

2 Der Tagesgang der stomatären Leitfähigkeit einer Pflanze und die zugrunde liegenden Gesetzmässigkeiten

Nahezu alle Kormophyten (mit Ausnahme von sekundären Rückbildungen, z.B. bei submers lebenden Pflanzen) verfügen über der Querschnittsfläche nach regulierbaren Öffnungen im Blatt, den Stomata, durch die im wesentlichen der Stoffaustausch zwischen der das Blatt umgebenden Luft und dem luftgefüllten Blattinnern, dem Interzellularraum, stattfindet. Zentral für den Stoffwechsel der Pflanze ist die Aufnahme von CO_2 durch die Stomata, das im Prozeß der Photosynthese zu Kohlehydraten synthetisiert wird. In den meisten Pflanzen (C3, C4) findet gleichzeitig zu dieser CO_2 -Assimilation die Verdunstung von im wesentlichen über das Wurzelsystem aufgenommenen Wasser durch die Stomata statt. Dieser Transpirationsfluß dient dem Transport von aus dem Boden aufgenommenen Mineralien über das Leitsystem in die Blätter, erlaubt die Regulation der Blattemperatur über die Verdampfungswärme und versorgt die Wasserchemie der Pflanze mit ihrem Medium, wozu allerdings weit geringere Flüsse als die auftretenden ausreichen würden.

Es zeigt sich nun, daß die Regulation der Stomaöffnungen, etwa im Verlauf eines Tages, komplizierten physiologisch-biochemischen Mechanismen folgt, die bis heute nicht vollständig aufgeklärt sind. Insbesondere erlaubt der auf dem Versuch der Modellierung dieser Mechanismen beruhende synthetische Zugang derzeit keine quantitative Vorhersage der Stomaregulierung aus den letztlich die pflanzlichen Prozesse treibenden externen Variablen (Hall, 1982).

Auf der anderen Seite stehen rein empirische Modelle, in denen nach möglichst einfachen Funktionenklassen gesucht wird, die die beobachteten Meßwerte der stomatären Leitfähigkeit mit den ebenfalls gemessenen treibenden Variablen korrelieren (Jarvis, 1976, Jones, 1989). Diese Modelle haben den Nachteil, daß sie keine Möglichkeit bieten, ihre Übertragbarkeit auf andere Situationen vorherzusagen oder auch nur zu diskutieren, obgleich diese mit einer Vielzahl von Informationen charakterisiert sein können (unterschiedliche Photosynthesecharakteristika etc.). Die Verknüpfung dieser Charakteristika mit den Parametern in den empirischen Funktionen ist meist nicht bekannt.

Der dritte Zugang, der hier verfolgt werden soll, ist aus physikalisch-chemischer Sicht insoweit phänomenologisch, als daß seine Kernthese nicht aus diesen Wissenschaften herzuleiten ist (anders als im Fall des synthetischen Zugangs), sondern originär biologisch ist. Sie besteht im Fall der Regulation der stomatären Leitfähigkeit im Verlauf eines Tages in der Hypothese, daß diese Regulation bei vorgegebener Gesamttagessassimilation von CO_2 den Tagesverbrauch von transpiriertem Wasser minimiert. Diese Hypothese der Vermeidung von „Verschwendung“ der oft limitierenden Ressource Wasser wurde zuerst, wenn auch in etwas anderer Form, jedoch mit gleichem mathematischen Inhalt, von Cowan

und Farquhar (1977) aufgestellt. Es wird gezeigt werden, daß diese Optimierungshypothese zusammen mit den physikalisch-biochemischen Kenntnissen über CO_2 -Assimilation und Transpiration die Stomaregulation determiniert. Insgesamt ersetzt die finale (hier: auf den Zweck der Minimierung des Wasserverbrauchs gerichtete) Formulierung des Modells zur Stomaregulierung die detaillierte Aufklärung des physiologisch-biochemischen Regelmechanismus. Sie ist allgemeiner in soweit, als daß sie denkbare unterschiedliche biochemische Mechanismen umfaßt, die gleichermaßen dem Optimierungsziel Rechnung tragen.

Den Hintergrund für die oben formulierte Optimierungshypothese bildet die Vorstellung, daß es evolutionär vorteilhaft ist, eine begrenzende Ressource optimal auszunutzen und damit ein ständiger Evolutionsdruck zur Optimierung der Strategie in diesem Sinne herrscht. Die explizite evolutionstheoretische Begründung dieser These steht aus. Es stellt sich etwa die Frage, ob die Änderung der Selektionskriterien hinreichend langsam stattfindet, daß sich ein quasistationärer Zustand, hier ein optimaler Stomaregulationsmechanismus, einstellen kann. Im anderen Fall hätte man es mit einem Suboptimum zu tun, das neben dem Zeitaspekt auch die physikalisch-chemische Unmöglichkeit der Realisierung des Optimums aus existierenden Vorgängern zur Ursache haben kann. Letzteres stellt weitere Randbedingungen für die Optimierungsrechnung dar.

Einige weitere Probleme, die mit der Begründung des Optimierungskriteriums in Zusammenhang stehen, werden in dieser Arbeit diskutiert werden, wie etwa im nächsten Kapitel über die Stomalangzeitregelung das Problem der Abbildung der Wasserverbrauchsstrategie auf die Fortpflanzungswahrscheinlichkeit und der Einfluß von zwischen- und innerartlicher Konkurrenz auf die Optimierung der Stomaregulation im Rahmen der Koevolution.

2.1 Die mathematische Formulierung des Optimierungsproblems

In diesem Abschnitt soll das oben angedeutete Optimierungsproblem schärfer gefaßt und mit seinen Randbedingungen mathematisch formuliert werden. Wegen des geringen Durchmessers der Stomata kann der Transport von Wasserdampf und CO_2 durch die Epidermis des Blattes in Analogie zum Transport durch Membranen als Diffusion beschrieben werden. Der Diffusionswiderstand r , oder, wie im folgenden meist benutzt, die Leitfähigkeit $u = 1/r$, hängt dann von der augenblicklichen Öffnung der Stomata und dem diffundierenden Stoff ab. Nach Untersuchungen von Jarvis (1971) folgt, daß bei 20°C $u^{\text{H}_2\text{O}} = 1,59 \cdot u^{\text{CO}_2}$ gilt, das leichtere Molekül bei gleichen Membraneigenschaften also schneller diffundiert. Dieses gemessene Verhältnis der Leitfähigkeiten entspricht in etwa dem nach der Theorie der Diffusion zu erwartenden Ergebnis von $\sqrt{M_{\text{CO}_2}/M_{\text{H}_2\text{O}}} = \sqrt{44/18} = 1,56$. Die Abweichung rührt daher, daß der Gastransport

durch die Stomata nur näherungsweise als Diffusionsprozess beschreibbar ist. Der Einfluß von geometriebedingten Strömungsprozessen wird vernachlässigt.

Die augenblickliche CO_2 -Nettoassimilationsrate A soll als Funktion der stomatären Leitfähigkeit $u_{St}^{CO_2}$ und der treibenden Wettervariablen gegeben sein, wobei die letzteren im Vektor $\underline{w}(t)$ mit den Komponenten Lufttemperatur, einfallende Lichtintensität, Luftfeuchte und Windgeschwindigkeit zusammengefaßt sind:

$$A(t) = A(u_{St}^{CO_2}(t), \underline{w}(t)) \quad (2.1)$$

In einem solchen Photosynthesemodell wird angenommen, daß der Prozess der Assimilation den Zustand des Photosyntheseapparats nicht wesentlich verändert, frühere Photosyntheseraten zur Zeit $t-\tau$ also nicht berücksichtigt werden müssen.

Analog gelte für die Transpiration Tr :

$$Tr(t) = Tr^*(u_{St}^{H_2O}(t), \underline{w}(t)) = Tr(u_{St}^{CO_2}(t), \underline{w}(t)) \quad (2.2)$$

Nun fordert die Optimalitätshypothese, daß eine vorgegebene Tagesproduktion \mathcal{A} mit minimaler Tagestranspiration Tr erreicht wird:

$$Tr = \int_{1d} Tr(u_{St}^{CO_2}(t), \underline{w}(t)) dt \stackrel{!}{=} \min \quad (2.3)$$

mit
$$\mathcal{A} = \int_{1d} A(u_{St}^{CO_2}(t), \underline{w}(t)) dt = const$$

Dies stellt ein Variationsproblem mit Integralnebenbedingung zur Bestimmung von $u(t)$ dar. Durch Einführung der Funktion

$$H(u_{St}^{CO_2}(t), \underline{w}(t), \lambda) = Tr(u_{St}^{CO_2}(t), \underline{w}(t)) - \lambda \cdot A(u_{St}^{CO_2}(t), \underline{w}(t)) \quad (2.4)$$

die den freien Parameter λ enthält, überführt man (2.3) in ein Variationsproblem ohne Nebenbedingung für die Funktion H . Dieses Problem wurde schon von Leonard Euler als „Isoperimetrieproblem“ behandelt im Zusammenhang mit der Frage, welche geschlossene Kurve von gegebener Länge die Fläche größten Inhalts berandet. Die Herleitung des Übergangs zum einfachen Variationsproblem ist in Anhang A skizziert.

Für das Variationsproblem ohne Nebenbedingung gelten nun die bekannten Eulerschen Gleichungen, die die notwendige Bedingung für Stationarität (verschwindende Funktionalableitung) des zu minimierenden Integrals sind:

$$\frac{\partial H}{\partial u_{St}^{CO_2}} - \frac{d}{dt} \left(\frac{\partial H}{\partial (du_{St}^{CO_2}/dt)} \right) = 0 \quad (2.5)$$

Da H in diesem Fall nicht von du/dt abhängt (siehe Gl. (2.4)), vereinfacht sich die Differentialgleichung zweiter Ordnung (2.5) zu folgender algebraischen Gleichung zur Bestimmung von $u_{St}^{opt}(t)$:

$$\frac{\partial Tr(u_{St}^{CO_2}, \underline{w}(t))}{\partial u} = \lambda \cdot \frac{\partial A(u_{St}^{CO_2}, \underline{w}(t))}{\partial u} \quad (2.6)$$

Gleichung (2.6) erlaubt nun die Bestimmung der optimalen stomatären Leitfähigkeit zu jedem, nur durch die augenblicklichen Wettervariablen $\underline{w}(t)$ charakterisierten Zeitpunkt. Die zunächst noch freie Konstante λ erlaubt die Lösung von (2.6), $u_{St}^{CO_2}(t, \lambda)$, so anzupassen, daß die Nebenbedingung der vorgegebenen Tagesproduktion in Gleichung (2.3) erfüllt wird. Es gilt also folgende implizite Bestimmungsgleichung für λ :

$$\mathcal{A} = \int_{1d} A(u_{St}^{CO_2}(t, \lambda), \underline{w}(t)) dt \quad (2.7)$$

Ein häufig auftauchendes Problem im Zusammenhang mit der Anwendung des Variationsrechnenkalküls auf reale Steuerungsphänomene liegt darin, daß dort normalerweise sowohl die Steuergrößen (im betrachteten Fall $u_{St}^{CO_2}$) als auch die Zustandsgrößen auf bestimmte Intervalle beschränkt sind. Man muß etwa für die hier betrachtete Aufgabe $u_{St}^{CO_2} \geq 0$ fordern, da negative Leitfähigkeiten physikalisch keinen Sinn machen. Da darüber hinaus die Konstruktion der Stomata weder beliebig kleine noch beliebig große Leitfähigkeiten zuläßt, muß $u_{\min} < u_{St}^{CO_2} < u_{\max}$ gelten. Wie in den nächsten Abschnitten gezeigt werden wird, hat aber Gleichung (2.6) für bestimmte \underline{w} und λ -Werte negative Lösungen für u_{St}^{opt} . Will man dennoch beim klassischen Variationskalkül bleiben und nicht etwa zu den komplizierteren Verfahren der Bestimmung der optimalen Steuerung nach *Pontrjagin et al. (1964)* oder *Bellmann (1967)* übergehen, kann man die Variationsaufgabe aus Gleichung (2.3) leicht umformulieren, so daß $u_{St}^{CO_2}$ -Werte außerhalb des Intervalls (u_{\min}, u_{\max}) als Lösung nicht mehr in Frage kommen. Hierzu verändert man die Gleichung für die Transpiration so, daß außerhalb des erlaubten Intervalls für $u_{St}^{CO_2}$ beliebig hohe Werte für Tr angenommen werden, während innerhalb des erlaubten Intervalls die alte funktionale Abhängigkeit von $u_{St}^{CO_2}$ erhalten wird. Die anschauliche Interpretation dieses Verfahrens ist, daß für $u_{St}^{CO_2} \notin (u_{\min}, u_{\max})$ entgegen der Forderung nach Minimierung der Tagestran-

spiration große (im Grenzfall beliebig große) Beiträge zur zu minimierenden Größe hinzugefügt würden. Folgende Gleichung soll für die abgeänderte Transpiration Tr' verwendet werden:

$$Tr'(u_{St}^{CO_2}, \underline{w}(t)) = Tr(u_{St}^{CO_2}, \underline{w}(t)) + v(u_{St}^{CO_2}) \quad (2.8)$$

$$v(u_{St}^{CO_2}) = e^{-q \cdot (u_{St}^{CO_2} - u_{\min})} + e^{-q \cdot (u_{\max} - u_{St}^{CO_2})}$$

Für $q \rightarrow \infty$ gilt $Tr' = Tr$ für $u_{St}^{CO_2} \in (u_{\min}, u_{\max})$ und $Tr' \rightarrow \infty$ für $u_{St}^{CO_2} \notin (u_{\min}, u_{\max})$. In Abbildung 2.1 sind Verläufe von Tr und Tr' für verschiedene q -Werte dargestellt. Geht man nun mit Gleichung (2.8) in Gleichung (2.4) und (2.5) ein, erhält man anstelle von Gleichung (2.6) folgendes:

$$\frac{\partial Tr(u_{St}^{CO_2}, \underline{w}(t))}{\partial u_{St}^{CO_2}} - q \cdot \left(e^{-q \cdot (u_{St}^{CO_2} - u_{\min})} + e^{-q \cdot (u_{\max} - u_{St}^{CO_2})} \right) = \lambda \cdot \frac{\partial A(u_{St}^{CO_2}, \underline{w}(t))}{\partial u_{St}^{CO_2}} \quad (2.9)$$

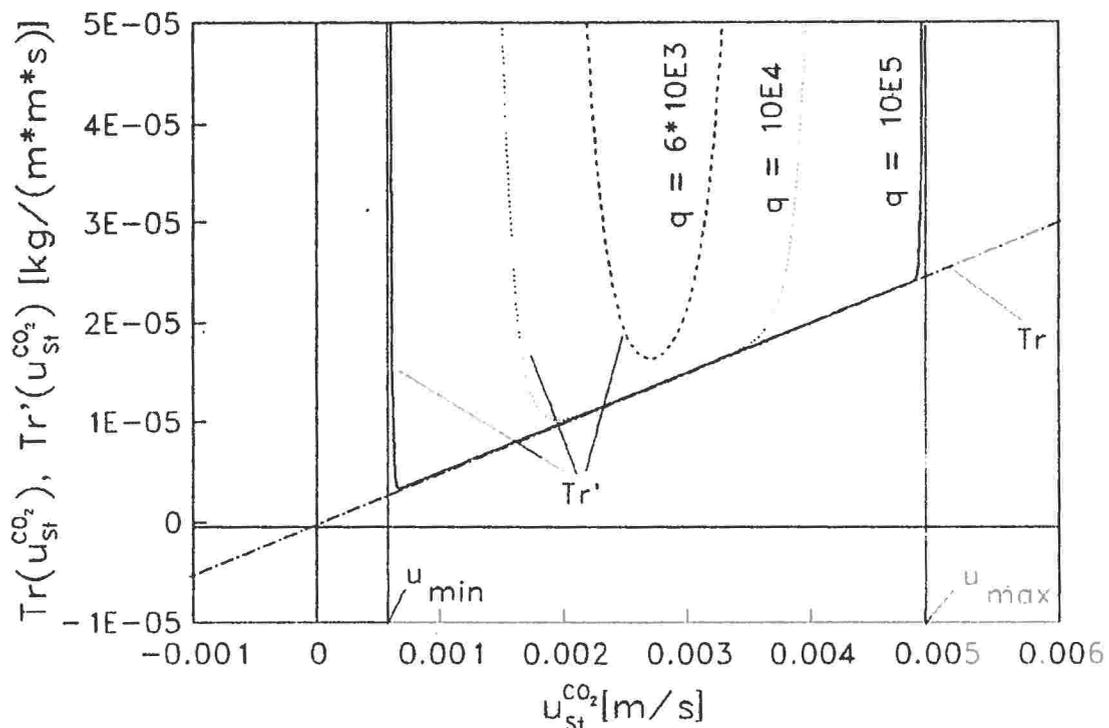


Abb. 2.1: Strichpunktierte Linie: Abhängigkeit der Transpiration von der stomatären Leitfähigkeit. Gepunktete und durchgezogene Linien: Korrigierte Transpirationsfunktion für verschiedene Werte des Parameters q . Für große q -Werte wird die Transpirationsfunktion im erlaubten Bereich von u nicht verändert, an den Rändern des Definitionsbereichs erhält man dagegen sehr große Werte.

Man sieht nun, daß diese Bestimmungsgleichung für u für $q \rightarrow \infty$ und $u_{St}^{CO_2} \in (u_{\min}, u_{\max})$ in Gleichung (2.6) übergeht. Dies bedeutet, daß eine Beschränkung des Bereichs von $u_{St}^{CO_2}$ keinen Einfluß auf die Lösung des Variationsproblems ohne diese Einschränkung hat, solange sich dessen optimale Lösung zufällig im vorgeschriebenen Bereich bewegt. Beginnt die Lösung des uneingeschränkten Variationsproblems (2.6) das Intervall für u zu verlassen, divergiert die linke Seite von Gleichung (2.9), was, anschaulich interpretiert, zur Folge hat, daß in Gleichung (2.9) nun eine infinitesimal kleine Änderung von $u_{St}^{CO_2}$ genügt, um die linke Seite so zu verändern, daß die Gleichung wieder erfüllt ist, während in (2.6) eine Veränderung von $u_{St}^{CO_2}$ um einen endlichen Betrag nötig war, also das Verlassen des vorgegebenen Intervalls.

Hieraus folgt zusammenfassend, daß Gleichung (2.6) auch bei eingeschränktem $u_{St}^{CO_2}$ -Bereich gültig bleibt, und daß die Lösung dann jedoch bei Überschreiten von u_{\max} bzw. Unterschreiten von u_{\min} auf die jeweiligen Randwerte gesetzt wird:

$$u_{St}^{CO_2}(\underline{w}(t)) = \begin{cases} u_{\min} & \text{für } u^* < u_{\min} \\ u^* & \text{für } u_{\min} \leq u^* \leq u_{\max} \\ u_{\max} & \text{für } u^* > u_{\max} \end{cases} \quad (2.10)$$

mit:
$$\frac{\partial Tr(u^*, \underline{w}(t))}{\partial u} = \lambda \cdot \frac{\partial A(u^*, \underline{w}(t))}{\partial u}$$

Folgende Betrachtung erlaubt ein genaueres Verständnis der Bedeutung der Lösung der Optimierungsaufgabe, Gleichung (2.6). Da $A(u_{St}^{CO_2}, t)$ über weite Bereiche monoton in $u_{St}^{CO_2}$ ist (siehe Abschnitt 2.3), kann man für diese $u_{St}^{CO_2}$ -Werte die Umkehrfunktion $u_{St}^{CO_2}(A, t)$ bilden und erhält nach Einsetzen in $Tr(u_{St}^{CO_2}, t)$ die Funktion $Tr(A, t)$, also die Abhängigkeit der Transpiration von der augenblicklichen Assimilation. Geht man nun mit $\partial Tr / \partial u_{St}^{CO_2} = \partial Tr / \partial A \cdot \partial A / \partial u_{St}^{CO_2}$ in Gleichung (2.6) ein, erhält man:

$$\frac{\partial Tr}{\partial A} = \lambda \quad (2.11)$$

Betrachtet man im ökonomischen Analogon die Assimilation als Ertrag, den man unter den „Kosten“ der Transpiration erzielt, bedeutet die oben errechnete Strategie, daß die Pflanze optimalerweise die sogenannten Grenzkosten ($\partial Tr / \partial A$ = Anstieg der Kosten pro Erhöhung des Ertrags) über den Tag konstant hält, während sich die Abhängigkeit der Kosten vom zu erzielenden Ertrag im Laufe des Tages ständig ändert (per Einfluß der Wettervariablen). Wie in den folgenden Abschnitten genauer betrachtet werden wird, ist es

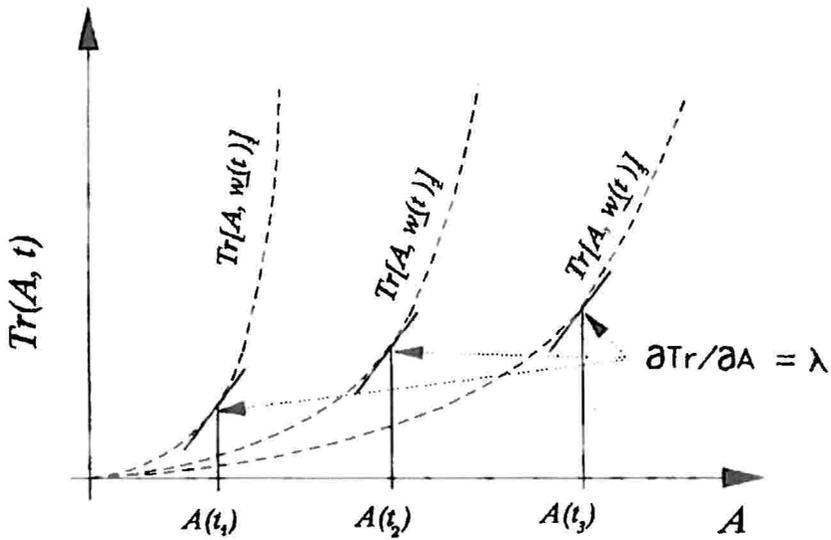


Abb. 2.2: Gestrichelte Kurvenzüge: Zusammenhang zwischen Transpiration und Assimilation bei unterschiedlichen Wetterbedingungen. Die Tangenten charakterisieren Kurvenpunkte gleicher Steigung.

