

2.4 Die optimale stomatäre Leitfähigkeit

Nachdem in Abschnitt 2.2 und 2.3 Gleichungen für die Bestimmung der Transpiration Tr und der Nettoassimilation A in Abhängigkeit von der stomatären Leitfähigkeit $u_{St}^{CO_2}$ und den treibenden Wettervariablen \underline{w} hergeleitet und verifiziert wurden, soll nun mit Hilfe des Optimierungskonzepts der Minimierung des Tageswasserverbrauchs bei vorgegebener Tagesassimilation, das in 2.1 entwickelt wurde, der optimale Verlauf von $u_{St}^{CO_2}$ berechnet werden. Wie in 2.2 diskutiert, setzt sich der Widerstand gegenüber dem Wasserdampf bzw. CO_2 -Austausch zwischen dem Interzellularraum und der Umgebung des Blattes, $1/u_g^{CO_2}$, aus dem stomatären Widerstand, $1/u_{St}^{CO_2}$, und einem windgeschwindigkeitsabhängigen Grenzschichtwiderstand, $1/u_A^{CO_2}$, zusammen. Der Übersichtlichkeit halber wird in diesem Abschnitt die Gesamtleitfähigkeit $u_g^{CO_2}$ optimiert. Bei bekannter Windgeschwindigkeit v ist ein Rückrechnen auf den optimalen $u_{St}^{CO_2}$ -Wert leicht möglich. Für die Rechnungen des nächsten Abschnitts wird als Wertebereich für die zu optimierende Leitfähigkeit ≥ 0 angenommen.

2.4.1 Die optimale Stomasteuerung bei vernachlässigbarer Temperaturabhängigkeit der Assimilation

Als erstes soll $u_g^{CO_2}$ für solche Fälle optimiert werden, in denen der Einfluß der Blattemperatur auf die Assimilationsrate vernachlässigbar ist (siehe 2.3.4). Wenn weiterhin der Kühlungseffekt der Transpiration klein gegenüber den Energieflüssen des Strahlungsaustauschs und der Konvektion ist (Näherung 2.2.2. C), gelten folgende Formeln:

$$Tr(u_g^{CO_2}, \underline{w}) = u_g^{CO_2} \cdot g(\underline{w}); \quad g(\underline{w}) = 1,59 \cdot \left(\rho[\theta_B(\underline{w})] - h_A \cdot \rho(\theta_A) \right) \quad (2.53)$$

$$\text{und} \quad A(u_g^{CO_2}, \underline{w}) = \gamma \cdot \frac{u_g^{CO_2} \cdot p_1(I_{PAR})}{u_g^{CO_2} + \delta \cdot p_1(I_{PAR})} \quad (2.54)$$

Die partiellen Ableitungen nach $u_g^{CO_2}$ lauten:

$$\frac{\partial Tr}{\partial u_g^{CO_2}} = g(\underline{w}) \quad (2.55)$$

und
$$\frac{\partial A}{\partial u_g^{CO_2}} = \gamma \cdot \delta \cdot \frac{p_1^2(I_{PAR})}{(u_g^{CO_2} + \delta \cdot p_1(I_{PAR}))^2} \quad (2.56)$$

Einsetzen von Gleichung (2.55) und (2.56) in Gleichung (2.6) und auflösen nach $u_g^{CO_2}$ führt schließlich auf:

$$u_{oK}^{opt}(w) = \begin{cases} p_1(I_{PAR}) \cdot \left(\sqrt{\lambda \cdot \frac{\gamma \cdot \delta}{g(w)} - \delta} \right) & \text{für } g(w) \leq \frac{\lambda \cdot \gamma}{\delta} \\ 0 & \text{sonst} \end{cases} \quad (2.57)$$

Man erkennt, daß die optimale stomatäre Leitfähigkeit mit p_1 ansteigt und mit zunehmenden Wasserdampfdefiziten abnimmt. Dieses Ergebnis quantifiziert die intuitive Annahme über einen möglichst sparsamen Wasserverbrauch bei vorgegebener Gesamtassimilation. Zu einem ähnlichen Resultat gelangen auch *Hari et al. (1987)* in ihrer Untersuchung zur optimalen stomatären Steuerung für träge Stomata, obwohl sie von einem noch weiter vereinfachten Ansatz für die Nettoassimilation in Abhängigkeit von der CO_2 -Innenkonzentration der Form $F_a \sim C_i$ ausgehen.

Eine analytische Bestimmung des optimalen stomatären Widerstandes ist ebenfalls noch möglich, wenn man die Transpirationskühlung in der linearen Näherung für $\rho(\theta)$ berücksichtigt, was, wie in Abschnitt 2.2.3 gezeigt wurde, den Effekt hinreichend genau beschreibt:

$$\begin{aligned} Tr(u_g^{CO_2}, w) &= \frac{u_g^{CO_2}}{1 + 1,59 \cdot s \cdot \frac{L}{\alpha} \cdot u_g^{CO_2}} \cdot \left\{ \left[\rho(\theta_A) + s \cdot \frac{\phi}{\alpha} \right] - h_A \cdot \rho(\theta_A) \right\} \\ &= \frac{u_g^{CO_2}}{1 + 1,59 \cdot s \cdot \frac{L}{\alpha} \cdot u_g^{CO_2}} \cdot g(w) \end{aligned} \quad (2.58)$$

mit:
$$s = \left(\frac{\partial \rho}{\partial \theta} \right)_{\theta_A},$$

$$\alpha = 2 \cdot k_C \cdot \sqrt{v} + 8 \cdot \varepsilon_B \cdot \sigma \cdot \theta_A^3$$

und
$$\phi = \Phi - 2 \cdot \varepsilon_B \cdot \sigma \cdot \theta_A^4.$$

Die Ableitung dieser genaueren Transpirationsformel nach $u_g^{CO_2}$ liefert:

$$\frac{\partial Tr}{\partial u_g^{CO_2}} = \frac{g(w)}{\left(1 + 1,59 \cdot s \cdot \frac{L}{\alpha} \cdot u_g^{CO_2}\right)^2} \quad (2.59)$$

Setzt man nun Gleichung (2.56) und Gleichung (2.59) in Gleichung (2.6) ein, ergibt sich folgender Ausdruck für die optimale Stomasteuerung:

$$u_{mK}^{opt}(w) = \begin{cases} \frac{p_1(I_{PAR}) \cdot \left(\sqrt{\lambda \cdot \frac{\gamma \cdot \delta}{g(w)}} - \delta\right)}{1 - p_1(I_{PAR}) \cdot 1,59 \cdot s \cdot \frac{L}{\alpha} \cdot \left(\sqrt{\lambda \cdot \frac{\gamma \cdot \delta}{g(w)}}\right)} & \text{für } g(w) \leq \frac{\lambda \cdot \gamma}{\delta} \\ 0 & \text{sonst} \end{cases} \quad (2.60)$$

Bis auf den Nenner erhält man eine identische Form für wie in Gleichung (2.56). Ist der zweite Summand im Nenner klein gegenüber 1, geht Gleichung (2.60) in Gleichung (2.56) über. Dies geschieht, wie zu erwarten, für die Vernachlässigung der Transpirationskühlung, also $L \rightarrow 0$.

Um die Größe der Korrektur gegenüber der optimalen Steuerung unter Vernachlässigung des Transpirationskühlungseffekts abzuschätzen, kann man Gleichung (2.60) für den Fall ungleich 0 folgendermaßen umschreiben:

$$u_{mK}^{opt}(w) = \frac{u_{oK}^{opt}(w)}{1 - 1,59 \cdot s(\theta_A) \cdot \frac{L}{\alpha(\theta_A, v)} \cdot \left(u_{oK}^{opt}(w) + \delta \cdot p_1(I_{PAR})\right)} \quad (2.61)$$

Folgende kleine Tabelle zeigt den Bereich der Werte, die $s \cdot L/\alpha$ annimmt:

$\theta_A \backslash v$	0,5 m/s	1,5 m/s	2,5 m/s
5°C	10,1	6,2	4,9
15°C	31,2	19,2	15,2
25°C	51,6	32,0	25,4
35°C	71,3	44,5	35,4

Wählt man für die Wetterparameter $v = 1,5 \text{ m/s}$ und $\theta_A = 25^\circ\text{C}$ und schätzt δ und den Maximalwert der Leitfähigkeit formel u_{oK}^{opt} jeweils mit 4 m s^{-1} ab, kann man die Korrektur in Gleichung (2.61) gegenüber Gleichung (2.56) in Abhängigkeit von der Phasenlage von p_1 gegenüber u_{oK}^{opt} bestimmen. Für $u_{oK}^{opt} \rightarrow 0$ und $p_1 \rightarrow 0$ (z.B. früh morgens) führen beide

Modelle zu gleichen Ergebnissen; ist dagegen $p_1 = 1$ (z.B. starke Mittagsdepression), erhält man bei Berücksichtigung der Transpirationskühlung einen um 25% größeren Wert. Die größte Korrektur von +70% ergibt sich, wenn maximale Leitfähigkeit und Lichtsättigung gleichzeitig auftreten (z.B. mittägliches Leitfähigkeitsmaximum). Diese Betrachtungen kennzeichnen den möglichen Maximizeffekt, wobei man zusätzlich in Betracht ziehen muß, daß nur die Unterschiede in der Korrektur während des Tageslaufs von Bedeutung sind, da die absolute Erhöhung des Resultats durch Veränderung des Parameters λ ausgeglichen wird (nach Gleichung (2.7))

Schließlich bleibt zu untersuchen, wie es sich auf die optimale Steuerung auswirkt, wenn sich die Diffusionswiderstände gegenüber Wasserdampf und CO_2 nicht nur durch einen Faktor unterscheiden, sondern zusätzlich durch den Summanden $1/u_z^{\text{CO}_2}$, der den Widerstand zwischen Interzellularraum und dem Ort der Assimilation beschreibt. Hierzu benötigt man die Ableitung von Gleichung (2.42) nach $u_g^{\text{CO}_2}$:

$$\frac{\partial A}{\partial u_g^{\text{CO}_2}} = \lambda \cdot \delta \cdot \frac{p_1^2(I_{PAR})}{\left[u_g^{\text{CO}_2} + \delta \cdot \left(1 + \frac{u_g^{\text{CO}_2}}{u_z^{\text{CO}_2}} \right) \cdot p_1(I_{PAR}) \right]^2} \quad (2.62)$$

Verwendet man anstatt Gleichung (2.56) den obigen Ausdruck erhält man mit den Gleichungen (2.55) und (2.6) folgende Formel:

$$u_{oKz}^{opt}(\underline{w}) = \begin{cases} \frac{p_1(I_{PAR})}{1 + \frac{\delta}{u_z} \cdot p_1(I_{PAR})} \cdot \left(\sqrt{\lambda \cdot \frac{\gamma \cdot \delta}{g(\underline{w})}} - \delta \right) & \text{für } g(\underline{w}) \leq \frac{\lambda \cdot \gamma}{\delta} \\ 0 & \text{sonst} \end{cases} \quad (2.63)$$

Es zeigt sich, daß im Falle von Lichtsättigung kein Unterschied in der funktionalen Abhängigkeit von \underline{w} gegenüber Gleichung (2.56) besteht. Bei kleineren Lichtleistungen erhält man allerdings gegenüber der vorher linearen Abhängigkeit von p_1 nun einen Michaelis-Menten-förmigen Anstieg.

2.4.2 Die optimale Stomasteuerung bei temperaturabhängiger Assimilation

Im Falle der Vernachlässigung der Transpirationskühlung (Näherung 2.2.2 C) bleibt die Auswertung von Gleichung (2.6) auch bei Berücksichtigung der Blattemperaturabhängigkeit der Assimilation leicht möglich, da in diesem Fall $\theta_B = \theta_B(\underline{w})$ gilt, also keine

zusätzliche u-Abhängigkeit in der Assimilationsformel auftritt. Die im vorangegangenen Abschnitt hergeleiteten Gleichungen (2.56) und (2.63) können also bis auf die Ersetzung von $p_1(I_{PAR})$ durch $p(I_{PAR}, \theta_B)$ übernommen werden und man erhält:

$$u_{oK}^{opt}(\underline{w}) = \begin{cases} p(I_{PAR}, \theta_B) \cdot \left(\sqrt{\lambda \cdot \frac{\gamma \cdot \delta}{g(\underline{w})}} - \delta \right) & \text{für } g(\underline{w}) \leq \frac{\lambda \cdot \gamma}{\delta} \\ 0 & \text{sonst} \end{cases} \quad (2.64)$$

$$\text{bzw: } u_{oKz}^{opt}(\underline{w}) = \begin{cases} \frac{p(I_{PAR}, \theta_B)}{1 + \frac{\delta}{u_z} \cdot p(I_{PAR}, \theta_B)} \cdot \left(\sqrt{\lambda \cdot \frac{\gamma \cdot \delta}{g(\underline{w})}} - \delta \right) & \text{für } g(\underline{w}) \leq \frac{\lambda \cdot \gamma}{\delta} \\ 0 & \text{sonst} \end{cases} \quad (2.65)$$

Geht man bei (2.60) genauso vor, ist die Bestimmung der Blattemperatur nicht ganz konsistent, da für die Berechnung der Transpiration der Kühlungseffekt berücksichtigt wird, während für die Bestimmung der Assimilation vom ungekühlten Blatt ausgegangen wird. Diese Näherung beschreibt bei vorhandenem Einfluß der Blattemperatur auf die Assimilation die Situation allerdings besser als die völlige Vernachlässigung dieses Effektes. Man erhält:

$$u_{mK}^{opt}(\underline{w}) = \begin{cases} \frac{p(I_{PAR}, \theta_B) \cdot \left(\sqrt{\lambda \cdot \frac{\gamma \cdot \delta}{g(\underline{w})}} - \delta \right)}{1 - p(I_{PAR}, \theta_B) \cdot 1,59 \cdot s \cdot \frac{L}{\alpha} \cdot \left(\sqrt{\lambda \cdot \frac{\gamma \cdot \delta}{g(\underline{w})}} \right)} & \text{für } g(\underline{w}) \leq \frac{\lambda \cdot \gamma}{\delta} \\ 0 & \text{sonst} \end{cases} \quad (2.66)$$

Für die konsistente Behandlung der Blattemperatur im Sinne von $\theta_B = \theta_B(u, \underline{w})$ sowohl für die Transpiration, als auch für die Assimilation ist die Situation komplizierter, da sich dann die u-Abhängigkeit der Assimilation verändert (es gilt $A = A(u, I_{PAR}, \theta_B[u, \underline{w}])$).

