelförmigen Lichtverlauf:

$$i(\zeta) = 1 - \zeta^2$$

Da alle Integranden gerade in ζ sind, kann von 0 bis 1 integriert werden. Der Integrationsbereich $[0, 1]$ zerfällt in die zwei Intervalle $[0, \zeta_k]$ und $[\zeta_k, 1]$, da die Funktion $p(i)$ zusammengesetzt ist. Mit

$$\zeta_k = \sqrt{1 - \frac{1}{\kappa'^2}}$$

und $dt = L \cdot d\zeta$ lauten die Integrale also nach Einsetzen von $p(i)$:

$$S_1 = 2 \cdot L \cdot \int_0^{\zeta_k} d\zeta + 2 \cdot L \cdot \kappa' \cdot \int_{\zeta_k}^1 i(\zeta) d\zeta$$

$$S_2 = 2 \cdot L \cdot \sqrt{\varepsilon} \cdot \int_0^{\zeta_k} \sqrt{i(\zeta) + \omega} d\zeta + 2 \cdot L \cdot \kappa' \cdot \sqrt{\varepsilon} \cdot \int_{\zeta_k}^1 i(\zeta) \cdot \sqrt{i(\zeta) + \omega} d\zeta$$

$$S_3 = 2 \cdot L \cdot \varepsilon \cdot \int_0^{\zeta_k} [i(\zeta) + \omega] dt + 2 \cdot L \cdot \kappa' \cdot \varepsilon \cdot \int_{\zeta_k}^1 i(\zeta) \cdot [i(\zeta) + \omega] d\zeta$$

Bei den Integranden von S_1 und S_3 handelt es sich um ganzrationale Funktionen in ζ , bei S_2 um durch Substitution zu lösende Integrale (siehe *Bronstein und Semendjajew, 1977*). Die Stammfunktionen lauten:

$$S_1 = 2 \cdot L \cdot \left[\zeta \right]_0^{\zeta_k} + 2 \cdot L \cdot \kappa' \cdot \left[\zeta - \frac{1}{3} \cdot \zeta^3 \right]_{\zeta_k}^1$$

$$S_2 = 2 \cdot L \cdot \sqrt{\varepsilon} \cdot \left[X(\zeta) \right]_0^{\zeta_k} + 2 \cdot L \cdot \kappa' \cdot \sqrt{\varepsilon} \cdot \left[\left(1 - \frac{\Omega}{4} \right) \cdot X(\zeta) + \frac{\zeta}{4} \cdot (\Omega^2 - \zeta^2)^{3/2} \right]_{\zeta_k}^1$$

$$S_3 = 2 \cdot L \cdot \varepsilon \cdot \left[\Omega^2 \cdot \zeta - \frac{1}{3} \cdot \zeta^3 \right]_0^{\zeta_x} + 2 \cdot L \cdot \kappa' \cdot \varepsilon \cdot \left[\frac{1}{5} \cdot \zeta^5 - \frac{\Omega^2 + 1}{3} \cdot \zeta^3 + \Omega^2 \cdot \zeta \right]_{\zeta_x}^1$$

mit: $\Omega = \sqrt{1 + \omega}$, $X(\zeta) = \frac{1}{2} \cdot \left(\zeta \cdot \sqrt{\Omega^2 - \zeta^2} + \Omega^2 \cdot \arcsin(\zeta/\Omega) \right)$

Einsetzen der Grenzen und Zusammenfassen liefert das in Abschnitt 2.5.2 angegebene Ergebnis für S_1 , S_2 und S_3 .

E Parametrisierung von $\mathcal{T}r(\mathcal{A})$ für kleine \mathcal{A} -Werte

Für \mathcal{A} -Werte kleiner \mathcal{A}_{\min} soll $\mathcal{T}r$ durch folgende Formel parametrisiert werden:

$$\mathcal{T}r(\mathcal{A}) = \eta \cdot \mathcal{A}^\mu$$

Die Parameter η und μ sind aus den Anschlußbedingungen an die Hyperbellösung bei \mathcal{A}_{\min} zu bestimmen. Für den Funktionswert erhält man:

$$\mathcal{T}r(\mathcal{A}_{\min}) = \delta \cdot \left(\sqrt{g_{\max}} \cdot S_2 - S_3 \right) = \eta \cdot \gamma \cdot \left(S_1 - \frac{S_2}{\sqrt{g_{\max}}} \right)^\mu$$

und für die erste Ableitung gilt:

$$\left. \frac{\partial \mathcal{T}r}{\partial \mathcal{A}} \right|_{\mathcal{A}_{\min}} = \frac{\delta}{\gamma} \cdot g_{\max} = \eta \cdot \mu \cdot \gamma \cdot \left(S_1 - \frac{S_2}{\sqrt{g_{\max}}} \right)^{\mu-1}$$

