

DYNAMISCHE SIMULATION IN DER GRUENLANDFORSCHUNG
A.H.C.M. SCHAPENDONK und E.A. LANTINGA

1. EINLEITUNG

Maßnahmen im Pflanzenbau haben die optimale wirtschaftliche Nutzung der Agrarproduktion zum Ziel. Dafür ist ein guter Ueberblick über die Ausgaben und die voraussichtlichen Einnahmen, die aufgrund einer bestimmten Bewirtschaftungsweise erwartet werden können, erforderlich. Die Ausgabeposten wie Arbeit, Mechanisation und Rohstoffe lassen sich leichter veranschlagen als die Einnahmen in Form von Produktion, denn diese wird ja durch das komplexe Wachstumsverhalten der Pflanzen mit seinen verschiedenen Wechselwirkungen zwischen physiologischen Prozessen und Umweltfaktoren beeinflusst. Daher ist es notwendig, daß Versuche zur Pflanzenproduktion an mehreren Standorten, mit vielen verschiedenen Sorten durchgeführt werden und sich über mehrere Jahre erstrecken. Erst dann können Aussagen über den Effekt einer zur Diskussion stehenden Produktionsmethode oder den Wert einer bestimmten Sorte gemacht werden. Mit dieser Vorgehensweise erhält man zwar zuverlässige Daten innerhalb eines begrenzten Interpretationsrahmens, sie ist jedoch kostspielig und zeitraubend. Ueberdies eignen sich die Ergebnisse aufgrund ihres "black box" Charakters nicht für die Extrapolation auf andere Klimazonen, und können Kombinationen verschiedener Maßnahmen nicht geprüft und keine anderen Sorten verwendet werden. Mechanistische Simulationsmodelle ermöglichen es, auf flexible Art und Weise auf diese komplexen Fragen einzugehen. Wichtigere Prozesse können von weniger wichtigen unterschieden werden. Für absolute Berechnungen sind diese mechanistischen Modelle jedoch noch recht unzuverlässig, da ungenaue Schätzungen von mathematischen Parametern in der berechneten Produktion akkumulieren. Durch weitere Untersuchungen können Gleichungen und Parameter korrigiert werden. Für spezifische Anwendungen, insbesondere für Ertragsprognosen, können in die Modelle empirische Regressionsfunktionen aufgenommen werden, wodurch sie kürzer, als Forschungsinstrument jedoch weniger flexibel werden. Dieser Gedankengang soll anhand von einigen Beispielen genauer ausgearbeitet werden, und zwar anhand einer Analyse des Grasnachwuchses auf Hydrokultur in Abhängigkeit zur Stickstoffnutzung, einer Prüfung des Stickstoffeinflusses auf das

Graswachstum unter Freilandbedingungen und der Gültigkeitsprüfung eines Modells für Graswuchs bei wechselnder Wasserversorgung.

2. WACHSTUMSANALYSE DES GRASNACHWUCHSES IN ABHÄNGIGKEIT VON DER STICKSTOFFNUTZUNG

2.1. Allgemeines Wachstumsschema nach dem Blattschnitt

Beim Grasnachwuchs nach dem Blattschnitt können vier Phasen deutlich voneinander unterschieden werden. Während der Phase 1, die etwa vier bis sechs Tage dauert, ist kaum photosynthetisch aktives Blatt vorhanden. Der Nachwuchs ist somit in erster Linie abhängig von der Remobilisierung von Zucker und Stickstoff aus den Stoppeln und Wurzeln (ALBERDA, 1966; OURRY et al., 1988). Danach beginnt in Phase 2 die Stickstoffaufnahme durch die Wurzeln und die Photosynthese. In dieser Phase wird das Wachstum von der Photosynthese pro Einheit Blatt und der Geschwindigkeit, mit der sich der Bestand schließt, beeinflusst. Bei vollständiger Lichtaufnahme (3 - 4 Wochen nach dem Schnitt) trägt das neugebildete Blatt jedoch nicht mehr zur Beschleunigung des Wachstums bei: das Wachstum wird linear (Phase 3), wonach die Wachstumsgeschwindigkeit abnimmt, da ältere Blätter absterben (Phase 4). In Phase 3 ist der Ertrag an gebildetem Zucker am höchsten. Der Zucker wird in den Stoppeln gespeichert, damit nach dem folgenden Schnitt die Phase 1 wieder optimal stattfinden kann.

Stickstoff wird für sehr viele Prozesse in der Pflanze benötigt und seine Auswirkungen auf das Wachstum sind in jedem Stadium unterschiedlich (LEMAIRE et al., 1988). Der Einfluß des Stickstoffes auf die Graserzeugung wird einerseits von der Stickstoffaufnahme durch die Wurzeln, andererseits von der Effizienz, mit der er in der Pflanze genutzt wird, bestimmt. Die Stickstoffaufnahme wird kaum durch die Konzentration des aufnehmbaren mineralen Stickstoffes im Wurzelmedium beeinflusst. Eine Pflanze kann dem Boden nahezu allen Stickstoff entziehen. Dies hat wichtige Konsequenzen für vergleichende Versuche mit wachstumsbeschränkenden Stickstoffgaben. Aussagen über die Beziehung zwischen dem Wachstum und der Höhe der Stickstoffgabe gelten nur dann, wenn der im Wurzelmedium vorhandene Stickstoff, auch wenn seine Menge wachstumsbeschränkend ist, mit dem Wachstum gleichen Schritt hält. Dies läßt sich vorläufig jedoch nur in Versuchen mit Pflanzen realisieren, die auf Hydrokulturen gezüchtet werden (INGESTAD, 1982).

2.2. Material und Methode

2.2.1. Die Versuchsaufstellung mit computergesteuerter Stickstoffdosierung

Mit einer automatisierten Hydrokultur wurde der Nachwuchs von 12 diploiden und 12 tetraploiden Sorten deutsches Weidelgras bei 3 Stickstoffdosierungen (SCHAPENDONK et al., 1990) verglichen. Mit Hilfe eines Simulationsmodells wurde die Nettowachstumsrate von Pflanzen anhand der gemessenen Strahlung und des jeweils neu errechneten LAI (Einheit der Blattoberfläche pro Einheit Bodenoberfläche) auf der Basis der Proportionalität von Lichtaufnahme und gesamter Trockenstoffzunahme alle Minuten berechnet. Die Berechnung des Wachstums bei optimaler Stickstoffversorgung erfolgte bei einer Stickstoffdosierung, die einem Gesamtstickstoffgehalt von 4,5 % in den Blättern entsprach. Der Stickstoffmangel wurde realisiert, indem das errechnete Wachstum und die entsprechenden Dosierungen in das Simulationsmodell so eingebaut wurden, daß immer ein konstanter (errechneter) Stickstoffmangel von 50 bzw. 80 % vorlag. So war die Menge der Stickstoffgabe proportional zu der in der Pflanze vorhandenen Stickstoffmenge.

2.2.2. Versuchsaufbau und Behandlungen

Jede der drei Stickstoffbehandlungen wurde folgendermaßen durchgeführt: 14 Behälter mit einer Nährlösung, 7 für die Diploiden und 7 für die Tetraploiden, wurden mittels einer Umlaufpumpe an ein Reservoir mit einem Inhalt von 400 Litern angeschlossen. Auf jedem Behälter befanden sich 2 Untereinheiten mit jeweils 12 Genotypen des betreffenden Ploidieniveaus. Die Sprosse und Wurzeln der einzelnen Pflanzen wurden siebenmal in Abständen von 4 Wochen geerntet. Von den sieben Ernten wurden die Trockensubstanz und der gesamte Stickstoff- und Nitratgehalt bestimmt. Zwischen den Ernten wurden die Sprosse und Blätter gezählt. Die Photosynthesemessungen und die Bestimmung des SLA wurden an den jüngsten voll entfalteten Blättern verrichtet.

15,7 Stunden lang wurde mit SON Lampen noch extra belichtet. Die photosynthetisch aktive Strahlung an der Spitze der Pflanzen betrug im Mittel $1,65 \text{ MJ m}^{-2} \text{ T}^{-1}$. Die durchschnittliche Tages- und Nachttemperatur der Luft betrug 17,3 bzw. 13,3 °C und die der Nährlösung 15,8/15,0 °C. Der pH-Wert war 5,6. Der Stickstoff wurde über computergesteuerte Schlauchpumpen in Form von Kaliumnitrat verabreicht.