Leider ist für diesen Fall, der alle Rückkopplungen im Rahmen der durchgeführten Betrachtung berücksichtigt, die Angabe einer geschlossenen Formel für die optimale stomatare Leitfähigkeit, $u_{ex}^{CO_2}(\underline{w})$, nicht mehr möglich. Die folgenden Schritte führen auf eine numerisch zu lösende algebraische Gleichung.

Für die partielle Ableitung nach $u_g^{CO_2}$ erhält man nun anstatt Gleichung (2.56) den Ausdruck:

$$\frac{\partial A}{\partial u_g^{CO_2}} = \gamma \cdot p_1(I_{PAR}) \cdot \frac{\delta \cdot p_1(I_{PAR}) \cdot p_2^2[\theta_B(\underline{w}, u_g^{CO_2})] + (u_g^{CO_2})^2 \cdot \left(\frac{dp_2}{du_g^{CO_2}}\right)}{\left\{u_g^{CO_2} + \delta \cdot p_1(I_{PAR}) \cdot p_2[\theta_B(\underline{w}, u_g^{CO_2})]\right\}^2} \quad (2.67)$$

mit (siehe Gleichung (2.48) und (2.27)):

$$\frac{dp_2}{du_g^{CO_2}} = \frac{\partial p_2}{\partial \theta_B} \cdot \frac{d\theta_B}{du_g^{CO_2}} = \frac{\partial p_2}{\partial \theta_B} \cdot \frac{-L \cdot g \cdot \alpha}{(\alpha + 1,59 \cdot s \cdot L \cdot u_g^{CO_2})^2} \quad (2.68)$$

Für $\partial Tr / \partial u_g^{CO_2}$ erhält man wieder das Ergebnis aus Gleichung (2.59). Nach Einsetzen der Ausdrücke (2.59) und (2.67) in die allgemeine Lösung der Optimierungsaufgabe (2.6) erhält man eine algebraische Gleichung für $u_{ex}^{CO_2}$, deren Wurzeln mit einem einfachen Intervallschachtelungsverfahren (siehe z.B. *Stummel und Hainer, 1971*) bestimmt werden können.

2.4.3 Qualitatives Verhalten der optimalen stomatären Leitfähigkeit

Bevor die hergeleiteten Gleichungen für die stomatäre Leitfähigkeit mit unterschiedlichen Messungen verglichen werden, sollen die qualitativen Eigenschaften des optimalen Tagesgangs von u^{opt} unter Verwendung glatter Verläufe der treibenden Variablen betrachtet werden. Dies erlaubt die komplexeren Eigenschaften der optimalen Steuerung zu untersuchen, die bei komplizierten Wetterverläufen oft durch einfache Reaktionsmuster, wie etwa das Schließen der Stomata bei durch vorüberziehende Wolken bedingten Lichteinbrüchen, überdeckt werden.

Die wesentlichen Charakteristika des Verlaufs der optimalen stomatären Leitfähigkeit lassen sich schon an Gleichung (2.56), die unter Vernachlässigung der Transpirationskühlung und des Effektes der Blattemperatur auf die Assimilation gewonnen wurde, verdeutlichen. Als erstes sollen hierzu Annahmen über den Verlauf von $I_{PAR}(t)$ und $g(\underline{w}(t))$ während des Lichttages gemacht werden. Die Inspektion einer Vielzahl von Tagesgängen dieser Größen zeigt, daß an wolkenfreien Tagen $I_{PAR}(t)$ und $g(\underline{w}(t))$ etwa gleichphasig mit einem Maximum um die Mittagszeit verlaufen. Das Maximum von g liegt üblicherweise etwas später, da die Temperatur, die im wesentlichen g bestimmt, dem Licht leicht nachhinkt (um 0 - 2h).

Als erstes sollen die Bedingungen für das Auftreten eines relativen Minimums der stomatären Leitfähigkeit um die Mittagszeit herum, die sogenannte Mittagsdepression,

diskutiert werden. Die leichte Phasenverschiebung zwischen $I_{PAR}(t)$ und $g(w(t))$ wird hierzu zunächst außer acht gelassen. Man erwartet zu Beginn des Tages ein Ansteigen von u_{oK}^{opt} mit I_{PAR} , dem jedoch das Abfallen des Wertes des Klammerausdrucks mit steigendem g entgegenwirkt. Um festzustellen, ob Gleichung (2.56) die in Messungen beobachtete Ein- und Zweigipfligkeit des Verlaufs der stomatären Leitfähigkeit (Schulze *et al.*, 1972b) zu beschreiben vermag, soll daß Mittagsextremum ($t = t_m$) von u_{oK}^{opt} untersucht werden. Dessen Existenz folgt aus der Annahme des simultanen Verschwindens der ersten Ableitung von $I_{PAR}(t)$ und $g(t)$ zur Zeit t_m , wie aus der ersten Ableitung von u_{oK}^{opt} nach der Zeit zu ersehen ist:

$$\frac{du_{oK}^{opt}}{dt} = \frac{\partial p_1}{\partial I_{PAR}} \cdot \frac{dI_{PAR}}{dt} \cdot \left(\sqrt{\lambda \cdot \frac{\gamma \cdot \delta}{g(w)}} - \delta \right) - \frac{1}{2} \cdot \sqrt{\lambda \cdot \gamma \cdot \delta} \cdot p_1 \cdot \frac{1}{\sqrt{g^3}} \cdot \frac{dg}{dt} \quad (2.69)$$

Da beide Summanden auf der rechten Seite von Gleichung (2.69) die ersten Ableitungen der treibenden Variablen als Faktoren enthalten, verschwindet der ganze Ausdruck für $t = t_m$. Handelt es sich nun bei diesem Extremum um ein relatives Maximum, liegt ein eingipfliger Verlauf der stomatären Leitfähigkeit vor. Im Falle eines relativen Minimums beschreibt Gleichung (2.56) einen zweigipfligen Tagesgang. Durch Untersuchung der zweiten Ableitung nach der Zeit von (2.56) zum Zeitpunkt $t = t_m$ erhält man folgende Bedingung für einen eingipfligen Verlauf (keine Mittagsdepression):

$$\left. \frac{\partial p_1 / \partial I_{PAR}}{p_1} \right|_{t=t_m} \cdot g(t_m) \cdot \left(1 - \sqrt{\frac{g(t_m) \cdot \delta}{\lambda \cdot \gamma}} \right) > \frac{1}{2} \cdot \left. \frac{d^2 g / dt^2}{d^2 I_{PAR} / dt^2} \right|_{t=t_m} \quad (2.70)$$

Zunächst sieht man, daß der Klammerausdruck auf der linken Seite für die Fälle, in denen die Lösung des Variationsproblems nicht abgeschnitten wird, also für $g \cdot \delta \leq \lambda \cdot \gamma$ (siehe Gleichung (2.56)), immer positiv bleibt. Dies gilt damit für die ganze linke Seite. Ist $g \cdot \delta \leq \lambda \cdot \gamma$ nicht erfüllt, wird $u_{oK}^{opt} = 0$ gesetzt und es handelt sich damit automatisch um einen zweigipfligen Verlauf. Auch die rechte Seite ist wegen der Annahme, daß sowohl bei $I_{PAR}(t)$ als auch bei $g(t)$ ein relatives Maximum vorliegt, positiv.

Daraus folgt, daß bei vollständiger mittäglicher Lichtsättigung, d. h. $\partial p_1 / \partial I_{PAR} = 0$, und nichtverschwindender Krümmung von $g(t)$, d. h. $g(t) \neq \text{const}$, kein eingipfliger Verlauf der optimalen Stomasteuerung zu erwarten ist. Für $\partial p_1 / \partial I_{PAR} > 0$ sind eingipflige Verläufe bei großen λ -Werten, also großen vorgegebenen Tagesassimilationen, zu erwarten, da hierdurch der Klammerausdruck auf der linken Seite vergrößert wird. Ebenso wird nur die linke Seite von Beziehung (2.70) vergrößert, wenn hohe Absolutwerte des Wasserdampfdichte-

defizits vorliegen. Die rechte Seite gibt das Verhältnis der Krümmungen von g und I_{PAR} zur Mittagszeit an. Bei geringen Krümmungen des g -Verlaufs bei relativ spitzen I_{PAR} -Verläufen wird mit einem eingipfligen Tagesverlauf der optimalen stomatären Leitfähigkeit zu rechnen sein.

Um nun im Falle eines übersichtlichen Tagesverlaufs von I_{PAR} und g im Sinne der oben gemachten Annahmen die Bedingung (2.70) auch quantitativ auswerten zu können, sollen folgende näherungsweise Beschreibungen verwendet werden:

$$I_{PAR}(t) = \frac{I_m}{L^2} \cdot \left[(t - 12)^2 - L^2 \right] \quad (2.71)$$

wobei I_m die maximale Lichtleistung zur Mittagszeit und L die halbe Lichttageslänge beschreibt, und

$$g(t) = \frac{\Delta g}{L^2} \cdot \left[(t - 12)^2 - L^2 \right] + g_0 \quad (2.72)$$

mit den Dampfdichtedefiziten g_0 und $\Delta g + g_0$ zum Sonnenaufgang bzw. zur Mittagszeit. Mit diesen Gleichungen und Gleichung (2.45) wird aus Bedingung (2.70):

$$\frac{\Delta g + g_0}{1 + (\kappa \cdot I_m)^{1/\nu}} \cdot \left(1 - \sqrt{\frac{(\Delta g + g_0) \cdot \delta}{\lambda \gamma}} \right) > \frac{1}{2} \cdot \Delta g \quad (2.73)$$

Diese Bedingung erlaubt nun nach Festlegung des Wetterverlaufs durch Δg , g_0 und I_m sowie der Assimilationsparameter δ , γ , κ und ν die Beurteilung des qualitativen Tagesgangs der optimalen Steuerung in Abhängigkeit von der Wahl von λ .

Am Beispiel der in Abschnitt 2.3.4 gewonnenen Photosyntheseparameter für *Fagus silvatica* wird in Abbildung 2.25 der Einfluß von λ , und damit der vorgegebenen Tagesassimilation \mathcal{A} (siehe Gleichung (2.7)) auf den Verlauf der stomatären Leitfähigkeit betrachtet. Der Verlauf der treibenden Variablen, wie auf der linken Seite der Abbildung dargestellt, wurde wie folgt festgelegt:

g_0	Δg	I_m	L
0,005 kgm ⁻³	0,01 kgm ⁻³	160 Wm ⁻²	6 h

Auf der rechten Seite von Abb. 2.25 sind die für die λ -Werte 80, 160, 360 und 600 resultierenden optimalen Steuerungen dargestellt. In Einklang mit Gleichung (2.73) markiert der Verlauf für $\lambda = 360$ die Grenze zwischen ein- und zweigipfliger Charakteristik.

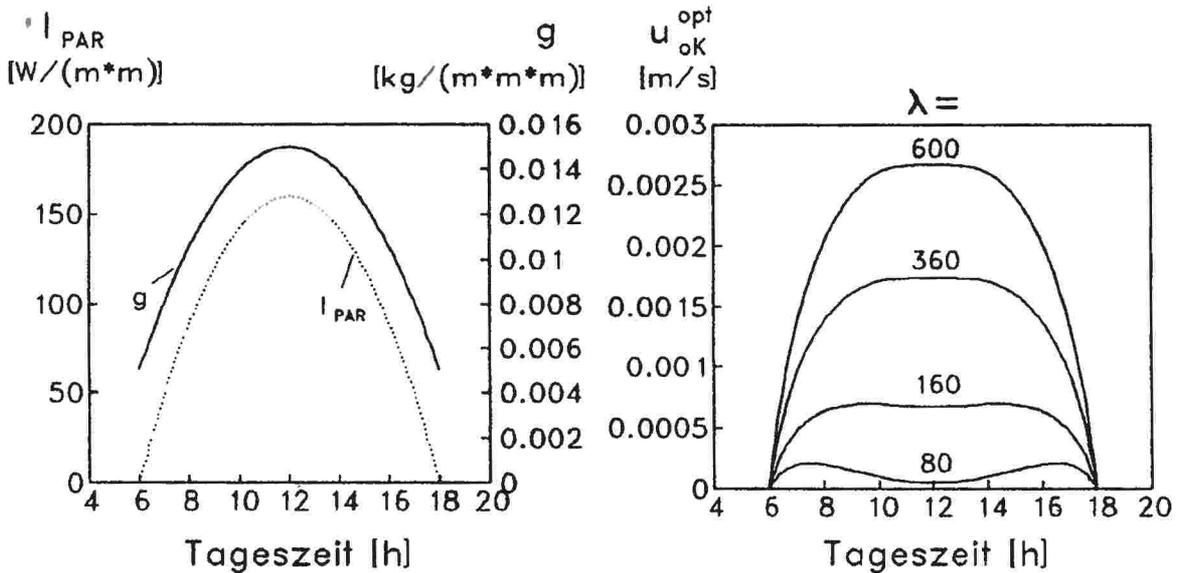


Abb. 2.25: Linkes Bild: treibende Wettervariablen. Rechtes Bild: Resultierende optimale Stoma-
steuerungen für unterschiedliche λ -Werte (Photosyntheseeigenschaften nach *Fagus sil-*
vatica)

Für große vorgegebene Tagesassimilationen (hier entsprechend $\lambda > 360$) ist also die Strategie des mittäglichen Schließens der Stomata nicht mehr die Wassersparendste.