Aus diesen beiden Bedingungen erhält man:

$$\mu = \frac{S_1 - \frac{S_2}{\sqrt{g_{\max}}}}{\frac{S_2}{\sqrt{g_{\max}}} - \frac{S_3}{g_{\max}}}$$

und:
$$\eta = \delta \cdot \frac{g_{\max}}{\mu} \cdot \frac{1}{\gamma^\mu} \cdot \left(S_1 - \frac{S_2}{\sqrt{g_{\max}}} \right)^{1-\mu}$$

In Abbildung 6.3 wird obige Näherung (durchgezogene Linie) beispielhaft für den in Abschnitt 2.5.2 diskutierten Fall (*Fagus silvatica*, Wetterverlauf 13.7) mit den numerisch

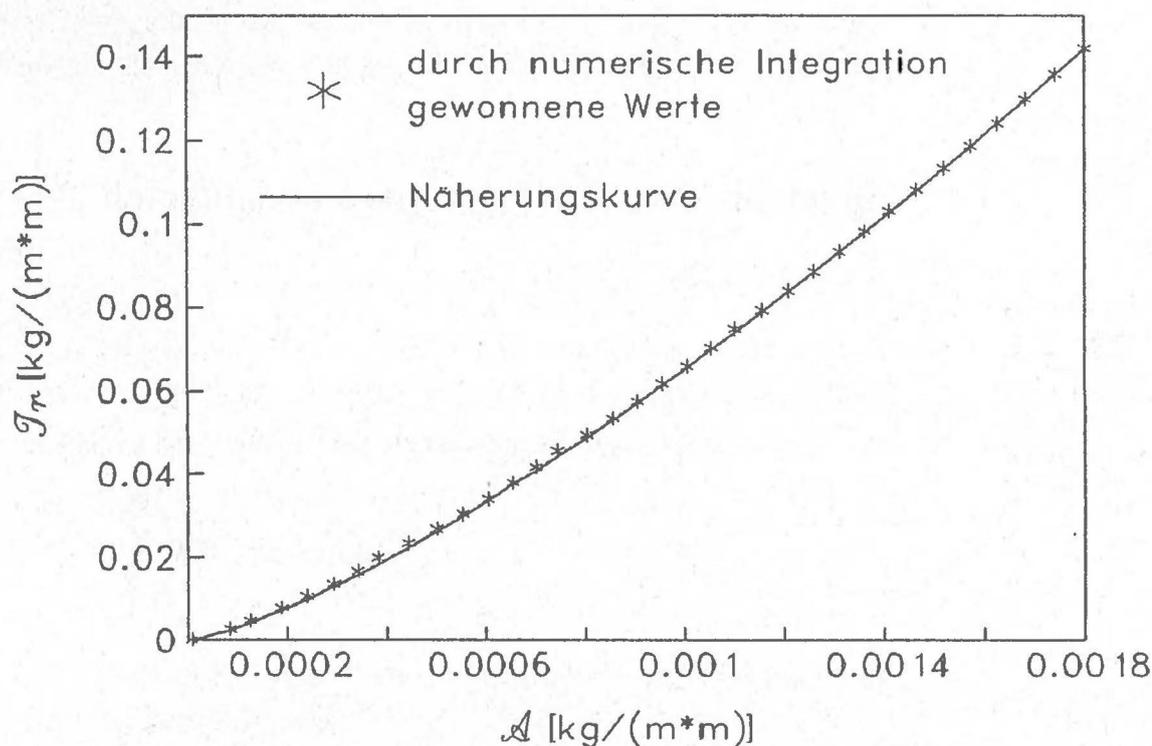


Abb. 6.3: Parametrisierung der Abhängigkeit der optimalen Tagestranspiration von der Tagesassimilation für ausgeprägte Mittagsdepression der stomatären Leitfähigkeit am Beispiel von *Fagus silvatica* (Tageswetterverlauf: 13.7, nach Schulze, 1970)