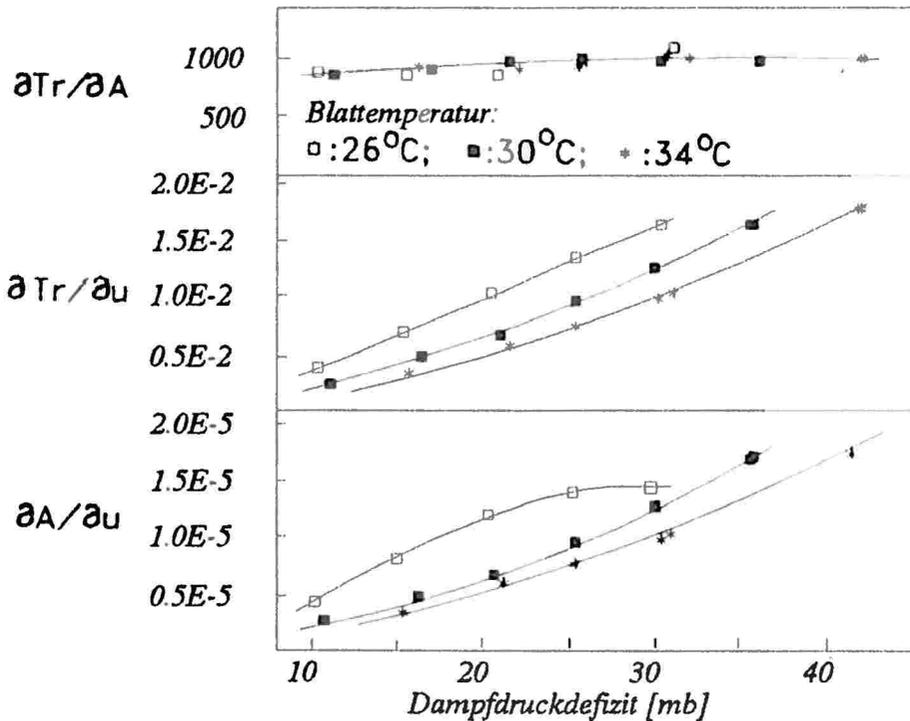


Abb. 2.3: Untere Abbildungen: Veränderung der Transpiration und der Assimilation bei Änderung der stomatären Leitfähigkeit in Abhängigkeit von der Luftfeuchte bei verschiedenen Blattemperaturen und Lichtsättigung an *Vigna unguiculata* (Hall et al., 1980). Obere Abbildung: Quotient aus diesen Meßwerten, der von der Pflanze gemäß dem Optimierungsergebnis nahezu konstant gehalten wird.

etwa so, daß bei geringen Wasserdampfdefiziten f der Atmosphäre gegenüber den Blättern eine bestimmte Assimilationsrate unter geringem Wasserverlust, also sehr „billig“ realisiert werden kann, während bei großem f die gleiche Assimilationsrate (bei gleicher notwendiger Stomaöffnung) zu größerem Wasserverlust führt, also „teurer“ ist. In Abbildung 2.2 ist die optimale Steuerung im Hinblick auf diese Interpretation veranschaulicht.

Auf der Ebene von Gleichung (2.11) ist nun auch eine erste empirische Überprüfung der Optimierungshypothese an Pflanzen unter Laborbedingungen möglich, ohne daß man Modelle von Assimilation und Transpiration voraussetzen muß. Solche Experimente wurden von *Hall und Schulze (1980)* durchgeführt. Sie untersuchten das Verhältnis der Änderung von Assimilations- und Transpirationsrate bei Änderung eines äußeren Parameters (etwa Luftfeuchte) bei unterschiedlichen, jeweils konstant gehaltenen, Werten der verbleibenden Parameter (etwa Licht und Temperatur). In Abbildung 2.3 ist ein solches Experiment dokumentiert, in dem gute Übereinstimmung des Steuerungsverhaltens der Pflanze mit Gleichung (3.11) gemessen wurde.

2.2 Detaillierte Beschreibung der Transpiration

Der Transpirationsfluss (Tr) zwischen dem Interzellularraum des Blattes und der Atmosphäre wird von der Differenz der Wasserdampfdichte im Blatt und in der Umgebungsluft sowie der Gesamtleitfähigkeit $u_g^{H_2O}$ gegenüber der Wasserdampfdiffusion bestimmt. Die absoluten Dampfdichten werden im folgenden als Produkt aus der temperaturabhängigen Sättigungsdampfdichte $r(\theta)$ und der relativen Feuchte h angegeben. Der Gesamtwiderstand $1/u_g^{H_2O}$ ist die Summe aus dem stomatären Widerstand $1/u_{st}^{H_2O}$ und dem Grenzschichtwiderstand $1/u_A^{H_2O}$, der über die Dicke der laminaren Grenzschicht der das Blatt umströmenden Luft von der Windgeschwindigkeit v abhängt.

Die stomatäre Leitfähigkeit $u_{st}^{H_2O}$ wird neben Öffnung und Anordnung der Spaltöffnungen durch die Temperatur und den Atmosphärendruck p bestimmt. Für konstante Geometrie der Stomata gilt folgende experimentell bestimmte Beziehung (*Fuller, 1966*):

$$u_{st}^{H_2O}(\theta, p) = u_{st}^{H_2O}(\theta^\circ, p^\circ) \cdot \left(\frac{\theta}{\theta^\circ}\right)^{1,75} \cdot \left(\frac{p}{p^\circ}\right) \quad (2.12)$$

Bei der Betrachtung eines Tagesverlaufs von $u_{st}^{H_2O}$ ergibt sich bei Temperaturen zwischen 10 und 30°C also eine wetterbedingte Schwankung der stomatären Leitfähigkeit von 13% im Sinne einer Zunahme der Leitfähigkeit bei Temperaturerhöhung. Die täglichen Druckschwankungen spielen dagegen eine untergeordnete Rolle. Im folgenden wird dieser Wettereinfluß auf $u_{st}^{H_2O}$ nicht explizit betrachtet.

Für die Transpiration ergibt sich also folgende Beziehung:

$$\begin{aligned} Tr &= u_g^{H_2O}(\nu, u_{St}^{H_2O}) \cdot (h_B \cdot \rho(\theta_B) - h_A \cdot \rho(\theta_A)) \\ &= u_g^{H_2O}(\nu, u_{St}^{H_2O}) \cdot f(\theta_A, \theta_B, h_A, h_B) \end{aligned} \quad (2.13)$$

wobei h_A und h_B für die relative Luftfeuchte und θ_A und θ_B für die Temperatur von Atmosphäre und Blatt stehen. Die externen, treibenden klimatischen Variablen sind also θ_A , ν und h_A . Die Größen $u_{St}^{H_2O}$, h_B und θ_B dagegen hängen vom Zustand der Pflanze ab. Hierbei gilt allerdings, daß $h_B \approx 1$, es sei denn die Pflanze steht unter extremem Wasserstreß.

Das Problem der Berechnung von $Tr(u_{St}^{H_2O})$ liegt nun darin, daß die den Wasserdampfdruck im Interzellularraum bestimmende Blattoberflächentemperatur über die Energiebilanz des Blattes selbst wieder von der Transpiration abhängt. Deshalb wird zunächst die Berechnung von θ_B aus den treibenden Wettervariablen und der Transpiration hergeleitet und anhand von Feldmessungen diskutiert. Unter Verwendung dieser Zusammenhänge wird im darauffolgenden Abschnitt $Tr(u_{St}^{H_2O})$ in verschiedenen Näherungen bestimmt, deren Qualität anhand von Feldmessungen verglichen wird.

2.2.1 Energiebilanz des Blattes

Zur Bestimmung der Energiebilanz des Blattes betrachtet man die Energieflüsse zwischen Blatt und Umgebung, die in der Strahlungswechselwirkung, dem Konvektionsfluß durch Wärmeleitung mit der umgebenden Luft und der Verdampfungswärme, die bei der Transpiration auftritt, bestehen.

Die langwellige vom Blatt absorbierte Strahlung wird von der Atmosphäre und vom Boden emittiert. Im allgemeinen stellt das mit der Emissivität ϵ korrigierte Stephan-Boltzmannsche Strahlungsgesetz für schwarze Körper mit der Temperatur θ eine gute Näherung für die Strahlungsleistung realer Quellen dar. Für den Boden (Index G) gilt dann:

$$I_G = \epsilon_G \cdot \sigma \cdot \theta_G^4 \quad (2.14)$$

mit der Stephan-Boltzmann Konstante $\sigma = 5,67 \cdot 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4}$. Im Falle der langwelligen atmosphärischen Strahlung stellt allerdings folgender empirisch gewonnener Zusammenhang eine bessere Näherung dar (Swinbank, 1963):

$$I_A = 1,22 \cdot \sigma \cdot \theta_A^4 - 171 \text{ Wm}^{-2} \quad (2.15)$$

Hier ist θ_A die Lufttemperatur in Bodennähe. Erklärt man diese Näherung im Sinne von (2.14), erhält man:

$$I_A = \left(1,22 - \frac{171 \text{ W m}^{-2}}{\sigma \cdot \theta_A^4} \right) \cdot \sigma \cdot \theta_A^4 = \varepsilon_A(\theta_A) \cdot \sigma \cdot \theta_A^4 \quad (2.16)$$

Hierin ist ε_A die temperaturabhängige Emissivität der Atmosphäre, welche auf den ebenfalls mit der Temperatur variierenden Wasserdampfgehalt zurückzuführen ist.

Im Bereich der kurzwelligeren Strahlung wirkt auf das Blatt die Summe aus direkter und diffuser, von der Atmosphäre gestreuter, Sonnenstrahlung, die Globalstrahlung I_S , sowie die vom Boden oder anderen Blättern reflektierte Sonnenstrahlung $r \cdot I_S$. Ist a der Absorptionskoeffizient des Blattes im kurzwelligen Bereich und berücksichtigt man, daß die langwellige Strahlung fast völlig absorbiert wird, sowie daß $\theta_G \approx \theta_A$ und $\varepsilon_G \approx 1$, erhält man näherungsweise für die vom Blatt absorbierte Strahlungsleistung Φ :

$$\Phi(\theta_A, I_S) = I_A + I_G + a \cdot (1 + r) \cdot I_S = 2,22 \cdot \sigma \cdot \theta_A^4 - 171 \text{ W m}^{-2} + a' \cdot I_S \quad (2.17)$$

mit $a' = a \cdot (1 + r)$. Für die vom Blatt emittierte langwellige Strahlung gilt $2 \cdot \varepsilon_B \cdot \sigma \cdot \theta_B^4$ mit $0,9 < \varepsilon_B < 1$.

Der Austausch von Wärme mit der umgebenden Luft wäre wegen deren geringer Wärmeleitfähigkeit im Sinne eines reinen Wärmeleitungsprozesses vernachlässigbar. Da es durch die Luftbewegung aber zu Verwirbelungen im Bereich des Blattes kommt, ist der Wärmefluß durch Konvektion wesentlich größer als die molekulare Wärmeleitung und kann nach *Gates (1980)* für Blätter von etwa 5 cm Breite und Länge in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit v und der Temperaturdifferenz zwischen Blatt und Umgebungsluft folgendermaßen berechnet werden:

$$I_C = k_C \cdot v^{1/2} \cdot (\theta_B - \theta_A); \quad k_C = 41 \text{ W m}^{-1,5} \text{ s}^{0,5} \text{ K}^{-1} \quad (2.18)$$

Der Energieverlust durch den latenten Wärmestrom beim Transpirationsprozess wird durch $L \cdot Tr$ beschrieben, wobei L im Allgemeinen eine Funktion der Temperatur ist, aber im Bereich der vorkommenden Blattemperaturen gut durch den konstanten Wert $L = 2,42 \cdot 10^6 \text{ J} \cdot \text{kg}^{-1}$, der Verdampfungswärme des Wassers unter Standardbedingungen, genähert werden kann (*Gates, 1980*).

Da die Relaxationszeit bis zur Einstellung der Gleichgewichtstemperatur des Blattes klein gegenüber den typischen Zeiten der Schwankungen der eben erläuterten Energieflüsse ist, kann man die Blattemperatur in quasistationärer Näherung berechnen. Damit erhält man die Bilanzgleichung für die Energieflüsse am Blatt, die man als implizite Gleichung für die Blattemperatur in Abhängigkeit von Lufttemperatur, Transpiration und Windgeschwindigkeit auffassen kann:

$$\Phi = 2 \cdot \epsilon_B u \cdot \sigma \cdot \theta_B^4 + 2 \cdot k_C \cdot v^{1/2} \cdot (\theta_B - \theta_A) + L \cdot Tr \quad (2.19)$$

Da die exakte Auflösung dieser Gleichung nach θ_B nicht möglich ist, allerdings die Differenzen $\Delta\theta = \theta_B - \theta_A$ immer klein gegenüber θ_A sind, wird der Term θ_B^4 bis zur ersten Ordnung entwickelt:

$$\theta_B^4 = (\theta_A + \Delta\theta)^4 \approx \theta_A^4 + 4 \cdot \theta_A^3 \cdot \Delta\theta \quad (2.20)$$

Diese Näherung wird in die Bilanzgleichung eingesetzt und die jetzt lineare Gleichung nach $\Delta\theta$ aufgelöst:

$$\Delta\theta(I_S, \theta_A, Tr, v) = \frac{\left\{ \Phi(\theta_A, I_S) - 2 \cdot \epsilon_B \cdot \sigma \cdot \theta_A^4 \right\} - L \cdot Tr}{2 \cdot k_C \cdot \sqrt{v} + 8 \cdot \epsilon_B \cdot \sigma \cdot \theta_A^3} \quad (2.21)$$

Man erkennt nun direkt, wann die Blattemperatur über bzw. unter der Atmosphären-temperatur liegt. Große Windgeschwindigkeiten verringern die Temperaturdifferenz zwischen Blatt und Umgebungsluft. Die Abhängigkeit der Blattemperatur von Tr und Φ ist (im Rahmen der Näherung, also für nicht zu große $\Delta\theta$) linear.

Zur Verifikation von Gleichung (2.21) für die Blattemperatur kann auf Gaswechsellmessungen mit Hilfe von Meßkammern, die jeweils einige Blätter einer Pflanze im Feld einschließen und die Messung von Transpiration, Globalstrahlung, Lufttemperatur und Blattemperatur erlauben, zurückgegriffen werden. Ein Gebläse in der Kammer sorgt für eine definierte Windgeschwindigkeit, so daß sämtliche Größen bekannt sind. Die folgenden Abbildungen vergleichen einige Messungen von *Schulze et al. (1972 b, 1970)* an Buchen im Solling und unterschiedlichen Pflanzen in der Negev-Wüste mit den Resultaten von Gleichung (2.21). In Abbildung 2.4 wird die Energiebilanz von Buchenblättern an zwei aufeinanderfolgenden Tagen im Juli betrachtet. Die Eingabegrößen für Gleichung (2.21), der Transpirationsfluß und die Globalstrahlung sind in den oberen beiden Abbildungen dargestellt, die Lufttemperatur findet sich in den unteren Abbildungen als punktierte Linie. In der mittleren Zeile wird der berechnete Blattemperaturverlauf mit dem gemessenen verglichen. Nach Angaben von *Schulze (1970)* wurde die Windgeschwindigkeit auf $v = 1.5$ m/s eingestellt. Für den effektiven Absorptionskoeffizient für kurzwellige Strahlung wurde $a' = 0,4$ und für die Emissivität $\epsilon_B = 0,9$ gewählt (*Gates, 1980*) gibt, abhängig von Spezies und Sonnenstand Werte für a zwischen 0,3 und 0,5 an). Die gute Übereinstimmung von berechneter und gemessener Blattemperatur zu Beginn und am Ende der Lichttage, wo die Globalstrahlung jeweils nahe 0 ist und nur geringe Transpiration auftritt, weist darauf hin, daß die Näherungen für das langwellige Strahlungsklima (Gleichungen (2.14) und (2.15))

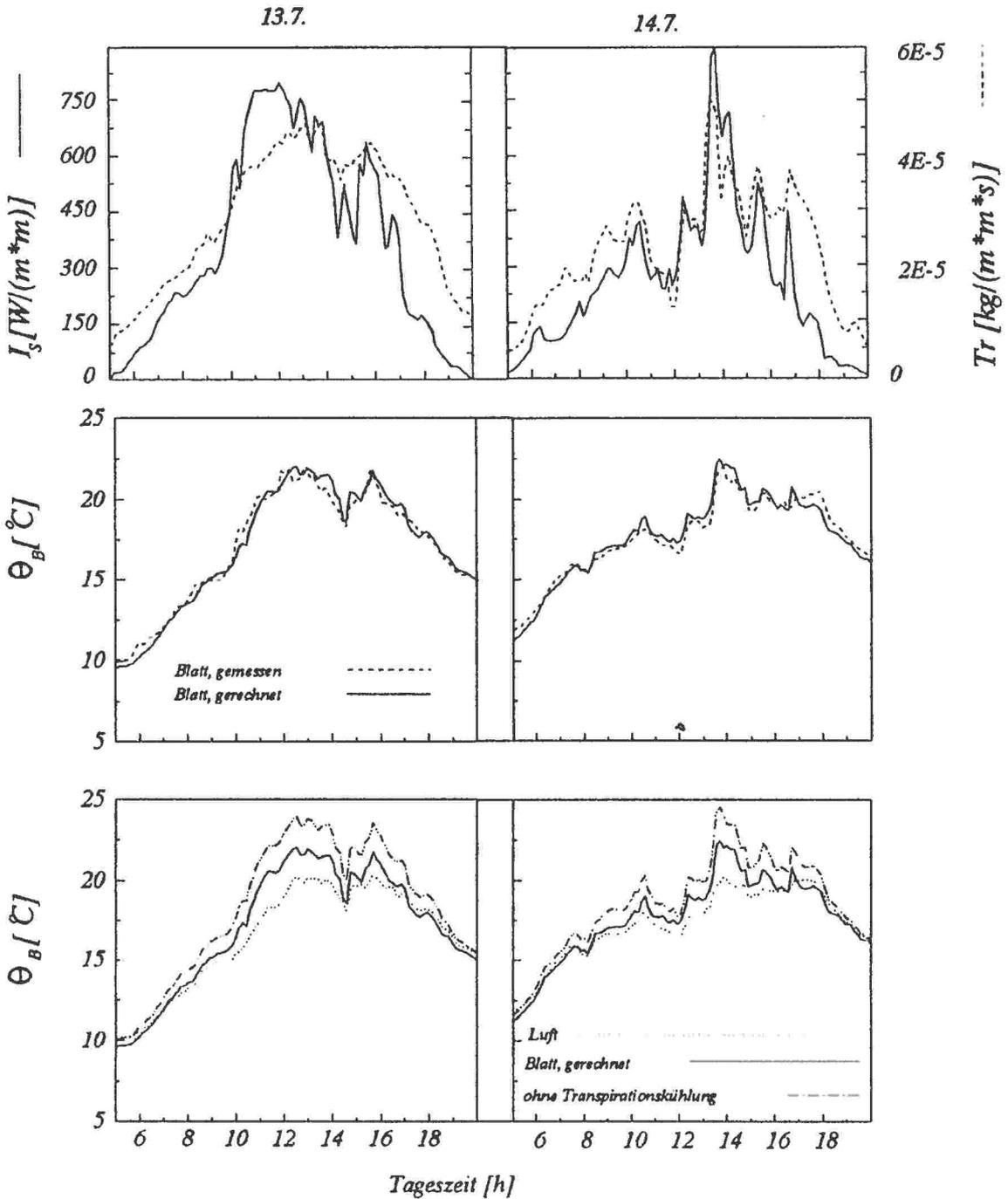


Abb. 2.4: Vergleich zweier gemessener Tagesverläufe der Blattertemperatur von *Fagus silvatica* (Sonnenblätter, nach Schulze 1970) mit den nach dem vorgestellten Modell in verschiedenen Näherungen berechneten Verläufen. Erste Zeile: treibende Wettervariablen.

hinreichend exakt sind. Während des Lichttages findet man dann eine gute Reproduktion des Verlaufs der gemessenen Blattertemperatur. Die Abweichungen können mit den Meßgenauigkeiten bei der Bestimmung der treibenden Größen erklärt werden, insbesondere