2.3. Ein Modell für die Blattbildungsgeschwindigkeit und die Knospennutzung

Bei aufeinanderfolgenden Ernten nimmt die Sproßzahl und dadurch

der Blattwuchs nach dem Schnitt zu. Die Bildung neuer Sprosse ist ein für die Graspflanzen wichtiger Wiederherstellungsmechanismus nach dem Schnitt. Einerseits wird dadurch verhindert, daß im Freiland eine offene Grasnarbe entsteht und andererseits wird eine große Zahl Spitzenmeristeme geschaffen, die zu einer schnellen Vergrößerung der Blattoberfläche nach dem Schnitt beitragen. In der Beginnphase nach dem Schnitt (Tag 1 bis Tag 6) kann die Vergrößerung der Blattoberfläche (L_o) folgendermaßen beschrieben werden:

$$L_o(t) = S_i * G_l * L_b * t \quad (1)$$

L_b = Blattbreite (mm)
 S_i = Sproßanzahl nach erfolgtem Schnitt
 G_l = Blattstreckungsgeschwindigkeit (mm Tag⁻¹)
 t = Zeit (Tag)

Die Geschwindigkeit der Blattstreckung hängt vor allem von der Temperatur ab, es besteht jedoch eine deutliche Wechselwirkung mit der Jahreszeit: im Sommer und im Herbst ist die Blattstreckung wesentlich langsamer als im Frühjahr (PARSONS and ROBSON, 1982). Auch der Stickstoff beeinflusst die Blattstreckungsgeschwindigkeit erheblich. Dies kann durch die Zunahme der Zellwandelastizität bei höheren Stickstoffgehalten oder durch die osmotische Wirkung des Nitrats verursacht werden (OURRY et al., 1989). Um eine korrekte Dosierung der benötigten Stickstoffmenge am Beginn jeder Nachwuchsperiode zu erhalten, mußte die Zunahme der Sproßanzahl simuliert werden. Die Sproßanzahl hängt von der Menge der vorhandenen Achselknospen und somit von der Blattbildungsgeschwindigkeit ab, sowie vom Anteil der Knospen, die austreiben.

$$S_i(t) = S_i(0) \exp(F_s k t) \quad (2)$$

$S_i(t)$ = Sproßanzahl zum Zeitpunkt t (m⁻²)
 $S_i(0)$ = Sproßanzahl zu Beginn des Versuchs (m⁻²)
 F_s = Anzahl Knospen, die pro Blattbildungsperiode und pro Sproß austreiben. ($F_s < 0.693$; NEUTEBOOM et al., 1988).
 k = Blattbildungsgeschwindigkeit (Blätter Sproß⁻¹ Tag⁻¹)
 t = Zeit (Tag)

Die Knospennutzung (F_s) wird von der Stickstoffversorgung und der Lichtintensität der Pflanze beeinflusst (DAVIES, 1974). Dies hat Auswirkungen auf die Knospennutzung bei einer zunehmenden

Biomasse. Die Knospennutzung verringert sich im Übergangsbereich von LAI = 2,5 zu LAI = 3 von 100 % auf 0 %.

Die Blattbildungsgeschwindigkeit (k) ist ein morphologisches Kennzeichen, das stark mit der Bodentemperatur korreliert ist (DAVIES and THOMAS, 1983):

$$k = (11,05 + 7,43 T - 37,16 D) / 1000 \quad (3)$$

T = Bodentemperatur (°C)

D = Datumfaktor. D = 1 während 10 Wochen nach dem 21. Juni und D = 0 während des restlichen Jahres.

2.3.1. Heterotrophes Wachstum (Phase 1)

Da die Bildung neuer Blätter Energie erfordert, die Photosynthese jedoch in Phase 1 noch nicht eingesetzt hat, nimmt das Nettogewicht der gesamten Graspflanze während dieser Phase ab. Die Sproßanzahl, die Menge der Reserven in der Stoppel und die Geschwindigkeit der Remobilisierung bestimmen das Wachstum der neuen Blattoberfläche. Als Maß für die Vergrößerung der Blattoberfläche wird in Abb. 1 das Längenwachstum des längsten Blattes pro Sproß wiedergegeben. In dieser Phase bildet dieses Blatt bei weitem den wichtigsten Anteil am Wachstum der gesamten Blattoberfläche pro Sproß. Die Streckung der tetraploiden Blätter verlief bei hohen Stickstoffgaben schneller. Dieser Effekt wurde, bezogen auf die Blattflächenzunahme, noch durch die breiteren Blätter der Tetraploiden verstärkt. Die diploiden Populationen wiesen hingegen eine höhere Sproßdichte auf. Dieser Unterschied wurde nach öfterem Schnitt größer (Abb. 2a). Die Blattoberfläche am Ende der Phase 1 war nach dem ersten Schnitt bei den Tetraploiden aufgrund ihrer schnelleren Blattstreckung und breiteren Blätter größer als bei den Diploiden. Aufgrund der langsameren Sproßentwicklung der Tetraploiden holten die Diploiden diesen Vorsprung jedoch nach einigen Schnitten wieder ein. Die langsamere Sproßentwicklung der Tetraploiden ist möglicherweise der Tatsache zuzuschreiben, daß ihre Blätter um durchschnittlich 30 % größer waren als die der diploiden Pflanzen. Da die Assimilate nur einmal verwendet werden können, bedeuten größere Blätter eine Reduktion ihrer Anzahl. Im Durchschnitt lag die Anzahl Blätter bei den Diploiden der ersten Ernte um 14 % höher als bei den Tetraploiden, was zu einer höheren Anzahl Achselknospen für die Sproßbildung führte. Eine geringere Stickstoffversorgung führte bei einigen Sorten zu einer geringeren Knospennutzung, bei einigen Sorten zu einer Verringerung der Blattbildungsrate und bei wieder anderen zu einer Hemmung von beiden.

Die Ursache der verminderten Sproßanzahl bei einem niedrigem Stickstoffgehalt war bei jeder Sorte eine andere. Die prozentuellen Unterschiede in der Sproßbildung bei den Tetraploiden und den diploiden Genotypen waren für alle Stickstoffdosierungen gleich (Fig. 2b).

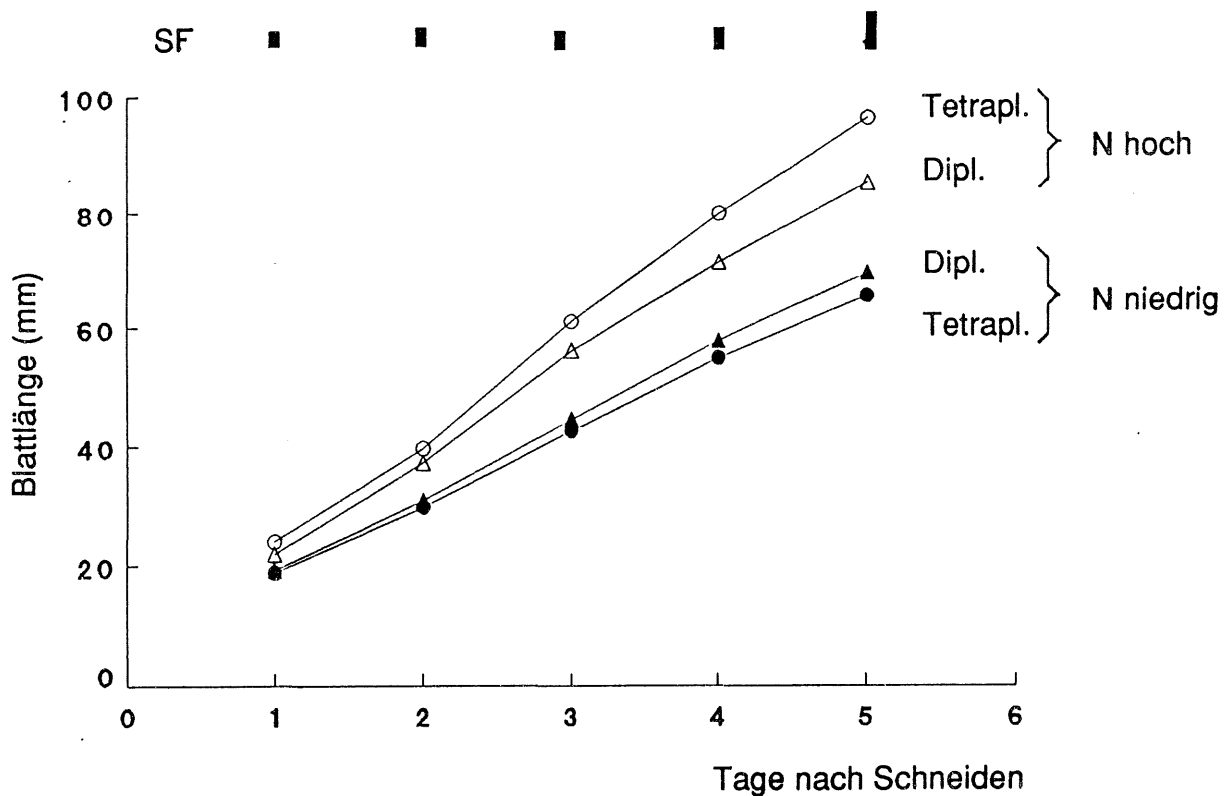


Abb. 1. Längenwachstum von diploiden und tetraploiden Genotypen bei 50 % und 100 % Stickstoff.

