

# Modelle der Ertragsbildung als Brücke zwischen Prozeß und System

C. T. DE WIT (Wageningen)

## 1. Theorie

### 1.1. System und Modell

Während der letzten 20 Jahre wurden in den technischen Wissenschaften ausführlich abgeschlossene dynamische Systeme untersucht. Bestärkt durch die dabei erzielten Ergebnisse und die gesammelten Erfahrungen, welche sehr allgemeinen Charakter tragen, wird jetzt auch in den biologischen Wissenschaften versucht, den mit den Begriffen „System“, „Modell“ und „Simulation“ verbundenen Untersuchungsmöglichkeiten mehr Aufmerksamkeit zu widmen.

Der Begriff „Modell“ wird in verschiedenem Sinn verwendet. So ist eine Landkarte ein Modell, also eine vereinfachte Darstellung eines Teiles der Erdoberfläche, in welcher alle Informationen über die Erdoberfläche enthalten sind, die für den jeweiligen Zweck von Belang sind. Beispielsweise kann der Verlauf von Eisenbahnlinien dargestellt werden oder der Verlauf von Linien gleicher Regenmengen oder die Vegetation eines Landes. Oder es können an einem maßgetreuen Modell eines Schiffes in einem Schleppkanal Messungen auf verhältnismäßig einfache Weise vorgenommen werden, die es erlauben, das Verhalten eines noch zu bauenden Originals mehr oder weniger genau vorherzusagen. Eine andere Art von Modellen ist gemeint, wenn allgemeine Gleichungen der Mechanik beispielsweise auf das Fallen eines Apfels angewendet werden und der Zusammenhang zwischen Fallgeschwindigkeit und Schwerebeschleunigung beschrieben wird.

Ähnlich ist die Situation mit dem vielverwendeten Begriff „System“. Zunächst sei unter „System“ ein begrenzter Teil der Wirklichkeit verstanden, wobei gewisse „Dinge“ der Wirklichkeit als Elemente des Systems betrachtet und ihre Beziehungen zueinander in den Blickpunkt gerückt werden. Die Gesamtheit der mit dem System erfaßten Beziehungen wird auch als dessen „Struktur“ bezeichnet. Auch ein Modell besteht aus gewissen Elementen, die durch Beziehungen miteinander verknüpft sind. So gesehen, kann ein Modell auch als ein System (mit einer gewissen Struktur) betrachtet werden. Mit dem Begriff „Modell“ wird aber darüber hinaus noch eine Abbildung von einem komplizierten System, das untersucht werden soll, in ein einfacheres System, das untersucht werden kann, verstanden. Auf diese Eigenschaft der Modelle, Abbildungen zu vollziehen, gründet sich die Möglichkeit, komplizierte Systeme zu handhaben und deren Verhalten vorauszusagen. Darin besteht der Nutzen von Modellen.

Biologische Systeme, wie beispielsweise eine Membran, eine Zelle, ein Organ, eine Pflanze, ein Tier oder auch ganze Lebensgemeinschaften (Ökosysteme),