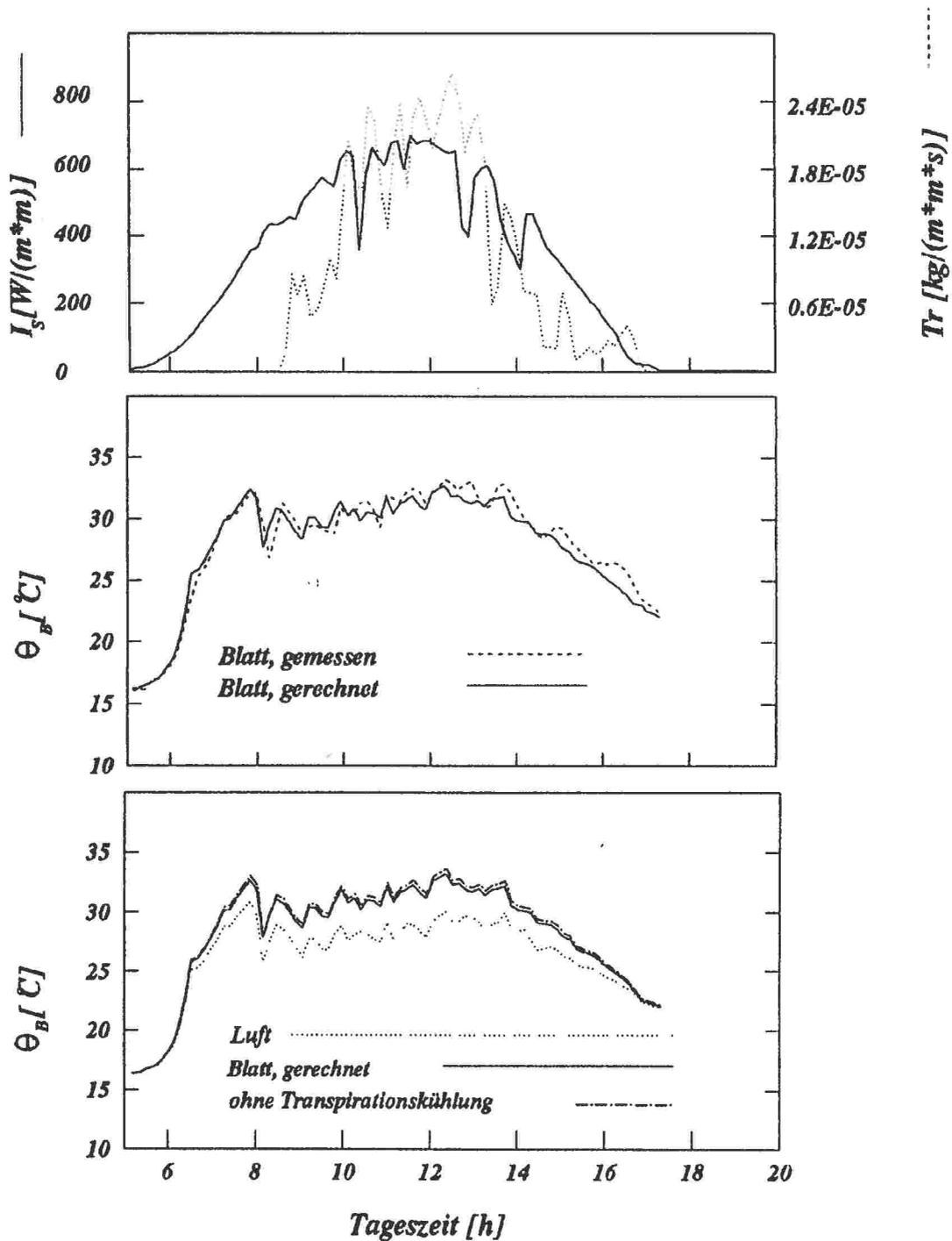


Abb. 2.5: Vergleich des gemessenen Tagesverlaufs der Blattemperatur von *Salsola inermis* (nach Schulze 1972b) mit den nach dem vorgestellten Modell in verschiedenen Näherungen berechneten Verläufen. Erste Zeile: treibende Wettervariablen.

bei der Berücksichtigung der unterschiedlichen Blattstellungen der in der Meßkammer befindlichen Blätter, nach der die Ausrichtung einer Photozelle im Sinne einer durchschnittlichen Expositionsrichtung vorgenommen wurde. Als Maß für die Güte der Repro-

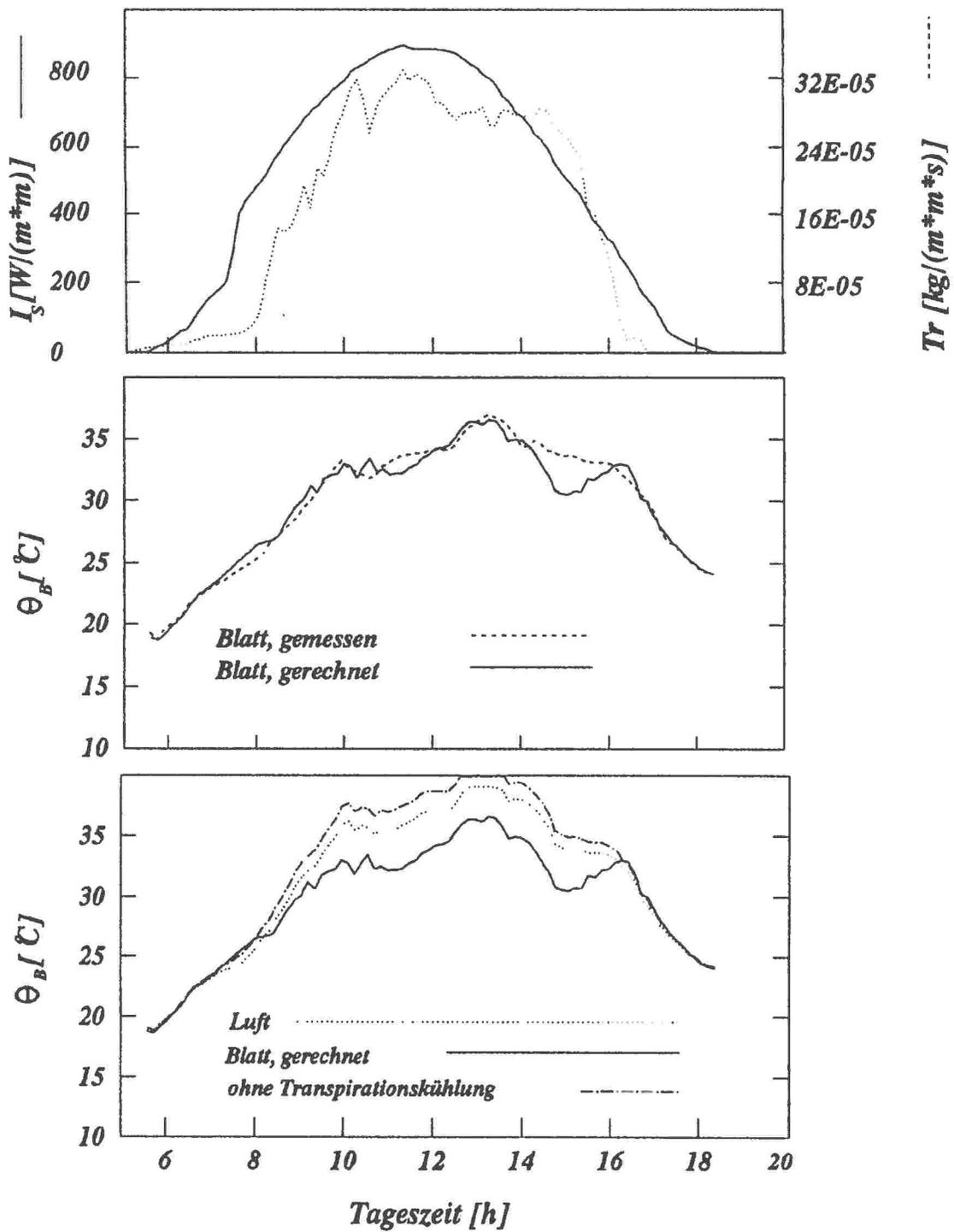


Abb. 2.6: Vergleich des gemessenen Tagesverlaufs der Blattemperatur von *Citrullus colocynthis* (nach Schulze 1972b) mit den nach dem vorgestellten Modell in verschiedenen Näherungen berechneten Verläufen. Erste Zeile: treibende Wettervariablen.

duktion der Meßwerte durch das Modell soll der Mittelwert der Absolutwerte des Fehlers verwendet werden:

$$|\Delta\theta_B|_{\phi} = \frac{1}{N} \cdot \sum_{i=1}^N \left| \theta_B^{gem}(t_i) - \theta_B^{cal}(t_i) \right| \quad (2.22)$$

wobei i die Messungen zu den Zeitpunkten t_i durchnummeriert mit $i = 1, \dots, N$. θ_B^{gem} und θ_B^{cal} steht für die gemessenen bzw. berechneten Blattemperaturen. Der Fehler beträgt hier $|\Delta\theta_B|_{\phi} = 0,38$ K.

Die unteren beiden Abbildungen ermöglichen den Vergleich der Lufttemperatur mit der Blattemperatur und zeigen, daß es zu Erwärmungen von bis zu 3 K während der Mittagszeit kommt. Um den Effekt zu illustrieren, den die Kühlung des Blattes durch die Transpiration hervorruft, wurde eine dritte Kurve eingezeichnet, die aus Gleichung (2.21) mit $Tr = 0$, also ohne Transpiration, berechnet wurde. Man sieht, daß in diesem Beispiel der Transpirationseffekt die maximale Aufheizung etwa halbiert.

Die Abbildungen 2.5 und 2.6 zeigen dieselben Größen für *Salsola inermis* (Salzkraut) und *Citrullus colocynthis* (Melone, bewässert). Die Messungen stammen aus der Negev-Wüste gegen Ende der Trockenzeit. Für a' wurden die Werte 0,5 bzw. 0,4 verwendet. Wie schon bei der Buche findet man auch hier eine gute Reproduktion der Blattemperaturverläufe mit Abweichungen von $|\Delta\theta_B|_{\phi} = 0,70$ K bzw. 0,69 K. In Abbildung 2.5 fällt auf, daß die geringe Transpiration hier nicht zu einer merklichen Kühlung des Blattes führt. Ganz im Gegensatz hierzu bewirkt die Transpiration von *Citrullus colocynthis* (Abbildung 2.6) ein Absinken der Blattemperatur unter die Umgebungstemperatur, was durch Gleichung (2.21) reproduziert wird.

2.2.2 Die Transpiration in Abhängigkeit von der stomatären Leitfähigkeit

Mit der Kenntnis der Abhängigkeit der Blattemperatur von Transpiration und treibenden Wettervariablen $\underline{w} = (I_S, \theta_A, h_A, v)$, $\theta_B = \theta_B(\underline{w}, Tr)$, wird Gleichung (2.13) zu einer impliziten Bestimmungsgleichung für Tr . Im folgenden wird diese Gleichung näherungsweise durch lineare bzw. quadratische Näherung des Terms $\rho(\theta_B)$ gelöst.

A) Lineare Näherung der Sättigungsdampfdichte

Entwickelt man $\rho(\theta_B)$ bis zur ersten Ordnung um θ_A erhält man

$$\rho(\theta_B) = (\theta_B - \theta_A) \cdot \left(\frac{\partial \rho}{\partial \theta} \right)_{\theta_A} + \rho(\theta_A) \quad (2.23)$$

Ersetzen von $\theta_B - \theta_A = \Delta\theta$ in Gleichung (2.23) durch Gleichung (2.21) führt auf

$$\rho(\theta_B) = \rho(\theta_A) + \frac{s}{\alpha} \cdot (\phi - L \cdot Tr) \quad (2.24)$$

mit: $s = \left(\frac{\partial \rho}{\partial \theta} \right)_{\theta_A}$, $\alpha = 2 \cdot k_C \cdot \sqrt{v} + 8 \cdot \epsilon_B \cdot \sigma \cdot \theta_A^3$ und $\phi = \Phi - 2 \cdot \epsilon_B \cdot \sigma \cdot \theta_A^4$

Nach Einsetzen von von Gl. (2.24) in Gl. (2.13) und Auflösen der jetzt linearen Gleichung nach Tr erhält man:

$$\begin{aligned} Tr(u_g^{H_2O}, w) &= \frac{u_g^{H_2O}}{1 + s \cdot \frac{L}{\alpha} \cdot u_g^{H_2O}} \cdot \left\{ \left[\rho(\theta_A) + s \cdot \frac{\phi}{\alpha} \right] - h_A \cdot \rho(\theta_A) \right\} \\ &= \frac{u_g^{H_2O}}{1 + s \cdot \frac{L}{\alpha} \cdot u_g^{H_2O}} \cdot g'(w) \end{aligned} \quad (2.25)$$

Betrachtet man die nun explizite Abhängigkeit der Transpiration von der Diffusionsleitfähigkeit der eben hergeleiteten Gleichung, zeigt sich der erwartete Effekt der Blattemperaturrückkopplung. Die Transpiration steigt nicht mehr linear, sondern zunehmend langsamer mit steigender Leitfähigkeit an, dem Rückkopplungsweg folgend: erhöhte Leitfähigkeit → erhöhte Transpiration → erniedrigte Blattemperatur → erniedrigter Dampfdruck im Blatt → geringerer Anstieg der Transpiration. Ein analoges Modell für die Evapotranspiration eines Bestandes wurde von *Monteith (1965)* entwickelt.

Gleichung (2.25) sollte im Falle vernachlässigbarer Kühlung in Gleichung (2.13) übergehen. Realisiert man diesen Fall durch $L \rightarrow 0$ in Gleichung (2.25), wird der Nenner des Bruches vor der geschweiften Klammer 1, und die Summe in der eckigen Klammer entspricht gerade $\rho(\theta_B)$ für linearisiertes ρ und einer nur von Strahlungsgleichgewicht und Konvektion abhängigen Blattemperatur.

Setzt man nun Gleichung (2.25) in Gleichung (2.21) ein, erhält man die Abhängigkeit der Blattemperatur von der stomatären Leitfähigkeit und den Klimavariablen:

$$\theta_B(u_g^{H_2O}, w) = \theta_A + \frac{\phi(w)}{\alpha(w)} - L \cdot g'(w) \cdot \frac{u_g^{H_2O}}{\alpha(w) + L \cdot s(w) \cdot u_g^{H_2O}} \quad (2.26)$$

Wie zu erwarten, verschwindet die Abhängigkeit der Blattemperatur von der stomatären Leitfähigkeit bei kleinen Wasserdampfdefiziten $g'(w)$, da dann nur geringe Transpi-

rationsflüsse auftreten. Betrachtet man die Änderung der Blattemperatur mit der Änderung der Leitfähigkeit:

$$\frac{d\theta_B}{d u_g^{H_2O}} = \frac{-L \cdot g' \cdot \alpha}{(\alpha + s \cdot L \cdot u_g^{H_2O})^2} \quad (2.27)$$

stellt man einen mit steigendem $u_g^{H_2O}$ geringer werdenden Einfluß auf Blattemperaturänderungen fest.

B) Quadratische Näherung der Sättigungsdampfdichte

Im Bereich zwischen 0°C und 50°C läßt sich die Sättigungsdampfdichte gut durch folgendes quadratisches Polynom parametrisieren:

$$\rho(\theta) = a \cdot \theta^2 + b \cdot \theta + c \quad (2.28)$$

mit:

$$a = 3,00 \cdot 10^{-5} \text{ kg}^{-3} \text{ K}^{-2}$$

$$b = -1,64 \cdot 10^{-2} \text{ kg m}^{-3} \text{ K}^{-1}$$

$$c = 2,26 \text{ kg m}^{-3}$$

Im Anhang B wird die verwendete Parametrisierung mit Meßwerten verglichen. Benutzt man diese Gleichung zur Bestimmung der Sättigungsdampfdichte im Blatt, erhält man wegen der linearen Abhängigkeit der Blattemperatur von der Transpiration für $\rho(\theta_B)$ einen quadratischen Ausdruck in Tr. Einsetzen in Gleichung (2.13) führt auf eine quadratische Gleichung für Tr mit folgender Lösung:

$$Tr = -\frac{A}{2} - \sqrt{\frac{A^2}{4} - B} \quad (2.29)$$

$$A = \frac{2 a \eta + b}{a \beta} - \frac{1}{a \beta^2 \cdot u_g^{H_2O}};$$

mit

$$B = \frac{c + b \eta + a \eta^2 - h_A \cdot \rho(\theta_A)}{a \beta^2}$$

und

$$\eta = \theta_A + \frac{\phi}{\alpha}; \quad \beta = \frac{-L}{\alpha}.$$

Die Lösung mit dem negativen Vorzeichen vor der Wurzel ist zu wählen, da sonst so extrem große Transpirationen herauskämen, daß die Blattemperatur physikalisch unsinnige Werte annähme (negative Werte in Grad Kelvin). Aus dieser Näherung, die jetzt auch für größere Temperaturunterschiede zwischen Umgebungsluft und Blatt gültig ist, kann man

entnehmen, daß auch mit beliebig großen Leitfähigkeiten eine maximale Transpiration nicht überschritten werden kann.

Gleichung (2.29) gibt nun die Transpiration in Abhängigkeit von der Gesamtleitfähigkeit für den Transpirationsstrom wieder. Diese Leitfähigkeit wird durch die aktiv von der Pflanze regelbare stomatäre Leitfähigkeit $u_{St}^{H_2O}$ und der von der Windgeschwindigkeit v abhängenden Leitfähigkeit der Grenzschicht zwischen Blatt und Atmosphäre, $u_A^{H_2O}$, bestimmt. Für $u_A^{H_2O}$ gilt folgende Gleichung (Gates, 1980):

$$u_A^{H_2O} = \frac{\sqrt{v}}{k_2} \quad k_2 = 45\sqrt{s/m} \quad (\text{Blattdimension} \approx 0,05 \text{ m}) \quad (2.30)$$

Gibt man die stomatäre Leitfähigkeit im Bezug auf die Diffusion von CO_2 an, erhält man:

$$u_g^{H_2O} (u_{St}^{CO_2}, v) = \frac{\sqrt{v} \cdot u_{St}^{CO_2}}{0,63 \cdot \sqrt{v} + k_2 \cdot u_{St}^{CO_2}} \quad (2.31)$$

Die Abbildung 2.7 zeigt den Zusammenhang zwischen stomatärer Leitfähigkeit für CO_2 und der Gesamtleitfähigkeit gegenüber Wasserdampf für verschiedene Windgeschwindigkeiten. Für große Werte von v , also turbulenter Durchmischung der Grenzschicht

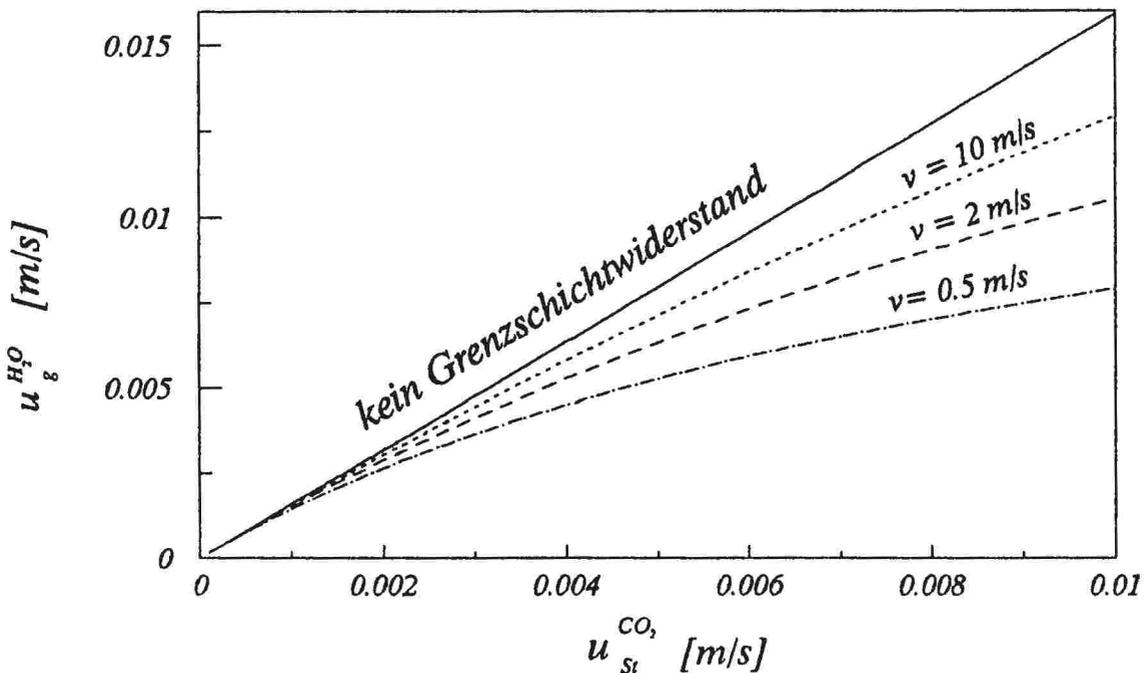


Abb. 2.7: Abhängigkeit der Leitfähigkeit gegenüber Wasserdampf von der stomatären Leitfähigkeit und der Windgeschwindigkeit.

bis zur Blattoberfläche, geht $u_g^{H_2O}$ in $1,59 \cdot u_{St}^{CO_2}$ über. Setzt man Gleichung (2.31) in Gleichung (2.29) ein, erhält man als Endergebnis die Transpiration in Abhängigkeit von der aktiv regulierten stomatären Leitfähigkeit u_{St} und dem Satz von treibenden klimatischen Variablen $\{\theta_A, h_A, I_S, v\} \cdot u_g^{H_2O}$ kommt in Gleichung (2.29) nur im Term A vor, für den nun gilt

$$A = \frac{2 a \eta + b}{a \beta} - \frac{0,63 \cdot \sqrt{v} + k_2 \cdot u_{St}^{CO_2}}{a \beta^2 \cdot \sqrt{v} \cdot u_{St}^{CO_2}} \quad (2.32)$$

Abbildung 2.8 zeigt die aus (2.29) und (2.30) berechneten Transpirationswerte in Abhängigkeit von der stomatären Leitfähigkeit für konstante Werte von $\theta_A = 20^\circ\text{C}$, $v = 1$ m/s und $h_A = 0,5$. Es sind die Ergebnisse für unterschiedliche Werte absorbiertes Strahlung dargestellt (durchgezogene Kurven, I_S -Werte von unten nach oben: 0, 200, 400, 600, 800 und 1000 W/m^2).