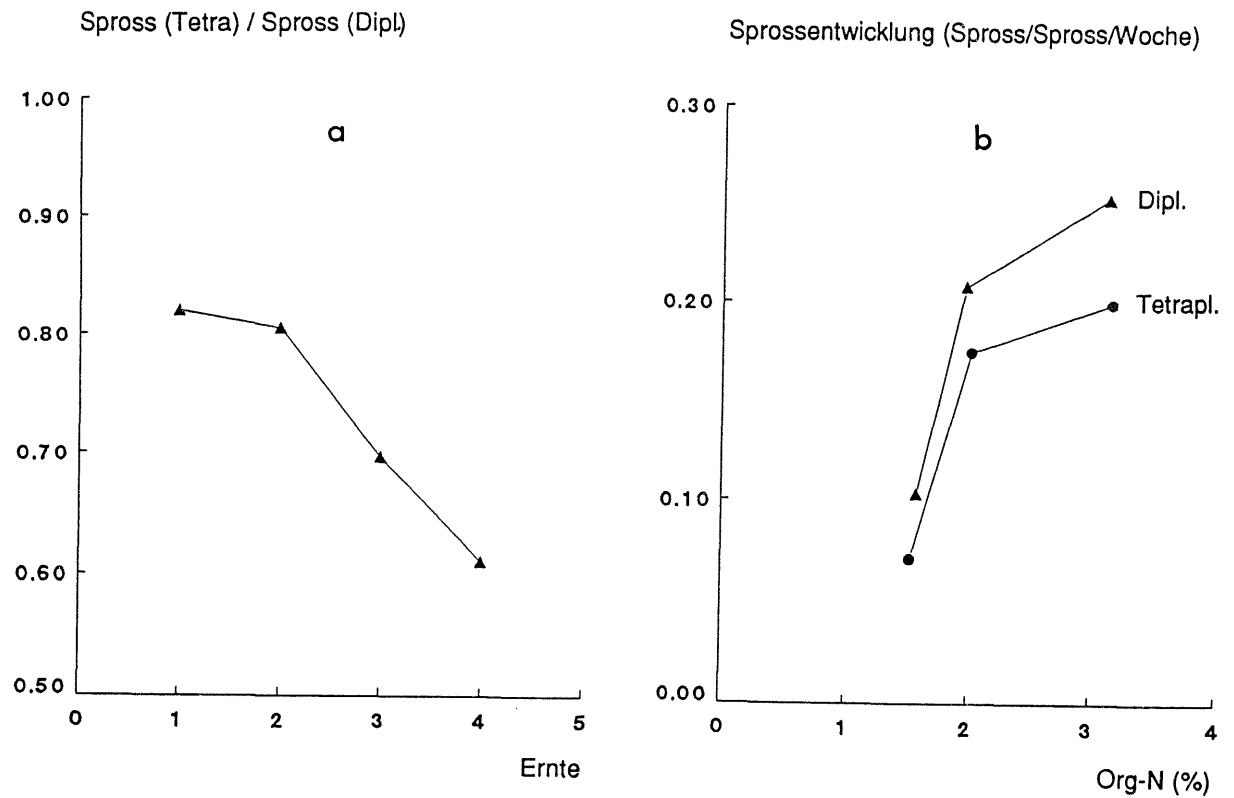


Abb.2. a) Verhältnis zwischen der Sproßanzahl in den tetraploiden und diploiden Sorten als Funktion der Anzahl Ernten. b) Sproßbildung für die diploiden (▲) und tetraploiden (●) Genotypen als Funktion des organischen Stickstoffgehaltes im Sproß.

2.4. Exponentielles Wachstum (Phase 2)

2.4.1. Theorie

Während Phase 2 kann die Vergrößerung der Blattoberfläche mit der exponentiellen Funktion beschrieben werden:

$$dL_t/dt = L_0 \exp (RGR_L * t) \quad (4)$$

dL_t/dt = Wachstum der Blattoberfläche (m^2 Blatt/ m^2 Boden/Tag)

L_0 = Blattoberfläche am Ende von Phase 1 (m^2 Blatt/ m^2 Boden)

RGR_L = relative Wachstumsrate der Blattoberfläche (Tag^{-1}).

Der Einfluß von L_0 , der Blattoberfläche am Ende der Phase 1, auf den Wachstumsverlauf in Phase 2, wird in Abb. 3 dargestellt. Die relative Wachstumsrate für die Sorte A und B ist gleich ($0,12 Tag^{-1}$), jedoch ist die Anfangsgröße L_0 der Sorte A zweimal so groß wie die der Sorte B. Der Einfluß einer größeren Beginnoberfläche wird, absolut gesehen, immer größer, was die Bedeutung der Phase 1 unterstreicht.

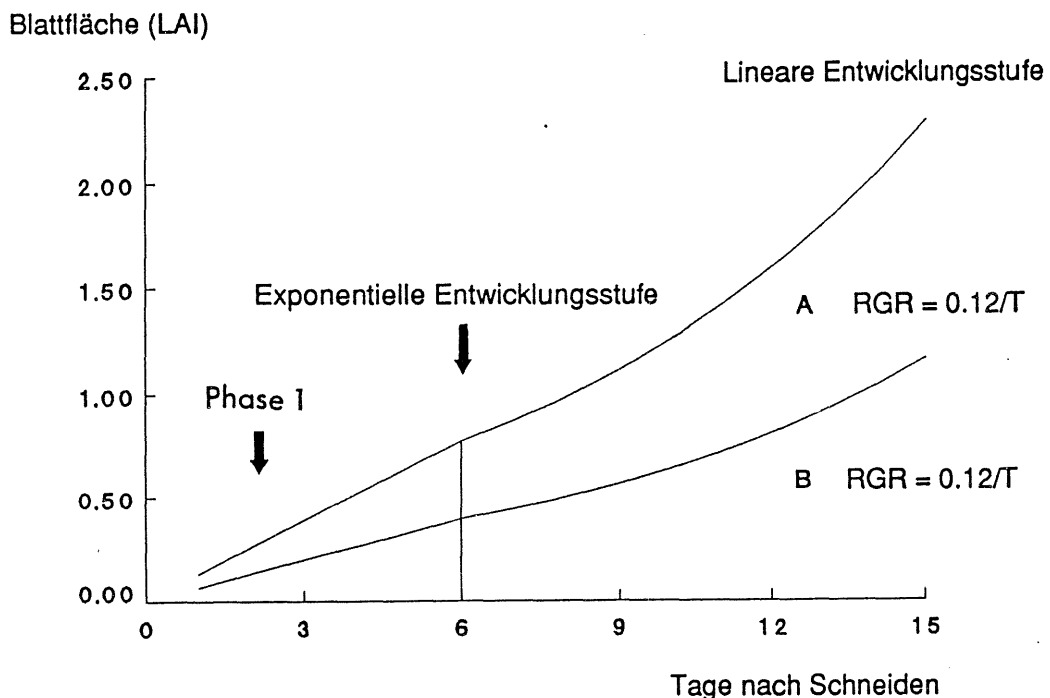


Abb. 3. Blattoberflächenentwicklung von zwei Sorten (A und B) mit derselben relativen Wachstumsgeschwindigkeit in Phase 2, jedoch verschiedenen Nachwuchsraten in der "heterotrophen" Phase (Phase 1, 0 - 6 Tage nach dem Schnitt), verursacht durch Unterschiede in der Sproßanzahl oder Unterschiede in der Blattstreckung.

Die relative Wachstumsrate der ganzen Pflanze kann in mehrere Komponenten zerlegt werden:

$$\text{RGR} = \text{NAR} * \text{LWR} * \text{SLA} \quad (5)$$

RGR = relative Wachstumsrate (Tag^{-1})

NAR = "Net Assimilation Rate" = Wachstumsrate/Blattoberfläche
($\text{g/m}^2/\text{Tag}$)

LWR = "Leaf Weight Ratio" = Blattrockengewicht/Gesamtrocken-
gewicht (g/g)

SLA = "Specific Leaf Area" = Blattoberfläche/Blattrockengewicht
(m^2/kg)

Die NAR ist proportional der Nettoblattphotosynthese bei der herrschenden Lichtintensität. Da sich die Lichtintensität im zeitlichen Verlauf ständig ändert, wurde die Photosynthese bei Lichtsättigung gemessen (A_m), obwohl die Unterschiede der letztgenannten Komponente nur zum Teil (schätzungsweise zu 30 %) in der NAR weiterwirken. Im allgemeinen wiesen die Tetraploiden bei ausreichendem Stickstoff eine um 30 % höhere Photosynthese bei Lichtsättigung auf, was die NAR jedoch nur um 10 % erhöhte.