bestimmten $\mathcal{T}r(\mathcal{A})$ -Werten im Intervall $0 \leq \mathcal{A} \leq \mathcal{A}_{\min} = 0,0018 \text{ kg m}^{-2}$ verglichen. Man erreicht eine gute Reproduktion der exakten Werte mit einem durchschnittlichen absoluten Fehler von nur $0,54 \cdot 10^{-3} \text{ kg m}^{-2}$ (bei $\mathcal{T}r(\mathcal{A}_{\min}) = 0,145 \text{ kg m}^{-2}$).

F Zusammenhänge zwischen $\mathcal{T}r$, \mathcal{A} und λ nach 2.5.2

In Abschnitt 2.5.2 wurde folgende Beziehung zwischen minimal möglicher Tagestranspiration und vorgegebener Tagesassimilation in Abhängigkeit von den Photosynthese- und Tageswetterverlaufscharakteristika hergeleitet:

$$\mathcal{T}r(\mathcal{A}) = \begin{cases} \eta \cdot \mathcal{A}^\mu & \text{für } 0 \leq \mathcal{A} \leq \mathcal{A}_{\min} \\ \frac{\delta \cdot \gamma \cdot S_2^2}{\gamma \cdot S_1 - \mathcal{A}} - \delta \cdot S_3 & \text{für } \mathcal{A}_{\min} < \mathcal{A} < \mathcal{A}_{\max} \end{cases}$$

Die Umkehrfunktion lautet:

$$\mathcal{A}(\mathcal{T}\bar{r}) = \begin{cases} \eta^{-\frac{1}{\mu}} \cdot \mathcal{T}\bar{r}^{\frac{1}{\mu}} & \text{für } 0 \leq \mathcal{T}\bar{r} \leq \mathcal{T}\bar{r}_{\min} \\ \gamma \cdot S_1 - \frac{\delta \cdot \gamma \cdot S_2^2}{\delta \cdot S_3 + \mathcal{T}\bar{r}} & \text{für } \mathcal{T}\bar{r}_{\min} < \mathcal{T}\bar{r} \end{cases}$$

mit $\mathcal{T}\bar{r}_{\min} = \eta \cdot \mathcal{A}_{\min}^{\mu}$.

Für den Fall $\mathcal{A}_{\min} < \mathcal{A} < \mathcal{A}_{\max}$ sind die Funktionen $\mathcal{T}\bar{r}(\lambda)$ und $\mathcal{A}(\lambda)$ aus Abschnitt 2.5.1 bekannt. Im Bereich $0 \leq \mathcal{A} \leq \mathcal{A}_{\min}$ erhält man:

$$\frac{\partial \mathcal{T}\bar{r}}{\partial \mathcal{A}} = \lambda = \eta \cdot \mu \cdot \mathcal{A}^{\mu-1}$$

und damit:

$$\mathcal{T}\bar{r}(\lambda) = \begin{cases} \eta^{\frac{1}{1-\mu}} \cdot \mu^{\frac{\mu}{1-\mu}} \cdot \lambda^{\frac{\mu}{\mu-1}} & \text{für } 0 \leq \lambda \leq \lambda_{\min} \\ \sqrt{\lambda} \cdot \sqrt{\delta \cdot \gamma} \cdot S_2 - \delta \cdot S_3 & \text{für } \lambda_{\min} < \lambda \end{cases}$$

$$\mathcal{A}(\lambda) = \begin{cases} (\eta \cdot \mu)^{\frac{1}{1-\mu}} \cdot \lambda^{\frac{1}{\mu-1}} & \text{für } 0 \leq \lambda \leq \lambda_{\min} \\ \gamma \cdot S_1 - \frac{1}{\sqrt{\lambda}} \cdot \sqrt{\delta \cdot \gamma} \cdot S_2 & \text{für } \lambda_{\min} < \lambda \end{cases}$$

Für λ_{\min} gilt der ebenfalls schon in Abschnitt 2.5.1 und 2.5.2 diskutierte Zusammenhang:

$$\lambda_{\min} = \frac{g_{\max} \cdot \delta}{\gamma} = \frac{\varepsilon \cdot (1 + \omega) \cdot \delta}{\gamma}$$