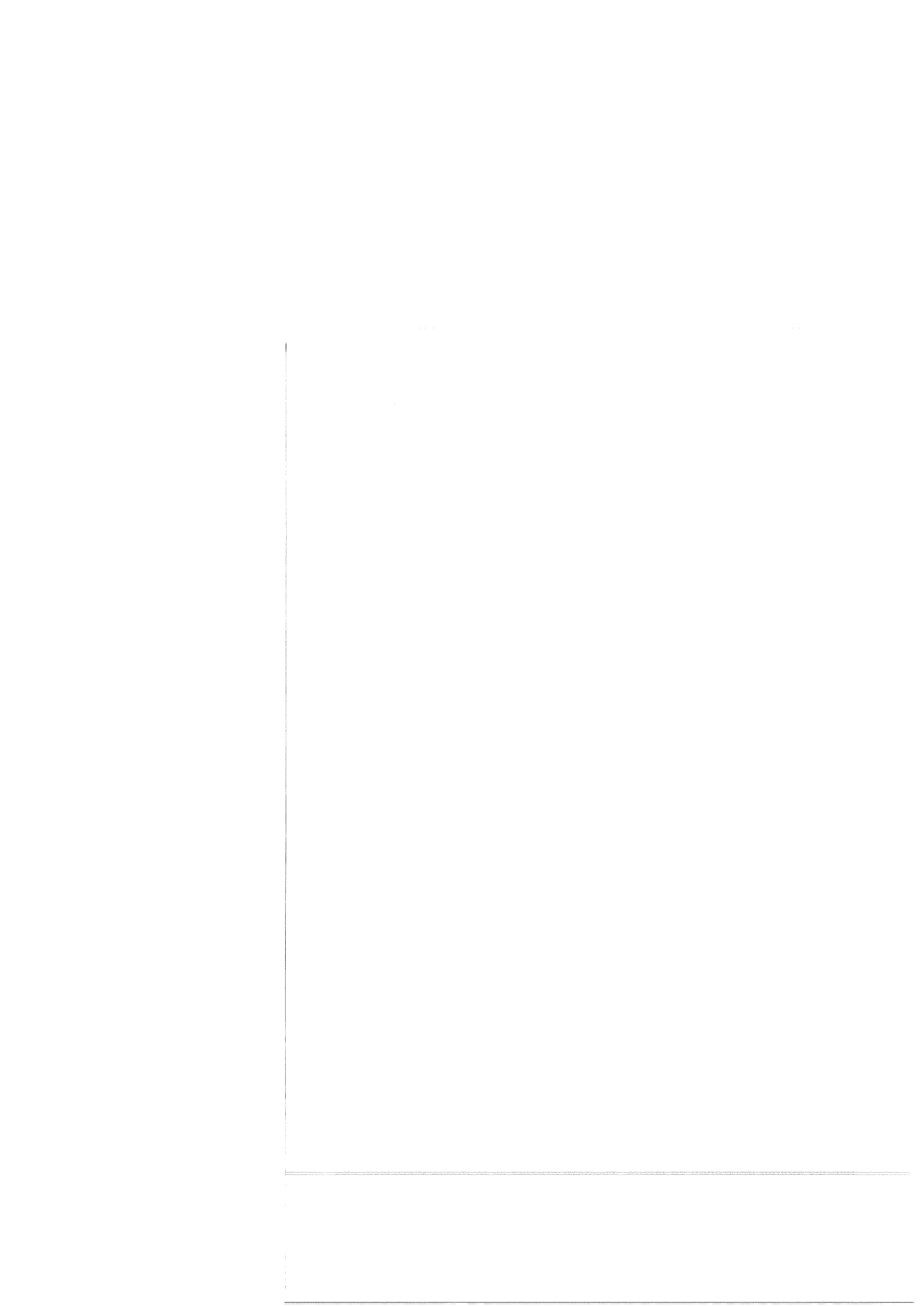


sind sehr kompliziert, und es ist schwierig, die Zusammenhänge und Wechselbeziehungen zwischen den Systemelementen quantitativ zu erfassen. Bei den Versuchen, diese Systeme in bezug auf bestimmte Gesichtspunkte analog zu dem Vorgehen bei technischen Systemen zu modellieren, ist es durchaus berechtigt zu fragen, ob ebenfalls mit solchen Erfolgen gerechnet werden kann wie in der Technik. (Eine klare Antwort auf diese Frage kann wohl zur Zeit noch nicht gegeben werden; aber die hoffnungsvollen Ansätze auf verschiedenen Teilgebieten der Biologie, Systeme zu modellieren, berechtigen zu der Annahme, daß diese Frage doch eines Tages positiv beantwortet wird.)

### 1.2. Beschreibende und erklärende, statische und dynamische Modelle

Werden mit einem Modell die primär gewonnenen Daten über das zu modellierende System nur soweit bearbeitet (Herstellen von Karten, graphische Darstellungen, statistische Analysen), daß der zugrunde liegende Sachverhalt übersichtlicher wird und die Zusammenhänge, wenn auch in vereinfachter Weise, deutlicher hervortreten, so werden diese Modelle üblicherweise als beschreibende im Gegensatz zu den erklärenden Modellen bezeichnet. Offensichtlich sollte den erklärenden Modellen der Vorzug gegeben werden, auch in der Biologie, da mit ihnen im allgemeinen komplizierte Sachverhalte auf einfachere zurückgeführt werden können; sie erfordern jedoch Untersuchungen auf mindestens zwei verschiedenen Stufen; einerseits müssen genügend Kenntnisse auf jener Grundstufe vorliegen, die zum Erklären der Phänomene auf einer höheren Stufe verwendet werden sollen, andererseits müssen eben diese Phänomene selbst soweit analysiert werden, daß ein Erklären mit Hilfe der Kenntnisse aus den darunter liegenden Stufen möglich wird. So kann beispielsweise versucht werden, die Eigenschaften von Membranen aus den Eigenschaften der Moleküle abzuleiten, aus denen die Membranen aufgebaut sind. Oder es kann versucht werden, die Vorgänge in einem Ökosystem auf Grund der Kenntnisse über das Verhalten und über die physiologischen Eigentümlichkeiten der im Ökosystem vereinigten Organismen zu erklären.

Während für technische Systeme erklärende Modelle schon so gut entworfen werden konnten, daß sich ein Vergleich mit dem wirklichen Geschehen im System erübrigte, ist die Situation in der Biologie nicht so günstig. Vorerst dürfte ein Vergleich gewisser im Modell erzielter Ergebnisse mit denen experimenteller Untersuchungen am ursprünglichen System selbst nicht zu vermeiden sein. Wird nun bei einer sich zeigenden Diskrepanz zwischen Modell und Wirklichkeit das Modell nur so verändert, daß eine bessere Übereinstimmung erreicht wird, so besteht sehr leicht die Gefahr, aus dem anfänglich begrifflich durchsichtigen erklärenden Modell ein weniger durchsichtiges beschreibendes Modell entstehen zu lassen. Deshalb scheint es in dieser Situation günstiger zu sein, zunächst zu prüfen, welche Annahmen oder Voraussetzungen



im Modell nicht tragfähig genug sind, und zu versuchen, neue Kenntnisse auf der erklärenden Grundstufe zu gewinnen, aus denen bessere Versionen des Modells abgeleitet werden können.

Modelle, die die zeitlichen Veränderungen einzelner Systemgrößen, also Kenngrößen für das prozeßhafte Geschehen im System, berücksichtigen, heißen dynamische Modelle; diejenigen, in denen solche Veränderungen nicht berücksichtigt werden, heißen statische Modelle. Es ist durchaus möglich, daß mehrere statische Modelle als Teile in einem umfassenden dynamischen Modell enthalten sind, so zum Beispiel das statische Modell für die Beziehung zwischen Respiration und Wachstum eines Organismus auf Grund von Kenntnissen über die zugehörigen biochemischen Reaktionen oder ein Modell zum Berechnen der Lichtverteilung in einem Pflanzenbestand aus der Architektur der Pflanzen, der Reflexion und Transmission der Blätter, des Sonnenstandes und des Zustandes des Himmels.

Das Studium des Verlaufs der Systemgrößen in einem dynamischen Modell wird vielfach „Simulation“ genannt.

### 1.3. Simulation ökologischer Systeme

Die Möglichkeit, mit einem Modell das zeitliche Verhalten eines Systems zu simulieren, gründet sich auf die Annahme, daß geeignete Systemgrößen oder Zustandsvariable definiert und ihre zeitlichen Änderungen oder Geschwindigkeiten als Funktionen der Zustandsvariablen und weiterer Steuervariablen beschrieben werden können.

Zustandsvariable für ein ökologisches System sind beispielsweise die gesamte Biomasse eines Pflanzenbestandes, der Anteil von Tieren einer bestimmten Art in einem bestimmten Gebiet, die Menge des Stickstoffs im Boden, in der Pflanze oder im Tier, der Wassergehalt und die Temperatur des Bodens usw. Steuervariable sollen den von außen auf das System ausgeübten Einfluß kennzeichnen; sie werden nicht durch die im System ablaufenden Prozesse beeinflusst. Steuervariable können makrometeorologische Größen sein wie Niederschlag, Wind und Strahlung oder auch die Mengen an Nährstoffen, die einem System zugeführt werden. Je nachdem, wie die Grenzen für das System gewählt werden, können dieselben Größen Zustands- oder Steuervariable im Modell sein.