2.4.2. Ergebnisse

Die A_m ($\text{g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) nahm linear mit dem organischen Stickstoffgehalt (N_{org}) des Blattes zu:

$$A_m = 0,329 + 0,222 N_{\text{org}} \quad (r = 0,94) \quad (6)$$

Auch das LWR erhöhte sich stark mit dem Stickstoffgehalt. Es wurde also relativ mehr Trockensubstanz bei erhöhtem Stickstoffgehalt in das Blatt investiert, die Ploidieniveaus unterschieden sich jedoch kaum voneinander:

$$\text{LWR} = 0,172 + 0,176 N_{\text{org}} \quad (r = 0,93) \quad \text{Diploide} \quad (7)$$

$$\text{LWR} = 0,204 + 0,162 N_{\text{org}} \quad (r = 0,91) \quad \text{Tetraploide} \quad (8)$$

Ueberdies wurde das Blatt dünner, wenn der Stickstoffgehalt im Blatt zunahm. Diese Zunahme war übrigens nur sehr gering (10 % pro % N_{org}). Die spezifische Blattoberfläche der Diploiden war durchschnittlich für alle Stickstoffniveaus um 14 % höher als die der Tetraploiden.

$$\text{SLA} = 35,6 + 4,82 N_{\text{org}} \quad (r = 0,79) \quad \text{Diploide} \quad (9)$$

$$SLA = 33,1 + 4,47 N_{org} \quad (r = 0,78) \quad \text{Tetraploide} \quad (10)$$

Die um 30 % höhere Photosynthese könnte sich für die Tetraploiden zum Vorteil auswirken, wenn nicht gleichzeitig die Blätter 10 - 15 % dicker wären. Ob sich beide Faktoren vollständig kompensieren, hängt von den Umweltbedingungen ab, jedoch sind sehr große Unterschiede zwischen den Ploidieniveaus für durchschnittliche RGRs aufgrund dieser Ergebnisse nicht wahrscheinlich. Dies bedeutet, daß die wahrgenommenen Ertragsunterschiede vor allem von Unterschieden in Phase 1 verursacht werden.

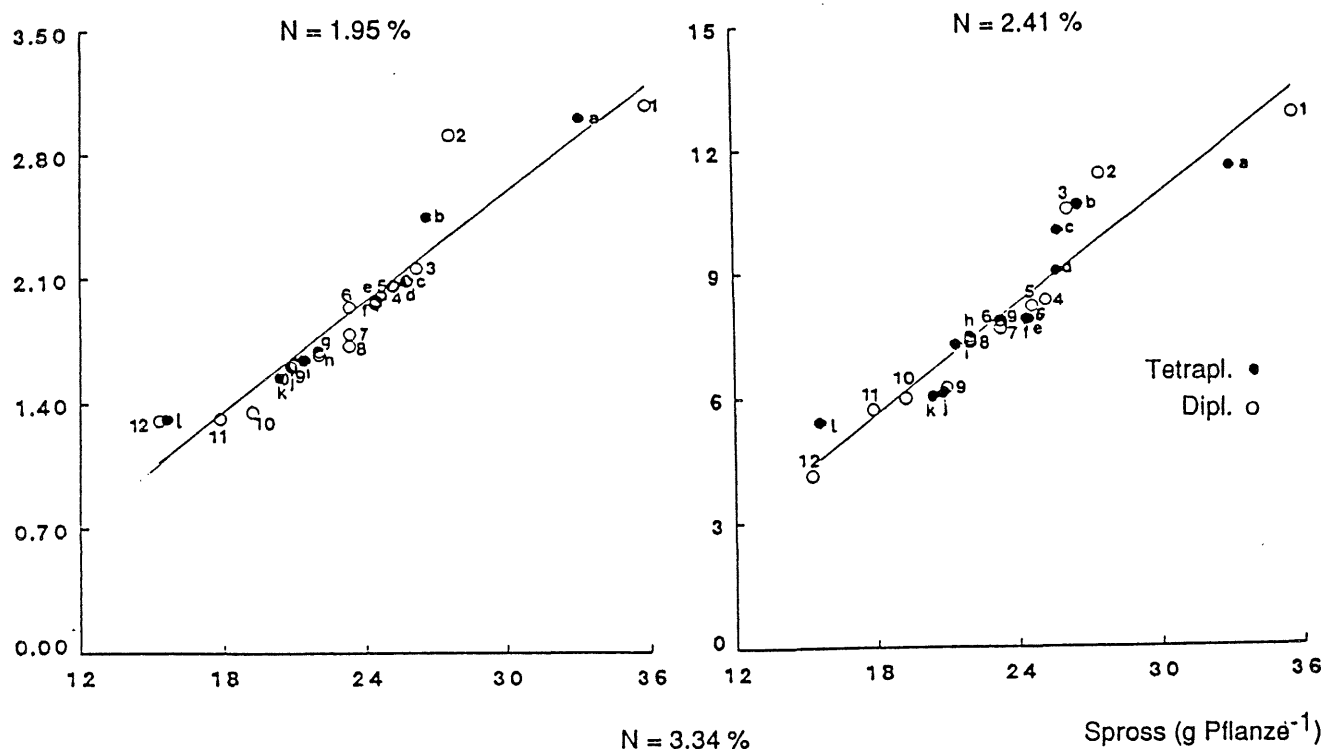
2.5. Ertragsunterschiede zwischen den Ploidieniveaus

Abb. 4 gibt eine Zusammenfassung der Erträge von den Genotypen auf Hydrokultur aus 7 aufeinanderfolgenden Ernten, die im Abstand von 3 - 4 Wochen erfolgten. Die Rangordnung der Genotypen blieb bei den drei Stickstoffniveaus trotz des großen Ertragsunterschiedes auffallend unverändert. Es zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Sorten bei unterschiedlichem N_{org} . Daraus kann geschlossen werden, daß zwischen den einzelnen Sorten in der N-Nutzungseffizienz keine Unterschiede bestehen. Bemerkenswert ist auch der im Vergleich mit der Sorte Splendor selbst (R3-Splendor) gleichmäßig hohe Ertrag ihrer Selektion. Dies hing mit der schnelleren Sproßentwicklung bei der selektierten Sorte zusammen.

3. EIN MODELL FÜR DIE GRASPRODUKTION BEI BEWEIDUNG

Die Ertragsmenge des Grünlandes wird bei Beweidung nicht so sehr von der Grasmenge, die aufgenommen wird, beeinflusst, sondern von der Grasmenge, die die Weidetiere stehen lassen. Diese Schlußfolgerung spiegelt die Wachstumsanalysen wider, die zeigen, daß der Nachwuchs in der ersten Woche von der temperaturabhängigen Remobilisierung der Reserven bestimmt wird. Regelmäßiges, sehr kurzes Abgrasen führt zu einer Erschöpfung der Reserven und einer nur geringen Kompensation durch die Photosynthese. Eine sehr extensive Beweidung hingegen führt zu einer verzögerten Sproßentwicklung und einem erheblichen Verlust an Biomasse aufgrund des natürlichen Absterbens der Blätter (Abb. 5).

Spross (g Pflanze⁻¹)



R3-Splendor	(2n)	1	R3-Vigor	(2n)	5	Fanal	(4n)	i
Modus	(4n)	a	Lp 2107	(4n)	e	Donata	(2n)	9
Moretti	(2n)	2	Citadel	(4n)	f	Lp 2180	(4n)	j
Artal	(4n)	b	Barcentra	(4n)	g	Madera	(4n)	k
SVP-39	(2n)	3	Tresor	(2n)	6	Splendor	(2n)	10
Agresso	(4n)	c	Kerdion	(2n)	7	Barenza	(2n)	11
Lp-8223	(4n)	d	Melino	(2n)	8	Condesa	(4n)	1
Wendy	(2n)	4	Meltra	(4n)	h	Vigor	(2n)	12

Abb. 4. Die Regression zwischen der Summe der Sproßgewichte (frisch) bei einer optimalen N-Gabe (100 %) und dem gesamten Frischgewicht der Sprosse bei 50 % N (a) und 20 % N (b). Der Wert für N ist der durchschnittliche organische Stickstoffgehalt der Sorten. Jeder Meßpunkt entspricht einer Sorte.

In den Niederlanden ist es üblich, auf Grünflächen 5 bis 7 mal im Jahr einen Weideschnitt und 1 bis 2 mal einen Tiefschnitt durchzuführen. Dadurch nimmt die Qualität der Grasnarbe ab, da

die Sproßentwicklung verringert wird und Pflanzen absterben. Nicht nur die Schwere der Schnitte, sondern auch die Auswinterung, der Vertritt und Urinbrandflecken tragen zum Verschwinden der Pflanzen bei. Die Kenntnis dieser Prozesse reicht jedoch noch nicht aus, um ein mechanistisches Modell für eine Freilandsituation zu entwickeln, in dem die Sproßdynamik in Abhängigkeit von der Nährstoff- und Wasserversorgung simuliert wird. Für Situationen, in denen die Wasserversorgung optimal ist, der LAI sich im Zeitverlauf wenig ändert und die Sprosse homogen über die Grasnarbe verteilt sind, wie dies bei Standweiden der Fall ist, läßt sich die tägliche Grasproduktion mit Hilfe eines Modells auf der Basis von SUCROS simulieren (vgl. VAN KEULEN et al., 1990; LANTINGA, 1985; SPITTERS, 1990; SPITTERS et al., 1986).