Der Einfluß der Wettervariablen wird in Abbildung 2.26 dargestellt. Mit den Parametern für *Fagus silvatica*, $\lambda = 500$ und $L = 6h$ wird in der ersten Zeile der Abbildung die Wirkung von Δg , in der zweiten die von g_0 und in der dritten Zeile der Einfluß von I_m betrachtet. Folgende Klimaparameter wurden verwendet:

Zeile	g_0	Δg	I_m
1	0,01 kgm ⁻³	0,005 kgm ⁻³ 0,015 kgm ⁻³ 0,05 kgm ⁻³	160 Wm ⁻²
2	0,001 kgm ⁻³ 0,018 kgm ⁻³ 0,05 kgm ⁻³	0,005 kgm ⁻³	190 Wm ⁻²
3	0,005 kgm ⁻³	0,01 kgm ⁻³	100 Wm ⁻² 164 Wm ⁻² 400 Wm ⁻²

Auf der linken Seite von Abbildung 2.26 sind die Klimaverläufe dargestellt, auf der rechten die daraus resultierenden Verläufe der stomatären Leitfähigkeit, wobei in jeder

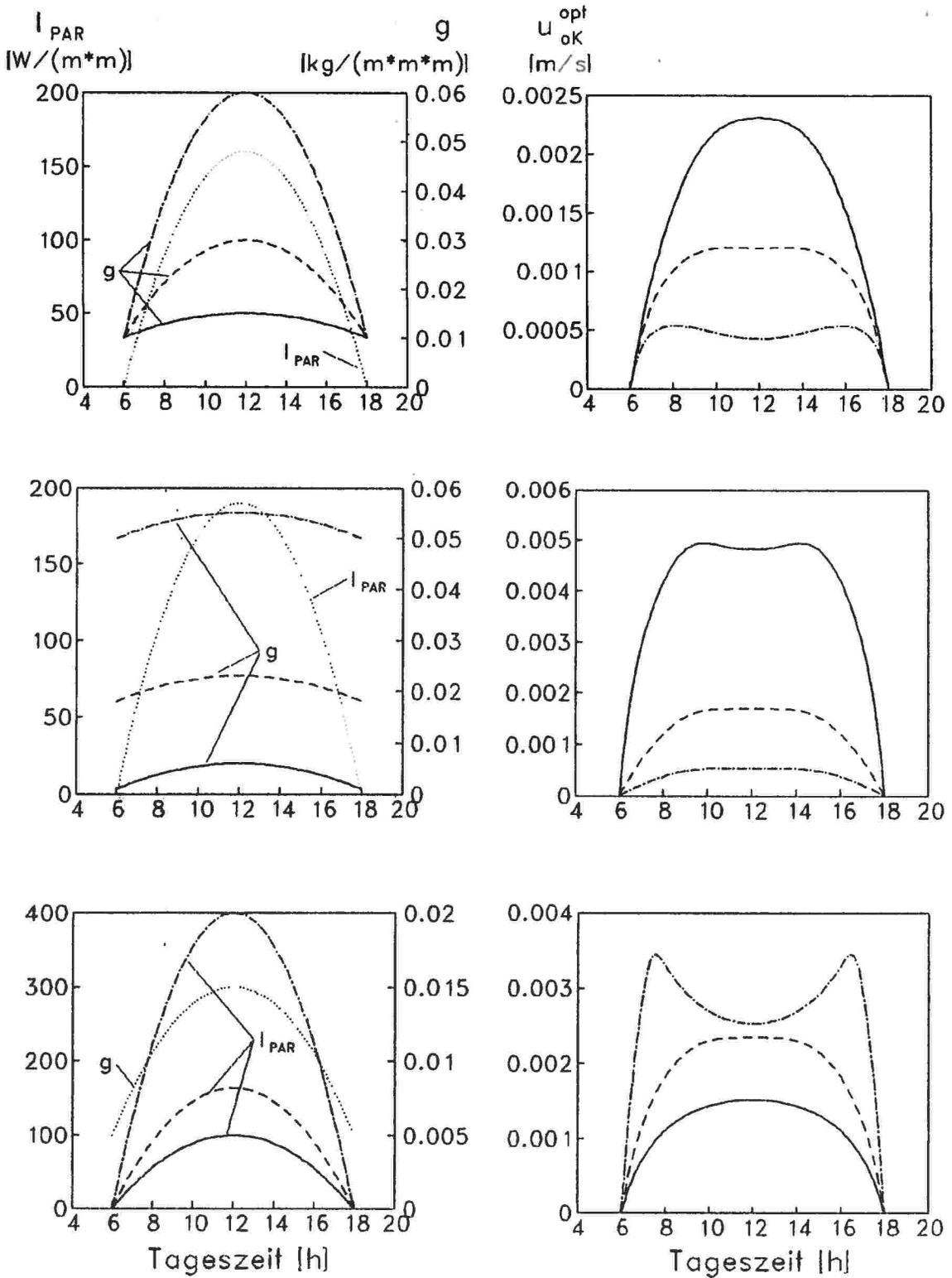


Abb. 2.26: Linke Spalte: treibende Wettervariablen. Rechte Spalte: resultierende optimale Steuerungen. Der Strichtyp ordnet die Resultate dem Verlauf der treibenden Variablen zu, wobei die punktierte Kurve in den linken Abbildungen für jeweils alle drei Rechnungen benutzt wurde.

Zeile Wetterverlauf und zugehöriger Steuerungsverlauf im gleichen Strichtyp dargestellt sind. Die mittlere der jeweils drei Steuerungen stellt den Übergang von der Ein- zur Zweigipfligkeit dar. Das errechnete Verhalten stimmt in allen Fällen mit dem nach Gleichung (2.70) bzw. Gleichung (2.73) erwarteten überein.

Ingesamt läßt sich sagen, daß die gemessene Ein- und Zweigipfligkeit der Verläufe der stomatären Leitfähigkeit qualitativ durch das Optimierungsmodell reproduziert wird, wobei die Entscheidung für den einen oder anderen Verlauf nach Gleichung (2.73) sowohl von den Photosynthesecharakteristika als auch von den Wettervariablen abhängt.

Eine weitere, oft auftretende Eigenschaft der gemessenen stomatären Leitfähigkeit ist die Abnahme der Leitfähigkeit im Laufe des Tages. Bei zweigipfligen Verläufen ist der Vormittagsgipfel sehr oft höher als der Nachmittagsgipfel. Wie in Abbildung 2.27 gezeigt wird, ist auch diese typische Eigenschaft im Einklang mit der Optimierungshypothese, wenn man die leichte Phasenverschiebung Δt zwischen $I_{PAR}(t)$ und $g(t)$ berücksichtigt. Für die Parametrisierung des $g(t)$ -Verlaufs soll nun gelten:

$$g(t) = -\frac{\Delta g}{L^2} \cdot \left[(t - 12 - \Delta t)^2 - L^2 \right] + g_0 \quad (2.74)$$

In Abbildung 2.27, linke Seite sind drei $g(t)$ -Verläufe mit $L = 6h$, $\Delta g = g_0 = 0.01 \text{ kgm}^{-3}$ und Phasenverschiebungen Δt von 0 h, 1 h und 2,4 h (Δt entspricht etwa den Verhältnissen, wie sie in Abbildung 2.10 und 2.12 vorliegen), sowie der Lichtverlauf mit $I_m = 300 \text{ Wm}^{-2}$,

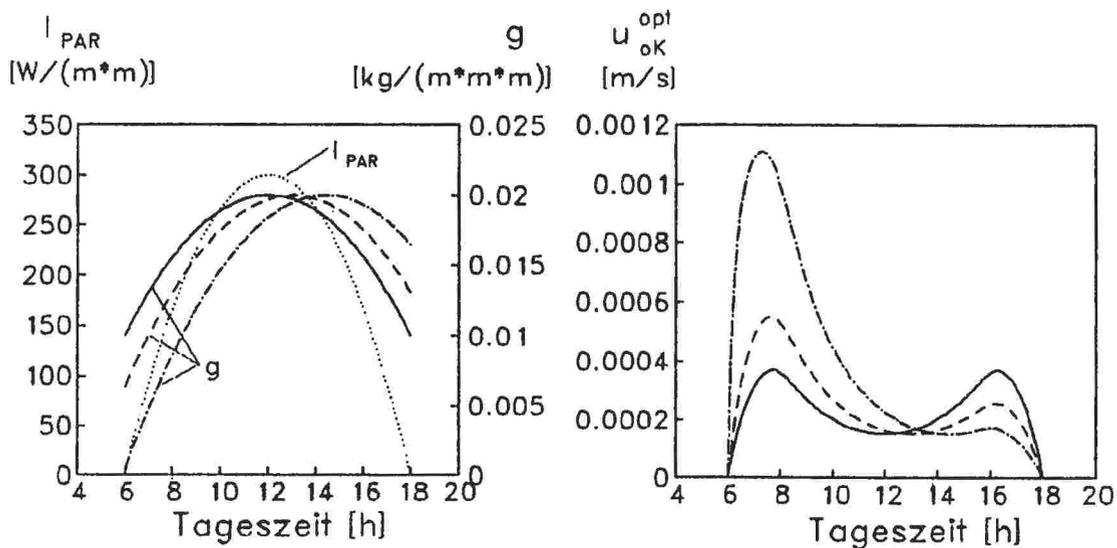


Abb. 2.27: Linkes Bild: treibende Wettervariablen. Rechtes Bild: resultierende optimale Steuerungen. Der Strichtyp ordnet die Resultate dem Verlauf der treibenden Variablen zu, wobei der Lichtverlauf (punktierter Kurve in der linken Abbildung) für alle drei Rechnungen benutzt wurde.

dargestellt. Auf der rechten Seite finden sich die zugehörigen optimalen stomatären Leitfähigkeiten ($\lambda = 120$, *Fagus silvatica*) im gleichen Strichtyp. Man erkennt, daß die optimale Steuerung mit zunehmendem Δt immer asymmetrischer wird, der Vormittagspeak sich gegenüber dem Nachmittagspeak vergrößert und schließlich für $\Delta t = 2,4$ h ein nahezu monoton abfallender Verlauf optimal ist.

Als nächstes soll der Einfluß der Berücksichtigung der Blattemperaturschwankungen durch Transpirationskühlung auf die Transpirationsrate allein ($u_{mK}^{CO_2}$), Gleichung (2.60), sowie auf Transpirations- und Assimilationsrate ($u_{ex}^{CO_2}$) untersucht werden. Hierzu wird in Abbildung 2.28, linke Seite ein $\underline{w}(t)$ -Verlauf dargestellt, der für $t = 12^\circ$ das in Abbildung 2.19, erste Zeile verwendete Wetter reproduziert. Nach Vorgabe des θ_A -Verlaufs wurde $h_A(t)$ aus der Bedingung konstanter absoluter Luftfeuchte, $\rho_{abs} = \rho(\theta_A(12^\circ)) \cdot h_A(12^\circ)$, bestimmt:

$$h_A(t) = \frac{\rho_{abs}}{\rho(\theta_A(t))} \quad (2.75)$$

Die Windgeschwindigkeit wurde konstant auf $v = 0.5 \text{ ms}^{-1}$ gehalten. Auf der rechten Seite der Abbildung ist die resultierende optimale Steuerung für *Fagus silvatica* nach den Gleichungen (2.63) und (2.66) sowie der numerisch bestimmte Verlauf von $u_{ex}^{CO_2}$ dargestellt. Die zu erreichende Tagesassimilation wurde auf $\mathcal{A} = 7.4 \text{ g CO}_2$ festgelegt, was auf λ -Werte von 2350, 1260 und 1000 führte. Vergleicht man zunächst den - mit dem

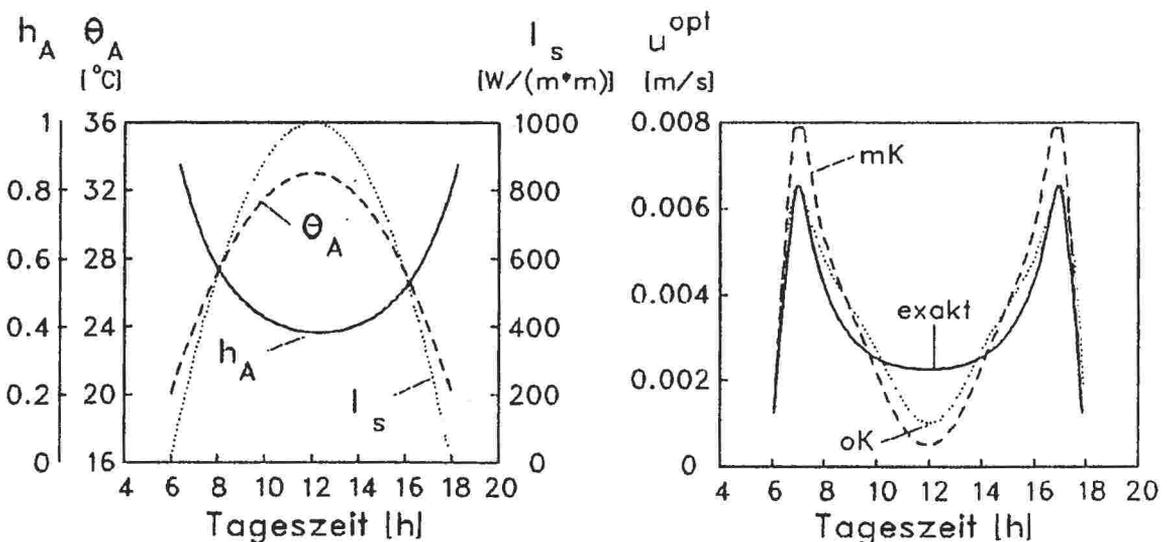


Abb. 2.28: Linkes Bild: treibende Wettervariablen. Rechtes Bild: resultierende optimale Steuerung in verschiedenen Näherungen.

$u_{mK}^{CO_2}$ -Verlauf, erkennt man im Einklang mit der in Abschnitt 2.4.1 vorgenommenen Abschätzung, daß die maximale Abweichung bei etwa 25% liegt. Zur Zeit der Mittagsdepression liegt $u_{mK}^{CO_2}$ leicht unterhalb $u_{oK}^{CO_2}$, was möglich ist, da hier \mathcal{A} anstelle von λ konstant gehalten wurde. Insgesamt zeigt $u_{mK}^{CO_2}$ eine größere Amplitude, was aufgrund des geringeren Anstiegs der Transpiration bei Berücksichtigung der Kühlungswirkung (siehe Abbildung 2.8) mit der Erhöhung von u auch zu erwarten ist.

Interessant ist nun, daß bei Hinzunahme der $\theta_B(u)$ -Abhängigkeit der Assimilation eine deutliche Verringerung der Amplitude auftritt, die Mittagsdepression von $u_{ex}^{CO_2}$ am geringsten ausgeprägt ist. Der minimale Tageswasserverbrauch bei vorgegebener Tagesassimilation wird hier also erreicht, indem auf Kosten einer erhöhten Transpiration zur heißesten Tageszeit die Assimilationsorgane gekühlt werden, um sie näher an der Optimumtemperatur der Photosynthese zu halten. Den beträchtlichen Assimilationsgewinn, der durch erhöhte Leitfähigkeit zu erzielen ist (per Blattkühlung), ist für $t = 12^\circ$ aus der Differenz der beiden Kurven in Abbildung 2.19, erste Zeile, rechtes Bild, zu ersehen.

