

### 3 Die optimale Strategie der Tagesassimilation und -transpiration im Zeitraum nach einem Niederschlagsereignis bei bekannter Abhängigkeit der Tagestranspiration von der Tagesassimilation, gegebenen Bodeneigenschaften und definiertem Niederschlagsregime

---

Nachdem im letzten Kapitel das Problem der Minimierung des Tageswasserverbrauchs durch die Pflanze bei vorgegebener Tagesassimilation  $A$  in Abhängigkeit vom Tagesgang der Wettervariablen gelöst wurde, ist noch die Frage nach der Bestimmung von  $A$  offen. Der Regelbereich der möglichen Tagesassimilationen durch die Pflanze liegt zwischen den durch den Tageswetterverlauf determinierten maximal möglichen  $A$ -Werten (bei großen stomatäre Leitfähigkeiten) und verschwindender Tagesnettoassimilation durch Stomatschluß (siehe Larcher, 1984). Große Assimilationswerte erlauben der Pflanze neben den notwendigen Subsistenzfunktionen einen großen Energieaufwand für die Produktion von Nachkommenschaft, deren selbst wieder zur Fortpflanzung gelangender Anteil ein Maß für die Konkurrenzfähigkeit der Spezies ist. In diesem Sinne stellt die zu erwartende Gesamtassimilation über die gesamte Lebenszeit einer Pflanze eine erste Näherung an die in der Populationsdynamik als „Fitness“ (Levins, 1968) bekannte Größe dar; es gibt also einen Evolutionsdruck zur Maximierung dieser Größe. Im Rahmen der hier vorgenommenen Betrachtung interessiert nun die Begrenzung dieses Erwartungswertes der Lebensproduktion durch die Wasserzufuhr. Diese ist für den Großteil der Kormophyten diskontinuierlich im Sinne einzelner, nicht vorhersehbarer Niederschlagsereignisse, wobei der Boden als Wasserspeicher fungiert. Nach einem Niederschlagsereignis, bei dem das Bodenwasserreservoir maximal bis zur Feldkapazität aufgefüllt wird (abgesehen von der Möglichkeit von Staunässe, die durch dichte tiefere Bodenschichten hervorgerufen werden kann), nimmt der Bodenwassergehalt durch die Transpiration der Pflanzen und durch konkurrierende Abflüsse (Evaporation, Versickerung) ab. D.h. die Transpirationsstrategie der Pflanzen nach einem Regenfall (Zeitskala: Tage - Monate) beeinflusst den Verlauf der Reduktion des Bodenwasservorrats, insbesondere den Zeitpunkt des Absinkens des Bodenwassergehalts unter den Welkepunkt, an dem für die Pflanze keine weitere Bodenwasserentnahme möglich ist. Ist ein solcher Zustand erreicht, können Pflanzen, die im Folgenden nach Levitt (1958) als trockenheitstolerant („drought tolerant“) bezeichnet werden, aufgrund von spezifischen Mechanismen irreversible Schäden (bis zum Eingehen) vermeiden. Sukkulenz (Wasserspeicherung), weitere Verringerung der cuticulären Leitfähigkeit durch Einrollen der Blätter oder die Fähigkeit des Protoplasmas, strenge Entwässerung zu ertragen (Larcher, 1984) sind Beispiele hierfür. Die Pflanzen, die nach Levitt auf Aus-

trocknungsvermeidung („drought avoidance“) angewiesen sind, da sie nicht über Überlebensmechanismen bei ausgetrocknetem Boden verfügen, sollen als trockenheitsintolerant charakterisiert werden. *Larcher (1984)* gibt für das Überdauerungsvermögen nicht mehr wasserversorgter Blätter Werte von 1 h (*Fagus silvatica*) über zwei Tage (*Pinus silvestris*) bis zu 1,5 Monaten (Sukkulente) an. Wie sich zeigen wird, hat die Eigenschaft der Trockenheitstoleranz bzw. -intoleranz einen Einfluß auf die optimale Transpirationsstrategie nach einem Niederschlag, da der Verlauf der Transpiration sich bei der trockenheitsintoleranten Pflanze über den Zeitpunkt der Bodenaustrocknung auf den Erwartungswert der Lebensdauer auswirkt, was bei der (ideal) trockenheitstoleranten Pflanze nicht der Fall ist.

Weiterhin wird die Form der konkurrierenden Abflüsse einen Einfluß auf die optimale Transpirationsstrategie haben. Da mit der Erhöhung der Assimilation, wie in Kapitel 2 gezeigt wurde, die Transpiration, also der Wasserverlust, überproportional ansteigt, sind kleine Assimilationsraten von der Wassernutzung her am günstigsten, bedeuten allerdings, daß u.U. ein großer Teil des nach einem Niederschlag zur Verfügung stehenden Bodenwassers durch die konkurrierenden Abflüsse verbraucht wird und so insgesamt weniger Wasser für die Pflanze zur Verfügung steht. Schließlich spielt die Niederschlagsstatistik eine wesentliche Rolle, da im Falle häufig auftretender Niederschläge große Transpirationsraten möglich sind, ohne daß dadurch eine große Wahrscheinlichkeit der Bodenaustrocknung bedingt würde.

### 3.1 Der Fall des deterministischen Niederschlagsregimes

---

Bevor die optimale Assimilations- und Transpirationsstrategie unter Annahme eines stochastischen Niederschlagsregimes berechnet wird, soll in diesem Abschnitt zunächst der einfachere hypothetische Fall deterministischer Niederschlagsereignisse diskutiert werden, da sich schon hier einige Charakteristika der optimalen Strategie zeigen, die auch im stochastischen Fall von Bedeutung sind. Auch in der formalen Behandlung sind beide Fälle ähnlich, die Ausdrücke werden jedoch im stochastischen Fall komplizierter.

Die Optimierungsaufgabe lautet nun, die gesamte Assimilation  $\Omega$  zwischen zwei Niederschlagsereignissen, die  $\tau$  Tage auseinanderliegen, zu maximieren. Dies entspricht der Maximierung der Lebensproduktion, da im deterministischen Fall kein Zusammenhang zwischen der Lebensdauer und der Wasserverbrauchsstrategie der Pflanze besteht. Randbedingung für diese Optimierung ist die Bodenwasserbilanz, die über den in Kapitel 2 hergeleiteten Zusammenhang der Tagesassimilation mit der Tagestranspiration,  $Tr(\mathcal{A})$ , mit  $\Omega$  verknüpft ist.

In den numerischen Beispielen dieses Kapitels wird das Niederschlagsregime in Anlehnung an die Niederschlagsmeßreihe des Testreferenzjahres des deutschen Wetterdienstes für Frankfurt/Main, Flughafen, gewählt. Die Jahresniederschlagssumme betrug

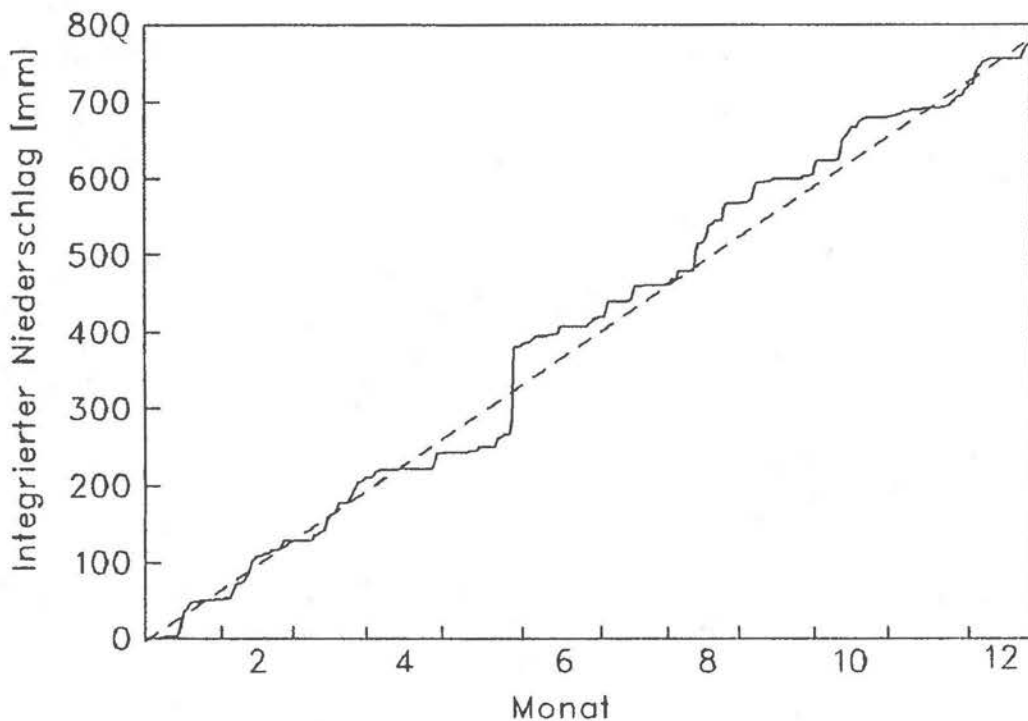


Abb. 3.1: Aufintegrierter Niederschlag des Klimareferenzjahres des deutschen Wetterdienstes für Frankfurt/Main (durchgezogene Linie). Gestrichelte Linie: konstante Niederschlagsrate.

hier  $777 \text{ kg m}^{-2}$  bei 60 zusammenhängenden Niederschlagsereignissen (Gruppen aufeinanderfolgender Regentage). Man erhält also für das durchschnittliche Intervall zwischen zwei Niederschlägen 6,1 Tage und für die durchschnittliche Regenmenge pro Niederschlag  $13,0 \text{ kg m}^{-2}$ . In Abbildung 3.1 ist der aufintegrierte Niederschlag des Testreferenzjahres gegen die Zeit aufgetragen. Man erkennt die gleichmäßige Verteilung des Gesamtniederschlags über das ganze Jahr.

### 3.1.1 Die optimale Strategie ohne konkurrierenden Abfluß

Es soll angenommen werden, daß das Bodenwasserreservoir während des Niederschlagsereignisses auf den pflanzenverfügbaren Bodenwassergehalt  $w_0$  aufgefüllt wird. In den  $\tau$  Tagen bis zum nächsten Niederschlag soll nur der Bodenwasserverlust durch Transpiration betrachtet werden. Dies stellt eine Approximation an einen sehr dichten Bestand auf gut wasserhaltendem Boden dar. In diesem einfachsten Fall lautet die Optimierungsaufgabe:

$$\Omega = \int_0^{\tau} \mathcal{A}(t) dt \stackrel{!}{=} \max \quad (3.1)$$

unter der Nebenbedingung

$$\frac{dw}{dt} = -\mathcal{T}r[\mathcal{A}(t)] ; w(0) = w_0 ; w(\tau) = 0 \quad (3.2)$$

Diese Nebenbedingung wählt aus allen positiven Transpirationsverläufen  $\mathcal{T}r(t)$ ,  $t \in [0, \tau]$ , die aus, die den Bodenwassergehalt  $w$  nach  $\tau$  Tagen auf den Welkepunkt,  $w = 0$ , herabsetzen. Diesen  $\mathcal{T}r(t)$ -Verläufen sind über die Umkehrfunktion des monotonen Zusammenhangs  $\mathcal{T}r(\mathcal{A})$  entsprechende  $\mathcal{A}(t)$ -Verläufe zugeordnet, die durch das Funktional (3.1) auf die Gesamtassimilation im Zeitintervall  $[0, \tau]$  abgebildet werden. In diesem einfachen Fall ließe sich die Nebenbedingung analog zum Problem in Kapitel 2 auch als Integralnebenbedingung formulieren. Es soll hier jedoch im Hinblick auf die folgenden Abschnitte ein anderer Weg gewählt werden, Gleichung (3.2) mit der Optimierungsbedingung (3.1) zu einem Variationsproblem ohne Nebenbedingung zu verknüpfen, um die Eulersche Gleichung der Variationrechnung zur Lösung heranziehen zu können.