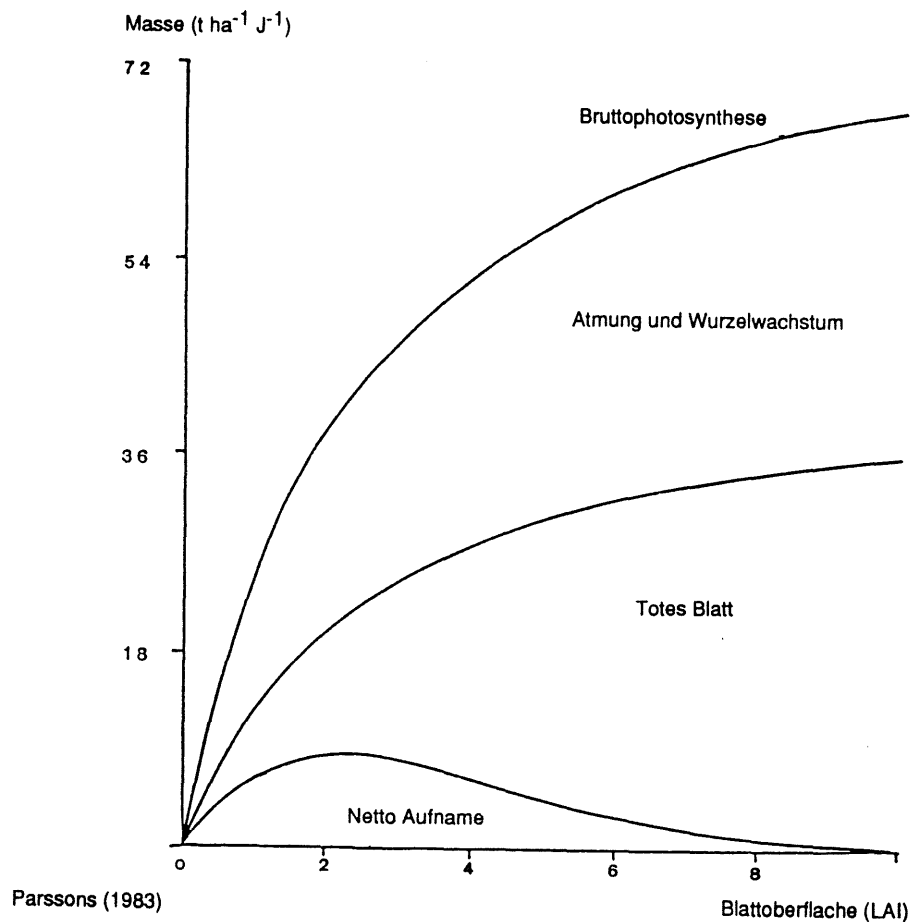


Abb. 5. Die Verteilung der Assimilate bei verschiedenen LAIs (PARSONS, 1983).

In dem Modell wird die Grasproduktion auf der Basis der Bestandsphotosynthese, der oberirdischen Unterhaltsatmung und der Assimilateverteilung in der erntebaren Blattschicht berechnet.

Dieses Konzept weicht einigermaßen von dem Ansatz ab, wie er von SPITTERS formuliert wurde. Die Zunahme der Nettobiomasse wird angegeben mit:

$$dW/dt = F (A - R_m) - S \quad (11)$$

- A = Bestandsphotosynthese, $\text{kg CH}_2\text{O ha}^{-1} \text{ Tag}^{-1}$ (berechnet mit SUCROS)
 R_m = oberirdische Unterhaltsatmung, $\text{kg CH}_2\text{O ha}^{-1} \text{ Tag}^{-1}$
F = Faktor, der angibt welche Fraktion (von CH_2O) in die Nettotrockensubstanz geht. Tatsächlich ist F aus dem Ernte-Index HI und dem Konversionsfaktor Cf zur Umsetzung von CH_2O in Trockensubstanz aufgebaut (s. SPITTERS, 1990).
S = Absterben der älteren Blätter.

Als Faustregel kann aufgestellt werden, daß F zwischen 0,25 (intensive Standweiden) und 0,35 (lineares ungestörtes Wachstum im Frühjahr) variiert.

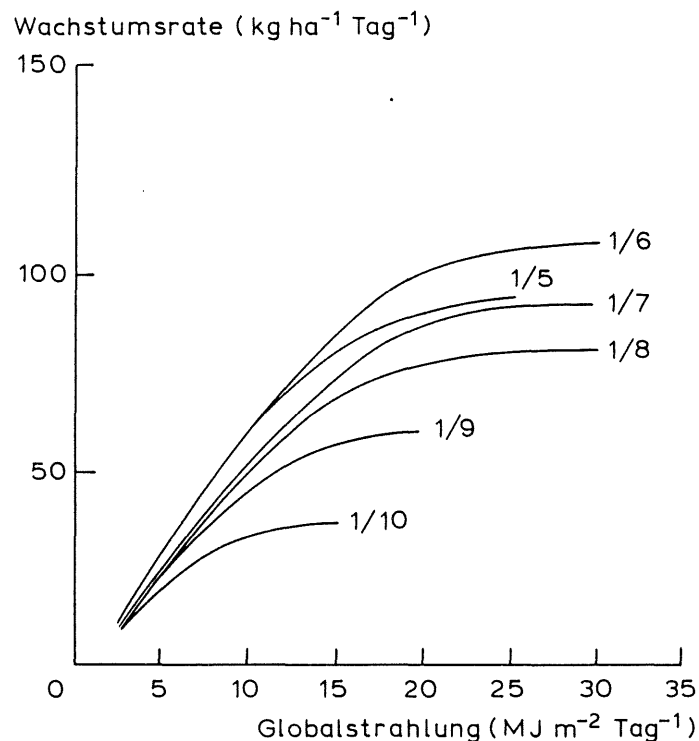


Abb. 6. Simulierter Zusammenhang zwischen der täglichen Gesamtstrahlung und der Nettograsproduktion von intensiven Standweiden.

In Abb. 6 wird die Nettograserzeugung für intensive Standweiden als Funktion der täglichen Gesamtstrahlung wiedergegeben. Die Beweidungshöhe war 7 cm. Die Produktion bei Beweidung beträgt ungefähr die Hälfte der Produktion eines geschlossenen Bestandes. Erhöht sich der LAI noch weiter, nimmt die Nettoproduktion erheblich ab, da die Unterhaltsatmung intensiver wird und Blattmaterial abstirbt (Abb. 5).

Während der Wachstumsaison verringert sich die maximale Photosyntheserate (A_m) von $4,3 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ im Mai auf $2,6 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ im Oktober. Die Photosyntheseeffizienz verringert sich erst später in der Saison von $14,5 \cdot 10^{-6} \text{ g CO}_2 \text{ J}^{-1}$ im Juli auf $13 \cdot 10^{-6} \text{ g CO}_2 \text{ J}^{-1}$ im Oktober. Auch der Verteilungsfaktor F ist der saisonbedingten Schwankung unterworfen. In Abb. 7 ist F als Funktion der Bruttophotosynthese (= Nettophotosynthese + berechnete Wachstumsatmung) dargestellt. Während der Meßperioden wurde die Graslänge auf 7 cm gehalten, indem man eine bestimmte Anzahl Tiere weiden ließ. Durch eine Verschiebung des funktionellen Sproß/Wurzelverhältnisses gelangen im Falle eines hohen Assimilatangebots relativ viele Assimilate in die Wurzel und die Stoppel. Dies gilt jedoch nicht für die erste Hälfte des Jahres. Trotz der Unterdrückung der Halmstreckung wird im Frühjahr ein großer Teil der Assimilate in erntebare Trockensubstanz investiert.

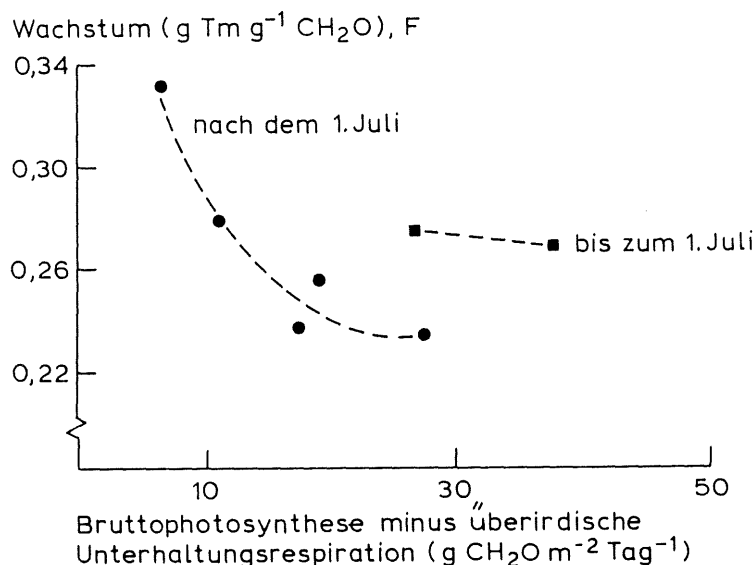


Abb. 7. Erntebare Fraktion (F) bei intensiven Standweiden als Funktion der Bruttoassimilation minus der oberirdischen Unterhaltsatmung ($A - R_m$).