Zusammenfassend läßt sich nach dieser qualitativen Untersuchung also sagen, daß:

1. aus der Optimierungshypothese keinesfalls folgt, daß an heißen Tagen mit großen Wasserdampfdefiziten eine Mittagsdepression der Leitfähigkeit auftreten muß, sondern, im Rahmen der beschriebenen Wechselwirkung zwischen Photosynthese- und Wettercharakteristika sowie der zu erzielenden Tagesassimilation ebenso eingipflige und asymmetrische Verläufe optimal sein können, und damit das ganze qualitative Spektrum der beobachteten Tagesgänge der Leitfähigkeit erklärt werden kann.
2. die häufig kritisierte zu große Amplitude (*Mooney et al., 1983*) der aus einfachen Optimierungsmodellen gewonnenen Leitfähigkeit gegenüber den oft glatteren gemessenen Verläufen unter bestimmten Bedingungen durch Berücksichtigung von komplizierteren Rückkopplungen verringert wird.

2.4.4 Vergleich der optimalen stomatären Leitfähigkeit mit gemessenen Tagesgängen

Für die in Abschnitt 2.3.4 untersuchten Feldexperimente sollen nun die in verschiedenen Näherungen berechneten optimalen stomatären Leitfähigkeiten mit den gemessenen Werten verglichen werden. Zur Bestimmung von u_{oK}^{opt} bzw. u_{mK}^{opt} wurden die Gleichungen (2.63) und (2.66) verwendet. Zur Berechnung der exakten Lösung, u_{ex}^{opt} , wurde das in Abschnitt 2.4.2 beschriebene Verfahren angewandt. Neben den aus 2.3.4 bekannten Parametern, die die Assimilation in Abhängigkeit von stomatärer Leitfähigkeit und Wettervariablen charakterisieren, enthalten diese Gleichungen den Parameter λ , mit dessen Hilfe

Experiment/ Spezies	$\mathcal{A} [u_g^{opt}(t)]$	$\lambda [u_{OK}^{opt}(t), \mathcal{A}]$	$ u_{OK}^{opt} - u_g^{CO_2} _{\emptyset}$	$\lambda [u_{ex}^{opt}(t), \mathcal{A}]$	$ u_{ex}^{opt} - u_g^{CO_2} _{\emptyset}$	$\max(u_g^{CO_2})$
	[kgm ⁻²]		[ms ⁻¹]		[ms ⁻¹]	
Prunus armen.	$1,6 \cdot 10^{-3}$	276,3	$2,4 \cdot 10^{-4}$	260,3	$2,4 \cdot 10^{-4}$	$3,2 \cdot 10^{-3}$
Fagus silv., 13.7.	$8,4 \cdot 10^{-3}$	594,0	$4,6 \cdot 10^{-4}$	486,5	$5,2 \cdot 10^{-4}$	$3,6 \cdot 10^{-3}$
Fagus silv., 14.7.	$8,4 \cdot 10^{-3}$	614,0	$8,2 \cdot 10^{-4}$	463,0	$9,4 \cdot 10^{-4}$	$5,0 \cdot 10^{-3}$
Fagus silv., 9.8.	$5,5 \cdot 10^{-3}$	275,0	$8,3 \cdot 10^{-4}$	232,5	$9,1 \cdot 10^{-4}$	$2,9 \cdot 10^{-3}$
Vitis vinifera	$1,9 \cdot 10^{-3}$	136,0	$5,0 \cdot 10^{-4}$	97,5	$5,5 \cdot 10^{-4}$	$2,2 \cdot 10^{-3}$
Citrullus col.	$4,2 \cdot 10^{-2}$	400,0	$1,9 \cdot 10^{-3}$	267,0	$2,4 \cdot 10^{-3}$	$9,2 \cdot 10^{-3}$

die Lösung des Optimierungsproblems an die Nebenbedingung einer vorgegebenen Tagesproduktion \mathcal{A} angepaßt werden kann (siehe Gleichung (2.7)). Zunächst wurde \mathcal{A} als Tagesintegral der in Abschnitt 2.3.4 modellierten Assimilationsraten bestimmt und dann λ so gewählt, daß die mit den jeweiligen optimalen Steuerungen gebildeten Tagesassimilationsintegrale dem Wert von \mathcal{A} entsprachen. In der folgenden Tabelle sind die Werte für \mathcal{A} , λ und die Abweichung der Modellergebnisse von den gemessenen Werten dargestellt. In der letzten Spalte ist der maximale $u_g^{CO_2}$ -Wert, der im Verlauf des Experiments gemessen wurde, angegeben. Es zeigte sich, daß für die Wetterverläufe der vorliegenden Feldexperimente die Berücksichtigung des Transpirationskühlungseffekts auf die Blattemperatur bei der Berechnung der Assimilation (u_{ex}^{opt}) keine Veränderung des optimalen Steuerungsverlaufs gegenüber u_{mK}^{opt} hervorrief. Aus diesem Grund ist u_{mK}^{opt} in der Tabelle nicht gesondert aufgeführt.

Die Abbildungen 2.29 und 2.30 zeigen beispielhaft die detaillierten Verläufe der jeweils optimalen Steuerungen (untere Graphen) im Vergleich mit den gemessenen Werten und die verwendeten Modellinput-Variablen (obere Graphen) für die ersten zwei Experimente in der Tabelle. In der Rechnung für *Prunus armeniaca* (Abbildung 2.29) erkennt man, daß das vollständige Schließen der Stomata während der großen Mittagshitze, das der optimalen Steuerung entspräche, von der Pflanze nicht realisiert wird. Ebenso ist die nachmittägliche Erhöhung der Leitfähigkeit geringer ausgeprägt als es die strikte Minimierung des Wasserverbrauchs erwarten ließe. Zum ersten Effekt wurde in Abschnitt 2.1, Gleichung (2.9), gezeigt, daß bei der Einführung einer minimalen stomatären Leitfähigkeit die Lösung nicht beeinträchtigt wird, solange $u^{opt} \geq u_{\min}$ gilt. Zusammen mit dieser zusätzlichen Nebenbedingung bleibt eine endliche stomatäre Leitfähigkeit um die Mittagszeit mit der Optimierungshypothese verträglich. Allerdings weist der aus den Messungen gewonnene Verlauf anstelle eines konstanten u_{\min} -Wertes während der Mittagsdepression einen leichten Abfall auf. Dies kann damit erklärt werden, daß die nach Gleichung (2.34) bestimmten Leitfähig-

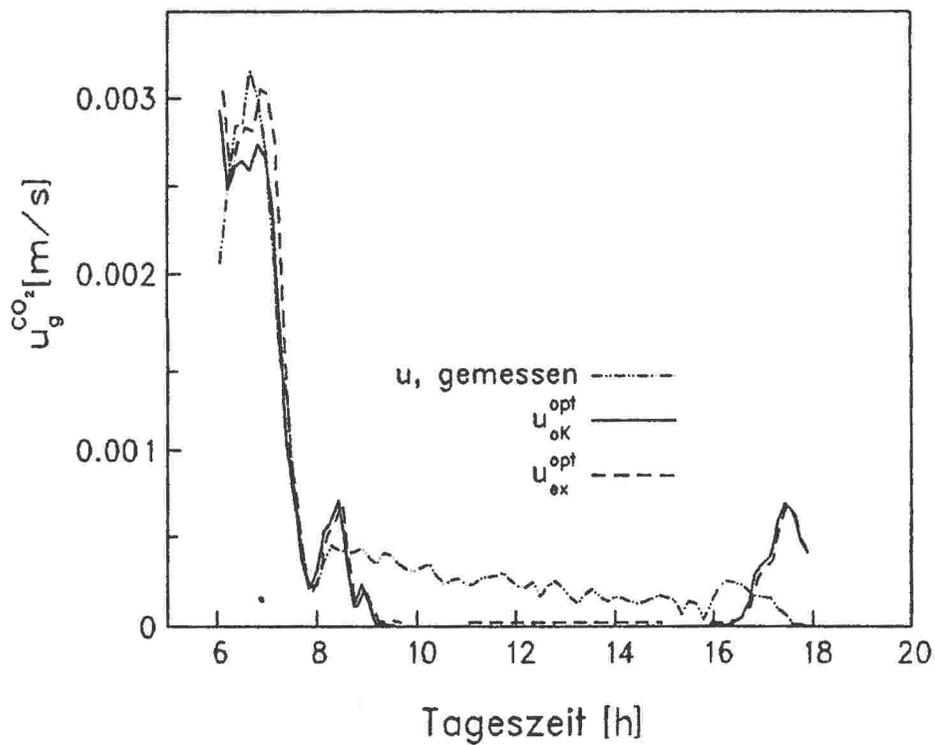
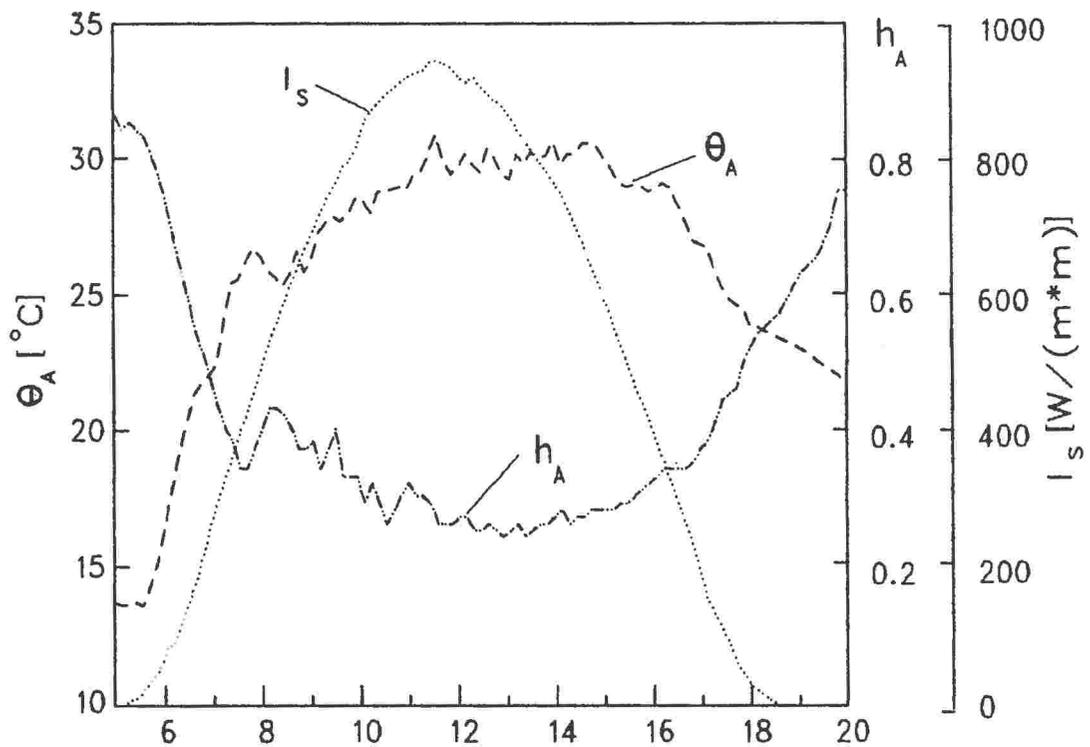


Abb. 2.29: Oberes Bild: treibende Wettervariablen. Unteres Bild: Berechnete optimale Steuerung in unterschiedlichen Näherungen im Vergleich zum gemessenen Tagesverlauf an *Prunus armeniaca* (Schulze, 1972b).

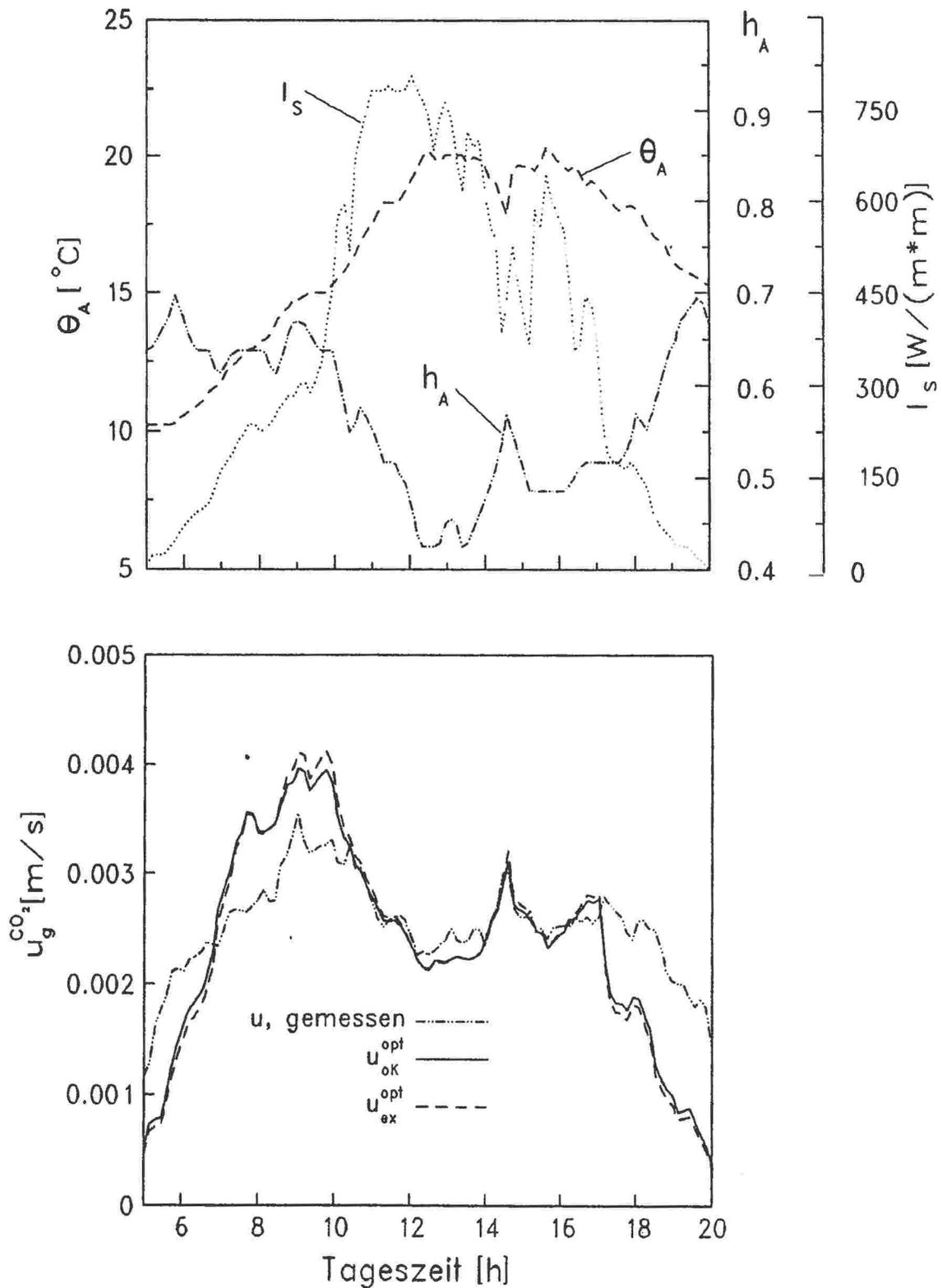


Abb. 2.30: Oberes Bild: treibende Wettervariablen. Unteres Bild: Berechnete optimale Steuerung in unterschiedlichen Näherungen im Vergleich zum gemessenen Tagesverlauf an *Fagus silvatica*, 13.7 (Schulze, 1970).

keiten an trockenen Standorten die tatsächlichen Werte unterschätzen, da hier die Näherung $h_B \approx 1$ nicht mehr über den ganzen Tag gültig bleibt.

