Zum Kohlenstoffhaushalt von Pflanzenbeständen

Ein dynamisches Prozeßmodell des Wachstums von Winterweizen (*Triticum aestivum* L. cv. Kanzler)

Inauguraldisseration
zur Erlangung des
akademischen Grades
eines Doktors der
Naturwissenschaften
am Fachbereich Mathematik/Informatik
der
Universität Osnabrück

vorgelegt von
Jürgen Berlekamp
geboren am 3.7.1959
in Rheine

Osnabrück, 15. Juni 1998

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis

Tabellenverzeichnis

Kapitel 1

Einleitung

1.1 Die praktische Problemstellung

Die Pflanzendecke der Erde ist ein wesentlicher Bestandteil des globalen Kohlenstoffhaushaltes. Über die Aufnahme von CO_2 aus der Umgebungsluft wird Kohlenstoff durch den Prozeß der Photosynthese im Pflanzenmaterial festgelegt und kann über die Prozesse Respiration, Bestandesabfallabbau wieder in die Atmosphäre gelangen. Die globale, jährliche Nettoaufnahme der Pflanzendecke beträgt nach Modellrechnungen ca. 45 Gt $C{\cdot}a^{-1}$ (Esser, 1987). Das Ausmaß dieses Kohlenstoffflusses wird von zahlreichen Einflußgrößen auf die wirksamen pflanzenphysiologischen Prozesse beeinflußt. Beispielhaft sind hier nur die Klimaparameter Temperatur, Strahlung, Niederschlag sowie die Nährstoffverfügbarkeit des Bodens genannt.
Neben diesem Einfluß des Klimas auf das Pflanzenwachstum existieren jedoch auch Rückkoppelungsmechanismen. Pflanzliche Prozesse wie die Transpiration und die CO_2–Abgabe beeinflussen das lokale Wettergeschehen und – integriert über die gesamte Erde – das globale Klima.
Die Verknüpfung zwischen der Biosphäre und dem globalen Klima hat mit der derzeitigen Diskussion um eine möglicherweise bevorstehende, globale Klimaveränderung neue Aktualität erlangt. Die von führenden Klimatologen allgemein prognostizierte Klimaveränderung wird als Folge der zunehmenden Emission klimawirksamer Spurengase wie CO_2, CH_4, NO_2, FCKW's und anderen in die Atmosphäre angesehen, die mit Bginn der Industrialisierung gegen Ende des 18. Jahrhunderts eingesetzt hat. Von besonderer Bedeutung ist dabei das CO_2, das, freigesetzt durch die Verbrennung fossiler Energieträger wie Erdöl, Kohle und Gas, in zunehmendem Maße in die Atmosphäre gelangt und hier mit einem kalkulierten Anteil von ca. 60% (Houghton et al., 1990) zum anthropogen bewirkten „Treibhauseffekt“ beiträgt. Art und Ausmaß dieser möglichen, anthropogen verursachten Klimaveränderung werden heftig und zum Teil kontrovers diskutiert. Die Ursache hierfür liegt vor allem in den verschiedenen, heute eingesetzten Klimamodellen und in den Unsicherheiten bei der Prognose der zukünftigen Treibhausgasemissionen begründet. Für das Jahr 2100 wird zur Zeit ein Anstieg der mittleren globalen Oberflächentemperatur von 2 °C angenommen, wobei die Spanne je nach Emissionsszenario und Einschätzung der Klimasensitiviät bei 1 – 3.5 °C liegt (Houghton et al., 1996). Vor allem die Folgen möglicher Rückkopplungseffekte (Houghton et al., 1992) und die regionalen

Ausmaße der Klimaänderung bergen noch größere Unsicherheiten.
Unbestritten ist jedoch die Tatsache, daß die Klimaveränderung mit einer Geschwindigkeit stattfinden wird, für die es in der jüngeren Erdgeschichte bisher anscheinend keine Parallelen gegeben hat. So ändert sich beispielsweise die mittlere Jahrestemperatur wenigstens vierzigmal rascher als zu Ende der Würm–Kaltzeit vor ca. 11000 Jahren.
Ökosysteme mit ihren tierischen und pflanzlichen Organismen werden also Einflüßen ausgesetzt werden, die keine historischen Parallelen aufzuweisen scheinen. Folglich muß davon ausgegangen werden, daß die Organismen nicht in der Lage sein werden, sich dieser überaus raschen Klimaveränderung mittels genetischer bzw. evolutionärer Mechanismen anzupassen.
Die Frage nach den Wirkungen eines veränderten Klimas auf die Pflanzendecke der Erde ist von großer und zum Teil existenzieller Bedeutung für die Menschheit. Großräumige Veränderungen des Wasser- und Strahlungshaushaltes können als Folge nicht nur zur Verschiebung der natürlichen Vegetationszonen und möglicher Desertifikation führen, sondern auch die landwirtschaftlichen Nutzpflanzen in ihren derzeitigen Anbauregionen im Ertrag und sogar in ihrer Existenz stark gefährden. Auf lokalem und regionalem Maßstab kann die prognostizierte Zunahme von Extremwetterereignissen die Ertragssituation in der Landwirtschaft weiter reduzieren.
Es besteht somit ein starkes Interesse nach Theorien, Methoden und Instrumenten zur Beurteilung von Klimaänderungen auf das Wachstum von Pflanzenbeständen. Da historische Parallelen zu fehlen scheinen, muß dabei auf das derzeitige Wissen über die grundlegenden pflanzenphysiologischen Prozesse allein zurückgegriffen werden.

1.2 Das Modellierungsproblem

Das Wachstum von Pflanzen oder gar Pflanzenbeständen ist das Ergebnis des komplexen Zusammenwirkens elementarer, pflanzenphysiologischer Prozesse. Für den Kohlenstoff–Stoffwechsel sind dies beispielsweise die Prozesse Lichtabsorption, CO_2–Bindung, Dunkelrespiration sowie Translokation und Allokation der Photosyntheseprodukte (Assimilate).
Die hier genannten einzelnen Prozesse weisen unterschiedliche räumliche Auflösungen auf. So finden beispielsweise die Prozesse CO_2–Bindung und Dunkelrespiration in den eng begrenzten Orten der Zellorganellen (Chloroplasten bzw. Mitochondrien – Größenordnung μm) statt, während die Translokation von Photosyntheseprodukten den Weg zwischen unterschiedlichen Pflanzenorganen (Blatt, Sproß, Wurzel) mit Distanzen im Zentimeter- oder gar Meterbereich überbrückt.
Neben der *räumlichen* Auflösung pflanzenphysiologischer Prozesse differiert in besonderem Maße auch deren *zeitliche* Dynamik. Das Spektrum ist hierbei mit Zeitkonstanten von Pikosekunden (Primärprozesse der Lichtabsorption) bis hin zu Tagen oder gar Jahren (Allokation, Ontogenese), also Faktoren von bis zu 10^{19}, besonders weit gespannt.
Physikalisch-chemische Gesetzmäßigkeiten konnten bisher meist nur auf der Ebene einzelner, elementarer pflanzenphysiologischer Prozesse nachgewiesen werden. Dies

ist vor allem darin begründet, daß die Einzelprozesse durch die Reduktion des komplexen Systems „Pflanzenwachstum“ auf isolierte und damit einfachere Systeme im Labormaßstab experimentell gut zugänglich werden. Gleichzeitig sind die grundlegenden pflanzenphysiologischen Prozesse häufig die Wirkorte der relevanten Regelvariablen, im Falle der Klimaelemente beispielsweise der photosynthetisch aktiven Strahlung sowie der Umgebungstemperatur.
Sind die relevanten Einzelprozesse bisher gut untersucht, so gilt dies für das Zusammenwirken dieser Prozesse, wie beim Wachstum von Pflanzen, kaum noch. Gerade auf dieser wesentlich höheren Komplexitätsstufe besteht jedoch häufig Wissensbedarf, zum Beispiel bei der Frage des Einflusses eines veränderten Klimas auf das Pflanzenwachstum. Es besteht also Wissenbedarf auf einer deutlich höheren Aggregationsstufe als auf derjenigen, auf der die Mechanismen derzeit untersucht werden. Diese Diskrepanz läßt sich teilweise durch den Einsatz von mathematischen Modellen lösen, in denen die elementaren Einzelprozesse zu ganzen Pflanzen oder Pflanzenbeständen zusammengesetzt werden. So kann einerseits das derzeitige Wissen über die beteiligten Mechanismen eingebracht und andererseits der Wissensbedarf auf der hochaggregierten Ebene gedeckt sowie das Aggregationsproblem gelöst werden. Das mathematische Modell kann dabei als *Instrument* eingesetzt werden, um zu überprüfen, ob das eingebrachte Wissen über die Mechanismen und Prozeßzusammenhänge hinreichend für die Beschreibung des Systemverhaltens, in diesem Fall des Pflanzenwachstums, ist. Stellt sich heraus, daß das Modell das Systemverhalten nur unzureichend widerspiegelt, so lassen sich mit Hilfe des Modells Experimente zu den Einzelprozessen und den Prozeßzusammenhängen planen.

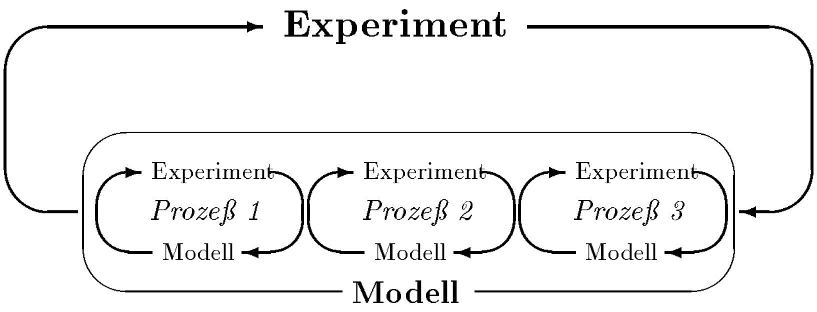

Abbildung 1.1: Gegenseitige Wechselwirkung zwischen Modell und Experiment auf mehreren Aggregationsebenen (nach ESSER, pers. Mitt.).

1.3 Ziel dieser Arbeit

Ziel dieser Arbeit ist die Entwicklung eines dynamischen Prozeßmodelles des Kohlenstoff-Stoffwechsels von homogenen Pflanzenbeständen am Beispiel von Winterweizen (*Triticum aestivum* L.).
Es soll eine Methodik entwickelt werden, die es gestattet, das Modell als *quantifizierbare Arbeitshypothese* zur Untersuchung des Verständnisses der beteiligten

pflanzenphysiologischen Prozesse einzusetzen. Darüber hinaus soll das Modell als Instrument zur Planung notwendiger Experimente dienen.
Das Modellsystem soll soweit in die relevanten Einzelprozesse differenzierbar sein und schließlich aufgelöst werden, wie die Prozesse unterschiedliche Abhängigkeiten von ihren Regelvariablen zeigen.
Bei der Modellierung sollen, soweit wie möglich, zunächst einfache Annahmen zu relevanten Einzelprozessen getroffen werden. Sollten sich während der ersten Zyklen Modell–Experiment–Modell komplexe Abhängigkeiten der Einzelprozesse von ihren Regelgrößen andeuten, so sollen diese in das Modellkonzept integriert werden. Aus diesem Grund und aus der Forderung nach Portabilität und Flexibilität soll das Modell modular aufgebaut sein.
Die sich aus dem Modellansatz ergebenden Hypothesen sollen anhand von Experimenten überprüft und das Gesamtmodellverhalten an unabhängigen Meßwerten der Phytomassenentwicklung validiert werden.
Einerseits soll das Modell letztlich zum Erkenntnisgewinn über die grundlegenden pflanzenphysiologischen Prozesse und deren Zusammenwirken beitragen, wobei insbesondere Ergebnisse zur Abhängigkeit der beteiligten Prozesse von ihren Regelgrößen erwartet werden.
Zum anderen soll es das Modellsystem gestatten, exemplarische Untersuchungen des Effektes veränderter Klimavariablen auf den Kohlenstoff-Stoffwechsel, das Wachstum und den Ertrag von landwirtschaftlichen Nutzpflanzen am Beispiel von Winterweizenbeständen zu ermöglichen. Hierzu sollen verschiedene Szenarien untersucht werden.

Kapitel 2

Modellierung

2.1 Bestehende Modellkonzepte

Die Fülle bestehender Ansätze im Bereich der Modellierung des Pflanzenwachstums läßt sich hinsichtlich der zugrundeliegenden Modellkonzepte im wesentlichen nach drei Hauptkriterien differenzieren:

- Fragestellung und Aussageziel,
- zeitliche und räumliche Auflösung der Modelle,
- Methodik der Modellierung.

Diese Kriterien sind dabei nicht unabhängig voneinander. Vielmehr geben in der Regel die untersuchte Fragestellung und das Aussageziel die räumliche und zeitliche Auflösung des Modelles vor. Hiernach richtet sich dann die gewählte Methodik der Modellierung.
Die in der Literatur beschriebenen Modelle lassen sich hinsichtlich der untersuchten Fragestellung und damit verbunden auch der räumlichen Differenzierung, wie folgt gliedern:

1. **Stoffwechselmodelle auf Organell- oder Zellebene:** Grundlage von Modellen auf der Ebene von Einzelzellen oder gar Zellorganellen sind meist die Abbildung biochemisch bekannter pflanzenphysiologischer Prozesse wie der CO_2–Bindung durch den Calvin-Zyklus oder der Oxidation von Kohlenhydraten in der Glykolyse. Modelle wie das Photosynthesemodell von LAISK ET AL. (1989) oder PETTERSSON und RYDEPETTERSSON (1988) basieren dabei auf der Grundlage bekannter Reaktionskinetiken beispielsweise der Ribulose-Biphosphat-Carboxylase. Die Grenze zu rein biochemischen Modellen ist bei dieser Art von Modellen fließend.

2. **Photosynthesemodelle von Einzelblättern:** Photosynthesemodelle auf der Ebene von Einzelblättern bilden zumeist die drei Einzelprozesse 'Gasaustausch des Blattes', 'Lichtabsorption' sowie 'CO_2-Bindung' getrennt voneinander ab.

   Der Gasaustausch des Blattes wird dabei auf der Basis des Fick'schen Diffusionsgesetzes beschrieben, wobei in Analogie zur Elektrizitätslehre der CO_2–Fluß Atmosphäre–Blattinneres aus der entsprechenden Partialdruckdifferenz und dem Stomatawiderstand des Blattes bestimmt wird (DAINTY, 1960). Zu beachten ist, daß dieser Ansatz mit der oben beschriebenen Analogie nur für Steady-State-Systeme gültig ist.

Der Prozeß der Lichtabsorption photosynthetisch aktiver Strahlung wird in der Regel nach dem Bouguer–Lambert–Beer'schen Gesetz (THORNLEY, 1976) modelliert. Dabei wird davon ausgegangen, daß die lichtabsorbierende Substanz, hier das Chlorophyll, gleichförmig im durchstrahlten Medium, den photosynthetisch aktiven Organen, verteilt ist.

Zur Modellierung der CO_2-Bindung wird meist ein mechanistischer Ansatz angewandt, der auf der Michaelis-Menten-Kinetik basiert (RABINOWITCH, 1951; CHARTIER, 1970). Die modellierte Bruttophotosynthese ist dabei eine Funktion der absorbierten photosynthetisch aktiven Strahlung sowie der CO_2-Konzentration (FARQUHAR ET AL., 1980; HALL, 1979).

3. **Wachstumsmodelle für Einzelpflanzen oder Pflanzenbestände:** Die Vielfalt an Wachstumsmodellen für Einzelpflanzen und Pflanzenbestände läßt sich nur schwer überschauen. Grundsätzlich lassen sich jedoch statische oder statistische von dynamischen Modellansätzen unterscheiden.

   Statische Modelle beschreiben in der Regel aus einer oder mehreren Einflußgrößen eine Systemantwort (Respons). Diese Modelle sind häufig auf dem Gebiet der landwirtschaftlichen Ertragsvorhersage anzutreffen, wobei der Respons 'Ernteertrag' in Abhängigkeit von Wettereinflüssen (Niederschlag, Temperatur), Bodeneinflüssen (Wasser-, Nährstoffverfügbarkeit) oder technischen Einflüssen (Bewirtschaftung) modelliert wird (FARSHI ET AL., 1987; WALKER, 1989; KUCHAR, 1989). Methodisch werden dabei durch Regression bekannte Funktionen an vorhandene Datensätze angepaßt, wobei *wahrscheinliche* oder *scheinbare* Ursache-Wirkungs-Beziehungen zwischen Einflußgrößen und Respons postuliert werden (RAO und IYENGAR, 1984). Empirische, statische Modelle haben einen methodisch bedingten, engen Gültigkeitsbereich.

   Bei der Mehrzahl von Wachstumsmodellen für Einzelpflanzen oder Pflanzenbestände handelt es sich hingegen um dynamische Modelle, d.h. sie beschreiben zeitlich veränderliche Systeme wie Biomassenentwicklung, Ontogenese oder Bestandesstrukturen. Formal bestehen dynamische Modelle aus einem System von Differential- oder Differenzenquotienten. Hinsichtlich der Art der Differential- bzw. Differenzengleichungen und der Zahl der modellierten Zustandsvariablen decken die bisher in der Literatur beschriebenen Modelle ein weites Spektrum ab. Dabei lassen sich komplexe, aber teils empirisch orientierte Ansätze von einfacheren, mechanistischen Ansätzen unterscheiden. Der Grund hierfür ist im allgemeinen in der untersuchten Fragestellung und dem Modellierungsziel zu suchen. So liegen agrarisch orientierten Ertragsmodellen meist komplexe Modellansätze zugrunde. Da diese Modelle für den landwirtschaftlichen Praxiseinsatz konzipiert sind und realistische Simulationsergebnisse liefern sollen, sind möglichst alle für das Pflanzenwachstum und die Ertragsbildung relevanten Prozesse abzubilden. Hierzu gehören neben dem C-Haushalt der Wasserhaushalt, der Nährstoffhaushalt, der Energiehaushalt sowie die Ontogenese der Pflanze. Für viele dieser Prozesse werden dabei aus

Tabelle 2.1: Vergleich ausgewählter dynamischer Modellansätze des Pflanzenwachstums. In den Modellen berücksichtigte Prozesse des C-Stoffwechsels sind mit +, nicht berücksichtigte Prozesse mit — gekennzeichnet. Unterschieden wird, ob es sich um mechanistische (m) oder empirische (e) Ansätze handelt oder der Prozeß als Bilanzgröße (b) behandelt wird. Die Angabe f(*var*) bedeutet, daß der betreffende Prozeß von der Variablen *var* abhängig modelliert wird. PAR = photosynthetisch aktive Strahlung, T = Temperatur.

Autor(en) Jahr	MATTHÄUS ET AL. 1986	LIM ET AL. 1989	LIETH, REYNOLDS 1988	HANSEN, SVENDSEN 1986	DE WIT 1978
zeitliche Auflösung	1 d	6 min	1 d	20 min	1 h
Kompar–timente	6	4	6	5	3
Photosynthese	+ (e) f(PAR, T, H_2O)	+ (e) f(Blatt-alter)	+ (e) f(PAR)	+ (m)	+ (m) f(PAR, pCO_2)
Respiration	+ (m)	+ (m)	+ (m) f(T)	+ (m)	+ (m) f(T, rgr)
Translokation	+ (b)	+ (b)	–	–	–
Allokation	+ (m)	+ (m)	+ (m) f(Zeit)	+ (m)	+ (m) f(T)
weitere Prozesse	Ontogenese	N–Aufn. (e)	Seneszenz	–	Wasser-status
Schichten	1	1	bis 18 (Einzelbl.)	1	>1, <20
treib. Variable	T PAR	–	T PAR	–	T PAR
Kommentar		konzept. Modell	blatt–orientiert	konzept. Modell	

Mangel an expliziten, physiologisch oder physikalisch begründeten Prozesszusammenhängen empirische Ansätze gewählt. Darüber hinaus können ebenfalls bekannte 'biologische Prinzipien', wie etwa das Minimumgesetz von LIEBIG (1940) Eingang in die Modellierung finden.

Aus der Fülle vorhandener, ertragsorientierter Modelle seien hier exemplarisch die speziell für Weizen entwickelten Modelle von ANDREW (1987), GODWIN ET AL. (1989) sowie die Modelle für verschiedene Feldfrüchte von DIEPEN ET AL. (1989) und STAPPER (1984) aufgeführt.

Den vorwiegend empirisch orientierten Ertragsmodellen stehen mechanistische Modellansätze gegenüber[1].

[1] AGREN und BOSATTA (1990) stellen den empirischen, sogenannten *Engineering-Approach* dem mechanistischen *Scientific-Approach* gegenüber und diskutieren deren Charakteristika.

Das Ziel mechanistischer Pflanzenwachstumsmodelle ist in erster Linie weniger realistische Simulationsergebnisse als vielmehr wissenschaftlicher Erkenntnisgewinn. Dabei dient das Modell vor allem als Instrument zur Überprüfung von Theorien bzw. definierten Arbeitshypothesen (ÅGREN und BOSATTA, 1990; CASWELL, 1988).

Mechanistische Modelle basieren auf plausiblen Annahmen über die zugrundeliegenden Mechanismen relevanter Prozesse. Für den C–Stoffwechsel sind dies die Photosynthese (Lichtabsorption und C–Bindung), die Respiration, die Translokation von Assimilaten, sowie die Allokation und die Bestandesabfallproduktion.

Während für einige Prozesse wie der Lichtabsorption oder der Translokation bereits seit längerem plausible Annahmen über physikalisch begründete Mechanismen vorliegen, bestehen bei dem Verständnis anderer Prozesse — wie der Allokation oder der Ontogenese — derzeit noch erhebliche Wissenslücken. Fehlen bei mechanistischen Modellen plausible Annahmen über die zugrundeliegenden Mechanismen einzelner Prozesse, so werden diese häufig durch empirische Zusammenhänge bei der Modellbildung ersetzt. Je nach Ausmaß der Wissenslücken führt dies zu einem fließenden Übergang zu den rein empirischen Modellen.

Zu den mechanistischen Modellen zählen z.B. das Weizenwachstumsmodell TRITSIM von MATTHÄUS ET AL. (1986) und die Modelle von LIETH und REYNOLDS (1988), LIM ET AL. (1989), HANSEN und SVENDSEN (1986) und DE WIT (1978). Die unterschiedlichen Charakteristika dieser Modelle sind in der Tabelle 2.1 dargestellt.

Allen oben genannten Modellen ist gemein, daß sie bezüglich der Bestandesstruktur verschiedene Pflanzenkompartimente unterscheiden. Außerdem wird zwischen der Struktursubstanz innerhalb dieser Kompartimente und mindestens einem Assimilatpool differenziert. Die zeitliche Auflösung der Modelle reicht von einigen Minuten bis zu einem Tag. Hinsichtlich der räumlichen Auflösung werden nur bei dem blattorientierten Modell von LIETH und REYNOLDS (1988) und dem Modell von DE WIT (1978) Bestandesschichten unterschieden.

Eine Diskussion bestehender Modellansätze findet sich in Kapitel 5.1.

4. **Ökosystemmodelle und globale Modelle:** Betrifft die Fragestellung nicht mehr das Verhalten von Einzelpflanzen oder Beständen einzelner Pflanzenarten, sondern vielmehr das Verhalten ganzer Ökosysteme oder gar der gesamten Biosphäre, so wird in der Regel eine andere Methodik der Modellierung angewandt. Das Problem ungleich höherer Komplexitätsstufen erzwingt meist empirische Modellansätze, da das Wissen um die zugrundeliegenden Mechanismen der zahlreichen beteiligten Prozesse nur unzureichend ist.

   Einfache empirische Modelle wie das MIAMI-Modell (LIETH, 1972) oder das weiterentwickelte HAMBURG-Modell (ESSER ET AL., 1982) beschreiben die Produktivität der Vegetation in Abhängigkeit von Temperatur, Niederschlag und Bodengüte.

Komplexe, dynamische Modelle des globalen Kohlenstoffkreislaufes, wie das OBM von ESSER (1987a), das u.a. auf oben genannten Regressionszusammenhängen basiert, oder das Modell von KOHLMAIER (1987) weisen aufgrund eines beträchtlichen Rechenbedarfes und/oder fehlender Daten- und Parametersätze eine hohe Aggregation in Raum und Zeit auf. Die typische zeitliche Auflösung liegt zwischen einem Jahr und einem Monat bei einer räumlichen Auflösung von 0.5 bis 5 geographischen Graden.

Neuere Ansätze zum globalen Kohlenstoffkreislauf versuchen, die räumliche und zeitliche Auflösung zu erhöhen (RAICH ET AL., 1991; LÜDEKE ET AL., 1994) oder zunehmend prozeßorientierte Ansätze zu realisieren (LÜDEKE ET AL., 1994), ohne bisher allerdings die Auflösung von Bestandesmodellen zu erreichen.

2.2 Modellansatz

Aufgrund der unter 1.3 aufgeführten Modellierungsziele soll das zu entwickelnde Pflanzenwachstumsmodell für Winterweizenbestände folgende Eigenschaften besitzen:

1. Das Modell soll alle relevanten Prozesse des Kohlenstoff-Stoffwechsels abbilden.

2. Die Prozesse sollen weitestgehend mechanistisch abgebildet werden, da letztendlich nur so Erkenntnisgewinn zu erwarten ist.

3. Der Pflanzenbestand soll im Modell soweit in Kompartimente (Pflanzenteile) differenziert werden, wie dies deren unterschiedliche Funktion bedingt. Eine weitere Differenzierung innerhalb dieser Kompartimente muß bei unterschiedlicher physiologischer Bedeutung (Struktursubstanz/Assimilate) erfolgen.

4. Das Modell soll sensitiv für treibende Kräfte der Prozesse sein.

5. Die zeitliche Auflösung des Modells soll im Bereich der Dynamik des 'schnellsten' Prozesses liegen.

6. Das Modell soll räumlich soweit diskretisiert werden, wie es nichtlineare Abhängigkeiten der Prozesse von treibenden Kräften notwendig machen.

7. Die Koeffizienten der Einzelprozesse sollen parametrisierbar und möglichst meßbar sein.

8. Das Modell soll bezüglich des Gesamtmodellverhaltens an unabhängigen Messungen validierbar sein.

Neuartig gegenüber den in Tabelle 2.1 aufgeführten Modellen ist, daß das Modell *alle* oben genannten Eigenschaften aufweist und sich damit wesentlich von bekannten Ansätzen abhebt. Keines der bekannten Modelle folgt *konsequent* einer Trennung der relevanten Prozesse, der Differenzierung in Kompartimente und funktionale Kohlenstoffvorräte verbunden mit einer hohen zeitlichen Auflösung des Modells und räumlicher Diskretisierung auf der Grundlage der abgebildeten Prozesse.

Die oben genannten Anforderungen an das Modell bedingen die Notwendigkeit eines dynamischen Pool[2]–Fluß–Modells für den Kohlenstoff–Stoffwechsel eines Winterweizenbestandes. Ein solches Modell läßt sich als ein System gewöhnlicher, gekoppelter Differentialgleichungen beschreiben. Die Vorgehensweise bei der Modellerstellung läßt sich dabei folgendermaßen gliedern:

1. Aufstellen des Strukturdiagrammes; dies beinhaltet die Erfassung der für das untersuchte System relevanten Zustandsgrößen ('Pools') und Flüsse.

2. Ableiten von Differentialgleichungen (DGL's) zu den Pooländerungen aus dem Strukturdiagramm. Dabei ergeben sich die Pooländerungen aus der Summe der zu- bzw. abführenden Flüsse.

3. Ersetzen der Flußterme durch geeignete Annahmen zu den Pools.

4. Bestimmung der Koeffizienten. Dabei sind in der Regel Untersuchungen zu den Abhängigkeiten der Koeffizienten von treibenden Kräften notwendig.

5. Festlegung der Randbedingungen des DGL-Systems.

6. Integration des DGL–Systems durch Einsatz numerischer Verfahren.

2.3 Modellstruktur

Im Modell werden die Pflanzenkompartimente Wurzeln, Blätter, Halme und Ähren unterschieden. Innerhalb dieser Kompartimente kann im Modell Kohlenstoff in drei verschiedenen Formen vorliegen. Diese drei Formen sind Kohlenstoff in Form von Glucose, Kohlenstoff in Form von anderen Assimilaten (vor allem weitere Mono- und Disaccharide) sowie Kohlenstoff in Form von Struktursubstanz[3]. Eine Sonderstellung nimmt das Kompartiment Endosperm ein, worunter Kohlenstoff in Form nicht remobilisierbarer Stärke in den Ähren verstanden wird.
Die Formen, in den Kohlenstoff innerhalb jedes einzelnen Kompartimentes vorliegen kann, lassen sich innerhalb des Modells als Kohlenstoff-'Pools' beschreiben.
Die im Modell abgebildeten Kohlenstoff–Pools sind in der Abbildung 2.1 dargestellt. Hierbei ist der modellierte Pflanzenbestand aus Gründen der übersichtlicheren Darstellung zunächst nicht räumlich differenziert, was der Realisation einer ersten Modellversion entspricht. Eine räumliche Differenzierung hat sich jedoch zumindest in vertikaler Richtung aufgrund der Nichtlinearität der Lichtabsorption als notwendig erwiesen, wie weiter unten ausführlich dargestellt wird. Aus diesem Grund wird im folgenden der Planzenbestand in verschiedene Bestandesschichten aufgelöst, wobei die unterste Schicht nur Wurzeln und die oberste Schicht nur Ähren enthält. Zwischen diesen liegen maximal elf Schichten, die sowohl Blätter als auch Halme enthalten. Das Strukturdiagramm dieses schichtenaufgelösten Modells ist in Abbildung 2.2 dargestellt.

[2]Der Begriff 'Pool' für den Vorrat hat sich in der Systemwissenschaft über den angelsächsischen Raum hinaus derart verbreitet, daß er auch im folgenden eingesetzt wird.

[3]Im weiteren werden vereinfachend die Bezeichnungen Glucose, Assimilate und Struktursubstanz verwandt. Gemeint sind jedoch jeweils die Pools an Kohlenstoff aus Glucose, Assimilaten sowie Struktursubstanz.

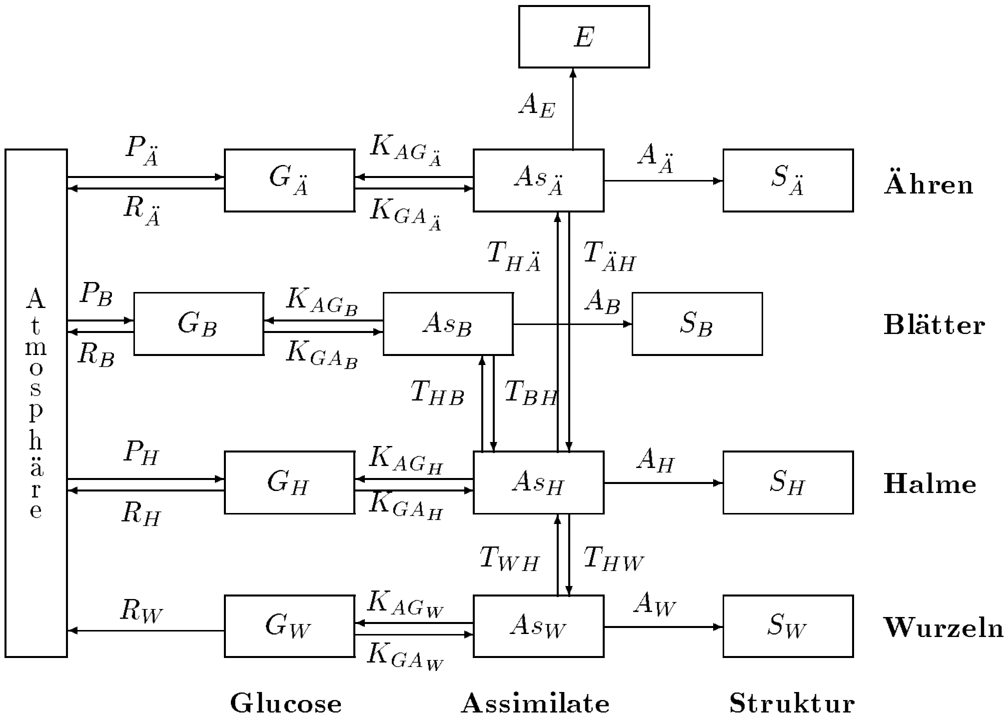

Abbildung 2.1: Strukturdiagramm des Einschichten–Modells des C–Stoffwechsels bei Winterweizen. Die Kästen symbolisieren die Pools an Kohlenstoff in Form von Glucose (G_i), Assimilaten (As_i) und Struktursubstanz (S_i) in den Kompartimenten Wurzeln (W), Halme (H), Blätter (B) und Ähren ($Ä$) sowie den Kompartimenten Endosperm (E) und Atmosphäre. Die Pfeile stellen die Flüsse Photosynthese (P_i), Respiration (R_i), Allokation (A_i), Konversion von Glucose in Assimilate (K_{GAi}), Konversion von Assimilaten in Glucose (K_{AGi}) sowie Translokation von dem Kompartiment i in das Kompartiment j (T_{ij}) dar.

Tabelle 2.2: Liste der Modellvariablen des Mehrschichten-Modells.

Symbol	Bedeutung	Einheit
k	Kompartiment (W Wurzel, B Blatt, H Halm, $\ddot{A}$ Ähre, E Endosperm)	
l	Schicht, $l = 0, \ldots, N+1$	
N	Anzahl Schichten (max. 11)	
Pools:		
$G_{k,l}$	Glucose, Kompartiment k, Schicht l	gC m^{-2}
$As_{k,l}$	Assimilate, Kompartiment k, Schicht l	gC m^{-2}
$S_{k,l}$	Struktursubstanz, Kompartiment k, Schicht l	gC m^{-2}
E	Endosperm	gC m^{-2}
$B_{k,l}$	Phytomasse, Kompartiment k, Schicht l (Glucose + Assimilate + Struktursubstanz)	gC m^{-2}
Flüsse:		
$P_{k,l}$	Photosynthese, Kompartiment k, Schicht l	gC m^{-2} d^{-1}
$R_{k,l}$	Dunkelrespiration, Kompartiment k, Schicht l	gC m^{-2} d^{-1}
$T_{k,l,m,n}$	Translokation der Assimilate zwischen Komp. k der Schicht l und Komp. m der Schicht n	gC m^{-2} d^{-1}
$A_{k,l}$	Allokation, Kompartiment k, Schicht l	gC m^{-2} d^{-1}
$K_{k,l}$	Konversion Glc$\leftrightarrow$Assimilate, Komp. k, Schicht l	gC m^{-2} d^{-1}
$K_{G\rightarrow A,k,l}$	Konversion Glc$\rightarrow$Assimilate, Komp. k, Schicht l	gC m^{-2} d^{-1}
$K_{A\rightarrow G,k,l}$	Konversion Assimilate$\rightarrow$Glc, Komp. k, Schicht l	gC m^{-2} d^{-1}
$LP_{k,l}$	Bestandesabfallproduktion, Komp. k, Schicht l	gC m^{-2} d^{-1}
Koeffizienten:		
ka_k	Allokationskoeffizient, Komp. k	d^{-1}
ke_k	Extinktionskoeffizient, Komp. k	m^2 gC^{-1}
kph_k	Quantenwirksamkeit der Photosynthese, Komp. k	gC mol^{-1}
kr_k	Respirationskoeffizient, Komp. k	d^{-1}
kt	Translokationskoeffizient	gC m^{-2} d^{-1}
kga	Koeffizient der Konversion Glc$\rightarrow$Assimilate	m^2 gC^{-1} d^{-1}
kag	Koeffizient der Konversion Assimilate$\rightarrow$Glc	d^{-1}
klp	Koeffizient der Bestandesabfallproduktion	d^{-1}
Klimavariablen:		
PAR	photosynthetisch aktive Strahlung	mol m^{-2} d^{-1}
T	Temperatur	°C

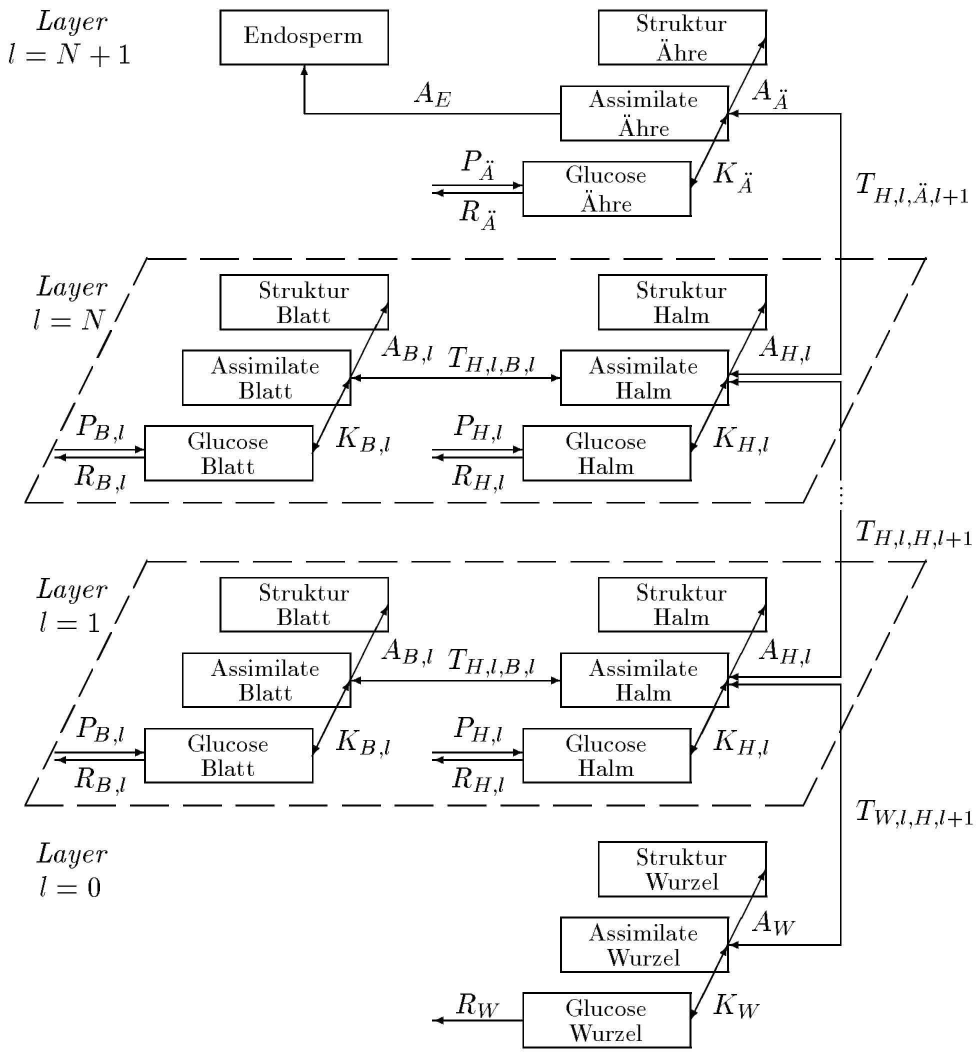

Abbildung 2.2: Strukturdiagramm des Mehrschichten–Modells zum C–Stoffwechsel des Winterweizens. Die Kästen symbolisieren die Pools an Kohlenstoff in Form von Glucose, Assimilaten und Struktursubstanz in den verschiedenen Kompartimenten Wurzeln (W), Halme (H), Blätter (B), Ähren ($Ä$) sowie Endosperm (E). Vertikal sind die Pools in $N+2$ verschiedene Bestandesschichten (l) differenziert. Die oberste Schicht ($l = N+1$) enthält nur Ähren, die unterste Schicht ($l = 0$) nur Wurzeln. Von den Schichten $l = 1, \ldots, N$ sind exemplarisch nur die Schichten $l = 1$ und $l = N$ aufgeführt. Die Pfeile stellen die Flüsse Photosynthese ($P_{k,l}$), Respiration ($R_{k,l}$), Allokation ($A_{k,l}$), Translokation ($T_{i,j,k,l}$), Konversion Glc$\leftrightarrow$Assimilate ($K_{k,l}$) zwischen den Pools dar.

Für die zeitliche Phytomassenänderung eines Pools P_i läßt sich der physikalische Satz der Massenerhaltung anwenden, d.h. die Pooländerung ist gleich der Summe der zuführenden und abführenden $M(i)$ Flüsse $F(m)$:

$$\frac{dP_i}{dt} = \sum_{m=1}^{M(i)} F(m) \tag{2.1}$$

Wie aus Abb. (2.2) für das schichtenaufgelöste Modell ersichtlich wird, ergeben sich für die jeweiligen Pools der einzelnen Kompartimente:

$$\frac{dG_{k,l}}{dt} = P_{k,l} - R_{k,l} - K_{k,l} \tag{2.2}$$

$$\frac{dAs_{k,l}}{dt} = K_{k,l} + \sum_{j=l-1}^{l+1} \sum_{i=1}^{K} T_{k,l,i,j} - A_{k,l} \tag{2.3}$$

$$\frac{dS_{k,l}}{dt} = A_{k,l} \tag{2.4}$$

$$\frac{dE}{dt} = A_E \tag{2.5}$$

2.4 Modellierte Prozesse

Die in den Strukturdiagrammen (Abb. 2.1, 2.2) auftretenden Flüsse entsprechen den im Modell abgebildeten Prozessen. Zur Lösung des Differentialgleichungssystems müssen die Flußterme in den Gleichungen 2.2–2.4 durch geeignete Annahmen zu den Poolgrößen ersetzt werden.

2.4.1 Photosynthese

Der Prozeß der Photosynthese ist allein aufgrund der Tatsache, daß es sich hierbei um den einzigen zuführenden Fluß handelt, der bedeutendste Fluß des Systems 'Kohlenstoffhaushalt von Pflanzenbeständen'.
Über die Photosynthese wird atmosphärisches CO_2 unter Nutzung der Energie aus absorbierter, photosynthetisch aktiver Strahlung gebunden und der Kohlenstoff für die Pflanze verfügbar gemacht. Gleichzeitig wird die absorbierte Energie durch Bildung von Reduktionsäquivalenten und energiereichen Bindungen für die Pflanze nutzbar.
Bei der Photosynthese müssen die eigentlichen Prozesse 'Lichtabsorption' und 'CO_2-Bindung' voneinander unterschieden werden. Generell kann die Photosynthese als ein Produkt aus der Quantenwirksamkeit der Photsynthese kph (als Maß für die CO_2-Bindung) und der absorbierten, photosynthetisch aktiven Strahlung PAR_{abs} formuliert werden (Esser, 1987b).
Löst man den Pflanzenbestand zunächst nicht in verschiedene Bestandesschichten auf, so läßt sich für den Photosynthesefluß P_k eines Kompartimentes k formulieren:

$$P_k = kph_k \cdot PAR_{abs} \tag{2.6}$$

PAR_{abs} bezeichnet dabei die absorbierte, photosynthetisch aktive Strahlung im Bereich von 400–700 nm.

Zur Quantifizierung von PAR_{abs} läßt sich ein Ansatz anwenden, der sich aus dem Lambert–Beer'schen Extinktionsgesetz ableiten läßt. Dies beschreibt die Änderung der Lichtintensität I bei Durchdringen einer mit Farbstoff gefärbten Flüssigkeit mit einer Schichtdicke s:

$$\frac{d(I)}{ds} = -ke \cdot conz \cdot I \tag{2.7}$$

Nach Trennung der Variablen und Integration über die Schichtdicke s ergibt sich für die Reststrahlung nach Durchstrahlen der Schicht mit der Dicke s:

$$I(s) = I(s_0) \cdot e^{-ke \cdot conz \cdot s} \tag{2.8}$$

Die Symbole bedeuten dabei:

$I(s_0)$	Auf die Probe fallende Strahlung	[μmol m^{-2}s^{-1}]
$I(s)$	Reststrahlung nach Durchstrahlung der Schicht mit der Dicke s	[μmol m^{-2}s^{-1}]
s	Dicke der durchstrahlten Schicht	[m]
$conz$	Konzentration des absorbierenden Stoffes	[g m^{-3}]
ke_k	Extinktionskoeffizient	[m^{2}g^{-1}]

Bei der Absorption photosynthetisch aktiver Strahlung durch Pflanzen ist das Chlorophyll in den assimilierenden Pflanzenorganen der wesentliche absorbierende Stoff. Unter der Annahme einer gleichmäßigen Verteilung des Chlorophylls über die Schichtdicke s läßt sich analog zu den Gleichungen 2.7 und 2.8 ansetzen:

$$\frac{d(PAR)}{ds} = -ke_k \cdot conz \cdot PAR \tag{2.9}$$

$$PAR(s) = PAR \cdot e^{-ke_k \cdot conz \cdot s} \tag{2.10}$$

Nimmt man an, daß der Gehalt an Chlorophyll in einem Kompartiment proportional zu der Phytomasse in diesem Kompartiment ist, so läßt sich der Term $conz \cdot s$ mit der Dimension [g·m^{-2}] durch die Phytomasse B_k ersetzen:

$$PAR(s) = PAR \cdot e^{-ke_k \cdot B_k} \tag{2.11}$$

Diese, auf dem Lambert–Beer'schen Gesetz basierende, einfache Absorptionsgleichung entspricht dem Bouguer-Gesetz (Campbell, 1981) und wird in zahlreichen Absorptionsmodellen, wie dem Modell von Monsi und Saeki (1953) oder dem Modell von Gijzen und Goudriaan (1989) eingesetzt.
Für die absorbierte Strahlung läßt sich nun formulieren:

$$\begin{aligned} PAR_{abs} &= PAR - PAR(s) \\ &= PAR \cdot (1 - e^{-ke_k \cdot B_k}) \end{aligned} \tag{2.12}$$

Eingesetzt in Gleichung 2.6 ergibt sich:

$$P_k = kph_k \cdot PAR \cdot (1 - e^{-ke_k \cdot B_k}) \tag{2.13}$$

Soll der Bestand in vertikale Schichten aufgelöst werden (Abb. 2.2), so ist für jede dieser Schichten der entsprechende Photosynthesefluß zu berechnen:

$$P_{k,l} = kph_k \cdot PAR_{abs,l} \tag{2.14}$$

Die absorbierte PAR einer beliebigen Schicht i ergibt sich analog zu Gleichung 2.12 aus der Differenz der in die Schicht eingestrahlten PAR (PAR_i) und der durch die Schicht durchstrahlten PAR (PAR_{i-1}):

$$PAR_{abs,i} = PAR_i - PAR_{i-1} \tag{2.15}$$

Die einzelnen Terme lassen sich dabei wie folgt bestimmen:

$$PAR_i = PAR \cdot \exp(-ke_k \cdot \sum_{j=i+1}^{N} B_{k,j}) \tag{2.16}$$

$$PAR_{i-1} = PAR \cdot \exp(-ke_k \cdot \sum_{j=i}^{N} B_{k,j}) \tag{2.17}$$

Eingesetzt in Gl. 2.15 ergibt sich:

$$PAR_{abs,i} = PAR \cdot \left(\exp(-ke_k \cdot \sum_{j=i+1}^{N} B_{k,j}) - \exp(-ke_k \cdot \sum_{j=i}^{N} B_{k,j}j) \right) \tag{2.18}$$

2.4.2 Dunkel–Respiration

Der Prozeß der Dunkelrespiration ist ein wesentlicher Bestandteil des C–Stoffwechsels von Pflanzenbeständen. Über den Weg der Glycolyse wird Kohlenstoff in Form von Monosacchariden zu CO_2 oxidiert und in die Umgebungsluft abgegeben. Die dabei gewonnenen Reduktionsäquivalente und energiereichen Verbindungen werden für meta- und anabolische Prozesse benötigt.
Der Respirationsfluß eines Kompartimentes, der vom Pool Glucose zum Pool CO_2 in der Atmosphäre führt, wird proportional zu der vorhandenen Phytomasse dieses Kompartimentes angesetzt:

$$R_{k,l} = kr_k \cdot B_{k,l}(t) \tag{2.19}$$

Ähnliche Ansätze finden sich bei den Wachstumsmodellen von Lim et al. (1989) sowie Lieth und Reynolds (1988), die allerdings zwischen Wachstums- und Erhaltungsatmung differenzieren. Warum hier auf eine solche Differenzierung bewußt verzichtet wird, wird in Kapitel 5.1 diskutiert.