Die Gleichungen für die Änderungen oder Geschwindigkeiten der Zustandsvariablen sollten ausgehend von den Kenntnissen über die im System ablaufenden physikalischen, chemischen und biologischen Prozesse und möglichst nicht nur auf Grund einer statistischen Analyse des Systems aufgestellt werden. Hierin unterscheiden sich die erklärenden Modelle von den beschreibenden. Wie die Gleichungen im einzelnen zu formulieren und numerisch zu handhaben sind, dazu sei auf das Lehrbuch von DE WIT und GOUDRIAAN (1974) hingewiesen.



Die Geschwindigkeiten in zustandsbestimmten Systemen sind gegenseitig voneinander abhängig, eine Eigenschaft, die am Beispiel des Pflanzenwachstums erläutert werden soll. Bekanntlich ist die Geschwindigkeit des Pflanzenwachstums, die über die Masse des Strukturgewebes bestimmt wird, eng mit der Photosynthese in den Blättern verknüpft. In einem erklärenden Modell für das Pflanzenwachstum ist dies aber ein Zusammenhang, der sich aus verschiedenen gleichzeitig ablaufenden Prozessen ergibt und in diesem Sinne keine direkte Beziehung darstellt. Die Photosynthese trägt entsprechend ihrer Geschwindigkeit dazu bei, Reserven in der Pflanze zu bilden, und die Wachstumsgeschwindigkeit der verschiedenen Organe hängt von der Menge an Reserven und von anderen Zustandsvariablen ab. Stehen die Pflanzen im Dunkeln, so hört zwar die Photosynthese auf, aber das Wachstum geht weiter, wobei die Reserven verbraucht werden. Dies kann sogar soweit gehen, daß die Masse früher gebildeter pflanzlicher Strukturen vermindert wird.

In Ökosystemen ist die zu ihrer Modellierung erforderliche Anzahl von Zustandsvariablen im allgemeinen entmutigend groß. Denn beispielsweise bei Pflanzenbeständen geht es nicht allein um die Biomasse der grünen Pflanzenteile, auch wenn dies eine wichtige Größe ist, sondern auch um Zustandsvariable, die, wie der Stickstoffgehalt, der Mineralstoffgehalt, der Enzymgehalt und viele weitere biochemische Größen, die Leistungsfähigkeit und das Alter der Blätter kennzeichnen. Zusätzlich wären die Wurzeln mit ihrer in den einzelnen Bodenschichten verschiedenen Aktivität zu berücksichtigen. Hinzukämen auch Tiere und Mikroorganismen, deren sich mit der Zeit verändernde Eigenschaften den Pflanzenbestand beeinflussen können. Es leuchtet deshalb ein, daß es wohl unvorstellbar ist, ein Modell aufstellen zu wollen, in welchem die Eigenschaften und das Verhalten eines ökologischen Systems vollständig auf Grund einer genauen Kenntnis der sich in ihm abspielenden biochemischen, biologischen und physikalischen Prozesse erklärt werden könnten; nicht zuletzt auch deswegen, weil mit dem Bestimmen der für das Modell notwendigen Anfangswerte der Zustandsvariablen ein zu radikaler, systemverändernder, vielleicht sogar schädigender Eingriff in das System selbst vorgenommen werden müßte.

Ein Ausweg besteht darin, aus der Menge der denkbaren Zustandsvariablen eine sinnvolle Auswahl zu treffen. (Ein Modell, in welchem 100 Zustandsvariable berücksichtigt werden können, ist schon sehr groß.) Die folgenden Gesichtspunkte sollten bei der Auswahl der Zustandsvariablen beachtet werden.

Vorhersagen über das Systemverhalten auf Grund von Modellen sind im allgemeinen mit Unsicherheit behaftet. Im günstigsten Fall kann zu einem Erwartungswert noch ein Vertrauens- oder auch ein Vorhersageintervall angegeben werden, die desto breiter ausfallen, je größer der Zeitraum für die Vorhersage ist. Diese Unsicherheit kann bei der Auswahl der Zustandsvariablen mit berücksichtigt werden, wenn sich die Vorhersage auf eine Gesamtheit gleichartiger Ökosysteme, z. B. Bestände von Weizenpflanzen, bezieht. Läßt sich über dies mit dem System ohne Schwierigkeiten experimentieren, so können auch mit den ausreichend genau festgestellten Anfangsbedingungen gute Schätzungen für die Zustandsvariablen aus dem Modell abgeleitet werden.





Dennoch bleibt die Frage offen, wodurch die große Anzahl der in einem Modell eines Ökosystems zu berücksichtigenden Zustandsvariablen drastisch vermindert werden kann.

In erster Linie wird die Anzahl der Zustandsvariablen durch den Zweck des Modells beschränkt! Es kann und sollte nicht das Ziel sein, ein Modell so vollständig wie möglich zu machen. Bei Ökosystemen, wie Weizenbeständen, genügt es oft, sich auf die Fragen zu beschränken, wie der Ertrag von den Witterungsbedingungen abhängt, sofern die Pflanzen ausreichend mit Nährstoffen und Wasser versorgt sind, oder auch, wie bei ausreichender Nährstoffversorgung das Wasser begrenzend wirkt. In beiden Fällen wird außerdem vorausgesetzt, daß Krankheiten und Schädlinge unberücksichtigt bleiben können. Soll der Einfluß von Schädlingen auf den Ertrag mit in das Modell einbezogen werden, so kann beispielsweise der Ertragsverlust durch Pilzkrankheiten untersucht werden. Ein Modell ist also dem jeweiligen Zweck entsprechend zu entwerfen. Ein sogenanntes „umfassendes“ Modell z.B. für Weizenbestände aufstellen zu wollen, dürfte utopisch sein.

In zweiter Linie läßt sich die Anzahl der Zustandsvariablen dadurch verringern, daß ein gewisser hierarchischer Aufbau des Modells angestrebt wird. Bestimmte im System auftretende Prozesse werden auf einer elementaren Stufe untersucht und die gewonnenen Erkenntnisse dazu benutzt, ein Modell darüber aufzustellen, das den Prozeßverlauf auf einer höheren Stufe nachbildet. Gibt das Modell den Prozeß hinreichend genau wieder, so können die dabei auftretenden wichtigsten Aspekte wieder in einem Modell zusammengefaßt werden, das nun seinerseits als Baustein eines erklärenden Modells auf einer noch höheren Stufe dienen kann. Diese Art, Modelle mit einer hierarchischen Struktur aufzubauen, soll im zweiten Teil des Berichtes darzustellen versucht werden.