Entsprechend wäre auch der Nachmittagspeak der tatsächlichen stomatären Leitfähigkeit größer, als es in Abbildung 2.29 dargestellt ist. Hierfür spricht auch der deutliche Anstieg der Assimilation am Nachmittag, der im Rahmen des hier verwendeten Assimilationsmodells mit den aus Gleichung (2.34) gewonnenen stomatären Leitfähigkeiten nicht in dieser Höhe zu reproduzieren ist.

In diesem und in allen anderen untersuchten Feldexperimenten ist der Einfluß der unterschiedlichen Näherungen bei der Bestimmung der optimalen Leitfähigkeit minimal. Daß dies nicht im Allgemeinen so ist, wurde im Abschnitt 2.4.3 gezeigt.

In Abbildung 2.30, in der ein Tagesverlauf aus der Meßreihe an *Fagus silvatica* dargestellt ist, reproduziert das Optimierungsmodell sowohl den groben Verlauf als auch nahezu alle relativen Maxima und Minima des gemessenenen Verlaufs der stomatären Leitfähigkeit. Auch hier sind allerdings die Schwankungen der optimalen Steuerung etwas stärker als die von der Pflanze realisierten. Um ein besseres Maß dafür zu erhalten, wie „optimal“ im Bezug auf die Wasserverbrauchsminimierung sich eine Pflanze verhält, als dies der direkte Vergleich der Verläufe der stomatären Leitfähigkeiten ist, wird in der folgenden Tabelle die Tagestranspiration \mathcal{T}_r , die von den Pflanzen realisiert wird, mit der optimalen Tagestranspiration verglichen, also mit dem minimalen Wasserverbrauch bei der gemessenen Tagesassimilation. In der letzten Spalte der Tabelle ist \mathcal{T}_r für eine hypothetische „nicht steuernde“ Pflanze mit $u = \text{konst}$ angegeben. Der konstante u -Wert wurde so bestimmt, daß das Tagesintegral über $A(u, w(t))$ wieder \mathcal{A} lieferte.

Experiment/ Spezies	$\mathcal{T}_r[u_g^{CO_2}(t)]$	$\mathcal{T}_r[u_B^{R^1}(t)]$	$\mathcal{T}_r[u_{EX}^{R^1}(t)]$	$\mathcal{T}_r[u = \text{konst}]$
	[kgm ⁻²]	[kgm ⁻²]	[kgm ⁻²]	[kgm ⁻²]
Prunus armen.	0,536	0,304	0,302	1,256
Fagus, 13.7.	1,559	1,507	1,504	1,626
Fagus, 14.7.	1,230	1,141	1,141	1,309
Fagus, 9.8.	0,582	0,486	0,485	0,596
Vitis vinifera	0,530	0,170	0,168	0,816
Citrullus col.	7,264	7,060	7,054	7,308

Zunächst zeigen die Werte in dieser Tabelle, daß sämtliche hier untersuchten Pflanzen einen geringeren Wasserverbrauch aufweisen als die hypothetische nicht steuernde, „passive“ Pflanze mit $u = \text{konst}$. Dies ist insofern nicht selbstverständlich, als es jeweils beliebig

viele stomatäre Steuerungen gibt, die alle Nebenbedingungen erfüllen und zu einem größeren Wasserverbrauch als dem für $u = \text{konst}$ führen. Dies ist ein empirischer Hinweis darauf, daß die stomatäre Steuerung tatsächlich primär mit dem Wasserverbrauchsaspekt korreliert ist. Der Fall, daß der tatsächliche Wasserverbrauch geringer als der optimale wäre, ist nach der Modellkonstruktion nicht möglich und würde auf einen Rechenfehler bei der Lösung der Optimierungsaufgabe hinweisen.

Quantitativ ergibt sich, daß die realisierte Tagestranspiration in der Mitte zwischen dem minimalem und dem ungesteuertem Verbrauch liegt, außer bei *Prunus armeniaca*, deren Wert deutlich näher am Optimum liegt, und *Citrullus colocynthis*, dessen Steuerung nur geringe Wasserersparnis gegenüber dem ungesteuerten Fall liefert. Es zeigt sich weiterhin, daß die mögliche relative Wassersparnis durch Stomasteuerung für humide Standorte (*Fagus silvatica*, *Citrullus colocynthis*, bewässert) geringer ist als unter ariden Bedingungen.

Für die ersten beiden Meßreihen der Tabelle sind in Abbildung 2.31 und 2.32 die detaillierten Tagesverläufe der Transpirations- und Assimilationsraten für die diskutierten Fälle dargestellt. Bei *Prunus armeniaca* (Abbildung 2.31), deren Wasserverbrauch deutlich näher beim Optimum als beim ungesteuerten Fall liegt, erkennt man deutlich, wie für $u = \text{konst}$ um die Mittagszeit, während der wegen der hohen Blattemperatur die Assimilation unterdrückt ist, unnötig viel Wasser verbraucht wird. Die verbleibende Transpiration der steuernden Pflanze während der Mittagsdepression ist nicht durch den Vorteil, den die damit verbundene leichte Kühlung der Assimilationsorgane für die Assimilationsrate bedeutet, zu erklären, da dies durch u_{ex}^{opt} hätte reproduziert werden müssen, sondern durch eine anatomisch bedingte, endliche minimale Leitfähigkeit. Selbst bei völligem Stomaschluß verbleibt die cuticuläre Leitfähigkeit, die bei mesischen Laubblättern im Bereich zwischen $1 \cdot 10^{-4}$ und $2,5 \cdot 10^{-4} \text{ ms}^{-1}$, für xeromorphe Blätter zwischen $2,5 \cdot 10^{-5}$ und $1 \cdot 10^{-4} \text{ ms}^{-1}$ liegt.

Abbildung 2.32 mit einer Meßreihe für *Fagus silvatica* zeigt, daß auch bei Pflanzen, die an humide Bedingungen angepaßt sind, die stomatäre Steuerung an Wasserverbrauchsminimierung orientiert ist. Zur Zeit der größten Transpirationsraten vollzieht die Pflanze relativ gut die, die Schwankungen der Transpiration kompensierende, optimale Steuerung nach, wenn man sie mit der „passiven“ Pflanze vergleicht.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß der aus der optimalen Steuerung folgende Wasserverbrauch als untere Grenze, die allerdings meist nicht exakt erreicht wird, zu betrachten ist. Als obere Grenze des Verbrauchs kann nach den vorliegenden Messungen die nicht steuernde Pflanze betrachtet werden. Damit ist aus der These, daß der Mechanismus der Stomasteuerung an der Wasserverbrauchsminimierung orientiert ist, das Intervall für mögliche Werte der Wassernutzungseffizienz, A/Tr , zu bestimmen.

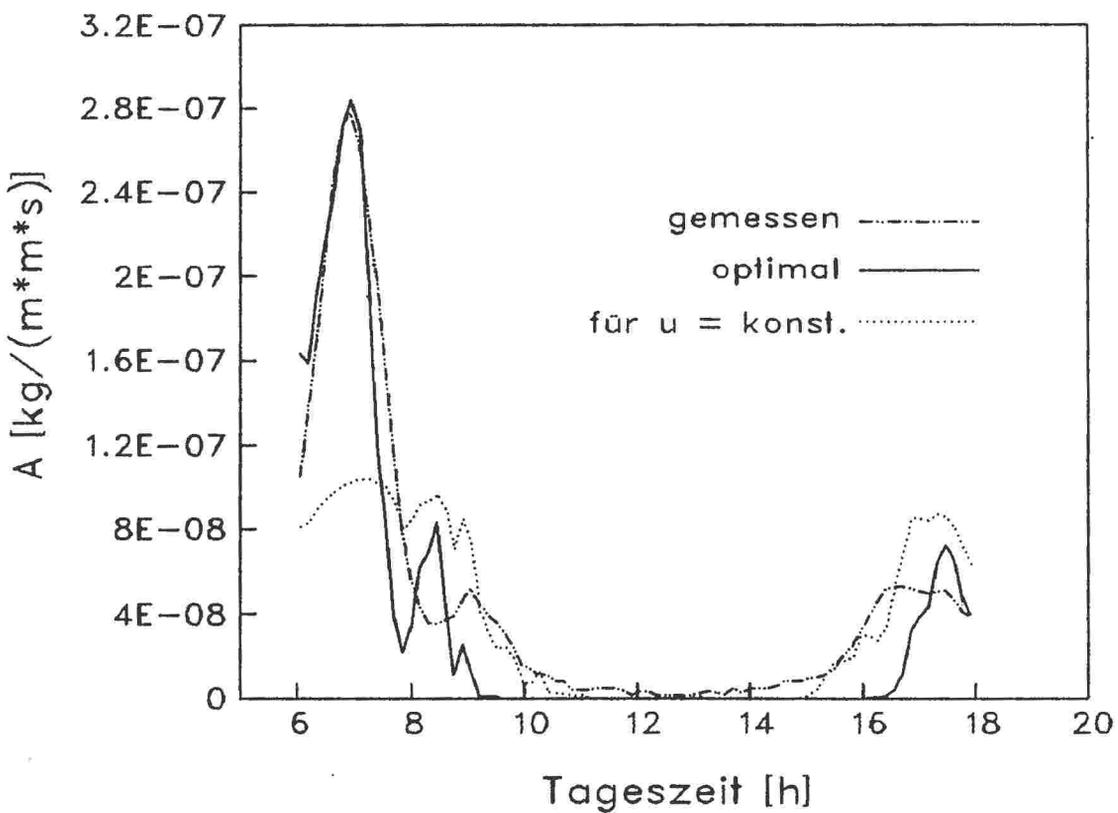
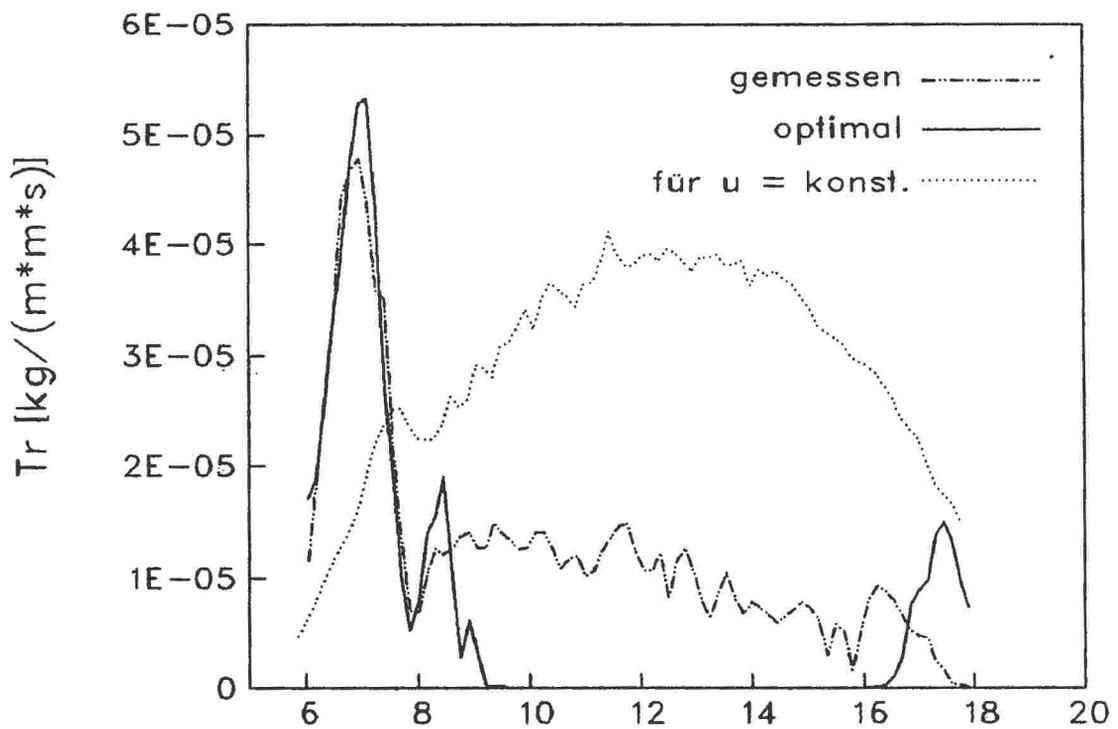


Abb. 2.31: Oberes Bild: Vergleich der von *Prunus armeniaca* (Schulze, 1972b) tatsächlich realisierten Transpirationsrate mit dem berechneten optimalen Verlauf und einer hypothetischen, nicht steuernden Pflanze. Unteres Bild: wie oben, jedoch für die Assimilationsrate.