2.4.3 Allokation

Der Prozeß der Allokation spielt eine Schlüsselrolle für das Wachstum von Pflanzen. Unter Allokation wird hier die Umwandlung von niedermolekularen C–Verbindungen in Form von Assimilaten (im wesentlichen Mono– und Disaccharide) zu hochmolekularen Substanzen wie Proteinen, Fetten und Polysacchariden (Zellulose etc.)

verstanden. Alloziierter Kohlenstoff wird so von einer weitgehend mobilen Form (Assimilate) in eine immobile Form überführt.
Über das Maß und die zeitliche Variation der Allokation innerhalb der Vegetationsperiode werden die Phytomasseentwicklung der einzelnen Kompartimente und damit auch Wuchsform und Wachstumsstrategie gesteuert.
Generell kann die Annahme gelten, daß der Allokationsfluß bei ausreichender Mineralstoffverfügbarkeit proportional zur vorhandenen Assimilatmasse eines Kompartimentes ist. Diesem Ansatz liegt dabei die Tatsache zugrunde, daß die Assimilate das 'Substrat' der Allokation darstellen.

$$A_{k,l} = ka_k \cdot As_{k,l}(t) \tag{2.20}$$

2.4.4 Konversion Glucose $\leftrightarrow$ Assimilate

Die in der Photosynthese gebildeten Monosaccharide werden durch die Pflanzen zu anderen Assimilaten[4] (weitere Monosaccharide sowie Dissacharide, im wesentlichen Saccharose) umgewandelt. Diese Konversion Glucose $\leftrightarrow$ Assimilate ist reversibel. Für die Synthese von Assimilaten aus Glucose wird nach Cappellos et al. (1972) und Kehlen et al. (1974) ein Ansatz gewählt, der einer Reaktionskinetik 2. Ordnung entspricht (Gl. 2.21). Dagegen ist die Rückreaktion als Reaktion 1. Ordnung angesetzt (Gl. 2.22):

$$\begin{aligned}
K_{G\to A,k,l} &= kga \cdot G_{k,l}(t) \cdot G_{k,l}(t) && (2.21)\\
K_{A\to G,k,l} &= kag \cdot As_{k,l}(t) && (2.22)\\
K_{k,l} &= K_{G\to A,k,l} - K_{A\to G,k,l} &&\\
&= kga \cdot G_{k,l}(t) \cdot G_{k,l}(t) - kag \cdot As_{k,l}(t) && (2.23)
\end{aligned}$$

2.4.5 Translokation

Pflanzenwachstum wäre unmöglich, wenn nicht die in assimilierenden Pflanzenteilen gebildeten Assimilate zu den nichtgrünen dissimilierenden Pflanzenteilen translozierbar wären. Diese Translokation kann sowohl zwischen verschiedenen Kompartimenten einer Bestandesschicht, als auch zwischen gleichen Kompartimenten benachbarter Schichten erfolgen. Die Translokation findet in dem Phloem der höheren Pflanzen statt.
Für den Mechanismus des Translokationsprozesses werden verschiedene Hypothesen diskutiert (Thornley, 1976). Der einfachste Ansatz ist der einer gewöhnlichen Diffusion. Die hierdurch erklärbaren Translokationsraten liegen jedoch nach Canny (1971) ca. zwei Größenordnungen unter tatsächlich in Experimenten beobachteten Raten. Komplexere, aktive Mechanismen wie Elektro-Osmose oder Peristaltik müssen aus einigen physiologischen Gründen abgelehnt werden (Canny, 1973).
Als allgemein anerkannt kann heute dagegen die Druckstromhypothese nach Münch (1930) angesehen werden. Sie basiert auf dem durch osmotischem Druck angetriebenen Massenfluß des zu translozierenden Stoffes. Die durch diese Hypothese zu

[4] Wenn im folgenden der Begriff 'Assimilate' benutzt wird, sind damit stets die Assimilate außer Glucose gemeint.

erklärenden Translokationsraten stimmen weitgehend mit experimentell gemessenen Raten überein. Der Translokationsfluß $T_{i,j}$ von einem Kompartiment i in ein Kompartiment j läßt sich dabei nach

$$T_{i,j} = k_x \cdot C_i \cdot (C_i - C_j) \tag{2.24}$$

beschreiben, wobei C_i und C_j die Konzentrationen des zu translozierenden Stoffes im Lösungsmittel (hier H_2O) in g m$^-$3 darstellen und der Koeffizient k_x in m^4 g^{-1} s^{-1} das Translokationsverhalten beschreibt.
Da im hier vorgestellten Modell nur Kohlenstoff und kein Wasser behandelt wird, lassen sich Konzentrationen nicht direkt angeben. Unter der Annahme, daß die Wassergehalte der Pflanzenkompartimente untereinander konstant sind, lassen sich die Konzentrationen jedoch auf die Phytomasse B_k eines Kompartimentes bezogen als Assimilate As_k pro Phytomasse B_k angeben.
Analog zu Gleichung 2.24 gilt nun als Ansatz für den Translokationsfluß $T_{k,l,m,n}$ von dem Kompartiment k der Schicht l in das Kompartiment m der Schicht n, wobei für den Nettofluß ein Hin- und ein Rückfluß postuliert wird:

$$T_{k,l,m,n} = T_{m,n \to k,l} - T_{k,l \to m,n} \tag{2.25}$$

mit

$$T_{m,n \to k,l} = kt \cdot \frac{As_{m,n}(t)}{B_{m,n}(t)} \cdot \left(\frac{As_{m,n}(t)}{B_{m,n}(t)} - \frac{As_{k,l}(t)}{B_{k,l}(t)} \right) \tag{2.26}$$

$$T_{k,l \to m,n} = kt \cdot \frac{As_{k,l}(t)}{B_{k,l}(t)} \cdot \left(\frac{As_{k,l}(t)}{B_{k,l}(t)} - \frac{As_{m,n}(t)}{B_{m,n}(t)} \right) \tag{2.27}$$

2.5 Modelleinschränkungen

Als einziger relevanter Prozeß des Kohlenstoff-Stoffwechsels von Pflanzenbeständen ist im vorliegenden Modell die Bestandesabfallproduktion bewußt nicht abgebildet worden. Der Grund hierfür liegt in der, im Rahmen dieser Arbeit fehlenden Möglichkeit zur Parametrisierung dieses Prozesses.
Im Vorgriff auf die in Kapitel 3 beschriebene Modellparametrisierung sei hier bereits darauf hingewiesen, daß neben den Parametern 'Lufttemperatur' und 'photosynthetisch aktive Strahlung' keine weiteren externen Parameter Eingang in das Modell gefunden haben. Insbesondere bleibt damit, wie auch in den Kapiteln 5.2 und 6 diskutiert, der Einfluß des Wasser- und Nährstoffhaushaltes auf die modellierten Prozesse unberücksichtigt. Dies erscheint im vorliegenden Fall jedoch deswegen als zulässig, da bei landwirtschaftlicher Nutzung in Mitteleuropa in der Regel von einer optimalen Nährstoffversorgung ausgegangen werden kann. Ebenso kann davon ausgegangen werden, daß die Wasserversorgung, zumindest in den beiden untersuchten Jahren, als nicht für das Wachstum limitierend angesehen werden kann.
Weiter ist das vorliegende Modell nicht sensitiv für den atmosphärischen CO_2-Gehalt. Die Ursache hierfür liegt in der grundlegenden, bewußt einfachen Modellstrukur. Mögliche Modellerweiterungen hierzu werden in Kapitel 5.2 diskutiert.

Kapitel 3

Parameterisierung des Modells

3.1 Methodik

3.1.1 Bestimmung der Koeffizienten

Zur Parametrisierung des unter den Gleichungen 2.2 – 2.5 formulierten Differentialgleichungssystems sind die Koeffizienten dieses Systems zu bestimmen.
Dabei ist zu berücksichtigen, daß die Koeffizienten in der Regel nicht konstant sind, sondern von externen Regelgrößen des Systems abhängen. Regelgrößen können hier zum Beispiel Klima- oder Wettervariablen sein. Die Bestimmung der Koeffizienten muß also in Abhängigkeit der relevanten Regelgrößen erfolgen.
Unter bestimmten Randbedingungen lassen sich aus dem Differentialgleichungssystem Bedingungen formulieren, unter denen die Koeffizienten eindeutig bestimmbar sind. Dies bedeutet, daß Experimente konzipierbar sind, aus denen die Koeffizienten abgeleitet werden können.
Für den Fall, daß sich die Koeffizienten nicht oder nur unter unvertretbar großem Aufwand experimentell bestimmen lassen, müssen die Koeffizienten mit geeigneten Methoden geschätzt werden.

Quantenwirksamkeit der Photosynthese

In Abbildung 3.1 ist ein Ausschnitt des Strukturdiagramms wiedergegeben. Für den reinen gasförmigen C–Austausch eines Kompartimentes k ergibt sich die Pooländerung allein aus der Differenz von Photosynthese P_k und Dunkelrespiration R_k:

$$\frac{dB_{k,gas}}{dt} = P_k - R_k \tag{3.1}$$

Nach Einsetzen der Gleichungen 2.13 und 2.19 ergibt sich nach Esser (1987b):

$$\frac{dB_{k,gas}}{dt} = kph_k \cdot PAR \cdot (1 - \exp(-ke_k \cdot B_k(t))) - kr_k \cdot B_k(t) \tag{3.2}$$

und aufgelöst nach kph_k:

$$kph_k = \frac{\frac{dB_{k,gas}}{dt} + kr_k \cdot B_k(t)}{PAR \cdot (1 - \exp(-ke_k \cdot B_k(t)))} \tag{3.3}$$

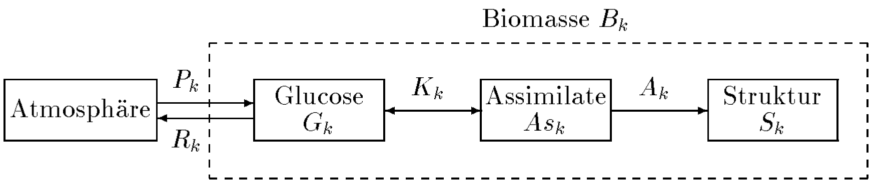

Abbildung 3.1: Auszug aus dem Strukturdiagramm des Einschichten–Modells. Die innerhalb eines Kompartimentes k auftretenden Flüsse Konversion K_k und A_k sind für den gasförmigen C–Fluß Biomasse↔Atmosphäre unrelevant.

Der Term $\frac{dB_{k,gas}}{dt} + kr_k \cdot B_k(t)$ entspricht der Bruttoassimilation des Kompartimentes B_k und läßt sich mit der in Kapitel 3.1.2 beschriebenen CO_2–Gaswechselmeßanlage bestimmen.

Respirationskoeffizient

Findet während eines Zeitraumes $\triangle t = t_2 - t_1$ keine Photosynthese statt, so gilt nach Gleichung 3.1:

$$\begin{aligned} \frac{dB_{k,gas}}{dt} &= -R_k && \text{für } PAR = 0 \\ &= -kr_k \cdot B_k(t) && \end{aligned} \tag{3.4}$$

Nach Trennung der Variablen lassen sich beide Seiten der Gleichung integrieren:

$$\int_{B(t_1)}^{B(t_2)} \frac{dB_{k,gas}}{B_k(t)} = \int_{t_1}^{t_2} -kr_k \cdot dt \qquad \text{für } PAR = 0 \tag{3.5}$$

$$kr_k = \frac{\ln B_k(t_1) - \ln B_k(t_2)}{t_2 - t_1} \qquad \text{für } PAR = 0 \tag{3.6}$$

Die Differenz $B_k(t_1) - B_k(t_2)$ läßt sich mit der in Kapitel 3.1.2 beschriebenen Gaswechselmeßanlage bestimmen.

Extinktionskoeffizient

Aus dem im Modell gewählten Absorptionsansatz (Gleichung 2.11) läßt sich direkt ableiten:

$$ke_k = \frac{\ln PAR(s) - \ln PAR}{B_k} \tag{3.7}$$

Mit Hilfe eines PAR–Sensors wird die senkrecht auf die Probe des Kompartimentes k auftreffende photosynthetisch aktive Strahlung PAR sowie die Strahlung $PAR(s)$ nach Durchstrahlen der Probe bestimmt.

Allokationskoeffizienten

Die Differentialgleichung für die zeitliche Änderung der Struktursubstanz eines Kompartimentes k lautet:

$$\begin{aligned}\frac{dS_k}{dt} &= A_k - LP_k \\ &= ka_k \cdot As_k(t) - kl_k \cdot B_k(t) \qquad (3.8)\end{aligned}$$

Für den Fall, daß keine Bestandesabfallproduktion stattfindet, ergibt sich:

$$ka_k = \frac{\frac{dS_k}{dt}}{A_k(t)} \qquad (3.9)$$

Probleme ergeben sich bei der experimentellen Bestimmung des Terms $\frac{dS_k}{dt}$, da zeitliche Änderungen der Struktursubstanz einzelner Kompartimente aufgrund der biologischen Streuung innerhalb eines Bestandes und nicht vorhandener zerstörungsfreier Methoden nur schlecht zu bestimmen sind. Dies gilt besonders für kurzzeitige Änderungen der Struktursubstanz.
Eine indirekte Möglichkeit zur Bestimmung der Allokationskoeffizienten bietet die Ableitung aus der Phytomassenentwicklung der einzelnen Kompartimente. Unter der Annahme langfristig konstanter Assimilat– und Glucosegehalte können die Allokationskoeffizienten in erster Näherung aus der Änderung der Phytomassen abgeschätzt werden. Ausgehend von Gleichung 3.9 läßt sich dann ansetzen:

$$ka_k = \frac{\frac{dB_k}{dt} \cdot \frac{1}{c_S}}{B_k(t) \cdot \frac{1}{c_A}} \qquad (3.10)$$

Die Konstanten c_S und c_A entsprechen hier den mittleren Gehalten an Struktursubstanz bzw. an Glucose. Nach Trennung der Variablen und Integration beider Seiten der Gleichung folgt:

$$ka_k = \frac{lnB_k(t_2) - lnB_k(t_1)}{t_2 - t_1} \cdot \frac{c_S}{c_A} \qquad (3.11)$$

Die Allokationskoeffizienten lassen sich also in erster Näherung aus den bekannten Phytomassen B_k eines Kompartimentes zu zwei Zeitpunten t_1 und t_2 ermitteln.

Translokationskoeffizient

Aus der Differentialgleichung (Gleichung 3.12 u. 3.13) der zeitlichen Änderung des Assimilatpools $As_k(t)$ eines Kompartimentes k geht hervor, daß sich hieraus Bedingungen zur Bestimmung des Translokationskoeffizienten kt kaum ableiten lassen. Hierzu müßten nämlich neben den Poolgrößen $G(t)$, $As(t)$ und $S(t)$ auch die Konversionskoeffzienten kga und kag sowie der Allokationskoeffizient ka_k bekannt sein.

$$\begin{aligned}\frac{dAs_k}{dt} &= K_k - A_k + \sum T_{k,i} \qquad (3.12) \\ &= kga_k \cdot G_k(t)^2 - kag_k \cdot As_k(t)\end{aligned}$$

$$
\begin{aligned}
& -ka_k \cdot As_k(t) \\
& -kt \cdot \sum_i \frac{As_i(t)}{B_i(t)} \cdot \left(\frac{As_i(t)}{B_i(t)} - \frac{As_k(t)}{B_k(t)}\right) \\
& +kt \cdot \sum_i \frac{As_k(t)}{B_k(t)} \cdot \left(\frac{As_k(t)}{B_k(t)} - \frac{As_i(t)}{B_i(t)}\right)
\end{aligned} \tag{3.13}
$$

Aus diesem Grunde muß eine sinnvolle Schätzung des Translokationskoeffizienten erfolgen, die anhand eines einfachen Modellsystems und mit Literaturdaten qualitativ zu verifizieren ist.

Konversionskoeffizienten

Das bereits zum Translokationskoeffizienten Erwähnte gilt in besonderem Maße auch für die Bestimmung der Koeffizienten kga (Konversion von Glucose in Assimilate) und kag (Konversion von Assimilaten in Glucose). Auch hier lassen sich nicht durch geschickt gewählte Randbedingungen für das Diffentialgleichungssystem (hier die zeitliche Änderung des Glucose- bzw. des Assimilatpools) Bedingungen finden, unter denen die Koeffizienten experimentell zu bestimmen sind.
Vielmehr wird eine sinnvolle Schätzung der beiden Koeffizienten erfolgen müssen, die anhand einfacher Testmodelle und im qualitativen Vergleich mit Literaturdaten zu überprüfen sind.

3.1.2 Gaswechselmessungen

Zur Bestimmung der Respirationskoeffizienten sowie der Quantenwirksamkeit der Photosynthese wurden CO_2–Gaswechselmessungen an verschiedenen Kompartimenten des Winterweizens durchgeführt.

Die Meßanlage

Der schematische Aufbau der Meßanlage ist in Abbildung 3.2 dargestellt. Im wesentlichen besteht die Anlage aus den Komponenten der eigentlichen CO_2-Gaswechselmeßeinrichtung (a), der Regeleinrichtungen (b), der Meßdatenerfassung (c) sowie der Pflanzenküvette (d).
Die Komponenten (a)–(c) wurden transportabel in einem PKW–Transporter untergebracht. Die Pflanzenküvette (d) ist über ein ca. 20 m langes Leitungssystem mit den Komponenten (a)-(c) verbunden und somit frei im Versuchsfeld einsetzbar.

Funktionsprinzip Synthetische Luft definierter Zusammensetzung (79% N_2, 21% O_2, 0.0345% CO_2) wird über zwei Luftleitungssysteme (Meßstrang und Vergleichsstrang) einem CO_2–Meßgerät (URAS) zugeführt. In beiden Leitungssytemen wird die Durchflußmenge über Durchflußmengenmesser (Flowmeter) reguliert. Vor Eintritt in das CO_2–Meßgerät wird die Luft mit Calciumchlorid getrocknet.
Im Meßstrang wird die Luft zunächst mittels einer temperierbaren Taupunktflasche auf einen definierten Wasserdampfgehalt eingestellt. Danach wird die Luft durch die Pflanzenküvette geleitet, in der sich die zu untersuchende Pflanzenprobe befindet. Die temperierbare Küvette ist als Klappküvette aufgebaut, um die Messungen an

intakten Pflanzen im Versuchsfeld durchführen zu könnnen. In der gegen die Außenluft abgedichteten Küvette findet ein Gasaustausch der zu messenden Pflanzenprobe mit der Luft des Meßstranges statt. Dabei wird CO_2 aus der Meßluft aufgenommen oder CO_2 an die Meßluft abgegeben. Die Transpiration der Pflanzenprobe führt darüber hinaus zu einer Änderung der Luftfeuchtigkeit in der Meßluft.

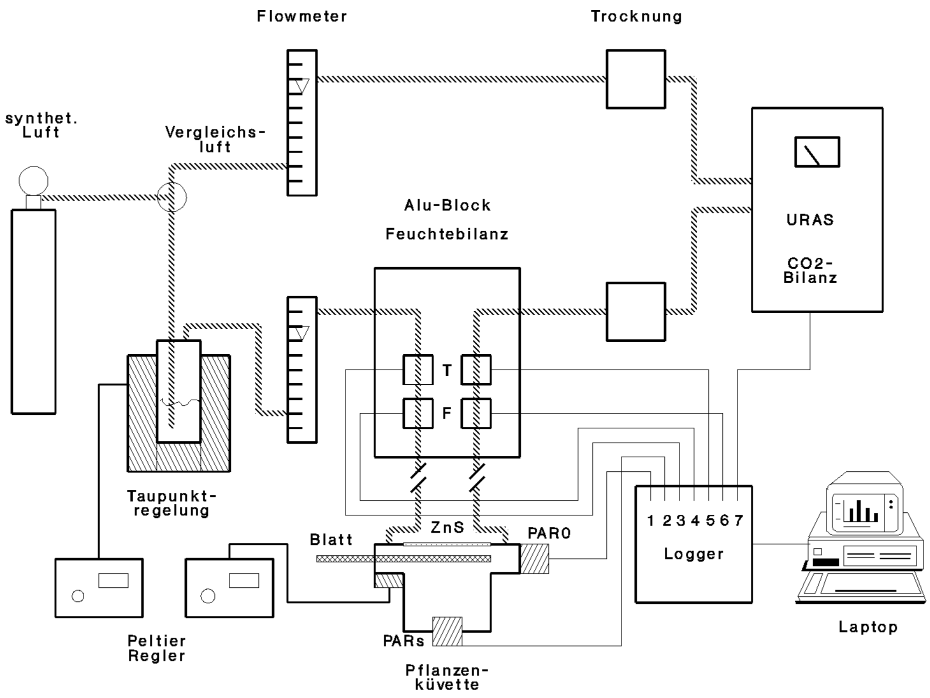

Abbildung 3.2: Schematisches Aufbau- und Funktionsdiagramm der CO_2–Gaswechselmeßanlage.

Nach Durchströmen der Küvette passiert die Meßluft Temperatur– und Luftfeuchtefühler und gelangt dann nach Trocknung in die CO_2–Meßeinrichtung. Hier wird aus der CO_2–Differenz zwischen Meß– und Vergleichsluft die CO_2–Bilanz der untersuchten Pflanzenprobe ermittelt.
Die anfallenden Daten werden mit Hilfe eines Data-Loggers als 1–Min–Mittelwerte aufgezeichnet, zu einem tragbaren Computer übertragen und dort direkt graphisch dargestellt.

Komponenten der Versuchsanlage

URAS Es wurde ein Ultrarot–Absorptions–Schreiber der Fa. HARTMANN&BRAUN (Modell URAS 2) eingesetzt. Das Meßprinzip dieses Infrarot–Gasanalysators beruht auf der Eigenschaft von Dipol–Gasen, Infrarot–Strahlung zu absorbieren. In einem kleinen Meßbereich ist dabei die absorbierte Strahlung proportional der Gaskonzentration.

Der Detektor des Gerätes ist zwar speziell für CO_2 ausgelegt, jedoch tritt eine Querempfindlichkeit zu H_2O auf, die durch Trocknen der zu messenden Luft vermieden werden muß. Die Trocknung wurde mit Hilfe von gekörntem $CaCl_2$ durchgeführt, durch das die Meß– und Vergleichsluft geleitet wurden.
Mit dem hier eingesetzten Gerät ist keine Absolutmessung des CO_2–Gehaltes möglich, vielmehr wird eine Differenzmessung zwischen einem Gas bekannten CO_2–Gehaltes (Vergleichsluft) und der Meßluft durchgeführt.

Temperatur– und Feuchteregelung Die eingesetzte synthetische Luft ist nahezu wasserfrei und wird zunächst durch eine Taupunktflasche geführt. Diese besteht aus einer wassergefüllten Gaswaschflasche, die in einen Alublock eingesetzt ist. Die Temperatur des Alublocks und damit auch des Wassers in der Flasche läßt sich über Peltierelemente und angeschlossene Regeleinheiten (Fa. DRIESEN&KERN, Modell PkeH022) einstellen. Nach Durchströmen des Wassers besitzt die Meßluft bei der eingestellten Wassertemperatur eine relative Luftfeuchtigkeit von 100%.
Nach Verlassen der Taupunktflasche durchströmt die Meßluft einen Alublock, in dem ein Temperaturmeßwiderstand (PT–100) sowie ein Feuchtefühler (Fa. VAISALA) eingebaut ist. Die hier gemessene Temperatur und relative Luftfeuchte dient zur Berechnung der absoluten Luftfeuchte der Meßluft vor Eintritt in die Pflanzenküvette.
Nach Verlassen des Alublocks gelangt die Meßluft über ca. 20 m lange Luftleitungen zur Pflanzenküvette. Bei den eingesetzten Leitungen handelt es sich um Teflon–Schläuche, da diese, im Gegensatz zu PVC– oder Silikonschläuchen, kein CO_2 absorbieren (PEARCY ET AL., 1989).

Pflanzenküvette Bei der eingesetzten Pflanzenküvette handelt es sich um eine Klappküvette aus Aluminium. Sie wurde von der AG Ökologie der Universität Osnabrück entwickelt.
Die Küvette besteht aus einem Ober- und einem Unterteil, die über ein Klappscharnier miteinander verbunden sind. In der Mitte der beiden Teile befindet sich jeweils eine Bohrung mit ca. 65 mm Durchmesser. Die Klappküvette wird um die zu messende Pflanzenprobe geschlossen, wobei zwei Silkondichtungen, die in die beiden Hälften eingelassen sind, die Küvette mit der eingespannten Probe nach außen luftdicht abschließen. Das Material der Dichtungen wurde so gewählt, daß keine Quetschungen der Pflanzenprobe auftreten können.
Die Bohrung des oberen Küvettenteils ist mit einer Scheibe aus einem Zinksulfid–Einkristall luftdicht nach außen abgeschlossen. Das eingesetzte Material hat neben der Durchlässigkeit für das sichtbare Licht im Gegensatz zu normalem Glas die Eigenschaft, auch für thermische Infrarotstrahlung durchlässig zu sein. Dies ist von Bedeutung, um eine weitgehend natürliche Strahlungsbilanz der eingespannten Pflanzenprobe zu gewährleisten.
Das obere Küvettenteil besitzt einen Anschluß für die zuströmende Meßluft. Die Luft wird über kleine Bohrungen in die Küvette geführt. Die Anordnung der Bohrungen gewährleisten eine Verwirbelung der einströmenden Luft und ein gutes Umspülen der Pflanzenprobe. Über Abflußbohrungen im unteren Küvettenteil verläßt die Meßluft die Pflanzenküvette und wird über eine Luftleitung zu dem bereits oben

aufgeführten Alublock geleitet, wo abermals Lufttemperatur und relative Luftfeuchtigkeit bestimmt werden, bevor die Meßluft nach Trocknung dem URAS zugeführt wird.
Zur Temperaturregelung (und damit auch zur Regelung der relativen Luftfeuchte in der Küvette) sind an der Küvette Peltierelemente und ein Temperaturmeßwiderstand (PT–100) angebracht. Die Peltierelemente sind über ein Steuergerät regelbar. Zum Abführen der bei Kühlung der Küvette entstehenden Abwärme (oder der bei Heizung der Küvette notwendigen Wärmemenge) sind an der Küvette Kupferwärmetauscher angebracht. Die Wärmetauscher sind an Wasserleitungen angeschlossen, durch die mittels einer kleinen Pumpe ein steter Wasserstrom geleitet wird.
Auf dem Oberteil der Pflanzenküvette ist ein PAR–Sensor der Fa. Li–Cor (Typ 190 S) angebracht. Der Sensor mißt die auf die Küvette einfallende photosynthetisch aktive Strahlung. Im unteren Küvettenteil ist ein weiterer PAR–Sensor installiert, der die Reststrahlung nach Durchstrahlen der Küvette erfaßt.
Die Pflanzenküvette ist im Versuchseinsatz auf einem Dreibein–Fotostativ montiert und über die ca. 20 m langen Versorgungsleitungen (Luft– und Kühlwasserleitungen, Stromversorgung der Peltier–Elemente, Anschlußkabel des Temperaturfühlers) mit den Regeleinrichtungen und der CO_2–Gaswechselmeßanlage verbunden. Der Einsatzradius der Pflanzenküvette (ca. 20 m von der Meßanlage) gewährleistet eine weitgehend freie Wahl des Probenstandortes im Versuchsfeld und schließt so Störeffekte durch Randeinflüsse etc. aus.

Datenerfassung Die gemessenen Daten werden von einem Data–Logger der Fa. Li–Cor erfaßt, zu einminütigen Mittelwerten verdichtet und aufgezeichnet. Gleichzeitig werden die Meßwerte direkt über eine serielle Schnittstelle auf einen Laptop–Computer (Toshiba T 3200) übertragen, dort graphisch dargestellt und gespeichert. Folgende Meßwerte wurden aufgezeichnet:

- einfallende PAR sowie PAR nach Durchstrahlen der Küvette,
- Temperatur der Meßluft vor und nach der Küvette,
- relative Luftfeuchte vor und nach der Küvette,
- CO_2–Gehalt der Meßluft nach Durchströmen der Küvette.

Die Meßkampagne Die CO_2–Gaswechselmessungen zur Bestimmung der unter 3.1.1 genannten Koeffizienten des Modells wurden in den Jahren 1988 (Esser, 1989) und 1989 in der Hildesheimer Börde durchgeführt. Die Messungen waren Teil des Meßprogramms Hibe 88 und Hibe 89 und Bestandteil des multidisziplinären Projektes LOTREX 10–E.
Die Messungen fanden in der Zeit vom 27.5.88–23.6.88 und vom 26.6.89–31.7.89 statt. Die Meßorte lagen in der Hildesheimer Börde 2 km südöstlich der Ortschaft Soßmar (1988), bzw. 1 km südwestlich der Ortschaft Bierbergen (1988, 1989) ca. 15 km nordöstlich von Hildesheim. Die Messungen wurden an Winterweizen *Triticum aestivum* L. cv. Kanzler durchgeführt.
Während der Vegetationsperiode 1990 wurden im Rahmen einer Diplomarbeit (Schürmann, 1991) zusätzlich CO_2–Gaswechselmessungen an Winterweizen nahe des Universitätsgeländes am Westerberg in Osnabrück sowie im Gewächshaus des Fachbereichs

Biologie/Chemie durchgeführt. Die Messungen dienten zur detaillierten Untersuchung der Regulation des Respirationsflusses bei Winterweizen. Besondere Beachtung wurde dabei dem Einfluß von Glucose-, Fructose-, Saccharose- und Stärkegehalten der Proben auf den Respirationskoeffizienten gewidmet. Genaue Beschreibungen der angewandten Methodik ist SCHÜRMANN (1991) sowie BERLEKAMP (1991) zu entnehmen. Die während der Versuche eingesetzte CO_2–Gaswechselmeßanlage ist mit der unter 3.1.2 beschrieben Anlage identisch.

3.1.3 Phytomassenbestimmungen

Während der Vegetationsperioden 1988 und 1989 wurden parallel zu den CO_2–Gaswechselmessungen Phytomassenbestimmungen an Winterweizen durchgeführt. Die Probennahmen erfolgten an den unter 3.1.2 aufgeführten Meßorten. Die Probennahmen wurden am 23.4.88, 14.5.88, 27.5.88, 21.6.88, 15.7.88, 28.6.89 sowie 19.7.89 durchgeführt.

Die Lage der Probeflächen innerhalb des Versuchsfeldes wurden mit Hilfe eines Zufallszahlengenerators ermittelt und stimmten nicht mit den Orten der Gaswechselmessungen überein. Die entnommenen Proben wurden vor Ort in die Pflanzenkompartimente Wurzel, Halm, Blatt, Ähre separiert und anschließend in Osnabrück in einem Trockenschrank bei 80°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Nach Wägung wurden die Ergebnisse unter Berücksichtigung eines mittleren Kohlenstoffgehaltes von 44% (SCHÜRMANN, 1991) auf gC m^{-2} umgerechnet.

Desweiteren wurden schichtenspezifische Phytomassenbestimmungen durchgeführt. Die Probennahmen hierzu erfolgten am 28.5.88, 22.6.88 sowie am 2.7.89. Die Schichtdicke betrug jeweils 10 cm.

3.1.4 Klimadaten

Als treibende Parameter des dynamischen Pflanzenwachstumsmodells wurden Zeitreihen der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) sowie der Lufttemperatur in möglichst hoher zeitlicher Auflösung für einen Standort nahe der Versuchsregion und die Vegetationsperioden 1988 sowie 1989 benötigt.

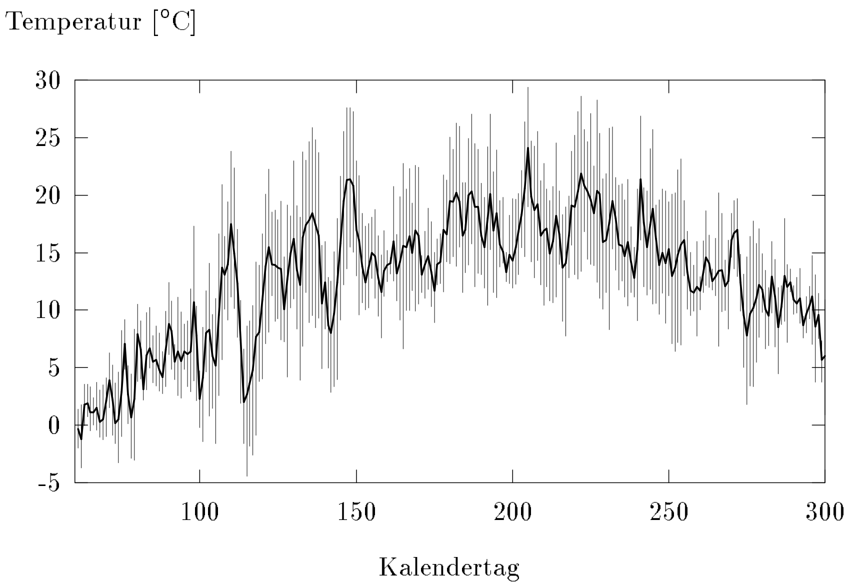

Abbildung 3.3: Tagesmitteltemperaturen (**—**) sowie Tagesminima und –maxima der Temperatur (Balken) in der Hildesheimer Börde während des Jahres 1988.

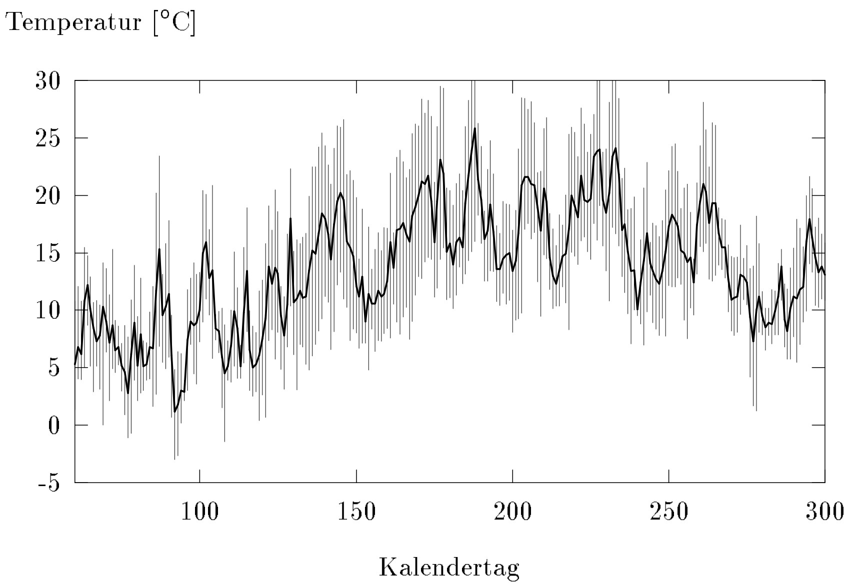

Abbildung 3.4: Tagesmitteltemperaturen (**—**) sowie Tagesminima und –maxima der Temperatur (Balken) in der Hildesheimer Börde während des Jahres 1989.

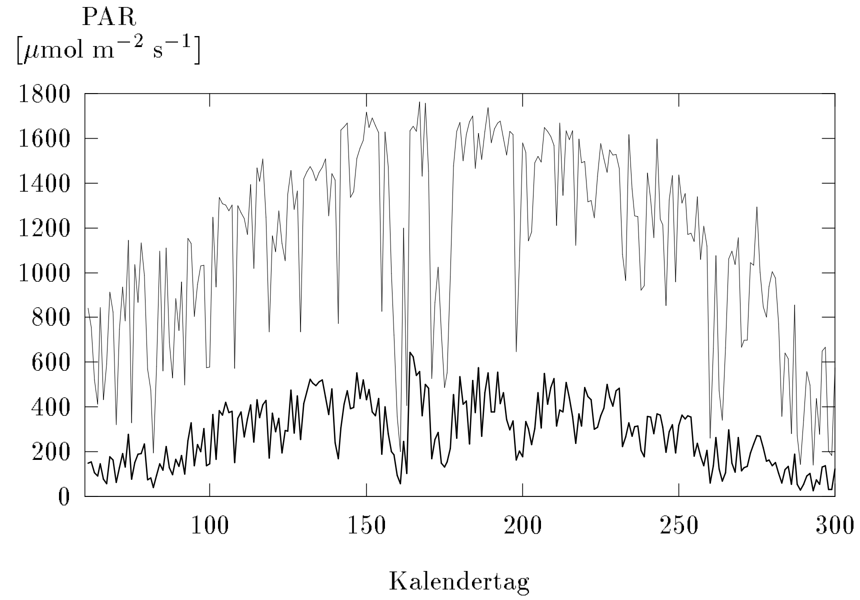

Abbildung 3.5: Photosynthetisch aktive Strahlung (*PAR*, im Bereich von 400–700 nm) in der Hildesheimer Börde während des Jahres 1988. Dargestellt sind die Tagesmittelwerte (**—**) sowie die Tagesmaxima (—).

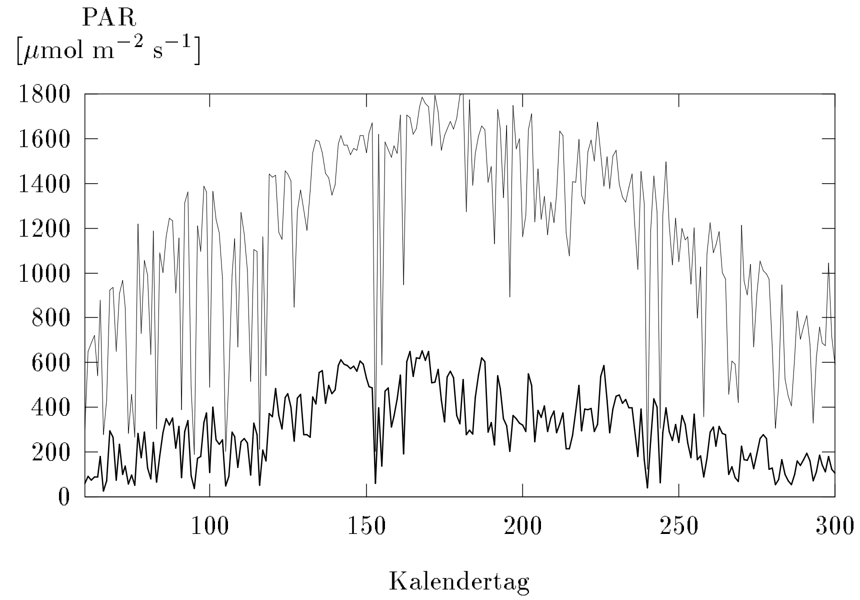

Abbildung 3.6: Photosynthetisch aktive Strahlung (*PAR*, im Bereich von 400–700 nm) in der Hildesheimer Börde während des Jahres 1989. Dargestellt sind die Tagesmittelwerte (**—**) sowie die Tagesmaxima (—).

Diese Daten wurden freundlicherweise von der Zentralen Agrarmetereologischen Forschungsstelle des Deutschen Wetterdienstes in Braunschweig zur Verfügung gestellt.

Die Daten liegen als 15-Minuten-Mittelwerte vor. In den Abbildungen 3.3 – 3.6 sind die Lufttemperaturen und die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) als Tagesmittelwerte sowie als Tagesminima und -maxima dargestellt.

3.2 Ergebnisse

3.2.1 Quantenwirksamkeit der Photosynthese

Während der Feldexperimente HIBE 88 und 89 wurden umfangreiche Messungen zur Bestimmung der Quantenwirksamkeit der Photosynthese an den Kompartimenten Blättern, Halmen und Ähren durchgeführt. Aufgrund der dominierenden Bedeutung für die Photosynthese des gesamten Bestandes lag der Schwerpunkt auf den Messungen an Blättern.

Die Messungen wurden mit der unter 3.1.2 beschriebenen Anlage durchgeführt. Die Quantenwirksamkeit wurde nach Gleichung 3.3 bestimmt. Die unter 3.2.3 bestimmten Extinktionskoeffizienten sowie die unter 3.2.2 bestimmten Respirationskoeffizienten gingen dabei in die Berechnung ein.

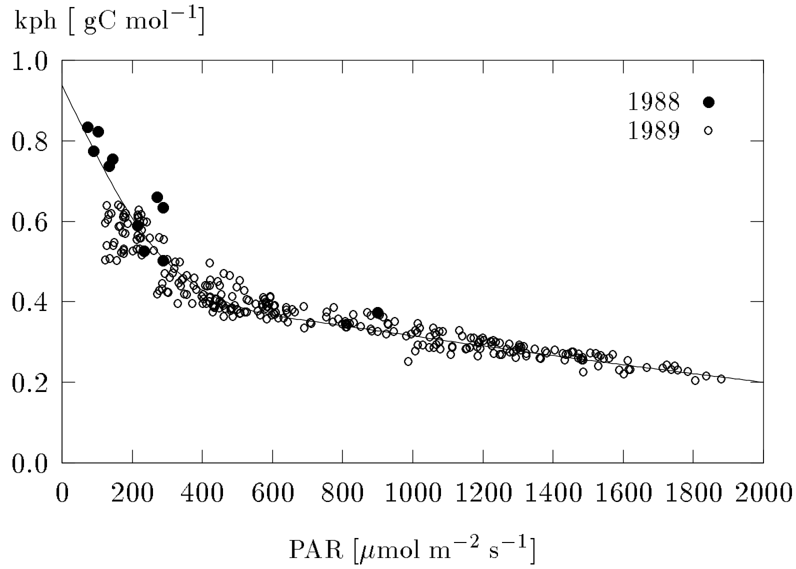

Abbildung 3.7: Abhängigkeit der Quantenwirksamkeit der Photosynthese *kph* von der photosynthetisch aktiven Strahlung *PAR* für Fahnenblätter des Winterweizens. Die Daten wurden während der Feldexperimente HIBE 88 und 89 erhoben. Bei den Meßwerten handelt es sich um 10–Minuten– (1988) bzw. 1–Minuten–Mittelwerte (1989). Die interpolierte Spline-Funktion ist im Anhang C beschrieben.

Aufgrund einer geänderten Meßanlage konnte während der Meßkampagne 1989 im Vergleich zu der Meßkampagne 1988 eine wesentlich umfangreichere Datenbasis erhoben werden.

In Abbildung 3.7 sind die Ergebnisse der Messungen für Fahnenblätter des Winterweizens dargestellt. Es zeigt sich eine enge Korrelation zwischen der eingestrahlten *PAR* und der Quantenwirksamkeit *kph*. Auffallend ist vor allem die Nichtlinearität des Zusammenhangs im Bereich unterhalb von 600 μmol m^{-2} s^{-1}, wohingegen

oberhalb dieses Bereiches ein annähernd linearer Zusammenhang zu beobachten ist. Mit Hilfe einer Spline-Interpolation nach REINSCH (1967) wurde ein stückweises Polynom an die Daten angepaßt (siehe Abb. 3.7). Der Funktionstyp und die ermittelten Spline-Parameter sind im Anhang C aufgeführt.
Die Korrelation zwischen Interpolation und Meßwerten (siehe Abb. 3.8) ist hochsignifikant ($R^2 = 0.99$).

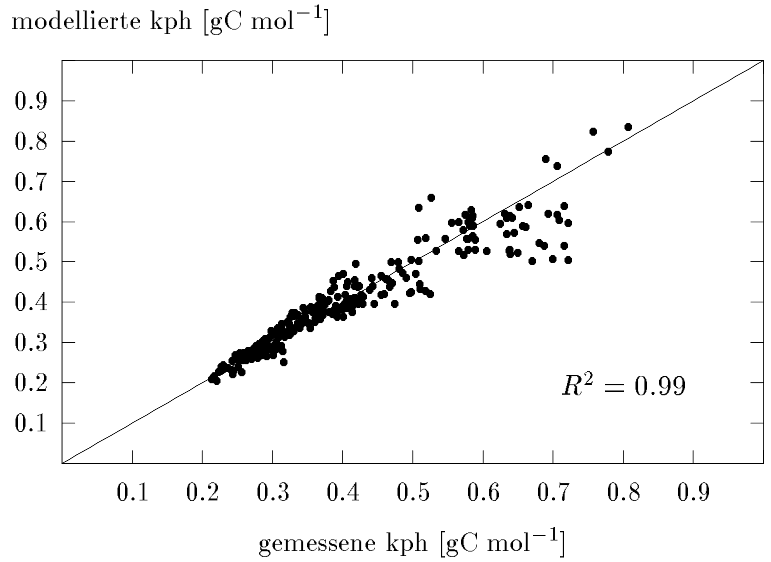

Abbildung 3.8: Vergleich zwischen interpolierten Werten und Meßwerten der Quantenwirksamkeit der Photosynthese *kph* von Fahnenblättern des Winterweizens. Die Meßdaten stammen aus den Feldexperimenten 1988 und 1989. Die interpolierten Werte wurden nach der berechneten Splinefunktion (siehe Anhang C) bestimmt.

