



Johann Wolfgang Goethe-Universität
Frankfurt am Main

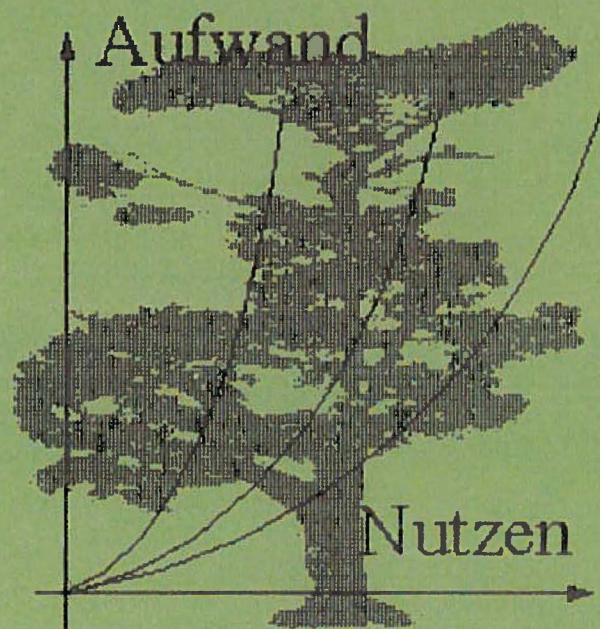
Berichte des Zentrums für Umweltforschung

Nr. 21 – Juni 1993

Lüdeke, Matthias K. B.

**OPTIMIERUNGSSTRATEGIEN VON
GEFÄSSPFLANZEN FÜR WASSER-
HAUSHALT UND CO₂-ASSIMILATION
DURCH AKTIVE REGULATION DER
STOMATA**

mit einem Vorwort von Gundolf H. Kohlmaier



ZUF-Verlag, FRANKFURT



Johann Wolfgang Goethe-Universität
Frankfurt am Main

Berichte des Zentrums für Umweltforschung

Nr. 21 – Juni 1993

Lüdeke, Matthias K.B.

**OPTIMIERUNGSSTRATEGIEN VON
GEFÄSSPFLANZEN FÜR WASSER-
HAUSHALT UND CO₂-ASSIMILATION
DURCH AKTIVE REGULATION DER
STOMATA**

mit einem Vorwort von Gundolf H. Kohlmaier

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften
angenommen vom

Fachbereich Chemie der Johann Wolfgang Goethe-Universität in Frankfurt am Main

Zentrum für Umweltforschung
Robert Mayer-Straße 7-9
6000 FRANKFURT 11

ISBN 3-927338-20-6

Herausgeber: Priv. Doz. Dr. W. Jaeschke

Illustrationen: Dr. Matthias K. B. Lüdeke

Design und Layout: Hans H. Dülfer

160 Seiten, 49 Abbildungen, 18 Tabellen

Format: 24 x 17 cm, Pb

© 1993 Verlag Zentrum für Umweltforschung Frankfurt (ZUF)