G Berechnung der Gesamtassimilation in Abhängigkeit von t_1

Bei linear von w abhängiger Abflußrate ergibt sich nach Abschnitt 3.1.2 im deterministischen Fall folgende Differentialgleichung für $w(t)$ (unter der dort gemachten Einschränkung, daß λ kleiner λ_{\min} bleibt):

$$\frac{dw}{dt} = -y \cdot \sqrt{\lambda_0} \cdot e^{-\frac{1}{2}\alpha \cdot t} + z - \alpha \cdot w - \beta$$

Dies ist eine Differentialgleichung erster Ordnung mit einer zeitabhängigen Inhomogenität und kann mit Standardverfahren (siehe z.B. *Bronstein, 1977*) gelöst werden:

$$w = \frac{1}{\alpha} \cdot e^{-\alpha \cdot t} \cdot \left(\alpha \cdot w_0 - 2y \cdot \sqrt{\lambda_0} \cdot \left(e^{\frac{1}{2} \alpha \cdot t} - 1 \right) + (z - \beta) \cdot \left(e^{\alpha \cdot t} - 1 \right) \right)$$

Aus $w(t_1) = 0$ gewinnt man nun den Zusammenhang zwischen λ_0 und t_1 :

$$\lambda_0(t_1) = \left(\frac{\alpha \cdot w_0 + (z - \beta) \cdot \left(e^{\alpha \cdot t_1} - 1 \right)}{2y \cdot \left(e^{\frac{1}{2} \alpha \cdot t_1} - 1 \right)} \right)^2$$

Integriert man im weiteren

$$a(t) = x - y \cdot \frac{1}{\sqrt{\lambda_0(t_1)}} \cdot e^{\frac{1}{2} \alpha \cdot t}$$

erhält man für die Gesamtassimilation:

$$\Omega(t_1) = \int_0^{t_1} a(t) dt = x \cdot t_1 - \frac{2y}{\alpha} \cdot \frac{1}{\sqrt{\lambda_0(t_1)}} \cdot \left(e^{\frac{1}{2} \alpha \cdot t} - 1 \right)$$

und nach Einsetzen von $\lambda_0(t_1)$ das gesuchte Endergebnis:

$$\Omega(t_1) = x \cdot t_1 - \frac{4y^2}{\alpha} \cdot \frac{e^{\alpha \cdot t_1} - 2 \cdot e^{\frac{1}{2} \alpha \cdot t_1} + 1}{\alpha \cdot w_0 + (z - \beta) \cdot \left(e^{\alpha \cdot t_1} - 1 \right)}$$

H Berechnung des Optimierungsfunktionals im stochastischen Fall

Wie in Abschnitt 3.2.1 gezeigt, gilt für den Erwartungswert der Gesamtassimilation zwischen zwei Niederschlägen:

$$\langle \Omega \rangle = \int_0^{\infty} \Omega(t) \cdot p(t) dt = \int_0^{t_1} \Omega(t) \cdot p(t) dt + \int_{t_1}^{\infty} \Omega(t_1) \cdot p(t) dt$$

Nach Einsetzen von

$$p(t) = \frac{1}{\tau} \cdot e^{-t/\tau} \text{ und } \Omega(t) = \int_0^t \mathcal{A}(t') dt'$$

erhält man:

$$\begin{aligned} \langle \Omega \rangle &= \frac{1}{\tau} \cdot \int_0^{t_1} \left(\int_0^t \mathcal{A}(t') dt' \right) \cdot e^{-t/\tau} dt + \frac{1}{\tau} \cdot \int_0^{t_1} \mathcal{A}(t') dt' \cdot \int_{t_1}^{\infty} e^{-t/\tau} dt & \text{(H.1)} \\ &= \frac{1}{\tau} \cdot \int_0^{t_1} \left(\int_0^t \mathcal{A}(t') dt' \right) \cdot e^{-t/\tau} dt + e^{-t_1/\tau} \cdot \int_0^{t_1} \mathcal{A}(t') dt' \end{aligned}$$