In den Abbildungen 3.9 und 3.10 sind die gemessenen Quantenwirksamkeiten für Halme und Ähren dargestellt. Allgemein zeigt sich im Vergleich zu den Fahnenblättern eine ähnliche Abhängigkeit von der eingestrahlten PAR. Bei beiden Kompartimenten fällt jedoch eine stärkere Streuung zwischen den Einzelproben auf.
Während bei den Ähren die Meßwerte gut mit den entsprechenden Meßwerten bei Fahnenblättern übereinstimmen, liegen die Quantenwirksamkeiten der Halme deutlich über den vergleichbaren Fahnenblatt–Werten.

3.2.2 Respirationskoeffizienten

Die Respirationskoeffizienten der einzelnen Kompartimente wurden nach Gleichung 3.5 bestimmt. Dazu wurden Gaswechselmessungen mit der unter 3.1.2 beschriebenen Meßanlage durchgeführt. Die zunächst aufgestellte Arbeitshypothese einer Abhängigkeit des Respirationskoeffizienten von der Umgebungstemperatur wurde während der Feldexperimente in den Jahren 1988 und 1989 überprüft. Desweiteren wurden von SCHÜRMANN (1991) umfangreiche Messungen durchgeführt.
Die Messungen an Fahnenblättern im Jahre 1988 ergaben zunächst die erwartete exponentielle Abhängigkeit des Respirationskoeffizienten von der Umgebungstemperatur im untersuchten Temperaturbereich von 10°C bis 37°C (Abb. 3.11). Aus

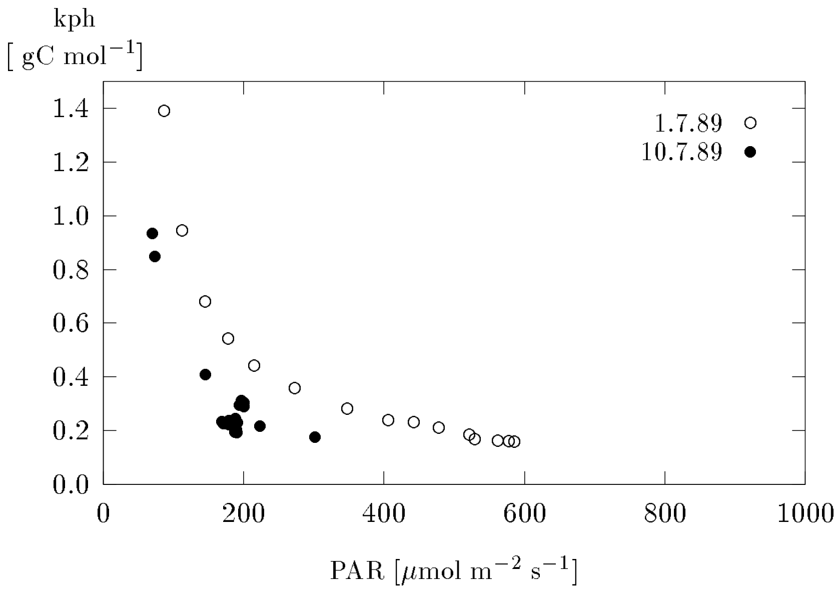

Abbildung 3.9: Abhängigkeit der Quantenwirksamkeit der Photosynthese *kph* von der photosynthetisch aktiven Strahlung *PAR* für Halme des Winterweizens. Die Daten wurden während des Feldexperimentes HIBE 89 erhoben. Bei den Meßwerten handelt es sich um 1–Minuten–Mittelwerte.

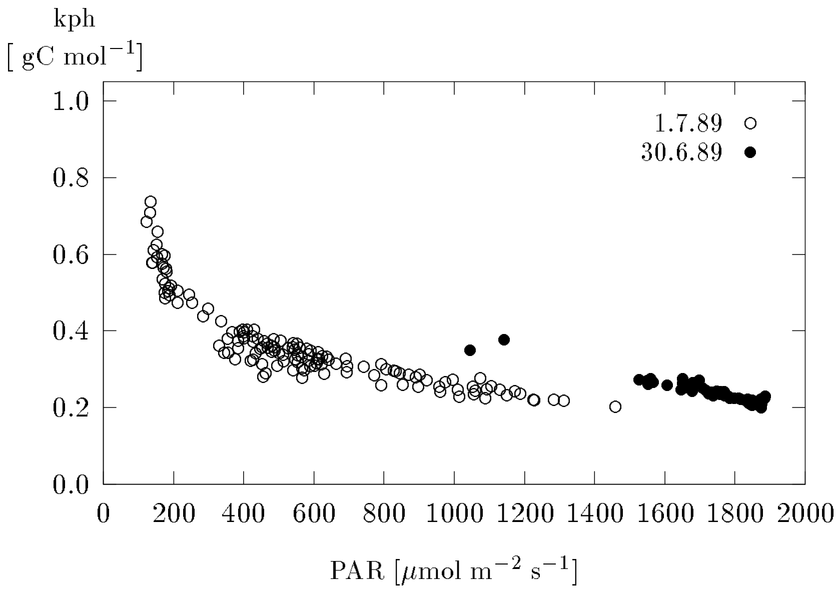

Abbildung 3.10: Abhängigkeit der Quantenwirksamkeit der Photosynthese *kph* von der photosynthetisch aktiven Strahlung *PAR* für Ähren des Winterweizens. Die Daten wurden während der Feldexperimentes HIBE 89 erhoben. Bei den Meßwerten handelt es sich um 1–Minuten–Mittelwerte.

den Daten läßt sich im Temperaturbereich zwischen 20 und 30°C ein Q_{10}–Wert von 2.2 ermitteln.

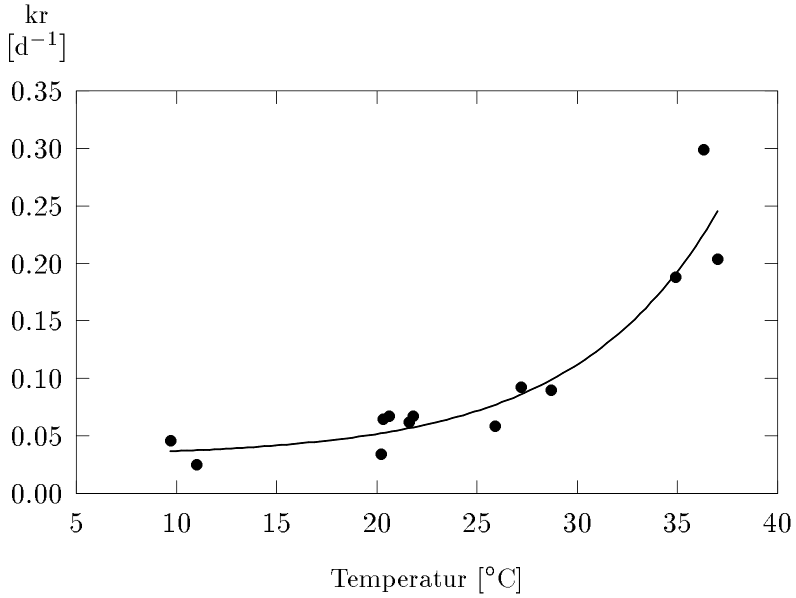

Abbildung 3.11: Abhängigkeit des Respirationskoeffizienten kr von der Umgebungstemperatur für Fahnenblätter des Winterweizens. Bei den Daten handelt es sich um 1–Minuten–Meßwerte aus dem Feldexperiment HIBE 88. Die angepaßte Exponentialfunktion hat die Form: $kr = 0.032 + 0.0012 \cdot \exp(0.14 \cdot Temperatur)$. Aus Berlekamp et al. (1991b).

Die Messungen mit intensiviertem Meßprogramm während der Experimente in den Jahren 1989 und 1990 ergaben jedoch differenziertere Ergebnisse.
Zwar zeigte sich bei den Experimenten mit Halmen (Abb. 3.12a), Ähren (Abb. 3.12b) und Wurzeln (Abb. 3.13) generell eine exponentielle Zunahme des Respirationskoeffizienten mit steigender Umgebungstemperatur, jedoch ließ sich eine deutlich höhere Streuung zwischen den Einzelmessungen beobachten. Besonders deutlich wurde dies bei den umfangreichen Messungen an Blättern (Abb. 3.14).
Die Arbeitshypothese eines alleinigen Einflusses der Umgebungstemperatur auf den Respirationskoeffizienten mußte so verworfen und nach weiteren Faktoren gesucht werden.
Ausgehend von der Hypothese weiterer Einflußgrößen auf den Respirationskoeffizienten wurden während der Vegetationsperiode 1990 im Rahmen einer Diplomarbeit (Schürmann, 1991) weiterführende Untersuchungen zur Regulation des Respirationsflusses bei Winterweizen durchgeführt. Besonderer Augenmerk galt dabei neben der Temperaturabhängigkeit dem Einfluß verschiedener Assimilatgehalte auf den Respirationskoeffizienten. Um einen möglichst weiten Meßbereich abzudecken wurden die Messungen während unterschiedlicher Phänophasen durchgeführt.
Die Ergebnisse zeigten, daß von den untersuchten Assimilaten (Glucose, Fructose, Saccharose und Stärke) im wesentlichen der Glucosegehalt den Respirationskoeffizienten beeinflußt (Berlekamp et al., 1991a). Dabei konnte bei gegebener Temperatur eine lineare Abhängkeit vom Glucosegehalt nachgewiesen werden.
In Abbildung 3.15 ist die zweidimensionale Abhängigkeit des Respirationskoeffi-

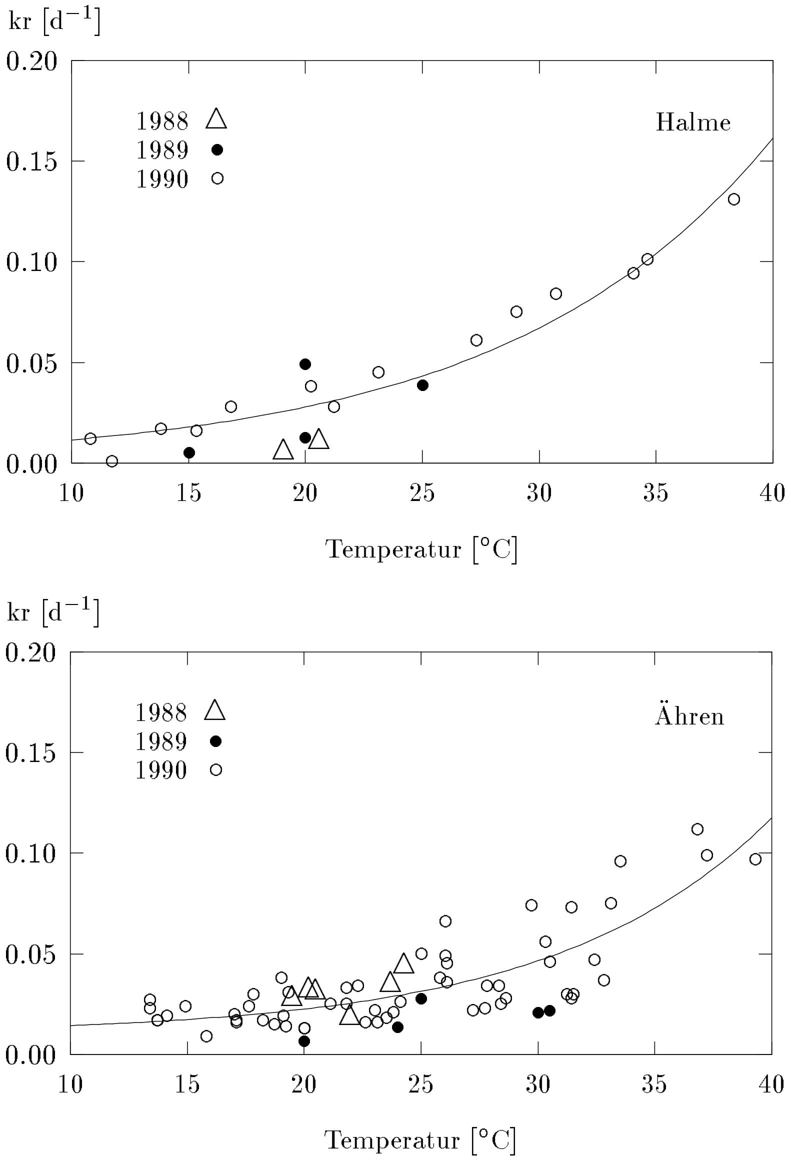

Abbildung 3.12: Abhängigkeit des Respirationskoeffizienten kr von der Umgebungstemperatur für Halme und Ähren des Winterweizens. Bei den Meßwerten handelt es sich um Mittelwerte von 10 (1988 und 1990) bzw. 1–Minuten–Meßwerten (1989). Die Daten wurden während der Feldexperimente HIBE 88 und 89 sowie von SCHÜRMANN (1991) im Jahr 1990 erhoben. Die dargestellte Funktion für Halme hat die Form $kr = 0.00482 \cdot \exp(0.0878 \cdot T)$, die Funktion für Ähren die Form $kr = 0.0103 + 0.0014 \cdot \exp(0.1085 \cdot T)$.

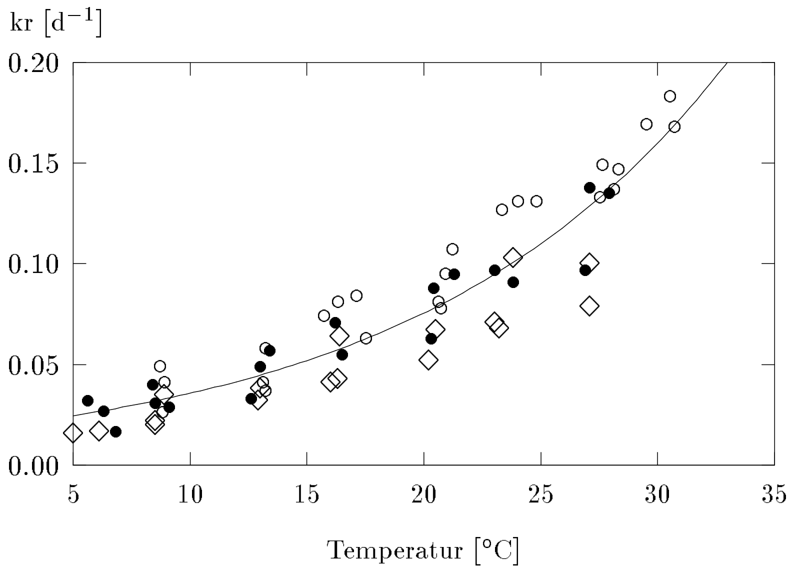

Abbildung 3.13: Abhängigkeit des Respirationskoeffizienten kr von der Umgebungstemperatur für Wurzeln des Winterweizens. Bei den Meßwerten handelt es sich um Mittelwerte von 10–Minuten–Meßwerten. Die Daten wurden von SCHÜRMANN (1991) im Jahr 1990 an Freilandpflanzen (○), Gewächshauspflanzen (●) und abgedunkelten Pflanzen (◇) erhoben. Die dargestellte Funktion hat die Form $kr = 0.01687 \cdot \exp(0.075 \cdot T)$.

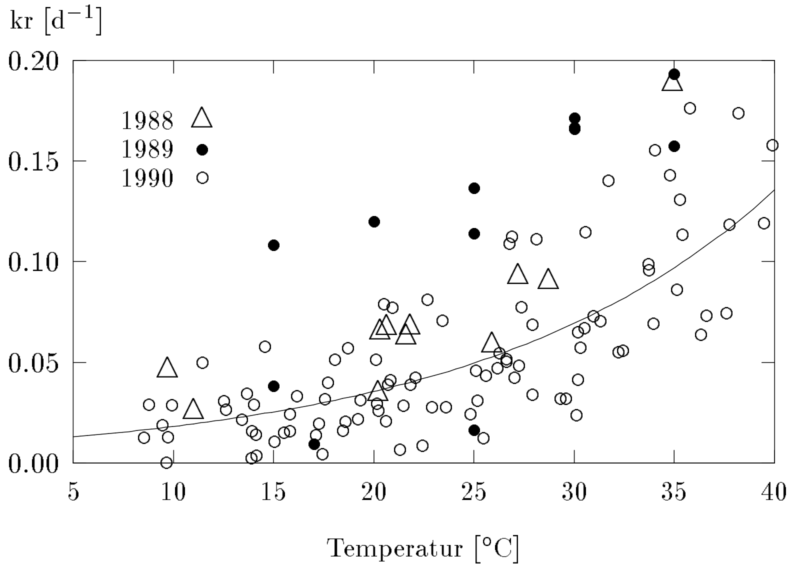

Abbildung 3.14: Abhängigkeit des Respirationskoeffizienten kr von der Umgebungstemperatur für Blätter des Winterweizens. Bei den Meßwerten handelt es sich um Mittelwerte von 10– (1988 und 1990) bzw. 1–Minuten–Meßwerten (1989). Die Daten wurden während der Feldexperimente HIBE 88 und 89 sowie von SCHÜRMANN (1991) im Jahr 1990 erhoben. Die dargestellte Funktion hat die Form $kr = 0.0093 \cdot \exp(0.0670 \cdot T)$.

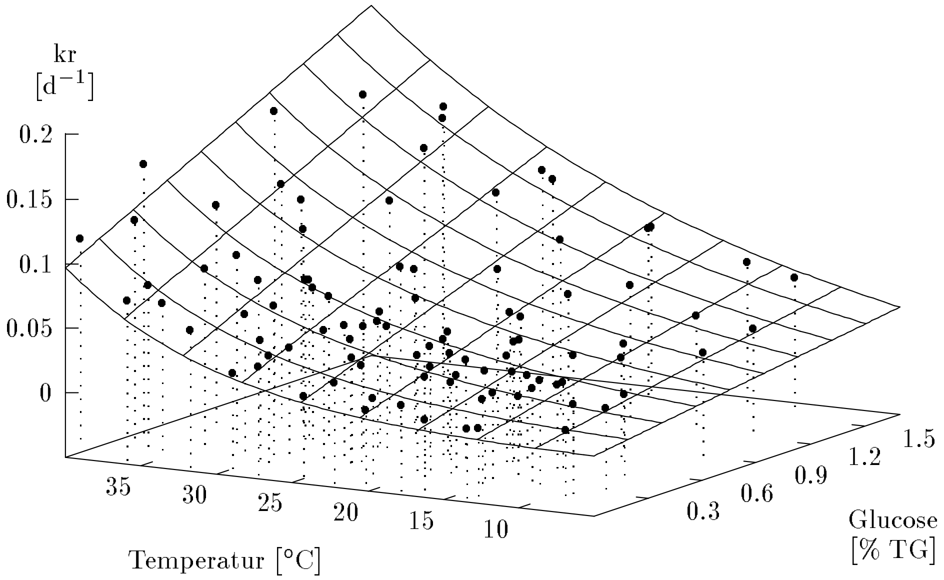

Abbildung 3.15: Abhängigkeit des Respirationskoeffizienten kr von der Umgebungstemperatur und dem Glucosegehalt für Fahnenblätter des Winterweizens. Bei den Meßwerten handelt es sich um ca. 5–10-minütige Mittelwerte. Die Daten wurden von Schürmann (1991) vom 21.3.90–7.7.90 erhoben. Die dargestellte dreidimensionale Funktion wurde mit einer nichtlinearen Regression an die Meßwerte angepaßt und entspricht Gleichung 3.14.

zienten von der Umgebungstemperatur T sowie dem Glucosegehalt Glc bei Fahnenblättern dargestellt. Die Meßwerte basieren auf Gaswechselmessungen und wurden analog zu den oben genannten Respirationskoeffizienten nach Gleichung 3.5 bestimmt. Die Methodik der Glucosebestimmung ist bei Schürmann (1991) und Berlekamp (1991) beschrieben.
Mit Hilfe nichtlinearer Regression wurde eine Funktion, die sowohl die exponentielle Abhängigkeit des Respirationskoeffizienten von der Umgebungstemperatur als auch die lineare Abhängigkeit vom Glucosegehalt widerspiegelt, an die Daten angepaßt. Die Funktion hat die Form:

$$kr(T, Glc) = \frac{f_2(T) - f_1(T)}{g_1 - g_2} \cdot Glc + f_2(T) - g_2 \cdot \frac{f_2(T) - f_1(T)}{g_1 - g_2} \qquad (3.14)$$

mit

$$\begin{aligned} f_1(T) &= a_0 + a_1 \cdot \exp(a_2 \cdot T) \\ f_2(T) &= b_0 + b_1 \cdot \exp(b_2 \cdot T) \end{aligned}$$

Die Parameter wurden mit der Prozedur NLIN des Programmpaketes SAS (1987) wie folgt bestimmt:

$$
\begin{array}{lll}
a_0 = -0.0039 & b_0 = -0.0488 & g_1 = 2.121 \\
a_1 = 0.0024 & b_1 = 0.0762 & g_2 = 0.161 \\
a_2 = 0.0961 & b_2 = 0.0343 &
\end{array}
$$

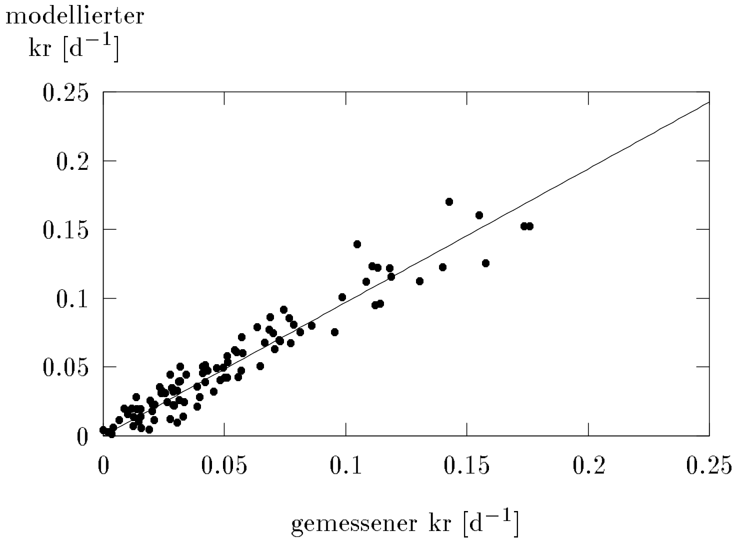

Abbildung 3.16: Vergleich der modellierten mit den gemessenen Respirationskoeffizienten von Fahnenblättern des Winterweizens. Die modellierten Werte wurden mit der in Abb. 3.15 dargestellten Funktion (Gl. 3.14) des Respirationskoeffizienten in Abhängigkeit von Glucosegehalt und Umgebungstemperatur bestimmt. Die dargestellte Regressionsgerade hat die Form $kr_{mod} = 0.97 \cdot kr_{mes}$. Der Korrelationskoeffizient r beträgt 0.99.

In Abbildung 3.16 ist der Vergleich von Funktionswerten mit den tatsächlichen Meßwerten dargestellt. Die Korrelation zwischen Funktionswerten und Meßwerten ist dabei hochsignifikant ($r = 0.99$).
Zur Überprüfung der Gültigkeit der Funktion nach Gleichung 3.14 für andere Kompartimente wurden Daten für Ähren herangezogen, die SCHÜRMANN (1991) erhoben hat. Aus den jeweils für Ähren gemessenen Temperaturen und Glucosegehalten wurde nach der für Fahnenblätter parametrisierten Funktion (Gleichung 3.14) der modellierte Respirationskoeffizient für Ähren berechnet. Der Vergleich dieser Modellwerte mit den tatsächlichen Meßwerten ist in Abbildung 3.17 dargestellt. Die Korrelation zwischen modellierten und gemessenen Werten ist zwar hochsignifikant ($r = 0.97$), jedoch weist die dargestellte Regressionsgerade eine Steigung von 1.4 auf, was bedeutet, daß der modellierte Wert jeweils ca. 40 % über den gemessenen Werten liegt. Eine Validierung für Halme konnte aufgrund einer unzureichenden Datenbasis nicht erfolgen.

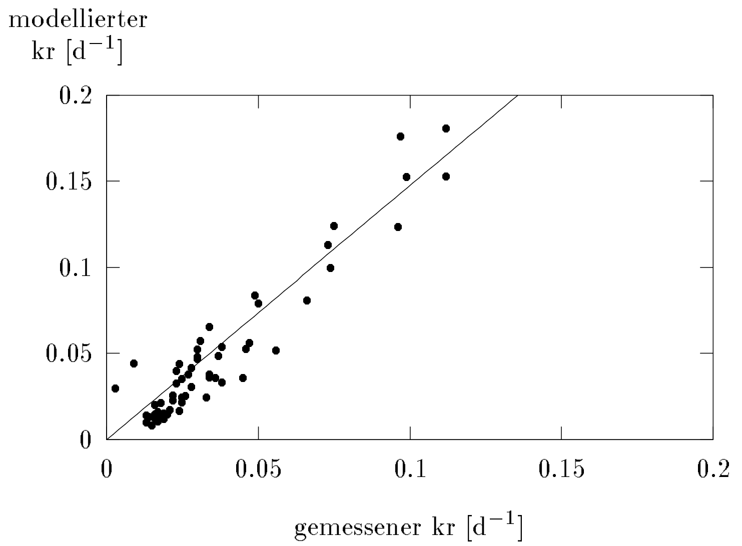

Abbildung 3.17: Vergleich der modellierten mit den gemessenen Respirationskoeffizienten für Ähren des Winterweizens. Die modellierten Werte wurden mit der in Abb. 3.15 dargestellten, für Fahnenblätter parametrisierten Funktion (Gleichung 3.14) berechnet. Die dargestellte Regressionsgerade hat die Form $kr_{mod} = 1.4 \cdot kr_{mes}$. Der Korrelationskoeffizient r beträgt 0.97.

3.2.3 Extinktionskoeffizienten

Die nach Gleichung 3.7 bestimmten Extinktionskoeffizienten sind in Tab. 3.1 dargestellt. Die ermittelten Werte für Fahnenblätter in den Jahren 1988 und 1989 stimmen gut überein. Die gemessenen Extinktionskoeffizienten für Halme erreichen nur ca. 60% der Werte für Fahnenblätter, bei Ähren sind es nur ca. 15 % der Blattwerte.

Tabelle 3.1: Extinktionskoeffizienten der Kompartimente Fahnenblatt (FB), Halm (HA) und Ähre (AE). Die Daten wurden während der Feldexperimente HIBE 88 und 89 bestimmt. In der untersten Zeile sind jeweils die Mittelwerte und Standardabweichungen angegeben. Alle Angaben in m^2 g^{-1}.

FB 1988	FB 1989	HA 1989	AE 1989
0.0472	0.0527	0.0255	0.0101
0.0457	0.0446	0.0311	0.0108
0.0511	0.0545	0.0295	0.0092
0.0477	0.0517		0.0059
0.0442	0.0520		0.0053
0.0472±0.0026	0.0511±0.0038	0.0287±0.0029	0.0827±0.0025

Zur Überprüfung des gewählten Absorptionsansatzes wurden Messungen der photosynthetisch aktiven Strahlung im Bestand mit modellierten Absorptionen verglichen. Die unter 3.3 beschriebenen Ergebnisse der schichtenspezifischen Phytomassenbestimmungen gingen dabei als Eingangsparameter in die Absorptionsterme (Gleichung 2.15–2.17) ein. Die Ergebnisse sind in Abbildung 3.18 dargestellt.

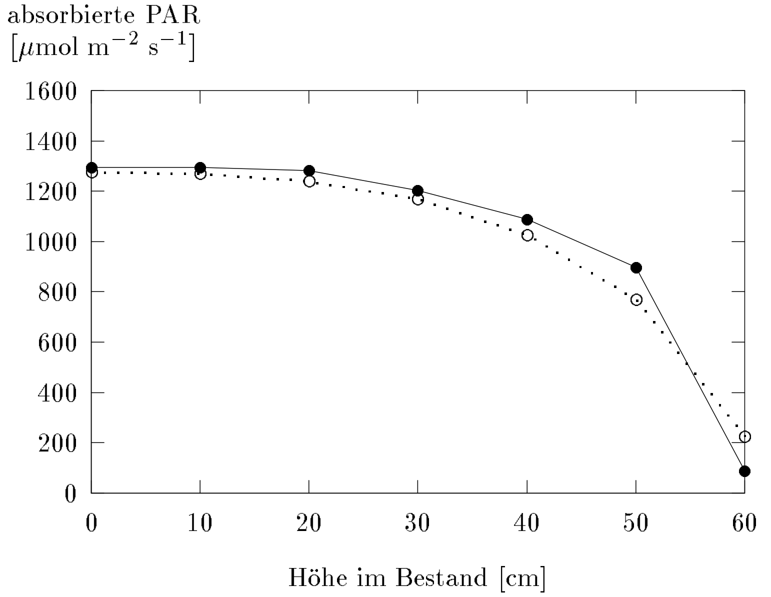

Abbildung 3.18: Vergleich der modellierten Absorption photosynthetisch aktiver Strahlung (●) mit Meßwerten (○), die im Rahmen des Feldexperimentes HIBE 88 am 27.5.88 erhoben wurden. Den Modellwerten liegt der unter 3.1.1 angegebene Ansatz zugrunde.

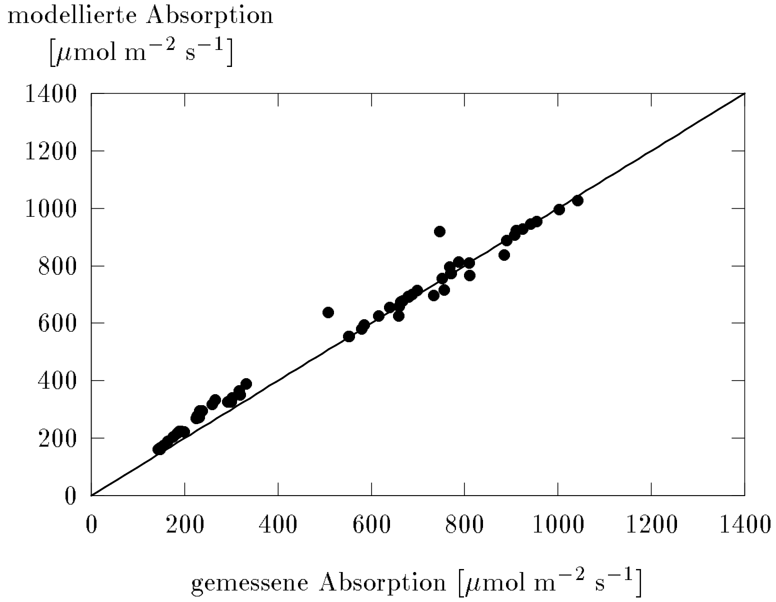

Abbildung 3.19: Vergleich der modellierten Absorption photosynthetisch aktiver Strahlung mit Meßwerten, die im Rahmen des Feldexperimentes HIBE 89 am 20.7.89 erhoben wurden. Den Modellwerten liegt der unter 3.1.1 angegebene Ansatz zugrunde.

Es wird deutlich, daß die modellierte Absorption allgemein gut mit den Meßwerten übereinstimmt. Dieses Ergebnis konnte in Experimenten im Jahre 1989 bestätigt werden (Abbildung 3.19).

3.2.4 Allokationskoeffizienten

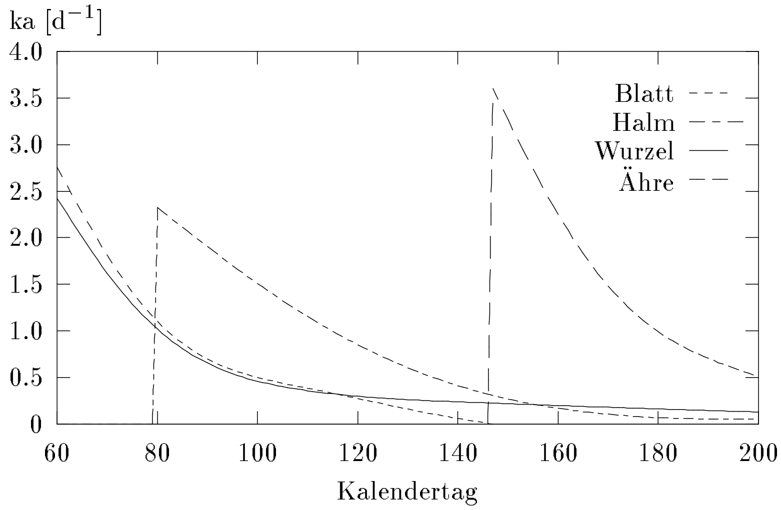

Abbildung 3.20: Allokationskoeffizienten der einzelnen Pflanzenkompartimente für die Vegetationsperiode 1988. Die Werte wurden nach Gleichung 3.11 aus den Phytomassenentwicklungen abgeleitet.

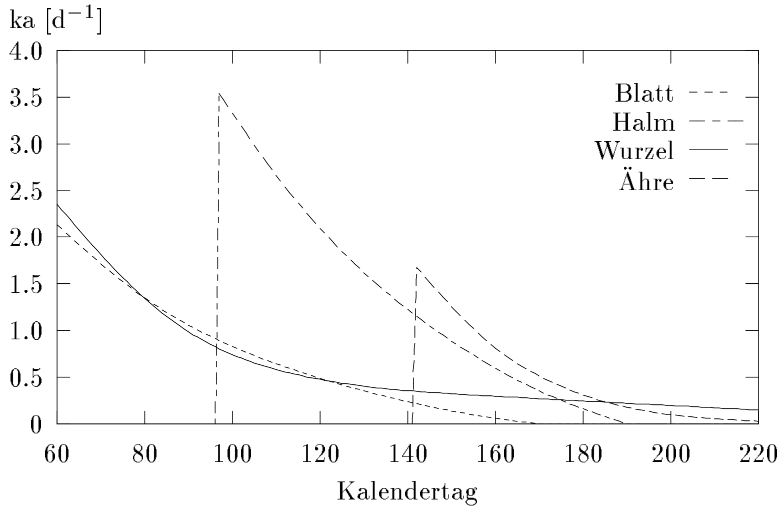

Abbildung 3.21: Allokationskoeffizienten der einzelnen Pflanzenkompartimente für die Vegetationsperiode 1989. Die Werte wurden nach Gleichung 3.11 aus den Phytomassenentwicklungen abgeleitet.

Aufgrund der unter 3.1.1 genannten Probleme bei der Bestimmung der Allokationskoeffizienten wurden diese nach Gleichung 3.11 indirekt aus den Phytomassenentwicklungen abgeschätzt. Hierzu wurden aus den in 3.3 gemessenen Phytomassen mit Hilfe einer Spline-Interpolation nach REINSCH (1967) tägliche Phytomassenwerte berechnet und diese in die oben genannte Gleichung eingesetzt. Die so berechneten Allokationskoeffizienten sind in den Abbildungen 3.20 und 3.21 dargestellt.

3.2.5 Translokationskoeffizienten

Wie in Kapitel 3.1.1 beschrieben, mußten für das vorliegende Modell Translokationskoeffizienten auf der Basis von Literaturdaten und Plausibilitätsuntersuchungen anhand eines einfachen Testmodelles abgeschätzt werden. Daten von WARDLAW (1974) aus ^{14}C-Untersuchungen an Weizen wurden auf die im Modell notwendigen Einheiten bezogen und ergaben für den Translokationskoeffizienten Werte zwischen 45 gC m^{-2} d^{-1} bei 5°C und 220 gC m^{-2} d^{-1} bei 25°C. Für das Modell wurde letztentlich ein konstanter Wert von 150 gC m^{-2} d^{-1} eingesetzt, der in Testmodelläufen hinreichend hohe Translokationsraten ergab und zu befriedigenden Modellergebnissen führte. Auf die Berücksichtigung einer Temperaturabhängigkeit wurde hier bewußt verzichtet, da keine eigenen Messungen hierzu vorgenommen werden konnten. Die Wahl eines konstanten Wertes wird in Kapitel 5.2 diskutiert.

3.2.6 Konversionskoeffizienten

Aufgrund der bereits in Kapitel 3.1.1 beschriebenen, im Rahmen dieser Arbeit fehlenden Möglichkeit zur experimentellen Bestimmung der Konversionskoeffizienten wurden diese aus den Ergebnissen von Modelläufen mit einem einfachen 1-Schichten-Modell abgeschätzt. Ein Wert des Koeffizienten kga von 10 $m^2 \cdot g^{-1} \cdot d^{-1}$ sowie ein Wert für kag von 0.1 d^{-1} führten zu Modellergebnissen, bei denen die berechneten Glucose- und Assimilatgehalte mit experimentellen Daten von BERLEKAMP (1991) übereinstimmten.

3.3 Phytomassenbestimmungen

Zur späteren Validierung des Modellsystems wurden während der Feldexperimente HIBE 88 und 89 Phytomassenbestimmungen an Winterweizen getrennt nach den einzelnen Pflanzenkompartimenten durchgeführt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 3.2 dargestellt.

Desweiteren wurden zur Validierung des Absorptionsansatzes (siehe 3.2.3) sowie zur Kalibrierung des Schichtenmodells schichtenspezifische Phytomassenbestimmungen durchgeführt. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 3.3 – 3.5 dargestellt.

Tabelle 3.2: Phytomassenbestimmung an Winterweizen während der Feldexperimente HIBE 88 und 89. Alle Massen sind in gC m^{-2} angegeben.

Datum	n	Wurzel	Sproß	Blatt	Ähre	Bestandes-abfall
23.04.88	7	25± 6	32± 6	55±10	0± 0	8± 4
14.05.88	10	38±12	119± 23	94±16	0± 0	23± 5
27.05.88	10	46± 8	260± 58	93±19	1± 1	39± 10
21.06.88	10	51± 6	269±116	76±17	134± 25	56± 11
15.07.88	10	63±16	337±113	49±16	456±152	94± 32
19.05.89	8	—	133± 67	114±30	0± 0	—
28.06.89	10	156±30	659±119	122±22	288± 64	83± 21
12.07.89	15	—	400± 94	113±37	380± 92	—
19.07.89	10	77±11	490±130	60±17	369±125	105± 32
02.08.89	14	—	344±121	97±34	371± 82	—

Tabelle 3.3: Schichtenspezifische Phytomassenbestimmung an Winterweizen am 28.5.1988. Alle Massen sind in gC m^{-2} angegeben.

Höhe [cm]	Sproß	Blatt	Ähre	Gesamt
0...10	51.6	1.7	0.0	53.3
10...20	40.6	10.3	0.0	50.9
20...30	33.2	13.2	0.0	47.4
30...40	39.0	14.9	2.8	56.7
40...50	9.6	14.2	30.8	54.6
50...60	2.4	15.5	3.0	20.9
60...70	0.0	4.2	0.0	4.2

Tabelle 3.4: Schichtenspezifische Phytomassenbestimmung an Winterweizen am 22.6.1988. Alle Massen sind in gC m^{-2} angegeben.

Höhe [cm]	Sproß	Blatt	Ähre	Gesamt
0...10	54.0	0.0	0.0	54.0
10...20	60.5	2.5	0.0	63.0
20...30	60.5	9.5	0.0	70.0
30...40	57.9	14.3	0.0	72.1
40...50	47.7	20.6	0.0	68.4
50...60	40.9	13.5	0.0	54.4
60...70	37.3	6.8	0.0	44.0
70...80	20.1	6.7	5.3	32.0
80...90	7.6	0.0	75.5	83.1
90...100	0.0	0.0	61.9	61.9
100...110	0.0	0.0	2.3	2.3

Tabelle 3.5: Schichtenspezifische Phytomassenbestimmung an Winterweizen am 2.7.1989. Alle Massen sind in gC m^{-2} angegeben.

Höhe [cm]	Sproß	Blatt	Ähre	Bestandesabfall	Gesamt
0...10	55.0	0.7	0.0	70.5	126.2
10...20	53.6	0.8	0.0	12.0	66.4
20...30	69.8	3.1	0.1	14.4	87.4
30...40	54.9	7.7	0.0	6.0	68.6
40...50	38.1	15.9	0.2	1.4	55.6
50...60	31.5	10.6	0.0	0.7	42.8
60...70	37.7	9.9	4.2	0.1	51.9
70...80	22.3	15.2	41.2	0.2	78.9
80...90	5.6	1.5	105.5	0.0	112.6
90...100	0.6	0.2	78.7	0.0	79.5
100...110	0.0	0.0	10.8	0.0	10.8

Kapitel 4

Modellergebnisse

4.1 Allgemeines

Im folgenden Kapitel sind die Ergebnisse der Modelläufe für die Vegetationsperioden 1988 und 1989 dargestellt. Alle hier dargestellten Modellergebnisse wurden mit dem im Anhang B beschriebenen Computerprogramm durchgeführt.
Die Modelläufe wurden mit einem identischen Satz von Modellkoeffizienten durchgeführt. Die Bestimmung der Koeffizienten aus Meßwerten oder Abschätzungen sind in Kapitel 3 beschrieben. Die im Modell eingesetzten Respirationskoeffizienten kr wurden dabei aus der Summe der Messungen der Jahre 1988 (Standort I: Hildesheimer Börde zwischen Oedelum und Soßmar), 1989 (Standort II: Hildesheimer Börde südwestlich Bierbergen) und 1990 (Standort III: Osnabrück) bestimmt. Eine Ausnahme stellt der kr für Blätter dar, der allein aus den Messungen im Jahr 1990 (Standort III) bestimmt wurde. Die Quantenwirksamkeit der Photosynthese kph wurde aus den Messungen der Jahre 1988 (Standort I) und 1989 (Standort II) berechnet. Die Extinktionskoeffizienten wurden für Fahnenblätter 1988 (Standort I) und 1989 (Standort II), ansonsten 1989 (Standort II) bestimmt.
Als treibende Kräfte dienten Daten der Lufttemperatur und der photosynthetisch aktiven Strahlung für die Vegetationsperioden 1988 und 1989 in der Hildesheimer Börde (siehe 3.1.4). Die zeitliche Auflösung der Daten betrug 15 Minuten. Die Anfangswerte der einzelnen Pflanzenpools sind der Initialisierungsdatei des im Anhang B beschriebenen Programms zu entnehmen.
Zur Validierung des Gesamtmodellverhaltens werden unter 4.2.1 und 4.3.1 die vom Modell berechneten Phytomassenentwicklungen mit unabhängigen Phytomassenbestimmungen verglichen. Die Phytomassenbestimmungen (siehe Kap. 3.3) wurden für die Vegetationsperiode 1988 in der Nähe des Standortes I und für 1989 in der Nähe des Standortes II durchgeführt.
Aus dem Vergleich der vom Modell wiedergegebenen Bestandesstruktur (siehe 4.2.2, 4.3.2) mit schichtenspezifischen Phytomassenbestimmungen (siehe 3.3) wird eine qualitative Gütebeurteilung des schichtenaufgelösten Modellansatzes möglich.
Unter 4.2.3 und 4.3.3 wird zur Verdeutlichung der vom Modell berechneten Assimilatdynamiken der modellierte, prozentuale Gehalt an Assimilaten an der Gesamtphytomasse des Pflanzenbestandes dargestellt.
Unter 4.2.4 und 4.3.4 sind die Tagesbilanzen der einzelnen Kohlenstoff–Flüsse auf-

geführt. Sie gestatten detaillierte Einblicke in die Kohlenstoffdynamik des modellierten Pflanzenbestandes.

4.2 Modelljahr 1988

4.2.1 Phytomassenentwicklung

Die Abbildung 4.1 zeigt die modellierte Phytomassenentwicklung der einzelnen Pflanzenkompartimente für das Jahr 1988. Die Modellergebnisse stimmen allgemein gut mit den unabhängigen Messungen der Phytomasse überein.

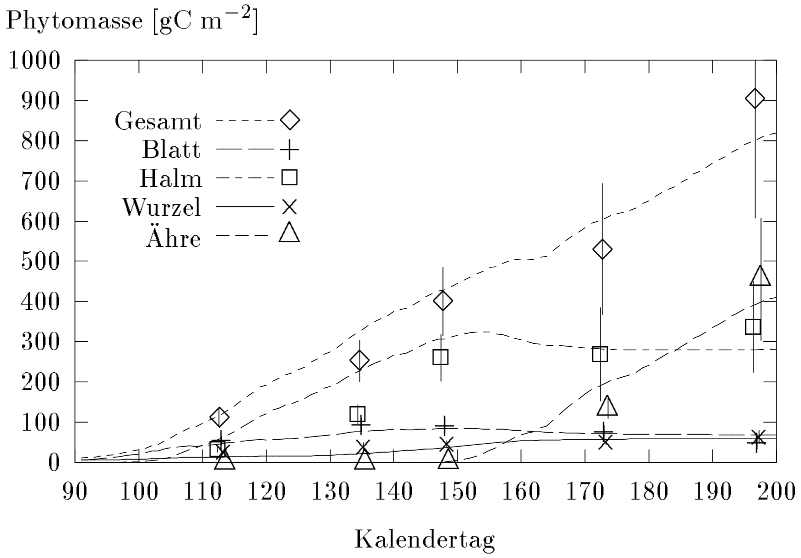

Abbildung 4.1: Modellierte Phytomassenentwicklung der Vegetationsperiode 1988. Die Symbole und die Fehlerbalken stellen die unabhängigen Messungen der Phytomassen und deren Standardabweichungen (siehe 3.3) dar. Der Simulationszeitraum erstreckt sich vom 31.3. bis zum 18.7.1988.

Zu Ende des Simulationszeitraumes (18.7.88 = 200. Kalendertag) wird vom Modell mit 820 gC m^{-2} nahezu die tatsächlich gemessene Phytomasse von 905 gC m^{-2} erreicht. Aufgrund der hohen Streuung bei den Phytomassenbestimmungen liegen die Modellergebnisse jedoch meist im Bereich der Standardabweichungen.
Die modellierte Gesamtphytomasse liegt allgemein über den gemessenen mittleren Phytomassen, mit Ausnahme des letzten Beprobungstermins (197. Kalendertag). Hier liegt die modellierte Gesamtphytomasse unterhalb der mittleren gemessenen Phytomasse. Die Ursache hierfür ist die vom Modell leicht unterschätzte Phytomasse der Ähren und der Halme gegen Ende des Modellierungszeitraumes.
Eine Ausnahme der allgemein guten Übereinstimmung zwischen dem Modell und den Phytomassenbestimmungen bildet die Halmphytomasse am 135. Kalendertag. Hier liegt die vom Modell errechnete Phytomasse der Halme mit 230 gC m^{-2} deutlich über dem tatsächlich gemessenen Wert von 120 gC m^{-2}.