Vervielfältigung: TOP OFFSET, Frankfurt

Einband: Graphische Werkstätte J. Kolbeck, Frankfurt

Herstellung: Graphische Werkstätte J. Kolbeck, Frankfurt

Vertrieb: Wissenschafts-Verlag Dr. Wigbert Maraun, Frankfurt

Hergestellt mit XEROX-Ventura™ -Publisher 4.1.1 Win

Inhaltsverzeichnis

	Vorwort.....	7
1	Einleitung	9
1.1	Motivation und Vorgehensweise.....	9
1.2	Optimierungstheoretische Ansätze bei der Beschreibung lebender Systeme.....	11
2	Der Tagesgang der stomatären Leitfähigkeit einer Pflanze und die zugrunde liegenden Gesetzmässigkeiten	16
2.1	Die mathematische Formulierung des Optimierungsproblems.....	17
2.2	Detaillierte Beschreibung der Transpiration.....	23
2.2.1	Energiebilanz des Blattes.....	24
2.2.2	Die Transpiration in Abhängigkeit von der stomatären Leitfähigkeit.....	30
2.2.3	Bestimmung der stomatären Leitfähigkeit aus experimentellen Daten und Test der Transpirationsnäherungen.....	36
2.3	Modellierung der CO ₂ -Assimilation.....	40
2.3.1	Die Abhängigkeit der Assimilation von der stomatären Leitfähigkeit.....	41
2.3.2	Die Abhängigkeit der Assimilation von Licht und Temperatur.....	47
2.3.3	Die Wirkung der stomatären Leitfähigkeit auf die Assimilation über die Verringerung der Blattemperatur.....	52
2.3.4	Test der Assimilationsformel an empirischen Daten.....	54
2.4	Die optimale stomatäre Leitfähigkeit.....	61
2.4.1	Die optimale Stomasteuerung bei vernachlässigbarer Temperaturabhängigkeit der Assimilation.....	61
2.4.2	Die optimale Stomasteuerung bei temperaturabhängiger Assimilation.....	64
2.4.3	Qualitatives Verhalten der optimalen stomatären Leitfähigkeit.....	66
2.4.4	Vergleich der optimalen stomatären Leitfähigkeit mit gemessenen Tagesgängen.....	73
2.4.5	Assimilation und Transpiration der wasserverbrauchs- minimierenden Pflanze.....	81
2.5	Die minimale Tagestranspiration in Abhängigkeit von Tagesassimilation und Wettervariablen.....	83
2.5.1	Bestimmung der Tagestranspiration bei detailliert vorgegebenem Wetterverlauf.....	83
2.5.2	Bestimmung der Tagestranspiration bei typischem Tagesgang der Wettervariablen.....	85

3	Die optimale Strategie der Tagesassimilation und -transpiration im Zeitraum nach einem Niederschlagsereignis bei gegebener Abhängigkeit der Tagestranspiration von der Tagesassimilation, gegebenen Bodeneigenschaften und definiertem Niederschlagsregime	92
3.1	Der Fall des deterministischen Niederschlagsregimes.....	93
3.1.1	Die optimale Strategie ohne konkurrierenden Abfluß.....	94
3.1.2	Die optimale Strategie mit konstanter konkurrierender Abflußrate.....	98
3.1.3	Die optimale Strategie mit bodenwasserabhängiger konkurrierender Abflußrate	101
3.2	Der Fall des stochastischen Niederschlagsregimes	104
3.2.1	Die trockenheitstolerante Pflanze bei gleichverteilten und unabhängigen Niederschlagsereignissen.....	105
3.2.2	Der Erwartungswert der Assimilation der trockenheitsintoleranten Pflanze zwischen zwei Niederschlagsereignissen.....	110
3.2.3	Der Erwartungswert der Lebensassimilation der trockenheitsintoleranten Pflanze.....	113
3.3	Resultate und empirische Evidenz.....	116
4	Diskussion	121
4.1	Vergleich des optimalen Tagesgangs der stomatären Leitfähigkeit mit phänomenologischen Ansätzen	121
4.2	Die Nettoprimärproduktion der optimierenden Pflanze bei verändertem Niederschlagsregime	125
4.3	Die optimierende Pflanze bei erhöhter CO ₂ -Aussenkonzentration	128
4.4	Ausblick	132
5	Zusammenfassung	134
6	Anhang	139
7	Literatur	150

Vorwort

Im Zentrum für Umweltforschung hat sich in den vergangenen Jahren ein gemeinsamer Schwerpunkt herauskristallisiert, bei dem Messungen und auch Modelluntersuchungen zur Wechselwirkung der Atmosphäre mit der Biosphäre im Mittelpunkt stehen. Das Verständnis der menschlichen Eingriffe in dieses komplexe System setzt ein Grundverständnis der natürlichen Prozesse im ungestörten Zustand voraus. Im Sinne eines bevorstehenden globalen Wandels (global change) erschien es uns wichtig, lokale und regionale Messungen und Modelle zu verwirklichen und diese mit viel Sorgfalt zu globalen Aussagen zu erweitern.

Ein Teil der Arbeiten im Zentrum für Umweltforschung war im Sinne der Waldschadensforschung zunächst ausgerichtet auf den Transport, die Deposition, die Metabolisierung und die Wirkung von Luftschadstoffen auf die Vegetation und die Böden ausgewählter Ökosysteme. Besonders interessant waren für uns solche Modelle in denen die Depositionsgeschwindigkeit der Schadstoffe mit der Geschwindigkeit der Metabolisierung dieser Schadstoffe im Blatt verknüpft werden konnte. Steuerungsmechanismus für die Aufnahme der Schadstoffe im Kronendach war im wesentlichen die Öffnung der Spaltöffnungen (Stomata) der Blätter, mit der allerdings gleichzeitig auch die CO_2 -Aufnahme für die Photosynthese und die Wasserabgabe bei der Transpiration mit bestimmt wird.

