

nn 6024

366

REPRINTED FROM:

ANGEW. BOT. 42 (1968) 1-12

ÜBER EIN DYNAMISCHES MODELL DES VEGETATIVEN
WACHSTUMS VON PFLANZENBESTÄNDEN

C. T. DE WIT und R. BROUWER

RECEIVED
1968
Landbouwhogeschool
Wageningen



Institut voor Biologisch en Scheikundig Onderzoek van Landbouwgewassen,
Wageningen, Niederlande

Über ein dynamisches Modell des vegetativen Wachstums von Pflanzenbeständen

Von

C. T. de Wit¹⁾ und R. Brouwer

Der Erklärer begann damit dem gutmüthigen, wissensdurstigen Landwirth einen chemischen Hokuspokus mit Analysen vorzumachen, und wenn dessen gesunder Menschenverstand durch bedeutungslose Zahlen und Rechnungen gehörig verdreht war, so ließ er die vorher erdachte Erklärung gleich einem schönen, runden und fetten Mäuschen aus dem Ärmel herausspazieren.

JUSTUS VON LIEBIG

36. Chemischer Brief, 1859

1. Das Problem

Mit der klassischen Methode der Pflanzenbauwissenschaft, dem Feldversuch, wird der Einfluß agrotechnischer Maßnahmen auf den Ernteertrag geprüft. Soll eine funktionell begründete Aussage über Ursache und Wirkung gemacht werden, so muß die lange Kette der Ereignisse zwischen dem Eingriff in das Wachstum der Pflanzen und dem am Ende stehenden Ergebnis analysiert werden. Zu diesem Zweck wird die Versuchssituation häufig dadurch vereinfacht, daß man unter streng kontrollierten Bedingungen experimentiert. Auch das Problem selbst kann einfacher gemacht werden, indem nicht der Einfluß der Umweltbedingungen auf das Gesamtergebnis, den schließlichen Ertrag, untersucht wird, sondern nur der Einfluß auf einzelne Prozesse, wie es zum Beispiel BROUWER (1968) mit seinen Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf das Sproß-Wurzel-Verhältnis getan hat.

Solche Untersuchungen werden natürlich mit der festen Zuversicht angestellt, die Ergebnisse zu einer Gesamtschau integrieren zu können, mit deren Hilfe dann die Lücke zwischen den im Laboratorium und im Feldversuch gewonnenen Erkenntnissen geschlossen werden kann. Wie vielschichtig jedoch das Problem ist, soll an den Ergebnissen eines Versuches mit Mais gezeigt werden.

Die Temperatur beeinflusst nicht nur die Zuwachsrates, sondern auch die Entwicklungsgeschwindigkeit der Pflanzen. In einem Gefäßversuch im Gewächshaus, in dem Maispflanzen einzeln in gedüngtem Boden bei Temperaturen zwischen 16° und 32 °C gezogen wurden, fand VAN DOBBEN (1962),

¹⁾ Vortrag, gehalten auf der 57. Botanikertagung zu Göttingen am 6. September 1967. — Ins Deutsche übersetzt von K. BAEUMER.

daß durch hohe Temperaturen die Zeitspanne zwischen Wachstumsbeginn und Blühen infolge der gesteigerten Entwicklungsgeschwindigkeit der Pflanzen wesentlich verkürzt wurde. Andererseits nahm die Zuwachsrate der Pflanzen mit steigender Temperatur zu, so daß zur Zeit der Blüte die unter hohen Temperaturen angezogenen Maispflanzen den höchsten Ertrag brachten (Abb. 1).

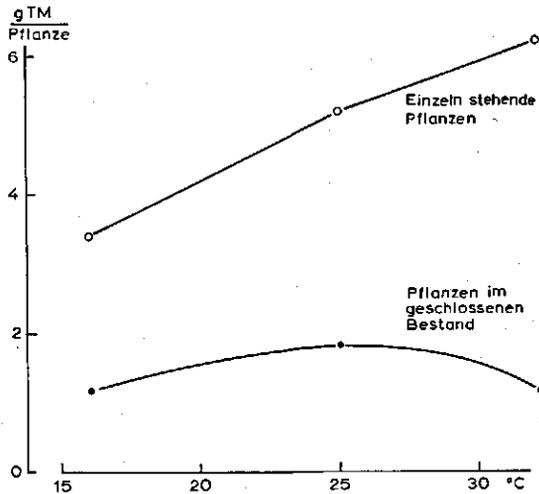


Abb. 1. Wachstum von Maispflanzen bei unterschiedlichen Temperaturen.

In einem dichten Maisbestand dagegen, bei gleicher Temperaturreaktion der Pflanzen hinsichtlich der Entwicklungsgeschwindigkeit, führte die vermehrte Blattbildung bei höheren Temperaturen nur so lange zu einer höheren Zuwachsrate, als der Bestand noch nicht geschlossen war. Insgesamt wurde deshalb die ertragsmindernde Verkürzung der Vegetationszeit nicht durch eine Steigerung der Zuwachsrate kompensiert, so daß sich die hohen Temperaturen negativ auf die Ertragsbildung des geschlossenen Bestandes auswirkten. Dieser Sachverhalt vermag zu erklären, warum die Temperatur unterschiedlich auf die Substanzproduktion einzelner und im geschlossenen Bestande stehender Pflanzen einwirkt.