Auffällig ist das Maximum der Halmphytomasse zwischen dem 150. und dem 160. Kalendertag. Die Abnahme der Halmphytomasse nach dem 155. Kalendertag ist dabei offensichtlich auch für eine kurze Stagnation der Gesamtphytomasseentwicklung nach dem 160. Kalendertag verantwortlich.

4.2.2 Bestandesstruktur

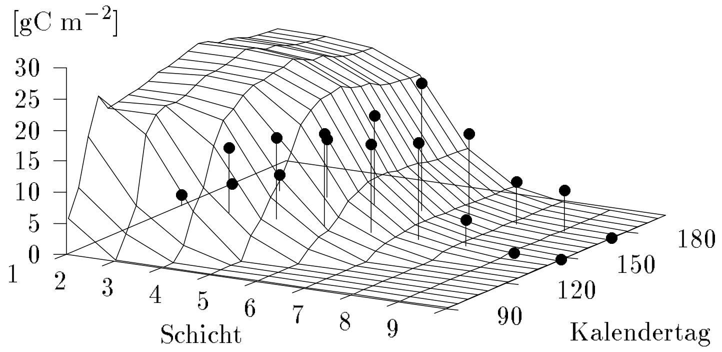

Abbildung 4.2: Modellierte Phytomassenverteilung der Blätter innerhalb der im Modell berücksichtigten Schichten für die Vegetationsperiode 1988. Die Symbole entsprechen unabhängigen Meßwerten der Phytomassenverteilung (Tab. 3.3 u. 3.4).

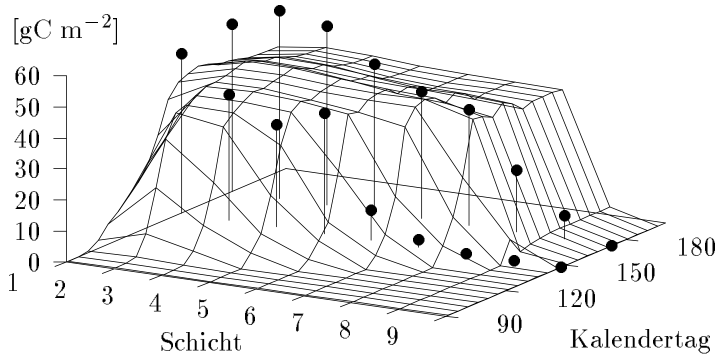

Abbildung 4.3: Modellierte Phytomassenverteilung der Halme innerhalb der im Modell berücksichtigten Schichten für die Vegetationsperiode 1988. Die Symbole entsprechen unabhängigen Meßwerten der Phytomassenverteilung (Tab. 3.3 u. 3.4).

Die schichtenaufgelöst modellierte Phytomassenverteilung für Blätter und Halme (Abb. 4.2 und 4.3) zeigt für beide Kompartimente ein ähnliches Verhalten. Jede Schicht entwickelt sich innerhalb des Modellierungszeitraumes annähernd entsprechend einer Sättigungsfunktion. Ausgehend von der untersten Schicht setzt die Phytomassenentwicklung in der nächst höheren Schicht dabei mit einer gewissen Zeitverzögerung ein, was das langsame Füllen der einzelnen Schichten widerspiegelt. Werden bei den Halmen 7 Schichten vollständig gefüllt, so sind dies bei den Blättern nur 4 Schichten.

4.2.3 Assimilatdynamik

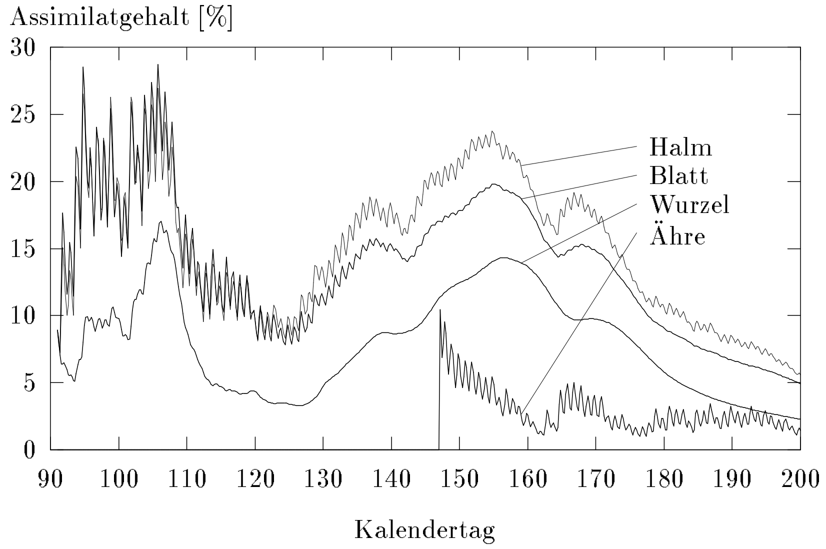

Abbildung 4.4: Modellierte Dynamik des prozentualen Anteils von Kohlenstoff in Form von wasserlöslichen Assimilaten (Assimilatgehalt) am Gesamtkohlenstoffpool der einzelnen Pflanzenkompartimente für das Modelljahr 1988. Bei den Kompartimenten Blatt und Halm handelt es um gemittelte Werte über alle Schichten.

In Abbildung 4.4 ist der modellierte prozentuale Anteil von Kohlenstoff in Form von Assimilaten am Gesamtkohlenstoffpool (prozentualer Assimilatgehalt = Assimilatpool As / Phytomasse $B * 100$) innerhalb der einzelnen Pflanzenkompartimente dargestellt. Für alle Kompartimente sind dabei deutliche jahreszeitliche Schwankungen sowie, mit Ausnahme der Wurzeln, eine signifikante tageszeitliche Rhythmik festzustellen. Generell zeigen sich bei Halmen die höchsten Assimilatgehalte gefolgt von den Werten bei Blättern, Wurzeln und Ähren, die die geringsten Gehalte aufweisen. Bei Halmen und Blättern werden zu Beginn des Modellierungszeitraums (zwischen dem 95. und dem 110. Kalendertag) mit Assimilatgehalten von über 25 % die jeweils höchsten zu beobachtenden Werte erreicht. Ein lokales Minimum für die Kompartimente Blatt, Halm und Wurzel ist zwischen dem 120. und dem 130. Kalendertag festzustellen. Danach wird ein weiteres (lokales) Maximum zwischen dem 150. und dem 160. Kalendertag erreicht, bevor gegen Ende des Modellierungszeitraums die geringsten Werte zu beobachten sind. Bei den Gehalten in Ähren finden sich mit Einsetzen der Ährenentwicklung zunächst hohe Assimilatgehalte von bis zu 10 %, die mit Fortdauer der Vegetationsperiode auf Werte zwischen 1 und 5 % sinken.

Die tageszeitliche Rhythmik ist bei Halmen und Ähren besonders stark, bei Wurzeln nahezu gar nicht ausgeprägt. Besonders fällt auf, daß bei Halmen und Blättern innerhalb der ersten 30 Tage des Modellierungszeitraums extreme tageszeitliche Schwankungen mit einer Amplitude von bis zu 20 % auftreten. Diese reduzieren sich im weiteren Verlauf auf Amplituden von 1–2 % bei Halmen sowie 0–1 % bei Blättern. Die tageszeitliche Amplituden bei Ähren liegen zwischen 0–3 %.

4.2.4 Tagesbilanzen

In den Abbildungen 4.5–4.8 sind die modellierten Tagesbilanzen der im Modell abgebildeten Flüsse schichtenaufgelöst für Blätter und Halme dargestellt.
Bei Blättern werden dabei in den einzelnen Schichten maximale Photosynthese-, Respirations- und Allokationsraten schon kurz nach dem ersten Füllen der Schicht erreicht (Abb. 4.5). Nach Erreichen dieser Maxima nehmen Respiration, Photosynthese, Allokation und auch Konversion schnell ab.
Nennenswerte Allokation ist bei Blättern nur für einen kurzen Zeitraum zu beobachten. Dabei sinkt die Dauer der Allokation mit steigender Höhe im Bestand von ca. 120 Tagen in der untersten Schicht auf unter 30 Tage in der obersten Schicht.
Ein ähnliches Verhalten zeigt der Photosynthesefluß bei Blättern. 30 Tage nach Beginn des Modellierungszeitraums ist in der untersten Bestandesschicht nur noch ein unbedeutender Photosynthesefluß festzustellen. Dieses Charakteristikum wiederholt sich in den höheren Bestandesschichten, wobei sich die Dauer nennenswerter Photosyntheseaktivität in den oberen Bestandesschichten jedoch verlängert.
Die Nettobilanz der Konversion zwischen Glucose und Assimilaten zeigt bei Blättern eine, der Photosynthese ähnliche Dynamik. Nach Beginn der Füllung eines Kompartiments wird zunächst aufgrund der starken Photosyntheseaktivität die entstehende Glucose in Assimilate konvertiert (positive Werte in Abb. 4.6). Anschließend überwiegt der Fluß Assimilate→Glucose.
Die Translokation von Assimilaten zwischen Blättern und Halmen weist ähnliche Dynamiken auf (Abb. 4.6). Sind die Blätter zunächst Netto*quellen* für translozierte Assimilate (negative Werte), so werden sie nach Absinken der Photosyntheseaktivität zu Netto*senken*.
Die zeitliche Dynamik der Respiration bei Halmen zeigt im Vergleich zu den Blättern ein umgekehrtes Verhalten. Die täglichen Respirationsverluste steigen mit Fortdauer der Vegetationsperiode an und erreichen in den höheren Schichten erst gegen Ende der Bestandesentwicklung Maximalwerte. Die geringen, absoluten Respirationsverluste in der obersten Halmschicht sind durch deren geringe Phytomasse (vergleiche Abb. 4.3) zu erklären.
Der Photosynthesefluß bei Halmen steigt mit zunehmender Höhe im Bestand an. Vom zeitlichen Verlauf erreicht er innerhalb der einzelnen Schichten schnell ein Maximum und fällt gegen Ende des Modellierungszeitraums ab.
Die Allokationsraten bei Halmen zeigen ein den Blättern ähnliches Verhalten. Auch hier ist für jede Schicht nur ein kurzer Zeitraum mit stärkerer Allokation zu beobachten. Allerdings liegen die Maxima innerhalb der Einzelschichten, verglichen mit den Blättern, auf annähernd gleichem Niveau.

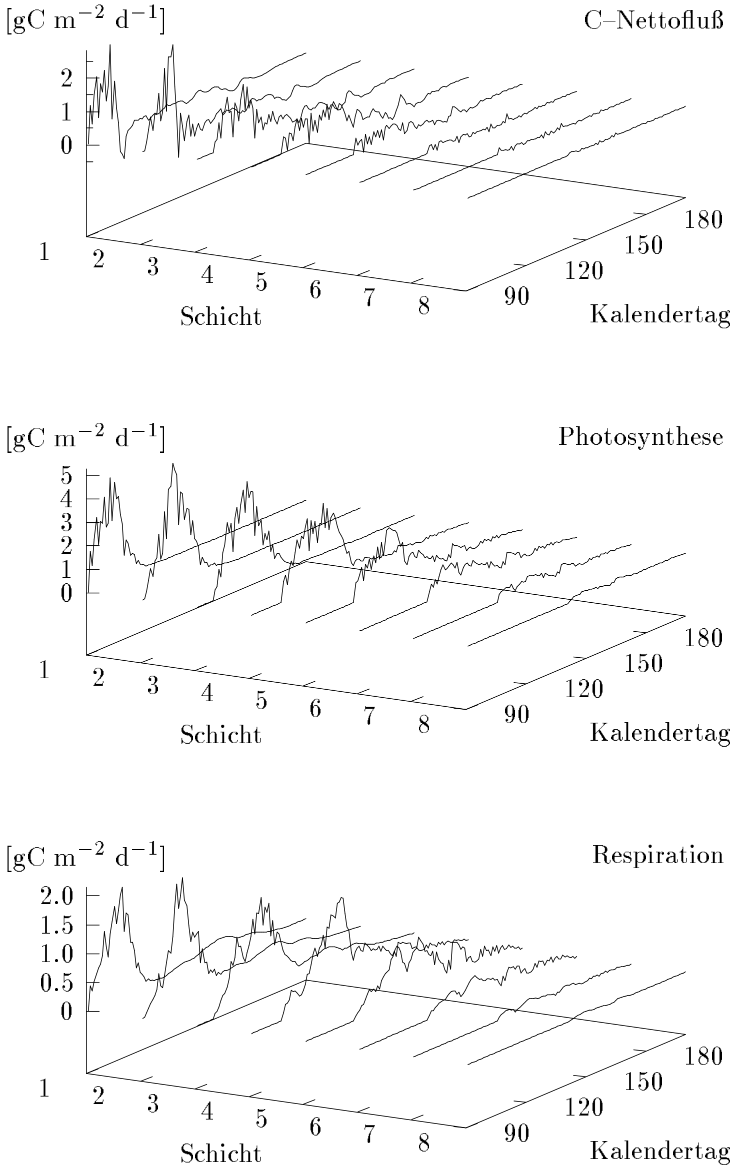

Abbildung 4.5: Schichtenaufgelöste Tagesbilanzen des C-Nettoflusses sowie der Flüsse Photosynthese und Respiration von Blättern im Modelljahr 1988.

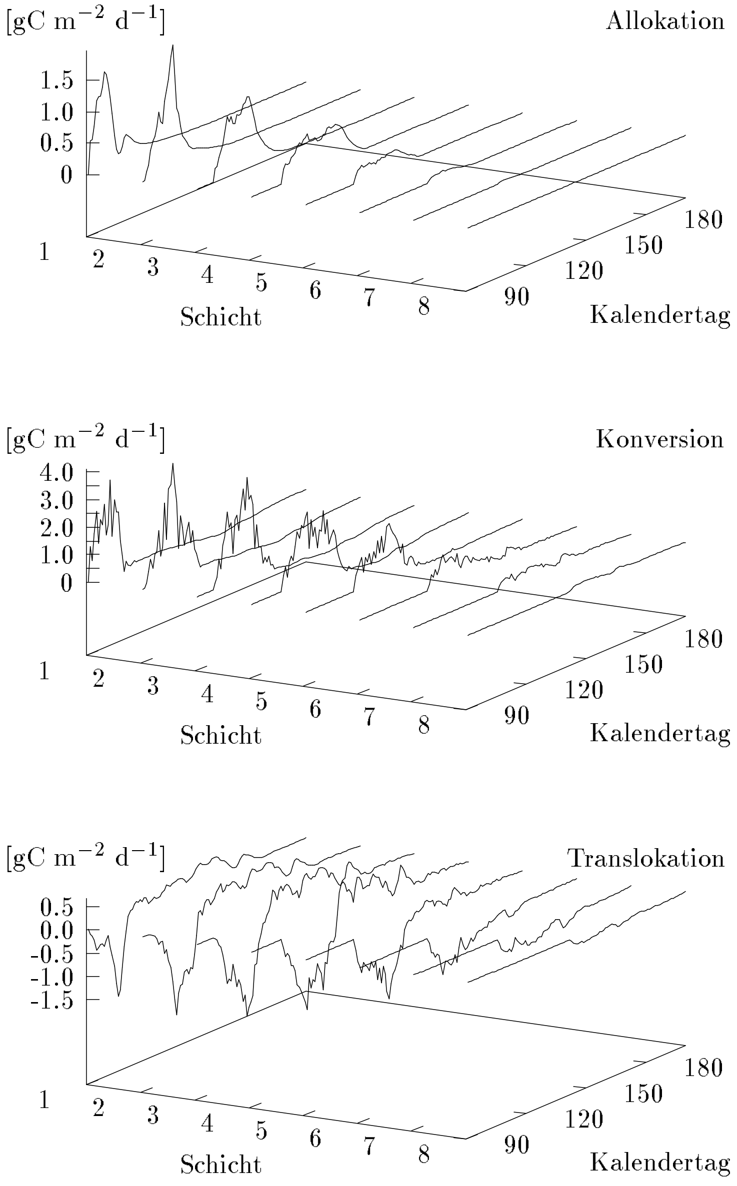

Abbildung 4.6: Schichtenaufgelöste Tagesbilanzen der Flüsse Allokation, Konversion Glc$\leftrightarrow$Assimilate und Translokation von Blättern im Modelljahr 1988.

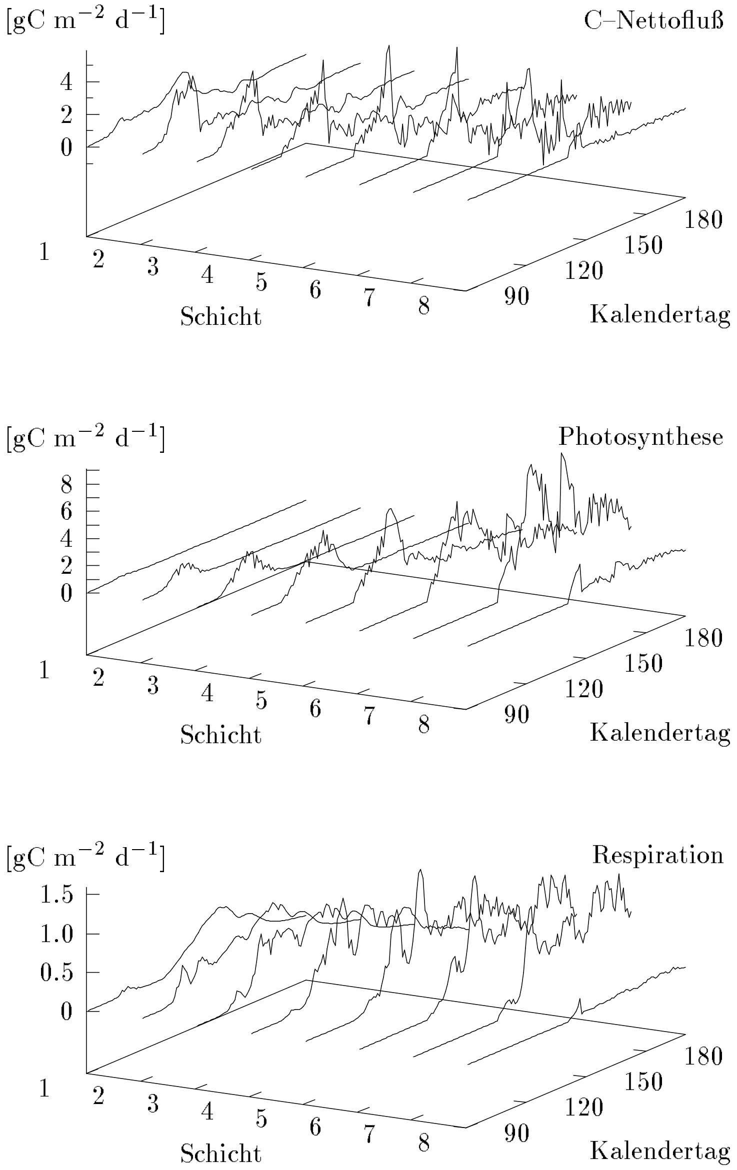

Abbildung 4.7: Schichtenaufgelöste Tagesbilanzen des C-Nettoflusses sowie der Flüsse Photosynthese und Respiration von Halmen im Modelljahr 1988.

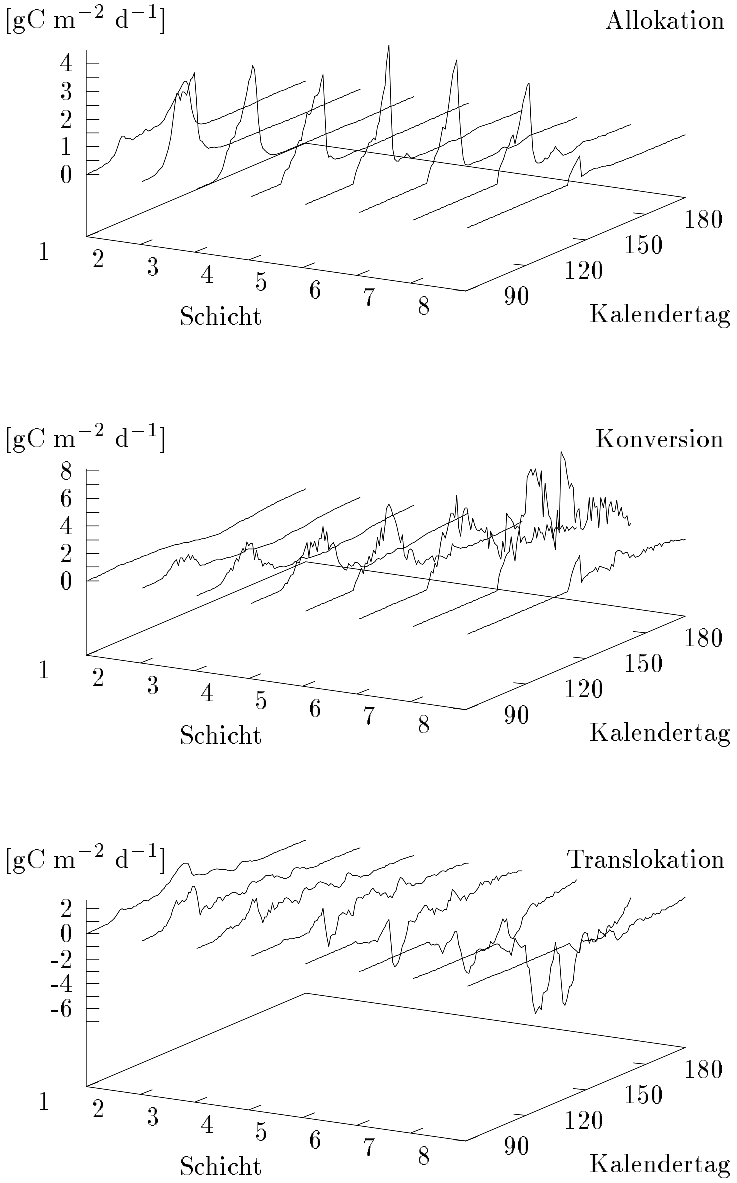

Abbildung 4.8: Schichtenaufgelöste Tagesbilanzen der Flüsse Allokation, Konversion Glc↔Assimilate und Translokation von Halmen im Modelljahr 1988.

Die Raten der Konversion von Glucose in Assimilate folgen im wesentlichen der zeitlichen Entwicklung des Photosyntheseflusses.
Der Verlauf der Translokationsraten zeigt an, daß die Halme in allen Schichten nur während der Zeit starker Photosyntheseaktivität C–Quellen für andere Kompartimente bilden. Eine Ausnahme bildet die unterste Halmschicht, die während des gesamten Modellierungszeitraums eine Senke für translozierte Assimilate darstellt.

4.3 Modelljahr 1989

4.3.1 Phytomassenentwicklung

Die Abbildung 4.9 stellt die modellierte Phytomssenentwicklung für das Modelljahr 1989 im Vergleich zu unabhängigen Phytomassenmessungen (siehe 3.1.3) dar.

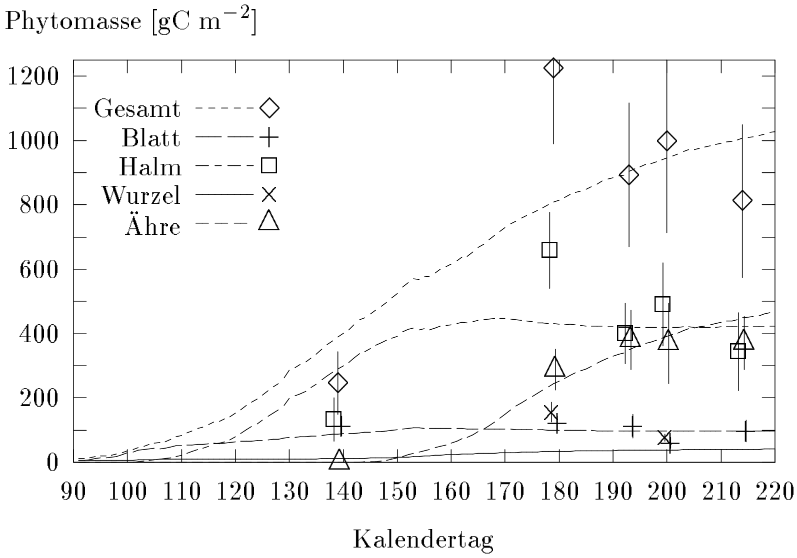

Abbildung 4.9: Modellierte Phytomassenentwicklung der Vegetationsperiode 1989. Die Symbole und die Fehlerbalken stellen die unabhängigen Messungen der Phytomasse und deren Standardabweichungen dar (siehe 3.1.3). Der Simulationszeitraum erstreckt sich vom 1.4. bis zum 8.8.1989.

An den unabhängigen Phytomassenbestimmungen fallen sowohl die starken Streuungen der einzelnen Meßwerte als auch die starken Abweichungen zwischen den Werten verschiedener Probenahmetermine auf. So liegt beispielsweise der Meßwert für Halme am 179. Kalendertag mit 659 gC m^{-2} um 259 gC m^{-2} über dem Meßwert vom 193. Kalendertag.
Allgemein ist eine befriedigende Übereinstimmung der modellierten Phytomassenentwicklung mit den unabhängigen Meßwerten festzustellen. Die modellierte Gesamtphytomasse liegt – mit Ausnahme der Messung am 179. Kalendertag – innerhalb oder zumindest in unmittelbarer Nähe der Streuungen der Meßwerte.
Die vom Modell wiedergebene Halmphytomasse liegt am 179. Kalendertag deutlich unterhalb des Meßwertes, am 139. Kalendertag leicht oberhalb des Meßwertes.

Letztere Überschätzung des Modells konnte auch im Modelljahr 1988 beobachtet werden.
Die modellierte Entwicklung der Ährenphytomasse stimmt sehr gut mit den tatsächlich im Feld gemessenen Werten überein. Zu den Zeitpunkten der Phytomassenbestimmungen liegt der modellierte Wert stets innerhalb der Standardabweichung der Meßwerte. Gleiches gilt für die modellierte Blattphytomasse.
Eine Beurteilung der modellierten Wurzelphytomasse kann kaum vorgenommen werden, da nur zwei Meßwerte zur Verfügung stehen. Allerdings unterschreitet das Modell am 179. Kalendertag den Meßwert erheblich.

4.3.2 Bestandesstruktur

Die modellierte, nach Schichten aufgelöste Phytomassenverteilung für Blätter und Halme zeigt für das Modelljahr 1989 (Abb. 4.10 und 4.11) ähnliche Ergebnisse wie für das Modelljahr 1988.

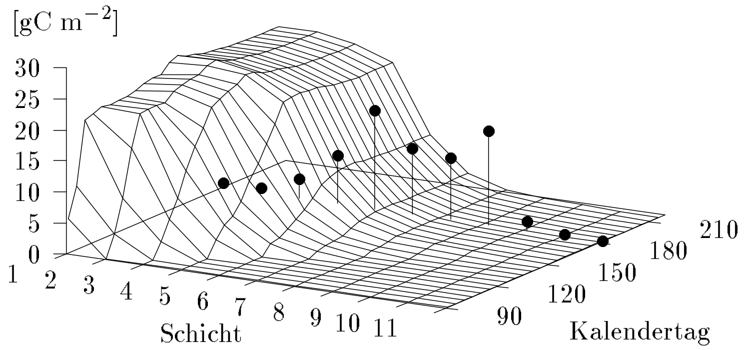

Abbildung 4.10: Modellierte Phytomassenverteilung der Blätter innerhalb der im Modell berücksichtigten Schichten für das Modelljahr 1989. Die Symbole stellen unabhängige Meßwerte der Phytomassenverteilung (Tab. 3.5) dar.

Zur Validation liegen nur Werte einer einzigen schichtenspezifischen Phytomassenbestimmung am 178. Kalendertag vor.
Bei den Blättern stimmen diese nur ungenügend mit den modellierten Werten überein. Dies gilt besonders für die Schichten 1 bis 4, wo im Feld keine, oder nur geringe Blattphytomassen gemessen wurden, vom Modell aber Phytomassen über 20 gC m^{-2} berechnet werden. In den Schichten 5 bis 8 werden dagegen im Vergleich zu den Meßwerten zu geringe Blattphytomassen erreicht.
Im Gegensatz zu den Blättern stimmt bei den Halmen die modellierte Phytomassenverteilung gut mit den Meßwerten überein. Allein in den unteren Schichten werden die Meßwerte vom Modell leicht unterschritten. Auffallend ist, wie schon bei der modellierten Bestandesstruktur für das Modelljahr 1988, die Entwicklung der 1. Schicht, deren Phytomasse vom 105. bis zum 150. Kalendertag die Phytomasse der 2. Schicht unterschreitet.

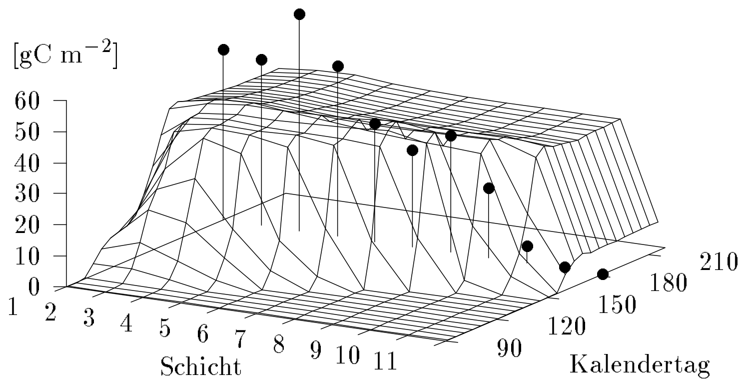

Abbildung 4.11: Modellierte Phytomassenverteilung der Halme innerhalb der im Modell berücksichtigten Schichten für das Modelljahr 1989. Die Symbole stellen unabhängige Meßwerte der Phytomassenverteilung (Tab. 3.5) dar.

4.3.3 Assimilatdynamik

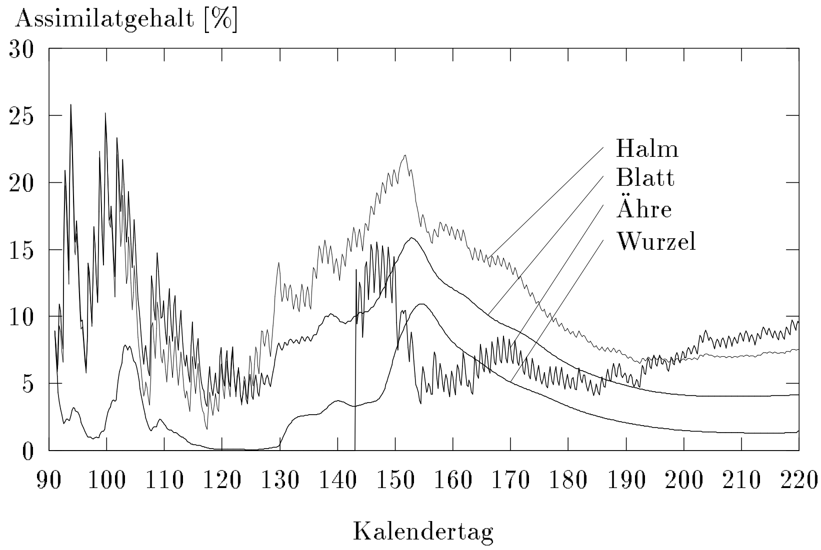

Abbildung 4.12: Modellierte Dynamik des prozentualen Anteils von Kohlenstoff in Form von wasserlöslichen Assimilaten (Assimilatgehalt) am Gesamtkohlenstoffpool der einzelnen Pflanzenkompartimente für das Modelljahr 1989. Bei den Kompartimenten Blatt und Halm handelt es um gemittelte Werte über alle Schichten.

Die Abbildung 4.12 stellt die modellierten, prozentualen Gehalte an Assimilaten innerhalb der einzelnen Pflanzenkompartimente dar. Generell zeigen sich deutlich jahreszeitliche Schwankungen des Assimilatgehaltes sowie, mit Ausnahme der Wurzeln, eine signifikante tageszeitliche Rhythmik.

Besonders starke Schwankungen des prozentualen Assimilatgehaltes in Blättern und Halmen sind zu Beginn des Modellierungszeitraums zu beobachten. Die tägliche Amplitude beträgt dabei bis zu 15 %.
Allgemein zeigen Halme und Ähren die stärksten tageszeitlichen Schwankungen, gefolgt von den Blättern und den Wurzeln, in denen nur zu Beginn des Modellierungszeitraumes Ansätze einer Tagesrhythmik beobachtet werden können.
Über den gesamten Modellierungszeitraum betrachtet finden sich in Halmen die höchsten prozentualen Assimilatgehalte, gefolgt von den Blättern, Ähren und Wurzeln. Gegen Ende des Modellierungszeitraumes übersteigen die Assimilatgehalte in Ähren die Gehalte in den anderen Kompartimenten.
Die jahreszeitliche Rhythmik führt zu Beginn des Modellierungszeitraumes und zwischen dem 150. und dem 160. Kalendertag zu Maxima der Assimilatgehalte bei Blättern, Halmen und Wurzeln, während für diese Kompartimente zwischen dem 110. und dem 130. Kalendertag minimale Werte erreicht werden. Gegen Ende des Modellierungszeitraums werden für diese Kompartimente wiederum niedrige Werte erreicht.
Der Assimilatgehalt in Ähren erreicht bereits 5 Tage nach Beginn der Ährenentwicklung mit bis zu 15 % ein Maximum und liegt dann bis Ende des Modellierungszeitraumes zwischen 5 und 10 %.

4.3.4 Tagesbilanzen

Die Abbildungen 4.13–4.16 zeigen, aufgelöst für die einzelnen Bestandesschichten, die modellierten Tagesbilanzen der im Modell abgebildeten Flüsse für Blätter und Halme.
Aus Abbildung 4.13 wird deutlich, daß bedeutende Photosyntheseraten bei Blättern nur in den unteren vier Schichten in der ersten Hälfte der Vegetationsperiode auftreten. Gleiches gilt für die Respirationsraten.
Aus Abbildung 4.14 unten geht hervor, daß Blätter im Verlauf der Vegetationsentwicklung zunächst in der Tagesbilanz negative Translokationsraten aufweisen, das heißt, als Quelle für Assimilate dienen. Der Zeitraum innerhalb der einzelnen Schichten deckt sich dabei mit dem Zeitraum hoher Photosyntheseraten. Nach dieser Phase folgt für alle Blattschichten eine Phase mit positiven Translokationsraten.
Der tägliche C-Nettofluß der Blätter (4.13 oben) liegt während des gesamten Modellierungszeitraumes überwiegend im positiven Bereich.
Die Dauer bedeutender Allokationsraten bei Blättern steigt mit zunehmender Höhe im Bestand von 20 Tagen in der untersten Schicht auf 50 Tage in der vierten Schicht an.
Der C-Nettofluß bei Halmen (Abb. 4.7 oben) zeigt mit Einsetzen der Füllung einer Schicht zunächst einen stark positiven Peak, der nach ca. 10–15 Tagen auf Werte von −1 bis +2 gC m^{-2} d^{-1} zurückfällt.
Auch der tägliche Photosynthesefluß zeigt bei Halmen ein ähnliches Verhalten mit hohen Raten kurz nach Einsetzen der Füllung einer Schicht und einem ebenso rapiden Absinken nach ca. 30 Tagen. Weisen die oberen Schichten dabei bis zum Ende des Modellierungszeitraums noch nennenswerte Photosyntheseraten auf, so gehen diese in den unteren Schichten auf Werte um null zurück.

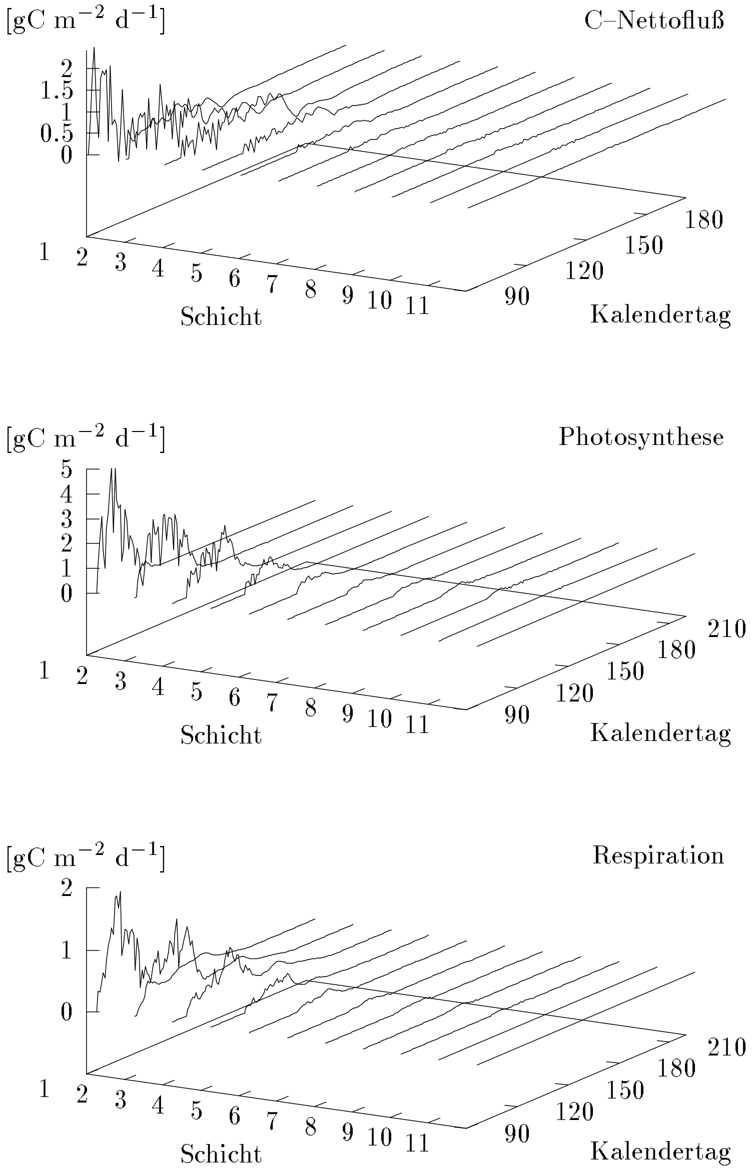

Abbildung 4.13: Schichtenaufgelöste Tagesbilanzen des C-Nettoflusses sowie der Flüsse Photosynthese und Respiration von Blättern im Modelljahr 1989.

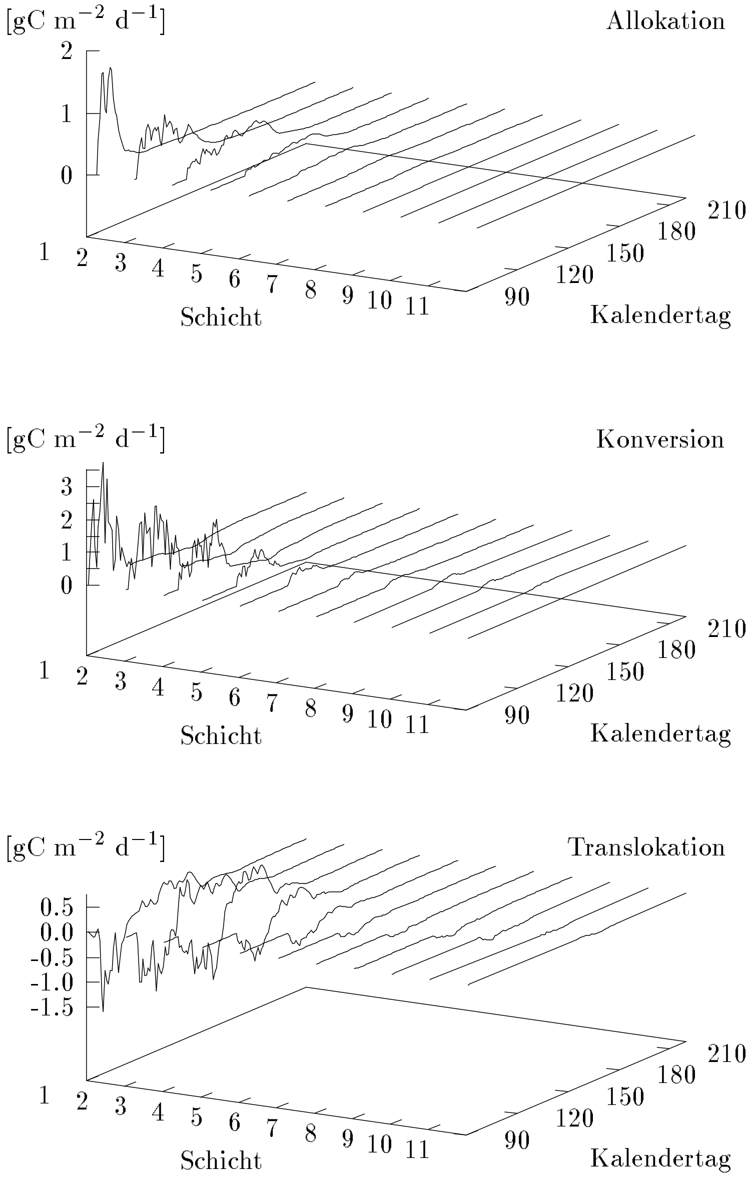

Abbildung 4.14: Schichtenaufgelöste Tagesbilanzen der Flüsse Allokation, Konversion Glc$\leftrightarrow$Assimilate und Translokation von Blättern im Modelljahr 1989.

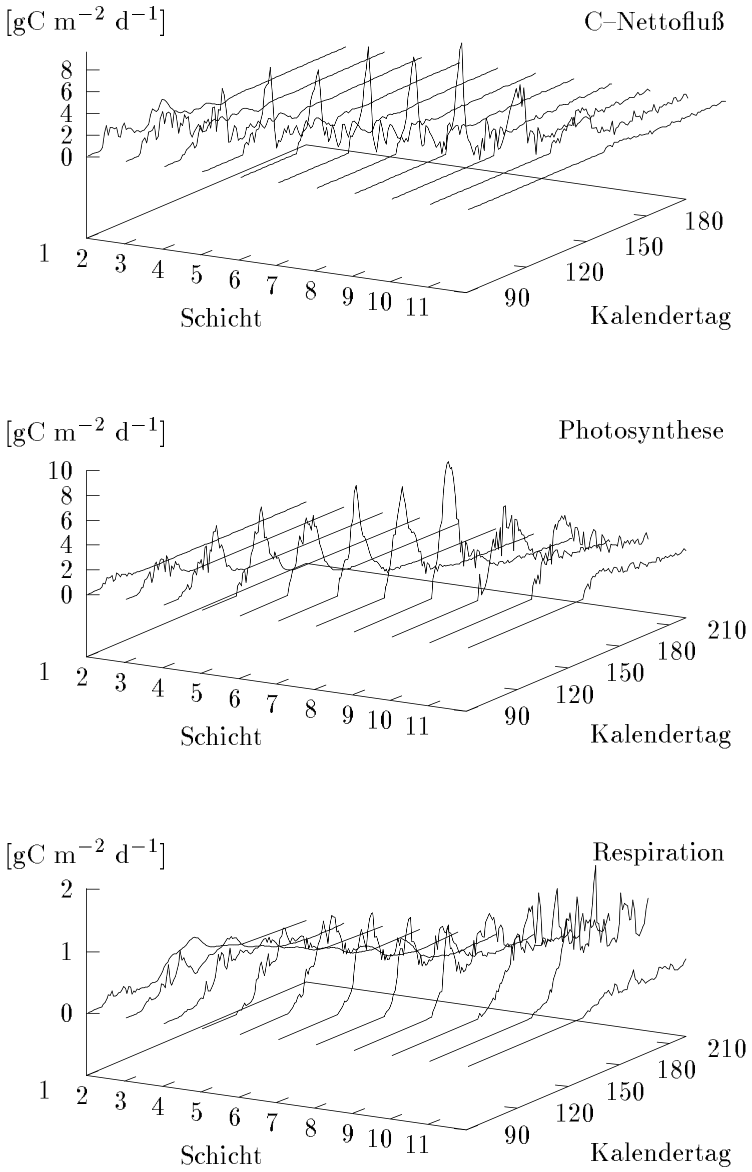

Abbildung 4.15: Schichtenaufgelöste Tagesbilanzen des C-Nettoflusses sowie der Flüsse Photosynthese und Respiration von Halmen im Modelljahr 1989.

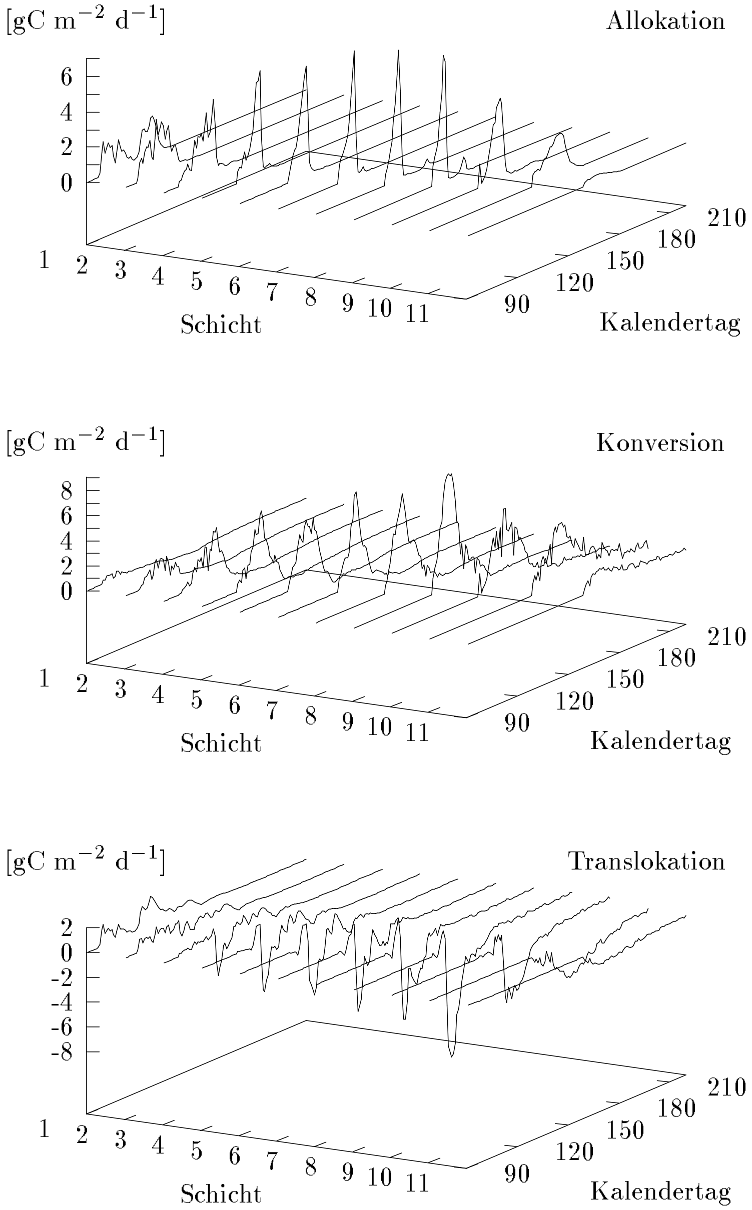

Abbildung 4.16: Schichtenaufgelöste Tagesbilanzen der Flüsse Allokation, Konversion Glc$\leftrightarrow$Assimilate und Translokation von Halmen im Modelljahr 1989.