## 2. Praxis

### 2.1. Pflanzenwachstum

Vor etwa 150 Jahren lag die auf Acker- und Weideflächen erreichbare Biomasse (Masse organischer Trockensubstanz) nicht höher als ein paar Dutzend kg/ha, und von der im Ackerbau erzielten Biomasse war höchstens die Hälfte für den Menschen direkt verwendbar. Inzwischen vervielfachten sich die Erträge, weil die Pflanzen besser mit Wasser und mineralischen Nährstoffen versorgt, Schädlinge, Krankheiten und Unkräuter besser bekämpft und die Sorten der Pflanzenarten besser an die veränderten Umweltbedingungen angepaßt werden konnten. Da aber bekanntlich Bäume nicht in den Himmel wachsen, ist die Frage naheliegend, wo die Grenzen des Wachstums sind. Wie groß ist der Ertrag unserer Kulturpflanzen, wenn sie optimal mit Wasser und Nährstoffen versorgt



werden, und keine Krankheiten und Schädlinge zu Ertragsverlusten führen? Experimente hierzu lassen erkennen, daß dieser Ertrag für die einzelnen Kulturpflanzenarten ziemlich verschieden ausfällt. Das ist aber keineswegs eine Folge unterschiedlicher Wachstumsgeschwindigkeiten — denn in den Niederlanden liegt beispielsweise die Geschwindigkeit der Biomassenproduktion für fast alle Kulturpflanzen bei 200 kg/ha. d —, sondern vielmehr eine Folge der unterschiedlich langen Vegetationszeiten. Für Sommergetriebe ist sie kurz, für Rüben, Kartoffeln und auch für Gras ist sie länger, sofern dessen produktive Blattfläche durch regelmäßigen Schnitt erneuert wird.

Wenn dies alles schon bekannt ist, wozu sind dann noch Modelle nötig? Für die Notwendigkeit von Modellen gibt es viele Gründe. So sind Modelle nötig, um die Frage beantworten zu können, wie durch Veränderung bestimmter Eigenschaften der Pflanzen deren Wachstum beschleunigt und der Ertrag vergrößert werden kann, oder um vorhersagen zu können, was für ein potentieller Ertrag in Gebieten mit einem anderen Klima zu erwarten ist. Dies beispielsweise als Entscheidungshilfe beim Einführen neuer Sorten in andere Klimagebiete. Außerdem können mit Modellen und der mit ihnen möglichen Simulation des realen Systems Grundlagen für das Studium der Beziehung zwischen Schädlingen, Krankheiten und dem Pflanzenwachstum ermittelt werden, so daß der Gesundheitszustand eines Pflanzenbestandes besser beherrscht werden kann.

Bekanntlich werden auch die Pflanzen eines Bestandes meist keineswegs optimal mit Wasser und Nährstoffen versorgt, so daß ein Modell über das Pflanzenwachstum und die Ertragsbildung eine wertvolle Grundlage bilden kann, den Einfluß begrenzender Faktoren auf den Ertrag zu untersuchen. Nicht zuletzt haben die Modelle einen nicht geringen wissenschaftlichen Wert, da in ihnen die Ergebnisse langjähriger intensiver Untersuchungen physiologischer, genetischer, biochemischer und biophysikalischer Art an den Pflanzen vereinigt werden und weil das Grundproblem aller dieser Untersuchungen durch das Verständnis für das pflanzliche Produktionssystem, in welchem mit Hilfe des Sonnenlichtes aus  $\text{CO}_2$ , Wasser und Mineralstoffen Nahrung für Mensch und Tier entsteht, wesentlich gefördert wird, aber auch die in unserem Wissen bestehenden Lücken deutlicher werden.

In den letzten Jahren ist durch die Forschungsgruppe „Theoretische Teeltkunde van de Landbouwhogeschool“ zusammen mit der Abteilung „Ökologie und Physiologie“ des Instituts für biologische und chemische Untersuchungen landwirtschaftlich genutzter Pflanzen das Modell BACROS (BASic CROp Simulator) entwickelt worden. Mit diesem erklärenden dynamischen Modell sollen das Wachstum und die Ertragsbildung landwirtschaftlich genutzter Pflanzen so nachgebildet werden, daß die zu beschreibenden Prozesse zunächst allgemein erfaßt und nach spezieller, aber guter Wahl der Parameterwerte für verschiedene Pflanzen- und Bodenarten simuliert werden können. Die makrometeorologischen Größen, wie Feuchtigkeit, Windgeschwindigkeit, Temperatur, Globalstrahlung, Wärmestrahlung des Himmels und Bewölkung, bilden die einzigen Steuervariablen im Modell.



Dieses sicher noch verbesserungsfähige Modell besteht aus drei Teilmodellen, die sich auf die Prozesse der Keimung, der Morphogenese und der Produktion von Biomasse beziehen. Ein guter Ansatz für ein erklärendes Modell der Keimung konnte von JANSSEN (1974) auf Grund seiner Studien über das Vorkommen und die Verbreitung winterannueller Pflanzen gegeben werden. Dieses Teilmodell beschreibt ziemlich allgemein das Brechen der Keimruhe, den Verlust von Hemmstoffen durch Produktion von Stimulantien und den eigentlichen Keimprozeß auf Grund physiologischer Kenntnisse. Die für eine bestimmte Pflanzensorte erforderlichen Werte für die Modellparameter können durch Keimproben im Labor ermittelt werden. Neben diesem Modell für die Keimung wurde ein Modell der mikrometeorologischen Prozesse, die in der Nähe der Bodenoberfläche ablaufen, entwickelt, das sich auf detaillierte mikrometeorologische (GOUDRIAAN und WAGGONER 1972) und bodenphysikalische Untersuchungen (DE WIT und VAN KEULEN 1972) gründet. Mit diesem Modell kann der Verlauf der Temperatur und der Feuchtigkeit in der Nähe der Bodenoberfläche von Stunde zu Stunde und von Tag zu Tag berechnet werden. Die Kombination der beiden beschriebenen Modelle erlaubt es, den Keimverlauf der Sorten unter dem Einfluß der natürlichen Umweltbedingungen zu berechnen. Für landwirtschaftliche Nutzpflanzen kann das Modell vereinfacht werden, weil hier die Keimruhe meist nur eine geringe Rolle spielt.