Neben den regional stark variierenden Konzentrationen der Luftschadstoffe wie SO_2 , O_3 und NO/NO_2 ist im Sinne einer globalen, gleichmäßigen Veränderung der Anstieg des Spurengases CO_2 zu nennen. Experimentelle Ergebnisse und mechanistische Modellvorstellungen weisen auf einen CO_2 -Düngungseffekt hin, der allerdings in sehr differenzierter Weise für unterschiedliche Pflanzenarten in unterschiedlichem Maße beiträgt, und vor allem auch von den anderen Variablen des Systems wie den Pflanzennährstoffen und dem Klima abhängt. Pflanzenbestände in Ökosystemen sind einem saisonalen Rhythmus bezüglich ihrer CO_2 Aufnahme und Abgabe unterworfen, der ganz wesentlich von dem Jahresgang der Klimavariablen wie Lichteinstrahlung, bodennaher Temperatur und Niederschlag abhängt.

Im Frankfurter Biosphärenmodell stellten wir uns die Aufgabe, ein mechanistisches Modell für Photosynthese und Respiration unterschiedlicher Vegetationsgesellschaften zu erstellen, das neben dem Jahresgang auch die langfristige Entwicklung von Biomasse und Bodenkohlenstoff in Abhängigkeit von den Klimaparametern beschreiben kann. Eine fundamentale Größe zur Beschreibung der Wachstumsprozesse und der Zersetzung im Boden stellt der Wasserhaushalt dar. Dieser wird nicht nur passiv über die Verdunstung des Wassers aus dem Boden und an vom Regen benetzten Blättern bestimmt, sondern auch ganz wesentlich über die Transpiration, die durch die Stomata gesteuert wird. Für ein

globales Modell war es nun besonders wichtig, eine Beschreibung dieses Regelungsmechanismus zu finden, die unabhängig ist von den mechanistischen Details des Schließmechanismus der Spaltöffnungen unterschiedlicher Pflanzenarten.

Herr Dr. Lüdeke hat sich in seiner Dissertation mit einem Optimierungsansatz für den pflanzlichen Wasserhaushalt sowohl im Rahmen eines Tagesablaufs als auch mittelfristig in Abhängigkeit vom Niederschlagsmuster auseinandergesetzt. Zurückgehend auf die Arbeiten *Cowan (1971)* konnte er eine Theorie entwickeln, die im Ergebnis zeigt, daß die Pflanze im Sinne einer Minimierung des Wasserverbrauchs agiert. Identifiziert man den Wasserverbrauch mit den Kosten, die für den Nutzen der CO₂-Assimilation aufzubringen sind, so verfährt die Pflanze so, daß die Grenzkosten während des gesamten Tagesverlaufs konstant gehalten werden, d. h. daß zu jedem Zeitpunkt für die letzte zusätzliche Einheit an Assimilatproduktion jeweils gleich viel Wasser transpiert wird. Eine Anwendung dieser Theorie auf den gemessenen Tagesgang der Transpiration von Buchen im Göttinger Forst und krautigen Pflanzen in der Negev-Wüste (durchgeführt von E. D. Schulze et al.), zeigte, daß dieses Optimierungskonzept offenbar von den Pflanzen realisiert wird.

Bezüglich der mittelfristigen Wassernutzung nach einem Niederschlagsereignis unterscheidet Herr Lüdeke zwei Mechanismen abhängig davon, ob die Pflanze trockenheitsresistent ist oder nicht. Für die erstere Gruppe von Pflanzen geht es einfach darum, optimalen Nutzen aus einem durchschnittlichen Niederschlagsereignis zu ziehen, während bei der zweiten Kategorie der Erwartungswert der Lebensdauer, der von längeren Trockenperioden verringert werden kann, mit in die Optimierung eingeht.