Die hohen Photosyntheseraten werden begleitet von ebenfalls hohen Respirationsraten, die jedoch im Gegensatz zur Photosynthese nicht nach schon kurzer Zeit stark zurückgehen. Vielmehr finden sich in den obersten Schichten zu Ende des Modellierungszeitraumes die höchsten Respirationsverluste.
Die Allokation findet bei den Halmen innerhalb der Schichten in einem relativ eng begrenzten Zeitraum von ca. 10–15 Tagen statt (Abb. 4.16 oben). Nach dieser Hauptphase der Allokation sind nur noch geringe Allokationsraten zu beobachten.
Aus Abbildung 4.16 (unten) wird deutlich, daß die Halme kurz nach Einsetzen der Füllung einer Schicht mit stark negativen Translokationsraten eine bedeutende Quelle an translozierten Assimilaten darstellen. Nach dieser ca. 10–20-tägigen Phase sind dann meist positive Translokationsraten zu beobachten.

4.4 Sensitivitätsuntersuchungen

4.4.1 Zeitliche Auflösung

Die Abhängigkeit des Modellverhaltens von der zeitlichen Auflösung der treibenden Kräfte Umgebungstemperatur und photosynthetisch aktive Strahlung wurde anhand verschiedener Modelläufe untersucht.
Als zeitliche Auflösung wurden dabei 15-Minuten-, 1-Stunden- und Tages-Mittelwerte eingesetzt. Die 1-Stunden- und Tagesmittelwerte wurden aus der Mittelung der originären 15-Minuten-Mittelwerte gewonnen. Die resultierenden Modellergebnisse wurden untereinander und mit den unabhängigen Phytomassenbestimmungen (siehe 3.3) verglichen. Als Maß der Übereinstimmung zwischen Modell– und Meßwerten wurden nach Gleichung 4.1 Summen der quadratischen, auf einen Wertebereich von 0...1000 gC m^{-2} normierten Abweichungen (NSE) zwischen diesen gebildet. Die Ergebnisse für die beiden Modelljahre 1988 und 1989 sind den Tabellen 4.1 bzw. 4.2 zu entnehmen.

$$NSE_j = \sum_{i=1}^{n} \left(\frac{M_{i,j} - P_{i,j}}{1000} \right)^2 \qquad (4.1)$$

mit:

j	Kompartiment
i	Probenahmetermin
$M_{i,j}$	modellierte Phytomasse des Kompartimentes j am Probenahmetermin i
$P_{i,j}$	gemessene Phytomasse des Kompartimentes j am Probenahmetermin i

Es zeigt sich, daß die Modelläufe mit 15-minütiger und 1-stündiger Auflösung der Temperatur und der PAR die beste Übereinstimmung mit den gemessenen Phytomassen aufweisen. Liegen die Abweichungen des Laufes mit 1-stündiger Auflösung für das Modelljahr 1988 bei Blättern und Halmen leicht über den Abweichungen des Laufes mit 15-minütiger Auflösung, so ist dies für die Ähren umgekehrt gültig. Für das Modelljahr 1989 liegen die Abweichungen des Laufes mit 1-stündiger Auflösung für Ähren deutlich über denen des Laufes mit 15-minütiger Auflösung. In der Summe der Abweichungen der Einzelkompartimente entsprechen die Abweichungen der

Läufe mit 1-stündlicher Auflösung insgesamt etwa denen der Modelläufe mit 15-minütiger Auflösung.

Tabelle 4.1: Modellergebnisse für das Modelljahr 1988 bei unterschiedlichen zeitlichen Auflösungen der treibenden Kräfte 'Temperatur' und 'photosynthetisch aktive Strahlung'. Angegeben sind die nach Gleichung 4.1 auf einen Wertebereich von 0...1000 gC m^{-2} normierten Summen der quadratischen Abweichung (NSE) der modellierten Werte von den Phytomassenbestimmungen während der Feldexperimente 1988.

	NSE					
zeitliche Auflösung	Gesamt (a)	Blatt (b)	Halm (c)	Wurzel (d)	Ähre (e)	$\sum$ (a)–(e)
15 min	0.0323	0.0025	0.0192	0.0005	0.0159	0.0705
1 h	0.0340	0.0027	0.0200	0.0007	0.0149	0.0722
1 d	0.2400	0.0087	0.1215	0.0007	0.0087	0.3797

Tabelle 4.2: Modellergebnisse für das Modelljahr 1989 bei unterschiedlichen zeitlichen Auflösungen der treibenden Kräfte 'Temperatur' und 'photosynthetisch aktive Strahlung'. Angegeben sind die nach Gleichung 4.1 auf einen Wertebereich von 0...1000 gC m^{-2} normierten Summen der quadratischen Abweichung (NSE) der modellierten Werte von den Phytomassenbestimmungen während der Feldexperimente 1989.

	NSE					
zeitliche Auflösung	Gesamt (a)	Blatt (b)	Halm (c)	Wurzel (d)	Ähre (e)	$\sum$ (a)–(e)
15 min	0.2449	0.0059	0.0951	0.0167	0.0096	0.3722
1 h	0.2239	0.0056	0.1012	0.0145	0.0247	0.3699
1 d	0.4583	0.0033	0.1648	0.0228	0.3418	0.9910

Dei Abweichungen der Läufe mit täglicher Auflösung der treibenden Variablen liegen in der Summe deutlich über denen der oben genannten Modelläufe. Zwar ist die Abweichung für Ähren im Modelljahr 1988 vermindert, jedoch hier im Modelljahr 1989 und allgemein bei Blättern (1988), Halmen, der Gesamtphytomasse sowie der Summe aller Abweichungen (jeweils beide Modelljahre) stark erhöht.
Dies wird in Abbildung 4.17 für das Modelljahr 1988 besonders offensichtlich. Wie zu erkennen ist, werden die unabhängigen Meßwerte für Halme und Blätter sowie der Gesamtphytomasse von den Modellwerten deutlich übertroffen. Häufig liegen die Modellwerte außerhalb der Standardabweichungen der Meßwerte. Die Ursachen hierfür werden in Kapitel 5.1 und 5.4 diskutiert. Allein die modellierte Phytomassenentwicklung der Wurzeln und die zu Ende des Modellierungszeitraums erreichte Ährenphytomasse stimmen mit den Meßwerten überein.

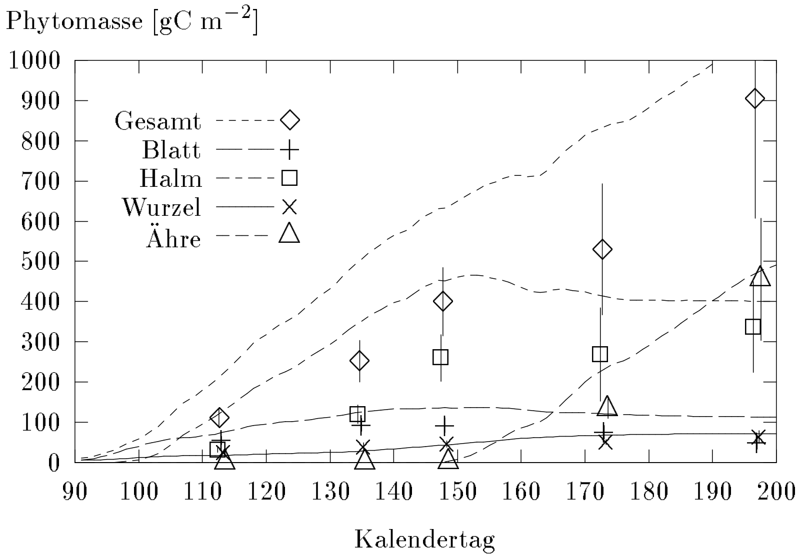

Abbildung 4.17: Modellierte Phytomassenentwicklung der Vegetationsperiode 1988. Als treibende Kräfte für das Modell wurden Tagesmittelwerte der Umgebungstemperatur und der photosynthetisch aktiven Strahlung eingesetzt. Die Symbole und die Fehlerbalken stellen die unabhängigen Messungen der Phytomasse und deren Standardabweichungen (siehe 3.1.3) dar.

4.4.2 Räumliche Diskretisierung

Der Einfluß der im Modell realisierten räumlichen Diskretisierung auf das Modellverhalten wurde mit Hilfe von Modelläufen untersucht, in denen der Pflanzenbestand in nur eine bzw. in drei Schichten aufgelöst wurde. Die Ergebnisse wurden mit den unabhängigen Phytomassenbestimmungen verglichen (Tabellen 4.3 und 4.4) sowie in Beziehung zu der 'Standard'-Diskretisierung von 11 Schichten gesetzt (Tabelle 4.5).

Die Modelläufe mit nur einer Schicht (siehe auch Abb. 4.18 für 1988) erreichen für beide Modelljahre nur rund 50 % der Gesamtphytomasse, die durch einen Modellauf mit 11 Schichten erreicht werden (Tab. 4.3 und 4.4) . Am stärksten werden die erreichten Ährenphytomassen reduziert (33 bzw. 37 %). Auch die Halm- und Wurzelphytomasse wird von einem 1–Schichtenmodell unterschätzt, dabei ist dieser Effekt bei den Halmen im Modelljahr 1988, bei den Wurzeln im Modelljahr 1989 ausgeprägter. Demgegenüber liegen die modellierten Blattphytomassen des 1–Schichtenmodells mit 130 bzw. 168 % deutlich über den vergleichbaren Werten eines Modellaufes mit 11 Schichten.

Bei einer Diskretisierung des Bestandes in 3 Schichten werden die Gesamtphytomassen mit 93 % (1988) und 87 % (1989) im Vergleich zum 11–Schichtenmodell ebenfalls unterschritten. Allerdings ist dies, ebenso wie die Unterschätzung der Ährenphytomasse (66 bzw. 62 %), nicht so ausgeprägt wie bei dem 1–Schichtenmodell. Die deutliche Überschätzung der Blattphytomasse (132 bzw. 158 %) ist dagegen jedoch mit den Ergebnissen des 1–Schichtenmodells vergleichbar.

Tabelle 4.3: Modellergebnisse für das Modelljahr 1988 bei unterschiedlicher Diskretisierung des Pflanzenbestandes. Angegeben sind die nach Gleichung 4.1 auf einen Wertebereich von 0...1000 gC m^{-2} normierten Summen der quadratischen Abweichung (NSE) der modellierten Werte von den Phytomassenbestimmungen während der Feldexperimente 1988.

räumliche Diskretisierung	NSE Gesamt (a)	Blatt (b)	Halm (c)	Wurzel (d)	Ähre (e)	$\sum$ (a)–(e)
1 Schicht	0.2988	0.0082	0.0992	0.0008	0.1177	0.5247
3 Schichten	0.0252	0.0090	0.0053	0.0013	0.0575	0.1024
11 Schichten	0.0323	0.0025	0.0192	0.0005	0.0159	0.0705

Tabelle 4.4: Modellergebnisse für das Modelljahr 1989 bei unterschiedlicher Diskretisierung des Pflanzenbestandes. Angegeben sind die nach Gleichung 4.1 auf einen Wertebereich von 0...1000 gC m^{-2} normierten Summen der quadratischen Abweichung (NSE) der modellierten Werte von den Phytomassenbestimmungen während der Feldexperimente 1989.

räumliche Diskretisierung	NSE Gesamt (a)	Blatt (b)	Halm (c)	Wurzel (d)	Ähre (e)	$\sum$ (a)–(e)
1 Schicht	1.0481	0.0063	0.3047	0.0238	0.1970	1.5798
3 Schichten	0.2949	0.0047	0.0729	0.0245	0.0523	0.4494
11 Schichten	0.2449	0.0059	0.0951	0.0167	0.0096	0.3722

Tabelle 4.5: Modellierte Phytomasse in gC m^{-2} am 200. (1988) bzw. 220. Kalendertag (1989) bei Auflösung in einen 1–Schichten- bzw. 3–Schichtenbestand. Die Prozentangaben beziehen sich auf die vergleichbaren Phytomassen bei einer Diskretisierung des Bestandes in 11 Schichten.

	modellierte Phytomasse 1988				1989			
	1 Schicht		3 Schichten		1 Schicht		3 Schichten	
Blatt	120	(130%)	122	(132%)	131	(168%)	123	(158%)
Halm	126	(40%)	361	(115%)	231	(55%)	442	(105%)
Wurzel	50	(76%)	44	(67%)	26	(68%)	22	(58%)
Ähre	119	(37%)	214	(66%)	155	(33%)	292	(62%)
Gesamt	415	(53%)	741	(93%)	543	(54%)	879	(87%)

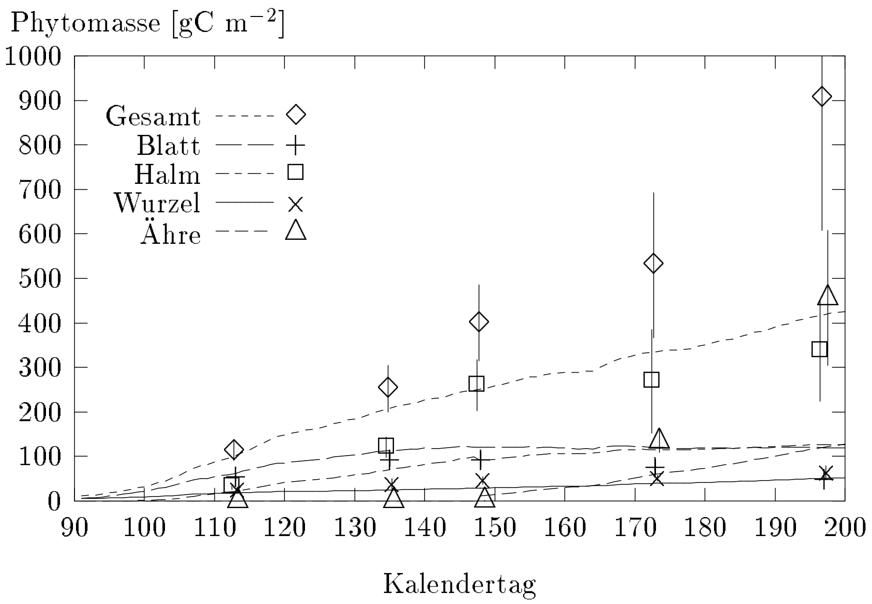

Abbildung 4.18: Modellierte Phytomassenentwicklung der Vegetationsperiode 1988 bei räumlicher Diskretisierung in nur eine Schicht. Die Symbole und die Fehlerbalken stellen die unabhängigen Messungen der Phytomasse und deren Standardabweichungen (siehe 3.1.3) dar.

4.4.3 Koeffizienten

Die Translokationskoeffizienten kt sowie die Koeffizienten der Konversion Glucose $\leftrightarrow$ Assimilate konnten in der vorliegenden Modellversion aufgrund fehlender Daten nur auf der Basis plausibler Annahmen geschätzt werden. Die Sensitivität des Modells für diese Koeffizienten wurde anhand einiger Modelläufe überprüft, bei denen diese Koeffizienten im Vergleich zu den Standardwerten auf 50 % erniedrigt bzw. auf 200 % erhöht wurden.

Die in diesen Modelläufen berechneten Phytomassenentwicklungen wurden mit den tatsächlich gemessenen Phytomassen in Beziehung gesetzt (NSE nach Gleichung 4.1) sowie die zu Ende des Modellierungszeitraumes erreichten Phytomassen mit dem Referenzlauf verglichen. Die Ergebnisse für das Modelljahr 1988 sind in der Tabelle 4.6 dargestellt.

Eine Reduzierung des Translokationskoeffzienten kt auf 50 % des Standardwertes bzw. eine entsprechende Erhöhung auf 200 % führt in den durchgeführten Modelläufen nur zu minimal (0.7 % bzw. 1.4 % im Vergleich zum Referenzlauf) erhöhten Gesamtphytomassen zu Ende des Modellierungszeitraumes. Auch die erreichten Ährenphytomassen differieren nur geringfügig (-3.4 % bzw. $+2.2$ %) von den Referenzwerten. Während bei Blättern und Halmen ebenfalls nur geringe Änderungen um etwa ± 15 % auftreten, zeigen die erreichten Wurzelphytomassen einen ausgeprägten Respons (-63.8 % bzw. $+91$ %) auf die Änderung des Translokationskoeffizienten. So führt eine Reduzierung von kt auf 50 % zu zunehmenden Differenzen zwischen Modell– und Meßwerten der Phytomassen (NSE steigend), während eine

Tabelle 4.6: Modellergebnisse für das Modelljahr 1988 bei — im Vergleich zum Referenzlauf — geänderten Werten der Koeffizienten kt (Translokation), kk_1 (Konversion Glucose→Assimilate) und kk_2 (Konversion Assimilate→ Glucose). Angegeben sind die nach Gleichung 4.1 berechneten Summen der normierten quadratischen Abweichung (NSE) der Meßwerte von den modellierten Phytomassen sowie die berechneten Phytomassen (in % des Refenrenzlaufes) am 200. Kalendertag.

Koeffizienten	NSE (oben) und Phytomasse (unten) Gesamt (a)	Blatt (b)	Halm (c)	Wurzel (d)	Ähre (e)	$\sum$ (a)–(e)
$kt = 10.0$ $kk_1 = 10.0$ $kk_2 = 0.10$ (Referenz)	0.0323	0.0025	0.0192	0.0005	0.0159	0.0705
	100.0 %	100.0 %	100.0 %	100.0 %	100.0 %	
$kt = 5.0$	0.0382	0.0052	0.0335	0.0042	0.0190	0.1002
	100.7 %	113.9 %	115.4 %	36.2 %	96.6 %	
$kt = 20.0$	0.0264	0.0011	0.0134	0.0086	0.0143	0.0638
	101.4 %	87.2 %	85.4 %	191.0 %	102.2 %	
$kk_1 = 5.0$	0.0311	0.0025	0.0170	0.0010	0.0172	0.0687
	97.3 %	99.7 %	100.4 %	74.4 %	98.3 %	
$kk_1 = 20.0$	0.0395	0.0029	0.0236	0.0013	0.0113	0.0785
	106.3 %	102.0 %	102.1 %	130.7 %	106.6 %	
$kk_2 = 0.05$	0.0492	0.0029	0.0240	0.0051	0.0094	0.0905
	111.7 %	101.3 %	103.0 %	174.3 %	110.1 %	
$kk_2 = 0.20$	0.0399	0.0020	0.0143	0.0023	0.0252	0.0838
	90.2 %	97.2 %	97.0 %	49.4 %	90.3 %	

Erhöhung von kt zu leicht verringerten Differenzen (NSE erniedrigt) im Vergleich zum Referenzlauf führt.
Die Änderung der Konversionskoeffizenten kk_1 und kk_2 führt zu ähnlichen Ergebnissen. Auch hier differieren in den entsprechenden Modelläufen die erreichten Phytomassen (Gesamt, Blatt, Halm und Ähre) nur gering von denen des Referenzlaufes. Eine Ausnahme bildet jeweils die erreichte Wurzelphytomasse, die stets stark auf Änderungen dieser Koeffizenten reagiert. Führen geänderte Werte von kk_1 zu Abweichungen zwischen Modell- und Meßwerten (NSE), die mit dem Referenzlauf vergleichbar sind, so erhöhen sich die Abweichungen bei Änderungen von kk_2.

4.5 Simulation

In den folgenden Simulationsläufen wurden die Auswirkungen möglicher Klimaveränderungen auf die modellierte Phytomassenentwicklung untersucht. Hierzu wurden den tatsächlich gemessenen Werten der treibenden Kräfte 'Lufttemperatur' und 'photosynthetisch aktive Strahlung' lineare Änderungen aufgeprägt. Die unter diesen 'Klimaveränderungen' modellierten Phytomassen für die Modelljahre 1988 und 1989 wurden mit den Modellergebnissen bei unveränderten Klimaparametern (Referenzlauf) verglichen. Als Vergleichsgrößen wurden die Phytomassen der einzelnen Kompartimente sowie die Gesamtphytomassen zu Ende des Modellierungszeitraums genutzt.

4.5.1 Temperaturänderungen

Die Auswirkungen linearer Temperaturänderungen im Bereich von −2 bis +5 °C auf die modellierten Phytomassen sind in der Tabelle 4.7 für das Modelljahr 1988 sowie der Tabelle 4.8 für das Modelljahr 1989 dargestellt.

Tabelle 4.7: Simulationsergebnisse für das Modelljahr 1988. Den tatsächlich gemessenen Lufttemperaturen wurden dabei lineare Temperaturänderungen aufgeprägt. Die Prozentangaben beziehen sich auf die modellierte Phytomasse des Modellaufes mit nicht geänderten Temperaturen (Referenzlauf).

Temperatur-	Phytomasse am 200. Kalendertag [%]				
änderung	Blatt	Halm	Wurzel	Ähre	Gesamt
− 2 °C	100.9	102.8	107.4	107.5	104.9
− 1 °C	100.4	101.2	102.5	104.5	102.6
± 0 °C	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
+ 1 °C	99.6	98.5	98.7	95.0	97.2
+ 2 °C	98.9	97.8	94.0	91.4	94.9
+ 3 °C	98.2	96.7	91.7	87.0	92.3
+ 4 °C	97.3	96.4	86.2	84.2	90.5
+ 5 °C	95.9	96.0	78.7	80.3	87.9

Die Simulation einer linearen Temperatursenkung führt in beiden Modelljahren zu einer Zunahme der Gesamtphytomasse zu Ende der Vegetationsperiode. Mit

Tabelle 4.8: Simulationsergebnisse für das Modelljahr 1989. Den tatsächlich gemessenen Lufttemperaturen wurden dabei lineare Temperaturänderungen aufgeprägt. Die Prozentangaben beziehen sich auf die modellierte Phytomasse des Modellaufes mit nicht geänderten Temperaturen (Referenzlauf).

Temperatur-änderung	Phytomasse am 220. Kalendertag [%]				
	Blatt	Halm	Wurzel	Ähre	Gesamt
− 2 °C	102.2	100.2	104.2	107.3	103.9
− 1 °C	101.3	100.1	103.9	103.3	101.9
± 0 °C	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
+ 1 °C	98.7	100.1	98.2	96.2	98.0
+ 2 °C	97.5	100.2	96.9	92.0	95.9
+ 3 °C	96.2	99.9	95.0	87.7	93.6
+ 4 °C	94.9	100.0	94.1	83.0	91.2
+ 5 °C	92.8	100.2	90.4	78.6	88.9

ca. 2.5 % pro °C ist diese im Jahr 1988 deutlicher ausgeprägt als 1989 mit ca. 2 %. Am deutlichsten ist die Zunahme der Ährenphytomasse mit 7.5 % (1988) bzw. 7.3 % (1989) bei einer Temperaturerniedrigung um 2 °C. Auch die Wurzelphytomassen erzielen mit 7.4 % (1988) und 4.2% (1989) eine deutliche Zunahme. Dagegen nimmt die Blattphytomasse 1988 mit 0.9 % und die Halmphytomasse 1989 mit 0.2 % nur unbedeutend zu. Die Halme erreichen 1988 mit 2.8 % ebenso wie die Blätter 1989 mit 2.2 % eine weniger ausgeprägte Zunahme der Phytomassen.
Lineare Temperaturerhöhungen führen in beiden Modelljahren zu einer Abnahme der Gesamtphytomassen. Zu Ende des Modellierungszeitraumes werden dabei bei einer Erhöhung um 5 °C für das Jahr 1988 nur noch 88 % und für das Jahr 1989 89 % der vergleichbaren Gesamtphytomassen bei nicht geänderten Temperaturen erreicht. Pro °C Temperaturerhöhung entspricht dies einer Abnahme der Gesamtphytomasse um durchschnittlich 2.4 % im Jahr 1988 bzw. 2.2 % im Jahr 1989.
Wie schon bei der Simulation einer Temperatursenkung zeigen Ähren und Wurzeln auch bei einer Temperaturerhöhung die stärksten Phytomassenänderungen. Bei einer Temperaturerhöhung um 5 °C gehen die erreichten Ährenphytomassen auf 80.3 % (1988) bzw. 78.6 % (1989) der vergleichbaren Werte zurück. Bei den Wurzeln findet ein Rückgang auf 78.7 % (1988) bzw. 90.4 % (1989) statt. Blatt– und Halmphytomassen sinken bei einer Erhöhung um 5°C im Modelljahr 1988 um 4 %, die Blattphytomasse im Modelljahr 1989 um 7 %, während die Halmphytomasse 1989 nahezu unbeeinflußt bleibt.

4.5.2 Änderungen der photosynthetisch aktiven Strahlung

Zur Untersuchung des Einflusses geänderter photosynthetisch aktiver Strahlung auf die Phytomassenentwicklung wurden Simulationsläufe durchgeführt, bei denen den tatsächlichen Meßwerten der PAR lineare Änderungen im Bereich von −10 % bis +10 % aufgeprägt wurden. Die Ergebnisse der Simulationsläufe sind in den Tabellen 4.9 und 4.10 dargestellt.

Eine Reduzierung der PAR um 10 % der tatsächlichen Meßwerte in den Jahren 1988 und 1989 führt zu einer deutlichen Reduzierung der zu Ende des Modellierungszeitraumes erreichten Gesamtphytomasse. Für das Jahr 1988 werden dabei 91.6 % und für das Jahr 1989 92.7 % der Vergleichswerte erzielt. Besonders ausgeprägt ist die reduzierte Phytomasse bei den Ähren, wo 1988 nur 87.6 % und 1989 nur 84.6 % der Vergleichswerte erreicht werden. Die Blattphytomassen werden in beiden Modelljahren um ca. 3–4 % reduziert.

Tabelle 4.9: Simulationsergebnisse für das Modelljahr 1988. Den tatsächlichen gemessenen Werten der photosynthetisch aktiven Strahlung PAR wurden dabei lineare PAR–Änderungen aufgeprägt. Die Prozentangaben beziehen sich auf die modellierte Phytomasse des Modellaufes mit nicht geänderter PAR.

PAR–Änderung	Phytomasse am 200. Kalendertag [%] Blatt	Halm	Wurzel	Ähre	Gesamt
− 10 %	96.7	93.7	95.5	87.6	91.6
− 5 %	98.9	97.5	100.0	91.0	95.1
± 0 %	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
+ 5 %	100.0	103.2	101.5	109.0	105.0
+ 10 %	101.1	107.9	104.5	111.1	108.0

Tabelle 4.10: Simulationsergebnisse für das Modelljahr 1989. Den tatsächlichen gemessenen Werten der photosynthetisch aktiven Strahlung PAR wurden dabei lineare PAR–Änderungen aufgeprägt. Die Prozentangaben beziehen sich auf die modellierte Phytomasse des Modellaufes mit nicht geänderter PAR.

PAR–Änderung	Phytomasse am 220. Kalendertag [%] Blatt	Halm	Wurzel	Ähre	Gesamt
− 10 %	96.1	100.0	108.9	84.6	92.7
− 5 %	97.4	100.0	104.4	92.7	96.5
± 0 %	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
+ 5 %	101.3	100.5	100.0	106.7	103.4
+ 10 %	103.9	100.7	100.0	111.9	106.2

Die Auswirkungen einer PAR-Reduzierung auf die erreichten Phytomassen bei Halmen und Wurzeln sind in den beiden Modelljahren unterschiedlich. Findet im Jahr 1988 eine Reduzierung um 6.3 % bei Halmen, bzw. 4.5 % bei Wurzeln statt, so bleibt die Halmphytomasse im Jahr 1989 unverändert und die Wurzelphytomasse erhöht sich um 8.9 %.

Eine lineare Erhöhung der PAR um 10 % gegenüber den Meßwerten führt in beiden Modelljahren zu einer Erhöhung der Gesamtphytomassen um 8 % (1988) bzw. 6.2 % (1989). Auch hier sind die Ähren mit 11.1 % (1988) und 11.9 % (1989) am stärksten betroffen. Während zu Ende des Modellierungszeitraumes 1988 eine Erhöhung der

Wurzelphytomasse um 4.5 %, der Halmphytomasse um 7.9 % und der Blattphytomasse um 1.1 % erreicht wird, ändern sich Wurzel- und Halmphytomasse im Jahr 1989 nicht oder nur geringfügig. Allerdings liegt die Zunahme der Blattphytomasse 1989 mit 3.9 % über der Zunahme 1988.

Kapitel 5

Diskussion

5.1 Modellansatz und Modellstruktur

Das vorliegende Wachstumsmodell zeichnet sich im wesentlichen durch folgende Charakteristika aus:

- Differenzierung in die Pflanzenkompartimente Wurzel, Blatt, Halm und Ähren.
- Modellierung der Pools Glucose, Assimilate und Struktursubstanz innerhalb dieser Kompartimente sowie zusätzlich des Pools Endosperm der Ähren.
- Räumliche Differenzierung des Pflanzenbestandes in bis zu elf Schichten.
- Abbildung der Prozesse Photosynthese, Respiration, Translokation, Allokation sowie Konversion zwischen Glucose und Assimilaten.
- Als treibende Kräfte wirken die Faktoren Lufttemperatur und photosynthetisch aktive Strahlung.
- Die typische zeitliche Auflösung des Modells beträgt 15 Minuten.

Ein wesentliches Charakteristikum des vorliegenden Modellansatzes ist die Tatsache, daß es sich um ein *Massenbilanz*modell handelt. Erst diese physikalische Grundlage ermöglicht eine *exakte* Bilanzierung der im Modell berücksichtigten Pools. Dieser Ansatz ist nicht selbstverständlich, vielmehr folgen viele, aus der Literatur bekannten, mechanistischen Modelle diesem nicht konsequent. Probleme ergeben sich hier häufig bei der Formulierung des Differentialgleichungssystems. Eine Bilanzierung von *Phytomasse* beispielsweise muß zwangsläufig zu Fehlern führen, wenn diese, wie bei Assimilaten und Struktursubstanz, unterschiedliche Kohlenstoffgehalte aufweisen. Korrigiert wird dies in zahlreichen Modellen durch Konversionsfaktoren, die jedoch stets statisch und empirischer Natur sind. Zu welchen Problemen ein inkonsequent aufgestelltes Differentialgleichungssystem führen kann, zeigen zum Beispiel die Modellergebnisse von Lim et al. (1989), wo Assimilatkonzentrationen von über 100 % erreicht werden.

Hinsichtlich der Differenzierung der Modellpools kann der Grundsatz gelten: Es muß soweit differenziert werden, wie in den einzelnen Pflanzenkompartimenten unterschiedliche Einzelprozesse stattfinden und diese Einzelprozesse unterschiedliche

Abhängigkeiten von treibenden Kräften aufweisen. Die hier getroffene Kompartimentierung in Wurzeln, Blätter, Halme, Ähren und einen separaten Pool Endosperm ist im Gegensatz zu einer alleinigen Diffenzierung zwischen grüner/nichtgrüner oder unter-/oberirdischer Phytomasse hinreichend. Eine weitergehende Kompartimentierung, beispielsweise bei den Blättern in junge/ältere Blätter, erscheint nicht notwendig, da in den Experimenten zu den Prozessen Photosynthese und Respiration diesbezüglich keine Unterschiede festgestellt werden konnten.
Die Berücksichtigung der Glucosepools in jedem der Pflanzenkompartimente ist ein Ergebnis der Experimente zur Bestimmung der Respirationskoeffizienten. Da diese, zumindest bei Blättern und Ähren, eine eindeutige Abhängigkeit vom Glucosegehalt aufweisen, ist folglich der Glucosepool als regelnde Größe der Respiration in das Modell aufgenommen worden. Diese Erweiterung des zunächst bestehenden, einfacheren Modellansatzes ist ein Beispiel für Wechselwirkungen zwischen Modell und Experiment. Inwieweit der Pool 'Glucose' durch einen allgemeineren Pool 'Monosaccharide' ersetzbar ist, müssen weitere Experimente zeigen.

Tabelle 5.1: Photosynthesefluß in gC m^{-2} d^{-1} bei konstanter photosynthetisch aktiver Strahlung PAR in Abhängigkeit der Schichtenzahl des Modells. Die photosynthetisch aktive Phytomasse beträgt 10 (oben) bzw. 100 gC m^{-2} (unten), der Extinktionskoeffizient beträgt 0.04 m^2 g^{-1}.

PAR [μmol m^{-2} s^{-1}]	Photosynthesefluß [gC m^{-2} d^{-1}] für n Schichten $n = 1$	$n = 5$	$n = 10$	$n = 100$	$n = 1000$
500	5.5	5.9	6.0	6.1	6.1
1000	9.0	9.5	9.5	9.6	9.6
1500	10.9	11.9	12.0	12.2	12.2
2000	11.4	13.1	13.3	13.5	13.5
500	16.5	21.9	23.3	24.8	25.8
1000	26.7	34.6	36.7	39.0	39.2
1500	32.4	43.9	47.1	50.5	50.8
2000	33.9	49.9	54.5	59.4	59.9

Die vorgenommene räumliche Diskretisierung im Modell in bis zu elf Bestandesschichten ist begründet in der stark nichtlinearen Abhängigkeit der Quantenwirksamkeit der Photosynthese von der einfallenden photosynthetisch aktiven Strahlung. Wie aus Tabelle 5.1 hervorgeht, wird der berechnete Photosynthesefluß bei geringer Schichtenauflösung deutlich unterschätzt. Dieser Effekt nimmt mit zunehmender photosynthetisch aktiver Phytomasse zu und steigt dabei mit der Höhe der einfallenden photosynthetisch aktiven Strahlung. Bei einer horizontalen Diskretisierung in 10 Schichten werden im ungünstigsten Fall ca. 91 % der Photosyntheserate eines in 1000 Schichten diskretisierten Bestandes erreicht. Dagegen führt ein Modellbestand mit nur einer Schicht zu einer gravierenden Unterschätzung des Photosyntheseflusses.

Die Auswirkungen einer nicht hinreichenden, horizontalen Diskretisierung des Pflanzenbestandes zeigen sich auch im Gesamtmodellverhalten. So erreicht ein modellierter Ein–Schichten–Bestand nur gut 50 % der Gesamtphytomasse eines 11–Schichten–Bestandes (Tab. 4.5). Bemerkenswert ist dabei allerdings, daß die Blattphytomasse bei fehlender Diskretierung deutlich die entsprechende Phytomasse eines Schichtenbestandes übersteigt.

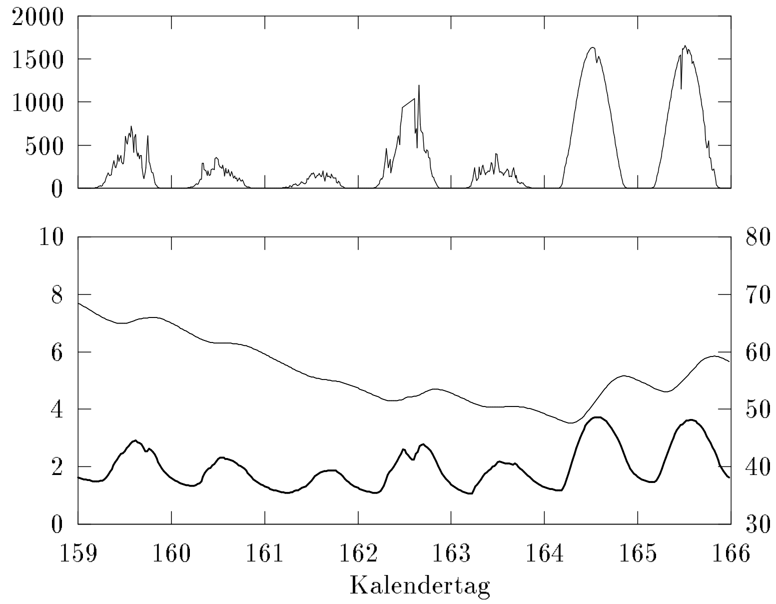

Abbildung 5.1: Modellierte Dynamik des Glucose- (**—**, linke y-Achse) und Assimilatpools(—, rechte y-Achse) von Halmen (untere Grafik) im Vergleich zu der photosynthetisch aktiven Strahlung (obere Grafik) zwischen dem 159. und dem 166. Kalendertag des Jahres 1988. Die Pools sind in gC m^{-2}, die photosynthetisch aktive Strahlung ist in μmol m^{-2} s^{-1} angegeben.

Die zeitliche Auflösung eines Modells sollte von der typischen Zeitkonstanten des Prozesses mit der höchsten Zeitdynamik bestimmt werden. Dies ist besonders dann von Bedeutung, wenn bei den modellierten Prozessen nichtlineare Abhängigkeiten von treibenden Kräften vorhanden sind.
Der Prozeß mit der höchsten Zeitdynamik im vorliegenden Modell ist die Photosynthese. Deren treibende Kraft, die photosynthetisch aktive Strahlung, ist bei entsprechenden Wetterlagen innerhalb von Minuten drastischen Schwankungen unterworfen (siehe Abb. 5.1). Wie in Kapitel 3.2.1 dargestellt wurde, ist die Quantenwirksamkeit der Photosynthese stark nichtlinear von der einfallenden PAR abhängig.
Die im Modell realisierte zeitliche Auflösung von 15 Minuten liegt etwa im Bereich der Photosynthesedynamik. Mit dieser Auflösung, wie auch mit einer Auflösung von einer Stunde, wurde ein zufriedenstellendes Modellverhalten erzielt. In Abbildung 5.1 wird dabei deutlich, wie in einer Schlechtwetterperiode mit geringen Einstrahlungen Glucose– und Assimilatpools von Halmen reagieren. So verringert sich der Assimilatgehalt in den ersten 3 Tagen beispielsweise um ca. 30 % und steigt erst nach dem Ende der Schlechtwetterperiode wieder an.

Modelläufe mit einer zeitlichen Auflösung von einem Tag können diese Dynamik nicht hinreichend wiedergeben und führen darüber hinaus zu einer Überschätzung der tatsächlich gemessenen Phytomassen (siehe 4.4.1). Dieses Verhalten ist offensichtlich auf die oben angeführte Nichtlinearität der Quantenwirksamkeit zurückzuführen. Die im Vergleich zu Stundenwerten niedrigen Tagesmittelwerte der photosynthetisch aktiven Strahlung führen zu hohen Quantenwirksamkeiten und damit verbunden, überschätzten Photosyntheseraten. Dieser Effekt wird unterstützt durch die, bei niedrigen Tagesmitteltemperaturen geringen Respirationskoeffizienten. Auch bei der Respiration führt eine höhere zeitliche Auflösung bei wechselhaften Temperaturen zu geringeren modellierten Phytomassen.
Da zahlreiche Pflanzenwachstumsmodelle auf einer Zeitbasis von einem Tag arbeiten (siehe Kapitel 2.1), werden dort ähnliche Überschätzungen eintreten, wenn die oben genannten Nichtlinearitäten in diesen Modellen berücksichtigt werden. Dies gilt jedoch nicht für Modelle, deren Prozesse auf Tagesbasis modelliert und parameterisiert wurden.
Es bleibt festzuhalten, daß ein dynamisches System, wie es ein Pflanzenbestand darstellt, in einem prozeßorientierten Modell mit einer zeitlichen Auflösung von einem Tag in seiner Dynamik nicht hinreichend erfaßt werden kann. Gleichwohl muß jedoch auch auf die Schwierigkeiten der Datenbeschaffung für höhere Auflösungen hingewiesen werden.

Photosynthese Ausgehend von der Tatsache, daß es sich bei den Prozessen Bruttophotosynthese und Respiration um voneinander unabhängige Prozesse handelt, werden diese im vorliegenden Ansatz auch getrennt voneinander abgebildet.
Dies ist bei vielen anderen aus der Literatur bekannten Modellansätzen nicht der Fall. Vielmehr geht dort die Nettophotosynthese, also die Differenz aus Bruttophotosynthese und Respiration, als Nettofluß in die Modelle ein. Die Nettophotosynthese wird dabei in der Regel als Lichteffektkurve der Assimilation in Abhängigkeit der photosynthetisch aktiven Strahlung beschrieben. THORNLEY (1976) gibt einen Überblick über die zahlreichen, unterschiedlichen Funktionstypen, nach denen der Zusammenhang zwischen Nettoassimilation und Strahlung beschrieben wird. Allen Ansätzen ist jedoch gemeinsam, daß sowohl die Parameter 'maximale Bruttophotosynthese' als auch die Anfangssteigung der Lichteffektkurven bei geringen Bestrahlungsstärken in die Funktion einfließen.
Die Anfangssteigung wird dabei stets als 'Quantenwirksamkeit' interpretiert (z.B. bei GATES, 1980). Da diese abgeleitete Größe nur für den Bereich geringer Bestrahlungsstärken mit der größten Steigung der Lichteffektkurve gilt, sollte besser von einer *maximalen* Quantenwirksamkeit gesprochen werden.
Im vorliegenden Modellansatz gelten diese Beschränkungen nicht. Hier ist die Quantenwirksamkeit der Photosynthese als Koeffizient über den gesamten Modellgültigkeitsbereich definiert. Der Grund hierfür ist, daß die Prozesse CO_2–Bindung (Quantenwirksamkeit) und Lichtabsorption unabhängig voneinander abgebildet werden.
Interpretiert man die Quantenwirksamkeit bei den Lichteffektkurven als Steigung in *jedem* Punkt der Kurve, so kommt man schließlich zu einem ähnlichen Verlauf, wie er in den für diese Arbeit durchgeführten Experimenten nachgewiesen wurde: Nach einem Maximum bei geringen Bestrahlungsstärken sinkt dann die Quantenwirk-

samkeit mit zunehmender Bestrahlungsstärke, um sich schließlich einem minimalen Grenzwert zu nähern (Abb. 3.7).
Der im Modell realisierte Absorptionsansatz findet sich in ähnlicher Form bereits bei MONSI und SAEKI (1953), sowie bei CALDWELL ET AL. (1986) und vielen anderen. Allerdings wird hier im Gegensatz zum vorliegenden Modell meist zwischen direkter und indirekter Strahlung differenziert. Auch das Modell von GIJZEN und GOUDRIAAN (1989) unterscheidet diffuse und direkte Lichtverteilung und berücksichtigt dabei Streuung und Reflexion.
Der Vergleich zwischen modellierter und gemessener Absorption (Abb. 3.18) macht aufgrund der guten Übereinstimmung deutlich, daß für den hier benötigten Zweck komplexe Ansätze nicht nötig sind. Diese sind jedoch dann einzusetzen, wenn dreidimensionale Bestandesentwicklung oder Konkurrenz zwischen Pflanzenarten modelliert werden sollen.
Eine grundlegende Einschränkung des hier gewählten Modellansatzes für die Photosynthese ist die fehlende direkte Abhängigkeit vom CO_2-Gehalt der Luft. Hier kann die unter Kapitel 5.2 näher beschriebene, mögliche Erweiterung des Modellansatzes durch ein dynamisches Diffusionsmodell vorgenommen werden. Bei einem solchen Ansatz könnte das System Atmosphäre–Blatt in die Pools Atmosphäre, Intercellularen und Zellinneres differenziert und damit der Diffusionsprozeß des CO_2 von der Atmosphäre über die Intercellularen in das Innere der photosynthesetreibenden Zellen beschrieben werden. Hierdurch wäre auch über die Berücksichtigung der Stomatawiderstände eine Kopplung mit dem Wasserhaushalt des Pflanzenbestandes möglich.

Respiration Die überwiegende Zahl von Pflanzenwachstumsmodellen, beispielsweise die Modelle von LIETH und REYNOLDS (1988), MATTHÄUS ET AL. (1986) und DEWIT (1978), unterscheiden bei der Dunkelrespiration zwischen *Erhaltungs-* und *Wachstums*atmung. Diese Differenzierung basiert auf der lange bekannten Tatsache, daß auch bei Nullwachstum Respiration zur Aufrechterhaltung des Stoffwechsels stattfinden muß ('Erhaltungsatmung'). Demgegenüber sind bei einsetzendem Wachstum mit dem damit verbundenen, erhöhten Energiebedarf gesteigerte Respirationsraten ('Wachstumsatmung') zu erwarten.
Im vorliegenden Modellansatz wird, wie auch bei dem Modell von HANSEN und SVENDSEN (1986), diese Unterscheidung *nicht* getroffen. Der Grund hierfür ist die Tatsache, daß im pflanzlichen Stoffwechsel keine differierenden Stoffwechselwege für *Erhaltungs-* und *Wachstums*atmung bekannt sind. Vielmehr handelt es sich bei der Dunkelrespiration um *einen* Stoffwechselprozeß, der deswegen auch als *ein* Modellprozeß abgebildet werden muß.
Der hier gewählte, mechanistischere Ansatz steht jedoch bezüglich des Modellverhaltens nicht im Widerspruch mit den Ansätzen, die Erhaltungs- von Wachstumsatmung trennen. Auch im vorliegenden Ansatz findet stets, also auch bei niedrigen Temperaturen und geringen Glucosegehalten (siehe Abb. 3.15), eine Mindestatmung (erkennbar an Respirationskoeffizienten > 0) statt. Diese minimale Respirationsrate entspricht der Erhaltungsatmung.
Pflanzenwachstum, oder genauer ausgedrückt Allokation, kann nur bei ausreichender Verfügbarkeit von Assimilaten als ein 'Substrat' der Allokation stattfinden. Aufgrund der Konversion gehen hohe Assimilatgehalte generell mit hohen Glucosegehal-

ten einher. Diese wiederum führen zu erhöhten Respirationskoeffizienten und damit zu erhöhten Respirationsraten. Bei einsetzendem Wachstum erhöhen sich im Modell über diese Rückkoppelungswege *implizit* die Respirationsraten ohne eine *explizite* Differenzierung in Erhaltungs- und Wachstumsatmung.
Der traditionelle Ansatz einer Temperaturabhängigkeit der Erhaltungsatmung und einer Abhängigkeit der Wachstumsatmung von der Wachstumsrate findet in der experimentell bestimmten Abhängigkeit des Respirationskoeffizienten von Temperatur und Glucosegehalt eine plausible Erklärung. Bei geringsten, und damit konstanten, Glucose- und Assimilatgehalten, die auch mit minimalen Wachstumsraten einhergehen, ist die Respiration alleinig temperaturabhängig. Steigt mit Glucose- und Assimilatgehalten auch die Allokation, so tritt zu dem Einfluß der Temperatur auch der Einfluß des Glucosegehaltes, und indirekt damit verbunden auch der Allokation bzw. der Wachstumsrate, hinzu.