Der erste Summand auf der linken Seite dieser Gleichung kann durch partielle Integration weiter vereinfacht werden:

$$\begin{aligned} \frac{1}{\tau} \cdot \int_0^{t_1} \left(\int_0^t \mathcal{A}(t') dt' \right) \cdot e^{-t/\tau} dt &= \left[-e^{-t/\tau} \cdot \int_0^t \mathcal{A}(t') dt' \right]_0^{t_1} + \int_0^{t_1} \mathcal{A}(t) \cdot e^{-t/\tau} dt & \text{(H.2)} \\ &= \int_0^{t_1} \mathcal{A}(t) \cdot (e^{-t/\tau} - e^{-t_1/\tau}) dt \end{aligned}$$

Geht man mit diesem Resultat in Gleichung (H.1) ein, kann man die Integrale mit nun gleichen Grenzen zusammenfassen und erhält man das einfache Endergebnis:

$$\langle \Omega \rangle(t_1) = \int_0^{t_1} \mathcal{A}(t) \cdot e^{-t/\tau} dt$$

7 Literatur

- Bellmann, R., 1967. Dynamische Programmierung und selbstanpassende Prozesse. R. Oldenbourg, München. 348 S.
- Bronstein, I., Semendjajew, K., 1977. Taschenbuch der Mathematik. Harri Deutsch, Zürich. 585 S.
- Von Caemmerer, S., Farquhar, G. D., 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153, S. 376 - 387.
- Chiariello, N., Roughgarden, J., 1984. Storage allocation in seasonal races of an annual plant: optimal versus actual allocation. *Ecology* 65 (4), S. 1290 - 1301.
- Clark, C. W., Charles, A., Beddington, J. R., Mangel, M., 1985. Optimal capacity decisions in a developing fishery. *Marine Res. Econ.* 1, S. 25 - 54.
- Cohen, D., 1971. Maximizing final yield when growth is limited by time or by limiting resources. *J. theor. Biol.* 33, S. 299 - 307.
- Cowan, I. R., Farquhar G. D., 1977. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. In: *Integration of activity in the higher plant. Soc. Exp. Biol. Symp.* 31, Univ. Press, Cambridge, S. 71 - 107.
- Cowan, I. R., 1982. Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. In: *Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation.* Hrsg.: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H.. Springer Verlag, Berlin. 747 S.
- Cowan, I. R., 1986. Economics of carbon fixation in higher plants. In: *On the economy of plant form and function.* Hrsg: Givnish, T. J., Cambridge University Press.
- Ducoudré, N., 1990. Sensibilité du climat simulé à la paramétrisation des échanges de vapeur d'eau entre la biosphère et l'atmosphère. Dissertation, Paris. 440 S.
- Emanuel, W. R., Shugart, H., Stevenson, M. P., 1985. Climate change and broad-scale distribution of terrestrial ecosystem complexes. *Climatic change* 7, S. 29 - 43.
- Esser, G., 1990. Modelling global terrestrial sources and sinks of CO₂ with special reference to soil organic matter. In: *Soils and the greenhouse effect.* Hrsg.: Bouwman, A. F., Chichester, 575 S.
- Farquhar G. D., 1991. Private Mitteilung zu den Fehlern in Cowan (I. R., 1986)
- Fisher, R. A., 1958. *The genetical theory of natural selection.* Dover Publications, New York.
- Fuller, I. N., Schettler, P. D., Giddings, J. C., 1966. A new method for prediction of binary gas-phase diffusion coefficients. *Ind. Eng. Chem.* 58 (5), S.19-27.
- Gates, D. M., 1980. *Biophysical Ecology.* Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin. 611 S.