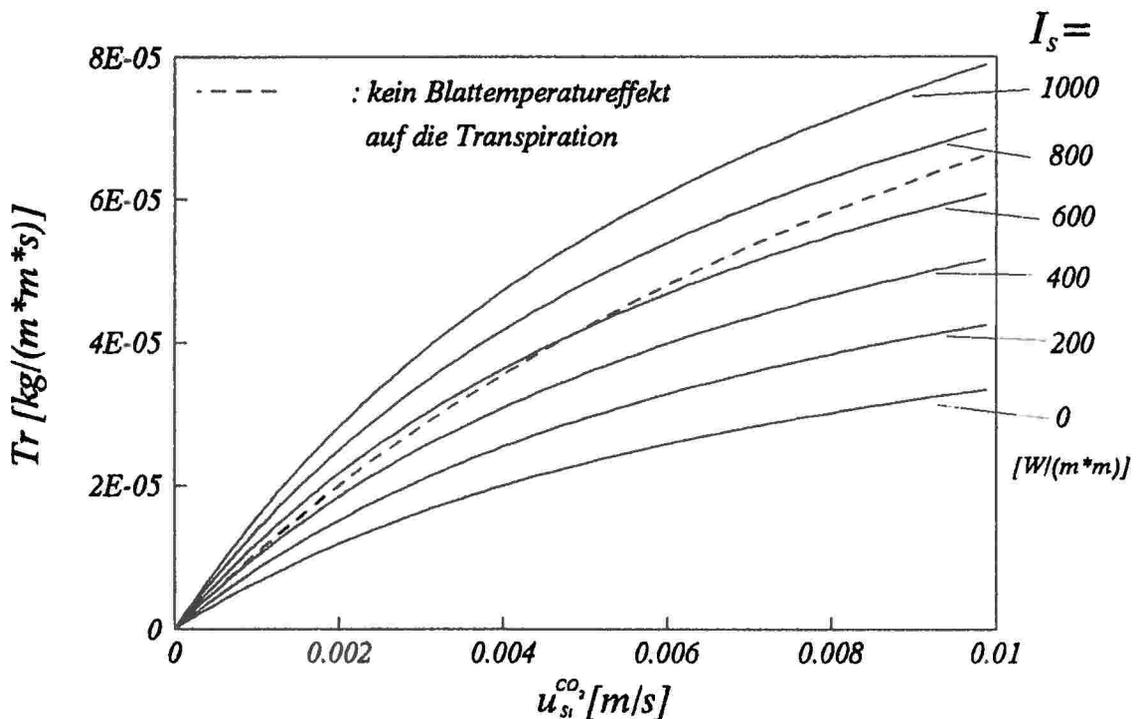


Abb. 2.8: Abhängigkeit der Transpiration von der stomatären Leitfähigkeit. Durchgezogene Linien: Verhalten für unterschiedliche Einstrahlungen bei Berücksichtigung des Einflusses der Transpiration auf die Blattemperatur. Gestricheltete Linie: Blattemperatureinfluss wird vernachlässigt.

Man stellt die erwartete Verschiebung der Transpiration mit der absorbierten Lichtenergie fest, die auf die Dampfdruckänderung im Interzellularraum aufgrund erhöhter oder erniedrigter Blattemperatur zurückzuführen ist.

Die steilere, gestrichelte Kurve zeigt die Transpiration ohne Berücksichtigung der Rückwirkung der Blattemperatur ($\theta_B = \text{const} = 21,7^\circ\text{C}$). Dieser Zusammenhang ist wegen des endlichen und konstanten Grenzschichtwiderstandanteils nicht exakt linear.

Abbildung 2.9 zeigt die zu Abbildung 2.8 korrespondierenden Blattemperaturen, wie sie bei bekanntem Tr aus Gleichung (2.21) zu berechnen sind. Sehr deutlich ist der Abkühlungseffekt der Transpiration auf durch hohe Strahlungsabsorption aufgeheizte Blätter zu sehen.

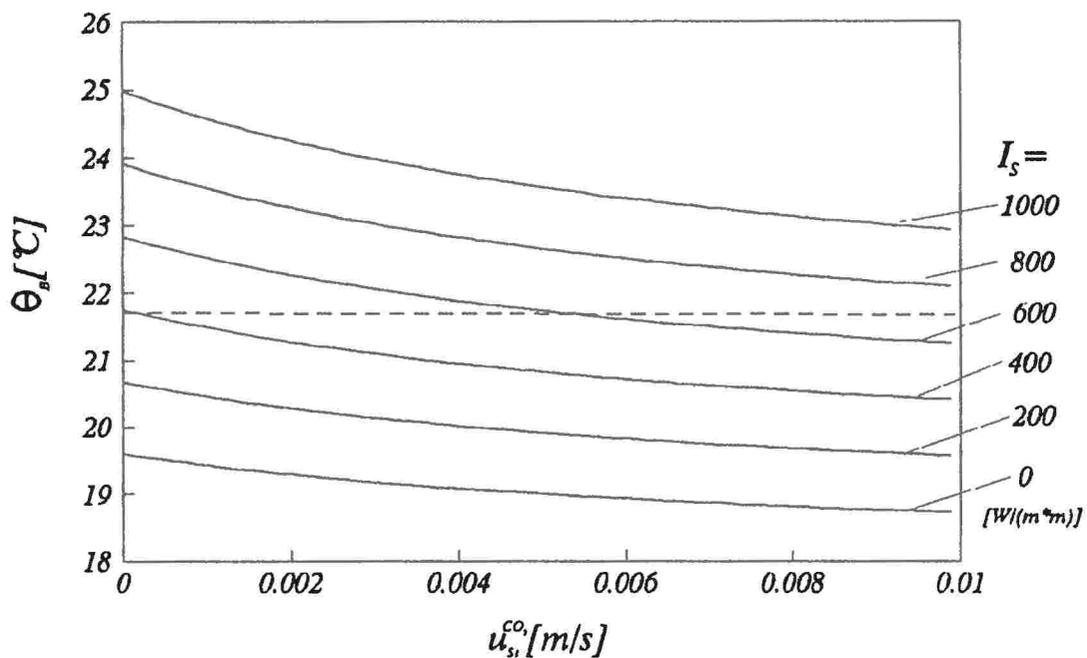


Abb. 2.9: Abhängigkeit der Blattemperatur von der stomatären Leitfähigkeit bei verschiedenen Einstrahlungen. Die Kurven korrespondieren zu denen in Abb. 2.8

C) Beschränkung auf die Berücksichtigung von Strahlungsbilanz und Konvektion

Im Hinblick auf die spätere Anwendung im Rahmen des Optimierungskonzepts ist noch eine dritte Näherung für die Berechnung der Transpiration von Interesse. Hier berücksichtigt man zwar die Variation der Blattemperatur aufgrund der Strahlungsbilanz, betrachtet aber den Effekt der Kühlung durch die Transpiration nicht, also θ_B

$= \theta_B(\underline{w}) = \theta_A + \phi (I_S, \theta_A) / \alpha(\theta_A, v)$. Der Einfluß dieser Näherung auf die Blattertemperaturberechnung wurde in 2.2.1 diskutiert. Der Vorteil dieser Näherung liegt darin, daß die Transpiration eine lineare Funktion von $u_g^{H_2O}$, und damit der aktiv von der Pflanze geregelten Größe bleibt, und dennoch Blattertemperatureinflüsse berücksichtigt sind:

$$Tr(u_g^{H_2O}, \underline{w}) = u_g^{H_2O}(v, u_{St}^{H_2O}) \cdot g'(\underline{w}); \quad g'(\underline{w}) = \left(\rho[\theta_B(\underline{w})] - h_A \cdot \rho(\theta_A) \right) \quad (2.33)$$

2.2.3 Bestimmung der stomatären Leitfähigkeit aus experimentellen Daten und Test der Transpirationsnäherungen

Um die oben hergeleiteten Transpirationsformeln zu testen, soll wieder auf die schon diskutierten Messungen zurückgegriffen werden. Aus den in den Abbildungen 2.4, 2.5 und 2.6 dargestellten gemessenen Verläufen von θ_A , θ_B und h_A kann mit Hilfe der Gleichungen (2.13) und (2.28) der Verlauf von $u_g^{CO_2}$ bestimmt werden:

$$u_g^{CO_2} = 0,63 \cdot \frac{Tr}{\rho(\theta_B) - h_A \cdot \rho(\theta_A)} \quad (2.34)$$

Mit den so gewonnenen $u_g^{CO_2}$ -Verläufen kann man nun in die Gleichungen (2.29), (2.25) und (2.33) eingehen und die berechneten mit den gemessenen Transpirationswerten vergleichen. Die Abbildungen 2.10, 2.11 und 2.12 zeigen in der oberen Zeile jeweils die aus Gleichung (2.34) gewonnenen $u_g^{CO_2}$ -Werte zusammen mit dem Verlauf des aus den gemessenen Werten bestimmten Wasserdampfdefizits $f(\underline{w})$. In der mittleren Zeile findet sich der Vergleich zwischen mit gemessener und nach Gleichung (2.29) berechneter Transpiration. Die unteren Abbildungen schließlich enthalten die Ergebnisse der drei verschiedenen, oben entwickelten Transpirationsmodelle. Die folgende Tabelle gibt die Abweichungen der Modellergebnisse von den Messungen wieder. Der Fehler ist für die Rechnungen, in denen die Transpiration berücksichtigt wurde, kleiner als 4% der jeweils maximal gemessenen Transpiration, Tr_{max}^{cal} .

Feldexperiment/ Spezies	$ \Delta Tr _{\emptyset};$	$ \Delta Tr _{\emptyset};$	$ \Delta Tr _{\emptyset};$	Tr_{max}^{cal}
	Gl. (2.29)	Gl. (2.25)	Gl. (2.33)	
	[$kgm^{-2}s^{-1}$]	[$kgm^{-2}s^{-1}$]	[$kgm^{-2}s^{-1}$]	[$kgm^{-2}s^{-1}$]
Fagus silvatica, 2d	$2,1 \cdot 10^{-6}$	$2,1 \cdot 10^{-6}$	$4,4 \cdot 10^{-6}$	$5,1 \cdot 10^{-5}$
Salsola inermis	$4,8 \cdot 10^{-7}$	$5,0 \cdot 10^{-7}$	$5,0 \cdot 10^{-7}$	$2,4 \cdot 10^{-5}$
Citrullus colocynthis	$1,1 \cdot 10^{-5}$	$1,3 \cdot 10^{-5}$	$5,0 \cdot 10^{-5}$	$33,6 \cdot 10^{-5}$

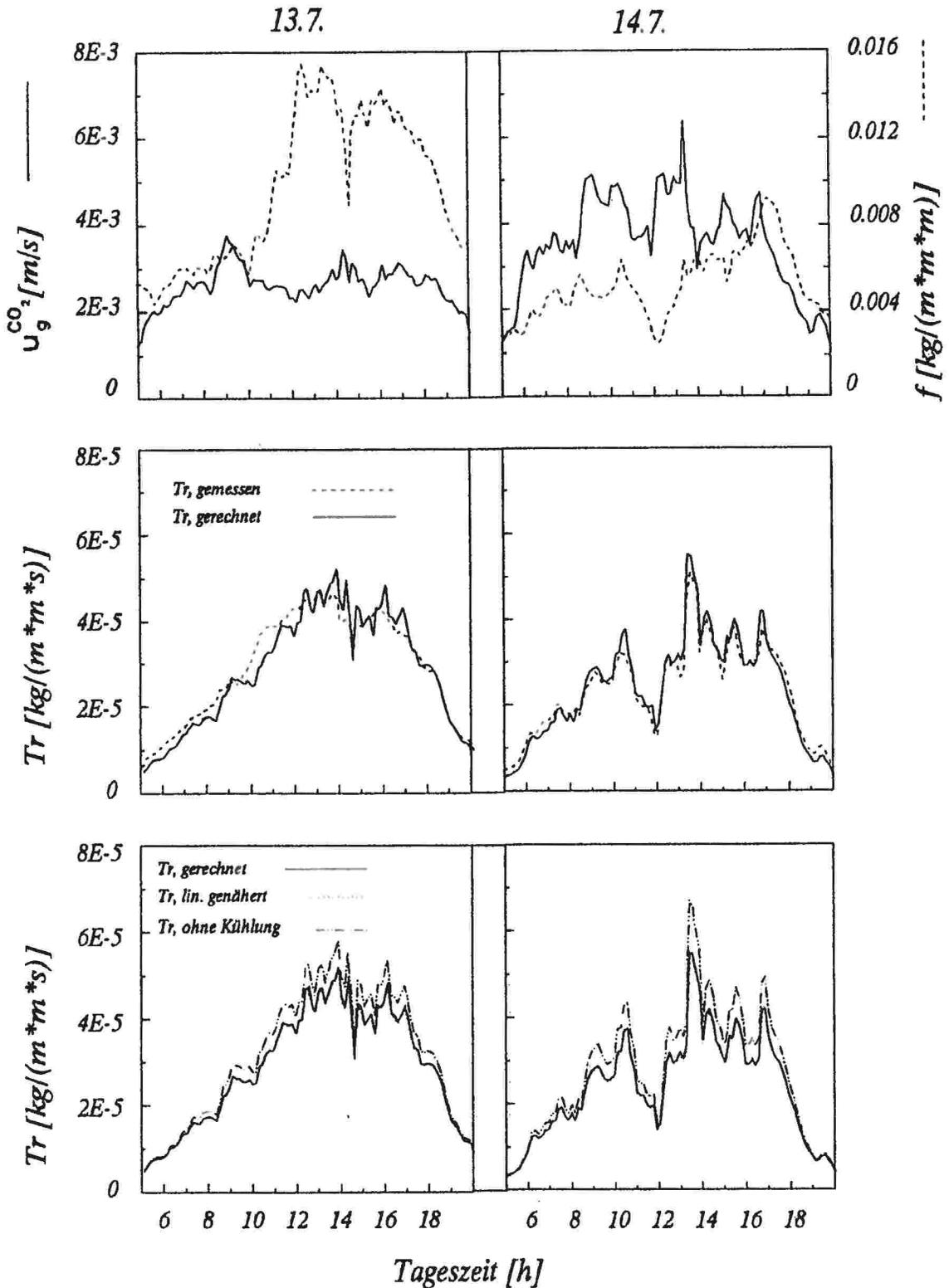


Abb. 2.10: Vergleich des gemessenen Tagesverlaufs der Transpiration (gleiches Experiment wie in Abb. 2.4) mit den in verschiedenen Näherungen berechneten Modellergebnissen. Erste Zeile: treibende Variablen. Zu den Verläufen von Einstrahlung und Lufttemperatur siehe Abb. 2.4. Mittlere und untere Zeile: berechnete Transpirationsverläufe und Meßwerte.

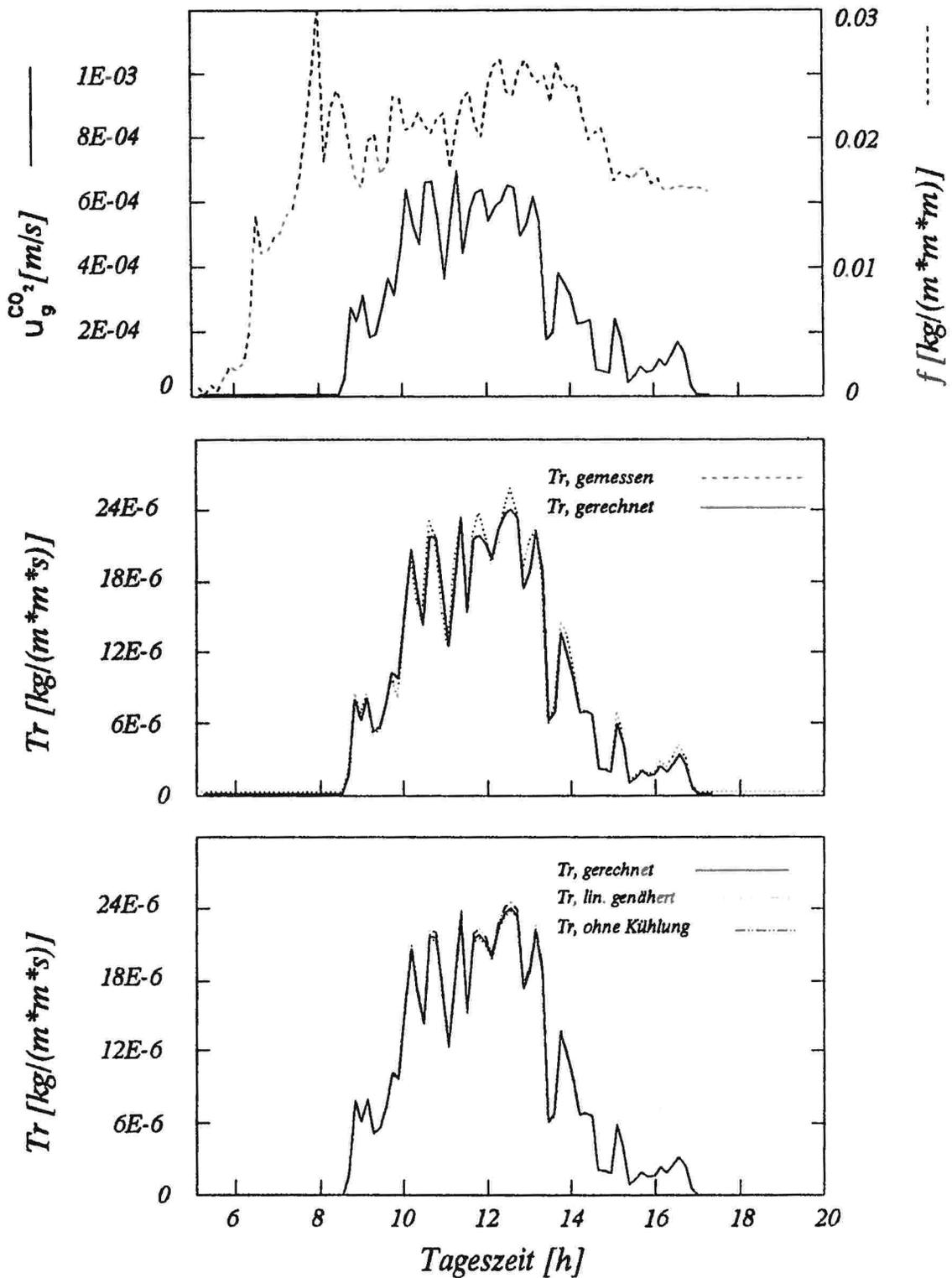


Abb. 2.11: Vergleich des gemessenen Tagesverlaufs der Transpiration (gleiches Experiment wie in Abb. 2.5) mit den in verschiedenen Näherungen berechneten Modellergebnissen. Erste Zeile: treibende Variablen. Zu den Verläufen von Einstrahlung und Lufttemperatur siehe Abb. 2.5. Mittlere und untere Zeile: berechnete Transpirationsverläufe und Meßwerte.

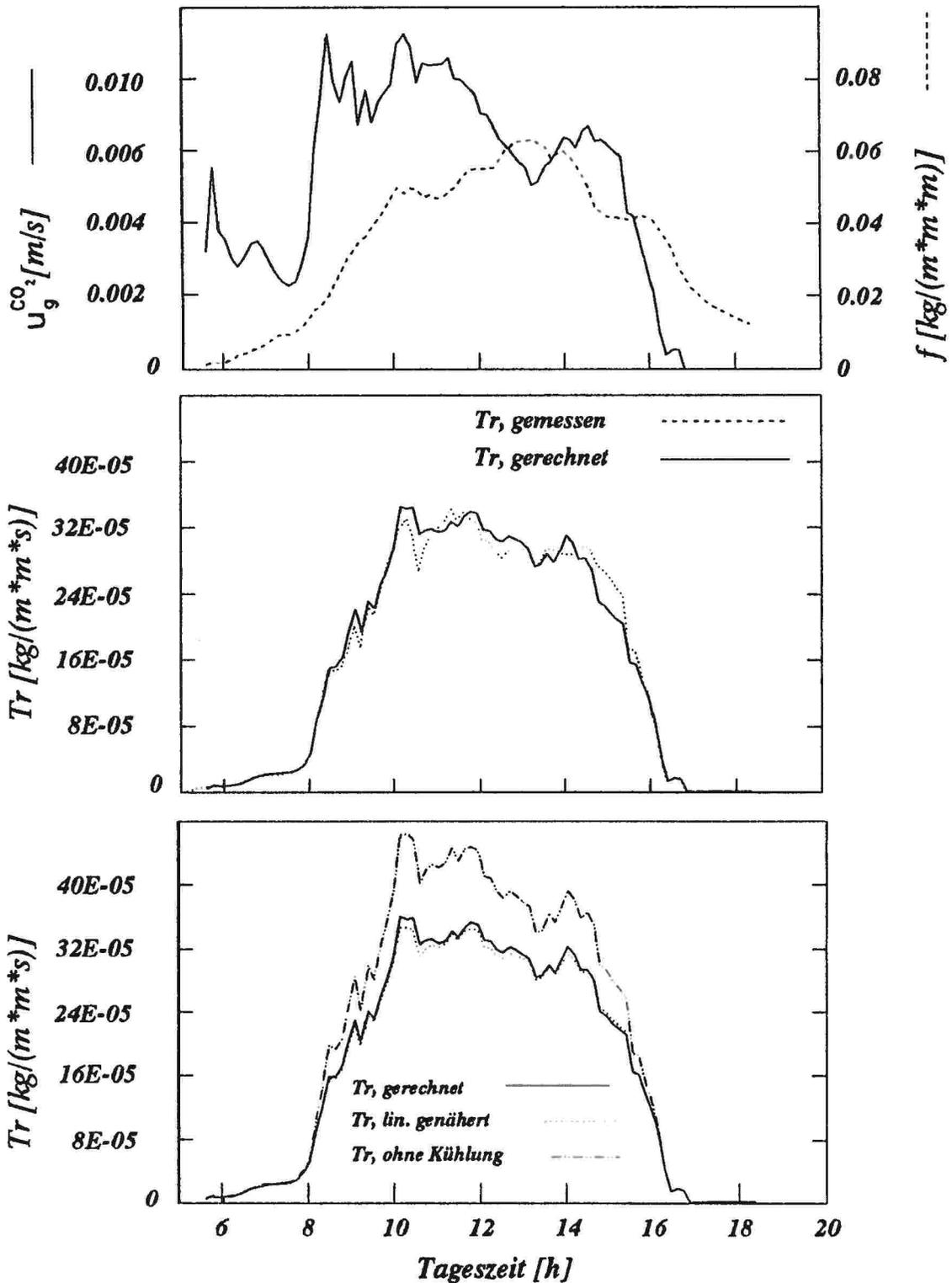


Abb. 2.12: Vergleich des gemessenen Tagesverlaufs der Transpiration (gleiches Experiment wie in Abb. 2.6) mit den in verschiedenen Näherungen berechneten Modellergebnissen. Erste Zeile: treibende Variablen. Zu den Verläufen von Einstrahlung und Lufttemperatur siehe Abb. 2.6. Mittlere und untere Zeile: berechnete Transpirationsverläufe und Meßwerte.