Hierzu betrachtet man die Nebenbedingung (3.2), die sich folgendermaßen umschreiben läßt:

$$\mathcal{T}r(\mathcal{A}) = -dw/dt \quad (3.3)$$

Da  $\mathcal{T}r(\mathcal{A})$  bekannt ist, kann man den Integrand  $\mathcal{A}(t)$  des zu optimierenden Integrals als Funktion von  $dw/dt$  auffassen:  $\mathcal{A} = F(dw/dt)$ . Damit wird Gleichung (3.1) zu einem Variationsproblem über den Funktionen  $w(t)$ , die Nebenbedingung ist also eingearbeitet:

$$\Omega = \int_0^{\tau} F(dw/dt) dt \stackrel{!}{=} \max \quad (3.4)$$

Als notwendige Bedingung für Stationarität von (3.4) gilt:

$$\frac{\partial F}{\partial w} - \frac{d}{dt} \left( \frac{\partial F}{\partial (dw/dt)} \right) = 0 \quad (3.5)$$

Wegen  $\partial F/\partial w = 0$  bleibt nur die partielle Ableitung nach  $dw/dt$  zu bestimmen. Mit Gleichung (3.3) und der Abkürzung  $\partial \mathcal{T}r/\partial \mathcal{A} = \lambda$  erhält man:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \mathcal{T}r}{\partial (dw/dt)} &= \frac{\partial \mathcal{T}r}{\partial \mathcal{A}} \cdot \frac{\partial \mathcal{A}}{\partial (dw/dt)} & (3.6) \\ \Rightarrow \frac{\partial F}{\partial (dw/dt)} &= \frac{\partial \mathcal{A}}{\partial (dw/dt)} = \frac{-1}{\lambda} \end{aligned}$$

und nach Einsetzen in (3.5):

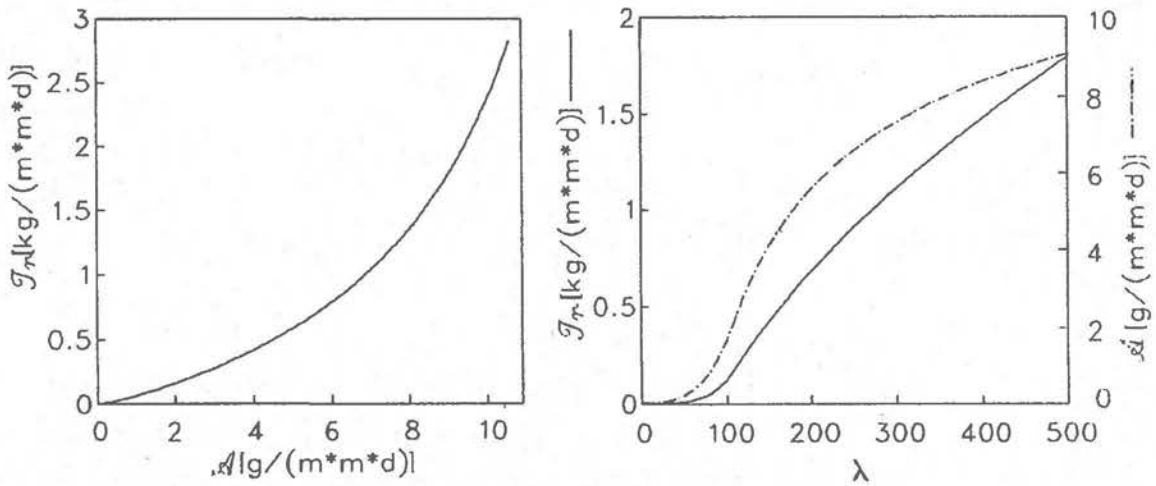


Abb. 3.2: Linkes Bild: Zusammenhang zwischen Tagestranspiration und Tagesassimilation für *Fagus silvatica* (Tageswetterverlauf: 13.7, nach Schulze, 1970). Rechtes Bild: Abhängigkeit von Tagestranspiration und Tagesassimilation von der Steigung  $\partial \mathcal{T}_r / \partial \mathcal{A} = \lambda$ .

$$-\frac{d}{dt} \left( \frac{-1}{\lambda(t)} \right) = 0 \quad (3.7)$$

Dies ist eine Differentialgleichung erster Ordnung für  $\lambda(t) = \partial \mathcal{T}_r / \partial \mathcal{A}$ . In Anhang F sind die Zusammenhänge zwischen  $\mathcal{T}_r$ ,  $\mathcal{A}$  und  $\lambda$ , wie sie sich aus den Resultaten des Abschnitts 2.5.2 ergeben, noch einmal zusammenfassend dargestellt. Abbildung 3.2 zeigt die Verläufe für den in 2.5.2 diskutierten Fall der Buche im hochsommerlichen Klima. Bei Kenntnis des Verlaufs von  $\lambda$  ist also auch  $\mathcal{T}_r(t)$  und  $\mathcal{A}(t)$  bestimmt. Aus Gleichung (3.7) folgt nun  $\lambda(t)$  bis auf eine Konstante, die die Anpassung an die Nebenbedingung (3.2) erlaubt:

$$\frac{d\lambda/dt}{\lambda^2} = 0 \Rightarrow d\lambda/dt = 0 \Rightarrow \lambda(t) = \lambda_0 \quad (3.8)$$

Im betrachteten Fall ist die optimale Assimilations- und Transpirationsstrategie also besonders einfach durch konstantes  $\lambda(t) = \lambda_0$  und damit konstante Werte für  $\mathcal{T}_r$  und  $\mathcal{A}$  gegeben. Zur Bestimmung des Wertes von  $\mathcal{T}_r = \mathcal{T}_{r_0}$  wird nun die Nebenbedingung (3.2) herangezogen

$$\frac{dw}{dt} = -\mathcal{T}_{r_0} ; w(0) = w_0 ; w(\tau) = 0 \quad (3.9)$$

Damit ergibt sich:



$$\mathcal{T}r_0 = \frac{w_0}{\tau} ; \mathcal{A} = \mathcal{A}_0 = \mathcal{A}(\mathcal{T}r_0) \quad (3.10)$$

In Abbildung 3.3 sind im rechten Bild die optimalen Verläufe von  $\mathcal{T}r$  und  $\mathcal{A}$  für  $w_0 = 10 \text{ kgm}^{-2}$  und  $\tau = 6 \text{ d}$  dargestellt ( $\mathcal{A}(\mathcal{T}r)$  wurde wie in Abbildung 3.2 gewählt). Die maximal mögliche Gesamtassimilation zwischen zwei Niederschlagsereignissen  $\Omega$  ergibt sich zu 53 g. Im linken Bild sind die Verläufe des Bodenwassergehalts ohne (gestrichelte Linie) und mit Transpiration (durchgezogene Linie) dargestellt.

Unterstellt man der Pflanze eine gewisse Trockenheitstoleranz in dem Sinne, daß die Ausbeutung des Bodenwasservorrats zu einer Zeit  $t_1 < \tau$  erlaubt wird, ist es in diesem Beispiel evident, daß eine solche Strategie zu geringeren  $\Omega$ -Werten führen würde, da  $\mathcal{T}r_0$  umgekehrt proportional zur Integrationszeit  $t_1$  wächst, während die Assimilation nur unterproportional mit  $\mathcal{T}r$  ansteigt (siehe Abbildung 3.2). Ebenso wäre eine Strategie, die den Bodenwasservorrat bis zum Zeitpunkt  $\tau$  nicht völlig verbraucht hat, im deterministischen Fall sicherlich suboptimal (die Integrationszeit bleibt konstant,  $\mathcal{T}r_0$  und damit  $\mathcal{A}_0$  werden geringer). Die genaue Quantifizierung dieser Zusammenhänge ergibt sich als Sonderfall aus den Ergebnissen des nächsten Abschnitts.

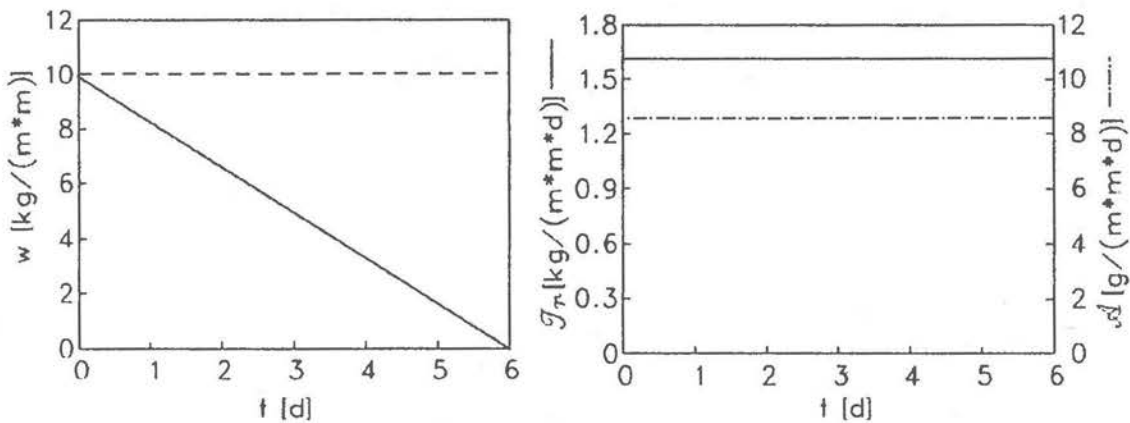


Abb. 3.3: Optimale Strategie bei vernachlässigbarem konkurrierendem Abfluß. Linkes Bild: zeitliche Entwicklung des Bodenwassergehalts nach einem Niederschlag ohne Transpiration (gestrichelte Linie) und mit optimaler Transpiration (durchgezogene Linie). Rechtes Bild: zugehörige optimale Verläufe von Tagestranspiration und Tagesassimilation.

### 3.1.2 Die optimale Strategie mit konstanter konkurrierender Abflußrate

Als einfachste Erweiterung des bisher besprochenen Modells soll neben dem Transpirationsfluß eine konstante Abflußrate  $\beta$  angenommen werden. Weiterhin soll die Möglichkeit der Ausbeutung des Bodenwasservorrats zu einer Zeit  $t_1 < \tau$  in Betracht gezogen werden. Die Optimierungsbedingung lautet dann:

$$\Omega[t_1] = \int_0^{t_1} \mathcal{A}(t) dt \stackrel{!}{=} \max ; t_1 < \tau \quad (3.11)$$

mit: 
$$\frac{dw}{dt} = -Tr[\mathcal{A}(t)] - \beta ; w(0) = w_0 ; w(t_1) = 0 \quad (3.12)$$

Darüberhinaus sei  $\beta < w_0/t_1$ , d. h. bei verschwindender Transpiration soll  $t_1 > \tau$  gelten. Diese Optimierungsaufgabe wird nun zunächst analog zum vorherigen Abschnitt für festes  $t_1$  gelöst, um im nächsten Schritt  $\Omega[t_1]$  über  $t_1 < \tau$  zu maximieren.

Mit den gleichen Argumenten wie vorher kann man auch hier den Integrand  $\mathcal{A}(t)$  im Funktional (3.11) unter Berücksichtigung der umgeformten Nebenbedingung (3.12),  $Tr(\mathcal{A}) = -dw/dt - \beta$  als Funktion von  $dw/dt$ ,  $\mathcal{A}(t) = F(dw/dt)$ , auffassen. Da in Gleichung (3.12) nur ein zusätzlicher konstanter Summand auftritt, ändern sich die Werte für die partiellen Ableitungen von  $F$  nicht und die Gleichungen (3.5) bis (3.8) gelten auch in diesem Fall. Man erhält also auch bei konkurrierendem konstanten Abfluß eine konstante Transpirations- und Assimilationsrate als optimale Strategie. Einsetzen in die Nebenbedingung (3.12) liefert:

$$Tr = \begin{cases} \frac{w_0}{t_1} - \beta & \text{für } t < t_1 \\ 0 & \text{für } t_1 \leq t \leq \tau \end{cases} ; \mathcal{A} = \mathcal{A}(Tr) \quad (3.13)$$

Im Vergleich zur optimalen Strategie im Fall ohne konkurrierenden Abfluß erhält man hier eine um  $\beta$  reduzierte optimale Transpirationsrate. Im nächsten Schritt soll nun die Gesamtassimilation zwischen zwei Niederschlägen in Abhängigkeit von der Dauer der völligen Ausbeutung des Bodenwassers,  $\Omega(t_1)$ , berechnet werden. Nach den Ergebnissen des Abschnitts 2.5.2 gilt  $\mathcal{A}(Tr) = x - y/(z + Tr)$  mit den Konstanten  $x = \gamma \cdot S_1$ ,  $y = (\delta \gamma)^{1/2} \cdot S_2$  und  $z = \delta \cdot S_3$  (solange  $Tr \leq Tr_{\min}$ ; siehe Anhang F) und nach Einsetzen der optimalen Transpirationsstrategie nach Gleichung (3.13) in  $\mathcal{A}(Tr)$  ergibt sich die optimale Assimilationsstrategie. Mit diesem Ausdruck geht man in Gleichung (3.11) ein und erhält:

$$\Omega[t_1] = \int_0^{t_1} \mathcal{A}(t) dt = \Omega[t_1] \quad (3.14)$$

$$= \int_0^{t_1} \left( x - \frac{y^2}{z + \frac{w_0}{t_1} - \beta} \right) dt = t_1 \cdot \left( x - \frac{y^2}{z + \frac{w_0}{t_1} - \beta} \right)$$