3.1. Einflüsse der Stickstoffdüngung

Die Interpretation der Ergebnisse von Versuchen mit verschiedenen Stickstoffdosierungen wird durch die Wechselwirkung zwischen dem Zeitpunkt des Blattschnittes, dem der Stickstoffdosierung und der Nutzungseffizienz stark erschwert. So ließ sich bei zwei Stickstoffdosierungen im Freiland (nur Nachlieferung und eine Gabe von $550 \text{ kg ha}^{-2} \text{ J}^{-1}$) kein Unterschied zwischen der SLA und der A_m eines neu gebildeten Blattes mit einem N-Gehalt von 3 % bzw. 5 % feststellen. Dies galt auch für Stickstoffdosierungen, die zu Werten von 2 bis $5 \text{ g N (100 g)}^{-1} \text{ TS}$ im neuen Blatt führten (VAN DE VEN, 1983, LANTINGA, 1985; Abb. 8). In den Behandlungen wurde aber schon ein Unterschied zwischen der Abnahme des N-Gehalts in einzelnen Blättern und der A_m infolge Alterung sichtbar. In den Freilandversuchen wurde der Einfluß der dosierten Stickstoffmenge nahezu völlig aus einer Veränderung der Assimilatenverteilung erklärt (Tabelle 1).

Tabelle 1. Der Einfluß der Stickstoffdüngung auf den Kohlenstoffhaushalt bei Standweiden. LAI = 1,5; A = Gewächssphotosynthese; R_m = oberirdische Unterhaltsatmung; Messung vom 6. bis 30. August 1984.

N-Gabe ($\text{kg ha}^{-1} \text{ Jahr}^{-1}$)	200	400
N-Gehalt ($\text{g g}^{-1} \text{ TM}$)	0,028	0,034
A ($\text{t CH}_2\text{O ha}^{-1}$)	5,9	5,9
R_m ($\text{t CH}_2\text{O ha}^{-1}$)	0,8	0,8
dW (t TM ha^{-1})	0,65	1,17
$dW/(A - R_m)$ (=F)	0,13	0,23

Die Unterschiede in der Ernte (dW) konnten völlig den Unterschieden in der Assimilateverteilung in dem erntebaren Produkt und den übrigen Pflanzenteilen zugeschrieben werden. Die Konsequenzen davon für die Lichtaufnahme einer vegetativ wachsenden Grasnarbe sind in Abb. 9 wiedergegeben. Die durchschnittliche Lichtnutzungseffizienz, definiert als die über drei verschiedene Erntestadien produzierte Menge erntebares Gras pro aufgenommene Strahlungsmenge, ist gegen den N-Gehalt des geernteten Grases aufgetragen. Die maximale Lichtnutzung ist bei einem leichten Schnitt natürlich geringer, der Einfluß von

stickstoff ist jedoch wesentlich größer als bei schweren Schnitten (VAN DE VEN, 1983; VAN DE BROEK, 1989).

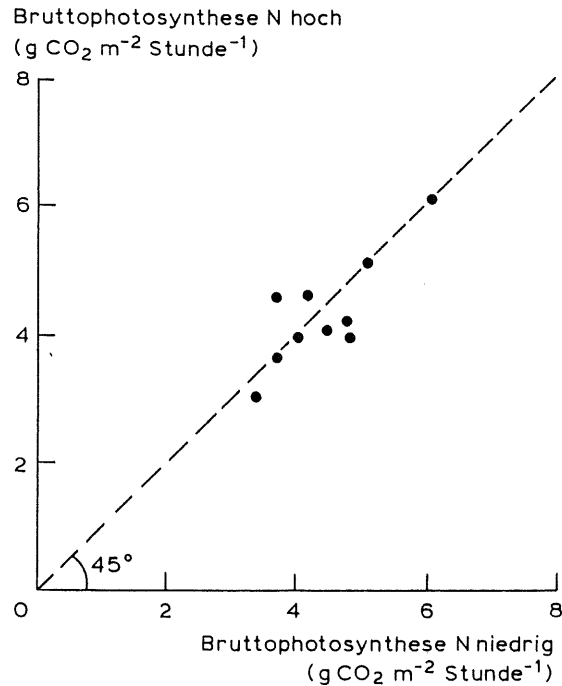


Abb. 8. Zusammenhang zwischen der Bruttoassimilation bei hohem und bei niedrigem Stickstoffgehalt, bei einer Gesamtstrahlung von 500 W m⁻², beim selben LAI zur selben Zeit der Saison.

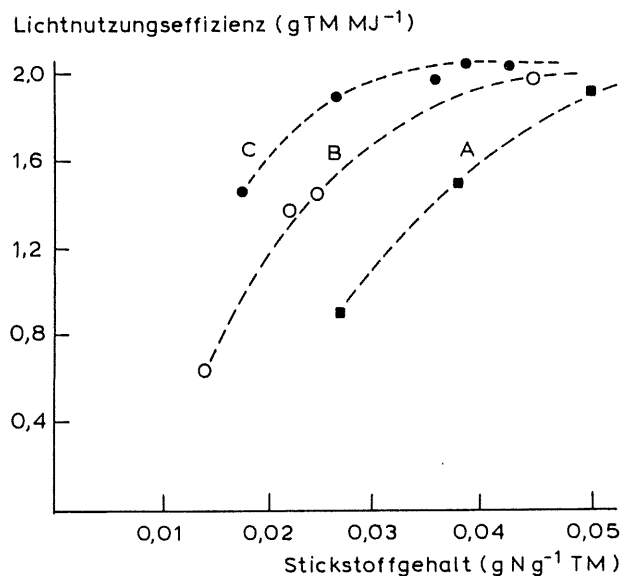


Abb. 9. Zusammenhang zwischen dem Stickstoffgehalt in der geernteten Trockensubstanz und der durchschnittlichen Lichtnutzungseffizienz (auf Basis der geernteten Trockensubstanz) bei drei Erntestadien A: 1000, B: 2000 und C: 3000 kg TM ha⁻¹.

3.2. Der Einfluß von Feuchte auf die Grasproduktion

Das genutzte Modell ist im Prinzip identisch mit dem SUCROS Modell, das von SPITTERS (1990) vorgestellt wird, es ist jedoch um einige spezifische Prozeßbeschreibungen erweitert worden. Die temperaturabhängige Blattstreckung wird nach PARSONS and ROBSON (1982) berechnet. Die Dynamik von Wachsen und Absterben der Blätter wird mit dem Kompartimentalisationsmodell von JOHNSON and THORNLEY (1983) simuliert. Dieses Modell beruht auf der Wahrnehmung, daß in einer Gleichgewichtssituation pro Sproß eine konstante Anzahl lebender Blätter vorhanden ist. Wenn diese Situation erreicht ist, halten sich das Absterben und das Wachstum die Waage. Eine quantitative Beschreibung des Assimilatestroms zu den lebenden und schließlich zu den absterbenden Blättern bietet ein einfaches und verständliches Konzept, berücksichtigt aber noch nicht die Veränderungen in der Sproßdichte.

3.2.1. Die Verfügbarkeit von Wasser

Die Wassermenge, die der Grasnarbe zur Verfügung steht, hängt von der Bewurzelungstiefe und dem Bodenfeuchtegehalt ab. Der Bodenfeuchtegehalt wird bestimmt durch den Niederschlag, die Boden- evaporation, die Verdunstung des Bestandes und die Perkolation (Versickern des Wassers in tiefere Schichten aufgrund der Überschreitung der Feldkapazität). Die potentielle Transpiration einer Grasnarbe (T_0) und die potentielle Bodenevaporation (E_0) werden auf der Basis der Gleichung für die Verdunstung des Referenz-Gewächses (= kurzes Gras) (ET_r) berechnet.

3.2.2. Die Beziehung zwischen dem Bodenfeuchtegehalt und dem Graswuchs

Wenn der Boden austrocknet und die kritische Saugspannung erreicht ist, schließen sich die Stomata und sinkt die Transpiration auf einen niedrigeren Wert als die potentielle Transpiration. Im Modell wird angenommen, daß das Verhältnis zwischen der aktuellen und der potentiellen Transpiration (T/T_0) von einem Wert 1 für einen Bodenfeuchtegehalt bei der kritischen Saugspannung zu einem Wert 0 für den Welkungspunkt linear abnimmt (FEDDES et al., 1978). Die Annahme lautet, daß die maximale Photosynthese proportional mit dem Verhältnis T/T_0 abnimmt. Dies führt zu einer Senkung der Lichtnutzungseffizienz (E) und vor allem zu einer geringeren Speicherung von Reserven. Daneben beeinflußt der Wassermangel die Verteilung der diversen Organe: es werden relativ mehr Wurzeln gebildet, die neu gebildeten Blätter sind dicker (niedrigere SLA aufgrund einer stark

gehemmten Blattstreckung) und die Alterung der Blätter wird beschleunigt. In der vorliegenden Modellversion wird der Effekt des Wassermangels auf die Verteilung der Assimilate noch nicht berücksichtigt, wodurch eine Hemmung der Blattphotosynthese ohne weitere Rückkoppelung proportional auf die Blattentwicklung weiterwirkt.

3.3. Die Einfuhrdaten

In das Modell wurden die täglichen Werte von Lichtstrahlung, Temperatur, Luftfeuchte, Windgeschwindigkeit und Niederschlag eingeführt.