Auch wenn der Einfluß der Temperatur auf die Photosynthese- und Veratmungsraten, auf die Zuwachsraten von Blättern, Stengeln und Wurzeln sowie auf die Entwicklungsgeschwindigkeit bekannt ist, so bleibt es doch eine gewaltige Aufgabe, die Interaktion zwischen Temperatur und Bestandesdichte quantitativ zu schätzen. Diese Aufgabe wird noch schwieriger, wenn die Variation von Luft- und Bodentemperatur, Dauer und Intensität der Belichtung, Blattstellung und Photosyntheseraten gleichzeitig berücksichtigt werden sollen. Dazu kommt noch die Wirkung aller anderen Faktoren, die sich unter Feldbedingungen im Ablauf einer Vegetationszeit ändern können. Doch muß gerade dieses Problem gelöst werden, wenn es je möglich sein soll, von den Ergebnissen aus Laboratorium und Klimakammer auf diejenigen Bedingungen hin zu extrapolieren, unter denen die landwirtschaftliche Produktion erfolgt.

2. Grundzüge des Modells ELCROS
(ELEMENTARY CROP growth Simulator)

Seit es elektronische Rechenmaschinen mit großer Speicherkapazität gibt, kann diese Lücke mit Hilfe der Simulationstechnik geschlossen werden. Was hier unter Simulation verstanden wird, soll am Beispiel des exponentiellen Wachstums gezeigt werden. Wir wenden dabei eine Methode an, die FORRESTER (1962) für die Untersuchung dynamischer, d.h. zeitabhängiger Prozesse in der Betriebswirtschaft entwickelt hat.

Abbildung 2 A zeigt die Grundelemente des Simulationsprozesses. Die SproßMasse einer Pflanze (SM) wird als eine Menge mit einem Rechteck dargestellt. Diese Quantität ist auch dann noch vorhanden, wenn das ganze System stillsteht, d.h. in diesem Falle, wenn kein Wachstum erfolgt. Der voll ausgezogene Pfeil soll andeuten, daß die Sproßmasse infolge eines Zustroms von Trockenmasse zunimmt. Die WachstumsRate (WR), die diesen Zustrom regelt, ist mit einem ventilähnlichen Symbol dargestellt worden. Die punktierten Linien repräsentieren Informationsströme und zeigen hier, daß die Wachstumsrate von der schon vorhandenen Sproßmenge und von einer Konstanten, der Relativen WachstumsRate (RWR), abhängt.

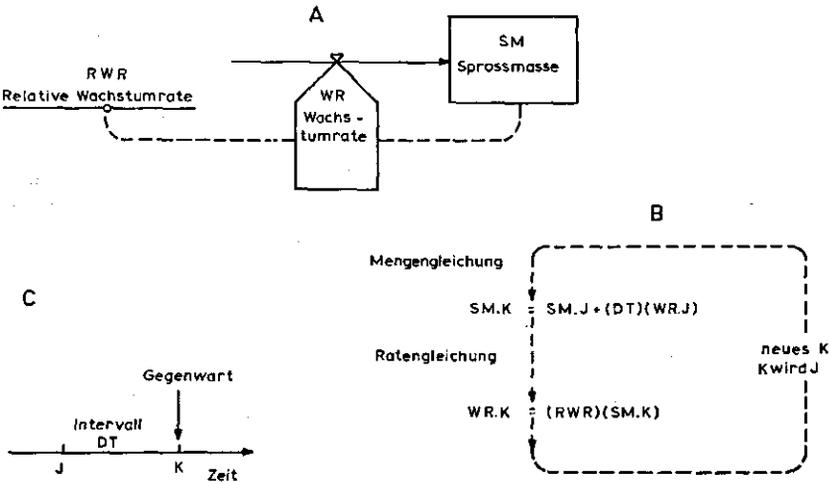


Abb. 2. Simulation exponentiellen Wachstums.
A Strukturmodell; B Mathematisches Modell; C Zeitskala.

Das Bild enthält ein Modell der Beziehungen, die in einem System mit exponentiellem Wachstum herrschen. Dieses Beziehungsgefüge ist aber noch nicht quantifiziert. Das Strukturmodell muß daher durch ein mathematisches Modell vervollständigt werden (Abb. 2 B).

Dieses quantitative Modell besteht aus einem Satz von Mengen- und Ratengleichungen. Es seien zwei Zeitpunkte gegeben, eine Vergangenheit J und eine Gegenwart K, die durch ein kurzes Zeitintervall Delta T (DT) getrennt sind. Die Mengengleichung enthält, daß die SproßMasse zur Zeit K (SM.K) gleich der SproßMasse zur Zeit J (SM.J) ist, zuzüglich dem Produkt

aus dem Zeitintervall (DT) und der WachstumsRate zur Zeit J (WR.J). Die Ratengleichung enthält, daß die WachstumsRate zur Zeit K (WR.K) gleich dem Produkt aus der Relativen WachstumsRate (RWR) und der SproßMasse zur Zeit K (SM.K) ist. Im Falle des exponentiellen Wachstums ist die Relative Wachstumsrate eine konstante Funktion der Zeit.