Der Aufbau eines Modells der Morphogenese, also eines Modells für die Entwicklung der Pflanzen in bezug auf Form und Funktion, konnte bis jetzt wegen der ungenügenden Kenntnisse über die zugrunde liegenden Prozesse noch nicht begonnen werden. Die Arbeiten von BENSINK (1971) und PIETERS (1974), kombiniert mit den Studien über die gegenseitige Beeinflussung von Sproß und Wurzel (BROUWER und DE WIT 1968), lassen es hoffnungsvoll erscheinen, daß in absehbarer Zeit die Grundlagen für ein derartiges Modell vorhanden sein werden. Inzwischen werden beschreibende Modelle verwendet, mit denen wenigstens die Randbedingungen für erklärende Modelle der Biomassenproduktion festgelegt werden können. Mit diesen erklärenden Modellen können dann die Prozesse des Stoffaustausches und der Stoffumsetzung simuliert werden, die in der Umgebung der Oberfläche eines wachsenden Pflanzenbestandes bei guter Wasser- und Nährstoffversorgung der Pflanzen in Abhängigkeit von den Witterungsbedingungen ablaufen.

## 2.2. Biomassenproduktion in Pflanzenbeständen

### 2.2.1. Assimilation und Transpiration

Bei der Biomassenproduktion geschlossener Pflanzenbestände geht es in erster Linie um die Größe der Photosyntheserate. Grundlegend sind hier die Meßergebnisse über den Zusammenhang der  $\text{CO}_2$ -Assimilation der Blätter mit der Lichtintensität, dem  $\text{CO}_2$ -Gehalt und der Temperatur der Luft (GAASTRA 1959). Diese Ergebnisse allein reichen aber noch nicht aus, weil die Blätter in einem Pflanzenbestand keineswegs alle horizontal stehen, sondern sich in beliebiger



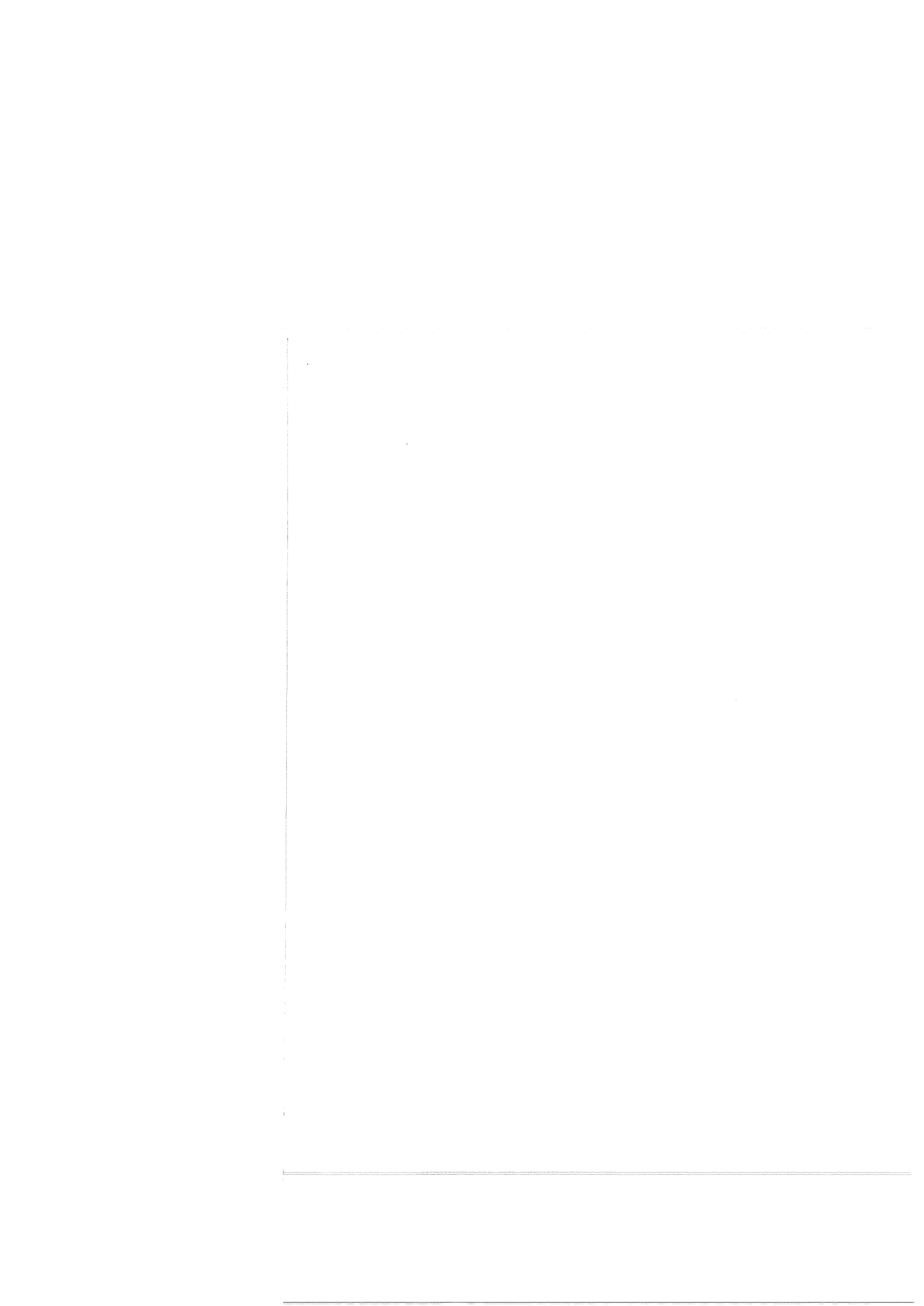
Richtung erstrecken und sich auch gegenseitig beschatten können. Ist aber die gesamte Blattfläche, die Reflexion und die Transmission der Blätter, die Bestandsarchitektur und die aus den verschiedenen Himmelsrichtungen einfallende Strahlung bekannt, so ist ein geometrisches Problem zu lösen, um die Verteilung des Lichtes über die Blätter berechnen zu können. Sind außerdem die Temperaturen der Blätter, die  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen in der Umgebung der Blätter und die mathematische Funktion für die Abhängigkeit der Photosynthese eines Blattes von Temperatur,  $\text{CO}_2$ -Konzentration und Licht gegeben, so kann aus der Lichtverteilung die  $\text{CO}_2$ -Assimilation der Pflanzen berechnet werden.