3.4. Die Gültigkeitsprüfung des Modells

In den Jahren 1982 und 1983 wurden Freilandversuche mit 7 Sorten durchgeführt. Das Versuchsfeld befand sich auf einem trockenheitsanfälligen Podsol, außerhalb des Wirkungsbereiches von Grundwasser in der Nähe von Renkum. Die Bewurzelungstiefe der Grasnarbe betrug nur 30 cm. Die Feldkapazität wurde bei 27 Vol % und der Welkungspunkt bei 9 Vol % Feuchte erreicht. In Abb. 10 wird die durchschnittliche Trockenstoffproduktion der 7 Sorten mit der Standardabweichung für die Jahre 1982 und 1983 wiedergegeben. Im Frühjahr 1981 wurde gesät. Der Verlauf des simulierten Bodenfeuchtegehaltes wird in den Abbildungen 10c und 10d wiedergegeben. Die simulierte Trockenstoffproduktion stimmt mit dem bei verschiedenen Schnitten geernteten Gewicht gut überein. Eine deutliche Ausnahme bildet die letzte Ernte des Jahres 1983. Dieses Jahr hatte ein sehr feuchtes Frühjahr, einen trockenen Sommer und wieder bemerkenswert viel Niederschlag im September (Abb. 10d Tage 240 - 260). Das feuchte Frühjahr und die relativ hohen Temperaturen führten zu einer frühen ersten und zweiten Mahd, der darauffolgende Wassermangel verminderte jedoch den Sommerertrag auf einen untergeordneten Faktor. Diese Effekte wurden ziemlich gut im Modell vorhergesagt, das explosive Wachstum jedoch, das in der darauffolgenden Periode stattfand, wurde nicht einmal annähernd vorhergesehen. Diesen raschen Nachwuchs kann man so erklären, daß eine schnelle Streckung auf Kosten der Reserven, die sich in der Trockenperiode in der Stoppel angehäuft haben, stattgefunden hat. Diese große Speicherung von Reserven bei Wassermangel und ihre Remobilisierung danach sind nicht im Modell aufgenommen. Einige Versuche zeigen, daß Blätter, die sich unter Wasserstreß entwickelten, ihre Photosynthese dieser Situation angepaßt hatten und eine Photosyntheserate aufwiesen, die der von nicht gestreßten Pflanzen kaum nachstand. Die Blattstreckung verlief

jedoch wesentlich langsamer, wodurch ein Assimilatüberschuß entstand, der als Reserve in den Stoppeln gespeichert wurde. Im Jahre 1982 dauerte der Wassermangel bis nach dem letzten Schnitt an. Es konnten also die Reserven nicht genutzt werden, da die Blattstreckung gehemmt blieb.

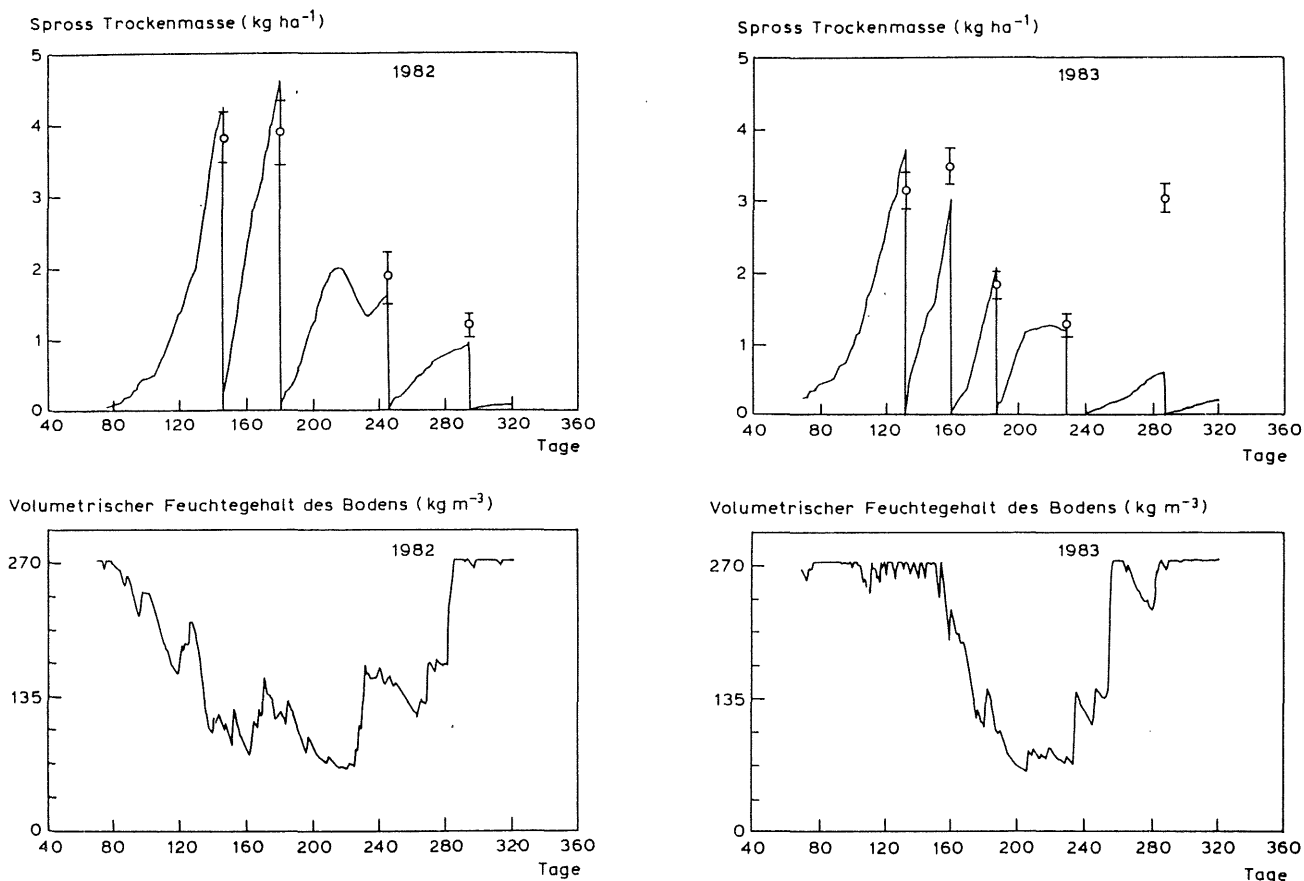


Abb. 10. Die simulierte Trockensubstanzproduktion und die wahrgenommene durchschnittliche Trockensubstanzproduktion aufeinanderfolgender Ernten von 7 deutschen Weidelgrassorten mit den Standardabweichungen der durchschnittlichen Erträge für die Jahre 1982 (a) und 1983 (b). Die Figuren geben den Verlauf des simulierten Bodenfeuchtegehaltes für 1982 (c) und 1983 wieder. Zeit in Tagen ab 1. Januar.

4. DISKUSSION UND SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die Behandlung des Grasnachwuchses im Modell bietet einen Einblick in die relative Bedeutung physiologischer Teilprozesse. Versuche mit verschiedenen Genotypen in Hydrokultur zeigen, daß die Grasproduktion bei häufigem Schneiden von der Anzahl Sprosse und der Blattstreckungsrate während einer kurzen Periode nach dem Schneiden beeinflußt wird. Wachstumsunterschiede zwischen diploiden und tetraploiden Genotypen ließen sich auf Unterschiede in der Entwicklung der Blattoberfläche während der ersten 4 - 5 Tage des Nachwuchses zurückführen. In diesem Rahmen waren tetraploide Genotypen wegen ihrer schnelleren Blattstreckung und ihrer breiteren Blätter im Vorteil. Die größere Endgröße der Blätter führte jedoch zu einer langsameren Blattbildung als bei den diploiden Genotypen und dadurch zu einer geringeren Anzahl Knospen für die Sproßbildung. Die langsamere Sproßbildung führte zu einem Produktionsrückstand im Vergleich zu den diploiden Genotypen.

Es zeigte sich kein Unterschied in der Stickstoffnutzung zwischen beiden Ploidieniveaus sowie auch zwischen den Sorten innerhalb der Ploidieniveaus. Die Einflüsse von Stickstoff waren in erster Linie auf morphologische Prozesse, wie die Blattbildungsgeschwindigkeit, die Knospennutzung und die Blattstreckung zurückzuführen. Eine wichtige physiologische Reaktion war der niedrige LWR bei einer niedrigen Stickstoffdosierung.

Die morphologischen Prozesse weisen im allgemeinen eine geringe Genotype x Umweltinteraktion auf, was wahrscheinlich zu der bemerkenswert konstanten Rangordnung der Trockenstoffproduktion bei den drei Stickstoffniveaus beiträgt.

Bei der Extrapolation dieser Beobachtungen auf die Freiland-situation muß man folgendes berücksichtigen. Die Pflanzen wuchsen in Hydrokultur, eine Umgebung, in der die Wurzelfunktion kaum zum Ausdruck kommt. Innerhalb jeder Ploidie-Gruppe wuchsen die Pflanzen in Konkurrenz auf, sodaß eher ihr Durchsetzungsvermögen als ihre Ertragsleistung in Monokultur untersucht wurde.