Nach der Berechnung der Ratengleichung rückt die Zeit um das Intervall DT vor, so daß alle der Zeit K zugeordneten Werte nun zur Zeit J gehören. Erneut wird die Mengengleichung und danach die Ratengleichung gelöst. Wieder rückt die Zeit um ein DT vor, die Gleichungen werden gelöst, und so weiter. Auf diese Weise kann jeder gewünschte Grad an Genauigkeit erreicht werden, wenn nur die Schritte in der Zeit klein genug sind. Es ist unverkennbar, daß ein solcher Rechengang mit Mengen- und Ratengleichungen das im Diagramm enthaltene Strukturmodell vollständig wiedergibt.

Auf diese Weise können auch umfangreichere Systeme beschrieben werden, wie das z.B. in Abbildung 3 geschehen ist, in der ein zentraler Teil des Modells für das vegetative Wachstum entwickelt wird.

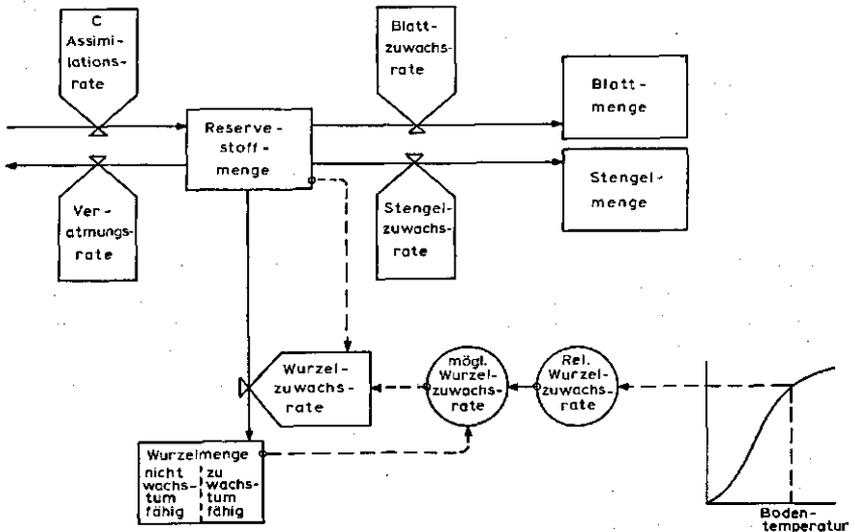


Abb. 3. Strukturmodell des zentralen Teils von ELCROS.

Jede Pflanze — und damit auch jeder Pflanzenbestand — enthält Vorräte an Reservestoffen. Die einzige Quelle der Kohlenhydratreserven ist die Photosynthese, hier durch die C-Assimilationsrate dargestellt. Die vorhandene Reservestoffmenge wird für die Veratmung (Veratmungsrate) und für die Bildung von Blättern (Blattzuwachsrate), Stängeln (Stengelzuwachsrate) und Wurzeln (Wurzelzuwachsrate) benutzt. Die entsprechenden Mengen sind wieder durch Rechtecke, die Raten durch ein ventilähnliches Symbol dargestellt worden.

Photosynthese und Respiration übertragen Material von der Außenwelt in die Pflanze und zurück, die Zuwachsraten dagegen Substanz aus dem Reserve-

stoffvorrat in die Blätter, Stengel und Wurzeln. Diese organische Substanz wird dann strukturell festgelegt und steht der Pflanze nicht mehr als Reservestoff zur Verfügung.

Das Diagramm stellt dar, von welchen Faktoren das Wachstum der Wurzeln bedingt wird. Die Bodentemperatur wird entweder über beobachtete Daten in das System eingeführt oder in einem anderen Teil des Modells berechnet (Tabelle Bodentemperatur). Die Werte für die ‚Relative Wurzelzuwachsrate‘ werden ebenfalls einer Tabelle entnommen, die empirische Daten für die artspezifische Reaktion auf die Bodentemperatur enthält. Diese ‚Relative Wurzelzuwachsrate‘ — wie auch die ‚Mögliche Wurzelzuwachsrate‘ — ist keine Rate, mit der unmittelbar eine Menge berechnet wird, sondern eine Hilfsgröße, mit der eine andere Größe bestimmt wird. In dem Diagramm ist sie deshalb durch einen Kreis dargestellt worden.

Die ‚Mögliche Wurzelzuwachsrate‘ wird berechnet, indem man das Produkt aus der ‚Relativen Zuwachsrate‘ und demjenigen Teil der Wurzelmenge bildet, der noch zu weiterem Wachstum befähigt ist. Dieser Teil der Wurzelmenge wird vom Beginn des Wachstums an gesondert verfolgt. Sind zum Beispiel zwischen Anfang und Eintritt der Blüte D Tage vergangen, so kann beobachtet worden sein, daß die während der letzten $0,1D$ Tage gebildeten Wurzeln noch zu weiterem Wachstum fähig sind.