- Gadgil, M., Bossert, W. H., 1970. Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist* 104, Nr. 935, S. 1 - 24.
- Hall, A. E., 1982. Mathematical models of plant water loss and plant water relations. In: *Encyclopedia of plant physiology*, Vol. 12B, Hrsg.: Lange, O. L. et al., Springer, Berlin 1982, S. 231 - 261.
- Hall, A. E., Schulze, E. D., 1980. Stomatal response to environment and a possible interrelation between stomatal effects on transpiration and CO₂ assimilation. *Plant Cell Environ* 3, S.467 - 474.
- Hall, D. O., 1989. Carbon flows in the biosphere, present and future. *J. Geol. Soc.* 146, S. 175 - 181.
- Hasselmann, K., 1990. How well we can predict the climate crisis. MPI für Meteorologie, Report Nr. 57, Hamburg.
- Hari, P., Mäkelä, A., Korpilahti, E., Holmberg, M., 1986. Optimal control of gas exchange. *Tree Physiology* 2, S. 169 - 175.
- Hofstra, G., Hesketh, J. D., 1969. Effects of temperature on the gas exchange of leaves in the light and dark. *Planta* 85, S. 228 - 237.
- Holdridge, C. R., 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105, S. 367 - 368.
- Idso, S. B. 1991. Comment on „Modelling the seasonal contribution of a CO₂-fertilization effect of the terrestrial vegetation to the amplitude increase in atmospheric CO₂ at Mauna Loa observatory“ by G. H. Kohlmaier et al.. *Tellus* 43 B, S. 338 - 341.
- Irvine, J. E., 1970. Evidence for photorespiration in tropical grasses. *Physiol. Plant.* 23, S. 607 - 612.
- Iwasa, Y., Cohen, D., 1989. Optimal growth schedule of a perennial plant. *American Naturalist* 133, Nr. 4, S. 480 - 505.
- Jarvis, P. G., 1971. The estimation of resistances to carbon dioxide transfer. In: *Plant photosynthetic production manual of methods*. Hrsg: Sestak, Z., Catsky, J. und Jarvis, P. Dr. W. Junk N. V. Publishers, The Hague. 566 S.
- Jarvis, P. G., 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philos. Trans. R. Soc, London, Ser. B* 273: S. 593 - 610.
- Johnson, F. H., Polissar, M., 1954. *The kinetic basis of molecular biology*. John Wiley and Sons, New York. 253 S.
- Jones, H. G., Higgs, K. H., 1989. Empirical models of the conductance of leaves in apple orchards. *Plant, Cell and Environment*, 12, S. 301 - 308.
- King, D., Roughgarden, J., 1982. Graded allocation between vegetative and reproductive Growth for annual plants in growing seasons of random length. *Theor. Pop. Biol.* 22, S. 1 - 16.

- Kohlmaier, G. H., Bröhl, H., Sire, E. O., Plöchl, M., Revelle, R., 1987. Modelling stimulation of plants and ecosystem response to present levels of excess atmospheric CO₂. *Tellus* 39B, S. 155 - 170.
- Kohlmaier, G. H., Lüdeke, M., Kindermann, J., Klaudius, A., Janecek, A., Benderoth, G., 1990. Kohlenstoffzyklus und Biosphäre: Mögliche Entwicklungen und Strategien bei einer Klimaänderung. VDI Berichte, Nr. 809, S. 7 - 25.
- Kohlmaier, G. H., Lüdeke, M., Janecek, A., Benderoth, G., Kindermann, J., Klaudius, A., 1991. Land biota, source or sink of atmospheric carbon dioxide: positive and negative feedbacks within a changing climate and land use development. In: *Scientists on Gaia*. Hrsg.: Schneider, S. H. und Boston, P. J.. MIT Press, Cambridge und London, S. 223 - 239.
- Larcher, W., 1984. *Ökologie der Pflanzen auf physiologischer Grunlage*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 403 S.
- León, J. A., 1976. Life histories as adaptive strategies. *J. theor. Biol.* 60, S. 301 - 335.
- Levins, R., 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton. 120 S.
- Levitt, J., 1958. Frost, drought and heat resistance. *Protoplasmologia* VIII, 6. Springer, Wien.
- Lieth, H., 1975. *Primary productivity of the biosphere*. Springer, Berlin. 339 S.
- Lloyd, J., Trochoulias, T., Ensbey, R., 1991. Stomatal responses and whole tree hydraulic conductivity of orchard *Macadamia integrifolia* under irrigated and non-irrigated conditions. *Aust. J. Plant Physiol.* 18, S. 661 - 671.
- Lommen, P. W., Schwintzer, C. R., Yocum, C. S., Gates, D. M., 1971. A model describing photosynthesis in terms of gas diffusion and enzyme kinetics. *Planta* 98, S. 195 - 220.
- Lommen, P. W., Smith, S. K., Yocum, C. S., Gates, D. M., 1975. Photosynthetic Model. In: *Perspectives of biophysical Ecology*. Springer Verlag, New York. 423 S.
- Monsi, M., Saeki, T., 1953. Über den Lichtfaktor in Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jpn. J. Bot.* 14, S. 22 - 52.
- Monteith, J. L., 1965. Evaporation and environment. *Symp. Soc. Exptl. Biol.*, 19, S. 205 - 234.
- Mooney, H. A., Field, C., Vásquez-Yánes, C., Chu, C., 1983. Environmental controls on stomatal conductance in a shrub of the humid tropics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 80, S. 1295 - 1297.