Die hier vorgelegte Dissertation von Herrn Lüdeke stellt eine wichtige Pionierarbeit auf dem Gebiet der Modellierung dar, die um so höher einzuschätzen ist, als es möglich sein wird, die Resultate in ein globales Biosphärenmodell zu integrieren.

Frankfurt am Main, April 1993

Prof. Dr. Gundolf H. Kohlmaier

1 Einleitung

1.1 Motivation und Vorgehensweise

Im Rahmen zunehmender anthropogener Eingriffe in die natürlichen Funktionszusammenhänge wird vor dem Hintergrund verstärkter auftretender unerwünschter Folgen an die Naturwissenschaft die Frage nach der Vorhersage der Auswirkungen unterschiedlicher, schon realisierter oder realisierbarer Formen solcher Eingriffe (Technologien im weitesten Sinne) immer dringlicher gestellt.

Eine dieser Fragestellungen betrifft die Auswirkungen der Energieerzeugung aus der Oxydation fossiler Brennstoffe, bei der seit Beginn der Industrialisierung (hier bei 1800 angenommen) etwa 185 Gt Kohlenstoff als CO_2 in die Atmosphäre emittiert wurden. Im Zusammenhang hiermit ist zwischen 1800 und 1986 der Kohlenstoffgehalt der Atmosphäre um 155 Gt ($\approx 27\%$) angestiegen (*Hall, 1989*). Dieses zusätzliche Kohlendioxid verändert die atmosphärischen Strahlungsabsorptionseigenschaften und hat damit möglicherweise eine globale Klimaänderung zur Folge. Die Fragestellung nach der Vorhersage einer solchen Klimaänderung in Abhängigkeit von anthropogenen Eingriffen und deren mögliche Auswirkungen hat international zu beträchtlichen interdisziplinären und noch nicht abgeschlossenen Forschungsanstrengungen geführt. Ein wichtiger Teilaspekt in diesem Zusammenhang ist neben der direkten Klimamodellierung (*Hasselmann, 1990*) das Verständnis des globalen Kohlenstoffkreislaufs mit den für den Zeithorizont von einigen hundert Jahren relevanten Kohlenstoffreservoirs der Ozeane, der Atmosphäre und der Biosphäre (marin und terrestrisch), die durch Kohlenstoffaustauschflüsse verbunden sind (*Kohlmaier, 1990*). Ohne die Kenntnis des dynamischen Verhaltens dieses Systems bei sich verändernden Klimabedingungen und direkter Störung durch anthropogene Eingriffe ist der zukünftige atmosphärische CO_2 -Gehalt nicht berechenbar und damit die Klimavorhersage nicht möglich.

Ein Forschungsschwerpunkt des Instituts für Physikalische und Theoretische Chemie in Frankfurt/M liegt in der Erforschung und quantitativen Beschreibung der Dynamik des terrestrischen Vegetation/Boden-Systems als einem dieser Kohlenstoffreservoirs, dessen Bestand und Austausch mit anderen Reservoirs empfindlich von Klima, atmosphärischem CO_2 -Gehalt und direkten menschlichen Eingriffen abhängt.

Hierzu wurde ein auf Funktionshypthesen von Primärproduktion, auto- und heterotropher Respiration und Assimilatallokation beruhendes Modell (Frankfurter Biosphären Modell) der globalen terrestrischen Vegetation und der Böden entwickelt, das in einer räumlichen Auflösung von $1^\circ \times 1^\circ$ die saisonale Dynamik des Systems in Abhängigkeit von der Klimaentwicklung beschreibt. Bei der Entwicklung dieses globalen Modells zeigte

sich, daß u. a. bei der quantitativen Beschreibung von aktiven pflanzlichen Regelprozessen, wie etwa der Assimilatallokation oder der Regelung des Wasserhaushalts durch die stomatare Leitfähigkeit, erheblicher Forschungsbedarf bezüglich der diesen Regelungen zugrunde liegenden Prinzipien besteht.