Die ‚Mögliche Wachstumsrate‘ wird nur dann wirksam, wenn der Vorrat an Reserven genügend groß ist, d. h. einen bestimmten Schwellenwert überschreitet. Die Abhängigkeit der Wurzelzuwachsrate von der Reservestoffmenge ist deshalb wiederum mit einer punktierten „Informationslinie“ dargestellt worden.

In ähnlicher Weise wird auch die ‚Mögliche Blattzuwachsrate‘ bestimmt, nur daß diese Rate nicht allein von dem Vorhandensein von Reservestoffen, sondern auch von dem Wasserhaushalt der Blätter abhängt. Der Wasserhaushalt der Blätter wird wiederum durch die Menge und Aktivität der Wurzeln bei der Wasseraufnahme und durch die Transpirationsrate der Blätter bedingt. So entsteht ein vielfach miteinander vernetztes System von Beziehungen, in dem die einzelnen Prozesse von Außenfaktoren gesteuert und innerhalb des Systems durch Informationsregelkreise voneinander abhängig gemacht werden.

Die Berechnung derart umfangreicher Systeme schafft natürlich besondere Probleme. Viele dieser Probleme können vermieden werden, wenn man besondere „Computersprachen“, wie zum Beispiel DSL-90 (*Digital Simulation Language* von SYN et al. 1965) und DYNAMO (*DYNAMIC MOdelling language* von PUGH 1962), benutzt. Diese Programmiersprachen sind eigens für die Simulation offener, rekursiver Systeme entworfen worden, Systeme, deren Zustand sich kontinuierlich mit der Zeit ändert. Diese Programmiersprachen enthalten eine Routine, die die Rechenoperationen automatisch in die richtige Reihenfolge setzt, so daß umfangreiche Systeme, unbeschwert von den Anforderungen des Rechenganges, völlig problemorientiert programmiert werden können.

Zuerst werden alle Gleichungen, die die Initialwerte der Mengen und die exogenen Variablen definieren, berechnet, danach alle Gleichungen, die schon bekannte Variable und Konstanten enthalten, und zum Schluß werden die

Ratengleichungen gelöst. Eine in das Programm eingebaute Routine sorgt dann dafür, daß die Zeit um ein Intervall vorrückt, alle Mengen einen neuen Zeitindex bekommen und die Gleichungen erneut gelöst werden.

Die Zeitintervalle, um die die Zeit vorrückt, müssen so klein sein, daß die Zunahme der Mengen klein bleibt im Vergleich zu den Mengen selbst. Diese Bedingung wird beim Simulieren des Wachstums eines Pflanzenbestandes erfüllt, wenn die Zeit in Intervallen von $1/20$ eines Tages fortschreitet.

Selbstverständlich ist es notwendig, Modelle zu entwerfen, die alle wachstumsbegrenzenden Faktoren enthalten. Für den Augenblick haben wir aber die Aufgabe dadurch begrenzt, daß in dem Modell das Wachstum eines Pflanzenbestandes unter Bedingungen der optimalen Wasser- und Nährstoffversorgung simuliert wird. Als weitere Einschränkung kommt hinzu, daß nur der Zeitabschnitt des überwiegend vegetativen Wachstums vom Aufgang bis zum Eintritt der Blüte berücksichtigt wird. Die Wachstums- und Entwicklungsprozesse in diesem Zeitabschnitt sind nämlich von so grundlegender Bedeutung und von ausreichender Komplexität, um das Anwendungsgebiet und die Grenzen der Simulationstechnik zu zeigen.

Mit der Simulationsmethode werden folgende Zwecke verfolgt:

1. Extrapolieren von Wissen, das unter den kontrollierbaren Bedingungen des Laboratoriums und des Gewächshauses gewonnen wurde, auf die im Felde herrschenden Bedingungen,
2. Studium des Einflusses von Klima und Witterung, Bestandesdichte und Aussaattermin auf die Ertragsbildung von Pflanzenbeständen,
3. Analyse der unterschiedlichen Reaktion von Arten und Sorten auf die Umweltbedingungen,
4. Bewertung der relativen Bedeutung von Umweltfaktoren und Eigenschaften der Pflanzen hinsichtlich des Wachstums und der Ertragsbildung und
5. Planung von Forschungsvorhaben.

Das zur Zeit entwickelte Modell ELCROS umfaßt mehrere Abschnitte. So wird in einem Abschnitt der tägliche Gang der Witterung in einem Pflanzenbestand an Hand von Tageswerten der Minimum- und Maximumtemperatur, des Taupunktes, der Windgeschwindigkeit und der Einstrahlung berechnet. Dabei werden die fortlaufenden Nummern der Tage seit Jahresbeginn, die Tagesstunde und die geographische Breite des Wuchsortes berücksichtigt. Der Gang der Transpiration, der wiederum von der Einstrahlung, der Blattmenge und dem Verdampfungswiderstand der Spaltöffnungen abhängig ist, wird ebenfalls simuliert.