Aus der Bedingung  $d\Omega/dt_1 = 0$  ergibt sich mit Gleichung (3.14) für die optimale Zeit der Ausbeutung des Bodenwasservorrats:

$$t_1^{opt} = \frac{w_0}{(z - \beta)} \cdot \left( \sqrt{\frac{y^2}{y^2 - x \cdot (z - \beta)}} - 1 \right) \quad (3.15)$$

Interessant ist nun, daß dieser optimale Zeitpunkt für größere konkurrierende Abflüsse vor dem Zeitpunkt des nächsten Niederschlags liegen kann, also  $t_1^{opt} < \tau$  möglich wird. In Abbildung 3.4 ist die optimale Assimilationsstrategie für zwei unterschiedliche Abflußregime ( $\beta = 1/3$  und  $\beta = 4/3$ ) im Fall von *Fagus silvatica* (gleiches Beispiel wie im vorherigen Abschnitt,  $x = 0,015 \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ,  $y = 0,134 \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ,  $z = 1,239 \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) dargestellt. Für den geringeren konkurrierenden Abfluß ( $\beta = 1/3$ , linke Spalte der Abbildung), durch den während der 6 Tage zwischen den Niederschlagsereignissen der Bodenwassergehalt ohne den Transpirationsfluß von  $w_0 = 10 \text{ kg m}^{-2}$  auf  $w(\tau) = 8 \text{ kg m}^{-2}$  reduziert würde (gestrichelte Linie, letzte Zeile der Abbildung), zeigt sich qualitativ das gleiche Verhalten wie im vorherigen Abschnitt. Die Gesamtassimilation  $\Omega(t_1)$  steigt im Intervall zwischen 0 und  $\tau$  monoton an (oberes Bild), sodaß bei  $t_1 = \tau$  ein Randmaximum ( $t_1^{opt}$  nach Gleichung (3.15)  $\leq \tau$  oder imaginär) vorliegt, die optimale Strategie also wie vorher darin besteht, das Bodenwasser genau bis zum Zeitpunkt des folgenden Niederschlags aufzubauchen (durchgezogene Linie, unteres Bild).

Anders stellt sich die Situation für  $\beta = 4/3$  (Abbildung 3.4, rechte Spalte) dar. Hier ist  $t_1^{opt} = 3,89 \text{ d}$  und damit führt eine Ausbeutung des Bodenwassers vor dem folgenden Niederschlagsereignis zur maximalen Produktion.

Die Interpretation dieses Ergebnisses ist, daß es im Falle großer konkurrierender Abflüsse vorteilhaft sein kann, „teuer“, also bei hohen Transpirationsraten, zu produzieren ( $Tr/\mathcal{A}$  wir für große  $Tr$  immer ungünstiger, siehe Abbildung 3.2, linkes Bild), um einen größeren Anteil des Bodenwassers für die Pflanze nutzen zu können, bevor es „unproduktiv“ abgeflossen ist. In diesem Fall würde eine trockenheitstolerante Pflanze also eine höhere Lebensproduktion erzielen als dies bei Trockenheitsintoleranz möglich wäre.



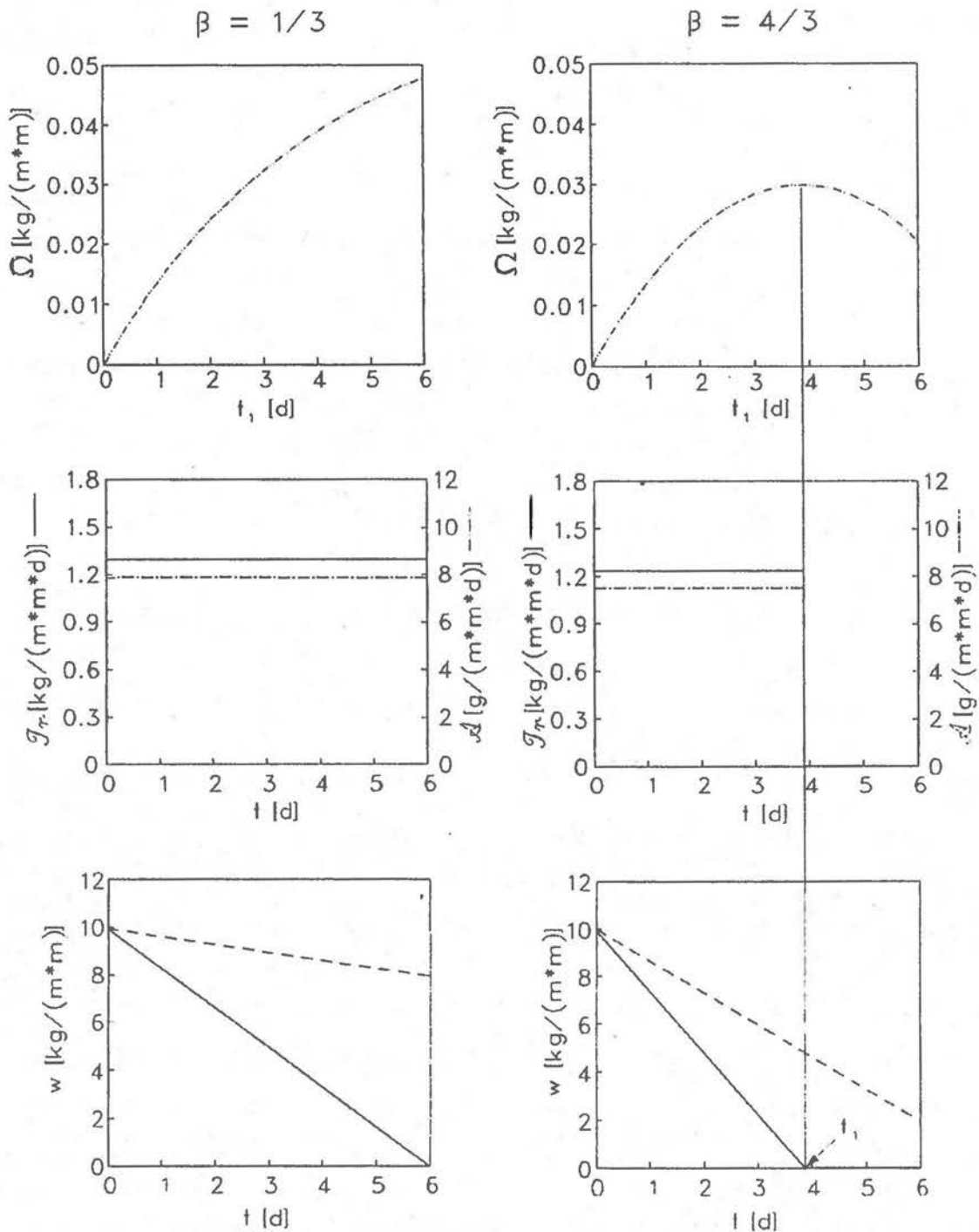


Abb. 3.4: Vergleich der optimalen Transpirationsstrategie bei geringem (linke Spalte) und starkem konstanten konkurrierenden Abfluß. In der oberen Zeile ist die Abhängigkeit der erreichten Gesamtassimilation von der Ausbeutungszeit des Bodenwassers,  $t_1$ , aufgetragen. In der zweiten Zeile wird der Zeitverlauf der jeweils optimalen Transpirations- und Assimilationsstrategie angegeben. In der unteren Zeile ist der Zeitverlauf des Bodenwassergehalts dargestellt (gestrichelte Linie: ohne Transpiration; durchgezogene Linie: mit Transpiration)

### 3.1.3 Die optimale Strategie mit bodenwasserabhängiger konkurrierender Abflußrate

Einen realistischeren Ansatz als die Annahme eines konstanten Abflusses stellt die Modellierung des Bodenwasserverlustes in Abhängigkeit vom augenblicklichen Bodenwassergehalt dar. Im noch analytisch behandelbaren Fall einer linearen Abhängigkeit von  $w$  erhält man als Nebenbedingung des Optimierungsproblems:

$$\frac{dw}{dt} = -Tr[\mathcal{A}(t)] - \alpha \cdot w - \beta; w(0) = w_0; w(t_1) = 0 \quad (3.16)$$

und damit für den Fall verschwindender Transpiration die Lösung:

$$w(t) = e^{-\alpha \cdot t} \cdot \left( w_0 + \frac{\beta}{\alpha} \right) - \frac{\beta}{\alpha}; t_1 = \frac{1}{\alpha} \cdot \ln \left( \frac{\alpha}{\beta} \cdot w_0 + 1 \right) \quad (3.17)$$

Mit den gleichen Argumenten wie in den vorherigen beiden Abschnitten erhält man aus  $Tr[\mathcal{A}(t)] = -dw/dt - \alpha \cdot w - \beta$  für die partiellen Ableitungen von  $F(dw/dt, w)$ :

$$\frac{\partial F}{\partial(dw/dt)} = \frac{-1}{\lambda}; \frac{\partial F}{\partial w} = \frac{-\alpha}{\lambda} \quad (3.18)$$

und nach Einsetzen in die Eulersche Gleichung (3.5) folgende Differentialgleichung für  $\lambda(t)$ :

$$\frac{-\alpha}{\lambda} - \frac{d}{dt} \left( \frac{-1}{\lambda} \right) = 0 \quad (3.19)$$

und damit:

$$\frac{d\lambda}{dt} = -\alpha \cdot \lambda \Rightarrow \lambda(t) = \lambda_0 \cdot e^{-\alpha \cdot t} \quad (3.20)$$

Im Gegensatz zur optimalen Strategie bei konstanter Abflußrate ergibt sich hieraus, daß eine abnehmende Transpirations- und Assimilationsrate zur maximalen Gesamtassimilation zwischen zwei Niederschlagsereignissen führt. Unter der Voraussetzung, daß  $\max_{0 \leq t \leq \tau} \lambda(t) \leq \lambda_{\min}$  bleibt (siehe Anhang F), kann man auch diesen Fall im Sinne der

Ergebnisse von 2.5.2 weiter analytisch behandeln. Setzt man das Resultat von Gleichung (3.20) in die Gleichung für  $Tr(\lambda)$  (Anhang F) ein, ergibt sich für den optimalen Zeitverlauf der Transpiration:

$$Tr(t) = y \cdot \sqrt{\lambda_0} \cdot e^{-\frac{1}{2} \alpha \cdot t} - z \quad (3.21)$$

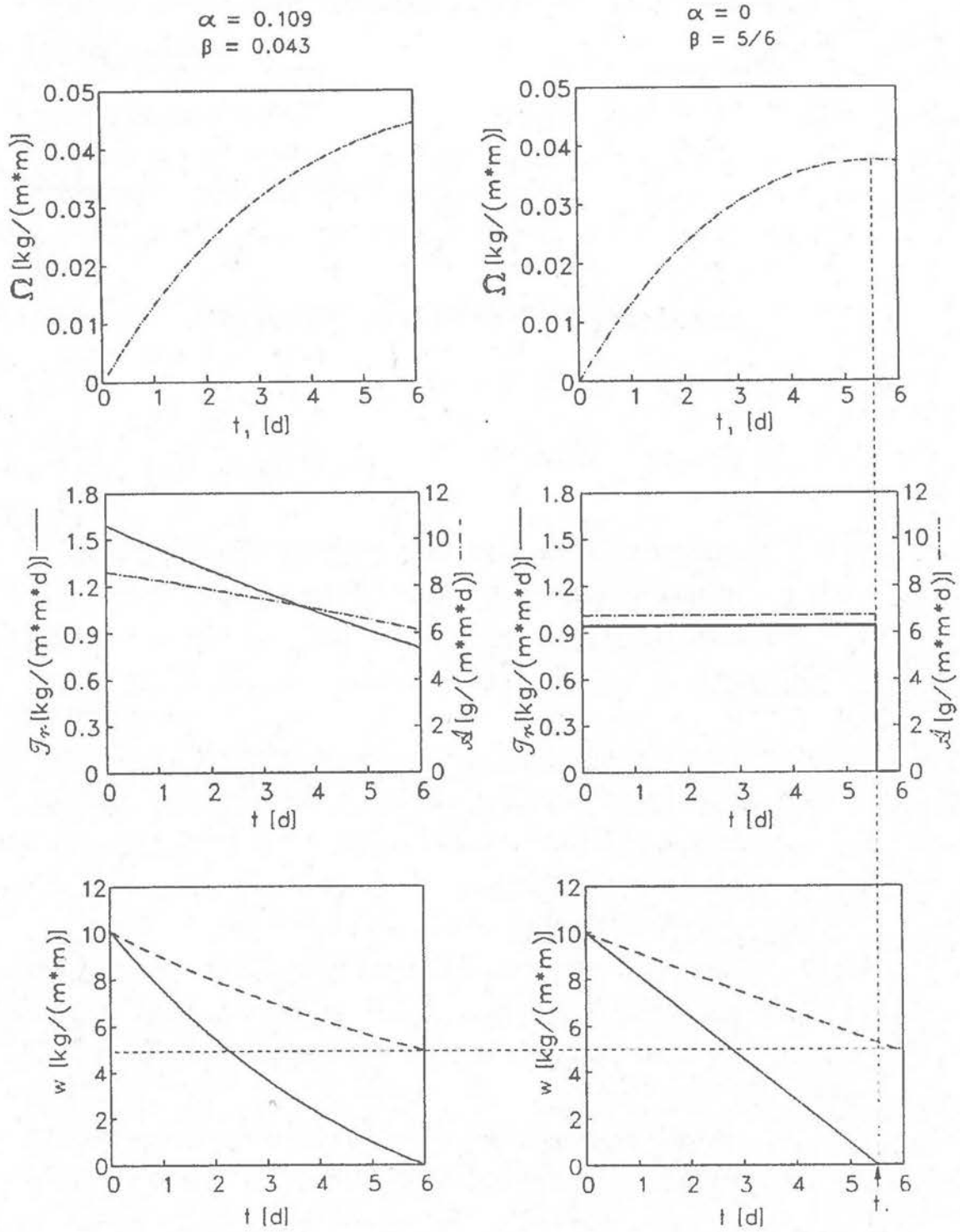


Abb. 3.5: Vergleich der optimalen Transpirationsstrategie bei bodenwassergehaltabhängigem (linke Spalte) und konstantem konkurrierenden Abfluß. Darstellung wie in Abb. 3.4