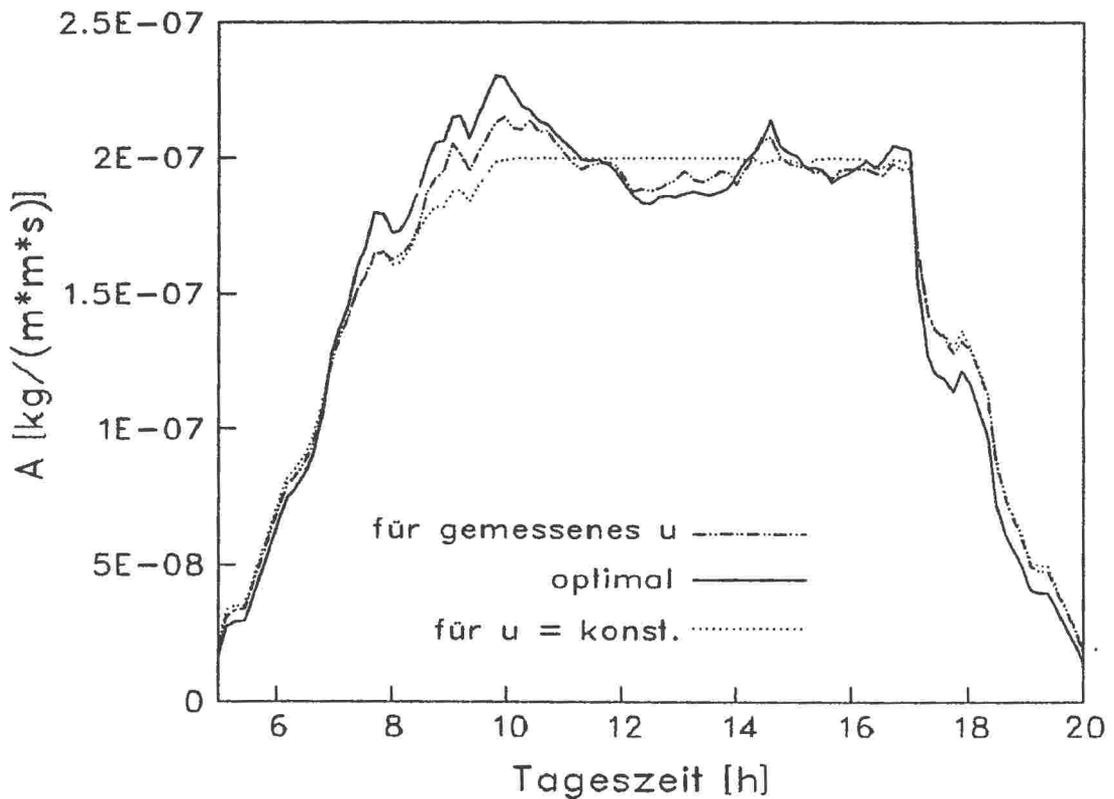
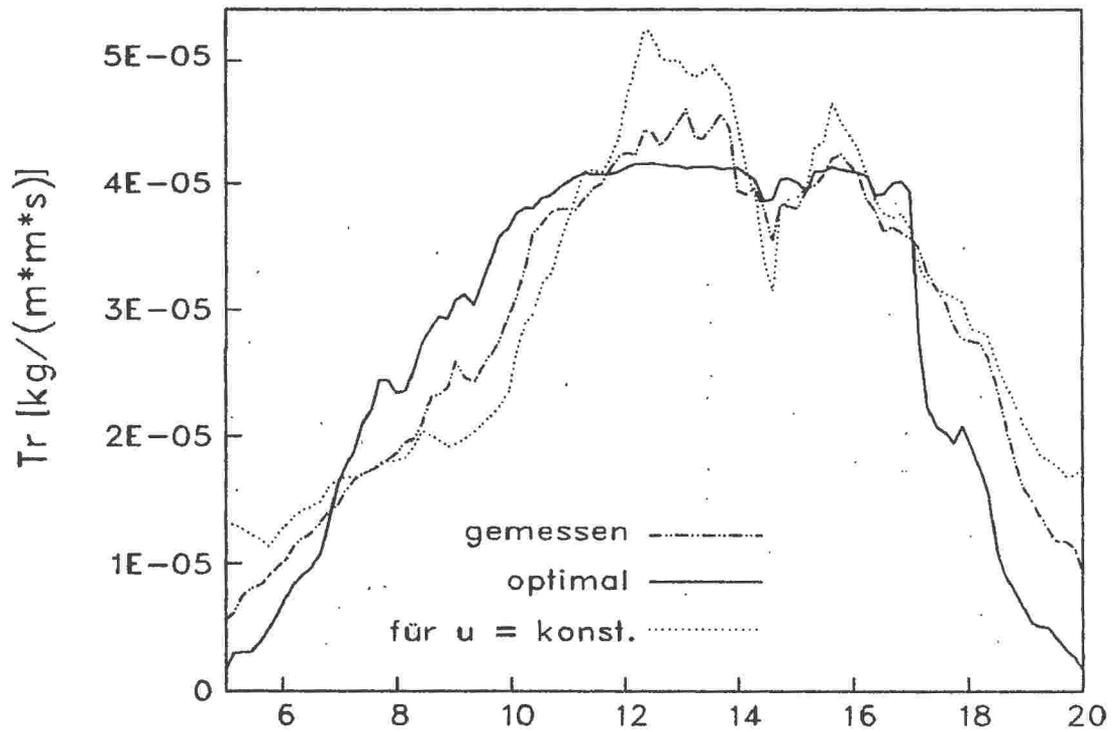


Abb. 2.32: Oberes Bild: Vergleich der von *Fagus silvatica*, 13.7 (Schulze, 1970) tatsächlich realisierten Transpirationsrate mit dem berechneten optimalen Verlauf und einer hypothetischen, nicht steuerenden Pflanze. Unteres Bild: wie oben, jedoch für die Assimilationsrate.

2.4.5 Assimilation und Transpiration der wasserverbrauchsminimierenden Pflanze

Wie im vorangegangenen Abschnitt gezeigt wurde, stellt in vielen Fällen die Berechnung der optimalen Steuerung nach Gleichung (2.63) eine hinreichende Näherung an die wassersparendste Strategie dar. Durch Einsetzen von Formel $u_{oK}^{CO_2}(\underline{w})$ in die Ausdrücke $A(u_g^{CO_2}(\underline{w}), \underline{w})$, Gleichung (2.54), bzw. $Tr(u_g^{CO_2}(\underline{w}), \underline{w})$, Gleichung (2.53), erhält man Formeln für die optimale Nettoassimilations- und Transpirationsrate, A^{opt} und Tr^{opt} , die nun nur noch von den treibenden Wettervariablen \underline{w} abhängen. Solange $g(\underline{w}) \leq \lambda \cdot \gamma/\delta$ ist, gilt:

$$A^{opt}(\underline{w}) = p(I_{PAR}, \theta_B) \cdot \left(\gamma - \frac{1}{\sqrt{\lambda}} \cdot \sqrt{\delta \cdot \lambda} \cdot \sqrt{g(\underline{w})} \right) \quad (2.76)$$

$$Tr^{opt}(\underline{w}) = p(I_{PAR}, \theta_B) \cdot \left(\sqrt{\lambda} \cdot \sqrt{\delta \cdot \gamma} \cdot \sqrt{g(\underline{w})} - \delta \cdot g(\underline{w}) \right) \quad (2.77)$$

mit:

$$g(\underline{w}) = 1,59 \cdot \left(\rho[\theta_B(\underline{w})] - h_A \cdot \rho(\theta_A) \right)$$

andernfalls gilt $A^{opt}(\underline{w}) = Tr^{opt}(\underline{w}) = 0$.

Mit Gleichung (2.76) erhält man einen Ausdruck für die optimale Assimilation, der über die Dampfdichtedifferenz $g(\underline{w})$ nun direkt von der relativen Luftfeuchte h_A abhängt. Neben der Abhängigkeit von den Parametern δ und γ zur Charakterisierung des Photosyntheseapparates, die nun auch in der Gleichung für die optimale Transpiration erscheinen, tritt in beiden Gleichungen der Parameter λ auf, der zur Anpassung an eine vorgegebene Tagesassimilation (oder einen vorgegebenen Tageswasserverbrauch) dient. In Abbildung 2.33 wird der unterschiedliche Einfluß von I_{PAR} und λ auf die Abhängigkeit der optimalen Assimilations- und Transpirationsrate von der Wasserdampfdichtedifferenz g am Beispiel der *Fagus silvatica*-Parameter diskutiert. In der oberen Abbildung zeigen die durchgezogenen Linien den Verlauf von $A^{opt}(g)$ für den Lichtwert 160 Wm^2 und verschiedene Werte von λ ($\lambda = 800, 150$ und 50), also abnehmende Tagesassimilationen. Man erkennt deutlich, wie mit abnehmendem λ (d.h. abnehmender Tagesassimilation bzw. -Transpiration) der Einfluß von g auf die Assimilationsrate deutlich zunimmt, bis zur völligen Unterdrückung der Assimilation bei $\lambda = 50$ und $g = 0,01 \text{ kgm}^{-3}$. Für $g \rightarrow 0 \text{ kgm}^{-3}$ spielt der λ -Wert dagegen keine Rolle. Die gestrichelten Kurven zeigen die Situation bei konstantem $\lambda = 300$, aber unterschiedlichen I_{PAR} -Werten ($160, 100$ und 50 Wm^2). Hier ist, wie man auch direkt an Gleichung (2.76) erkennt, der relative Einfluß von g jeweils der gleiche, da I_{PAR} über $p(I_{PAR})$ nur als Vorfaktor eingeht. Dies gilt auch für die Abhängigkeit von Tr^{opt} von g für

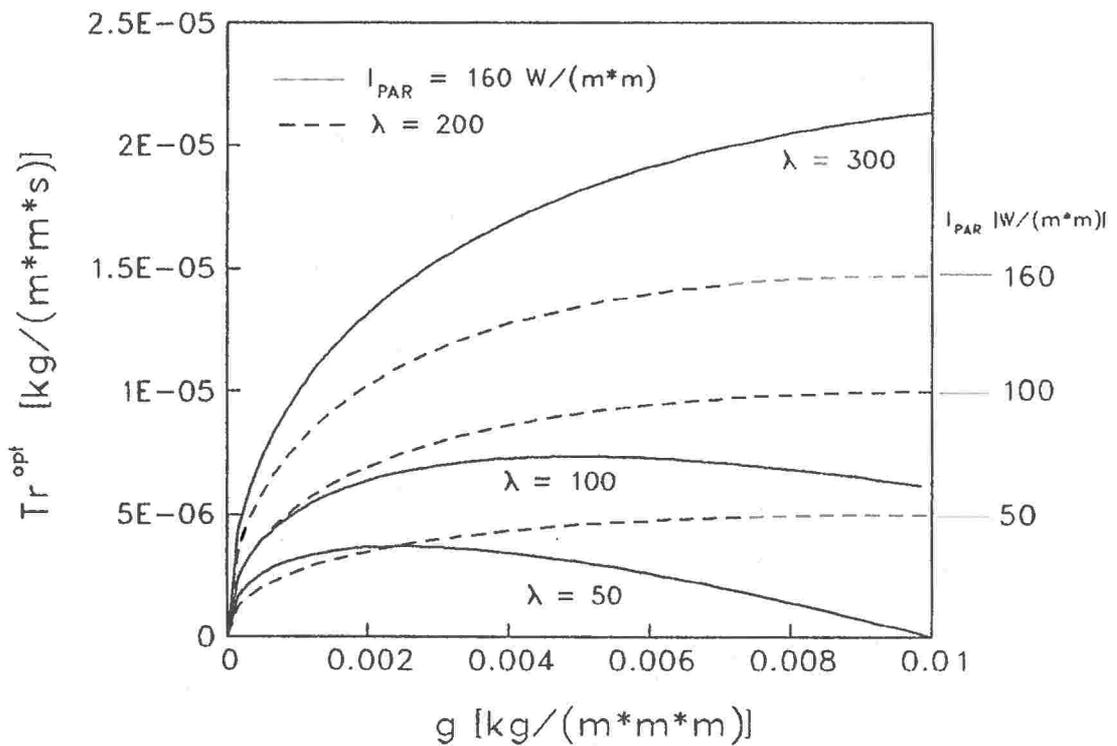
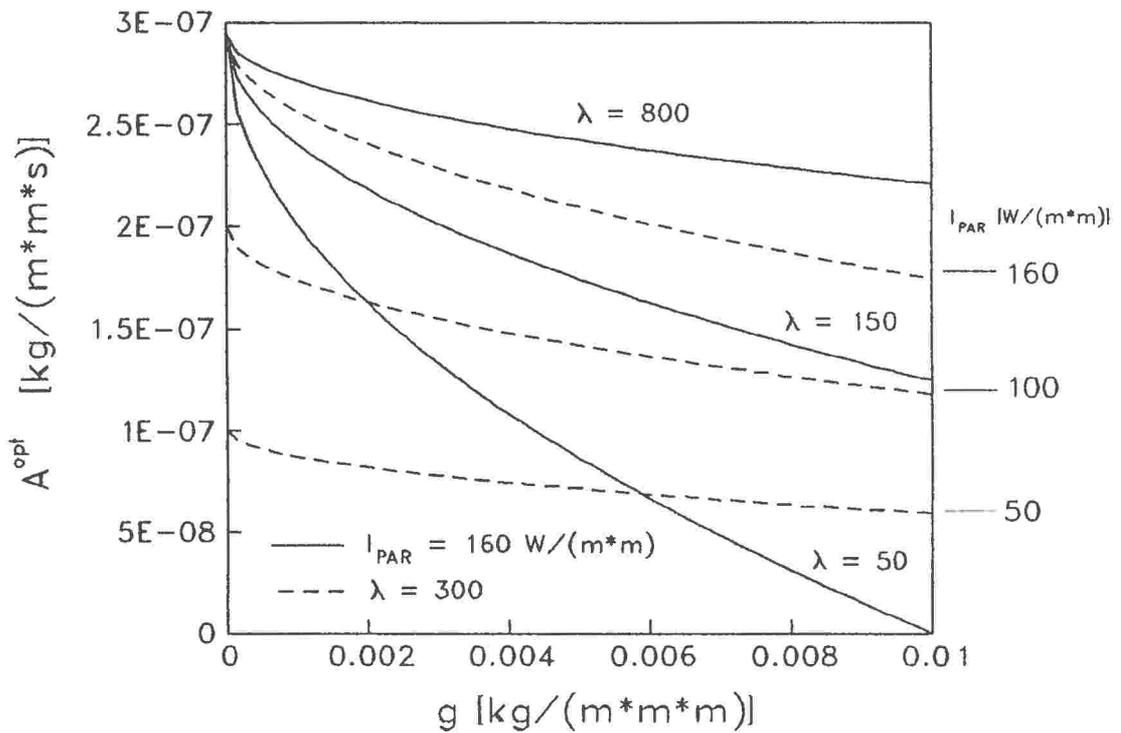


Abb. 2.33: Abhängigkeit der optimalen Assimilationsrate (oberes Bild) und Transpirationsrate (unteres Bild) von der Dampfdichtedifferenz. Durchgezogenen Linien: Verläufe für konstante einfallende Strahlung (PAR) und unterschiedliche λ -Werte; gestrichelte Linien: Verläufe für konstantes λ und unterschiedliche einfallende Strahlung.

konstantes λ (siehe Gleichung (2.77)), was im unteren Bild von Abbildung 2.33, gestrichelte Kurven, für $\lambda = 200$ und die gleichen Lichtwerte dokumentiert ist. Die durchgezogenen Linien zeigen, daß der qualitative Verlauf von $Tr^{opt}(g)$ noch stärker als der von A^{opt} von der vorgegebenen Tagesassimilation (oder -Transpiration) abhängt. Bei hohen λ -Werten erhält man einen über den ganzen vorkommenden Bereich der Dampfdichtedifferenzen monoton ansteigenden Verlauf in g , während bei zunehmend kleineren λ -Werten (kleinerem vorgegebenen Wasserverbrauch) ein sich immer mehr zu geringeren g -Werten verschiebendes Maximum der optimalen Transpiration auftritt. Hier wurde ein Lichtwert von 160 Wm^2 und λ -Werte von 300, 100 und 50 verwendet.