In einem weiteren Abschnitt wird die Entwicklungsgeschwindigkeit der Pflanzen in Abhängigkeit von der Temperatur und der Tageslänge behandelt. Wachstumsbegrenzungen, die durch Translokationsprozesse bedingt sind, werden in das System dadurch eingeführt, daß die Reservestoffe für das Blatt-, Stengel- und Wurzelwachstum eine unterschiedliche Verfügbarkeit haben.

Der Photosyntheseprozess ist in einem umfangreichen Rechenprogramm (DE WIT 1965) enthalten, mit dessen Hilfe die C-Assimilationsrate eines Pflanzenbestandes in Abhängigkeit von der Menge, den optischen Eigenschaften und

der Photosynthesefunktion der einzelnen Blätter sowie von der Sonnen- und Himmelstrahlung berechnet wird. Bei der Bestimmung der Veratmungsrates werden die Einflüsse der Temperatur, des prozentualen Reservestoffgehaltes, des Proteingehaltes einzelner Pflanzenteile und der physiologischen Alterung der Pflanzen berücksichtigt.

In einem anderen Abschnitt wird dann der Wachstumsprozeß beschrieben. Als bestimmende Faktoren treten auf: Temperatur, Vorrat an Reservestoffen, Verteilung der Altersklassen von Pflanzengewebe, Wasserhaushalt von Blättern und Stengeln in Abhängigkeit von der Wasseraufnahme der Wurzeln und der Transpirationsrate. Morphologische Veränderungen werden dadurch berücksichtigt, daß sowohl der Gewichts- als auch der Oberflächenzuwachs in die Rechnung eingehen.

In allen Abschnitten stützt sich der Inhalt auf experimentell begründete Vorstellungen über die relevanten physiologischen Mechanismen. In dem gegenwärtigen Entwurf des Modells ELCROS beziehen sich zwar alle benutzten Parameter auf Mais als Simulationsobjekt, jedoch ist das Modell so angelegt, daß auch das Wachstum jeder anderen Pflanzenart simuliert werden kann.

3. Experimente

Die Anwendung von ELCROS läßt sich am besten mit einigen Experimenten demonstrieren, die zur Frage des Einflusses der Temperatur und des Verlustes von Blatt- und Wurzelmasse auf das Wachstum von Mais angestellt wurden.

Das Schnittexperiment wurde folgendermaßen simuliert. Bei einer Temperatur von 20 °C, einer relativen Luftfeuchte von 65 % und einer Einstrahlung von $0,14 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ konnten die Pflanzen zunächst neun Tage ungestört wachsen. Dann wurden folgende differenzierenden Behandlungen simuliert: Die erste Pflanzengruppe konnte ungestört noch weitere zehn Tage wachsen; einer zweiten Gruppe wurde die Hälfte der Wurzelmasse und einer dritten Gruppe die Hälfte der Blattmasse genommen.

Abbildung 4 zeigt die Ergebnisse dieses Versuchs. Dargestellt wurde die Änderung des Gewichtsverhältnisses zwischen Sproß (Blätter) und Wurzeln während der Zeit nach dem Eingriff. Bei den unversehrt gelassenen Pflanzen bleibt das Sproß-Wurzel-Verhältnis nahezu konstant. Das Endgewicht der Blätter beträgt 0,9 Einheiten. Die der Schnittbehandlung unterworfenen Pflanzen regenerieren in etwa fünf Tagen ihr früheres Sproß-Wurzel-Verhältnis, doch erreichen sie nicht das Endgewicht der Kontrolle. Dieser Prozeß verläuft wie folgt:

Diejenigen Pflanzen, denen ein Teil der Wurzelmasse genommen war, können die Turgeszenz ihrer Blätter nicht in dem gleichen Maße erhalten wie die unversehrt gebliebenen Pflanzen. Die Zuwachsrates der Blätter ist deshalb niedriger, und die Reservestoffmenge nimmt zu. Daher wird das Wachstum der Wurzeln gefördert. Die Verminderung des Blattwachstums und die Förderung des Wurzelwachstums hält so lange an, bis das frühere Sproß-Wurzel-Verhältnis wieder eingestellt ist. Die Turgeszenz der Blätter regelt sich unge-

fähr auf den Wert der unversehrten Pflanzen ein. Eine vollständige Rückregulation ist nicht möglich, da in dem Zeitabschnitt mit geringerer Turgeszenz dickere Blätter ausgebildet wurden.