mit den gleichen Konstanten wie im vorherigen Abschnitt. Setzt man diesen Ausdruck in die Differentialgleichung für die Bodenwasserbilanz (3.16) ein, erhält man als Lösung den Zeitverlauf von  $w$  in Abhängigkeit von  $\lambda_0$ . Aus der Bedingung  $w(t_1) = 0$  folgt dann der Zusammenhang  $\lambda_0 = \lambda_0(t_1)$ . Einsetzen dieser Gleichung in  $\mathcal{A}(\lambda(t))$  (siehe Anhang F):

$$\mathcal{A}(t) = x - y \cdot \frac{1}{\sqrt{\lambda_0}} \cdot e^{\frac{1}{2}\alpha \cdot t} \quad (3.22)$$

und Integration dieses Ausdrucks über  $t$  von 0 bis  $t_1$  liefert die Abhängigkeit der optimalen Gesamtassimilation von  $t_1$  (die detaillierte Rechnung ist in Anhang G dokumentiert):

$$\Omega(t_1) = x \cdot t_1 - \frac{4y^2}{\alpha} \cdot \frac{e^{\alpha \cdot t_1} - 2 \cdot e^{\frac{1}{2}\alpha \cdot t_1} + 1}{\alpha \cdot w_0 + (z - \beta) \cdot (e^{\alpha \cdot t_1} - 1)} \quad (3.23)$$

Die analytische Bestimmung der Lage möglicher Extrema dieses Ausdrucks ist leider nicht mehr möglich.

In Abbildung 3.5, linke Spalte, oberes Bild ist  $\Omega(t_1)$  nach Gleichung (3.23) für  $\alpha = 0,109 \text{ d}^{-1}$  und  $\beta = 0,042 \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  ( $x, y, z$  und  $w_0$  wie vorher) dargestellt. Man erkennt, daß die maximale Gesamtproduktion von 44,6 g für  $t_1 = 6 \text{ d}$  als Randmaximum erreicht wird.  $\alpha$  und  $\beta$  wurden so gewählt, daß der Bodenwassergehalt ohne Transpirationsfluß (Gleichung (3.17)) nach  $t = \tau$  auf die Hälfte reduziert wird (unteres Bild, gestrichelte Linie). Für  $t_1 = 6 \text{ d}$  erhält man einen  $\lambda_0$ -Wert von 438,4. Die damit nach Gleichung (3.21) und (3.22) bestimmten optimalen Verläufe von Assimilation und Transpiration sind im mittleren Bild der linken Spalte der Abbildung dargestellt.

Die optimale Transpiration sinkt im Fall des  $w$ -abhängigen konkurrierenden Abflusses während der Trockenperiode auf 50% ihres Anfangswertes ab.

In der rechten Spalte ist zum Vergleich die optimale Strategie bei konstanter Abflußrate dargestellt, wobei  $\beta$  mit  $5/6 \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  so gewählt wurde, daß ohne Transpiration der Bodenwassergehalt  $w$  nach 6 d wieder auf die Hälfte reduziert wird. Im oberen Bild erkennt man, daß die optimale Ausbeutungszeit nun 5,5 d beträgt (nach Gleichung (3.15)) und die maximale Gesamtassimilation mit 37,4 g deutlich unter dem maximalen  $\Omega$ -Wert bei  $w$ -abhängigem konkurrierenden Abfluß liegt, obwohl in beiden Fällen für  $\mathcal{T}r(t) = 0$  während einer Trockenperiode  $5 \text{ kg m}^{-2}$  Wasser entnommen werden.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Untersuchung der optimalen Assimilationsstrategien in einem hypothetisch als deterministisch angenommenen Niederschlagsregime neben der Entwicklung des Lösungsalgorithmus, der auf den stochastischen Fall zu übertragen sein wird, die wesentlichen Aspekte des Einflusses der konkurrierenden Ab-

flüsse auf die Transpirationsstrategie ergeben hat. Danach kann die absolute Größe dieser Abflüsse eine Ausbeutung der Bodenwasservorräte vor dem nächsten Niederschlag sinnvoll machen (bei Trockenheitstoleranz der Pflanze). Weiterhin spielt deren funktionale Abhängigkeit vom Bodenwasserbestand bei gleicher Gesamtentnahme durch die konkurrierenden Abflüsse eine Rolle für die erreichbare maximale Gesamtassimilation. So sind bei monoton (linear) mit  $w$  steigenden Abflußraten größere Gesamtassimilationen zu erreichen als bei nicht von  $w$  abhängigen (konstanten) Abflußraten.

### 3.2 Der Fall des stochastischen Niederschlagsregimes

---

Da es sich bei tatsächlichen Regenfällen nicht um regelmäßige Ereignisse handelt, ist die Charakterisierung des Niederschlagsregimes durch Wahrscheinlichkeitsverteilungen die angemessene Beschreibung. Im allgemeinen wird man nach der Wahrscheinlichkeit des Auftretens und der Ergiebigkeit eines Niederschlagsereignisses in der Zeit fragen. Im Rahmen dieser Untersuchung soll die Näherung gleich ergiebiger Niederschläge gemacht werden, deren zeitliche Abstände (Trockenintervalle der Länge  $t$ ) einer gegebenen Wahrscheinlichkeitsverteilung  $p(t)$  unterliegen. Die Aufgabe der Näherung konstanter Ergiebigkeit würde zu einer komplizierteren Theorie führen, die sich bisher als nicht behandelbar erwiesen hat. *Cowan (1986)* machte einen solchen Versuch (mit einem von dieser Untersuchung abweichenden Optimierungskriterium), der allerdings formal fehlerhaft war (*Farquhar, 1991*) und Zweifel daran läßt, ob der dort gewählte Zugang überhaupt durchführbar ist.

Das im deterministischen Fall verwendete Optimierungskriterium der Maximierung der Produktion  $\Omega$  während des Trockenintervalls der festen Länge  $\tau$  wird im stochastischen Fall durch die Maximierung des Erwartungswertes der Produktion während eines Trockenintervalls,  $\langle \Omega \rangle$ , ersetzt. Die Optimierungsaufgabe lautet dann:

$$\langle \Omega \rangle = \int_0^{\infty} \Omega(t) \cdot p(t) dt \stackrel{!}{=} \max \quad (3.24)$$

mit 
$$\Omega(t) = \int_0^t \mathcal{A}(t') dt' \quad (3.25)$$

und der Nebenbedingung

$$\frac{dw}{dt} = -Tf[\mathcal{A}(t)] - \alpha \cdot w - \beta; \quad w(0) = w_0; \quad w(t_1) = 0 \quad (3.26)$$



die nun bei der trockenheitstoleranten Pflanze die Bedeutung hat, daß  $\mathcal{A}(t)$  in Formel (3.25) für  $t > t_1$  identisch 0 ist. Es gilt weiterhin wegen der Unabhängigkeit des Erwartungswerts der Lebensdauer von der Strategie, daß die zu erwartende Lebensproduktion proportional  $\langle \Omega \rangle$  ist.

Im Fall der trockenheitsintoleranten Pflanze, die auf einen endlichen Bodenwassergehalt bis zum folgenden Niederschlag angewiesen ist, führen Trockenphasen größer  $t_1$  zum Vertrocknen und tragen so nicht zu  $\langle \Omega \rangle$  bei. Dies wird in Abschnitt 3.2.2 zusammen mit der nun von der Assimilationsstrategie abhängigen Vertrocknungswahrscheinlichkeit im Detail diskutiert.

Es sei noch bemerkt, daß das neue Funktional (3.24) in die Optimierungsbedingung des deterministischen Falls übergeht, wenn man für  $p(t)$  die Wahrscheinlichkeitsdichte eines sicheren Ereignisses zum Zeitpunkt  $\tau$ ,  $\delta(t - \tau)$ , einsetzt. Man erhält dann nach der Rechenregel für Distributionen,

$$\int_{-\infty}^{\infty} \delta(t - \tau) f(t) dt = f(\tau), \quad (3.27)$$

das Ergebnis  $\langle \Omega \rangle = \Omega(\tau)$ .

### 3.2.1 Die trockenheitstolerante Pflanze bei gleichverteilten und unabhängigen Niederschlagsereignissen

---

Zur Bestimmung der Funktion  $p(t)$  sollen stochastisch gleichverteilte und unabhängige Niederschlagsereignisse betrachtet werden, d.h. die Wahrscheinlichkeit, daß ein Niederschlagsereignis eintritt ist jeden Tag gleich groß, unabhängig von der Situation am Vortag. Die Wahrscheinlichkeit, daß im Zeitintervall  $\Delta t$  ein solcher Niederschlag stattfindet, sei  $\Delta t/\tau$ . Um zu berechnen, wie groß die Wahrscheinlichkeit  $P$  dafür ist, daß in einem Zeitintervall der Länge  $t = n \cdot \Delta t$  kein Niederschlag fällt, müssen die Wahrscheinlichkeiten für Trockenheit,  $1 - \Delta t/\tau$ , in allen Teilintervallen miteinander multipliziert werden:

$$P(t) = \left(1 - \frac{\Delta t}{\tau}\right)^n = \left(1 - \frac{t}{\tau} \cdot \frac{1}{n}\right)^n \quad (3.28)$$

oder für  $n \rightarrow \infty$  (entspricht  $\Delta t \rightarrow 0$ ):

$$P(t) = \lim_{n \rightarrow \infty} \left(1 - \frac{\Delta t}{\tau}\right)^n = e^{-t/\tau} \quad (3.29)$$

Die gesuchte Wahrscheinlichkeitsdichte  $p(t)$  für das Beenden eines Trockenintervalls während eines Zeitpunkts zwischen  $t$  und  $t+dt$  nach dem letzten Niederschlag schließlich erhält man aus dem Produkt der Wahrscheinlichkeit für Trockenheit bis zum Zeitpunkt  $t$ ,  $P(t)$ , und der Wahrscheinlichkeit  $dt/\tau$ , daß es im Intervall  $dt$  regnet:

$$p(t) dt = P(t) \cdot \frac{dt}{\tau} = \frac{1}{\tau} \cdot e^{-t/\tau} \cdot dt \quad (3.30)$$

Betrachtet man das Normierungsintegral dieser Wahrscheinlichkeitsverteilung und das durchschnittliche Zeitintervall zwischen zwei Niederschlägen,  $\langle t \rangle$  ,:

$$\int_0^{\infty} p(t) dt = 1; \quad \langle t \rangle = \int_0^{\infty} t \cdot p(t) dt = \tau \quad (3.31)$$

erhält man die nach den Voraussetzungen erwarteten Resultate.