Allokation Im vorliegenden Modell ist der Allokationsfluß proportional zu dem Assimilatpool angesetzt (Gleichung 2.20). Dieser Ansatz findet sich in ähnlicher Form in zahlreichen anderen Pflanzenwachstumsmodellen (Gent und Enoch, 1983; Hansen und Svendsen, 1986; Lieth und Reynolds, 1988; Moldau und Karolin, 1977; de Wit et al., 1978). Der Ansatz enspricht der Hypothese, daß es sich bei den Assimilaten um das Substrat für die Bildung der Struktursubstanz handelt.
Die Phänophasen– und damit auch Zeitabhängigkeit der Allokationskoeffizienten, wie sie hier im Modell implementiert wurde, ist ein in der Literatur gängiger Ansatz. Er findet sich beispielsweise bei Hesketh und Jones (1980), Lieth und Reynolds (1988), Monsi und Murata (1970) Wilkerson et al. (1981) und Wang et al. (1992).
Eine Abhängigkeit der Allokation von der Wasserversorgung findet sich bei Wang et al. (1992). Blombäck et al. (1995) koppeln in ihrem Ansatz des Weizenwachstums zu bestimmten Zuständen den C- und N-Haushalt über die Allokation, indem bei geringem N-Gehalt in den Blättern die Allokation in den Wurzeln verstärkt wird.

Translokation Unter Translokation wird im vorliegenden Modell der Transport von löslichen Assimilaten im Phloem der Leitbündel verstanden. Dieser Transport findet zwischen den verschiedenen Pflanzenkompartimenten (Blatt/Halm, Halm/Wurzel, Halm/Ähre) sowie zwischen benachbarten Schichten bei Halmen statt.
Diese Definition ist von Bedeutung, da der Begriff 'Translokation' in anderen, pflanzenphysiologisch orientierten Wachstumsmodellen häufig in anderem Zusammenhang und nicht so klar verwandt wird.
So wird in dem Modell von Matthäus et al. (1986) unter Translokation die Partionierung von Assimilaten in die Ähren, bzw. das Verschieben von grüner Phytomasse und Wurzelphytomasse in Ährenphytomasse verstanden. Hier werden also die Prozesse Translokation, Allokation und Remobilisation von Speicherstoffen nicht sauber voneinander getrennt.
Hansen und Svendsen (1986) benutzen den Begriff Translokation für die Überführung von gerade assimiliertem Kohlenstoff in die Speicherpools von oberirdischer und unterirdischer Phytomasse. Lim et al. (1989) setzen den Prozeß der Translokation zwar im oben genannten Sinne ein, bei ihnen ist der Fluß Translokation jedoch nur eine Bilanzgröße aus der Summe anderer Flüsse. In den Modellen von

LIETH und REYNOLDS (1988) und DE WIT ET AL. (1978) wird Translokation nicht modelliert.
Der hier als Mechanismus in Anlehnung an die Druckstromhypothese von MÜNCH (1930) gewählte Modellansatz kann als geeignet gelten. Dies konnte in den durchgeführten Modelläufen gezeigt werden. Die, in der ersten Phase der Modellentwicklung eingesetzten, einfacheren Ansätze 1. Ordnung ergaben dagegen nicht hinreichende Translokationsraten.

Konversion Die Modellierung der Konversion von Glucose in Assimilate, als Reaktion 2. Ordnung angesetzt, sowie die Rückreaktion, die als Reaktion 1. Ordnung abgebildet wurde, führen zu sinnvollen Modellergebnissen. Erste Ansätze mit Reaktionskinetiken 1. Ordnung für Hin- und Rückreaktion ergaben besonders bei starken Zunahmen des Glucosepools in Folge hoher Photosyntheseraten nur unzureichende Transferraten vom Glucose- in den Assimilatpool.
Ein Vergleich des hier gewählten Ansatzes mit anderen Modellansätzen ist nicht möglich, da kein anderes Modell, welches die Konversion zwischen Glucose und Assimilaten modelliert, bekannt ist.

5.2 Bestimmung der Koeffizienten

Quantenwirksamkeit der Photosynthese

Die Ergebnisse der Feldexperimente HIBE 88 und 89 ergaben eine enge nichtlineare Korrelation zwischen der Quantenwirksamkeit der Photosynthese und der eingestrahlten photosynthetisch aktiven Strahlung. Dies ließ sich sowohl für Blätter als auch für Halme und Ähren nachweisen.
Der funktionale Zusammenhang zwischen Quantenwirksamkeit und photosynthetisch aktiver Strahlung läßt sich in zwei Bereiche einteilen. In dem Bereich unterhalb 600 μmol m^{-2} s^{-1} zeigt sich ein stark nichtlinearer Zusammenhang, während oberhalb dieses Bereiches ein annähernd linearer Zusammenhang zu beobachten ist (Abb. 3.7, 3.9 und 3.10).
Die Quantenwirksamkeit, als Maß für die Effizienz der CO_2–Assimilation pro Mol absorbierter Quanten, vermindert sich also mit zunehmender Einstrahlung. Dieser Zusammenhang kann jedoch nicht *kausaler* Natur sein. Vielmehr muß angenommen werden, daß die Quantenwirksamkeit von der CO_2–Konzentration an den Orten der CO_2–Bindung, also den Chloroplasten, abhängt. Nimmt man weiter an, daß bei hohen Einstrahlungen und damit einhergehend auch hohen CO_2–Bindungsraten der Fluß des CO_2 von der Außenluft über die Stomata und die Interzellularen in das Zellinnere für die Carboxylierungsreaktion begrenzend wird, so lassen sich damit auf *kausale* Weise die abnehmende Quantenwirksamkeit mit zunehmender Einstrahlung erklären.
Diese, aus den Auswertungen der durchgeführten Experimente resultierende Hypothese wurde von MELCHER (1991) im Rahmen einer Diplomarbeit an Zuckerrüben untersucht. Er konnte mit Hilfe eines validierten, dynamischen Diffusionsmodells nachweisen, daß sich der beobachtete, nichtlineare Zusammenhang zwischen Quantenwirksamkeit und Einstrahlung auf einen linearen Zusammenhang zwischen der

Quantenwirksamkeit und der CO_2–Konzentration innerhalb der assimilierenden Zellen zurückführen läßt.
Die aus den Ergebnissen (siehe Abb. 3.2.1) sich eventuell aufdrängende Hypothese, daß es sich bei der Quantenwirksamkeit um möglicherweise zwei lineare Raten in den Bereichen von 0 bis ca. 400 μmol m^{-2} s^{-1} und > 400 μmol m^{-2} s^{-1} handelt, konnte durch die o.g. Ergebnisse nicht bestätigt werden.
Melcher (1991) fand bei Zuckerrüben Streuungen der Quantenwirksamkeit bei konstanter photosynthetischer Strahlung, die sich im wesentlichen durch Schwankungen der Spaltöffnungswiderstände der Stomata erklären ließen. Auch die hier vorliegenden Ergebnisse lassen bei Halmen und Ähren Streuungen der Quantenwirksamkeit zwischen den Einzelproben erkennen (Abb. 3.9, 3.10), wohingegen sich bei Blättern die Ergebnisse zahlreicher Einzelmessungen während der beiden Versuchsjahre (Abb. 3.7) sehr gut decken.
Dies könnte darauf hindeuten, daß bei Weizenblättern der Einfluß weiterer Faktoren auf die Quantenwirksamkeit vernachlässigt werden kann. Speziell konnte bei den hier durchgeführten Messungen kein Einfluß der Umgebungstemperatur auf die Quantenwirksamkeit der Photosynthese nachgewiesen werden, obwohl bei den Experimenten ein weiter Temperaturbereich von 5–40 °C abgedeckt wurde. Auch die, in ergänzenden Messungen bestimmten Stomatawiderstände scheinen bei Weizenblättern keinen Einfluß auf die Quantenwirksamkeit der Photosynthese auszuüben. Weitere Experimente, besonders unter extremen Bedingungen (Trockenstreß), sind jedoch zur Untersuchung dieser Hypothese notwendig.

Respirationskoeffizienten

Die exponentielle Abhängigkeit des Respirationskoeffizienten von der Temperatur im Bereich von 10 bis 40 °C konnte bei allen durchgeführten Messungen bestätigt werden. Dies ist jedoch kein neues Ergebnis, entspricht es doch dem bisherigen Wissen über die Kinetik pflanzenphysiologischer Umsetzungsprozesse. Die ermittelten Q_{10}-Werte stimmen erwartungsgemäß mit denen aus der Literatur bekannten Werten, beispielsweise von Kuijper (1910) oder Todd (1982), überein.
Die intensivierten Messungen während des Feldexperimentes HIBE 89 und die Unterschungen im Jahre 1990 lassen jedoch erkennen, daß die Hypothese einer *alleinigen* Abhängigkeit der Respiration von der Umgebungstemperatur nicht aufrechterhalten werden kann. Vielmehr deuten die Meßergebnisse (Abb. 3.11–3.14) darauf hin, daß neben der Temperatur andere Einflußgrößen den Respirationskoeffizienten beeinflussen.
Die ausführlichen Untersuchungen von Schürmann (1990) und Berlekamp et al. (1991a) zeigten, daß neben der Temperatur im wesentlichen der Glucosegehalt der Pflanzenteile den Respirationskoeffizienten beeinflußt. Dies deckt sich mit Untersuchungen von Azcón–Bieto und Osmond (1983), die den Einfluß von Hexosen auf die Dunkelrespiration, allerdings nur an Blättern 30 Tage alter Weizenpflanzen, untersuchten.
Die physiologische Erklärung für die Abhängigkeit vom Glucosegehalt ist die Tatsache, daß Monosaccharide, und hier im besonderen Glucose, als Hauptsubstrat der Respiration dienen. Somit entspricht die nachgewiesene Glucose–Abhängigkeit des Respirationskoeffizienten einer *Substrat*–Abhängigkeit des Respirationsflusses.

Die Regulation des Respirationsflusses durch eine Substratabhängigkeit ist aus pflanzenphysiologischer Sicht sinnvoll, bedenkt man, daß Respirationsverluste in Zeiten geringer oder fehlender Photosynthese minimiert werden müssen, um ein 'Verhungern' der Pflanze zu vermeiden. Modelläufe ohne Berücksichtigung der Glucose–Abhängigkeit der Respiration haben gezeigt, daß dies bereits nach wenig mehr als einem Tag der Fall wäre.
Aus Abbildung 3.15 geht hervor, daß eine exponentielle Temperaturabhängigkeit und eine lineare Glucose–Abhängigkeit zur Modellierung der Regulation der Respiration hinreichend sind. Allerdings konnte dies aufgrund begrenzter Mittel nur für Blätter detailliert untersucht werden. Untersuchungen an Ähren (siehe Abb. 3.17) zeigten prinzipiell gleiches Verhalten, jedoch mit anderen Parametern. Auch bei Halmen und Wurzeln ließ sich eine lineare Abhängigkeit der Respiration von dem Glucosegehalt feststellen. Aufgrund einer nicht ausreichenden Zahl von Einzelexperimenten kann jedoch keine verifizierte Funktion angegeben werden. Weitere Untersuchungen sind deswegen notwendig.

Extinktionskoeffizienten

Die Ergebnisse zur Bestimmung der Extinktionskoeffizienten ergeben eine hinreichende Übereinstimmung des damit parametrisierten Absorptionsansatzes (siehe Abb. 3.18).
Die Unterschiede zwischen den Messungen bei Fahnenblättern in den Jahren 1988 und 1989 deuten jedoch darauf hin, daß hier nach Einflußgrößen auf den Extinktionskoeffizienten zu suchen ist. Besonders sind primär Einflüsse des Chlorophyllgehaltes oder, als hieraus abgeleitete sekundäre Größe, des Blatt– bzw. Halm– oder Ährenalters zu nennen.

Allokationskoeffizienten

Die in Kapitel 3.1.1 beschriebene, indirekte Ableitung der Allokationskoeffizienten kann nur als erste, grobe Näherung des generellen Verlaufs der Allokationskoeffizienten über die Vegetationsperiode angesehen werden. Es zeigt sich dabei jedoch, daß hier in beiden Jahren über die Vegetationsperiode ähnliche Verläufe vorzufinden sind. Von der zeitlichen Entwicklung entsprechen die Verläufe dabei nach Einsetzen der Entwicklung eines Kompartimentes einer reziproken Exponentialfunktion.
Der Beginn der Entwicklung eines Kompartimentes ist in dem vorliegenden Modellansatz statisch formuliert. Er ergibt sich aus dem Zeitpunkt, an dem der Allokationskoeffizient größer null wird.
Dynamische Ansätze könnten hier durch den Einsatz von phänologischen Modellen erzielt werden. Solche Modelle sind in der Literatur zahlreich beschrieben worden, beispielsweise von McMaster et al. (1991), Travis und Day (1988) oder Mirschel et al. (1990). Sie basieren meist auf Ansätzen, die sogenannte 'Thermal-Unit'-Konzepte verfolgen. Dabei wird das Eintreten bestimmter Phänophasen aus Temperatursummen ('growing degree-days') oberhalb fester Grenztemperaturen bestimmt.
In Erweiterung dieser Ansätze, denen eine lineare Beziehung zwischen Temperatur und Phänophasen zugrunde liegt, beschreiben Schröder und Söndgerath (1996)

das Konzept der 'Biologischen Zeit', das, ähnlich biochemischen Reaktionen, einen nichtlinearen Zusammenhang zwischen Pflanzenentwicklung und der Temperatur beinhaltet. Trotz des Hinweises auf den Einfluß weiterer möglicher Faktoren, wie Feuchte oder Strahlung, auf die Pflanzenentwicklung berücksichtigt der obige Ansatz derzeit nur den Temperatureinfluß.
Die auf Temperatursummen aufbauenden Phänologiemodelle weisen insgesamt den Nachteil auf, daß sie keine *mechanistische* Erklärung der Ontogenese liefern können. Diesbezügliche Ansätze, wie der eher konzeptionelle von SIEVANEN ET AL. (1988), bei denen optimale Allokation bei maximalem Wachstum angenommen wird, sind bisher selten anzutreffen.
Läßt sich der Beginn der Allokation in die einzelnen Pflanzenkompartimente durch die oben genannten Phänologiemodelle modellieren, so stellt sich nach eingesetzter Allokation die Frage nach Einflußfaktoren auf die *Höhe* der Allokationskoeffizienten. Wie bei allen biochemischen Prozessen ist hier zunächst eine deutliche Temperaturabhängigkeit zu erwarten. Darüber hinaus ist ein Einfluß des N-Haushaltes auf die Allokation wahrscheinlich. Stickstoff findet als 'Substrat' Eingang in die Proteinsynthese. Diese ist jedoch nur ein Teilprozeß des übergeordneten Prozesses der Struktursubstanzsynthese, der Allokation. Die N–Verfügbarkeit muß also auch hier regulierende Wirkung zeigen.

Translokationskoeffizienten

Der im vorliegenden Modellansatz eingesetzte Translokationskoeffizient ist statisch, d.h. von keinen Einflußfaktoren abhängig. Wie Daten aus der Literatur belegen, ist der Translokationsfluß jedoch temperaturabhängig, wie dies im Modell bereits für den Respirationskoeffizienten berücksichtigt wurde.
^{14}C–Untersuchungen von WARDLAW (1974) an Weizen belegen, daß die Translokation von Assimilaten von 0.2 % min^{-1} exportiertem ^{14}C bei 5 °C auf 1 % bei 25 °C zunimmt. Die Zunahme ist über den beschriebenen Temperaturbereich leicht exponentiell.
Detaillierte Untersuchungen ergaben, daß sich die beschriebene Temperaturabhängigkeit alleinig auf das Beladen des Phloems mit Assimilaten bezieht, wohingegen der Transport von markiertem C im Phloem im Bereich von 1–50 °C temperaturunabhängig ist. Das Entladen des Phloems beispielsweise in den Ähren zeigte dann wiederum eine starke Temperaturabhängigkeit im Bereich von 5 °C bis 30 °C.
Bezieht man die von WARDLAW (1974) ermittelten Daten auf die hier eingesetzten Einheiten, so ergeben sich Translokationskoeffizienten von ca. 45 g m^{-2} d^{-1} bei 5 °C, bzw. 220 g m^{-2} d^{-1} bei 25 °C. Der im Modell eingesetzte Translokationskoeffizient von 150 g m^{-2} d^{-1} entspricht damit etwa dem von WARDLAW ermittelten Wert bei 15 °C.

Konversionskoeffizienten

Die im Modell gültigen Koeffizienten für die Konversion von Glucose in Assimilate und vice versa wurden geschätzt und sind im Modell konstant. Experimentell bestimmte Konversionskoeffizienten sind aus Literaturdaten nicht bekannt.
Die Koeffizienten wurden so geschätzt, daß sich in einfachen Modellansätzen (auf der Basis des in Abb. 2.1 dargestellten Modells) plausible Glucose– und Assimilat-

dynamiken ergaben. Zur Validation wurden dabei Daten von BERLEKAMP (1991) herangezogen.
Wie schon für die Translokation und die Allokation muß auch für die Konversion eine Temperaturabhängigkeit erwartet werden. Hierzu ist jedoch eine experimentelle Untersuchung notwendig.

5.3 Modellergebnisse

Die Güte des dargestellten Modells läßt sich im Vergleich der Modellergebnisse mit unabhängigen Meßwerten beurteilen. Entscheidend ist hier, daß die Validierung auf einer höheren Stufe der Aggregation vorgenommen wird als auf der Stufe, auf der die modellierten pflanzenphysiologischen Prozesse abgebildet sind.

Phytomassenentwicklung Der Vergleich des Gesamtmodellverhaltens, also der Phytomassenentwicklung der Einzelkompartimente Blatt, Halm, Wurzel und Ähre, mit unabhängigen Phytomassenbestimmungen zeigt sowohl für das Modelljahr 1988 als auch für das Modelljahr 1989 eine generell zufriendenstellende Übereinstimmung von Modell– und Meßwerten (siehe Kapitel 4.2.1 und 4.3.1).
Im Vergleich der beiden Modelljahre stimmen jedoch Modell– und Meßwerte des Modelljahres 1988 besser überein, als dies für das Modelljahr 1989 der Fall ist. Wie aus Abb. 4.9 hervorgeht, ist dies, zumindest teilweise, auf eine starke Streuung der gemessenen Phytomassen zurückzuführen. Aufgrund der Probenahmestrategie (7 – 15 Einzelproben aus dem gesamten Bestand) muß diese Streuung als erhöhte *räumliche Variabilität* der Phytomassen im Bestand angesehen werden. Diese kann grundsätzlich durch kleinrümige Bodenvariabilität und ungleichmäßige Bewirtschaftung (Saatdichte, Düngung, Pflanzenschutz) hervorgerufen werden. Allerdings muß bei den optimalen Bodeneigenschaften und der optimierten landwirtschaftlichen Praxis in der Hildesheimer Börde eher von einer lokalen Beeinträchtigung des Wachstums durch Extremwetterereignisse wie Starkregen und Starkwinde mit der Folge lokalen Halmbruchs ausgegangen werden.
Im Modelljahr 1988 wird zu Ende des Modellierungszeitraums vom Modell nicht ganz die gemessene Gesamtphytomasse erreicht. Dies ist durch eine vom Modell leicht unterschätzte Halm– und Ährenphytomasse bedingt. Für das Modelljahr 1989 liegt die modellierte Gesamtphytomasse dagegen leicht über dem Meßwert, was durch eine geringe Überschätzung von Halm– und Ährenphytomasse erklärt werden kann. Allerdings ist hier auch die relativ große Standardabweichung des Meßwertes sowie die starken Streuungen zwischen den Meßwerten zu berücksichtigen.
Ein ähnliches Verhältnis findet sich in der Arbeit von SMITH (1995). Bei Simulationen für einen Weizenbestand nordwestlich von Goslar für das Jahr 1988 wurde dort ebenfalls ein im geringerer Ertrag und für das Jahr 1989 ein im Modell höherer Ertrag im Vergleich zu den Meßwerten berechnet.
Die, für das Jahr 1989 durch das Modell berechneten Ährenphytomassen von 450 gC m^{-2} decken sich gut mit Daten von MCVOY ET AL. (1995), die für einen Winterweizenschlag ca. 30 km südöstlich des Untersuchungsgebietes Ährenphytomassen von 410 gC m^{-2} gemessen haben.

In beiden Modelljahren erreichten die Halmphytomassen mit Beginn der Ährenentwicklung ein Maximum. Aus den Abbildungen 4.8 und 4.16 geht hervor, daß dies mit stark einsetzenden Translokationsverlusten der oberen Halmschichten einhergeht. Hieraus läßt sich folgern, daß der Ährenzuwachs neben der Ährenphotosynthese in großem Maße durch die Bereitstellung von Assimilaten aus den Halmen erfolgt. Für die Halme bedeutet dies, daß nach Beginn der Ährenentwicklung nicht nur kein weiterer Nettozuwachs, sondern sogar, wie besonders im Modelljahr 1988 zu beobachten ist, eine *Abnahme* der Halmphytomasse stattfindet.
Diese Bedeutung der Verschiebung von Assimilaten aus Halmen für die Ährenentwicklung wird durch Daten von SPIERTZ und ELLEN (1978) gestützt, die den Anteil der Halmreservestoffe am entgültigen Ährengewicht mit 9–12 % festgestellt haben. Außerdem weisen sie darauf hin, daß 80–85 % der beobachteten Halmgewichtsreduzierung nach der Anthese durch die Verschiebung von Assimilaten in die Ähren begründet sind.

Bestandesstruktur Die vom Modell wiedergegebenen Bestandesstruktur der Halme stimmt in beiden Modelljahren gut mit unabhängigen Messungen der schichtenspezifischen Phytomassenverteilung überein (Abb. 4.3 und 4.11). Die im Vergleich zu den Meßwerten zu hohen Phytomassen bei Blättern in den unteren Bestandesschichten lassen sich darauf zurückführen, daß im Modell in seiner derzeitigen Form die Bestandesabfallproduktion nicht implementiert ist. Addiert man den gemessenen Bestandesabfall (zum Beispiel 39 gC m^{-2} am 27.5.88 bzw. 56 gC m^{-2} am 21.6.88 entsprechend Tabelle 3.2) zu den Meßwerten der Blattphytomasse, so liegen diese im Bereich der modellierten Werte.

Assimilatdynamik Die Assimilatgehalte in den Kompartimenten, als Prozent der jeweiligen Gesamtphytomasse angegeben, zeigen neben einer ausgeprägten Tagesrhythmik auch deutliche Schwankungen während der Vegetationperiode (Abb. 4.4 und 4.12).
Dies stimmt überein mit Messungen von BERLEKAMP (1991), die bei Fahnenblättern von Winterweizen tageszeitliche Schwankungen der Saccharosegehalte zwischen 6–12 % des Trockengewichtes festgestellt hat. Schwankungen mit dieser Amplitude finden sich im Modell allerdings nur zu Beginn der Vegetationsperiode. Darüber hinaus liegen die mittleren Assimilatgehalte in Blättern mit 10–15 % über den oben genannten Meßwerten.
Nach anfänglich hohen Assimilatgehalten zu Beginn der Vegetationsperiode wird in beiden Modelljahren kurz nach Einsetzen der Ährenentwicklung ein erneutes Maximum der Assimilatgehalte in allen Kompartimenten erreicht (vgl. Abb. 4.4 und 4.12). Dies deckt sich mit den schon oben erwähnten Messungen von BERLEKAMP (1991), die bei Fahnenblättern ebenfalls nach hohen Saccharosegehalten (12%) zu Beginn der Vegetationsperiode ein Maximum zu Beginn der Ährenentwicklung (9%) und ein darauf folgendes Absinken der Saccharosegehalte auf 4-6% festgestellt hat. Ähnliche Ergebnisse finden sich bei SPIERTZ und ELLEN (1978), die ein Absinken der Assimilatgehalte nach dem Ende der Anthese bis zum Ende der Ährenfüllung festgestellt haben (von 6% auf 1% bei Blättern, von 30% auf 5% bei Halmen und von 30-40% auf 5% bei Ähren).

Ausgeprägter als die tageszeitliche Dynamik der Assimilatpools ist die Dynamik der Glucosepools, da dieser direkt vom Photosynthesefluß gespeist wird. Wie in Abb. 5.1 im Laufe des 162. Kalendertages 1988 deutlich wird, führt bereits eine kurzfristig verminderte PAR – und damit eine verminderte Photosyntheseleistung – zu einem signifikanten Absinken des Glucosepools, während dies für den Assimilatpool nicht festzustellen ist. Dafür zeigt dieser eine deutliche Reaktion auf eine mittelfristig verminderte Photosyntheserate (Abb. 5.1: 159.–163. Kalendertag). Kurzfristige Änderungen der Photosyntheserate beeinflussen also im wesentlichen die Glucosepools, während sich mittel- und langfristige Änderungen vornehmlich in den Assimilatpools bemerkbar machen.

Tagesbilanzen Die unter 4.2.4 und 4.3.4 berechneten, schichtenaufgelösten Tagesbilanzen der im Modell abgebildeten Flüsse gestatten eine detaillierte Einsicht in die C-Dynamik der modellierten Pflanzenbestände.
Die Blätter sind in den einzelnen Bestandesschichten zu Beginn ihrer Entwicklung Orte starker Photosynthese- und Respirationsaktivität. Gleichzeitig ist eine starke Translokation von Assimilaten in die Halme zu beobachten und es treten hohe Allokationsraten auf. Dies deckt sich mit Daten von Rawson und Hofstra (1969), die feststellten, daß die oberen Blätter hauptsächlich den Halm und die Ähre versorgen. Mit dem Füllen weiterer Schichten im Laufe der Bestandesentwicklung nehmen Photosynthese, Respiration, Allokation und Translokation in den unteren Blattschichten ab, was auf die dort verringerte photosynthetisch aktive Strahlung aufgrund hoher Absorption in den obersten Bestandesschichten (siehe Abb. 3.18) zurückzuführen ist. Von C–Quellen werden die unteren Blätter im Laufe der Bestandesentwicklung somit immer mehr zu C–Senken, was sich in der Translokation (Nettoimport von Assimilaten aus den Halmen) und nicht zuletzt in einem negativen C–Nettofluß ausdrückt. Die Blätter der unteren Bestandesschichten können also nicht mehr zu einer positiven C–Bilanz des Bestandes beitragen und gehen in der Realität frühzeitig in den Zustand der Seneszenz über. Dieser Übergang wird in der Pflanze hormonell reguliert. Es kann vermutet werden, daß eine negative C–Bilanz über einen Zeitraum von mehreren Tagen die entsprechende Hormonausschüttung induziert. Im vorliegenden Modell ist Senescenz und die damit verbundene Bestandesabfallproduktion aufgrund unzureichender Daten derzeit nicht implementiert.
Bei den Tagesbilanzen der Halme fällt auf, daß diese im Laufe der Bestandesentwicklung, und hier besonders in den oberen Bestandesschichten, eine beachtliche Photosyntheseleistung erbringen. Dies deckt sich mit Ergebnissen von Stoy (1966) an Weizenpflanzen. Aus den meist geringen positiven Translokationsraten (gleichbedeutend mit einem Nettoimport von Assimilaten) wird deutlich, daß diese Photosyntheseleistung annähernd zum Aufbau der halmeigenen Struktursubstanz ausreichend ist. Erst mit Einsetzen der Ährenentwicklung findet in den obersten Bestandesschichten ein starker Export von Assimilaten statt. Ein Großteil dieser Assimilate wird in die Ähren exportiert, die, wie erwartet, eine enorme C-Senke darstellen. Gleichzeitig tragen die Ähren durch ihre eigene Photosynthese zum Zuwachs der Ährenphytomasse bei.

5.4 Modellsensitivität

Die Sensitivität des Modells hinsichtlich der zeitlichen Auflösung der treibenden Kräfte 'photosynthetisch aktive Strahlung' und 'Lufttemperatur' sowie der räumlichen Diskretisierung des Pflanzenbestandes wurde bereits ausführlich im Kapitel 5.1 diskutiert. Als Notwendigkeit einer hohen zeitlichen Auflösung wurde dabei die starke zeitliche Dynamik der Photosynthese sowie die Nichtlinearität der Prozesse Respiration und Photosynthese herausgestellt. Die nichtlineare Abhängigkeit der Quantenwirksamkeit der Photosynthese von der PAR impliziert außerdem die vorgenommene horizontale Differenzierung des Modellbestandes.
Hinsichtlich der Sensitivität des Modells für die Werte der einzelnen Koeffizienten wurden die in Kapitel 4.4.3 dargestellten Analysen durchgeführt. Es wurde allerdings nur die Modellsensitivität für den Translokationskoeffizienten kt sowie die Konversionskoeffzienten kk_1 und kk_2 untersucht, da diese aufgrund nicht vorliegender Daten aus einfachen Modellansätzen und Plausibilitätsannahmen geschätzt werden mußten.
Allgemein zeigen die Untersuchungen, mit Ausnahme der Entwicklung der Wurzelphytomasse, eine nur geringe Modellsensitivität auf geänderte Werte der oben genannten Koeffizienten. Verglichen mit dem Referenzlauf treten selbst bei Halbierung oder Verdoppelung der Koeffizientenwerte Änderungen der erreichten Phytomassen von nur etwa $\pm 10\%$ auf. Am geringsten sind dabei die Effekte auf die Ähren- und die Gesamtphytomasse.
Deutliche Reaktionen zeigen sich allein bei den modellierten Wurzelphytomassen. Hier führen besonders die Änderungen des Translokationskoeffizienten kt und des Koeffizienten der Konversion von Assimilaten in Glucose kk_2 zu deutlichen Effekten auf das Modellverhalten. Der starke Effekt eines veränderten kt ist dabei wahrscheinlich auf die über die gesamte Vegetationsperiode gleichbleibend geringe Allokation in den Wurzeln zurückzuführen. Da die Wurzeln somit im Gegensatz zu den anderen Pflanzenkompartimenten nur einen schwachen Attraktor für assimilierten Kohlenstoff darstellen, reagieren sie sensibel auf veränderte Translokations- und Konversionskoeffizienten.
Dagegen sind die Blätter zu Beginn der Vegetationsperiode, die Halme in deren Mitte und besonders die Ähren zu Ende der Vegetationsperiode starke Kohlenstoffsenken. Bei Ähren zeigt die Änderung von kk_2, also der Konversion von (allozierbaren und translozierbaren) Assimilaten in Glucose, den deutlichsten Effekt auf das Modellverhalten. Als weiterer Grund für die hohen Effekte auf die modellierte Wurzelphytomasse und die geringen Effekte auf die anderen Kompartimente kann die Tatsache angeführt werden, daß es sich bei den Wurzeln um das einzige nicht photosynthesetreibende Kompartiment handelt.
Die, nicht ganz erwartete, geringe Sensitivität des Modells für die oben genannten Koeffizienten darf jedoch nicht als Bedeutungslosigkeit dieser Koeffizienten für das Modellverhalten fehlinterpretiert werden. Im Gegensatz zu den hier untersuchten *statischen* Änderungen dieser Koeffizienten können *dynamische* Änderungen, wie sie beispielsweise durch Einflüsse exogener Faktoren möglich sind, zu bedeutenden Effekten beitragen. Besonders die bisher im Modell nicht implementierte Temperaturabhängigkeit von Translokation und Allokation könnte dabei als Regelgrößen für den Kohlenstoffhaushalt von Pflanzenbeständen eine bedeutende Rolle spielen und

sollte deshalb nicht außeracht gelassen werden.

5.5 Simulationsergebnisse

Im Zuge der bereits in Kapitel 1.1 angeschnittenen, derzeit viel diskutierten Problematik einer möglichen Klimaveränderung wurden die in Kapitel 4.5 beschriebenen Simulationsläufe mit Änderungen der Klimaparameter 'Lufttemperatur' und 'photosynthetisch aktive Strahlung' durchgeführt. Hierbei wurden den tatsächlichen Meßwerten lineare Änderungen dieser Parameter aufgeprägt.
Wie in Kapitel 4.5.1 beschrieben, führt eine Temperatursenkung zu einer Erhöhung der modellierten Phytomassen zu Ende des Modellierungszeitraumes. Dabei ist der Effekt auf die erreichte Ährenphytomasse mit 3–4% Zunahme im Vergleich zum Referenzlauf besonders stark.
Von allgemein größerem Interesse sind die Auswirkungen einer Temperaturerhöhung auf die Phytomassenentwicklung, da bei einer Verdopplung des atmosphärischen CO_2–Gehaltes mit einer globalen Temperaturerhöhung der bodennahen Atmosphäre von 1.5–5°C gerechnet wird (Wilson und Mitchell, 1987; Mitchell et al., 1989; Dickinson, 1987). Regionale Temperaturänderungen können nach Schneider (1992) allerdings im Bereich von −3 bis +10 °C liegen.
Die Simulationsergebnisse bei linearen Temperaturerhöhungen um 1 bis 5 °C, wie sie in den Tabellen 4.7 und 4.8 dargestellt sind, zeigen deutliche Abnahmen der zu Ende der Vegetationsperiode erreichten Gesamtphytomassen. Bei einer Temperaturerhöhung um 5 °C sind die Gesamtphytomassen mit 12 % im Modelljahr 1988 und 11% im Jahr 1989 etwa gleichstark im Vergleich zum Referenzlauf verringert. Diese Simulationsergebnisse decken sich mit Laborexperimenten an Winterweizen von Mitchell et al. (1993), die bei einer Temperaturerhöhung um 4 °C zu Ende der Vegetationsperiode eine Reduzierung der Gesamtphytomasse um ca. 11 % festgestellt haben.
Die Halmphytomassen reagieren in beiden Modelljahren am geringsten auf die simulierte Temperaturerhöhung, während für Blätter eine Reduzierung der Phytomasse von 5% bzw. 7% bei einer Temperaturerhöhung um 5 °C errechnet wurde.
Am stärksten wirken sich die simulierten Temperaturerhöhungen jedoch auf die erreichte Ährenphytomasse aus. Schon eine Erhöhung um 1 °C führt zu einer Reduzierung der Ährenphytomasse um 5% (1988) bzw. 3.8 % (1989) im Vergleich zum Referenzlauf. Bei einer Erhöhung um 5 °C werden nur noch 80% (1988) bzw. 79% (1989) der Vergleichswerte erzielt. Im Mittel ergibt sich pro Grad Temperaturerhöhung also eine Reduzierung der Ährenphytomasse um 4–4.3 %.
Diese Ergebnisse decken sich sehr gut mit Untersuchungen von Monteith (1981). Statistische Langzeitanalysen der Weizenerträge in England in dem Zeitraum von 1941–1970 und der korrespondierenden Wetterdaten in den Monaten Mai, Juni und Juli ergaben hier eine Reduzierung der Erträge um 5% bei einer Temperaturerhöhung um 1°C. Zeitreihenanalysen von Winterroggenerträgen in den Jahren 1901–1980 in Südostdeutschland (Chmielewski, 1992) ergaben ebenfalls eine Ertragsminderung bei erhöhten Temperaturen. In Jahren mit mittleren und hohen Erträgen sank bei um 1°C erhöhten Temperaturen der Ertrag in den Monaten Mai/Juni im Mittel um 7.6 % im Vergleich zu den mittleren Erträgen. Waggoner

(1983) ermittelte mit einem Regressionsansatz für Sommerweizen in North Dakota bei einer Temperaturerhöhung von 1°C und um 10% reduzierten Niederschlägen eine Ertragsabnahme von 12%, wobei allerdings bereits eine Ertragszunahme von 5% aufgrund direkter CO_2-Effekte berücksichtigt ist.
Sensitivitätsvergleiche von 5 Weizenertragsmodellen (SOILN, SIRIUS, NWHEAT, CERES und ARCWHEAT2) von WOLF ET AL. (1996) ergaben Ertragsänderungen von im Mittel -50 g TG m^{-2} pro °C, was einem bei einem C-Gehalt von 44% Werten von -22 gC m^{-2} $°C^{-1}$ entspricht. Dies deckt sich sehr gut mit den hier erzielten Simulationsergebnissen, die -20.5 gC m^{-2} $°C^{-1}$ (1988) bzw. -18 gC m^{-2} $°C^{-1}$ ergaben.
Eine Senkung des Ährenertrages bei ansteigender Temperatur konnte auch von THORNE ET AL. (1968) in Laborexperimenten an Sommerweizen festgestellt werden.

Tabelle 5.2: Ernteindices (Verhältnis der Ähren- zur Gesamtphytomasse) zu Ende der Modellierungszeiträume für die Simulationsläufe mit linearen Temperaturänderungen.

Szenario	1988	1989
-1 °C	0.43	0.50
Referenz	0.42	0.48
$+1$ °C	0.41	0.47
$+5$ °C	0.38	0.42

ELLIS ET AL. (1990) konnten bei Sojabohnen mit steigender Temperatur eine signifikante Abnahme des Ernteindexes, also des Verhältnisses von Samen- zu Gesamtphytomasse, zur Reifezeit feststellen. Bei einer Zunahme der Mitteltemperatur von 22 auf 28 °C verminderte sich der Ernteindex dabei von etwa 0.45 auf 0.25. Auch die hier durchgeführten Simulationsläufe führten zu reduzierten Ernteindices bei linearen Temperaturerhöhungen (siehe Tabelle 5.2).
Die Prognosen veränderter Strahlungsverhältnisse unter dem Szenario einer Verdopplung des atmosphärischen CO_2-Gehaltes sind heute noch sehr unsicher. Nach SCHNEIDER (1992) werden allgemein globale Änderungen der direkten Sonnenstrahlung im Bereich von -10 bis $+10$ % sowie regionale Änderungen zwischen -30 und $+30$ % erwartet, die dabei saisonal verschieden sein könnten. Wie die in den Tabellen 4.9 und 4.10 dargestellten Simulationsergebnisse bei einer linearen Änderung der photosynthetisch aktiven Strahlung im Vergleich zum Referenzszenario zeigen, ist ein deutlicher Effekt auf die zu Ende der Vegetationsperiode erreichten Phytomassen zu beobachten. Besonders stark ist dabei der Effekt auf die Ährenphytomasse. Nichtlineare, also saisonal unterschiedliche PAR-Änderungen des Referenzszenarios lassen noch größere Auswirkungen vermuten, falls diese in besonders stoffwechselaktive Phasen, beispielsweise der Ährenfüllung, fallen.
Es muß an dieser Stelle betont werden, daß die hier vorgestellten Simulationsergebnisse nur als erstes Indiz des möglichen Einflusses eines veränderten Klimas auf den Kohlenstoffhaushalt betrachtet werden sollten. Sie basieren letztlich nur auf dem Einfluß von Temperatur und Strahlung auf die wichtigsten pflanzenphysiologischen Prozesse. Für verläßliche Aussagen fehlt hier jedoch die Berücksichtigung des

Wasser- und Nährstoffhaushaltes sowie der Phänologie, die als zukünftige Erweiterungen des Modellansatzes unter Kapitel 6 beschrieben sind.
Insbesondere die Einflüsse der Temperatur auf die phänologische Entwicklung und die Dauer der Vegetationsperiode sind dabei von Bedeutung. Modellrechnungen mit einem einfachen Produktivitätsmodell unter dem Szenario eines verdoppelten CO_2-Gehaltes der Atmosphäre ergaben zum Beispiel eine Verlängerung der Wachstumsperiode in hohen Breiten um über 20 % mit einem gleichzeitigen Anstieg der Produktivität von Winterweizenbeständen (LEEMANS und SOLOMON, 1993). Untersuchungen von PITOVRANOV ET AL. (1988) hinsichtlich der Sommerweizenerträge im nördlichen, europäischen Teil der ehemaligen UdSSR und damit der Grenze des Sommerweizenanbaus weisen auf eine Erhöhung der Ernterträge um 3 % bei einer Temperaturerhöhung von 1 °C hin. KETTUNEN ET AL. (1988) beschreiben Steigerungen des Gersteertrages von 3-5 % pro °C. In hohen Breiten, und damit an der Grenze des Getreideanbaues, scheint damit die Verlängerung der Vegetationsperiode in Folge einer Temperaturerhöhung die physiologischen Effekte (z.B. die Erhöhung der Dunkelrespiration) zu übertreffen.
Untersuchungen in gemäßigten Breiten (s.o.) zeigen dagegen Ertragsverluste als Folge einer Temperaturerhöhung. Wenn auch PARRY (1992) hier auf die Folgen einer möglichen Verkürzung der Vegetationsperiode hinweist, so lassen die oben genannten Laboruntersuchungen doch einen wesentlichen Einfluß physiologischer Effekte, und hier besonders einer erhöhten Dunkelrespiration, vermuten.
Im vorliegenden Modellansatz, ebenso wie bei den bisher zitierten Arbeiten, sind direkte CO_2-Effekte unter dem Szenario eines erhöhten atmosphärischen CO_2-Gehaltes bisher nicht berücksichtigt. Der direkte CO_2-Düngeeffekt kann über eine Steigerung der Photosyntheseraten, vor allem bei C_3-Pflanzen, zu einer Steigerung des Pflanzenertrages führen. Einen Überblick über die zahlreichen Arbeiten hierzu findet sich bei CURE und ACOCK (1986). Erwähnt sei hier nur die Arbeit von ROGERS ET AL. (1983), die in Feldexperimenten an Winterweizen bei 555 ppmV CO_2 Steigerungen der Nettophotosyntheseraten von 17 % im Vergleich zur Kontrolle mit 330 ppmV CO_2 fanden.
Demgegenüber sind jedoch auch Effekte beschrieben, die unter erhöhtem CO_2-Gehalt zu einer Zunahme der Photosyntheseprodukte und damit verbunden zu einer Hemmung der Photosynthesekapazität führen (MAUNEY ET AL., 1979 und SASEK ET AL., 1985). Somit scheint der größte positive CO_2-Effekt aufzutreten, wenn die CO_2-Senkenkapazität, z.B. durch vermehrte Bildung reproduktive Organe, gesteigert werden kann.
Schlußendlich bleibt jedoch die Frage, ob und inwieweit direkte CO_2-Düngeffekte unter dem Szenario einer Verdoppelung des atmosphärischen CO_2-Gehaltes indirekte Temperatureffekte, wie sie oben beschrieben wurden, kompensieren können.
Modellrechungen auf globalem Maßstab unter Berücksichtigung eines direkten CO_2-Effektes auf das Weizenwachstum sind bei ROSENZWEIG ET AL. (1993) und bei ROSENZWEIG und PARRY (1994) beschrieben. Der Arbeit basiert auf Berechnungen mit dem Modell CERES-Wheat (GODWIN ET AL., 1989) an 112 verschiedenen Standorten der Erde. Ein direkter CO_2-Effekt auf den Ertrag von Winterweizen wurde durch eine direkte Ertragserhöhung um 22 % berücksichtigt. Grundlage dieses globalen Ansatzes sind die Ergebnisse von Simulationen mit drei verschiedenen allgemeinen Zirkulationsmodellen (GCM's) für das Szenario einer Erhöhung des at-

mosphärischen CO_2-Gehaltes auf 555 ppmV als Erwartungswert für das Jahr 2060. Unberücksichtigt bleiben jedoch wichtige Klimaelemente wie Strahlung, Feuchte und Wind (ROSENBERG, 1992). Die Unsicherheiten dieser Klimamodelle für das Szenario einer Verdopplung des atmosphärischen CO_2-Gehaltes zeigen sich in den berechneten mittleren globalen Temperaturerhöhungen von 4.0–5.2 °C und den mittleren globalen Änderungen des Niederschlages von +8 bis +15%.
Ohne Berücksichtigung direkter CO_2-Effekte haben die Modellrechnungen mit den verschiedenen GCM's globale Ertragsänderungen für Weizen von −33% bis −16% zur Folge. Dabei ist bemerkenswert, daß sich für alle untersuchten Länder stets Ertragseinbußen ergeben. Die Berücksichtigung direkter CO_2-Effekte führt zu globalen Ertragsänderungen von −13% bis +11%. Während sich die Prognosen globaler Ertragsänderungen also beträchtlich unterscheiden, stimmen alle Simulationsläufe jedoch darin überein, daß Ertragsminderungen vorrangig und am stärksten in den gemäßigten Breiten zu erwarten sind, während in den mittleren und hohen Breiten bei Berücksichtigung direkter CO_2-Effekte sogar Ertragszunahmen berechnet werden. So werden z.B. für Frankreich Ertragsänderungen von −28% bis −12% (ohne CO_2-Düngeeffekt) bzw. −15% bis +4% (mit CO_2-Düngeeffekt) prognostiziert. Demgegenüber ergeben die Modellrechnungen für Indien Ertragsänderungen von -56% bis -32% (ohne CO_2-Düngeeffekt) und -33% bis +3% (mit CO_2-Düngeeffekt).
Bei allen bisher erwähnten Simulationsergebnissen blieb eine Adaptation der Landwirtschaft an ein verändertes Klima bisher unberücksichtigt. Eine Anpassung der landwirtschaftlichen Praxis an ein verändertes Klima ist jedoch mit hoher Wahrscheinlichkeit in dem Maße zu erwarten, wie es die jeweiligen agrartechnologischen, methodischen und vor allem finanziellen Möglichkeiten zulassen.
Als wichtigste Maßnahme einer solchen Adaptation ist zunächst eine angepaßte Sortenwahl zu nennen. Weizen wird heute in den unterschiedlichsten Klimaten mit daran adaptierten Sorten angebaut. Der Einsatz anderer, an das veränderte Klima angepasster Sorten könnte erheblich zu einer Minderung möglicher Ertragseinbußen beitragen. Darüberhinaus sind Änderungen der landwirtschaftlichen Praxis, wie z.B. Verschiebung der Aussaat- und Pflanzzeitpunkte, Bewässerung und vermehrte Düngung denkbar.
In den oben genannten Arbeiten von ROSENZWEIG ET AL. (1993) und ROSENZWEIG und PARRY (1994) wurden mögliche Effekte veränderter landwirtschaftlicher Praxis auf die Getreideproduktion in die Modellierung aufgenommen und zwei Adaptationsszenarien formuliert. Das erste umfaßt eine angepaßte Sortenwahl, die Verschiebung bisheriger Pflanzzeitpunkte um bis zu einen Monat und eine intensivierte Bewässerung für bereits bewässerte Kulturen. Die genannten Adaptationsmaßnahmen führten, global gesehen, zu einer Abschwächung der erwarteten Ertragseinbußen. Genauer betrachtet ergab sich diese jedoch vor allem durch die starke Steigerung der Erträge in den entwickelten Ländern, während in den Entwicklungsländern gleichzeitig nur geringe Ertragssteigerungen prognostiziert werden.
Ein zweites Szenario mit weitreichenderen Adaptationsmaßnahmen umfaßt die Züchtung neuer Sorten, den verstärkten Düngereinsatz, das Verschieben bisheriger Pflanzzeitpunkte um mehr als einen Monat sowie die Installation neuer Bewässerungsanlagen. Als Folge ergeben die Simulationsrechnungen je nach gewähltem Klimamodell eine globale Ertragsänderung von −3% bis +1%, wobei die Ertragsänderungen für die Entwicklungsländer mit −5% bis −78% und diejenigen für die entwickelten Länder

mit +1% bis +11% angegeben werden.
Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß durch eine Anpassung der landwirtschaftlichen Praxis den möglichen negativen Folgen einer Klimaveränderung entgegengewirkt werden kann. Ungünstigerweise ist diese Anpassung jedoch besonders in den Entwicklungsländern vonnöten, denen jedoch wahrscheinlich die nicht unerheblichen finanziellen Mittel für deren Durchführung fehlen dürften. Ob das durch Ertragseinbußen entstehende Nahrungsdefizit durch gesteigerte Nahrungsmittelimporte aufgefangen werden kann, muß aufgrund der Finanzlage angezweifelt werden. Die großen Unsicherheiten der Klimamodelle, und hier vor allem die möglichen regionalen Unterschiede der erwarteten Klimaveränderung, sowie die Frage, ob und inwieweit direkte CO_2-Düngeeffekte wirken können, in Verbindung mit den Unsicherheiten in der Vorhersage der möglichen Entwicklung und Anpassung der landwirtschaftlichen Praxis lassen derzeit noch keine gesicherten Aussagen über die Folgen einer Klimaveränderung auf die globalen Weizenerträge zu. Aus diesem Grund dürfen die oben genannten Prognosen nur als erste Trendaussagen angesehen werden und bedürfen weiterer, intensiver Forschungsarbeit.