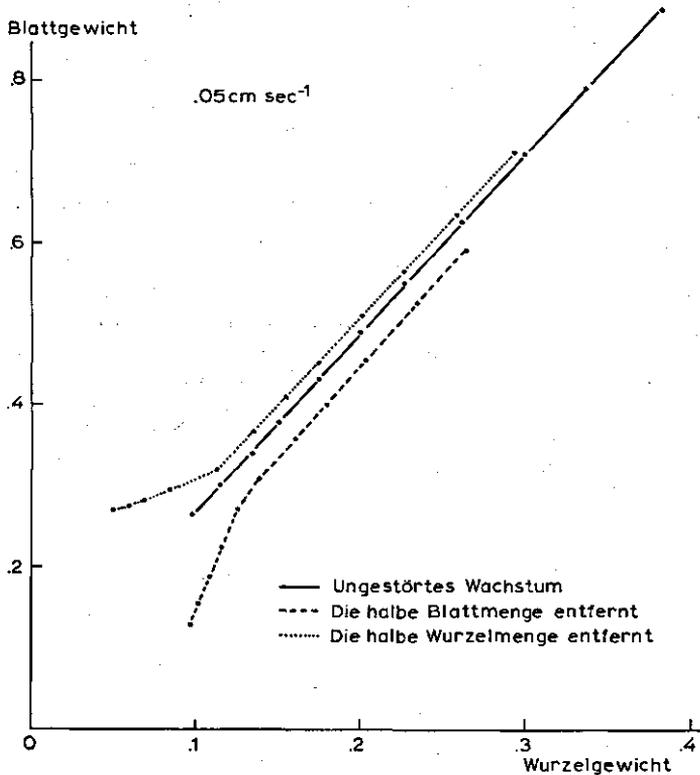


Abb. 4. Simulierter Einfluß der Entfernung von Blättern und Wurzeln auf das Wachstum von Maispflanzen. Die Punkte bezeichnen das Wurzel- und Sproßgewicht während der zehn auf den Eingriff folgenden Tage.

Bei denjenigen Pflanzen dagegen, denen die Hälfte der Blattmenge abgeschnitten wurde, erhöht sich die Turgeszenz der verbleibenden Blätter und damit auch ihre Zuwachsrates. Dadurch bleiben weniger Reservestoffe für das Wachstum der Wurzeln verfügbar, und deren Wachstum wird gehemmt. Die Regeneration des ursprünglichen Sproß-Wurzel-Verhältnisses dauert hier länger, weil mit dem Schnitt der Blätter ein Teil des Assimilationsapparates entfernt wurde und der Gleichgewichtszustand zwischen Sproß- und Wurzelgewicht eine Blattmenge verlangt, die etwa das Doppelte der Wurzelmenge ausmacht. Deshalb mindert ein Verlust von Blättern den Ertrag stärker als ein Verlust von Wurzeln.

Die Übereinstimmung der Ergebnisse dieses Simulationsversuchs mit denen, die BROUWER in einem Klimakammerexperiment (cf. Seite 247, Bd. 41 dieser Zeitschrift) fand, zeigt, daß die in ELCROS eingebauten Deutungen des Prozesses den Sachverhalt richtig wiedergeben.

Abbildung 5 enthält die Ergebnisse eines tatsächlichen und eines simulierten Experiments in Form einer semi-logarithmischen Graphik. In diesen Versuchen wurde die Temperatur der Wurzelumgebung variiert. Mit zunehmender Wurzeltemperatur steigt auch die Zuwachsrate und das Sproß-Wurzelverhältnis. Das ist eine Folge des Einflusses, den die Temperatur auf die Morphologie der Pflanzen, d.h. auf das Verhältnis von Wurzeloberfläche zu Wurzelgewicht ausübt. Daraus ergibt sich eine Änderung der Wurzelaktivität, die in das Modell an Hand von Ergebnissen von Blutungsexperimenten (cf. BROUWER, Seite 252, Bd. 41 dieser Zeitschrift) eingeführt wird. Je höher die Temperatur in der Wurzelzone ist, desto weniger Wurzeln sind notwendig, um die Turgeszenz zu erhalten. Folglich können dann mehr Reservestoffe für die Bildung von Blättern verwandt werden, die dann bei weitem Pflanzenabstand zusätzliches Licht auffangen und somit zum Wachstum der Pflanzen beitragen.

Obgleich die Übereinstimmung der simulierten und tatsächlich beobachteten Versuchsergebnisse im allgemeinen zufriedenstellend ist, so ergeben sich doch im einzelnen nicht unerhebliche Abweichungen. An diesen Abweichungen wird deutlich, in welchem Maße unsere Kenntnis von den physiologischen Details noch nicht ausreicht. Ändert man die physiologischen Grunddaten im ELCROS-Modell, und prüft man die mit diesen Daten simulierten Ergebnisse,

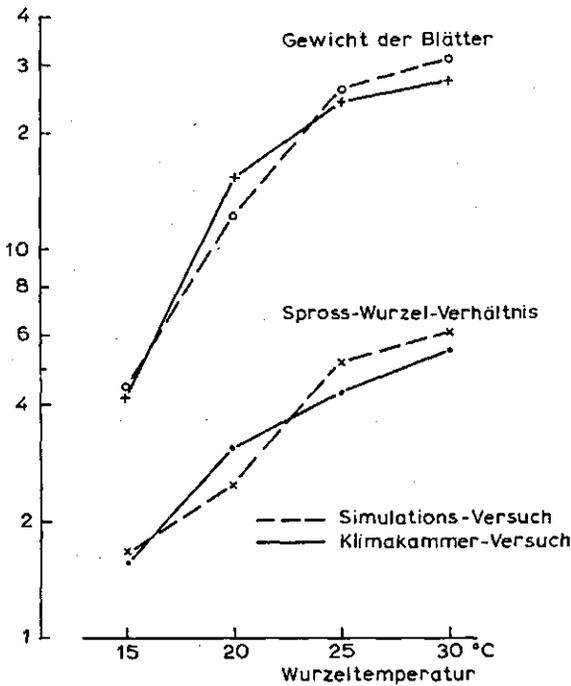


Abb. 5. Einfluß der Wurzeltemperatur auf das Blattgewicht und das Sproß-Wurzel-Verhältnis von Mais in einem simulierten und in einem Klimakammerversuch, Ernte 20 Tage nach dem Aufgang.

so wird deutlich, welcher Teil des Modells vertiefter Forschung bedarf, um den gesamten Sachverhalt wirklichkeitsgetreuer darstellen zu können.