Die Auswertung der Freilandexperimente, führt zu der Schlußfolgerung, daß die saisonbedingten Unterschiede in der Grasproduktion vor allem auf Veränderungen in der Assimilateverteilung innerhalb der Pflanze zurückzuführen sind. Die Reaktion auf verschiedene Stickstoffdosierungen scheint, zusammen mit den Effekten auf die Sproßentwicklung, vor allem hierdurch bestimmt zu werden. Die verschiedenen Stickstoffdosierungen hatten im Freiland keinen Einfluß auf die SLA und die A_m , während bei den Detailversuchen im Gewächshaus geringe Effekte auf die

SLA festgestellt wurden. Die Ursache dieses Unterschiedes zwischen Freiland- und Gewächshausergebnissen ist unklar, doch hängt sie möglicherweise mit der Art und Weise der Stickstoffdosierung zusammen, die im Freiland periodisch und in der Hydrokultur kontinuierlich erfolgte. Daneben könnten beim hohen Stickstoffniveau im Freiland möglicherweise andere Streßfaktoren die hohe A_m limitiert haben.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Die mehrjährigen Grasproduktion und die verschiedenen Bewirtschaftungsformen von Grünland weisen Probleme auf, die wesentlich anders sind als bei Ackerpflanzen. Aufgrund der gegenwärtigen intensiven Grünflächennutzung in den Niederlanden ist während eines großen Teils der Wachstumssaison der Bestand nicht geschlossen und die Qualität der Grasnarbe häufig schlecht. Aufgrund dieser Heterogenität ist es schwierig, die Merkmale für eine Sorte anzugeben, die sich für eine bestimmte Anwendung eignet und Ratschläge für eine optimale Bewirtschaftungsweise zu erteilen. In diesem Rahmen schafft die Entwicklung von Simulationsmodellen neue Perspektiven. Simulationsmodelle unterstützen die Interpretation von Versuchsergebnissen und deren Extrapolation auf das Freiland mit seinen stark schwankenden Bedingungen. Dies wird anhand von zwei Beispielen erörtert:

- 1) einem einfachen statistischen Modell, um den Einfluß von Stickstoffgaben auf einzelne physiologische Prozesse zu beschreiben. Das Modell beruht auf der klassischen Wachstumsanalyse und geht von stationären Situationen aus. Es werden Unterschiede zwischen diploiden und tetraploiden Sorten in ihrer Reaktion auf Stickstoff untersucht.
- 2) einem mechanistischen Modell, auf der Basis von SUCROS, um den Nachwuchs der Grasnarbe von deutschem Weidelgras unter Heranziehung zweier verschiedener Szenarios zu prüfen: eines, in dem die Grasproduktion bei Mahd in Jahren mit relativ viel und mit relativ wenig Niederschlag verglichen wird, das zweite, in dem die Effekte von verschiedenen Stickstoffgaben auf die Photosynthese, Lichtaufnahme und Lichtnutzung einer Grasnarbe im Freiland beschrieben werden.

Deskriptoren: Blattbildung, deutsches Weidelgras, Grünlandbewirtschaftung, Narbenqualität, Ploidieniveau, Simulation, Sproßanzahl, Stickstoff

SUMMARY

Dynamic simulation in grassland research

Because the vegetation lasts for many years and there are different ways to utilize and manage grasslands, the plant production in grassland is characterized by some typical aspects and problems, not present in field crops. In the Netherlands, where grassland utilization is very intensive, there is not a full canopy present during a major part of the growing season and the quality of the sward is often poor. It is difficult to indicate the characteristics of a genotype, which will make it suitable for a certain type of husbandry and give advice for an optimal grassland management. The development of simulation models may offer new opportunities. Simulation models can give support to the interpretation of research results and to their extrapolation to the open field with variable conditions. The use of simulation models is illustrated by two examples:

- 1) a simple statistical model, used to describe the influence of nitrogen on certain physiological processes. This model is based on the classic growth analysis and starts from a stationary situation. Differences between the response of diploid and tetraploid cultivars on nitrogen were investigated.
- 2) a mechanistic model, based on SUCROS, to investigate the re-growth of a sward of perennial ryegrass. Two different comparisons are made: a) the grassland production under mowing in years with relatively high and relatively small amounts of rain; b) the effects of different nitrogen rates on the photosynthesis, light interception and light use of a sward under natural conditions.

Key words: grassland management, leaf development, nitrogen, perennial ryegrass, ploidy level, simulation, tiller number, sward quality

7. LITERATURVERZEICHNIS

- ALBERDA, Th., 1966. The influence of reserve substances on dry-matter production after defoliation. Proceedings 10th International Grassland Congress, Helsinki, pp. 140 - 147.
- BROEK L. VAN DE, 1989. Het effect van stikstof op de lichtonder-schepping tijdens de hergroei van gras bij maaien en omweiden. Abteilung für landwirtschaftliche Pflanzenbau und Grünlandkunde, Landwirtschaftliche Universität Wageningen, Wageningen, Niederlande, 36 pp.
- DAVIES, A., 1974. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. Journal of agricultural Science, 82, 165 - 172.
- DAVIES, A. and H. THOMAS, 1983. Rates of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants in relation to soil temperature and solar radiation. Annals of Botany, 51, 591 - 597.
- FEDDES, R.A., P.J. KOWALIK and H. ZARADNY, 1978. Simulation of field water use and crop yield. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen, Netherlands, 189 pp.
- INGESTAD, T., 1982. Relative addition rate and external concentration; driving variables used in plant nutrition research. Plant, Cell and Environment, 5, 443 - 453.
- JOHNSON, I.R. and A.J. PARSONS, 1985. A theoretical analysis of grass growth under grazing. Journal of theoretical Biology, 112, 345 - 367.
- JOHNSON, I.R. and J.H.M., THORNLEY, 1983. Vegetative crop growth model incorporating leaf area expansion and senescence, and applied to grass. Plant, Cell and Environment 6, 721 - 729.
- KEULEN, H. VAN, J.H.J. SPIERTZ und P.C. STRUIK, 1990. Dynamische Modelle in der Ertragsphysiologie. Dieser Band.
- LANTINGA, E.A., 1985. Productivity of grasslands under continuous and rotational grazing. Dissertation, Landwirtschaftliche Universität Wageningen, Wageningen, Niederlande, 111 pp.
- LEMAIRE, G., C. VARLET-GRANCHER, F. GASTAL and J.L. DURAND, 1988. Ecophysiological approach to plant growth. Consequences for breeding strategies for forage species in contrasting conditions and different managements. Proceedings Eucarpia Fodder Crops Section, Lusignan, pp. 103 - 118.
- NEUTEBOOM, J. H., E.A. LANTINGA and K. WIND, 1988. Tillering characteristics of diploid and tetraploid perennial ryegrass. Proceedings of the 12th General Meeting of the European Grassland Federation, Dublin, pp. 498 - 503.
- OURRY, A., J. BOUCAUD and J. SALETTE, 1988. Nitrogen mobilization from stubble and roots during re-growth of defoliated perennial ryegrass. Journal of experimental Botany, 39, 803 - 809.
- OURRY, A., B. GONZALES and J. BOUCAUD, 1989. Osmoregulation and role of nitrate during regrowth after cutting of ryegrass (Lolium perenne). Physiologia Plantarum, 76, 177 - 182.
- PARSONS, T., 1984. Guidelines for management of continuously grazed swards. Grass Farmer, 17, 5-9.
- PARSONS, T. and M.J. ROBSON, 1982. Seasonal changes in the physiology of S24 Perennial ryegrass (Lolium perenne L.). 1. Response of leaf extension to temperature during the transition from vegetative to reproductive growth. Annals of

- Botany, 46, 435 - 444.
- SCHAPENDONK, A.H.C.M., C.J.T. SPITTERS and A.L.F. DE VOS, 1990. Comparison of nitrogen utilization of diploid and tetraploid perennial ryegrass genotypes using a hydroponic system. Proceedings of the 3rd International Symposium on "Genetic aspects of plant mineral nutrition", Braunschweig, June 1988, Kluwer, Dordrecht, Netherlands, pp. 299 - 306.
- SPITTERS, C.J.T., 1986. Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis. II. Calculation of canopy photosynthesis. Agricultural and Forest Meteorology, 38, 231 - 242.
- SPITTERS, C.J.T., 1990. Dynamische Modelle in der Pflanzenzüchtung, Dieser Band.
- SPITTERS, C.J.T., H. VAN KEULEN and D.W.G. VAN KRAALINGEN, 1989. A simple and universal crop growth simulator: SUCROS87. In: RABBINGE, R., S.A. WARD and H.H. VAN LAAR, (Eds.), Simulation and systems management in crop protection, Simulation Monographs, 32, Pudoc, Wageningen, Netherlands, pp. 147 - 181.
- VEN, G.W.J. VAN DE, 1983. Invloed van maaifrequentie en stikstofbemesting op de brutofotosynthese en de produktiviteit van weiland. Abteilung für landwirtschaftliche Pflanzenbau und Grünlandkunde, Landwirtschaftliche Universität Wageningen, Wageningen, Niederlande, 65 pp.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Ir. A.H.C.M. Schapendonk, Forschungszentrum für Pflanzenzücht (CPO), P.O.B. 117, 6700 AC Wageningen, Niederlande
 Dr. Ir. E.A. Lantinga, Abteilung für landwirtschaftliche Pflanzenbau und Grünlandkunde, Landwirtschaftliche Universität Wageningen, Haarweg 333, 6709 RZ Wageningen, Niederlande