Im Rahmen dieser Fragestellung beschäftigt sich die vorliegende Untersuchung mit dem Problem der quantitativen Beschreibung der aktiven Regelung von Transpiration und CO₂-Assimilation durch die Pflanze in Abhängigkeit von äußeren treibenden Variablen und inneren Eigenschaften des Systems, wobei die Struktur der Theoriebildung in der Tradition der Optimierungstheorien steht, die seit Ende der sechziger Jahre in der Beschreibung biologischer Systeme (im Sinne adaptiver Systeme, die sich im Wechselspiel von Variation und Selektion optimieren) Eingang gefunden haben. Mit einer solchen Theorie ist aus der Kenntnis der physikalischen Randbedingungen (Wetter, Bodenbeschaffenheit) und einigen elementaren, u. U. vegetationsspezifischen Eigenschaften der Pflanzen die optimale Regelstrategie deduzierbar. Häufig finden sich solche als Optimierungsprinzipien formulierten Naturgesetze auch in anderen Naturwissenschaften; in der Physik etwa in der mathematischen Formulierung als Variationsproblem (Hamiltonsches Integralprinzip in der klassischen Mechanik, Fermatsches Prinzip in der Optik).

Jenseits aller Diskussionen über die Möglichkeit, daß im Rahmen der Artentwicklung tatsächlich genau die optimale Regelstrategie (anstatt einer suboptimalen) in Bezug auf ein übersichtliches, auffindbares Optimierungskriterium entwickelt wird (*Givnish, 1986*), zeigt sich doch in einer Reihe von Einzeluntersuchungen, daß Ansätze, die von einer Maximierung der vom Organismus in die Produktion von Nachkommenschaft geleiteten metabolisch nutzbaren Energie (oder näherungsweise der Maximierung der überhaupt verfügbaren metabolisch nutzbaren Energie) ausgehen, auf optimale Strategien führen, die fast immer qualitativ und oft auch recht exakt die beobachteten Sachverhalte wiedergeben. Allerdings gilt auch für diese, von sehr plausiblen Optimierungsprinzipien hergeleiteten Theorien, die gleiche Forderung nach Verifikation am Experiment wie für rein phänomenologische oder von mikroskopischen (biochemischen) Mechanismusvorstellungen (meist unter problematischen Annahmen) hochgerechnete Theoriebildungen, wobei allerdings der Weg zur Verallgemeinerung der Vorhersage des untersuchten Aspekts auf eine große Gruppe unterschiedlicher Organismen bei den Optimierungstheorien immanent ist (*Parker, 1990*). Gerade diese Eigenschaft ist es, die im Rahmen der globalen Ökologie das Auffinden gültiger optimierungstheoretischer Ansätze besonders interessant macht.

Insbesondere für die in dieser Arbeit betrachtete Regulation von Transpiration und CO₂-Assimilation ist das Optimierungskriterium so beschaffen, daß die errechnete Strategie zum maximal möglichen Wassernutzungskoeffizienten (Jahresassimilation/Jahrestranspiration) führt. Damit wird also bei gegebenem Niederschlagsregime die sichere obere Grenze der möglichen CO₂-Assimilation berechnet. Eine solche Abschätzung ist ange-

sichts der Unsicherheiten bestehender Vegetationsmodelle in Bezug auf deren Antwort auf anthropogen induzierte Klimaveränderungen, die sich auch im Niederschlagsregime auswirken (Wilson, 1987), von großem Interesse.

In der vorliegenden Arbeit wird im nächsten Kapitel in Anlehnung an Cowan *et al.* (1977) der optimale Tagesgang der stomatären Leitfähigkeit unter Minimierung des Tageswasserverbrauchs durch Transpiration bei vorgegebener Tagesassimilation unter definierten Wetterbedingungen und CO₂-Assimilationseigenschaften der Pflanze berechnet. Hierzu wird zunächst die Optimierungsaufgabe unter der Berücksichtigung einschränkender Bedingungen für die stomatäre Leitfähigkeit mathematisch formuliert und allgemein (ohne Vorgabe spezieller Modelle für Assimilations- und Transpirationsrate) gelöst. In den folgenden Abschnitten werden Modelle für Transpiration und CO₂-Assimilation entwickelt und an umfangreichem Datenmaterial aus Gaswechselformen verifiziert. Diese verifizierten Modelle werden dann zur Bestimmung des expliziten Verlaufs von stomatärer Leitfähigkeit, Transpiration und Assimilation in die allgemeine Lösung des Optimierungsproblems eingesetzt. Auf dieser Ebene kann die Optimierungshypothese mit experimentellen Daten verglichen werden. Im nächsten Schritt wird dann eine Formel für die Abhängigkeit der minimal möglichen Tagestranspiration von der Tagesassimilation hergeleitet. Hierbei soll versucht werden, die Anzahl der hierzu nötigen Parameter für den Tageswetterverlauf und den Assimilationsapparat möglichst klein zu halten.