Die Abbildungen 6 und 7 geben das Wachstum eines Maisbestandes wieder, das mit den Daten für Ames, Iowa, USA, simuliert wurde. Diesem Versuch wurde zugrunde gelegt, daß die Bestandesdichte 10 Pflanzen m^{-2} betrug, der Aufgang am 18. Mai erfolgte und der Boden während der Vegetationszeit optimal mit Wasser und Nährstoffen versorgt war.

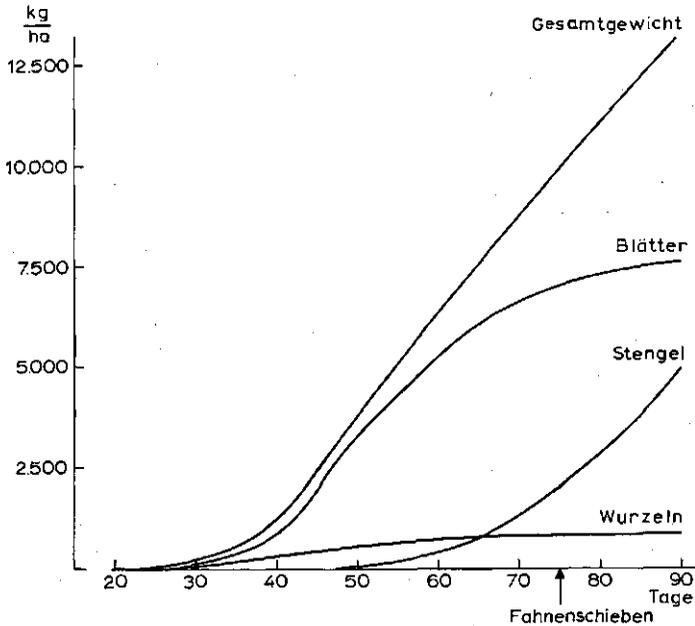


Abb. 6. Simuliertes Wachstum von Mais in Ames, Iowa (USA).
Bestandesdichte: zehn Pflanzen je m^2 , Aufgang am 18. Mai.

Abbildung 6 zeigt den Zuwachs der Blattmenge (einschließlich der Blattscheiden), der Stengel-, Wurzel- und Gesamtmenge. Nach 80 Tagen, bei Beginn der Kolbenbildung, erreicht der Flächenertrag $12\,500\text{ kg ha}^{-1}$, eine Menge, die gut mit Versuchsergebnissen dieses Versuchsortes übereinstimmt (SHIBLES, persönliche Mitteilung). Ebenso gut stimmt mit den Beobachtungen überein, daß zum Ende der Vegetationszeit hin noch nicht zu bemerken ist, daß sich die Zeitertragskurve abflacht. Auch der Stengelanteil hat die richtige Größenordnung (HANWAY 1966).

Abbildung 7 enthält die täglichen Werte für die Brutto-C-Assimilation, die Respiration, die Nettoassimilation und die Transpiration. Am 50. Tage beträgt die Blattfläche $6,4\text{ ha}$ je Hektar Bodenfläche. In dem nunmehr geschlossenen Pflanzenbestande fluktuieren die C-Assimilation und die Transpiration nur noch in Abhängigkeit von der Einstrahlung und anderen Witterungsfaktoren. Die Respiration folgt der Assimilation. Sie ist nicht proportional der im Feld vorhandenen Menge an Pflanzenmaterial. Das ist ein kombinier-

ter Effekt sowohl der Alterung des Pflanzenmaterials als auch des prozentualen Reservestoffvorrates auf die Respirationsrate. Dieser Einfluß wurde auch von McREE und TROUGHTON (1966) unter kontrollierten Umweltbedingungen festgestellt. Daß es einen Zustand gibt, in dem sich Assimilation und Respiration die Waage halten und in dem ein Maximalertrag über einen gewissen Zeitraum hinweg konstant erhalten bleibt (DAVIDSON und PHILIP 1958), ließ sich nicht bestätigen.