Kapitel 6

Schlußfolgerungen und Ausblick

Die Instrumente der Systemökologie, insbesondere die Methoden der Modellierung, bieten heute die Möglichkeit, komplexe ökologische Systeme mathematisch zu formulieren und damit quantitative Aussagen über das Systemverhalten zu treffen.
Der Definition des Modellierungszieles ist zu Beginn der Modellbildung prioritäre Bedeutung beizumessen. Sind robuste Prognosemöglichkeiten bei geringem wissenschaftlichen Aufwand das vorrangige Ziel des Modells, so werden in der Regel empirische Ansätze gewählt werden. Diese besitzen den Vorteil, auch ohne detailliertes Wissen über Systemzusammenhänge zu realistischen Modellaussagen auf der gewünschten Maßstabsebene gelangen zu können. Allerdings sind Gültigkeitsbeschränkungen hinsichtlich der zugrundeliegenden Datenbasis und bei der Extrapolation zu beachten.
Dynamische, mechanistische Prozeßmodelle, wie das hier vorgestellte Modell für den Kohlenstoffhaushalt von Winterweizenbeständen, eigenen sich für ein anderes Modellierungsziel. Wie in dieser Arbeit gezeigt wurde, stellen sie ein *Instrument* dar, um den vorhandenen Kenntnissstand der beteiligten Prozesse zu überprüfen und das *Zusammenwirken* dieser Prozesse quantitativ zu formulieren. Aus dem Modellverhalten und den Modellergebnissen läßt sich dann ableiten, inwieweit das vorliegende Wissen und die existierenden Hypothesen über Ursache-Wirkungs-Zusammenhänge zur Beschreibung der Realität ausreichend sind.
Wie hilfreich ein solches Modell als Instrument bei der Analyse der Wirkungszusammenhänge ist, zeigte sich in dieser Arbeit exemplarisch bei der Abbildung des Prozesses der Dunkelrespiration. Auf der Basis der einfachen Hypothese einer alleinigen Temperaturabhängigkeit konnte kein zufriedenstellendes Modellverhalten erzielt werden. Selbst bei günstigster Parameterwahl unterschritten die vom Modell berechneten Phytomassen stets die tatsächlich gemessenen Werte. Dies führte zur Suche nach weiteren Einflußgrößen auf die Dunkelrespiration, die in Form des Glucosegehaltes schließlich experimentell nachgewiesen wurde und zu einer geänderten Modellstruktur mit letztlich befriedigendem Modellverhalten führte.
Die Sensitivität des Modells für nicht hinreichende Hypothesen zu den Ursache-Wirkungs-Beziehungen steigt dabei offenbar mit dem Grad nichtlinearer Zusammenhänge in Verbindung mit der Dynamik der beteiligten Prozesse. Sind bei den

modellierten Prozessen nichtlineare Phänomene, z.B. bei dem Einfluß treibender Kräfte, zu berücksichtigen, so spielt die zeitliche und räumliche Auflösung des Modelles eine besondere Rolle. Sie sollte stets in der Größenordnung liegen, in der die beteiligten Prozesse zeitliche und räumliche Veränderungen zeigen. Für ein *dynamisches, mechanistisches* Modell des Kohlenstoffhaushaltes, das den Prozeß 'Photosynthese' in der beschriebenen Form abbildet, muß, wie gezeigt werden konnte, eine minimale zeitliche Auflösung von einer Stunde eingehalten werden, um ein zufriedenstellendes Modellverhalten zu erzielen.
Die vorgestellten Modellergebnisse, insbesondere der Simulationen unter verändertem Klima, sollten in ihrer quantitativen Aussagen nicht überschätzt werden. Zwar decken sich die Ergebnisse gut mit Labormessungen und statistischen Auswertungen von Langzeituntersuchungen (siehe Kap. 5.5), jedoch sind im vorliegenden Modell wichtige Prozesse, beispielsweise des Wasser- und Nährstoffhaushaltes sowie der Bestandesentwicklung nicht berücksichtigt.
Dies führt direkt zu den wichtigen zukünftigen Arbeiten, die sich als Ergebnis dieser Arbeit ergeben:

- Das vorliegende Modell sollte um einen mechanistischen Ansatz für die Quantenwirksamkeit der Photosynthese, wie unter Kapitel 5.2 beschrieben, erweitert werden. Damit wird das Modell sensitiv für den atmosphärischen CO_2-Gehalt. Gleichzeitig wird über die dann berücksichtigten Stomatawiderstände eine direkte Kopplung mit einem Wasserhaushaltsmodell möglich.

- Durch die Parametrisierung für andere Pflanzenarten sollte die direkte Übertragbarkeit des Modells auf andere Getreidearten untersucht werden. Die Übertragbarkeit auf strukturell verschiedene Pflanzenbestände mit anderen zu berücksichtigenden Kompartimenten sollte exemplarisch durch Änderung der Modellstruktur und anschließende Parametrisierung verifiziert werden.

- Analog zum vorgestellten Kohlenstoffhaushaltsmodell sollten strukturähnliche Modelle des Wasser- und Nährstoffhaushaltes entwickelt werden. Eine Kopplung dieser Teilmodelle ist über ausgewählte Prozesse und Koeffizienten möglich. So ist zum Beispiel der Prozeß Gasaustausch mit dem Koeffizenten Stomatawiderstand sowohl am Kohlenstoff- als auch am Wasserhaushalt beteiligt. Über die Allokation sind Nährstoff- und Kohlenstoffhaushalt gekoppelt.

- Dringender Forschungsbedarf besteht im besonderen bei der Klärung des Prozesses der Allokation. Neben der Aufklärung der beteiligten Einflußparameter dieses Prozesses und der Realisierung von Entwicklungsstadien über die zeitliche Änderung der Allokation ist insbesondere auch die Regulation dieses Prozesses klärungsbedürftig.

Die hier aufgeführten, zukünftigen Arbeiten orientieren sich weitgehend an dem vorgestellten Modellansatz, der sich für die Beschreibung des Wachstums homogener Pflanzenbestände als geeignet erwiesen hat. Für weitergehende Fragestellungen, etwa der intra- oder interspezifischen Konkurrenz um Lichtgenuß, ist ein eindimensionaler Ansatz jedoch nicht hinreichend. Modellansätze, die auf gekoppelten partiellen Differentialgleichungen beruhen, können hier zwar zu dreidimensionalen Modellen führen, vernachlässigen aber in der Regel die Morphologie und Morphogenetik der Pflanzen. Um diese berücksichtigen zu können ist vielmehr der Ansatz von LINDENMAYER (1990) sehr vielversprechend, der formale Grammatiken (L-Systeme) benutzt. Ein solches Modell, gekoppelt mit Modellen des Kohlenstoff-, Nährstoff- und Wasserhaushaltes und mit objektorientierten Methoden implementiert, würde zu einer Beschreibung von Einzelpflanzen und heterogenen Pflanzenbeständen führen, bei dem Objekte (z.B. Blätter, Zweige oder Wurzeln) sowohl als morphologische, als auch als physiologische Einheiten modellierbar wären. Bisher, und vermutlich auch noch in naher Zukunft, scheitert ein derartiger Ansatz jedoch sowohl an den Parametrisierungsschwierigkeiten als auch an der derzeit verfügbaren Rechnerleistung.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit stellt ein mechanistisches, dynamisches Modell zur Beschreibung des Kohlenstoffhaushaltes von homogenen Pflanzenbeständen vor. Das Modell wurde für Bestände von Winterweizen (*Triticum aestivum* L. cv. Kanzler) parameterisiert.
Das Modell differenziert die Pflanzenkompartimente Wurzeln, Blätter, Halme, Ähren und Endosperm. Innerhalb dieser Kompartimente werden die Pools Struktursubstanz, Glucose sowie andere Assimilate in Form von Disacchariden unterschieden. Im Modell wird der Pflanzenbestand eindimensional in bis zu elf Bestandesschichten diskretisiert. An relevanten Prozessen werden Photosynthese, Dunkelrespiration, Translokation von Assimilaten, Allokation sowie Konversion von Glucose in Assimilate berücksichtigt. Die typische zeitliche Auflösung des Modells beträgt 15 Minuten. Das Modell ist als System gekoppelter, zum Teil nichtlinearer gewöhnlicher Differentialgleichungen implementiert.
Neuartig gegenüber bestehenden Modellansätzen ist vor allem die konsequente, nach Pflanzenorganen und Kohlenstoffpools funktionsorientiert vorgenommene Kompartimentierung sowie die Abbildung aller relevanten Prozesse einschließlich der Translokation und Allokation.
Aus dem Modellkonzept konnten Bedingungen abgeleitet werden, unter denen sich ein Teil der Modellparameter experimentell bestimmen lassen. Hierzu wurden ökophysiologische in-vivo-Messungen an einzelnen Pflanzenorganen von Winterweizen durchgeführt. Die Ergebnisse der Experimente veranlaßten Änderungen der Modellstruktur, sodaß das Modell als quantifizierbare Arbeitshypothese des Zusammenwirkens der beteiligten Modellprozesse diente.
Die Modellergebnisse wurden mit unabhängigen Messungen der Phytomassenentwicklung validiert. Für zwei unterschiedliche Vegetationsperioden konnte dabei eine gute Übereinstimmung zwischen Modell und unabhängigen Meßwerten nachgewiesen werden. Durch die hohe zeitliche Auflösung des Modells konnten detaillierte Einblicke in die Kohlenstoffdynamik des Pflanzenbestandes erzielt werden. Die dabei gewonnenen Erkenntnisse decken sich mit publizierten Experimentergebnissen.
Das Modell wurde eingesetzt, um den Einfluß veränderter Klimavariablen auf das Wachstum und den Ertrag von Winterweizen (cv. Kanzler) zu simulieren. Im Vergleich zum Referenzszenario wurde für eine Erhöhung der Lufttemperatur um 2 °C zu Ende der Vegetationsperiode eine Reduzierung der Gesamtphytomasse um 5-6% und des Ährenertrages um 8 % berechnet.

Literaturverzeichnis

Ågren, G.I., Bosatta, E. (1990): Theory and model or art and technology in ecology. Ecological Modelling, 50, 213–220.

Andrew, S.P.S. (1987): A mathematical model of plant growth with particular reference to winter wheat. Fertilizer Research, 11, 245–266.

Azcón–Bieto, J., Osmond, C.B. (1983): Relationship between photosynthesis and respiration. The effect of carbohydrate status on the rate of CO_2–production by respiration in darkend and illuminated wheat leaves. Plant Physiol., 71, 574–581.

Berlekamp, J., Schürmann, A., Esser, G. (1991a): Zur Regulation des Respirationsflusses bei Weizen. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band 20/2, 777–785.

Berlekamp, J, Esser, G., Lohmann, M. (1991b): Experimentbericht für das Vorhaben LOF 37/87 und 9/85, Klimarelevante Vegetationsparameter. In: Hoppman, U., Roth, R. (Hrsg.): Experimentbericht zu den Feldexperimenten Hibe '88 und Hibe '89. Berichte des Inst. f. Metereologie u. Klimatologie der Universität Hannover, Band B2, 238–256.

Berlekamp, U. (1991): Untersuchungen zur Assimilatdynamik bei Winterweizen (*Triticum aestivum* L.). Diplomarbeit am Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Osnabrück (unveröffentlicht).

Blombäck, K., Stähli, M., Eckersten, H. (1995): Simulation of water and nitrogen flows and plant growth for a winter wheat stand in central Germany. Ecological Modelling, 81, 157–167.

Caldwell, M.M., Meister, H.P., Tenhunen J.D., Lange O.L. (1986), Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in a Portuguese macchia: measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. Trees 1, 25–41.

Campbell, G.S (1981): Fundamentals of radiation and temperature relations. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.): Physiological plant ecology I. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 11-41.

Canny, M.J. (1971): Translocation: mechanisms and kinetics. A. Rev. Pl. Physiol. 22, 237–260.

Canny, M.J. (1973), Phloem translocation. University Press, Cambridge.

Capellos, C., Bielski, B.H.J. (1972): Kinetic systems. Wiley Interscience, New York·London·Sydney·Toronto.

CASWELL, H. (1988): Theory and models in ecology: A different perspective. Ecological Modelling, 43, 33–44.

CHARTIER, P. (1970): A model of CO_2 assimilation in the leaf. In: SETLIK, I. (Ed.): Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Pudoc, Wageningen, 307–315.

CHMIELEWSKI, F.-M. (1992): Impact of climate changes on crop yields of winter rye in Halle (southeastern Germany), 1901 to 1980. Climate Research, 2, 23–33.

CURE, J.D., ACOCK, B. (1986): Crop responses to carbon dioxide doubling: A literature survey. Agricultural and Forest Meteorology, 38, 127–145.

DAINTY, J. (1960): Electrical analogues in biology. In: BEATMAN, J.W.L.: Models and analogues in biology. Symposia of the Society for Experimental Biology, 14, Cambridge University Press, Cambridge.

DICKINSON, R.E. (1986): The climate system and modelling for future climate. In: BOLIN, B., DÖÖS, B.R., JÄGER, J., WARRICK, R.A. (Eds.): The greenhouse effect, climate change, and ecosystems. SCOPE 29, John Wiley & Sons, Chichester·New York·Brisbane·Toronto·Singapore.

DIEPEN, C.A., WOLF, J., VAN KEULEN, H., RAPPHOLDT, C. (1989): WOFOST: a simulation model of crop production. Soil Use And Management, Vol. 5(1), 16–24.

ELLIS, R.H., HADLEY, P., ROBERTS, E.H., SUMMERFIELD, R.J. (1990): Quantitative relations between temperature and crop development and growth. In: JACKSON, M.T., FORD-LLOYD, B.V., PARRY, M.L. (Eds.), Climatic change and plant genetic resources. Belhaven Press, London, 85–115.

ESSER, G., ASELMANN, I., LIETH, H. (1982): Modelling the carbon reservoir in the system compartment "litter". Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg, SOPE/UNEP Sonderband Heft 52, 39–58.

ESSER, G. (1987): Sensitivity of global carbon pools and fluxes to human and potential climatic impacts. Tellus, 39B, 245–260.

ESSER, G. (1987): Ökologisches Praktikum. Eine Einführung in die ökologische Arbeitsweise. Universität Osnabrück (unveröffentlicht).

ESSER, G. (1989): Untersuchungen zum Stoffhaushalt landwirtschaftlicher Intensivkulturen im Rahmen des interdisziplinären Experimentes Lotrex 10E / Hibe 88. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, 18, 531–536.

FARQUHAR, G.D., VON CAEMMERER, S., BERRY, J.A. (1980): A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. Planta, 149, 78–90.

FARSHI, A.A., FEYEN, J., BELMANS, C., DE WIJNGAERT, K. (1987): Modelling of yield of winter wheat as a function of soil water availability. Agricultural Water Management, 12, 323–339.

GATES, D.M. (1980): Biophysical ecology. Springer–Verlag, New York·Heidelberg·Berlin.

GENT, M.P.N., ENOCH, H.Z. (1983): Temperature dependence of vegetative growth and dark respiration: A Mathematical Model. Plant Physiol., 71, 562–567.

Gijzen, H., Goudriaan, J. (1989): A flexible and explanatory model of light distribution and photosynthesis in row crops. Agricultural and Forest Meteorology, 48, 1–40.

Godwin, D.C., Ritchie, J.T., Singh, U., Hunt, L. (1989): A user's guide to CERES Wheat—V2.10. International Fertiliser Development Center, Muscle Shoals, Alabama.

Hall, A.E. (1979): A model of leaf photosynthesis and respiration for predicting carbon dioxide assimilation in different environments. Oecologia (Berl.), 143, 289–316.

Hansen, G.K., Svendsen, H. (1986): A model of assimilate partitioning and utilization in shoots and roots in the vegetative stage of *Lolium multiflorum*. Acta Agric. Scand., 36, 286–300.

Hesketh, J.D., Jones, J.W. (1980): Integrating traditional growth analysis techniques with recent modelling of carbon and nitrogen metabolism. In: Hesketh, J.D., Jones, J.W. (ed.): Predicting photosynthesis for ecosystem models. Vol I. CRC Press, Boca Raton, 41–92.

Houghton, J.T., Jenkins, G.J., Ephraums, J.J. (eds.) (1990): Climate Change: The IPCC scientific assessment. Cambridge University Press, Cambridge.

Houghton, J.T., Callander, B.A., Varney, S.K. (eds.) (1992): Climate Change 1992: The supplementary report to the IPCC scientific assessment. Cambridge University Press/WMO/UNEP, Cambridge.

Houghton, J.T., Meiro Filho, L.G., Callander, B.A., Harris, N., Kattenberg, A., Maskell, K. (eds.) (1996): Climate Change 1995: The science of the climate change. Contribution of Working Group I to the second assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.

Kuchar, L. (1989): The Exponential Polynomial Model (EPM) of yield forecasting for spring wheat based on meteorological factors and phenophase. Agricultural and Forest Meteorology, 46, 339–348.

Kettunen, L., Mukula, J., Pohjonen, V., Rantanen, O., Varjo, U. (1988): The effects of climatic variations on agriculture in Finland. In: Parry, M.L., Carter, T.R., Konijn, N.T. (Eds.): The impact of climatic variations an agriculture, Vol 1, Assessments in cool temperature and cold regions. Kluwer, Dordrecht, 511–614.

Kuijper, J. (1910): Über den Einfluß der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Rec. Trav. bot. néerl., 7, 130–240.

Leemans, R., Solomon, A.M. (1993): Modeling the potential change in yield and distribution of the earth's crops under a warmer climate. Climate Research, 3, 79–96.

Liebig, J. von (1840): Organic chemistry and its applications to agriculture and physiology. Taylor und Walton, London.

Lieth, H. (1972): Modelling the primary productivity of the world. Indian Forester, 98 (6), 327–331.

Lieth, J.H., Reynolds, J.F. (1988): A plant growth model for controlled-environment conditions incorporating canopy structure and development: Application to Snap Bean. Photosynthetica, 22 (2), 190–204.

Lim, J.T., Raper, C.D., Gold, H.J., Wilkerson, G.G. (1989): Incorporation of measured photosythetic rate in a mathematical model for calculation of non–structural saccharide concentration. Photosynthetica, 23 (4), 543–559.

Lindenmayer, A., Prusinkiewicz, P. (1990): The algorithmic beauty of plants. Springer–Verlag, New York·Heidelberg·Berlin.

Lüdeke, M.K.B., Badeck, F.-W., Otto, R.D., Häger, C., Dönges, S., Kindermann, J., Würth, G., Lang, T., Jäkel, U., Klaudius, A., Ramge, P., Habermehl, S., Kohlmaier, G.H. (1994): The Franfurt Biosphere Model: a global process-oriented model of seasonal and long-term CO_2 exchange between terrestial ecosystems and the atmosphere. I. Model description and illustrative results for cold deciduous and boreal forests. Climate Research, 4, 143–166.

Matthäus, E., Mirschel, W., Kretschmer, H., Künkel, K., Klank, I. (1986): The winter wheat crop model TRITSIM of the agroecosystem AGROSIM-W. Tag.-Ber., Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR, Berlin, 242, 43–74.

Mauney, J.R., Guinn, G., Fry, K.E., Hesketh, J.D. (1979): Correlation of photosynthetic carbon dioxide uptake and carbohydrate accumulation in cotton, soybean, sunflower and sorghum. Photosynthetica, 13(3), 260–266.

McMaster, G.S., Klepper, B., Rickman, R.W., Wilhelm, W.W., Willis, W.O. (1991): Simulation of shoot vegetative development and growth of unstressed winter wheat. Ecological Modelling, 53, 189–204.

McVoy, C.W., Kersebaum, K.C., Arning, M., Kleeberg, P., Othmer, H., Schröder, U. (1995): A data set from North Germany for the validation of agroecosystem models: documentation and evaluation. Ecological Modelling, 81, 265–300.

Melcher, D. (1991): Zur Quantenwirksamkeit der Photosynthese bei Zuckerrüben (*Beta vulgaris* L.). Diplomarbeit am Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Osnabrück (unveröffentlicht).

Mirschel, W., Kretschmer, H., Matthäus, E. (1990): Dynamisches Modell zur Abschätzung der Ontogenese von Winterweizen unter Berücksichtigung des Wasser- und Stickstoffversorgungszustandes. Arch. Acker- und Pflanzenbau Bodenkd., Berlin, 34 (10), 691-699.

Mitchell, J.F.B., Senior, C.A., Ingram, W.J. (1989): CO_2 and climate: a missing feedback? Nature, 341, 132.

Mitchell, R.A.C., Lawlor, D.W., Porter, J.R. (1993): Interaction of CO_2 and temperature in the growth and yield of winter wheat: test of ARCWHEAT model. Vegetatio, 104/105, 460-461.

Moldau, H., Karolin, A. (1977): Effect of the reserve pool on the relationship between respiration and photosynthesis. Photosynthetica, 11, 38, 1977.

Monsi, M., Murata, Y. (1970): Development of photosynthetic systems as influenced by distribution of matter. In: Prediction and measurement of photosynthetic production, PUDOC, Wageningen, 115–129.

MONSI, M., SAEKI, T. (1953): Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jpn. J. Bot., 14, 22-52.

MONTEITH, J.L. (1981): Climatic variation and the growth of crops. Quart. J. R. Met. Soc., 107, 749–774.

MÜNCH, E. (1930): Die Stoffbewegung in der Pflanze. Fischer, Jena.

NUMERICAL ALGORITHMS GROUP NAG (1986): The NAG Fortran Workstation Library Handbook. Numerical Alogrithms Group Ltd., Oxford, United Kingdom.

PARRY, M. (1992): The potential effect of climate changes on agriculture and land use. In: WOODWARD, F.I. (Ed.): The ecological consequences of global climate change. Advances in Ecological Research, Vol. 22, 63–91.

PEARCY, R.W., SCHULZE, E.-D., ZIMMERMANN, R. (1989): Measurement of transpiration and leaf conductance. In: Pearcy, R.W., Ehleringer, J., Mooney, H.A., Rundel, P.W. (Hrsg.): Plant physiological ecology. Chapman and Hall, London·New York, 137–160.

PITOVRANOV, S.E., ZAKIMETS, V., KISELEV, V.I., SIMTENKO, O.D. (1988): The effects of climatic variations on agriculture in the subarctic zone of the USSR. In: PARRY, M.L., CARTER, T.R., KONIJN, N.T. (Eds.): The impact of climatic variations an agriculture, Vol 1, Assessments in cool temperature and cold regions. Kluwer, Dordrecht, 617–724.

RABINOWITCH, E.I. (1951): Photosynthesis and related processes. Interscience, New York, 2 (1).

RAICH, J.W., RASTETTER, E.B., MELILLO, J.M., KICKLIGHTER, D.W., STEUDLER, P.A., PETERSON, B.J., GRACE, A.L., MOORE, B., VÖRÖSMARTY, C.J. (1991): Potential net primary productivity in South America: application of a global model. Ecol. Appl., 1(4), 399–429.

RAO, M.S., IYENGAR, S.S. (1984): Application of statistical techniques in modeling of complex systems. In: Iyengar, S.S. (Ed.): Computer modeling of complex biological systems. CRC Press, Boca Raton, 30–52.

RAWSON, H.M., HOFSTRA, G.(1969): Translocation and Remobilization of ^{14}C Assimilated at Different Stages by Each Leaf of the Wheat Plant. Aust. J. biol. Sci., 22, 321-331.

REINSCH, C.H. (1967): Smoothing by spline functions. Numer. Math., 10, 177–183.

ROGERS, H.H., BINGHAM, G.E., CURE, J.D., SMITH, J.M., SURANO, K.A. (1983): Responses of selected plant species to elevated carbon dioxide in the field. Journal of Environmental Quality, 12, 569–574.

ROSENBERG, N.J. (1992): Adaptation of agriculture to climate change. Climate Change, 21, 385–405.

ROSENZWEIG, C., PARRY, M.L., FISCHER, G., FROHBERG, K. (1993): Climate change and world food supply. Research Report No. 3. University of Oxford, Environmental Change Unit, Oxford.

ROSENZWEIG, C., PARRY, M.L. (1994): Potential impact of climate change on world food supply. Nature, 367, 133–138.

SAS INSTITUTE INC. (1987): SAS/STAT guide for personal computers, version 6 edition. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.

SASEK, T.W., DE LUCIA, E.H., STRAIN, B.R. (1985): Reversibility of photosynthetic inhibition in cotton after long-term exposure to elevated CO_2 concentrations. Plant Physiology, 78, 619–622.

SCHNEIDER, S.H. (1992): The climatic response to greenhouse gases. In: WOODWARD, F.I. (Ed.): The ecological consequences of global climate change. Advances in Ecological Research, Vol. 22, 1–32.

SCHRÖDER, U., SÖNDGERATH, D. (1996): The concept of biological time for computing the switching points of a growth model for winter wheat. Ecological Modelling, 88, 1–8.

SCHÜRMANN, A. (1991): Untersuchungen zur Regulation der Dunkelrespiration an Winterweizen (*Triticum aestivum* L.). Diplomarbeit am Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Osnabrück (unveröffentlicht).

SIEVANEN, R., PELKONEN, P., ORAVA, P.J., HARI, P. (1988): A model for the effect of photosynthate allocation and soil nitrogen on plant growth. Ecological Modelling, 41, 55–65.

SMITH, R.E. (1995): Opus simulation of a wheat/sugrabeet plot near Neuenkirchen, Germany. Ecological Modelling, 81, 121–132.

SPIERTZ, J.H.J, ELLEN, J. (1978): Effects of nitrogen on crop dvelopment and grain growth of winter wheat in relation to assimilation and utilization of assimilates and nutrients. Neth. J. Agric. Sci., 26, 210–231.

STAPPER, M. (1984): SIMTAG: A simulation model of wheat genotypes. Model documentation. ICARDA, Aleppo, Syria and Univ. of New England, Armidale, N.S.W., Australia, 108–110.

STEINER, J.L., WILLIAMS, J.R., JONES, O.R. (1987): Evaluation of the EPIC simulation model using a wheat-sorghum-fallow crop rotation. Agron. J., 79, 732–738.

STOY, V. (1966): Funktion von Blatt Halm und Ähre bei der Ertragsbildung von Getreide. Ber. Arbeitstagung Gumpenstein 1966, 29–49.

THORNE, G.N., FORD, M.A., WATSON, D.J. (1968): Growth, development, and yield of spring wheat in artifical climates. Ann. Bot., 32, 425–426.

THORNLEY, J.H.M. (1976): Mathematical models in plant physiology. Academic Press, London·New York·San Francisco.

TODD, G.W. (1982): Photosynthesis and respiration of vegetative and reproductive parts of wheat and barley plants in response to increasing temperature. Proc. Okla. Acad. Sci., 62 (0), 57–62.

TRAVIS, K.Z., DAY, W. (1988): Modelling the timing of the early development of winter wheat. Agricultural and Forest Meteorology, 44, 67–79.

WALKER, G.K. (1989): Model for operational forecasting of Western Canada wheat yield. Agricultural and Forest Meteorology, 44, 339–351.

WAGGONER, P.E. (1983): Agriculture and a climate changed by more carbon dioxide. In: Changing Climate. Report of the Carbon Dioxide Assessment Committee, Board on Atmospheric Sciences and Climate. National Academy Press, Washington, D.C.

WANG, Y.P., HANDOKO, JR., RIMMINGTON, G.M. (1992): Sensitivity of wheat growth to increased air temperature for different scenarios of ambient CO_2 concentration and rainfall in Victoria, Australia – a simulation study. Climate Research, 2, 131–149.

WARDLAW, I.F. (1974): Temperature Control of Translocation. In: Bielewski, R.L., Ferguson, A.R., Cresswell, M.M. (eds): Mechanisms of regulation of plant growth. Bulletin 12, The Royal Society of New Zealand, Wellington, 533–538.

WILKERSON, G.G., JONES, J.W., BOOTE, K.J., INGRAM, K.T., MISHOE, J.W. (1981): Modeling soybean growth for crop management. Amer. Soc. Eng. Paper 81 –4014, 1–31.

WILSON, C.A., MITCHELL, J.F.B. (1987): A doubled CO_2 climate sensitivity experiment with a global climat model including a simple ocean. J. Geophys. Res., 93, 13315–13343.

DE WIT, C.T. (1978): Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen.

WOLF, J., EVANS, L.G., SEMENOV, M.A., ECKERSTEN, H., IGLESIAS, A. (1996): Comparison of wheat simulation models under climate change. I. Model calibration and sensitivity analyses. Climate Research, 7, 253–270.

Anhang A

Programmbeschreibung

Das im Anhang B dokumentierte FORTRAN 77-Programm ist die Implementation des Kohlenstoffhaushaltsmodells für Winterweizenbestände, mit dem sämtliche Modellrechnungen dieser Arbeit durchgeführt wurden.
Für das Programm wird die Subroutine D02BBF von NAG (1986) benötigt, die zur Integration des Differentialgleichungssystems mit Hilfe der Runge-Kutta-Merson-Methode eingesetzt wird[1].
Programmcharakteristika wie Variablenbezeichner, Speicherstruktur oder Realisation einzelner Algorithmen sind den Kommentarzeilen des Programms zu entnehmen.
Im Folgenden wird kurz die Programmstruktur vorgestellt. Das Gesamtprogramm besteht aus:

Hauptprogramm Hier werden zunächst die Startwerte für eine Simulation, Wetterdaten, Allokationskoeffizienten und die Funktion für die Quantenwirksamkeit eingelesen, die Ergebnisausgabe sowie einige Parameter initialisiert. Alsdann wird die höchste, mit Phytomasse gefüllte, Bestandesschicht ermittelt und die Gesamtphytomasse jeder Schicht aus der Summe der Glucose-, Assimilat- und Struktursubstanzmasse berechnet. Nach der Aktualisierung der Koeffizientenwerte zum aktuellen Zeitpunkt wird überprüft, ob erstmals Ährenfüllung stattfinden soll. Dies ist der Fall, wenn der Allokationskoeffizent der Ähren einen minimalen Schwellenwert übersteigt und bisher keine Ährenstruktursubstanz vorhanden ist. Das erste Füllen der Ähren erfolgt dann durch ein Verschieben von 10 % der Struktur-, Assimilat- und Glucosemasse der obersten Halmschicht in die entsprechenden Ährenpools. Anschließend wird die Integrationsroutine für den Zeitraum von einem Tag aufgerufen. Das Füllen einer neuen Bestandesschicht wird dann initiiert, wenn die Phytomasse der obersten Blatt- oder Halmschicht 25 % eines festgelegten Schwellenwertes übersteigt. Im Folgenden wird mit der tageweisen Integration fortgefahren, bis das Ende des Simulationszeitraumes erreicht ist.

Routine RdIni Einlesen der Startwerte aus der Initialisierungsdatei.

Routine RdKA Einlesen der Tabellenwerte der Allokationskoeffizenten.

[1] Soll das Programm unabhängig von der kommerziellen NAG-Routine betrieben werden, muß eine eigene Integrationsroutine implementiert werden.

Routine RdKPH Einlesen der Tabellenwerte der Quantenwirksamkeiten (erstellt aus der unter C angegeben Funktion).

Routine RdEnv Einlesen der Wetterdaten 'Lufttemperatur' und 'photosynthetisch aktive Strahlung'. Eine Variation der zeitlichen Auflösung ist möglich, indem die Speicherung in den entsprechen Arrays adaptiert wird.

Routine ActEnv Ermittlung der zum aktuellen Zeitpunkt gültigen Wetterdaten durch eine lineare Interpolation der beiden benachbarten Meßwerte. Die Bodentemperatur wird als gleitendes Tagesmittel bestimmt.

Routine ActKPH Bestimmung der für die derzeit gültige PAR aktuellen Quantenwirksamkeit der Photosynthese.

Routine ActKoe Berechnung der zum aktuellen Zeitpunkt gültigen Werte der Respirations-, Allokations-, Extinktions- und Bestandesabfallproduktionskoeffizienten.

Routine Trans Berechnung der Translokationsflüsse zwischen den Kompartimenten Blätter und Halme der gleichen sowie zwischen Blättern–Blättern und Halmen–Halmen benachbarter Bestandesschichten.

Routine FCN Integrationsroutine zur Bestimmung aller Flüsse zum aktuellen Zeitpunkt. Zunächst wird die Lichtabsorption der Ähren sowie die Ährenphotosynthese berechnet. Ausgehend von der obersten Bestandesschicht werden schichtenweise alle Flüsse für Blätter und Halme bestimmt. Die Allokation wird nach Erreichen eines oberen Schichtschwellenwertes durch eine sigmoide Funktion begrenzt. Anschließend werden alle Flüsse für Wurzeln, Ähren und das Endosperm berechnet. Abschließend werden die Flüsse der zu Bilanzzwecken berücksichtigten Hilfspools Atmosphäre und Bestandesabfall berechnet.

Routine Output Ausgabe der Zwischenergebnisse. In verschiedenen Dateien werden schichtenaufgelöst und nicht schichtenaufgelöst Gesamt- und Einzelphytomassen der Pflanzenkompartimente sowie die Einzelpools ausgegeben. Ebenfalls erfolgt eine einfache Ausgabe auf den Bildschirm.

Routine IniOut Initialisierung der Ausgabe und Öffnen der entsprechenden Dateien.

Routine EndOut Beenden der Ausgabe und Schließen der Dateien.