Dieses Resultat ist die Voraussetzung der Betrachtungen in Kapitel 3, in dem die Frage nach der optimalen Wahl der Tagesassimilation in den Tagen bis Monaten nach einem Niederschlagsereignis gestellt wird. Hierbei wird der stochastische Charakter der Niederschlagsereignisse und die Speichereigenschaft des Bodens berücksichtigt. Das Optimierungskriterium ist im Sinne des oben Gesagten die Maximierung des Erwartungswertes des Integrals der Assimilationsrate über die Lebensspanne der Pflanze. Mit den Ergebnissen dieses Kapitels wird die Vorhersage der langfristigen optimalen Transpirations- und Assimilationsstrategie der Pflanze möglich und das entwickelte Konzept ist bei Verfügbarkeit globaler Daten über die Niederschlagsstatistik und Bodenspeicherfähigkeit im Rahmen globaler Vegetationsmodelle einsetzbar.

Zur Stützung des zur Modellstruktur Gesagten werden im nächsten Abschnitt einige erfolgreiche Optimierungstheorien zu anderen Problemstellungen erläutert.

1.2 Optimierungstheoretische Ansätze bei der Beschreibung lebender Systeme

Folgende Tabelle zeigt eine Auswahl von Regelungsmechanismen in lebenden Systemen, die bisher unter der Anwendung von Optimierungsprinzipien untersucht wurden:

	Gegenstand	Optimierungsziel	Autoren
A	Allokation von metabolisch nutzbarer Energie auf die Organismusfunktionen Erhaltung, Wachstum und Reproduktion (von Organismen i. A.)	Maximierung des Malthusschen Parameters im Fisher-Funktional	Gadgil et al. (1970) Leon (1976) Schaffer (1983)
B	Assimilatallokation auf unterschiedliche Organe und ein Reproduktionskompartiment bei einjährigen Pflanzen	Maximierung des Reproduktionskompartimentbestandes am Ende der Vegetationsperiode	Cohen (1971) King et al. (1980) Chiariello et al. (1984)
C	Assimilatallokation auf vegetative Phytomasse und ein Reproduktionskompartiment bei mehrjährigen Pflanzen	Maximierung der Reproduktion über die gesamte Lebensspanne	Iwasa et al. (1989)
D	Assimilatallokation auf Wurzel, Stamm und Blätter	Maximierung der Biomasse am Ende der Vegetationsperiode	Schulze et al. (1983) Tateno et al. (1988)
E	Regulation der stomatären Leitfähigkeit	Minimierung des Wasserverbrauchs bei vorgegebener Gesamtassimilation	Cowan et al. (1977)

A. In den hier zitierten Untersuchungen wird die optimale Lebensgeschichte eines mehrjährigen Organismus berechnet, die durch die Wahrscheinlichkeit $L(t)$, das Lebensalter t zu erreichen und die Reproduktionsrate $R(t)$ im Alter von t charakterisiert wird. *Fisher (1958)* hat nachgewiesen, daß die Größe einer Population, deren Individuen durch $L(t)$ und $R(t)$ beschrieben sind, nach einer Einschwingphase exponentiell mit $e^{m \cdot t}$ wächst und für m folgendes implizite Funktional gilt:

$$1 = \int_0^{\infty} e^{-m t} \cdot L(t) \cdot R(t) dt \quad (1.1)$$

Dieser Parameter m ist ein Maß für die „Fitness“ des durch L und R charakterisierten Individuums, so daß unter bestimmten Bedingungen ein Evolutionsdruck zur Erhöhung von m besteht (*Fisher 1958*). Dementsprechend wird in den zitierten Arbeiten der Malthussche Parameter m maximiert. Ohne die Randbedingung begrenzter metabolisch