Um die Nebenbedingung, daß  $\mathcal{A}(t)$  ab  $t = t_1$  gleich 0 ist, in das Funktional (3.24) möglichst einfach einzubeziehen, teilt man es in zwei Summanden auf:

$$\langle \Omega \rangle = \int_0^{\infty} \Omega(t) \cdot p(t) dt = \int_0^{t_1} \Omega(t) \cdot p(t) dt + \int_{t_1}^{\infty} \Omega(t_1) \cdot p(t) dt \quad (3.32)$$

wobei der zweite Summand widerspiegelt, daß nach Ausbeutung des Bodenwassers zum Zeitpunkt  $t_1$  auch bei größeren Trockenintervallen die Gesamtproduktion  $\Omega$  nicht über  $\Omega(t_1)$  wächst. Nach Einsetzen der oben hergeleiteten Form von  $p(t)$ , partieller Integration und einigen Zusammenfassungen (detaillierte Rechnung in Anhang H) ergibt sich für den Erwartungswert der Gesamtproduktion in einem Trockenintervall ein relativ einfacher Ausdruck in Abhängigkeit von der gewählten Assimilationsstrategie  $\mathcal{A}(t)$ :

$$\langle \Omega \rangle(t_1) = \int_0^{t_1} \mathcal{A}(t) \cdot e^{-t/\tau} dt \quad (3.33)$$

Der Zusammenhang zwischen der Integrationsgrenze  $t_1$  und der Wahl von  $\mathcal{A}(t)$  wird wie im deterministischen Fall durch die Nebenbedingung (3.26) vermittelt. Zur Lösung des Optimierungsproblems für zunächst festgehaltenes  $t_1$  kann man analog zu den Rechnungen in 3.1 vorgehen. Auflösen der Nebenbedingung (3.26) liefert:

$$\mathcal{T}(\mathcal{A}) = -\frac{dw}{dt} - (\alpha \cdot w + \beta) \quad (3.34)$$

Da  $\mathcal{T}$  aber monoton von  $\mathcal{A}$  abhängt, kann auch  $\mathcal{A}$  und damit der ganze Integrand als Funktion von  $dw/dt$ ,  $w$  und  $t$  aufgefaßt werden:

$$\mathcal{A} \cdot e^{-t/\tau} = F(dw/dt, w, t) \quad (3.35)$$

und es gilt wieder die Eulersche Gleichung der Variationsrechnung (3.5), für deren Formulierung man die partiellen Ableitungen von  $F$  benötigt:

$$\frac{\partial F}{\partial w} = \frac{\partial \mathcal{A}}{\partial w} \cdot e^{-t/\tau} \quad (3.36)$$

$$\frac{\partial F}{\partial(dw/dt)} = \frac{\partial \mathcal{A}}{\partial(dw/dt)} \cdot e^{-t/\tau}$$

Zur Bestimmung der partiellen Ableitungen von  $\mathcal{A}$  kann man Gleichung (3.34) heranziehen:

$$\frac{\partial \mathcal{T}}{\partial \mathcal{A}} \cdot \frac{\partial \mathcal{A}}{\partial w} = -\alpha; \quad \frac{\partial \mathcal{T}}{\partial \mathcal{A}} \cdot \frac{\partial \mathcal{A}}{\partial(dw/dt)} = -1 \quad (3.37)$$

Wie am Ende des Abschnitts 2.5.1 gezeigt wurde, gilt aber  $\partial \mathcal{T}/\partial \mathcal{A} = \partial \mathcal{T}/\partial A = \lambda$  und die Gleichungen (3.36) nehmen die Form an:

$$\frac{\partial F}{\partial w} = \frac{-\alpha}{\lambda} \cdot e^{-t/\tau} \quad (3.38)$$

$$\frac{\partial F}{\partial(dw/dt)} = \frac{-1}{\lambda} \cdot e^{-t/\tau}$$

Einsetzen dieser Ausdrücke in die Eulersche Gleichung (3.5), Differenzieren und Umformen führt schließlich auf folgende homogene Differentialgleichung erster Ordnung zur Bestimmung des Zeitverlaufs von  $\lambda$ :

$$\frac{d\lambda}{dt} + \lambda \cdot \left( \frac{1}{\tau} + \alpha \right) = 0 \quad (3.39)$$

mit der Lösung:

$$\lambda(t) = \lambda_0 \cdot e^{-\left(\alpha + \frac{1}{\tau}\right) \cdot t} \quad (3.40)$$

Vergleicht man dieses Ergebnis mit dem optimalen  $\lambda$ -Verlauf im entsprechenden deterministischen Fall, Gleichung (3.20), sieht man, daß im ungewissen Regenregime ein steilerer Abfall der Transpiration nach einem Niederschlagsereignis zum maximalen Erwartungswert der Produktion pro Trockenintervall führt. Dies wird verständlich, wenn man in Betracht zieht, daß die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Trockenintervallen kleiner  $\tau$  mit  $(1 - 1/e)$  größer ist als die Wahrscheinlichkeit von Trockenintervallen größer  $\tau$ , die  $1/e$  beträgt.

In Abbildung 3.6, rechte Spalte, ist im zweiten Bild die Abhängigkeit des Erwartungswertes der Gesamtproduktion  $\langle \Omega \rangle$  vom pflanzenstrategieabhängigen Zeitpunkt der Ausbeutung des Bodenwasservorrats  $w_0$ ,  $t_1$ , aufgetragen. Trotz der formalen Ähnlichkeit von Gleichung (3.40) mit Gleichung (3.20) ist wegen des komplizierteren Funktionals (3.33) die analytische Auswertung nicht mehr möglich. Zur numerischen Auswertung wurde mit jeweils vorgegebenem  $\lambda_0$ -Wert die Bodenwasserbilanzgleichung (3.26) mit einem einfachen Einschrittverfahren (siehe z.B. *Stummel, 1971*) integriert und so der zugehörige Zeitpunkt der Ausbeutung des Bodenwassers,  $t_1(\lambda_0)$ , bestimmt. Im nächsten Schritt folgte die numerische Auswertung des Integrals (3.33) mit der nun bekannten oberen Grenze  $t_1$ . Die Diskretisierung für  $\lambda_0$  wurde so gewählt, daß im Bereich des Maximums von  $\langle \Omega \rangle$  der Abstand zweier aufeinanderfolgender  $t_1$ -Werte kleiner als  $10^{-2}$  d war.

Die Parameter des Abflusses  $\alpha$  und  $\beta$  sowie die Parameter der Abhängigkeit von Assimilation und Transpiration von  $\lambda$ ,  $x$ ,  $y$ , und  $z$ , wurden wie in Abbildung 3.5, linke Spalte, gewählt. Die dort durchgeführte Rechnung für das deterministische Regenregime ist zum Vergleich noch einmal in Abbildung 3.6, linke Spalte, dargestellt. Die Niederschlagsstatistik wurde in Analogie zum deterministischen Fall, wo mit Sicherheit alle 6 Tage ein Niederschlagsereignis auftrat, mit  $\tau = 6$  d so gewählt, daß nun durchschnittlich alle 6 Tage ein Niederschlag zu erwarten ist. In der ersten Zeile der Abbildung sind die entsprechenden Wahrscheinlichkeitsdichten  $p(t)$  abgebildet.

In Abbildung 3.6 rechts unten erkennt man, daß das Bodenwasser ohne Transpirationseinfluß (gestrichelte Linie) nach  $t_1^{\text{max}} = 30$  Tagen ausgebeutet ist (siehe Gleichung (3.17)). Hierzu korrespondiert  $\mathcal{T}(t) = \mathcal{A}(t) = 0$  und damit  $\langle \Omega \rangle = 0$ . Mit kleiner werdendem  $t_1$  steigt nun  $\lambda_0$  und damit wegen größerer  $\mathcal{A}$ -Werte auch der Integrand von (3.33) an, während gleichzeitig die obere Grenze des Integrals kleiner wird. Diesen gegenläufigen Effekte führen für die gewählten Parameter auf ein Maximum von  $\langle \Omega \rangle^{\text{max}} = 29,6$  g bei einem  $t_1$ -Wert von 6,93 Tagen.

Hieraus ergibt sich, daß bei gleichen konkurrierenden Abflüssen im unsicheren Regenregime auch bei optimaler Strategie deutlich geringere Produktionen zu erreichen sind, als dies bei vorhersagbaren Regenereignissen der Fall ist. Weiterhin verlegt sich die Aktivität der Pflanze gegenüber dem deterministischen Fall in die Zeit kurz nach dem Niederschlag

DETERMINISTISCH

STOCHASTISCH

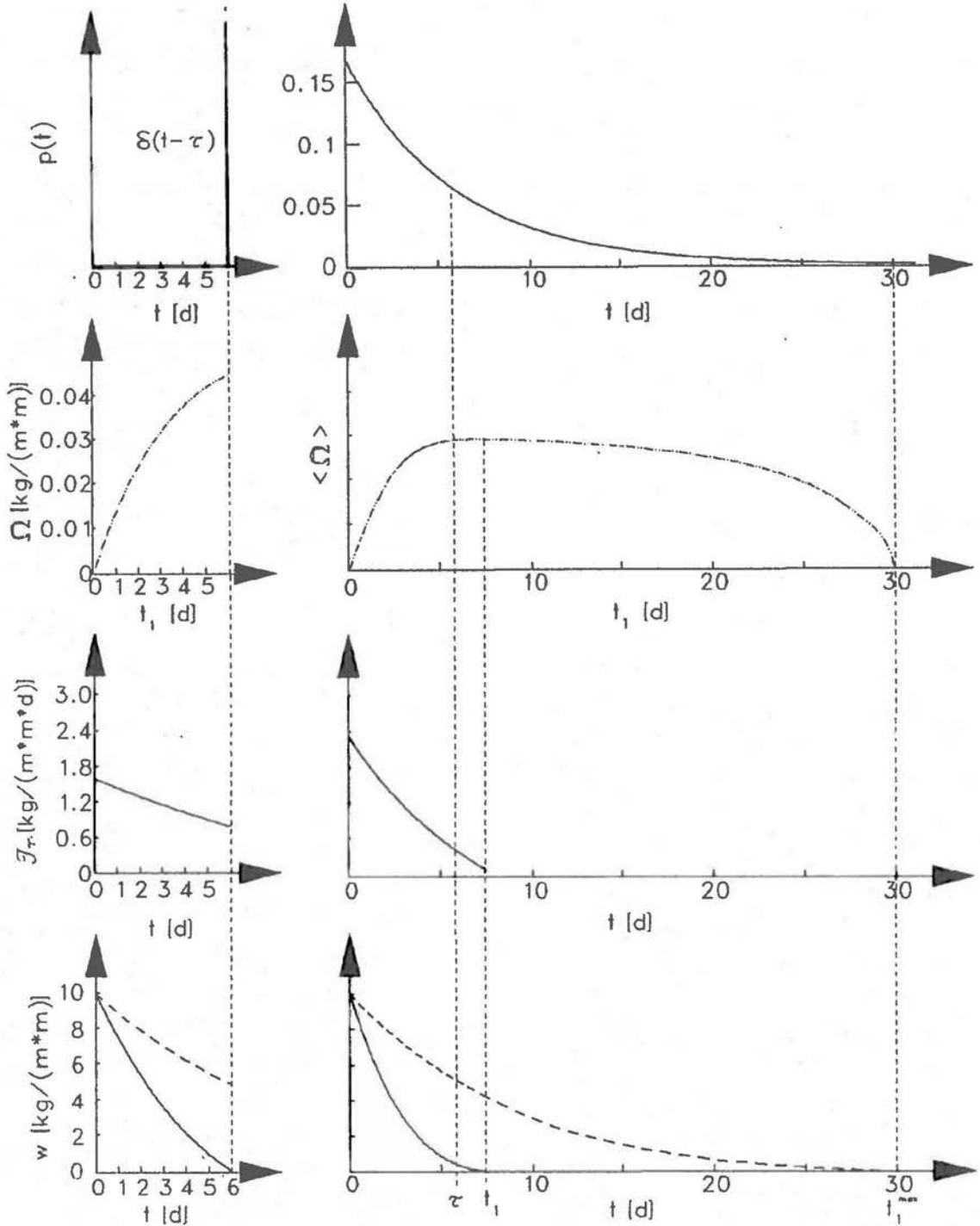


Abb. 3.6: Vergleich der optimalen Transpirationsstrategie im deterministischen Regenregime (linke Spalte, entspricht der Rechnung in Abb. 3.5, linke Spalte) und im entsprechenden stochastischen Regenregime bei gleichen Bodeneigenschaften (rechte Spalte). In der ersten Zeile ist die Wahrscheinlichkeitsdichte für das Auftreten von Niederschlagsereignissen dargestellt.



und nimmt dann rasch ab, wie es in der dritten Zeile von Abbildung 3.6 am Beispiel der Transpirationsrate zu erkennen ist.