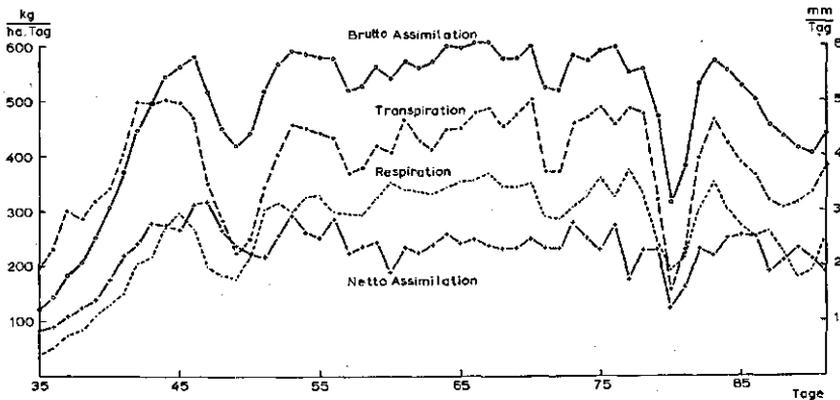


Abb.7. Simulierte Raten der Brutto-C-Assimilation, Respiration, Nettoassimilation und Transpiration von Mais, beginnend mit dem 35. Tag nach dem Aufgang im Simulationsversuch Ames, Iowa.

Obwohl die simulierten und tatsächlich beobachteten Wachstumsraten gut übereinstimmen, sollte man sich bewußt bleiben, daß unsere Kenntnis über den Einfluß äußerer und innerer Bedingungen auf die Photosynthese und die Respiration noch nicht ausreicht, um eine zutreffende Voraussage über die Wachstumsraten machen zu können.

Ebenso ist zu bemerken, daß die Extrapolation von in Klimakammern gewonnenen Werten auf Feldbedingungen Blattflächenindizes von 20 und Blattmengen von $10\,000\text{ kg ha}^{-1}$ ergibt. Solche Werte werden in Feldversuchen nur mit sehr hohen Bestandesdichten erreicht (CRÖSSMANN 1967; WILLIAMS et al. 1965). Wie die Analysen ergaben, werden in dem gegenwärtigen ELCROS-Modell der Einfluß der Morphologie der Pflanzen auf die Menge an Reservekohlenhydraten, die je Vegetationspunkt verfügbar ist, und die Beziehungen zwischen der Anzahl der wachsenden Blätter und dem Kohlenhydratgehalt noch nicht richtig erfaßt.

4. Abschließende Bemerkungen

Die Simulationsversuche mit dem ELCROS-Modell sollten sichtbar machen, welche Bedeutung experimentellen Techniken zukommt, mit denen die Verhaltensunterschiede von Einzelpflanzen und Pflanzenbeständen stärker berücksichtigt und der Einfluß plötzlicher Umweltänderungen auf das Pflanzenwachstum im Ablauf der Vegetationszeit verfolgt werden können, kurz einer Technik, in deren Mittelpunkt die Pflanze im nichtstationären Zustand steht.

ELCROS wird zur Inter- und Extrapolation von Lehrbuchwissen und von unter kontrollierten Bedingungen gewonnenen Versuchsergebnissen auf Feldbedingungen benutzt. Mangelnde Übereinstimmung zwischen Ergebnissen von Simulationsversuchen und tatsächlichen Versuchen führt zuweilen zu Enttäuschungen, doch zeigt diese fehlende Übereinstimmung mehr als alles andere die Lücken in unseren Kenntnissen. Deshalb kann ELCROS ein wirksames Hilfsmittel zur Planung der Forschungsarbeit in der Botanik und den Pflanzenbauwissenschaften werden. Auch für den Unterricht in diesen Disziplinen kann das Simulationsprogramm unserer Meinung mit Erfolg benutzt werden.

Literatur

- BROUWER, R.: Beziehungen zwischen Sproß- und Wurzelwachstum. *Angew. Bot.* 41, 1967, 244—254.
- CRÖSSMANN, G.: Standort und Stoffproduktion bei Mais. *Z. Acker-, Pfl.bau* 125, 1967, 232—253.
- DAVIDSON, J. L., and J. R. PHILIP: Light and pasture growth. In: *Climatology and microclimatology. Proc. Canberra Symp.* 1956. Unesco, Paris, 1958. 181 bis 187.
- DOBBEN, W. H. VAN: Influence of temperature and light conditions on dry matter distribution, development rate and yield in arable crops. *Neth. J. agr. Sci. (Special Issue)* 10, 1962. 377—389.
- FORRESTER, J. W.: *Industrial Dynamics.* Cambridge (Mass.) 1962.
- HANWAY, J. J.: How a corn plant grows. *Iowa State Univ. Extension Serv.*, rep. 48. 1966.
- MCCREE, K. J., and J. H. TROUGHTON: Non-existence of an optimum leaf area index for the production rate of white clover grown under constant conditions. *Plant Physiol.* 41, 1966. 1615—1622.
- PUGH, A. L.: *Dynamo user's manual.* Cambridge (Mass.) 1962.
- SYN, W. M., D. G. WYMAN and R. N. LINEBARGER: DSL-90, Digital simulation language. SHARE general Program Library IW DSL (PA) 3358. 1965.
- WIT, C. T. DE: Photosynthesis of leaf canopies. *Agr. Res. Reports, Wageningen* 1965.
- WILLIAMS, W. A., R. S. LOOMIS and C. R. LEFLEY: Vegetative growth of corn as affected by population density. II. Components of growth, net assimilation and leaf area index. *Crop Sci.* 5, 1965. 215—219.