- Parker, G. A., Maynard Smith, J., 1990. Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* 348, S. 27 - 33.
- Parkhurst, D. F., 1986. Internal leaf structure: a three dimensional perspective. In: *On the economy of plant form and function*. Hrsg: Givnish, T. J., Cambridge University Press.
- Pearcy, R. W., Björkman, O., 1983. „Physiological effects“. In: *CO₂ and plants. The response of plants to rising levels of atmospheric carbon dioxide*. Hrsg.: Lemon, R. AAAS Selected Symposium 84, Westview Press, Colorado. S. 65 - 105.
- Peisker, M., 1976. Ein Modell der Sauerstoffabhängigkeit des photosynthetischen CO₂-Gaswechsels von C3-Pflanzen. *Kulturpflanze* 24, S. 221 - 235.
- Pontrjagin, L. S., Boltjanskij, V. G., Gamkrelidze, R. V., Miscenko, E. F., 1964. *Mathematische Theorie optimaler Prozesse*. R. Oldenbourg, München 1964. 339 S.
- Rechenberg, I., 1972. *Evolutionsstrategieoptimierung technischer Systeme nach dem Prinzip der biologischen Evolution*. Frommann-Holzboog Verlag, Stuttgart. 215 S.
- Schaffer, W. M., 1983. The application of optimal control theory to the general life history problem. *American Naturalist* 121, Nr. 3, S. 418 - 431.
- Schulze, E. D., 1970. Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus silvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. *Flora* 159, S. 177 - 232.
- Schulze, E. D., Lange, O. L., Koch, W., 1972a. Ökophysiologische Untersuchungen an Wild- und Kulturpflanzen in der Negev-Wüste, II. Die Wirkung der Außenfaktoren auf CO₂-Gaswechsel und Transpiration am Ende der Trockenzeit. *Oecologia* 9, S. 317 - 340.
- Schulze, E. D., Lange, O. L., Koch, W., 1972b. Ökophysiologische Untersuchungen an Wild- und Kulturpflanzen in der Negev-Wüste, III. Tagesläufe von Nettophotosynthese und Transpiration am Ende der Trockenzeit. *Oecologia* 9, S. 317 - 340.
- Schulze, E. D., Schilling, K., Nagarajah, S., 1983. Carbohydrate partitioning in relation to whole plant production and water use of *Vigna unguiculata* (L.) Walp.. *Oecologia* 58, S. 169 - 177.
- Sharkey, T. D., 1985. Photosynthesis in intact leaves of C3-plants: physics, physiology and rate limitations. *The botanical review* 51, S. 52 - 105.
- Smith, E., 1938. Limiting factors in photosynthesis: Light and carbon dioxide. *Gen. Physiol.* 22, S. 21 - 35.
- Strasburger, E., 1978³¹. *Lehrbuch der Botanik*. Stuttgart, 1080 S.
- Stummel, F., Hainer, K., 1971. *Praktische Mathematik*. B. G. Teubner, Stuttgart. 299 S.
- Swinbank, W. C., 1963. Longwave radiation from clear skies. *Quart. J. Roy. Meteorol. Soc.*, 89 S. 339 - 348.
- Tateno, M., Watanabe, N., 1988. Optimal growth schedule of deciduous tree seedlings. *Functional Ecology* 2. S. 89 - 96.

- Tenhunen, J. D., Yocum, C. S., Gates, D. M., 1976. Development of a photosynthesis model with emphasis on ecological applications. *Oecologia* 26, S. 101 - 119.
- Wong, S. C., Cowan, I. R., Farquhar, G. D., 1978. Leaf conductance in relation to assimilation in *Eucalyptus pauciflora*: Influence of irradiance and partial pressure of carbon dioxide. *Plant Physiol.* 62, S. 670 - 674.
- Wilson, C. A., Mitchell, J. F. B., 1987. A doubled CO₂ climate sensitivity experiment with a global climate model including a simple ocean. *J. Geophys. Res.* 92, D11, S. 13315 - 13343.