Man erkennt, daß ein merklicher Unterschied zwischen der Transpirationsberechnung mit linearer und quadratischer Näherung für $\rho(\theta)$ nur im Fall von *Citrullus colocynthis* (Melone) auftritt, die durch starke Transpirationskühlung die Blattertemperatur unter die Umgebungstemperatur absenkt. Entsprechend führt bei diesem Experiment die Vernachlässigung der Kühlung zur größten Überschätzung der Transpiration. Bei kleinen absoluten Transpirationsraten, wie sie *Salsola inermis* (Salzkraut) aufweist, spielt der latente Wärmestrom dagegen keine wesentliche Rolle bei der Transpirationsberechnung.

2.3 Modellierung der CO₂-Assimilation

Im Rahmen der hier durchgeführten Untersuchung wird ein Modell der Netto-CO₂-Assimilation eines Blattes benötigt, das einerseits den Einfluß der stomatären Leitfähigkeit explizit berücksichtigt, andererseits mit den Wettervariablen als explizit treibenden Größen auskommt. So sind etwa Modelle in der Tradition von *Monsi und Saeki (1953)*, die die Assimilationsrate des einzelnen Blattes rein phänomenologisch von den Wettervariablen abhängig machen, wegen der fehlenden Abhängigkeit vom stomatären Widerstand nicht geeignet. Aber auch Modelle, die biochemische Meßgrößen in ihrem zeitlichen Verlauf benötigen, sollen hier nicht betrachtet werden.

2.3.1 Die Abhängigkeit der Assimilation von der stomatären Leitfähigkeit

Eine einfache Formulierung der Assimilation, die die stomatäre Leitfähigkeit aufgrund einer Mechanismusvorstellung berücksichtigt, stammt von *Lommen et al. (1971)*. In Abbildung 2.13, linke Seite, wird das diesem Modell zugrunde liegende Schema des diffusiven Kohlenstofftransports zum Chloroplasten dargestellt. Hierin ist C_a die CO₂-Konzentration außerhalb des Blattes, C_i die CO₂-Konzentration im Interzellularraum, C_p die CO₂-Konzentration am Ort der CO₂-Fixierung und C_r die CO₂-Konzentration am Ort der Dunkelatmung (Mitochondrien). Der Diffusionswiderstand $u_{Si}^{CO_2}$ regelt den CO₂-Fluß F_d zwischen Atmosphäre und Interzellularraum. r_1 und r_2 stellen effektive Widerstände für die Diffusion zwischen Interzellularraum und dem Ort der CO₂-Fixierung im Chloroplasten bzw. dem Ort der Respiration dar. Der Widerstand r_3 berücksichtigt den zellinternen CO₂-Transport. Die CO₂-Flüsse der Photosynthese und der Respiration sind mit F_p und F_r bezeichnet. Auf der rechten Seite der Abbildung befindet sich ein vereinfachtes Schema, das für die vorliegende Untersuchung eine angemessene Näherung darstellt. Da im Rahmen der Optimierungsbetrachtung nur Aussagen zum Verlauf der Stomasteuerung während des Lichttages sinnvoll sind, braucht man den Einfluß der Dunkelatmung, die hier weitgehend unterdrückt ist, nicht zu berücksichtigen (*Irvine, 1970*). Wird in einer ersten Näherung der Effekt der Lichtatmung durch eine verminderte effektive Photosyntheserate beschrieben,

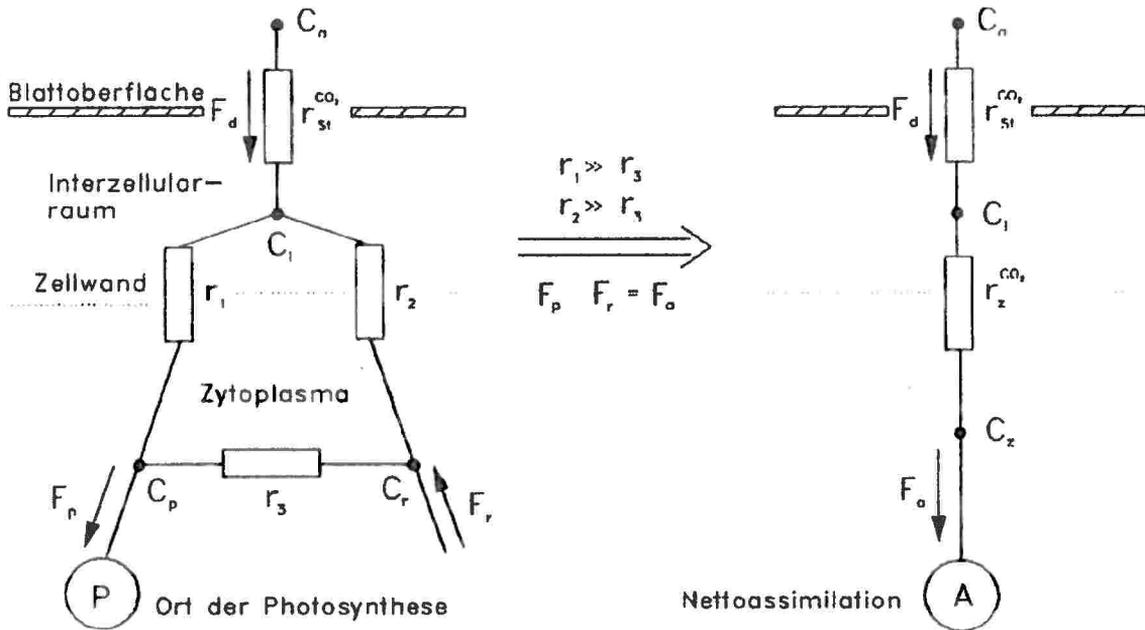


Abb. 2.13: Detailliertes (linke Seite) und vereinfachtes (rechte Seite) Flußdiagramm für die CO₂-Assimilation (nach Gates, 1980)

kann man den Transport zum Chloroplasten mit der Gesamtleitfähigkeit $u_g^{CO_2}$ zwischen der CO₂-Konzentration außerhalb des Blattes, C_a , und der Konzentration am Chloroplasten, C_z , beschreiben.

Für den diffusiven Transport soll also gelten:

$$F_d = u_g^{CO_2} \cdot (C_a - C_z); \quad u_g^{CO_2} = \frac{1}{r_g^{CO_2} + r_z^{CO_2}} \quad (2.35)$$

Für die Nettophotosynthese in Abhängigkeit von der Konzentration am Chloroplasten nahmen *Lommen et al.* eine Michaelis-Menten-Kinetik an:

$$F_a = \frac{P_m}{1 + \frac{K}{C_z}} \quad (2.36)$$

mit der vom einfallenden photosynthetisch aktiven Licht, I_{PAR} , und der Blattemperatur abhängigen maximalen Assimilation P_m und der Michaelis-Menten-Konstanten K . Die maximale Assimilation P_m bei optimalen klimatischen Verhältnissen sei P_m^S , $P_m \leq P_m^S$.

Mit Hilfe der Gleichgewichtsannahme $F_a = F_d$ kann nun C_z eliminiert werden und die Nettoassimilationsrate A ($A = F_a$ unter Gleichgewichtsbedingungen) bestimmt werden:

$$A(u_G^{CO_2}) = \frac{1}{2} (P_m + u_G^{CO_2} [K + C_a]) - \sqrt{\frac{1}{4} (P_m + u_G^{CO_2} [K + C_a])^2 - u_G^{CO_2} C_a P_m} \quad (2.37)$$

Im Rahmen der Gleichgewichtsbetrachtung beschreibt Abbildung 2.14 die Abhängigkeit der Nettoassimilation von der Gesamtleitfähigkeit $u_G^{CO_2}$ in diesem einfachen diffusiv-reaktiven System. Auf der Ordinate ist die Konzentration am Chloroplasten, C_z , aufgetragen. Die verschieden steil abfallenden Geraden charakterisieren die Abhängigkeit des diffusiven Flusses F_d von C_z für verschiedene Leitfähigkeiten u . Die Schar der ansteigenden Sättigungskurven (gestrichelt) stellt $F_a(C_z)$ für verschiedene Parameter $p_m \leq p_m^s$ und konstantes $K = 0,2 \cdot C_a$ dar. Der jeweilige Schnittpunkt (schwarze Punkte) gibt den sich einstellenden Gleichgewichtsfluß an. Die punktierte Fläche gibt den Bereich der Werte (C_z , A) an, die unter der Annahme einer maximal und minimal möglichen Gesamtleitfähigkeit, u_{min} und u_{max} , bei Berücksichtigung des Diffusionsflusses allein angenommen werden könnten. Die Seitenlängen der schraffierten Flächen geben für die verschiedenen P_m -Werte die maximalen Variationen der Assimilation, ΔA , und der Innenkonzentration, ΔC_z , an, die durch Veränderung des stomatären Widerstands u , $u_{min} \leq u \leq u_{max}$, zu erreichen sind. Man erkennt, daß die Regelmöglichkeit der Assimilation bei kleiner werdenden P_m -Werten

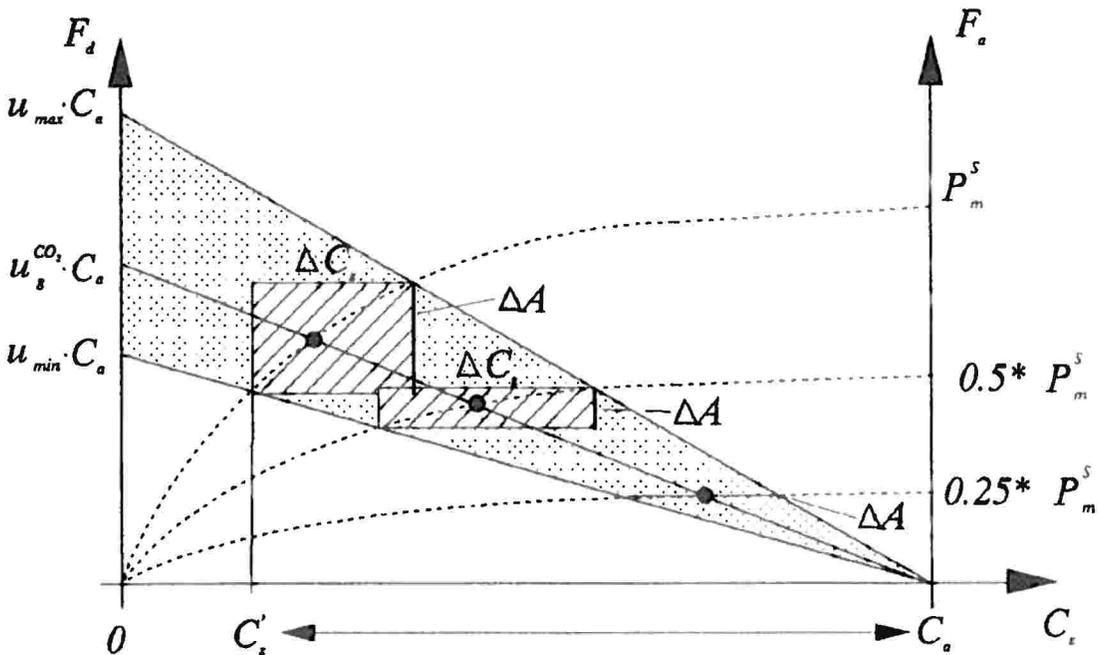


Abb. 2.14: Abhängigkeit des diffusiven Flusses (linke Abszisse, durchgezogene Linien) und der Assimilationsrate (rechte Abszisse, gestrichelte Linien) von der CO_2 -Konzentration am Ort der Photosynthese.

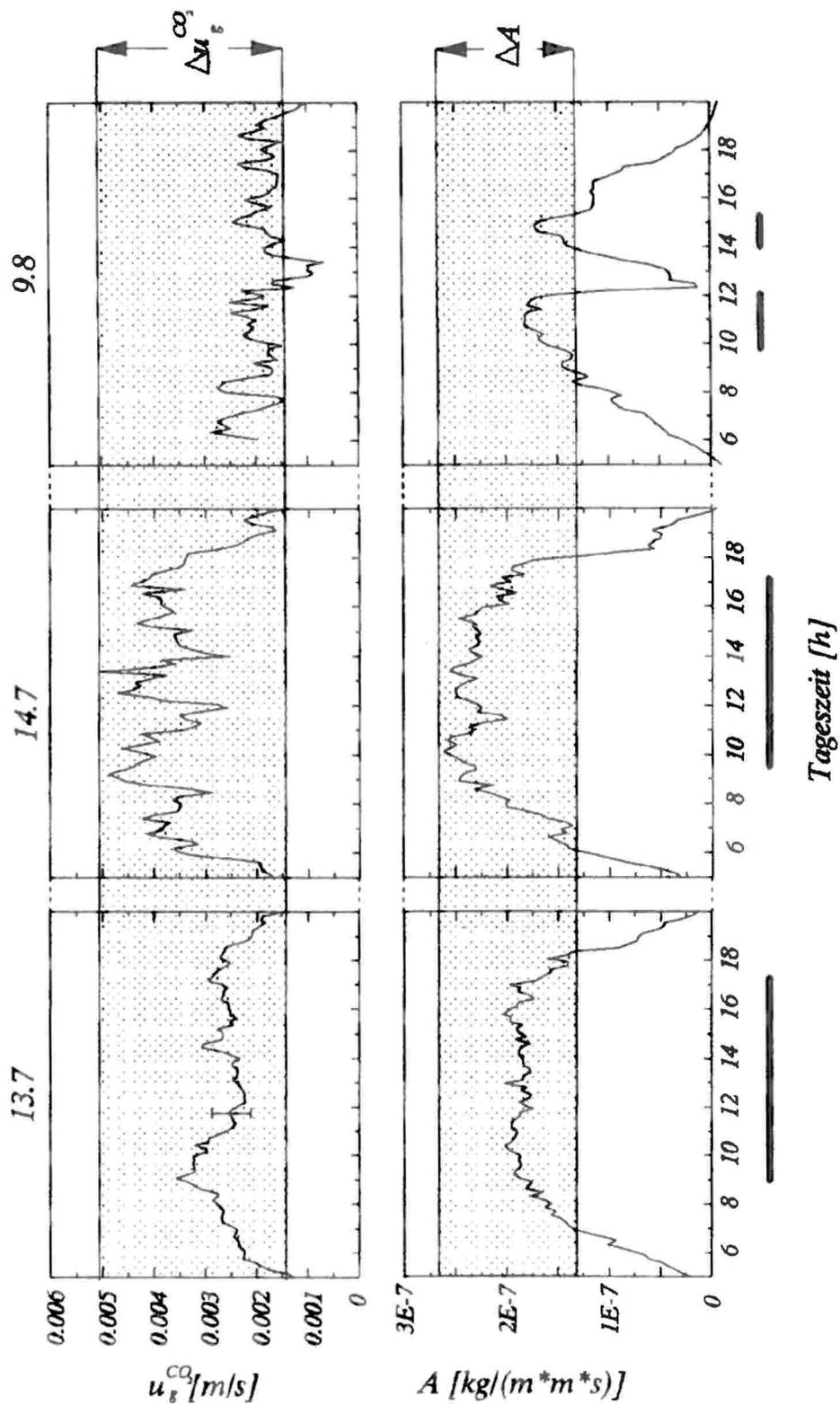


Abb. 2.15: Bereich der gemessenen Leitfähigkeiten und Assimilationsraten unter Lichtsättigung bei *Fagus silvatica* (Schulze, 1970). Balken unter der Zeitachse: Lichtsättigung und Optimaltemperatur.

zunehmend geringer wird. Außerdem zeigt sich, daß der Verlauf von $F_a(C_z)$ für $C_z \leq C_z'$ für die Berechnung der Assimilation keine Rolle spielt.

Um die tatsächliche Größenordnung der in Abbildung 2.14 nur qualitativ betrachteten Werte abzuschätzen, soll wieder auf die schon im vorherigen Kapitel diskutierte Meßreihe an Buchen (*Schulze, 1970*) zurückgegriffen werden. In Abbildung 2.15 sind drei Tagesgänge der stomatären Leitfähigkeit, die nach Gleichung (2.34) berechnet wurden, und die entsprechenden gemessenen Verläufe der CO_2 -Nettoassimilation aufgetragen. Die gepunkteten Bereiche geben den jeweils kleinsten und größten Wert der stomatären Leitfähigkeit und der Nettoassimilation an, die während Lichtsättigung und im optimalem Temperaturbereich, $p_m = p_m^s$ (siehe Abschnitt 2.4.4), erreicht werden (die Balken unter der Zeitachse kennzeichnen diese Perioden). Schätzt man nun noch den Wert für $r_z^{\text{CO}_2}$ ab, ($r_z^{\text{CO}_2}$ liegt in der Größenordnung des stomatären Widerstandes und wird hier zu 200 s/m angenommen (*Gates, 1980*)), kann man ein zu Abbildung 2.14 analoges Diagramm konstruieren. Für die Leitfähigkeiten $u_G^{\text{CO}_2}$ erhält man nach Gleichung (2.35) die Werte $u_{\text{max}} = 0,0025$ m/s und $u_{\text{min}} = 0,0012$ m/s. Die daraus resultierenden $F_d(C_z = 0)$ -Flüsse ($15,8 \cdot 10^7$ kg m⁻² s⁻¹ und $7,6 \cdot 10^7$ kg m⁻² s⁻¹) sind wesentlich größer als der gemessene A_{max} -Wert von $2,7 \cdot 10^7$ kg m⁻² s⁻¹, was, wie in Abbildung 2.16, gepunktete Fläche, dargestellt, den Bereich der möglichen Schnittpunkte mit $F_a(C_z)$ stark einschränkt. Man erwartet, daß eine $F_a(C_z)$ -Kur-

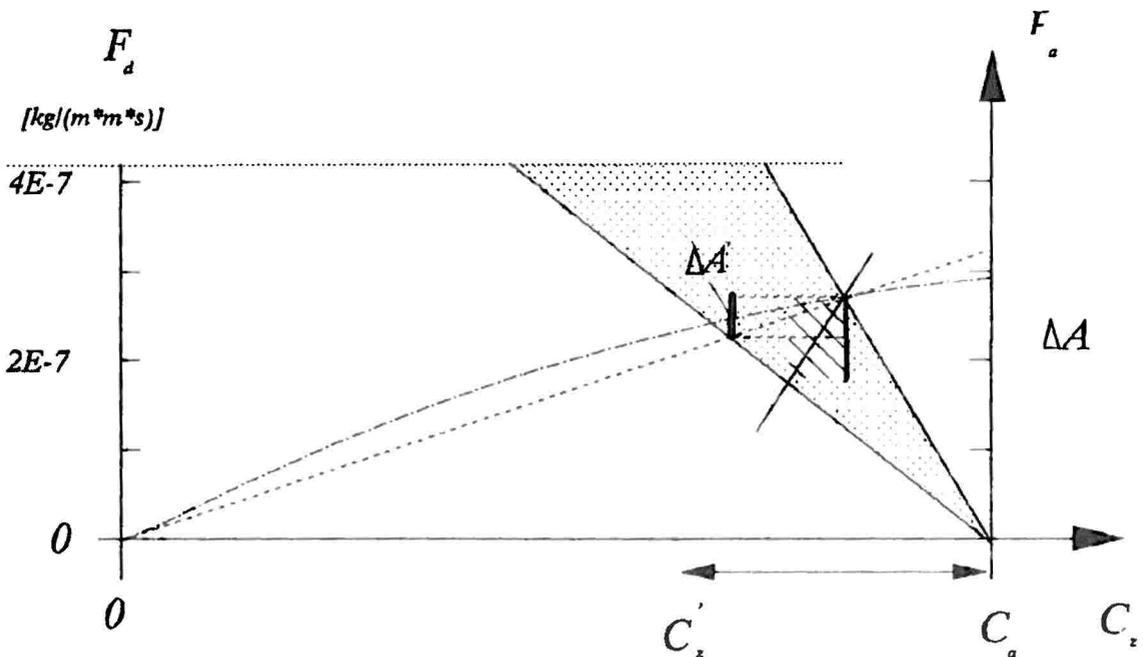


Abb. 2.16: Abhängigkeit des diffusiven Flusses (linke Abszisse, durchgezogene Linien) und der Assimilationsrate (rechte Abszisse, gestrichelte Linien) von der CO_2 -Konzentration am Ort der Photosynthese für die an *Fagus silvatica* gefundenen Verhältnisse.

ve, die mit den Messungen im Einklang ist, durch den Schnittpunkt von A_{\max} und $F_d(C_z, u_{\max})$ geht, d.h. die maximale Assimilation bei maximaler stomatärer Leitfähigkeit erreicht wird. In Abbildung 2.16 sind zwei solche Kurven (strichpunktierte und gestrichelte Linie) nach Gleichung (2.36) zusammen mit dem resultierenden Steuerbereich $\Delta A'$ eingezeichnet. Dieser ist um so größer, je weiter $F_a(C_z)$ im punktierten Bereich von der Sättigung entfernt ist, d. h. je größer K ist. Das Maximum von $\Delta A'$ ist im Rahmen des Lommenschen Ansatzes erreicht, wenn sich $F_a(C_z)$ einer Ursprungsgeraden annähert (gestrichelte Kurve). Der daraus resultierende Wert $\Delta A'$ ist aber deutlich kleiner als die in der Messung beobachteten Schwankungen von A im Bereich von Lichtsättigung und optimaler Temperatur, die gut mit dem Verlauf der stomatären Leitfähigkeit korrelieren. Aufgrund dieses Problems mußten *Lommen et al. (1975)* sehr große K -Werte von $0,8 \cdot C_a$ annehmen, um eine vernünftige Empfindlichkeit gegenüber Veränderungen in $u_G^{CO_2}$ zu reproduzieren, was etwa die Möglichkeit einer sehr starken Stimulation der Assimilation durch Erhöhung von C_a impliziert, wie sie nach bisherigen Experimenten und Modellrechnungen zum CO_2 -Düngungseffekt nicht zu erwarten ist. Nach dem Lommen-Modell erwartet man für die Erhöhung der CO_2 -Außenkonzentration von 340 ppm auf 680 ppm einen Anstieg in der Nettphotosyntheserate von 80% bei Lichtsättigung im Temperaturoptimum und $u_G^{CO_2} = 2 \cdot 10^{-3}$ m/s (siehe *Gates, 1980*). Dies entspräche dem sehr hohen β -Wert von $\beta = 0,8/\ln(2) = 1,15$, der nach *Kohlmaier et al., 1987*, deutlich über den experimentell ermittelten Daten im Bereich von $\beta = 0,36$ bis $0,72$ liegt. Einen weiteren Hinweis auf die Größe von β liefert die Modelluntersuchung von *Kohlmaier et al. (1991)* zur Reproduktion des biosphärischen Einflusses auf den Verlauf des atmosphärischen CO_2 -Gehalts während der letzten 130 Jahre, die auf global gemittelte β -Werte von $0,38$ bis $0,60$ führt.