nutzbarer Energie würde m mit den dann möglichen beliebig großen Lebenserwartungen und Reproduktionsraten beliebig groß werden. Diese Randbedingung einer (oft von der Organismusgröße abhängig gemachten) begrenzten Energiezufuhr, der auf die Funktionen Erhaltung (mit Einfluß auf L), Wachstum (mit Einfluß auf die zukünftige Energiezufuhr) und Reproduktion (mit Einfluß auf R) aufgeteilt werden muß, ergänzt das implizite Funktional (1.1) zu einem definierten Optimierungsproblem. In Gadgils vieldiskutierter Untersuchung „Life historical consequences of natural selection“ (*Gadgil et al., 1970*) wird dieses Optimierungsproblem für eine Vielzahl verschiedener Abbildungen der Allokationsstrategie der für den Stoffwechsel verfügbar gemachten Energie auf die Funktionen $L(t)$ und $R(t)$ numerisch gelöst. Die von diesen funktionalen Abhängigkeiten bestimmten Ergebnisse reproduzieren die wesentlichen Eigenschaften der in der Natur vorkommenden Lebensgeschichten (z. B. die einmalige Fortpflanzungsanstrengung kurz vor dem Tod (Lachs) gegenüber wiederholter Reproduktion). Die Arbeiten von *Leon (1976)* und *Schaffer (1983)* bauten diesen Ansatz im Hinblick auf analytische Lösungsverfahren (Pontrjaginsches Maximumprinzip, *Pontrjagin, 1964*) aus.

- B. Die hier zitierten Arbeiten untersuchen das Assimilatallokationsverhalten auf vegetative Organe und ein Reproduktionsorgan bei einjährigen Pflanzen während ihrer Vegetationsperiode. In der ersten Arbeit zu diesem Thema ging *Cohen (1971)* von einem vegetativen Kompartiment aus, von dessen Bestand die Assimilationsrate linear abhängt. Anstelle der komplizierten Optimierung von m (siehe A) wurde der Bestand des Reproduktionskompartiments am Ende der Vegetationsperiode maximiert, was im Fall einjähriger Pflanzen ein vernünftiges Maß für die Konkurrenzfähigkeit darstellt. Das geschlossene zu berechnende Resultat (*Pontrjagin, 1964*) ist eine sogenannte Bang-Bang-Regelung, d. h. zunächst wird die gesamte Assimilationsrate für den weiteren Aufbau des vegetativen Kompartiments benutzt (mit positiver Rückkopplung auf die Assimilationsrate), um dann zu einem definierten Schaltzeitpunkt die gesamten Assimilate ausschließlich zum Aufbau der reproduktiven Organe zu verwenden. Diese Assimilationsstrategie konnte bei einigen Pflanzenarten exakt beobachtet werden. *King et al. (1980)* diskutieren das von Cohen aufgestellte Modell unter der Annahme nicht vorhersehbarer Länge der Vegetationsperiode. In dieser Arbeit werden zur realistischen Charakterisierung der äußeren Bedingungen stochastische Elemente in die Optimierungsbetrachtung einbezogen. Diese Modellerweiterung führt dazu, daß anstelle der abrupten Bang-Bang-Regelung ein weicherer (und damit in vielen Fällen realistischerer) Umschaltvorgang den Erwartungswert des Bestandes des Reproduktionskompartiments am Ende der Vegetationsperiode maximiert. *Chiariello et al. (1984)* führen ein zusätzliches Speicherkompartiment ein, das ein verzögertes Aufbauen der reproduktiven Organe und damit eine geringere Wahrscheinlichkeit des Abfraßes erlaubt.

Die jetzt optimale Allokationsstrategie (eine Bang-Bang-Regelung mit mehreren Schaltzeitpunkten) stimmte qualitativ mit den beobachteten Strategien bei mehr oder weniger von Abfraß bedrohten Pflanzen überein.