### 3.2.2 Der Erwartungswert der Assimilation der trockenheitsintoleranten Pflanze zwischen zwei Niederschlagsereignissen

---

In diesem Abschnitt soll angenommen werden, daß die Pflanze vertrocknet, wenn der durch den letzten Niederschlag aufgefüllte Bodenwasservorrat erschöpft ist, bevor das folgende Niederschlagsereignis einsetzt. Dies bedeutet, daß Trockenperioden, die größer als die Zeit  $t_1$  der Ausbeutung des Bodenwasservorrats sind, aus der Sicht der lebenden Pflanze nicht auftreten, d. h.  $p(t)$  muß nun auf das Intervall  $[0, t_1]$  normiert werden:

$$p(t) = \frac{1}{\tau} \cdot \frac{1}{1 - e^{-t_1/\tau}} \cdot e^{-t/\tau} \quad (3.41)$$

und das zu maximierende Funktional für den Erwartungswert der Gesamtassimilation zwischen zwei Niederschlagsereignissen lautet entsprechend:

$$\langle \Omega \rangle = \frac{1}{\tau} \cdot \frac{1}{1 - e^{-t_1/\tau}} \cdot \int_0^{t_1} e^{-t/\tau} \cdot \Omega(t) dt \quad (3.42)$$

Unter Verwendung von Gleichung H.2 (siehe Anhang H) vereinfacht sich Gleichung (3.42) zu folgendem Ausdruck:

$$\langle \Omega \rangle(t_1) = \frac{1}{1 - e^{-t_1/\tau}} \cdot \int_0^{t_1} \mathcal{A}(t) \cdot (e^{-t/\tau} - e^{-t_1/\tau}) dt \quad (3.43)$$

Dieses Funktional geht für große  $t_1/\tau$ -Werte in das Ergebnis des letzten Abschnitts, Gleichung (3.33), über, da in diesem Fall die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Trockenintervallen größer  $t_1$  gegen 0 geht.

Die Optimierung dieses Funktionals unter der Nebenbedingung (3.26) geht analog zu den vorherigen Abschnitten vor sich. Für die partiellen Ableitungen von  $F$  erhält man:

$$\frac{\partial F}{\partial w} = \frac{-\alpha}{\lambda} \cdot (e^{-t/\tau} - e^{-t_1/\tau}) \quad (3.44)$$

$$\frac{\partial F}{\partial(dw/dt)} = \frac{-1}{\lambda} \cdot (e^{-t/\tau} - e^{-t_1/\tau})$$

und Einsetzen in die Eulersche Gleichung liefert folgende Differentialgleichung für  $\lambda(t)$ :

$$\frac{d\lambda}{dt} + \lambda \cdot \left( \frac{1}{\tau} \cdot \frac{e^{-t/\tau}}{e^{-t/\tau} - e^{-t_1/\tau}} + \alpha \right) = 0 \quad (3.45)$$

Diese homogene, lineare Differentialgleichung erster Ordnung mit einem zeitabhängigen Koeffizienten kann durch Trennung der Variablen gelöst werden und man erhält:

$$\lambda(t) = \frac{\lambda_0}{1 - e^{-t_1/\tau}} \cdot e^{-\alpha \cdot t} \cdot \left\{ e^{-t/\tau} - e^{-t_1/\tau} \right\} \quad (3.46)$$

Dieser Ausdruck unterscheidet sich von den vorherigen Ergebnissen unter anderem dadurch, daß nun  $t_1$  schon in der Formel für den Zeitverlauf von  $\lambda$  auftritt. Eine Eigenschaft dieser optimalen Strategie zur Maximierung des Gesamtassimilationserwartungswerts für Trockenheitsintervalle, die  $t_1$  nicht überschreiten, ist das Verschwinden von  $\lambda$  und damit auch von  $\mathcal{A}$  und  $\mathcal{T}r$  für  $t = t_1$ .

Da auch in diesem Fall wegen der Kompliziertheit des Ausdrucks keine geschlossene Lösung möglich ist, muß wieder auf ein numerisches Verfahren zurückgegriffen werden, um zunächst mit Hilfe der Nebenbedingung (3.26) den Zusammenhang zwischen  $\lambda_0$  und dem Zeitpunkt der Ausbeutung des Bodenwasservorrats,  $t_1$ , zu bestimmen. Dies ist nun aufwendiger als in Abschnitt 3.2.1, wo sich nach der Festsetzung von  $\lambda_0$  durch Integration der Bodenwasserbilanzgleichung mit dem entsprechenden  $\mathcal{T}r(\lambda(t))$ -Verlauf direkt der  $t_1$ -Wert ergab. Im vorliegenden Fall muß man wegen der Abhängigkeit des  $\lambda$ -Verlaufs von  $t_1$  zunächst einen  $t_1$ -Wert vorgeben und dann ein solches  $\lambda_0$  suchen, mit dem das Bodenwasser gerade beim vorgegebenen  $t_1$  verbraucht ist. Das Auffinden der  $\lambda_0$ -Werte wurde mit Hilfe eines Intervallschachtelungsverfahrens bewerkstelligt (siehe z. B. *Stummel, 1971*), wobei zur Integration der Bodenwasserbilanzgleichung (3.26) wieder ein Einschrittverfahren benutzt wurde. Diese Notwendigkeit der selbstkonsistenten Bestimmung der Wertepaare  $(t_1, \lambda_0)$  wird von *Cowan (1982)*, der in seiner Herleitung auf ein ähnliches Problem stößt, nicht berücksichtigt.

Mit der Kenntnis der Wertepaare  $(t_1, \lambda_0)$  ist die Auswertung des Optimierungsintegrals (3.43) mit Hilfe der nun bekannten Funktion  $\mathcal{A}(\lambda(t))$  und damit die Bestimmung von  $\langle \Omega \rangle(t_1)$  möglich. Führt man die oben beschriebene Prozedur für die gleiche Parametrisierung des konkurrierenden Abflusses und des Zusammenhangs zwischen  $\mathcal{A}$ ,  $\mathcal{T}r$  und  $\lambda$  wie im vorherigen Abschnitt durch, erhält man eine längere optimale Ausbeutungszeit von  $t_1 = 13,99$  d (vorher 6,93 d) bei einem geringeren maximalen  $\langle \Omega \rangle$ -Wert von 26,8 g (vorher 29,6 g). Dieser geringere Erwartungswert der Gesamtassimilation pro Trockenintervall ist der „Preis“ für die größere Empfindlichkeit gegenüber längeren Trockenperioden.

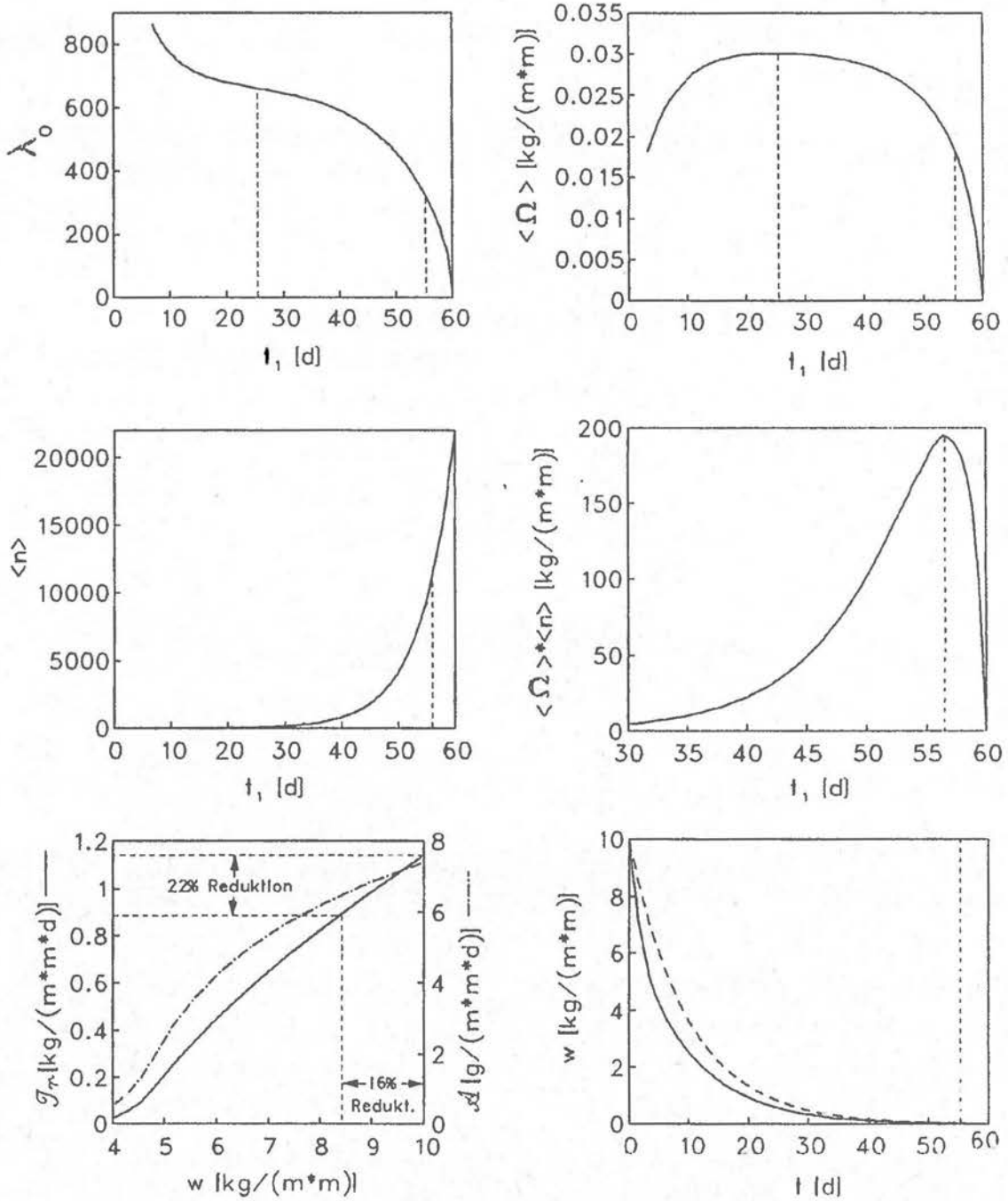


Abb. 3.7: Optimale Transpirations- und Assimilationsstrategie einer trocken-heitsintoleranten Pflanze. Erste und zweite Zeile: Abhängigkeit der Optimalwerte des Anfangswertes  $\lambda(0)$  und der Erwartungswerte der Gesamtassimilation zwischen zwei Niederschlägen, der Anzahl der überlebten Trockenintervalle sowie der Gesamtassimilation während der Lebensdauer vom Zeitpunkt der Ausbeutung des Bodenwasservorrats. Untere Zeile: Abhängigkeit der optimalen Transpiration und Assimilation vom Bodenwassergehalt und Zeitverlauf des Bodenwassergehalts (mit Transpiration: durchgezogene Linie; ohne Transpiration: gestrichelte Linie)

In Abbildung 3.7, obere Zeile, ist  $\lambda_0(t_1)$  und  $\langle \Omega \rangle(t_1)$  für eine weitere Parametrisierung des konkurrierenden Abflusses ( $\alpha = 0,10 \text{ d}^{-1}$ ;  $\beta = 2,49 \cdot 10^{-3} \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), der auf eine Ausbeutung des Bodenwasservorrats  $w_0 = 10 \text{ kg m}^{-2}$  in 60 Tagen führt. Entsprechend verschwindet  $\lambda_0$  bei  $t_1 = 60 \text{ d}$  und steigt für kleinere  $t_1$ -Werte an. Der maximale  $\langle \Omega \rangle$ -Wert wird bei  $t_1 = 25,15 \text{ d}$  erreicht und liegt nun wegen der geringeren konkurrierenden Abflußraten mit 30,1 g höher als in der vorangegangenen Rechnung.

### 3.2.3 Der Erwartungswert der Lebensassimilation der trockenheitsintoleranten Pflanze

---

Im Falle der Pflanze, die beim Auftreten eines Trockenintervalls, das länger als die Ausbeutungszeit des Bodenwasservorrats  $w_0$  ist, verdörrt, wird die zu erwartende Lebensdauer durch die Transpirations- und Assimilationsstrategie mit bestimmt. Im in Abschnitt 3.2.1 diskutierten Fall dagegen ist die zu erwartende Lebensdauer  $\langle l \rangle$  der Pflanze nicht von der Transpirationsstrategie abhängig und damit gilt, daß der Erwartungswert der Lebensproduktion,  $\langle \mathcal{L} \rangle$ , proportional zum Erwartungswert der Produktion in einem Trockenintervall,  $\langle \Omega \rangle$ , ist. Der Proportionalitätsfaktor ist der von der Transpirationsstrategie unabhängige Erwartungswert der erlebten Trockenintervalle  $\langle n \rangle$ , für den im Rahmen der hier betrachteten Niederschlagsstatistik  $\langle n \rangle = \langle l \rangle / \tau$  gilt.

Bei der im letzten Abschnitt diskutierten Pflanze dagegen ist  $\langle l \rangle$ , und damit  $\langle n \rangle$ , von der gewählten Transpirationsstrategie, die  $t_1$  bestimmt, abhängig. Demgemäß soll zunächst der Zusammenhang zwischen  $t_1$  und  $\langle l \rangle$  diskutiert werden.