Da der Verlauf von $F_a(C_z)$ während des Lichttages nur über einem relativ kleinen Intervall von C_z von Belang ist (siehe hierzu auch *Wong, 1978*), soll anstelle des hypothetischen Gesamtverlaufs aus Gleichung (2.36) für dieses Intervall eine linearisierte Näherung des tatsächlichen Verlaufs gewählt werden, die nun im Einklang mit dem Meßergebnis für ΔA auch steiler als die Ursprungsgerade durch den Schnittpunkt von A_{\max} und $F_d(C_z, u_{\max})$ gewählt werden kann, wie in Abbildung 2.16 durch das ansteigende Geradenstück dargestellt. Die Möglichkeit dieser größeren Steigung ist mit einem CO_2 -Kompensationspunkt deutlich über 0 und/oder einem leicht sigmoiden Verlauf von $F_a(C_z)$ zu begründen.

Empirische Befunde, die auf die lineare Abhängigkeit der Assimilationsrate vom CO_2 -Partialdruck im Interzellularraum hinweisen, stellen von *Caemmerer und Farquhar (1981)* und *Sharkey (1985)* vor. Messungen an *Phaseolus vulgaris* und *Xanthium strumarium* ergaben, daß die Assimilation zwischen dem CO_2 -Kompensationspunkt und CO_2 -Innenkonzentrationen nahe der Außenkonzentration fast linear ansteigt. Von *Caemmerer* und

Farquhar fanden weiterhin Hinweise auf eine mögliche Deaktivierung der Ribulosebiphosphatcarboxylase nahe dem Kompensationspunkt, die sich in einem leicht sigmoiden Verlauf von F_a niederschlägt. Die Assimilation ist nach der Modellvorstellung von Farquhar und von Caemmerer in diesem Konzentrationsbereich durch die Aktivität der Ribulosebiphosphatcarboxylase limitiert. In der Nähe von CO_2 -Innenkonzentrationen nahe der Außenkonzentration zeigen die Messungen eine meist abrupte, schnelle Änderung der Steigung von F_a mit einem schnellen Übergang in die Sättigung. Die Autoren erklären dieses Phänomen in Übereinstimmung mit früheren Arbeiten (*Laisk, 1970; Peisker, 1976*) durch den Übergang zur Limitierung der Photosynthese durch die Regeneration des Akzeptormoleküls Ribulosediphosphat. *Sharkey (1985)* diskutiert zusätzlich limitierende Effekte der Triosephosphatnutzung. Vor dem Hintergrund dieser Untersuchungen scheint eine lineare Näherung von F_a gerechtfertigt.

Eine anderer Weg, das diskutierte einfache Diffusions-Reaktionsmodell in Einklang mit den Messungen zu bringen, wäre die Korrektur des Transportansatzes für F_d anstelle der hier durchgeführten Veränderung des Ansatzes für F_a . Da der einfache Diffusionsansatz nach Gleichung (2.35) nicht die komplexe räumliche Verteilung der Zellen und damit CO_2 -Senken im Blattinnern berücksichtigt, ist möglicherweise eine nichtlineare aggregierte Transportgleichung zu erwarten. Da jedoch die Bedeutung des Einflusses der Blattgeometrie noch kontrovers diskutiert wird (*Parkhurst, 1986*), liegt die Berücksichtigung dieses Effektes außerhalb des Rahmens dieser Untersuchung. Es ist andererseits auch nicht zu erwarten, daß bei guter Reproduktion des gemessenen Photosyntheseverlaufs durch das in F_a korrigierte Modell ein in F_d korrigiertes Modell in der Umgebung der gemessenen Werte wesentlich andere Ergebnisse liefert. Dies gilt allerdings nicht unbedingt für den gesamten Definitionsbereich der treibenden Variablen.

Anstelle von Gleichung (2.36) wird nun folgender Ausdruck verwendet:

$$F_a(C_z) = P_m \cdot (m \cdot C_z + b) \quad (2.38)$$

Nach den gleichen Schritten wie bei der Herleitung von Gleichung (2.37) erhält man hieraus für die Assimilation in Abhängigkeit von $u_G^{CO_2}$ die einfachere Formel:

$$A(u_G^{CO_2}) = \gamma \cdot \frac{u_G^{CO_2}}{u_G^{CO_2} + \delta} \quad (2.39)$$

mit: $\gamma = P_m \cdot (m \cdot C_a + b)$ und $\delta = P_m \cdot m$ (2.40)

γ und δ sind Funktionen der Parameter m , b , C_a und P_m , können aber auch direkt zur Anpassung der Produktionsformel (2.39) an einen bestimmten Pflanzentyp benutzt werden. Teilt man u nun in die hintereinandergeschalteten Leitfähigkeiten $u_g^{CO_2}$ und $u_z^{CO_2}$ auf:

$$u_G^{CO_2} = \frac{u_g^{CO_2} \cdot u_z^{CO_2}}{u_g^{CO_2} + u_z^{CO_2}} \quad (2.41)$$

erhält man für $A(u_g^{CO_2})$ folgenden, um einen Term im Nenner erweiterten Ausdruck:

$$A(u_g^{CO_2}) = \gamma \cdot \frac{u_g^{CO_2}}{u_g^{CO_2} + \delta \cdot \left(1 + \frac{u_g^{CO_2}}{u_z^{CO_2}}\right)} \quad (2.42)$$

Wie zu erwarten geht dieser Ausdruck für große $u_z^{CO_2}$ in Gleichung (2.39) über.

2.3.2 Die Abhängigkeit der Assimilation von Licht und Temperatur

Die Temperatur- und Lichtabhängigkeit von P_m ist nach *Gates (1980)* durch folgenden Produktansatz beschreibbar:

$$P_m(I_{PAR}, \theta_B) = P_m^s \cdot p(I_{PAR}, \theta_B) = P_m^s \cdot p_1(I_{PAR}) \cdot p_2(\theta_B) \quad (2.43)$$

mit $0 \leq p_i \leq 1$, $i = 1, 2$.

Für die Lichtabhängigkeit schlägt *Gates (1980)* eine Funktion des Blackman-Typs vor, die gegenüber einer Michaelis-Menten-förmigen Lichtabhängigkeit einen schärferen Knick zwischen einem eher linearen Anstieg und einem konstanten Plateau aufweist und zuerst von *Smith (1938)* als adäquatere Beschreibung eingeführt wurde:

$$p_1(I_{PAR}) = \frac{\kappa \cdot I_{PAR}}{\sqrt{1 + \kappa^2 \cdot I_{PAR}^2}} \quad (2.44)$$

κ ist die Anfangssteigung dp_1/dI_{PAR} an der Stelle $I_{PAR} = 0$. Als Verallgemeinerung dieses Ansatzes wurde folgende Funktion entwickelt, die für $\nu = 1/2$ der Gleichung (2.44) entspricht:

$$p_1(I_{PAR}) = \frac{\kappa \cdot I_{PAR}}{\left(1 + (\kappa \cdot I_{PAR})^{1/\nu}\right)^\nu}; \quad 0 < \nu \quad (2.45)$$

Für den Fall $\nu = 1$ geht Gleichung (2.45) in eine Michaelis-Menten-förmige Lichtabhängigkeit mit der Michaelis-Menten-Konstante $k_1 = 1/\kappa$ über. Im Grenzwert $\nu \rightarrow 0$ schließlich stellt die Funktion eine Ursprungsgerade dar, die an der Stelle $I_{PAR} = 1/\kappa$ nicht

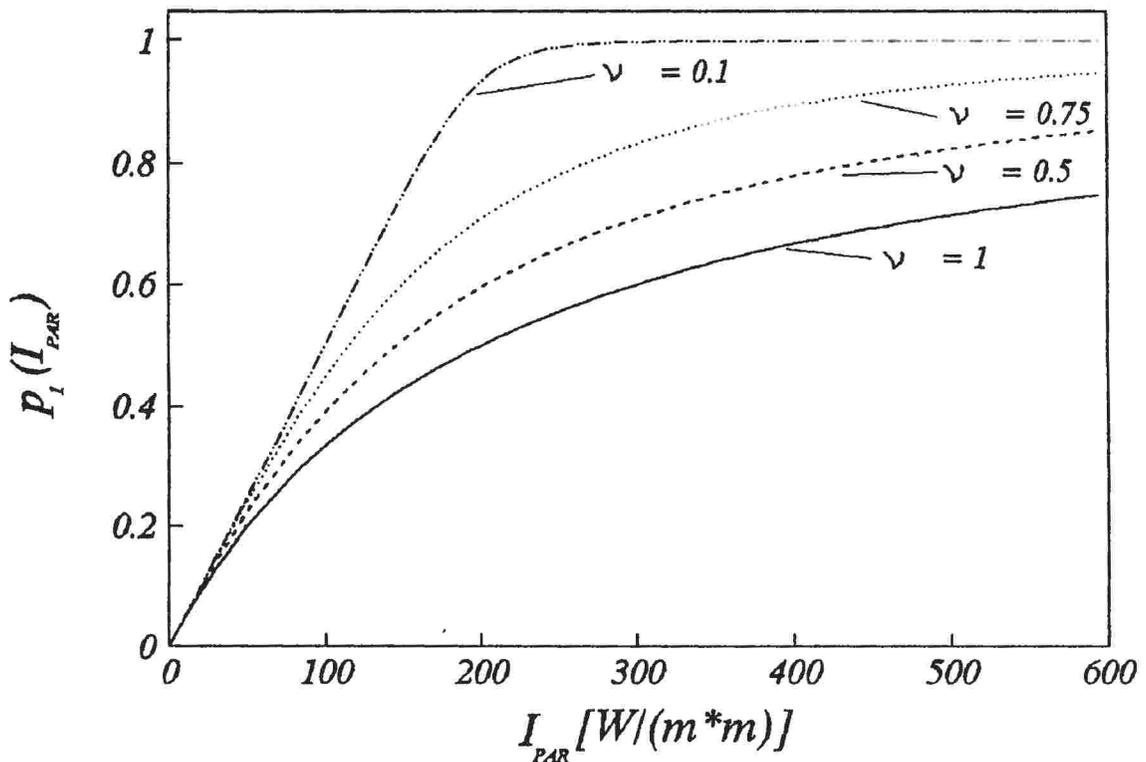


Abb. 2.17: Funktion zur Parametrisierung der Abhängigkeit der Assimilation von der einfallenden photosynthetisch aktiven Strahlung.

differenzierbar in eine Parallele zur Ordinate übergeht. In Abbildung 2.17 ist Funktion (2.45) für $\kappa = 0,005 \text{ W}^{-1} \text{ m}^2$ und die ν -Werte 0,1, 0,5, 0,75 und 1 dargestellt.

Für die Abhängigkeit der Photosynthese von der Temperatur schlägt *Gates (1980)* einen Ausdruck vor, der auf reaktionskinetische Überlegungen von *Johnson (1954)* zurückgeht:

$$p_2(\theta_B) = c \cdot \frac{\theta_B \cdot e^{\frac{-\Delta H^\#}{R \cdot \theta_B}}}{1 + e^{\frac{-\Delta H_1}{R \cdot \theta_B}} \cdot e^{\frac{\Delta S}{R}}} \quad (2.46)$$

Hier ist R die allgemeine Gaskonstante, $\Delta H^\#$ die Aktivierungsenergie der enzymkatalysierten photosynthetischen Reaktion, ΔH_1 die Aktivierungsenergie und ΔS die Entropie des Denaturierungsgleichgewichtes.

Die folgende Tabelle gibt diese Werte für *Phaseolus vulgaris* an, wie sie aus der bestmöglichen Anpassung an experimentelle Daten gewonnen wurden (*Tenhunen et al., 1976*):

c	ΔH_1	ΔS	$\Delta H^\#$
$6,09 \cdot 10^{-5} \text{ K}^{-1}$	$176 \cdot 10^3 \text{ J mol}^{-1}$	$557 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$	$48,5 \cdot 10^3 \text{ J mol}^{-1}$

In Abbildung 2.18, oberes Bild, ist der Verlauf von Funktion (2.46) für diesen Parametersatz dargestellt. Nach der Auswertung der Feldmessungen von *Schulze (1970, 1972a)* und nach Angaben von *Larcher (1984)* liegt das Temperaturoptimum der Nettoassimilation jedoch deutlich niedriger. An dieser Stelle ist grundsätzlich zu bemerken, daß die von Johnson vorgeschlagene Funktion sich auf die Temperaturabhängigkeit der Bruttphotosynthese bezieht, die in ökologischen Feldmessungen bestimmten Abhängigkeit der Gaswechselraten jedoch das Verhalten der Nettophotosynthese wiedergeben. Trotzdem kann der Versuch unternommen werden, die Funktion nach Johnson zur Beschreibung der Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese heranzuziehen.

Die strichpunktierte Linie in der mittleren Grafik, Abbildung 2.18, zeigt die Funktion (2.46), wobei die Parameter nun so gewählt wurden, daß ein Temperaturoptimum von 25°C reproduziert wird, wie es in Messungen etwa an *Fagus silvatica* gefunden wurde:

c	ΔH_1	ΔS	$\Delta H^\#$
$2,86 \cdot 10^{15} \text{ K}^{-1}$	$172 \cdot 10^3 \text{ J mol}^{-1}$	$580 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$	$100 \cdot 10^3 \text{ J mol}^{-1}$

Formel (2.46) zeigt allerdings für alle Parameterkombinationen, die das vorgegebene Temperaturoptimum und eine Minimaltemperatur um den Gefrierpunkt erhalten, einen stark gepeakten Verlauf, während die Messungen ein breites Plateau ergeben. Gleichung (2.46) ist also nicht geeignet, die Temperaturabhängigkeit der Nettoassimilation zu beschreiben. Neben der Möglichkeit, daß die Photorespiration entgegen den Angaben von *Hofstra und Hesketh (1969)* einen wesentlichen Einfluß auf die Form der Temperaturabhängigkeit der Nettoassimilation hat, mag die unrealistische Annahme eines Ein-Enzym-Systems, die Gleichung (2.46) zugrunde liegt, die Ursache für die schlechte Übereinstimmung mit den Meßwerten sein.

Zur besseren Reproduktion der Meßwerte soll im folgenden eine empirische Drei-Spline-Funktion verwendet werden :

$$p_2(\theta_B) = \begin{cases} a_1 \cdot (\theta_B - \theta_{\min})^6 + c_1 \cdot (\theta_B - \theta_{\min}) & \text{für } \theta_{\min} \leq \theta_B < \theta_{W1} \\ 1 - \frac{1}{\Delta\theta^n} \cdot (\theta_B - \theta_{opt})^n & \text{für } \theta_{W1} \leq \theta_B < \theta_{W2} \\ a_2 \cdot (\theta_{\max} - \theta_B)^6 + c_2 \cdot (\theta_{\max} - \theta_B) & \text{für } \theta_{W2} \leq \theta_B \leq \theta_{\max} \end{cases} \quad (2.47)$$

Hierin erlaubt die ganze und gerade Zahl n zusammen mit $\Delta\theta$ die Bestimmung der Flachheit und Breite des Maximums der Funktion um θ_{opt} , θ_{min} und θ_{max} stellen die minimale bzw. maximale Blattertemperatur dar, bei der noch Photosynthese möglich ist. Die Beträge der Steigung von p_2 an diesen Stellen sind c_1 und c_2 . θ_{W1} und θ_{W2} schließlich sind die θ_B -Werte der Wendepunkte links und rechts des Maximums. Nach Festlegung der eben beschriebenen Charakteristika der Temperaturabhängigkeit folgen die restlichen Parameter aus der Forderung nach Stetigkeit und Differenzierbarkeit von p_2 an den Stellen θ_{W1} und θ_{W2} . Die Bestimmungsgleichungen sind im Anhang C beschrieben. Für die Änderung von p_2 mit θ_B gilt:

$$\frac{dp_2}{d\theta_B} = \begin{cases} a_1 \cdot b_1 \cdot (\theta_B - \theta_{min})^{\delta_1 - 1} + c_1 & \text{für } \theta_{min} \leq \theta_B < \theta_{W1} \\ -\frac{n}{\Delta\theta^n} \cdot (\theta_B - \theta_{opt})^{n-1} & \text{für } \theta_{W1} \leq \theta_B < \theta_{W2} \\ -a_2 \cdot b_2 \cdot (\theta_{max} - \theta_B)^{\delta_2 - 1} - c_2 & \text{für } \theta_{W2} \leq \theta_B \leq \theta_{max} \end{cases} \quad (2.48)$$

Die durchgezogene Linie in der mittleren Grafik, Abbildung 2.18, zeigt, daß mit Gleichung (2.46) für $n = 2$ der Verlauf nach Tenhunen reproduzierbar ist. Im unteren Bild von Abbildung 2.18 werden zur Demonstration unterschiedlich flacher Verläufe Beispiele nach (2.46) für $n = 2, 4$ und 8 verglichen. Folgende Tabelle gibt die entsprechenden Parametersätze in der genannten Reihenfolge an:

θ_{min}	θ_{opt}	θ_{max}	n	$\Delta\theta$	θ_{W1}	θ_{W2}	c_1	c_2
-10°C	25°C	70°C	2	13°C	18,5°C	29,5°C	0,002°C ⁻¹	0,004°C ⁻¹
0°C	25°C	50°C	2	15°C	14°C	37°C	0,002°C ⁻¹	0°C ⁻¹
0°C	25°C	50°C	4	15°C	14°C	37°C	0,002°C ⁻¹	0°C ⁻¹
0°C	25°C	50°C	8	15°C	12°C	39°C	0,002°C ⁻¹	0°C ⁻¹

Das breite Plateau des p_2 -Verlaufs mit dem 4. Parametersatzes in der Tabelle gibt die Messungen von Schulze (1970) an *Fagus silvatica* wieder, die als Punkte in Abbildung 2.18 dargestellt sind.