Der hierzu erforderliche numerische Aufwand ist allerdings so groß (DE WIT 1965), daß es kaum möglich sein wird, Modelle der Biomassenproduktion aufzubauen, in denen die ständigen zeitlichen Änderungen des Lichtes, der Architektur der Pflanzen, der Blattgesamtheit und der Eigenschaften der Blätter berücksichtigt werden können. Allerdings ist es GOUDRIAAN (1973) durch Experimente mit diesem gut fundierten Lichtklimamodell gelungen, ein vereinfachtes Modell zu entwerfen, das mit geringerem Rechenaufwand die Lichtverteilung über die Blätter zu berechnen gestattet, ohne dabei wesentliche Details dieses Problems vernachlässigen zu müssen.

Die zum Berechnen der Assimilationsgrößen erforderlichen Werte für die Blattertemperaturen ergeben sich aus einem Teilmodell für die mikrometeorologischen Prozesse (GOUDRIAAN und WAGGONER 1972), in welchem aus der Verteilung der Strahlung und der Schwächung der Turbulenz im Pflanzenbestand eine Wärmebilanz für die verschiedenen, dem Licht ausgesetzten Blätter aufgestellt wird. Die sich an den Blättern einstellende Temperatur hängt in hohem Maße davon ab, wie die eingestrahlte Energie auf die latente, für die Verdampfung des Wassers gebrauchte, und auf die fühlbare Wärme aufgeteilt wird. Diese Aufteilung aber wird vom Öffnungszustand der Stomata bestimmt, der in erster Linie durch die Wasserbilanz des Blattes, aber auch durch den  $\text{CO}_2$ -Gehalt in den Interzellularen und damit wiederum durch die  $\text{CO}_2$ -Assimilation festgelegt wird.

In einem weiteren detaillierten Modell wird der Transport des Wassers im Boden zu den Pflanzenwurzeln sowie dessen Aufnahme durch die Wurzeln, dessen Transport durch die Pflanze und schließlich auch das Verhalten der Stomata erfaßt. Das Modell heißt TROIKA, weil es sich aus drei Teilmodellen zusammensetzt und weil es sich wie das russische Dreigespann schwer beherrschen läßt (LAMBERT und PENNING DE VRIES 1971).

Unter der Voraussetzung, daß die Pflanzen gut mit Wasser versorgt werden, lassen sich aus dem detaillierten Modell wiederum vereinfachte Modelle ableiten, die mit gewünschter Genauigkeit für das jeweilige Produktionsmodell den Öffnungszustand der Stomata, die Temperatur-, Feuchtigkeits- und  $\text{CO}_2$ -Profile sowie die Blattertemperatur zu berechnen gestatten. Wird eine begrenzte Wasserversorgung für die Pflanzen angenommen, so sind andere vereinfachte Modelle nötig (VAN KEULEN 1975). Im Prinzip ist es hier zwar möglich, ein allgemeingültiges Modell aufzubauen, aber diese Allgemeingültigkeit geht auf Kosten der Übersichtlichkeit und des Aufwandes an Rechenzeit.





### 2.2.2. Heterotrophe Produktion von Biomasse

Noch vor einigen Jahren wurde in der Pflanzenphysiologie die Meinung vertreten, daß die Respiration nötig wäre, um das Pflanzengewebe zu erhalten, und daß sie deswegen eng mit der Biomasse und mit der Temperatur zusammenhängt. Eine genaue Untersuchung der sich in Pflanzen abspielenden Syntheseprozesse (PENNING DE VRIES 1974a, b; PENNING DE VRIES et al. 1974) ließ aber deutlich erkennen, daß dies nicht so ist, daß vielmehr die Respiration der Pflanzen sehr eng mit der heterotrophen Synthese von Pflanzenbestandteilen, wie Zellulose, Fett und Eiweiß, zusammenhängt. Es zeigte sich außerdem, daß der Erhaltungsstoffwechsel in einem beträchtlichen Maße dazu dient, Eiweiß begrenzter Lebensdauer neu zu synthetisieren und auch dazu, erforderliche Unterschiede zwischen Ionenkonzentrationen aufrechtzuerhalten. Für die eigentliche Erhaltung der wachsenden Pflanze selbst ist nur ein geringer Teil der Respiration nötig (PENNING DE VRIES 1975).

Es scheint möglich zu sein, diejenige Masse pflanzlicher Substanz einer bestimmten Zusammensetzung zu berechnen, die aus einer vorgegebenen Menge Photosyntheseprodukten, d.h. aus einer Mischung von Zuckern und Aminosäuren, hergestellt werden kann. Dazu läßt sich die frei werdende  $\text{CO}_2$ -Menge und die Menge des aufgenommenen Sauerstoffs berechnen. Es zeigt sich, daß es nicht so sehr auf Einzelheiten der biochemischen Reaktionen ankommt, sondern auf die Umrechnungsfaktoren, die letztlich für die Produktionsmodelle gebraucht werden.

In einem dynamischen Modell werden aber die zeitlichen Änderungen, d.h. die Geschwindigkeiten für die Respiration und die Biomassenproduktion, benötigt, die von der Temperatur der jeweiligen Wachstumszone und der für das Wachstum verfügbaren Substanzmenge abhängen. Als eine zentrale Größe im Modell der Biomassenproduktion erweist sich die als Zustandsvariable zu interpretierende Reserve, die mit der Photosynthese zu- und mit der heterotrophen Synthese abnimmt. Wegen der zur Zeit noch nicht ausreichenden Kenntnisse über die Morphogenese einer Pflanze läßt sich ein weiterführendes Modell der Biomassenproduktion (Aufbau strukturierter Substanz) noch nicht formulieren.

### 2.2.3. Prüfung der Modelle

Es genügt im allgemeinen nicht, ein Modell für ein System aufzustellen, ohne die durch Simulation mit diesem Modell erzielten Ergebnissen mit den aus Experimenten am tatsächlichen System gewonnenen zu vergleichen und zu überprüfen. Für die Modelle geschieht dies durch Vergleich berechneter Wachstumskurven mit den im Experiment ermittelten (DE WIT et al. 1970), wobei allerdings mehr morphogenetische Gesichtspunkte als die der Biomassenproduktion berücksichtigt werden. Aber auch abgesehen hiervon sind die in kurzen Zeitabschnitten gemessenen Wachstumsgeschwindigkeiten von Bedeutung und mit vielen Fehlern behaftet. Deshalb dürfte damit kaum der Wert eines



Modells zu beurteilen sein. Sofern keine groben Fehler gemacht werden, liegen die mit dem Modell erzielten Werte immer im Vertrauensintervall der Meßwerte.