Hierzu soll die Wahrscheinlichkeit  $L(l)$ , daß eine Pflanze unter dem im Sinne von Abschnitt 3.2.1 durch  $\tau$  gekennzeichneten Niederschlagsregime das Lebensalter  $l$  erreicht, berechnet werden, wobei nur der Effekt des Verdörrens beim Auftreten von Trockenperioden, die die Dauer  $t_1$  überschreiten, berücksichtigt werden soll. Unter der Annahme konstanter Mortalität  $M$  (Wahrscheinlichkeit des Verdörrens pro Zeitintervall  $\Delta t$ ) erhält man analog zur Herleitung von  $p(t)$  für die Wahrscheinlichkeit, das Lebensalter  $l$  zu erreichen:

$$L(l) = e^{-M \cdot l} \quad (3.47)$$

Um  $M$  nun in Abhängigkeit von  $t_1$  und  $\tau$  zu bestimmen, geht man von Gleichung (3.29) für die Niederschlagswahrscheinlichkeit im Intervall  $[t, t + dt]$  nach dem letzten Niederschlag aus:

$$p(t) = \frac{1}{\tau} \cdot e^{-t/\tau} \cdot dt \quad (3.48)$$

Dann betrachtet man alle Niederschlagsereignisse, die zur Überlebens-wahrscheinlichkeit  $L(T)$  einer Pflanze zum Zeitpunkt  $T$  beitragen, deren Überlebenswahrscheinlichkeit  $t_1$  Tage vorher durch  $L(T - t_1)$  gegeben war. Die Wahrscheinlichkeit, bis zum Zeitpunkt  $T$  zu überleben, setzt sich aus der Summe der Wahrscheinlichkeiten  $L(T - t) \cdot (1/\tau) \cdot \exp(-t/\tau) dt$  über alle Zeiten  $t \leq t_1$  zusammen:

$$e^{-M \cdot T} = \int_0^{t_1} e^{-M \cdot (T-t)} \cdot \frac{1}{\tau} \cdot e^{-t/\tau} \cdot dt \tag{3.49}$$

oder noch einmal in Worten formuliert: die Wahrscheinlichkeit bis zum Zeitpunkt  $T$  zu überleben, setzt sich zusammen aus der Wahrscheinlichkeit, bis  $T-t_1$  gelebt zu haben und eines Niederschlags bei  $T-t_1$  oder bis  $T-t_1 + \Delta t$  gelebt zu haben und eines Niederschlags bei  $T-t_1 + \Delta t$  oder bis  $T-t_1 + 2\Delta t$  gelebt zu haben und eines Niederschlags bei  $T-t_1 + 2\Delta t$ ...u.s.w.

Integriert man die linke Seite dieser Gleichung erhält man eine implizite algebraische Gleichung für die trockenheitsbedingte Mortalität  $M$  in Abhängigkeit von  $\tau$  und  $t_1$  (zu diesem Resultat siehe auch *Cowan, 1982*):

$$\tau \cdot M = e^{\tau} \cdot (1 - \tau \cdot M) \tag{3.50}$$

In Abbildung 3.8, oberes Bild, ist die linke und rechte Seite dieser Gleichung gegen  $M$  aufgetragen. Man erkennt, daß es zwei Schnittpunkte (Lösungen) gibt, wovon eine immer bei  $M = 1/\tau$  liegt, während die zweite Lösung  $M^*$ , die  $t_1$ -abhängig und immer größer als  $1/\tau$  ist, nur numerisch zu bestimmen ist. Diese zweite Lösung  $M^*$  ist die tatsächlich sich einstellende Mortalität, da das Ergebnis natürlich von  $t_1$  abhängen muß.

Gleichung (3.50) wurde numerisch (Intervallschachtelungsverfahren) für verschiedene Wertepaare von  $(t_1, \tau)$  mit einer Genauigkeit von  $10^{-6} d^{-1}$  gelöst. Die resultierenden  $M^*$ -Werte wurden in Erwartungswerte der Lebensdauer,

$$\langle l \rangle = 1/M^* = \int_0^{\infty} l \cdot L(l) dl \tag{3.51}$$

umgerechnet und in Abbildung 3.8, unteres Bild, dargestellt. Wie zu erwarten, erhält man die größten Lebenserwartungen bei häufigen Niederschlägen ( $\tau$  klein) und langen tolerierbaren Trockenintervallen ( $t_1$  groß). Bei der gestrichelten Kurve im selben Bild wurde für  $\tau = 6 d$  eine zusätzliche, von  $M^*$  unabhängige Mortalitätsrate  $M^+ = 10^{-4} d$  berücksichtigt, die etwa für die Wahrscheinlichkeit der Vernichtung durch Insektenbefall oder Feuer stehen könnte. Nimmt man die statistische Unabhängigkeit dieser Ereignisse vom Wasserhaushalt



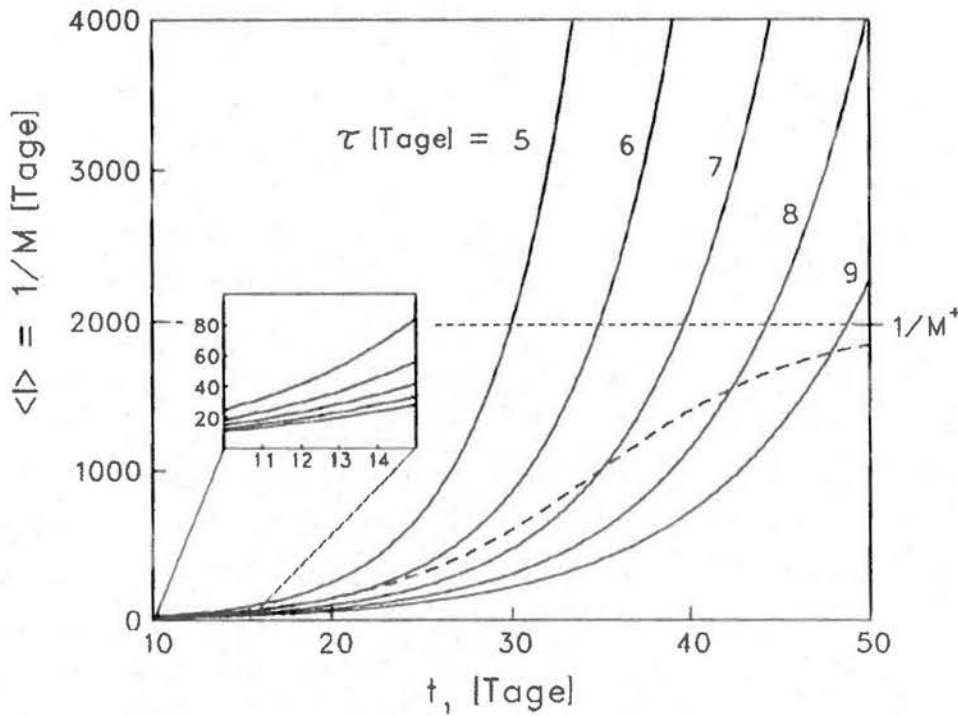
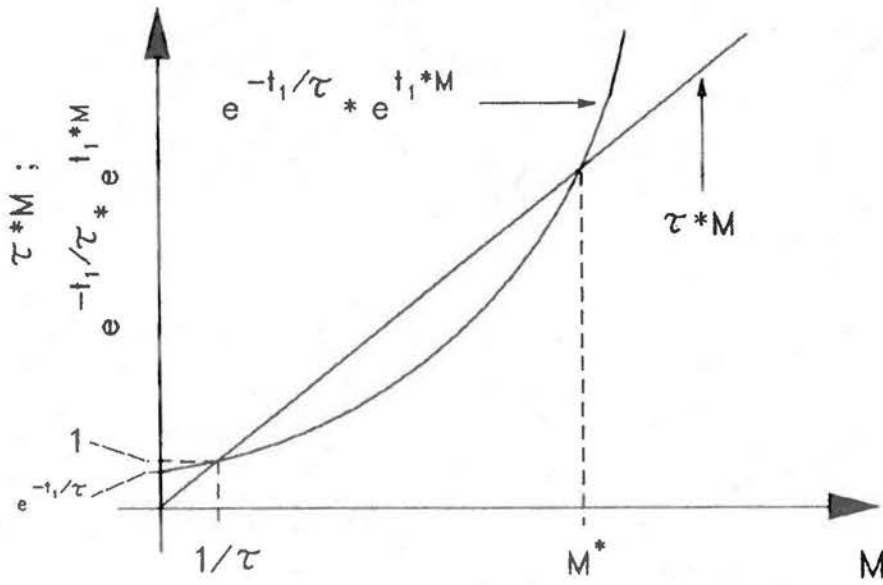


Abb. 3.8: Oberes Bild: Illustration des Lösungsverhaltens von Gleichung 3.50 zur Bestimmung der Mortalität  $M$  (Ordinate) in Abhängigkeit von der Trockenheitstoleranz  $t_1$  und der Niederschlagshäufigkeit  $\tau$ . Abszisse: linke und rechte Seite der Gleichung. Unteres Bild: Erwartungswert der Lebensdauer in Abhängigkeit von  $t_1$  und  $\tau$  bei ausschließlich trockenheitsbedingter Mortalität (durchgezogene Linien) und bei Annahme einer zusätzlichen konstanten Mortalitätskomponente  $M^*$  (gestrichelte Linie)

an, gilt für die resultierenden Sterberate  $M(t_1) = M^*(t_1) + M^+$ . Für große  $t_1$  geht  $M$  in  $M^+$  über, während für kleine  $t_1$  und damit hohe Vertrocknungswahrscheinlichkeiten  $M$  durch  $M^*$  bestimmt wird.

Damit ist der Zusammenhang zwischen  $t_1$  und der Lebenserwartung berechenbar und man erhält unter Benutzung von (3.43) folgendes Funktional für den Erwartungswert der Lebensproduktion:

$$\langle \mathcal{L} \rangle(t_1) = \langle n \rangle(t_1) \cdot \langle \Omega \rangle(t_1) = \frac{1}{\tau \cdot M(t_1)} \cdot \frac{1}{1 - e^{-t_1/\tau}} \cdot \int_0^{t_1} \mathcal{A}(t) \cdot (e^{-t/\tau} - e^{-t_1/\tau}) dt$$

In Abbildung 3.7, zweite Zeile, linkes Bild ist der Verlauf  $\langle n \rangle(t_1)$  für  $\tau = 6$  d dargestellt, wobei  $M^+ = 0 \text{ d}^{-1}$  angenommen wurde. Im Bild rechts daneben erkennt man, daß das Maximum des Erwartungswertes der Lebensproduktion mit  $\langle \mathcal{L} \rangle = \langle n \rangle \cdot \langle \Omega \rangle = 194,1 \text{ kg m}^{-2}$  bei  $t_1 = 56,4$  d liegt und damit gegenüber dem Maximum von  $\langle \Omega \rangle$  wesentlich nach rechts verschoben ist. Dies liegt daran, daß  $\langle n \rangle(t_1)$  stark mit  $t_1$  wächst. Für die Lebenserwartung ergibt sich in diesem Beispiel  $\langle l \rangle = 7,3 \cdot 10^4$  Vegetationstage, was bei einer Vegetationsperiode von 170 d einer Lebensdauer von 429,4 a entspricht. In der letzten Zeile von Abbildung 3.7 sind im linken Bild die dazugehörigen optimalen Strategien für Transpiration und Assimilation in Abhängigkeit vom aktuellen Bodenwassergehalt und im rechten Bild der optimale Verlauf des Bodenwassergehalts nach einem Niederschlag (durchgezogene Linie) sowie der Verlauf ohne Wasserentnahme durch die Pflanze (gestrichelte Linie) dargestellt.

Der Aspekt, daß die Pflanze mit kleinen  $t_1$ -Werten ihre Lebenserwartung durch die Vergrößerung der Wahrscheinlichkeit des Vertrocknens herabsetzt, führte in diesem Beispiel dazu, daß die Strategie der Optimierung der Lebensproduktion  $\langle \mathcal{L} \rangle$  aus der Sicht der Maximierung der durchschnittlichen Produktion zwischen zwei Niederschlägen stark suboptimal ist (nur 53% von  $\langle \Omega \rangle^{\text{opt}}$ ). Dieser Effekt ist weniger gravierend, wenn andere, nicht durch den Wasserhaushalt bedingte Mortalitätskomponenten, hinzukommen. Geht man etwa vom in Abbildung 3.8 diskutierten Fall  $M^+ = 5 \cdot 10^{-4} \text{ d}^{-1}$  aus, liegt der optimale Wert für die Dauer bis zur Ausbeutung des Bodenwasservorrats bei  $t_1 = 47,3$  d und  $\langle \Omega \rangle$  damit bei 89% von  $\langle \Omega \rangle^{\text{opt}}$ .