Mit der Bestimmung der Licht- und Temperaturabhängigkeit von P_m nach Gleichungen (2.43), (2.45) und (2.46) erhalten nun die Formeln für die Nettoassimilation (2.39) und (2.42) folgende endgültige Form:

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

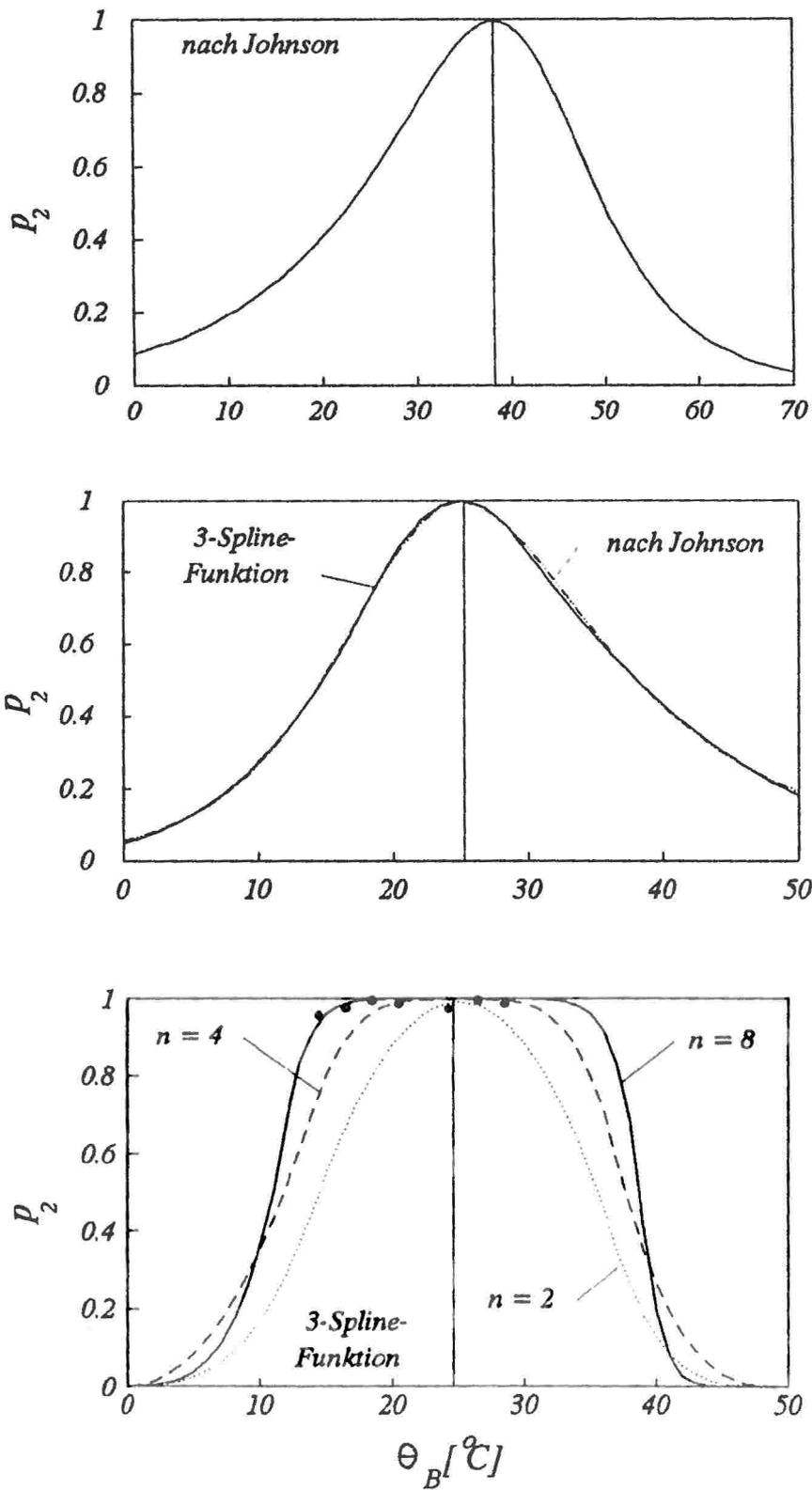


Abb. 2.18: Obere Abbildungen: Parametrisierung der Temperaturabhängigkeit der Assimilation nach Johnson (1954). Unteres Bild: Parametrisierung nach Gleichung (2.47). Punkte: Meßwerte nach Schulze (1970).

$$\text{bzw.: } A(u_G^{CO_2}, \underline{w}) = \gamma \cdot \frac{u_G^{CO_2} \cdot p(I_{PAR} \theta_B)}{u_G^{CO_2} + \delta \cdot p(I_{PAR} \theta_B) \cdot \left(1 + \frac{u_g^{CO_2}}{u_z^{CO_2}}\right)} \quad (2.50)$$

$$\text{mit } \gamma = p_m^s \cdot (m \cdot C_a + b) \quad \text{und } \delta = p_m^s \cdot m. \quad (2.51)$$

2.3.3 Die Wirkung der stomatären Leitfähigkeit auf die Assimilation über die Verringerung der Blattertemperatur

Der Effekt der Kühlung des Blattes durch die Transpiration beeinflusst bei Berücksichtigung der Abhängigkeit der Assimilationsrate von der Blattertemperatur den Zusammenhang zwischen Assimilation und stomatärer Leitfähigkeit, da nun $A = A(I_{PAR}, \theta_B(u, \underline{w}), u)$ gilt. In Abbildung 2.19 ist dieser Effekt für einen Satz von Parametern, der, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden wird, die Photosyntheseigenschaften von *Fagus silvatica* repräsentiert, dargestellt. Für die Temperaturabhängigkeit wurde der Parametersatz mit $n = 8$ aus Abbildung 2.18 gewählt. In der ersten Zeile von Abbildung 2.19 wird zunächst die Abhängigkeit der Blattertemperatur von $u_g^{CO_2}$ für die treibenden Variablen $\theta_A = 33^\circ\text{C}$, $I_S = 1000 \text{ Wm}^{-2}$, $v = 0,5 \text{ ms}^{-1}$ und $h_A = 0,4$ gezeigt. Für diese Werte, die einen heißen, windstillen Sommertag charakterisieren, liegt die $u_g^{CO_2}$ -induzierte Blattertemperaturschwankung gerade im Bereich der abfallenden Flanke von $p_2(\theta_B)$. Dies führt, wie man im Bild rechts daneben sieht, zu einem starken Einfluß der Berücksichtigung der Transpirationskühlung. Hier steht die gepunktete Kurve für die $u_g^{CO_2}$ -Abhängigkeit der Assimilation bei einem konstanten θ_B -Wert von $39,3^\circ\text{C}$, wie er sich bei Vernachlässigung der Transpirationskühlung nur aufgrund von Strahlungs- und Konvektionswechselwirkung einstellt. Dieser θ_B -Wert ist in der linken Abbildung für $u_g^{CO_2} = 0$ (d.h. $\text{Tr} = 0$) abzulesen. Bei der gestrichelten Kurve im linken Bild wurde die Transpirationskühlung berücksichtigt, wodurch für die hier festgelegte Wettersituation für steigende Leitfähigkeit (d.h. steigende Transpiration) θ_B in Richtung auf die Optimaltemperatur verändert wird. Durch diesen Effekt erhält man deutlich höhere Assimilationsraten gegenüber dem ungekühlten Fall.

In der zweiten Zeile von Abbildung 2.19 wird die gleiche Pflanze unter den Wetterbedingungen $\theta_A = 10^\circ\text{C}$, $I_S = 600 \text{ Wm}^{-2}$, $v = 0,4 \text{ ms}^{-1}$ und $h_A = 0,3$ betrachtet. Die Blattertemperatur (linkes Bild) bewegt sich nun im Bereich der linken Flanke von $p_2(\theta_B)$. Anders als im vorherigen Fall bewirkt nun die Berücksichtigung der Transpirationsküh-

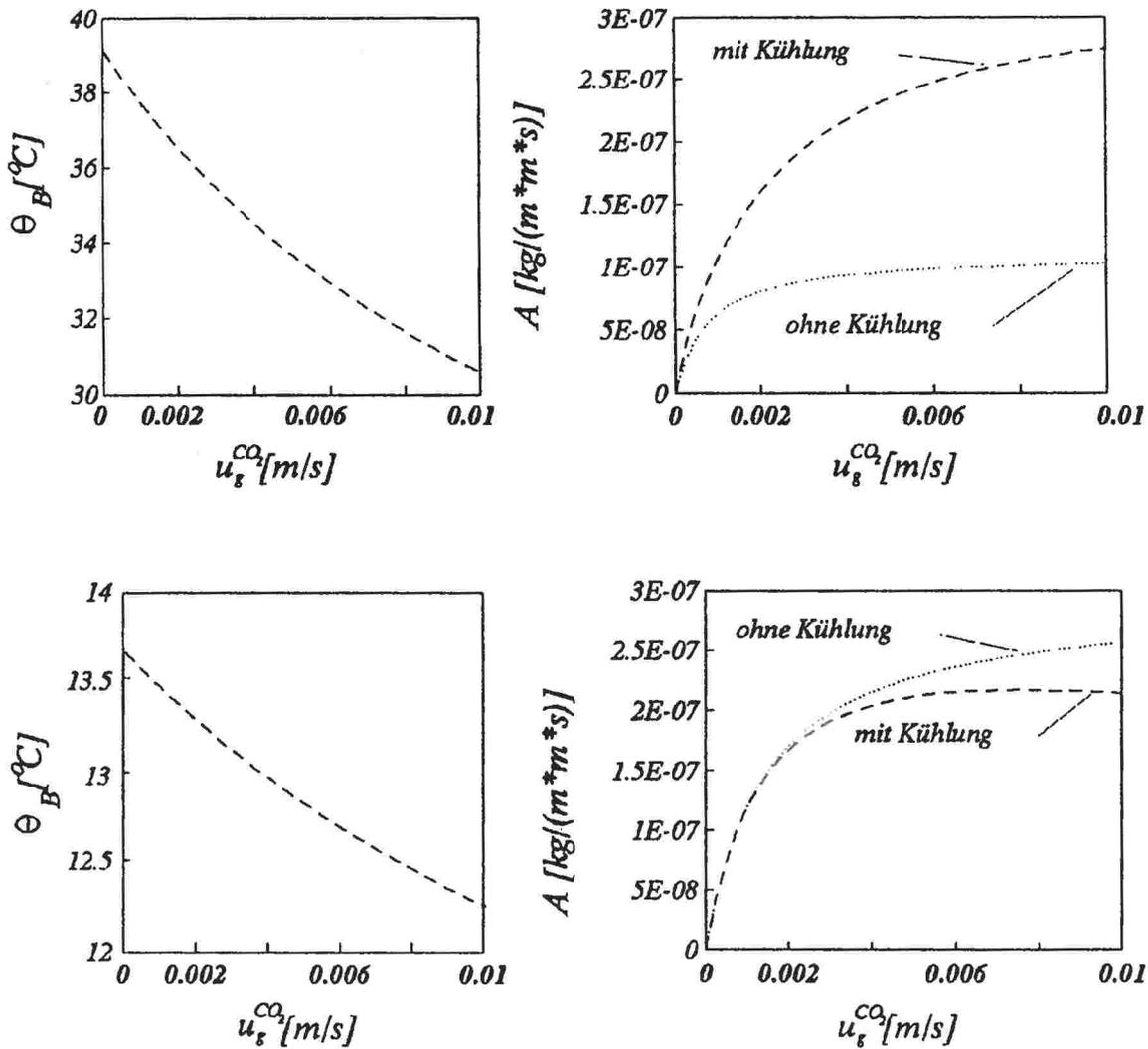


Abb. 2.19: Linke Spalte: Abhängigkeit der Blattertemperatur von der stomatären Leitfähigkeit bei unterschiedlichen Wetterbedingungen. Rechte Spalte: Entsprechende Abhängigkeit der Assimilationsrate von der stomatären Leitfähigkeit bei Berücksichtigung der Blattertemperaturänderung (gestrichelte Linie) und unter Vernachlässigung dieses Effekts (punktierter Linie)

lung, daß sich θ_B mit der Steigerung von $u_g^{CO_2}$ weiter von θ_{opt} entfernt, man also zu geringeren Assimilationsraten gegenüber dem ungekühlten Fall kommt, für den hier $\theta_B = 13,6^\circ\text{C}$ gilt. Wie man in der Abbildung sieht, ist dieser Effekt kleiner, was einerseits daran liegt, daß die ansteigende Flanke von $p_2(\theta_B)$ flacher ist als die abfallende Flanke, andererseits daran, daß $\theta_B(u, w)$ bei höheren θ_A -Werten empfindlicher gegenüber u ist (siehe Gleichung (2.26)).

2.3.4 Test der Assimilationsformel an empirischen Daten

Im nächsten Schritt soll die im vorangegangenen Abschnitt hergeleitete Beschreibung der Nettoassimilation, $A(u_g^{CO_2}, w)$, an verschiedenen Meßreihen getestet werden. Die Werte für u werden hierzu nach der in Abschnitt 2.2.3 angegebenen Methode aus Meßreihen für θ_A , θ_B und Tr bestimmt, sind also empirisch. Das Ziel, das letztendlich in diesem Kapitel verfolgt wird, ist die Bestimmung von $u_g^{CO_2}$ ausschließlich aus den treibenden Wettervariablen w . Da aber der Optimierungsalgorithmus, wie er in Abschnitt 2.1 entwickelt wurde, auf dem allgemeinen Zusammenhang $A(u_g^{CO_2}, w)$ beruht, muß dieser zunächst getrennt verifiziert und validiert werden.

Da es keine genauen Angaben zur Größe von $u_z^{CO_2}$ gibt, wird die Änderung des Faktors $(1 + u_g^{CO_2}/u_z^{CO_2})$ im Nenner von Gleichung (2.50), der zu einer leichten Verringerung des Anstiegs von A mit steigendem $u_g^{CO_2}$ führt, vernachlässigt. Es wird also folgende Formel zugrundegelegt:

$$A(u_g^{CO_2}, w) = \gamma \cdot \frac{u_g^{CO_2} \cdot p(I_{PAR}, \theta_B)}{u_g^{CO_2} + \delta \cdot p(I_{PAR}, \theta_B)} \quad (2.52)$$

Zur Festlegung von $p_2(\theta_B)$ wird auf die Auswertungen von *Schulze et al. (1970, 1972a)* zurückgegriffen. Leider kann die dort aus den Feldmessungen gewonne Abhängigkeit der Nettoassimilation von der Blattemperatur nicht direkt mit $p_2(\theta_B)$ identifiziert werden, da neben I_{PAR} h_A anstelle der ebenfalls zugänglichen Leitfähigkeit als konstanter Parameter gewählt wurde. Die Werte von Schulze et al. schließen also einen eventuellen Einfluß durch Stomaregulation schon mit ein, und stellen somit die untere Grenze für $p_2(\theta_B)$ dar. Im Falle der Werte bei *Fagus silvatica* (Abb. 2.18, unteres Bild) findet sich jedoch keine Produktionseinschränkung über den ganzen in den vorliegenden Feldmessungen auftretenden Temperaturbereich, so daß die angepaßte $p_2(\theta_B)$ -Kurve ($n = 8$) die Blattemperaturabhängigkeit der Assimilation beschreibt. Auch bei den Messungen an *Citrullus colocynthis*, *Prunus armeniaca* (Aprikose) und *Vitis vinifera* (Wein) von *Schulze et al. (1972b)* in der Negev-Wüste läßt sich durch den Vergleich von gemessenen Assimilationsraten und stomatären Leitfähigkeiten schließen, daß für die auftretenden Blattemperaturen die von Schulze ermittelten Werte im wesentlichen den reinen Blattemperatureffekt auf die Assimilation beschreiben. Für die Modelltests wurde $p_2(\theta_B)$ an die oben diskutierten Werte angepaßt. Abbildung 2.20 zeigt die Daten und den jeweiligen $p_2(\theta_B)$ -Verlauf für die Wüstenstandorte. Die Parameter sind in der folgenden Tabelle zusammengefaßt:

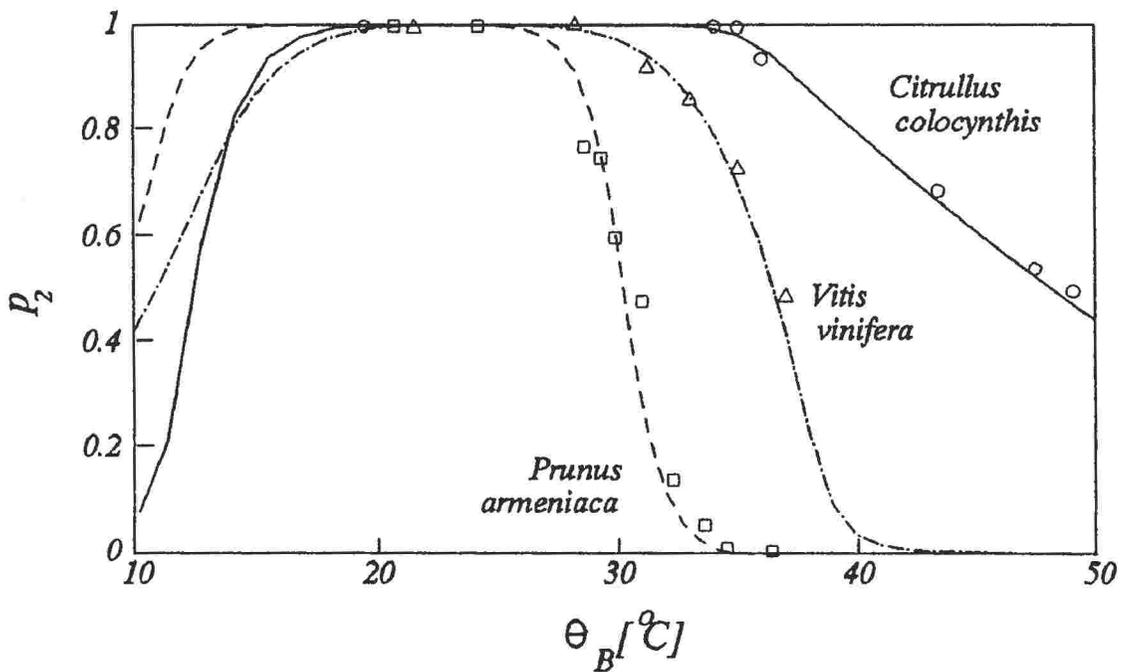


Abb. 2.20: Meßwerte der Temperaturabhängigkeit unterschiedlicher Pflanzen nach Schulze (1972a) mit angepaßter linefunktion nach Gleichung (2.47)

Spezies	θ_{\min}	θ_{opt}	θ_{\max}	n	$\Delta\theta$	θ_{W1}	θ_{W2}	c_1	c_2
Citrullus colocynthis	0°C	26°C	70°C	8	15°C	12°C	36,4°C	0,0°C ⁻¹	0,001°C ⁻¹
Prunus armeniaca	0°C	22°C	37°C	8	11°C	11°C	30°C	0,0°C ⁻¹	0,0°C ⁻¹
Vitis vinifera	0°C	24°C	50°C	4	15°C	13°C	38°C	0,0°C ⁻¹	0,001°C ⁻¹
Fagus silvatica	0°C	25°C	50°C	8	15°C	12°C	39°C	0,002°C ⁻¹	0,0°C ⁻¹

Zunächst sollen nun die Meßreihen zu *Fagus silvatica*, die schon in Abbildung 2.15 diskutiert wurden, betrachtet werden. In der oberen Zeile der Abbildung 2.21 sind die treibenden Variablen $u_g^{CO_2}$, I_{PAR} und θ_B dargestellt. Betrachtet man nun in der zweiten Zeile von Abbildung 2.21 die gemessenen Assimilationsraten (strichpunktierte Kurve), bemerkt man bei der Inspektion der Tagesgänge, das die jeweils maximale Assimilation schon früh am Tag erreicht wird, bei $\theta_B = 15^\circ\text{C}$ also $p_2(\theta_B)$ schon nahe bei 1 sein muß. Auch die täglichen Maxima von A sind nicht mit den maximalen Blattemperaturen korreliert, am kältesten Tag wird die höchste Assimilation erreicht. Diese Beobachtungen verifizieren noch einmal das von Schulze (1970) postulierte breite Maximum von $A(\theta_B)$.

Zu bestimmen bleiben nun die Parameter κ und ν zur Definition der Lichtabhängigkeit und die Parameter γ und δ für die Abhängigkeit von der stomatären Leitfähigkeit. Diese 4

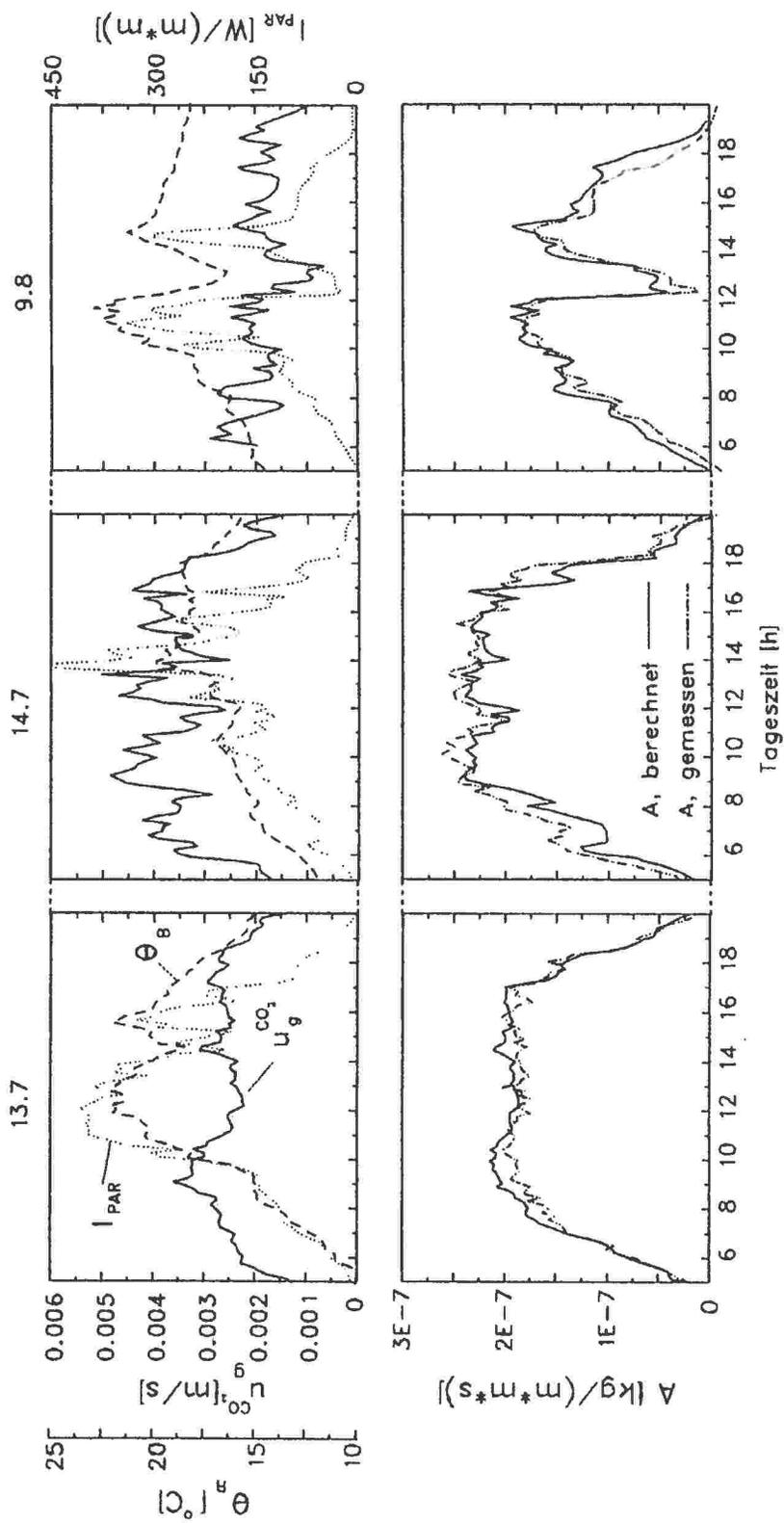


Abb. 2.21: Vergleich von berechneter und gemessener Nettoassimilationsrate für *Fagus silvatica*. Sowohl die Tagesgänge als auch die diurnalen Variationen (hier durch unterschiedliche maximale Leitfähigkeiten bedingt) werden reproduziert.