2.5 Die minimale Tagestranspiration in Abhängigkeit von Tagesassimilation und Wetterverlauf

Für die längerfristige Modellierung des Wasserhaushalts ist weniger die augenblickliche Transpiration als vielmehr deren integrierter Wert, etwa der Tageswasserverbrauch $\mathcal{T}r$, von Interesse. Des weiteren taucht in allen bisher hergeleiteten Formeln zur optimalen Steuerung der Stomata der Parameter λ auf, der bei gegebenem Wetterverlauf $\underline{w}(t)$ mit der Tagesassimilation \mathcal{A} korreliert ist (siehe Gleichung (2.7)). Ziel dieses Abschnitts ist es, unter Elimination von λ einen Ausdruck für $\mathcal{T}r(\mathcal{A})$ herzuleiten. Hierbei ist \mathcal{A} noch ein frei wählender Parameter (in den Grenzen $0 \leq \mathcal{A} \leq \mathcal{A}_{max}$, wobei \mathcal{A}_{max} für die bei gegebenem \underline{w} maximal mögliche Tagesassimilation steht), dessen Bestimmung im Kapitel 3 zur langfristigen Wasserverbrauchsoptimierung diskutiert werden wird.

2.5.1 Bestimmung der Tagestranspiration bei detailliert vorgegebenem Wetterverlauf

Ausgehend von den Gleichungen (2.77) und (2.76) aus Abschnitt 2.4.5, die für Tage mit nichtverschwindender Leitfähigkeit gültig sind, erhält man für die optimale Tagestranspiration und die zugehörige Tagesassimilation folgende Ausdrücke, wobei t_a und t_u für Beginn und Ende des Lichttages stehen:

$$\mathcal{T}r = \int_{t_a}^{t_u} Tr^{opt}(\underline{w}(t)) dt = \sqrt{\lambda} \cdot \sqrt{\delta \cdot \gamma} \cdot S_2 - \delta \cdot S_3 \quad (2.78)$$

$$\mathcal{A} = \int_{t_a}^{t_u} A^{opt}(\underline{w}(t)) dt = \gamma \cdot S_1 - \frac{1}{\sqrt{\lambda}} \cdot \sqrt{\delta \cdot \gamma} \cdot S_2 \quad (2.79)$$

$$\text{mit: } S_1 = \int_{t_a}^{t_u} p(\underline{w}(t)) dt \quad (2.80)$$

$$S_2 = \int_{t_a}^{t_u} p(\underline{w}(t)) \cdot \sqrt{g(\underline{w}(t))} dt$$

$$S_3 = \int_{t_a}^{t_u} p(\underline{w}(t)) \cdot g(\underline{w}(t)) dt$$

Löst man Gleichung (2.79) nach $\sqrt{\lambda}$ auf:

$$\sqrt{\lambda} = \frac{\sqrt{\delta \cdot \gamma} \cdot S_2}{\gamma \cdot S_1 - \mathcal{A}} \quad (2.81)$$

und setzt das Ergebnis in Gleichung (2.78) ein erhält man schließlich:

$$\mathcal{T}r(\mathcal{A}) = \frac{\delta \cdot \gamma \cdot S_2^2}{\gamma \cdot S_1 - \mathcal{A}} - \delta \cdot S_3 \quad (2.82)$$

Diese Gleichung stellt nun eine erstaunlich einfache Beziehung für die optimale (minimale) Tagestranspiration $\mathcal{T}r$ in Abhängigkeit von der Tagesassimilation dar. Man erhält eine Hyperbel, die einen Pol bei $\mathcal{A} = \gamma \cdot S_1$ aufweist. Der Wert $\gamma \cdot S_1$ ist aber gerade die maximal erreichbare Tagesassimilation \mathcal{A}_{\max} , wie sie durch Integration von Gleichung (2.54) für $u_g^{CO_2} \rightarrow \infty$ zu berechnen ist. Neben dieser oberen Grenze des Definitionsbereichs für \mathcal{A} gibt es einen minimalen Wert \mathcal{A}_{\min} , für den Gleichung (2.82) noch gültig ist, da mit kleiner werdendem \mathcal{A} (und damit λ) die Bedingung, daß u_{oK}^{opt} den ganzen Lichttag über nicht verschwindet, nicht mehr erfüllt sein muß. Mit $g_{\max} = \max(g(\underline{w}(t)))$ erhält man aus Gleichung (2.81) und der Bedingung für nicht verschwindendes u_{oK}^{opt} :

$$\mathcal{A}_{\min} = \gamma \cdot \left(S_1 - \frac{S_2}{\sqrt{g_{\max}}} \right) \quad (2.83)$$

Wenn $g(\underline{w}(t)) \leq \lambda \cdot \gamma / \delta$ nicht für alle $t \in [t_a, t_u]$ erfüllt ist, gelten für S_1, S_2 und S_3 , Gleichung (2.80), nicht die Grenzen t_a und t_u , sondern die Integrale sind über die Teilintervalle von $[t_a, t_u]$ zu nehmen, für die $g(\underline{w}(t)) \leq \lambda(\mathcal{A}) \cdot \gamma / \delta$ ist. Diese Teilintegrale sind dann zu S_1, S_2 und S_3 aufzusummieren. Da diese neuen Grenzen und damit auch S_1, S_2 und S_3 von der Wahl von \mathcal{A} abhängen, gilt für den Bereich $0 \leq \mathcal{A} \leq \mathcal{A}_{\min}$ eine kompliziertere \mathcal{A} -Abhängigkeit der minimalen Tagestranspiration $\mathcal{T}r$.

Eine interessante Beziehung, die im nächsten Kapitel eine Rolle spielen wird, erhält man, wenn man Gleichung (2.82) nach \mathcal{A} ableitet und das Ergebnis mit Gleichung (2.81) vergleicht. Es gilt offensichtlich für einen Tag mit gegebener Tagesproduktion \mathcal{A}' :

$$\left. \frac{\partial Tr}{\partial \mathcal{A}} \right|_{\mathcal{A}'} = \lambda(\mathcal{A}') = \frac{\partial Tr}{\partial \mathcal{A}} \quad (2.84)$$

2.5.2 Bestimmung der Tagestranspiration bei typischem Tagesgang der Wettervariablen

Um das vorgestellte Konzept der Bestimmung des minimalen Tageswasserverbrauchs bei vorgegebener Tagesassimilation auch bei weniger detaillierter Kenntnis der treibenden Variablen anwenden zu können, sollen in diesem Abschnitt geschlossene Ausdrücke für S_1 , S_2 und S_3 hergeleitet werden, die neben den Parametern zur Charakterisierung der Lichtabhängigkeit der Nettoassimilation als Inputvariablen die halbe Lichttageslänge L , das Maximum der photosynthetisch aktiven Strahlungsleistung I_{\max} , das Lichttagesminimum und Maximum der Lufttemperatur θ_{sr} und θ_{\max} , sowie die als konstant angenommene Wasserdampfdichte der Luft, ρ_{abs} , benötigen.

Im folgenden werden über den Zusammenhang zwischen den typischen Tagesverläufen von Lufttemperatur, Lichteinfall und relativer Luftfeuchte einige Annahmen gemacht, die sich im Vergleich zu Auswertungen einer Vielzahl von Tagesverläufen als gute Näherungen erweisen. Da Licht- und Temperaturtagesverlauf im wesentlichen gleichphasig sind (das Temperaturmaximum liegt nur bis zu 2 h später als das Lichtmaximum), kann zwischen der Temperatur $\theta_A(t)$ und dem einfallenden Licht $I_{\text{PAR}}(t)$ folgende Beziehung angenommen werden:

$$\theta_A(t) = \left(\theta_{\max} - \theta_{sr} \right) \cdot \frac{I_{\text{PAR}}(t)}{I_{\max}} + \theta_{sr} \quad (2.85)$$

mit:

θ_{\max} , I_{\max} : Tagesmaximum von Temperatur bzw. photosynthetisch aktiver Strahlung;

θ_{sr} : Temperatur bei Sonnenaufgang.

Bei der Untersuchung von stündlich aufgenommenen Stationsdaten (Testreferenzjahr des deutschen Wetterdienstes) zeigt sich weiterhin, daß der absolute Wassergehalt der Luft während des Tages meist in etwa konstant bleibt, die relative Feuchte h_A also im wesentlichen über die Sättigungsdampfdruck von der Temperatur bestimmt ist, wie schon in Gleichung (2.75) beschrieben. Mit den Formeln (2.85) und (2.75) kann nun die Lufttemperatur und die relative Luftfeuchte aus dem Lichtverlauf bestimmt werden. Der Verlauf

der nun als „Leitvariablen“ benutzten Lichtleistung ist als Funktion der Zeit für gleichmäßig bewölkte und klare Tage mit Gleichung (2.71) in guter Näherung beschreibbar.

Zur Bestimmung des Wasserdampfdefizits $g(\underline{w})$ im Rahmen der Näherung C) in Abschnitt 2.2.2 für die oben angegebene Charakterisierung des Wetterverlaufs soll die zusätzliche Vereinfachung $\theta_A = \theta_B$ vorgenommen werden. Man erhält dann:

$$g(\theta_A) = 1,59 \cdot (1 - h_A(\theta_A)) \cdot \rho(\theta_A) \quad (2.86)$$

und nach Einsetzen von Gleichung (2.75):

$$g(\theta_A) = 1,59 \cdot (\rho(\theta_A) - \rho_{abs}) \quad (2.87)$$

Im Hinblick auf analytische Integrierbarkeit wird hier eine Linearisierung der Sättigungsdampfdichte der Form $\rho(\theta) = r_1 \cdot \theta + r_0$ vorgenommen. Zur optimalen Wahl von r_0 und r_1 siehe Anhang B. Mit dieser Linearisierung und Formel (2.85) erhält man schließlich das Dampfdichtedefizit in Abhängigkeit von der Leitvariablen, die im Folgenden immer als Verhältnis der augenblicklichen zur maximalen Lichtintensität, I_{PAR}/I_{max} , angegeben wird:

$$g\left(\frac{I_{PAR}}{I_{max}}\right) = \varepsilon \cdot \left(\frac{I_{PAR}}{I_{max}} + \omega\right) \quad (2.88)$$

mit: $\varepsilon = 1,59 \cdot r_1 \cdot (\theta_{max} - \theta_{sr})$

und $\omega = \frac{r_1 \cdot \theta_{sr} + r_0 - \rho_{abs}}{\varepsilon}$

Für $p(\underline{w})$ (siehe Gleichung (2.43)) soll angenommen werden, daß der Blattemperaturinfluß nicht wesentlich ist und damit $p(\underline{w}) = p_1(I_{PAR})$ gesetzt werden kann, was etwa für die beschriebenen Messungen an *Fagus silvatica* exakt gilt. Wie in Abschnitt 2.3.4 gezeigt wurde, beschreibt $p_1(I_{PAR})$ die gemessenen Nettoassimilationsraten für kleine v -Werte am besten (bei drei Spezies ist $v \leq 0,12$). Für kleine Werte von v aber kann man $p_1(I_{PAR})$ gut durch eine Ursprungsgerade, die bei $I_{PAR} = 1/\kappa$ in eine Parallele zur Ordinate übergeht, annähern (siehe Abbildung 2.17):

$$p_1\left(\frac{I_{PAR}}{I_{max}}\right) = \begin{cases} \kappa' \cdot \frac{I_{PAR}}{I_{max}} & \text{für } \frac{I_{PAR}}{I_{max}} \leq \frac{1}{\kappa'} \\ 1 & \text{sonst} \end{cases} \quad (2.89)$$

mit $\kappa' = I_{max} \cdot \kappa$

Verwendet man nun des weiteren den parabelförmigen Tageslichtverlauf nach Gleichung (2.71), wobei zur Vereinfachung der Rechnungen der Ursprung der Zeitskala auf 12° gesetzt wird,

$$I_{PAR}(t)/I_{max} = 1 - \left(\frac{t}{L}\right)^2 \quad (2.90)$$

kann man die Integrale S_1 , S_2 und S_3 , Gleichung (2.80), analytisch auswerten. Die Integration ist aufwendig, birgt aber keine besonderen Schwierigkeiten. In Anhang D sind die Zwischenschritte dokumentiert, die zu folgendem Ergebnis führen:

$$S_1(L, \kappa') = \frac{4}{3} \cdot L \cdot \left(\kappa' - (\kappa' - 1) \cdot \sqrt{1 - \frac{1}{\kappa'}} \right) \quad (2.91)$$

$$S_2(L, \kappa', \omega, \varepsilon) = L \cdot \sqrt{\varepsilon} \cdot \left\{ (1 + \omega - D) \cdot \arcsin \sqrt{\frac{1 - \frac{1}{\kappa'}}{1 + \omega}} + D \cdot \arcsin \sqrt{\frac{1}{1 + \omega}} \right.$$

$$\left. + \left(\frac{1}{2} - \frac{3}{4} \cdot \kappa' - \frac{1}{4} \cdot \omega \cdot \kappa' \right) \cdot \sqrt{\left(1 - \frac{1}{\kappa'}\right) \cdot \left(\omega - \frac{1}{\kappa'}\right)} + \frac{3}{4} \cdot \kappa' \cdot \sqrt{\omega} + \frac{1}{4} \cdot \kappa' \cdot \sqrt{\omega}^3 \right\}$$

mit: $D = \frac{3}{4} \cdot \kappa' + \frac{1}{2} \cdot \omega \cdot \kappa' - \frac{1}{4} \cdot \omega^2 \cdot \kappa'$

$$S_3(L, \kappa', \omega, \varepsilon) = 2 \cdot L \cdot \varepsilon \cdot \left\{ \frac{8}{15} \cdot \kappa' + \frac{2}{3} \cdot \omega \cdot \kappa' + \sqrt{1 - \frac{1}{\kappa'}} \right.$$

$$\left. \cdot \left(\frac{2}{5} - \frac{8}{15} \cdot \kappa' - \frac{2}{3} \cdot \omega \cdot \kappa' + \frac{2}{3} \cdot \omega + \frac{2}{15} \cdot \frac{1}{\kappa'} \right) \right\}$$

Mit diesen Ausdrücken für S_1 , S_2 und S_3 ist es nun möglich, direkt aus:

1. den die Pflanze charakterisierenden Parametern γ , δ , κ und
2. den den Tageswetterverlauf charakterisierenden Parametern L , I_{max} , θ_{sr} , θ_{max} , und ρ_{abs} mit Hilfe von der Hyperbelgleichung (2.82) die minimale Tagestranspiration bei gegebener Tagesassimilation zu berechnen.