### 3.3 Resultate und empirische Evidenz

---

Im Fall unsicherer Niederschlagsereignisse erhält man unabhängig von der speziellen Form des konkurrierenden Bodenwasserabflusses immer eine nach dem Niederschlag abfallende Transpirationsrate als optimale Strategie, deren Steilheit mit dem Wert der

Niederschlagswahrscheinlichkeit pro Zeit,  $1/\tau$ , zunimmt und durch den Ratenkoeffizienten des konkurrierenden Abflusses,  $\alpha$ , noch vergrößert werden kann.

Dieses Resultat, das aus der Hypothese der Lebensproduktionsmaximierung im stochastischen Niederschlagsregime hergeleitet wurde, stimmt mit dem beobachteten tatsächlichen Transpirationsverhalten von Kormophyten überein (siehe die Zusammenfassung unterschiedlicher Messungen in *Larcher, 1984*). Daß diese Herabsetzung der Transpirationsrate die Folge der aktiven Regelungstätigkeit der Pflanze ist, und nicht etwa auf einen passiven Effekt wie mangelnde Nachführung von Wasser aus dem Boden in das Blatt zurückzuführen ist, zeigt das in Abbildung 3.9 dargestellte Experiment (*Lloyd, 1991*). Hier wurde zwischen zwei Niederschlagsereignissen der Zeitverlauf des Bodenwassergehalts und der Lichttagesdurchschnittswerte der stomatären Leitfähigkeit von *Macadamia integrifolia* gemessen. In der Abbildung ist das Verhältnis dieser Leitfähigkeit zur Leitfähigkeit einer entsprechenden bewässerten Pflanze gegen den Bodenwassergehalt der unbewässerten Pflanze aufgetragen. Man erkennt deutlich das Absinken der stomatären Leitfähigkeit mit absinkendem Bodenwassergehalt (zunehmender Zeit nach dem letzten Niederschlag). Nimmt man in erster Näherung an, daß mittlere stomatäre Leitfähigkeit und Tagestranspi-

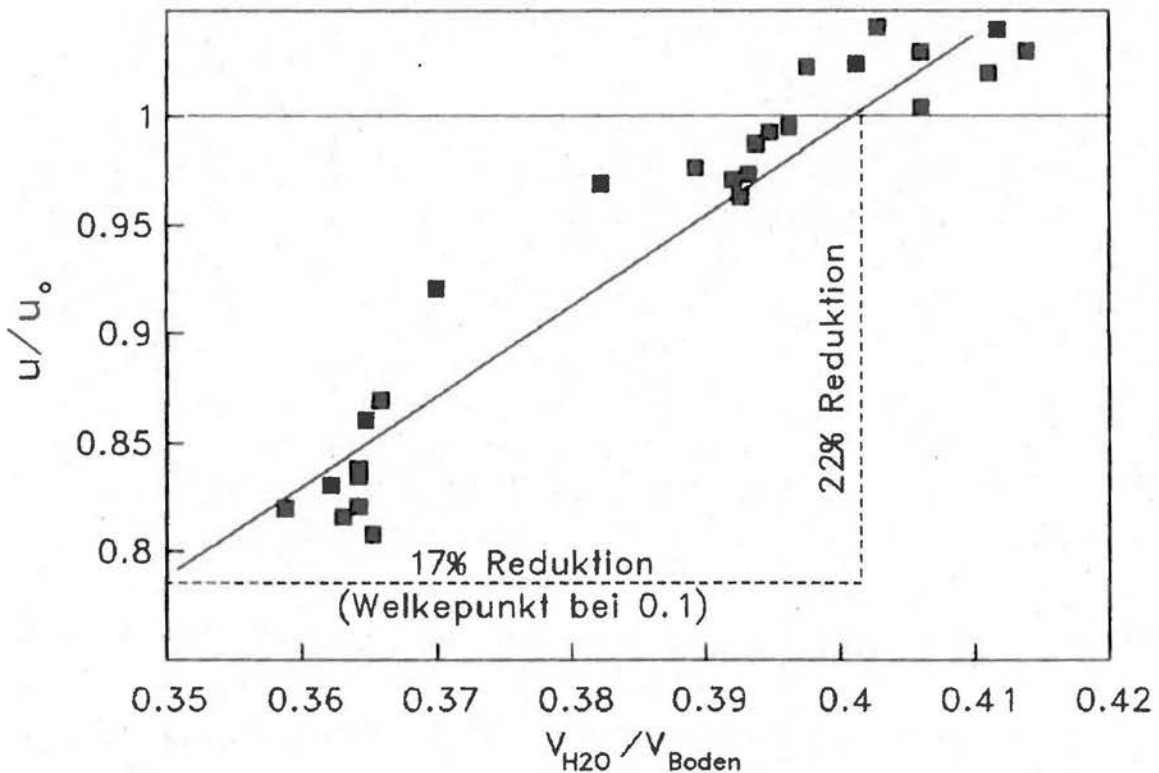


Abb. 3.9: Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit vom Bodenwassergehalt. Ausgefüllte Quadrate: Meßwerte an *Macadamia integrifolia*, bezogen auf eine optimal bewässerte Vergleichspflanze (*Lloyd, 1991*). Durchgezogene Linie: Regressionsgerade.

ration proportional sind, kann man die Verringerung der relativen Leitfähigkeit bei kleiner werdendem relativen Bodenwassergehalt in Abbildung 3.9 mit den entsprechenden Werten in Abbildung 3.7, links unten (Abschnitt 3.2), vergleichen. Die gute quantitative Übereinstimmung zeigt, daß aus der zugrundegelegten Optimierungshypothese zusammen mit realistischen Parameterwerten vernünftige und in der Größenordnung von gemessenen Werten liegende Transpirationsstrategien folgen.

Auf der Ebene integrierter Werte der optimalen Assimilationsstrategie nach Abbildung 3.7 läßt sich eine weitere Verifikation des Modells durchführen. Geht man von einer Vegetationsperiode von 170 Tagen aus, wie sie für die von *Schulze (1970)* untersuchte Buche vorlag, erhält man bei der aus dem Klimareferenzjahr ermittelten Niederschlagshäufigkeit 28,3 Niederschlagsereignisse pro Vegetationsperiode. Daraus folgt eine Jahresnettoassimilation am Blatt von  $0,45 \text{ kg m}^{-2}$ . Der von *Schulze (1970)* angegebene Meßwert liegt mit  $0,41 \text{ kg m}^{-2}$  nur geringfügig unter dem durch das Modell vorhergesagten Wert.

Im Gegensatz zu Kapitel 2, wo eine Vielzahl von Messungen zur detaillierten Überprüfung aller aus der Optimierungshypothese folgenden Eigenschaften zur Verfügung stand, liegen zum längerfristigen zeitlichen Verlauf von Tagestranspiration und -Assimilation nur wenige Untersuchungen vor. Feldexperimente hierzu bei gleichzeitig gemessenen Wetter- und Bodenbedingungen über die gesamte Vegetationsperiode, die eine genaue Bestimmung aller zur Berechnung der optimalen Transpirationsstrategie nötigen Parameter ( $\tau$ ,  $\alpha$ ,  $\beta$ , Parameter zu  $\tau(\mathcal{A})$ ) zuließen, sind derzeit nicht verfügbar. In diesem Sinne steht die Verifikation der genauen quantitativen Vorhersagen über den Verlauf der Transpiration in Abhängigkeit von Niederschlagsstatistik und Bodenbeschaffenheit, wie er aus der Optimierungshypothese vorhergesagt wird, noch aus. Entsprechende zukünftige Experimente sind durch die gute qualitative Übereinstimmung der Ergebnisse der Theorie mit den vorhandenen Beobachtungen motiviert und werden zeigen, inwieweit die von den Pflanzen realisierte Transpirationsstrategie sich dem optimalen Verlauf nähert.

Die in diesem Kapitel entwickelte Möglichkeit der quantitativen Bestimmung der Auswirkung der Statistik des Niederschlagsregimes zusammen mit den Bodeneigenschaften auf die mögliche pflanzliche Produktion lag bisher noch nicht vor. Weitere Ergebnisse werden im nächsten Kapitel diskutiert.

In der folgenden Tabelle (3.1) sind die qualitativen Eigenschaften der optimalen Strategien der Transpiration (und damit der Assimilation) nach einem Niederschlagsereignis für die in diesem Kapitel behandelten unterschiedlichen Bedingungen zusammengefaßt.

Die Randbedingungen wurden in den Rechnungen dieses Kapitels so gewählt, daß jeweils Extremfälle betrachtet wurden. So ergibt etwa eine genauere Untersuchung des Niederschlagsregimes des betrachteten Klimareferenzjahres, daß kurze Abstände zwischen Regentagen häufiger vorkommen, als dies nach der aus der Annahme der statistischen

Unabhängigkeit aufeinanderfolgender Regenfälle hergeleiteten Verteilung  $p(t)$  (Abschnitt 3.2.1) zu erwarten wäre (durch das Auftreten sogenannter „Schlechtwetterperioden“ bedingt). Hier wird die optimale Strategie also leicht von der berechneten abweichen, sie liegt aber zwischen den Strategien, die für das völlig unsichere und das entsprechende, genau vorhersehbare Regime bestimmt worden sind.

Im Sinne einer sicheren Abschätzung der oberen Grenze z.B. für die maximal mögliche  $\text{CO}_2$ -Jahresassimilation bei gegebenem Niederschlagsregime und bekannten Bodeneigenschaften läßt sich das in diesem Kapitel entwickelte Konzept direkt verwenden, da es bei

Niederschlagsregime	Konkurrierende Abflußrate	Optimierungsziel (Maximierung von:)	Trockentoleranz	Transpirationsstrategie / Zeitpunkt $t_1$ der Bodenwasser- ausbeutung
<b>deterministisch</b> (regelmäßig auftretende Niederschlagsereignisse alle $\tau$ -Tage)	nicht vorhanden	Gesamtassimilation zwischen zwei Niederschlagsereignissen  (= Maximierung der Lebensproduktion)	tolerant oder intolerant	konstant / $t_1 = \tau$
	konstant		intolerant	konstant / $t_1 \leq \tau$
	bodenwasserabhängig ( $\alpha \cdot w$ )		intolerant	abnehmend (mit $\alpha$ ); $\pi_r(t_1) = 0 / t_1 = \tau$
			tolerant	abnehmend (mit $\alpha$ ); $\pi_r(t_1) = 0 / t_1 \leq \tau$
<b>stochastisch</b> (durchschnittlich alle $\tau$ -Tage auftretende Niederschlagsereignisse)	konstant	Erwartungswert der Gesamtassimilation zwischen zwei Niederschlagsereignissen  (= Maximierung des Erwartungswerts der Lebensproduktion)	tolerant	abnehmend (mit $\tau$ ); $\pi_r(t_1) = 0 / t_1 > \tau$
	bodenwasserabhängig ( $\alpha \cdot w$ )			stärker abnehmend (mit $\tau + \alpha$ ); $\pi_r(t_1) = 0 / t_1 > \tau$
	konstant	Erwartungswert der Gesamtassimilation	intolerant	abnehmend (mit $\tau$ ); $\pi_r(t_1) = 0 / t_1 > \tau$
	bodenwasserabhängig ( $\alpha \cdot w$ )	(= Suboptimum des Erwartungswerts der Assimilation zwischen zwei Niederschlagsereignissen)	intolerant	stärker abnehmend (mit $\tau + \alpha$ ); $\pi_r(t_1) = 0 / t_1 > \tau$

Tab. 3.1: Zusammenfassung der optimalen langfristigen Transpirationsstrategien.



gegebenen Randbedingungen die bestmögliche Strategie im Hinblick auf das Optimierungskriterium liefert.

Für eine solche Abschätzung eignet sich im Fall unvorhersehbarer Niederschlagsereignisse das Resultat von Abschnitt 3.2.1, Gleichung (3.40), da im komplizierteren Fall von Trockenheitsintoleranz in die Reduktion der Gesamtassimilation zwischen zwei Niederschlägen gegenüber der trockenheitstoleranten Pflanze schwer zu bestimmende Parameter wie die nicht wasserhaushaltsbedingte Mortalität eingehen (siehe Kapitel 3.2.3).

Hat man zusätzliche genaue Informationen zur Häufigkeitsverteilung der Intervalle zwischen den Niederschlägen für den betrachteten Standort, kann man mit dieser, nun möglicherweise von  $p(t)$  abweichenden Verteilung direkt in das Funktional (3.32) eingehen. Das so formulierte Variationsproblem läßt sich dann allerdings nur noch mit numerischen Verfahren weiterbehandeln und man wird zunächst den Effekt, den eine Änderung von  $p(t)$  maximal haben kann, durch die Betrachtung des entsprechenden deterministischen Falles nach Gleichung (3.23) abschätzen.