Parameter wurden mit Hilfe eines numerischen Evolutionsverfahrens (nach *Rechenberg, 1972*) so gewählt, daß die durchschnittliche absolute Abweichung der berechneten von der gemessenen Assimilationsrate, $|\Delta A|_{\emptyset}$, minimal wurde. Es ergaben sich folgende Werte:

Experiment/ Spezies	Zeit	ν	κ	δ	γ	$ \Delta A _{\emptyset}$
			$[\text{m}^2 \text{W}^{-1}]$	$[\text{ms}^{-1}]$	$[\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}]$	
Fagus silvatica	5° - 20°	0,12	$6,25 \cdot 10^{-3}$	$1,6 \cdot 10^{-3}$	$3,2 \cdot 10^{-7}$	$1,6 \cdot 10^{-8}$

Für die Lichtabhängigkeit erhält man also eine bei einem Sättigungswert von $1/\kappa = 160 \text{ W m}^{-2}$ stark abknickende Funktion. In Abbildung 2.21, untere Zeile, ist dokumentiert, daß das Modell (2.52) mit diesen Parametern die gemessenen Verläufe der Nettoassimilation an den vorliegenden verschiedenen Tagen gut reproduziert. Insbesondere wird hier deutlich, daß die an jeweils verschiedenen Tagen erreichten maximalen Assimilationsraten durch die unterschiedlichen stomatären Leitfähigkeiten zu erklären sind, man also keine Änderungen physiologischer Parameter des Photosyntheseapparats postulieren muß, um diurnale Variationen von A_{max} zu erklären, die nicht aus θ_B oder I_{PAR} zu folgen scheinen.

Die Abbildungen 2.22, 2.23 und 2.24 zeigen die treibenden Variablen sowie gemessene und berechnete Assimilationsraten für die Pflanzen mit Wüstenstandort. Bei den ersten beiden Pflanzen findet man eine (nahezu) verschwindende Nettoassimilationsrate um die Mittagszeit, obwohl die gemessene stomatäre Leitfähigkeit jeweils einen endlichen Wert aufweist. Das Verschwinden der Nettoassimilation ist also auf die hohe mittägliche Blattemperatur zurückzuführen und ist auch quantitativ mit den Angaben über $A(\theta_B)$ nach *Schulze (1972a)* zu erklären, die Anpassung von $p_2(\theta_B)$ an diese Werte war also gerechtfertigt. Im Fall von *Citrullus colocynthis* (Abbildung 2.24) sind nach *Schulze (1972a)* für die vorliegende Messung keine blatttemperaturbedingten Assimilationseinschränkungen zu erwarten, also ist auch hier die vorgenommene Wahl von $p_2(\theta_B)$ vernünftig. Die übrigen, nach dem gleichen Verfahren wie bei *Fagus silvatica* bestimmten Parameter, lauten:

Experiment/- Spezies	Zeit	ν	κ	δ	γ	$ \Delta A _{\emptyset}$
			$[\text{m}^2 \cdot \text{W}^{-1}]$	$[\text{ms}^{-1}]$	$[\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}]$	
Prunus armen.	6° - 18°	0,06	$6,45 \cdot 10^{-3}$	$6,6 \cdot 10^{-3}$	$7,6 \cdot 10^{-7}$	$1,5 \cdot 10^{-8}$
Vitis vinifera	8° - 18°	0,05	$3,13 \cdot 10^{-3}$	$4,6 \cdot 10^{-2}$	$7,4 \cdot 10^{-6}$	$8,8 \cdot 10^{-9}$
Citrullus colocyn.	8° - 16°	0,39	$3,95 \cdot 10^{-3}$	$8,4 \cdot 10^{-3}$	$4,6 \cdot 10^{-6}$	$1,2 \cdot 10^{-7}$

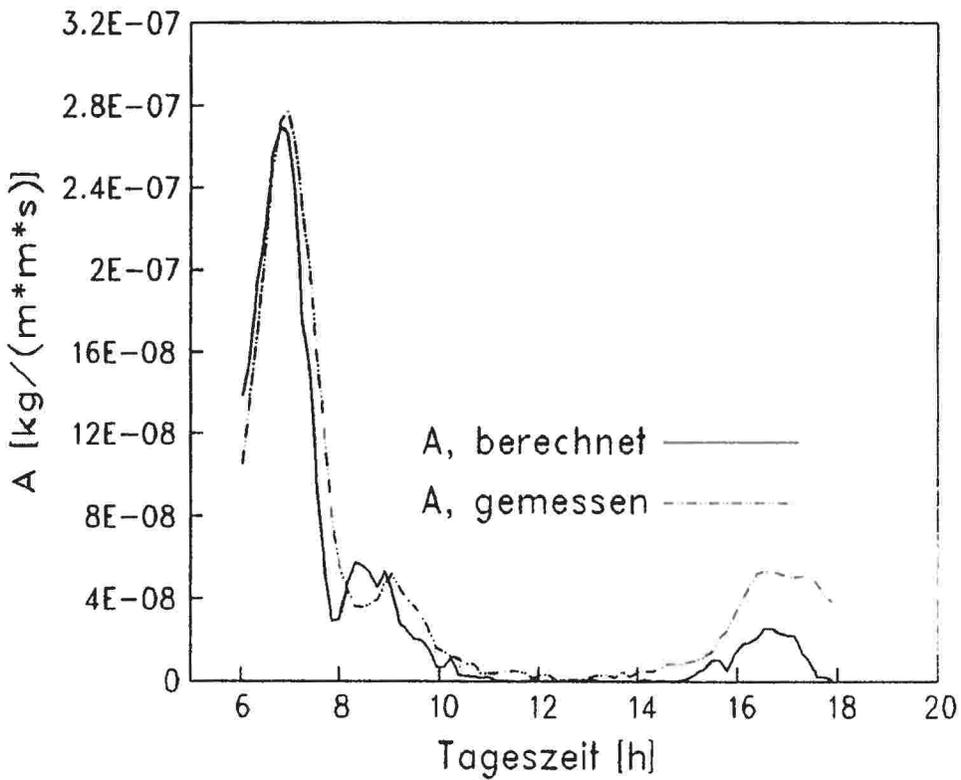
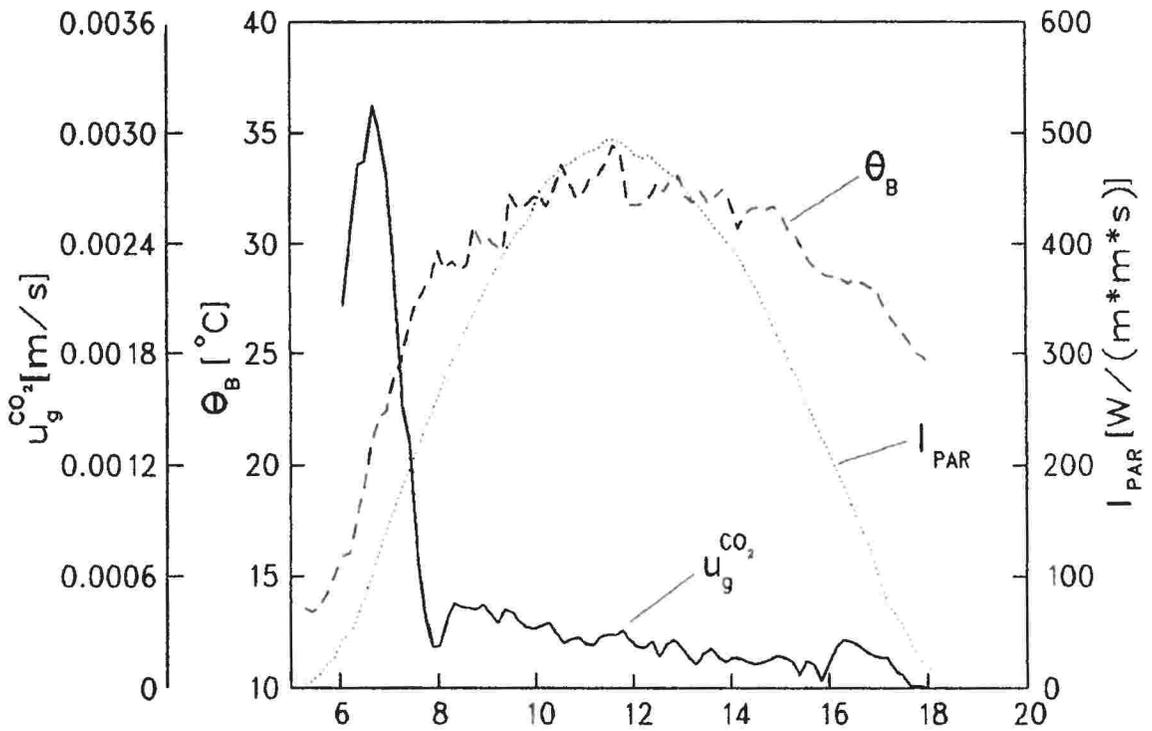


Abb. 2.22: Unteres Bild: Vergleich eines gemessenen Tagesverlaufs der Assimilation (*Prunus armeniaca*, Schulze 1972b) mit dem Modellresultat (Gleichung 2.52). Oberes Bild: Treibende Wettervariablen.

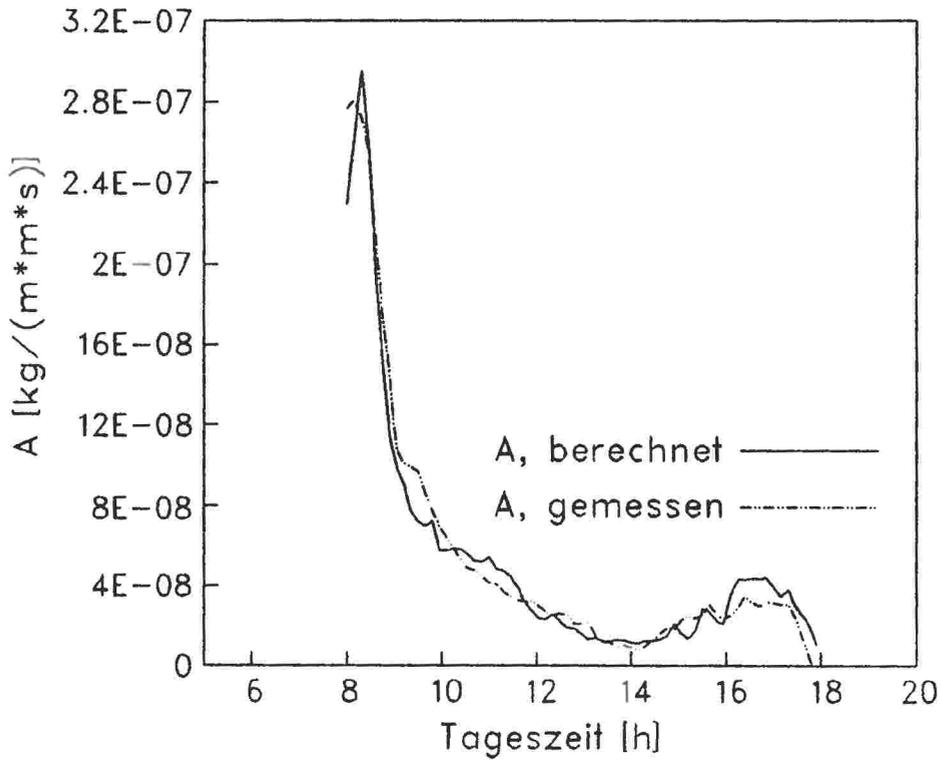
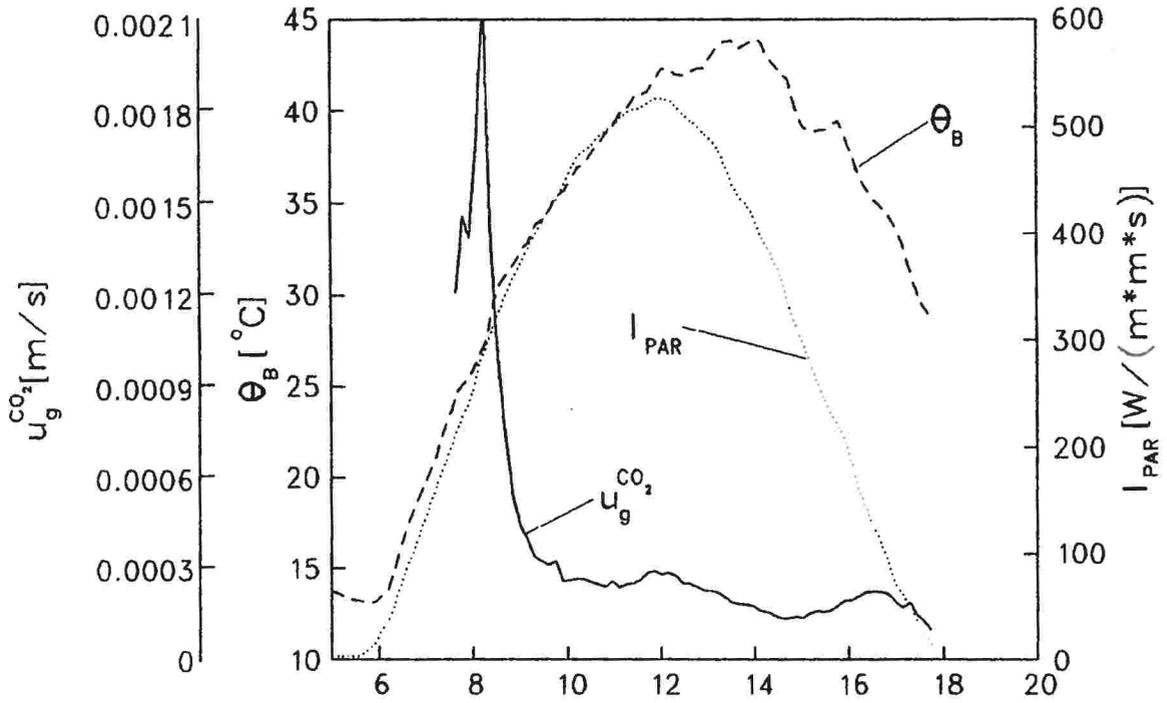


Abb. 2.23: Unteres Bild: Vergleich eines gemessenen Tagesverlaufs der Assimilation (*Vitis vinifera*, Schulze 1972b) mit dem Modellresultat (Gleichung 2.52). Oberes Bild: Treibende Wettervariablen.

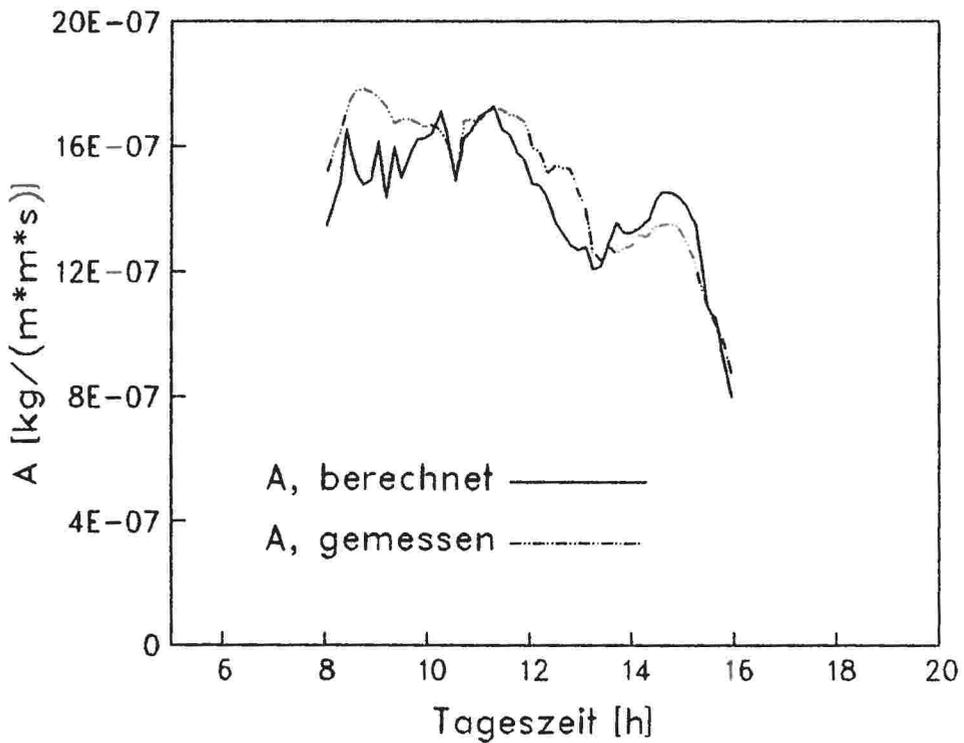
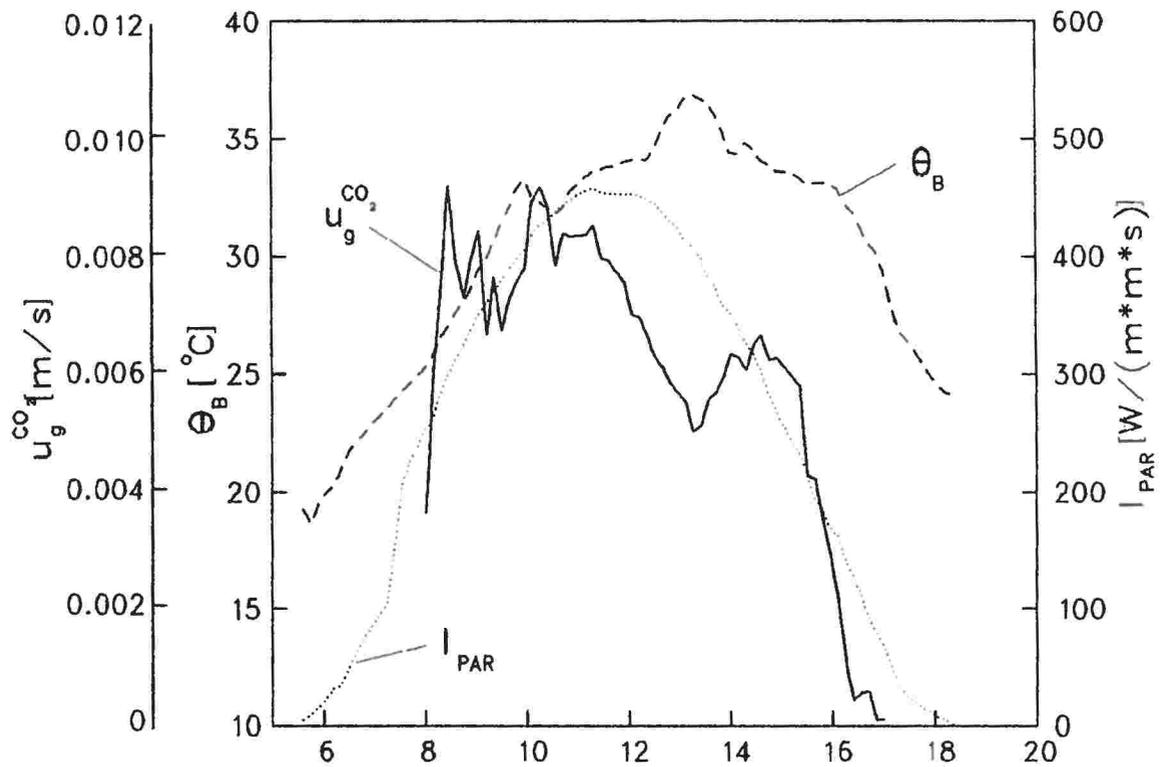


Abb. 2.24: Unteres Bild: Vergleich eines gemessenen Tagesverlaufs der Assimilation (*Citrullus colocynthis*, Schulze 1972b) mit dem Modellresultat (Gleichung 2.52). Oberes Bild: Treibende Wettervariablen.