Anhang B

Programmlisting

```
C ==================================================================
C                          Programm OS_WHEAT
C
C    Autor:  Juergen Berlekamp
C            Institut fuer Umweltsystemforschung
C            der Universitaet Osnabrueck
C
C    Dynamisches Simulationsmodell des Wachstums von Winterweizen-
C    bestaenden. Modelliert werden die Prozesse Photosynthese,
C    Respiration, Konversion Glc<->Assimilate, Allokation und
C    Translokation fuer die Kompartimente Blaetter, Halme, Wurzeln,
C    Aehren und Endosperm. Der Bestand ist in bis zu 11 horizontale
C    Bestandesschichten differenziert. Treibende Kraefte des Modells
C    sind die Umgebungstemperatur und die photosynthetisch aktive
C    Strahlung.
C
C    Das Modell wird als System von 75 gekoppelten gewoehnlichen
C    Differentialgleichungen behandelt. Die Integration erfolgt
C    mit Hilfe der Runge-Kutta-Methode.
C
C    Das vorliegende FORTRAN-77-Programm ist mit kleineren
C    Aenderungen (Input-Output) auf zahlreichen Rechnern lauf-
C    faehig. Einzige Voraussetzung ist die Verfuegbarkeit der
C    NAG-Routine D02BBF zur Integration.
C
C ==================================================================
C MAIN Programm
C -------------------------------------------------------------------
C Variablen:
C
C
C B0(j)    Phytomasse des i-ten Pools zum Zeitpunkt T0       [gC/m^2]
C          der Index j laesst sich wie folgt bestimmen:
C          j = (l-1)*6 + 1  Struktur   Blatt der Schicht l
C          j = (l-1)*6 + 2     "       Halm      "
C          j = (l-1)*6 + 3  Assimilate Blatt     "
C          j = (l-1)*6 + 4     "       Halm      "
C          j = (l-1)*6 + 5  Glucose    Blatt     "
```

```
C          j = (l-1)*6 + 6     "       Halm      "
C          j = NLAYER*6+ 1  Struktur   Wurzel
C          j = NLAYER*6+ 2     "       Aehre
C          j = NLAYER*6+ 3  Assimilate Wurzel
C          j = NLAYER*6+ 4     "       Aehre
C          j = NLAYER*6+ 5  Glucose    Wurzel
C          j = NLAYER*6+ 6     "       Aehre
C          j = NLAYER*6+ 7  Endosperm
C          j = NLAYER*6+ 8  Atmosphaere     (Hilfspool)
C          J = NLAYER*6+ 9  Bestandesabfall (Hilfspool)
C
C Y(j)      Phytomasse des j-ten Pools zum Zeitpunkt T      [gC/m^2]
C X0,TANFG  Simulationsbeginn                               [d]
C X1,TEND   Simulationsende                                 [d]
C YLIMIT(i) maximale Phytomasse pro Schicht fuer
C           Blaetter (i=1) und Halme (i=2)
C BIO(i,l)  Phytomasse v. Blaettern (i=1) und Halmen (i=2)
C           der Schicht l
C KPH(i)    Quantenwirksamkeit der Photosynthese            [gC/Mol]
C KR(i)     Respirationskoeffizient                         [1/d]
C KE(i)     Extinktionskoeffizient                          [m^2/g]
C KL(i)     Koeffizient der Bestandesabfallproduktion       [1/d]
C KA(i)     Allokationskoeffizient                          [1/d]
C KT        Transloationskoeffizient                        [1/d]
C KG1       Koeffizient d. Konversion Glucose->Assimilate   [1/d]
C KG2       Koeffizient d. Konversion Assimilate->Glucose   [1/d]
C TNEXT1    Zeitpunkt der naechsten Bildschirmausgabe       [d]
C TNEXT2    Zeitpunkt der naechsten Dateiausgabe            [d]
C TSCRE     Differenz zweier Bildschirmausgaben             [d]
C TFILE     Differenz zweier Dateiausgaben                  [d]
C TOL       Fehlertoleranz
C W(j,10)   Hilfsfeld
C
C KAPTS     Dateiname der  KA-Tabellenwerte
C KPHPTS    Dateiname der KPH-Tabellenwerte
C ENVIN     Dateiname der PAR- und Temp.werte
C POUT1..3  Dateiname der Poolgroessen
C FOUT1..2  Dateiname der Flussgroessen
C INI       Name der Initialisierungsdatei
C
C IRELAB    Fehlersteuerung
C IFAIL     Fehlermeldung
C N         Anzahl der DGLs
C NLAYERS   Zahl der Bestandesschichten
C MAXLAY(i) Zahl der gefuellten Blatt- (i=1) und Halmschichten (i=2)
C ML        hoechste gefuellte Schicht
C i,j       Hilfsvariablen
C
C ------------------------------------------------------------------
      REAL*8  B0(75), Y(75), X0, X1, YLIMIT(2), BIO(2,11)
      REAL*8  KPH(4),KR(4),KE(4),KL(4),KA(4),KT,KG1,KG2
      REAL*8  TANF, TEND, TNEXT1, TNEXT2, TSCRE, TFILE
      REAL*8  TOL, W(75,10)
```

```
      CHARACTER*40 KAPTS, KPHPTS, ENVIN,
     &             POUT1, POUT2, POUT3, FOUT1, FOUT2, INI
      INTEGER IRELAB, IFAIL, N, NLAYERS, MAXLAY(2), ML, i,j
C
      COMMON /BPOOLS/ B0
      COMMON /FILES/  KAPTS, KPHPTS, ENVIN,
     &                POUT1, POUT2, POUT3, FOUT1, FOUT2, INI
      COMMON /KOEFF/  KPH, KE, KR, KL, KA, KG1, KG2, KT
      COMMON /GEN1/   YLIMIT, NLAYERS
      COMMON /LAYER/  MAXLAY
      COMMON /ZEIT/   TANF, TEND, TNEXT1, TNEXT2, TSCRE, TFILE
C
      EXTERNAL FCN, OUTPUT
C
      SAVE
C
      INI  = 'OS-WHEAT.INI'
C
      TOL    = 1.E-7
      IRELAB = 0
      IFAIL  = 0
C
      MAXLAY(1) = 1
      MAXLAY(2) = 1
C
      CALL RdIni()
      CALL RdEnv()
      CALL RdKA()
      CALL RdKPH()
      CALL IniOut()
C
      DO 10 i=1,75
        Y(i) = B0(i)
 10   CONTINUE
C
      N = NLAYERS * 6 + 9
C
      X1 = TANF
C
 20   X0 = X1
      X1 = X1 + 1.0
C
C     ------------------------------------------------
C     Phytomasse berechnen und hoechste gefuellte Schicht
C     ermitteln
C     ------------------------------------------------
      MAXLAY(1)=1
      MAXLAY(2)=1
      DO 30 i=1,11
        BIO(1,i) = Y(i*6-6+1) + Y(i*6-6+3) + Y(i*6-6+5)
        BIO(2,i) = Y(i*6-6+2) + Y(i*6-6+4) + Y(i*6-6+6)
        IF ( BIO(1,i) .GT. 0.0001 ) MAXLAY(1) = i
        IF ( BIO(2,i) .GT. 0.0001 ) MAXLAY(2) = i
```

```
 30   CONTINUE
      IF (MAXLAY(1) .NE. MAXLAY(2)) THEN
        ML = MAX(MAXLAY(1), MAXLAY(2))
      ELSE
        ML = MAXLAY(1)
      ENDIF
C
C     ----------------------------------------------
C     Erstes Fuellen der Aehren, wenn Aehren-KA groesser
C     0.0001 und bisher keine Aehrenstruktur vorhanden
C     ----------------------------------------------
C
      CALL ActKoe(X0)
      IF ( (KA(4) .GT. 0.0001) .AND.
     &     (Y(NLAYERS*6+2) .LT. 0.0001) ) THEN
C       --------------------------------------------
C       Fuellung der Aehrenpools (Struktur, Assimilate,
C       Glucose) mit 10% der obersten Halme
C       --------------------------------------------
        Y(NLAYERS*6+2) = Y(NLAYERS*6+2) + Y(ML*6-6+2) * 0.1
        Y(ML*6-6+2)    = Y(ML*6-6+2)    - Y(ML*6-6+2) * 0.1
        Y(NLAYERS*6+4) = Y(NLAYERS*6+4) + Y(ML*6-6+4) * 0.1
        Y(ML*6-6+4)    = Y(ML*6-6+4)    - Y(ML*6-6+4) * 0.1
        Y(NLAYERS*6+6) = Y(NLAYERS*6+6) + Y(ML*6-6+6) * 0.1
        Y(ML*6-6+6)    = Y(ML*6-6+6)    - Y(ML*6-6+6) * 0.1
      ENDIF
C
C     ----------------------------------------------
C     Integration von T=X0 bis T=X1 (ein Tag)
C     ----------------------------------------------
C
      CALL D02BBF (X0,X1,N,Y,TOL,IRELAB,FCN,OUTPUT,W,IFAIL)
C
C     ----------------------------------------------
C     Fuellen einer neuen Schicht, wenn Phytomasse der
C     obersten Schicht bei Blaettern oder Halmen 25%
C     des Schwellenwertes erreicht hat.
C     ----------------------------------------------
      IF( ((BIO(1,MAXLAY(1)) .GT. YLIMIT(1) * 0.25)    .OR.
     &     (BIO(2,MAXLAY(2)) .GT. YLIMIT(2) * 0.25)) ) THEN
        DO 31 i=1,6
          Y(ML*6+i)   = Y(ML*6+i)
     &                + Y(ML*6-6+i) * 0.2
          Y(ML*6-6+i) = Y(ML*6-6+i)
     &                - Y(ML*6-6+i) * 0.2
 31     CONTINUE
      ENDIF
C
C     ----------------------------------------------
C     Fortfuehrung der Integration, wenn Endzeit bisher
C     nicht erreicht ist
C     ----------------------------------------------
      IF (X1 .LT. TEND) GOTO 20
```

```
C
C     ------------------------------------------------
C     Ende der Ausgabe
C     ------------------------------------------------
      CALL EndOut()
C
      STOP
      END
C ===================================================================
      SUBROUTINE RdIni()
C     ------------------------------------------------
C     Subroutine RdIni: Einlesen der Startwerte aus der
C     Initialisierungsdatei
C     ------------------------------------------------
C
      REAL*8       B0(75), YLIMIT(2)
      REAL*8       TANF, TEND, TNEXT1, TNEXT2, TSCRE, TFILE
      REAL*8       KPH(4),KE(4),KR(4),KL(4),KA(4),KT,KG1,KG2
      REAL*8       DPAR, DTEMP
      INTEGER      i,j, NLAYERS
      CHARACTER*40 KAPTS, KPHPTS, ENVIN,
     &             POUT1, POUT2, POUT3, FOUT1, FOUT2, INI
C
      COMMON /ZEIT/   TANF, TEND, TNEXT1, TNEXT2, TSCRE, TFILE
      COMMON /GEN1/   YLIMIT, NLAYERS
      COMMON /KOEFF/  KPH, KE, KR, KL, KA, KG1, KG2, KT
      COMMON /BPOOLS/ B0
      COMMON /FILES/  KAPTS, KPHPTS, ENVIN,
     &                POUT1, POUT2, POUT3, FOUT1, FOUT2, INI
      COMMON /SZENAR/ DTEMP, DPAR
C
      SAVE
C
C     ------------------------------------------------
C     Einlesen der Dateinamen
C     ------------------------------------------------
      OPEN(10,FILE=INI)
C
      READ(10,90) CDUM, KAPTS
      READ(10,90) CDUM, KPHPTS
      READ(10,90) CDUM, ENVIN
C
      READ(10,90) CDUM, POUT1
      READ(10,90) CDUM, POUT2
      READ(10,90) CDUM, POUT3
C
      READ(10,90) CDUM, FOUT1
      READ(10,90) CDUM, FOUT2
C     ------------------------------------------------
C     Einlesen der Schichtenzahl, der Anfangs- und End-
C     zeit, und der Phytomassengrenzen pro Schicht bei
C     Blaettern und Halmen
C     ------------------------------------------------
```

```
      READ(10,91) CDUM, NLAYERS
C
      READ(10,92) CDUM, TANF
      READ(10,92) CDUM, TEND
C
      READ(10,92) CDUM, YLIMIT(1)
      READ(10,92) CDUM, YLIMIT(2)
C     ---------------------------------------------
C     Einlesen der Zeitintervalle fuer Bildschirm- und
C     Dateiausgabe
C     ---------------------------------------------
      READ(10,92) CDUM, TSCRE
      READ(10,92) CDUM, TFILE
C     ---------------------------------------------
C     Einlesen des Translokationskoeffizienten
C     ---------------------------------------------
      READ(10,92) CDUM, KT
C     ---------------------------------------------
C     Einlesen der Konversionskoeffizienten
C     ---------------------------------------------
      READ(10,92) CDUM, KG1
      READ(10,92) CDUM, KG2
C     ---------------------------------------------
C     Einlesen linearer Temperatur- und PAR-Aenderungen
C     (nur fuer Szenarien benoetigt)
C     ---------------------------------------------
      READ(10,92) CDUM, DTEMP
      READ(10,92) CDUM, DPAR
C     ---------------------------------------------
C     Einlesen der Startwerte der Pools
C     ---------------------------------------------
      READ(10,'(1A40)') CDUM
      DO 10 i=1,75
        B0(i) = 0.0
10    CONTINUE
      READ(10,*) B0(NLAYERS*6+1), B0(NLAYERS*6+3), B0(NLAYERS*6+5)
      DO 11 i = 0,11-1
        READ(10,*) B0(i*6+1),B0(i*6+3),B0(i*6+5),
     &             B0(i*6+2),B0(i*6+4),B0(i*6+6)
11    CONTINUE
      READ(10,*) B0(NLAYERS*6+2), B0(NLAYERS*6+4), B0(NLAYERS*6+6),
     &           B0(NLAYERS*6+7)
C
C     ---------------------------------------------
C     Startwerte fuer die Hilfspools Atmosphaere und
C     Bestandesabfall setzten
C     ---------------------------------------------
      B0(NLAYERS*6+8) = 10000.0
      B0(NLAYERS*6+9) = 0.0
C
      CLOSE(10)
C
  90  FORMAT(1A40, 1A40)
```

```
  91  FORMAT(1A40, 1I5)
  92  FORMAT(1A40, 1E15.0)
C
      RETURN
      END
C ======================================================================
      SUBROUTINE RdKA()
C     -----------------------------------------------
C     Subroutine RdKA: Einlesen der Allokationskoeffi-
C     zienten (Tabellenwerte) und Speicherung in der
C     Var. KAW(j,i) mit j=Kompartiment u. i=Kalendertag
C     -----------------------------------------------
      REAL*8 KAW(4,365), xzeit, y(4)
      INTEGER NVALUE, i, j, izeit
      CHARACTER*40 KAPTS, KPHPTS, ENVIN,
     &             POUT1, POUT2, POUT3, FOUT1, FOUT2, INI
C
      COMMON /KAWERT/ KAW
      COMMON /FILES/  KAPTS, KPHPTS, ENVIN,
     &                POUT1, POUT2, POUT3, FOUT1, FOUT2, INI
C
      SAVE /KAWERT/,/FILES/
C
      DO 20 i=1,365
        DO 22 j=1,4
          KAW(j,i) = -99.0
 22     CONTINUE
 20   CONTINUE
C
      OPEN(20,FILE=KAPTS,STATUS='OLD')
C
1     READ(20,*,END=50,ERR=99) xzeit, (y(i),i=1,4)
      izeit = INT(xzeit+0.5)
      DO 10 i=1,4
        KAW(i,izeit) = y(i)
 10   CONTINUE
      GOTO 1
C
 99   WRITE(*,*)' RdKA: Einlesefehler'
      CLOSE(20)
      STOP
C
 50   CLOSE(20)
      RETURN
      END
C ======================================================================
      SUBROUTINE RdKPH()
C     -----------------------------------------------
C     Subroutine RdKPH: Einlesen der Tabellenwerte der
C     Quantenwirksamkeiten und Speicherung in dem Feld
C     KPHW(i) mit i=INT(PAR/10.)
C     -----------------------------------------------
      REAL*8 KPHW(200) ,xpar, x
```

```
      INTEGER i,ipar
      CHARACTER*40 KAPTS, KPHPTS, ENVIN,
     &             POUT1, POUT2, POUT3, FOUT1, FOUT2, INI
C
      COMMON /KPHWERT/ KPHW
      COMMON /FILES/  KAPTS, KPHPTS, ENVIN,
     &                POUT1, POUT2, POUT3, FOUT1, FOUT2, INI
C
      SAVE /KPHWERT/, /FILES/
C
      DO 1 i=0,200
        KPHW(i) = 0.0
   1  CONTINUE
C
      OPEN(22,FILE=KPHPTS,STATUS='OLD')
C
  10  READ(22,*,END=50,ERR=99) xpar, x
      ipar       = INT(xpar)/10
      KPHW(ipar) = x
      GOTO 10
C
  99  WRITE(*,*) 'RdKPH : Einlesefehler'
      CLOSE(22)
      STOP
C
  50  CLOSE(22)
C
      RETURN
      END
C ====================================================================
      SUBROUTINE RdEnv()
C     ------------------------------------------------
C     Subroutine RdEnv: Einlesen der Wetterdaten
C     Temperatur und PAR. Speicherung in den Feldern
C     TEMPAR(i) und PARARR(i) mit i=T*48+0.5
C     ------------------------------------------------
      REAL*8 PARARR(30000), TEMPAR(30000), T, PAR, TEMP
      REAL*8 DTEMP, DPAR
      INTEGER i, INDEX
      CHARACTER*40 KAPTS, KPHPTS, ENVIN,
     &             POUT1, POUT2, POUT3, FOUT1, FOUT2, INI
C
      COMMON /READ/   PARARR, TEMPAR
      COMMON /FILES/  KAPTS, KPHPTS, ENVIN,
     &                POUT1, POUT2, POUT3, FOUT1, FOUT2, INI
      COMMON /SZENAR/ DTEMP, DPAR
C
      SAVE /READ/, /FILES/,/SZENAR/
C
      DO 10 i=1,30000
        TEMPAR(i) = -99.0
        PARARR(i) = -99.0
 10   CONTINUE
```

```
C
      OPEN(25,FILE=ENVIN,STATUS='OLD')
1     READ(25,*,END=20,ERR=99) T, TEMP, PAR
      INDEX         = INT(T * 4. * 24. + 0.5)
      TEMPAR(INDEX) = TEMP + DTEMP
      PARARR(INDEX) = PAR  + DPAR * PAR
      GOTO 1
C
99    WRITE(*,*) ' RdEnv : Einlesefehler '
      CLOSE(25)
      STOP
C
20    CLOSE(25)
      RETURN
      END
C =====================================================================
      SUBROUTINE ActEnv(T)
C     ---------------------------------------------------
C     Subroutine ActEnv: Es werden die zum Zeitpunkt
C     T gueltigen Temperatur- und PAR-Werte ermittelt
C     (lineare Interpolation zwischen den naechsten
C     Werten). Die Bodentemperatur wird als gleitendes
C     Tagesmittel bestimmt.
C     ---------------------------------------------------
      REAL*8 PAR, TEMP, PRECIP, T0, T1, T, TSOIL, ACTPAR
      REAL*8 PARARR(30000), TEMPAR(30000)
      INTEGER i, j, NSOIL, INDEX
C
      COMMON /READ/   PARARR, TEMPAR
      COMMON /ENVIR/  PAR, TEMP, PRECIP, TSOIL, ACTPAR
C
      SAVE /READ/, /ENVIR/
C
      NSOIL = 0
      TSOIL = 0.0
C
      INDEX = INT(T * 4. * 24.)
C     ---------------------------------------------------
C     Berechnung der Bodentemperatur als gleitendes
C     Mittel der letzten 24 Stunden
C     ---------------------------------------------------
      DO 10 i=INDEX-96,INDEX
        IF (TEMPAR(i) .GT. -90.) THEN
          TSOIL = TSOIL + TEMPAR(i)
          NSOIL = NSOIL + 1
        ENDIF
 10   CONTINUE
      IF ( NSOIL .GT. 0 ) THEN
        TSOIL = TSOIL / FLOAT(NSOIL)
      ELSE
        TSOIL = TEMP
      ENDIF
C
```

```
C     ------------------------------------------------
C     Bestimmung der fuer den Zeitpunkt T naechsten,
C     gueltigen Messwerte von Temperatur und PAR.
C     Lineare Interpolation zwischen diesen Werten
C     ------------------------------------------------
      i = INDEX
 20   IF ((TEMPAR(i) .LT. -90) .OR. (PARARR(i) .LT. -90.)) THEN
        i = i - 1
        GOTO 20
      ENDIF
      j = INDEX + 1
 21   IF ((TEMPAR(j) .LT. -90) .OR. (PARARR(j) .LT. -90.)) THEN
        j = j + 1
        GOTO 21
      ENDIF
C
      T0   = FLOAT(i) / 4. / 24.
      T1   = FLOAT(j) / 4. / 24.
      TEMP = DBLE((TEMPAR(j)-TEMPAR(i))/(T1-T0)*(T-T0)+TEMPAR(i))
      PAR  = DBLE((PARARR(j)-PARARR(i))/(T1-T0)*(T-T0)+PARARR(i))
C
      RETURN
      END
C ====================================================================
      SUBROUTINE ActKPH()
C     ------------------------------------------------
C     Subroutine ActKPH : Bestimmung der fuer ACTPAR
C     gueltigen Quantenwirksamkeit der Photosynthese
C     (KPH) der einzelnen Kompartimente.
C     ------------------------------------------------
      REAL*8 PAR, TEMP, PRECIP, TSOIL, ACTPAR
      REAL*8 KPH(4),KR(4),KE(4),KL(4),KA(4), KG1, KG2, KT
      REAL*8 KPHW(200)
C
      INTEGER ipar
C
      COMMON /ENVIR/ PAR, TEMP, PRECIP, TSOIL, ACTPAR
      COMMON /KOEFF/ KPH, KE, KR, KL, KA, KG1, KG2, KT
      COMMON /KPHWERT/ KPHW
C
      SAVE /ENVIR/, /KOEFF/, /KPHWERT/
C
      IF (ACTPAR .LT. 0.0) THEN
        ipar   = 0
      ENDIF
      IF (ACTPAR .LT. 2000.0) THEN
        ipar   = INT(ACTPAR+0.5)/10
      ELSE
        ipar   = 200
      ENDIF
C
      KPH(1) = KPHW(ipar)
      KPH(2) = KPHW(ipar)
```

```
      KPH(3) = 0.0
      KPH(4) = KPHW(ipar)
C
      RETURN
      END
C =====================================================================
      SUBROUTINE ActKoe(T)
C     ---------------------------------------------
C     Subroutine ActKoe : Berechnung der zum Zeitpunkt
C     T gueltigen Werte der Koeffizienten KR,KA,KE,KL
C     ---------------------------------------------
      REAL*8 T, PAR, TEMP, PRECIP, TSOIL, ACTPAR
      REAL*8 KAW(4,365), KPHW(200)
      REAL*8 KPH(4),KR(4),KE(4),KL(4),KA(4), KG1, KG2, KT
      INTEGER i, j, izeit
C
      COMMON /ENVIR/  PAR, TEMP, PRECIP, TSOIL, ACTPAR
      COMMON /KOEFF/  KPH, KE, KR, KL, KA, KG1, KG2, KT
      COMMON /KAWERT/ KAW
C
      SAVE /ENVIR/,/KOEFF/,/KAWERT/
C
C     ---------------------------------------------
C     Berechnung der Respirationskoeffizienten fuer
C     Halme, Wurzeln und Aehren in Abhaengigkeit der
C     Temperatur. Der Koeffizient der Blaetter wird
C     aufgrund der zusaetzlich beruecksichtigten Ab-
C     haengigkeit von dem Glc-Gehalt direkt in der
C     Subroutine FCN berechnet.
C     ---------------------------------------------
      KR(2) = 0.0   + 0.00482 * EXP(0.0878 * TEMP)
      KR(3) = 0.0   + 0.01687 * EXP(0.0750 * TEMP)
      KR(4) = 0.0103+ 0.0014  * EXP(0.1085 * TEMP)
C
C     ---------------------------------------------
C     Die Extinktionskoeffizienten sind konstant
C     ---------------------------------------------
      KE(1) = 0.047
      KE(2) = 0.029
      KE(3) = 0.0
      KE(4) = 0.01
C
C     ---------------------------------------------
C     Berechnung der zum Zeitpunkt T gueltigen Alloka-
C     tionskoeffizienten
C     ---------------------------------------------
      izeit = INT(T+0.5)
C
      DO 20 j=1,4
 25     IF (KAW(1,izeit) .LT. -99.0) THEN
          izeit = izeit - 1
          GOTO 25
        ELSE
```

```
          KA(j) = KAW(j,izeit)
         IF (KA(j) .LE. 0.0) KA(j) = 0.0
        ENDIF
   20  CONTINUE
C
C      ----------------------------------------------
C      Bestandesabfallproduktion ist in dieser Modell-
C      version nicht beruecksichtigt.
C      ----------------------------------------------
       KL(1) = 0.0
       KL(2) = 0.0
       KL(3) = 0.0
       KL(4) = 0.0
C
       RETURN
       END
C ===================================================================
       SUBROUTINE TRANS(I, J)
C      ----------------------------------------------
C      Subroutine Trans: Berechnung der Translokation
C      zwischen den Kompartimenten mit den Strukturpools
C      I und J. Translokationsgewinne (TRANSP) und
C      -verluste (TRANSM) werden ueber den COMMON-Block
C      TRANSL an FCN uebergeben.
C      ----------------------------------------------
       REAL*8 TRANSM(75), TRANSP(75), Y(75)
       REAL*8 KPH(4),KR(4),KE(4),KL(4), KA(4), KG1, KG2, KT
       REAL*8 CI, CJ, BIOI, BIOJ
       INTEGER I, J
C
       COMMON /KOEFF/  KPH, KE, KR, KL, KA, KG1, KG2, KT
       COMMON /TRANSL/ TRANSM, TRANSP
       COMMON /POOLS/  Y
C
       SAVE
C
       BIOI = Y(I) + Y(I+2) + Y(I+4)
       BIOJ = Y(J) + Y(J+2) + Y(J+4)
C
       CI = 0.0
       CJ = 0.0
       IF (Y(I+2) .GT. 0.0 .AND. BIOI .GT. 0.0) CI = Y(I+2) / BIOI
       IF (Y(J+2) .GT. 0.0 .AND. BIOJ .GT. 0.0) CJ = Y(J+2) / BIOJ
C
       TRANSM(I+2) = TRANSM(I+2) + KT * Y(I+2) * (CI - CJ)
       TRANSP(J+2) = TRANSP(J+2) + KT * Y(I+2) * (CI - CJ)
       TRANSM(J+2) = TRANSM(J+2) + KT * Y(J+2) * (CJ - CI)
       TRANSP(I+2) = TRANSP(I+2) + KT * Y(J+2) * (CJ - CI)
C
       RETURN
       END
C ===================================================================
       SUBROUTINE FCN (T, Y, F)
```

```
C     ---------------------------------------------
C     Subroutine FCN : Integrationsroutine.
C     ---------------------------------------------
      REAL*8 Y(75), F(75), YP(75), P(4), R(4), A(4), LP(4)
      REAL*8 TRANSM(75), TRANSP(75)
      REAL*8 F1, F2, TERM1, TERM2, GLCPCT
      REAL*8 T, PAR, TEMP, PRECIP, TSOIL, ACTPAR, PARABS
      REAL*8 KPH(4),KR(4),KE(4),KL(4), KA(4), KT, KG1, KG2
      REAL*8 YLIMIT(2), G1(4),G2(4)
      REAL*8 PHOTOSUM, RESSUM, ALLOSUM, LPSUM
      REAL*8  FSTR(5), FASS(4), FGLC(4)
      REAL*8 BIO, YALL, YMINUS
C
      INTEGER i,j,k,l, MAXLAY(2), NLAYERS, ML
      integer id(75)
C
C
      COMMON /POOLS/   YP
      COMMON /TRANSL/  TRANSM, TRANSP
      COMMON /ENVIR/   PAR, TEMP, PRECIP, TSOIL, ACTPAR
      COMMON /KOEFF/   KPH, KE, KR, KL, KA, KG1, KG2, KT
      COMMON /GEN1/    YLIMIT, NLAYERS
      COMMON /FLUXES/  PHOTOSUM, RESSUM, ALLOSUM, LPSUM,
     &                 FSTR, FASS, FGLC
      COMMON /LAYER/   MAXLAY
      COMMON /BILANZ/  YALL, YMINUS
C
      SAVE
C
      ALLOSUM  = 0.0
      LPSUM    = 0.0
      RESSUM   = 0.0
      PHOTOSUM = 0.0
c
      do 1 i=1,4
        FSTR(i) = 0.0
        FASS(i) = 0.0
        FGLC(i) = 0.0
  1   continue
      FSTR(5) = 0.0
c
      YALL    = 0.0
      YMINUS  = 0.0
C
      CALL ActEnv(T)
      CALL ActKoe(T)
C
      DO 3 i=1,NLAYERS*6+9
        id(i) = 0
        YALL = YALL + Y(i)
        IF (Y(i) .LT. 0.0) THEN
          YMINUS = YMINUS + Y(i)
          Y(i)  = 0.0
```

```
          id(i) = 1
        ENDIF
        YP(i) = Y(i)
        TRANSP(i) = 0.0
        TRANSM(i) = 0.0
        F(i)      = 0.0
    3 CONTINUE
C
C     ----------------------------------------------
C     Bestimmung der hoechsten gefuellten Schicht
C     ----------------------------------------------
      ML = MAX(MAXLAY(1),MAXLAY(2))
C
      ACTPAR = PAR
C     ----------------------------------------------
C     Berechnung der durch die Aehren absorbierten PAR
C     und der Aehrenphotosynthese
C     ----------------------------------------------
      CALL ActKph()
      PARABS    = ACTPAR * (1. - EXP(-KE(4) *
     &          (Y(NLAYERS*6+2)+Y(NLAYERS*6+4)+Y(NLAYERS*6+6)) ))
      ACTPAR    = ACTPAR - PARABS
      P(4)      = KPH(4) * 1.E-6 * 3600. * 24.
     &                  * PARABS
      PHOTOSUM  = PHOTOSUM + P(4)
C
C     ----------------------------------------------
C     Berechnung der Terme TERM1 und TERM2 fuer die
C     3-dimensionale Respirationsfunktion der Blaetter
C     ----------------------------------------------
      F1      = (-0.0039+0.00241*EXP(0.0961*TEMP))
      F2      = (-0.0488+0.07620*EXP(0.0343*TEMP))
      TERM1   = (F2-F1)/(2.121-0.1608)
      TERM2   = F2 - (0.1608 * (F2-F1)/(2.121-0.1608))
C
C     ----------------------------------------------
C     Alle Berechnungen fuer Blaetter (i=1) und Halme
C     (i=2) aller Schichten l ausgehend von der ober-
C     sten gefuellten Schicht (l=ML) bis zur niedrig-
C     sten Schicht (l=1)
C     ----------------------------------------------
      DO 10 l=ML,1,-1
        k = (l-1)*6
C
        DO 20 i=1,2
C
          BIO = Y(k+i)+Y(k+i+2)+Y(k+i+4)
C
C         ------------------------------------------
C         Photosynthese:
C         1. Bestimmung der akt. Quantenwirksamkeit
C         2. Berechnung der absorbierten PAR
C         3. Berechnung des Photosyntheseflusses
```

```
C         -------------------------------------------
          CALL ActKPH()
C
          PARABS    = ACTPAR
     &              * (1. - EXP(-KE(i) * BIO ))
          ACTPAR    = ACTPAR  - PARABS
          P(i)      = KPH(i) * 1.E-6 * 3600. * 24.
     &                * PARABS
          PHOTOSUM  = PHOTOSUM + P(i)
C         -------------------------------------------
C         Respiration:
C         Fuer Blaetter Berechnung nach 3-D-Funktion,
C         fuer Halme nur Temperaturabhaengigkeit.
C         Respiration nur moeglich, wenn Assimilat-
C         pool nicht leer.
C         -------------------------------------------
          IF (i .eq. 1) THEN
            IF ( Y(k+i+4) .GT. 0.1 ) THEN
              GLCPCT  = Y(k+i+4) / BIO * 100.
              IF (GLCPCT .GT. 1.4) GLCPCT = 1.4
              KR(i)   = TERM1 * GLCPCT + TERM2
              R(i)    = KR(i)  * BIO
              RESSUM  = RESSUM + R(i)
            ELSE
              R(i)    = 0.0
            ENDIF
          ELSE
            IF ( Y(k+i+4) .GT. 0.1 ) THEN
              R(i)    = KR(i)  * BIO
              RESSUM  = RESSUM + R(i)
            ELSE
              R(i)    = 0.0
            ENDIF
          ENDIF
C
C         -------------------------------------------
C         Litterproduktion:
C         -------------------------------------------
          LP(i)     = KL(i)  * BIO
          LPSUM     = LPSUM  + LP(i)
C
C         -------------------------------------------
C         Allokation:
C         Bei Erreichen des Schichtschwellenwertes wird
C         Allokation durch sigmoide Funktion begrenzt.
C         -------------------------------------------
          IF (Y(k+i+2) .GT. 0.0) THEN
            A(i) = KA(i) * Y(k+i+2)
     &             * (1. - 1./(1.+EXP(-1*(BIO-YLIMIT(i)/1.))))
            ALLOSUM = ALLOSUM + A(i)
          ELSE
            A(i)    = 0.0
          ENDIF
```

```
C
C         ------------------------------------------
C         Translokation:
C         ------------------------------------------
          IF ( i .EQ. 2 .AND. l .GT. 1) THEN
C           ----------------------------------------
C           Translokation mit naechst niedriger Schicht
C           nur fuer Halme
C           ----------------------------------------
            CALL TRANS(k-6+i, k+i)
          ENDIF
C
          IF ( i .EQ. 1) THEN
C           ----------------------------------------
C           Translokation zwischen Blaettern und Halmen
C           der gleichen Schicht
C           ----------------------------------------
            CALL TRANS(k+i, k+i+1)
          ENDIF
C
C         ------------------------------------------
C         Konversion Glucose->Assimilate (G1) und vice
C         versa (G2)
C         ------------------------------------------
          G1(i) = KG1 * Y(k+i+4) * Y(k+i+4)
          G2(i) = KG2 * Y(k+i+2)
C
C         ------------------------------------------
C         Summation der Fluesse (ohne Translokation)
C         ------------------------------------------
          F(k+i)   = A(i)  - LP(i)
          F(k+i+2) = G1(i) - A(i) - G2(i)
          F(k+i+4) = P(i)  - R(i) - G1(i) + G2(i)
C
  20    CONTINUE
C
 10   CONTINUE
C
C     ----------------------------------------------
C     Alle Berechnungen fuer Wurzeln (i=3) und Aehren
C     (i=4).
C     ----------------------------------------------
C
      DO 30 i=3,4
        BIO = Y(NLAYERS*6+i-2) + Y(NLAYERS*6+i) + Y(NLAYERS*6+i+2)
C       --------------------------------------------
C       Respiration :
C       --------------------------------------------
        IF (Y(NLAYERS*6+i+2) .GT. 0.001) THEN
          R(i)    =  KR(i) * BIO
        ELSE
          R(i)    = 0.0
        ENDIF
```

```
        RESSUM   = RESSUM  + R(i)
C
C       ---------------------------------------------
C       Allokation :
C       ---------------------------------------------
        A(i)     = KA(i) * Y(NLAYERS*6+i)
        ALLOSUM  = ALLOSUM + A(i)
C
C       ---------------------------------------------
C       Konversion Glucose->Assimilate (G1) und vice
C       versa (G2)
C       ---------------------------------------------
        G1(i)    = KG1   * Y(NLAYERS*6+i+2) * Y(NLAYERS*6+i+2)
        G2(i)    = KG2   * Y(NLAYERS*6+i)
C
C       ---------------------------------------------
C       Bestandesabfallproduktion
C       ---------------------------------------------
        LP(i)    = KL(i) * BIO
        LPSUM    = LPSUM   + LP(i)
C
C       ---------------------------------------------
C       Summation der Fluesse (ohne Translokation)
C       ---------------------------------------------
        F(NLAYERS*6+i-2) =        A(i) - LP(i)
        F(NLAYERS*6+i)   =      - A(i) - G2(i) + G1(i)
        F(NLAYERS*6+i+2) = P(i) - R(i) + G2(i) - G1(i)
C
 30   CONTINUE
C
C     -----------------------------------------------
C     Translokation zwischen Wurzeln und Halmen
C     -----------------------------------------------
      CALL TRANS(2, NLAYERS*6+1)
C
C     -----------------------------------------------
C     Translokation zwischen Aehren und Halmen
C     -----------------------------------------------
      IF (Y(NLAYERS*6+4) .GT. 0.001) THEN
          CALL TRANS(MAXLAY(2)*6-6+2, NLAYERS*6+2)
      ENDIF
C
C     -----------------------------------------------
C     Allokation von den Assimilaten der Aehren in das
C     Endosperm. Keine Respiration fuer Endosperm.
C     -----------------------------------------------
      FSTR(5)        = KA(4) * Y(NLAYERS*6+4)
      F(NLAYERS*6+4) = F(NLAYERS*6+4) - FSTR(5)
      F(NLAYERS*6+7) = FSTR(5)
C
C     -----------------------------------------------
C     Addition der Translokation zu den Fluessen fuer
C     Assimilate von Blaettern und Halmen
```

```
C     ------------------------------------------------
      DO 40 i=0,NLAYERS-1
        DO 42 j=1,2
          F(i*6+j+2) = F(i*6+j+2) + TRANSP(i*6+j+2)
     &                            - TRANSM(i*6+j+2)
          FSTR(j)    = FSTR(j) + F(i*6+j)
          FASS(j)    = FASS(j) + F(i*6+j+2)
          FGLC(j)    = FGLC(j) + F(i*6+j+4)
  42    CONTINUE
  40  CONTINUE
C
C     ------------------------------------------------
C     Addition der Translokation zu den Fluessen fuer
C     Assimilate von Wurzeln und Aehren
C     ------------------------------------------------
      DO 50 i=3,4
        F(NLAYERS*6+i) = F(NLAYERS*6+i) + TRANSP(NLAYERS*6+i)
     &                                  - TRANSM(NLAYERS*6+i)
        FSTR(i) = F(NLAYERS*6+i-2)
        FASS(i) = F(NLAYERS*6+i)
        FGLC(i) = F(NLAYERS*6+i+2)
  50  CONTINUE
C
C     ------------------------------------------------
C     Berechnung der Fluesse fuer die Hilfspools Atmos-
C     phaere und Bestandesabfall
C     ------------------------------------------------
      F(NLAYERS*6+8) = F(NLAYERS*6+8) + RESSUM - PHOTOSUM
      F(NLAYERS*6+9) = F(NLAYERS*6+9) + LPSUM
C
      RETURN
      END
C ==================================================================
      SUBROUTINE OUTPUT(XSOL, Y)
C     ------------------------------------------------
C     Subroutine Output : Ausgabe
C     ------------------------------------------------
      REAL*8  XSOL, Y(75), YLIMIT(2)
      REAL*8 KPH(4),KR(4),KE(4),KL(4), KA(4), KT, KG1, KG2
      REAL*8  ALLOSUM, LPSUM, RESSUM,PHOTOSUM, NPP
      REAL*8  YSUM,STR(5), ASS(4), GLC(4), ALL(4)
      REAL*8  PCTGLC(4), PCTASS(4)
      REAL*8  BALL(11),HALL(11),WALL,ENALL, YALL, YMINUS
      REAL*8  ALLSTR, ALLASS, ALLGLC, ALLPCT
      REAL*8  FSTR(5), FASS(4), FGLC(4)
      REAL*8  TANF, TEND, TNEXT1, TNEXT2, TSCRE, TFILE
      INTEGER i, j, NLAYERS, MAXLAY(2)
      INTEGER IGLC(4), IASS(4)
C
      COMMON /ZEIT/    TANF, TEND, TNEXT1, TNEXT2, TSCRE, TFILE
      COMMON /KOEFF/   KPH, KE, KR, KL, KA, KG1, KG2, KT
      COMMON /GEN1/    YLIMIT, NLAYERS
      COMMON /FLUXES/  PHOTOSUM, RESSUM, ALLOSUM, LPSUM,
```

```
     &                 FSTR, FASS, FGLC
      COMMON /LAYER/   MAXLAY
      COMMON /BILANZ/  YALL, YMINUS
C
      common /dd/      STR,ASS,GLC,ALL,YSUM,ALLSTR,ALLASS,ALLGLC
C
      SAVE
C
      i=0
      j=0
C
      DO 1 j=1,4
        STR(j) = 0.0
        ASS(j) = 0.0
        GLC(j) = 0.0
        ALL(j) = 0.0
   1  CONTINUE
C
      YSUM   = 0.0
      DO 3 j=1,NLAYERS*6+9
        YSUM = YSUM + Y(j)
   3  CONTINUE
C
      DO 5 i=0,NLAYERS-1
        DO 7 j=1,2
          STR(j) = STR(j) + Y(i*6+j)
          ASS(j) = ASS(j) + Y(i*6+j+2)
          GLC(j) = GLC(j) + Y(i*6+j+4)
   7    CONTINUE
  5   CONTINUE
      DO 9 j=3,4
        STR(j)   = Y(NLAYERS*6+j-2)
        ASS(j)   = Y(NLAYERS*6+j)
        GLC(j)   = Y(NLAYERS*6+j+2)
  9   CONTINUE
      STR(5)     = Y(NLAYERS*6+7)
C
      ALLSTR = STR(1) + STR(2) + STR(3) + STR(4) + STR(5)
      ALLASS = ASS(1) + ASS(2) + ASS(3) + ASS(4)
      ALLGLC = GLC(1) + GLC(2) + GLC(3) + GLC(4)
C
C     -----------------------------------------------
C     fuer jedes Kompartiment berechnen :
C     gesamte Pools an Struktursubstanz, Assimilate u.
C     Glucose [gC/m^2] sowie Assimilat- und Glucosege-
C     halte [%]
C     -----------------------------------------------
      DO 15 i=1,4
        PCTGLC(i) = 0.0
        PCTASS(i) = 0.0
        IF (i .NE. 4) THEN
          ALL(i) = STR(i)+ASS(i)+GLC(i)
        ELSE
```

```
            ALL(i) = STR(i)+ASS(i)+GLC(i)+STR(5)
          ENDIF
          IF (ALL(i) .GT. 0.0) PCTGLC(i) = GLC(i)/ALL(i)*100.
          IF (ALL(i) .GT. 0.0) PCTASS(i) = ASS(i)/ALL(i)*100.
   15   CONTINUE
        ALLPCT = (ALLASS+ALLGLC) / (ALLSTR+ALLASS+ALLGLC)*100.
C
C
        IF (ABS(XSOL-TNEXT2) .LT. 0.01) THEN
C         ---------------------------------------------
C         Dateiausgabe (nicht schichtenaufgeloest) :
C           Zeit [d],
C           Gesamt, Struktur, Assimilate, Glucose
C             (jeweils fuer Gesamtphytomasse,
C              Blaetter (1), Halme (2), Wurzeln (3),
C              Aehren (4) in [gC/m^2] ),
C           Endosperm [gC/m^2]
C         ---------------------------------------------
          WRITE(30,998)XSOL,
     &               YSUM, ALLSTR, ALLASS, ALLGLC,
     &               ALL(1),STR(1),ASS(1),GLC(1),
     &               ALL(2),STR(2),ASS(2),GLC(2),
     &               ALL(3),STR(3),ASS(3),GLC(3),
     &               ALL(4),STR(4),ASS(4),GLC(4),
     &               STR(5)
C
C         ---------------------------------------------
C         Dateiausgabe (nicht schichtenaufgeloest) :
C           Zeit,
C           Assimilatgehalt, Glucosegehalt [%]
C             ( jeweils fuer Gesamtphytomasse,
C               Blaetter (1), Halme (2),
C               Wurzeln (3), Aehren(4) )
C         ---------------------------------------------
          WRITE(31,997) XSOL,
     &                ALLASS/YSUM*100., ALLGLC/YSUM*100.,
     &                PCTASS(1),PCTGLC(1),
     &                PCTASS(2),PCTGLC(2),
     &                PCTASS(3),PCTGLC(3),
     &                PCTASS(4),PCTGLC(4)
C
          TNEXT2 = TNEXT2 + TFILE
C
        ENDIF
C
        IF (ABS(XSOL-TNEXT1) .LT. 0.01) THEN
C         ---------------------------------------------
C         Bildschirmausgabe (nicht schichtenaufgeloest) :
C         Zeit [d],
C         hoechste gefuellte Schicht,
C         Phytomasse [gC/m^2], Assimilat- und Glucosege-
C         gehalt [%] (jeweils fuer gesamten Bestand,
C         Blaetter (j=1), Halme (j=2), Wurzeln (j=3) und
```

```
C       Aehren (j=4)).
C       ---------------------------------------------
        WRITE(*,996) XSOL,MAXLAY(1),
     &  YSUM, INT( ALLASS/YSUM * 100. +0.5),
     &        INT( ALLGLC/YSUM * 100. +0.5),
     &  (ALL(j), INT(PCTASS(j)+0.5), INT(PCTGLC(j)+0.5), j=1,4)
C
C       ---------------------------------------------
C       Dateiausgabe (schichtenaufgeloest) :
C       Zeit [d],
C       Gesamtphytomasse Wurzeln [gC/m^2],
C       Gesamtphytomasse Blaetter u. Halme (jeweils von
C       unterster bis oberster Schicht) [gC/m^2],
C       Gesamtphytomasse Aehren, Endosperm [gC/m^2]
C       ---------------------------------------------
        WRITE(40,449) XSOL,
     &               (Y(NLAYERS*6+5)+Y(NLAYERS*6+3)+Y(NLAYERS*6+1)),
     &               ((Y(i*6+5)+Y(i*6+3)+Y(i*6+1)),
     &                (Y(i*6+6)+Y(i*6+4)+Y(i*6+2)), i=0,NLAYERS-1),
     &               (Y(NLAYERS*6+6)+Y(NLAYERS*6+4)+Y(NLAYERS*6+2)),
     &               Y(NLAYERS*6+7)
C
C       ---------------------------------------------
C       Dateiausgabe (schichtenaufgeloest) :
C       Zeit [d],
C       Pools Glucose, Assimilate, Struktursubstanz
C       (jeweils f. Wurzeln,
C        Blaetter u. Halme (je von Schicht 1 bis NLAYERS),
C        und Aehren),
C       Pool Endosperm  ( alles in [gC/m^2])
C       ----------------------------------------------
        WRITE(41,449) XSOL,
     &               Y(NLAYERS*6+5),Y(NLAYERS*6+3),Y(NLAYERS*6+1),
     &               ( Y(i*6+5),Y(i*6+3),Y(i*6+1),
     &                 Y(i*6+6),Y(i*6+4),Y(i*6+2), i=0,NLAYERS-1),
     &               Y(NLAYERS*6+6),Y(NLAYERS*6+4),Y(NLAYERS*6+2),
     &               Y(NLAYERS*6+7)
C
        TNEXT1 = TNEXT1 + TSCRE
      ENDIF
C
  999 FORMAT(1F7.2, 20F10.2)
  998 FORMAT(1F7.2, 7(4F9.2,2X))
  997 FORMAT(1F7.2,2X, 5(2F7.2,2X))
  996 FORMAT(1F5.0,1X,1I2,1X,5(1F5.0,1X,1I3,1I3,2X))
  449 FORMAT(1F6.1,1X,20(3F6.1,1X))
C
      IF (TNEXT1 .LE. TNEXT2) XSOL = XSOL + TSCRE
      IF (TNEXT2 .LT. TNEXT1) XSOL = XSOL + TFILE
C
      RETURN
      END
C ======================================================================
```

```
      SUBROUTINE IniOut()
C     ------------------------------------------------
C     Subroutine IniOut : Initialisierung der Ausgabe
C     ------------------------------------------------
      REAL*8  TANF, TEND, TNEXT1, TNEXT2, TSCRE, TFILE
      CHARACTER*40 KAPTS, KPHPTS, ENVIN,
     &             POUT1, POUT2, POUT3, FOUT1, FOUT2, INI
C
      COMMON /ZEIT/  TANF, TEND, TNEXT1, TNEXT2, TSCRE, TFILE
      COMMON /FILES/  KAPTS, KPHPTS, ENVIN,
     &                POUT1, POUT2, POUT3, FOUT1, FOUT2, INI
C
      SAVE
C
      TNEXT1 = TANF
      TNEXT2 = TANF
C
      OPEN(30,FILE=POUT1)
      OPEN(31,FILE=POUT2)
      OPEN(32,FILE=POUT3)
      OPEN(33,FILE=FOUT1)
      OPEN(34,FILE=FOUT2)
C
      OPEN(40,FILE='SOUT1')
      OPEN(41,FILE='SOUT2')
C
      WRITE(*,*)'     Layer      Pools (jeweils Phyto, %Assi, %Glc)'
      WRITE(*,*)' Zeit  L l  gesamt     l  Blatt      l    Halm  ',
     &          '   l   Wurzel   l   Aehre'
      WRITE(*,*)'--------------------------------------------------',
     &          '--------------------------'
c
      RETURN
      END
C ====================================================================
      SUBROUTINE EndOut()
C     ------------------------------------------------
C     Subroutine EndOut: Ausgabe beenden
C     ------------------------------------------------
C
      CLOSE(10)
      CLOSE(11)
      CLOSE(12)
C
      CLOSE(20)
      CLOSE(21)
      CLOSE(22)
      CLOSE(23)
      CLOSE(24)
      CLOSE(25)
C
      CLOSE(30)
      CLOSE(31)
```

```
      CLOSE(32)
      CLOSE(33)
      CLOSE(34)
C
      CLOSE(40)
      CLOSE(41)
C
      RETURN
      END
```

Die Initialisierungsdatei OS-WHEAT.INI des Programms hat beispielhaft folgenden Inhalt:

```
Dateiname Tab.werte d.Allokationskoef.: KA_88.TAB
Dateiname Tab.werte Quantenwirksamk.  : KPH.TAB
Dateiname Wetter (PAR, Temp.)         : BS_88.DAT
Dateiname Ausgabe POOLS 1             : POOLS1.ERG
Dateiname Ausgabe POOLS 2             : POOLS2.ERG
Dateiname Ausgabe POOLS 3             : POOLS3.ERG
Dateiname Ausgabe FLUXES 1            : FLUX1.ERG
Dateiname Ausgabe FLUXES 2            : FLUX2.ERG
maximale Anzahl Schichten             : 11
Integrationsbegin (TANF)              : 91.0
Integrationsende  (TEND)              : 200.0
Phytolimit pro Layer Blaetter         : 20.0
Phytolimit pro Layer Halme            : 40.0
Zeitintervall f. Bildschirmausgabe (d): 5.0
Zeitintervall f. Dateiausgabe      (d): 1.0
Debug-Infos schreiben(ja=1, nein=0)   : 0
Translokationskoeffizient KT          : 150.0
Koeff. KGA: GLC  -> ASSI              : 10.0
Koeff. KAG: ASSI -> GLC               : 0.1
dTEMP  (fuer Szenarien)               : 0.0
dPAR   (fuer Szenarien)               : 0.0
B0 von: W;B(i),H(i);AE (Str,Ass,Glc)  :
   5.00   0.50   0.10
   5.00   0.50   0.10      0.01   0.001  0.0002
   0.0    0.0    0.0       0.0    0.0    0.0
   0.0    0.0    0.0       0.0    0.0    0.0
   0.0    0.0    0.0       0.0    0.0    0.0
   0.0    0.0    0.0       0.0    0.0    0.0
   0.0    0.0    0.0       0.0    0.0    0.0
   0.0    0.0    0.0       0.0    0.0    0.0
   0.0    0.0    0.0       0.0    0.0    0.0
   0.0    0.0    0.0       0.0    0.0    0.0
   0.0    0.0    0.0       0.0    0.0    0.0
   0.0    0.0    0.0       0.0    0.0    0.0
   0.00   0.00   0.00   0.00
```

Anhang C

Spline-Interpolation

Gegeben sei eine Wertematrix x_i, y_i mit $i = 1, \ldots, n$ Wertepaaren, wobei dy_i die Fehler der Funktionswerte y_i darstellen. Gesucht ist ein Funktionswert $F(\mu)$ an der Stelle μ im eindimensionalen Faktorenraum.
Die Spline-Interpolation nach REINSCH (1967) berechnet einen Satz von Parametern a_i, b_i, c_i, d_i mit $i = 1, \ldots, n$ Werten, wonach sich der gesuchte Funktionswert $F(\mu)$ wie folgt ergibt:

$$F(\mu) = \left\{ \begin{array}{lll} a_1 + (\mu - x_1) \cdot b_1 & \text{für} & \mu < x_1 \\ a_j + (\mu - x_j) \cdot \Big(b_j + (\mu - x_j) \cdot & \text{für} & x_1 \leq \mu < x_n \\ \qquad (c_j + (\mu - x_j) \cdot d_j)\Big) & \text{und} & x_{j-1} \leq \mu < x_j \\ a_n + (\mu - x_n) \cdot \Big(b_{n-1} + (x_n - x_{n-1}) \cdot & \text{für} & \mu \geq x_n \\ \qquad (2 \cdot c_{n-1} + (x_n - x_{n-1}) \cdot 3 \cdot d_{n-1})\Big) & & \end{array} \right\} \tag{C.1}$$

Für die in Abbildung 3.7 dargestellte Funktion wurde mit dem oben genannten Verfahren und den folgenden Stützpunkten interpoliert:

i	$x_i (= PAR_i)$	$y_i (= kph_i)$
1	100	0.545
2	200	0.450
3	400	0.350
4	800	0.285
5	1200	0.240
6	1600	0.200
7	2000	0.165

Die folgenden Parameter der Splinefunktion wurden bestimmt:

i	a_i	b_i	c_i	d_i
1	0.53923	-0.000864	0.0	$0.39873 \cdot 10^{-8}$
2	0.45684	-0.000744	$0.1196 \cdot 10^{-5}$	$-0.73691 \cdot 10^{-9}$
3	0.34995	-0.000354	$0.7540 \cdot 10^{-6}$	$-0.70502 \cdot 10^{-9}$
4	0.28383	-0.000089	$-0.9198 \cdot 10^{-7}$	$0.10615 \cdot 10^{-9}$
5	0.24018	-0.000112	$0.3539 \cdot 10^{-7}$	$-0.01667 \cdot 10^{-9}$
6	0.19999	-0.000092	$0.1539 \cdot 10^{-7}$	$-0.01282 \cdot 10^{-9}$
7	0.16498	0.000000	0.0000	0.0

Danksagung

An erster Stelle danke ich Herrn Prof. Dr. M. Matthies für die Möglichkeit zur Fertigstellung dieser Arbeit, seine stete Unterstützung in den letzten Jahren und einige wichtige Anregungen zur Arbeit.
Herrn Prof. em. Dr. H. Lieth danke ich für die Zeit in seiner Arbeitsgruppe und die ausdauernde Unterstützung in den vergangenen Jahren. Mit seinen stets kritischen Anmerkungen und Anregungen hat er mich immer wachsam gehalten.
Herrn Prof. Dr. G. Esser danke ich sehr herzlich für die Überlassung des Themas und die Betreuung meiner Arbeit. Die konzeptionellen Vorarbeiten von Herrn Prof. Dr. G. Esser, sein stetes Interesse an der Arbeit sowie seine uneingeschränkte Diskussionsbereitschaft waren für mich sehr wertvoll. Für die Möglichkeit, in dem BMFT-Forschungsprojekt „Messung klimarelevanter Vegetationsparameter während der Feldkampagnen von LOTREX 10E“ mitarbeiten und die in der Hildesheimer Börde durchgeführten Experimente auf die Fragestellung dieser Arbeit ausrichten zu können bin ich zu Dank verpflichtet.
Frau Dipl. Biol. U. Berlekamp sowie dem Dipl.-Biologen Andreas Schürmann danke ich für den geleisteten Einsatz während ihrer Diplomarbeiten und die Überlassung von Datenmaterial.
Ganz besonders danke ich meiner Frau Monika Schotemeier für die Unterstützung und die häufig notwendige Geduld in den letzten Jahren.