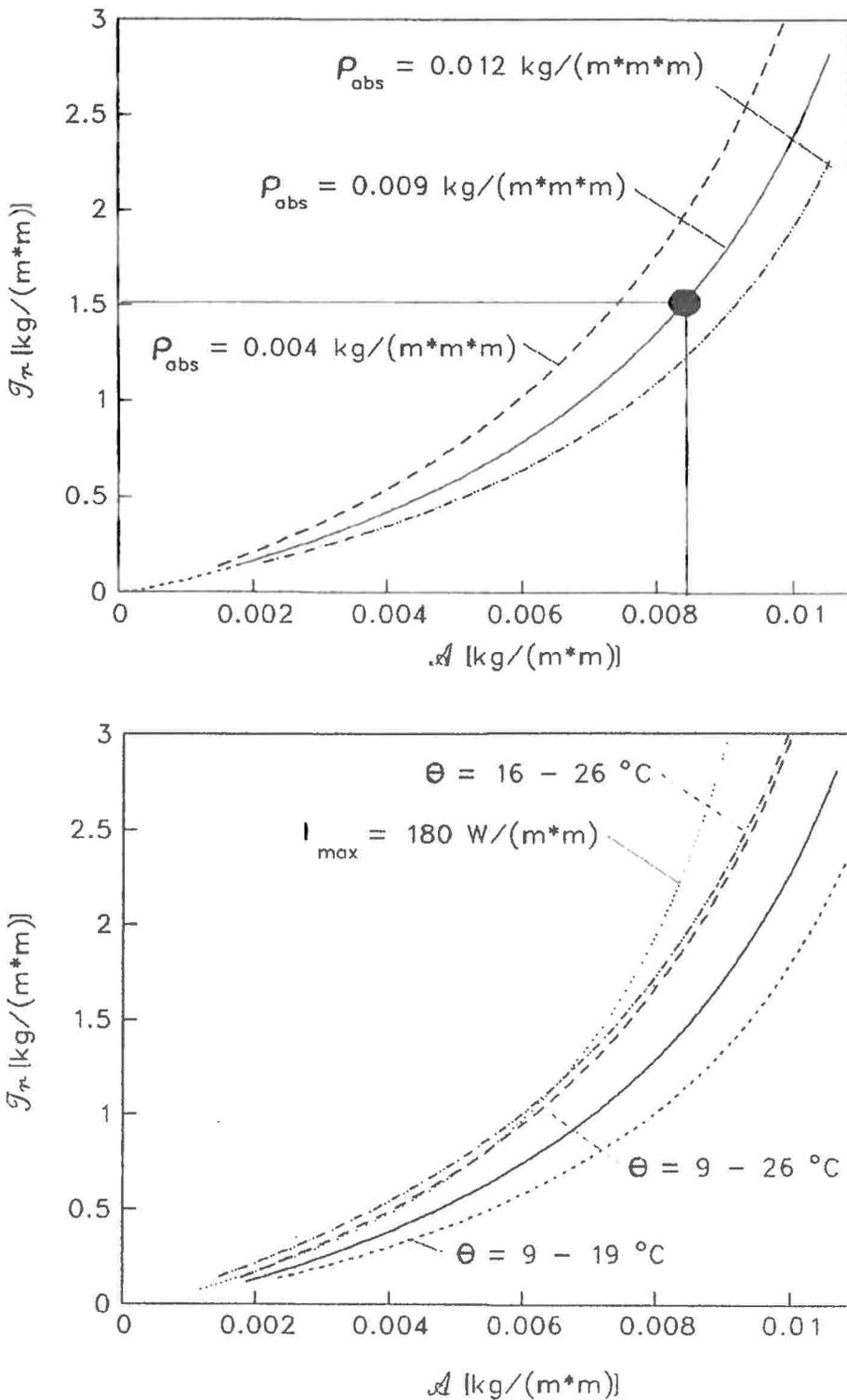


Abb. 2.34: Abhängigkeit der optimalen Tagestranspiration von der Tagesassimilation für unterschiedliche Tageswetterverläufe bei *Fagus sylvatica*. Durchgezogene Kurven: $Tr(\mathcal{A})$ bei gemessenem Wetterverlauf, 13. 7 (Schulze, 1970). Ausgefüllter Kreis: An diesem Tag realisierte Tagesassimilation und optimale Tagestranspiration. Restliche Kurven: Situation bei veränderten Tageswetterverläufen.

In Abbildung 2.34, oberes Bild, zeigt die durchgezogene Kurve den nach Gleichung (2.82) berechneten $\mathcal{T}r(\mathcal{A})$ -Verlauf für *Fagus silvatica* (charakterisiert durch die Photosyntheseparameter aus Abschnitt 2.3.4) und Wetterparameter, die in etwa den Verlauf während der Feldmessung am 13.7 wiedergeben (siehe Abbildungen 2.21 und 2.30). Für letztere wurde $L = 7,5$ h, $I_{\max} = 360$ W m⁻², $\theta_{sr} = 12^\circ\text{C}$, $\theta_{\max} = 22^\circ\text{C}$, und $\rho_{\text{abs}} = 8,7 \cdot 10^{-3}$ kg m⁻³ gesetzt. Der gewählte ρ_{abs} -Wert entspricht nach Gleichung (2.75) bei θ_{sr} (morgens) einer relativen Luftfeuchte von 0,7.

Der Punkt auf der durchgezogenen Kurve gibt die minimale Tagestranspiration für die von der Pflanze während der Feldmessung tatsächlich durchgeführten Tagesassimilation wieder. Der $\mathcal{T}r$ -Wert von 1,5 kg m⁻² für $\mathcal{A} = 8,4 \cdot 10^{-3}$ kg m⁻² entspricht dem in Abschnitt 2.4.4 durch numerische Integration der optimalen Assimilation und Transpiration gewonnenen Wert bei detailliertem Wetterverlauf (1,507 kg m⁻²). Die Verwendung eines geglätteten Tagesverlaufs der Wettervariablen führt offensichtlich nicht zu großen Abweichungen in $\mathcal{T}r$. Links von $\mathcal{A}_{\min} = 1,8 \cdot 10^{-3}$ kg m⁻² gilt die Hyperbelgleichung (2.82) nicht mehr und man erhält den als gepunktete Verlängerung der durchgezogenen Linie dargestellten $\mathcal{T}r(\mathcal{A})$ -Verlauf durch numerische Integration der nun nicht mehr überall differenzierbaren Funktionen $\text{Tr}(t, \lambda)$ und $A(t, \lambda)$. Dieser Teil des $\mathcal{T}r(\mathcal{A})$ -Verlaufs schließt stetig an den nach der einfachen Formel (2.82) berechenbaren Abschnitt an. In diesem Bereich lassen sich die optimalen $\mathcal{T}r$ -Werte sehr gut mit der Funktion $\mathcal{T}r(\mathcal{A}) = \eta \cdot \mathcal{A} \mu$ parametrisieren, wobei η und μ aus dem stetigen und differenzierbaren Anschluß an den Hyperbelast bei $\mathcal{A} = \mathcal{A}_{\min}$ zu bestimmen sind. Im Anhang E sind die Gleichungen für η und μ angegeben und die Qualität der Parametrisierung wird diskutiert.

Zusammenfassend erhält man also über den gesamten Definitionsbereich von \mathcal{A} die minimal mögliche Tagestranspiration aus der Formel:

$$\mathcal{T}r(\mathcal{A}) = \begin{cases} \eta(S_1, S_2, S_3, g_{\max}) \cdot \mathcal{A}^{\mu(S_1, S_2, S_3, g_{\max})} & \text{für } 0 \leq \mathcal{A} \leq \mathcal{A}_{\min}(S_1, S_2, g_{\max}) \\ \frac{\delta \cdot \gamma \cdot S_2^2}{\gamma \cdot S_1 - \mathcal{A}} - \delta \cdot S_3 & \text{für } \mathcal{A}_{\min}(S_1, S_2, g_{\max}) < \mathcal{A} < \mathcal{A}_{\max}(S_1) \end{cases} \quad (2.92)$$

Zur Verdeutlichung von Gleichung (2.92) seien die Ausgangsgrößen und die resultierende Formel der optimalen Tagestranspiration für das hier diskutierte Beispiel noch einmal angegeben:

Die Pflanze charakterisierende Parameter				
γ	δ	κ	$\rho(\theta_B)$	
$3,2 \cdot 10^{-7} \text{ kg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$1,6 \cdot 10^{-3} \text{ m s}^{-1}$	$6,25 \cdot 10^{-3} \text{ W}^{-1} \text{ m}^2$	vernachlässigbar	
Den Tageswetterverlauf charakterisierende Parameter				
L	I_m	θ_{sr}	θ_{max}	ρ_{abs}
7,5 h	360 W m^{-2}	12°C	22°C	$8,68 \cdot 10^{-3} \text{ kg m}^{-3}$

$$Tr(\mathcal{A}) = \begin{cases} 589,79 \text{ kg m}^{-2} \cdot (\mathcal{A}/1 \text{ kg m}^{-2})^{1,319} & \text{für } 0 \text{ kg m}^{-2} \leq \mathcal{A} \leq 0,00184 \text{ kg m}^{-2} \\ \frac{0,01836 \text{ kg}^2 \text{ m}^{-4}}{0,0151 \text{ kg m}^{-2} - \mathcal{A}} - 1,239 \text{ kg m}^{-2} & \text{für } 0,00184 \text{ kg m}^{-2} < \mathcal{A} < 0,0151 \text{ kg m}^{-2} \end{cases}$$

Die restlichen Kurven in Abbildung 2.34 zeigen einige Beispiele für den Einfluß des Tageswetterverlaufs (es sind jeweils nur die Parameter angegeben, die gegenüber dem obigen Satz verändert wurden) auf die minimal mögliche Tagestranspiration nach Gleichung (2.82) bei konstanten Photosynthesecharakteristika. Im oberen Bild zeigt die gestrichelte Kurve den Verlauf für $\rho_{abs} = 3,8 \cdot 10^{-3} \text{ kg m}^{-3}$ ($\equiv h_A(\theta_{sr}) = 0,3$) und die strichgepunktete Kurve die Tr -Werte für $\rho_{abs} = 12,0 \cdot 10^{-3} \text{ kg m}^{-3}$ ($\equiv h_A(\theta_{sr}) = 0,95$). Wie zu erwarten sind im feuchteren Regime geringere optimale Tagestranspirationen zu erreichen. Im unteren Bild, in dem die durchgezogene Linie wieder auf den Standardwetterparametern beruht, zeigen die strichpunktierte ($\theta_{sr} = 16^\circ\text{C}$; $\theta_{max} = 26^\circ\text{C}$) und die kurz- ($\theta_{sr} = 8,6^\circ\text{C}$; $\theta_{max} = 18,6^\circ\text{C}$) und langgestrichelte Kurve ($\theta_{sr} = 8,6^\circ\text{C}$; $\theta_{max} = 26^\circ\text{C}$) den Einfluß der Temperaturparameter (beim gegebenen ρ_{abs} -Wert ist $h_A(8,6^\circ\text{C}) = 1$). In den ersten beiden Fällen wurde unter Erhaltung der Tagesschwankung von 10 K das Temperaturniveau gegenüber den Standardfall erhöht bzw. abgesenkt, was zu einer Änderung von Tr in der gleichen Richtung führte. Dies ist daraus erklärbar, daß bei Konstanz von $\theta_{max} - \theta_{sr}$ der Tagesverlauf des Wasserdampfdefizits unter Erhaltung seiner Krümmung nach oben oder unten verschoben wird (siehe Gleichung (2.88)). Der langgestrichelten Kurve liegt eine größere Tagestemperaturschwankung zugrunde, g ist jedoch zu jedem Zeitpunkt kleiner (gleich) dem g -Wert, mit dem der strichpunktierte Verlauf bestimmt wurde; entsprechend liegt Tr beim Vergleich dieser beiden Kurven für alle \mathcal{A} -Werte niedriger. Die Differenz ist bei kleinen \mathcal{A} -Werten am größten, da die optimierende Pflanze hier die Zeiten mit deutlich niedrigeren g -Werten zur Produktion ausnutzt, während für hohe vorgegebene \mathcal{A} -Werte die Produktion wesentlich auch mittags stattfinden muß, wo die g -Werte ähnlich bis gleichhoch sind.

Die punktierte Kurve im unteren Bild schließlich zeigt die Situation an einem bewölkten Tag mit $I_{max} = 180 \text{ W m}^{-2}$. Hier liegen die Tr -Werte deutlich höher als in allen anderen

Beispielen mit $I_{\max} = 360 \text{ W m}^{-2}$ und die Kurve weist eine stärkere Krümmung auf, entfernt sich mit zunehmendem \mathcal{A} immer weiter von den Vergleichskurven. Dies rührt daher, daß die gegebenen \mathcal{A} -Werte bei verringertem Lichteinfall nur über erhöhte stomatäre Leitfähigkeiten erreicht werden können, die zu einer linearen Steigerung von T_r führen, die Assimilationsrate aber nur im Sinne einer Sättigungskurve erhöhen.

Viele der eben diskutierten qualitativen Eigenschaften von $T_r(\mathcal{A})$ sind nicht davon abhängig, daß es sich um den Fall der optimalen stomatären Steuerung handelt. Bis auf die Auswirkung der vergrößerten Tagestemperaturschwankung wäre das gleiche Verhalten auch unter der Annahme konstanter stomatärer Leitfähigkeit zu beobachten. Die Bedeutung von Gleichung (2.92) liegt in der quantitativen Vorhersage des minimal möglichen Wasserverbrauchs durch die Pflanze.