- C. *Iwasa (1989)* bestimmt die optimale Allokations- und Reproduktionsstrategie einer mehrjährigen saisonalen Pflanze, indem er das Modell von *Cohen (1971)* für die Bestimmung der Allokation während einer Vegetationsperiode verwendet. Am Ende der Vegetationsperiode kann die Pflanze dann jedoch entscheiden, welcher Anteil des Reproduktionskompartiments tatsächlich zur Reproduktion genutzt wird, während der Rest als Speicherassimilat für den nächsten Austrieb verbleibt. Maximiert wird die Lebensproduktion. Die resultierenden optimalen Strategien (ausgewertet nach *Bellmann, 1967*) reproduzieren je nach Produktionsparametern Einjährigkeit und Mehrjährigkeit mit Einsetzen der Reproduktion in unterschiedlichem Alter.
- D. *Tateno et al. (1988)* verwenden formal das gleiche Modell wie *Cohen (1971)*, interpretieren aber das Reproduktionskompartiment als holzigen Anteil einer mehrjährigen Pflanze und erhalten eine gute Übereinstimmung des Modells mit dem Allokationsverhalten auf Blätter und Sproß bei Baumsetzlingen während der Vegetationsperiode. Eine interessante Erweiterung der Optimierungsmodellierung nehmen *Schulze et al. (1983)* in ihrem 2-Kompartiment Modell der Bohne, die in Blätter und Wurzel aufgeteilt ist, vor. Die mathematische Formulierung ist zunächst dieselbe wie bei Cohen, nur daß am Ende der Vegetationsperiode die Gesamtbioasse maximiert wird. Allerdings sind nun nicht mehr beliebige Kombinationen der Zustandsvariablen (Blattmasse, Wurzelmasse) erlaubt, da zur Wasserversorgung einer bestimmten Blattmasse eine Mindestwurzelmasse notwendig ist. Dies führt zu einer Grenze im Zustandsraum, die von der Trajektorie des Systems nicht überschritten werden darf. Die resultierende optimale Assimilationsstrategie führt dazu, daß zunächst nur Blätter aufgebaut werden, bis die vorhandene Wurzelmasse nicht mehr ausreicht. Von diesem Zeitpunkt an bewegt sich die Trajektorie unter gleichzeitigem Aufbau von Blättern und Wurzeln auf der Zustandsraumgrenze entlang. Entsprechende Versuche bestätigten diesen Wachstumsverlauf.
- E. Die hier zitierte Arbeit von *Cowan (1977)* stellt den Ausgangspunkt für die vorliegende Untersuchung dar. Der Grund für die Annahme, daß die aktive Regulation des Wasserhaushalts durch die Pflanze einem Optimierungsprinzip unterliegen könnte, ist deren Verkopplung mit der CO_2 -Assimilation über die stomatäre Leitfähigkeit in dem Sinne, daß große Assimilationsraten große Transpirationsraten zur Folge haben. Dies hängt jedoch stark von den wechselnden Wetterbedingungen ab, so daß man es hier im Gegensatz zu den bisherigen Beispielen mit einem nichtautonomen Optimierungsproblem zu tun hat. Cowan formuliert das Optimierungsprinzip folgendermaßen: Es seien $\delta\text{Tr}(t)$ und $\delta A(t)$ die Fluktuationen der Transpirationsrate und Assimilationsrate, die bei

einer Änderung der stomatären Leitfähigkeit zur Zeit t auftreten, dann ist die Strategie der Leitfähigkeit optimal, für die

$$\int \delta Tr(t) dt \geq 0 \text{ und } \int \delta A(t) dt = 0 \quad (1.2)$$

gilt. Eine übersichtlichere Form dieser Optimierungsbedingung wird in Kapitel 2 gegeben. Cowan et al. konnten in der zitierten Arbeit erste Hinweise geben, daß aus Gleichung (1.2) gewonnene Verläufe gemessene Tagesgänge von Tr und A annähernd reproduzieren.

Der mathematische Apparat der „optimal control theory“ zur Behandlung der oben beschriebenen Optimierungsmodelle wurde im Rahmen von Problemstellungen, wie sie sich bei der Optimierung von Produktionsabläufen und betriebswirtschaftlichen Strategien ergeben, entwickelt. Insbesondere machten Begrenzungen des Definitionsbereichs der Steuer- und Zustandsvariablen die Weiterentwicklung des klassischen Apparats der Variationsrechnung mit Nebenbedingungen notwendig. Die Behandlung solcher „eingeschränkter“ Probleme wurde mit Pontrjagins Maximumprinzip (Pontrjagin 1964) und dem Prinzip der dynamischen Programmierung (Bellmann, 1967) möglich.

Eine weitere Anwendung der Theorie der optimalen Kontrolle zwischen Ökonomie und Ökologie stellt das sogenannte „optimal resource management“ dar. Hier wird nach der profitabelsten Ausbeutungsstrategie einer nachwachsenden natürlichen Ressource gefragt (Clark et al., 1985).