Sollen genauere Meßwerte bestimmt werden, so wird ein vom Institut für biologische und chemische Untersuchungen landwirtschaftlich genutzter Pflanzen entwickeltes „Fotomobil“ benutzt, um den täglichen Gang der Photosynthese, der Respiration und der Transpiration in einem Feldbestand zu ermitteln (LOTWERSE 1974). Dazu wird eine kleine Kammer mit einer Grundfläche von  $2 \times 2$  m in den Bestand gestellt, die Erdbodenoberfläche in der Kammer abgedeckt und in ihr ein Überdruck der Luft so eingestellt, daß die Bodenatmung und die Wasserverdunstung aus dem Boden eine Messung des  $\text{CO}_2$ - und Wasserumsatzes der Pflanzen in der Kammer nicht beeinträchtigen können. In der Kammer wird die Luft durch Zirkulation turbulent gehalten, und durch Kühlen und Erwärmen wird die Lufttemperatur der Kammer geregelt. Die  $\text{CO}_2$ -Menge in der Kammer wird durch die Zuluft fortlaufend erneuert. Die assimilierten bzw. respirierten  $\text{CO}_2$ -Mengen werden aus den in der Zuleitung, in der Kammer selbst und in der Abluft gemessenen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen und aus der Durchströmungsgeschwindigkeit bestimmt. Aus dem in der Kammer gemessenen Feuchtigkeitsgehalt der Luft und aus der Geschwindigkeit, mit der das Wasser am Kühler kondensiert, wird die Transpiration ermittelt.

Das sich in einer solchen Kammer einstellende Klima ist natürlich von dem im Äußeren herrschenden verschieden, vor allem die Turbulenzmuster, die Luftfeuchtigkeit und auch der Wärmeaustausch mit der Umgebung. Durch geschicktes Anpassen des Teilmodells zum Simulieren der mikrometeorologischen Unterschiede wird dies in der Rechnung mit berücksichtigt.

Der gemessene und der simulierte Tagesgang für die Photosynthese werden dann in ihren Einzelheiten miteinander verglichen (VAN KEULEN et al. 1975). Die Übereinstimmung ist manchmal überraschend gut, zuweilen aber auch schlecht, vor allem, wenn außerordentliche Temperatur- und  $\text{CO}_2$ -Bedingungen vorliegen.

Die simulierte und gemessene Transpiration stimmen manchmal gut überein. Es zeigen sich jedoch unerwartete Verhältnisse. So haben beschattete oder im Dunkeln liegende Blätter geschlossene Stomata, so daß sie unter Feldbedingungen wenig zur Transpiration der Pflanzen beitragen, zumal sie im Bestand auch dem Wind weniger ausgesetzt sind. Es erweist sich aber als nötig, mehr Aufmerksamkeit auf den sich bei geschlossenen Stomata einstellenden Widerstand für den Wasserdampfaustausch zu legen, denn in der Kammer des „Fotomobils“ stehen alle Blätter unter den gleichen Turbulenzbedingungen, wodurch sich der Beitrag beschatteter Blätter an der Transpiration wesentlich erhöht. Auf diese Weise kann die von einer Pflanze in der Kammer verdunstete Wassermenge doppelt so groß werden, wie die einer vergleichbaren Pflanze im Freien.

Es gibt aber noch andere größere Probleme. So deuten eigene Messungen der Photosynthese an Maisblättern übereinstimmend mit den in der Literatur bekannten Angaben darauf hin, daß die Photosynthese dieser Pflanzenart ziemlich stark temperaturabhängig ist, und bei einer Temperatur von  $12^\circ\text{C}$  ist die



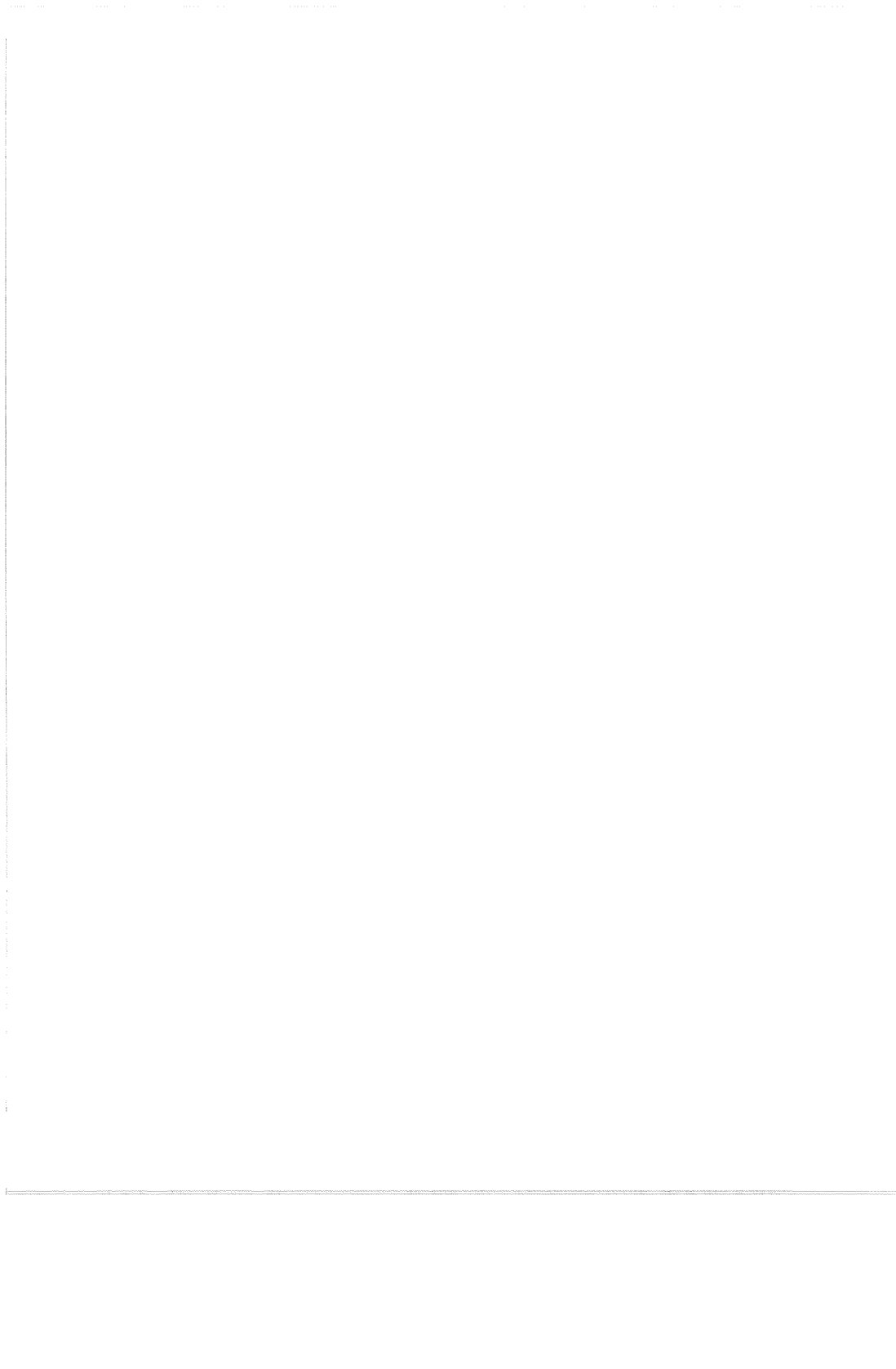
Geschwindigkeit der  $\text{CO}_2$ -Aufnahme fast Null. Simulierte Geschwindigkeiten der  $\text{CO}_2$ -Aufnahme auf Grund der gemessenen Temperaturabhängigkeit liefern das gleiche Ergebnis. Messungen im Feldbestand zeigen jedoch, daß die Nettoassimilation der Pflanzen bei einer Temperatur von  $12^\circ\text{C}$  immer noch einen Beitrag von 80% — bezogen auf die bei Optimaltemperatur — erreicht. Es zeigt sich also keine große Temperaturempfindlichkeit. Dies zeigt die Fähigkeit der Blätter, sich den wechselnden Bedingungen anpassen zu können. Es ist also nötig, Modelle aufzustellen, in denen die biochemischen Reaktionen und die Zellstruktur berücksichtigt werden, so daß die mit physiologischen Meßtechniken ermittelte „Assimilationsfunktion“ genau erklärt und analysiert werden kann.

### 3. Schluß

Offensichtlich sind Modelle und das durch sie ermöglichte Simulieren realer Systeme ein gutes, aber nicht unproblematisches Hilfsmittel, komplizierte Systeme zu untersuchen. Sie ermöglichen es, bestimmte quantitative Aspekte der Erscheinungen deutlicher hervortreten zu lassen und auch die Wechselwirkungen zwischen den Prozessen zu erfassen. Außerdem liefern sie eine Grundlage dafür, gewisse Prioritäten zu setzen für weitere, auch verschiedene Wissenschaftsdisziplinen betreffende Untersuchungen, die dann sowohl mit Experimenten als auch mit Modellen durchgeführt werden sollten.

### 4. Literatur

- BENSINK, J.: On morphogenesis of lettuce leaves in relation to light and temperature. Mededelingen Landbouwhogeschool, Wageningen 1971, 71—15.
- BROUWER, R., and DE WIT, C. T.: A simulation model of plant growth with special attention to root growth and its consequences. Proc. 15th Easter School Agric. Sc., Univ. of Nottingham 1968, 224—242.
- GAASTRA, P.: Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbondioxyde, temperature and stomatal resistance. Mededelingen, Landbouwhogeschool 1959, 56—13.
- GOUDRIAAN, J.: A calculation model and descriptive formulas for the extinction and reflection of radiation in leaf canopies. In: Proc. The sun in the service of mankind, Paris 1973.
- GOUDRIAAN, J., and WAGGONER, P. E.: Simulating both aerial microclimate and soil temperature from observations above the foliar canopy. Neth. J. Agric. Sci. 20 (1972): 104—124.
- JANSEN, J. G. M.: Simulation of germination of winter annuals. Oecologia, 14 (1974) 197—228.
- KEULEN, H. VAN: Simulation of water use and herbage growth in arid regions. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen 1975.
- LAMBERT, J. R., and PENNING DE VRIES, F. W. T.: Dynamics of water in the soil-plant-atmosphere system: A model named TROIKA. Report no. 3, Dept. of Theoretical Production Ecology 1971.



- KEULEN, H. VAN, LOUWERSE, W., SIBMA, L., and ALBERDA, TH.: Prediction of photosynthetic production. In: Photosynthesis and production in different environments. I. B. P. Photosynthesis meeting, Aberystwyth 1975 (in press).
- LOUWERSE, W., and EIKHOUDT, J. W.: A mobile laboratory for measuring photosynthesis, respiration and transpiration of field crops. *Photosynthetica* 9 (1975), 1: in press.
- PENNING DE VRIES, F. W. T., 1974 (a): Use of assimilates in higher plants. In: Photosynthesis and productivity in different environments. Ed. J. P. COOPER. Cambridge University Press (in press).
- PENNING DE VRIES, F. W. T.: Substrate utilization and respiration in relation to growth and maintenance in higher plants. *Neth. J. agric. Sci.* 22 (1974b): 40-44.
- PENNING DE VRIES, F. W. T., BRUNSTING, A., and VAN LAAR, H. H.: Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *J. of Theoretical Biology* 45 (1974): 339-377.
- PENNING DE VRIES, F. W. T.: The cost of maintenance processes in plant cells. *Ann. Bot.* 39 (1975): 77-92.
- PIETERS, G. A.: The growth of sun and shade leaves of *Populus euramericana* „Robusta“ in relation to age, light intensity and temperature, *Mededelingen Landbouwhogeschool*, 74-11 (1974): 1-106.
- WIT, C. T. DE: Photosynthesis of leaf canopies. *Agric. Research rep. No. 663* (1965): 57 pp.
- WIT, C. T. DE, and GOUDRIAAN, J.: Simulation of ecological processes. *Simulation monographs*, Pudoc, Wageningen 1974.
- WIT, C. T. DE, and KEULEN, H. VAN: Simulation of transport processes in soils. *Simulation monographs*, Pudoc, Wageningen 1972.
- WIT, C. T. DE, BROUWER, R., and PENNING DE VRIES, F. W. T.: The simulation of photosynthetic systems. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. *Proceedings of the IBP/PP Technical Meeting, Třebon*, 47-70. Pudoc, Wageningen 1970.